

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES  
FACULTAD DE CIENCIAS  
INSTITUTO DE CIENCIAS AMBIENTALES Y ECOLÓGICAS  
POSTGRADO EN ECOLOGÍA TROPICAL

**“METABOLISMO, DIETA Y PATRÓN REPRODUCTIVO DE  
DOS ESPECIES DE MURCIÉLAGOS INSECTÍVOROS DEL  
GÉNERO *MYOTIS* EN LOS ANDES VENEZOLANOS.”**

**Marjorie Machado Silvera**

Tesis presentada ante la Ilustre Universidad  
de Los Andes, como requisito parcial para  
optar al Título de Magíster Scientiae en  
Ecología Tropical.

Tutor: Dr. Pascual Soriano

Noviembre 2002

Mérida – Venezuela



"Cuando alguien busca, suele ocurrir que sus ojos sólo ven aquello que anda buscando, y ya no logra encontrar nada ni se vuelve receptivo a nada porque sólo piensa en lo que busca, porque tiene un objetivo y se halla poseído por él. Buscar significa tener un objetivo, pero encontrar significa ser libre, estar abierto, carecer de objetivos..."

Fragmento de Siddartha  
Hermann Hesse



## **AGRADECIMIENTOS**

Quiero empezar dando las gracias a mi tutor el Prof. Pascual Soriano; primero por haberme involucrado en el estudio de éste interesante grupo de mamíferos y segundo por haberme dado la confianza y la libertad pertinente en cada una de las etapas de este trabajo.

A los jurados: Dr. Samuel Segnini, Dr. Fermín Rada y Dra. Luisana Avilán, por las sugerencias brindadas, así como por la evaluación del presente trabajo.

Al FONACIT, al CDCHT (proyecto C-1039-00-01-EM) y al Programa de financiamiento para Tesis de Maestría y Doctorado de Postgrados Integrados en Ecología, por el financiamiento parcial que cada una de estas instituciones aportó para la realización de esta Tesis.

Al INPARQUES, por habernos otorgado los permisos correspondientes para trabajar en el Parque Nacional Sierra Nevada (Mérida, Venezuela).

Al Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE) y muy especialmente al Prof. Fermín Rada, por su gentil colaboración en el préstamo tanto de equipos de campo y laboratorio, así como de vehículos en diversas ocasiones durante la fase de campo.

Al Dr. Samuel Segnini, por ceder amablemente equipos de campo y laboratorio y también por sus invaluable y constantes aportes a éste trabajo.

Al Lic. Carlos Rengifo, por habernos facilitado el alojamiento y el uso de las instalaciones de la Estación Ornitológica La Mucuy durante todo el desarrollo del estudio.

Al Laboratorio de Instrumentación Científica de la Facultad de Ciencias de la Universidad de los Andes (LIC) por elaborar el programa de adquisición de datos para PC con el que se registraron los resultados respirométricos.

Quiero agradecer a mi compañera Adriana Ruiz, no sólo por su colaboración en las distintas etapas del trabajo, sino también por lo acertadamente crítica que ha sido siempre, lo que contribuyó en el mejoramiento de este estudio.



A Alexander Nieto y Henry Marquina, por su colaboración en la asistencia técnica durante la etapa de campo.

A Robert Márquez, Zahyls Zambrano, Adriana Ruiz, Belkys Pérez, Zoraida Abreu y Pablo Alvizu por atreverse a acompañarme al campo cada vez que fue necesario.

A Antonio De Ascençao, por su valiosa ayuda en el análisis de las muestras de dieta de los murciélagos y por haberme familiarizado con dicha metodología.

Vaya un agradecimiento muy especial también a mi amiga Belkys Pérez por su desinteresada y oportuna colaboración con la identificación de algunas muestras entomológicas y por el apoyo que de ella recibí durante toda esta larga etapa de estudios y vivencias.

A mis compañeros Raphaël Dulhoste, Alvaro Gómez, Belkys Pérez, Edjuly Márquez y Pablo Alvizu, por tener siempre la disposición y las ganas de discutir algunas ideas de este trabajo.

A mis padres y a mi abuela como siempre, por demostrarme permanentemente que somos una familia de guerreros.

A Cheo por haber sembrado en mí el interés por la Ecología y la importancia de sus preguntas favoritas: quienes son?, cuántos son? y dónde están?.

## Tabla de Contenido

Resumen .....	1
Introducción general .....	3
Áreas de estudio .....	8

### Parte I

#### Patrones de respuestas metabólicas vinculados con la termorregulación

1. Introducción .....	11
2. Hipótesis .....	16
3. Objetivos .....	17
4. Materiales y métodos	
a. Metodología .....	17
b. Procesamiento de los datos .....	21
5. Resultados	
a. <i>Myotis keaysi</i> .....	23
b. <i>Myotis oxyotus</i> .....	25
6. Discusión .....	31

### Parte II

#### Composición de la dieta y disponibilidad de recursos

1. Introducción .....	40
2. Hipótesis .....	43
3. Objetivos .....	43
4. Materiales y métodos	
a. Colecta de muestras fecales .....	44
b. Análisis de muestras fecales .....	45
c. Colecta de insectos para la determinación de disponibilidad de recursos .....	46



d. Procesamiento de los datos .....	47
5. Resultados	
5.1. Dieta de <i>Myotis oxyotus</i> .....	50
5.2. Disponibilidad de insectos en La Mucuy .....	57
5.3. Dieta de <i>Myotis keaysi</i> .....	57
5.4. Disponibilidad de recursos en La Azulita .....	63
5.5. Similitud y Selección de recursos	
i. Dieta de <i>Myotis oxyotus</i> y oferta de recursos en La Mucuy	66
ii. Dieta de <i>Myotis keaysi</i> y oferta de recursos en La Azulita ..	66
iii. Dieta de <i>Myotis keaysi</i> y dieta de <i>Myotis oxyotus</i> .....	68
6. Discusión .....	70

### Parte III

#### Determinación de los patrones reproductivos

1. Introducción .....	80
2. Hipótesis .....	82
3. Objetivos .....	82
4. Metodología .....	83
a. Procesamiento de los datos .....	84
5. Resultados	
a. Patrón reproductivo de <i>Myotis keaysi</i> .....	85
b. Patrón reproductivo de <i>Myotis oxyotus</i> .....	88
6. Discusión .....	91
7. Conclusiones generales .....	95
8. Bibliografía general .....	97
9. Apéndices .....	105

## Índice de Figuras

Figura 1.	Patrón de precipitación de La Mucuy y La Azulita .....	9
Figura 2.	Gráficas de respuesta metabólica .....	13
Figura 3.	Esquema del respirómetro de flujo abierto .....	19
Figura 4.	Respuesta metabólica de <i>Myotis keaysi</i> .....	24
Figura 5.	Respuesta metabólica de <i>Myotis oxyotus</i> .....	26
Figura 6.	Gráficas masa específicas de tasa metabólica basal y conductancia térmica .....	30
Figura 7.	Esquema de la trampa de luz de intersección multidireccional empleada en la captura de los insectos .....	46
Figura 8.	Esquema del equipo empleado en el sub-muestreo de los insectos .....	47
Figura 9.	Curva de saturación de familias de insectos encontradas en la dieta de <i>Myotis oxyotus</i> .....	51
Figura 10.	Principales componentes de la dieta de <i>Myotis oxyotus</i> .....	52
Figura 11.	Composición porcentual numérica de la dieta de <i>Myotis oxyotus</i> .....	54
Figura 12.	Frecuencia de Aparición de los principales componentes de la dieta de <i>Myotis oxyotus</i> .....	55
Figura 13.	Variación estacional de los componentes de la dieta de <i>Myotis oxyotus</i> .....	56
Figura 14.	Composición de la oferta de insectos en La Mucuy .....	52
Figura 15.	Variación estacional de la oferta de insectos en La Mucuy ...	58
Figura 16.	Curva de saturación de familias de insectos encontradas en la dieta de <i>Myotis keaysi</i> .....	59
Figura 17.	Principales componentes de la dieta de <i>Myotis keaysi</i> .....	61
Figura 18.	Composición porcentual numérica de la dieta de <i>Myotis keaysi</i> .....	62

Figura 19. Frecuencia de aparición de los principales componentes de la dieta de <i>Myotis keaysi</i> .....	64
Figura 20. Composición de la oferta de insectos en La Azulita .....	61
Figura 21. Variación estacional de la oferta de insectos en La Azulita .....	65
Figura 22. Similitud estacional entre la dieta de <i>Myotis oxyotus</i> y la oferta de insectos en La Mucuy .....	67
Figura 23. Similitud estacional entre la dieta de <i>Myotis keaysi</i> y la oferta de insectos en La Azulita .....	69
Figura 24. Relación entre precipitación y abundancia de insectos nocturnos en La Azulita con el patrón reproductivo de <i>Myotis keaysi</i> .....	87
Figura 25. Relación entre precipitación y abundancia de insectos nocturnos en La Mucuy con el patrón reproductivo de <i>Myotis oxyotus</i> .....	90

## Índice de Tablas

Tabla 1.	Tabla comparativa de la masa corporal y la tasa metabólica basal (TMB) de murciélagos insectívoros tropicales y extratropicales .....	35
Tabla 2.	Tabla comparativa de los principales componentes de la dieta de algunas especies del género <i>Myotis</i> .....	74
Tabla 3.	Condición reproductiva de las hembras y la presencia de juveniles de <i>Myotis keaysi</i> .....	86
Tabla 4.	Condición reproductiva de las hembras y la presencia de juveniles de <i>Myotis oxyotus</i> .....	89



## RESUMEN

En el presente trabajo se estudió el comportamiento metabólico vinculado con la termorregulación y las adaptaciones a las bajas temperaturas que le permiten a *Myotis keaysi* y a *Myotis oxyotus*; dos especies de murciélagos insectívoros típicos de los Andes venezolanos, ubicarse en determinados intervalos altitudinales dentro de la cordillera andina venezolana. Tanto las respuestas fisiológicas de estas especies, como la composición de sus dietas y su relación con la disponibilidad de recursos en sus respectivos ambientes nos permitieron conocer los compromisos energéticos que determinan el establecimiento altitudinal y el éxito reproductivo en estos murciélagos.

Con el uso de un respirómetro de flujo abierto se determinó a diferentes temperaturas ambientales el consumo de oxígeno (tasa metabólica) y la conductancia térmica, parámetros con los cuales se construyeron los patrones metabólicos de ambas especies. Empleando muestras fecales obtenidas mensualmente y colectas de insectos nocturnos con trampas de luz durante el año de estudio se determinaron los principales componentes de la dieta y la disponibilidad de insectos nocturnos en las correspondientes áreas de estudio. Paralelamente también se realizaron las determinaciones de la condición reproductiva de las hembras tanto de *M. keaysi* como de *M. oxyotus*.

Ambas especies de murciélagos hacen uso del “torpor” como principal estrategia de economía energética cuando son expuestas a bajas temperaturas ambientales. Sin embargo, *M. keaysi* se caracterizó por presentar “torpor” obligado por debajo de la temperatura crítica inferior ( $36,5^{\circ}\text{C}$ ), a pesar de mostrar una de las más altas tasas metabólicas basales (TMB) para murciélagos insectívoros tropicales ( $2,26 \pm 0,04 \text{ ml O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ) y una zona de temoneutralidad (ZTN) bastante estrecha ( $2^{\circ}\text{C}$  aproximadamente). Por su parte *M. oxyotus*, mostró un uso facultativo del “torpor”, manteniendo en ocasiones su temperatura corporal constante e independiente de la ambiental, una amplia ZTN y una Temperatura crítica inferior (Tci) más baja, así como una más baja TMB ( $2,04 \pm 0,06 \text{ ml O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ).

El patrón metabólico presentado por *M. keaysi* permite considerar la posibilidad de que ésta especie se establezca a alturas superiores al refugio detectado (1000

msnm), ya que el “torpor” es una adaptación a bajas temperaturas común en murciélagos insectívoros de zonas templadas, más no así de aquellos que habitan las zonas bajas tropicales. Esta especie al igual que *M. oxyotus* parecen caracterizarse por controlar su temperatura corporal de forma conductual mediante el agrupamiento de individuos en los refugios, siendo entonces la Tci un indicativo de termorregulación de tipo grupal.

El breve intervalo térmico de independencia metabólica (ZTN) que presenta *M. keaysi*, sumado al uso del “torpor” obligado, pudiera indicar ciertas limitaciones fisiológicas en ésta especie principalmente en colonias con bajo número de individuos. Mientras que, *M. oxyotus* parece mostrar mayor plasticidad en este sentido, ya que cuenta con una ZTN más amplia y la posibilidad facultativa de termorregular o entrar en “torpor”. Estas condiciones pueden conferirle a ésta especie ciertas ventajas al momento de establecerse altitudinalmente, siempre y cuando pueda localizar refugios adecuados.

Desde el punto de vista alimentario no parece haber diferencias considerables entre estas dos especies; no obstante, considerando la disponibilidad de recursos *M. oxyotus* parece ser más selectivo (57%) en el consumo de insectos que *M. keaysi* (30%), cuyos componentes de la dieta responden a la oferta de los mismos en el ambiente. Tal respuesta alimentaria sumada a la presencia de una monoestría estacional en *M. keaysi* y una poliestría bimodal en *M. oxyotus*, nos indica ciertas diferencias en el balance energético con que estas especies enfrentan el aspecto termorregulatorio.

En tal sentido, el establecimiento de estas especies en las montañas tropicales pudiera estar influenciado por la interacción de diversos factores entre los que se encuentra el acondicionamiento fisiológico, el comportamiento y disposición de los individuos en los refugios diurnos, la localización de refugios adecuados, la energía destinada a la búsqueda y captura del recurso así como la disponibilidad de los mismos, pudiendo variar la importancia de cada factor dependiendo de la especie y de las condiciones ambientales particulares.

## INTRODUCCIÓN GENERAL

En el Neotrópico, los murciélagos que basan su alimentación en insectos representan la mayor parte de las especies y sus distribuciones geográficas a menudo sobrepasan la franja tropical (Whitaker & Findley 1980, Fabián *et al.* 1990, Willig *et al.* 1993). Sin embargo, es poco lo que se conoce acerca de sus estrategias alimentarias, utilización de hábitats, patrones reproductivos y comportamiento, entre otros aspectos de su ecología (Howell & Bursh 1974, Bushler 1976, Belwood & Fenton 1976, Fenton & Morris 1976, Findley & Black 1983, Barclay & Brigham 1991).

El hábito alimentario de un mamífero es un determinante clave de su energética, en este sentido, aquellos murciélagos estrictamente insectívoros son considerados como los euterios con más bajas tasas metabólicas basales (McNab 1986). Una baja tasa metabólica puede afectar: **(1)** la reproducción, tanto a nivel de fecundación y gestación, como en lo que se refiere a lactancia y crecimiento de las crías, **(2)** la capacidad de respuesta ante depredadores y **(3)** la termorregulación, es decir, posibilidad de mantener una temperatura corporal constante (McNab 1986).

En regiones caracterizadas por un descenso considerable de la temperatura durante alguna parte del año (zonas extratropicales) o diariamente (altas montañas tropicales) cobran importancia los procesos de control de la temperatura corporal, donde su efectividad está determinada por la interacción entre: **(1)** la



masa corporal, (2) la tasa de metabolismo basal y (3) la conductancia térmica (McNab 1969).

*Myotis* es uno de los géneros de murciélagos estrictamente insectívoros con mayor número de especies, las cuales en su mayoría son de origen templado; sin embargo, 14 de ellas puede considerarse que evolucionaron en el Neotrópico, dentro de un amplio intervalo altitudinal (LaVal 1973).

En Venezuela las especies que conforman el género son: *Myotis albescens*, *M. keaysi*, *M. nesopulus*, *M. nigricans*, *M. oxyotus*, *M. riparius* y *M. simus*, siendo *M. oxyotus* la de mayor masa corporal y la única especie del género que se establece en las selvas nubladas y es residente permanente de esos ambientes (Soriano & Ochoa 1997, Linares 1998).

De las especies de este género presentes en Venezuela, *M. oxyotus* y *M. keaysi*, son las que muestran mayores similitudes morfológicas en cuanto a tamaño corporal, abundancia y coloración del pelaje, peso, entre otras; no obstante, dichas especies parecen mostrar una segregación en su distribución altitudinal, ocupando la primera el intervalo entre 1500-3150 msnm, mientras que la segunda se ubica entre 1100-2400 msnm, con una parte de la distribución en donde ambas pueden coexistir (LaVal 1973). En tal sentido, se ha encontrado igualmente en la Colección de Vertebrados de la Universidad de Los Andes (Mérida, Venezuela) que existe una mayor proporción de individuos de *M. oxyotus* provenientes de ambientes por encima de los 2000 m (91,2%), mientras que *M. keaysi* se encuentra mejor representada por debajo de dicha altitud (95,6%). Tal

segregación altitudinal pudiera interpretarse como el producto de exclusión competitiva, considerando las semejanzas morfológicas entre dichas especies.

Como respuesta a tales interacciones estos animales pueden haber desarrollado adaptaciones principalmente de tipo fisiológico (costo energético) que les permiten establecerse eficientemente en diferentes pisos altitudinales dentro del sistema montañoso andino, mostrando en consecuencia, limitaciones al momento de invadir otras altitudes, lo que sugiere una sustitución altitudinal de especies (Soriano *et al.* 2002).

Si las afirmaciones anteriores son correctas, entonces la composición y estructura de las respectivas dietas deberían estar más vinculadas con la abundancia y disponibilidad de los recursos en los correspondientes ambientes, que con diferencias en las capacidades que muestran los animales para obtenerlos (Best *et al.* 1997). En este sentido, el patrón de selección del recurso alimentario de estos murciélagos debe obedecer, más a características como tamaño y dureza de las presas que a discriminaciones detalladas como forma y textura, lo que resultaría en una estrategia de búsqueda del recurso de tipo oportunista (Kunz 1974, Belwood & Fenton 1976, Fenton & Morris 1976, Anthony & Kunz 1977, Freeman 1981, Barclay & Brigham 1991), residiendo los factores que marcan la diferencia entre estas especies principalmente en el ámbito fisiológico.

Considerando las implicaciones térmicas inherentes a la altitud, podríamos pensar que la adecuación fisiológica de estos murciélagos a determinadas condiciones climáticas resulta clave en el establecimiento y éxito de sus

poblaciones en ambientes de montaña (Soriano *et al.* 2002). Tales adaptaciones pueden generar a su vez importantes variaciones en los patrones reproductivos de las especies, lo que depende principalmente del balance energético del animal.

Si tomamos en cuenta las condiciones térmicas de los ambientes donde se ubican exclusivamente estas especies, podríamos esperar que *M. oxyotus* en comparación con *M. keaysi*: *i*) utilice el mecanismo de “torpor” como una estrategia que le permita reducir el gasto energético por debajo de ciertas temperaturas, ante las cuales el presupuesto de energía no es compensable, *ii*) muestre una tasa metabólica basal menor, *iii*) presente una menor conductancia térmica, así como *iv*) un desplazamiento de la zona de termoneutralidad (*ZTN*) hacia temperaturas más bajas, lo que implica menores valores de sus temperaturas críticas inferiores (*T<sub>ci</sub>*) y máximas (*T<sub>cm</sub>*).

Igualmente, si el comportamiento metabólico de *M. oxyotus* se corresponde con los planteamientos anteriores, se puede en consecuencia esperar en primer lugar, que muestre una prolongación del período de gestación de sus crías y eventualmente, una reducción en el número de eventos reproductivos durante el año, en vista de las mayores exigencias energéticas vinculadas con las restricciones fisiológicas impuestas por tasas metabólicas bajas, tal como ocurre en *Eptesicus fuscus*, otra especie de murciélago insectívoro presente en el Neotrópico (Audet & Fenton 1988).

En principio *M. keaysi*, , debería presentar menores restricciones de este tipo, ya que se ubica a menor altura, y por lo tanto debe afrontar menores exigencias de regulación térmica, por lo que se espera un comportamiento metabólico reflejo

de temperaturas ambientales más altas (respuesta metabólica típica de un endotermo), en comparación con *M. oxyotus*. LaVal & Fitch (1977) señalan que *M. keaysi* presenta un patrón reproductivo biestacional, resaltando sin embargo, la ausencia de un modelo único y constante dentro de los murciélagos insectívoros del Neotrópico.

Finalmente, el objetivo principal de este trabajo es determinar y relacionar la información que aportan los componentes alimentario, reproductivo y fisiológico (vinculados con la termorregulación) que le permiten a estas especies de murciélagos insectívoros tan similares establecerse en diferentes estratos altitudinales dentro de un ambiente tan particular como los Andes tropicales, pudiendo considerárseles como posibles patrones de comparación con otras especies de murciélagos insectívoros andinos.

## ÁREAS DE ESTUDIO

El presente estudio fue realizado en dos pisos altitudinales dentro de la Cordillera de Mérida, en el Estado Mérida, Venezuela. En cada uno se seleccionó un área de estudio que responde principalmente a la ubicación de refugios conocidos de las especies consideradas.

Una de las áreas de estudio se encuentra en la localidad denominada “La Mucuy”, dentro del Parque Nacional Sierra Nevada, a aproximadamente 10 Km al Noreste de la Ciudad de Mérida, en la cual se realizaron las capturas de *Myotis oxyotus*. Esta área se ubica entre los 8° 37' a 8° 39' N y los 71° 1' a 71° 5' O y altitudinalmente a 2200 m, entre los límites de dos unidades ecológicas, definidas como; selva nublada montana baja (1700 a 2200 msnm) y alta (2200 a 3000 msnm), respectivamente (Ataroff en prensa). La temperatura de esta localidad oscila entre 9 y 17°C, con un promedio de 12,4 °C, presentando un régimen de precipitación bimodal (1200 – 2500 mm) (Sarmiento *et al.* 1971), con picos en Mayo y Octubre (Figura 1); sin embargo, la precipitación total registrada durante el año de muestreo fue de 2890 mm (datos suministrados por la Estación Climatológica de la Truchicultura Experimental La Mucuy).

Las capturas de *M. oxyotus* fueron realizadas en las afueras del único refugio encontrado en la zona. Dicho refugio es una edificación usada como depósito de materiales perteneciente al Instituto Nacional de Parques (INPARQUES) adyacente a la Estación Ornitológica “La Mucuy”.

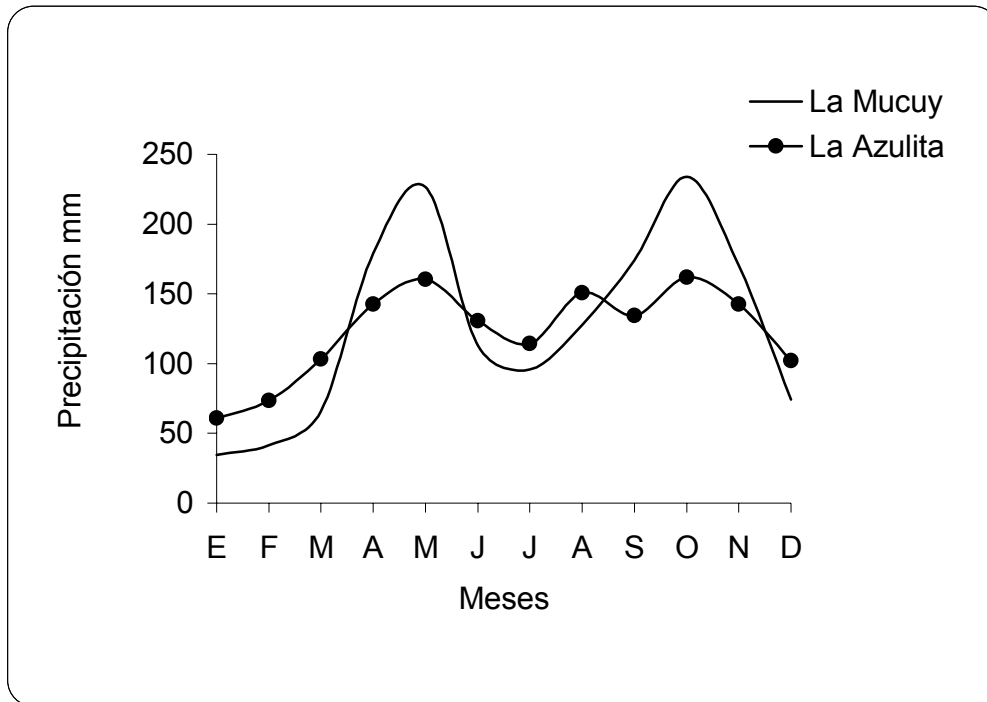


Figura 1. Patrón de precipitación mensual en La Mucuy y La Azulita durante el período 1960 – 2000.

El otro sitio de estudio se localiza en las inmediaciones de la “Cueva del Pirata” (refugio de una población de *Myotis keaysi*) a 600 m al noreste de la población de La Azulita, en el distrito Campo Elías del Estado Mérida. Dicha zona está ubicada a 71° 26' 20" O; 8° 42' 57" N y altitudinalmente a 1000 m. La unidad ecológica que enmarca esta área ha sido clasificada por Sarmiento *et al* (1971) como selva estacional montana, y posteriormente por Ataroff (en prensa) como selva semicaducifolia montana, con una temperatura que varía entre 17 y 22°C y un régimen pluviométrico bimodal entre 1200 y 1900 mm (Figura 1). La Cueva del Pirata es una formación de roca caliza de aproximadamente 1 Km de desarrollo,

cuya galería principal es inundada estacionalmente por un efluente del río Capaz, su temperatura interna es bastante constante durante todo el año, oscilando ligeramente alrededor de los 20 °C, con una humedad relativa de alrededor del 70%.

## PARTE I

# PATRONES DE RESPUESTAS METABÓLICAS VINCULADOS CON LA TERMORREGULACIÓN

## 1. INTRODUCCIÓN

El hábito alimentario tiene una gran influencia en la tasa metabólica de los quirópteros en general, y por ende en sus capacidades termorregulatorias (McNab 1982). Los murciélagos insectívoros estrictos son considerados como reguladores térmicos poco eficientes, presentando las más bajas tasas metabólicas en relación con su masa corporal dentro del orden Chiroptera (McNab 1986). Una baja tasa metabólica puede afectar: (1) la reproducción de los animales, tanto a nivel de fecundación y gestación, como en lo que se refiere a lactancia y crecimiento de las crías, (2) la capacidad de respuesta ante depredadores y (3) la termorregulación o la posibilidad de mantener una temperatura corporal constante (McNab 1986).

Considerando el alto costo energético que implica el mantenimiento de una temperatura corporal alta y constante, principalmente para murciélagos de baja masa corporal, algunos de estos han adoptado la estrategia de reducir el gasto de energía implícito en la regulación térmica por debajo de ciertas temperaturas, permitiendo de esta manera, que su temperatura corporal fluctúe de acuerdo con la del ambiente, este mecanismo se conoce con el nombre de “torpor” (McNab 1969). El mecanismo de “torpor” puede ser inducido por bajas temperaturas ambientales y/o aportes alimentarios o hídricos deficientes, siendo esta condición



reversible cuando se reestablecen condiciones más favorables y el balance energético es lo suficientemente positivo (Audet & Thomas 1997).

Diversos patrones metabólicos y de termorregulación han sido encontrados en murciélagos, como variantes del modelo originalmente propuesto por Kleiber (1973), en donde un endodermo típico muestra una temperatura corporal ( $T_c$ ) constante e independiente de la ambiental ( $T_a$ ) (línea roja en Figura 2), al tiempo que aumenta su tasa metabólica a medida que desciende la temperatura externa, como respuesta a las exigencias de producción de calor (línea roja a en Figura 2). En este mismo esquema se observa también cómo el modelo describe la presencia de un intervalo de temperaturas en el cual la tasa metabólica es mínima e independiente de la temperatura del ambiente (línea roja b en la Figura 2). En dicho intervalo o Zona de Termoneutralidad (ZTN), el animal puede mantener su temperatura corporal sólo con una tasa mínima de producción de calor (tasa metabólica basal), ya que en este rango las temperaturas externa e interna sólo difieren ligeramente.

A temperaturas superiores a la ZTN se produce un aumento de la tasa metabólica como producto de la necesidad que ahora experimenta el animal de disipar calor (línea roja c en Figura 2). Este proceso puede actuar tanto por vía metabólica como conductual.

De acuerdo al modelo, la conductancia térmica ( $C$ ) como medida inversa de la capacidad de aislamiento del animal (conservación de calor) se mantiene en su mínimo valor hasta la temperatura crítica inferior ( $T_{ci}$ ), la cual es la mínima temperatura que define la ZTN, luego de éste punto, la conductancia térmica

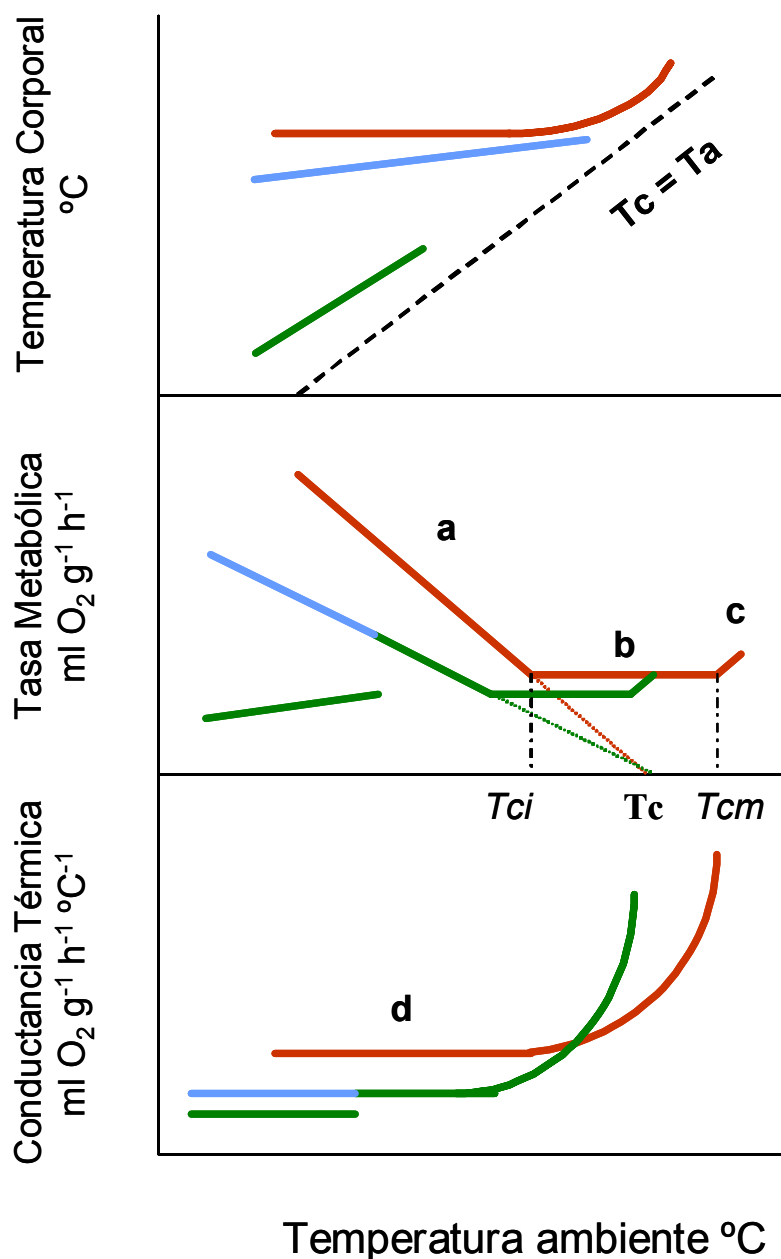


Figura 2. Respuesta metabólica. (A) comportamiento metabólico típico de un endotermo, modificado de Kleiber (1973) y posibles respuestas metabólicas de *M. Oxyotus* (verde) y *M. keaysi* (combinación entre azul y verde). a) Tasa metabólica por debajo de la zona de termoneutralidad (ZTN), b) Tasa metabólica basal, zona de termoneutralidad (ZTN), c) Tasa metabólica por encima de la zona de termoneutralidad, d) Conductancia térmica mínima, (Tci) Temperatura crítica inferior y (Tcm) Temperatura crítica máxima, (Tc) temperatura corporal y (Ta) temperatura ambiente.

aumenta en función de la temperatura de manera exponencial (línea roja d en Figura 2), lo que muestra la necesidad de disipar calor por parte del animal.

Considerando el modelo original y los parámetros que lo constituyen se han comparado las respuestas metabólicas vinculadas con la termorregulación en diversas especies de murciélagos y en este sentido, aparecen una serie de variantes y combinaciones del modelo típico endodermo, en las cuales se presentan modificaciones tanto en el patrón como en los parámetros que lo constituyen.

La respuesta hasta el momento encontrada en especies de tierras bajas no difiere de lo que predice el modelo, es decir: el animal (1) es capaz de mantener una temperatura corporal alta y constante, (2) presenta igualmente una alta tasa metabólica basal, así como un incremento de la tasa metabólica por debajo de la ZTN (mayor pendiente) y (3) una alta conductancia térmica.

En otro caso puede observarse (1) una deficiente termorregulación, (2) una tasa metabólica menor a bajas temperaturas (menor pendiente), (3) una menor tasa metabólica basal acompañada o no de un desplazamiento de la ZTN hacia temperaturas ambientales más bajas (disminución de la  $T_{ci}$ ) y (4) una menor conductancia térmica (líneas azules en Figura 2). En la más extrema de las variantes el animal (1) no puede, en ningún intervalo de temperaturas ambientales, regular su temperatura corporal ("torpor"), la cual es apenas ligeramente diferente de la externa, (2) su tasa metabólica por debajo de la ZTN no sólo es menor, sino que disminuye proporcionalmente con la temperatura ambiental, (3) muestra una baja tasa metabólica basal que puede o no estar acompañada por un

desplazamiento de la ZTN hacia temperatura más frías y (4) una disminución de la conductancia térmica mínima (líneas verdes en Figura 2).

Genoud y Bonaccorso (1986) afirman que los murciélagos insectívoros con distribuciones restringidas al Neotrópico han desarrollado diversas estrategias energéticas, donde se incluyen variaciones tanto en la tasa metabólica basal como en sus capacidades termorregulatorias, dando cabida por lo tanto, a un amplio espectro de respuestas metabólicas vinculadas con el control de la temperatura corporal. No obstante, varias especies de murciélagos pertenecientes a las familias Vespertilionidae y Molossidae presentan respuestas termorregulatorias similares a sus congéneres de regiones templadas (Genoud *et al.* 1990), lo que de cierta manera, coincide con el hecho de que las pocas especies de murciélagos insectívoros que ocupan los ambientes de alta montaña pertenezcan exclusivamente a las familias Vespertilionidae (*Myotis*) y Molossidae, siendo estas las únicas de origen extratropical que habitan en el Neotrópico (Soriano *et al.* 1999, Soriano 2000).

Considerando el amplio espectro de respuestas que pueden mostrar los murciélagos insectívoros que habitan en la franja tropical con respecto a sus congéneres de zonas templadas y a aquellos de distribución también tropical pero de tierras bajas, resulta interesante tomar en este caso como modelo de estudio a *M. oxyotus* y *M. keaysi*, dos especies de murciélagos insectívoros de la familia Vespertilionidae, cuyo género se encuentra compuesto por aproximadamente 84 especies de origen templado (LaVal 1973).

De esta manera, podríamos determinar cuales son las estrategias metabólicas que presentan estas especies y que les permite ocupar similares o diferentes estratos altitudinales dentro de la cordillera andina venezolana, conociendo además que son los representantes del género con mayor tamaño en Venezuela.

## 2. HIPÓTESIS

Desde el punto de vista metabólico se espera que *M. oxyotus* a diferencia de *M. keaysi*: (1) utilice el torpor como una estrategia que le permita minimizar el gasto energético implícito en los procesos termorregulatorios (Audet & Thomas, 1997), (2) muestre entre las variantes del modelo de respuesta metabólica típica de un endoterma (Figura 2), la que más se corresponda con las restricciones impuestas por bajas temperaturas producto de la altura. Entre las alternativas propuestas esperamos que esta especie presente una tasa metabólica basal más baja, igualmente una temperatura crítica inferior ( $T_{ci}$ ) menor, lo que se traduce en un desplazamiento de la Zona de Termoneutralidad (ZTN) hacia temperaturas más bajas, y en consecuencia, una conductancia térmica ( $C'$ ) menor, lo que reduciría la pérdida de calor, mecanismo que cobra importancia a bajas temperaturas donde la conservación de calor es fundamental.

### 3. OBJETIVOS

- Conocer las respuestas y parámetros metabólicos vinculados con la termorregulación de estas especies de murciélagos de hábitos insectívoros en dos estratos altitudinales diferentes dentro de la cordillera andina venezolana.
- De igual manera, comparar los patrones y estrategias metabólicas de estas especies con las que presentan otras especies de murciélagos insectívoros neotropicales.

### 4. MATERIALES Y MÉTODOS

#### 4.1. Metodología

El patrón metabólico de *M. keaysi* fue construido utilizando 9 individuos (4 machos y 5 hembras), mientras que de *M. oxyotus* se seleccionaron 6 individuos (3 machos y 3 hembras). Estos individuos fueron trasladados inmediatamente después de su captura al laboratorio de Ecología Animal de la Universidad de Los Andes, donde se realizaron los experimentos metabólicos.

Los individuos de cada una de las especie se mantuvieron en cautiverio de una a dos semanas aproximadamente, tiempo durante el cual se les alimentó manual e individualmente con larvas de *Tenebrio molitor* criadas en el laboratorio, cada noche luego de las jornadas experimentales. Los murciélagos fueron ubicados en bolsas de tela durante la noche, así como en los intervalos de tiempo

en los cuales no se realizaron experimentos, con la finalidad de evitar que estos sufrieran daños.

Durante el período de inactividad de los murciélagos, aproximadamente entre las 0800-1800 h, considerando que los animales se encontraban en condición postabsortiva, se procedió a medir la tasa metabólica (consumo de oxígeno,  $VO_2$ ), la temperatura corporal ( $T_c$ ) y la conductancia térmica ( $C'$ ) de cada individuo, empleando un respirómetro de flujo abierto (Figura 3).

Cada ejemplar fue colocado en una cámara metabólica de 250 cc con tapa hermética y conexiones sólo para entrada y salida de aire, revestida internamente con una malla plástica para facilitar la suspensión del animal. La inmersión de dicha cámara en un baño a temperatura controlada permitió someter al animal a temperaturas ambiente ( $T_a$ ) entre 10° y 42°C, aproximadamente.

Con la ayuda de una bomba de aire para peceras se hizo pasar un flujo de aire de 75-130 ml/min por las cámaras, el cual fue medido por un flujímetro Matheson 601 (Secaucus, New Jersey), y estuvo determinado por la masa corporal de las especies y la temperatura ambiente evaluándose así el consumo de oxígeno ( $VO_2$ ) mediante un analizador de oxígeno. La temperatura del aire dentro de la cámara fue monitoreada antes y después de cada experimento mediante termopares tipo T conectadas a un teletermómetro Omega HH23 (Stanford, Connecticut).

El aire proveniente de la cámara metabólica se hizo pasar por una batería de sílica gel y cal sodada, con el fin de extraerle el agua y el dióxido de carbono, respectivamente. La concentración de oxígeno en el aire proveniente de la cámara

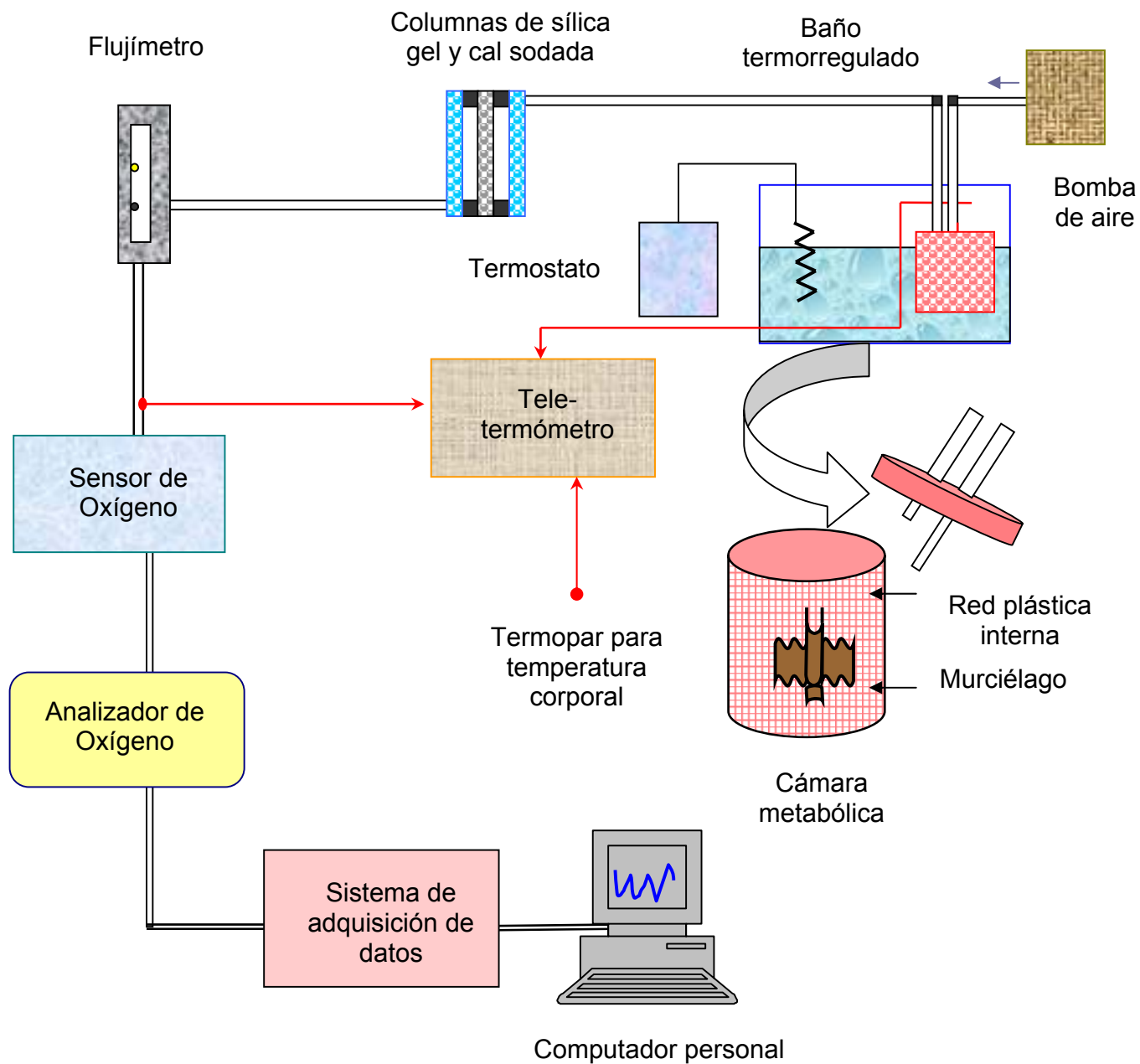


Figura 3. Esquema del respirómetro de flujo abierto empleado para medir consumo de oxígeno ( $\dot{V}O_2$ ) y conductancia térmica ( $C'$ ).



fue medida por un sensor de O<sub>2</sub> ubicado en una celda galvánica de porcelana, a una temperatura de 750°C, la cual estuvo conectada a un analizador de oxígeno de la Applied Electrochemistry (S3A-II Ametek, Pittsburg, Pennsylvania) y cuya señal se transfirió a un sistema de adquisición de datos (la interfaz convertidor analógico - digital para PC y el programa registrador digital de 8 canales para adquirir dichos datos fueron construidos por el Laboratorio de Instrumentación Científica (LIC) de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Los Andes) conectado a un computador personal.

Antes y después de cada ensayo se les midió la temperatura corporal (*T<sub>c</sub>*) a cada uno de los individuos, empleando un termopar conectado al teletermómetro, así como la masa corporal mediante una balanza analógica Sartorius (Westbury, N.Y. 11590) de precisión 0.1 g . La duración mínima de cada corrida respirométrica estuvo sujeta a la obtención del valor mínimo de consumo de O<sub>2</sub> en estado de reposo (1<sup>1/2</sup> a 2 h aproximadamente). El consumo de oxígeno (*V*O<sub>2</sub>) se expresó como tasa masa - específica, calculado de acuerdo a la ecuación de Depocas & Hart (1957):

$$VO_2 = \frac{(F_1O_2 - F_2O_2)V_2}{(1 - F_1O_2)m}$$

donde *F*<sub>1</sub>O<sub>2</sub> es la fracción de aire de salida que se obtiene antes y después de la conexión de la cámara, *F*<sub>2</sub>O<sub>2</sub> es la fracción de O<sub>2</sub> mínima registrada cuando la cámara está conectada al circuito, *V*<sub>2</sub> es el flujo de aire en ml h<sup>-1</sup> y *m* es la masa

corporal del individuo en gramos. Por su parte, la conductancia térmica húmeda ( $C'$ ) se calculó de acuerdo a McNab (1980):

$$C' = \frac{VO_2}{(T_c - T_a)}$$

donde  $VO_2$  es el valor obtenido de consumo de oxígeno,  $T_c$  es la temperatura corporal del animal y  $T_a$  es la temperatura ambiente.

## 4.2. Procesamiento de los datos

Se emplearon regresiones lineales para probar el efecto de la temperatura ambiental ( $T_a$ ) sobre los parámetros fisiológicos medidos: i) zona de termoneutralidad, ZTN; ii) temperatura crítica inferior,  $T_{ci}$ ; iii) conductancia térmica mínima,  $C'$ ; y iv) valores esperados de tasa metabólica basal, TMB y conductancia térmica,  $C'$ .

Los resultados fueron corregidos a valores estándar de presión (mm Hg) y temperatura ( $^{\circ}C$ ), presentándose las medias  $\pm$  error estándar; la significación estadística fue aceptada con  $p \leq 0,05$ . La temperatura más baja a la cual los animales normotérmicos mantienen una tasa metabólica basal constante (temperatura crítica inferior,  $T_{ci}$ ), se determinó encontrando el punto de intersección entre las líneas de consumo de oxígeno ( $VO_2$ ) en contra de la temperatura ambiente ( $T_a$ ). Debido a que la respuesta metabólica de *Myotis keaysi* no mostró una marcada diferenciación en la tendencia de los valores de

tasa metabólica por encima y por debajo de la  $T_{ci}$ , no pudo utilizarse el método de mínimos cuadrados propuesto por Nickerson *et al.* (1989), por ser tal diferenciación una premisa importante para la aplicación del modelo.

La conductancia térmica mínima ( $C'$ ) se obtuvo promediando todos aquellos valores que no mostraron regresión al graficarseles contra la temperatura ambiente ( $T_a$ ), hasta el punto en el cual la  $C'$  aumentó del valor mínimo identificado, este valor de conductancia se corroboró con la pendiente de la regresión de tasa metabólica contra la temperatura ambiente ( $T_a$ ) por debajo de  $T_{ci}$ .

Los valores de tasa metabólica basal y conductancia térmica se compararon con los esperados, usando las ecuaciones alométricas (masa-específicas) estándar para mamíferos:

$$VO_2' = 3,45 m^{-0,287} \text{ (m en g y } VO_2' \text{ en ml } O_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}; \text{ McNab, 1988).}$$

$$C' = 1,02 m^{-0,5} \text{ (m en g y } C' \text{ en ml } O_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1} \text{ } ^\circ\text{C}^{-1}; \text{ Herreid \& Kessel 1967).}$$

Los patrones metabólicos obtenidos para cada especie fueron comparados entre sí y con aquellos referidos en la bibliografía para otras especies de murciélagos insectívoros distribuidos a diferentes latitudes y altitudes.

## 5. RESULTADOS

El patrón metabólico de *M. keaysi* fue construido con base en 46 corridas respirométricas provenientes de 9 individuos (4 machos y 5 hembras), mientras que la respuesta termorregulatoria de *M. oxyotus* estuvo basada en los resultados de 6 individuos (3 machos y 3 hembras), con los cuales se obtuvieron 65 experimentos.

### 5. 1. *Myotis keaysi*

Esta especie no logró mantener su temperatura corporal ( $T_c$ ) constante e independiente de la ambiental a temperaturas inferiores a  $36,5\text{ }^\circ\text{C}$  ( $T_{ci}$ ), como se observa en la línea a de la Figura 4, estando la relación lineal entre estas variables representada por la siguiente regresión:

$$T_b = -3,934 + 1,286 T_a \quad (r^2 = 0,929; p < 0,01; n = 37)$$

La tendencia de todos los individuos a usar el “torpor” como un mecanismo que les permite minimizar el gasto energético a temperaturas inmediatamente inferiores a la  $T_{ci}$ , también se demostró con la disminución proporcional de su tasa metabólica (consumo de oxígeno,  $VO_2$ ) a medida que estos se sometían a temperaturas cada vez más bajas (línea b en Figura 4). Esta relación es representada por la ecuación:

$$VO_2 = -1,828 + 0,112 T_a \quad (r^2 = 0,901; p < 0,01; n = 37)$$

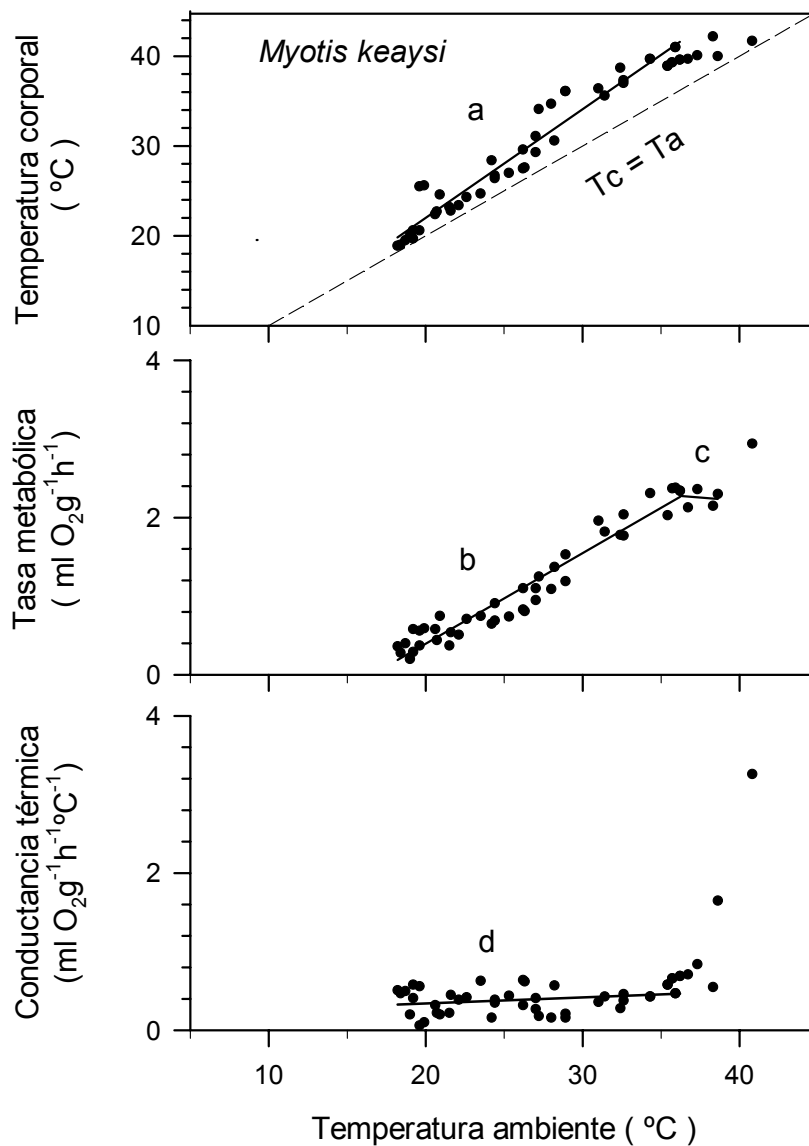


Figura 4. Relación entre temperatura corporal ( $T_c$ ), tasa metabólica ( $VO_2$ ), conductancia térmica ( $C'$ ) y la temperatura ambiente ( $T_a$ ) en *Myotis keaysi*. La línea (a) representa la temperatura corporal por debajo de la zona de termoneutralidad. La línea punteada:  $T_c = T_a$ . La línea (b) es la regresión de la tasa metabólica por debajo de la temperatura crítica inferior ( $T_{ci}$ ) como función de la temperatura ambiente. La línea (c) es la tasa promedio de metabolismo basal en la zona de termoneutralidad. La línea (d) representa la conductancia térmica mínima  $C'$ , por debajo de la zona de neutralidad térmica.

Por su parte, la zona de termoneutralidad (ZTN), caracterizada por una independencia entre la temperatura ambiente y la tasa metabólica, se encontró definida entre los 36,5 °C ( $T_{ci}$ ) y los 38,5 °C ( $T_{cm}$ ) (Figura 4, línea c), con una tasa metabólica basal promedio de  $2,26 \pm 0,04 \text{ ml O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$  ( $p = 0,855$ ;  $n = 9$ ). Esta tasa metabólica basal representa el 103,36 % del valor esperado para un mamífero con la masa corporal promedio de esta especie ( $4,9 \text{ g} \pm 0,16$ ).

Por debajo de la  $T_{ci}$  la conductancia térmica de los individuos ( $C'$ ) fue independiente de la temperatura ambiente con un promedio de  $0,36 \pm 0,02 \text{ ml O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1} \text{ }^\circ\text{C}^{-1}$  ( $p = 0,980$ ;  $n = 37$ ). Este valor de conductancia térmica representa el 78,26 % del valor esperado para un mamífero con la masa corporal promedio de *M. keaysi* ( $4,9 \pm 0,16 \text{ g}$ ).

## **5.2. *Myotis oxyotus***

*Myotis oxyotus* mostró un comportamiento metabólico vinculado con la termorregulación diferente del presentado por *M. keaysi*. Los individuos de esta especie mostraron dos tipos de respuesta cuando fueron expuestos al mismo intervalo de temperaturas ambientales (Figura 5). En ocasiones la respuesta fue de tipo normotérmica, lo que significa que los animales lograron mantener su temperatura corporal completamente independiente de la temperatura del ambiente a temperaturas inferiores a los 32,7 °C ( $T_{ci}$ ) (Figura 5, línea a). En tales ocasiones, la temperatura corporal promedio de los individuos fue de  $35,4 \pm 0,17$

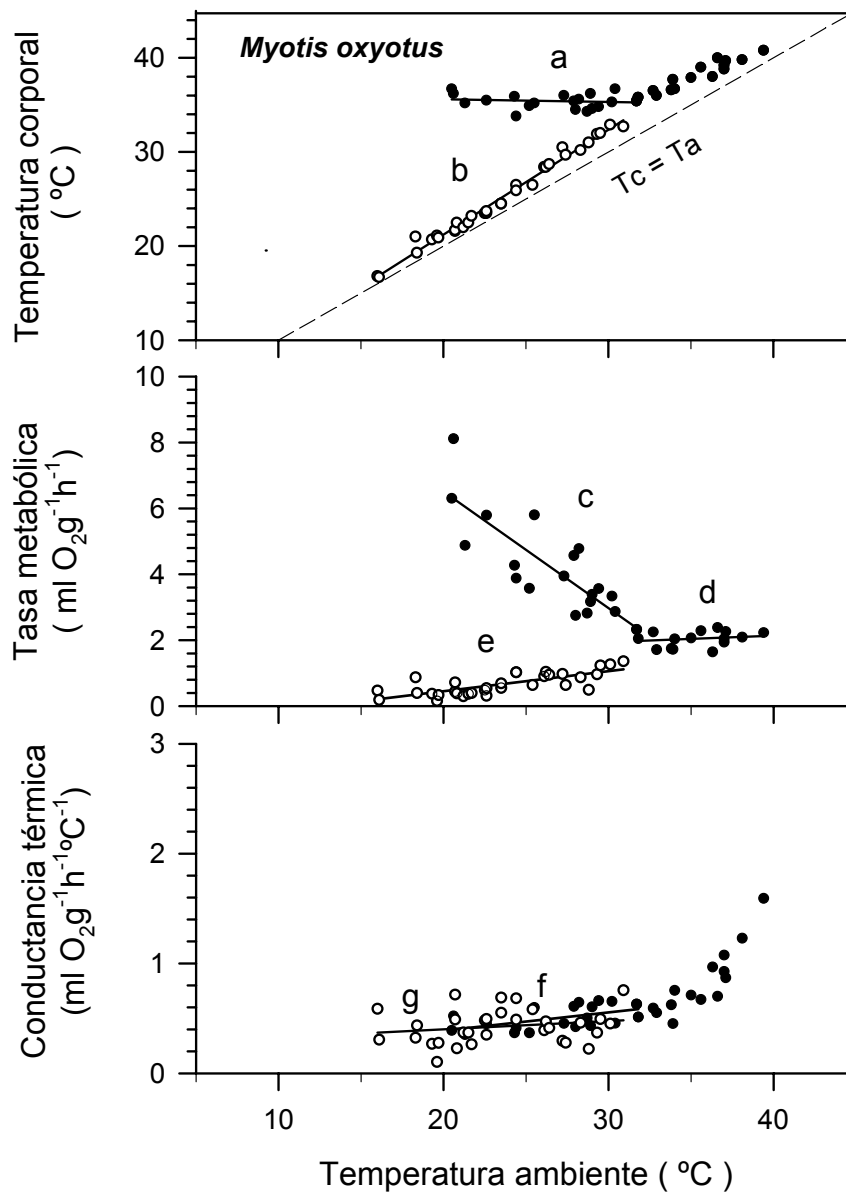


Figura 5. Relación entre temperatura corporal ( $T_c$ ), tasa metabólica ( $VO_2$ ), conductancia térmica ( $C'$ ) y la temperatura ambiente ( $T_a$ ) en *Myotis oxyotus*. La línea (a) representa la temperatura corporal por debajo de la zona de termoneutralidad, de los individuos normotérmicos y (b) de los hipotérmicos. La línea punteada:  $T_c = T_a$ . La línea (c) es la regresión de la tasa metabólica por debajo de la temperatura crítica inferior ( $T_{ci}$ ) de los individuos normotérmicos y (e) para individuos hipotérmicos. La línea (d) es la tasa promedio de metabolismo basal en la zona de termoneutralidad. La línea (f) representa la conductancia térmica mínima  $C'$ , por debajo de la zona de neutralidad térmica en individuos normotérmicos y (g) en individuos hipotérmicos.

°C ( $p = 0,590$ ;  $n = 20$ ), mientras que en el resto de los experimentos los animales presentaron una  $T_c$  ligeramente diferente de la temperatura ambiental (Figura 5, línea b), tal relación se representa en la siguiente ecuación:

$$T_b = -1,128 + 1,117 T_a \quad (r^2 = 0,986; p < 0,01; n = 20)$$

En las ocasiones en que los animales mantuvieron alta y constante su  $T_c$  mostraron igualmente una alta tasa metabólica, la cual se incrementó a medida que la temperatura ambiente se hacía más baja (Figura 5, línea c), como se expresa en la presente regresión:

$$VO_2 = 13,583 - 0,354 T_a \quad (r^2 = 0,700; p < 0,01; n = 20)$$

De igual manera, se puede observar en la línea e de la figura 5 aquellos valores de tasa metabólica correspondientes a las experiencias en las que los animales no lograron mantener una  $T_c$  constante. Dichos valores no sólo corresponden al mismo intervalo de  $T_a$  en las cuales ocasionalmente la respuesta de los animales también fue normotérmica (doble respuesta) sino que además se extiende aproximadamente 5 °C hacia temperaturas más frías, en las cuales la respuesta es exclusivamente hipotérmica. Los experimentos en los cuales los animales entraron en “torpor” fueron inclusive más numerosos ( $n = 32$ ) que aquellos en donde la respuesta fue de tipo normotérmica ( $n = 20$ ) y mostraron la siguiente relación:



$$VO^2 = - 0,767 + 0,061 Ta \quad (r^2 = 0,571; p < 0,01; n = 32)$$

Por su parte, la zona de termoneutralidad estuvo definida entre los 32,7 °C (Tci) y los 39,5 °C (Tcm) aproximadamente, intervalo en el cual el promedio de tasa metabólica basal fue de  $2,04 \pm 0,06 \text{ ml O}_2 \text{ g}^{-1}\text{h}^{-1}$  ( $p = 0,569$ ;  $n = 16$ ), siendo este valor el 90 % del valor esperado para un mamífero de la masa corporal de *M. oxyotus* ( $4,4 \pm 0,08 \text{ g}$ ).

La conductancia térmica mínima (C') de esta especie fue independiente de la Ta en las respuestas hipotérmicas, donde su valor promedio fue de  $0,43 \pm 0,03 \text{ ml O}_2 \text{ g}^{-1}\text{h}^{-1}\text{°C}^{-1}$  ( $p = 0,272$ ;  $n = 32$ ). Considerando la masa corporal de estos mamíferos ( $4,4 \pm 0,08 \text{ g}$ ) el valor de C' representa el 90 % del valor esperado. Los resultados de C' para individuos normotérmicos, igualmente fueron independientes de la Ta, con un valor promedio de  $0,47 \pm 0,02 \text{ ml O}_2 \text{ g}^{-1}\text{h}^{-1}\text{°C}^{-1}$  ( $p = 0,071$ ;  $n = 15$ ), lo que representa un 97,5 % del valor esperado.

Igualmente, al incorporar a *M. keaysi* y *M. oxyotus* en las relaciones logísticas de tasa metabólica basal y conductancia térmica masa - específicas para mamíferos elaboradas por Kleiber (1972) y modificada por McNab (1988) y Herreid y Kessel (1967) (Figura 6), notamos cómo los valores de TMB mostrados por ambas especies se ajustan a lo predicho por esta regresión, 103 % y 90 % respectivamente. De igual forma en la que respecta a la conductancia térmica, ambas especies presentaron valores bastante cercanos a la regresión masa específica propuesta por Herreid & Kessel (1967).

Los resultados que presentan estas especies discrepan de aquellos previamente registrados para murciélagos insectívoros, tanto de tierras bajas como altas, los cuales son aproximadamente la mitad del valor que predice la regresión.

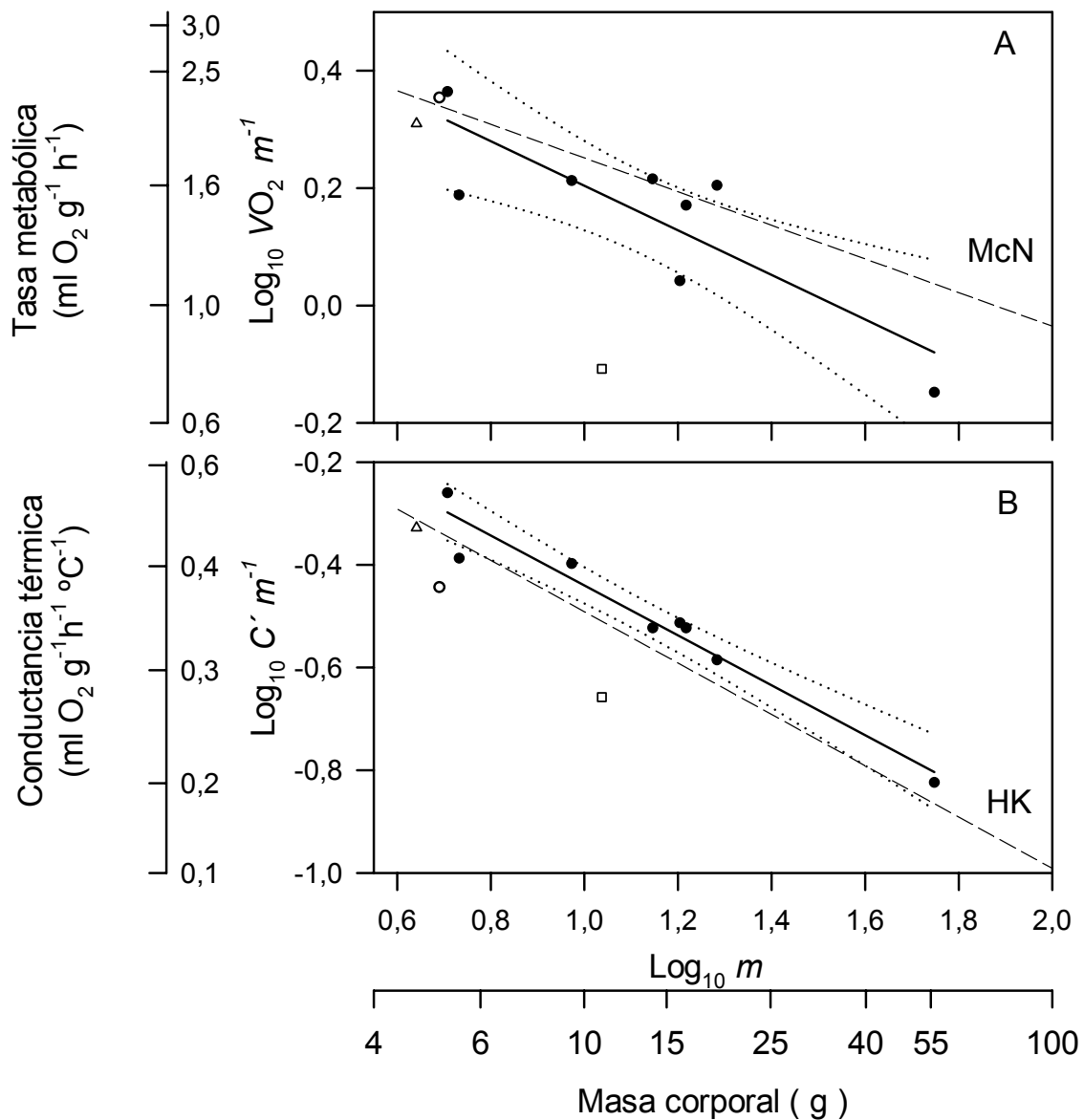


Figura 6.- A: Tasa metabólica basal masa - específica ( $\text{VO}_2 = 0,5835 - 0,3798 m$ ;  $r^2 = 0,71$ ;  $p < 0,05$  y límites de confianza del 95%) de murciélagos insectívoros de tierras bajas, representados con círculos negros, el cuadrado muestra el valor de *Tadarida brasiliensis* (insectívoro de altura), mientras que el círculo y el triángulo blanco muestran los valores de *Myotis keaysi* y *Myotis oxyotus* respectivamente, la línea punteada (McN) representa la relación de McNab (1988). B: Conductancia térmica masa - específica ( $C' = 0,0457 - 0,4858 m$ ;  $r^2 = 0,95$ ;  $p < 0,05$  y límites de confianza del 95%) de murciélagos insectívoros de tierras bajas, *Tadarida brasiliensis* y *Myotis keaysi* representados por los mismos símbolos, la línea punteada (HK) representa la relación de Herreid y Kessel (1967).

## 6. DISCUSIÓN

Tanto *M. keaysi* como *M. oxyotus* mostraron una marcada tendencia al uso del “torpor” como estrategia de economía energética cuando fueron expuestos a bajas temperaturas. Este mecanismo cobra importancia en murciélagos insectívoros pequeños con una alta relación superficie – volumen (McNab 1969) que habitan en ambientes con altas exigencias de regulación térmica.

En todos los experimentos realizados *M. keaysi* fue incapaz de regular su temperatura corporal por debajo de la  $T_{ci}$  (36,5°C). Si consideramos el comportamiento gregario que muestran estas especies en sus refugios diurnos (Linares, 1998), podríamos pensar que la regulación térmica en los individuos ocurre principalmente a través de la generación de calor, producto del agrupamiento (Audet & Fenton 1988). Si esta afirmación es correcta, la temperatura ambiente que juega un papel importante y que debe ser considerada para mantener el diferencial térmico no es precisamente la del espacio físico del refugio, sino aquella que se alcanza en la colonia, la cual es dependiente tanto del tamaño del espacio ocupado como del número de individuos que la compone. En tal sentido, podría percibirse desde el punto de vista térmico al conjunto de individuos como una sola unidad, donde cada componente colabora en el mantenimiento del microclima que es generado (Wilson 1980), así como sucede con varias especies del género *Myotis* en zonas templadas (McNab 1974).

Tal como ocurre con el molóside *Tadarida mexicana*, los individuos solitarios muestran valores menores tanto de temperaturas corporales ( $T_c$ ) como de tasas metabólicas (consumo  $O_2$ / murciélago y consumo  $O_2$ / g), que las presentadas por animales agrupados (Herreid 1963, Kurta & Kunz 1988). Es posible que esto mismo esté ocurriendo con *M. keaysi*, lo que le otorgaría cierta ventaja desde el punto de vista energético a la formación de grandes colonias en los refugios diurnos (reducción en la relación superficie – volumen), sobretudo en especies como esta, con limitaciones termorregulatorias que ocupan ambientes con marcados descensos diarios de temperatura (McNab 1974). De modo que, la determinación en laboratorio tanto de control de temperatura como de metabolismo, podría considerarse como una aproximación a la respuesta individual, la cual necesitaría ser complementada con determinaciones en campo, al menos en especies de murciélagos con comportamiento gregario, como el de estos grupos.

De igual manera, la estrecha ZTN que presenta *M. keaysi* (36,5 – 38,5 °C; 2°C) hace pensar que existe un breve intervalo de temperaturas en el cual los animales pueden mantener una  $T_c$  alta sin incrementar su gasto energético; y que igualmente, dicho intervalo podría estar relacionado con las variaciones en temperatura que experimenta una colonia a lo largo del día. A temperaturas ambiente inferiores a la ZTN el animal en solitario tendría que aumentar su metabolismo individual para mantener constante su  $T_c$ , y debido a las exigencias energéticas implícitas en la termorregulación (masa corporal, tasa metabólica

basal y conductancia térmica) el uso del “torpor” se convierte en obligatorio (McNab 1969).

Si tenemos en cuenta que el refugio diurno detectado de *M. keaysi* en La Azulita (Cueva del Pirata), se encuentra ubicado a aproximadamente 1000 msnm, y observando el patrón metabólico que presenta la especie así como el marcado uso del “torpor”, podríamos pensar que se trata de una especie capaz de establecerse (refugiarse) a niveles altitudinales superiores (a la del refugio detectado) y que la Tci que en otros murciélagos se considera como el límite de tolerancia térmica sin inversión de energía (temperatura del refugio diurno) en este caso podría ser sólo un indicativo del nivel de regulación térmica grupal.

Probablemente la causa del descenso altitudinal de *M. keaysi* hacia el extremo inferior de su distribución (1000 msnm) sea principalmente con fines reproductivos, dado que la población sólo permaneció en el refugio de abril a septiembre del año en estudio (época reproductiva), en vista de que las cuevas representan refugios más seguros a la vez que amortiguan considerablemente las variaciones térmicas, condiciones favorables no sólo para esta especie sino para un conjunto de especies de murciélagos vinculados a este tipo de refugio.

También es importante considerar que un factor que podría estar determinando el descenso altitudinal temporal de esta población podría estar relacionado con la disminución en el número y disponibilidad de refugios diurnos en la zona montañosa de los Andes venezolanos.

A pesar del uso obligado del “torpor”, *M. keaysi* mostró una de las TMB más altas encontradas en murciélagos insectívoros ( $2,26 \pm 0,04 \text{ ml O}_2 \text{ g}^{-1}\text{h}^{-1}$ ),

representando el 103% del valor esperado tomando en cuenta su masa corporal ( $4,9 \pm 0,16$  g), después de *Peropterix macrotis* y *Saccopterix lectura* (Tabla 1), especies de tamaños similares a *M. keaysi* y *M. oxyotus*.

Se ha considerado que los murciélagos insectívoros presentan una restringida capacidad termorregulatoria y un frecuente uso del “torpor” como consecuencia de sus bajas: (1) masa corporal, m, (2) conductancia térmica, C', y (3) tasa metabólica basal, TMB (McNab 1969, 1982) o como resultado de variaciones en la disponibilidad de los recursos, dando cabida a una amplia variedad interespecífica de TMB (Genoud *et al.* 1990). Sin embargo, Bonaccorso *et al.* (1992) afirman que los factores que inducen a un deficiente control térmico también hacen que los animales sean de menor masa corporal y con menores TMB y C'. Tanto en el caso de *M. keaysi* como de *M. oxyotus* existe diferencia significativa entre sus respectivas TMB, no obstante, ambas se acercan bastante (90 y 103 %) a lo que predice la regresión de McNab (1982) para mamíferos de su masa corporal, lo cual no es común en murciélagos insectívoros, a pesar de que se han reportado resultados como estos para especies de embalonúridos y natálidos de tierras bajas (Genoud *et al.* 1990) que además de poseer altas TMB no parecen mostrar mayores inconvenientes para mantener Tc altas y constantes.

Considerando que todos los individuos estudiados de ambas especies fueron alimentados manualmente en el laboratorio y de manera *ad libitum*, una causa del aumento de la TMB puede estar vinculada con un aporte energético por encima del habitual, tomando en cuenta que en condiciones naturales puede haber suministros diarios o estacionales deficientes. Otra causa puede estar

Tabla 1.- Tabla comparativa de la masa corporal y la tasa metabólica basal (TMB) de algunas especies de murciélagos insectívoros tropicales y extratropicales.

<i>Especies tropicales</i>	<i>Masa</i> (g)	<i>TMB</i> (ml O <sub>2</sub> g <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )	<i>TMB</i> (%)	<i>Referencia</i>
<i>Peropterix macrotis</i>	4,9	2,65	121	Genoud <i>et al.</i> , 1990
<i>Peropterix macrotis</i>	5,1	2,31	107	Genoud <i>et al.</i> 1990
<i>Saccopterix leptura</i>	4,2	2,26	99	Genoud y Bonaccorso 1986
<b><i>Myotis keaysi</i></b>	<b>4,9</b>	<b>2,26</b>	<b>103</b>	<b>Este trabajo</b>
<b><i>Myotis oxyotus</i></b>	<b>4,4</b>	<b>2,04</b>	<b>90</b>	<b>Este trabajo</b>
<i>Saccopterix bilineata</i>	7,8	1,86	97	
<i>Pteronotus personatus</i>	14	1,64	101	Bonaccorso <i>et al.</i> 1992
<i>Pteronotus davyi</i>	9,4	1,63	90	Bonaccorso <i>et al.</i> 1992
<i>Pteronotus parnelli</i>	19,2	1,6	108	Bonaccorso <i>et al.</i> 1992
<i>Natalus tumidirostris</i>	5,4	1,54	72	Genoud <i>et al.</i> 1990
<i>Mormoops megalophylla</i>	16,5	1,48	96	Bonaccorso <i>et al.</i> 1992
<i>Myotis nigricans</i>	3,7	1,3	55	Licht & Leitner 1967
<i>Pteronotus quadridens</i>	4,9	1,25	57	Rodríguez-Durán 1995
<i>Tadarida brasiliensis</i>	11,2	1,2	70	Licht & Leitner 1967
<i>Molossus molossus</i>	16	1,1	71	
<i>Mormoops blainvilli</i>	8,6	0,93	50	Rodríguez-Durán 1995
<i>Tadarida brasiliensis</i>	10,9	0,78	45	Soriano <i>et al.</i> 2002
<i>Eumops perotis</i>	56	0,71	65	Leitner 1966
<b>Especies Sub-tropicales</b>				
<i>Lasiurus borealis</i>	12,2	1,43	85	Genoud 1993
<i>Lasiurus seminolus</i>	9,8	1,38	77	Genoud 1993
<i>Nyctophilus geoffroyi</i>	7,1	1,36	69	Geiser & Brigham 2000
<i>Nyctophilus gouldi</i>	10	1,22	68	Geiser & Brigham 2000
<i>Nycticeius humeralis</i>	9,02	1,19	65	Genoud 1993
<i>Lasiurus seminolus</i>	9	1,15	62	Genoud 1993
<i>Lasiurus cinereus</i>	19,9	0,83	57	Genoud 1993
<i>Nycticeius humeralis</i>	11,09	0,82	47	Genoud 1993
<i>Lasiurus intermedius</i>	22,6	0,81	57	Genoud 1993
<b>Especies Extratropicales</b>				
<i>Myotis yumanensis</i>	5	1,7	78	Licht & Leitner 1967
<i>Histiotus velatus</i>	11,2	0,89	52	



relacionada con que animales solitarios podrían presentar tasas metabólicas mayores que las de los individuos agrupados con similares temperaturas corporales (Kurta & Kunz 1988). Sin embargo, una alta TMB no fue suficiente para permitir un control térmico, lo que puede ser indicativo de la importancia del efecto de un conjunto de factores en el éxito de este proceso.

Si consideramos que el gradiente térmico altitudinal en los Andes es de 0.6 °C por cada 100 m (Sarmiento 1986), la ZTN de *M. keaysi* de 2°C corresponde a 333 m aproximadamente, es decir, que la respuesta fisiológica individual de esta especie sólo justifica el establecimiento en 333 m de los 1300 m que corresponden al intervalo de distribución altitudinal conocido (1100 – 2400 m); no obstante, el factor conjunto puede contribuir de forma importante para lograr el asentamiento de la colonia en el resto del intervalo.

El en caso particular de *M. oxyotus*, a pesar de observarse un patrón similar al de *M. keaysi*, esta especie mostró una doble respuesta metabólica con uso facultativo del “torpor”, dado que un mismo individuo fue capaz en algunos casos de entrar en “torpor” y en otros de termorregular eficientemente; sin embargo, fueron más frecuentes las ocasiones en que los individuos hicieron uso del “torpor”. Sin duda, las ocasionales respuestas normotérmicas estuvieron relacionadas con balances energéticos positivos, ya que por debajo de los 20,5°C todas las respuestas fueron hipotérmicas. En *Tadarida brasiliensis* (Soriano *et al.* 2002) se observa un patrón similar, con la diferencia de que un mismo individuo no respondía de maneras diferentes ante una misma temperatura ambiental, pero existe igualmente un intervalo térmico en el cual el animal puede controlar su T<sub>c</sub> y

por debajo del cual no es energéticamente viable un aumento de la tasa metabólica, y el “torpor” deja de ser facultativo para convertirse en obligatorio.

Si consideráramos que la doble respuesta de *M. oxyotus* pudiera ser una manifestación de aclimatación, dado que algunos autores han referido que los murciélagos en general tienden a aclimatarse en cortos períodos de tiempo (McNab 1989; Genoud *et al.* 1990), en nuestro caso no se encontró relación entre las respuestas hipotérmicas y el número de días de experimentación, razón por la cual fue descartada esta posibilidad. Igualmente Genoud (1993) reporta haber trabajado con *Lasiurus seminolus* (Vespertilionidae) en cautiverio por más de 5 meses sin observar cambios en la termorregulación ni otras evidencias de aclimatación, al igual que Hosken & Withers (1997) lo hicieron con *Chalinolobus gouldii* (Vespertilionidae) por un máximo de 18 meses. No obstante, consideramos prudente para los experimentos de laboratorio sustituir los individuos diariamente, siempre y cuando (1) no se trate de especies difíciles de capturar (murciélagos insectívoros capaces de evadir redes), (2) poblaciones con pocos individuos o (3) sitios de captura considerablemente alejados del laboratorio y cuyo traslado pueda poner en riesgo la supervivencia de los animales.

Además de una doble respuesta metabólica, *M. oxyotus* mostró una Tci menor que *M. keaysi*, una mayor masa corporal, así como una extensa ZTN. Una baja Tci se traduce en que esta especie puede establecerse a temperaturas ambientales más bajas o a mayores altitudes, sin que esto implique un gasto energético adicional; no obstante, la posibilidad de ascender altitudinalmente no parece restarle eficiencia a *M. oxyotus* para establecerse a menores elevaciones,

como lo demuestra su amplia ZTN (32.7–39.5°C). Hay que mantener en consideración que al igual que *M. keaysi* esta especie en el refugio estudiado no sólo puede utilizar el agrupamiento para mantener su  $T_c$ , sino que suele ubicarse en lugares que pueden ganar calor rápidamente (tejados). Sin embargo, el componente grupal no parece ser tan importante en esta especie, ya que la respuesta fisiológica de un individuo justifica el establecimiento en casi todo el intervalo altitudinal de la especie (1133 m de 1650 m).

Estas características del patrón metabólico de *M. oxyotus* puede conferirle cierta plasticidad y ventajas en el establecimiento de colonias y explotación de recursos en un amplio espectro de altitudes dentro de su intervalo de distribución, siempre y cuando pueda hacer uso de refugios diurnos adecuados, a diferencia de lo que parece ocurrir con *M. keaysi*, que por lo restringido de su ZTN, puede permanecer en un breve rango de  $T_a$  (sin gasto de energía metabólica). A pesar de esto, no debe olvidarse el hecho de que estos murciélagos pueden modular la temperatura externa por medio de mecanismos conductuales y en los casos en que esta no pueda ser controlada tienen la capacidad de usar el “torpor” como una ruta de economía energética.

Resultan entonces interesantes los tipos de respuesta metabólica que presentan *M. keaysi* y *M. oxyotus*, en comparación con especies de la familia Emballonuridae como *Saccopterix bilineata* (Genoud *et al.* 1990) y *Peropterix macrotis* (Genoud & Bonaccorso 1986), de las cuales se conoce su restricción a zonas de baja altitud. Estas muestran TMB altas comparadas con las que presentan otros murciélagos insectívoros y similares a las que presentan *M. keaysi*

y *M. oxyotus* en este trabajo, no obstante, todas las especies de murciélagos insectívoros de baja altitud parecen ser capaces de termorregular incluso a bajas temperaturas y no están capacitadas para usar el mecanismo de “torpor” como otros insectívoros de las familias Vespertilionidae y Molossidae típicos de zonas altas tropicales (McNab 1969, 1982; Genoud *et al.* 1990).

La amplia variación en las capacidades termorregulatorias dificultan la posibilidad de hacer una generalización en los murciélagos insectívoros neotropicales (Studier & Wilson 1970), puesto que no sólo la altitud parece ser una variable capaz de generar diferentes respuestas, sino también el componente conductual del grupo, la disponibilidad de refugios naturales adecuados, la calidad del recurso alimentario explotado, así como las características biológicas de cada especie (masa corporal, abundancia y largo del pelaje, entre otras). Otra posible razón por la cual se dificulta establecer un patrón común a todas las especies de murciélagos insectívoros como lo señalan Studier & Wilson (1970), puede estar asociada con que la termorregulación en murciélagos neotropicales no parece ser una característica adaptativa, lo que se traduce en que ni la homeotermia ni la poiquilotermia son suficientemente ventajosas por sí mismas en este grupo de animales, para que tal condición sea seleccionada exclusivamente. Esto pudiera estar dando cabida a la presencia de un amplio espectro de capacidades termorregulatorias no sólo entre murciélagos insectívoros, sino también a nivel intraespecífico.

La estructura, composición y similitud entre las correspondientes dietas de ambas especies, así como sus implicaciones en el patrón metabólico y la distribución altitudinal de las mismas serán analizadas en el siguiente capítulo.

## **PARTE II**

# **COMPOSICIÓN DE LA DIETA Y DISPONIBILIDAD DE RECURSOS**

### **1. INTRODUCCIÓN**

Una dieta basada exclusivamente en insectos supone la presencia de ciertas adaptaciones que hacen posible la detección, captura, trituración y asimilación de las presas. La selección del recurso en cualquier caso requiere el desarrollo de habilidades y estrategias por parte del depredador para discriminar entre todas las presas disponibles, además de las consideraciones de balance energético y la abundancia y disponibilidad de dichos recursos (Belwood & Fenton 1976).

En lo que concierne a alimentación, los murciélagos insectívoros necesitan obtener información precisa de las presas que persiguen; incluyendo presencia, posición, dirección, rapidez y en algunos casos identidad de las mismas. Esta información la obtienen mediante sus llamadas de ecolocalización, las cuales varían en estructura, intensidad y frecuencia, dependiendo de la especie (Fenton 1982).

Los murciélagos insectívoros pueden capturar casi cualquier insecto en movimiento, siempre y cuando éste se encuentre dentro del espectro de tamaño y dureza apropiada, descartando de esta manera discriminaciones más detalladas de forma y textura (Anthony & Kunz 1977, Barclay & Brigham 1991). La poca

discriminación en la obtención del alimento permite que estos murciélagos cambien los componentes de su dieta en función de la disponibilidad de presas (Best *et al.* 1997), lo que sugiere que la gran mayoría de los murciélagos insectívoros pudieran ser básicamente oportunistas, siendo sus dietas en gran medida reflejo directo de variaciones estacionales en la composición y abundancia de insectos (Kunz 1974). Un comportamiento alimentario de este tipo debería reflejarse en una fuerte correlación positiva entre la incidencia de una presa particular en la dieta y su abundancia en el ambiente (Fenton & Morris 1976, Anthony & Kunz 1977, Best *et al.* 1997).

La composición de la dieta y patrón de selección de presas dentro del género *Myotis* muestra ligeras variaciones, encontrándose en algunos casos tendencias oportunistas (Belwood & Fenton 1976), mientras que en otros los resultados parecen apuntar hacia la existencia de un patrón principalmente selectivo (Bushler 1976).

En la composición de la dieta de algunas especies del género *Myotis* se han identificado una considerable variedad de ordenes de insectos; sin embargo, entre los grupos más importantes y que son comunes para una gran mayoría de las especies de este género se encuentran los ordenes: Lepidoptera, Coleoptera, Diptera y Trichoptera, entre otros menos comunes como Homoptera, Hemiptera y Ephemeroptera (Whitaker 1972, Black 1974, Kunz 1974, Howell & Burch 1974, Belwood & Fenton 1976, Bushler 1976, Whitaker *et al.*, 1977, Anthony & Kunz 1977, Whitaker & Findley 1980, Kunz & Whitaker 1983, Best *et al.*, 1997, Kurta & Whitaker 1998), pudiendo ocurrir cambios estacionales en los niveles de consumo

y composición de las dietas, lo cual parece estar vinculado con variaciones en la demanda energética, impuesta principalmente por: (1) variación en la oferta del recurso, (2) condición reproductiva (preñez y lactancia), y (3) muda de pelaje (Anthony & Kunz 1977).

Dada la falta de estudios sobre el género *Myotis* dentro de la franja tropical y particularmente en los ecosistemas tropicales de altura, consideramos que el estudio de especies como *Myotis oxyotus* y *Myotis keaysi*, pudiera generar información importante sobre la existencia de variaciones en los componentes de la dieta de estos murciélagos, vinculadas principalmente a cambios en la composición y abundancia de los grupos de insectos en los distintos pisos altitudinales donde despliegan su actividad estas especies (Domínguez & Ballesteros 1992, Jacobsen *et al.* 1997), así como con posibles diferencias en las estrategias de búsqueda del alimento, aspectos que se encuentran fuertemente vinculados con el éxito reproductivo (patrón reproductivo) y metabólico, principalmente a determinadas altitudes donde los requerimientos de regulación térmica cobran fundamental importancia dentro del presupuesto energético de estos murciélagos.

## 2. HIPÓTESIS

Debido a que *M. oxyotus* y *M. keaysi* muestran similitudes morfológicas, y por lo tanto las mismas capacidades para obtener el recurso alimentario, se espera que las respectivas dietas sean similares, sí la composición, abundancia y disponibilidad del recurso es semejante en ambas localidades. Incliniéndose hacia un patrón de búsqueda de recurso de tipo oportunista (Kunz 1974, Belwood & Fenton 1976, Fenton & Morris 1976, Anthony & Kunz 1977, Barclay & Brigham 1991).

## 3. OBJETIVOS

- Determinar los grupos de presas que componen la dieta de *M. oxyotus* y *M. keaysi*, así como la proporción y frecuencia de los mismos.
- Conocer la composición y variación temporal de los grupos de presas en las localidades referidas para cada especie, con el propósito de compararlos con los identificados en las respectivas dietas.



## **4. MATERIALES Y MÉTODOS**

La determinación de la dieta de estos murciélagos se realizó mediante el análisis de muestras fecales (Black 1972, Belwood & Fenton 1976, Anthony & Kunz 1977, Kunz & Whitaker 1983), por considerar que las ventajas que ofrece el método (supervivencia de los animales y mayor concentración de los fragmentos) superan sus desventajas (restos más fragmentados y limitaciones en la detección de partes blandas) (Whitaker 1972, Bushler 1976, Rabinowitz & Tuttle 1982). En tal sentido, consideramos que con el uso de esta metodología se podría obtener la información necesaria con un mínimo de perturbación a las poblaciones.

### **4.1. Colecta de las muestras fecales**

En cada una de las áreas de muestreo referidas anteriormente fueron colocadas de tres a cinco redes de neblina (6 y 12 m), desde Febrero de 2000 a Enero de 2001 en La Mucuy y desde Junio de 2000 hasta Mayo de 2001 en La Azulita. Las redes se abrieron a partir de las 0430 hrs. hasta las 0600 hrs., en la localidad de La Mucuy, horas de regreso de los murciélagos al refugio y durante toda la noche hasta las primeras horas de la madrugada en las inmediaciones de la Cueva del Pirata. Los animales capturados de ambas especies fueron colocados de forma individual en bolsas de tela durante un período de 2 a 3 horas, hasta obtener las respectivas muestras fecales, procediendo finalmente a la

liberación del animal, luego de registrar datos como sexo, edad y condición reproductiva.

## **4.2. Análisis de muestras fecales**

Una vez en el laboratorio las muestras fecales fueron colocadas en una estufa a aproximadamente 70°C durante 24 hrs., luego se pesaron en una balanza analítica y se almacenaron en bolsas plásticas debidamente rotuladas, hasta el momento de su estudio.

Cada muestra previamente desecada se colocó durante 24 h en una cápsula de petri en etanol 70%, hasta que cada unidad de excremento ("pellet") pudo ser disgregado con facilidad, empleando una aguja de disección. Finalmente se analizó bajo un microscopio estereoscópico "Leica WILD M8" con lente PLAN 1.0X el contenido de cada uno de los "pellets" que componen las diferentes muestras fecales (Whitaker 1988), logrando separar, cuantificar e identificar hasta el nivel de familia (en la mayoría de los casos), con la ayuda de claves entomológicas (Borror *et al.*, 1981, Merritt & Cumming 1996), los fragmentos (tarsos, alas, antenas, entre otros) de cada uno de los insectos consumidos. La obtención del número de insectos por muestra se hizo en función del número mínimo de fragmentos identificables, siendo estas partes finalmente almacenadas en viales plásticos de 1,5 ml con etanol 70% debidamente rotulados (Whitaker 1988).

### 4.3. Colecta de insectos para la determinación de disponibilidad de recursos

Se colocó una trampa de luz negra de intersección multidireccional (Figura 7) para atraer a la mayoría de los grupos de insectos nocturnos, a una altura aproximada de 6 m (Kunz 1988), en cada una de las localidades durante los períodos anteriormente descritos, a distancias considerables de las zonas de captura de los murciélagos, de manera de evitar la contaminación lumínica que esta genera sobre las redes de neblina. Los insectos colectados se depositaron en frascos de vidrio con etanol al 70%, para ser posteriormente identificados y cuantificados en el laboratorio.

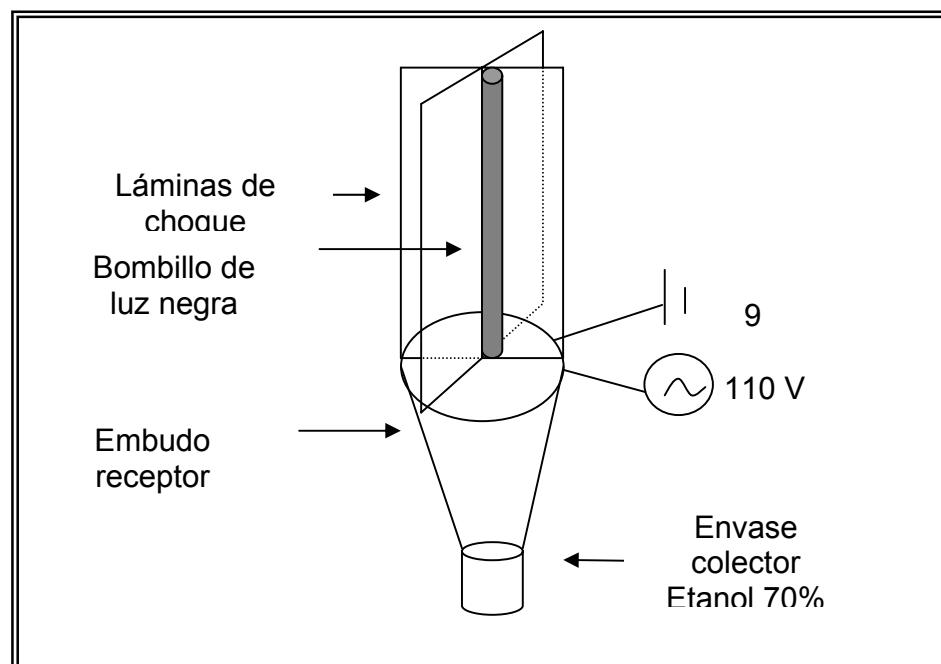


Figura 7.- Esquema de la trampa de luz negra de intersección multidireccional empleada para la colecta de insectos nocturnos (Kunz 1988).

Una vez en el laboratorio, el contenido de cada frasco colector fue colocado en una bandeja y llevado a un volumen constante de 2,470 ml, dicha bandeja fue cubierta por una rejilla de 40 cuadrículas (Figura 8), procediendo de forma aleatoria a seleccionar 3 recuadros (réplicas) en los cuales se introdujo una unidad muestral cúbica de 49 ml de volumen de la cual se extrajeron, cuantificaron e identificaron todos los insectos menores de 2,5 mm. El criterio para fijar el tamaño máximo de presa en este trabajo se tomó considerando el tamaño máximo y promedio de las presas reportadas para otras especies del género con similar tamaño corporal (*Myotis velifer* < 4 mm – 20 mm, Kunz 1974 y *Myotis lucifugus* 3 mm – 10 mm, Anthony & Kunz 1977).

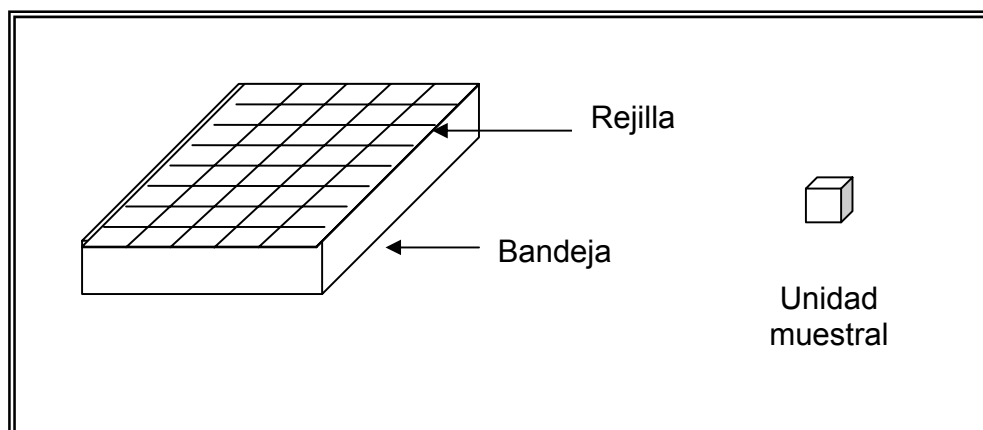


Figura 8.- Equipo empleado para el sub - muestreo de los insectos provenientes de las trampas de luz.

#### 4.4. Procesamiento de los datos

Para determinar la estructura y composición de las dietas, se emplearon los siguientes estimados:

1.- Frecuencia de aparición = FA

$$FA = \frac{\text{n}^\circ \text{ de muestras fecales en que aparece el grupo A}}{\text{n}^\circ \text{ total de muestras fecales}}$$

2.- Composición porcentual numérica = CPN

$$CPN = \frac{\text{n}^\circ \text{ de presas consumidas del grupo A}}{\text{n}^\circ \text{ total de presas de todos los grupos}} \times 100$$

Con el fin de determinar el nivel de similitud en la dieta entre las dos poblaciones de murciélagos basadas en la estructura, composición y estacionalidad de sus dietas, se empleó el Índice de Similitud Proporcional de Czekanowski:

$$SP = 1 - 0.5 \sum |p_i - q_i| \quad (\text{Feinsinger } et \text{ al.}, 1981)$$

El Índice de Similitud Proporcional también fue utilizado para comparar semejanzas entre la dieta de cada especie y la oferta de recursos en sus respectivas áreas de actividad. Paralelamente también se aplicó el Índice de Electividad de Ivlev:

$$E_i = \frac{r - p}{r + p}$$

el cual compara lo consumido por el animal contra lo disponible en el ambiente considerando cada taxa por separado (Whitaker 1988), con el fin de conocer cuales son los grupos de insectos consumidos azarosamente y los que puedan estar siendo seleccionados activamente.

## 5. RESULTADOS

### 5.1. Dieta de *Myotis oxyotus*

Se analizaron 1727 “pellets” provenientes de 194 muestras fecales cuyo peso promedio fue de  $0,0283 \pm 0,0168$  g. En ellos pudieron ser identificados 1026 individuos pertenecientes a 69 familias de la clase Insecta y 1 de la clase Arácnida (ácaro), mientras que las arañas fueron clasificadas como tejedoras o no tejedoras, ya que generalmente los restos encontrados en las muestras no fueron suficientes en todos los casos para hacer una determinación más precisa (Apéndice 1). No obstante, se obtuvo una saturación de familias de insectos en la dieta de esta especie a partir de las 159 muestras, las cuales corresponden a 1431 “pellets” (Figura 9).

Los ordenes de insectos más importantes en la dieta de esta especie fueron: Coleoptera (23%), Hymenoptera (19%), Diptera (16%) y Lepidoptera (12%); sin embargo, también aparecieron en menor proporción los ordenes Trichoptera (5%), Hemiptera (4%) y Homoptera (3%) entre otros (10%). Las arañas por su parte se encontraron presentes en la dieta en un 8% (Figura 10).

Al analizar la composición de cada orden de insectos encontramos que aquellos ordenes con mayor número de familias representadas en la dieta fueron igualmente: Diptera (19), Coleoptera (17), Hymenoptera (14) y Lepidoptera (7), lo cual coincide con los más importantes por número de individuos consumidos.







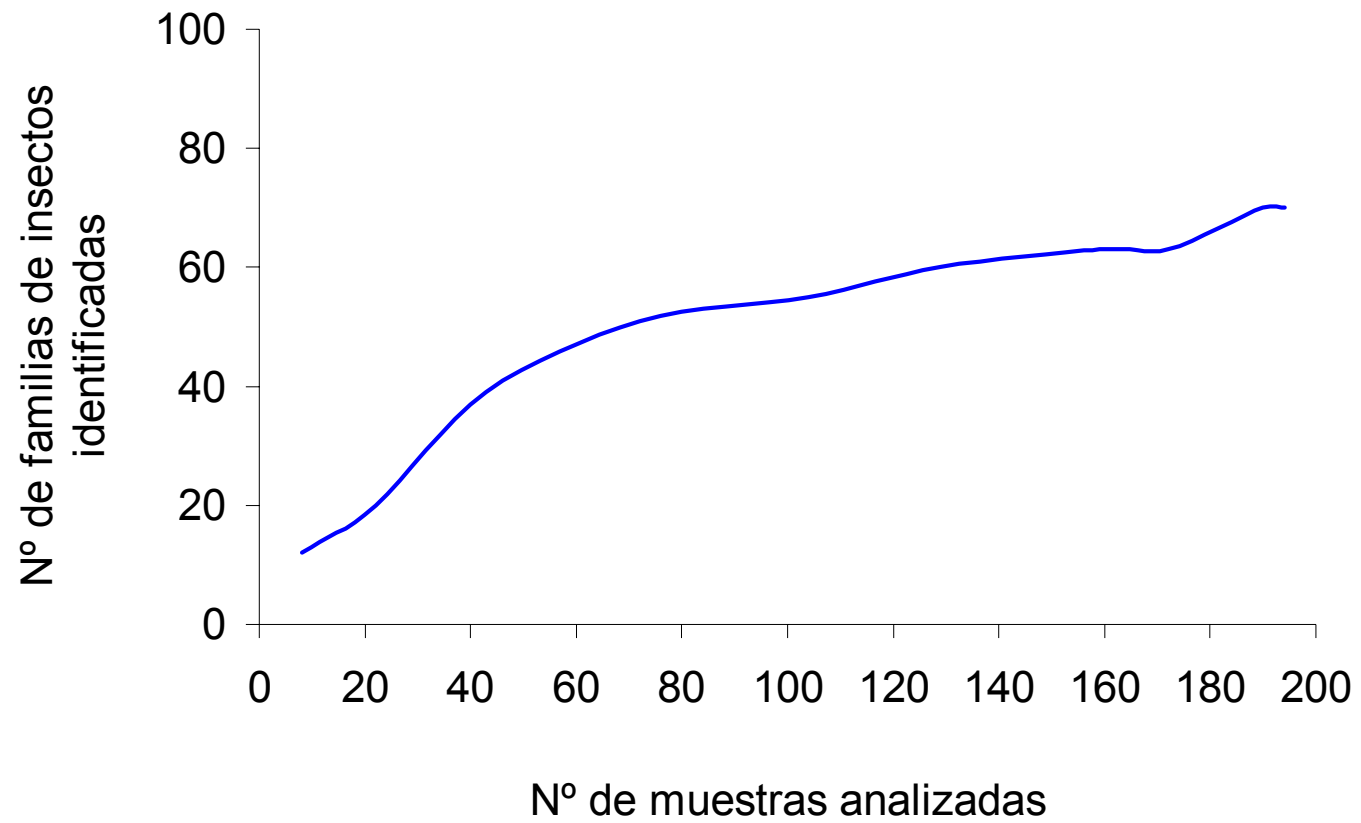


Figura 9.- Curva de saturación de familias de insectos en la dieta de *Myotis oxyotus*

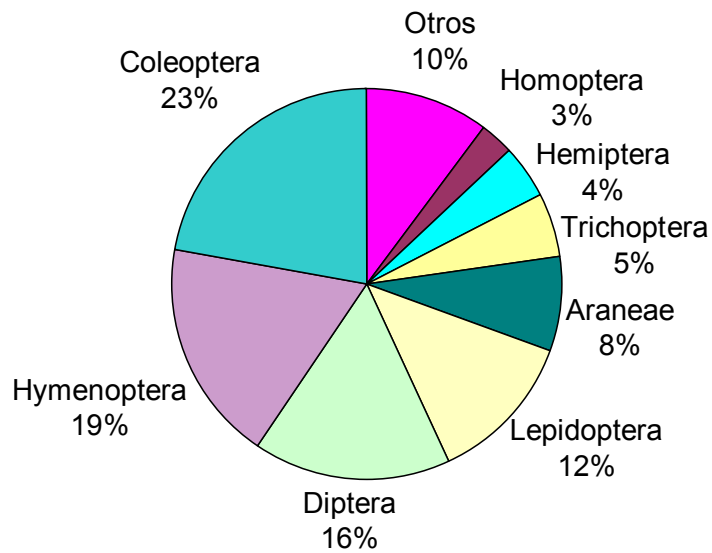


Figura 10.- Principales órdenes de artrópodos en la dieta de *Myotis oxyotus*

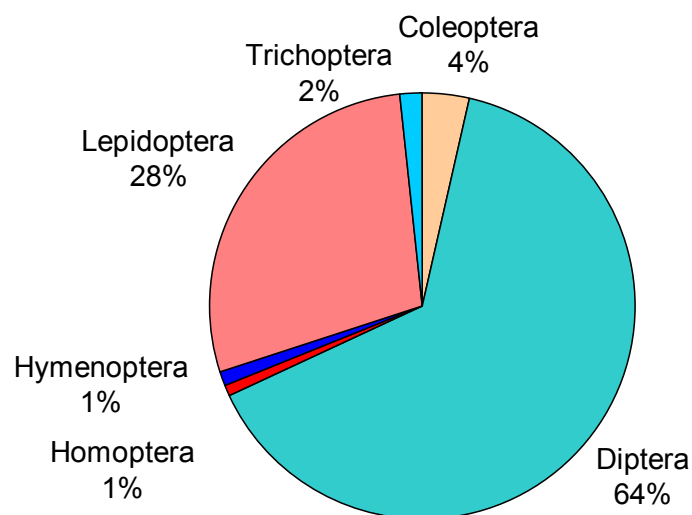


Figura 14.- Principales ordenes de insectos nocturnos encontrados en Las Mucuy.

La presencia de los rubros en la dieta fue determinada principalmente considerando el nivel taxonómico de familia (Apéndice 2). De tal forma, que en lo que respecta a la composición porcentual numérica (CPN) la dieta se encuentra conformada esencialmente por Formicidae (13,5%), Lepidoptera no identificable (10,9%), Chrysomelidae (6,1%), Araneae no tejedoras (4,8%), Ptilodactylidae (4,6%), Scarabaeidae (4,2%), Trichoptera no identificable (4,1%) y Miridae (3,7%), puesto que estos grupos conforman más del 50% de los recursos que esta especie consume (Figura 11).

Si consideramos la frecuencia de aparición (FA) de las categorías tenemos que el 50% de la dieta de esta especie se encuentra compuesta por Lepidoptera no identificable (0,53), Chrysomelidae (0,28), Araneae no tejedoras (0,25), Ptilodactylidae (0,22), Trichoptera no identificable (0,21), Scarabaeidae (0,20), Miridae (0,19), Formicidae (0,18) y Drosophilidae (0,18) (Figura 12).

Por su parte, la frecuencia ponderada (FP) de cada familia en la dieta de *M. oxyotus* aportó la misma información que la suministrada por la composición porcentual numérica.

En cuanto a la variación estacional de los principales componentes de la dieta de esta especie, se obtuvo que a excepción de la familia Formicidae la cual tuvo su único pico de abundancia en agosto, la mayor parte de las familias presentan su máxima representación en la dieta durante los meses de abril y mayo, lo que coincide con el primer pico de precipitaciones en la zona (Figura 13).

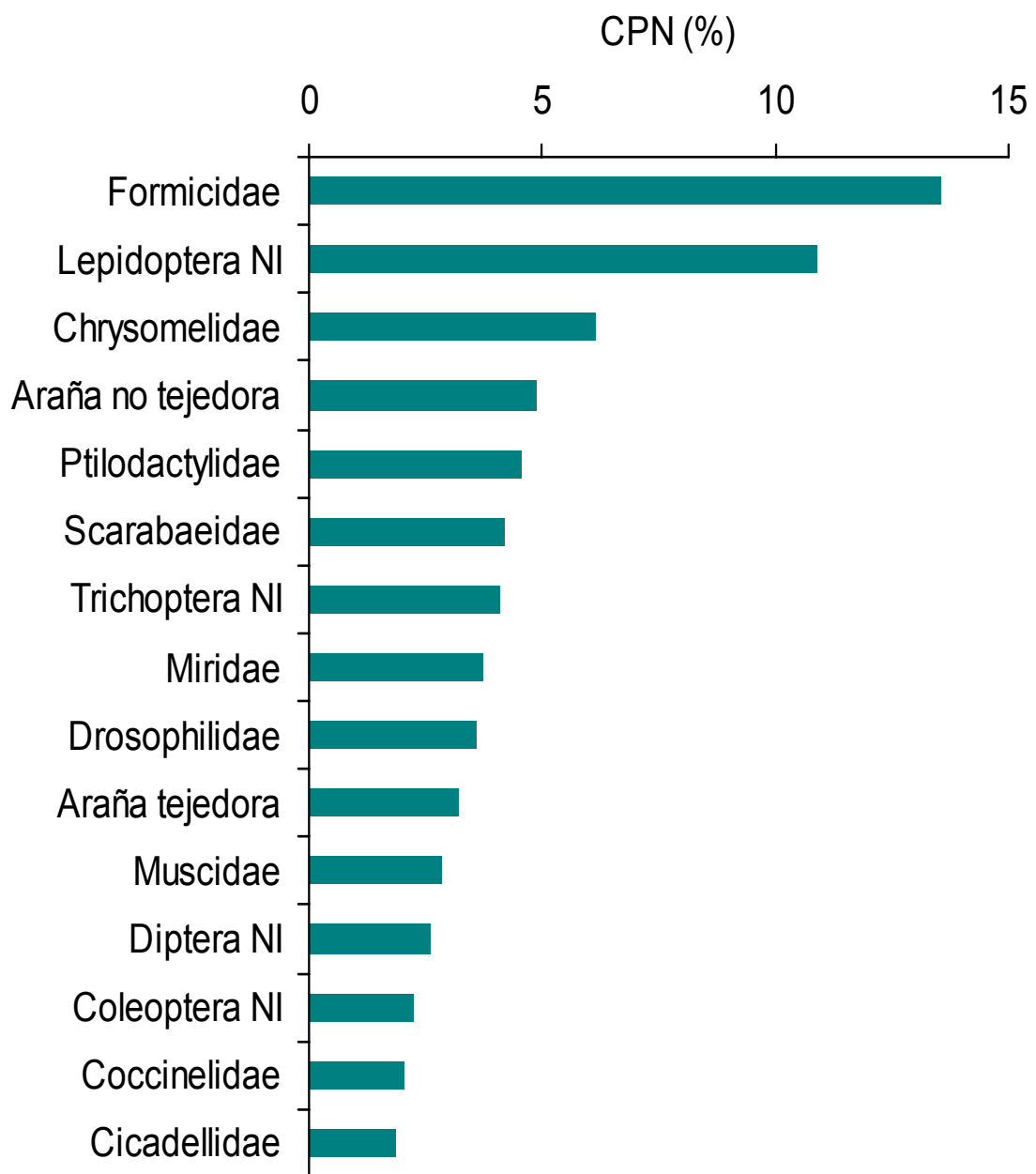


Figura 11.- Composición porcentual numérica (CPN) de la dieta de *Myotis oxyotus*.

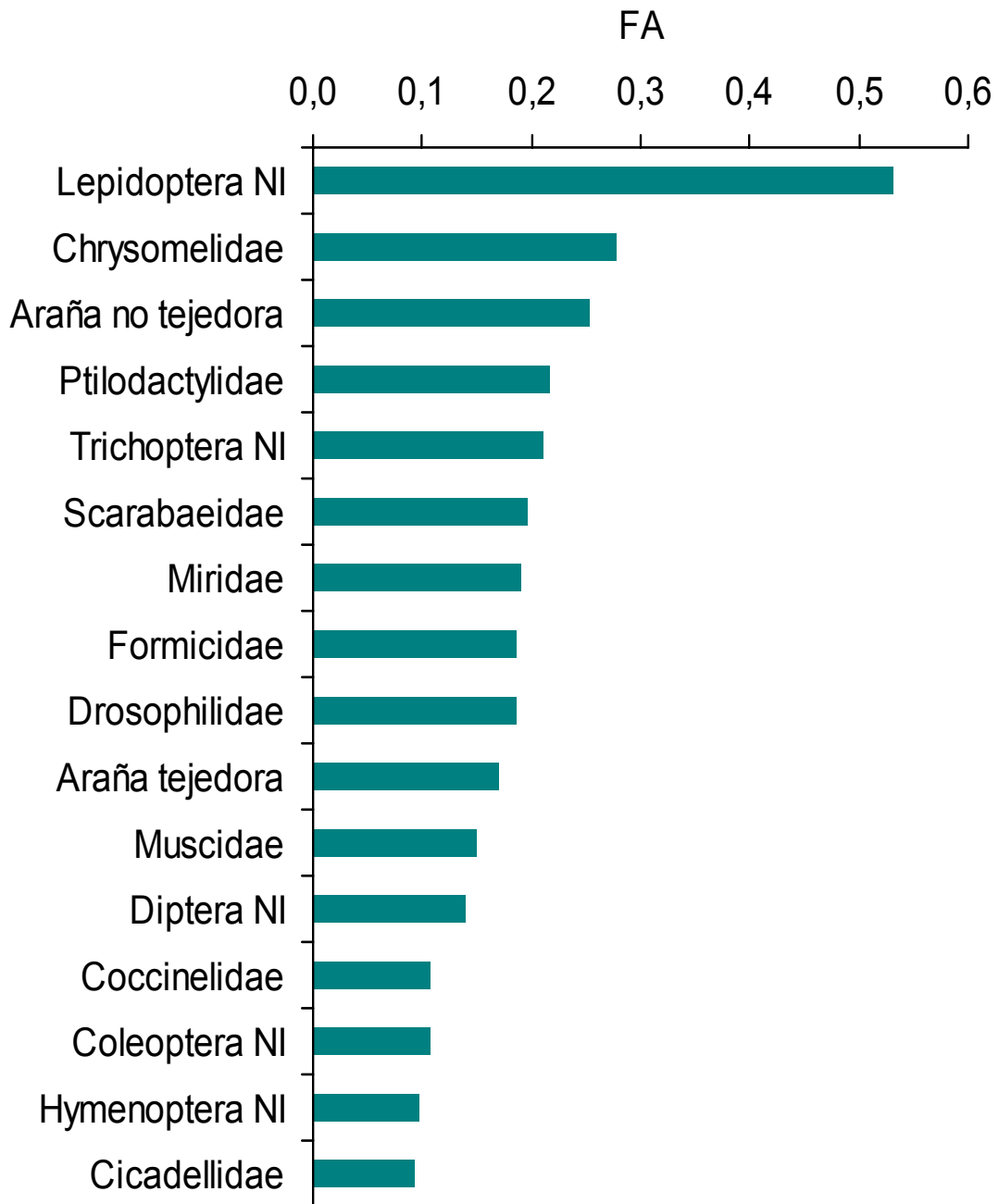


Figura 12.- Frecuencia de aparición (FA) de las principales familias de insectos que componen la dieta de *Myotis oxyotus*.

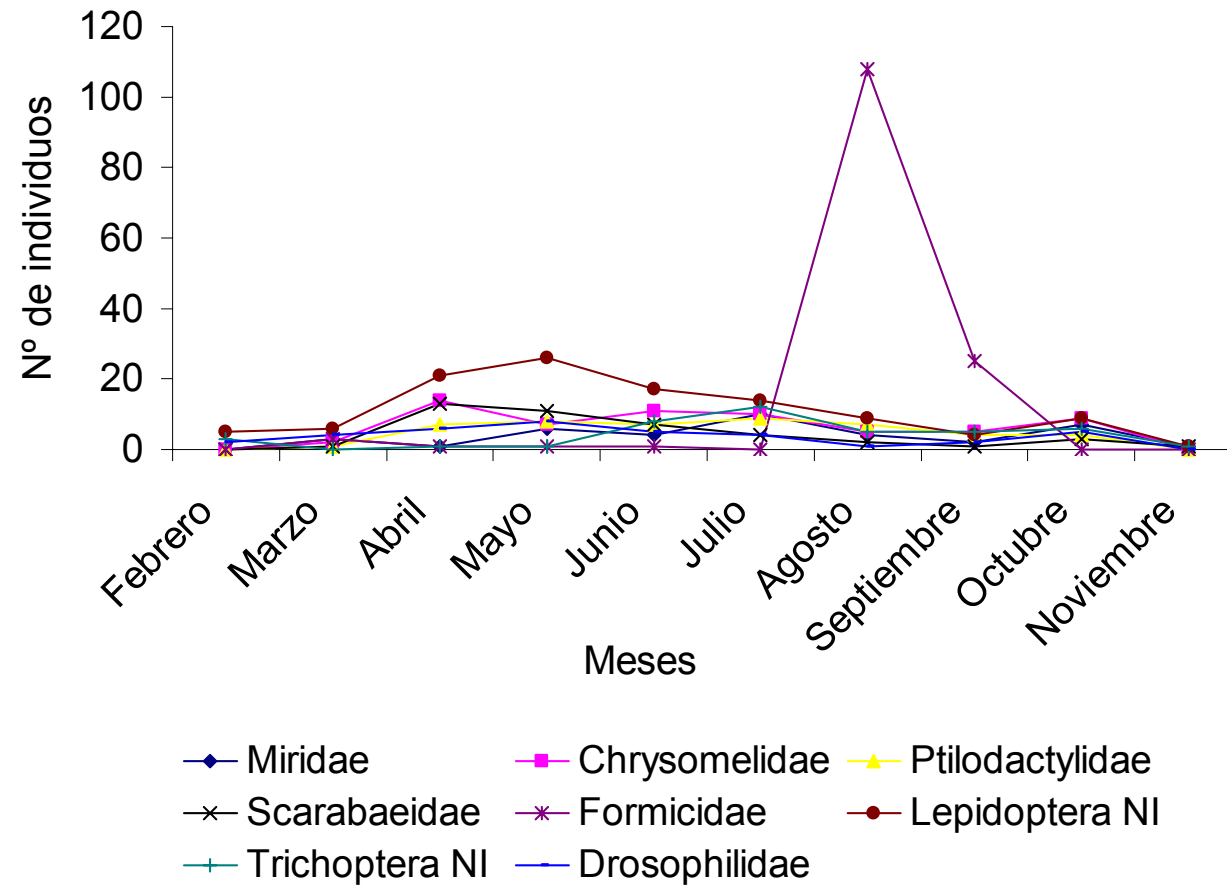


Figura 13.- Variación estacional de los principales componentes de la dieta de *Myotis oxyotus*.

## 5.2. Disponibilidad de insectos en La Mucuy

De las trampas de luz instaladas en La Mucuy fueron identificados 97771 individuos pertenecientes a 99 familias de insectos (Apéndice 3). Los ordenes con mayor representación fueron: Diptera (64%) y Lepidoptera (28%), mientras que Coleoptera, Trichoptera, Hymenoptera y Homoptera conforman el restante 8% (Figura 14). Los ordenes Diptera y Lepidoptera además de ser los más abundantes estuvieron inversamente relacionados a lo largo del año de estudio, ocurriendo los picos del primero entre los meses de diciembre y abril, mientras que el segundo presentó máximos en julio y noviembre, el resto de los grupos presenta aumentos de su abundancia en mayo y agosto - octubre (Figura 15).

## 5.3. Dieta de *Myotis keaysi*

De esta especie fueron analizados 102 “pellets” provenientes de 42 muestras fecales, con un peso promedio por muestra de  $0,0076 \pm 0,0082$  g. En dichas muestras se lograron identificar 131 individuos pertenecientes a 36 familias de artrópodos: 32 de insectos y 4 arácnidos ( 2 ácaros y 2 arañas, Apéndice 4). A diferencia de *M. oxyotus* con esta especie no se logró obtener la saturación de familias con el total de muestras acumuladas (Figura 16), puesto que en varias ocasiones se dificultó la captura de los murciélagos de regreso al refugio, aunado a que estos estuvieron en él, sólo durante seis meses del año de estudio (período



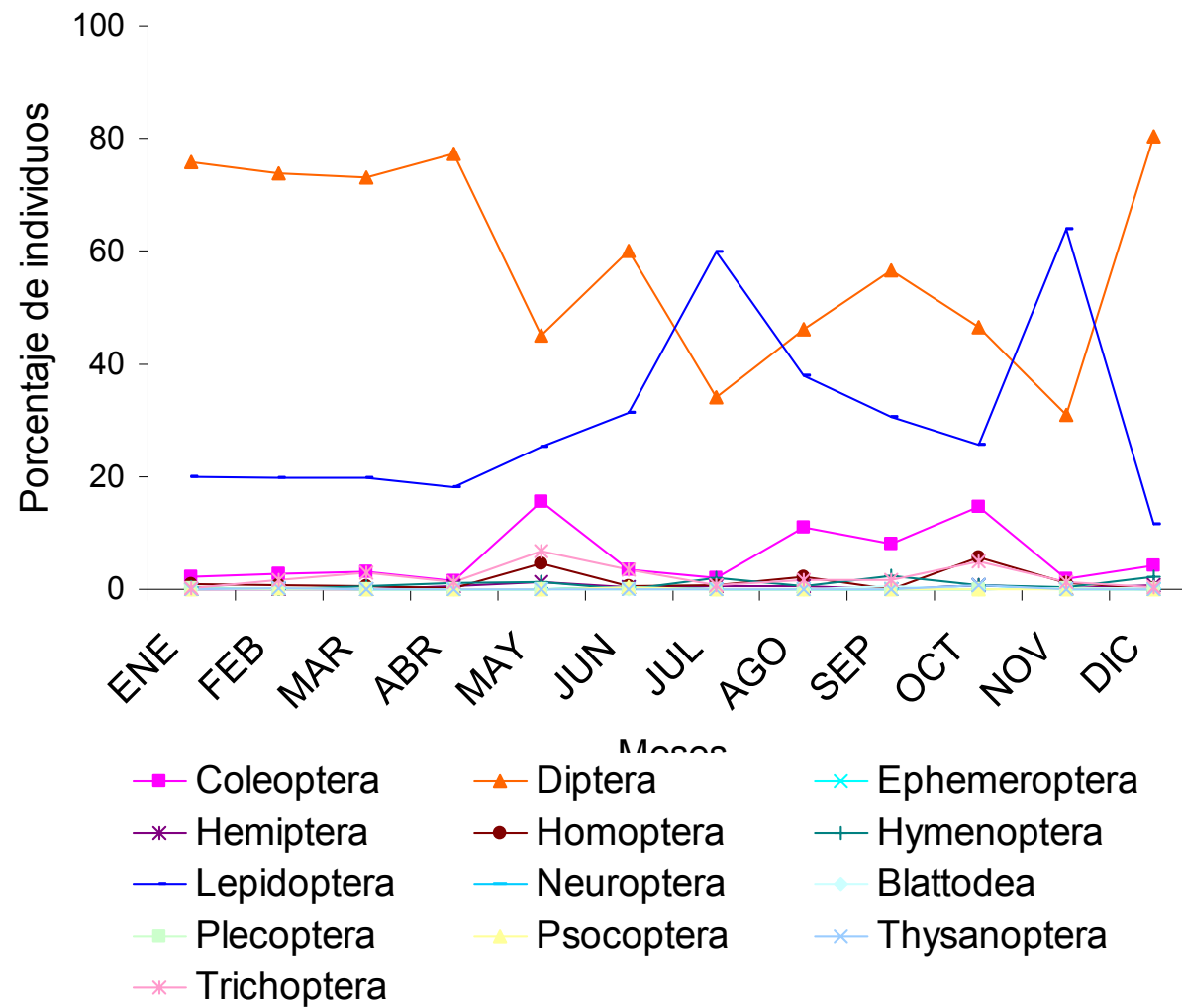


Figura 15.- Variación estacional de los órdenes de insectos nocturnos encontrados en La Mucuy.

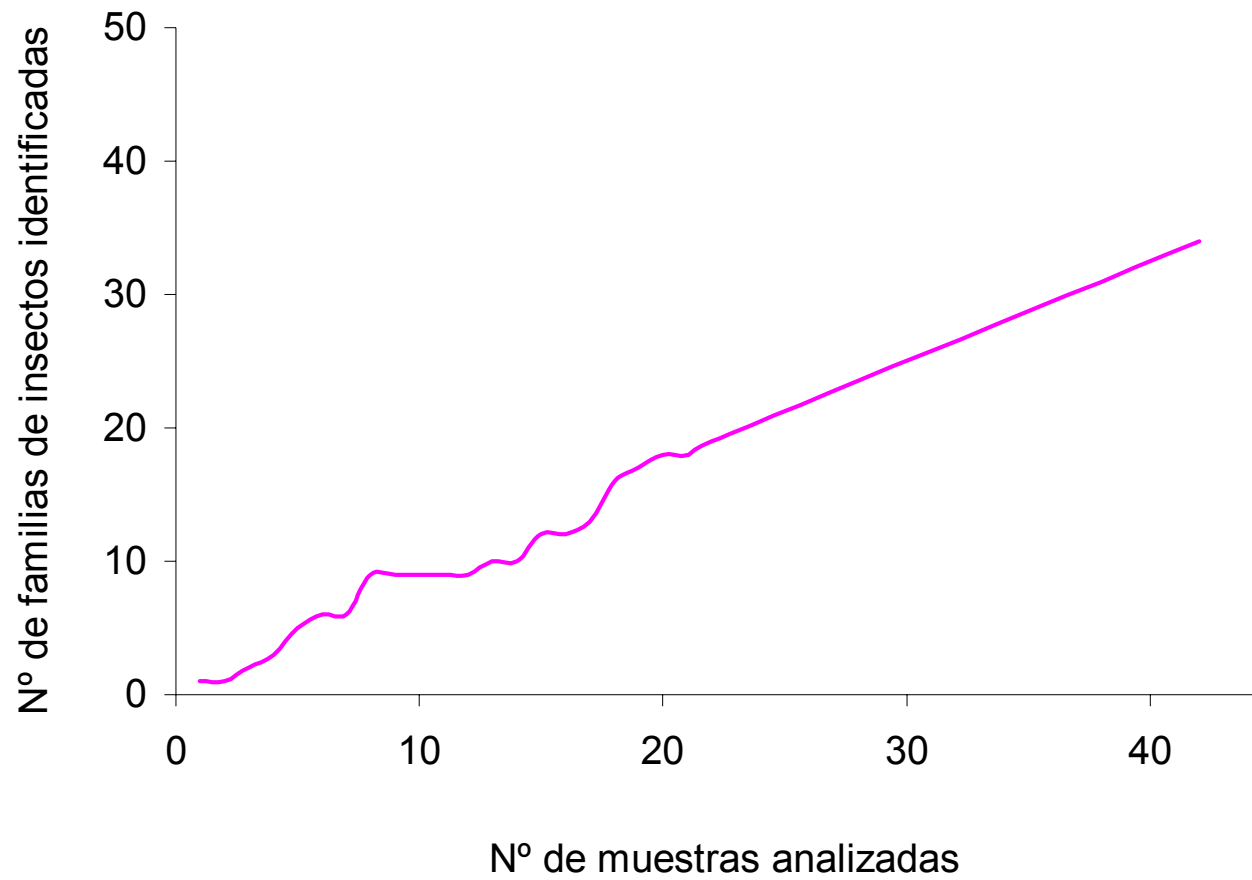


Figura 16.- Curva de saturación de familias de insectos en la dieta de *Myotis keaysi*.

reproductivo); sin embargo, a continuación se presentan todos los resultados obtenidos de la dieta de *M. keaysi* en este estudio.

Los ordenes de insectos más importantes en la dieta de *M. keaysi* fueron: Coleoptera (32%), Hymenoptera (24%), Diptera (7%), Hemiptera (7%), Trichoptera (5%) y Homoptera (5%), entre otros con menor representación como: Psocoptera (4%), Lepidoptera (1%), Neuroptera (1%), Blattodea (1%) y Siphonaptera (1%). Por su parte, la clase Arachnida conformó el 13% restante, 7% con arañas (tejedoras y no tejedoras) y 6% con ácaros (Figura 17).

Al analizar la composición de cada orden de insectos, se encontró que aquellos con mayor número de familias representadas en la dieta fueron igualmente: Coleoptera (30), Hymenoptera (24), Diptera (15) y Homoptera (9), lo cual coincide con los órdenes más importantes por número de individuos consumidos. Sin embargo, Hemiptera mostró tener mayor representación en la dieta considerando el número de individuos en lugar del número de familias, contrario a lo que ocurre con Homoptera, razón por la que estos órdenes se sustituyen en uno y otro caso.

Considerando la frecuencia porcentual numérica (CPN) de los grupos a nivel de familia (Apéndice 5), obtuvimos que las familias que conforman más del 50% de la dieta de esta especie son: Formicidae, Coleoptera no identificable, Acarina no identificable, Chrysomelidae, Miridae, Coccinelidae, Ptilodactylidae, Trichoptera no identificable, Araña tejedora, Pseudocaecillidae y Elateridae (Figura 18).

Por su parte la frecuencia de aparición (FA) de las familias en la dieta indica que la mayor parte de ésta se encuentra constituida por: Coleoptera no

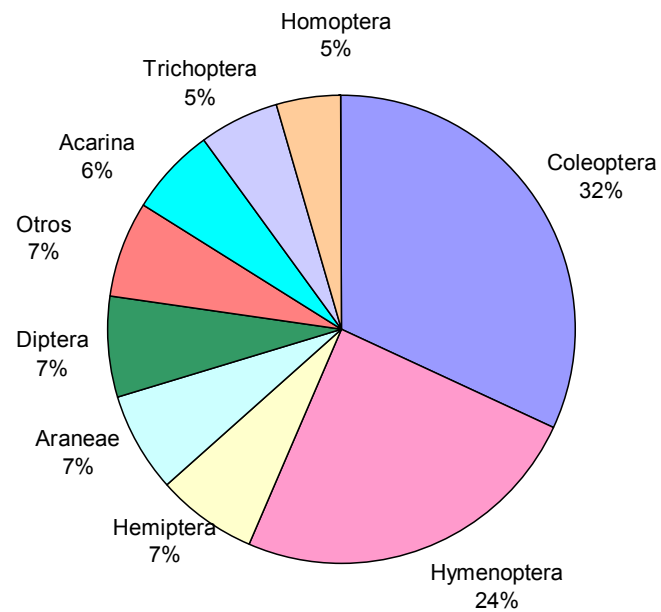


Figura 17. Principales componentes en la dieta de *Myotis keaysi*.

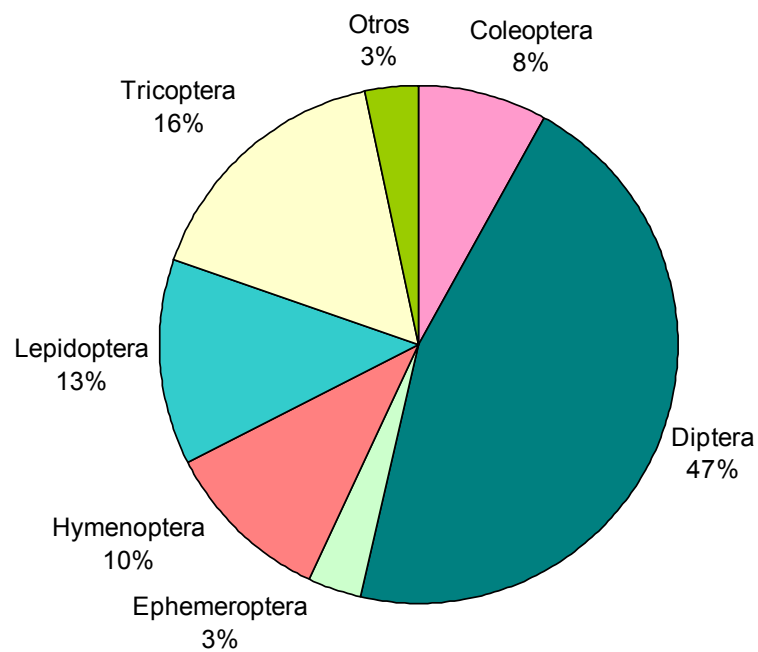


Figura 20.- Principales órdenes de insectos nocturnos encontrados en La Azulita.

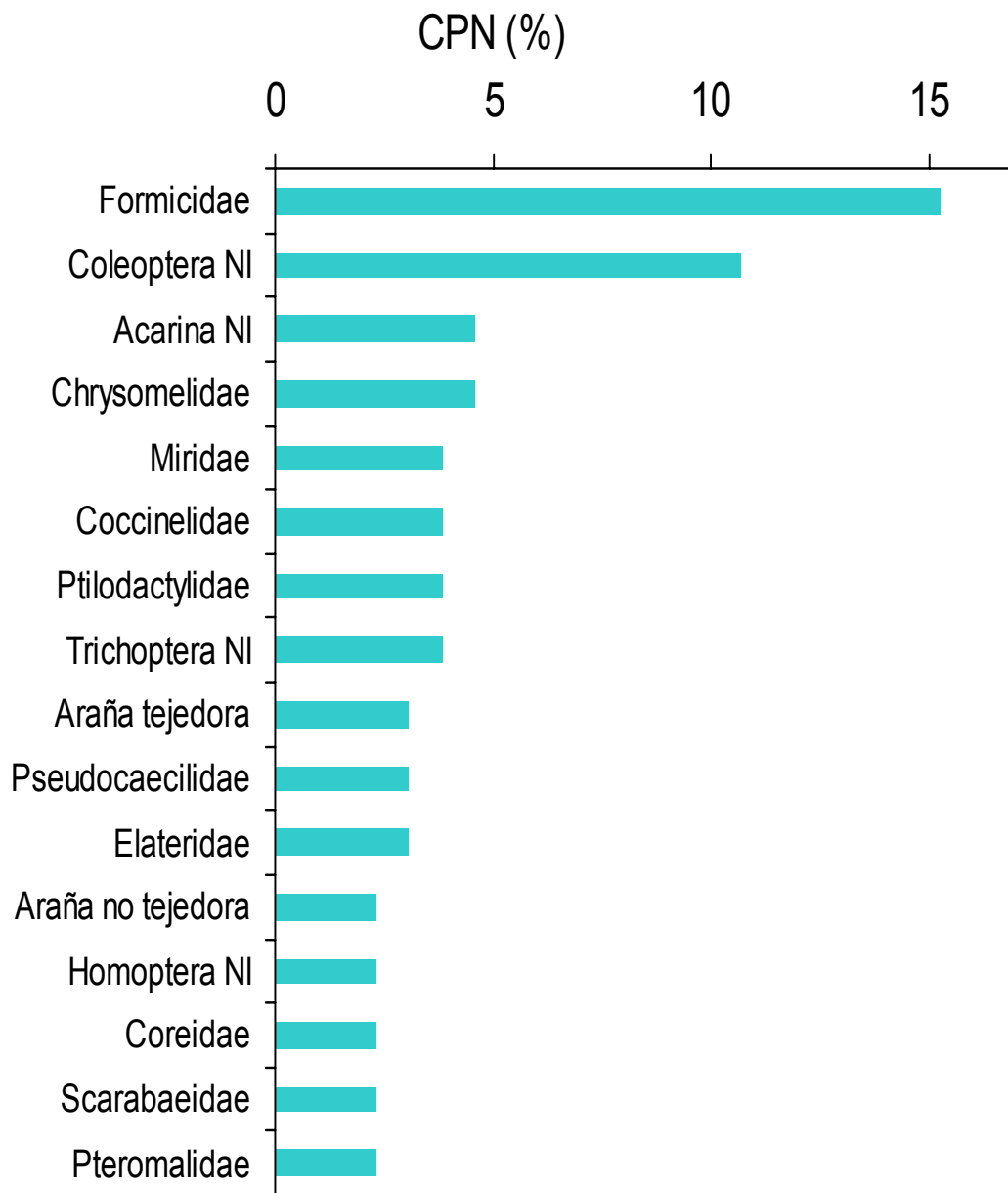


Figura 18.- Composición porcentual numérica (CPN) de la dieta de *Myotis keaysi*.

identificable, Chrysomelidae, Formicidae, Ptilodactylidae, Trichoptera no identificable, Pseudocaecillidae, Miridae, Coccinelidae y Elateridae (Figura 19).

La frecuencia ponderada (FP) aportó exactamente la misma información que la composición porcentual numérica (CPN), por lo tanto se considerará sólo esta última.

#### **5.4. Disponibilidad de insectos en La Azulita**

En el análisis de la oferta de insectos de La Azulita fueron identificados 73063 individuos repartidos en 93 familias de insectos (Apéndice 6). Se encontró una mayor abundancia de individuos pertenecientes a los órdenes: Diptera (47%), Trichoptera (16%), Lepidoptera (13%), Hymenoptera (10%), Coleoptera (8%), Ephemeroptera (3%), entre otros menos abundantes (3%) (Figura 20).

Con respecto a la variación mensual de las principales familias de insectos identificadas se encontró que todas presentaron aumentos en los meses de marzo-abril y octubre-noviembre, los cuales representan los dos picos de precipitaciones en la zona (Figura 21). No obstante, Hymenoptera escapó de éste patrón al mostrar su único pico en agosto, mes en el que parece disminuir la abundancia del resto de los grupos.

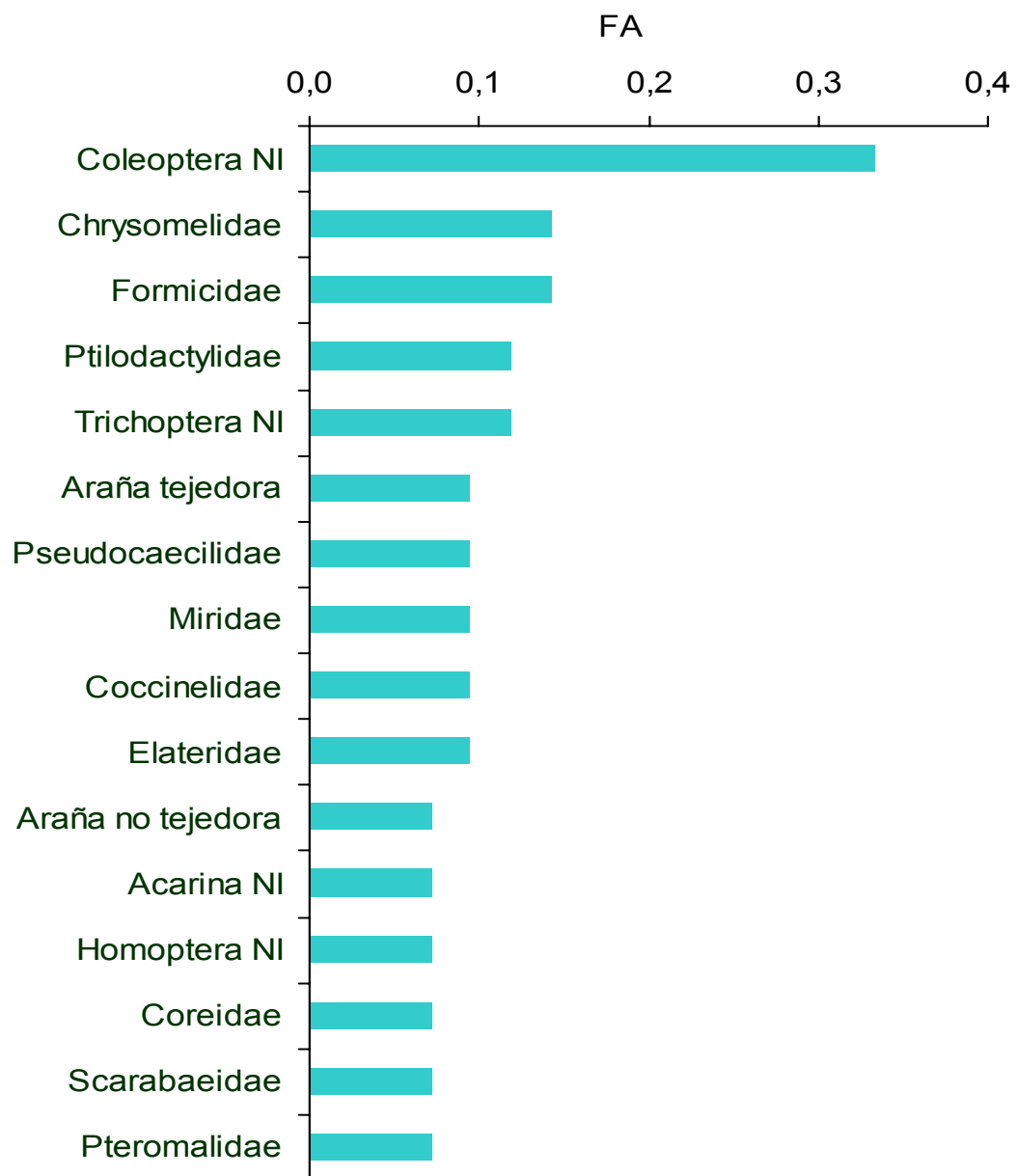


Figura 19.- Frecuencia de aparición (FA) de las principales familias de insectos en la dieta de *Myotis keaysi*.

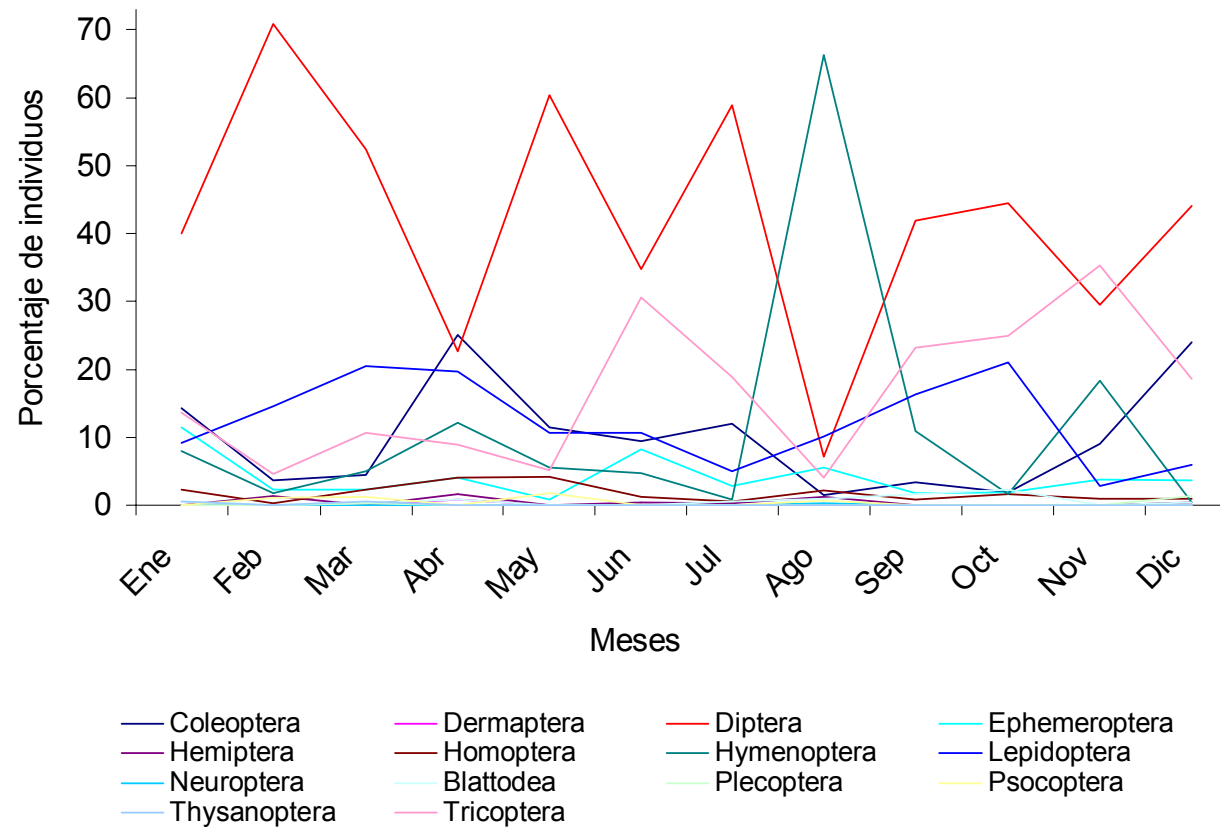


Figura 21.- Variación estacional de los principales ordenes de insectos en La Azulita



## 5.5. Similitud y selección de recursos

### i.- Dieta de *Myotis oxyotus* y oferta de recursos en La Mucuy

Se empleó el índice de similitud proporcional de Czekanowski (SP) comparando la proporción de los grupos presentes en la dieta de *M. oxyotus* y los mismos rubros presentes en el ambiente, encontrándose un 43% de similitud (SP = 0,43) entre estos, con 72 familias de insectos ya sea en común o en alguno de los dos listados (dieta u oferta) (Apéndice 7).

El índice de Ivlev (Ei) por su parte, mostró cuáles de las familias consideradas estaban siendo seleccionadas activamente ( $E_i > 0,5$ ), cuáles eran evitadas ( $E_i < 0,5$ ) y cuáles estaban siendo consumidas al azar ( $0,5 > E_i > 0,5$ ) (Apéndice 8). Del listado obtenido 41,5% de las familias son buscadas activamente, 47,7% son evitadas y 14% consumidas por azar o según la oferta.

Al analizar mensualmente la similitud entre la dieta de *M. oxyotus* y la oferta de insectos en La Mucuy, se encontró que la mayor semejanza ocurrió en los meses de mayo y octubre (Figura 22), los cuales corresponden a los períodos de máxima precipitación según el patrón descrito en la Figura 1.

### ii .- Dieta de *Myotis keaysi* y oferta de recursos en La Azulita

Del mismo modo se obtuvo que con respecto a *M. keaysi* en La Azulita, existe un 70% de similitud (SP = 0,7) entre los grupos de insectos que esta especie consume y los que se encuentran en el ambiente (Apéndice 9), según el índice de similitud proporcional (SP). En este caso por no haberse encontrado la

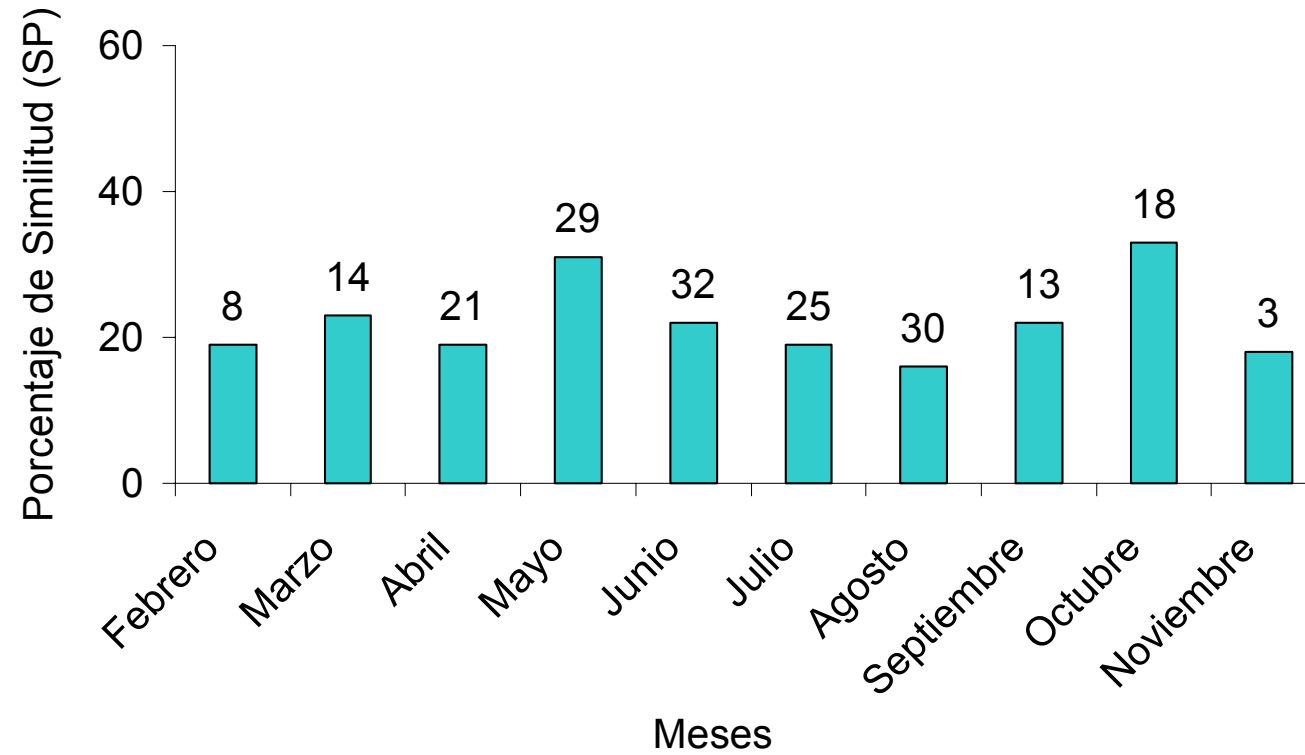


Figura 22. Similitud mensual entre la dieta de *Myotis oxyotus* y la oferta de insectos en La Mucuy. Sobre las columnas se presentan el número de muestras fecales utilizadas para hacer la comparación.

saturación de familias en la dieta de la especie, el total de familias identificadas (36) se encontraron siendo compartidas en ambos listados.

Según el índice de selectividad de Ivlev 29,3% de estas familias fueron seleccionadas positivamente, 64,6% fueron rechazadas y 6,1% consumidas en función de la oferta (Apéndice 10).

Considerando la similitud entre la proporción de cada familia de insectos presente en la dieta y aquella correspondiente a la oferta en La Azulita, se observó que la semejanza entre estas proporciones aumentó continuamente a partir del mes de abril (mes en que los murciélagos llegan al refugio), obteniéndose un máximo en julio (Figura 23), luego del cual dicha similitud disminuye. En el último mes estudiado (noviembre) se observó nuevamente un incremento en la similitud de las proporciones consideradas.

### **iii.- Dieta de *Myotis keaysi* y dieta de *Myotis oxyotus***

En lo que respecta a la similitud entre las dietas de *M. oxyotus* y *M. keaysi*, se obtuvo que estas especies comparten rubros alimentarios en un 76% (SP = 0,76) (Apéndice 11). Si consideramos la similitud entre las áreas donde estas especies llevan a cabo la búsqueda del recurso, encontramos que existe un 65% de similitud (SP = 0,65) entre La Mucuy y La Azulita (Apéndice 12).

Por otro lado al hacer la misma comparación entre rubros pero en La Azulita considerando los meses en que los animales ocupan la cueva y los meses en los cuales estos la abandonan, se observa un 76% de similitud (SP = 0,76) entre estos períodos, tomando en cuenta para dicha comparación sólo las familias de insectos presentes en la dieta de *M. keaysi* (Apéndice 13).

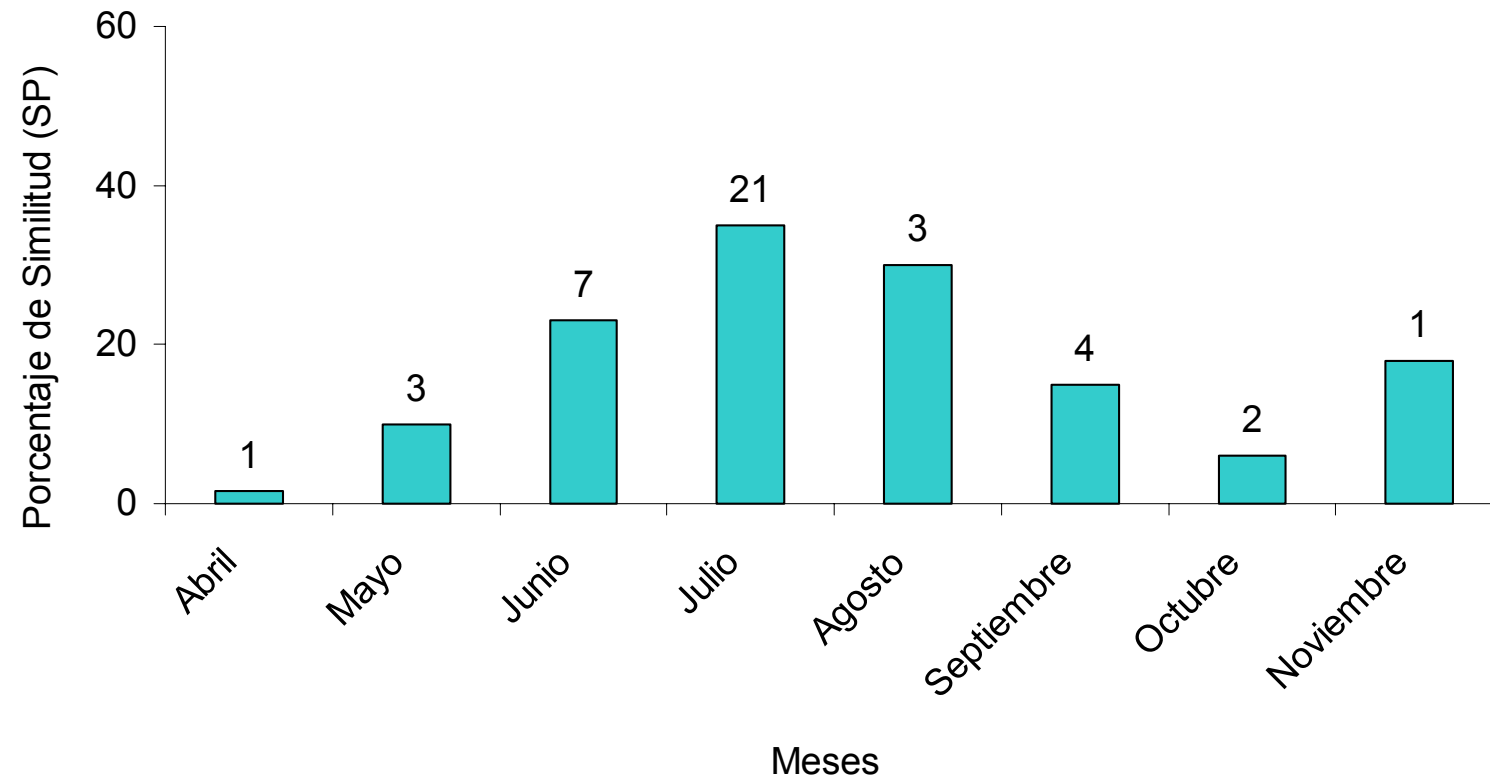


Figura 23.- Similitud mensual entre la dieta de *Myotis keaysi* y la oferta de insectos en La Azulita. Sobre las columnas se presentan el número de muestras fecales utilizadas para hacer la comparación con la oferta de recursos.

## 6. DISCUSIÓN

Es importante hacer algunas acotaciones sobre el método de muestreo de la oferta de recurso empleado en este trabajo (atracción mediante trampa de luz multidireccional), antes de iniciar la discusión de este capítulo. Esta metodología puede añadir ciertas alteraciones en los resultados, puesto que si bien la trampa atrae a una gran mayoría de grupos de insectos nocturnos no lo hace con la totalidad de ellos, por otro lado, no todos los insectos presentan el mismo grado de fototropismo.

Por otra parte, muchos de los grupos de insectos capturados que entran dentro de los espectros de tamaño y dureza adecuados podrían no ser palatables, lo cual no los hace presas potencialmente disponibles. Es por ello que el estudio de la disponibilidad de recursos es tan poco frecuente en los trabajos clásicos de dieta de murciélagos insectívoros, y en aquellos en los cuales se lleva a cabo no existe homogeneidad desde el punto de vista metodológico, llevándose a cabo el procedimiento en la mayoría de los casos en función de las posibilidades del investigador. En tal sentido Kunz (1988) recomienda en la medida de lo posible un estudio preliminar sobre la metodología más adecuada en virtud: (1) de las interrogantes a resolver y (2) del tipo de ambiente en el cual se va a realizar la investigación; siendo lo más indicado una combinación de métodos que permitan extraer una información más confiable.

Según la metodología que se siguió en este trabajo, insectos pertenecientes a los ordenes: Coleoptera, Hymenoptera, Diptera y artrópodos de la clase

Arachnida parecen ser los principales componentes de la dieta general tanto de *M. oxyotus* como de *M. keaysi*. Dicha semejanza en la selección y el consumo de ciertas categorías alimentarias, estuvo reforzada por un 76% de similitud en la dieta de estas especies, según el índice de Similitud Proporcional de Czekanowski.

Este resultado fortalece la hipótesis inicialmente propuesta, la cual plantea que ambas especies en virtud de su semejanza morfológica podrían ser igualmente capaces de obtener y consumir un mismo tipo de recurso, siempre y cuando éste (1) pertenezca a un determinado intervalo de tamaño y dureza y (2) se encuentre disponible en el ambiente, lo que permite que los murciélagos cambien los componentes de su dieta de acuerdo a la disponibilidad de presas (Best *et al.* 1997), de tal manera que la dieta podría ser considerada como un reflejo de la combinación entre morfología y oferta de recursos.

Por otra parte, la comparación entre la dieta de *M. oxyotus* y los insectos potencialmente disponibles en La Mucuy indica un 43% de similitud. Mientras que *M. keaysi* presentó un 70% de insectos en común con los presentes en la oferta de la Azulita. Es probable que un incremento del recurso presas le permita a *M. oxyotus* cierto grado de selectividad (Anthony & Kunz 1977), lo cual no parece ocurrir con *M. keaysi*, ya que ésta especie muestra un consumo de presas reflejo de la disponibilidad de los mismos en el ambiente. Un consumo con tendencias más generalista es de cierta forma influenciado por altas demandas energéticas (Anthony & Kunz 1977), tales como las que presenta la población (mayoría de hembras) de *M. keaysi*, debido al evento reproductivo en el que se encontraba durante el período de muestreo.

La ocupación estacional de la Cueva del Pirata (La Azulita) por parte de la población de *M. keaysi* no parece estar relacionada con cambios en la disponibilidad de los grupos de insectos presentes en su dieta, ya que existe un 76% de similitud en la dieta entre los dos períodos (con y sin animales). Debido a que las cuevas resultan refugios ideales para las poblaciones de murciélagos no sólo por la seguridad que estas representan sino por las ventajas en el mantenimiento de la temperatura que estos lugares poseen, resulta difícil explicar porqué esta población usa la cueva estacional y no continuamente, sobre este punto discutiremos en el próximo capítulo.

También resulta interesante como dos especies de murciélagos tan similares en los aspectos morfológico y alimentario, puedan presentar variaciones estacionales en la composición de sus dietas producto de demandas energéticas particulares, como eventos reproductivos (preñez y lactancia), mudas de pelaje y/o termorregulación, entre otras (Kunz 1974). Es por ello posiblemente, que observamos incrementos en la similitud estacional entre la dieta de *M. oxyotus* y la oferta de recursos en La Mucuy (Figura 22), en los meses de mayo y octubre, los cuales corresponden con los períodos de preñez de las hembras y también a los períodos de lluvia (incremento en la abundancia de insectos - consumo más selectivo) (Figura 26). Contrariamente, en el caso de *M. keaysi* la mayor similitud se presentó en el mes de julio, coincidiendo con la aparición de los juveniles y el período de sequía (menor abundancia de recursos y mayor número de individuos en la población), tal vez el alto número de juveniles haya incrementado la similitud en este mes (consumo generalista) y enmascare una tendencia como la que presenta *M. oxyotus*, ya que los individuos inmaduros son menos eficientes en la

selección de sus presas que los adultos, debido a la ausencia de una “imagen de búsqueda” previa (Belwood & Fenton 1976).

Al revisar la constitución de las dietas que presentan las especies del género *Myotis* tanto tropicales como extratropicales (Tabla 2), incluyendo las estudiadas en este trabajo, encontramos que los grupos que las dominan principalmente son: Lepidoptera, Diptera y Coleoptera en orden variable. En el caso de *M. oxyotus* y *M. keaysi* el orden Hymenoptera y la clase Arachnida los diferencian del resto de las especies de murciélagos consideradas, la presencia de algunos de estos grupos de artrópodos podrían atribuírsele a explosiones poblacionales discretas en el tiempo, como ocurre en el caso de los formícidos los cuales dominan el orden Hymenoptera (Figuras 11 y 18).

A diferencia de lo que se esperaría para murciélagos pequeños y con dientes igualmente pequeños y numerosos, las familias mas importantes en las respectivas dietas pertenecen a ordenes de insectos y artrópodos clasificados por Freeman (1981) en las categorías de dureza 4 y 5, las cuales corresponden a artrópodos duros (Coleoptera, Hymenoptera, Hemiptera y Aráchnida). Sin embargo, también es cierto que dentro de estas categorías existe todavía un amplio espectro de dureza el cual debería ser estimado de manera mas fina.

A pesar de encontrar ciertas diferencias en la composición de las dietas entre *M. oxyotus* y *M. keaysi*, principalmente como producto de variaciones



Tabla 2. Componentes de la dieta de algunas especies del género *Myotis*

Especie	Localidad	Principales ordenes de insectos consumidos (%)									Referencia
		Coleoptera	Diptera	Ephemeroptera	Homoptera	Hymenoptera	Isoptera	Lepidoptera	Trichoptera	Arachnida	
<i>Myotis sodalis</i>	Indiana (USA)	23,8	-	-	18,8	50,0	-	-	-	-	Whitaker (1972)
	Indiana (USA)	1,4	25,5	-	-	-	-	14,2	55,1	-	Kurta & Whitaker (1998)
<i>Myotis lucifugus</i>	Indiana (USA)	12,4	11,9	-	20,4	-	-	21,6	13,1	-	Whitaker (1972)
	New York (USA)	1,2	76,4	-	-	-	-	4,2	18,2	-	Belwood & Fenton (1976)
	Ontario (USA)	1,0	37,9	-	-	-	-	1,5	56,9	-	Belwood & Fenton (1976)
	New York, Ontario y New Scotia (USA)	-	44,8	-	-	-	-	11,0	34,5	-	Belwood & Fenton (1976)
	Oregon (USA)	-	31,7	-	-	-	8,9	-	8,4	-	Whitaker <i>et al.</i> , (1977)
	New Hampshire (USA)	10,3	50,1	9,1	-	-	-	15,0	-	-	Anthony & Kunz (1977)
	Indiana (USA)	18,7	13,4	--	20,4	-	-	21,6	13,1	-	Whitaker (1972)

Tabla 2. Continuación

Especie	Localidad	Principales ordenes de insectos consumidos (%)									Referencia
		Coleoptera	Diptera	Ephemeroptera	Homoptera	Hymenoptera	Isoptera	Lepidoptera	Trichoptera	Arachnida	
<i>Myotis lucifugus</i>	New York (USA)	-	12,6	76,7	-	-	-	-	-	-	Buchler (1976)
<i>Myotis auriculus</i>	New México (USA)	20,0	-	-	-	-	-	90,0	-	-	Black (1974)
<i>Myotis californicus</i>	Oregon (USA)	-	60,2	-	-	-	-	14,4	-	7,3	Whitaker (1972)
	New México (USA)	-	69,0	-	-	-	-	94,0	-	-	Black (1974)
<i>Myotis evotis</i>	Oregon (USA)	18,0	12,3	-	-	-	-	46,3	-	-	Whitaker <i>et al.</i> , (1977)
<i>Myotis keenii</i>	Indiana (USA)	-	30,0	-	-	-	-	70,0	-	-	Whitaker (1972)
<i>Myotis Thysanodes</i>	New México (USA)	-	73,0	-	-	-	-	36,0	-	-	Black (1974)
<i>Myotis velifer</i>	Kansas y Oklahoma (USA)	37,4	14,4	-	17,9	-	-	11,6	-	-	Kunz (1974)
	Arizona y Sonora (USA)	55,3	-	-	-	-	-	37,2	-	-	Ross (1967), Hayward (1970)

Tabla 2. Continuación

Especie	Localidad	Principales ordenes de insectos consumidos (%)									Referencia
		Coleoptera	Diptera	Ephemeroptera	Homoptera	Hymenoptera	Isoptera	Lepidoptera	Trichoptera	Arachnida	
<i>Myotis volans</i>	New México (USA)	17,0	-	-	-	-	-	96,0	-	-	Black (1974)
	Oregon (USA)	-	-	-	-	-	-	78,2	-	-	Whitaker <i>et al.</i> , (1977)
<i>Myotis yumanensis</i>	Oregon (USA)	-	42,9	-	-	-	18,8	14,8	-	-	Whitaker <i>et al.</i> , (1977)
	New México (USA)	-	24,0	-	-	-	-	53,0	-	-	Black (1974)
	Texas (USA)	10,3	24,6	-	-	-	-	39,5	-	-	Easterla & Whitaker (1972)
<i>Myotis grisescens</i>	Alabama (USA)	48,5	48,5	-	-	-	-	48,5	-	-	Best <i>et al.</i> , (1997)
<i>Myotis nigricans</i>	Costa Rica	-	-	-	-	5,0	-	95,0	-	-	Whitaker <i>et al.</i> , (1980)
	Costa Rica	-	-	-	-	-	-	100,0	-	-	Howell & Burch (1974)
<i>Myotis albescens</i>	Costa Rica	35,0	10,0	-	-	-	-	40,0	-	-	Whitaker <i>et al.</i> , (1980)
<i>Myotis elegans</i>	Costa Rica	-	60,0	-	-	-	-	40,0	-	-	Whitaker <i>et al.</i> , (1980)
<i>Myotis riparius</i>	Costa Rica	42,0	16,5	-	-	-	-	17,0	,	,	Whitaker <i>et al.</i> , (1980)

Tabla 2. Continuación

Especie	Localidad	Principales ordenes de insectos consumidos (%)									Referencia
		Coleoptera	Diptera	Ephemeroptera	Homoptera	Hymenoptera	Hemiptera	Lepidoptera	Trichoptera	Arachnida	
<i>Myotis oxyotus</i>	Costa Rica	45,0	-	-	-	-	-	55,0	-	-	Whitaker <i>et al.</i> , (1980)
<i>Myotis keaysi</i>	Costa Rica	48,0	5,0	-	-	-	-	34,0	-	-	Whitaker <i>et al.</i> , (1980)
<b><i>Myotis oxyotus</i></b>	<b>Venezuela</b>	<b>23,0</b>	<b>16,0</b>	-	<b>3,0</b>	<b>19,0</b>	<b>4,0</b>	<b>12,0</b>	<b>5,0</b>	<b>8,0</b>	<b>Este trabajo</b>
<b><i>Myotis keaysi</i></b>	<b>Venezuela</b>	<b>32,0</b>	<b>7,0</b>	-	<b>5,0</b>	<b>24,0</b>	<b>7,0</b>	<b>1,0</b>	<b>5,0</b>	<b>13,0</b>	<b>Este trabajo</b>

ambientales, se podría decir que de forma general éstas especies capturan y consumen un mismo espectro de presas; no obstante, no podríamos afirmar al menos en este trabajo, que una posible segregación altitudinal sea como se planteó en la hipótesis inicial producto de competencia entre ellas, puesto que: (1) una interacción de tipo competitiva supone una condición limitante del recurso en un sistema estable, tal como se plantea en la teoría del nicho, (2) por otra parte, la demostración de utilización diferencial de los mismos recursos (espacial o temporalmente) no explica nada acerca de los procesos involucrados en dicha diferenciación, principalmente sobre aquellos de competencia a nivel interespecífico (Arlettaz *et al.*, 1997).

La posible ausencia de una intensa competencia entre estas especies podría reducir las tendencias hacia dietas más especializadas (Anthony & Kunz 1977), pudiendo así obtener ventaja de los recursos disponibles en el ambiente, lo que reduciría la inversión de energía en la búsqueda de recursos específicos. Esta economía energética cobra importancia en murciélagos insectívoros pequeños, con limitaciones termorregulatorias, como la que presentan *M. oxyotus* y *M. keaysi*, principalmente esta última que usa el “torpor” de forma obligatoria a temperaturas inferiores a los 36 °C, así como una menor conductancia térmica.

Tal como se observó en el capítulo anterior, estas especies muestran además del descenso en la conductancia térmica, el uso del “torpor” (facultativo u obligado) como la principal adaptación que les permite enfrentar los descensos diarios de temperatura ambiental que caracterizan las montañas del Trópico.

Es probable que *M. keaysi*, la que consideramos inicialmente como una especie con mayor presencia en los estratos más bajos de la zona montañosa, pueda establecerse en estratos de mayor altitud, en vista de que su perfil metabólico corresponde con el que esperaríamos para una especie de zonas más altas, aunque con ciertas limitaciones evidenciadas por una estrecha zona de termoneutralidad (ZTN). Por su parte, *M. oxyotus* no sólo presenta un perfil metabólico típico de zonas altas, sino que también presenta una amplia ZTN, lo que podría otorgarle ventajas para establecerse y por lo tanto obtener recursos en un más amplio intervalo altitudinal, pudiendo en consecuencia ser por ello más selectivo que *M. keaysi*.

En el último capítulo serán discutidas y relacionadas las ventajas del: (1) uso del “torpor” (facultativo y obligatorio), (2) comportamiento gregario y (3) consumo de recurso selectivo o generalista, en el mantenimiento y éxito reproductivo de estas especies en las montañas tropicales.

### PARTE III

## DETERMINACIÓN DE LOS PATRONES REPRODUCTIVOS

### 1. INTRODUCCIÓN

El componente reproductivo se encuentra estrechamente vinculado con el aspecto alimentario, así como con los diferentes requerimientos energéticos de aquellos murciélagos que basan su alimentación en insectos aéreos (Fleming *et al.* 1972). Algunos autores señalan la existencia de estacionalidad en los períodos reproductivos de los murciélagos insectívoros vinculada con variaciones en la abundancia y calidad energética de los recursos alimentarios, lo cual es producto directo de cambios de los parámetros climáticos, principalmente de precipitación (Fleming *et al.* 1972, Racey 1982), de tal manera que podría considerarse el éxito de un evento reproductivo como un indicador más efectivo de la disponibilidad y calidad de los recursos en un ambiente dado que el peso corporal y la cantidad de grasa acumulada por el animal.

No obstante, no siempre la abundancia o disponibilidad de recursos es señal de balances energéticos positivos (principalmente en las hembras) los cuales son requisito indispensable para la viabilidad de los estados de preñez y posterior culminación de los períodos de lactancia (Marques 1986).

En tal sentido, Sosa *et al.* (1996) señalan que la falta de un patrón reproductivo único y constante dentro de los murciélagos insectívoros del Neotrópico impide su caracterización reproductiva, principalmente si se considera

que la distribución altitudinal pudiera ser otro factor que genera variaciones en el patrón reproductivo de los murciélagos, sobre todo en aquellos con hábitos insectívoros caracterizados por bajas tasas metabólicas. Específicamente dentro del género *Myotis* se han descrito diversos patrones de reproducción: triestacionales, como es el caso de *M. nigricans* y biestacional como *M. keaysi* (La Val & Fitch 1977). Si paralelamente consideramos el efecto de la altitud y sus implicaciones térmicas, encontramos que los animales pueden sufrir no solo disminuciones en el número de eventos reproductivos anuales sino también una prolongación de los mismos, como consecuencia de la disminución de sus tasas metabólicas y el frecuente uso del “torpor” como mecanismo de economía energética (Audet & Fenton 1988).

Debido a que los procesos reproductivos se encuentran estrechamente relacionados con la disponibilidad de los recursos en el ambiente y la condición energética de los individuos, podríamos esperar diferencias entre las especies del género *Myotis* que se encuentran a mayor altitud (alta montaña), donde las temperaturas ambientales suelen descender marcadamente y donde el éxito reproductivo no sólo depende de la disponibilidad de insectos, sino también de la adecuación térmica de estos murciélagos, y aquellas que se ubican en un nivel más bajo desde el punto de vista altitudinal, y por ende con menores exigencias termorregulatorias (balance energético positivo), incidiendo tales diferencias sobre sus respectivos patrones reproductivos, ya que estos eventos requieren aportes adicionales de energía, los cuales podrían incrementarse en la fase de lactancia.



## 2. HIPÓTESIS

El patrón reproductivo de estas especies debe guardar una estrecha relación tanto con el éxito en la obtención del recurso alimentario (satisfacer requerimientos nutricionales) como con su comportamiento metabólico y respuestas de balance energético. En tal sentido, se espera que *M. oxyotus* a diferencia de *M. keaysi* presente una prolongación en los eventos reproductivos, así como una, eventual reducción en el número de dichos eventos, como consecuencia de las bajas tasas metabólicas y de las altas exigencias energéticas que impone el control de la temperatura corporal en ambientes con marcados descensos diarios de temperatura, como ocurre en los sistemas de selva nublada tropical.

## 3. OBJETIVO

- Conocer el patrón reproductivo que presentan *M. oxyotus* y *M. keaysi* en las localidades referidas, en cuanto al número, época y duración de los eventos. Con la finalidad de compararlos y relacionarlos con los aspectos alimentarios y metabólicos que caracterizan a ambas especies.

## 4. METODOLOGÍA

A los ejemplares capturados de ambas especies, durante los períodos anteriormente mencionados, se les hicieron determinaciones de: (1) peso, (2) sexo, (3) condición reproductiva y (4) categoría de edad. Posteriormente los individuos fueron marcados con anillos de aluminio # 3 debidamente enumerados, con el fin de no sobreestimar la determinación de la condición reproductiva de las hembras, debido a que el muestreo fue realizado durante varios días cada mes, para garantizar la captura de la mayor cantidad de hembras posibles.

Las determinaciones se realizaron de la manera siguiente:

- Peso: Empleando una balanza de resorte de 10 g (pesola) se determinó el peso en gramos de cada individuo.
- Sexo: Las determinaciones de sexo se realizaron considerando la presencia tanto de caracteres sexuales primarios (genitales) como secundarios (glándulas mamarias y pezones) (Racey 1982).
- Condición reproductiva: Esta determinación se hizo considerando solamente las hembras adultas de cada especie. La condición de preñez se detectó, palpando con los dedos índice y pulgar el vientre de cada hembra. La presencia de alopecia (ausencia de pelos) alrededor de los pezones y la secreción de leche fueron indicativos directos de lactancia, siendo los caracteres contrarios, además de la elongación y oscurecimiento de los pezones caracteres propios de hembras postlactantes. Por su parte,

aquellas hembras con pezones no evidentes y sin signos de preñez fueron clasificadas como nulíparas, según Racey (1982).

- Categoría de edad: Para determinar la edad de los individuos se consideró el grado de osificación de las articulaciones a nivel de las falanges, así como la coloración del pelaje. Cuando la articulación fue principalmente cartilaginosa, plana y translúcida los individuos fueron considerados inmaduros (subadultos y juveniles), mientras que aquellas más osificadas, redondeadas y opacas fueron típicas de individuos adultos. Aquellos individuos juveniles, se pudieron diferenciar además de la forma y osificación de la articulación, en que su pelaje fue de aspecto más grisáceo y opaco (Racey 1982).

#### **a. Procesamiento de los datos**

Con los datos obtenidos para cada especie se construyeron tablas sumando el número total de hembras adultas en cada una de las categorías reproductivas en cada mes a lo largo del año de muestreo. De igual manera, se hicieron representaciones gráficas de dichos datos para observar las épocas y la duración de los eventos, así como su correspondencia con los patrones de precipitación en cada una de las áreas de muestreo. A los patrones reproductivos se les adicionaron los datos de los individuos juveniles, para completar la secuencia de los períodos de preñez, lactancia y aparición de hembras postlactantes y juveniles.

## 5. RESULTADOS

### 5. a. Patrón reproductivo de *Myotis keaysi*

Desde junio del 2000 hasta mayo del 2001 fueron capturados 379 individuos de esta especie: 97 machos y 282 hembras. De las hembras sólo 216 fueron adultas, las cuales fueron consideradas para elaborar el patrón reproductivo (Tabla 3). En lo que respecta a la proporción de edades se encontraron 259 adultos, 14 subadultos y 106 juveniles.

La población estudiada en La Azulita ocupó la Cueva del Pirata desde abril hasta septiembre (6 meses) del año de estudio. En el mes de abril todas las hembras llegaron al refugio con preñeces medianas, condición que se repitió en los meses de mayo y junio con preñeces avanzadas (Figura 24). Las condiciones de lactancia y post-lactancia en las hembras aparecieron a partir del mes de junio, mes en el cual también se detectó la presencia de individuos juveniles, registrándose su mayor ocurrencia en el mes de julio (82 individuos). Durante los meses de agosto y septiembre el número de individuos se redujo hasta que la población abandonó completamente el refugio. En términos generales esta población presentó un solo evento reproductivo en el refugio estudiado el cual comprendió aproximadamente 4 meses desde la llegada de las hembras preñadas hasta la aparición de juveniles independientes.

El pico de preñez en las hembras de esta población (abril) coincide con el primer pico de lluvias que presenta de zona, mientras que la aparición de la

Tabla 3. Condición reproductiva de las hembras de *Myotis keaysi* y la presencia de juveniles en La Azulita. Los valores dentro de los paréntesis para las hembras representan el número total de hembras adultas, mientras que para los juveniles representa el número total de individuos capturados.

<b>Condición reproductiva</b>	<b>Ene</b>	<b>Feb</b>	<b>Mar</b>	<b>Abr</b>	<b>May</b>	<b>Jun</b>	<b>Jul</b>	<b>Ago</b>	<b>Sep</b>	<b>Oct</b>	<b>Nov</b>	<b>Dic</b>	<b>Total</b>
Nulípara	1 (1)	0 (0)	0 (3)	0 (37)	0 (17)	0 (70)	0 (72)	2 (7)	0 (7)	0 (2)	0 (0)	0 (0)	3 (216)
Preñada	0 (1)	0 (0)	0 (3)	37 (37)	14 (17)	1 (70)	0 (72)	0 (7)	0 (7)	0 (2)	0 (0)	0 (0)	52 (216)
No preñada	0 (1)	0 (0)	3 (3)	0 (37)	3 (17)	3 (70)	21 (72)	0 (7)	6 (7)	2 (2)	0 (0)	0 (0)	38 (216)
Lactante	0 (1)	0 (0)	0 (3)	0 (37)	0 (17)	24 (70)	4 (72)	1 (7)	1 (7)	0 (2)	0 (0)	0 (0)	30 (216)
Postlactante	0 (1)	0 (0)	0 (3)	0 (37)	0 (17)	42 (70)	47 (72)	4 (7)	0 (7)	0 (2)	0 (0)	0 (0)	93 (216)
Juveniles	0 (1)	0 (0)	0 (3)	0 (59)	0 (26)	7 (79)	82 (160)	14 (24)	3 (22)	0 (4)	0 (1)	0 (0)	106 (379)

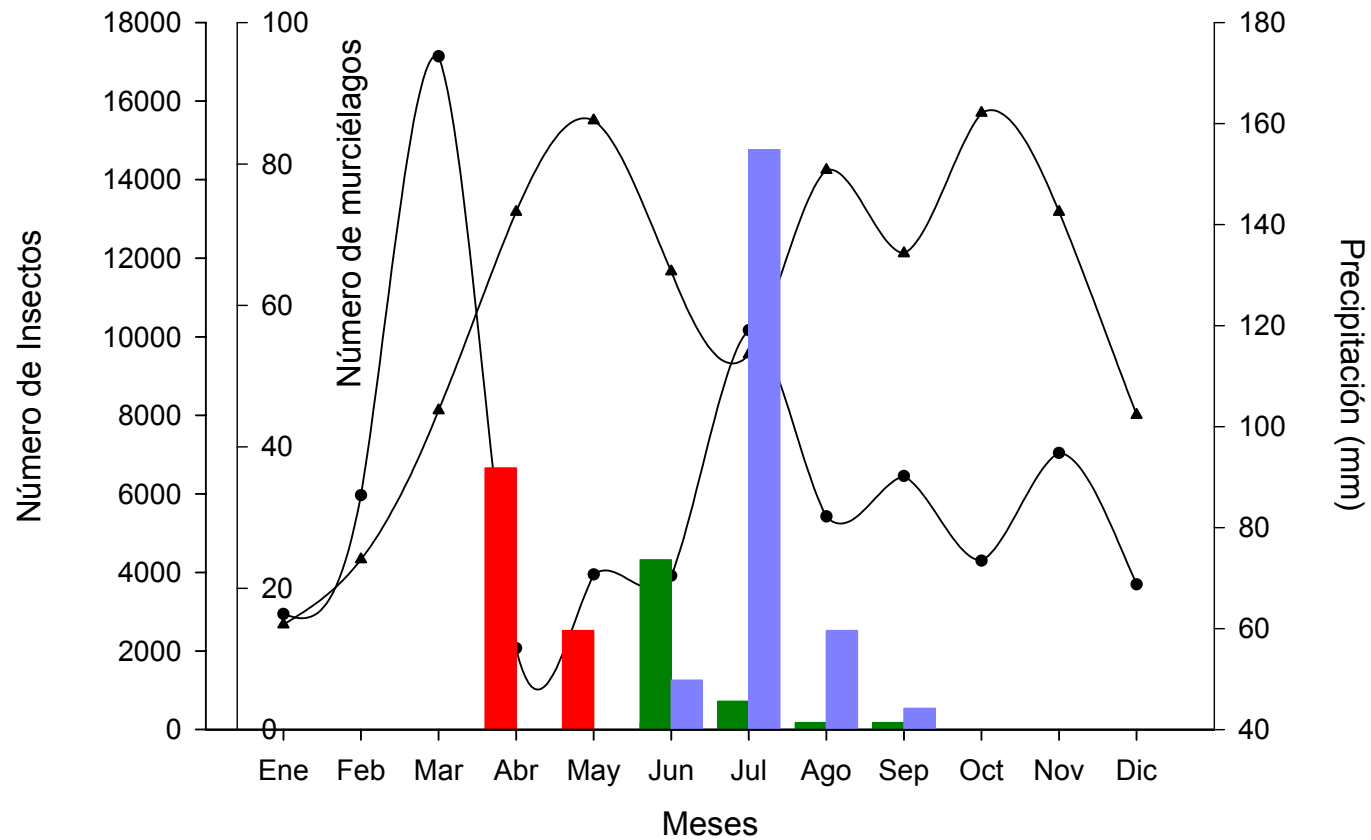


Figura 24. Relación entre precipitación (línea negra con triángulos) y abundancia de insectos nocturnos en La Azulita (línea negra con círculos) con el patrón reproductivo de *Myotis keaysi*. Hembras preñadas (barras rojas), hembras lactantes (barras verdes) y juveniles (barras azules).

mayoría de los juveniles y el posterior abandono del refugio ocurre durante la sequía.

#### **5. b. Patrón reproductivo de *Myotis oxyotus***

En el refugio de esta población fueron capturados 259 individuos, de los cuales 229 fueron machos y 30 hembras (25 adultas). De los 259 murciélagos 227 fueron adultos, 21 subadultos y 11 juveniles. Al igual que en el caso anterior, el patrón reproductivo se construyó con base en las 25 hembras adultas capturadas y fue complementado con los juveniles (Tabla 4).

A pesar de contar con un bajo número de hembras (debido a la dominancia de machos en la población) en el refugio detectado en La Mucuy se logró determinar de forma general que la población estudiada de *Myotis oxyotus* presenta dos picos reproductivos. Uno que se inicia en el mes de abril con preñeces hasta junio y otro en el mes de noviembre (Figura 26). Los juveniles producto de estos eventos se observaron en junio (primer evento reproductivo) y marzo (segundo evento reproductivo) respectivamente. El período entre la detección de hembras preñadas y aparición de juveniles independientes en éste caso también fue de aproximadamente 4 meses en ambos picos reproductivos. Los dos eventos de preñeces observados (marzo y noviembre) en la población corresponden igualmente en el patrón promedio de precipitaciones con los máximos picos de lluvias de la zona.

Tabla 4. Condición reproductiva de las hembras de *Myotis oxyotus* y la presencia de juveniles en La Mucuy. Los valores dentro de los paréntesis para las hembras representan el número total de hembras adultas, mientras que para los juveniles representa el número total de individuos capturados.

<b>Condición reproductiva</b>	<b>Ene</b>	<b>Feb</b>	<b>Mar</b>	<b>Abr</b>	<b>May</b>	<b>Jun</b>	<b>Jul</b>	<b>Ago</b>	<b>Sep</b>	<b>Oct</b>	<b>Nov</b>	<b>Dic</b>	<b>Total</b>
Nulípara	0 (0)	0 (0)	1 (5)	2 (8)	0 (3)	1 (6)	0 (1)	0 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (4)	0 (0)	3 (25)
Preñada	0 (0)	0 (0)	0 (5)	2 (8)	0 (3)	2 (6)	0 (1)	0 (1)	0 (0)	0 (0)	1 (4)	0 (0)	8 (25)
No preñada	0 (0)	0 (0)	1 (5)	1 (8)	3 (3)	3 (6)	0 (1)	1 (1)	0 (0)	0 (0)	2 (4)	0 (0)	5 (25)
Lactante	0 (0)	0 (0)	1 (5)	2 (8)	0 (3)	0 (6)	0 (1)	0 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (4)	0 (0)	3 (25)
Postlactante	0 (0)	0 (0)	2 (5)	1 (8)	0 (3)	0 (6)	1 (1)	0 (1)	0 (0)	0 (0)	1 (4)	0 (0)	4 (25)
Juveniles	0 (0)	0 (11)	1 (42)	0 (22)	0 (30)	9 (63)	1 (25)	0 (30)	0 (13)	0 (0)	0 (3)	0 (0)	11 (259)



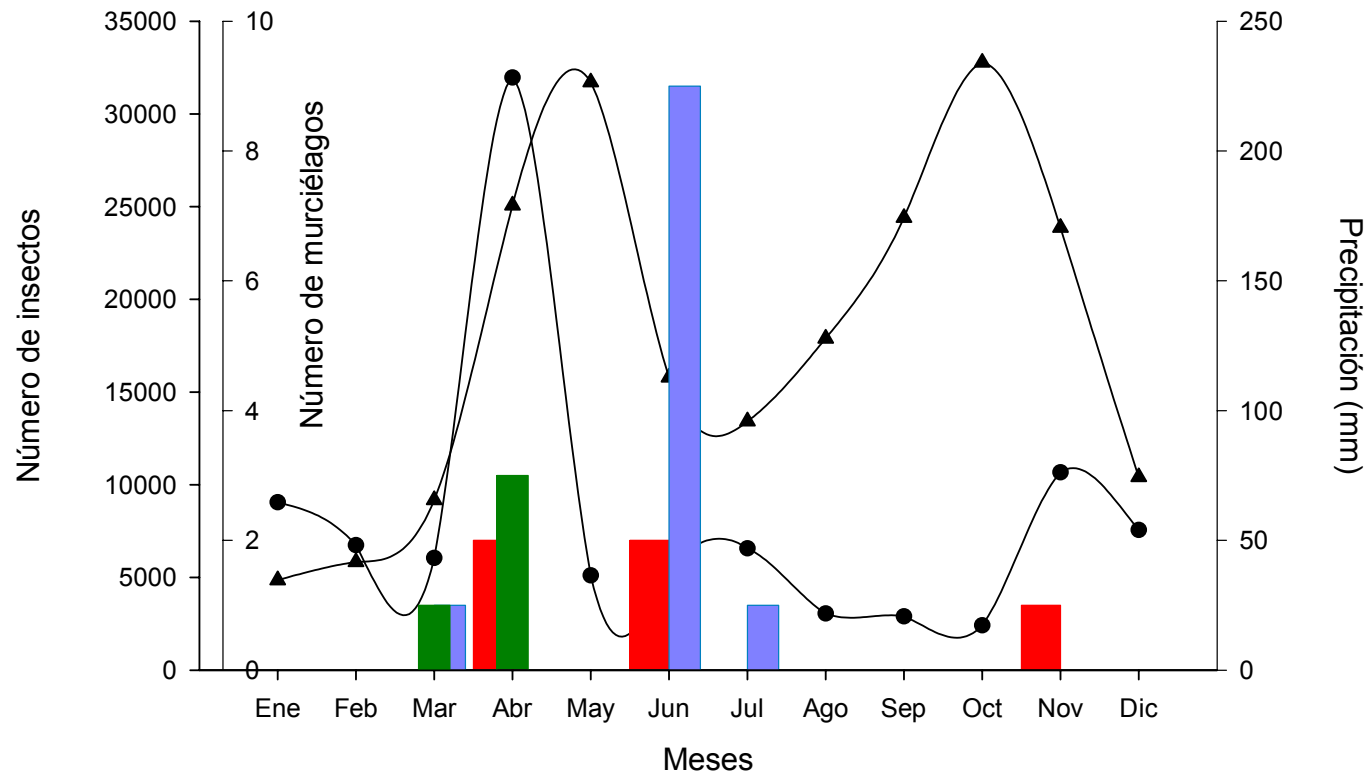


Figura 25. Relación entre precipitación (línea negra con triángulos) y abundancia de insectos nocturnos en La Mucuy (línea negra con círculos) con el patrón reproductivo de *Myotis oxyotus*. Línea roja (hembras preñadas), línea verde (hembras lactantes) y línea azul (juveniles).

## 6. DISCUSIÓN

El patrón reproductivo de *M. keaysi* corresponde a una monoestría estacional, con el pico de preñeces en la primera estación de lluvias de la zona (abril – mayo) y con la consecuente aparición de juveniles en la estación seca (junio – julio) (Figura 24). La preñez en esta especie presenta una duración aproximada de 3 meses, con un período de lactancia de 1 mes, luego del cual los juveniles se encuentran preparados para salir del refugio y buscar el recurso de forma independiente. *M. oxyotus* por su parte, mostró un patrón de poliestría bimodal, con dos eventos de preñez (abril y noviembre), los cuales coinciden al igual que *M. keaysi* con las épocas lluviosas, siendo tales épocas las que presentan la mayor abundancia de insectos (Figura 25). En este caso, debido el bajo número de hembras es difícil estimar la duración de la preñez y la lactancia; sin embargo, el primer evento de preñez parece tener una duración menor que la del segundo.

Una prolongación en el período de preñez podría ser indicativo de altas exigencias energéticas, razón por la cual los murciélagos disponen de bajos aportes de energía para el desarrollo del feto y como consecuencia de ello la culminación de esta etapa suele retardarse (Audet & Fenton 1988); no obstante, no parecen haber diferencias notables en la duración de los diferentes eventos reproductivos entre ambas especies, lo que puede ser interpretado como que estos murciélagos podrían estar enfrentando exigencias energéticas similares. Sin

embargo, no deberíamos olvidar que además de las presiones que supone el establecimiento a determinadas alturas (control térmico), también afecta el factor desplazamiento estacional que experimenta *M. keaysi* en la Cueva del Pirata.

Por otra parte, también desde el punto de vista energético, esperaríamos que los períodos de lactancia y posterior aparición de juveniles coincidieran con los momentos del año con mayor disponibilidad de recursos, no sólo porque la lactancia supone mayores requerimientos energéticos que la preñez (Kurta *et al.*, 1989), sino también porque la aparición de los juveniles representa un incremento considerable en el número de individuos que estarían haciendo uso del mismo recurso.

Si empezamos analizando la situación de *M. keaysi*, encontramos una especie con restricciones termorregulatorias que presenta un patrón metabólico dominado por el uso obligado del “torpor” como adaptación dominante ante las bajas temperaturas, y posiblemente como consecuencia de ello presenta un comportamiento reproductivo caracterizado por un sólo evento reproductivo anual, con una duración de aproximadamente 4 meses (desde la aparición de hembras preñadas hasta la detección de juveniles independientes).

Un evento reproductivo único en el año se corresponde no sólo con las restricciones de tipo energético (impuestas por las bajas temperaturas) que parece estar enfrentando *M. keaysi*, sino también con los desplazamientos estacionales que ésta población experimenta, ya que suele ocupar el refugio de estudio durante aproximadamente 6 meses del año (sólo para culminar el evento reproductivo). Debido a la duración del evento reproductivo detectado y al tiempo en el cual la

población permanece en el refugio, consideramos poco probable que esta población tenga la oportunidad de presentar otro evento de reproducción en algún otro refugio, dado que las hembras al abandonar el refugio tampoco presentaron síntomas detectables de preñez.

Por su parte, en lo que respecta a *M. oxyotus* encontramos la presencia de una doble respuesta metabólica (“torpor” facultativo), lo que hace pensar que las limitaciones impuestas por un ineficiente control de temperatura corporal no parecen ser tan marcadas como en el caso de *M. keaysi*. En correspondencia con este comportamiento metabólico *M. oxyotus* presenta un patrón reproductivo caracterizado por una poliestría estacional, con dos eventos reproductivos de diferente duración. El primer pico reproductivo de *M. oxyotus* (abril – junio) presentó una duración un poco menor que el presentado por *M. keaysi* (aproximadamente 3 meses), mientras que el segundo mostró una duración mayor (5 meses). La diferencia en duración de los períodos de preñez podría indicar también diferencias en el balance energético en ambos eventos reproductivos.

Al igual que *M. keaysi* en este estudio, los vespertiliónidos: *M. riparius* en La Selva (Costa Rica) y *Rhogeessa minutilla* en Lagunillas (Venezuela), así como el molósido *Pteronotus parnellii* en Guanacaste (Costa Rica), muestran una monoestría estacional, el cual parece ser el patrón más común de los conocidos entre murciélagos insectívoros tropicales; sin embargo, *M. keaysi* en Monteverde (Costa Rica), presenta un patrón considerado como una poliestría estacional, con dos eventos reproductivos al año, mientras que *M. nigricans* exhibe un patrón triestacional en Barro Colorado, Panamá (Wilson & Findley 1970).

En tal sentido, no resulta sencillo establecer caracterizaciones concluyentes en cuanto al comportamiento reproductivo de alguna de estas especies de murciélagos insectívoros de la franja tropical, sin considerar paralelamente los requerimientos de tipo energético, producto no sólo de limitaciones en la disponibilidad de recursos (aspecto alimentario) y migraciones, sino también aquellas vinculadas con los procesos de termorregulación (aspecto metabólico).

Al parecer el establecimiento de las poblaciones de estas especies de murciélagos en determinados estratos altitudinales en los Andes de Venezuela, podría estar determinado por un conjunto de factores entre los cuales destacan: (1) el acondicionamiento fisiológico (patrón metabólico, TMB y conductancia térmica, entre otros), (2) el tipo de disposición o comportamiento en los refugios (solitarios o gregarios), (3) el patrón de búsqueda del recurso (búsqueda al vuelo o acecho) y (4) la ubicación de refugios adecuados, de lo cual podría depender la existencia o no de migraciones.

## 7. CONCLUSIONES GENERALES

Tanto *M. keaysi* como *M. oxyotus* mostraron una marcada tendencia al uso del “torpor” como estrategia de economía energética ante las bajas temperaturas. Es probable que la regulación térmica principalmente de *M. keaysi* ocurra a través de la generación de calor, producto del agrupamiento, lo cual hace que la eficiencia del proceso dependa del número e individuos que componen la colonia y de las dimensiones del espacio físico que ocupan en el refugio.

Considerando el patrón metabólico que presenta *M. keaysi* así como el uso de “torpor” obligado, podría tratarse de una especie capaz de establecerse (refugiarse) a niveles altitudinales superiores (al refugio detectado), y probablemente la causa del descenso altitudinal de *M. keaysi* hacia el extremo inferior de su distribución (1000 msnm) sea principalmente con fines reproductivos, dado que la población sólo permaneció en el refugio durante la época reproductiva, lo que destaca la importancia de la Cueva del Pirata (La Azulita) como refugio de maternidad, al menos para esta especie. Sin embargo, la respuesta fisiológica individual de esta especie responde a sólo 300 m del intervalo de distribución altitudinal conocido (1100 – 2400 m).

Por su parte, *M. oxyotus* mostró una Tci menor que *M. keaysi*, una mayor masa corporal, así como una extensa ZTN. Todas estas condiciones pueden permitirle a esta especie establecerse a temperaturas ambientales más bajas (mayores altitudes), sin que esto suponga un gasto energético adicional; además, la posibilidad de ascender altitudinalmente no parece restarle eficiencia al

establecerse a menores elevaciones, ya que su respuesta fisiológica individual se corresponde con su intervalo de distribución altitudinal (1500 – 3150 m).

Ambas especies en virtud de su semejanza morfológica y de los principales componentes de sus respectivas dietas, parecen ser igualmente capaces de obtener y consumir un mismo espectro de recurso, siempre y cuando éste se encuentre disponible en el ambiente.

No obstante, las categorías presentes en la dieta de *M. keaysi* mostraron mayor similitud (70%) con aquellas disponibles en el ambiente que las correspondientes a *M. oxyotus* (43%), lo que resalta una mayor tendencia de esta última especie hacia la búsqueda de categorías de recurso específicos. Un consumo con tendencias más generalista como el que presenta *M. keaysi* puede ser reflejo de altas demandas energéticas, lo cual puede justificar el único evento reproductivo que muestra esta especie.

No podríamos concluir al menos en este trabajo, que una posible segregación altitudinal entre *M. keaysi* y *M. oxyotus* en los Andes venezolanos, como la que se planteó en la hipótesis inicial, sea producto exclusivamente de competencia entre ellas, puesto que aún cuando se encuentren consumiendo un mismo tipo de recurso una interacción de tipo competitiva supone una condición limitante del recurso, la cual no se probó en este estudio. Sin embargo, la ausencia de una intensa competencia entre estas especies podría reflejarse en la reducción de la tendencia hacia dietas altamente especializadas, lo que le permite a estos murciélagos obtener ventaja de los recursos disponibles en el ambiente, reduciendo la inversión de energía en la búsqueda de recursos específicos.

## 8. BIBLIOGRAFÍA GENERAL

- ANTHONY, E & T. KUNZ. 1977. Feeding strategies of the little brown bat *Myotis lucifugus*, in southern New Hampshire. *Ecology* **58**: 775–786.
- ARLETTAZ, R., N. PERRIN & J. HAUSSER. 1997. Trophic resource partitioning and competition between the two sibling bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Journal of Animal Ecology* **66**: 897-911.
- ATAROFF, M. en prensa. Selvas y bosques de montaña. En: Biodiversidad en Venezuela (Eds: M. Aguilera, A. Azócar, E. González-Jiménez.). Ediciones CONICIT – Fundación Polar. En prensa.
- AUDET, D & M. FENTON. 1988. Heterothermy and the use of torpor by the bat *Eptesicus fuscus* (Chiroptera: Vespertilionidae): a field study. *Physiological Zoology* **61**: 197-204.
- AUDET, D & D. THOMAS. 1997. Facultative hypothermia as a thermoregulatory strategy in the phyllostomid bats, *Carollia perspicillata* and *Sturnina lilium*. *Comparative Physiology B* **167**: 147–152.
- BARCLAY, R & R. BRIGHAM. 1991. Prey detection, dietary niche breadth and body size in bats: Why are aerial insectivorous bats so small?. *American Naturalist* **137**:693-703.
- BELWOOD, J & M. FENTON. 1976. Variation in the diet of *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Canadian Journal of Zoology* **54**: 1674-1678.
- BEST, T., MILLAN, B., HASS, T., CVILIKAS, W & SAIDAK, L. 1997. Variation in diet of the gray bat (*Myotis grisescens*). *Journal of Mammalogy* **78** (2): 569 – 583.



- BLACK, H. 1974. A north temperate bat community: structure and prey populations. *Journal of Mammalogy* **55**: 138-157.
- BONACCORSO, F., A. ARENDS, M. GENOUD, D. CANTONI & T. MORTON. 1992. Thermal ecology of moustached and ghost-faced bats (Mormoopidae) in Venezuela. *Journal of Mammalogy* **73**: 365-378.
- BORROR, D., D. DE LONG & C. TRIPLEHORN. 1981. An introduction to the study of insects. Saunders college publishing. Philadelphia USA, 827 pp.
- BUSHLER, E. 1976. Prey selection by *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *American Naturalist* **110**: 619-628.
- DEPOCAS, F. & HART, S. 1957. Use of the Pauling Oxygen Analyzer for Measurement of Oxygen Consumption of animals in open-circuit systems and in a short-lag, closed-circuit apparatus. *Journal Applied Physiology* **10**: 388 – 392.
- DOMINGUEZ E. & J. BALLESTEROS. 1992. Altitudinal replacement of Ephemeroptera in a subtropical river. *Hidrobiología* **246**: 83-88.
- FABIÁN, M., S. HARTZ & T. ARIGONY. 1990. Alimentação de *Tadarida brasiliensis* (Geoffroy, 1824) na região urbana de Porto Alegre, RS, Brasil (Chiroptera: Molossidae). *Revista Brasileira de Biología* **50** (2): 387-392.
- FEINSINGER, P., E. SPEARS & R. POOLE. 1981. A simple measure of niche breadth. *Ecology* **62** (1): 27–32.
- FENTON, M & G. MORRIS. 1976. Opportunistic feeding by desert bats (*Myotis* spp.). *Canadian Journal of Zoology* **54**: 526-530.

- FENTON, M. 1982. Echolocation, insect hearing and feeding ecology of insectivorous bats. In: Ecology of bats. Edited by T. Kunz. Plenum Press, New York. 261-285 pp.
- FINDLEY, J & H. BLACK. 1983. Morphological and dietary structuring of a Zambian insectivorous bats community. *Ecology* **64**(4): 625-630.
- FLEMING, T., E. HOOPER & D. WILSON. 1972. Three central american bat communities: structure, reproductive cycles, and movement patterns. *Ecology* **53** (4): 555–569.
- FREEMAN, P. 1981. Correspondence of food habits and morphology in insectivorous bats. *Journal of Mammalogy* **62** (1): 166–173.
- GEISER, F. & R. BRIGHAM. 2000. Torpor, thermal biology, and energetics in Australian long-eared bats (*Nyctophilus*). *Journal of Comparative Physiology B* **170**: 153–162.
- GENOUD, M. 1993. Temperature regulation in subtropical tree bats. *Comparative Biochemistry and Physiology* **104A** (2): 321–331.
- GENOUD, M. & F. BONACCORSO. 1986. Temperature regulation, rate of metabolism, and roost temperature in the greater white-lined bat *Saccopteryx bilineata* (Emballonuridae). *Journal of Mammalogy* **59**: 49-54.
- GENOUD, M., BONACCORSO, F. & ARENDS, A. 1990. Rate of metabolism and temperature regulation in two small tropical insectivorous bats (*Peropteryx macrotis* and *Natalus tumidirostris*). *Comparative Biochemistry and Physiology* **97 A** (2): 229–234.
- HERREID, C. 1963. Temperature regulation and metabolism in mexican freetail bats. *Science* **142**: 1573–1574.

- HERREID, C & B, KESSEL. 1967. Thermal conductance in birds and mammals. *Comparative Biochemistry and Physiology* **21**: 405–414.
- HOSKEN, D. & P. WITHERS. 1997. Temperature regulation and metabolism of an Australian bat, *Chalinolobus gouldii* (Chiroptera: Vespertilionidae) when euthermic and torpid. *Journal of Comparative Physiology B* **167**: 71-80.
- HOWELL, D & D. BURCH. 1974. Food habits of some Costa Rican bats. *Revista de Biología Tropical* **21**(2): 281-294.
- JACOBSEN D., R. SCHULTZ & A. ENCALADA. 1997. Structure and diversity of stream invertebrate assemblages: the influence of temperature with altitude and latitude. *Freshwater Biology* **38**: 247-261.
- KLEIBER, M. 1973. *Bioenergética animal, el fuego de la vida* ("The fire of life"). Editorial Acribia, Zaragoza, 428 pp.
- KUNZ, T. 1974. Feeding ecology of a temperate insectivorous bat (*Myotis velifer*). *Ecology* **55**: 693 – 711.
- KUNZ, T. & J. WHITAKER. 1983. An evaluation of fecal analysis for determining food habits of insectivorous bats. *Canadian Journal of Zoology* **61**: 1317–1321.
- KUNZ, T. 1988. Methods of assessing the availability of prey to insectivorous bats. In: *Ecological and behavioral methods for the study of bats* (Eds: T. Kunz). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. and London 533 pp.
- KURTA, A. & T. KUNZ. 1988. Roosting metabolism rate and body temperature of male little brown bats (*Myotis lucifugus*) in summer. *Journal of Mammalogy* **69** (3): 645–651.

- KURTA, A., G. BELL., K. NAGY & T. KUNZ. 1989. Energetics of pregnancy and lactation in free-ranging brown bats (*Myotis lucifugus*). *Physiological Zoology* **62** (3): 804–818.
- KURTA, A. & J. WHITAKER. 1998. Diet of the endangered Indiana bat (*Myotis sodalist*) on the northern edge of its range. *American Midland Naturalist* **140**: 280-286.
- LAVAL, R. 1973. A revision of the neotropical bats of the genus *Myotis*. *Bulletin of the Natural History Museum of Los Angeles County* 15. 54 pp.
- LA VAL, R & H. FITCH. 1977. Structure, movements and reproduction in three Cost Rican bat communities. *Occasional Papers, Museum of Natural History of the University of Kansas* **69**: 1-28.
- LEITNER, P. 1966. Body temperature, oxygen consumption, heart rate and shivering in the California mastiff bat, *Eumops perotis*. *Comparative Biochemistry and Physiology* **19**: 431–443.
- LICHT, P. & P. LEITNER. 1967. Physiological responses to high environmental temperatures in three species of microchiropteran bats. *Comparative Biochemistry and Physiology* **22**: 371 – 387.
- LINARES, O. 1998. *Mamíferos de Venezuela*. Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela, Caracas, 691 pp.
- MARQUES, S. 1986. Activity cycle, feeding and reproduction of *Molossus ater* (Chiroptera: Molossidae) in Brazil. *Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi Zoología* **2** (2): 159–179.
- McNAB, B. 1969. The economics of temperature regulation in neotropical bats. *Comparative Biochemistry and Physiology* **31**: 227–268.

- McNAB, B. 1974. The energetics of endotherms. *The Ohio Journal of Science* **74**: 370-380.
- McNAB, B. 1980. Ecofisilogía Animal: La Estrategia de la Adaptación. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* **34**: 43–78.
- McNAB, B. 1982. Evolutionary Alternatives in the Physiological Ecology of bats. In: *Ecology of Bats* (Eds: T. Kunz). Plenum Press, New York and London 425 pp.
- McNAB, B. 1986. The influence of food habits on the energetics of eutherian mammals. *Ecological Monographs* **56** (1): 1–19.
- McNAB, B. 1988. Complications inherent in scaling the basal rate of metabolism in mammals. *Quarterly Review of Biology* **63**: 25-54.
- McNAB, B. 1989. Temperature regulation and rate of metabolism in three bornean bats. *Journal of Mammalogy* **70** (1): 153–161.
- MERRITT, R. & K. CUMMINS. 1996. An introduction to the aquatic insects of North America. Kendall/Hunt Publishing Company.
- NICKERSON, D., FACEY, D. & G. GROSSMAN. 1989. Estimating physiological thresholds with continuous two-phase regression. *Physiological Zoology* **62** (4): 866–887.
- RABINOWITZ, A. & M. TUTTLE. 1982. A test of the validity of two currently used methods of determining bat prey preference. *Acta Theriologica* **27** (21): 283–293.
- RACEY, P. 1982. Ecology of bat reproduction. In: *Ecology of bats* (Eds: T. Kunz). Plenum Press, New York and London 425 pp.

- RODRÍGUEZ-DURÁN, A. 1995. Metabolic rates and thermal conductance in four species of neotropical bats roosting in hot caves. *Comparative Biochemistry and Physiology* **110A** (4): 347–355.
- SARMIENTO, G. 1986. Ecological features of climate in high tropical mountains. In: *High altitude tropical biogeography* (Eds: F. Vuilleumier y M. Monasterio). Oxford University Press and American Museum of Natural History, New York, Oxford pp. 11-45.
- SARMIENTO, G., MONASTERIO, M., AZÓCAR, A., CASTELLANO, E. & SILVA, J. 1971. *Vegetación Natural. Estudio integral de la Cuenca de los ríos Chama y Capazón. Sub - proyecto N° III.* En: *Publicaciones Geográficas, Instituto de Geografía, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela*, 63 pp.
- SORIANO, P. 2000. Functional structure of bat communities in tropical rainforests and andean cloud forests. *Ecotropicos* **13** (1): 1-20.
- SORIANO, P. & J. OCHOA. 1997. Lista actualizada de los Mamíferos de Venezuela. En: *Vertebrados de Venezuela: actuales y fósiles.* Editor: E. La Marca. Museo de Ciencia y Tecnología de Mérida, Venezuela, 298 pp.
- SORIANO, P., A. DÍAZ DE PASCUAL, J. OCHOA & M. AGUILERA. 1999. Biogeographic análisis of the mammal communities in the Venezuelan Andes. *Interciencia* **24**: 17-25.
- SORIANO, P., A. RUIZ & A. ARENDS. 2002. Physiological responses to ambient temperatura manipulation by three species of bats from andean cloud forests. *Journal of Mammalogy* **83** (2): 445-457.

- SOSA, M., A. De ASCENÇÃO & P. SORIANO. 1996. Dieta y patrón reproductivo de *Rhogeessa minutilla* (Chiroptera: Vespertilionidae) en una zona árida de Los Andes de Venezuela. *Revista de Biología Tropical* **44**(2): 867-875.
- STUDIER, E. & D. WILSON. 1970. Thermoregulation in some neotropical bats. *Comparative Biochemistry and Physiology* **34**: 251-262.
- WHITAKER, L. 1972. Food habits of bats from Indiana. *Canadian Journal of Zoology* **50**: 877-883.
- WHITAKER, J., C. MASER, & L. KELLER. 1977. Food habits of bats of western Oregon Northwest. *Science* **51**: 46-55.
- WHITAKER, J. & S. FINDLEY. 1980. Foods eaten by some bats from Costa Rica and Panama. *Journal of Mammalogy* **61**: 540-544.
- WHITAKER, J. 1988. Food habits of insectivorous bats. In: *Ecological and behavioural methods for the study of bats*. (Ed. T. Kunz). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 171-190 p.
- WILLIG, M., G. CAMILO & S. NOBLE. 1993. Dietary overlap in frugivorous and insectivorous bats from edaphic cerrado habitats of Brazil. *Journal of Mammalogy* **74**: 117-128.
- WILSON, F. & J. FINDLEY. 1970. Reproductive Cycle of a Neotropical Insectivorous Bat, *Myotis nigricans*. *Nature* **225**: 1155.
- WILSON, E. 1980. *Sociobiología: la nueva síntesis*. Editorial Omega, Barcelona, 701 pp.

**Apéndice 1.** Lista de familias de artrópodos identificados en la dieta de *M. oxyotus*. Las arañas fueron clasificadas como tejedoras y no tejedoras.

---

Clase Arácnida

Orden Araneae

Arañas tejedoras

Arañas no tejedoras

Orden Äcari

Familia Trombiculidae

Clase Insecta

Orden Orthoptera

Familia Blattellidae

Grillidae

Orden Psocoptera

Familia Pseudocaeciliidae

Psocidae

Orden Hemiptera

Familia Coreidae

Ligaeidae

Miridae

Orden Homoptera

Familia Cercopidae

Cicadellidae

Delphacidae

Orden Neuroptera

Familia Chrysopidae

Orden Coleoptera

Familia Apionidae

Byturidae

Cantharidae

Carabidae

Chrysomelidae

Coccinelidae

Curculionidae

Elateridae

Histeridae

Nitidulidae

Phengodidae

Platypodidae

Pselaphidae

Ptilodactylidae

Scarabaeidae

Staphilinidae

Tenebrionidae

---

Orden Trichoptera

Familia Hydropsychidae

Hydroptilidae

Orden Lepidoptera

Familia Gelechidae

Geometridae

Nepticulidae

Noctuidae

Oecophoridae

Piralidae

Saturnidae

Orden Diptera

Familia Bibionidae

Blepharodontidae

Cecidomyiidae

Culicidae

Dolichopodidae

Drosophilidae

Muscidae

Mycetophilidae

Phoridae

Platygastridae

Psychodiidae

Sciaridae

Simulidae

Syrphidae

Sphaeroceridae

Stratiomyiidae

Streblidae

Tephritidae



**Apéndice 1.** Continuación

---

Clase Insecta

Orden Hymenoptera

Familia Agaonidae

Bethylidae

Braconidae

Chalcididae

Cynipidae

Encyrtidae

Formicidae

Ichneumonidae

Mymaridae

Proctotrupoidae

Sphecidae

Torymidae

---

**Apéndice 2.** Frecuencias de diferentes familias de artrópodos en la dieta de *M. oxyotus*. CPN, composición porcentual numérica; FA, frecuencia de aparición y FP, frecuencia ponderada.

<b>Familia</b>	<b>CPN (%)</b>	<b>Familia</b>	<b>FA</b>	<b>Familia</b>	<b>FP</b>
Formicidae	13,5478	Lepidoptera NI	0,5309	Formicidae	26,2827
Lepidoptera NI	10,9162	Chrysomelidae	0,2784	Lepidoptera NI	21,1774
Chrysomelidae	6,1404	Araña no tejedora	0,2526	Chrysomelidae	11,9123
Araña no tejedora	4,8733	Ptilodactylidae	0,2165	Araña no tejedora	9,4542
Ptilodactylidae	4,5809	Trichoptera NI	0,2113	Ptilodactylidae	8,8869
Scarabaeidae	4,1910	Scarabaeidae	0,1959	Scarabaeidae	8,1306
Trichoptera NI	4,0936	Miridae	0,1907	Trichoptera NI	7,9415
Miridae	3,7037	Formicidae	0,1856	Miridae	7,1852
Drosophilidae	3,6062	Drosophilidae	0,1856	Drosophilidae	6,9961
Araña tejedora	3,2164	Araña tejedora	0,1701	Araña tejedora	6,2398
Muscidae	2,8265	Muscidae	0,1495	Muscidae	5,4834
Diptera NI	2,6316	Diptera NI	0,1392	Diptera NI	5,1053
Coleoptera NI	2,2417	Coccinelidae	0,1082	Coleoptera NI	4,3489
Coccinelidae	2,0468	Coleoptera NI	0,1082	Coccinelidae	3,9708
Cicadellidae	1,8519	Hymenoptera NI	0,0979	Cicadellidae	3,5926
Hymenoptera NI	1,8519	Cicadellidae	0,0928	Hymenoptera NI	3,5926
Noctuidae	1,5595	Noctuidae	0,0825	Noctuidae	3,0253
Tephritidae	1,5595	Tephritidae	0,0825	Tephritidae	3,0253
Ichneumoniidae	1,4620	Ichneumoniidae	0,0773	Ichneumoniidae	2,8363
Chrysopidae	1,3645	Chrysopidae	0,0722	Chrysopidae	2,6472
Hydroptilidae	1,3645	Hydroptilidae	0,0722	Hydroptilidae	2,6472
Histeridae	1,2671	Cecidiomidae	0,0670	Histeridae	2,4581
Cecidiomidae	1,2671	Histeridae	0,0619	Cecidiomidae	2,4581
Culicidae	1,2671	Culicidae	0,0567	Culicidae	2,4581
Psocidae	0,7797	Psocidae	0,0412	Psocidae	1,5127
Cercopidae	0,7797	Cercopidae	0,0412	Cercopidae	1,5127
Curculionidae	0,7797	Curculionidae	0,0412	Curculionidae	1,5127
Sciaridae	0,6823	Torymidae	0,0309	Sciaridae	1,3236
Torymidae	0,5848	Mycetophilidae	0,0309	Torymidae	1,1345
Mycetophilidae	0,5848	Psocoptera NI	0,0258	Mycetophilidae	1,1345
Phoridae	0,5848	Hemiptera NI	0,0258	Phoridae	1,1345
Simulidae	0,5848	Elateridae	0,0258	Simulidae	1,1345
Psocoptera NI	0,4873	Dolychopodidae	0,0258	Psocoptera NI	0,9454
Hemiptera NI	0,4873	Phoridae	0,0258	Hemiptera NI	0,9454
Byturidae	0,4873	Syrphidae	0,0258	Byturidae	0,9454
Elateridae	0,4873	Trombiculidae	0,0206	Elateridae	0,9454
Dolychopodidae	0,4873	Blattellidae	0,0206	Dolychopodidae	0,9454
Trombiculidae	0,3899	Byturidae	0,0206	Trombiculidae	0,7563
Blattellidae	0,3899	Platypodidae	0,0206	Blattellidae	0,7563

**Apéndice 2.** Continuación

<b>Familia</b>	<b>CPN (%)</b>	<b>Familia</b>	<b>FA</b>	<b>Familia</b>	<b>FP</b>
Acarina Ni	0,2924	Braconidae	0,0155	Acarina Ni	0,5673
Neuroptera NI	0,2924	Cynipidae	0,0155	Neuroptera NI	0,5673
Braconidae	0,2924	Proctotrupoidae	0,0155	Braconidae	0,5673
Cynipidae	0,2924	Torymidae	0,0155	Cynipidae	0,5673
Proctotrupoidae	0,2924	Bibionidae	0,0155	Proctotrupoidae	0,5673
Torymidae	0,2924	Psychodiidae	0,0155	Torymidae	0,5673
Bibionidae	0,2924	Araña NI	0,0103	Bibionidae	0,5673
Psychodiidae	0,2924	Acarina Ni	0,0103	Psychodiidae	0,5673
Sphaeroceridae	0,2924	Pseudocaecilidae	0,0103	Sphaeroceridae	0,5673
Araña NI	0,1949	Delphacidae	0,0103	Araña NI	0,3782
Pseudocaecilidae	0,1949	Homoptera NI	0,0103	Pseudocaecilidae	0,3782
Delphacidae	0,1949	Ligaeidae	0,0103	Delphacidae	0,3782
Homoptera NI	0,1949	Carabidae	0,0103	Homoptera NI	0,3782
Ligaeidae	0,1949	Nitidulidae	0,0103	Ligaeidae	0,3782
Carabidae	0,1949	Pselaphidae	0,0103	Carabidae	0,3782
Nitidulidae	0,1949	Tenebrionidae	0,0103	Nitidulidae	0,3782
Pselaphidae	0,1949	Encyrtidae	0,0103	Pselaphidae	0,3782
Tenebrionidae	0,1949	Mymaridae	0,0103	Tenebrionidae	0,3782
Encyrtidae	0,1949	Geometridae	0,0103	Encyrtidae	0,3782
Mymaridae	0,1949	Nepticulidae	0,0103	Mymaridae	0,3782
Geometridae	0,1949	Sciaridae	0,0103	Geometridae	0,3782
Nepticulidae	0,1949	Sphaeroceridae	0,0103	Nepticulidae	0,3782
Plecoptera NI	0,0975	Plecoptera NI	0,0052	Plecoptera NI	0,1891
Grillidae	0,0975	Grillidae	0,0052	Grillidae	0,1891
Coreidae	0,0975	Coreidae	0,0052	Coreidae	0,1891
Apionidae	0,0975	Apionidae	0,0052	Apionidae	0,1891
Cantharidae	0,0975	Cantharidae	0,0052	Cantharidae	0,1891
Phengodidae	0,0975	Phengodidae	0,0052	Phengodidae	0,1891
Staphilinidae	0,0975	Staphilinidae	0,0052	Staphilinidae	0,1891
Agaonidae	0,0975	Agaonidae	0,0052	Agaonidae	0,1891
Bethylidae	0,0975	Bethylidae	0,0052	Bethylidae	0,1891
Chalcididae	0,0975	Chalcididae	0,0052	Chalcididae	0,1891
Platygastridae	0,0975	Platygastridae	0,0052	Platygastridae	0,1891
Sphecidae	0,0975	Sphecidae	0,0052	Sphecidae	0,1891
Gelechiidae	0,0975	Gelechiidae	0,0052	Gelechiidae	0,1891
Oecophoridae	0,0975	Oecophoridae	0,0052	Oecophoridae	0,1891
Piralidae	0,0975	Piralidae	0,0052	Piralidae	0,1891
Saturnidae	0,0975	Saturnidae	0,0052	Saturnidae	0,1891
Blepharodontidae	0,0975	Blepharodontidae	0,0052	Blepharodontidae	0,1891
Platygastridae	0,0975	Platygastridae	0,0052	Platygastridae	0,1891
Syrphidae	0,0975	Simulidae	0,0052	Syrphidae	0,1891

**Apéndice 3.** Lista de familias de insectos identificados en la oferta de recursos de La Mucuy.

---

Clase Insecta

Orden Ephemeroptera	Ptilodactylidae
Familia Baetidae	Scaphidiidae
Orden Orthoptera	Scarabaeidae
Familia Blattelidae	Scolytidae
Blattidae	Silphidae
Orden Plecoptera	Sphaeriidae
Familia Peltoperlidae	Staphilinidae
Perlidae	Tenebrionidae
Orden Psocoptera	Orden Trichoptera
Familia Pseudocaecilidae	Familia Calamoceratidae
Psocidae	Hydrobiosidae
Orden Thysanoptera	Hydropsychidae
Familia Plaeothripidae	Hydroptilidae
Orden Hemiptera	Leptoceridae
Familia Ligaeidae	Leptohyphidae
Miridae	Polycentropidae
Pyrrhocoridae	Orden Lepidoptera
Orden Homoptera	Familia Arctiidae
Familia Aphididae	Blastobasidae
Cicadellidae	Carposinidae
Cixiidae	Ctenuchidae
Delphacidae	Geometridae
Orden Neuroptera	Hepialidae
Familia Chrysopidae	Lasiocampidae
Coniopterygidae	Noctuidae
Orden Coleoptera	Notodontidae
Familia Carabidae	Piralidae
Cerambicidae	Saturnidae
Chrysomelidae	Tortricidae
Cicindelidae	Orden Diptera
Cucujidae	Familia Agromyzidae
Cupedidae	Anisopodidae
Curculionidae	Anthomyzidae
Elateridae	Asteiidae
Elmidae	Bibionidae
Helodidae	Blepharodontidae
Phalacridae	Cecidomyiidae
Phengodidae	Ceratopogonidae
Platypodidae	Chironomidae
Pselaphidae	Chloropidae

---

---

**Apéndice 3. Continuación**

---

Clase Insecta

Orden Diptera

Familia Culicidae

Dixidae

Dolichopodidae

Drosophilidae

Dryomuzidae

Empididae

Ephidridae

Lauxaniidae

Lonchopteridae

Milichiidae

Muscidae

Mycetophilidae

Phoridae

Psilidae

Psychodiidae

Ptychopteridae

Sarcophagidae

Sciaridae

Sciomyzidae

Syrphidae

Simulidae

Sphaeroceridae

Syrphidae

Tachinidae

Tephritidae

Tipulidae

Trichoceridae

Orden Hymenoptera

Familia Braconidae

Eulophidae

Formicidae

Ichneumonidae

---

**Apéndice 4.** Lista de familias de artrópodos identificados en la dieta de *M. Keaysi*. Las arañas fueron clasificadas como tejedoras y no tejedoras.

---

Clase Arácnida	
Orden Araneae	Psillidae
Arañas tejedoras	Orden Hymenoptera
Arañas no tejedoras	Familia Cynipidae
Orden Äcari	Formicidae
Familia Trombiculidae	Halictidae
Ixodidae	Ichneumonidae
Clase Insecta	Pteromalidae
Orden Orthoptera	Torymidae
Familia Blattelidae	
Orden Psocoptera	
Familia Pseudocaecilidae	
Orden Hemiptera	
Familia Coreidae	
Miridae	
Orden Homoptera	
Familia Cercopidae	
Delphacidae	
Orden Coleoptera	
Familia Cantharidae	
Cerambicidae	
Chrysomelidae	
Chrysopidae	
Coccinelidae	
Curculionidae	
Elateridae	
Histeridae	
Pselaphidae	
Ptilodactylidae	
Scarabaeidae	
Orden Trichoptera	
Familia Hydroptilidae	
Orden Lepidoptera	
Familia Noctuidae	
Orden Diptera	
Familia Bibionidae	
Cecidomyiidae	
Culicidae	
Drosophilidae	
Muscidae	
Mycetophilidae	

---

**Apéndice 5.** Frecuencia de las familias identificadas en la dieta de *M. keaysi*  
 CPN, composición porcentual numérica; FA, frecuencia de aparición y FP, frecuencia ponderada.

Familia	CPN	Familia	FA	Familia	FP
Formicidae	15,2672	Coleoptera NI	33,3333	Formicidae	6,4122
Coleoptera NI	10,6870	Chrysomelidae	14,2857	Coleoptera NI	4,4885
Acarina NI	4,5802	Formicidae	14,2857	Acarina NI	1,9237
Chrysomelidae	4,5802	Ptilodactylidae	11,9048	Chrysomelidae	1,9237
Miridae	3,8168	Trichoptera NI	11,9048	Miridae	1,6031
Coccinelidae	3,8168	Araña tejedora	9,5238	Coccinelidae	1,6031
Ptilodactylidae	3,8168	Pseudocaecilidae	9,5238	Ptilodactylidae	1,6031
Trichoptera NI	3,8168	Miridae	9,5238	Trichoptera NI	1,6031
Araña tejedora	3,0534	Coccinelidae	9,5238	Araña tejedora	1,2824
Pseudocaecilidae	3,0534	Elateridae	9,5238	Pseudocaecilidae	1,2824
Elateridae	3,0534	Araña no tejedora	7,1429	Elateridae	1,2824
Araña no tejedora	2,2901	Acarina NI	7,1429	Araña no tejedora	0,9618
Homoptera NI	2,2901	Homoptera NI	7,1429	Homoptera NI	0,9618
Coreidae	2,2901	Coreidae	7,1429	Coreidae	0,9618
Scarabaeidae	2,2901	Scarabaeidae	7,1429	Scarabaeidae	0,9618
Pteromalidae	2,2901	Pteromalidae	7,1429	Pteromalidae	0,9618
Hymenoptera NI	2,2901	Hymenoptera NI	7,1429	Hymenoptera NI	0,9618
Torymidae	1,5268	Torymidae	4,762	Torymidae	0,6412
Arana NI	1,5267	Arana NI	4,7619	Arana NI	0,6412
Ichneumoniidae	1,5267	Ichneumoniidae	4,7619	Ichneumoniidae	0,6412
Hydroptilidae	1,5267	Hydroptilidae	4,7619	Hydroptilidae	0,6412
Cecidomyiidae	1,5267	Cecidomyiidae	4,7619	Cecidomyiidae	0,6412
Drosophilidae	1,5267	Drosophilidae	4,7619	Drosophilidae	0,6412
Diptera NI	1,5267	Diptera NI	4,7619	Diptera NI	0,6412
Trombiculidae	0,7634	Trombiculidae	2,3810	Trombiculidae	0,3206
Ixodidae	0,7634	Ixodidae	2,3810	Ixodidae	0,3206
Siphonaptera NI	0,7634	Siphonaptera NI	2,3810	Siphonaptera NI	0,3206
Psocoptera NI	0,7634	Psocoptera NI	2,3810	Psocoptera NI	0,3206
Blattellidae	0,7634	Blattellidae	2,3810	Blattellidae	0,3206
Cercopidae	0,7634	Cercopidae	2,3810	Cercopidae	0,3206
Delphacidae	0,7634	Delphacidae	2,3810	Delphacidae	0,3206
Psillidae	0,7634	Psillidae	2,3810	Psillidae	0,3206
Hemiptera NI	0,7634	Hemiptera NI	2,3810	Hemiptera NI	0,3206
Cantharidae	0,7634	Cantharidae	2,3810	Cantharidae	0,3206
Cerambicidae	0,7634	Cerambicidae	2,3810	Cerambicidae	0,3206
Curculionidae	0,7634	Curculionidae	2,3810	Curculionidae	0,3206
Histeridae	0,7634	Histeridae	2,3810	Histeridae	0,3206
Pselaphidae	0,7634	Pselaphidae	2,3810	Pselaphidae	0,3206
Chrysopidae	0,7634	Chrysopidae	2,3810	Chrysopidae	0,3206
Cynipidae	0,7634	Cynipidae	2,3810	Cynipidae	0,3206

---

**Apéndice 5.** Continuación

---

<b>Familia</b>	<b>CPN</b>	<b>Familia</b>	<b>FA</b>	<b>Familia</b>	<b>FP</b>
Noctuidae	0,7634	Noctuidae	2,3810	Noctuidae	0,3206
Bibionidae	0,7634	Bibionidae	2,3810	Bibionidae	0,3206
Muscidae	0,7634	Muscidae	2,3810	Muscidae	0,3206
Mycetophilidae	0,7634	Mycetophilidae	2,3810	Mycetophilidae	0,3206



**Apéndice 6.** Lista de familias de insectos identificados en la oferta de recursos en La Azulita.

---

Clase Insecta

Orden Ephemeroptera	Cydnidae
Familia Baetidae	Elateridae
Leptohyphidae	Elmidae
Leptophlebiidae	Histeridae
Orden Orthoptera	Lymexilidae
Familia Acrididae	Platypodidae
Blattellidae	Pselaphidae
Orden Dermaptera	Ptilodactylidae
Familia Forficulidae	Salpingidae
Orden Plecoptera	Scarabaeidae
Familia Perlidae	Scolytidae
Orden Psocoptera	Silphidae
Familia Pseudocaecilidae	Staphilinidae
Psocidae	Tenebrionidae
Orden Thysanoptera	Orden Trichoptera
Familia Plaeothripidae	Familia Helicopsychidae
Orden Hemiptera	Hydrobiosidae
Familia Anthocoridae	Hydropsychidae
Ligaeidae	Hydroptilidae
Miridae	Leptoceridae
Pentatomidae	Philopotamidae
Pleidae	Polycentropidae
Pyrrhocoridae	Orden Lepidoptera
Orden Homoptera	Familia Geometridae
Familia Aphididae	Noctuidae
Apidae	Notodontidae
Cercopidae	Oecophoridae
Cicadellidae	Piralidae
Delphacidae	Saturnidae
Orden Neuroptera	Orden Diptera
Familia Chrysopidae	Familia Anisopodidae
Orden Coleoptera	Bibionidae
Familia Carabidae	Blephariceridae
Cerambycidae	Cecidomyiidae
Chelonariidae	Ceratopogonidae
Chrysomelidae	Chironomidae
Coccinelidae	Culicidae
Colydiidae	Dolychopodidae
Cucujidae	Drosophilidae
Curculionidae	Empididae

---

**Apéndice 6.** Continuación

---

**Clase Insecta**

## Orden Diptera

## Familia Ephidridae

Lauxaniidae

Muscidae

Mycetophilidae

Phoridae

Psychodiidae

Sciaridae

Simulidae

Sphaeroceridae

Stratiomyiidae

Syrphidae

Tephritidae

Tipulidae

Trichoceridae

## Orden Hymenoptera

## Familia Bethylidae

Braconidae

Dryinidae

Eulophidae

Formicidae

Ichneumonidae

Mymaridae

Perilampidae

Pteromalidae

Torymidae

Vespidae

**Apéndice 7.** Índice de Similitud Proporcional entre la dieta de *M.oxytus* y la oferta de insectos en La Mucuy

<b>Familia</b>	<b>p (dieta)</b>	<b>q (oferta)</b>	<b>p - q</b>	
Agaonidae	0,00097	0,00000	0,00097	Sum (p-q) = 1,143 SP = 1- 0,5 ( Sum (p-q)) = 0,43 43 % de Similaridad n = 72
Apionidae	0,00097	0,00000	0,00097	
Araña no tejedora	0,04873	0,00000	0,04873	
Araña tejedora	0,03216	0,00000	0,03216	
Bethylidae	0,00097	0,00000	0,00097	
Bibionidae	0,00292	0,00062	0,00230	
Blatellidae	0,00390	0,00021	0,00369	
Blepharodontidae	0,00097	0,00000	0,00097	
Braconidae	0,00292	0,00291	0,00002	
Byturidae	0,00487	0,00000	0,00487	
Cantharidae	0,00097	0,00000	0,00097	
Carabidae	0,00195	0,00042	0,00153	
Cecidomyiidae	0,01267	0,00623	0,00644	
Cercopidae	0,00780	0,00000	0,00780	
Chalcididae	0,00097	0,00000	0,00097	
Chrysomelidae	0,06140	0,00665	0,05476	
Chrysopidae	0,01365	0,00042	0,01323	
Cicadellidae	0,01852	0,00789	0,01063	
Coccinelidae	0,02047	0,00000	0,02047	
Coreidae	0,00097	0,00000	0,00097	
Culicidae	0,01267	0,01038	-0,00229	
Curculionidae	0,00780	0,00062	0,00717	
Cynipidae	0,00292	0,00000	0,00292	
Delphacidae	0,00195	0,00083	0,00112	
Dolychopodidae	0,00487	0,00062	0,00425	
Drosophilidae	0,03606	0,00478	0,03129	
Elateridae	0,00487	0,00083	0,00404	
Encyrtidae	0,00195	0,00000	0,00195	
Formicidae	0,13548	0,00125	0,13423	
Gelechiidae	0,00097	0,00000	0,00097	
Geometridae	0,00195	0,01578	0,01383	
Grillidae	0,00097	0,00000	0,00097	
Histeridae	0,01267	0,00000	0,01267	
Hydropsychidae	0,00390	0,00332	0,00058	
Hydroptilidae	0,01365	0,00291	0,01074	
Ichneumonidae	0,01462	0,00436	0,01026	
Ligaeidae	0,00195	0,00000	0,00195	
Miridae	0,03704	0,00228	0,03475	
Muscidae	0,02827	0,01537	0,01290	
Mycetophilidae	0,00585	0,00353	0,00232	

**Apéndice 7. Continuación**

<b>Familia</b>	<b>p (dieta)</b>	<b>q (oferta)</b>	<b>p - q</b>
Nitidulidae	0,00195	0,00000	0,00195
Noctuidae	0,01559	0,27726	0,26167
Oecophoridae	0,00097	0,00000	0,00097
Phengodidae	0,00097	0,00042	0,00056
Phoridae	0,00585	0,00374	-0,00211
Piralidae	0,00097	0,00000	0,00097
Platygastridae	0,00097	0,00000	0,00097
Platygastridae	0,00097	0,00000	0,00097
Platypodidae	0,00390	0,00000	0,00390
Proctotrupoidae	0,00292	0,00000	0,00292
Pselaphidae	0,00195	0,00021	0,00174
Pseudocaecilidae	0,00195	0,00042	0,00153
Psocidae	0,00780	0,00021	0,00759
Psychodidae	0,00292	0,00187	0,00106
Ptilodactylidae	0,04581	0,00291	0,04290
Saturnidae	0,00097	0,00083	0,00014
Scarabaeidae	0,04191	0,00644	0,03547
Sciaridae	0,00682	0,00353	0,00329
Simulidae	0,00585	0,00935	0,00350
Syrphidae	0,00097	0,00000	0,00097
Sphaeroceridae	0,00292	0,23448	0,23155
Sphecidae	0,00097	0,00000	0,00097
Staphilinidae	0,00097	0,00831	0,00733
Stratiomyiidae	0,00097	0,00000	0,00097
Streblidae	0,00097	0,00000	0,00097
Tenebrionidae	0,00195	0,00062	0,00133
Tephritidae	0,01559	0,00291	0,01269
Torymidae	0,00877	0,00000	0,00877
Trombiculidae	0,00390	0,00000	0,00390

**Apéndice 8.** Índice de Ivlev entre la dieta de *M. oxyotus* y la oferta de recursos en La Mucuy. \* Recursos seleccionados positivamente, \*\* los que fueron consumidos al azar y \*\*\* aquellos que fueron evitados.

<b>Familia</b>	<b>r (dieta)</b>	<b>p (oferta)</b>	<b>r - p</b>	<b>r + p</b>	<b>Ei</b>
Agaonidae	0,00097	0,00000	0,00097	0,00097	1,00*
Apionidae	0,00097	0,00000	0,00097	0,00097	1,00*
Araña no tejedora	0,04873	0,00000	0,04873	0,04873	1,00*
Araña tejedora	0,03216	0,00000	0,03216	0,03216	1,00*
Bethylidae	0,00097	0,00000	0,00097	0,00097	1,00*
Blepharodontidae	0,00097	0,00000	0,00097	0,00097	1,00*
Byturidae	0,00487	0,00000	0,00487	0,00487	1,00*
Cantharidae	0,00097	0,00000	0,00097	0,00097	1,00*
Cercopidae	0,00780	0,00000	0,00780	0,00780	1,00*
Chalcididae	0,00097	0,00000	0,00097	0,00097	1,00*
Coccinelidae	0,02047	0,00000	0,02047	0,02047	1,00*
Coreidae	0,00097	0,00000	0,00097	0,00097	1,00*
Cynipidae	0,00292	0,00000	0,00292	0,00292	1,00*
Encyrtidae	0,00195	0,00000	0,00195	0,00195	1,00*
Gelechiidae	0,00097	0,00000	0,00097	0,00097	1,00*
Grillidae	0,00097	0,00000	0,00097	0,00097	1,00*
Histeridae	0,01267	0,00000	0,01267	0,01267	1,00*
Ligaeidae	0,00195	0,00000	0,00195	0,00195	1,00*
Mymaridae	0,00195	0,00000	0,00195	0,00195	1,00*
Nepticulidae	0,00195	0,00000	0,00195	0,00195	1,00*
Nitidulidae	0,00195	0,00000	0,00195	0,00195	1,00*
Oecophoridae	0,00097	0,00000	0,00097	0,00097	1,00*
Piralidae	0,00097	0,00000	0,00097	0,00097	1,00*
Platygastridae	0,00097	0,00000	0,00097	0,00097	1,00*
Platygastridae	0,00097	0,00000	0,00097	0,00097	1,00*
Platypodidae	0,00390	0,00000	0,00390	0,00390	1,00*
Proctotrupoidae	0,00292	0,00000	0,00292	0,00292	1,00*
Syrphidae	0,00097	0,00000	0,00097	0,00097	1,00*
Sphecidae	0,00097	0,00000	0,00097	0,00097	1,00*
Stratiomyiidae	0,00097	0,00000	0,00097	0,00097	1,00*
Streblidae	0,00097	0,00000	0,00097	0,00097	1,00*
Torymidae	0,00877	0,00000	0,00877	0,00877	1,00*
Trombiculidae	0,00390	0,00000	0,00390	0,00390	1,00*
Formicidae	0,13548	0,00125	0,13423	0,13672	0,98*
Psocidae	0,00780	0,00021	0,00759	0,00800	0,95*
Chrysopidae	0,01365	0,00042	0,01323	0,01406	0,94*
Blatellidae	0,00390	0,00021	0,00369	0,00411	0,90*
Miridae	0,03704	0,00228	0,03475	0,03932	0,88*
Ptilodactylidae	0,04581	0,00291	0,04290	0,04872	0,88*

## Apéndice 8. Continuación

Familia	r (dieta)	p (oferta)	r - p	r + p	Ei
Curculionidae	0,00780	0,00062	0,00717	0,00842	0,85*
Pselaphidae	0,00195	0,00021	0,00174	0,00216	0,81*
Chrysomelidae	0,06140	0,00665	0,05476	0,06805	0,80*
Dolychopodidae	0,00487	0,00062	0,00425	0,00550	0,77*
Drosophilidae	0,03606	0,00478	0,03129	0,04084	0,77*
Scarabaeidae	0,04191	0,00644	0,03547	0,04835	0,73*
Elateridae	0,00487	0,00083	0,00404	0,00570	0,71*
Tephritidae	0,01559	0,00291	0,01269	0,01850	0,69*
Carabidae	0,00195	0,00042	0,00153	0,00236	0,65*
Hydroptilidae	0,01365	0,00291	0,01074	0,01655	0,65*
Bibionidae	0,00292	0,00062	0,00230	0,00355	0,65*
Pseudocaecilidae	0,00195	0,00042	0,00153	0,00236	0,65*
Ichneumonidae	0,01462	0,00436	0,01026	0,01898	0,54*
Tenebrionidae	0,00195	0,00062	0,00133	0,00257	0,52*
Delphacidae	0,00195	0,00083	0,00112	0,00278	0,40**
Phengodidae	0,00097	0,00042	0,00056	0,00139	0,40**
Cicadellidae	0,01852	0,00789	0,01063	0,02641	0,40**
Cecidomyiidae	0,01267	0,00623	0,00644	0,01890	0,34**
Sciaridae	0,00682	0,00353	0,00329	0,01035	0,32**
Muscidae	0,02827	0,01537	0,01290	0,04363	0,30**
Mycetophilidae	0,00585	0,00353	0,00232	0,00938	0,25**
Psychodidae	0,00292	0,00187	0,00106	0,00479	0,22**
Phoridae	0,00585	0,00374	0,00211	0,00959	0,22**
Culicidae	0,01267	0,01038	0,00229	0,02305	0,10**
Saturnidae	0,00097	0,00083	0,00014	0,00181	0,08**
Hydropsychidae	0,00390	0,00332	0,00058	0,00722	0,08**
Braconidae	0,00292	0,00291	0,00002	0,00583	0,00**
Simuliidae	0,00585	0,00935	-0,00350	0,01519	-0,23**
Geometridae	0,00195	0,01578	-0,01383	0,01773	-0,78***
Staphilinidae	0,00097	0,00831	-0,00733	0,00928	-0,79***
Noctuidae	0,01559	0,27726	-0,26167	0,29285	-0,89***
Sphaeroceridae	0,00292	0,23448	-0,23155	0,23740	-0,98***
Agromyzidae	0,00000	0,00042	-0,00042	0,00042	-1,00***
Anthomyzidae	0,00000	0,00062	-0,00062	0,00062	-1,00***
Aphidae	0,00000	0,00021	-0,00021	0,00021	-1,00***
Aphididae	0,00000	0,00062	-0,00062	0,00062	-1,00***
Arctiidae	0,00000	0,00042	-0,00042	0,00042	-1,00***
Asteiidae	0,00000	0,00083	-0,00083	0,00083	-1,00***
Baetidae	0,00000	0,00021	-0,00021	0,00021	-1,00***
Blastobasiidae	0,00000	0,00021	-0,00021	0,00021	-1,00***
Blattidae	0,00000	0,00042	-0,00042	0,00042	-1,00***

**Apéndice 8. Continuación**

<b>Familia</b>	<b>r (dieta)</b>	<b>p (oferta)</b>	<b>r - p</b>	<b>r + p</b>	<b>Ei</b>
Carposinidae	0,00000	0,00042	-0,00042	0,00042	-1,00***
Cerambicidae	0,00000	0,00685	-0,00685	0,00685	-1,00***
Ceratopogonidae	0,00000	0,15743	-0,15743	0,15743	-1,00***
Chironomidae	0,00000	0,09014	-0,09014	0,09014	-1,00***
Chloropidae	0,00000	0,00353	-0,00353	0,00353	-1,00***
Cicindelidae	0,00000	0,00042	-0,00042	0,00042	-1,00***
Cixiidae	0,00000	0,00021	-0,00021	0,00021	-1,00***
Coniopterygidae	0,00000	0,00042	-0,00042	0,00042	-1,00***
Ctenuchidae	0,00000	0,00415	-0,00415	0,00415	-1,00***
Cupeidae	0,00000	0,00021	-0,00021	0,00021	-1,00***
Dixidae	0,00000	0,00042	-0,00042	0,00042	-1,00***
Draphydae	0,00000	0,00021	-0,00021	0,00021	-1,00***
Dryomyzidae	0,00000	0,00021	-0,00021	0,00021	-1,00***
Elmidae	0,00000	0,00083	-0,00083	0,00083	-1,00***
Empididae	0,00000	0,00685	-0,00685	0,00685	-1,00***
Ephidridae	0,00000	0,00228	-0,00228	0,00228	-1,00***
Eulophidae	0,00000	0,00021	-0,00021	0,00021	-1,00***
Helodidae	0,00000	0,00062	-0,00062	0,00062	-1,00***
Hepialidae	0,00000	0,00104	-0,00104	0,00104	-1,00***
Hydrobiosidae	0,00000	0,00997	-0,00997	0,00997	-1,00***
Lasiocampidae	0,00000	0,00228	-0,00228	0,00228	-1,00***
Lauxanidae	0,00000	0,01433	-0,01433	0,01433	-1,00***
Leptoceridae	0,00000	0,00021	-0,00021	0,00021	-1,00***
Leptohyphidae	0,00000	0,00042	-0,00042	0,00042	-1,00***
Lonchopteridae	0,00000	0,00042	-0,00042	0,00042	-1,00***
Lygaeidae	0,00000	0,00145	-0,00145	0,00145	-1,00***
Milichidae	0,00000	0,00021	-0,00021	0,00021	-1,00***
Notodontidae	0,00000	0,00062	-0,00062	0,00062	-1,00***
Perlidae	0,00000	0,00021	-0,00021	0,00021	-1,00***
Phaeothripidae	0,00000	0,00042	-0,00042	0,00042	-1,00***
Phalacridae	0,00000	0,00021	-0,00021	0,00021	-1,00***
Polycentropodidae	0,00000	0,00042	-0,00042	0,00042	-1,00***
Psilidae	0,00000	0,00042	-0,00042	0,00042	-1,00***
Ptychopteridae	0,00000	0,01288	-0,01288	0,01288	-1,00***
Pyrilidae	0,00000	0,00145	-0,00145	0,00145	-1,00***
Pyrrhocoridae	0,00000	0,00021	-0,00021	0,00021	-1,00***
Sarcophagidae	0,00000	0,00021	-0,00021	0,00021	-1,00***
Scaphidiidae	0,00000	0,00021	-0,00021	0,00021	-1,00***
Sciomyzidae	0,00000	0,00021	-0,00021	0,00021	-1,00***
Scolytidae	0,00000	0,00062	-0,00062	0,00062	-1,00***
Silphidae	0,00000	0,00042	-0,00042	0,00042	-1,00***

---

**Apéndice 8.** Continuación.

<b>Familia</b>	<b>r (dieta)</b>	<b>p (oferta)</b>	<b>r - p</b>	<b>r + p</b>	<b>Ei</b>
Sphaeridae	0,00000	0,00042	-0,00042	0,00042	-1,00***
Syrphidae	0,00000	0,00021	-0,00021	0,00021	-1,00***
Tachinidae	0,00000	0,00062	-0,00062	0,00062	-1,00***
Tipulidae	0,00000	0,01952	-0,01952	0,01952	-1,00***
Tortricidae	0,00000	0,00125	-0,00125	0,00125	-1,00***
Trichoceridae	0,00000	0,00062	-0,00062	0,00062	-1,00***



**Apéndice 9.** Índice Similitud Proporcional entre la dieta de *M.keaysi* y la oferta de insectos en La Azulita

<b>Familias</b>	<b>p (dieta)</b>	<b>q (oferta)</b>	<b>p - q</b>	
Araña no tejedora	0,02290	0,00000	0,02290	Sum (p-q) = 0,603 SP = 1 - 0,5 (Sum(p-q)) =0,7 70 % de Similitud n = 36
Araña tejedora	0,03053	0,00000	0,03053	
Bibionidae	0,00763	0,00000	0,00763	
Blattellidae	0,00763	0,00077	0,00686	
Cantharidae	0,00763	0,00000	0,00763	
Cecidomyiidae	0,01527	0,00155	0,01372	
Cerambicidae	0,00763	0,00271	0,00492	
Cercopidae	0,00763	0,00542	0,00221	
Chrysomelidae	0,04580	0,00426	0,04154	
Chrysopidae	0,00763	0,00039	0,00725	
Coccinelidae	0,03817	0,00039	0,03778	
Coreidae	0,02290	0,00000	0,02290	
Curculionidae	0,00763	0,00310	0,00454	
Cynipidae	0,00763	0,00000	0,00763	
Delphacidae	0,00763	0,00000	0,00763	
Drosophilidae	0,01527	0,00232	0,01294	
Elateridae	0,03053	0,00155	0,02899	
Formicidae	0,15267	0,13937	0,01330	
Halictidae	0,00763	0,00000	0,00763	
Histeridae	0,00763	0,00077	0,00686	
Hydroptilidae	0,01527	0,02555	0,01029	
Ichneumonidae	0,01527	0,00155	0,01372	
Ixodidae	0,00763	0,00000	0,00763	
Miridae	0,03817	0,00155	0,03662	
Muscidae	0,00763	0,00348	0,00415	
Mycetophilidae	0,00763	0,00155	0,00609	
Noctuidae	0,00763	0,09214	0,08451	
Pselaphidae	0,00763	0,00116	0,00647	
Pseudocaecilidae	0,03053	0,00155	0,02899	
Psyllidae	0,00763	0,00000	0,00763	
Pteromalidae	0,02290	0,00000	0,02290	
Ptilodactylidae	0,03817	0,00348	0,03468	
Scarabaeidae	0,02290	0,00077	0,02213	
Torymidae	0,01526	0,00116	0,0141	
Trombiculidae	0,00763	0,00000	0,00763	

**Apéndice 10.** Índice de Ilev entre la dieta de *M. keaysi* y la oferta de recursos de la Azulita. \* Recursos seleccionados positivamente, \*\* los que fueron consumidos al azar y \*\*\* aquellos que fueron evitados.

Familias	r (dieta)	p (oferta)	r - p	r + p	Ei
Araña no tejedora	0,02290	0,00000	0,02290	0,02290	1,00*
Araña tejedora	0,03053	0,00000	0,03053	0,03053	1,00*
Bibionidae	0,00763	0,00000	0,00763	0,00763	1,00*
Cantharidae	0,00763	0,00000	0,00763	0,00763	1,00*
Coreidae	0,02290	0,00000	0,02290	0,02290	1,00*
Cynipidae	0,00763	0,00000	0,00763	0,00763	1,00*
Delphacidae	0,00763	0,00000	0,00763	0,00763	1,00*
Halictidae	0,00763	0,00000	0,00763	0,00763	1,00*
Ixodidae	0,00763	0,00000	0,00763	0,00763	1,00*
Psyllidae	0,00763	0,00000	0,00763	0,00763	1,00*
Pteromalidae	0,02290	0,00000	0,02290	0,02290	1,00*
Tomyridae	0,00763	0,00000	0,00763	0,00763	1,00*
Trombiculidae	0,00763	0,00000	0,00763	0,00763	1,00*
Coccinelidae	0,03817	0,00039	0,03778	0,03856	0,98*
Scarabaeidae	0,02290	0,00077	0,02213	0,02367	0,93*
Miridae	0,03817	0,00155	0,03662	0,03972	0,92*
Elateridae	0,03053	0,00155	0,02899	0,03208	0,90*
Chrysopidae	0,00763	0,00039	0,00725	0,00802	0,90*
Pseudocaeciliidae	0,03053	0,00155	0,02899	0,03208	0,90*
Ptilodactylidae	0,03817	0,00348	0,03468	0,04165	0,83*
Chrysomelidae	0,04580	0,00426	0,04154	0,05006	0,83*
Blattellidae	0,00763	0,00077	0,00686	0,00841	0,82*
Cecidomyiidae	0,01527	0,00155	0,01372	0,01682	0,82*
Histeridae	0,00763	0,00077	0,00686	0,00841	0,82*
Ichneumonidae	0,01527	0,00155	0,01372	0,01682	0,82*
Drosophilidae	0,01527	0,00232	0,01294	0,01759	0,74*
Pselaphidae	0,00763	0,00116	0,00647	0,00879	0,74*
Torymidae	0,00763	0,00116	0,00647	0,00879	0,74*
Mycetophilidae	0,00763	0,00155	0,00609	0,00918	0,66*
Cerambycidae	0,00763	0,00271	0,00492	0,01034	0,48**
Curculionidae	0,00763	0,00310	0,00454	0,01073	0,42**
Muscidae	0,00763	0,00348	0,00415	0,01112	0,37**
Cercopidae	0,00763	0,00542	0,00221	0,01305	0,17**
Formicidae	0,15267	0,13937	0,01330	0,29205	0,05**
Hydroptilidae	0,01527	0,02555	-0,01029	0,04082	-0,25**
Noctuidae	0,00763	0,09214	-0,08451	0,09977	-0,85***
Acrididae	0,00000	0,00619	-0,00619	0,00619	-1,00***
Anisopodidae	0,00000	0,00077	-0,00077	0,00077	-1,00***
Anthocoridae	0,00000	0,00116	-0,00116	0,00116	-1,00***

**Apéndice 10.** Continuación.

<b>Familias</b>	<b>r (dieta)</b>	<b>p (oferta)</b>	<b>r - p</b>	<b>r + p</b>	<b>Ei</b>
Aphididae	0,00000	0,00077	-0,00077	0,00077	-1,00***
Apidae	0,00000	0,00039	-0,00039	0,00039	-1,00***
Baetidae	0,00000	0,00503	-0,00503	0,00503	-1,00***
Bethylidae	0,00000	0,00077	-0,00077	0,00077	-1,00***
Bibionidae	0,00000	0,00039	-0,00039	0,00039	-1,00***
Birrhidae	0,00000	0,00774	-0,00774	0,00774	-1,00***
Blephariceridae	0,00000	0,00155	-0,00155	0,00155	-1,00***
Braconidae	0,00000	0,00232	-0,00232	0,00232	-1,00***
Carabidae	0,00000	0,00426	-0,00426	0,00426	-1,00***
Ceratopogonidae	0,00000	0,07937	-0,07937	0,07937	-1,00***
Chelonariidae	0,00000	0,00039	-0,00039	0,00039	-1,00***
Chironomidae	0,00000	0,20713	-0,20713	0,20713	-1,00***
Cicadellidae	0,00000	0,00581	-0,00581	0,00581	-1,00***
Colydiidae	0,00000	0,00116	-0,00116	0,00116	-1,00***
Cucujidae	0,00000	0,00387	-0,00387	0,00387	-1,00***
Culicidae	0,00000	0,00271	-0,00271	0,00271	-1,00***
Cydniidae	0,00000	0,00116	-0,00116	0,00116	-1,00***
Delphacidae	0,00000	0,00039	-0,00039	0,00039	-1,00***
Dolychopodidae	0,00000	0,00077	-0,00077	0,00077	-1,00***
Elmidae	0,00000	0,00348	-0,00348	0,00348	-1,00***
Empididae	0,00000	0,00077	-0,00077	0,00077	-1,00***
Ephidridae	0,00000	0,00736	-0,00736	0,00736	-1,00***
Forficulidae	0,00000	0,00039	-0,00039	0,00039	-1,00***
Geometridae	0,00000	0,01045	-0,01045	0,01045	-1,00***
Helicopsychidae	0,00000	0,00039	-0,00039	0,00039	-1,00***
Hydrobiosidae	0,00000	0,00348	-0,00348	0,00348	-1,00***
Hydropsychidae	0,00000	0,16802	-0,16802	0,16802	-1,00***
Lauxanidae	0,00000	0,00116	-0,00116	0,00116	-1,00***
Leptoceridae	0,00000	0,00426	-0,00426	0,00426	-1,00***
Leptohyphidae	0,00000	0,02904	-0,02904	0,02904	-1,00***
Leptophlebiidae	0,00000	0,00077	-0,00077	0,00077	-1,00***
Lygaeidae	0,00000	0,00116	-0,00116	0,00116	-1,00***
Lymexilidae	0,00000	0,00039	-0,00039	0,00039	-1,00***
Mymaridae	0,00000	0,00039	-0,00039	0,00039	-1,00***
Notodontidae	0,00000	0,00039	-0,00039	0,00039	-1,00***
Oecophoridae	0,00000	0,00039	-0,00039	0,00039	-1,00***
Perilampidae	0,00000	0,00077	-0,00077	0,00077	-1,00***
Philopotamidae	0,00000	0,00039	-0,00039	0,00039	-1,00***
Phoridae	0,00000	0,01045	-0,01045	0,01045	-1,00***
Plasmatidae	0,00000	0,00039	-0,00039	0,00039	-1,00***
Pleidae	0,00000	0,00039	-0,00039	0,00039	-1,00***

**Apéndice 10.** Continuación

<b>Familias</b>	<b>r (dieta)</b>	<b>p (oferta)</b>	<b>r - p</b>	<b>r + p</b>	<b>Ei</b>
Polycentropodidae	0,00000	0,00039	-0,00039	0,00039	-1,00***
Psocidae	0,00000	0,00077	-0,00077	0,00077	-1,00***
Psychodidae	0,00000	0,00077	-0,00077	0,00077	-1,00***
Pyrrhocoridae	0,00000	0,00077	-0,00077	0,00077	-1,00***
Salpingidae	0,00000	0,00039	-0,00039	0,00039	-1,00***
Saturnidae	0,00000	0,00116	-0,00116	0,00116	-1,00***
Sciaridae	0,00000	0,06504	-0,06504	0,06504	-1,00***
Scolytidae	0,00000	0,00426	-0,00426	0,00426	-1,00***
Silphidae	0,00000	0,00039	-0,00039	0,00039	-1,00***
Simulidae	0,00000	0,00271	-0,00271	0,00271	-1,00***
Sphaeroceridae	0,00000	0,00232	-0,00232	0,00232	-1,00***
Staphilinidae	0,00000	0,03639	-0,03639	0,03639	-1,00***
Stratiomyiidae	0,00000	0,00039	-0,00039	0,00039	-1,00***
Syrphidae	0,00000	0,00039	-0,00039	0,00039	-1,00***
Tenebrionidae	0,00000	0,00194	-0,00194	0,00194	-1,00***
Tephritidae	0,00000	0,00039	-0,00039	0,00039	-1,00***
Tipulidae	0,00000	0,00426	-0,00426	0,00426	-1,00***
Trichoceridae	0,00000	0,00116	-0,00116	0,00116	-1,00***
Vespidae	0,00000	0,00077	-0,00077	0,00077	-1,00***

**Apéndice 11.** Índice de Similitud Proporcional entre las dietas de *M.keaysi* y *M. oxyotus*.

<b>Familia</b>	<b>p Keaysi</b>	<b>p oxyotus</b>	<b>pk - po</b>	
Agaonidae	0,00000	0,00097	0,00097	Sum (pk-po) = 0,48 SP=1- 0,5 (Sum(pk-po))= 0,76 76 % de similitud n = 77
Apionidae	0,00000	0,00097	0,00097	
Araña no tejedora	0,02290	0,04873	0,02583	
Araña tejedora	0,03053	0,03216	0,00163	
Bethylidae	0,00000	0,00097	0,00097	
Bibionidae	0,00763	0,00292	0,00471	
Blatellidae	0,00763	0,00390	0,00373	
Blepharodontidae	0,00000	0,00097	0,00097	
Braconidae	0,00000	0,00292	0,00292	
Byturidae	0,00000	0,00487	0,00487	
Cantharidae	0,00763	0,00097	0,00666	
Carabidae	0,00000	0,00195	0,00195	
Cecidomyiidae	0,01527	0,01267	0,00260	
Cerambicidae	0,00763	0,00000	0,00763	
Cercopidae	0,00763	0,00780	0,00016	
Chalcididae	0,00000	0,00097	0,00097	
Chrysomelidae	0,04580	0,06140	0,01560	
Chrysopidae	0,00763	0,01365	0,00601	
Cicadellidae	0,00000	0,01852	0,01852	
Coccinelidae	0,03817	0,02047	0,01770	
Coreidae	0,02290	0,00097	0,02193	
Culicidae	0,00000	0,01267	0,01267	
Curculionidae	0,00763	0,00780	0,00016	
Cynipidae	0,00763	0,00292	0,00471	
Delphacidae	0,00763	0,00195	0,00568	
Dolychopodidae	0,00000	0,00487	0,00487	
Drosophilidae	0,01527	0,03606	0,02080	
Elateridae	0,03053	0,00487	0,02566	
Encyrtidae	0,00000	0,00195	0,00195	
Formicidae	0,15267	0,13548	0,01719	
Gelechiidae	0,00000	0,00097	0,00097	
Geometridae	0,00000	0,00195	0,00195	
Grillidae	0,00000	0,00097	0,00097	
Halictidae	0,00763	0,00000	0,00763	
Histeridae	0,00763	0,01267	0,00504	
Hydropsychidae	0,00000	0,00390	0,00390	
Hydroptilidae	0,01527	0,01365	0,00162	
Ichneumonidae	0,01527	0,01462	0,00065	
Ixodidae	0,00763	0,00000	0,00763	
Ligaeidae	0,00000	0,00195	0,00195	

**Apéndice 11.** Continuación.

<b>Familia</b>	<b>p Keaysi</b>	<b>p oxyotus</b>	<b>pk - po</b>
Miridae	0,03817	0,03704	0,00113
Muscidae	0,00763	0,02827	0,02063
Mycetophilidae	0,00763	0,00585	0,00179
Mymaridae	0,00000	0,00195	0,00195
Nepticulidae	0,00000	0,00195	0,00195
Nitidulidae	0,00000	0,00195	0,00195
Noctuidae	0,00763	0,01559	0,00796
Oecophoridae	0,00000	0,00097	0,00097
Phengodidae	0,00000	0,00097	0,00097
Phoridae	0,00000	0,00585	0,00585
Piralidae	0,00000	0,00097	0,00097
Platygastridae	0,00000	0,00097	0,00097
Platypodidae	0,00000	0,00390	0,00390
Proctotrupoidae	0,00000	0,00292	0,00292
Pselaphidae	0,00763	0,00195	0,00568
Pseudocaecilidae	0,03053	0,00195	0,02859
Psocidae	0,00000	0,00780	0,00780
Psychodidae	0,00000	0,00292	0,00292
Psyllidae	0,00763	0,00000	0,00763
Pteromalidae	0,02290	0,00000	0,02290
Ptilodactylidae	0,03817	0,04581	0,00764
Saturnidae	0,00000	0,00097	0,00097
Scarabaeidae	0,02290	0,04191	0,01901
Sciaridae	0,00000	0,00682	0,00682
Simuliidae	0,00000	0,00585	0,00585
Sirphidae	0,00000	0,00097	0,00097
Sphaeroceridae	0,00000	0,00292	0,00292
Sphecidae	0,00000	0,00097	0,00097
Staphilinidae	0,00000	0,00097	0,00097
Stratiomyiidae	0,00000	0,00097	0,00097
Streblidae	0,00000	0,00097	0,00097
Tenebrionidae	0,00000	0,00195	0,00195
Tephritidae	0,00000	0,01559	0,01559
Tomyridae	0,00763	0,00585	0,00179
Torymidae	0,00763	0,00292	0,00471
Trombiculidae	0,00763	0,00390	0,00373

**Apéndice 12.** Índice de Similitud en la oferta de insectos entre La Azulita y La Mucuy

<b>Familias</b>	<b>q AZU</b>	<b>q MUC</b>	<b>qA - qM</b>	
Bibionidae	0,00000	0,00062	0,00062	Sum (qA-qM) = 0,704 SP=1- 0,5 (Sum(qA-qM)) = 0,65 65 % de Similitud n = 43
Blatellidae	0,00077	0,00021	0,00057	
Braconidae	0,00000	0,00291	0,00291	
Carabidae	0,00000	0,00042	0,00042	
Cecidomyiidae	0,00155	0,00623	0,00468	
Cerambicidae	0,00271	0,00000	0,00271	
Cercopidae	0,00542	0,00000	0,00542	
Chrysomelidae	0,00426	0,00665	0,00239	
Chrysopidae	0,00039	0,00042	0,00003	
Cicadellidae	0,00000	0,00789	0,00789	
Coccinelidae	0,00039	0,00000	0,00039	
Culicidae	0,00000	0,01038	0,01038	
Curculionidae	0,00310	0,00062	0,00247	
Delphacidae	0,00000	0,00083	0,00083	
Dolychopodidae	0,00000	0,00062	0,00062	
Drosophilidae	0,00232	0,00478	0,00245	
Elateridae	0,00155	0,00083	0,00072	
Formicidae	0,13937	0,00125	0,13813	
Geometridae	0,00000	0,01578	0,01578	
Histeridae	0,00077	0,00000	0,00077	
Hydropsychidae	0,00000	0,00332	0,00332	
Hydroptilidae	0,02555	0,00291	0,02265	
Ichneumonidae	0,00155	0,00436	0,00281	
Miridae	0,00155	0,00228	0,00074	
Muscidae	0,00348	0,01537	0,01188	
Mycetophilidae	0,00155	0,00353	0,00198	
Noctuidae	0,09214	0,27726	0,18512	
Phengodidae	0,00000	0,00042	0,00042	
Phoridae	0,00000	0,00374	0,00374	
Pselaphidae	0,00116	0,00021	0,00095	
Pseudocaecilidae	0,00155	0,00042	0,00113	
Psocidae	0,00000	0,00021	0,00021	
Psychodidae	0,00000	0,00187	0,00187	
Ptilodactylidae	0,00348	0,00291	0,00058	
Saturnidae	0,00000	0,00083	0,00083	
Scarabaeidae	0,00077	0,00644	0,00566	
Sciaridae	0,00000	0,00353	0,00353	
Simulidae	0,00000	0,00935	0,00935	
Sphaeroceridae	0,00000	0,23448	0,23448	
Staphilinidae	0,00000	0,00831	0,00831	

---

**Apéndice 12.** Continuación.

<b>Familias</b>	<b>q AZU</b>	<b>q MUC</b>	<b>qA - qM</b>
Tenebrionidae	0,00000	0,00062	0,00062
Tephritidae	0,00000	0,00291	0,00291
Torymidae	0,00116	0,00000	0,00116



**Apéndice 13.** Índice de Similitud Proporcional entre los períodos del año con y sin *M. keaysi* en la Cueva del Pirata (la Azulita).

Familias	p (E-D)	p (A-S)	p(E-D)-p(A-S)
Bethylidae	0,0024	0,0018	0,0006
Bibionidae	0,0000	0,0009	0,0009
Blattelidae	0,0032	0,0009	0,0023
Braconidae	0,0041	0,0018	0,0022
Carabidae	0,0065	0,0028	0,0037
Cecidomyiidae	0,0154	0,0028	0,0126
Cerambycidae	0,0008	0,0064	0,0056
Cercopidae	0,0057	0,0092	0,0035
Chrysomelidae	0,0073	0,0092	0,0019
Chrysopidae	0,0000	0,0009	0,0009
Cicadellidae	0,0097	0,0120	0,0022
Coccinelidae	0,0008	0,0009	0,0001
Culicidae	0,0016	0,0064	0,0048
Curculionidae	0,0000	0,0074	0,0074
Delphacidae	0,0146	0,0009	0,0137
Dolychopodidae	0,0049	0,0009	0,0039
Drosophilidae	0,0041	0,0037	0,0004
Elateridae	0,0000	0,0037	0,0037
Formicidae	0,0770	0,2631	0,1861
Geometridae	0,0324	0,0212	0,0113
Histeridae	0,0024	0,0018	0,0006
Hydropsychidae	0,2174	0,2153	0,0021
Hydroptilidae	0,0941	0,0570	0,0370
Ichneumonidae	0,0000	0,0037	0,0037
Lygaeidae	0,0000	0,0028	0,0028
Miridae	0,0024	0,0037	0,0012
Muscidae	0,0114	0,0009	0,0104
Mycetophilidae	0,0041	0,0037	0,0004
Mymaridae	0,0000	0,0009	0,0009
Noctuidae	0,2555	0,1619	0,0936
Oecophoridae	0,0000	0,0009	0,0009
Phoridae	0,0170	0,0166	0,0005
Platypodidae	0,0008	0,0000	0,0008
Pselaphidae	0,0008	0,0018	0,0010
Pseudocaecillidae	0,0130	0,0037	0,0093
Psocidae	0,0000	0,0018	0,0018
Psychodidae	0,0024	0,0018	0,0006
Pteromalidae	0,0008	0,0000	0,0008
Ptilodactylidae	0,0057	0,0046	0,0011
Saturnidae	0,0016	0,0028	0,0011

Sum p(E-D)-p(A-S) = 0,49  
 SP = 0,76  
 76 % de Similaridad  
 n = 50

**Apéndice 13.** Continuación.

<b>Familias</b>	<b>p (E-D)</b>	<b>p (A-S)</b>	<b>p (E-D) -p (A-S)</b>
Scarabaeidae	0,0049	0,0018	0,0030
Sciaridae	0,0933	0,0635	0,0298
Sciaridae	0,0933	0,0635	0,0298
Simulidae	0,0032	0,0046	0,0014
Sphaeroceridae	0,0000	0,0055	0,0055
Staphilinidae	0,0681	0,0754	0,0073
Stratiomyidae	0,0032	0,0000	0,0032
Syrphidae	0,0000	0,0009	0,0009
Tenebrionidae	0,0024	0,0018	0,0006
Tephritidae	0,0000	0,0009	0,0009
Torymidae	0,0049	0,0028	0,0021