



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**

---

**CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE INVESTIGACIÓN PARA  
EL DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL, UNIDAD  
OAXACA**

**MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y  
APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES  
(BIODIVERSIDAD DEL NEOTRÓPICO)**

**Estructura poblacional del murciélago *Dermanura  
tolteca* (Saussure, 1860) en el Municipio de Santiago  
Comaltepec, Oaxaca.**

---

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:**

**MAESTRO EN CIENCIAS**

**P R E S E N T A:**

**BIOL. JOSÉ LUIS GARCIA GARCÍA**

**DIRECTOR:**

M en C. José Antonio Santos Moreno

**Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, México**

Noviembre 2007

---



**INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL**  
**SECRETARIA DE INVESTIGACION Y POSGRADO**

*ACTA DE REVISION DE TESIS*

En la Ciudad de Oaxaca de Juárez siendo las 13:00 horas del día 5 del mes de Noviembre del 2007 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación del **Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca (CIIDIR-OAXACA)** para examinar la tesis de grado titulada: Estructura poblacional del murciélago *Dermanura tolteca* (Saussure, 1860) en el Municipio de Santiago Comaltepec, Oaxaca.

Presentado por el alumno:

<b>García</b> Apellido paterno	<b>García</b> materno	<b>José Luis</b> nombre(s)
Con registro: B 0 5 1 3 1 2		

aspirante al grado de: **MAESTRO EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES**

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

**LA COMISION REVISORA**

**Director de tesis**

M. en C. José Antonio Santos Moreno

Dr. Gabriel Ramos Fernández

M. en C. Graciela Eugenia González Pérez

Dr. Joaquín Arroyo Cabrales

Dra. Demetria Martha Mondragón Chaparro

Dra. Aurora Alondra Castro Campillo

**LA PRESIDENTA DEL COLEGIO**

Dra. María del Rosario Arnaud Viñas



INSTITUTO POLITECNICO  
NACIONAL  
CIIDIR-UNIDAD-OAXACA



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**  
**SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**

*CARTA CESION DE DERECHOS*

En la Ciudad de Oaxaca de Juárez el día 31 del mes Octubre del año 2007, el (la) que suscribe **GARCÍA GARCÍA JOSÉ LUIS** alumno (a) del Programa de **MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES** con número de registro **B051312**, adscrito al Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de Tesis bajo la dirección del M. en C. José Antonio Santos Moreno y cede los derechos del trabajo titulado: “**Estructura poblacional del murciélago *Dermanura tolteca* (Saussure, 1860) en el Municipio de Santiago Comaltepec, 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 autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección **Calle Hornos 1003, Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca**, e-mail: [posgradoax@ipn.mx](mailto:posgradoax@ipn.mx) ó [reylagarto\\_jl@hotmail.com](mailto:reylagarto_jl@hotmail.com) . Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.



INSTITUTO POLITÉCNICO  
NACIONAL  
CIDIR-UNIDAD-OAXACA

---

**GARCÍA GARCÍA JOSÉ LUIS**

## RESUMEN

El presente trabajo analiza la estructura poblacional (estructura de edad y proporción de sexos), adicionalmente el tamaño poblacional, patrón reproductivo, patrón de actividad diaria y condición física de una población del murciélago *Dermanura tolteca* en el municipio de Santiago Comaltepec, Oaxaca. El trabajo fue conducido de mayo de 2006 a abril de 2007, durante 60 noches de muestreo. El esfuerzo de muestreo total fue 20, 448 metros de red por hora. Se abarco una temporada de lluvias y una de secas. Se capturaron, marcaron y liberaron 167 individuos, 95 hembras y 72 machos, con una proporción de sexos de 1:1.32 que no difiere significativamente. Se capturo un mayor número de adultos que subadultos y juveniles. El modelo para poblaciones cerradas que integra el tiempo como fuente de variación se ajusto mejor a los datos de captura de *D. tolteca*; las estimaciones del tamaño poblacional mensual fluctuaron de 1,119 a 17 individuos. Se encontró un patrón de reproducción poliestro bimodal con periodos de nacimiento en agosto-septiembre y mayo-junio; este patrón coincide con lo reportado para muchos filostómidos. La actividad diaria se caracteriza por dos periodos de mayor actividad, a las cinco y diez horas después del ocaso. Las hembras muestran una mayor masa corporal que los machos.

**Palabras clave:** Phyllostomidae, modelo para poblaciones cerradas, tamaño poblacional, poliestro bimodal, captura-recaptura.

## ABSTRACT

This work analyzes the structure population (age's structure and sex ratio), additionally the population size, reproductive pattern, activity pattern and physical condition of one population of the bat *Dermanura tolteca* in the municipality of Santiago Comaltepec, Oaxaca. The work was conducted in May 2006 to April 2007 in 60 nights. Total sampling effort was of 20,448 meters of net per hour. Include a rainy season and a dry. We captured, marked, release 167 individuals, 95 females and 72 males; with a sex ratio of 1:1.32 which is not significantly different. The greatest number capture of adults and subadults than the young. The closed model population that integrates time as source of variation is better to adjust the data the *D. tolteca*; the estimates of population size monthly ranged from 1,119 to 17 individuals. The pattern of reproduction found was poliestrus bimodal with periods of birth in May to June and August to September; this pattern coincides with those reported for many phyllostomatids. The activity pattern is characterized by two periods of highest activity at five and nine hours after sunset. Females show a higher body mass that males.

**Key words:** Phyllostomidae, closed population models, population size, poliestrus bimodal, capture-recapture.

## **AGRADECIMIENTOS**

A los miembros de mí comité tutorial:

M. en C. José Antonio Santos Moreno

Dra. Aurora Alondra Castro Campillo

Dr. Joaquín Arroyo Cabrales

Dr. Gabriel Ramos Fernández

M. en C. Graciela Eugenia Gonzáles Pérez

Dra. Demetria Martha Mondragón Chaparro

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por brindarme el apoyo económico para la realización de mis estudios de maestría, así como a las becas otorgadas por Programa Institucional de Formación de Investigadores (PIFI) y al proyecto CGPI-20060322 y CGPI-20070826. A las autoridades comunales municipio de Santiago Comaltepec por las facilidades que me brindaron para la realización de este proyecto.

Al M. en C. José Antonio Santos M. por contagiarme la pasión por el estudio de los mamíferos. Por sus acertados consejos y su amistad. A los compañeros y amigos del Laboratorio de Ecología Animal, Ana, Chela, Aris, Nallely, Alex, Martín, Rusby, Chayo, Adrián, Elder y a todos aquellos que me han ayudado con el trabajo de campo.

## DEDICATORIA

A mis padres y mis hermanos, por todo el amor que me han dado, por los momentos que me necesitaron y no estuve para apoyarlos. Todo lo que he logrado es gracias a ustedes.

Para Arisbe, por tu amistad, por tu sonrisa, por tu amor que siempre se queda cuando el mundo se apaga.

A esos seres místicos que me han conducido por sendas del conocimiento y me han permitido tocar la noche con ellos.

## Índice

	Página
Índice de figuras .....	X
Índice de cuadros .....	XII
1. Introducción .....	1
2. Objetivo .....	10
2.1. Objetivo general .....	10
2.2. Objetivos específicos e hipótesis .....	11
3. Materiales y métodos .....	12
3.1. <i>Área de estudio</i> .....	12
3.2. <i>Captura de ejemplares</i> .....	14
3.3. <i>Marcaje y liberación</i> .....	14
3.4. <i>Toma de datos</i> .....	14
3.5. Análisis de datos .....	16
3.5.1. <i>Esfuerzo de muestreo y capturas</i> .....	16
3.5.2. <i>Estimación del tamaño poblacional y probabilidad de captura</i> .....	16
3.5.3. <i>Proporción de sexos y estructura de edades</i> .....	18
3.5.4. <i>Actividad reproductiva</i> .....	18
3.5.5. <i>Patrón de actividad diaria</i> .....	19
3.5.6. <i>Condición física</i> .....	19
4. Resultados .....	20
4.1. <i>Esfuerzo de muestreo</i> .....	20
4.2. <i>Captura y recaptura</i> .....	21

4.3. <i>Tamaño poblacional y probabilidad de captura</i> .....	22
4.5. <i>Estructura de edades</i> .....	23
4.6. <i>Actividad reproductiva</i> .....	24
4.7. <i>Patrón de actividad diaria</i> .....	25
4.8. <i>Condición física</i> .....	26
5. <i>Discusión</i> .....	27
5.1. <i>Captura y Recaptura</i> .....	27
5.2. <i>Tamaño poblacional y probabilidad de captura</i> .....	31
5.3. <i>Proporción de sexos</i> .....	33
5.4. <i>Estructura de edades</i> .....	35
5.5. <i>Actividad reproductiva</i> .....	36
5.6. <i>Patrón de actividad diaria</i> .....	37
5.7. <i>Condición física</i> .....	38
6. <i>Conclusiones</i> .....	39
7. <i>Literatura citada</i> .....	41

## Índice de figuras

	Página
Figura 1. Ubicación geográfica del Municipio de Santiago Comaltepec, Sierra Juárez, Oaxaca. ....	51
Figura 2. Precipitación y temperatura mensual promedio de la estación meteorológica Vista Hermosa en Stgo. Comaltepec Oaxaca, México del periodo de 1982-1985 y de 1991-1997 (Servicio Meteorológico Nacional, 2000).....	52
Figura 3. Captura de organismos (A), toma de datos (B), y tipo de marca (C) y marcaje de <i>Dermanura tolteca</i> .....	53
Figura 4. Numero de capturas mensuales de <i>Dermanura tolteca</i> en Stgo. Comaltepec Oaxaca México. ....	54
Figura 5. Regresión lineal entre el número de capturas mensuales de <i>Dermanura tolteca</i> y la precipitación mensual promedio. ....	55
Figura 6. Regresión lineal entre el número de capturas mensuales de <i>Dermanura tolteca</i> y la temperatura mensual promedio. ....	56
Figura 7 Proporción mensual de sexos de <i>Dermanura tolteca</i> .....	57
Figura 8. Estructura de edades de <i>Dermanura tolteca</i> en la temporada de lluvias y secas. ....	58
Figura 9. Actividad mensual de las hembras preñadas, lactantes y postlactantes de <i>Dermanura tolteca</i> en relación con la precipitación mensual promedio. ....	59
Figura 10. Actividad reproductiva mensual de los machos de <i>Dermanura tolteca</i> ....	60
Figura 11. Actividad diaria de machos y hembras de <i>Dermanura tolteca</i> en la temporada de secas (A) y lluvias (B). ....	61

Figura 12. Actividad diaria de adultos, subadultos y juveniles de *Dermanura tolteca* en la temporada de secas (A) y lluvias (B). ..... 62

Figura 13. Índice de condición física mensual promedio de machos y hembras de *Dermanura tolteca* (A) y correlación del índice con la precipitación mensual promedio (B). ..... 63

Figura 14. Masa mensual promedio (A) y tamaño de antebrazo mensual promedio (B) de machos y hembras de *Dermanura tolteca*. ..... 64

## Índice de cuadros

	Pagina
Cuadro 1. Formato de registro para los organismos capturados.....	65
Cuadro 2. Formato de registro de datos ambientales .....	66
Cuadro 3. Posible historia de captura observada y probabilidades asociadas en un estudio con tres sesiones de muestro bajo el modelo <i>Mt</i> . ( $p_n$ = probabilidad de captura).....	66
Cuadro 4. Esfuerzo de muestreo de la población de <i>Dermanura tolteca</i> . .....	67
Cuadro 5. Resumen estadístico del modelo mas parsimonioso (Mt). .....	68
Cuadro 6. Selección de modelos de los datos de captura-recaptura de <i>Dermanura tolteca</i> . .....	69
Cuadro 7. Estimación de $\hat{N}$ y $\hat{p}$ mensual de <i>Dermanura tolteca</i> ( $\hat{N}$ = tamaño poblacional estimado, $\hat{p}$ = probabilidad de captura estimada, ES = error estándar, IC = intervalo de confianza al 95%. .....	70
Cuadro 8. Proporción de sexos de <i>Dermanura tolteca</i> mensual y por temporadas. .	71
Cuadro 9. Estructura de edades por sexo de <i>Dermanura tolteca</i> en las temporadas	72
Cuadro 10. Actividad reproductiva de machos y hembras de <i>Dermanura tolteca</i> durante las temporadas. ....	73
Cuadro 11. Resumen estadístico de la condición físicas de machos, hembras y hembras preñadas de <i>Dermanura tolteca</i> (M = masa, A = antebrazo, CF = índice de condición física).....	74

## 1. Introducción

México se encuentra dentro de los cuatro países más diversos del mundo en mamíferos y se han registrado 525 especies en 12 órdenes, siendo el orden Chiroptera el segundo más diverso con 137 especies (Ceballos *et al.*, 2005a). En México se ha confirmado la elevada riqueza por los trabajos desarrollados en Chiapas, Yucatán y Oaxaca (Briones-Salas & Sánchez-Cordero, 2004; Calderón, 2000; Medellín, 1993; Sánchez-Cordero, 2001; Sosa-Escalante, 1997). A pesar de esta gran diversidad son pocos los trabajos que se han realizado en la zona Neotropical en particular, y en México en general, para conocer la ecología de este importante grupo (Fenton, 1997; Findley, 1993; Fleming *et al.*, 1972; Medellín, 1993, 2000).

México presenta una serie de hábitat de origen Neotropical, siendo los bosques tropicales los más importantes por la gran riqueza de especies que albergan (García-Mendoza, 2004; Rzedowski, 1998). Los bosques tropicales perennifolios tienen una distribución restringida y ocupan sólo el 11% del territorio nacional. Se encuentran a lo largo de la vertiente del Golfo, desde Chiapas hasta San Luis Potosí (Rzedowski, 1998). Este tipo de vegetación resalta por la elevada riqueza de mamíferos (Briones-Salas y Sánchez-Cordero, 2004; Espinoza-Medinilla *et al.*, 1998; Estrada *et al.*, 1993; Medellín, 1994). En cuanto a murciélagos característicos de este tipo de vegetación, se encuentran especies como *Vampyrum spectrum*, *Trachops cirrhosus*, *Tonatia sp.*, *Mimon spp.* y *Artibeus spp.* (Ceballos *et al.*, 2005b).

La diversidad de especies de murciélagos en la zona Neotropical se debe principalmente a la Familia Phyllostomidae, quien aporta el mayor número de especies, debido a una importante diversificación alimenticia y a sus patrones reproductivos. (Findley, 1993; Jones & Carter, 1976). Esta familia esta formada por 55 géneros y 159 especies (Wilson & Reeder, 2005), de las cuales 55 especies se encuentran en México (Ceballos *et al.*, 2005a).

El estudio de los parámetros poblacionales de los murciélagos como la supervivencia, estructura de edades, proporción de sexos y el tamaño de la población es importante para entender la estructura poblacional y la dinámica demográfica. Dicha información puede ser utilizada para evaluar el efecto del disturbio y perdida de los sitios de percha de hibernación y de maternidad, las matanzas intencionales y la mortalidad debida a contaminantes ambientales sobre las poblaciones de murciélagos (Kunz, 2003; O'Shea *et al.*, 2004). La estructura poblacional se define como el estudio de las categorías de edad y la proporción de sexos de una población (Begon *et al.*, 1996; Krebs, 1999; Neal, 2004).

Una de las mayores metas de los estudios ecológicos en murciélagos ha sido detectar y analizar las diferencias en la historia de vida entre grupos de individuos a través del tiempo y del espacio (Lebreton *et al.*, 1992). Un método usado para estimar los parámetros poblacionales ha sido el de captura-recaptura, que se basa en la captura, el marcaje y la liberación de individuos de una población, que posteriormente son remuestreados para evaluar la fracción de los que llevan marcas. Para cada individuo marcado se crea una historia de captura que es codificada en 1's

y 0's (presencia y ausencia en una ocasión específica). Para el análisis de datos se puede crear una matriz que relaciona las probabilidades de captura, supervivencia y recapturas (Lebreton *et al.*, 1992; Nichols, 1992; Nichols y Pollock, 1993). Estas historias de capturas son analizadas con modelos que estiman parámetros poblacionales como el tamaño poblacional, la probabilidad de captura, la probabilidad de recaptura y la probabilidad de supervivencia, entre otros (Nichols, 1992; Nichols y Pollock, 1993). Los modelos basados en datos de captura-recaptura pueden ser divididos comúnmente en modelos para poblaciones cerradas, modelos para poblaciones abiertas y diseños robustos (Nichols, 1992).

Los modelos para poblaciones cerradas no consideran nacimientos y muertes, emigración e inmigración. Se aplican típicamente a datos recolectados en un periodo de tiempo corto, por ejemplo, trampeo de pequeños mamíferos durante cinco días consecutivos. La estimación de Lincoln-Petersen es considerada para poblaciones cerradas (Nichols, 1992). Esta estimación está basada en datos de presencia-ausencia en un sólo episodio de marcaje de animales y en solo un segundo episodio de recaptura de individuos (Nichols, 1992). Los supuestos fundamentales de todos los modelos de captura-recaptura para poblaciones cerradas son:

1. La población es cerrada, N constante
2. Todos los animales tienen la misma oportunidad de llegar a ser capturados en el primer muestreo
3. Las marcas o etiquetas no afectan su capturabilidad

4. Los animales no pierden sus marcas durante el experimento. Todas las marcas son fácilmente notadas y registradas correctamente en cada ocasión de muestreo

El modelo fundamental para poblaciones cerradas, asume que todos los organismos que integran la población tienen las mismas probabilidades de captura a través del tiempo que dura el estudio (modelo  $M_0$ ). Sin embargo, es poco probable que esto ocurra en la naturaleza. Otis *et al.* (1978) y White *et al.* (1982) consideran tres fuentes de variación en la probabilidad de captura y todas las posibles combinaciones de estas fuentes de variación, y formulan ocho modelos. Las fuentes de variación son:

1. Se han desarrollado modelos que asumen que la probabilidad de captura varía entre períodos de muestreo ( $M_t$ ), pero dentro un mismo período todos los individuos exhiben la misma probabilidad. Esta situación puede presentarse cuando existen fluctuaciones como lluvias intensas, frío o calor extremos.
2. Comportamiento de respuesta a la captura inicial ( $M_b$ ), hace referencia a los síndromes de trampofilia y trampofobia, es considerado en el modelo donde animales que nunca han sido capturados exhiben diferente probabilidad de recapturas posteriores (White *et al.*, 1982).
3. Hay modelos que consideran la heterogeneidad entre individuos en la probabilidad de captura ( $M_h$ ), esta situación es obvia por distintos aspectos

como el sexo, la edad, la posición en la estructura social, el tamaño del ámbito hogareño, etc.

La otra familia de modelos son los que consideran a las poblaciones como abiertas, es decir, consideran que muchas poblaciones cambian constantemente en tamaño, debido a los nacimientos, muertes, inmigración y emigración (Nichols, 1992). Por último los diseños robustos que consideran tanto el uso de modelos para poblaciones cerradas como modelos para poblaciones abiertas (Pollock, 1982).

Unos de los métodos de captura-recaptura bien conocido y usado son los métodos de enumeración (Lemos *et al.*, 2005), de ellos el más utilizado es el mínimo número de individuos vivos (MNIV) (Krebs, 1999). El principio es que los individuos que no fueron capturados en uno o más períodos de muestreo, pero están presentes antes y después del tiempo de muestreo, entonces se incluyen en los conteos de los muestreos comprendidos entre la primera y la última captura, aún cuando no se capturen en ellas (Krebs & Boonstra, 1984).

Un paso importante en el desarrollo metodológico de captura-recaptura es la estimación de parámetros. El estimador de Lincoln-Petersen ya mencionado con anterioridad, considera sólo dos periodos. Sin embargo, cuando el número de periodos aumenta y las historias de captura son grandes resulta casi imposible realizar este tipo de cálculo. Una estrategia ha sido la búsqueda de valores que maximizan la probabilidad (como toda probabilidad varía de 0 a 1) de encontrar los datos tal y como se recolectaron en campo (historias de captura). El proceso esta

basado en la evaluación y el ajuste de valores al azar. Este método iterativo se conoce como de máxima verosimilitud (*Maximum Likelihood Estimator* en inglés) (Lebreton *et al.*, 1992)

Otro aspecto importante en el análisis de datos de captura-recaptura es la selección de modelos. La mayoría de los estudios modernos de este tipo usan el criterio de AIC (*Akaike's Information Criterion* en inglés) para la selección de los modelos candidatos. El AIC es una herramienta estadística basada en el criterio de información de Kullback-Leibler (Burnham & Anderson, 2002) y permite el óptimo balance entre ajuste y precisión, buscando el modelo más parsimonioso.

Un modelo parsimonioso representa un compromiso entre una herramienta de pocos parámetros y modelos estructurales pequeños (esto provoca un modelo sesgado y sobreestimación de la variación muestral) contra herramientas de muchos parámetros y modelos estructurales complejos (esto resulta en la estimación de parámetros con poca precisión y la posible inferencia de efectos falsos).

O'Shea *et al.* (2004) hacen una revisión de 42 estudios poblacionales de murciélagos desde 1950, con información sobre la estimación de supervivencia con métodos de captura-recaptura, en su mayoría realizados en América, seguidos de aquellos de Europa, Asia y Australia. De los 42 estudios sólo cuatro se realizaron con especies de filostómidos, *Artibeus jamaicensis* (Handley *et al.*, 1991), *Carollia perspicillata* (Fleming 1998) y *Desmodus rotundus* (Lord *et al.*, 1976; Linhart, 1973), De igual forma, sólo siete usan modelos basados en estimadores de máxima

verosimilitud, el resto de los trabajos solo incluye reportes de porcentaje de recapturas por periodo, regresiones logísticas, uso de tablas de vida en las que se asume que las tasas de supervivencia son constantes. Algunos usan pruebas de hipótesis nulas, análisis de regresión lineal o pruebas de  $X^2$  y otros trabajos usan métodos *ad hoc*.

Baker *et al.* (2001) mencionan estimaciones de supervivencia en *Nyctophylus geoffroyi*. Hoyle *et al.* (2001) aplican modelos para poblaciones abiertas para evaluar hipótesis biológicas acerca de la supervivencia en *Macroderma gigas*. Sendor & Simon (2003) emplean el mismo tipo de modelos para evaluar el efecto de edad, tiempo, sexo, estación e hibernación en la supervivencia en *Pipistrellus pipistrellus* en Alemania. En otras especies de murciélagos como *Myotis lucifugus*, la supervivencia fue calculada por modelos de captura-recaptura y se obtuvo una tasa de supervivencia de 0.816 para machos y 0.708 para hembras (Keen & Hitchcock, 1980). También en *Myotis sodalis* se ha descubierto que sus poblaciones han declinado a una velocidad de 28% de 1960 a 1975 (Humphrey & Cope, 1977).

En México son pocos los trabajos donde se ha aplicado el método de captura-recaptura y el modelado con estimadores de máxima verosimilitud. Lemos *et al.* (2005) hacen una revisión de las técnicas para estimar parámetros poblacionales y análisis demográficos de poblaciones silvestres. Sánchez-Cordero *et al.* (1997) analizan métodos y modelos para estimar el tamaño poblacional en roedores.

Se han analizado los patrones reproductivos de tres especies de filostómidos (*Glossophaga soricina*, *Artibeus jamaicensis* y *A. lituratus*) en la costa de Guerrero (Ramírez-Pulido *et al.*, 1993). Lopez-Wilchis (1989) describe la tasa de natalidad, supervivencia, mortalidad, estructura de edades, entre otros parámetros poblacionales de *Corynorhinus mexicanus* en Tlaxcala. Ortega & Arita (1999) analizaron la estructura social y movimientos de *Artibeus jamaicensis* por el método de marcaje con bandas.

De los murciélagos filostómidos, *Dermanura tolteca* se distingue por ser una de las especies relativamente abundantes en ciertos ambientes, pertenece a la subfamilia Stenodermatinae, del género *Dermanura* (antes *Artibeus*). A este género pertenecen ocho especies, cuatro de los cuales se encuentran en México. Las otras tres especies del género presentes en territorio nacional son *D. azteca*, *D. phaeotis* y *D. watsoni*. *D. tolteca* incluye tres subespecies: *D. t. hesperus*, *D. t. tolteca* y *D. t. ravus*; la última no se distribuye en México (Webster & Jones, 1982). *D. tolteca* se distribuye desde el oeste de Sinaloa y Durango y este de Nuevo León en México, pasando por Centroamérica hasta el norte de Ecuador (Jones & Carter, 1976). Se le puede encontrar desde 300 hasta los 1750 metros sobre el nivel del mar (Webster & Jones, 1982). Se encuentra asociada a bosques tropicales caducifolios y subcaducifolios y bosques mesófilos de montaña (Iñiguez, 1993; Watkins *et al.*, 1972).

Esta especie ha sido colectada en cuevas (es considerada como una especie no colonial solo forma pequeñas agregaciones), construcciones, bajo las hojas de

plátanos, también ha sido capturada con redes de niebla en bosques tropicales y subtropicales. Explota una serie de plantas y es un frugívoro generalista aunque en ocasiones también considerado como especialista en *Cecropia* (Webster & Jones, 1982). En Costa Rica se alimenta de *Solanum* spp., *Eugenia acapulcensis* y *Ficus* spp. y de otras 14 especies de plantas (Dinerstein, 1986). *D. tolteca* es relativamente poco abundante en los ambientes en los que se ha registrado en México (Briones-Salas *et al.*, 2004; Calderón, 2000; García-García, 2005; Iñiguez, 1993; Navarro & León-Paniagua, 1995; Stoner, 2002) La abundancia de murciélagos frugívoros es de gran importancia ecológica, ya que son dispersores de semillas. Se ha documentado que de 6 a 8 individuos/ha de *Artibeus jamaicensis* pueden transportar hasta 7% de la producción anual de frutos de *Ficus* en una selva, lo cual representa un promedio aproximado de 650 kg (Morrison, 1978a). En Costa Rica la reproducción de *D. tolteca* coincide con la producción de frutos (Dinerstein, 1986).

En México la abundancia de *D. tolteca* se ha registrado como relativamente baja. Representa el 2% del total capturado (n = 413 individuos) en Querétaro (Navarro & León-Paniagua, 1995). El 19.1% del total (n = 624) en la reserva de la Biosfera de Manantlán en Jalisco (Iñiguez, 1993). El 2.8% del total capturado (n = 738) en la reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, donde es considerada como una especie rara (Stoner, 2002). En Oaxaca la abundancia de *D. tolteca* también ha sido baja, representa el 15% del total capturado (n = 219) en la sierra de Ixtlán (Calderón, 2000), el 1.5% de todas las capturas (n = 329) en la sierra Mazateca (Briones-Salas *et al.*, 2004), y el 4% del total capturado (n = 569) en la región de Los Chimalapas (García-García, 2005).

Es evidente la falta de información respecto al tamaño poblacional, la estructura poblacional y en general de varios aspectos ecológicos de *D. tolteca* a pesar de su importancia en los ecosistemas en que esta presente y la distribución en muchas partes de México. El presente estudio aporta información respecto a la ecología de un murciélago característico de hábitos tropicales, así como permitirá proponer patrones en diversos aspectos poblacionales que pueden ser generalizados a otras especies de murciélagos que habitan en los mismos tipos de ambientes.

En este estudio se pretende analizar estructura poblacional (abarcando aspectos como la estructura de edades y proporción de sexos) del murciélago *Dermanura tolteca*. Además, tratando de profundizar en la ecología de la especie se analizan otros aspectos como el tamaño poblacional, patrón reproductivo, condición física y patrón de actividad diaria.

## **2. Objetivo**

### 2.1. Objetivo general

Conocer la estructura poblacional de *Dermanura tolteca* (Saussure, 1860), en el municipio de Santiago Comaltepec, Sierra Norte de Oaxaca, México.

## 2.2. Objetivos específicos e hipótesis

1. Determinar el tamaño poblacional de *Dermanura tolteca* y su fluctuación a través de un ciclo anual.

Ho: no hay variación en el tamaño poblacional durante el periodo de estudio

Ha: la fluctuación poblacional es asincrónica o sincrónica a la estacionalidad (temporada de lluvias y secas).

2. Determinar proporción de sexos de la población

Ho: la proporción de sexos no difiere significativamente de la proporción 1:1.

Ha: los sexos difieren de la proporción 1:1.

3. Establecer la estructura de edades de la población y su variación a través de de las temporadas.

Ho: las categorías de edad son similares.

Ha: las categorías de edad difieren significativamente

4. Analizar la actividad reproductiva y determinar el patrón reproductivo de *Dermanura tolteca* durante las temporadas.

Ho: la actividad reproductiva no esta sincronizada con las temporadas

Ha: la actividad reproductiva esta sincronizada con las temporadas

5. Analizar los horarios de actividad a través de las temporadas

Ho: los horarios de actividad no están relacionados con el cambio estacional

Ha: los horarios de actividad se encuentran relacionados a la temporalidad

6. Evaluar la condición física durante las temporadas.

Ho: la condición física no esta en función de las temporadas

Ha: la condición física esta relacionada con el cambio estacional

### 3. Materiales y métodos

#### 3.1. Área de estudio

El área de estudio se localiza en el paraje conocido como El Mameyal, perteneciente al municipio de Santiago Comaltepec en el distrito de Ixtlán, en la zona conocida como La Sierra Juárez de Oaxaca (Figura 1). Se ubica entre las coordenadas 17° 40' 31.4" latitud norte y 96° 19' 25.1" longitud oeste, a una altitud de 1,042 metros sobre el nivel del mar (msnm).

La Sierra Juárez en Oaxaca alcanza una altitud de 3000 msnm y luego desciende hacia la planicie costera de Veracruz atravesando una serie de tipos de vegetación desde el bosque de pino-encino en las zonas altas, el bosque de niebla en elevaciones medias hasta los bosques tropicales en las zonas bajas (Rzedowski & Palacios, 1977). Considerando la ocupación histórica de esta zona y la extensiva deforestación, es de resaltar el buen estado de conservación en que se encuentran la mayoría de los complejos de vegetación (Dirzo & Miranda, 1991).

La vegetación predominante en la zona de estudio son la selva alta y la selva mediana perennifolia con vegetación secundaria arbustiva y herbácea (SEMARNAT, INEGI & UNAM, 2000). Se menciona para la zona 75 especies de plantas pertenecientes a 43 familias (Boyle, 1996), siendo las más representativas Araceae, Asteraceae, Cecropiaceae, Fabaceae, Lauraceae, Piperaceae y Moraceae.

Los datos de precipitación y temperatura (Figura 2) fueron obtenidos mediante una base de datos del Servicio Meteorológico Nacional, estos datos son históricos de 10 años (1982 a 1985 y de 1991 a 1997). No se pueden obtener datos recientes ya que la estación dejó de funcionar en el año 1997 y no existe otra estación cercana. La estación meteorológica Campamento Vista Hermosa (96° 10'N, 17° 40'W) se ubica a 3 km de la zona de estudio, a una altura de 1,000 msnm (SMN, 2000). Estos datos indican que la temporada seca comprende de los meses de diciembre a mayo (precipitación mensual promedio de 225.53 mm  $\pm$  56.34; temperatura media promedio de 16.66 °C  $\pm$  1.90) y la temporada lluviosa va de los meses de junio a noviembre con una precipitación media mensual de 670.87 mm  $\pm$  110.14 y temperatura media promedio de 17.07 °C  $\pm$  0.82.

Debido a que los datos de temperatura y precipitación para la zona de estudio son históricos y limitados, analizamos el efecto del cambio climático sobre dichas variables. Se realizó una prueba de  $\chi^2$  de los datos históricos (1982 a 1985 y de 1991 a 1997) y actuales (2006) de la estación Ixtlán de Juárez (96° 48'N, 17° 33'W, a una altura de 2000 msnm.) ubicada a 52.4 km. de la zona de estudio (los datos fueron obtenidos de la Comisión Nacional del Agua). La prueba mostró que no hay diferencias significativas en precipitación ( $\chi^2= 17.33$ , g. l. =11, P =0.901) y temperatura ( $\chi^2= 9.77$ , g. l. =11, P =0.449), por lo tanto consideramos que el efecto del cambio climático no es relevante en la zona de estudio y los datos de la estación Campamento Vista Hermosa son válidos para el periodo de muestreo.

### 3.2. *Captura de ejemplares*

Durante mayo de 2006 y abril de 2007 se capturaron los ejemplares con cuatro a ocho redes ornitológicas o redes de niebla, de 6 m x 2.5 m. Por accesibilidad, las redes se colocaron sobre senderos y en cada sesión mensual de muestreo se colocaron en el mismo sitio. La hora de apertura de las redes fue a las 18:00 hrs. (considerada como el periodo de ocaso) y el cierre a las 3:00 hrs. del día siguiente, el periodo de muestreo fue de diez horas.

### 3.3. *Marcaje y liberación*

A cada nuevo ejemplar capturado se le colocó un sujeta-cables de nylon con un número inscrito de color blanco de 2.5 x 100 mm usados como collares (Figura 3). Los collares estaban enumerados del 1 al 100, cuando se sobrepasaba dicho número se le hacía una pequeña perforación al collar para indicar el número 100; de la misma manera se le hacía dos perforaciones para indicar el prefijo 200, así sucesivamente. Para aplicar este tipo de marcas se tuvo cuidado de ajustar el collar al tamaño del cuello del animal para evitar su pérdida, para no provocarle daño o que interfiriera con su alimentación.

### 3.4. *Toma de datos*

Los periodos de captura fueron mensuales, con una duración de cinco noches efectivas de trampeo. La toma de datos se dividió en dos partes:

Datos de los individuos capturados: De cada individuo se determino el sexo, la edad se determina por el grado de osificación de las falanges a contra luz. Las categorías de edad fueron las mismas consideradas por Handley *et al.* (1991) para *Artibeus jamaicensis*, un murciélago filostómido con características ecológicas y taxonómicas cercanas a *Dermanura tolteca*. Las categorías fueron juveniles, subadultos y adultos. Los juveniles se distinguen de las otras categorías por la epífisis de los dedos, ya que no se encuentran osificados, con las uniones abultadas y estrechas, la epífisis aparece traslucida con luz, otras características importantes son el menor tamaño corporal, testículos pequeños de un color claro y cubiertos de pelaje (machos), pezones pequeños, de un color claro y cubiertos de pelaje (hembras). En los subadultos la epífisis de los dedos ya se encuentran osificados, tienen mayor tamaño corporal, los testículos son peludos y de un color claro (machos), las hembras presentan pezones pequeños, claros y peludos, sin rastro de alguna actividad reproductiva (nulípara). Los adultos tienen epífisis osificadas, poseen testículos de mayor tamaño, de un color pigmentado y en la mayoría de los casos sin pelaje (machos), las hembras poseen pezones de mayor tamaño, oscuros, sin pelaje y con rastros de alguna etapa reproductiva.

El estado reproductivo de las hembras se clasifico como no reproductivas, preñadas (mediante palpación se detecto la presencia del feto), lactantes (se determinó cuando los pezones tenían leche y carecían de pelo) y postlactantes (cuando los pezones no tenían leche, se encontraban secos y carentes de pelaje) y los machos se clasificaron como inactivos o activos si tenían los testículos

escrotados (Handley *et al.*, 1991; Kunz *et al.*, 1996b). El pesó se obtuvo con una pezola de una capacidad de 100 gramos (Cuadro 1).

Datos ambientales: lugar de muestreo, hora de apertura y cierre de las redes, el lapso de tiempo que estuvieron abiertas las redes, fase lunar, nubosidad, condición de luz, precipitación y temperatura (Cuadro 2). Los últimos dos parámetros ambientales fueron obtenidos del Servicio Meteorológico Nacional (SMN, 2000). El resto de los parámetros fueron determinados de manera cualitativa siguiendo las recomendaciones de Handley *et al.*, 1991.

### 3.5. Análisis de datos

#### 3.5.1. Esfuerzo de muestreo y capturas

El esfuerzo de captura mensual se calculó multiplicando los metros de red desplegadas por las horas diarias que estuvieron abiertas las redes (Medellín, 1993). El número de capturas mensuales fue relacionado con la temperatura y precipitación mediante una regresión lineal simple y se evaluó la correlación mediante el coeficiente de correlación de Spearman (Zar, 1999).

#### 3.5.2. Estimación del tamaño poblacional y probabilidad de captura

La información recopilada se almaceno en una base de datos que contiene las historias de captura para cada individuo (Cuadro 3), que simplemente es una matriz

de 0's (no captura del ejemplar en un periodo de tiempo) y 1's (captura del ejemplar). Estas historias están relacionadas con las probabilidades de captura que se desean conocer.

Los modelos para poblaciones cerradas están diseñados para estimar la abundancia (tamaño poblacional) y nuestro objetivo fue conocer dicho parámetro, por lo tanto se generaron los modelos ya antes mencionados, que consideran las tres fuentes de variación en la probabilidad de captura y las combinaciones entre ellos (modelo  $M_0$ ,  $M_t$ ,  $M_b$ ,  $M_h$ ,  $M_{tb}$ ,  $M_{th}$ ,  $M_{bh}$ ,  $M_{bh}$  y  $M_{tbh}$ ), propuesto por Otis *et al.* (1978) y White *et al.* (1982) para estimar el tamaño poblacional y la probabilidad de captura. Estos modelos fueron construidos en el programa MARK 5.1 (Cooch & White, 2006).

De los ocho modelos candidatos se seleccionó el mejor modelo mediante el criterio de AIC implementado en MARK; se considera el mejor candidato a aquel que presenta el valor más pequeño de  $AIC_c$  (Buckland *et al.*, 1997; Burnham *et al.*, 1995).

Una vez seccionado el mejor modelo, la estimación de  $\hat{N}$  (tamaño poblacional) y  $\hat{p}$  (probabilidad de captura) mensual, se realizó mediante el programa CAPTURE integrado en MARK (Rexstad & Burnham, 1991)

### 3.5.3. Proporción de sexos y estructura de edades

La proporción de sexos se expresa como el número de machos por hembra y se utilizó una prueba para proporción basada en coeficientes binomiales para evaluar si hay diferencias significativas en la proporción esperada 1:1 (Zar, 1999). La estructura de edades se comparó por medio de una prueba de  $\chi^2$  en el paquete estadístico *Statistica* (StatSoft, 2000). Todas las pruebas se interpretaron con un nivel de significancia de  $\alpha = 0.05$ .

### 3.5.4. Actividad reproductiva

La actividad reproductiva se evaluó primero considerando a las hembras en inactivas y reproductivas (todas aquellas que se encontraban lactantes, postlactantes o preñadas), mediante una prueba de t-Student para evaluar la diferencia en medias de los dos grupos (Zar, 1999). También se analizó si había diferencias significativas entre las hembras reproductivas a través de los meses de muestreo y entre la temporada seca y la de lluvias. Los machos también fueron clasificados en inactivos y reproductivos (todos aquellos que tenían testículos escrotados), y se evaluó si había diferencias entre estos grupos y su variación mensual. Se evaluó la correlación de la actividad reproductiva con la precipitación y temperatura mediante el coeficiente de correlación de Spearman (Zar, 1999).

### 3.5.5. Patrón de actividad diaria

La actividad diaria fue considerada de un periodo de diez horas iniciando a las 18 hrs. y terminando a las 3 hrs. del siguiente día. Se considero este periodo ya que se reporta que los murciélagos disminuye la actividad cercanos al alba (Fenton & Kunz, 1977). Se realizo comparaciones en la actividad diaria de machos y hembras en las dos temporadas mediante un ANOVA (Zar, 1999).

### 3.5.6. Condición física

Para evaluar la condición física sólo se consideraron las medidas de los individuos adultos. Las hembras preñadas fueron consideradas como un grupo diferente en la caracterización de la condición física de la población. Se consideró la masa corporal (en gramos) y el tamaño del antebrazo (en mm.), de la relación de estas dos medidas (masa/antebrazo) se obtuvo un índice de condición que es una medida ponderada para describir la condición física (Harder & Kirkpatrick, 1994). Se evaluó la correlación de este factor durante las dos temporadas con la precipitación y temperatura media anual, mediante el coeficiente de Spearman (Zar, 1999).

## 4. Resultados

### 4.1. Esfuerzo de muestreo

Se realizaron 12 periodos de muestreo, de mayo de 2006 a abril de 2007, lo que representa 60 noches efectivas de muestreo. Las redes estuvieron abiertas de seis de la tarde a tres de la mañana del siguiente día, por lo tanto estuvieron abiertas diez horas efectivas. Esto resultó en un esfuerzo de muestreo total de 20,448 metros de red por hora (Cuadro 4).

Durante la época de lluvias el esfuerzo de muestreo fue de 9,888 mrxh y en la temporada de secas se sumó un total de 10,568 mrxh. El esfuerzo de muestreo promedio mensual para la temporada de secas fue de 1,448 mrxh y para la de lluvias 1,920 mrxh, no hay diferencia en el esfuerzo de muestreo entre las dos temporadas ( $t = 181$ , g. l. = 5,  $P = 0.363$ ). Tampoco hay diferencias significativas entre los meses de muestreo ( $F = 0.90$ , g. l. = 11,  $P = 0.44$ ).

Con el esfuerzo de muestreo se capturaron en la zona 16 especies, *Dermanura tolteca*, *Centurio senex*, *Sturnira ludovici*, *S. liliium*, *Carollia sowelli*, *Artibeus jamaicensis*, *A. intermedius*, *A. lituratus*, *Uroderma bilobatum*, *Chiroderma salvini*, *Glossophaga soricina*, *Choeroniscus godmani*, *Plathyrhinus helleri*, *Vampyressa pussila*, *Vampyrodes caraccioli*, *Myotis keaysi* y *Myotis nigricans*.

#### 4.2. Captura y recaptura

Se capturaron, marcaron y liberaron 167 individuos de *D. tolteca* (Cuadro 5). El mayor número de individuos capturados se presenta en el mes de octubre con 53 (Figura 4). En la temporada de lluvias se capturaron 138 ejemplares y en la seca solo 29, mostrando diferencias significativas entre ambas temporadas ( $t = 3.021$ , g. l. = 5,  $P = 0.029$ ).

Se recapturaron nueve individuos de *D. tolteca*, cinco machos y cuatro hembras, de los cuales ocho fueron adultos y una hembra juvenil. El porcentaje de recaptura fue de 5.1 % (Cuadro 5). Estos nueve individuos fueron recapturados sólo una vez. En octubre se obtuvo el mayor número de recapturas (3).

Ninguna de las marcas de los individuos recapturados presentó daño aparente por mordidas o desgaste físico, solo cierta coloración de las bandas debido al pelaje de los individuos. Tampoco se observó algún daño físico en los ejemplares por efecto de la marca.

Se observó una correlación baja pero significativa entre el número de capturas mensuales y la precipitación mensual ( $r = 0.35$ ,  $P = 0.04$ ) (Figura 5). La correlación entre las capturas y la temperatura mensual (Figura 6) fue baja y no significativa ( $r = 0.23$ ,  $P = 0.63$ ).

#### 4.3. Tamaño poblacional y probabilidad de captura

El mejor modelo fue el  $M_t$  y se usó el estimador de Chao (1989) para datos escasos. Este modelo tuvo valor de  $AIC_c$  de -89.02 y 13 parámetros (Cuadro 6). El  $\delta AIC_c$  fue de 0 (las diferencias entre  $AIC_c$  del modelo respectivo y el más parsimonioso, modelos con  $\delta AIC_c < 7$  pueden ser consideradas aceptables, modelos con  $\delta AIC_c \leq 2$  tienen gran soporte). El peso normalizado- $AIC_c$  (la contribución relativa  $AIC_c$  del modelo particular al  $AIC_c$  del conjunto total de modelos) del modelo  $M_t$  fue de 0.79. El mejor modelo es apoyado en un 395% más que el segundo modelo candidato ( $M_{tb}$ ) con un  $AIC_c$  de -386.36 y 23 parámetros, el resto de los modelos candidatos no son apoyados.

En la estimación de  $\hat{N}$  mensual se excluyeron los meses de mayo, noviembre, diciembre y abril por contar con un tamaño de muestra pequeño o no haber capturado algún organismo en esos meses (Cuadro 7). En el mes de octubre el tamaño poblacional estimado alcanzó el valor más alto ( $\hat{N} = 1,119$ ) y en diciembre el más bajo ( $\hat{N} = 17$ ). La probabilidad de captura fue baja, menor al 5 % durante los periodos de muestreo.

#### 4.4. Proporción de sexos

Se capturaron en total 95 hembras (56.88%) y 72 machos (43.11%). El mayor número de machos y hembras se presenta en el mes de octubre (Figura 7). La proporción de sexos fue de 1:1.32 (Cuadro 8) que no difiere significativamente de la proporción 1:1 ( $X^2 = 2.96$ , g. l. = 1,  $P = 0.088$ ).

En la temporada de lluvias la proporción de sexos fue de 1:1.34 que no difiere de la proporción de 1:1 ( $X^2 = 2.67$ , g. l. = 1,  $P = 0.102$ ) (Cuadro 8), de la misma forma en la temporada seca la proporción fue 1:23, no difiere del 1:1 ( $X^2 = 0.104$ , g. l. = 1,  $P = 0.708$ ).

#### 4.5. Estructura de edades

Se capturaron ejemplares pertenecientes a tres categorías de edad, los adultos representan la mayor proporción con 122 individuos (73%), seguida de los subadultos con 40 (24%) y de los juveniles con 5 (3%). Hay diferencias entre adultos y subadultos ( $X^2 = 2.81$ , g. l. = 11,  $P = 0.007$ ) y entre adultos y juveniles ( $X^2 = 2.50$ , g. l. = 11,  $P = 0.004$ ); sin embargo no hay diferencias entre subadultos y juveniles ( $X^2 = 6.04$ , g. l. = 11,  $P = 0.129$ ). Los machos y hembras adultas son los grupos con mayor número de individuos, seguido de las hembras subadultos, machos subadultos y los juveniles de ambos sexos. (Cuadro 9).

En los meses de agosto y octubre se presenta el mayor número de adultos; los subadultos son más abundantes en septiembre y octubre (Figura 8). No hay diferencias significativas en la estructura de edad de ambas temporadas ( $\chi^2 = 0.59$ , g. l. = 2,  $P = 0.24$ ).

#### 4.6. Actividad reproductiva

De las 95 hembras capturadas, la mayoría se encontraban inactivas ( $n = 64$ , 67.3%) y el resto ( $n = 31$ , 32.6%) se registró con alguna evidencia de actividad reproductiva (Cuadro 10). Hay una clara diferencia entre el número de hembras inactivas y reproductivas ( $t = 2.23$ , g. l. = 11,  $P = 0.047$ ). La mayoría de las hembras reproductivas fueron lactantes ( $n = 12$ ), seguida de las preñadas ( $n = 11$ ) y postlactantes ( $n = 8$ ). Sin embargo, no hay diferencias significativas entre estos tres grupos de hembras reproductivas ( $\chi^2 = 0.96$ , g. l. = 2,  $P = 0.61$ ). El mayor número de hembras reproductivas fueron capturadas en la época de lluvias, con mayor frecuencia en los meses de septiembre y octubre (Figura 9). El mayor número de hembras preñadas se encontró en agosto, las lactantes fueron más abundantes en septiembre y las postlactantes en octubre.

Se capturaron 50 machos inactivos que representan el 69.4% del total de machos capturados ( $n = 72$ ) (Cuadro 10), los machos con actividad reproductiva fueron el 30.5% ( $n = 22$ ). Hay diferencias significativas entre estos dos grupos ( $t = 2.913$ , g. l. = 11,  $P = 0.014$ ). La mayor cantidad de machos con testículos escrotados se registró en los meses de septiembre y agosto (Figura 10).

Se observó que la mayor actividad reproductiva se concentra en la época de lluvias, en los meses de agosto a septiembre, mientras que en la temporada seca, la actividad se presenta en los meses de marzo y abril. Se observó que la presencia de hembras con actividad reproductiva está correlacionada con la precipitación ( $r = 0.57$ ,  $P = 0.004$ ); de las hembras reproductivas, el mayor número de hembras lactantes coincide con los valores de precipitación más altos. No hay correlación entre el número de hembras reproductivas y la temperatura ( $r = 0.01$ ,  $P = 0.7$ ). No existe correlación entre el número de machos con actividad reproductiva y la precipitación ( $r = 0.21$ ,  $P = 0.13$ ). Tampoco entre machos con actividad reproductiva y la temperatura ( $r = 0.01$ ,  $P = 0.68$ )

#### *4.7. Patrón de actividad diaria*

El patrón de actividad diaria de machos es diferente entre las temporadas ( $F = 16.04$ , g. l. =9,  $P = 0.009$ ), lo mismo sucede con las hembras ( $F = 8.22$ , g. l. =9,  $P = 0.03$ ). En el periodo de secas el patrón de actividad diaria de machos y hembras no está sincronizado ( $F = 11.75$ , g. l. =9,  $P = 0.006$ ), ambos sexos muestran mayor actividad a las 3 hrs. (Figura 11 A). En la época de lluvias la actividad de ambos sexos está sincronizada, se observan dos periodos de actividad, uno pequeño a las 23:00. y el mayor a las 3:00; sin embargo, se muestran diferencias significativas ( $F = 40.05$ , g. l. =9,  $P = 0.001$ ) (Figura 11 B).

En la época de secas no se capturaron juveniles, los subadultos no muestran diferencias en el patrón de actividad diaria entre las temporadas ( $F = 4.24$ , g. l. =9,

$P = 0.06$ ), pero los adultos si muestran diferencias entre las temporadas ( $F = 8.35$ , g. l. = 9,  $P = 0.01$ ). En la época de secas la actividad diaria de los subadultos y adultos (Figura 12 A) muestran diferencias significativas ( $F = 15.77$ , g. l. = 9,  $P = 0.002$ ); en lluvias (Figura 12 B) también se muestran estas diferencias ( $F = 11.89$ , g. l. = 9,  $P = 0.009$ ). Los subadultos y juveniles muestran un patrón de actividad no tan definido como lo presentan los adultos.

#### 4.8. Condición física

El índice de condición física promedio de los machos fue 0.44 ( $ES = 0.01$ ) y no difiere significativamente ( $t = -1.8$ , g. l. = 109,  $P = 0.074$ ) al de las hembras ( $\bar{X} = 0.46$ ,  $ES = 0.01$ ) (Cuadro 11). El índice de condición promedio de las hembras preñadas fue de 0.46 ( $ES = 0.01$ ), una masa de 22.54 gr. ( $ES = 0.38$ ) y antebrazo de 40.8 mm ( $ES = 0.38$ ). Las hembras muestran mayor masa (19.04 gr.) que los machos (18.09 gr.), difiriendo significativamente ( $t = -2.22$ , g. l. = 109,  $P = 0.028$ ).

El índice de condición física mensual de los machos no difiere entre las temporadas ( $F = 0.38$ , g. l. = 8,  $P = 0.55$ ), ni el de las hembras ( $F = 0.18$ , g. l. = 7,  $P = 0.68$ ). El índice de condición física mensual de ambos sexos no fue diferente ( $F = 2.40$ , g. l. = 16,  $P = 0.14$ ) (Figura 14A). No se observó correlación entre el índice de condición promedio mensual y la precipitación ( $r = 0.02$ ,  $P = 0.70$ ), tampoco con la temperatura ( $r = 0.17$ ,  $P = 0.25$ ) (Figura 14B). Los machos muestran una masa ligeramente inferior a las hembras en las dos temporadas, excepto en el mes de junio

(Figura 15 A). Los machos capturados en el mes de mayo tuvieron mayor tamaño de antebrazo y los capturados en agosto el menor tamaño (Figura 15 B).

## 5. Discusión

### 5.1. Captura y Recaptura

Se considera que el método de muestreo más eficaz para capturar murciélagos en vuelo son las redes de niebla (Wilson & Russel, 1996), sobre todo para la captura de especies de filostómidos (Kunz *et al.*, 1996; Tuttle, 1976). Pueden ser desplegadas en una variedad de situaciones y son herramientas útiles de captura en bosques densos (Hodgkison *et al.*, 2002; Jones *et al.*, 1996; Kunz & Kurta, 1988). Aunque los metros de red por hora desplegados no fueron similares para ambas temporadas de estudio, no hubo diferencias estadísticamente significativas entre ellas, por lo tanto las aseveraciones y diferencias que se hagan al respecto las consideramos como válidas.

El sistema de marcaje no debe interferir con el comportamiento normal, deberá ser aplicado con facilidad en el campo, fácilmente reconocible e interpretado en la recaptura y que sea lo suficientemente durable para evitar la pérdida de información durante el tiempo que dure el estudio (Kunz, 1996). Comparativamente el método de marcaje empleado tiene ciertas ventajas sobre los métodos comunes empleados. Se ha reportado que las bandas metálicas y de plástico que se colocan en las alas (Baker *et al.*, 2001; Dietz *et al.*, 2006; Herreid *et al.*, 1960; Kunz, 1996)

producen daños severos en el antebrazo de los murciélagos, mientras que los collares con bolas metálicas producen irritación en la piel de los ejemplares (Kunz, 1996). A diferencia de este último que es el más parecido al empleado en este estudio, se observó que los collares de plástico no producen daños físicos de consideración, son prácticos, fácil de adquirir y económicos.

Los estudios realizados con poblaciones no coloniales, muestran tasas bajas de capturas y recapturas. Por ejemplo, *Dermanura phaeotis* tuvo una tasa de recaptura de 4.2% y *Artibeus jamaicensis* de 14.2% en Costa Rica (Heithaus *et al.*, 1975). *A. jamaicensis* mostró una tasa de recaptura de 20 a 50% en Panamá (Gardner *et al.*, 1991). Las tasas de recaptura de *A. jamaicensis* fueron de 5.8% (400 individuos marcados); *A. lituratus* de 9.6% (534); *Glossophaga soricina* de 11.6% (493); y de *D. phaeotis* de 23.5% (64) en la Costa de Guerrero (Ramírez-Pulido & Armella, 1987).

Los estudios realizados en colonias de maternidad y sitios de hibernación muestran un elevado número de individuos marcados, sin embargo también muestran una variable tasa de recaptura. En Nuevo México se capturaron y marcaron cerca de 13 mil individuos de *Tadarida brasiliensis* y se recapturaron 138 individuos (la tasa de recaptura fue de 1%) (McCracken, 2003). Se menciona la captura de cerca de 4,000 individuos de *Myotis grisescens* en cuevas de Alabama y Tennessee, las tasas de recapturas fluctúan de 15 a 40% en las diferentes cuevas (Stevenson & Tuttle, 1981). En una cueva del estado de Puebla se marcaron 796 individuos de *Leptonycteris curasoae* y se tuvo una tasa de recaptura de 2.2%. En

dos minas abandonadas de Tlaxcala se indica la captura y el marcaje de 2,616 individuos de *Corynorhinus mexicanus* con un porcentaje de recapturas de 51.8% y 25.9% para cada una de las minas (López-Wilchis, 1989).

A pesar que el esfuerzo de muestreo claramente no es equiparable con el realizado en los trabajos antes mencionados, el bajo número de capturas y recapturas en este estudio (5.1%) es un claro ejemplo del comportamiento poblacional de muchas especies de murciélagos (O'Shea *et al.*, 2004) y en especial con poblaciones de filostómidos no coloniales (Gardner *et al.*, 1991, Heithaus *et al.*, 1975).

La lluvia fue un factor relacionado con las capturas: en los meses de mayor precipitación se registró el mayor número de capturas y en la temporada seca disminuyó. La lluvia es un factor correlacionado con la fructificación de las plantas (Opler *et al.*, 1976) que son alimento de *D. tolteca*. En Costa Rica el mayor número de hembras de *D. tolteca* se encontraron en los meses de septiembre a octubre, que son los meses de fructificación de la mayoría de las 17 especies de plantas que consume (Dinerstein, 1986). Los valores más altos de fructificación de 25 especies de plantas consumidas por siete especies de filostómidos, incluyendo *D. phaeotis*, se encontraron en los meses de julio y agosto (Heithaus *et al.*, 1975). La temperatura no fue un factor relacionado con las capturas de *D. tolteca*, lo que coincide con lo reportado en la literatura de que la temperatura no es un factor determinante en el ritmo de actividad y reproducción de los filostómidos como lo es la precipitación; ya que se ha mencionado que para murciélagos tropicales la

temperatura no influye tanto como en murciélagos de hábitos templados o boreales (Erkert, 1982; Racey, 1982).

El ámbito hogareño puede ser un elemento que influye en las tasas de captura y recaptura, ya que especies con un ámbito hogareño grande tienen una menor probabilidad de ser capturados que aquellos en el que éste es menor (Kunz & Fenton, 1977; O'Donell, 2001; Vonhof & Fenton, 2004). Se indica que el tamaño del ámbito hogareño de los murciélagos depende de sus sitios de forrajeo y la disponibilidad de alimento, el tamaño corporal y el tamaño de la colonia (Fenton & Kunz, 1977; Greenhall, 1956; Griffin, 1970). Por ejemplo, para *Phyllostomus hastatus* se menciona un ámbito hogareño de aproximadamente 30 km<sup>2</sup>. *A. jamaicensis* se desplaza hasta 10 km en una noche para forrajear en la estación biológica en Chamela, Jalisco (Morrison, 1978b). Esta distancia depende de la densidad y la distribución de árboles del género *Ficus spp.*, el recurso más importante de su dieta. *Corynorhinus townsendii* se mueve hasta 24 km de su sitio de percha a su área de forrajeo (Dobkin *et al.*, 1995). Para *Uroderma bilobatum* y *Glossophaga Commissari*, se menciona también un amplio ámbito hogareño (LaVal, 1970).

Al igual que en la mayoría de los filostómidos (Fenton & Kunz, 1977; Morrison, 1978b), la distribución del recurso alimenticio puede estar afectando a la población de *D. tolteca*, incrementando el ámbito hogareño y provocando movimientos a través de la zona de estudio, lo que disminuye la probabilidad de captura.

## 5.2. Tamaño poblacional y probabilidad de captura

El modelo que mejor se ajustó a los datos fue el  $M_t$ , que considera variaciones de N entre periodos de captura (Otis *et al.*, 1978). El estimador de Chao (1989) es más confiable para datos escasos como los nuestros.

Se detectó variación en la probabilidad de captura debido al efecto temporal y heterogeneidad ( $M_t$  y  $M_{th}$ ) para datos obtenidos de *Thyroptera tricolor* en tres sitios de Costa Rica, el error estándar (ES) fue menor a 8 y  $\hat{N}$  varia de 146 a 50 individuos (Vonhof & Fenton, 2004). Se detectan las mismas fuentes de variación en la probabilidad de captura de *Pipistrellus pipistrellus* y se selecciona el modelo  $M_{th}$  con  $\hat{N} = 23,720$  individuos, un ES = 1, 320 y la  $\hat{p} < 0.025$  (Sendor, 2002).

Como en los trabajos antes mencionado y lo encontrado en el presente trabajo, podemos mencionar que los modelos que integran el tiempo como fuente de variación ( $M_t$ ,  $M_{tb}$  y  $M_{th}$ ) en la probabilidad de captura indican que posiblemente las variaciones temporales del ambiente, como la lluvia, relacionada con la disposición de frutos, temperatura, humedad, luz lunar, nevadas e, incluso nubosidad, pueden ser elementos determinantes en la baja probabilidad de captura. Esto influye en las fluctuaciones poblacionales de los murciélagos, incluyendo a la población estudiada (Fenton & Kunz, 1977; Morrison 1978c; Tamsitt & Valdivieso, 1961; Vonhof & Fenton, 2004).

También se ha estimado la densidad poblacional de algunas especies de murciélagos con diferentes técnicas y modelos. Se estimó el tamaño poblacional de *Artibeus jamaicensis* de 3,800 a 4,500 individuos y una densidad de 200 ind./Km<sup>2</sup> en la isla de Barro Colorado en Panamá, usando un estimador basado en el mínimo número de individuos vivos (Leigh & Handley, 1991). Sin embargo, este estimador requiere un número grande de capturas y asume probabilidades de captura constante (Krebs & Boonstra, 1984), además es un índice negativamente sesgado y los resultados pueden ser engañosos cuando la probabilidad de captura varía mucho (Nichols, 1986; Nichols & Pollock, 1993). Se estimó el tamaño poblacional de *Tadarida brasiliensis* con el índice de Lincoln de 0.5 a cerca de 3 millones de individuos (McCracken, 2003). Se estimó un tamaño poblacional aproximado de 0 a 1,000 individuos de *Corynorhinus mexicanus* mediante el índice de Lincoln y Jolly (López-Wilchis, 1989).

A diferencia de los modelos para poblaciones cerradas, ninguna de las estimaciones antes mencionadas proveen información respecto al sesgo de la estimación, no están fundamentadas en un modelo probabilística sólido y las aseveraciones en las que son construidos los modelos no son explícitos (O'Shea *et al.*, 2004). Los modelos para poblaciones cerradas permiten la medición del sesgo y precisión (McKelvey & Pearson, 2001).

### 5.3. Proporción de sexos

Las características como la proporción de sexos, son indicadores acerca de la estructura social y el sistema de apareamiento de una especie. Se sugiere que *Dermanura tolteca*, al igual que otros filostómidos como *Artibeus jamaicensis*, *Carollia perspicillata*, *Desmodus rotundus*, *Ectophylla alba*, *Phyllostomus discolor*, *P. hastatus* y *Uroderma bilobatum* presentan poliginia (Timm, 1987; Wilkinson & MacCracken, 2003), formándose grupos de harem (Brandbury, 1977). En Puerto Rico, *A. jamaicensis* forma grupos de harem de 2-14 hembras preñadas o lactantes y un macho (Kunz *et al.*, 1983). En Yucatán, los harém están constituidos de 4 a 18 hembras con uno o dos machos asociados a ellos (Ortega & Arita, 2005). La proporción de sexos de una población que manifiesta formación de harem estaría sesgada a una mayor proporción de hembras (Kunz *et al.*, 1983; Ortega & Arita, 1999).

No se encontró esta diferencia en proporción de sexos para *D. tolteca*, aún a través de las temporadas. En una especie que presenta poliginia y formación de harem como *D. tolteca*, se esperaría mayor proporción de hembras; el resultado obtenido podría ser a causa de factores como, que la probabilidad de captura fuese menor en hembras que en los machos debido al comportamiento alimenticio y reproductivo, también que los harem fueran pequeños y, por lo tanto, las diferencias en proporción de sexos no fueran tan evidentes.

No se encontraron diferencias significativas en la proporción de sexos de individuos de *A. jamaicensis* capturados en áreas abiertas (Gardner *et al.*, 1991), coincidiendo con lo encontrado en este trabajo. Las especies que perchan regularmente en cuevas son encontradas en grandes agregaciones a diferencias de aquellas que perchan en árboles, en hojas o en sitios menos estables (Fenton & Kunz, 1977). Se menciona que *D. tolteca* y *D. phaeotis* forman refugios con hojas de plantas de las familias Araceae, Heliconiaceae, Musaceae y Palmae (Timm, 1987). *D. watsoni* también forma estas construcciones y son ocupadas por 2.72 individuos en promedio, además de mostrar baja fidelidad por los sitios de percha (Chaverri & Kunz, 2006; Timm 1987). Los harems de *A. jamaicensis* que perchan en refugios hechos por hojas están constituidos por un macho con una a tres hembras; los harem de *U. bilobatum* están constituidos por un macho y de tres a seis hembras (Kunz & McCracken, 1996) y son menos estables que los conformados dentro de cuevas (Ortega & Arita, 1999).

La proporción de sexos encontrada permite suponer que la población estudiada también forma pequeñas grupos de percha en refugios hechos con hojas de plantas, en la cual la proporción de sexos no difiere significativamente. El tipo de percha que usa es inestable ya que la mayoría es construida con hojas endebles y efímeras, por lo tanto se esperaría que mostrara poca fidelidad y esto afectaría la probabilidad de captura ya discutido anteriormente.

#### 5.4. Estructura de edades

Se destaca la presencia de una mayor proporción de adultos que subadultos y juveniles. Esto se puede deber a que los adultos son más susceptibles de captura. La tasa de recaptura de juveniles de *Carollia perspicillata* es menor que la de los adultos (Fleming, 1988). Los adultos de *A. jamaicensis* representan el 44.7% de las capturas, los subadultos el 28% y los juveniles el 26.6% durante cinco años de muestreo (Gardner *et al.*, 1991).

En *A. jamaicensis* se encontró un mayor número de adultos y subadultos que juveniles (Kunz *et al.*, 1983). El mayor número de individuos capturados de *Leptonycteris curasoae* fueron adultos (>60%) y los juveniles (incluidos subadultos) representaron la menor proporción (<40%), durante dos años de estudio (Galindo *et al.*, 2004). En *L. nivalis* la proporción de adultos varía de 35% al 100% y los subadultos (incluidos juveniles) varían de 40% al 100% en dos años de estudio (Moreno-Valdez, 2004).

La presencia de pocos juveniles puede deberse a la baja probabilidad de supervivencia de esta categoría. La supervivencia de los juveniles de *A. jamaicensis* en el segundo año de vida es de 31%, la supervivencia aumenta cuando pasa al estado subadulto y adulto (Gardner *et al.*, 1991). En otras especies de murciélagos no filostómidos se encontró que la supervivencia de juveniles de *Macroderma gigas* es de 29 a 35% (Hoyle *et al.*, 2001); de 13% a 49% en *Myotis lucifugus* (Humphrey & Cope, 1976); de 53% en *Pipistrellus pipistrellus* (Sendor & Simon, 2003).

Se encontró que el mayor número de juveniles de *D. tolteca* ocurre en junio y julio, los subadultos en septiembre y octubre, y los adultos fueron más abundantes en octubre. En los meses de septiembre y marzo se menciona el mayor número de individuos inmaduros (juveniles y subadultos) de *A. jamaicensis* en Costa Rica, los adultos son abundantes en mayo. Se presenta el mayor número de adultos de *C. perspicillata* en agosto y los inmaduros en octubre (Fleming *et al.*, 1972).

### 5.5. Actividad reproductiva

Se indica que *D. tolteca* tiene un patrón reproductivo poliestro bimodal (Dinerstein, 1986; Timm, 1987; Wilson, 1979). Este patrón está presente en muchos murciélagos frugívoros de la familia Phyllostomidae como *A. jamaicensis*, *A. lituratus*, *D. watsoni*, *D. phaeotis*, *U. bilobatum*, *Sturnira liliium*, *C. perspicillata*, *G. soricina* y *Platyrrhinus helleri* (Fleming, 1972). Se caracteriza por presentar dos ciclos de estro durante el año, uno al inicio de la estación lluviosa (marzo-abril) y el otro al final (julio-agosto) (Hill & Smith, 1998), presentando picos bimodales de preñes y lactación (Fleming, 1972). En la sierra de Manantlán se registro la presencia de hembras preñadas en junio, hembras lactantes y postlactantes en marzo, abril y agosto (Iñiguez, 1993). En Costa Rica las hembras lactantes son abundantes en mayo y junio y de agosto a octubre (Dinerstein, 1986).

El patrón de reproducción encontrado en este estudio coincide con lo mencionado en otros estudios para *D. tolteca* (Dinerstein, 1986; Fleming, 1972; Iñiguez, 1993). El primer periodo de nacimientos es probable que ocurra a mitad de

la época de lluvias, entre agosto y septiembre. A pesar de que no se encontraron hembras lactantes en el periodo de secas, si se encontraron hembras preñadas en marzo y abril. Es probable que el segundo periodo de nacimientos ocurra al final de la temporada de secas y el inicio de la lluviosa, entre mayo y junio.

En zonas tropicales la fructificación de muchas plantas es estacional y la abundancia de especies de filostómidos frugívoros esta influenciada por la presencia del recurso alimenticio; esta relación coevolutiva determina la mayoría de los procesos ecológicos de los murciélagos (Heithaus *et al.*, 1975, Hernandez-Conrique *et al.*, 1997; Janzen, 1967). La correlación significativa entre el número de hembras activas y la precipitación confirma la hipótesis de que los periodos de nacimiento y lactación de las hembras estan sincronizados con la época de lluvias, donde hay mayor abundancia de frutos y disponibilidad de nutrientes (Dinerstein, 1986; Fleming, 1972).

#### 5.6. Patrón de actividad diaria

Se encontró que *D. tolteca* presenta un patrón bimodal de actividad, iniciando tres horas después del ocaso, con la mayor actividad a las cinco horas y diez horas después del ocaso. Sin embargo por los pocos datos, desconocemos el comportamiento antes del alba. El patrón encontrado en *D. tolteca* coincide con lo reportado para murciélagos filostómidos, vespertiliónidos y molósidos de hábitos tropicales.

Basados en capturas con redes de niebla y detectores ultrasónicos se menciona que los murciélagos embalanúridos, mormopidos, vespertiliónidos y molósidos son más activos alrededor del crepúsculo o en el alba, y los filostómidos son más activos después del crepúsculo, a lo largo de la noche hasta cerca de unas horas antes del alba (Fenton & Kunz, 1977).

El patrón bimodal es característico en murciélagos insectívoros como *Lasiurus borealis*, *Myotis myotis*, *Molossus molossus*, *M. ater* y en algunos frugívoros como *C. perspicillata* y *D. rotundus* (Erkert, 1982). En la costa de Guerrero *D. phaeotis* muestra picos de actividad dos horas después del ocaso; *A. lituratus*, *A. jamaicensis* y *G. soricina* tienen picos de actividad después de tres horas al ocaso (Ramírez-Pulido & Armella, 1987). En Panamá *Macrophyllum macrophyllum* tiene el pico de actividad más altos a las 19 hrs. justo después del ocaso y antes del alba a las 05:00 hrs. (Weinbeer *et al.*, 2006). En Costa Rica *A. jamaicensis* presenta una actividad bimodal con picos a la 03:00 hrs. y 8 hrs. después del ocaso, este mismo patrón bimodal se observa en *G. soricina* (LaVal, 1970).

### 5.7. Condición física

Encontramos que las hembras de *D. tolteca* tienen mayor masa corporal que los machos, estas diferencias se han mencionado en muchas especies y ha sido atribuidas a una mayor demanda energética, ya que las alas de las hembras deben soportar mayor peso en etapas de preñes, debido al transporte de crías o de frutos a

sitios de percha (Galindo *et al.*, 2004; Moreno-Valdez *et al.*, 2004; Speakman & Thomas, 2003).

No se encontraron cambios estacionales en masa corporal de los individuos de *D. tolteca*, los cambios pueden dar indicios de la disponibilidad de alimento, como los encontrados en *C. perspicillata*, *L. curasoe* y *L. nivalis* (Ceballos *et al.*, 1997; Fleming, 1998; Moreno-Valdez *et al.*, 2004). El tamaño del antebrazo puede ser un elemento que refleje los cambios en edad de los individuos (Ceballos *et al.*, 1997; Taft & Handley, 1991). Esta medida en las hembras de *A. jamaicensis* fue significativamente mayor al de los machos (Taft & Handley, 1991). El índice de condición física al integrar el tamaño de antebrazo y masa puede darnos indicios de un dimorfismo sexual, el cual no fue encontrado en *D. tolteca*, como lo encontrado en *Artibeus jamaicensis* (Taft & Handley, 1991).

## 6. Conclusiones

Se encontró una baja tasa de capturas y recapturas de *Dermanura tolteca*, este resultado es un claro ejemplo del comportamiento poblacional de muchas especies de filostómidos y en general de los murciélagos. La lluvia es un factor relacionado con el número de capturas.

El modelo poblacional que permite la variación temporal en la probabilidad de captura (Mt) fue el que mejor se ajustó a los datos de *D. tolteca*. Las fluctuaciones temporales del ambiente son elementos determinantes en la probabilidad de captura.

Es de resaltar las ventajas del uso de modelos para poblaciones cerradas en la estimación del tamaño poblacional.

La proporción entre machos y hembras no mostró diferencias significativas, se esperaría un mayor número de hembras en especies poliginas que forman harems como lo es *D. tolteca*. Se destaca la presencia de una mayor proporción de adultos que subadultos y juveniles.

Se encontró que *D. tolteca* muestra un patrón de reproducción poliestro bimodal, ocurriendo el primer periodo de nacimientos entre agosto y septiembre y el segundo periodo entre mayo y junio.

La actividad diaria de *D. tolteca* se caracteriza por dos periodos de mayor actividad cinco horas y diez horas después del ocaso, este mismo patrón bimodal se presenta en *Carollia perspicillata* y *Desmodus rotundus*.

Las hembras muestran mayor masa corporal que los machos, estas diferencias se atribuyen a la mayor demanda energética. No se encontraron cambios estacionales en masa corporal de los individuos de *D. tolteca*.

El estudio poblacional de los murciélagos puede dar indicios de la importancia ecológica de estos organismos en los ecosistemas y el impacto de las actividades antropogénicas sobre dichas poblaciones. Este tipo de estudios pueden servir para tomar medidas de protección adecuadas en la zona.

## 7. Literatura citada

- Baker, G. B., L. F. Lumsden, E. B. Dettmann, N. K. Schedvin, M. Schulz, D. Watkins & L. Jansen. 2001. The effect of forearm bands on insectivorous bats (Microchiroptera) in Australia. *Wildlife Research*, 28: 229-237.
- Begon, M., M. Mortimer & D. J. Thompson. 1996. Population Ecology: a unified study of animals and plants. Blackwell Science. 247 p.
- Brandbury, J. W. 1977. Social organization and communication. *in*: Biology of bats (W. A. Wimsatt, ed.). Academic Press, New York. 651 p.
- Briones Salas M. & V. Sánchez Cordero. 2004. Mamífero. Pp. 423-447. *in*: Biodiversidad de Oaxaca (A. J. García Mendoza, M. J. Ordóñez y M. Briones-Salas eds.), Instituto de biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-Wold Wildlife Found. México.
- Briones Salas M., V. Sánchez Cordero & A. Santos Moreno. 2004. Diversidad de murciélagos en el gradiente altitudinal de la sierra Mazateca, Oaxaca, México. Pp. 65-74, *In*: Contribuciones mastozoológicas en homenaje a Bernardo Villa (V. Sánchez-Cordero y R. A. Medellín. Eds.), Instituto de Biología e Instituto de Ecología, UNAM, México. 500 p.
- Boyle, B. L. 1996. Changes on altitudinal and latitudinal gradients in Neotropical montane forest. Dissertation Doctoral. Washington University. USA. Pp. 1-73.
- Buckland, S. T., K. P. Burnham & N. H. Augustin. 1997. Model selection: An integral part of inference. *Biometrics*, 53: 603-618.
- Burnham K., G. C. White & D. R. Anderson. 1995. Model selection strategy in the analysis of capture-recapture data. *Biometrics*, 51: 888-898.
- Burnham, K. P. & D. R. Anderson. 2002. Model Selection and Inference: A practical information theoretic approach. Springer-Verlag, New York. 488 p
- Calderón, P. J. M. 2000. Diversidad y estructura de comunidades de Quirópteros en Ixtlán, sierra norte de Oaxaca. Tesis de Licenciatura. Instituto Tecnológico Agropecuario de Oaxaca. México. 79 p.

- Ceballos, G., J. Arroyo Cabrales & R. Medellín. 2005a. Lista sistemática de las especies. Pp. 73-95, *in*: Los mamíferos silvestres de México (G. Ceballos y G. Oliva, Eds.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Fondo de Cultura Económica. Mexico. 987 p.
- Ceballos, G., J. Arroyo Cabrales, R. Medellín, L. Medrano & G. Oliva. 2005b. Diversidad y conservación de Mamíferos de México. Pp. 21-95, *in*: Los mamíferos silvestres de México (G. Ceballos y G. Oliva, Eds.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Fondo de Cultura Económica. Mexico. 987 p.
- Chaverri, G. & T.H. Kunz. 2006. Roosting ecology of the tent-roosting bat *Artibeus watsoni* (Chiroptera: Phyllostomidae) in southwestern Costa Rica. *Biotropica*, 38: 77-84.
- Chao, A. 1989. Estimating population size for sparse data in capture-recapture experiments. *Biometrics*, 45: 427-438.
- Cooch, E. & G. White. 2006. Program MARK. Analysis of data from marked Individuals. A gentle introduction. 5th. ed. Ithaca, New York. 284 p.
- Dietz, C., I. Dietz, T. Ivanova & B. M. Siemers. 2006. Effects of forearm bands on horseshoe bats (Chiroptera: Rhinolophidae). *Acta Chiropterologica*, 8: 523-535.
- Dinerstein, E. 1986. Reproductive ecology of fruit bats and seasonality of fruit production in a Costa Rican cloud forest. *Biotropica*, 18: 307-318.
- Dirzo, R. & Miranda. 1991. El límite Boreal de la selva tropical húmeda en el Continente Americano. Contracción de la vegetación y solución de una controversia. *Interciencia*, 16: 240-247.
- Dobkin, D. S., R. D. Gettinger & M. G. Gerdes 1995. Springtime movements, roost use, and foraging activity of Townsends's big-eared bat (*Plecotus townsendii*) in central Oregon. *Great Basin Naturalist*, 55: 315-321.
- Erkert, H. G. 1982. Ecological aspects of bat activity rhythms. Pp. 201-242, *in*: Ecology of bats (T. H. Kunz, ed.). Plenum Press, New York.
- Estrada, AR. Coates-Estrada & F. Meritt Jr. 1993. Bat species richness and abundance in tropical rain forest fragments and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography*, 16: 309-318.

- Espinosa Medinilla, E., A. Anzures Dadda, & E. Cruz Aldan. 1998. Mamíferos de la reserva de la biosfera El Triunfo, Chiapas. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 3: 79-88.
- Fenton, B. M. 1997. Science and the conservation of bats. *Journal of Mammalogy*, 78: 1-14.
- Fenton, M. B. & T. H. Kunz. 1977. Movements and behavior. Pp. 351-364, *in*: Biology of bats of the New World family Phyllostomidae, part II (R. J. Baker, J. K. Jones, Jr. and D. C. Carter, eds). *Special Publications of the Museum, Texas Tech University*, 7: 1-364.
- Findley, J. S. 1993. Bats: A community perspective, Cambridge University Press Great Britain. 167 p.
- Fleming, T. H. 1988. The short-tailed fruit bat. University of Chicago Press, Chicago.
- Fleming, H. T., E. T. Hooper & D. E. Wilson. 1972. Three Central American bats communities: structure, reproductive cycles and movement patterns. *Ecology*, 53: 555-569.
- Galindo, C. G., A. Sánchez Q., R. H. Quijano & L. G. Herrera M. 2004. Population dynamics of a resident colony of *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae) in central Mexico. *Biotropica*, 36: 382-391.
- García García, J. L. 2005. Diversidad y estructura de comunidades de Quirópteros en San Miguel Chimalapa, Oaxaca. Tesis de Licenciatura. Instituto Tecnológico del Valle de Oaxaca. México. 86 p.
- García Mendoza, A. J. 2004. Integración del conocimiento florístico del estado. Pp. 305-325, *in*: Biodiversidad de Oaxaca (A. J. García-Mendoza, M. J. Ordóñez y M. Briones-Salas, eds.). Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, México.
- Gardner, A. L., C. O. Handley Jr., & D. E. Wilson. 1991. Survival and relative abundance. Pp. 53-75. *in*: Demography and natural history of the common fruit bat, *Artibeus jamaicensis*, on Barro Colorado Island, Panamá (C. O. Handley Jr., D. E. Wilson, and A. L. Gardner, eds.). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 511: 1-173.
- Greenhall, A. M. 1956. The food of some Trinidad fruit bats (*Artibeus* and *Carollia*). *Journal Agriculture Society*, 56: 424-447.
- Griffin, D. R. 1970. Migration and homing of bats. Pp. 233-264, *In*: Biology of bats (W. A. Wimsatt, ed.). Academic Press. New York, 1: xii+1-406.

- Handley, C. O. Jr., D. E. Wilson & A. L. Gardner. 1991. Demography and natural history of the common fruit bat *Artibeus jamaicensis*, on Barro Colorado Island, Panamá. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 511: 1-173.
- Harder, J. D. & R. L. Kirkpatrick. 1994. Physiological methods in wildlife research. Pp. 275-306, in: Research and management techniques for wildlife and habitats (T. A. Bookhout, ed.). 5th ed. The Wildlife Society, Bethesda, Maryland.
- Heithaus, E. R., T. H. Fleming & P. A. Opler. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology*. 56: 841-854.
- Hernández Conrique, D., L. Iñiguez Dávalos & J. F. Storz. 1997. Selective feeding by Phyllostomid fruit bats in a subtropical montane cloud forest. *Biotropica*, 29: 376-379.
- Herreid, C. F., R. B. Davis & H. L. Short. 1960. Injuries due to bat banding. *Journal of Mammalogy*, 41: 398-400.
- Hill, J. E. & J. D. Smith. 1998. Bats, a natural history. University of Texas Press Austin. 243 p.
- Hodgkison, R., D. Ahmad, S. Balding, T. Kingston, A. Zubaid, & T. H. Kunz. 2002. Capturing bats (Chiroptera) in tropical forest canopies. Pp. 160-167, in: The Global Canopy Programme Handbook: Techniques of Access and Study in the Forest Roof (A. W. Mitchell, K. Secoy, and T. Jackson, eds.). Global Canopy Programme, Oxford, 248 pp.
- Hoyle, S. D., A. R. Pople, & G. J. Toop. 2001. Mark-recapture may reveal more about ecology than about population trends: Demography of a threatened ghost bat (*Macroderma gigas*) population. *Austral Ecology*, 26:80-92.
- Humphrey, S. R. & J. B. Cope. 1976. Population ecology of the little brown bat, *Myotis lucifugus*, in Indiana and north-central Kentucky. *American Society of Mammalogists Special Publication*, 4: 1-81.
- Humphrey S. & J. Cope. 1977. Survival rates of the endangered indiana bat, *Myotis sodalis*. *Journal of Mammalogy*, 58:32-26.
- Iñiguez, L. I. 1993. Patrones Ecológicos en la comunidad de murciélagos de la sierra de Manantlán. Pp 355-370, in: Avances en el estudio de los mamíferos de México (R. A. Medellín y G. Ceballos, eds). Asociación Mexicana de mastozoología A. C. México. 464 p.

- Janzen, D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution*, 21: 620-637.
- Jones, J. K. & D. C. Carter. 1976. Annotated checklist, with keys to Subfamilies and Genera. Pp. 7-38, *in*: Biology of bats of the New World family Phyllostomidae, part I (R. J. Baker, J. K. Jones, Jr. and D. C. Carter, eds). *Special Publications of the Museum, Texas Tech University*, 10: 7-38.
- Jones, C. W., J. McShea, M. J. Conroy & T. H. Kunz. 1996. Capturing mammals. Pp.115-155. *in*: Measuring and monitoring biological diversity (D. E. Wilson, F. R. Cole, F. D. Nichols, R. Rudrin and M. S. Foster, Eds.). Smithsonian Institution Press. Washington. D.C. 400 p.
- Keen, R. & H. Hitchcock. 1980. Survival and longevity of the little brown bat (*Myotis lucifugus*) *Journal of Mammalogy*, 61: 1-7.
- Krebs, C. J. 1999. *Ecological Methodology*, Addison Wesley Longman, USA, pp 620.
- Krebs, C. J. & R. Boonstra, 1984. Trapability estimates for mark-recapture data. *Journal of Zoology*, 62: 2440-2444.
- Kunz, T.H. 1996. Methods of marking bats. Pp. 304-310, *in*: Measuring and monitoring biological diversity standard methods for mammals (D.E. Wilson, J. Nichols, R. Rudrin, R. Cole, and M. Foster, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 400 p.
- Kunz, T. H., & G. F. McCracken. 1996. Tents and harems: apparent defense of foliage roosts by tent-making bats. *Journal of Tropical Ecology*, 12:121-137.
- Kunz, T. H., C. R. Tidemann & G. C. Richards. 1996a. Small Volant mammals. Pp. 122-155, *in*: Measuring and Monitoring Biological diversity standard methods for mammals (D.E. Wilson, J. Nichols, R. Rudrin, R. Cole, and M. Foster, eds). Smithsonian Institution Press, Washington. DC. 400 p.
- Kunz, T.H., C. Wemmer & V. Hayssen 1996b. Sex, age and reproductive condition of mammals. Pp. 279-290, *in*: Measuring and monitoring biological diversity standard methods for mammals (D.E. Wilson, J. Nichols, R. Rudrin, R. Cole, and M. Foster, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 400 p.
- Kunz, T. H. 2003. Censusing Bats: Challenges, Solutions, and Sampling Biases. Pp. 9-19, *in*: Monitoring trends in bat populations of the United States and territories problems and

- prospects (O'Shea, T.J. and Bogan, M.A., eds.). U.S. Geological Survey, Biological Resources Discipline, Information and Technology Report, USGS/BRD/ITR--2003-0003, 274 p.
- Kunz, T. H., P. V. August & C. D. Burnett. 1983. Harem social organization in cave roosting *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Biotropica*, 15:133-138.
- Kunz, T. H. & A. Kurta. 1988. Capture methods and holding devices. Pp. 1-29, *in*: Ecological and behavioral methods for study of bats. Smithsonian Institution Press. Washington. DC.
- LaVal, R. K. 1970. Banding returns and activity periods of some Costa Rica bats. *Southwestern Naturalist*, 15: 1-10.
- Lebreton, J., K. P. Burnham, J. Clobert & D. R. Anderson, 1992: Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 62: 67-118.
- Leigh, E. G. Jr., & C. O. Handley Jr. 1991. Population estimates. Pp. 77-87, *in*: Demography and natural history of the common fruit bat, *Artibeus jamaicensis*, on Barro Colorado Island, Panamá (C. O. Handley Jr., D. E. Wilson, and A. L. Gardner, eds.). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 511: 1-173.
- Lemos Espinal, J. A., R. I. Rojas Gonzáles & J. J. Zúñiga Vega. 2005. Técnicas para el estudio de poblaciones de fauna silvestre. Universidad Autonoma de Mexico- Comision Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 157 p.
- Lopez Wilchis, R. 1989. Biología de *Plecotus mexicanus* (Chiroptera: Vespertilionidae) en el estado de Tlaxcala, México. Tesis Doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México. 227 p.
- McKelvey, K. S. & D. E. Pearson. 2001. Population estimation with sparse data: the role of estimators versus indices revisited. *Canadian Journal of Zoology*, 79: 1754-1765.
- Medellín, R. A. 1993. Estructura y diversidad de una comunidad de murciélagos en el trópico húmedo mexicano. Pp. 333-354, *in*: Avances en el estudio de los mamíferos de México (R. A. Medellín y G. Ceballos, eds). Asociación Mexicana de mastozoología A. C. México. 464 p.
- Medellín, R. A. 1994. Mammals diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, México. *Conservation Biology*, 8: 780-799.

- Medellín R. A., M. Equihua & M. A. Amin. 2000. Bat Diversity and Abundances as Indicators of Disturbance in Neotropical Rainforests. *Conservation Biology*, 14: 1666-1675.
- Moreno Valdez, A., R. L. Honeycutt & W. E. Grant. 2004. Colony dynamics of *Leptonycteris nivalis* (mexican long-nosed bat) related to flowering agave in northern México. *Journal of Mammalogy*, 85: 453-459.
- Morrison, D. W. 1978a. Foraging ecology and energetics of the frugivorous bat *Artibeus jamaicensis*. *Ecology*, 59: 716-723.
- Morrison, D. W. 1978b. Influence of habitat on foraging distances of the fruit bat, *Artibeus jamaicensis*. *Journal of Mammalogy*, 59:622-624.
- Morrison, D. W. 1978c. Lunar phobia in a Neotropical fruit bat, *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Animal behaviour*, 26: 852-855.
- Navarro, D. & L. León Paniagua. 1995. Community structure of bats along an altitudinal gradient in tropical eastern México. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 1: 9-21.
- Neal, D., 2004. Introduction to population biology. Cambridge University Press, 293 p.
- Nichols, J. D. 1992. Capture-Recapture Models. *Bioscience*, 42: 42-102.
- Nichols, J. D. 1986. On the use of enumeration estimators for interspecific comparisons, with comments on a "trappability" estimator. *Journal of Mammalogy*, 67: 590-593.
- Nichols, J. D. & K. H. Pollock. 1993. Estimation methodology in contemporary small mammal capture-recapture studies. *Journal of Mammalogy*, 62: 253-260.
- O'Donnell, C. F. J. 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. & H. Arita. 1999. Structure and social dynamics of harem groups in *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy*, 80:1173-1185.
- O'Shea, T. J., L. Ellison & R. Thomas 2004. Survival estimation in bats: Historical overview, critical appraisal, and suggestions for new approaches. Pp. 297-336, *in*: Sampling Rare or Elusive Species (W. L. Thompson, Ed). Island press. Washington, Covelo, London. 430 p.
- Opler, P. A., G.W. Frankie & H. G. Baker. 1976. Rainfall as a factor in the release, timing and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography*, 3: 231-236.

- Otis, D. L., K. P. Burnham, G. C. White & D. R. Anderson. 1978. Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monographs*, 62:1-135.
- Pollock. K. H. 1982. A capture-recapture design robust to unequal probability capture. *Journal of Wildlife Management*, 46: 752-757.
- Racey, P. A. 1982. Ecology of bat reproduction. Pp. 201-242, *in*: Ecology of bats (T. H. Kunz, ed.). Plenum Press, New York.
- Ramírez Pulido, J. & M. A. Armella. 1987. Activity patterns of Neotropical bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in Guerrero, Mexico. *Southwestern Naturalist*, 32: 363-370.
- Ramírez Pulido, J., M. A. Armella & A. Castro Campillo. 1993. Reproductive patterns of three Neotropical bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in Guerrero, Mexico. *Southwestern Naturalist*, 38: 24-29.
- Rexstad, E. & K. Burnham. 1992. User's guide for interactive program CAPTURE. Fort Collins. Colorado Cooperative Fish and Wildlife Research Unit, Colorado State University. 29 p.
- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerógamica de México. Pp.129-145, *in*: Diversidad biológica de México. Orígenes y distribución (T. P. Ramamoorthy y R. Bye). Instituto de Biología, UNAM, México.
- Rzedowski, J. & Palacios Chávez. 1977. El bosque de *Engelhardtia (Oreomunnea) mexicana* en la región de La Chinantla (Oaxaca, México): una reliquia del Cenozoico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 36: 93-123.
- Sánchez-Cordero, V. 2001. Elevation gradients of diversity for rodents and bats in Oaxaca, Mexico. *Global Ecology and Biogeography*, 10: 63-76.
- Sánchez-Cordero, V., G. Magaña C. & M. A. Briones. 1997. Modelos de captura y recaptura en cinco especies de roedores. Pp. 297-324, *in*: J. Arroyo-Cabrales y O. J. Polaco (Coords.). *Homenaje al Profesor Ticul Álvarez* Instituto Nacional de Antropología e Historia, Colección Científica. 391 p.
- Secretaría de Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca (SEMARNAP), Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI) e Instituto de Geografía, Universidad Nacional

- Autónoma de México (UNAM). 2000. Inventario Forestal Nacional 2000-2001. Escala 1:250000. Instituto de Geografía, UNAM, México.
- Servicio Meteorológico Nacional. 2000. ERICK 2, base de datos meteorológico.
- Sendor, T. 2002. Population ecology of the pipistrelle bat (*Pipistrellus pipistrellus* Schreber, 1774): the significance of the year-round use of hibernacula for life histories. Dissertation Doctoral. Philipps-Universität Marburg, Germany. 146 p.
- Sendor, T. & M. Simon. 2003. Population dynamics of the pipistrelle bat: Effects of sex, age and winter weather on seasonal survival. *Journal of Animal Ecology*, 72: 308-320.
- Sosa Escalante, J. 1997. Ecología de la comunidad de mamíferos de la Península de Yucatán. Tesis de Maestría en Ciencias. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 190 p.
- Speakman, J. R. & D. W. Thomas. 2003. Physiological ecology and energetics of bats. Pp. 430-492, *in*: Bat Ecology (T. H. Kunz & M. B. Fenton, eds.). The University of Chicago Press. USA
- STATSOFT, INC. 2000. Statistica for Windows. Tulsa, Oklahoma, USA.
- Stoner, K. E. 2002. Murciélagos nectarívoros y frugívoros del bosque tropical caducifolio de la Reserva de Biosfera Chamela-Cuixmala. Pp. 379-395, *in*: Historia Natural de Chamela (F. A. Noguera, J. H. Vega Rivera, A. N. Garcia Aldrete, M. Q. Avendaño, eds). Instituto de Biología, UNAM, México.
- Taft, L. K. & C. O. Handley Jr. 1991. Reproduction on Barro Colorado Island. Pp. 43-52, *in*: Demography and natural history of the common fruit bat, *Artibeus jamaicensis*, on Barro Colorado Island, Panamá (C. O. Handley Jr., D. E. Wilson, and A. L. Gardner, eds.). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 511: 1-173.
- Tamsitt, J. R. & D. Valdivieso. 1961. Notas sobre actividades nocturnas y estados de reproducción de algunos quirópteros de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 9: 219-225.
- Timm, R. M. 1987. Tent construction by bats of the genera *Artibeus* and *Uroderma*. Pp. 187-212, *in*: Studies in Neotropical Mammalogy: essay in Honor of Philip Hershovitz (B. D. Patterson & R. M. Timm, eds). *Fieldiana Zoology*, 39: 187-212.

- Tuttle, M. D. 1976. Collecting techniques. Pp. 71-88, *in*: Biology of bats of the New World family Phyllostomidae, part I (R. J. Baker, J. K. Jones, Jr. and D. C. Carter, eds). *Special Publications of the Museum, Texas Tech University*, 10: 7-38.
- Vonhof, M. J. & M. B. Fenton. 2004. Roost availability and population size of *Thyroptera tricolor*, a leaf-roosting bat, in north-eastern Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 20: 291–305.
- Watkins, L. C., J. K. Jones, Jr & H. H. Genoways. 1972. Bats de Jalisco, Mexico. *Special Publication of the Museum of Texas Tech University*, 1:1-44.
- Webster, W. D. & J. K. Jr. Jones. 1982. *Artibeus toltecus*. *Mammalian Species*, 178: 1-3.
- Weinbeer, M., C. F. J. Meyer & E. K. V. Kalko. 2006. Activity pattern of the trawling phyllostomid bat, *Macrophyllum macrophyllum*, in Panama. *Biotropica*, 38: 69-76.
- Wilson, D. E. 1979. Reproduction patterns. Pp:317-378, *in*: Biology of bats of the New World family Phyllostomidae, part III (R. J. Baker, J. K. Jones, Jr. and D. C. Carter, eds). *Special Publications of the Museum, Texas Tech University*, 16: 1-441.
- Wilkinson, G. S. & G. F. MacCracken. 2003. Bat and ball: sexual selection and sperm competition in the Chiroptera. Pp. 128-155, *in*: Bat Ecology (T. H. Kunz & M. B. Fenton, eds.). The University of Chicago Press. USA.
- White, C. G., R. Anderson, K. P. Burnham & D. L. Otis. 1982. Capture-recapture and removal methods for sampling closed populations. Los Alamos National Laboratory, LA-8787-NERP. Los Alamos, New Mexico.
- Zar, H. H. 1999. Biostatistical Analysis. 4<sup>a</sup>. ed. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey. xii+663+212+11+23 p.

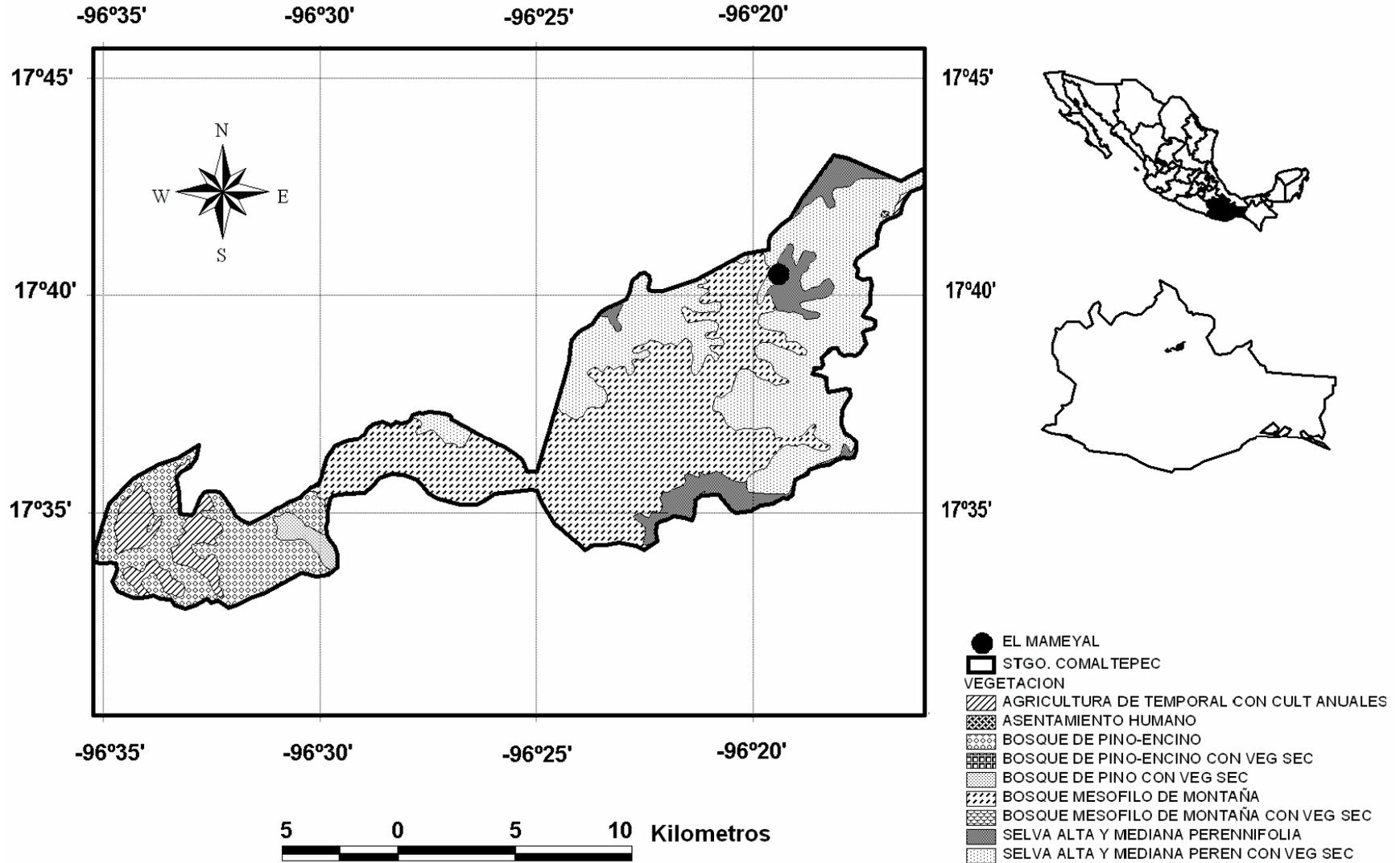


Figura 1. Ubicación geográfica del Municipio de Santiago Comaltepec, Sierra Juárez, Oaxaca.

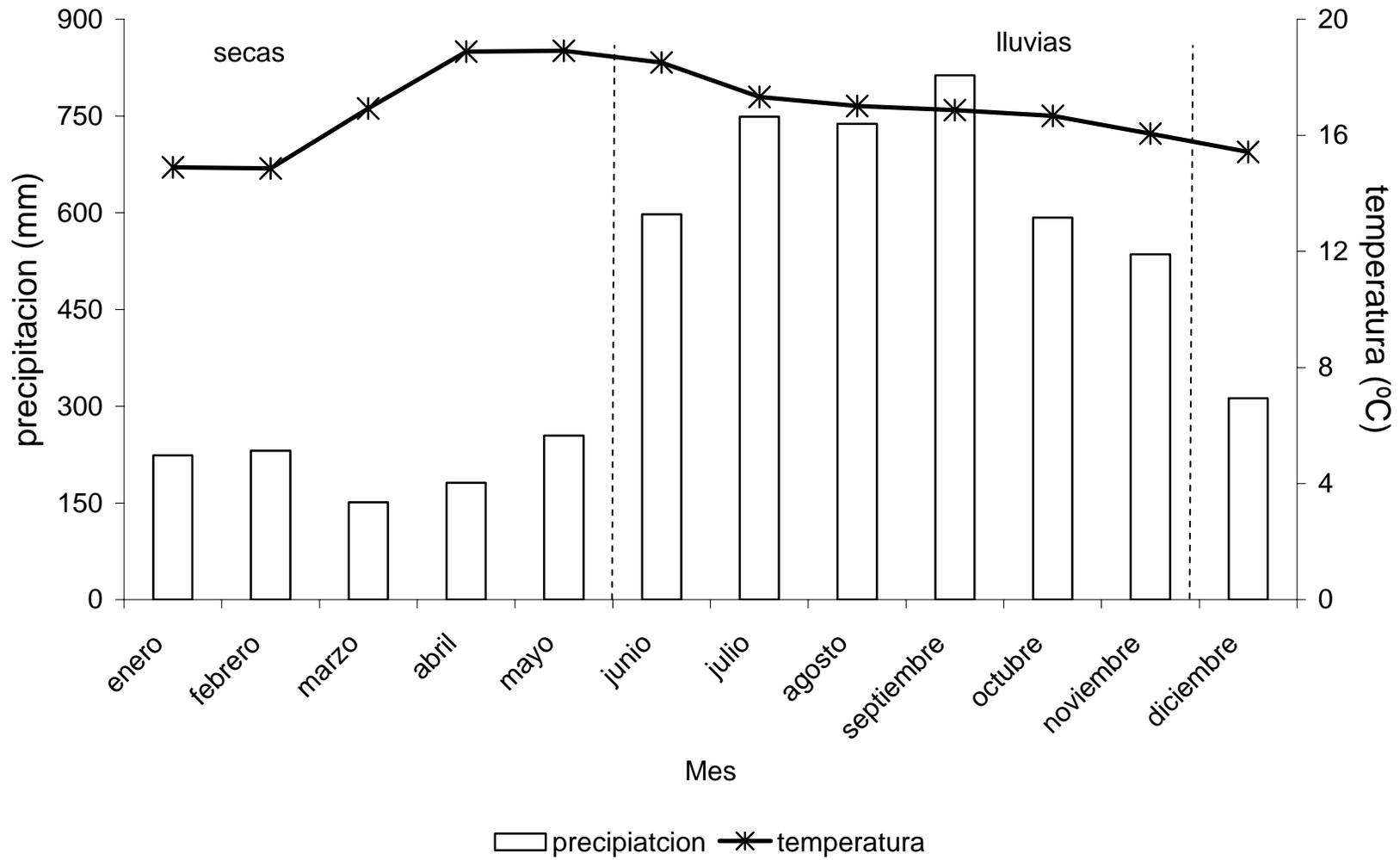
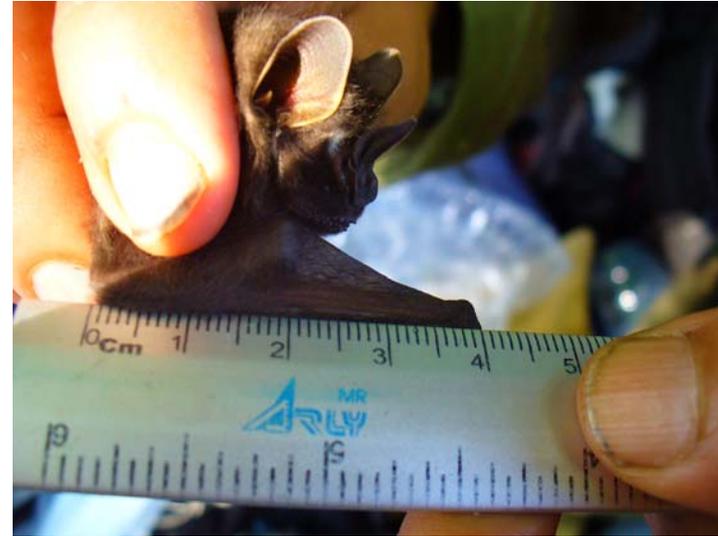


Figura 2. Precipitación y temperatura mensual promedio de la estación meteorológica Vista Hermosa en Stgo. Comaltepec Oaxaca, México del periodo de 1982-985 y de 1991-1997 (Servicio Meteorológico Nacional, 2000).



A)



B)



Figura 3. Captura de organismos (A), toma de datos (B), y tipo de marca (C) y marcaje de *Dermanura tolteca*

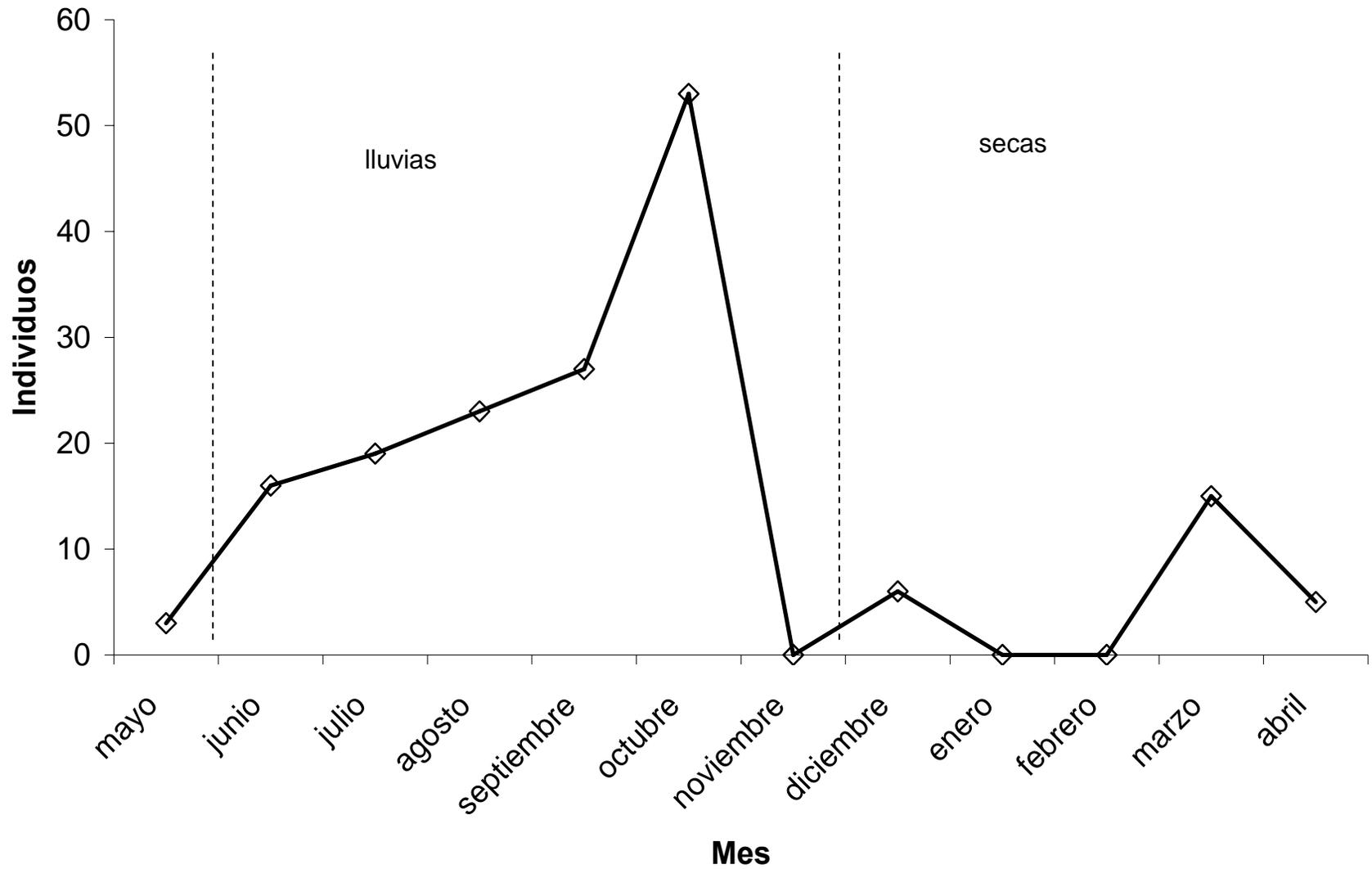


Figura 4. Numero de capturas mensuales de *Dermanura tolteca* en Stgo. Comaltepec Oaxaca México.

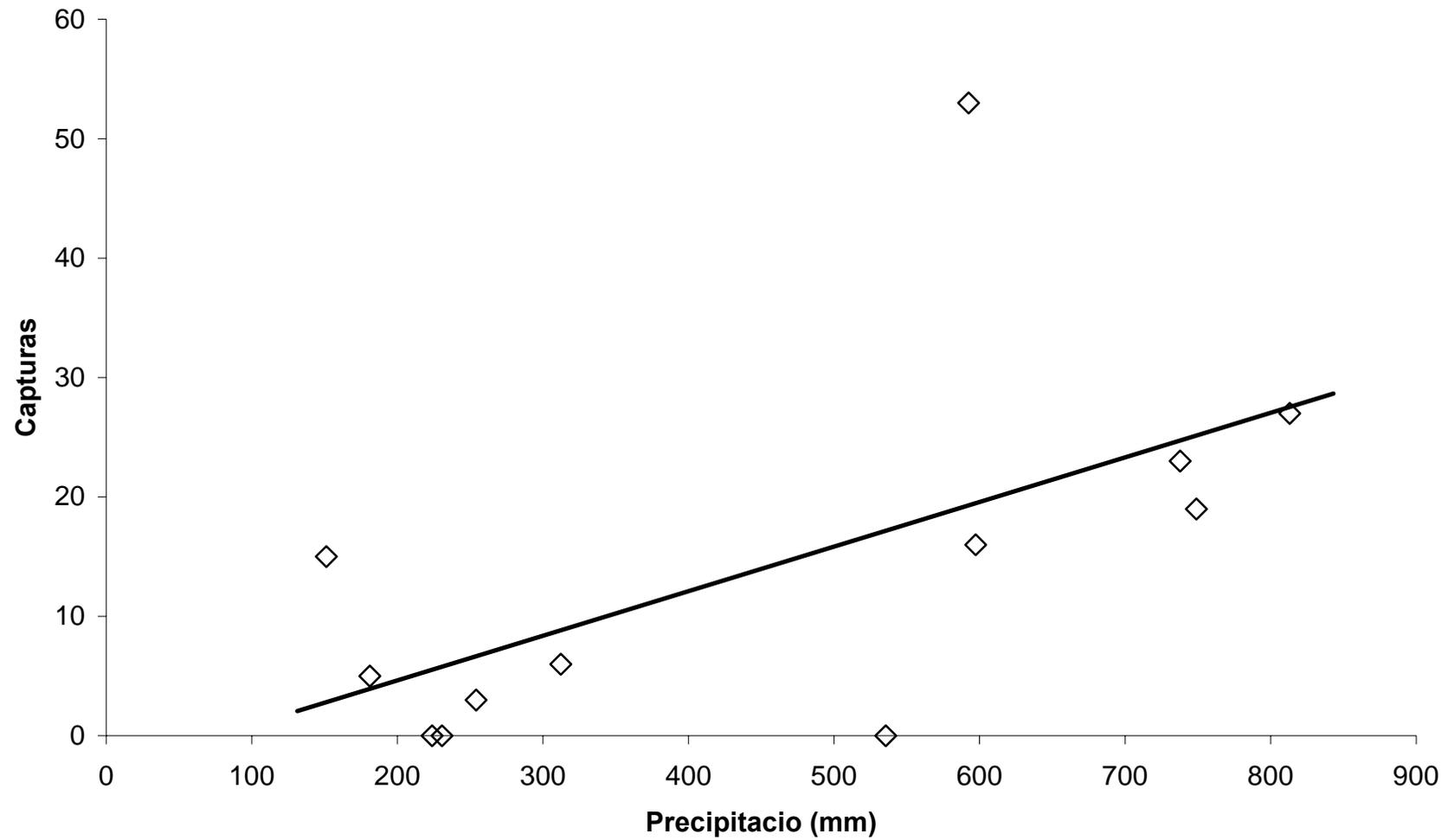


Figura 5. Regresión lineal entre el número de capturas mensuales de *Dermanura tolteca* y la precipitación mensual promedio.

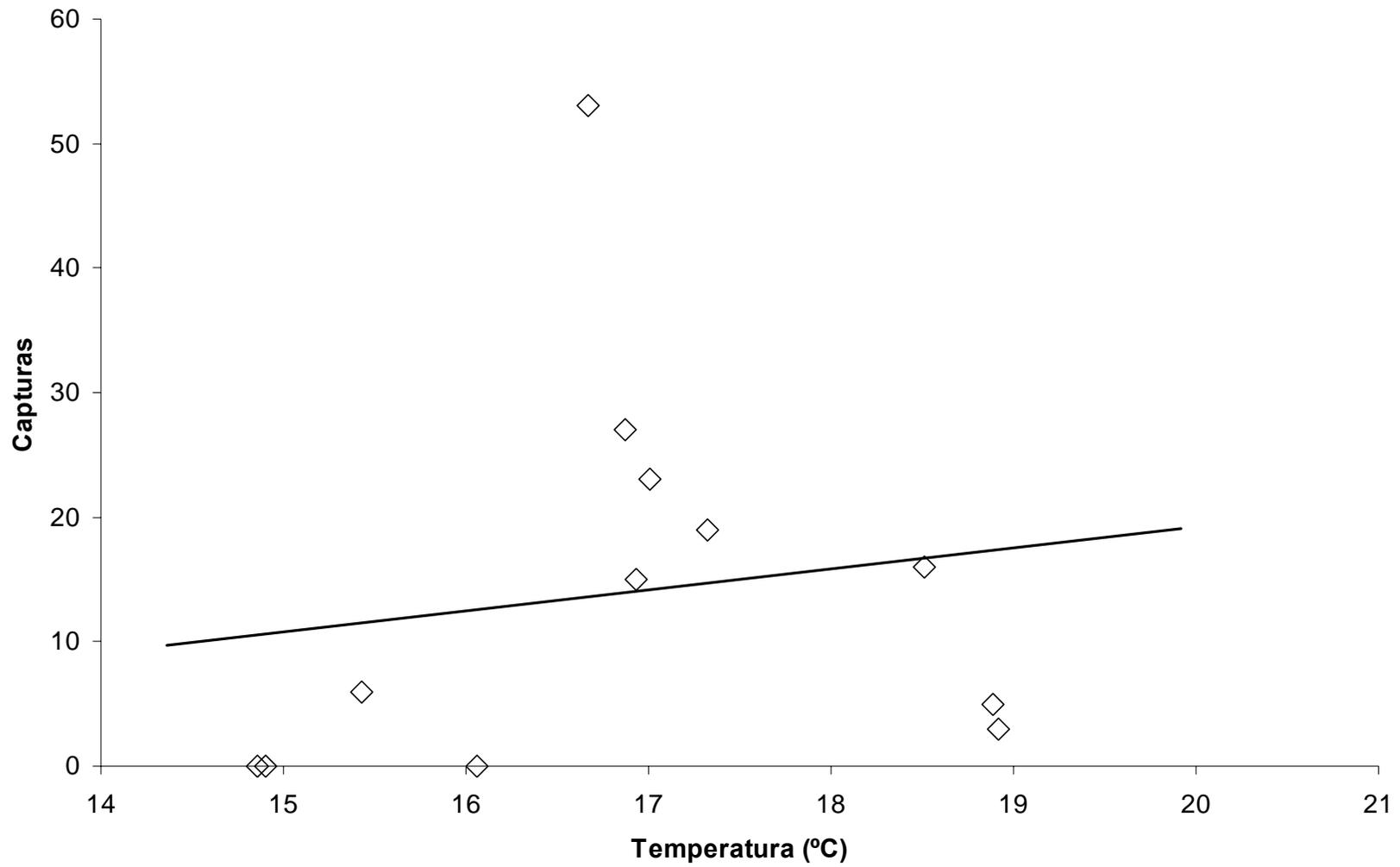


Figura 6. Regresión lineal entre el número de capturas mensuales de *Dermanura tolteca* y la temperatura mensual promedio.

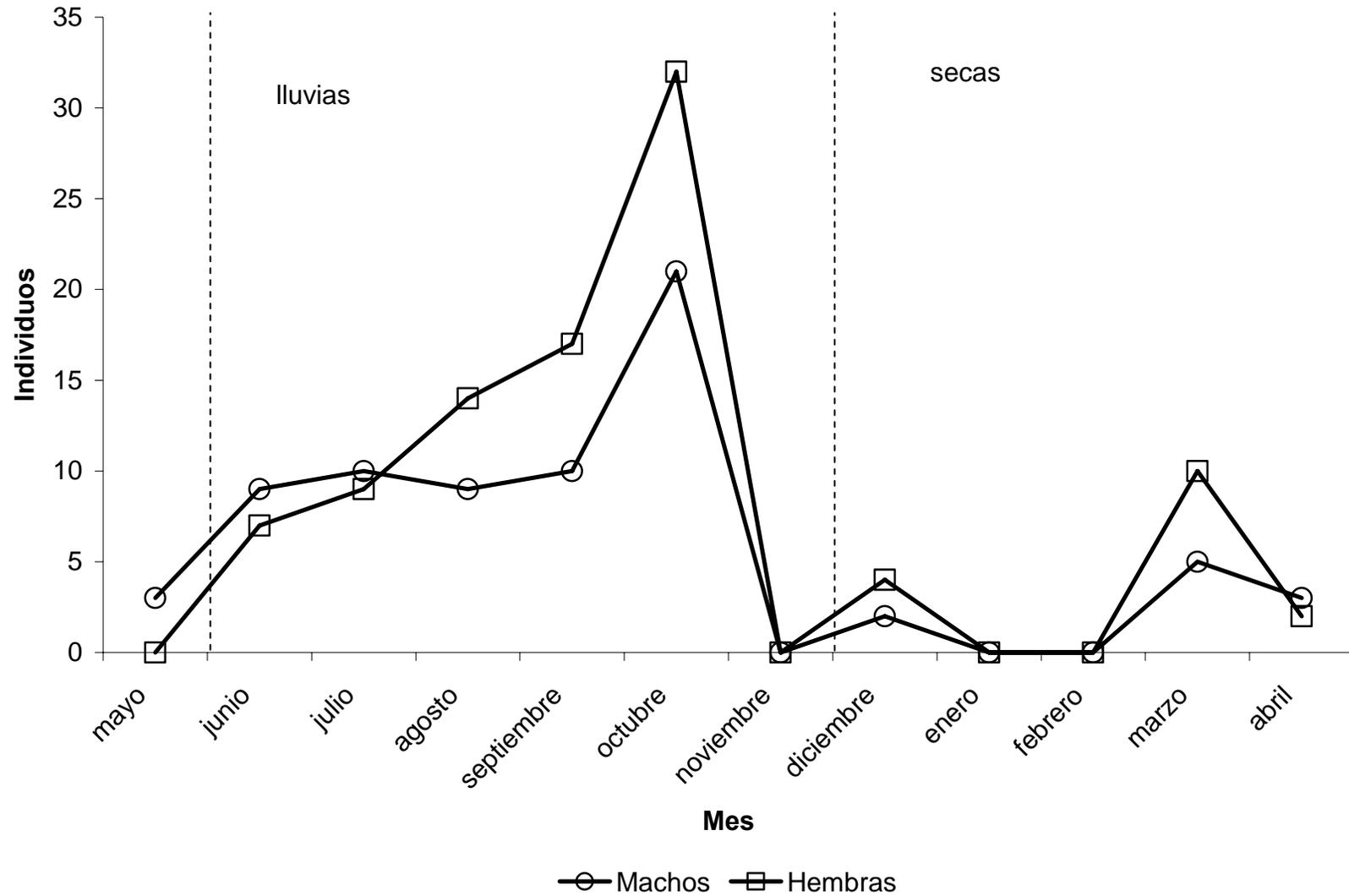


Figura 7 Proporción mensual de sexos de *Dermanura tolteca*

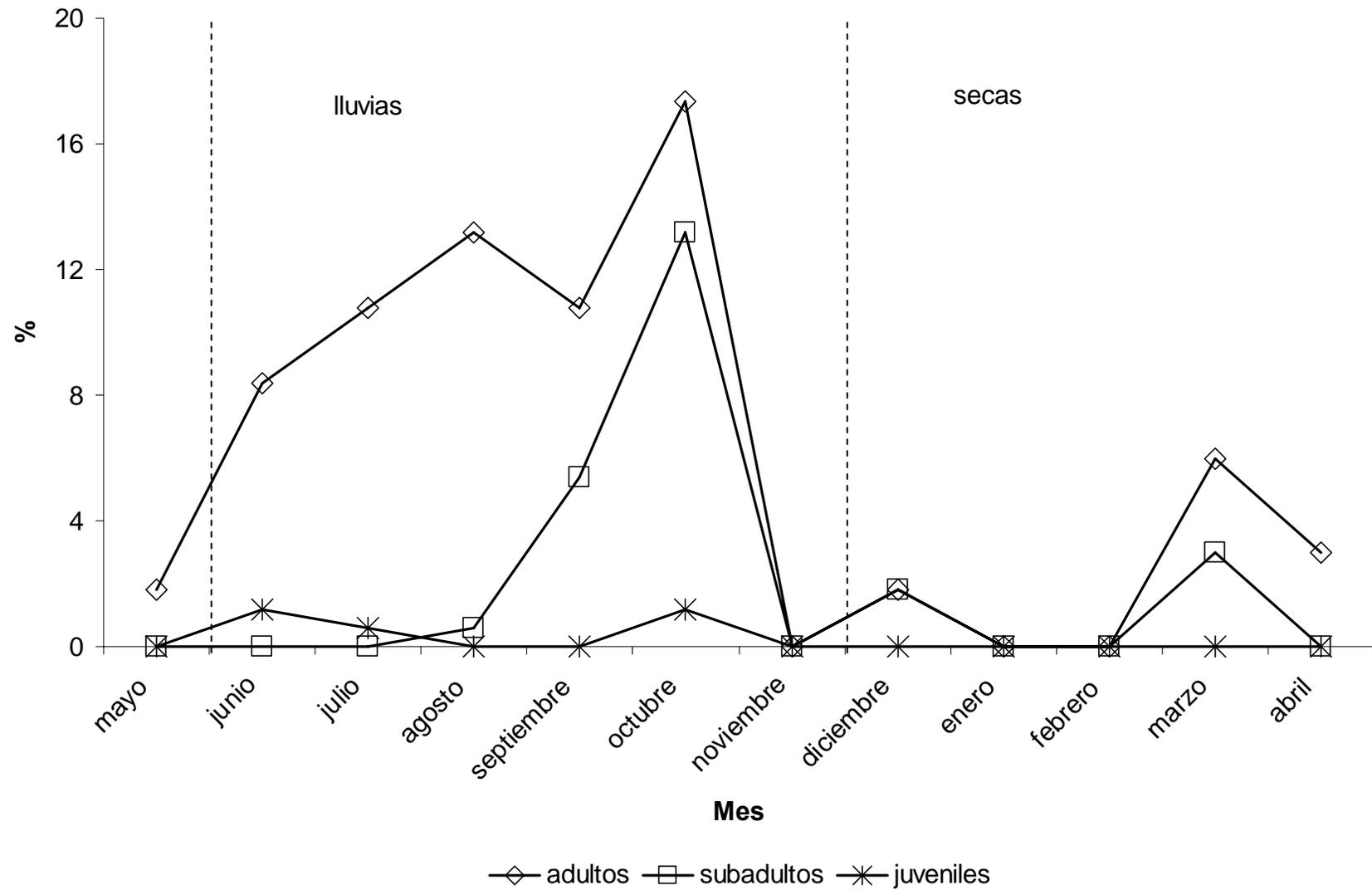


Figura 8. Estructura de edades de *Dermanura tolteca* en la temporada de lluvias y secas.

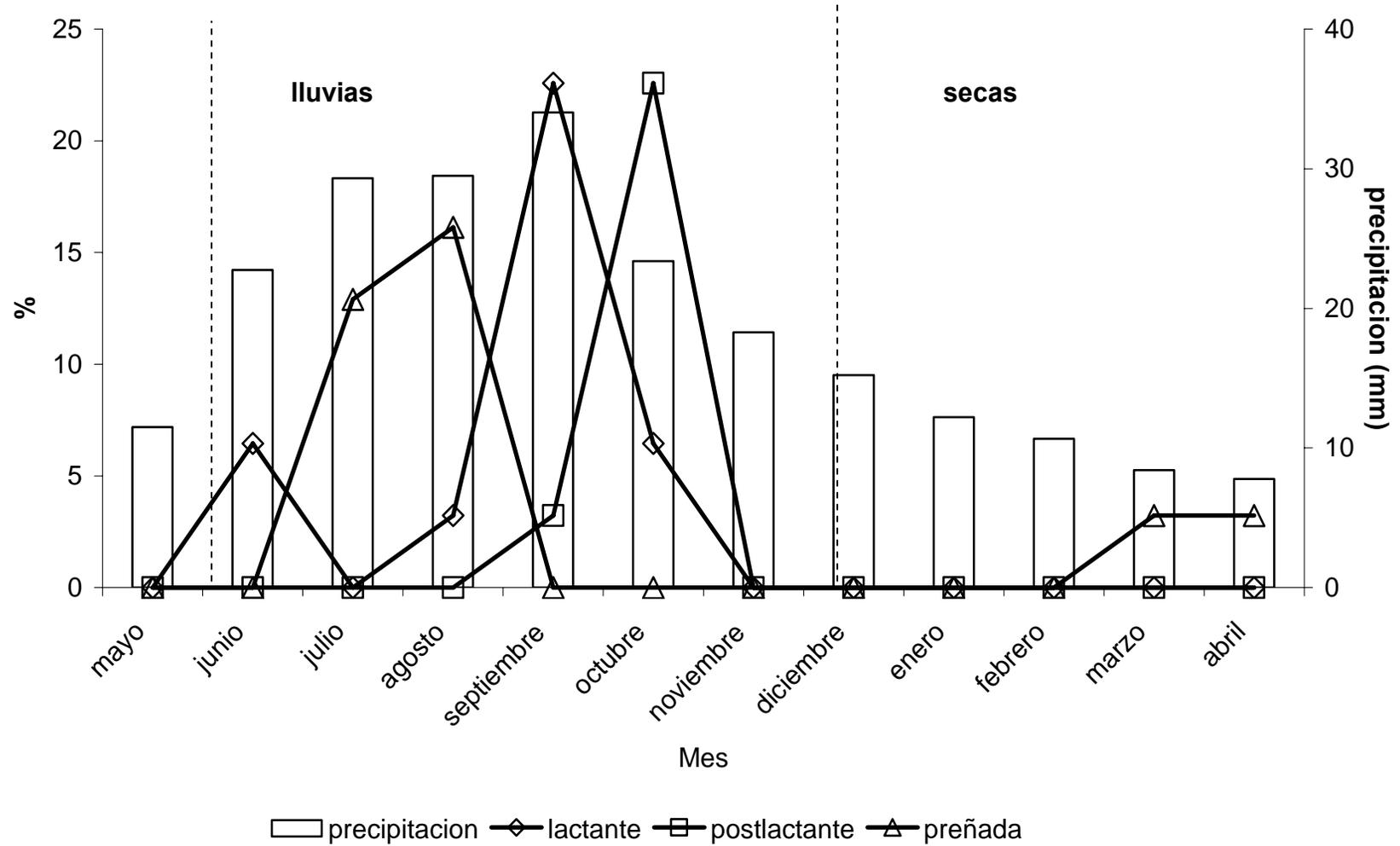


Figura 9. Actividad mensual de las hembras preñadas, lactantes y postlactantes de *Dermanura tolteca* en relación con la precipitación mensual promedio.

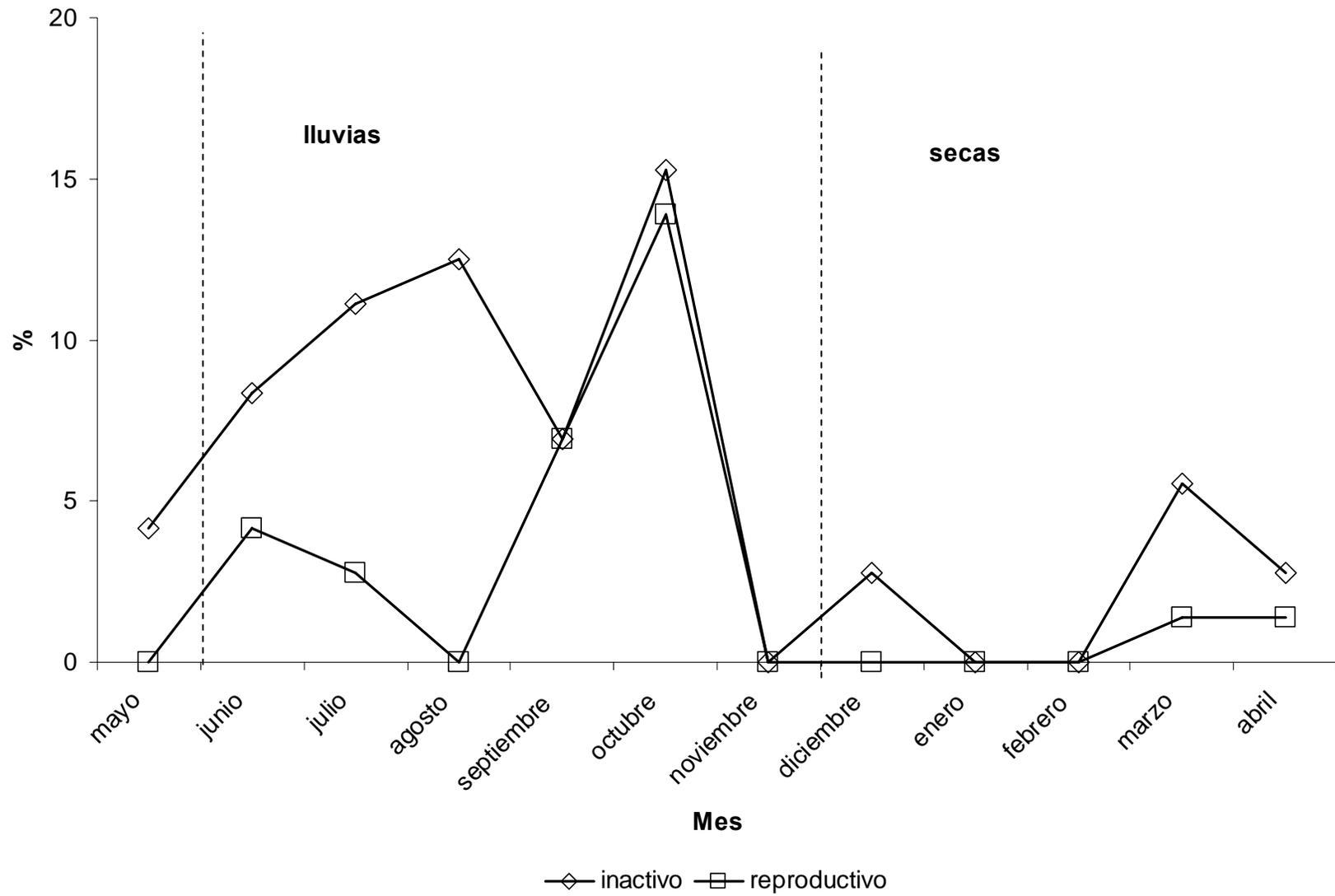
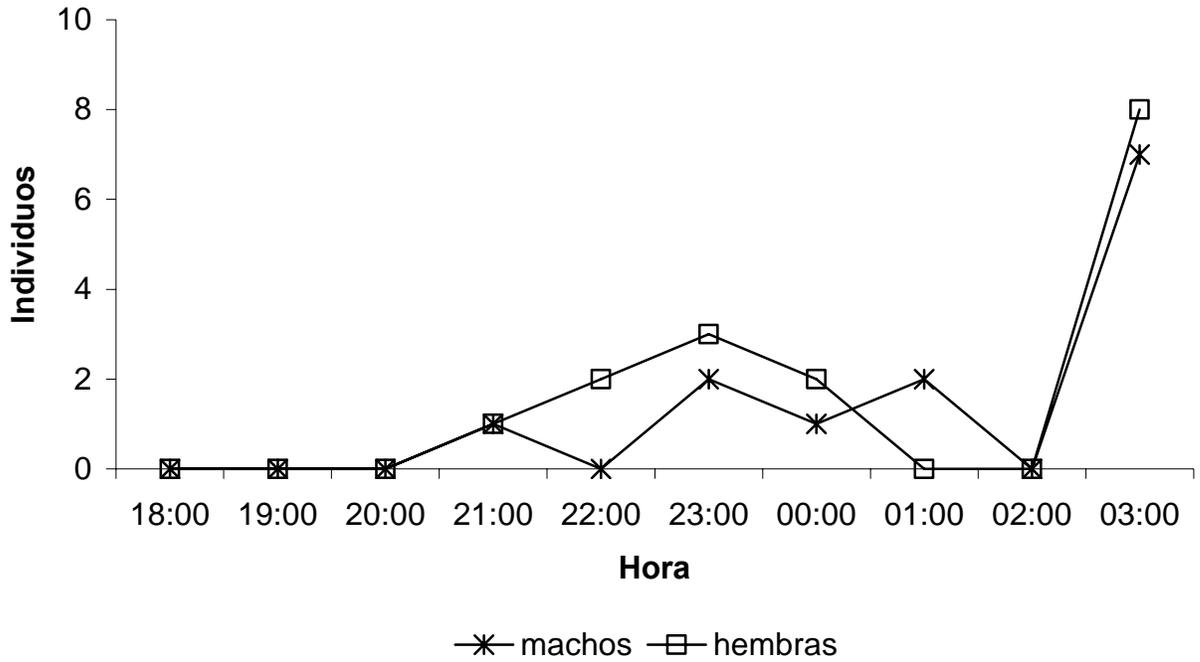
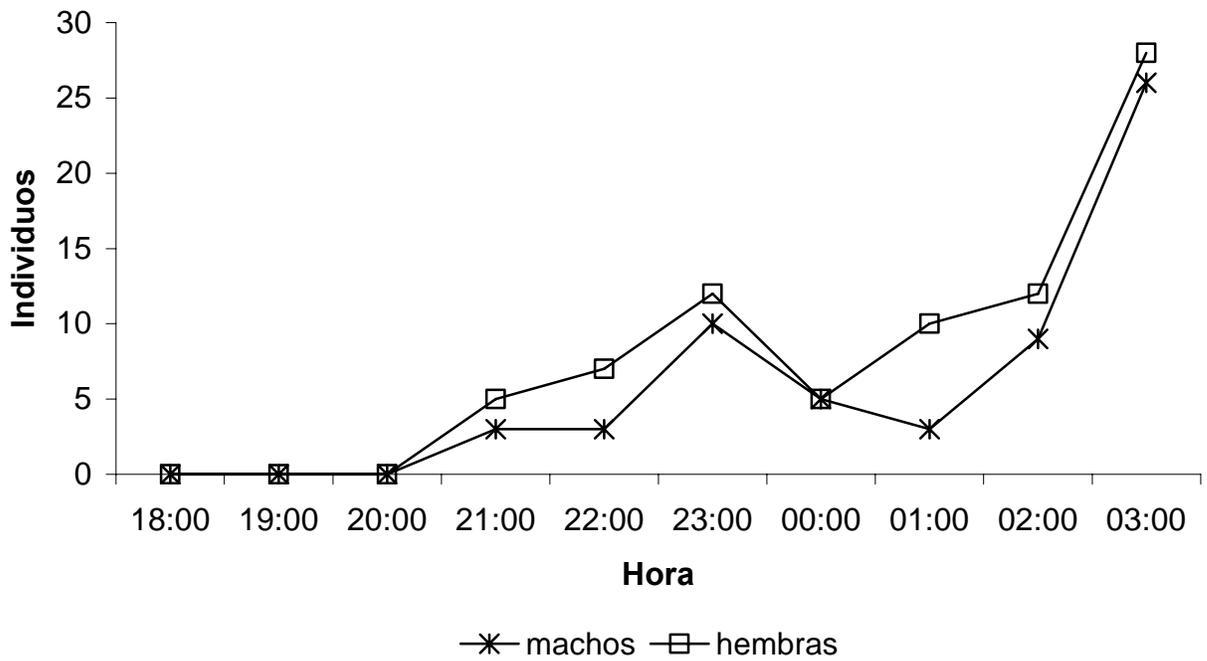


Figura 10. Actividad reproductiva mensual de los machos de *Dermanura tolteca*

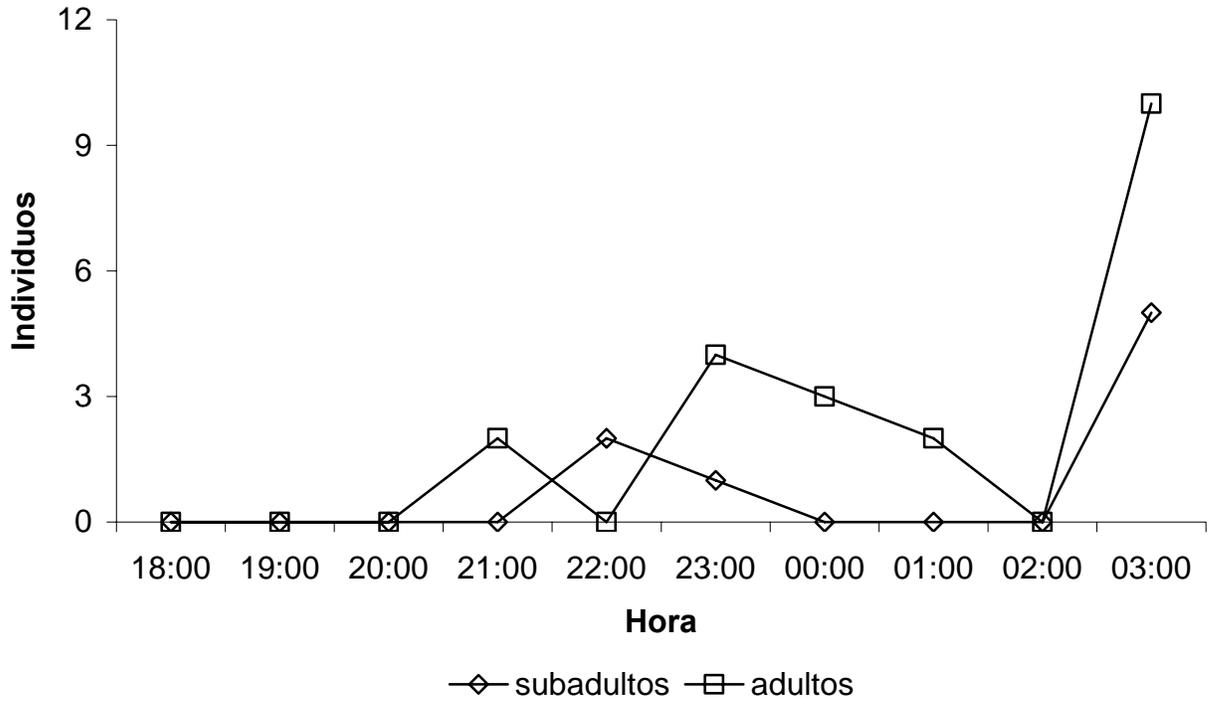


A)

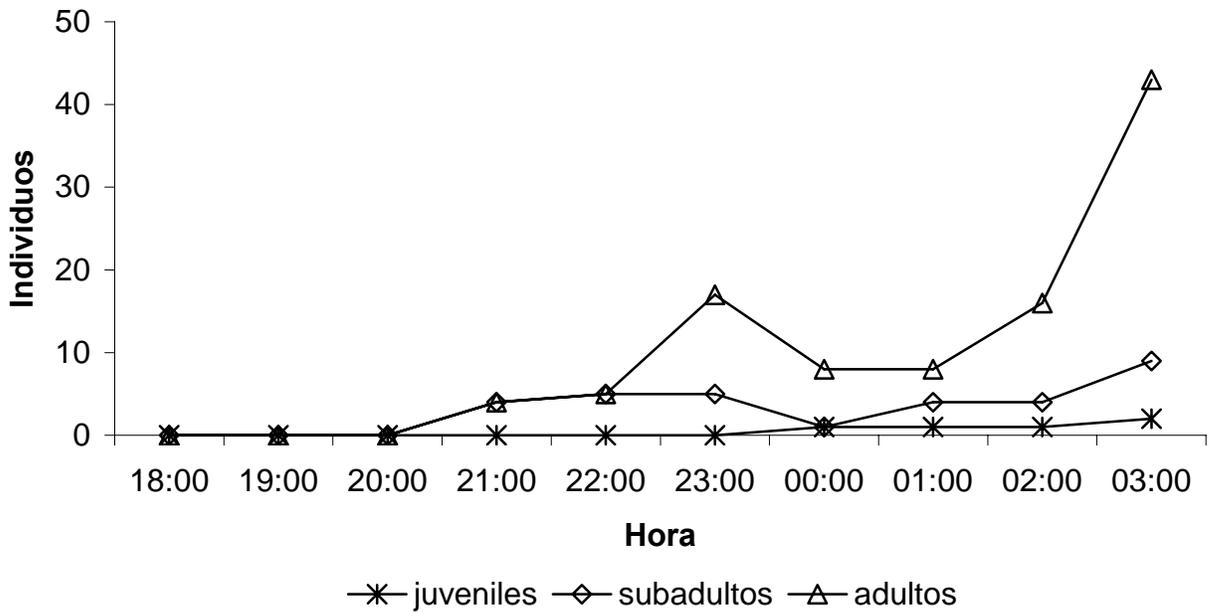


B)

Figura 11. Actividad diaria de machos y hembras de *Dermanura tolteca* en la temporada de secas (A) y lluvias (B).

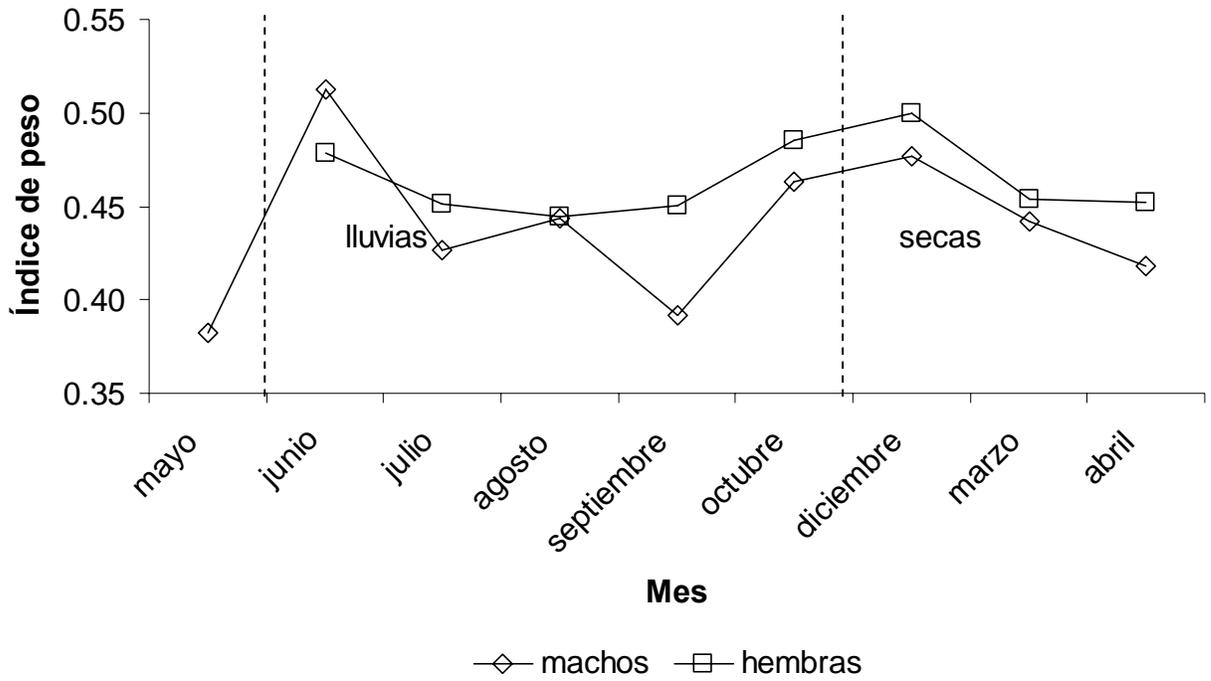


A)

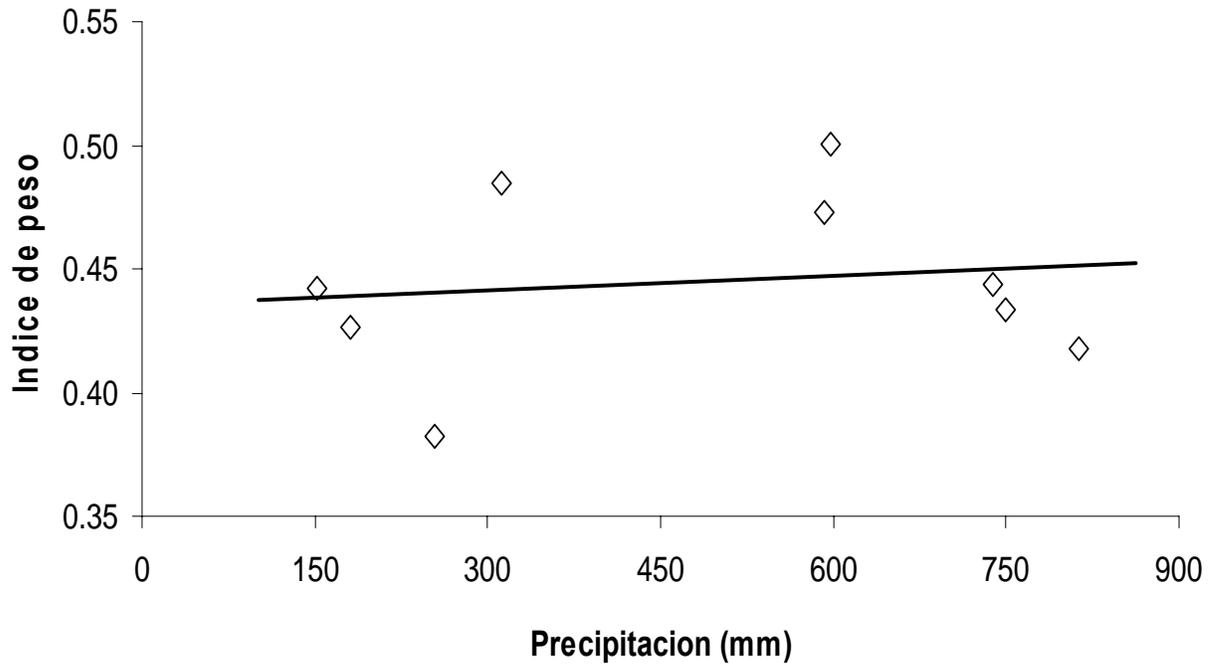


B)

Figura 12. Actividad diaria de adultos, subadultos y juveniles de *Dermanura tolteca* en la temporada de secas (A) y lluvias (B).



A)



B)

Figura 13. Índice de condición física mensual promedio de machos y hembras de *Dermanura tolteca* (A) y correlación del índice con la precipitación mensual promedio

(B).

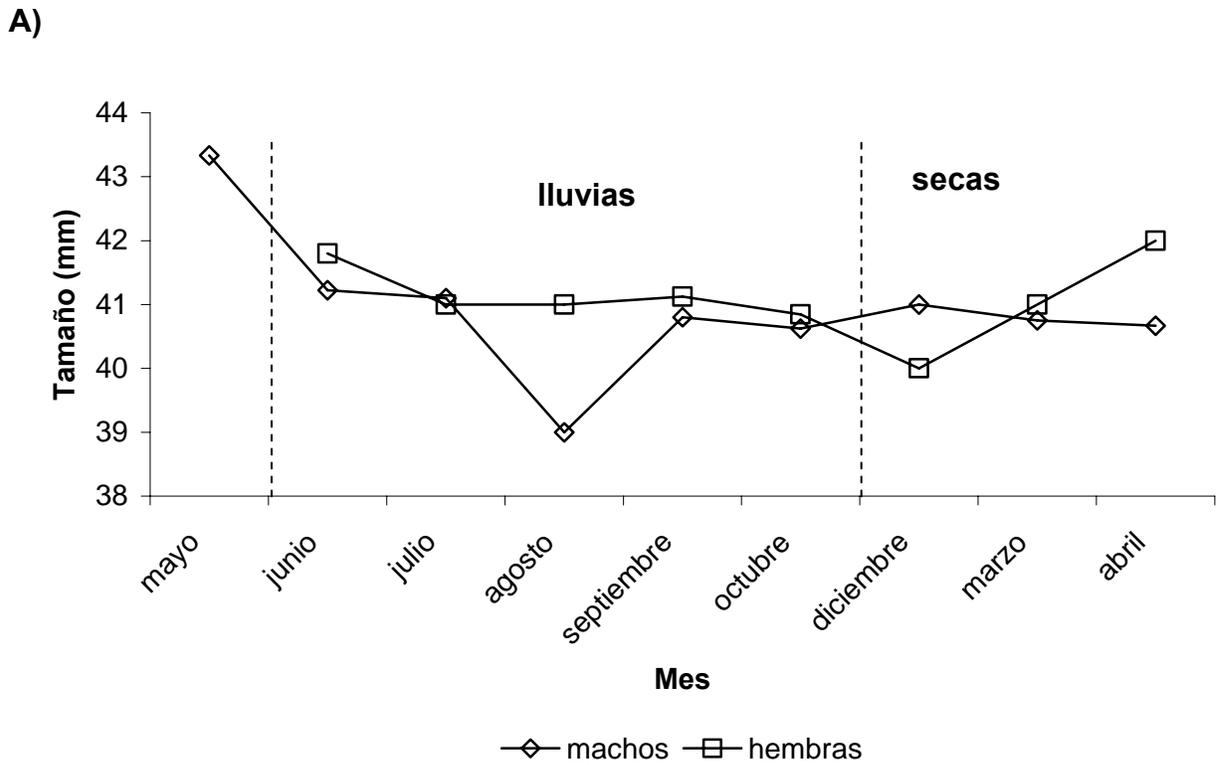
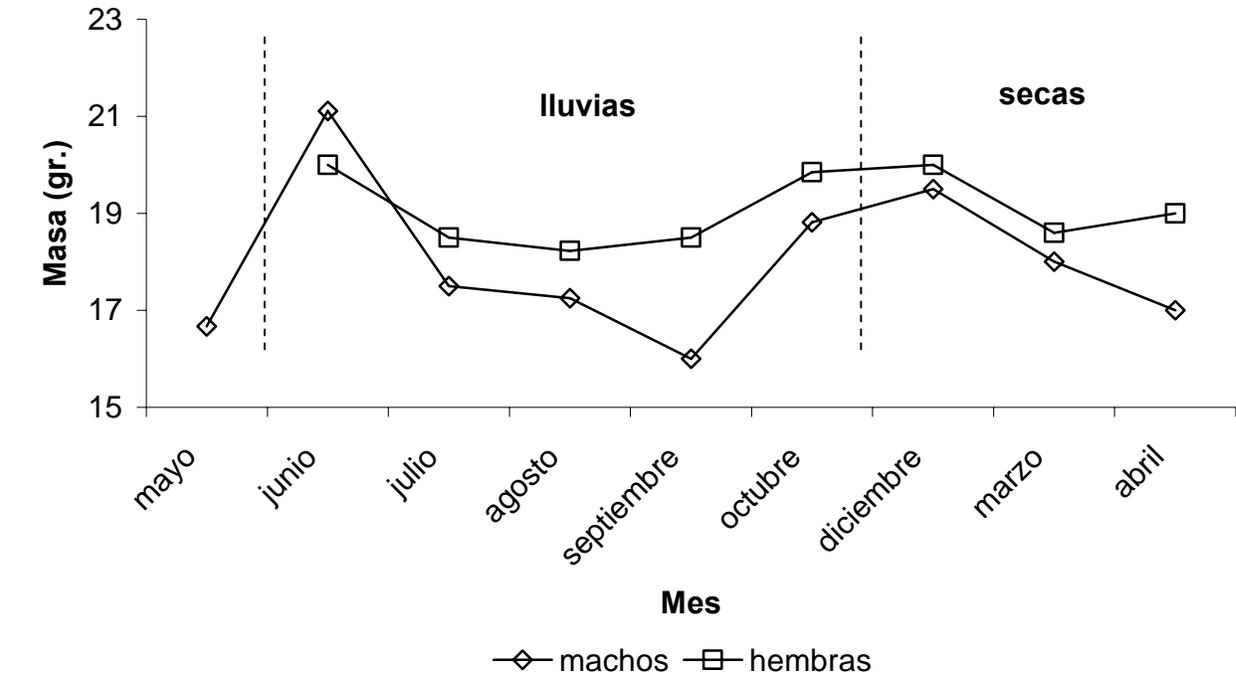


Figura 14. Masa mensual promedio (A) y tamaño de antebrazo mensual promedio (B) de machos y hembras de *Dermanura tolteca*.

Cuadro 1. Formato de registro para los organismos capturados

#	Captur. (C) Recaptur (R)	Código de banda	Especie	Sexo ♂ ♀	Edad Juvenil Subadul. Adulto	Hora de captura	Peso (g)	Color de vulva/ testículo Claro (c) Oscuro (o)	Tamaño de pezón Chico (c) Mediano (m) Grande (g)	Color de pezón Claro (c) Oscuro (o)	Pelo en el pezón Peludo (p) Desnudo (d)	Edo. reproduc. ♀ (no reproduc, preñada y lactante) ♂ (no reproduc. y activo)

Cuadro 2. Formato de registro de datos ambientales

Fecha:		Localización:	
Numero de redes:		Metros de red:	
Hora de apertura:	Hora de cierre:	Lapso de captura:	Metros de red por hora:
Fase lunar Nueva:	Creciente:	Llena:	Menguante:
Nubosidad (claro, parcialmente nublado, nublado):			
Condición de luz ( oscuro, moderadamente oscuro , claro, muy claro)			
Lluvia (fuerte, moderado, ligero, goteo):			
Humedad:			
Otras Observaciones:			

Cuadro 3. Posible historia de captura observada y probabilidades asociadas en un estudio con tres sesiones de muestro bajo el modelo *Mt*. ( $p_n$ = probabilidad de captura).

Historial	Expresión
111	$p_1 p_2 p_3$
110	$p_1 p_2 (1-p_3)$
101	$p_1 (1-p_2) p_3$
100	$p_1 (1-p_2) (1-p_3)$
011	$(1-p_1) p_2 p_3$
010	$(1-p_1) p_2 (1-p_3)$
001	$(1-p_1) (1-p_2) p_3$

Cuadro 4. Esfuerzo de muestreo de la población de *Dermanura tolteca*.

Mes	Redes	Metros		Horas		Metros red/Hora
		red	Noches	del día	visita	
Mayo 2006	4	24	5	8	40	960
Junio 2006	6	36	5	8	8	1440
Julio 2006	8	48	5	8	40	1920
Agosto 2006	8	48	5	8	40	1920
Septiembre 2006	8	48	5	8	40	1920
Octubre 2006	8	48	5	8	40	1920
Noviembre 2006	8	48	5	8	40	1920
Diciembre 2007	8	48	5	8	40	1920
Enero 2007	8	48	5	8	40	1920
Febrero 2007	8	48	5	8	40	1920
Marzo 2007	8	48	5	8	40	1920
abril 2007	8	48	5	8	40	1920
Total		540	63	96	448	20448
Promedio por						
Visita		45	5	8	40	1704

Cuadro 5. Resumen estadístico del modelo mas parsimonioso (Mt) ( $j$ = ocasión de muestreo,  $n_j$ = número de animales capturados en la  $j$ -esima ocasión de captura,  $m_j$ = numero de animales capturados que están marcados en la  $j$ -esima ocasión de captura (recapturas),  $u_j$ = numero de animales no marcados en  $j$ -esima ocasión de captura,  $M_j$ =número de distintos animales capturados antes de la  $j$ -esima ocasión de captura,  $f_j$ =el número de animales capturados exactamente en la  $j$ -esima ocasión de captura).

Temporada	Mes	$j$	$n_j$	$m_j$	$u_j$	$M_j$	$f_j$
secas	Mayo 06	1	3	0	3	0	158
lluvias	Junio 06	2	16	0	16	3	9
	Julio 06	3	19	0	19	19	0
	Agosto 06	4	24	1	23	38	0
	Septiembre 06	5	29	2	27	61	0
	Octubre 06	6	56	3	53	88	0
	Noviembre 06	7	0	0	0	88	0
secas	Diciembre 07	8	6	0	6	141	0
	Enero 07	9	0	0	0	141	0
	Febrero 07	10	0	0	0	141	0
	Marzo 07	11	17	2	15	147	0
	Abril 07	12	6	1	5	162	0
Total			176	9	167	167	167

Cuadro 6. Selección de modelos de los datos de captura-recaptura de *Dermanura tolteca*.

<i>Modelo</i>	<i>AIC<sub>c</sub></i>	$\delta AIC_c$	<i>Peso- AICc</i>	<i>Modelo verosimilitud</i>	<i>No. de parámetros</i>	<i>Devianza</i>
$M_t$	-389.02	0.00	0.79	1.0	13	60.74
$M_{tb}$	-386.36	2.66	0.20	0.26	23	43.03
$M_{th}$	-373.98	15.04	0.0	0.0	25	51.31
$M_{tbh}$	-357.57	31.45	0.0	0.0	45	26.26
$M_b$	-223.65	165.37	0.0	0.0	3	246.28
$M_{bh}$	-220.53	168.49	0.0	0.0	5	245.39
$M_h$	-209.30	179.72	0.0	0.0	3	260.64
$M_0$	-29.16	179.87	0.0	0.0	2	262.78

Cuadro 7. Estimación de  $\hat{N}$  y  $\hat{p}$  mensual de *Dermanura tolteca* ( $\hat{N}$  = tamaño poblacional estimado,  $\hat{p}$  = probabilidad de captura estimada, ES = error estándar, IC = intervalo de confianza al 95%).

Temporada	Mes	Capturas	$\hat{N}$	ES	IC (95%)	$\hat{p}$
secas	Mayo 06	3		0	0	0
lluvias	Junio 06	16	106	101.44	(32-546)	0.01
	Julio 06	19	149	143.87	(42-769)	0.02
	Agosto 06	23	200	194.4	(54-1032)	0.02
	Septiembre 06	27	305	298.53	(77-1574)	0.02
	Octubre 06	53	1119	1106.4	(253-5749)	0.05
	Noviembre 06	0	0	0	0	0
secas	Diciembre 07	6	17	14.69	(8-85)	0.01
	Enero 07	0	0	0	0	0
	Febrero 07	0	0	0	0	0
	Marzo 07	15	98	93.91	(30-506)	0.01
	Abril 07	5		0	0	0.01

Cuadro 8. Proporción de sexos de *Dermanura tolteca* mensual y por temporadas.

Temporada	Mes	Machos	Hembras	Total	Proporción mensual	Proporción por temporada
secas	Mayo 06	3	0	3	1:0	
	Junio 06	9	7	16	1:0.78	
lluvias	Julio 06	10	9	19	1:0.9	
	Agosto 06	9	14	23	1:1.56	
	Septiembre 06	10	17	27	1:1.7	
	Octubre 06	21	32	53	1:1.52	
	Noviembre 06	0	0	0	0	
	subtotal		59	79	138	
secas	Diciembre 07	2	4	6	1:2	
	Enero 07	0	0	0	0	
	Febrero 07	0	0	0	0	
	Marzo 07	5	10	15	1:2	
	Abril 07	3	2	5	1:0.67	
	subtotal		13	16	29	1:23
	Total	72	95	167		1:1.32
	%	43.11	56.89			

Cuadro 9. Estructura de edades por sexo de *Dermanura tolteca* en las temporadas

Temporada	Mes	Machos				Hembras			
		Juvenil	Subadulto	Adulto	Total	Juvenil	Subadulto	Adulto	Total
secas	Mayo 06	0	0	3	3	0	0	0	0
lluvias	Junio 06	0	0	9	9	2		5	7
	Julio 06	0	0	10	10	1	0	8	9
	Agosto 06	0	1	8	9	0	0	14	14
	Septiembre 06	0	0	10	10	0	9	8	17
	Octubre 06	1	4	16	21	1	18	13	32
	Noviembre 06	0	0	0	0	0	0	0	0
secas	Diciembre 07	0	0	2	2	0	3	1	4
	Enero 07	0	0	0	0	0	0	0	0
	Febrero 07	0	0	0	0	0	0	0	0
	Marzo 07	0	1	4	5	0	4	6	10
	Abril 07	0	0	3	3	0	0	2	2
	Total	1	6	65	72	4	34	57	95
	%	1.39	8.33	90.28		4.21	35.79	60.00	

Cuadro 10. Actividad reproductiva de machos y hembras de *Dermanura tolteca* durante las temporadas.

Temporada	Mes	Macho			Hembras				
		inactivo	reproductivo	Total	inactiva	lactante	postlactante	preñada	Total
secas	Mayo 06	3	0	3	0	0	0	0	0
	Junio 06	6	3	9	5	2	0	0	7
	Julio 06	8	2	10	5	0	0	4	9
	Agosto 06	9	0	9	8	1	0	5	14
	Septiembre 06	5	5	10	9	7	1	0	17
	Octubre 06	11	10	21	23	2	7	0	32
lluvias	Noviembre 06	0	0	0	0	0	0	0	0
	Diciembre 07	2	0	2	4	0	0	0	4
	Enero 07	0	0	0	0	0	0	0	0
	Febrero 07	0	0	0	0	0	0	0	0
	Marzo 07	4	1	5	9	0	0	1	10
secas	Abril 07	2	1	3	1	0	0	1	2
	Total	50	22	72	64	12	8	11	95
	%	69.44	30.56		67.37	12.63	8.42	11.58	

Cuadro 11. Resumen estadístico de la condición físicas de machos, hembras y hembras preñadas de *Dermanura tolteca* (M = masa, A = antebrazo, CF = índice de condición física).

	Machos			Hembras			Hembras preñadas		
	(n = 46)			(n = 65)			(n = 11)		
	M (gr.)	A (mm.)	CF	M (gr.)	A (mm.)	CF	M (gr.)	A (mm.)	CF
Media	18.09	40.75	0.44	19.04	41.07	0.46	22.54	40.82	0.55
Error estándar	0.31	0.19	0.01	0.26	0.13	0.01	0.38	0.38	0.01
Mediana	18.00	40.00	0.44	19.00	41.00	0.46	22.00	41.00	0.55
Moda	17.00	40.00	0.43	20.00	42.00	0.50	22.00	42.00	0.55
Desv. estándar	2.50	1.55	0.06	1.74	0.90	0.04	1.29	1.25	0.03
Varianza	6.27	2.41	0	3.02	0.82	0	1.67	1.56	0