



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

DIETA Y GREMIOS TRÓFICOS DE LOS
MURCIÉLAGOS DEPREDADORES DE ARTRÓPODOS
DE NORTE Y CENTRO AMÉRICA

TESIS

Que para obtener el grado de

Maestro en Ciencias

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales
(Orientación Ecología de Zonas Áridas)

Presenta

CINTYA ARACELI SEGURA TRUJILLO

La Paz, Baja California Sur, Noviembre de 2014

ACTA DE LIBERACION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 15:00 horas del día 10 del Mes de Octubre del 2014, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

"Dieta y Gremios Tróficos de los Murciélagos Depredadores de Artrópodos de Norte y Centro América"

Presentada por el alumno:

Cintya Araceli Segura Trujillo

Aspirante al Grado de MAESTRO EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACION DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACION EN **Ecología de Zonas Áridas**

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

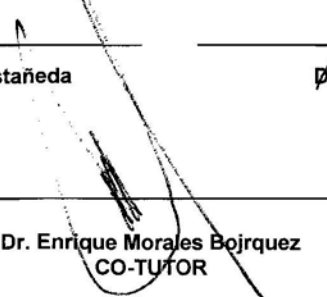
LA COMISION REVISORA



Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda
DIRECTOR



Dra. Ma. Luisa Jiménez Jiménez
CO-TUTOR



Dr. Enrique Morales Bojrquez
CO-TUTOR



DRA. ELISA SERVIERE ZARAGOZA,
DIRECTORA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

COMITÉ TUTORIAL

Director de Tesis

Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C.

Co-tutor

Dra. Enrique Morales Bojórquez

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C.

Co-tutor

Dra. María Luisa Jiménez Jiménez

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C.

COMITÉ REVISOR DE TESIS

Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda

Dr. Enrique Morales Bojórquez

Dra. María Luisa Jiménez Jiménez

JURADO DE EXAMEN DE GRADO

Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C.

Dra. María Luisa Jiménez Jiménez

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C.

Dr. Enrique Morales Bojórquez

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C.

Suplente

Dr. Pedro Peña Garcillán

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C.

RESUMEN

El concepto de gremio trófico es útil para el avance en el conocimiento de la estructura trófica de las comunidades, las interacciones entre especies, el reconocimiento de los servicios ecosistémicos que proveen, la respuesta al cambio climático, las estrategias de conservación, etc. Para los murciélagos depredadores de artrópodos la literatura actual sugiere ocho gremios tróficos. Estos incluyen tres categorías basadas en la complejidad del área de alimentación (espacio muy saturado, saturado y no saturado) y tres con base en el estrato de alimentación (aérea, de arrastre o de recolección). Ninguno de estos gremios se fundamenta en la composición de la dieta. El objetivo de este estudio consistió en determinar, con base a estudios de composición de dieta en excretas y contenido estomacal, si la clasificación de gremios clásicos era concordante con las dietas de los murciélagos, y comparar su composición trófica entre las dos regiones. Se analizaron datos de 33 artículos sobre dieta que reportan a 51 especies de murciélagos depredadores de artrópodos de Norte y Centro América. Se realizaron estadísticas descriptivas y análisis multivariados con base en variables taxonómicas, características de desplazamiento y dureza de las presas. Se encontraron diferencias estadísticamente significativas principalmente en la proporción de consumo entre los murciélagos de las dos regiones. Los murciélagos de Norte América presentaron un mayor consumo de Lepidóptera y de artrópodos de vuelo lento, en cambio los de Centro América su mayor consumo fue de Coleóptera y artrópodos de vuelo rápido. Los análisis de componentes principales generaron 5 grupos de géneros de murciélagos, con base en la proporción de los diferentes taxones de artrópodos en sus dietas. Estos grupos fueron muy diferentes a los gremios clásicos mostrando muy bajo solapamiento entre los géneros de murciélago de las dos regiones continentales. Un análisis similar, basado en la capacidad de vuelo y la dureza de las presas, sugiere una nueva disposición de cuatro gremios para murciélagos en Norte y Centro América, que se basa principalmente en el porcentaje de consumo de presas de vuelo lento y de cuerpo esclerotizado. En este trabajo no se advierte una clara correspondencia de la composición de la dieta con las clasificaciones de gremio de acuerdo con las categorías de Schnitzler y Kalko (2001). Las nuevas técnicas moleculares podrán permitirnos construir estos gremios, mejorando significativamente el nivel taxonómico de identificación de las presas.

Palabras clave: Gremios, microquiropteros, repartición del recurso trófico, América.

ABSTRACT

Trophic guilds are useful concepts in advancing our knowledge of the trophic structure of communities, the dynamics of species interactions, redundancy in ecosystem services, resilience to disturbances, response to climate change, conservation strategies, etc. For insectivorous bats, current literature suggests eight trophic-related guilds. These include three guilds based on the openness of foraging areas (uncluttered, background-cluttered, and highly cluttered space), three based on the style of feeding, namely, aerial searching, trawling, and gleaning. None of these guilds is based on the actual diets of bats. The aim of this study was to determine, based on studies of diet composition in feces and stomach contents, if the classification of classical guild structure was concordant with the actual diets of bats, and to compare guild structure in North and Central America. I analyzed 33 reports of diet composition representing 51 species of arthropod-feeding bats inhabiting North and Central America. I did performed descriptive statistics and multivariate analysis based on variables about taxonomic, vagility characteristics and hardness of the prey. Statistically significant mainly the ratio of consumption between the two regions bats differences. Bats of America reported higher consumption of Lepidoptera and weak flying arthropods, however the Central American consumption was mostly Coleoptera and strong flying arthropods. Principle component analyses generated 5 groups of genera based on the proportion of various arthropod taxa (mainly Orders) in their diets. These groups were very different from classical guilds and showed almost no overlap among bat genera between the two continental regions. A similar analysis based on prey flying ability and hardness of their exoskeletons suggested four guilds that were more consistent with classical guild concepts, had higher rates of unambiguous guild assignment, and also showed major continental differences. This results suggest a new arrangement of four guilds for arthropod feeding bats in North and Central America that are based primarily on two features of their prey, because a clear correspondence of the composition of the diet guild rankings according to categories and Kalko Schnitzler (2001) are not warned. New molecular techniques should allow us to build on this arrangement by significantly improving the taxonomic level of prey identification.

Key words: Guilds, microquiróptera, trophic, resource partition, America.

DEDICATORIA

A mis seres queridos.

AGRADECIMIENTOS

Al Centro de Investigaciones Bilógicas del Noroeste S.C como institución receptora de los estudios de posgrado.

A mi director de tesis el Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda por su invaluable apoyo y guía a lo largo de los estudios de maestría, por impulsarme a desarrollar la presente tesis y por darme la oportunidad de conocer a la mastozoología desde una perspectiva académica y competitiva, así como a mis co-tutores la Dra. María Luisa Jiménez Jiménez y el Dr. Enrique Morales Bojórquez por el asesoramiento y recomendaciones para el desarrollo de la presente tesis.

Al CONACyT por brindar la beca de estudios de posgrado con número 488818/278410.

Al siguiente personal de Centro de Investigaciones Bilógicas del Noroeste S.C: principalmente a la técnico responsable del laboratorio de Mastozoología Mayra de la Paz Cuevas por el acceso y asesoramiento y a la técnico Carmen Izmene Gutiérrez Rojas por las facilidades prestadas. Al técnico Griselda Francisca Gallegos Simental por el entrenamiento y apoyo en el laboratorio de Biología Molecular a lo largo de los estudios de maestría. Así mismo al personal del área de Maquinados: Guillermo García Cortes, Jorge Cobos Anaya, Alfonso Álvarez Casillas y Carlos Soto Carrasco por la elaboración de redes para murciélagos. Finalmente a la M. en C Diana Leticia Dorantes Salas, por el apoyo en la adquisición de habilidades en el idioma inglés.

CONTENIDO

RESUMEN	i
ABSTRACT	ii
DEDICATORIA.....	iii
AGRADECIMIENTOS	iv
CONTENIDO	v
LISTA DE FIGURAS	vi
LISTA DE TABLAS	vii
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	7
3. JUSTIFICACIÓN	9
4. OBJETIVOS.....	11
5. HIPÓTESIS	12
6. MATERIAL Y MÉTODOS.....	13
7. RESULTADOS	20
8. DISCUSIÓN	38
9. CONCLUSION.....	45
10. RECOMENDACIONES	47
11. LITERATURA CITADA.....	48
12. ANEXO I.....	59
13. ANEXO II.....	60

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Media y error estándar del porcentaje del volumen de órdenes y clases de artrópodos consumidos por los murciélagos de: a) de Norte América y b) Centro América.	23
Figura 2. Media y error estándar del porcentaje del volumen de las características de artrópodos consumidos por los murciélagos: a) de Norte América y b) Centro América.	24
Figura 3. Análisis de componentes principales de la composición de la dieta de los géneros de murciélagos insectívoros. a) Análisis con base en los taxa de artrópodos depredados. El nombre de los géneros se encuentran abreviados; C indica que tienen distribución en Centro América y N en Norte América. R (ms) = recolector en espacio muy saturado, A(s) = Aéreo en espacio saturado, A (ns) = Aéreo en espacio no saturado, A (ms) = Aéreo en espacio muy saturado y Ar (s) = Arrastre en espacio saturado.	29
Figura 4. Análisis de componentes principales de la composición de la dieta de los géneros de murciélagos insectívoros. b) Análisis en base las características de los artrópodos depredados. El nombre de los géneros se encuentran abreviados; C indica que tienen distribución en Centro América y N en Norte América. R (ms)= recolector en espacio muy saturado, A(s)= Aéreo en espacio saturado, A (ns)= Aéreo en espacio no saturado, A (ms)= Aéreo en espacio muy saturado y Ar (s)= Arrastre en espacio saturado.	32
Figura 5. Análisis de componentes principales de las especies del género Myotis. a) Órdenes de artrópodos depredados, b) Tipo de presas consumidas.	37

LISTA DE TABLAS

Tabla I Componentes que definen los gremios tróficos de los murciélagos insectívoros, tomado de Schnitzler y Kalko (2001). * Hace referencia a “trawling” caza de presas sobre cuerpos de agua	4
Tabla II. Estudios realizados sobre la dieta de especies de murciélagos considerados para el análisis del presente trabajo.	14
Tabla III. Porcentaje de órdenes de artrópodos en contenidos estomacales de especies de cada familia de murciélagos.....	21
Tabla IV. Porcentaje de artrópodos registrados en el análisis de contenido estomacal para cada familia de murciélagos de acuerdo a la dureza corporal y tipo de vuelo.....	22
Tabla V. Pruebas de t de Welch con un nivel de significancia de $\alpha= 0.05$ entre los murciélagos de Norte América y Centro América.	25
Tabla VI. Análisis de componentes principales, valores propios, porcentaje de la varianza, valores propios y su porcentaje acumulado. CPa = valores del análisis con las variables de porcentaje de cada orden consumido.....	27
Tabla VII. Análisis de componentes principales de la composición de la dieta de los géneros de murciélagos de Norte América. CPa = factor de carga del análisis con las variables del taxon de artrópodos consumido. En negritas se muestran los valores de las variables explicativas para cada componente principal.	27
Tabla VIII. Análisis de componentes principales, valores propios, porcentaje de la varianza, valores propios y su porcentaje acumulado. CPb = valores del análisis con las variables de ordenes consumidos y tipo de presas consumidas.	31

Tabla IX. Análisis de componentes principales de la composición de la dieta de los géneros de murciélagos de Norte América. CPb = factor de carga del análisis con las variables de orden y tipo de presas. En negritas se muestran los valores de las variables explicativas para cada componente principal.....	31
Tabla X. Análisis de componentes principales, valores propios de las especies del género Myotis; porcentaje de la varianza, valores propios y su porcentaje acumulado. CPa = valores del análisis con las variables de porcentaje de cada orden consumido.....	34
Tabla XI. Análisis de componentes principales de las especies del género Myotis. CPa = factor de carga del análisis con las variables de orden de las presas. CPb = factor de carga del análisis con las variables de orden y tipo de presas. En negritas se muestran los valores de las variables explicativas para cada componente principal.	34
Tabla XII. Análisis de componentes principales, valores propios de las especies del género Myotis; porcentaje de la varianza, valores propios y su porcentaje acumulado, CP b = valores del análisis con las variables de órdenes consumidos y tipo de presas consumidas.....	35
Tabla XIII. Análisis de componentes principales de las especies del genero Myotis. CPb = factor de carga del análisis con las variables de orden y tipo de presas. En rojo se muestran los valores máximos y en negritas otros valores significativos.....	36

1. INTRODUCCIÓN

El orden Chiroptera (murciélagos) después de Rodentia es el taxa de mamíferos más diverso, con más de 1,200 especies descritas a nivel mundial (Schipper *et al.*, 2008). Constituye uno de los pocos grupos de fauna que se especializan en el consumo de artrópodos nocturnos (Arita y Fenton, 1997). Este tipo de dieta en términos prácticos es denominado ampliamente como “insectivoría”, aunque este implique el consumo de diversos tipos de artrópodos distintos al de la clase Insecta, tales como Arachnida, Chilopoda y Diplopoda.

La insectivoría se considera que es el hábito alimenticio ancestral de los murciélagos (Freeman, 2000). Es la forma de alimentación más recurrente en las especies del orden, se encuentra presente en todas las familias de murciélagos, donde aproximadamente el 75% las especies y el 50% de los géneros de murciélagos basan su dieta exclusivamente en artrópodos o los consumen de forma complementaria (Wilson, 1973; Hutson *et al.*, 2001). Los murciélagos insectívoros son de importancia ecológica y antrópica, debido a que son considerados eficientes biocontroladores (Cleveland *et al.*, 2006; Boyles *et al.*, 2011; Kunz *et al.*, 2011). Aproximadamente el 99% de las posibles plagas de cultivos son controlados de manera natural por murciélagos (Kunz *et al.*, 2011), control por el cual éstos realizan un gran aporte, debido a que depredan una gran proporción de insectos. Se estima que una colonia de un millón de murciélagos puede consumir 8.4 toneladas métricas de artrópodos en una sola noche (Kunz *et al.*, 1995). Los artrópodos son el componente de la fauna terrestre más diversa y abundante (Hammond y Groombridge, 1992; Stork, 1993; Hamilton *et al.*, 2010), que ocupa una amplia gama de ecosistemas terrestres, variedad de hábitats y de nichos funcionales (Kremen *et al.*, 1993; Poff *et al.*, 2006).

Los principales ejes del nicho ecológico de las especies son la dieta y el hábitat (Schöner, 1970). Por lo que los estudios en ecología se enfocan en tipificar el hábitat de alimentación y la composición de la dieta de las especies, para describir cómo es que éstas hacen uso del recurso trófico. Teóricamente la coexistencia de

las especies solamente es posible cuando sus integrantes hacen uso diferencial del recurso (Hutchinson, 1957; Schöner, 1983; Arlettaz *et al.*, 1997). Esto es debido a que los recursos son limitados y a que existe competencia entre los individuos de la misma especie (Arlettaz *et al.*, 1997), por lo que la competencia entre especies, debe de ser menor que la competencia intraespecífica, por lo tanto el uso de recurso entre las especies debe de ser disímil en la medida posible (Arlettaz *et al.*, 1997).

Conceptualmente el gremio consiste en un sistema de categorización de las especies de acuerdo a las similitudes en su estrategia, función ecológica o como hacen uso de algún tipo de recurso *e. g.* sitio de alimentación o método de forrajeo (Root, 1967; Simberloff y Dayan, 1991; Blaum *et al.*, 2011). El concepto de gremio trófico se plantea para explicar cómo es la competencia y la repartición del recurso alimenticio entre las especies (Landres y MacMahon, 1980; MacNally, 1983; Simberloff y Dayan, 1991). Así mismo, este concepto de partición de recurso se emplea para explicar la presencia de especies que explotan un mismo recurso en un determinado hábitat (Schöner 1974; 1986a).

En los murciélagos insectívoros, la repartición del recurso trófico se ha descrito principalmente conforme al estrato en el que forrajean, agrupamiento similar de los gremios utilizado en las aves (Root, 1967; Willig y Moulton, 1989). Se reconocen dos tipos de forrajeo: el primero es el de los insectívoros aéreos, que son aquellas especies que capturan sus presas durante el vuelo en estratos superiores; el segundo es el de insectívoros recolectores, los que capturan a sus presas a nivel del follaje o del suelo (Barclay y Brigham, 1991; Bonaccorso, 1979; McNab, 1971; Wilson, 1973). También se han clasificado de acuerdo a la complejidad del hábitat en donde forrajean: en espacios cerrados, abiertos y al borde de la vegetación (Fenton, 1989; Schnitzler y Kalko, 2001; Denzinger y Schnitzler, 2013).

Tradicionalmente, los murciélagos han sido agrupados en gremios en donde se clasifica a las especies con base en los siguientes criterios de composición de la dieta, complejidad del hábitat de alimentación y estrato de forrajeo (Bonaccorso, 1979; Fenton, 1982; Kalko y Schnitzler, 1998). La morfología alar y la forma de

ecolocación son los principales factores intrínsecos que determinan la forma de alimentación en murciélagos insectívoros (Aldridge y Rautenbach, 1987; Fenton, 1989). Los murciélagos de alas largas y angostas realizan vuelos más rápidos, por lo que se piensa que están facultados para volar en espacios abiertos (Norberg y Rayner, 1987; Freeman, 2000). Ejemplo contrario es el de los murciélagos de alas cortas y anchas, que realizan vuelos más lentos, por lo que se considera que están facultados para forrajear en espacios cerrados, porque un vuelo lento les permite esquivar la vegetación (Fenton, 1974; 1989; Norberg y Rayner, 1987). Respecto a la ecolocación, las diferencias más notables son que los murciélagos recolectores presentan llamados de baja intensidad, de banda ancha y de poca duración (Schmidt, 1988; Kalko y Schnitzler, 1998), debido a que cazan próximos a una superficie donde el sonido de ecolocación se refleja, considerando su llamado como pasivo (Holderied *et al.*, 2011; Razak *et al.*, 2006). En cambio los murciélagos aéreos emiten llamados de mayor duración y de intervalos largos entre cada llamado, características que les permiten encontrar insectos a larga distancia y buscar alimento en áreas con pocos elementos que reflejen el sonido (Neuweiler, 1989; Waters y Jones, 1995; Schnitzler y Kalko, 2001).

En la actualidad la teoría más ampliamente aceptada, propone una conformación de gremios para murciélagos que recopila las variables de estrato, hábitat y forma de forrajeo (Kalko *et al.*, 1996; Kalko y Schnitzler, 1998; Schnitzler y Kalko, 2001). Se considera que los gremios tróficos para murciélagos deben englobar tres componentes: tipo de hábitat en la que realizan la búsqueda del alimento, modo de alimentación (estrato de caza) y composición de la dieta (Kalko y Schnitzler, 1998; Schnitzler y Kalko, 2001; Giannini y Kalko, 2004; Tabla 1). Con base en la combinación de estos elementos actualmente se reconocen seis gremios para los murciélagos insectívoros, con base en tres en tipos de hábitat de forrajeo (espacios abiertos, espacios saturados y espacios altamente saturados), dos formas de captura de presas (aérea, de arrastre y recolectora en sustrato) y la alimentación (que se describe de manera general como insectívora; Tabla 1).

A falta de estudios y de datos reales de campo, la asignación del gremio se ha venido realizando de acuerdo a la afinidad filogenética o taxonómica de las especies de murciélagos. Ello sustentándose primordialmente en patrones morfológicos y de ecolocación para predecir su forma de alimentación y como es que aprovechan el recurso (Bonaccorso, 1979; Fenton, 1982; 1989; Norberg y Rayner, 1987; Kalko y Schnitzler, 1998). Este sistema de agrupamiento considera el criterio de que las características morfológicas y de ecolocación de los murciélagos determinan los hábitos de alimentación (Fenton, 1974; Freeman, 1981; Findley y Wilson 1982; Norberg y Rayner, 1987; Willig y Moulton, 1989).

Tabla I Componentes que definen los gremios tróficos de los murciélagos insectívoros, tomado de Schnitzler y Kalko (2001). * Hace referencia a “trawling” caza de presas sobre cuerpos de agua.

Tipo de hábitat de forrajeo	Estrato de caza	Alimentación
Espacio no saturado	Aéreo	Insectívora
	Arrastre *	
Espacio saturado	Aéreo	
	Recolector	
Espacio muy saturado	Aéreo	
	Recolector	

Las características del llamado de ecolocación se han relacionado con el tipo de presa que los murciélagos pueden cazar. Tradicionalmente el alto consumo de mariposas está asociado a los murciélagos que cazan de forma aérea (Fenton, 1990; Fenton *et al.*, 1999), debido a que los intervalos de sus frecuencias de ecolocación se encuentran fuera de la capacidad auditiva de las mariposas (Fenton

y Fullard, 1981; Rydell, 1995; Fenton *et al.*, 1999; Surlykke and Kalko, 2008). Así mismo el consumo de artrópodos ápteros (Arachnida y Chilopoda) se considera propio de los murciélagos recolectores (Fenton, 1974; Freeman, 1981; Findley y Wilson 1982; Norberg y Rayner, 1987; Willig y Moulton, 1989), pues si los murciélagos aéreos de espacio saturado vuelan entre la vegetación son más susceptibles de ser capturados en las redes de las arañas para ser depredados (Nyffeler y Knörnschild, 2013). Trabajos sobre la ecolocación de los murciélagos indican que la selección de presas está fuertemente relacionada con las características estructurales y de desplazamiento de los artrópodos (Dechman *et al.*, 2006; Kober y Schnitzler, 1990; Zeng *et al.*, 2011).

Sin embargo, la relación de la composición de la dieta con la clasificación de los gremios en los murciélagos insectívoros ha sido poco analizada. Es decir, los gremios son asignados a los grupos taxonómicos de murciélagos por sus características morfológicas y de ecolocación, que son asociados a su vez, a la aptitud de forrajear en un estrato y tipo de hábitat determinado, sin que se describa cómo es el uso del recurso alimenticio que realizan. En el caso de los murciélagos insectívoros, son pocos los estudios en los que se compagina la información sobre los gremios y composición de dieta de las especies (Wilson, 1973; Bonaccorso, 1979; Humfrey *et al.*, 1983; Saunders y Barclay, 1992; Fenton *et al.*, 1999). En estudios recientes, con el empleo de técnicas moleculares, se ha comparado la dieta de seis especies de murciélagos tropicales pertenecientes a diferentes gremios, los autores de trabajo señalan que la morfología y el comportamiento de ecolocación coinciden con las diferencias en el uso del hábitat y la dieta (Emrich *et al.*, 2013).

Los murciélagos insectívoros tienen una distribución cosmopolita (Wilson, 1982). América es el continente en el que se concentra la mayor diversidad de murciélagos del suborden Microchiroptera en el mundo (Hutson *et al.*, 2001). El continente Americano tiene dos regiones biogeográficas, la Neártica y la Neotropical, que se distinguen por presentar diferencias en diversidad de especies y composición filogenética, esto es atribuido principalmente a la historia evolutiva, contrastes

climáticos y fisiográficos que estas regiones presentan (Rondinini *et al.*, 2011; Proches y Ramdhani, 2012; Escalante *et al.*, 2013; Peixoto *et al.*, 2013). Se estima que la proporción de murciélagos insectívoros es mayor en la región de Neártica que en la Neotropical (Proches, 2005; Proches y Ramdhani, 2012). Esto se debe a que en la región Neotropical la riqueza de murciélagos sólo se concentra en la familia Phyllostomidae, con una amplia diversificación de hábitos de alimentación como frugívoros, nectarívoros, omnívoros y animalívoros (Wilson, 1982; Patten, 2004; Ramos-Pereira y Palmeirim, 2013). En la region Neártica la familia dominante es la Vespertilionidae, a la cual pertenecen la mayoría de los murciélagos insectívoros (Patten, 2004). La distribución de los murciélagos de los diferentes gremios están influidas por la latitud, los procesos regionales, condiciones ambientales y composición del hábitat (Parker *et al.*, 2001; Clarke *et al.*, 2005; Klingbeil y Willig, 2009; Presley y Willig, 2010). Para los murciélagos del subcontinente Norte Americano se ha identificado que la precipitación, la temperatura y la topografía influyen en los patrones de riqueza y la composición de sus taxa (Patten, 2004; Lopez-Gonzalez *et al.*, 2012).

2. ANTECEDENTES

La mayoría de los estudios sobre la composición de la dieta en murciélagos insectívoros, se han realizado por medio de la identificación de insectos con base en la metodología de Whitaker (1988). Ésta consiste en identificar el tipo de presas consumidas de acuerdo a los caracteres morfológicos de los fragmentos remanentes de exoesqueleto en el contenido intestinal o en las excretas. Estos estudios se caracterizan por la poca precisión en la identificación de los insectos, que en muchas ocasiones es a nivel de orden o familia (Easterla y Whitaker, 1972; Jonson y Fenton, 2001). La causa de la imprecisión es por el deterioro de las presas durante la masticación y por la dificultad de la identificación taxonómica de muchos de los integrantes del filo Arthropoda.

Estudios recientes demuestran que el empleo de técnicas moleculares para la identificación taxonómica de los artrópodos de la dieta de los murciélagos es más precisa (Clare *et al.*, 2009; 2011; Bohmann *et al.*, 2011, Zeale *et al.*, 2011). Por ejemplo, en los estudios realizados en las especies simpátricas *Plecotus austriacus* y *P. auritus* con la determinación de dieta tradicional, revela que las poblaciones se encuentran en coexistencia debido a que hacen uso del recurso insecto de forma diferente (Ashrafi *et al.*, 2011). No obstante, los estudios realizados con estas técnicas muestran un número limitado de especies consumidas.

En ecología, los estudios sobre la repartición del recurso trófico de las especies de murciélagos se enfocan en evaluar la similitud o disimilitud de la dieta. Esto es mediante la estimación del grado de solapamiento de la dieta de las especies que coexisten temporalmente en un espacio, para lo cual se han desarrollado índices para medir y describir como es la repartición de recursos de una comunidad (Schöener, 1974a; 1974b). Hasta la fecha, solo se ha publicado un trabajo en el que se analiza la repartición de recursos de una comunidad de murciélagos tropicales de diferentes gremios tróficos, con base en datos moleculares. En este se indica, que especies de murciélagos insectívoros tropicales tienden a presentar bajo solapamiento de su dieta (Emrich *et al.*, 2013). La categorización de los

murciélagos en gremios en ecología, también se ha empleado como modelo general para describir la composición de la quiropteroфаuna a diferentes escalas (Bonaccorso, 1979; Fenton, 1979; 1989; McNab, 1971; Kalko *et al.*, 1996; Kalko y Schnitzler, 1998; Schnitzler y Kalko, 2001; Giannini y Kalko, 2004).

Recientemente Denzinger y Schnitzler (2013) realizan un nuevo análisis teórico basado en los llamados de ecolocación, basado en el esquema de que los murciélagos que pertenecen a diferentes gremios no compiten por el recurso alimenticio. Estos autores proponen dos nuevas categorías de gremio para los murciélagos recolectores, modo pasivo (especies que su ecolocación no le permite buscar su alimento en espacios muy cerrados) y modo activo (murciélagos que su ecolocación les permite encontrar sus presas en espacios muy saturados).

3. JUSTIFICACIÓN

La asignación de gremio alimenticio en los murciélagos se ha realizado de manera *a priori* de acuerdo a la correlación filogenética o taxonómica de las especies (Giannini y Kalko, 2004). Esto es debido a la falta de conocimiento de los patrones de alimentación de la mayoría de las especies. En el caso de los murciélagos insectívoros son pocos los estudios en los que se compagina la información sobre los gremios y composición de dieta de las especies (Saunders y Barclay, 1992; Humprey *et al.*, 1983). La mayoría de los estudios de América que describen la composición trófica de los murciélagos se enfocan en regiones tropicales (McNab, 1971; Giannini y Kalko, 2004; Emrich *et al.*, 2013), inclusive las clasificaciones de gremios se han elaborado tomando como modelo a especies de bosques tropicales (Schnitzler y Kalko, 2001). Es de notarse que las categorizaciones actuales de gremio para murciélagos incluyen variables de estrato, hábitat y forma de forrajeo, es decir describen el uso del microhábitat, pero no precisan cual es el tipo de recurso artrópodo que utilizan (Denzinger y Schniler, 2013).

América es un continente de gran importancia para el estudio de murciélagos depredadores de artrópodos, debido a su gran diversidad y patrones de distribución (Hutson *et al.*, 2001). Los murciélagos insectívoros son también de gran importancia ecológica y económica, debido al servicio ecosistémico que proveen como controladores de plagas de insectos, que afectan a la agricultura y a la salud pública (Cleveland *et al.*, 2006; Boyles *et al.*, 2011; Kunz *et al.*, 2011). Por lo que, es de importancia ecológica y económica identificar el tipo de artrópodos que depredan, y si estos están relacionados con sus gremios y la forma de cómo se reparten el recurso.

Por lo anterior se plantean las siguientes preguntas académicas:

¿La clasificación actual de los gremios de los murciélagos insectívoros, con base a los análisis del contenido estomacal, están en relación a cómo se reparten el recurso artrópodo?

¿Los murciélagos del mismo gremio que se distribuyen en diferente región geográfica (Norte y Centro América) presentan dietas similares?

4. OBJETIVOS

a. Objetivo general

- Con base en un análisis exhaustivo de bibliografía especializada, se pretende determinar si los murciélagos depredadores de artrópodos (insectívoros) del mismo gremio, que pertenecen a diferente región geográfica del subcontinente Norteamericano, presentan dietas similares.

b. Objetivos particulares

- Estimar la proporción de consumo de los diferentes grupos de artrópodos de los murciélagos en las dos regiones del subcontinente Norteamericano.
- Analizar los patrones de alimentación de los murciélagos desde dos perspectivas de la composición de su dieta: la de identificación taxonómica (clases y ordenes de artrópodos consumidos) y con base en características de las presas (dureza y desplazamiento).
- Comparar la composición de la dieta entre los murciélagos que pertenecen al mismo gremio.
- Estimar si los patrones de consumo entre los murciélagos de las dos regiones (Neártica y Neotropical) observadas a nivel de género también se observan a nivel específico.

5. HIPÓTESIS

Las categorías de los gremio actuales para murciélagos depredadores de artrópodos, indican cómo se clasifican de acuerdo al estrato y complejidad del hábitat de forrajeo. La dieta de los murciélagos está influenciada por procesos regionales como los patrones de diversidad de las presas y de especies de murciélagos competidoras. Por lo que los murciélagos depredadores de artrópodos (insectívoros) del mismo gremio, pero de diferente región geográfica, deben presentar una composición de dieta diferente.

6. MATERIAL Y MÉTODOS

Se hizo una compilación exhaustiva sobre la información bibliográfica relacionada con la composición de la dieta de murciélagos depredadores de artrópodos, de estudios generados en dos regiones del subcontinente Norteamericano: América del Norte (Del Istmo de Tehuantepec al norte hasta Panamá) y Centro América (Del Istmo de Tehuantepec a Panamá). Para la compilación de artículos se utilizaron los motores de búsqueda de Google Scholar, ISI Web of Knowledge, Proquest, Jstor y Elsevier. Se seleccionaron 33 artículos de un total de 264 artículos sobre información de dieta recopilados (Tabla II). Estos artículos tienen en común que la información de la dieta está generada en porcentaje de volumen de presas consumidas, además siguen la misma metodología de identificación de presas. Esta identificación consiste en determinar los taxa consumidos, con base en la morfología de los fragmentos de exoesqueleto encontrados en las excretas o contenido estomacal. El porcentaje de volumen, se estima de manera visual para cada grupo de fragmentos de exoesqueleto identificados y para cada categoría taxonómica de artrópodo en las excretas (Whitaker, 1988). Esta consideración se basó en que esta metodología fue la más frecuente y homogénea utilizada en los estudios sobre dieta de los murciélagos.

La información del porcentaje del volumen se homogenizó al nivel taxonómico de Orden del artrópodo, con excepción de las Clases Arachnida y Chilopoda. Se descartó la información sobre la dieta de aquellos estudios que presentaron un alto porcentaje de volumen de fragmentos de insectos sin determinar en los análisis. Se identificó si los datos de dieta correspondían a especies y/o organismos de la región de Norte América (NA) o de Centro América (CA).

Tabla II. Estudios realizados sobre la dieta de especies de murciélagos considerados para el análisis del presente trabajo.

Familia	Especie	Fuente
Noctilidae	<i>Noctilio albiventris</i>	Whitaker y Findley (1980).
Mormoopidae	<i>Pteronotus parnellii</i>	Whitaker y Findley (1980).
	<i>Mormoops megalophylla</i>	Easterla y Whitaker (1972).
Phyllostomidae	<i>Lamproncycteris brachyotis</i>	Humpreand <i>et al.</i> (1983).
	<i>Micronycteris hirsuta</i>	Humpreand (1983); Whitaker y Findley (1980).
	<i>Micronycteris megalotis</i>	Humprey <i>et al.</i> (1983); Whitaker y Findley (1980).
	<i>Macrophyllum macrophyllum</i>	Whitaker y Findley (1980).
	<i>Tonatia sylvicola</i>	Humprey <i>et al.</i> (1983); Whitaker y Findley (1980).
	<i>Tonatia bidens</i>	Humprey <i>et al.</i> (1983); Whitaker y Findley (1980).
	<i>Mimon cozumelae</i>	Whitaker y Findley (1980).
	<i>Mimon crenulatum</i>	Humprey <i>et al.</i> (1983); Whitaker y Findley (1980).
	<i>Phyllostomus discolor</i>	Humprey <i>et al.</i> (1983); Whitaker y Findley (1981).
	<i>Phyllostomus hastatus</i>	Humprey <i>et al.</i> (1983).
	<i>Trachops cirrhosus</i>	Humprey <i>et al.</i> (1983); Whitaker y Findley (1981).
Vespertilionidae	<i>Myotis albescens</i>	Whitaker y Findley (1980).
	<i>Myotis auriculus</i>	Black (1974).
	<i>Myotis austroriparius</i>	Feldhamer <i>et al.</i> (2009).
	<i>Myotis californicus</i>	Black (1974); Whitaker <i>et al.</i> (1977); Lacki <i>et al.</i> (2007); Ober y Hayes (2008).
	<i>Myotis elegans</i>	Whitaker y Findley (1980).
	<i>Myotis evotis</i>	Black (1974); Lacki <i>et al.</i> (2007); Ober y Hayes (2008).
	<i>Myotis grisescens</i>	Best <i>et al.</i> (1997).
	<i>Myotis keaysi</i>	Whitaker y Findley (1980).
	<i>Myotis keenii</i>	Carter <i>et al.</i> (2003); Whitaker (1972).
	<i>Myotis leibii</i>	Johson y Gates (2007); Moosman <i>et al.</i> (2007).
	<i>Myotis lucifugus</i>	Carter <i>et al.</i> (2003); Belwood y Fenton (1976); Whitaker <i>et al.</i> (1977); Anthony y Kunz (1977); Whitaker (1972); Buchler (1976); Feldhamer <i>et al.</i> (2009); Ober y Hayes (2008); Whitaker (2004); Lee y McCracken (2004); Whitaker y Lawhead (1992).
	<i>Myotis nigricans</i>	Whitaker y Findley (1980).
	<i>Myotis oxyotus</i>	Whitaker y Findley (1980).
	<i>Myotis riparius</i>	Whitaker y Findley (1980).
	<i>Myotis septentrionalis</i>	Feldhamer <i>et al.</i> (2009); Whitaker (2004); Lee y McCracken (2004).
	<i>Myotis sodalis</i>	Whitaker (1972); Feldhamer <i>et al.</i> (2009); Whitaker (2004); Brack y La Val (1985); Kurta y Whitaker (1998); Lee y McCracken (2004).
	<i>Myotis thysanodes</i>	Black (1974); Whitaker <i>et al.</i> (1977); Ober y Hayes (2008).
	<i>Myotis velifer</i>	Kunz (1974); Ross (1961); Marquardt y Choate (2009).
	<i>Myotis volans</i>	Black, 1974; Lacki <i>et al.</i> , 2007; Whitaker <i>et al.</i> (1977).
	<i>Myotis yumanensis</i>	Easterla y Whitaker (1972); Black (1974); Ober y Hayes (2008); Whitaker <i>et al.</i> (1977).
	<i>Lasionycteris noctivagans</i>	Black (1974); Carter <i>et al.</i> (2003); Whitaker <i>et al.</i> (1977); Lacki <i>et al.</i> (2007); Ober y Hayes, 2008; Whitaker <i>et al.</i> (1981).

Familia	Especie	Fuente
	<i>Pipistrellus hesperus</i>	Black (1974); Ross (1961).
	<i>Pipistrellus subflavus</i>	Carter <i>et al.</i> (2003); Whitaker (1972); Feldhamer <i>et al.</i> (2009); Whitaker (2004).
	<i>Eptesicus fuscus</i>	Black (1974); Carter <i>et al.</i> (2003); Whitaker (1972); Whitaker <i>et al.</i> (1977); Ross (1961); Feldhamer <i>et al.</i> (2009); Lacki <i>et al.</i> (2007); Ober y Hayes (2008); Whitaker (2004).
	<i>Lasiurus borealis</i>	Carter <i>et al.</i> (2003); Whitaker (1972); Ross (1961); Feldhamer <i>et al.</i> (2009); Whitaker (2004); Feldhamer <i>et al.</i> (1995).
	<i>Lasiurus cinereus</i>	Black (1974); Carter <i>et al.</i> (2003); Ross (1961); Whitaker (1972); Ober y Hayes (2008); Valdez y Cryan (2009).
	<i>Nycticeius humeralis</i>	Feldhamer <i>et al.</i> (2009); (1995); Whitaker (2004).
	<i>Euderma maculatum</i>	Easterla y Whitaker (1972).
	<i>Idionycteris phyllotis</i>	Black, (1974); Ross (1961).
	<i>Corynorhinus townsendii</i>	Ross (1961); Whitaker <i>et al.</i> (1977); Ober y Hayes (2008).
	<i>Antrozous pallidus</i>	Black (1974); Whitaker <i>et al.</i> (1977); Easterla y Whitaker (1972); Johnston y Fenton (2001); Lenhart <i>et al.</i> (2010).
	<i>Tadarida brasiliensis</i>	Ross (1961); Kunz (1995); Lee y McCracken (2005).
	<i>Nyctinomops femorosaccus</i>	Easterla y Whitaker (1972); Ross (1961); Matews <i>et al.</i> (2010).
	<i>Nyctinomops macrotis</i>	Easterla y Whitaker (1972); Ross (1961); Debelica <i>et al.</i> (2006).
	<i>Eumops perotis</i>	Easterla y Whitaker (1972); Ross (1961).
	<i>Eumops underwoodi</i>	Ross (1961).
	<i>Molossus ater</i>	Fenton <i>et al.</i> (1998).
	<i>Molossus molossus</i>	Howell y Burch (1974).

Para cada familia de murciélagos se describe el porcentaje de especies que consumen cada orden de artrópodo. Se calculó porcentaje de cada taxa de artrópodo consumido para cada familia de murciélagos, además los artrópodos consumidos se agruparon de acuerdo a las características de desplazamiento y dureza de los insectos. Esta agrupación se basó en los criterios de clasificación de nichos de Poff *et al.* (2006) para artrópodos terrestres. Posteriormente se conformaron seis variables adicionales de dieta (Tabla III).

Tabla III Componentes que definen los gremios tróficos de los murciélagos insectívoros, tomado de Schnitzler y Kalko (2001). * Hace referencia a “trawling” caza de presas sobre cuerpos de agua.

Variable	Ordenes de artrópodos incluidos
Artrópodos ápteros	Arachnida y Chilopoda
Artrópodos de vuelo lento	(Lepidoptera, Neuroptera, Ephemeroptera, Orthoptera, Plecoptera, Tricoptera, Isoptera, Psocoptera, Dictyoptera)
Artrópodos de vuelo rápido	Coleoptera, Hemiptera, Homoptera, Himenoptera, Diptera, Odonata
Artrópodos de cuerpo blando	Lepidoptera, Ephemeroptera, Plecoptera
Artrópodos de cuerpo muy esclerosado	Coleoptera, Hemiptera, Homoptera, Orthoptera, Tricoptera, Chilopoda, Arachnida y Dichyoptera
Artrópodos de cuerpo poco esclerosado	Diptera, Himenoptera, Neuroptera, Odonata, Isoptera y Psocoptera

Se estimó el promedio y error estándar para las distintas categorías de consumo en cada región, a partir de los datos obtenidos para las especies (Norte

América y Centro América). Se realizaron pruebas de *t* de Welch ($P < 0.05$) ecuación 1, para probar estadísticamente si la media de dos muestras con varianzas desiguales son diferentes (Ruxton, 2006). Este parámetro se calculó para cada una de las variables de las presas consumidas. Se consideró que cada muestra estaba compuesta por los murciélagos de cada región (Norte América y Centro América). Se empleó este estadístico para probar si las medias del consumo de tipo de artrópodo eran distintas entre los murciélagos de las dos regiones.

$$t' = \frac{\mu_1 - \mu_2}{\sqrt{(s_1^2/n_1) + (s_2^2/n_2)}} \dots\dots\dots (1)$$

Donde *t'* a *t* de Welch; μ = media; s^2 = varianza y *n* = número de datos.

Además se realizaron análisis de dieta a nivel de género de murciélago, y a nivel de especie sólo para las pertenecientes al género *Myotis*, debido a que este género es el más diverso de los estudiados y cuenta con especies que presentan distribución en Norte América o en Centro América. Para cada taxa de murciélago se calcularon las estadísticas descriptivas, el promedio y desviación estándar, de cada variable de presa consumida (Anexo I). En el caso de los órdenes de artrópodos que están presentes en la dieta de menos de la mitad de los taxa de murciélagos y que su porcentaje promedio de consumo fue menor al 2%, los promedios de consumo se sumaron en una sola variable designada como “otros” (Anexo I). Esto se realizó con la finalidad de evitar una alta correlación en los análisis entre las variables que no registran consumo en la mayoría de los murciélagos. Para estos análisis de datos, el promedio del porcentaje de presas consumido se estandarizó con la fusión $\log(n + 1)$. A partir de los cuales se realizaron análisis de componentes principales del consumo de artrópodos de los géneros de murciélagos (Anexo I) y para las especies de *Myotis* (Anexo II), con la finalidad de describir los patrones de alimentación de los murciélagos insectívoros de Norte América. El primero con base en los órdenes de artrópodos consumidos

(ACP_a), y con base en las características de los insectos (dureza y desplazamiento; ACP_b).

Las condiciones de los análisis de componentes principales fue el basado en una matriz de correlación, el cual parte de una matriz de datos Y , de dimensiones $n \times p$, en donde p es el número de variables observadas (variables de la composición de la dieta: taxa de artrópodos consumidos) en n individuos. Dicha matriz se estandariza para obtener promedios y varianzas unitarias por variable (X_{ij} ; ecuación 2; James y Mc Culloch, 1990; Grossman *et al.*, 1991).

$$X_{i,j} = \frac{y_{ij} - \mu_j}{s_j \sqrt{n}} \dots\dots\dots (2)$$

Donde μ_j y s_j son el promedio y la desviación estándar para cada una de las variables.

A partir de lo anterior, se determinaron los valores y vectores propios, los primeros corresponden a la varianza de los valores en cada uno de los componentes y los vectores propios que corresponden a las coordenadas en el espacio que dan dirección a los componentes principales (Ecuación 3; James y Mc Culloch, 1990; Jackson, 1993).

$$Pc_i = \sum_j \lambda_{ij} [(X_j - \mu_i) s_j^{-1}] \dots\dots\dots (3)$$

Donde λ_{ij} es el valor propio de la coordenada ij del componente principal.

Se empleó la rotación oblicua Varimax normalizada, método de simplificación de factores mediante la rotación los ejes factoriales, con la finalidad de conseguir

que la correlación de cada una de las variables sea lo más próxima a 1 con sólo uno de los factores (Ecuación 4; Kaiser, 1958). Los análisis de componente principales se realizaron en el programa Statistica 7 (Statsoft, Inc.).

$$(1) v = \sum \left\{ \left[n \sum_i (X_i^2 / \lambda_i^2) \right] - \left[\sum_j (X_j^2 / \lambda_{ij}^2) \right] \right\} n^2 \dots\dots\dots (4)$$

Los componentes principales con valores propios mayores (eigenvalores) a 1 se consideraron como significativos para explicar la variabilidad de los datos. Las variables con factores de carga ≥ 0.7 se consideraron como explicativas para determinar la influencia de las variables dentro de cada componente principal (James y Mc Culloch, 1990; Jackson, 1993). Los resultados obtenidos se compararon en dichos análisis con las clasificaciones de gremio trófico de Schnitzler y Kalko (2001). Para la asignación de gremios tróficos se consultaron los trabajos de Wilson, (1973); Barclay y Brigham (1991) y Schnitzler y Kalko (2001). Se utilizaron las categorías de gremio que se detallan en la Tabla I.

7. RESULTADOS

Se analizó la dieta de 51 especies de murciélagos de seis familias. Siete especies de Molossidae, 2 de Mormoopidae, 1 de Noctilionidae, 10 de Phyllostomidae, y 31 de Vespertilionidae. Los órdenes de insectos más comunes en la dieta de los murciélagos de Norte América y Centro América son: Coleoptera, Lepidoptera, Diptera y Hemiptera (Tabla IV). Los órdenes Coleoptera, Lepidoptera y Diptera se encontraron presentes en todas las familias de murciélagos analizadas. Hemiptera solo estuvo ausente en los registros de la familia Mormoopidae. Los órdenes Odonata, Psocoptera, Chilopoda y Dictyoptera fueron registrados con baja presencia. Odonata solo se registra en Molossidae y los tres siguientes órdenes solo en Vespertilionidae. Las familias Vespertilionidae y Molossidae son las familias que registran un mayor número de órdenes de insectos en sus dietas (Tabla IV).

De las 51 especies estudiadas el 92.6% de ellas presentaron consumo de organismos pertenecientes al Orden Coleoptera. Los murciélagos Molossidae incluyen en su dieta principalmente de insectos Hemípteros, Himenópteros y Lepidópteros. En Noctilionidae (*Noctilio albiventris*) se registra Lepidoptera, Coleoptera, Diptera, Hemiptera y Homoptera. Las 10 especies de Phyllostomidae consumen Coleoptera y sólo en seis (*Micronycteris hirsuta*, *M. megallotis*, *Macrophyllum macrophyllum*, *Tonatia bidens*, *Mimon crelatum* y *Phyllostomus discolor*) se registran Lepidoptera. El Orden Arachnida solo se registra en la dieta los murciélagos de Phyllostomidae y Vespertilionidae (Tabla IV). En las 30 especies examinadas de Vespertilionidae se registró el consumo de Lepidoptera y Coleoptera.

Tabla IV. Porcentaje de órdenes de artrópodos en contenidos estomacales de especies de cada familia de murciélagos y del total de especies analizadas.

Familia	Coleoptera	Lepidoptera	Diptera	Hemiptera	Hymenoptera	Homoptera	Orthoptera	Neurotera	Arachnida	Tricoptera	Ephemeroptera	Isoptera	Plecoptera	Odonata	Psocoptera	Chilopoda	Dictyoptera
Molossidae	100	86	57	57	71	43	71	29	0	14	14	0	14	29	0	0	0
Mormoopidae	50	100	50	0	50	0	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Noctilidae	100	100	100	100	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Phyllostomidae	100	50	70	30	0	40	20	0	50	0	0	0	0	0	0	0	0
Vespertilionidae	90	103	77	65	71	58	48	58	48	58	23	26	10	0	6	3	3
Porcentaje del Total Especies	90	88	71	54	54	50	44	38	38	37	15	15	8	4	4	2	2

De acuerdo a las características de desplazamiento de los artrópodos se encontró que todos los órdenes de murciélagos consumen artrópodos tanto de vuelo lento como de vuelo rápido (Tabla V). Únicamente en las familias de murciélagos Phyllostomidae y Vespertilionidae se registran que consumen artrópodos ápteros, pero sólo en el 50% o en menos del total de sus especies (Tabla V). En cuanto a la dureza de los artrópodos se encontró que más del 80% de las especies consumen artrópodos de las tres categorías (Tabla V).

Tabla V. Porcentaje de artrópodos registrados en el análisis de contenido estomacal para cada familia de murciélagos y el total de especies de acuerdo a la dureza corporal y tipo de vuelo.

Familia	Ápteros	Vuelo lento	Vuelo rápido	Cuerpos muy esclerosado	Cuerpos poco esclerosados	Cuerpos blandos
Molossidae	0	86	100	100	86	100
Mormoopidae	0	100	50	50	50	100
Noctilidae	0	100	100	100	100	100
Phyllostomidae	50	70	100	90	70	50
Vespertilionidae	48	100	100	90	90	100
Porcentaje total de especies	39	92	96	90	84	90

Los órdenes de artrópodos con mayor porcentaje de volumen promedio consumido por los murciélagos de Norte América son Lepidoptera (51.4 ± 8.89), Coleoptera (18.3 ± 5.24) y Homoptera (6.1 ± 1.93); de ellos les siguen los órdenes de Hymenoptera (4.5 ± 1.33), Hemiptera (4.5 ± 1.60), Díptera (3.9 ± 1.70) y Orthoptera (3.4 ± 2.22). El resto de los órdenes presentan promedios menores al 3% del volumen total de consumo (Figura 1). Respecto a las características de las presas (Figura 2) encontramos que el promedio de consumo más alto es para artrópodos de vuelo lento (58.3 ± 7.5) y artrópodos cuerpo blando (51.6 ± 8.87). En Centro América los artrópodos de mayor consumo son Coleoptera (51.7 ± 7.8), Díptera (14.3 ± 4.78) y Lepidoptera (8.5 ± 4.48); en consumo les siguen Homoptera (5.3 ± 2.76) y la clase Arachnida (5.0 ± 3.29). En las variables de las características de desplazamiento, la de vuelo rápido es la de mayor valor (73.3 ± 6.42) y en las de consistencia del cuerpo es la de cuerpo muy esclerosado (65.9 ± 6.8).

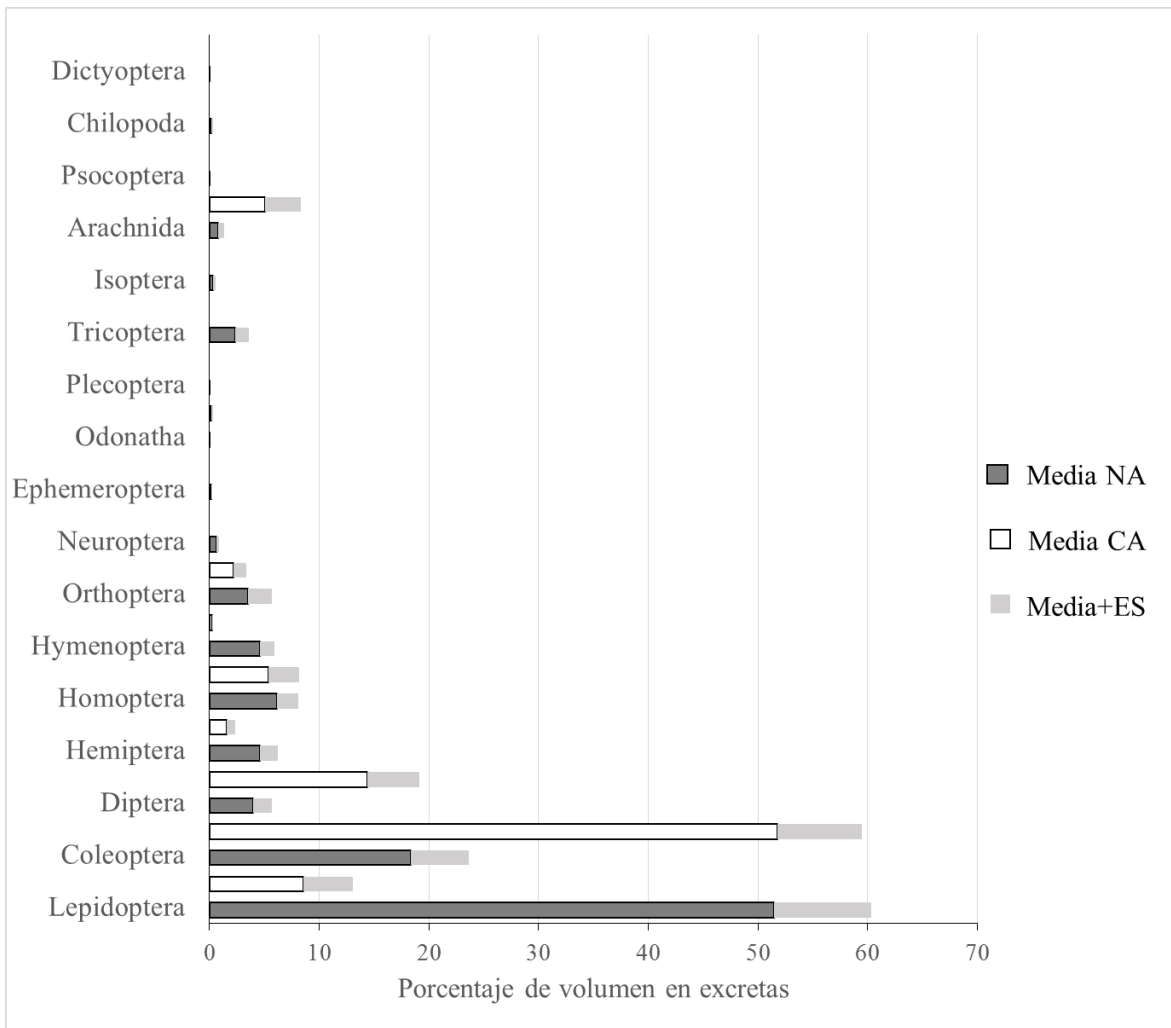


Figura 1. Media y error estándar del porcentaje del volumen de órdenes y clases de artrópodos consumidos por los murciélagos de: NA= Norte América y CA= Centro América.

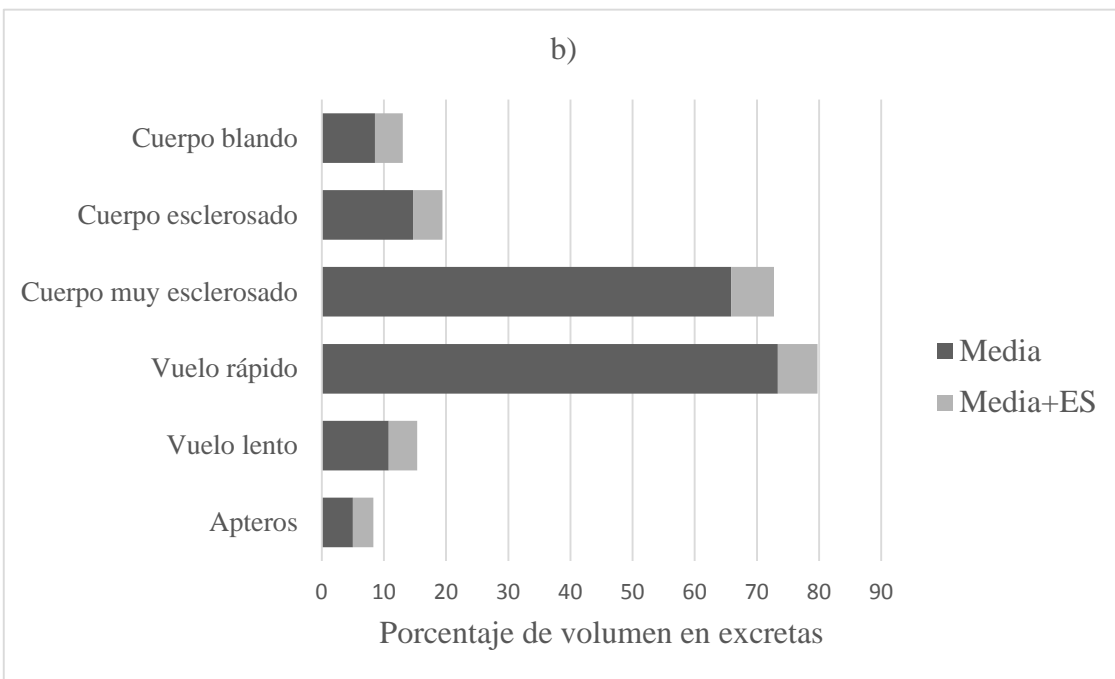
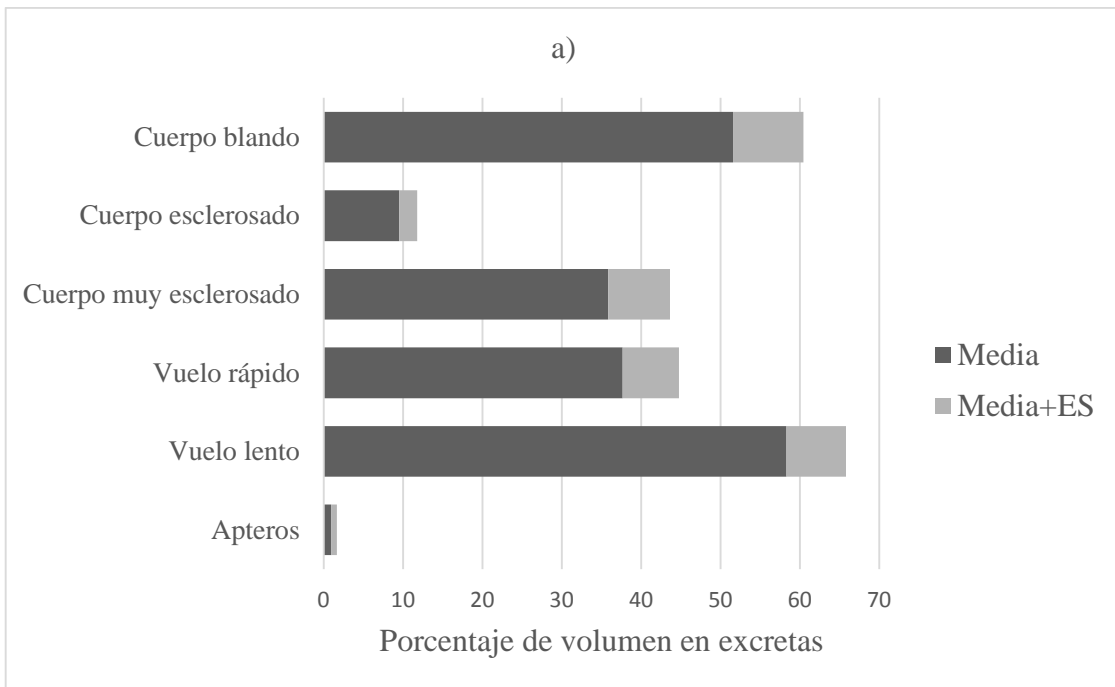


Figura 2. Media y error estándar del porcentaje del volumen de las características de artrópodos consumidos por los murciélagos: a) de Norte América y b) Centro América.

En el análisis de t de Welch, las variables de porcentaje de artrópodos ápteros, de vuelo lento se obtuvo a un valor de $P < 0.05$ que el valor de t observado $<$ valor crítico negativo de t y $>$ al valor crítico positivo de t , por lo que se puede considerar que la media de consumo de esas variables es igual entre los murciélagos en las dos regiones de América (Tabla VI). En cambio en las variables de vuelo rápido, cuerpo muy esclerosado, cuerpo esclerosado y cuerpo blando el valor de t observado es $<$ al valor crítico negativo o $>$ al valor crítico positivo de t , por lo que se puede asumir que la media de consumo de esas variables es diferente entre los murciélagos de Norte América y Centro América (Tabla VI).

Tabla VI. Pruebas de t de Welch con un nivel de significancia de $\alpha = 0.05$ entre los murciélagos de Norte América y Centro América.

	Ápteros	Vuelo lento	Vuelo rápido	Cuerpo muy esclerosado	Cuerpo esclerosado	Cuerpo blando
Grados de libertad	10	23	23	21	8	20
Estadístico t	-1.209	-1.523	-3.724	-2.983	-8.395	4.326
$P(T \leq t)$ una cola	0.127	0.071	0.001	0.003	0.000	0.000
Valor crítico de t (una cola)	1.812	1.714	1.714	1.720	1.859	1.725
$P(T \leq t)$ dos colas	0.255	0.141	0.001	0.007	0.000	0.000
Valor crítico de t (dos colas)	2.228	2.069	2.069	2.079	2.206	2.086

Las estadísticas descriptivas del consumo de los géneros de murciélagos se presentan en el Anexo I. En ellas resalta que en los géneros de Centro América (*Macrophyllum*, *Micronycteris*, *Mimon*, *Molossus*, *Myotis*, *Noctilio*, *Phyllostomus*, *Pteronotus*, *Tonatia* y *Trachops*) el promedio de consumo de artrópodos de vuelo rápido va de 31.6 a 91.1%, mientras que el los de Norte América (*Antrozous*, *Corynorhinus*, *Eptesicus*, *Euderma*, *Eumops*, *Idionycteris*, *Lasionycteris*, *Lasiurus*,

Mormoops, *Myotis*, *Nycticeus*, *Nyctinomops*, *Parastrelus*, *Perimyotis* y *Tadarida*) el consumo de este tipo de artrópodos va de 0 a 91.4%. El consumo de artrópodos de cuerpo muy esclerosado de los géneros de Centro América se reporta de 20.0 a 84.7%, y en Norte América de 2.0 a 90.0%. En cambio el consumo de insectos de cuerpo blando en Centro América va de 0 a 15.0% y en Norte América de 2.0 a 100.0%.

Se realizaron análisis de componentes principales del porcentaje de consumo de cada tipo de artrópodo para 15 géneros de murciélagos (*Antrozous*, *Corynorhinus*, *Eptesicus*, *Euderma*, *Eumops*, *Idionycteris*, *Lasionycteris*, *Lasiurus*, *Mormoops*, *Myotis*, *Nycticeus*, *Nyctinomops*, *Parastrelus*, *Perimyotis* y *Tadarida*) y 10 de Centro América (*Macrophyllum*, *Micronycteris*, *Mimon*, *Molossus*, *Myotis*, *Noctilio*, *Phyllostomus*, *Pteronotus*, *Tonatia* y *Trachops*) de Norte América . En el análisis de componentes principales de los taxa de artrópodos consumidos por los órdenes de murciélagos (CP_a) los tres principales componentes presentan un valor propio mayor a 1 (Tabla VII; Figura 3) y explican la mayor cantidad de varianza acumulada (68.5 %). En el primer componente la variación de los datos está explicada principalmente por el consumo de Coleoptera, en el segundo por Hymenoptera y en el tercero por Orthoptera (Tabla VIII; Figura 3).

Las configuraciones ortogonales de los géneros murciélagos de Norte América y los de Centro América son distintos. El componente CP1_a está explicado por el consumo de Coleoptera (valores positivos, Figura 3 i, ii, iv y v) y Lepidoptera (valores negativos, Figura 3 iii). Por lo que la mayoría de los resultados para los murciélagos de Centro América presentan valores en el CP1_a que indican un alto consumo de Coleoptera (Figura 3, iv y v). El CP2_a está explicado por Hymenoptera y Hemiptera (Tabla VII) los valores negativos indican bajo consumo de estos Ordenes en la mayoría de los murciélagos de Centro América (Figura 3 iv y v).

En los valores positivos de este eje indican mayor consumo Hymenoptera y Hemiptera, la mayoría de los géneros de Norte América, presentan valores positivos en el CP2_a (Figura 3 i, ii y iii), pero únicamente cuatro de sus géneros tienen valores

negativos en este eje (Figura 3). En este análisis, los murciélagos de Norte América presentan una configuración ortogonal más amplia, distribuyéndose tanto en los valores de alto consumo de Coleoptera y Lepidoptera en el CP1_a, en comparación con los murciélagos de Centro América (Figura 3). El CP3_a está explicado por el consumo de Orthoptera (Tabla VIII; Figura 3).

Tabla VII. Análisis de componentes principales, valores propios, porcentaje de la varianza, valores propios y su porcentaje acumulado. CP_a = valores del análisis con las variables de porcentaje de cada orden consumido.

	Valores propios	Varianza total %	Varianza acumulada %
CP 1 _a	2.37	29.63	29.63
CP 2 _a	1.77	22.09	51.72
CP 3 _a	1.34	16.79	68.51

Tabla VIII. Análisis de componentes principales de la composición de la dieta de los géneros de murciélagos de Norte América. CP_a = factor de carga del análisis con las variables del taxa de artrópodos consumido. En negritas se muestran los valores de las variables explicativas para cada componente principal.

	Análisis de los taxa de presas		
	CP 1 _a	CP 2 _a	CP 3 _a
Lepidoptera	-0.815	0.241	-0.133
Coleoptera	0.935	0.079	0.042
Diptera	0.576	0.024	-0.694
Hemiptera	0.135	0.791	-0.268
Homoptera	0.133	0.454	0.135
Hymenoptera	-0.251	0.831	0.226
Orthoptera	0.297	0.018	0.832
Other*	0.118	-0.025	-0.147

En estos resultados se identificaron cinco grupos de murciélagos con base al análisis taxonómico de la composición de las presas en Figura 3:

- i) Grupo compuesto únicamente por *Eumops* que presenta un consumo promedio de Lepidoptera y Coleoptera (CP1_a y CP2_a) y alto consumo de Orthoptera (CP3_a).
- ii) Grupo de murciélagos de Norte América *Tadarida*, *Nyctinomops* y *Perimyotis*, *Parastrellus*, *Lasiurus Lasionycteris*, *Eptesicus* y *Myotis*. que presentan valores de consumo promedio inferior de Lepidoptera, además de los Coleoptera (CP1_a) y que incluyen el consumo de Hymenoptera y Hemiptera (CP2_a).
- iii) Incluye a los géneros *Idionycteris*, *Corynorhinus*, *Euderma* y *Mormoops*. Géneros que presentan alto consumo de Lepidoptera y muy bajo o nulo de Coleoptera (CP1_a) y bajo o nulo consumo de Hymenoptera y Hemiptera (CP2_a).
- iv) Grupo compuesto por *Antrozous* y *Trachops* que presentan alto consumo de Coleoptera (CP1_a) y Orthoptera (CP3_a), además de bajo consumo de Hymenoptera y Hemiptera (CP2_a).
- v) Géneros (*Macrophyllum*, *Micronycteris*, *Tonatia*, *Mimon*, *Molossus*, *Phyllostomus*, *Pteronotus*, *Noctilio* y *Myotis*) de Centro América, que su dieta se compone principalmente de Coleoptera (CP1_a) y bajo o nulo consumo de Hymenoptera, Hemiptera (CP2_a) y Orthoptera (CP3_a). .

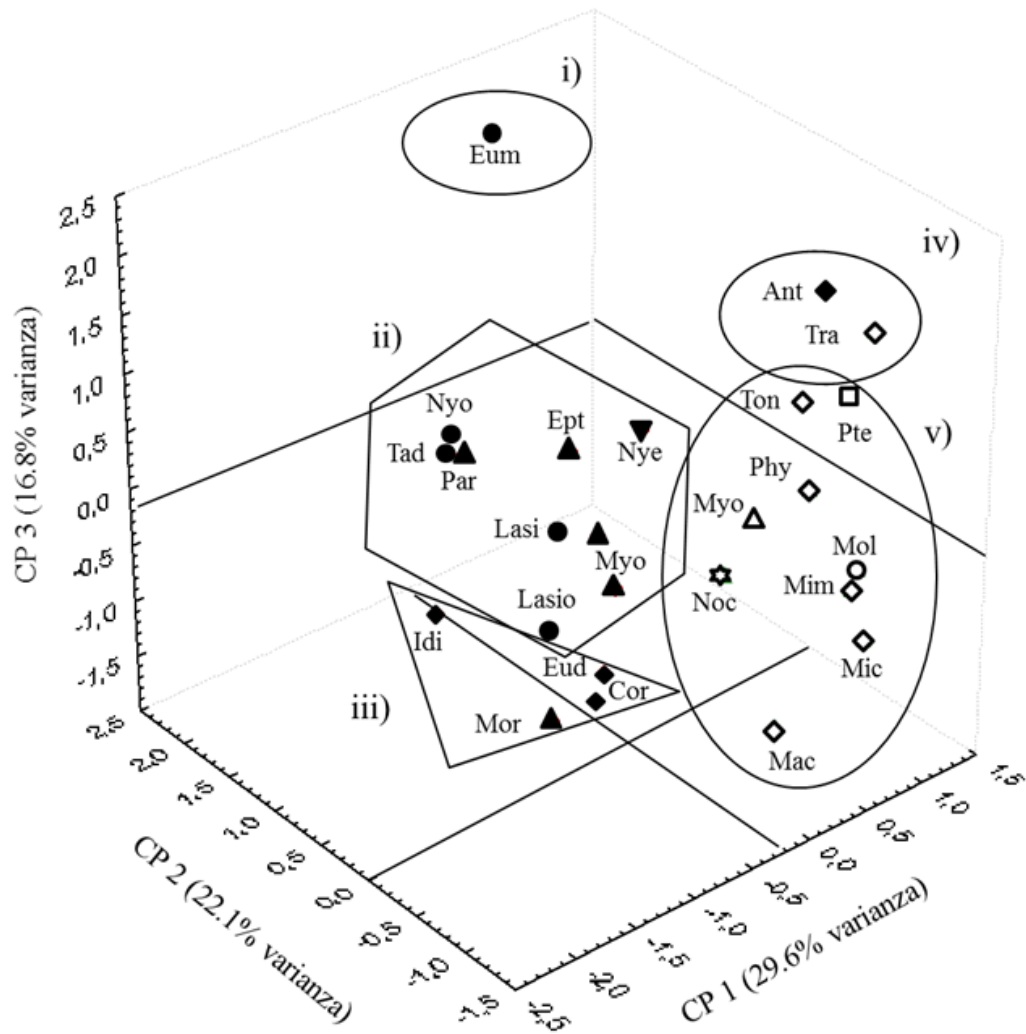


Figura 3. Análisis de componentes principales de la composición de la dieta de los géneros de murciélagos insectívoros. a) Análisis con base en los taxa de artrópodos depredados. El nombre de los géneros se encuentran abreviados; símbolos blancos indican distribución en Centro América y los negros en Norte América. Rombo = recolector en espacio muy saturado, cuadrado = Aéreo en espacio saturado, círculo = Aéreo en espacio no saturado, estrella = Arrastre en espacio saturado y triangulo = Aéreo en espacio muy saturado (en triangulo invertido género que probablemente pertenece a este último gremio).

En el segundo análisis, con las características de los insectos (CP_b) sólo los dos primeros componentes presentaron un valor propio significativo (>1) y explicaron un 80.5 %. La variación del primer componente está explicada principalmente por el consumo de artrópodos de vuelo lento, el segundo componente por el consumo de cuerpo poco esclerotizado (Tabla IX y X; Figura 4). Se encontró que la mayoría de los géneros de murciélagos de Centro América presentan alto consumo de artrópodos de vuelo rápido (valores positivos en el CP_{1b}; Figura 4) con excepción de *Myotis*. Mientras que los de Norte América presentan en su mayoría alto consumo de artrópodos de vuelo lento en este componente (con excepción de *Nycticeus* y *Perimyotis*; Figura 4).

En este análisis se identificaron cuatro grupos de murciélagos que se observan en Figura 4:

- i) Murciélagos que su dieta se compone principalmente de insectos de vuelo lento (CP_{1b}) y presentan bajo o nulo consumo de artrópodos de cuerpo muy esclerosado (CP_{2b}), y que está constituido por la mayoría de los géneros de Norte América: *Myotis*, *Idionycteris*, *Parastrellus*, *Corynorhinus*, *Euderma*, *Lasionycteris*, *Lasiurus*, *Nyctinomops*, *Tadarida*, *Mormoops* y *Myotis* de Centro América.
- ii) Géneros que presentan consumo promedio de artrópodos de vuelo lento y de vuelo rápido y que incluye a los géneros *Perimyotis*, *Eptesicus* y *Noctilio*.
- iii) Murciélagos que su dieta se basa en el consumo de artrópodos de vuelo rápido (CP_{1b}). Compuesto por los murciélagos de Centro América *Micronycteris*, *Mimmon*, *Trachops*, *Phyllostomus*, *Pteronotus* y *Molossus* además de *Nycticeus* de Norte América.
- iv) El grupo de los géneros *Antrozous*, *Macrophyllum* y *Tonatia* que presentan el mayor consumo de artrópodos de cuerpo muy esclerosado (CP_{3b}).

Tabla IX. Análisis de componentes principales, valores propios, porcentaje de la varianza, valores propios y su porcentaje acumulado. CPb = valores del análisis con las variables de ordenes consumidos y tipo de presas consumidas.

	Valores propios	Varianza total %	Varianza acumulada %
CP 1 _b	3.506	58.439	58.439
CP 2 _b	1.325	22.090	80.529

Tabla X. Análisis de componentes principales de la composición de la dieta de los géneros de murciélagos de Norte América. CPb = factor de carga del análisis con las variables de orden y tipo de presas. En negritas se muestran los valores de las variables explicativas para cada componente principal.

	CP 1 _b	CP 2 _b
Ápteros	0.155	-0.070
Vuelo lento	-0.929	-0.113
Vuelo rápido	0.405	0.420
Cuerpos muy esclerotizados	0.401	0.203
Cuerpos poco esclerotizados	0.023	0.958
Cuerpos blandos	-0.891	0.040

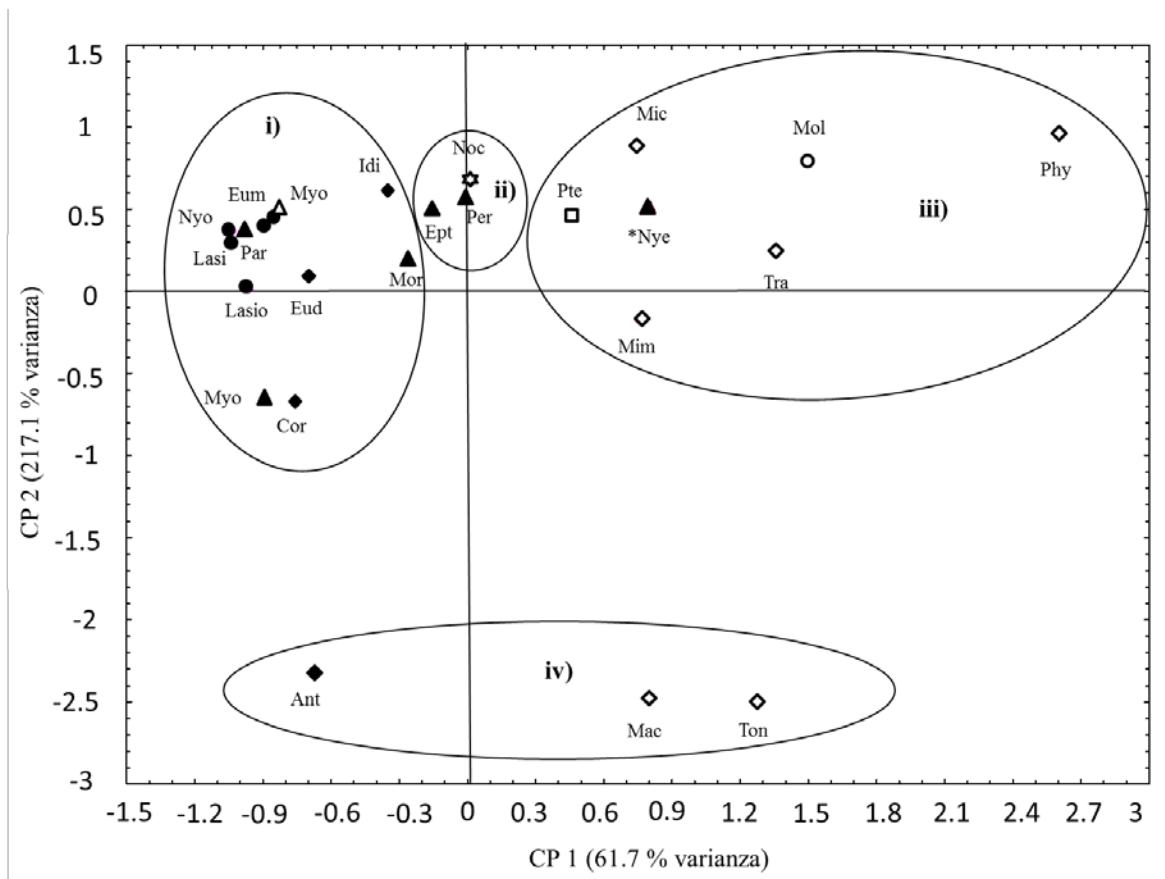


Figura 4. Análisis de componentes principales de la composición de la dieta de los géneros de murciélagos insectívoros. b) Análisis en base las características de los artrópodos depredados. El nombre de los géneros se encuentran abreviados; símbolos blancos indican distribución en Centro América y los negros en Norte América. Rombo = recolector en espacio muy saturado, cuadrado = Aéreo en espacio saturado, círculo = Aéreo en espacio no saturado, estrella = Arrastre en espacio saturado y triangulo = Aéreo en espacio muy saturado (en triangulo invertido género que probablemente pertenece a este último gremio).

En el análisis CP_a de composición taxonómica de la dieta en especies del género *Myotis*, los cuatro primeros componentes tienen valores propios mayores a uno y explican el 77.93 % de la variación de los datos (Tabla XI). En el análisis CP_a del primer componente, la variabilidad está indicada por el consumo de Lepidóptera y Diptera, en segundo por el de Arachnida y el tercero por Hymenoptera y Homoptera (Tabla XII). En este análisis se identifican cuatro grupos de acuerdo a la composición taxonómica de la dieta; Figura 5a:

- i) Compuesto por los murciélagos de Norte América *M. thysanodes* y *M. evotis*, el cual se distingue por presentar promedio de consumo de Lepidoptera y Diptera (CP1_a), alto consumo de Arachnida (Cp2_a) y bajo consumo de Hymenoptera y Homoptera (CP3_a).
- ii) Agrupa a *M. solidalis*, *M. lucifugus*, *M. septentrionalis*, *M. velifer*, *M. keenii*, *M. griscensens*, *M. yumanensis*, *M. californicus* y *M. leibi* especies de Norte América que se distinguen por alto consumo de Lepidoptera y Diptera (CP1_a), alto o consumo promedio de Arachnida (Cp2_a) y bajo consumo de Hymenoptera y Homoptera (CP3_a).
- iii) Integrado por *M. nigricans* y *M. oxyotis* de Centro América y *M. auriculus* y *M. volans* de Norte América, especies que su dieta está compuestas principalmente de Lepidoptera (CP1_a) y el consumo de Arachnida (Cp2_a), Hymenoptera y Homoptera (CP3_a) es muy bajo o nulo.
- iv) Conformado principalmente de especies de Centro América: *M. riparius*, *M. keasi*, *M. elegans* y *M. albescens* además de *M. austeriparius* de Norte América. Grupo que se distingue por el alto consumo de Lepidoptera y Diptera (CP1_a) y nulo consumo de *Arachnida* (CP2_a), *Hymenoptera* y *Homoptera* (CP3_a).

Tabla XI. Análisis de componentes principales, valores propios de las especies del género Myotis; porcentaje de la varianza, valores propios y su porcentaje acumulado. CPa = valores del análisis con las variables de porcentaje de cada orden consumido.

	Valores propios	Varianza total %	Varianza acumulada %
CP 1_a	3.05	33.93	33.93
CP 2_a	1.58	17.54	51.48
CP 3_a	1.25	13.91	65.39
CP 4_a	1.13	12.54	77.93

Tabla XII. Análisis de componentes principales de las especies del género Myotis. CPa = factor de carga del análisis con las variables de orden de las presas. CPb = factor de carga del análisis con las variables de orden y tipo de presas. En negritas se muestran los valores de las variables explicativas para cada componente principal.

	CP 1 _a	CP 2 _a	CP 3 _a	CP 4 _a
Lepidoptera	0.911	-0.170	0.044	0.185
Coleoptera	0.002	0.114	0.026	-0.891
Diptera	0.757	-0.125	0.152	0.010
Hemiptera	0.514	0.554	0.092	0.317
Homoptera	0.281	0.244	0.743	-0.274
Hymenoptera	0.014	-0.001	0.932	0.157
Arachnida	0.140	0.931	0.094	0.006
Tricoptera	0.660	0.227	0.313	0.388
Otro*	0.228	0.773	0.076	-0.272

En el análisis CP_b, basado en las características de las presas, únicamente los dos primeros componentes son mayores a uno y explican el 70.49 % de la variación (Tabla XIII). El primer componente está explicado por los artrópodos de vuelo lento y de vuelo rápido, el segundo por el consumo de presas ápteras (Tabla XIV). En este análisis se identifican tres grupos de murciélagos (Figura 5b):

- i) Grupo Integrado por *M. thysanodes*, *M. evotis*, *M. leibi*, *M. californicus* y *M. yumanensis* especies de Norte América que presentan consumo promedio de artrópodos de vuelo lento y vuelo rápido (CP1_b) y presentan alto consumo de artrópodos ápteros (CP2_b).
- ii) Compuesto por *M. velifer*, *M. grescesens*, *M. septentrionalis*, *M. lucifugus*, *M. keenii* y *M. solidalis* de Norte América, además de *M. elegans*, *M. keasi*, *M. albescens*, *M. oxytis*, *M. riparius* de Centro América, especies cuya dieta se compone principalmente de artrópodos de vuelo rápido (CP1_b) y el consumo de ápteros es nulo o bajo (CP2_b).
- iii) Este grupo se integra por *M. volans*, *M. auriculus* y *M. austeriparius* de Norte América además de *M. nigricans* de Centro América, especies que presentan alto consumo de artrópodos de vuelo lento (CP1_b) y las especies ápteras no se incluyen en su dieta (CP2_b).

Tabla XIII. Análisis de componentes principales, valores propios de las especies del género *Myotis*; porcentaje de la varianza, valores propios y su porcentaje acumulado, CP_b = valores del análisis con las variables de órdenes consumidos y tipo de presas consumidas.

	Valores propios	Varianza total %	Varianza acumulada %
CP 1 _b	2.93	48.90	48.90
CP 2 _b	1.30	21.58	70.49

Tabla XIV. Análisis de componentes principales de las especies del genero Myotis. CPb = factor de carga del análisis con las variables de orden y tipo de presas. En rojo se muestran los valores máximos y en negritas otros valores significativos.

	CP 1 _b	CP 2 _b
Ápteros	0.038	0.983
Vuelo lento	0.894	0.023
Vuelo rápido	-0.885	-0.010
Cuerpos muy esclerotizados	0.354	0.130
Cuerpos poco esclerotizados	-0.246	0.085
Cuerpos blandos	-0.327	0.341

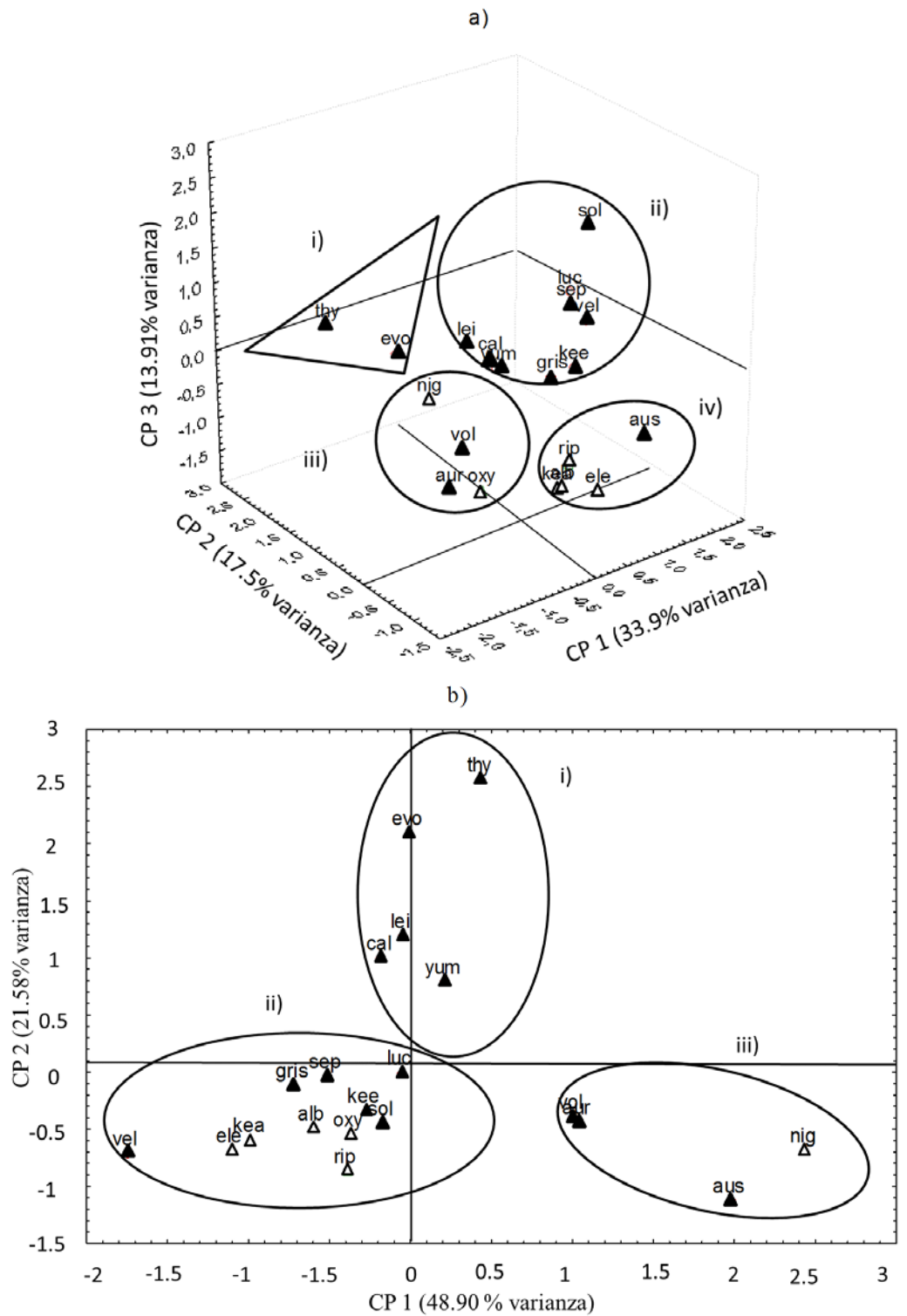


Figura 5. Análisis de componentes principales de las especies del género *Myotis*. a) Órdenes de artrópodos depredados, b) Tipo de presas consumidas. Símbolos blancos indican distribución en Centro América y los negros en Norte América.

8. DISCUSIÓN

Se encontró que los murciélagos depredadores de artrópodos se alimentan principalmente de organismos de la clase Insecta, que pertenecen al grupo de los Holometabola (Lepidoptera, Coleoptera, Diptera, Homoptera e Hymenoptera). Este grupo es el linaje de artrópodos terrestres más diverso (Trautwein *et al.*, 2012) y comprende alrededor del 60% de los animales terrestres (Hammond y Groombridge, 1992). Después de Insecta, los arácnidos son la segunda clase de artrópodos terrestres más diverso (Hammond y Groombridge, 1992). Estos últimos sólo se reportaron que forma parte de la dieta de las especies de murciélagos de las familias Phyllostomidae y Vespertilionidae. El promedio de consumo de esta clase es mayor que el de algunos órdenes de la Clase Insecta (*e. g.* Odonatha, Tricopera, Neuroptera, Isoptera, etc., Figura 1). En los análisis de componentes principales también se obtuvo que el consumo de Lepidoptera, Coleoptera, Homoptera e Hymenoptera tiene mayor aporte para explicar la variación en la dieta entre los géneros de murciélagos.

Se encontraron diferencias estadísticamente significativas en la proporción de consumo entre los murciélagos de Norte América y los de Centro América. Los de Centro América se caracterizan por un alto consumo de Coleoptera y los de Norte América de Lepidoptera. En el análisis de componentes principales de los géneros de murciélagos, en el primer componente se observó una afinidad negativa entre los órdenes Lepidoptera y Coleoptera, es decir, los murciélagos que presentan alto consumo Lepidoptera tienden a disminuir el consumo de Coleópteros y viceversa. Estudios previos señalan que el consumo de Lepidópteros está relacionado con los murciélagos de estrato aéreos, porque debido a sus características de la ecolocación, las cuales son menos perceptibles por las polillas, les permite cazarlas sin respuesta defensiva de parte de ellas (Fenton y Fullard, 1981; Rydell, 1995; Fenton *et al.*, 1999). No obstante, se encontró que géneros que pertenecen al mismo gremio pueden registrar un variado consumo de Lepidoptera, como en el caso de los murciélagos recolectores *Corynorhinus*, *Euderma*, e *Idionycteris* de

Norte América, que presentan un alto consumo de Lepidoptera (de 92 a 95%), en contraste con *Macrophllum*, *Micronycteris*, *Mimon*, *Phyllostomus*, *Tonatia* y *Trachops* en Centro América, pero para *Antrozous* en Norte América es menor el consumo de este Orden (de 76 a 6%). *Eptésicus*, *Eumops*, *Myotis*, *Perimyotis*, *Tadarida*, *Noctilio* y *Pteronotus* del gremio aéreo, tienen bajo consumo de Lepidoptera (< 50%) en las dos regiones. Esta poca especificidad del gremio aéreo por la depredación de Lepidóptera debe de estar fundamentada en las diferencias estructurales en la morfología de las presas (Barclay y Brigham, 1991; Dechman *et al.*, 2006; Kober y Schnitzler, 1990) y en la sensibilidad auditiva de las polillas a las diferentes frecuencias de ecolocación (Fenton *et al.*, 1999; Surlykke and Kalko, 2008). De acuerdo a Zeng *et al.*, (2011) la estructura de las escamas de las alas de las polillas determinan la capacidad de absorción del sonido de ecolocación, lo que les permite ser detectadas o no por los murciélagos. Esto demuestra que los murciélagos tiene un forrajeo selectivo, asociado a las características de las presas.

Otra divergencia en la composición de dieta observada entre los murciélagos de Norte América y Centro América es el consumo de Hymenoptera y Homoptera (variables de mayor aporte en el análisis de componentes principales), los que están presente en la dieta de la mayoría de las especies de Norte América. En cambio para los murciélagos de Centro América no se tiene registro del consumo del Orden Hymenoptera. Esta diferencia en el consumo de artrópodos de las dos regiones, también se observó en el análisis de componentes principales a nivel específico en el género *Myotis*. En las especies de este género en Centro América no se registró el consumo de la Clase Arachnida, ni del orden Hymenoptera, mientras que en la mayoría de las especies de Norte América si las consumen.

Las diferencias entre la composición de la dieta de los murciélagos de las dos regiones puede deberse a que los murciélagos muestran flexibilidad en el forrajeo de acuerdo a la disponibilidad del recurso (Fenton, 1989; Kalko y Schnitzler, 1998). Esta flexibilidad puede estar originada por la riqueza de las especies de presas disponibles, por ejemplo: para Norte América se estiman unas 200,000 especies de

artrópodos mientras que para Centro América se calculan unas 500,000 (Stork, 1993). Otro factor importante para explicar la diferenciación de la dieta, es la configuración de la riqueza de murciélagos de las regiones. En la región extratropical la proporción de murciélagos depredadores y de artrópodos es mayor que en la región tropical (Wilson, 1973; Hutson *et al.*, 2001).

De acuerdo a la teoría del nicho, las especies para minimizar la competencia por el recurso deben de repartírselo (Hutchinson, 1957; Schöner 1974; 1986a). En relación a esto, en el análisis de componentes principales se observa que la dieta de los géneros de Norte América presentó una distribución ortogonal amplia, mientras que la de los géneros de Centro América es más estrecha, siendo sus valores muy próximos, inclusive entre géneros en los que los artrópodos no son la base fundamental de su alimentación (*Mimon*, *Tonatia* y *Trachops*) y los géneros que presentan hábitos alimentarios exclusivamente insectívoros (*Macrophyllum*, *Micronycteris*, *Molossus*, *Myotis* y *Pteronotus*). La amplia distribución ortogonal es debida a que en Norte América es mayor la proporción de murciélagos insectívoros y a que la diversidad de artrópodos es menor, por lo que en esta región es mayor la competencia por el recurso por ello, el nicho trófico se diversifica más en los murciélagos.

En el análisis taxonómico de la composición de la dieta, se identifican cinco grupos de murciélagos. Uno compuesto por los géneros recolectores de Norte América *Idionycteris*, *Corynorhinus*, *Euderma*, además *Mormoops*, el cual es considerado de hábito aéreo (Figura 3 iii). El segundo está compuesto por los murciélagos de hábito aéreo de norte América (En Figura 3 ii). El tercero compuesto únicamente por *Eumops*, el cual se distingue de los géneros aéreos de Norte América, por presentar el mayor porcentaje de volumen de Orthoptera consumido (En figura 3 i). El cuarto grupo se compone por los géneros de Centro América *Mimon*, *Micronycteris*, *Macronycteris* y *Tonatia*, los murciélagos aéreos *Molossus*, *Myotis* y *Pteronotus*, además del murciélago de arrastre *Noctilio*. El último grupo se integra por los murciélagos recolectores *Trachops* y *Antrozous* (este último de Norte

América). Por lo que en este análisis no se advierte una clara correspondencia de la composición de la dieta con las clasificaciones de gremio, de acuerdo con las categorías de Schnitzler y Kalko (2001).

El esquema teórico empleado para la conformación de gremios en murciélagos se basa en que el comportamiento de forrajeo, que está principalmente influenciado por el tipo de hábitat y modo de vuelo, pero no por el tipo de presa, por lo que la composición de la dieta no ha sido ampliamente utilizada para la clasificación de gremios (Schnitzler y Kalko 2001; Giannini y Kalko, 2004; Denzinger y Schnichler, 2013). Sin embargo trabajos experimentales demuestran que los murciélagos por medio de la ecolocación perciben las características de las presas, lo que les permite discriminarlas o seleccionarlas (Kober y Schnitzler, 1990; Barclay y Brigham, 1991; Dechman *et al.*, 2006; Zeng *et al.*, 2011). De los análisis de componentes principales realizados se advierte que el realizado con las características de las presas permite distinguir diferentes patrones de alimentación en los murciélagos que pueden asociarse al comportamiento de forrajeo y tipo de ecolocación. Por lo tanto, se identifican cuatro gremios tróficos base para los murciélagos depredadores de artrópodos. El primero compuesto por murciélagos en los cuales se registra el mayor porcentaje de artrópodos ápteros en sus dietas (> 10% del volumen; *Antrozous*, *Macrophyllum* y *Tonatia* en Figura 4 iv) géneros que corresponden al gremio recolector, que emiten llamados de banda ancha multiarmónicos que les permite identificar a las presas en espacios saturados (Schnitzler y Kalko, 2001).

El segundo gremio se compone de los géneros que se alimentan principalmente de artrópodos de vuelo lento (> 50% del volumen; en Figura 4 i) en el cual se compone de murciélagos de hábitos de caza aéreos que emiten llamados de banda estrecha y de larga duración que les faculta para buscar su alimento en espacios abiertos o en espacios poco saturados (Neuweiler, 1989; Waters y Jones, 1995; Kalko *et al.*, 1996; Kalko y Schnitzler, 1998). Un tercer grupo corresponde a los murciélagos de los géneros *Noctilio*, *Perimyotis* y *Eptesicus*, los cuales se alimentan

en menor proporción artrópodos de vuelo lento ($> 10\% < 50\%$; en Figura 4 ii). Estos murciélagos corresponden a los que Schnitzler y Kalko (2001) denominan como insectívoros aéreos o de arrastre que emiten señales de ecolocación mixtas que les permiten alimentarse en el borde de la vegetación o en cuerpos de agua. El último gremio corresponde a murciélagos que se alimentan principalmente de artrópodos de vuelo rápido ($>30\%$ en Figura 4 iii), que incluye géneros que emiten diferentes tipos de llamados y que pueden cazar entre la vegetación. Especies como *Pteronotus parnellii* que se considera de hábito aéreo y de espacio altamente saturado (Schnitzler y Kalko, 2001) o como *Mimon*, *Phyllostomus* y *Trachops* que son géneros de murciélagos que son omnívoros o frugívoros y que se alimentan de insectos de manera complementaria u oportunista (Wilson, 1973; Hutson *et al.*, 2001; Giannini y Kalko, 2004).

Los resultados observados demuestran que en los murciélagos insectívoros, los hábitos de forrajeo y patrones de ecolocación tienen relación con la composición de la dieta, sin embargo la selección de las presas no está de acuerdo a su identificación taxonómica, como tradicionalmente se hace para la descripción de la dieta, sino que está asociado a las características de estas como lo son la características de desplazamiento de las presas. El presente análisis permite identificar una diferenciación de dieta de los murciélagos principalmente de acuerdo al estrado de forrajeo (aéreo y recolector). Se observa que dentro del gremio de los murciélagos recolectores pueden reconocerse dos “subgremios”, los que se alimentan de artrópodos ápteros y los que se alimentan de insectos de vuelo rápido. Este resultado concuerda con la reciente propuesta teórica de Denzinger y Schnitzler (2013) en la que propone la existencia de dos gremios de murciélagos recolectores: activos y pasivos. No obstante para el grupo de los murciélagos aéreos identificamos sólo dos grupos: murciélagos que su dieta se compone principalmente de insectos de vuelo lento y murciélagos presentan consumo promedio de artrópodos de vuelo lento y de vuelo rápido.

En el caso de *Molossus*, de acuerdo con Schnitzler y Kalko (2001), pertenece al gremio de murciélagos aéreos de espacio no saturado, no obstante en el presente análisis basado en las características de las presas, se observa que presenta mayor afinidad de dieta con murciélagos recolectores y aéreos de espacio muy saturado. Esto puede deberse a la asignación de gremio que se realiza en base a la similitud morfológica y afinidad filogenética de las especies de murciélagos (Schöner, 1986 b; Aldridge y Rautenbach 1987; McKenzie y Rolfe, 1986; Paterson *et al.*, 2003; Giannini y Kalko, 2004). Estudios sobre ecolocación indican que *M. molossus* presenta llamados con características diferentes a la del resto de los murciélagos insectívoros, debido a que sus llamadas de aproximación son de mayor duración y de frecuencias más altas (Mora *et al.*, 2004). Estas características se asocian con una mejor capacidad de evaluación de la presa en términos de tamaño, forma, profundidad y la textura (Neuweiler, 1989), lo que puede explicar que el género *Molossus* se presente con patrones de composición de dieta diferentes al resto de los molósidos y de los murciélagos aéreos.

En los análisis de componentes principales de las especies del género *Myotis*, se encontró que la composición de la dieta de las especies de Centro América tiende a diferenciarse de las de Norte América. En el primer análisis se encontró que los murciélagos de Centro América se distinguen por presentar un menor consumo de Lepidóptera, además de no presentar en sus dietas organismos de Arachnida e Hymenoptera. En el segundo análisis se encontró que las mismas variables (artrópodos de vuelo lento y vuelo rápido) del análisis de los géneros de murciélagos explican la variación de la dieta de las especies de *Myotis*. No obstante, dado a que los murciélagos de este género son de hábitos aéreos en espacios saturados, es posible que la caza de arácnidos sólo se lleve a cabo a nivel de borde de la vegetación, y que sean consumidos en menor volumen por los murciélagos aéreos, pues es más probable que estos murciélagos sean más susceptibles de ser depredados por las arañas, al quedar atrapados en las grandes telarañas de la vegetación (Nyffeler y Knörnschild, 2013).

El análisis del género *Myotis*, basado en las características de los dos componentes principales, explica un mayor porcentaje de variabilidad que en el de las categorías taxonómicas de la dieta. Este análisis identificamos tres grupos que indican que los murciélagos de este género hacen uso diferencial del recurso trófico. El primero está integrado por *M. thysanodes*, *M. evotis*, *M. leibi*, *M. californicus* y *M. yumanensis* especies de Norte América, que presentan consumo promedio de artrópodos de vuelo lento y de vuelo rápido ($40 < 60$) y que presentan los valores más altos en el consumo de artrópodos ápteros ($2 < 17$). Dicho grupo corresponde a especies a las cuales se han observado que vuelan cerca de la vegetación (Whitaker *et al.*, 1977; Lacki *et al.*, 2007; Ober y Hayes, 2008). El segundo compuesto por *M. velifer*, *M. grescesens*, *M. septentrionalis*, *M. lucifugus*, *M. keenii* y *M. solidalis* de Norte América, además de *M. elegans*, *M. keasi*, *M. albescens*, *M. oxytis*, *M. riparius* de Centro América, cuya dieta se compone principalmente de artrópodos de vuelo rápido ($40 < 70$) y el consumo de artrópodos ápteros es nulo o bajo (≈ 0). Este grupo agrupa a aquellas especies que forrajean sobre la superficie del agua y capturan sus presas mediante el “arrastre” de presas (Denzinger y Schnitzler, 2013). El último grupo se integra por *M. volans*, *M. auriculus* y *M. austeriparius* de Norte América además de *M. nigricans* de Centro América, especies que presentan alto consumo de artrópodos de vuelo lento (> 70) especialistas en el consumo de polillas que se encuentran al borde de la vegetación (Carter *et al.*, 2003; Ober y Hayes, 2008; Feldhamer *et al.*, 2009).

Estos resultados concuerdan con lo propuesto por Denzinger y Schnitzler (2013), en referencia a que las especies del género *Myotis* presentar diferentes características de ecolocación, por lo que sus especies pueden presentar distintos hábitos de forrajeo.

9. CONCLUSIONES

Los murciélagos depredadores de artrópodos que pertenecen al mismo gremio, de acuerdo a las categorías de Schnitzler y Kalko (2001), no necesariamente presentan dietas similares, porque se observaron patrones en la composición de su dieta que permiten diferenciar a géneros que tienen diferente estrato de forrajeo (aéreo y recolector).

En general, el consumo de los distintos grupos de artrópodos es diferente entre los murciélagos de las regiones Norte y Centro América. El análisis taxonómico de la composición de la dieta, refleja que la mayor diferencia se encuentra en el consumo de Lepidoptera y Coleoptera. Los murciélagos de Centro América se caracterizan por un alto consumo de Coleoptera y los de Norte América por Lepidoptera. Además se advierte que los murciélagos de Norte América presentan un mayor consumo de Hemiptera e Hymenoptera, en cambio los de Centro América presentan mayor porcentaje de consumo de Diptera y Arachnida. En el análisis realizado con las características de las presas se obtuvo que la media de consumo entre los murciélagos de las dos regiones, es diferente en las variables de vuelo rápido, cuerpo muy esclerosado, cuerpo esclerosado y cuerpo blando. Estas diferencias pueden deberse a los patrones biogeográficos de la composición de la quiropterofauna, así mismo a las divergencias en la diversidad de artrópodos y disponibilidad de presas que existen entre Norte y Centro América.

En los análisis realizados se observó una baja agrupación entre los murciélagos que se consideraban pertenecientes al mismo gremio trófico, en especial en el análisis taxonómico de la composición de la dieta de las presas. En cambio con el análisis con base en las características de las presas, se observó que la mayoría de los murciélagos aéreos muestran una mayor afinidad en la composición de su dieta y se diferencian de los murciélagos que son considerados

de hábitos recolectores. La escasa agrupación observada entre los murciélagos del mismo gremio en el análisis taxonómico, puede deberse a que las estrategias de búsqueda de alimento, no definen completamente la composición taxonómica de la dieta de los murciélagos, sino que son los factores regionales los que pueden delimitar su composición. Por otro lado, el análisis de las características de las presas explica cómo son los patrones de la composición de la dieta, de acuerdo a la forma de ecolocación y al comportamiento de forrajeo, por lo que se encontró una marcada diferenciación entre las dietas de los murciélagos aéreos y los recolectores, así mismo los resultados del presente trabajo coinciden con la propuesta teórica actual de la existencia de dos gremios para los murciélagos recolectores.

La proporción de consumo de los órdenes de artrópodos es diferente entre los murciélagos de las dos regiones. Las dietas de murciélagos de Norte América, presentaron un mayor consumo promedio en el orden Lepidoptera, aunque en la dieta de estos también se incluye a organismos del orden Hymenoptera. En cambio en los de Centro América presentaron un mayor consumo de Coleoptera, pero en sus dietas no se tiene registro de Hymenoptera. También se encontró que las dietas entre los murciélagos de las dos regiones son diferentes en el consumo de artrópodos de vuelo rápido, de cuerpos blandos, esclerosados y muy esclerosados.

Los patrones de consumo observados entre los murciélagos de las dos regiones, son similares en los análisis a nivel de género y de especie, en ambos casos en los análisis de componentes principales coincidieron en que el consumo de Lepidoptera e Hymenoptera son variables de mayor aporte para explicar la variación de los datos. El análisis de las características de las presas coincidió en que las variables de presas de vuelo lento y áptero son las que explican la variación de los datos.

Los resultados presentados en este estudio derivaron de análisis de dieta a nivel de especie de género *Myotis* que nos indica que las especies que tradicionalmente se consideran del gremio aéreo de espacio saturado, hacen uso diferencial del recurso, por lo que pueden pertenecer a diferente gremio trófico.

10. RECOMENDACIONES

Se recomienda que para la conformación de gremios tróficos en murciélagos es necesario entender cómo se relacionan las características de ecolocación y el hábitat de forrajeo con la dieta de murciélagos. Para ello es preciso el empleo de nuevas técnicas moleculares para la descripción de la dieta, con la que se pueda determinar su composición a un nivel taxonómico más preciso, y a partir de la cual se puede realizar una categorización más fina de las presas, de acuerdo a sus características. También es necesario profundizar en la realización de trabajos experimentales para identificar cuáles son los mecanismos de ecolocación y morfológicos asociados a selección de las presas de acuerdo a sus características. Para de esta manera identificar cuáles son las principales características de los artrópodos que nos permitan entender cómo es la repartición y selección del recurso trófico en los murciélagos. Esto nos permitirá establecer una categorización de gremios tróficos para murciélagos que describa los parones de alimentación y que no se limite únicamente en una descripción del uso del hábitat que realizan durante el forrajeo.

11. LITERATURA CITADA

- Aldridge, H. D. J. N. y I. L. Rautenbach. 1987. Morphology, echolocation and resource partitioning in insectivorous bats. *The Journal of Animal Ecology* 56(3): 763-778.
- Anthony, E. L. P. y T. H. Kunz. 1978. Feeding strategies of the little brown bat, *Myotis lucifugus*, in southern New Hampshire. *Ecology* 58(4): 775-786.
- Arita, H. T. y M. B. Fenton. 1997. Flight and echolocation in the ecology and evolution of bats. *Trends in Ecology and Evolution* 12(2): 53-58.
- Arlettaz, R., N. Perrin y J. Hausser. 1997. Trophic resource partitioning and competition between the two sibling bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Journal of Animal Ecology* 66(6): 897-911.
- Ashrafi, S., Beck, A., M. Rutishauser, R. Arlettaz y F. Bontadina. 2011. Trophic niche partitioning of cryptic species of long-eared bats in Switzerland: implications for conservation. *European Journal of Wildlife Research* 57(4): 843-849.
- Barclay, R. M. y R. M. Brigham. 1991. Prey detection, dietary niche breadth, and body size in bats: why are aerial insectivorous bats so small? *The American Naturalist* 137(5): 693-703.
- Black, H. L. 1974. A north temperate bat community: structure and prey populations. *Journal of Mammalogy* 55(1): 138-157.
- Blaum, N., E. Mosner, M. Schwager y F. Jeltsch. 2011. How functional is functional? Ecological groupings in terrestrial animal ecology: towards an animal functional type approach. *Biodiversity and Conservation* 20(11): 2333-2345.
- Brack, V. y R. K. La Val. 1985. Food habits of the indiana bat in missouri. *Journal of Mammalogy* 66(2): 308-315.

- Belwood, J. J. y M. B. Fenton. 1976. Variation in the diet of *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Canadian Journal of Zoology* 54(10): 1674-1678.
- Best, L., B. A. Milam, T. D. Haas, W. S. Cvilitas y L. R. Saidak. 1997. Variation in diet of the gray bat (*Myotis grisescens*). *Journal of Mammalogy* 78 (2): 569-583.
- Bonaccorso, F. J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences* 24: 359-408.
- Boyles, J. G., P. M. Cryan, G. F. McCracken y T. H. Kunz. 2011. Economic importance of bats in agriculture. *Science* 332(6025): 41-42.
- Carter, T. C., M. A. Menzel, S. F. Owen, J. W. Edwards, J. M. Menzel y W. M. Ford. 2003 Food habits of seven species of bats in the allegheny plateau and ridge and valley of West Virginia. *Northeastern Naturalist* 10(1): 83-88.
- Clare, E. L., E. E. Fraser, H. E. Braid, M. B. Fenton y P. D. N. Hebert. 2009. Species on the menu of a generalist predator, the eastern red bat (*Lasiurus borealis*): using a molecular approach to detect arthropod prey. *Molecular Ecology* 18(11): 2532–2542.
- Clarke, F. M., D. V. Pio y P. A. Racey. 2005. A comparison of logging systems and bat diversity in the Neotropics. *Conservation Biology* 19(4): 1194-1204.
- Clare, E. L., B. R., Barber, B. W. Sweeney, P. D. N. Hebert y M. B. Fenton. 2011. Eating local: influences of habitat on the diet of little brown bats (*Myotis lucifugus*). *Molecular Ecology* 20(8): 1772–1780.
- Cleveland, C. J., M. Betke, P. Federico, J. D. Frank, T.G. Hallam, J. Horn, J. D. López Jr, G. F. McCracken, R. A. Medellín, A. Moreno-Valdez, C. G. Sansone, J. K. Westbrook y T. H. Kunz. 2006. Economic value of the pest control service provided by Brazilian free-tailed bats in south-central Texas. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4(5): 238-243.

- Debelica, A., A. K. Matthews y L. K. Ammerman. 2006. Dietary study of big free-tailed bats (*Nyctinomops macrotis*). *The Southwestern Naturalist* 51(3): 414-418.
- Dechman, D. K., N. K. Safi y M. J. Vonhof. 2006. Matching morphology and diet in the disc-winged bat *Thyroptera tricolor* (Chiroptera). *Journal of Mammalogy* 87(5): 1013-1019.
- Denzinger, A. y H. U. Schnitzler. 2013. Bat guilds, a concept to classify the highly diverse foraging and echolocation behaviors of microchiropteran bats. *Frontiers in Physiology* 4: 1-15.
- Easterla, D. A. y J. O. Whitaker. 1972. Food habits of some bats from big Bend national park, Texas. *Journal of Mammalogy* 53(4): 887-890.
- Emrich, M. A., E. L. Clare, W. O. Symondson, S. E. Koenig y M. B. Fenton. 2013. Resource partitioning by insectivorous bats in Jamaica. *Molecular Ecology*. doi: 10.1111/mec.12504.
- Escalante, T., J. J. Morrone y G. Rodríguez-Tapia. 2013. Biogeographic regions of North American mammals based on endemism. *Biological Journal of the Linnean Society*. doi: 10.1111/bij.12142
- Feldhamer, G. A., J. O. Whitaker, J. K. Krejca y S. J. Taylor. 1995. Food of the evening bat (*Nycticeius humeralis*) and red bat (*Lasiurus borealis*) from southern Illinois *Transaction of the Illinois state academy of Science* 88(3-4): 139-143.
- Fenton, M. B. 1974. Feeding ecology of insectivorous Bats. *Bios* 45(1): 3-15.
- Fenton, M. B. 1982. Echolocation, Insect hearing, and feeding ecology of insectivorous bats. pp 261-285 En: Kunz, T. H ed. *Ecology of Bats*. Plenum press. New York.
- Fenton, M. B. 1989. The foraging behavior and ecology of animal-eating bats. *Canadian Journal of Zoology* 68(3): 411-422.
- Fenton, M. B. 1990. The foraging behavior and ecology of animal eating bats. *Canadian Journal of Zoology* 68(3): 411-422.

- Fenton, M. B. y G. P. Bell. 1979. Echolocation and feeding behavior in four species of *Myotis* (Chiroptera). *Canadian Journal of Zoology* 57(6):1271-1277.
- Fenton, M. B. y J. H. Fullard. 1981. Moth hearing and the feeding strategies of bats. *American Scientist* 69(3): 266-275.
- Fenton, M. B., I. L. Rautenbach, J. Rydell, H. T. Arita, J. Ortega, S. Bouchard, M. D. Hovorka, B. Lim, E. Odgren, C. V. Portfors, W. M. Scully, D. M. Syme y M. J. Vonhof. 1998. Emergence, echolocation, diet and foraging behavior of *Molossus ater* (Chiroptera: Molossidae). *Biotropica* 30(2): 314-320.
- Fenton, M. B., J. O. Whitaker, M. J. Vonhof, J. M. Waterman, W. A. Aguiar, J. E. Baumgarten, S. Bouchard, D. M. Faria, C. V. Portfors, N. I. L. Rautenbach, W. Scully y M. Zortea. 1999. The diet of bats from Southeastern Brazil: the relation to echolocation and foraging behaviour. *Revista Brasileira de Zoologia* 16(4): 1081-1085.
- Findley J. S. y E. Wilson. 1982. Ecological significance of chiropteran morphology. pp. 243-260. En: Kunz T. H. ed. *Ecology of bats*. Plenum Press, New York.
- Freeman, P. W. 1981. Correspondence of food habits and morphology in insectivorous bats. *Journal of Mammalogy* 62(1): 166-173.
- Freeman, P. W. 2000. Macroevolution in microchiroptera: recoupling morphology and ecology with phylogeny. *Mammalogy Papers: University of Nebraska State Museum* 2: 317-335.
- Giannini, N. P. y E. K. V. Kalko. 2004. Trophic structure in a large assemblage of phyllostomid bats in Panama. *Oikos* 105(2): 209-220.
- Grossman, G. D., D. M. Nickerson y M. C. Freeman. 1991. Principal component analyses of assemblage structure data: utility of tests based on eigenvalues. *Ecology* 72(1): 341-347.
- Hammond, P. M. y B. Groombridge. 1992. Global biodiversity: status of the Earth's living resources. *Global Biodiversity: Status of the Earth's Living Resources*.

- Hamilton, A. J., Y. Basset, K. K. Benke, P. S. Grimbacher, S. E. Miller, V. Novotný y J. D. Yen. 2010. Quantifying uncertainty in estimation of tropical arthropod species richness. *The American Naturalist* 176(1): 90-95.
- Holderied, M., C. Korine y T. Moritz, T. 2011. Hemprich's long-eared bat (*Otonycteris hemprichii*) as a predator of scorpions: whispering echolocation, passive gleaning and prey selection. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 197(5): 425-433.
- Howell, D. J. and, D. Burch. 1974. Food habits of some Costa Rican bats. *Revista de Biología Tropical* 21(2): 281-294.
- Humphrey, S. R., F. J. Bonacorso y T. L. Zinn. 1983. Guild Structure of Surface-Gleaning Bats in Panamá. *Ecology* 64(2): 284-294.
- Hutchinson, G. E. 1957 Population studies animal ecology and demography concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 22: 415-427.
- Hutson, A. M. y S. P. Mickleburgh (Eds.). 2001. *Microchiropteran bats: global status survey and conservation action plan* (Vol. 56). IUCN.
- Jackson, D. A. 1993. Stopping rules in principal components analysis: a comparison of heuristical and statistical approaches. *Ecology* 74(8): 2204-2214.
- James, F. C., y C. E. McCulloch. 1990. Multivariate analysis in ecology and systematics: panacea or Pandora's box? *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 129-166.
- Johnston, D. S. y M. B. Fenton. 2001. Individual and population level variability in diets of pallid bats (*Antrozous pallidus*). *Journal of Mammalogy* 82(2): 362-373.
- Johson, J. B. y J. E. Gates. 2007. Food Habits of *Myotis leibii* during Fall Swarming in West Virginia. *Northeastern Naturalist* 14(3): 317-322.
- Kaiser, H. F. 1958. The varimax criterion for analytic rotation in factor analysis. *Psychometrika*, 23(3): 187-200.

- Kalko, E. K. V., C. O. Handley y D. Handley Jr. 1996. Organization, diversity and longterm dynamics of a neotropical bat community. Pp503–553 En: Cody M, Smallwood J, eds. Long-term Studies in Vertebrate Communities. Los Angeles: Academic Press.
- Kalko E. K. V. y H. U. Schnitzler. 1998. How echolocating bats approach and acquire food. pp 197–204. En. Kunz T. H. y P. A. Racey eds. Bat Biology and Conservation. Washington. Smithsonian Institution Press.
- Klingbeil, B. T. y M. R. Willig. 2009. Guild-specific responses of bats to landscape composition and configuration in fragmented Amazonian rainforest. Journal of Applied Ecology. doi: 10.1111/j.1365-2664.2008.01594.x
- Kober, R. y H. U. Schnitzler. 1990. Information in sonar echoes of fluttering insects available for echolocating bats. The Journal of the Acoustical Society of America 87(2): 882-896.
- Kremen, C., R. K. Colwell, T. L. Erwin, D. D. Murphy, R. F. Noss y M. A Sanjayan. 1993. Terrestrial arthropod assemblages: their use in conservation planning. Conservation Biology 7(4): 796–808.
- Kunz, T. H. 1974. Feeding ecology of a temperate insectivorous bat (*Myotis velifer*). Ecology 55(4): 693-711.
- Kunz, T. H. y J.O. Whitaker Jr. y M. D. Wadanoli. 1995. Dietary energetics of the insectivorous Mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis*) during pregnancy and lactation. Oecologia 101(4): 407-415.
- Kunz, T. H., E. Braun, E., D. Bauer, T. Lobova y T. H. Fleming. 2011. Ecosystem services provided by bats. Annals of the New York Academy of Sciences 1223(1): 1-38.
- Kurta, A. y J. O. Whitaker. 1998. Diet of the endangered indiana bat (*Myotis sodalis*) on the northern edge of its range. The American Midland Naturalist 140(2): 280-286.
- Lacki, M. J., J. S. Johnson, L. E. Dodd y D. Baker. 2007. Prey consumption of insectivorous bats in coniferous forests of North-Central Idaho. Northwest Science 81(3): 199-205.

- Laval, R. K. y M. L. Laval. 1980. Ecological studies and management of Missouri bats, with emphasis on cave-dwelling species. Missouri Department of Conservation Terrestrial Series. 53 pp.
- Landres, P. B. y J. A. MacMahon. 1980. Guilds and community organization: analysis of an oak woodland avifauna in Sonora, Mexico. *The Auk* 97(2): 351-365.
- Lee Y-F. y F. MacCracken. 2004. Flight Activity and food habits of three species of *Myotis* bats (Chiroptera: Vespertilionidae) in Sympatry. *Zoological Studies* 43(3): 589-597.
- Lee Y-F. y F. MacCracken. 2005. Dietary variation of brazilian free-tailed bats links to migratory populations of pest insects. *Journal of Mammalogy* 86(1): 67-76.
- Lenhart, P. A., V. Mata-Silva y D. Johnson. 2010. Foods of the pallid bat, *Antrozous pallidus* (Chiroptera: Vespertilionidae), in the Chihuahuan desert of Western Texas. *The Southwestern Naturalist* 55(1): 110-115.
- López-González, C., S. J. A. Lozano, R. D. Stevens y C. L. Higgins. 2012. Metacommunity analysis of Mexican bats: environmentally mediated structure in an area of high geographic and environmental complexity. *Journal of Biogeography*. doi: 10.1111/j.1365-2699.2011.02590.x
- MacNally, R. C. 1983. On assessing the significance of interspecific competition to guild structure. *Ecology* 64(6): 1646-1652.
- McKenzie, N. L. y J. K. Rolfe. 1986. Structure of bat guilds in the Kimberley mangroves Australia. *Journal of Animal Ecology* 55(2): 401-420.
- Marquardt, S. R. y J. R. Choate. 2009. Influence of thermal environment on food habits of female cave *Myotis* (*Myotis velifer*). *The Southwestern Naturalist* 54(2): 166-175.
- Matews, A. K., S. A. Neiswenter y L. K. Ammerman. 2010. Trophic ecology of the free-tailed bats *Nyctinomops femorosaccus* and *Tadarida brasiliensis*

- (Chiroptera: Molossidae) in Big Bend National Park, Texas. *The Southwestern Naturalist* 55(3): 340-346.
- Moosman, P. R., H. H. Tomas y J. P. Veilleux. 2007. Food habits of eastern small-footed bats (*Myotis leibii*) in New Hampshire. *The American Midland Naturalist* 158(2): 354-360.
- Neuweiler, G. 1989. Foraging ecology and audition in echolocating bats. *Trends in Ecology and Evolution* 4(6): 160-166.
- Norberg, U. M. y J. M. V. Rayner. 1987. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 316(1179): 335-427.
- Nyffeler, M. y M. Knörnschild. 2013. Bat predation by spiders. *PLoS ONE* 8(3): e58120. doi:10.1371/journal.pone.0058120
- Ober, H. K. y P. Hayes. 2008. Prey selection by bats in forests of Western Oregon. *Journal of Mammalogy* 89(5): 1191-1200.
- Parker, K. C., A. J. Par y T. R. Vale. 2001. Vertebrate feeding guilds in California's Sierra Nevada: relations to environmental condition and change in spatial scale. *Annals of the Association of American Geographers* 91(2): 245-262.
- Peixoto, F. P., P. H. P. Braga, M. V. Cianciaruso, J. A. F. Diniz-Filho y D. Brito. 2014. Global patterns of phylogenetic beta diversity components in bats. *Journal of Biogeography* 41(4): 762-772.
- Poff, N. L., J. D. Olden, N. K. Vieira, D. S. Finn, M. P. Simmons y B. C. Kondratieff. 2006. Functional trait niches of North American lotic insects: traits-based ecological applications in light of phylogenetic relationships. *Journal of the North American Benthological Society* 25(4): 730-755.
- Proches, S. 2005. The world's biogeographical regions: cluster analyses based on bat distributions. *Journal of Biogeography* 32(4): 607-614.
- Proches, S. y S. Ramdhani. 2012. The world's zoogeographical regions confirmed by cross-taxon analyses. *Bioscience* 62(3): 260-270.

- Presley, S. J. y M. R. Willig. 2010. Bat metacommunity structure on Caribbean islands and the role of endemics. *Global Ecology and Biogeography*. doi: 10.1111/j.1466-8238.2009.00505.x
- Razak, K. A., W. Shen, T. Zumsteg y Z. M. Fuzessery. 2006. Parallel thalamocortical pathways for echolocation and passive sound localization in a gleaning bat, *Antrozous pallidus*. *The Journal of Comparative Neurology* 500(2): 322-338.
- Root, R. B. 1967. The niche pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37(4): 317-350.
- Ross, A. 1961. Notes on food habits of bats. *Journal of Mammalogy* 42(1): 66-71.
- Ruxton, G. D. 2006. The unequal variance t-test is an underused alternative to Student's t-test and the Mann–Whitney U test. *Behavioral Ecology* 17(4): 688-690.
- Saunders, M. B y Barclay R. M. R. 1992. Ecomorphology of insectivorous bats: a test of predictions using two morphologically. *Ecology* 7(4): 1335-1345.
- Simberloff, D. y T. Dayan. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* (22): 115-143
- Schipper, J., J. S. Chanson, F. Chiozza, N. A. Cox, M. Hoffmann, V. Katariya y P. S. Hammond. 2008. The status of the world's land and marine mammals: diversity, threat, and knowledge. *Science* 322(5899): 225-230.
- Schnitzler, H. U. y E. K. V. Kalko. 2001. Echolocation by insect-eating bats. *Bioscience* 51(7): 557-569.
- Schöner, T. W. 1970. Non-synchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology* 51: 408-418.
- Schöner, T. W. 1974a. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185(4145): 27-37.
- Schöner, T. W. 1974b. The compression hypothesis and temporal resource partitioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 71(10): 4169-4172.

- Schöner, T. W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *American Naturalist* 122(2): 240-285.
- Schöner, T.W. 1986a. Resource partitioning. *Community ecology. Pattern and process* pp. 91-126. En: Kikkawa, J., and D. J. Anderson. Blackwell Scientific Publications, Victoria.
- Schöner, T. W. 1986b. Overview: kinds of ecological communities-ecology becomes pluralistic. En *Community Ecology*, ed. J. Diamond T. J. Case New York: Harper and Row.
- Schmidt, S. 1988. Evidence for a spectral basis of texture perception in bat sonar. *Nature* 331: 617-619.
- Stork, N. E. 1993. How many species are there? *Biodiversity and Conservation* 2(3): 215-232.
- Trautwein, M. D., B. M. Wiegmann, R. Beutel, K. M. Kjer y D. K. Yeates. 2012. Advances in insect phylogeny at the dawn of the postgenomic era. *Annual Review of Entomology* 57: 449-468.
- Valdez, E. W. y P. M. Cryan. 2009. Food habits of the hoary bat (*Lasiurus cinereus*) during spring migration through New Mexico. *The Southwestern Naturalist* 54(2): 195-200.
- Waters, D. A. y G. Jones. 1995. Echolocation call structure and intensity in five species of insectivorous bats. *The Journal of Experimental Biology* 198(2): 475-489.
- Whitaker, J. O. Jr. 1972. Food habits of bats from Indiana. *Canadian Journal of Zoology* 50(6): 877-883.
- Whitaker, J. O. Jr., C. Maser y L. E. Keller. 1977. Food habits of bats of western Oregon. *Northwestern Science*. 5(1): 46-55.
- Whitaker, J. O. Jr. y J. S. Findley. 1980. Foods eaten by some bats from Costa Rica and Panama. *Journal of Mammalogy* 61(3): 540-544
- Whitaker, J. O. Jr., C. S. Maser y P. Cross. 1981. Foods of Oregon silver-haired bats, *Lasionycteris noctivagans*. *Norhwest Science* 55(1): 75-77.

- Whitaker, J. O. 1988. Food habits analysis of insectivorous bats. En T. H. Kunz (Ed.), Ecological and behavioral methods for the study of bats. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 171-189 pp.
- Whitaker, J. O. Jr. y B. Lawhead. 1992. Foods of *Myotis lucifugus* in a maternity colony in central Alaska. *Journal of Mammalogy* 73(3): 646-648.
- Whitaker, J. O. Jr. 2004. Prey selection in a temperate zone insectivorous bat community. *Journal of Mammalogy* 85(3): 460–469.
- Willig, R., y M. P. Moulton. 1989. The role of stochastic and deterministic processes in structuring neotropical bat communities. *Journal of Mammalogy* 70(2): 323-329.
- Wilson, D. E. 1973. Bat faunas: a trophic comparison. *Systematic Zoology* 22(1): 14-29.
- Zeng, J., N. Xiang, L. Jiang , G. Jones, Y. Zheng, B. Liu y S. Zhang. 2011. Moth wing scales Slightly increase the absorbance of bat echolocation calls. *PLoS ONE* 6(11): e27190. doi:10.1371/journal.pone.0027190

12. ANEXO I

Media y desviación estándar de los Órdenes y tipos de presas consumidas por los géneros de murciélagos de Norte y Centro América.

Genero	Dieta	Gremio	No. Sp	Áptero		Vuelo lento		Vuelo rápido		Cuerpo muy esclerotizado		Cuerpo esclerotizado		Cuerpo blando		Lepidoptera		Coleoptera		Diptera		Hemiptera		Homoptera		Hymenoptera		Orthoptera		Other*				
				Media	DS	Media	DS	Media	DS	Media	DS	Media	DS	Media	DS	Media	DS	Media	DS	Media	DS	Media	DS	Media	DS	Media	DS	Media	DS	Media	DS	Media	DS	
Norte América	<i>Antrozous</i>	A	R (MS)	1	5	10.3 2	9.6 3	35.8 4	19.0 4	50.7 4	32.0 8	81.2 4	11.7 3	9.26	9.63	6.40	6.38	6.40	6.38	49.6 2	32.7 0	0.14	0.13	0.54	1.21		0.44	0.67	28.5 4	22.7 7	11.2 2	10.2 6		
	<i>Corynorhinus</i>	A	R (MS)	1	3	1.33	2.3 1	95.6 0	3.84	2.00	2.65	2.00	2.65	1.33	2.31	95.6 0	3.84	95.6 0	3.84	2.00	2.65											1.33	2.31	
	<i>Eptesicus</i>	A	A (S)	1	9	0.01	0.0	19.3 3	22.2 4	75.1 0	17.4 2	68.0 6	23.9 9	10.5 4	13.5 6	15.8 1	20.5 1	15.8 1	20.5 1	56.1 3	21.1 4	2.43	5.11	8.14	7.66	2.10	4.33	6.29	13.8 4	0.12	0.33	3.38	5.33	
	<i>Euderma</i>	A	R (MS)	1	1		97.1 0		2.70		2.70					97.1 0		97.1 0		2.70														
	<i>Eumops</i>	A	A (NS)	2	3		53.4 0	41.0 3	46.0 0	41.0 7	46.7 7	37.9 0	19.3 3	33.4 9	33.3 0	40.3 6	33.3 0	40.3 6	19.3 3	24.5 8		3.33	5.77	4.00	6.93	19.3 3	33.4 9	20.1 0	10.5 2					
	<i>Idionycteris</i>	A	R (MS)	1	2		92.0 5	11.2 4	5.70	8.06			5.70	8.06	92.0 5	11.2 4	92.0 5	11.2 4								5.70	8.06							
	<i>Lasionycteris</i>	A	A (NS)	1	6	0.53	1.2 1	62.4 5	21.4 0	30.1 0	20.4 8	21.8 2	22.3 2	16.9 3	11.1 3	54.2 3	25.5 9	54.2 3	25.5 9	5.07	5.86	9.58	9.45	5.77	8.12	8.92	10.4 6	0.77	1.16	0.32	0.52	8.38	7.30	
	<i>Lasurus</i>	A	A (NS)	2	1		62.8 8	35.9 5	34.6 2	31.7 7	32.9 1	32.3 4	5.81	12.1 0	58.7 8	37.8 7	58.7 8	37.8 7	14.2 4	20.0 3	2.87	6.83	2.43	4.61	13.6 5	25.2 8	1.43	2.04	0.53	1.46	3.57	7.41		
	<i>Mormoops</i>	A	A (S)	1	1		100									100		100																
	<i>Myotis</i>	A	A (S)	1	5	2.06	5.6 3	46.7 4	21.5 8	43.2 4	19.1 9	29.5 6	19.5 2	25.4 7	17.8 9	37.0 1	22.7 2	34.9 1	22.7 5	16.2 3	14.3 8	18.6 8	15.7 4	2.58	3.74	3.08	5.32	2.67	6.98	0.64	2.39	13.2 5	17.2 4	
	<i>Nycticeius</i>	A	?	1	3		7.50	2.21	91.4 7	2.72	90.6 0	2.86	5.50	0.36	2.87	2.72	2.87	2.72	60.3 3	7.65	2.20	3.14	8.93	3.79	18.0 3	4.63	1.97	1.95	0.23	0.40	4.40	4.98		
	<i>Nyctinomops</i>	A	A (NS)	2	8		66.0 4	31.9 2	33.8 1	33.2 6	26.5 1	30.6 7	8.90	17.8 1	64.4 4	31.6 6	64.4 4	31.6 6	7.81	9.42	2.34	5.20	15.8 8	20.8 5	1.38	2.33	6.41	16.5 4	1.45	2.50	0.15	0.42		
<i>Parastrellus</i>	A	A (S)	1	2		60.9 0	55.3 0	34.7 5	49.1 4	26.4 5	37.4 1	8.30	11.7 4	60.9 0	55.3 0	60.9 0	55.3 0	8.35	11.8 1						18.1 0	25.6 0	8.30	11.7 4						
<i>Perimyotis</i>	A	A (S)	1	4		26.1 5	24.4 0	68.0 8	18.6 9	59.1 3	18.0 4	28.0 8	15.2 7	7.03	7.35	7.03	7.35	19.0 3	11.6 5	19.4 5	10.1 2	1.18	1.63	19.8 0	15.7 1	8.63	8.74			19.1 3	25.5 9			
<i>Tadarida</i>	A	A (NS)	1	9		48.9 7	32.7 1	46.8 7	32.8 2	38.3 3	30.4 3	9.23	15.3 2	48.3 8	33.1 3	48.2 3	33.2 2	14.8 2	12.2 1	2.02	5.12	20.0 3	27.6 3	2.97	5.13	7.01	11.3 3	0.21	0.63	0.53	1.15			
Centro América	<i>Macrophyllum</i>	A	R (MS)	1	1	28.3 0		4.20		66.5 0		20.0 0		74.8 0		4.20		4.20		15.0 0		46.5 0		5.00								28.3 0		
	<i>Micronycteris</i>	A	R (MS)	2	2		6.85	2.05	86.6 0	5.23	53.3 5	41.7 9	33.2 5	36.5 6	6.85	2.05	6.85	2.05	53.3 5	41.7 9	33.2 5	36.5 6												
	<i>Mimon</i>	F	R (MS)	2	2	1.05	1.4 8	5.10	7.21	80.6 0	7.92	76.1 5	1.63	5.50	7.78	5.10	7.21	5.10	7.21	76.1 5	1.63	4.45	6.29									1.05	1.48	
	<i>Molossus</i>	A	A (NS)	2	2		2.15	3.04	91.1 0	12.5 0	82.0 1	11.3 1	9.10	1.27	2.15	3.04	2.15	3.04	82.0 0	11.3 1	7.15	4.03				0.55	0.78					1.40	1.98	
	<i>Myotis</i>	A	A (S)	6	6		50.0 0	23.2 5	44.4 2	20.3 4	31.5 0	25.7 7	16.0 8	22.2 3	46.8 9	26.5 3	46.8 9	26.5 3	28.3 7	22.3 9	15.2 5	22.8 1				0.83	2.04	3.17	7.76					
	<i>Noctilio</i>	P	Ar (S)	1	1		15.0 0		85.2 0		63.9 0		21.3 0		15.0 0		15.0 0		53.8 0		21.3 0		6.30		3.80									
	<i>Phyllostomus</i>	O	R (MS)	2	2			89.9 5		3.32	81.8 0	0.71	8.15	2.62					62.6 5	17.4 7	8.15	2.62	3.15	4.45	16.0 0	22.6 3								
	<i>Pteronotus</i>	A	A (MCS)	1	1		10.5 0		84.4 0		84.7 0		4.70		5.50		5.50		79.7 0		4.00					0.70		5.00						
	<i>Tonatia</i>	F	R (MS)	2	2	20.7 5	0.0 7	2.70	3.54	73.0 5	4.17	75.6 5	0.49	20.7 5	0.07	0.10	0.14	0.10	0.14	46.8 5	4.03			1.05	1.48	25.1 5	9.69		2.60	3.68	20.7 5	0.07		
<i>Trachops</i>	O	R (MS)	1	2	0.15	0.2 1	11.2 5	1.77	31.6 0	13.2 9	39.4 0	16.4 0	3.60	4.67					19.5 0		7.78	3.45	4.88			8.65	10.3 9			11.2 5	1.77	0.15	0.21	

13. ANEXO II

Media y desviación estándar de los Órdenes y tipos de presas consumidas por las especies del género *Myotis* de Norte y Centro América.

Especie	Género	N		Aptero		Vuelo lento		Vuelo rápido		Cuerpo muy esclerosado		Cuerpo esclerosado		Cuerpo blando		Lepidoptera		Coleoptera		Diptera		Hemiptera		Homoptera		Hymenoptera		Arachnida		Trichoptera		Other*					
		Media	DS	Media	DS	Media	DS	Media	DS	Media	DS	Media	DS	Media	DS	Media	DS	Media	DS	Media	DS	Media	DS	Media	DS	Media	DS	Media	DS	Media	DS	Media	DS				
Norte América	<i>Myotis auricularis</i>	A	(s)	1	0	90		20		20		0		90		90		20		0		0		0		0		0		0		0					
	<i>Myotis austroriparius</i>	A	(s)	1	0	73		26		74		11		14		14		1		11		14		0		0		0		59		0					
	<i>Myotis californicus</i>	A	(s)	4	2.4	3.4	56	33	51	17	31	29	32	31	47	34	47	34	23	31	23	27	2	2	2.9	0	0.5	1	2.4	2	4	3.4	4	5.9	6	6.2	
	<i>Myotis evotis</i>	A	(s)	2	3	8	47	0.2	39	9.8	36	9.5	23	14	35	1.1	35	1.1	19	11	3	0.4	4	2.3	3	0.4	1	0.3	10	13	2	8	5	0.8	9	0.1	
	<i>Myotis grisescens</i>	A	(s)	1	0.6	0.7	33	14	42	12	14	6.8	28	10	33	14	32	14	10	6.7	5	5	7	1.2	7	1.4	6	0.9	6	0.7	0	0	3	2			
	<i>Myotis keenii</i>	A	(s)	1	0		51		46		26		23		48		48		21		20		0		2		2		6		0		3	0			
	<i>Myotis leibii</i>	A	(s)	2	3.2	4.5	55	10	39	4.6	14	10	32	5	7	3.5	4	52	8.7	4	8.7	3	9.6	7	4.3	6	0.6	1	0.1	3	0.1	2	4.5	1	1.4	6	3.5
	<i>Myotis lucifugus</i>	A	(s)	0	0.7	2.2	46	17	44	19	32	20	28	17	30	23	22	18	10	8.7	7	16	3	2.1	5	6.9	1	4.1	7	2.2	1	11	11	2	5		
	<i>Myotis septentrionalis</i>	A	(s)	3	0.7	1.2	39	14	54	21	39	6.4	27	18	27	6.2	26	5.6	24	4.8	22	14	1	1.5	2	2.9	3	4.2	7	1.2	7	11	8	2.3			
	<i>Myotis sodalis</i>	A	(s)	6	0.1	0.2	47	28	51	25	41	11	25	18	31	23	30	22	17	8.1	4	15	4	17	3	7	1	10	19	0	15	20	1	4	2.4		
	<i>Myotis thysanodes</i>	A	(s)	3	7	5	16	14	48	9.9	25	21	32	14	18	15	40	9.2	1	2	1	0	0	7	2.9	3	11	3	0.6	7	5	7	1.2	8	9.3		
	<i>Myotis velifer</i>	A	(s)	3	0	0.1	20	69	12	58	7	12	11	20	18	20	18	44	9	6	8.3	5	6.8	6	10	2	3	5	4.4	0	0.1	4	0.7	3	0.5		
	<i>Myotis volans</i>	A	(s)	3	0	0.1	76	20	19	20	18	19	2	74	23	74	23	16	15	6	9	1.6	7	2.9	0	0.1	4	0.6	0	0.1	0	1.7	2	2			
	<i>Myotis yamane</i>	A	(s)	4	2.8	5.5	48	37	19	13	39	5	30	19	29	20	8	11	24	1	18	3	0	0	0	0	2	2	10	13	7	2	8.9				
	<i>Myotis albescentis</i>	A	(s)	1	0	40	45	35	10	40	40	40	40	40	35	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
	<i>Myotis elegans</i>	A	(s)	1	0	40	60	0	60	40	40	40	40	40	0	60	0	60	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
	<i>Myotis keaysi</i>	A	(s)	1	0	34	53	48	5	34	34	34	34	48	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
	<i>Myotis nigricans</i>	A	(s)	1	0	95	5	0	5	95	95	95	95	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
	<i>Myotis oxyotis</i>	A	(s)	1	0	55	45	45	0	55	55	55	45	45	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
	<i>Myotis riparius</i>	A	(s)	1	0	36	58	61	16	17	17	17	17	17	42	16	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19	19			