



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

**ANÁLISIS FUNCIONAL Y TAXONÓMICO DE
LA SEGREGACIÓN DEL GREMIO TRÓFICO
EN MURCIÉLAGOS DEPREDADORES DE
ARTRÓPODOS**

TESIS

Que para obtener el grado de

Doctor en Ciencias

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

Presenta

Cintya Araceli Segura Trujillo

La Paz, Baja California Sur, marzo 2019

ACTA DE LIBERACIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 13 horas del día 1 del Mes de Marzo del 2019, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

"ANÁLISIS FUNCIONAL Y TAXONÓMICO DE LA SEGREGACIÓN DEL GREMIO TRÓFICO EN MURCIÉLAGOS DEPREDADORES DE ARTRÓPODOS"

Presentada por el alumno:

Cintya Araceli Segura Trujillo

Aspirante al Grado de DOCTOR EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACIÓN DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACIÓN EN Ecología

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

LA COMISIÓN REVISORA

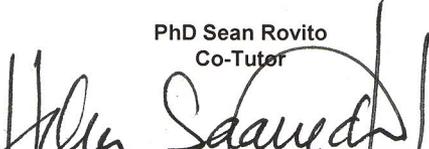

Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda
Director de Tesis


PhD. Michael R. Willig
Co-Tutor


Dr. Pedro Peña Garcillán
Co-Tutor


Dr. Sergio Ibáñez Bernal
Co-Tutor


PhD Sean Rovito
Co-Tutor


Dra. Norma Yolanda Hernández Saavedra,
Directora de Estudios de Posgrado y
Formación de Recursos Humanos

Conformación de Comités

Comité tutorial

Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C.
Director de Tesis

PhD. Michael R. Willig
University of Connecticut
Co-tutor

Dr. Pedro Peña Garcillán
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C.
Co-tutor

Dr. Sergio Ibáñez Bernal
Instituto de Ecología, A.C.
Co-tutor

PhD. Sean Rovito
Laboratorio Nacional de Genómica para la Biodiversidad, CINVESTAV
Co-tutor

Comité revisor de tesis

Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda

PhD. Michael R. Willig

Dr. Pedro Peña Garcillán

Dr. Sergio Ibáñez Bernal

PhD. Sean Rovito

Jurado de examen de grado

Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda

PhD. Michael R. Willig

Dr. Pedro Peña Garcillán

Dr. Sergio Ibáñez Bernal

PhD. Sean Rovito

Suplentes

Dr. Gustavo Alberto Arnaud Franco

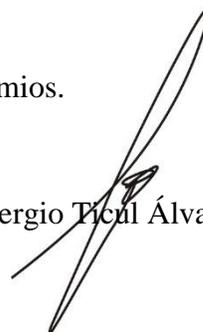
Dra. Patricia Galina Tessaro

Resumen

La coexistencia entre especies se facilita mediante el uso diferencial del recurso, consecuentemente se clasifica a las especies de acuerdo a las similitudes o disimilitudes en la composición de su dieta. Los murciélagos se han clasificado tradicionalmente en gremios tróficos que incluyen tres componentes: tipo de hábitat; modo de forrajeo; y tipo de dieta. La clasificación de estos gremios se ha basado en las características de la morfología del ala y de los llamados de ecolocación, debido a la falta de información de ecología para la mayoría de las especies la asignación del gremio se realiza por asignación filogenética. Los estudios sobre segregación en la composición de la dieta se han limitado al análisis de la descripción taxonómica de la dieta. Sin embargo, los murciélagos seleccionan a sus presas por sus características (*e. g.* dureza y desplazamiento) El principal objetivo fue determinar taxonómica y funcionalmente cómo es la segregación del recurso trófico entre diferentes especies de murciélagos artropodófagos. Para cumplir con este objetivo se exploraron tres puntos de análisis: 1) Repartición del recurso trófico entre especies de diferentes gremios, 2) Diferenciación del ecomorfotipo en los murciélagos del género *Myotis*; 3) Diferencia interespecífica en el consumo de culícidos por especies de murciélagos de diferentes familias y gremios tróficos en diferentes ambientes del Neotrópico. Los dos primeros trabajos se realizaron con base a recopilación de información disponible de composición de la dieta y medidas somáticas de los murciélagos para el caso de las especies del género *Myotis*. En el tercer caso se realizó trabajo de campo para la toma de muestras de excretas para la secuenciación masiva de los artrópodos consumidos por los murciélagos, con base en el ADN de las presas. Los murciélagos se alimentan de otras clases de artrópodos, además de la clase Insecta, se reporta para diferentes especies el consumo de las clases Arachnida y Chilopoda. Los análisis realizados con las características de las presas explican mejor los patrones de segregación del recurso trófico. Se encontró correlación entre el ecomorfotipo de murciélagos del género *Myotis* y las características de desplazamiento y dureza de las presas. Reportamos el consumo de culícidos en murciélagos de diferentes hábitos de forrajeo (excepto en los recolectores). En conclusión, las categorías de gremios indican el estrato y tipo de. Sin embargo, para ello es necesario considerar las características de las presas (asociadas a su susceptibilidad a la depredación) para entender a mayor profundidad los patrones de repartición del recurso trófico en los murciélagos artropodófagos.

Palabras clave: Artrópodos, Chiroptera, Ecología trófica, Gremios.

Vo. Bo. Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda



Summary

Species coexistence is facilitated by a differential use of the resources, consequently species are classified to the species according to the similarities or dissimilarities in the use of food. Bats were traditionally classified into trophic guilds that include three components: habitat type; foraging mode; and diet composition. Traditional guild classification was often based on the characteristics of the wing morphology and echolocation, due to the lack of autecological information of most bat species. Studies on segregation in dietary composition in general have been limited to the analysis of the taxonomic description of the diet. However, in bats select prey by their characteristics for example, hardness and vagility. The main objective was to determine taxonomic and functional differentiation among species of arthropodophagous bats. To accomplish this goal, three analytical focus were explored: 1) Partitioning of trophic resource among bat species with different guilds, 2) Ecomorphotype differentiation of bats in the genus *Myotis*; 3) Interspecific differences in consumption of culicids by bat species of different families and trophic guilds in different environments of the Neotropics. The first two works were made based on a compilation of available information on the composition of the diet and bat measures for the case of the species in the genus *Myotis*. In the third case, field work was carried out to collect samples of excreta to enable the massive sequencing of the arthropods consumed by bats, based on prey ADN. Bats feed on more kinds of arthropods, in addition to the Insecta class, the consumption of the Arachnida and Chilopoda classes is reported in different species and that the analyzes carried out with the prey characteristics explain better the segregation patterns of the trophic resource. 2) The ecomorphotype of bats of the genus *Myotis* is correlated to the characteristics of vagility and hardness of the prey. 3) We report the consumption of culicids in bats of different foraging habits (except in the gleaners). In conclusion, the guilds categories indicate the stratum and type of foraging. However, there is necessary to consider prey characters (associated with their susceptibility to predation) to understand in greater depth the patterns of the trophic resource differentiation in the arthropodophagous bats.

Key words: Arthropods, Chiroptera, Guilds, Trophic ecology.

Vo. Bo. Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda



Dedicatoria

A mis hermanas, a mis sobrinos y a mis padres.

Agradecimientos

Al Centro de Investigaciones Biológicas 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 apoyo y asesoría durante toda la maestría y por la oportunidad de conocer a la mastozoología desde una perspectiva académica y competitiva. A mi comité tutorial: PhD. Michael Willig, Dr. Pedro Peña Gracillán, Dr. Sergio Ibáñez Bernal y PhD. Sean Rovito por asesoramiento para el desarrollo de la presente tesis.

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

Al American Society of Mammologist por el premio “Latin American fellowship” otorgado en el 2015 para la realización del trabajo de campo para el desarrollo de la presente tesis.

Al Personal de Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S. C. técnico responsable del Laboratorio de Mastozoología, Mayra de la Paz Cuevas, y a la técnico Carmen Izmene Gutiérrez Rojas por las facilidades prestadas.

A la Dra. Patricia Cortes Calva y a la M. en C. Griselda Francisca Gallegos Simental del Nodo Código de Barras por el acceso a las instalaciones y facilidades prestadas para en trabajo para la extracción y amplificación de ADN.

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.

A Todo el personal del Departamento de Becas y de Posgrado por su apoyo en los trámites a lo largo del Doctorado, en especial a la Directora de Estudios de Posgrado la Dra. Norma Yolanda Hernández Saavedra.

A Lilia, Ernesto, Mayela y Abraham por todo su apoyo durante los 5 meses de muestreo.

Al Dr. Gustavo Alberto Arnaud Franco y a la Dra. Patricia Galina Tessaro por aceptar ser suplentes de jurado de examen de grado.

Contenido

Resumen	i
Abstract	ii
Dedicatoria	iii
Agradecimientos	iv
Contenido	v
Lista de figuras	vii
Lista de tablas	ix
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1 Gremios y repartición del recurso trófico en murciélagos insectívoros	2
1.2 Gremios y ecomorfotipos; caso de estudio: murciélagos del género <i>Myotis</i>	4
1.3 Depredación de culícidos por especies de murciélagos de diferentes familias y gremios tróficos en diferentes ambientes del Neotrópico.....	6
2. ANTECEDENTES	7
2.1 Gremios y repartición del recurso trófico en murciélagos insectívoros.....	7
2.2 Gremios y ecomorfotipos; caso de estudio: murciélagos del género <i>Myotis</i>	8
2.3 Depredación de culícidos por especies de murciélagos de diferentes familias y gremios tróficos en diferentes ambientes del Neotrópico.....	10
3. JUSTIFICACIÓN	11
3.1 Gremios y repartición del recurso trófico en murciélagos insectívoros	11
3.2 Gremios y ecomorfotipos; caso de estudio: murciélagos del género <i>Myotis</i>	11
3.3 Depredación de culícidos por especies de murciélagos de diferentes familias y gremios tróficos en diferentes ambientes del Neotrópico.....	12
4. OBJETIVOS	13
5. HIPÓTESIS	14
6. MATERIAL Y MÉTODOS	15
6.1 Gremios y repartición del recurso trófico en murciélagos insectívoros.....	15
6.2 Gremios y ecomorfotipos: caso de estudio: murciélagos del género <i>Myotis</i>	16
6.3 Depredación de culícidos por especies de murciélagos de diferentes familias y gremios tróficos en diferentes ambientes del Neotrópico.....	18
7. RESULTADOS	22

7.1 Gremios y repartición del recurso trófico en murciélagos insectívoros	22
7.2 Gremios y ecomorfotipos; caso de estudio: murciélagos del género <i>Myotis</i>	28
7.3 Depredación de culícidos por especies de murciélagos de diferentes familias y gremios tróficos en diferentes ambientes del Neotrópico.....	39
8. DISCUSIÓN	44
8.1 Gremios y repartición del recurso trófico en murciélagos insectívoros	44
8.2 Gremios y ecomorfotipos, caso de estudio: murciélagos del género <i>Myotis</i>	45
8.3 Depredación de culícidos por especies de murciélagos de diferentes familias y gremios tróficos en diferentes ambientes del Neotrópico.....	46
9. CONCLUSIONES	49
9.1 Gremios y repartición del recurso trófico en murciélagos artropodófagos.....	49
9.2 Gremios y ecomorfotipos; caso de estudio murciélagos: del género <i>Myotis</i>	49
9.3 Depredación de culícidos por especies de murciélagos de diferentes familias y gremios tróficos en diferentes ambientes del Neotrópico.....	50
9.4 Conclusión general.....	51
10. LITERATURA CITADA	52
11. ANEXOS	60
11.1. Anexo A. Publicaciones de las que se obtuvieron los datos de dieta de los murciélagos e América.....	60
11.2. Anexo B. Publicaciones de las que se obtuvieron los datos de dieta de las especies del género <i>Myotis</i>	63
11.3. Anexo C. Publicaciones de las que se obtuvieron los datos de las medidas morfológicas (peso, longitud total, longitud de la oreja, longitud del antebrazo, longitud de la cola, longitud del cuerpo, y longitud del cráneo) de las especies del Género <i>Myotis</i>	65
11.4. Anexo D. Evidencia de artículos publicados	66

Lista de figuras

- Figura 1.** Media y error estándar del porcentaje de volumen de órdenes y clases de artrópodos consumidos por los diferentes géneros de murciélagos: barras de color blanco especies neotrópicas y barras negras especies neárticas. A) Los tres taxones de presas más abundantes. B) Órdenes y clases que registran menor porcentaje de consumo.....23
- Figura 2.** Análisis de componentes principales de la composición de la dieta de géneros de murciélagos insectívoros. A) Análisis basado en los taxones de presa artrópodo. Géneros neárticos están en negro y los géneros neotropicales en símbolos blancos: grupo. Gremios según Schnitzler y Kalko (2001).25
- Figura 3.** Análisis de componentes principales de la composición de la dieta de géneros de murciélagos insectívoros. B) Análisis basado en las características de las presas de artrópodos. Géneros neárticos están en negro y los géneros neotropicales en símbolos blancos: grupo. Gremios según Schnitzler y Kalko (2001): Círculo: aéreo de espacio abierto. Triángulo: aéreo al borde de la vegetación. Estrella: arrastre sobre el agua. Cuadrado: aéreo entre la vegetación. Diamante: recolector entre la vegetación..26
- Figura 4.** Media \pm desviación estándar del porcentaje del volumen de excretas identificados a nivel de orden y familia, además del no identificado para las especies del género *Myotis*.....31
- Figura 5.** Media, \pm desviación estándar y \pm error estándar del porcentaje de volumen de cada taxón de artrópodo identificado en las excretas. “Otros” incluye a los órdenes Isoptera, Orthoptera, Neuroptera, Ephemeroptera, Plecoptera, y Siphonaptera.....31
- Figura 6.** Relación entre la latitud y la riqueza de taxones de artrópodos consumidos por murciélagos del genero *Myotis*. Los símbolos indican el ecomorfotipo de murciélagos: cuadrados indican a *Myotis* (recolectores), las estrellas especies de *Selysius* (aéreos) y los puntos corresponden a *Leuconoe* (arrastre). La línea continua representa la mejor relación de mínimos cuadrados ($Y = 2.68 + 0.13X$, donde Y = riqueza y X = latitud). Las líneas discontinuas representan intervalos de confianza del 95%, $P < 0.01$33
- Figura 7.** Asociación entre el porcentaje de consumo de presas duras y presas de consistencia blanda, r = correlación de intervalo de Spearman. Los símbolos indican el ecomorfotipo de murciélagos: las estrellas especies del morfotipo *Selysius* (aéreos), los puntos corresponden a *Leuconoe* (arrastre) y cuadrados a *Myotis* (recolectores).....34
- Figura 8.** Asociación entre el porcentaje de consumo de presas de vuelo rápido y presas de vuelo lento, r = correlación de intervalo Spearman. Los símbolos indican el ecomorfotipo de murciélagos: las estrellas especies del morfotipo *Selysius* (aéreos), los puntos corresponden a *Leuconoe* (arrastre) y cuadrados a *Myotis* (recolectores).34
- Figura 9.** Dendograma, análisis de cluster de la composición de la dieta (descrita por las características de desplazamiento y dureza de las presas) utilizando el método del grupo de pares no ponderado con el algoritmo de la media aritmética basado en las distancias euclidianas.37

Figura 10. Frecuencia de cada género de culícidos identificados en las muestras por cada set de cebadores.	40
Figura 11. Incidencia de culícidos en las muestras por tipo de vegetación. A) incidencia con los primers Zbj. B) incidencia con los primers Folmer.....	41
Figura 12. Incidencia de culícidos en las muestras por tipo de hábito de forrajeo de los murciélagos. A) incidencia registrada con los primers Zbj. B) incidencia con los primers Folmer. Categorías de forrajeo de murciélagos aéreos, en murciélagos recolectores no se registraron culícidos. Gremios: (A ea) aéreo en espacios abiertos, (A bv) Aéreo el borde de la vegetación, (A ev) Aéreo entre la vegetación.	43

Lista de tablas

Tabla I. Gremios del uso del hábitat durante el forrajeo de los murciélagos depredadores de artrópodos (basado en las clasificaciones de Schnitzler y Kalko, 2001; Dezingher y Schnitzler, 2013).....	3
Tabla II. Clasificación y equivalencia entre los subgéneros descritos por Tate y Archbold (1941), los de Findley (1972) y ecomorfotipos de Ghazali et al. (2016) para el género <i>Myotis</i>	9
Tabla III. Especies de murciélagos, gremio al que pertenecen y tipo de vegetación de las muestras analizadas.....	19
Tabla IV. Análisis de función discriminante entre los grupos definidos en el ACP con las variables de las características de las presas. MANOVA, en letras negritas se indican las variables que fueron significantes en el modelo (Wilks' λ 0.10820, F 9,46 = 7.6990 $P < 0.0001$). * $p < 0.001$; ** $p > 0.001 < 0.01$; *** $p > 0.01 < 0.05$ y NS $p > 0.05$	27
Tabla V. Análisis de función discriminante con las variables de las características de las presas. Matriz de clasificación de los cuatro grupos identificados en el análisis de componentes principales realizado con las características de las presas. Se muestra el porcentaje de géneros asignados correctamente en cada grupo.....	28
Tabla VI. Especies de <i>Myotis</i> y referencias de las que se obtuvieron los datos de composición de la dieta. Número de individuos de los cuales se obtuvieron excretas en cada análisis (n). Número descripciones composición de dieta (No. observ.). Ecomorfotipo de cada especie basado en la asignación de Ghazali <i>et al.</i> (2016).....	29
Tabla VII. Análisis de componentes principales de la composición taxonómica de la dieta de especies del género <i>Myotis</i> ; porcentaje de la varianza, valores propios y su porcentaje acumulado. CP = componente principal. A composición taxonómica. B características de las presas consumidas.	32
Tabla VIII. Regresión entre la riqueza y la latitud y correlación entre el porcentaje de volumen de consumido de las de las presas consumidas (clasificadas por sus características) para cada ecomorfotipo del género <i>Myotis</i> . * $p < 0.001$; ** $p > 0.001 < 0.01$; *** $p > 0.01 < 0.05$ y NS (no significativo) $p > 0.05$. Correlación entre las variables duro y medio y no volador y vuelol rápido no fueron significativos para los tres ecomorfotipos, por ello no se omiten sus valores en la tabla.	36
Tabla IX. Asociaciones (coeficientes de correlación de Spearman) entre las medias del tipo de presa consumida (encabezados de columna) y las características morfológicas (encabezados de fila) para las especies de <i>Myotis</i> analizadas. . * $p < 0.001$; ** $p > 0.001 < 0.01$; *** $p > 0.01 < 0.05$ y NS (no significativo) $p > 0.05$	38

1. INTRODUCCIÓN

Los artrópodos constituyen el principal recurso trófico de la mayoría de las especies del orden Chiroptera. De las 1,411 especies descritas de murciélagos a nivel mundial (Burgin *et al.*, 2018) se estima que alrededor del 75% se alimentan de artrópodos de manera exclusiva o complementaria (Hutson *et al.*, 2001; Wilson, 1973). En la literatura, el gremio trófico de los murciélagos que se alimenta de artrópodos es referido como “insectívoro”, no obstante que se ha registrado que muchas de las especies de murciélagos, además de los organismos de la clase Insecta, consumen artrópodos de las clases Arachnida, Chilopoda, and Diplopoda (*e. g.* Humprey *et al.*, 1983; Johnston y Fenton, 2001; Lenhart *et al.*, 2010; Moosman *et al.*, 2007; Whitaker y Findley, 1980;).

En particular, en las especies con este hábito alimenticio se considera que su morfología y ecolocalización juegan un papel fundamental en su segregación por los recursos (Aldridge y Rautenbach, 1987; Fenton, 1990; Norberg y Rayner, 1987;). Este patrón de descripción de la segregación se basa en un modelo determinístico (Willig *et al.*, 1993) en el que, dada la limitación de los recursos, la coexistencia espacio-temporal de especies con el mismo hábito alimenticio solamente es posible cuando sus integrantes hacen uso diferencial del recurso en función de tamaño, temporalidad o microhábitat (Arlettaz *et al.*, 1997; Hutchinson, 1957; Schöner, 1983). No obstante, se considera que los patrones de interacción entre los murciélagos que se alimentan de artrópodos no ha sido lo suficientemente entendidos dado a la falta de información de composición de la dieta, uso del hábitat, estrategia de forrajeo, morfología, etc. para muchas de especies de murciélagos (Patterson *et al.* 2003). Esto debido en parte a que los murciélagos que se alimentan de artrópodos presentan una amplia gama de diversidad en su morfología que corresponde a diferentes hábitos de forrajeo (Norberg y Rayner, 1987).

En el presente trabajo se plantea profundizar en el entendimiento en los patrones de segregación en el uso del recurso artrópodo en los murciélagos bajo tres perspectivas principales: repartición del recurso trófico entre especies de murciélagos de diferentes gremios, la diferenciación ecomorfológica en el género *Myotis* y diferenciación en el consumo de culícidos entre diferentes especies de murciélagos.

1.1 Gremios y repartición del recurso trófico en murciélagos insectívoros

El concepto de gremio, propuesto por Root (1967), ha sido de utilidad en la ecología de comunidades como una forma de agrupar especies que comparten roles y dimensiones de nichos similares. Dichas agrupaciones pueden ayudar a analizar patrones de interacciones entre especies y, por lo tanto, ayudar a identificar redes de roles asociados a los servicios de los ecosistemas y redes alimentarias (Blaum *et al.*, 2011; Simberloff y Dayan, 1991). En los murciélagos que se alimentan de artrópodos se ha identificado un patrón de segregación para la captura de presas en relación al estrato vertical del hábitat que utilizan. Las especies de murciélagos que capturan a los insectos durante el vuelo en estratos superiores que se denominan depredadoras aéreas y las que lo hacen en estratos inferiores, como recolectoras; las que capturan con la boca se denominan aéreas, mientras que las que lo realizan en el suelo o sobre una superficie, recolectoras (Barclay y Brigham, 1991; Bonaccorso, 1979; Wilson, 1973). El uso de hábitat también se ha clasificado de acuerdo a su complejidad (Denzinger y Schnitzler, 2013; Fenton, 1989; Schnitzler y Kalko, 2001): (i) entre la vegetación, donde los murciélagos tienen que esquivar las diferentes estructuras vegetales; (ii) espacios abiertos, áreas en las que no existen obstáculos al vuelo donde los murciélagos pueden volar sin tener que evitar obstáculos; y finalmente, (iii) al borde de la vegetación, sitios mixtos entre espacios cerrados y espacios abiertos.

Este sistema de gremios sigue un modelo determinístico (Willig *et al.*, 1993), en el que la competencia entre las especies ha sido intensiva (lo suficiente para causar la extinción) y extensiva (lo suficiente para incluir al mayor número de especies) para producir patrones morfológicos en grupos de especies (Moulton y Pimm, 1986). En las especies de murciélagos se ha identificado que los patrones morfológicos varían en función a sus hábitos de forrajeo. Especies que poseen alas largas y angostas, que les permiten realizar vuelos más rápidos, capturan sus presas al vuelo en espacios abiertos (Freeman, 2000; Norberg y Rayner, 1987). En cambio, aquellas con alas más cortas y anchas, que les facultan a vuelos más lentos que les permiten esquivar la vegetación, forrajean en espacios cerrados (Fenton, 1974; 1989; Norberg y Rayner, 1987). Así mismo, han desarrollado un ecosonar que les permite optimizar la detección de presas en condiciones nocturnas. La

ecolocación en los murciélagos se ha especializado en función a diferentes estrategias de cacería. Especies recolectoras tienen llamados de banda ancha, de baja intensidad y de corta duración (Kalko y Schnitzler, 2001; Schmidt, 1988), debido a que cazan próximos a una superficie donde el sonido rebota a corta distancia y tiempo reducido (Denzinger *et al.*, 2016; Holderied *et al.*, 2011; Razak *et al.*, 2006;). En contraparte, los depredadores aéreos tienen llamados de larga duración, con largos intervalos entre cada llamado, lo que les permiten encontrar insectos a larga distancia y buscar alimento en áreas con pocos elementos que reflejen el sonido (Neuweiler, 1989; Schnitzler y Kalko, 2001; Waters y Jones, 1995). La combinación de los tipos de hábitat de forrajeo (espacios abiertos, espacios saturados y espacios altamente saturados) y los tres tipos de captura de presas (aérea, arrastre y recolectora) ha servido para clasificar y agrupar a las especies de murciélagos que consumen artrópodos en cinco gremios (Tabla I).

Tabla I. Gremios del uso del hábitat durante el forrajeo de los murciélagos depredadores de artrópodos (basado en las clasificaciones de Dezingher y Schnitzler, 2013; Schnitzler y Kalko, 2001).

Hábitat de forrajeo	Estrato de caza
Espacio abierto	Aéreo
Borde de la vegetación	Aéreo
Entre la vegetación	Aéreo Recolector
Sobre superficie de agua	Arrastre

El esquema de gremios para murciélagos depredadores de artrópodos parte del supuesto de que las especies de un mismo gremio se alimentan de un recurso en condiciones ecológicas similares y comparten adaptaciones sensoriales y motoras similares (Dezingher *et al.*, 2016). Por lo que se asume con base en la teoría del nicho (Arlettaz *et al.*, 1997; Hutchinson, 1957; Schöner, 1983;), que las especies que pertenecen a diferentes gremios minimizan la competencia por el mismo recurso trófico, lo que resulta en una partición de los recursos disponibles (Landres y MacMahon, 1980; MacNally, 1983; Simberloff y Dayan, 1991).

1.2 Gremios y ecomorfotipos; caso de estudio: murciélagos del género *Myotis*

Los gremios para murciélagos se han empleado para describir cómo las especies se reparten el recurso trófico, sustentado primordialmente en patrones morfológicos y de ecolocación, en relación a las características del espacio y estrato en el que cazan a sus presas (Bonaccorso, 1979; Freeman, 1981; Fenton, 1982; 1989; Kalko y Schnitzler, 1998; Norberg y Rayner, 1987). El género *Myotis* es el segundo género de mamíferos con mayor número de especies y ampliamente distribuido a nivel mundial, con 137 especies descritas a la fecha a nivel mundial (Burgin *et al.*, 2018). Las especies de este género presentan variaciones en algunas de sus características morfológicas (*e. g.*, longitud de la púa, longitud de la pata y del calcáneo; Gardiner *et al.*, 2011; Fenton y Bogdanowicz, 2002;). Esas diferencias entre las especies del género han permitido identificar hasta siete subgéneros (*Chysopteron*, *Isotus*, *Leuconae*, *Myotis*, *Paramyotis*, *Rickettia* y *Selysius*; Tate y Archbold, 1941), de los cuales *Leuconoe*, *Myotis* y *Selysius* son los más ampliamente reconocidos y validados con base a la diferenciación de sus características morfológicas (Findley, 1972). En estos tres subgéneros su morfología ha sido asociada a la especialización y diferenciación en los patrones de forrajeo (Fenton y Bogdanowicz, 2002; Gardiner *et al.*, 2011). Dado a que las especies agrupadas en estos subgéneros son de origen polifilético, en la actualidad estos se consideran ecomorfotipos (Bickham *et al.*, 2004; Ghazali *et al.*, 2016; Hooper y Van Den Bussche, 2003; Kawai *et al.*, 2003; Ruedi y Mayer, 2001), compuestos de especies de diferentes linajes y con distribuciones discontinuas que convergen en características morfológicas y hábitos de forrajeo (Ghazali *et al.*, 2016; Godawa, 1998; Ruedi y Mayer, 2001; Stadelman *et al.*, 2004). Por lo que los ecomorfotipos se han nombrado igual que los subgéneros, pero sin las cursivas dado a su actual invalidez taxonómica (Ghazali *et al.*, 2016). Los ecomorfotipos del género *Myotis* se distinguen de la manera siguiente:

- *Leuconoe*: son de talla pequeña a mediana, mandíbula alargada, pero de rostro menos cónico que el ecomorfotipo *Myotis*; dientes alargados, con menor reducción en los premolares inferiores, molares sectoriales menos desarrollados presentan las patas alargadas, cola y alas cortas por lo que son considerados cazadores

especializados en el uso de los pies para capturar a sus presas que están asociadas a cuerpos de agua (Ghazali *et al.*, 2016; Godawa, 1998; Findley, 1972; Tate y Archbold, 1941).

- **Myotis:** agrupa a murciélagos con las siguientes características morfológicas: cráneo grande de rostro afilado, de cresta sagital desarrollada, incisivos y premolares reducidos, molares sectoriales alargados, orejas largas dirigidas al frente del rostro, alas anchas y piernas largas, pero de pies pequeños. Las especies de este grupo se consideran adaptados para realizar un vuelo lento con gran capacidad de maniobra que les permite recolectar a sus presas desde superficies (Ghazali *et al.*, 2016; Godawa, 1998; Findley, 1972; Tate y Archbold, 1941).
- **Selysius:** tienen el rostro corto con mandíbulas pequeñas, dientes pequeños, cresta sagital poco desarrollada, patas cortas, con calcáneo que une a la parte inferior de la pata al uropatagio. Los murciélagos de este grupo son considerados cazadores aéreos que tienen capacidad de realizar un vuelo rápido y directo, además que utilizan los patagios a manera de red para atrapar a los artrópodos durante el vuelo (Ghazali *et al.*, 2016; Godawa, 1998; Findley, 1972; Tate y Archbold, 1941).

1.3 Depredación de culícidos por especies de murciélagos de diferentes familias y gremios tróficos en diferentes ambientes del Neotrópico

Las especies de murciélagos se alimentan mayormente de insectos (Hutson y Mickleburgh, 2001; Wilson, 1973), por lo que la supresión de plagas de artrópodos es el principal servicio ecológico que realizan (Kunz *et al.*, 2011; Williams-Guillén, 2016). Este servicio al ecosistema tiene mayor trascendencia cuando existe un efecto directo en la economía, al depredar artrópodos que son considerados plaga de cultivos o vectores de enfermedades que afectan la salud humana y de animales domésticos (Dobson, 2005; Fenton *et al.*, 2006; Kunz *et al.*, 2011), como son el caso de especies de los mosquitos de la familia Culicidae.

La familia Culicidae incluye a los mosquitos hematófagos, destacando los géneros *Aedes*, *Anopheles* y *Culex*. Algunas de las especies del género *Culex* son vectores del virus del Nilo, filariasis, encefalitis equina y malaria aviar (Bolling *et al.*, 2009; Farajollahi *et al.*, 2011), las del género *Aedes*, de la fiebre amarilla, dengue, zika y dirofilariasis canina (Gubler, 2002) y las del género *Anopheles* son transmisoras de la malaria (Manguin *et al.*, 2008). Se ha considerado que los murciélagos insectívoros pueden ser depredadores activos de las especies de la familia Culicidae.

2. ANTECEDENTES

2.1 Gremios y repartición del recurso trófico en murciélagos insectívoros

La mayoría de los estudios sobre la composición de la dieta en murciélagos “insectívoros” se ha realizado por medio de la identificación de insectos con base en la metodología de Whitaker (1988). Este método consiste en identificar el tipo de presas consumidas de acuerdo a los caracteres morfológicos de los fragmentos de exoesqueleto remanentes 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 sólo alcanza a nivel de orden (Easterla y Whitaker, 1972; Jonson y Fenton, 2001). La investigación sobre la ecolocación en murciélagos sugiere que la suposición de que la selección de presas está fuertemente relacionada con la morfología, el comportamiento y disposición de las presas (Barber *et al.*, 2015; Dechman *et al.*, 2006; Kober y Schnitzler, 1990; Zeng *et al.*, 2011). Sin embargo, la relación entre la composición de la dieta real y la clasificación de los murciélagos insectívoros a menudo utilizada ha sido poco investigada. Recientemente, Emrich *et al.* (2013) han comparado las dietas de seis especies de murciélagos jamaicanos de diferentes gremios con el uso de técnicas moleculares. Sus resultados confirman que la morfología y el comportamiento de ecolocación se correlacionan con las diferencias en el uso del hábitat y la dieta. Este resultado apoya la hipótesis de que la selección de presas está fuertemente relacionada con la morfología, el comportamiento y el estrato de disponibilidad de las presas artrópodos (Dechman *et al.*, 2006; Kober y Schnitzler, 1990; Zeng *et al.*, 2011).

2.2 Gremios y ecomorfotipos; caso de estudio: murciélagos del género *Myotis*

Los murciélagos del género *Myotis* se alimentan principalmente de artrópodos, unas pocas especies como *M. vivesi*, *M. capaccinii*, *M. macropus*, *M. albescens* y *M. ricketti* se alimentan además de peces (Ghazali *et al.*, 2016). Dada la amplia diversidad y distribución de las especies de este género Tate y Archbold (1941) realizaron una revisión de la sistemática de las especies de Eurasia del género, y proponen siete subgéneros (Tabla II). Posteriormente, Findley (1972) amplió la revisión incluyendo especies de América y empleando un mayor número de caracteres, en el cual se validó taxonómicamente sólo los subgéneros *Leuconoe*, *Myotis* y *Selysius* propuestos por Tate y Archbold (1941), los cuales se asocian a los hábitos de forrajeo aéreo, recolector y de arrastre, respectivamente. Además, dentro de los subgéneros Findley (1972) propone la existencia de grupos taxonómicos dentro de cada uno de ellos (Tabla II). Los estudios moleculares han demostrado que las especies clasificadas dentro de estos subgéneros no necesariamente guardaban una relación filogenética, es decir las eran de origen polifilético (Ghazali *et al.*, 2016; Godawa, 1998; Ruedi y Mayer, 2001; Stadelmann *et al.*, 2004). Actualmente los tres subgéneros aceptados por Findley (1972) se consideran ecomorfotipos y se asocian al uso del recurso trófico, el cual es diferencial. Las especies asociadas al morfotipo *Myotis* consumen presas duras, mientras que los *Leuconoe* y *Selysius* se alimentan de presas más blandas (Tabla II; Ghazali *et al.*, 2016).

Tabla II. Clasificación y equivalencia entre los subgéneros descritos y ecomorfotipos de para el género *Myotis*.

Tipo de caza	Tate y Archbold (1941)	Findley (1972)		Ghazali <i>et al.</i> (2016)
	Subgénero	Subgénero	Grupo	Ecomorfotipo
Recolector	<i>Myotis</i>		<i>Bechsteini</i>	Myotis
	<i>Chrysopteron</i>		<i>Formosus</i>	
	<i>Isotus</i>	<i>Myotis</i>	<i>Emarginatus</i>	
	<i>Paramyotis</i>		<i>Nattereri</i> <i>Bechsteini</i> <i>Evotis</i>	
Aéreo			<i>Mystacinus</i>	Selysius
			<i>Leibi</i>	
	<i>Selysius</i>	<i>Selysius</i>	<i>Sodalis</i>	
			<i>Muricola</i> <i>Altarium</i>	
Arrastre sobre el agua			<i>Adversus</i>	Leuconoe
			<i>Montivagus</i>	
			<i>Peytoni</i>	
	<i>Leuconoe</i>	<i>Leuconoe</i>	<i>Grisescens</i>	
			<i>Capaccini</i>	
			<i>Macrotarsus</i>	
		<i>Austoriparius</i>		
	<i>Rickettia</i>		<i>Ricketti</i>	

2.3 Depredación de culícidos por especies de murciélagos de diferentes familias y gremios tróficos en diferentes ambientes del Neotrópico

Campbell (1925) reporta la observación de remanentes de mosquitos en el contenido estomacal de murciélagos, atribuyéndoles por ello la capacidad de controlar la malaria. Lo anterior ha sido cuestionado ya que la identificación de remanentes de exoesqueleto digeridos de mosquitos es insuficiente para llegar a niveles taxonómicos inferiores a familia (Storer, 1926; Whitaker *et al.* 2009). En el caso de *Myotis lucifugus* se ha reportado que consume mosquitos de la familia Culicidae (Whitaker y Lawehead, 1992) y que forrajea en lugares donde abundan los mosquitos (Rydell *et al.*, 2002). Se ha estimado que un murciélago pudiera consumir 1,300 mosquitos en un periodo de 1 a 2 horas (Wezler y Boyles, 2017). Reportes precisos del consumo de especies de culícidos, que son vectores de enfermedades, han sido muy limitados. En condiciones controladas se ha comprobado que los “northern long-eared bats” (*Myotis septentrionalis*) son capaces de depredar a mosquitos del género *Culex* (Reiskind y Wund, 2009). No obstante, la evidencia de supresión de mosquitos por parte de los murciélagos en condiciones naturales hasta la fecha es escasa y restringida al sur de Oceanía, norte de Europa y Norteamérica. Los estudios moleculares han permitido reportar la depredación de culícidos en diferentes especies de murciélagos. Tal es el caso de *Vespadelus pumilus* y *V. vulturinus* murciélagos en los que se han registrado a *Aedes vigilax* como parte de su dieta (Gonsalves *et al.*, 2013). En *Myotis daubentonii* se ha detectado a *Aedes cinereus*, *Anopheles messeae* y *Culex pipiens*; en *Eptesicus nilssonii* a *A. cinereus*, *A. vexans*, *Anopheles messeae*, y *Culex pipiens*; en *M. brandtii* a *A. cinereus*, *Anopheles claviger*, *A. messeae*, y *C. pipiens*; en *M. mystacinus* a *A. messeae* y *C. pipiens*, y en *Plecotus auritus* a *A. vexans* y *C. pipiens* (Vesterinen *et al.*, 2018). En Norteamérica los estudios moleculares han reportado en *Eptesicus fuscus* a *Aedes vexans*, *Culex pipiens* y *C. restuans* (Clare *et al.*, 2014; Wray *et al.*, 2018) y en *Myotis lucifugus* a *A. vexans*, *C. restuans* y *C. territans* (Wray *et al.*, 2018).

3. JUSTIFICACIÓN

3.1 Gremios y repartición del recurso trófico en murciélagos insectívoros

Tradicionalmente la asignación de gremio en los murciélagos se ha realizado *a priori* de acuerdo con la correlación filogenética, taxonómica, similitud morfológica o en las características del ecosonar 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. Las categorizaciones actuales de gremio 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). Otra razón para esclarecer la comprensión de la relación de los gremios y las dietas de los murciélagos es avanzar en nuestro conocimiento de las interacciones entre las especies que coexisten. Por ejemplo, la teoría de la competencia postula que la coexistencia requiere que dos especies hagan un uso diferencial de los recursos disponibles (Arlettaz *et al.*, 1997; Hutchinson, 1957; Schöener, 1983;). Se propone explorar el concepto del gremio trófico más allá del uso del hábitat y estratos de alimentación para definir los gremios, con base en la composición de dietas reales, para determinar si estas se pueden usar para agrupar especies de una manera que sea útil con el fin de analizar los roles funcionales que los murciélagos tienen en sus comunidades (Blaum *et al.*, 2011; Dayan y Simberloff, 1991; Landres y MacMahon, 1980; McNally, 1983; Root, 1967;).

3.2 Gremios y ecomorfotipos; caso de estudio: murciélagos del género *Myotis*

Los grupos morfológicos convergentes en el género *Myotis* se ha asociado principalmente con el hábito de forrajeo (Fenton y Bogdanowicz, 2002). Dado a la amplia distribución, riqueza de especies y convergencia morfológica en función a la estrategia de forrajeo el género *Myotis* representa un interesante caso de estudio para analizar. Con base en estas consideraciones, se plantea que especies con características morfológicas similares, independientemente del linaje al que pertenezcan, de la región y latitud del mundo en la que habitan, deben de consumir especies con características morfológicas y de desplazamiento

similares. Cada uno de los ecomorfotipos deberá consumir principalmente presas con características diferentes, pudiendo generalizar la dieta de las especies en función de la morfología.

3.3 Depredación de culícidos por especies de murciélagos de diferentes familias y gremios tróficos en diferentes ambientes del Neotrópico

La supresión de plagas de artrópodos es servicio ecológico que realizan el mayor número de especies de murciélagos (Kunz *et al.*, 2011; Williams-Guillén, 2016). Este servicio ecosistémico tiene mayor trascendencia cuando existe un efecto directo en la economía, al depredar artrópodos que son considerados plaga de cultivos o que son vectores de enfermedades que afectan la salud humana y de animales domésticos, como son el caso de especies de los mosquitos de la familia Culicidae (Dobson, 2005; Fenton *et al.*, 2006; Kunz *et al.*, 2011).

4. OBJETIVOS

a. Objetivo general

- Determinar si la segregación en el uso del recurso trófico guarda relación con los gremios de uso del hábitat en los murciélagos depredadores de artrópodos.

b. Objetivos particulares

- Analizar cómo es la repartición del recurso trófico entre especies de diferentes gremios. Caso de estudio: murciélagos América.
- Evaluar si los murciélagos con diferentes ecomorfotipos, asociados a hábitos de forrajeo, se segregan en el uso del recurso artrópodo. Caso de estudio: murciélagos del género *Myotis*.
- Evaluar si los murciélagos de diferentes familias, en ambientes, hábitos de forrajeo hacen un diferencial de culícidos. Caso de estudio: murciélagos del Neotrópico mexicano.

5. HIPÓTESIS

En la teoría de gremios para los murciélagos artropodófagos se asume que la competencia entre las especies ha sido intensiva y extensiva, lo que ha originado que diferentes especies presenten ecomorfotipos y estrategias de forrajeo para minimizar la competencia interespecífica por el recurso trófico. Por ello se espera que los murciélagos presenten diferencias en las presas que consumen respecto a murciélagos de otros gremios. Por lo que esto permite inferir la composición de la dieta de los murciélagos en función del gremio al que pertenecen.

6. MATERIAL Y MÉTODOS

6.1 Gremios y repartición del recurso trófico en murciélagos insectívoros

Para analizar cómo es la repartición del recurso trófico entre especies de diferentes gremios, se extrajo información de 33 artículos publicados, los cuales reportan la dieta de 51 especies de murciélagos insectívoros de Norteamérica. Todos los artículos describen la composición de la dieta utilizando el método de Whitaker (1988), el cual implica determinar el porcentaje de volumen de exoesqueletos de los distintos artrópodos remanentes en las heces o el contenido intestinal. Las asignaciones de murciélagos a los gremios tróficos tradicionales se basaron en los criterios de Wilson (1973), Barclay y Brigham (1991) y Schnitzler y Kalko (2001). Los datos de presa se presentan a nivel de orden, excepto para las clases Arachnida y Chilopoda, la lista de literatura consultada se indica en el anexo A. Además, los porcentajes de cada taxón consumido se agruparon según su modo de locomoción y la dureza de sus exoesqueletos. Estos grupos se basaron en los criterios de clasificación para la calidad de los alimentos de los artrópodos terrestres según Poff *et al.* (2006). Se formularon seis categorías superpuestas de tipos de presas: 1) no voladoras como Arachnida y Chilopoda; 2) vuelo lento (Dictyoptera, Ephemeroptera, Isoptera, Lepidoptera, Neuroptera, Orthoptera, Plecoptera, Psocoptera, y Trichoptera); 3) vuelo rápido (Coleoptera, Hemiptera, Homoptera, Hymenoptera, y Odonata); 4) blandos (cuerpos Lepidoptera, Ephemeroptera, Plecoptera); 5) dureza media (Diptera, Hymenoptera, Isoptera, Neuroptera, Odonata y Psocoptera); y 6) duras (Arachnida, Chilopoda, Coleoptera, Dictyoptera, Hemiptera, Homoptera, Orthoptera y Trichoptera).

Análisis estadísticos

La composición de la dieta de los murciélagos fue analizada a nivel genérico. Para cada género de murciélagos se calculó la media y la desviación estándar para las seis categorías de características de presa de sus alimentos (dureza y vagilidad). El porcentaje promedio de presas de cada tipo consumido se estandarizó mediante la función de registro ($n + 1$). Se realizaron análisis de componentes principales para describir los patrones de

consumo (James y McCulloch, 1990; Jackson, 1993). Los análisis incluyeron los siguientes géneros de murciélagos insectívoros: *Antrozous* [Ant], *Corynorhinus* [Cor], *Eptesicus* [Ept], *Euderma* [Eud], *Eumops* [Eum], *Idionycteris* [Idy], *Lasionycteris* [Lasio], *Lasiurus* [Lasi], *Mormoops* [Mor], *Myotis* [Myo], *Nycticeus* [Nye], *Nyctinomops* [Nyo], *Parastrellus* [Par], *Perimyotis* [Per] y *Tadarida* [Tar], *Macrophyllum* [Mac], *Micronycteris* [Mic], *Mimon* [Mim], *Molossus* [Mol], *Myotis* [Myo], *Noctilio* [Noc], *Phyllostomus* [Phy], *Pteronotus* [Ptero], *Tonatia* [Ton] y *Trachops* [Tra]).

El primer análisis se basó en las proporciones de los órdenes de los artrópodos consumidos, y el segundo se basó en las características de las presas (dureza y vagilidad). Se empleó el coeficiente de correlación de Pearson (Grossman *et al.*, 1991), con rotación oblicua; varimax normalizó los datos como un método para simplificar factores. Los componentes principales con los valores propios mayores a 1 se consideraron significativos para explicar la variabilidad de los datos. Las variables con factores de carga ≥ 0.7 o ≤ -0.7 se consideraron como explicativas para determinar la influencia de las variables dentro de cada componente principal (Jackson, 1993; James y McCulloch, 1990).

Después de determinar los grupos que resultaron del segundo análisis de componentes principales (con características de presa de la presa), realizamos dos análisis de función discriminante, uno para cada uno de los tipos de características de presa (dureza y vagilidad) ya que fue necesario verificar un conjunto de variables que son efectivas para predecir la pertenencia a una categoría. Se calculó la función de distancia al cuadrado (distancias de Mahalanobis) para estimar la magnitud de las diferencias entre grupos en el espacio multivariado. Todos los análisis se realizaron en Statistica 7 (2007).

6.2 Gremios y ecomorfotipos: caso de estudio: murciélagos del género *Myotis*

Para evaluar los murciélagos con diferentes ecomorfotipos del género *Myotis* se diferencian en el uso del recurso artrópodo, se realizó una extensiva revisión de literatura disponible en buscadores y bases de datos electrónicas como Google Scholar, ISI Web of Knowledge, Proquest, Jstor y Elsevier. En la búsqueda se utilizó la palabra “*Myotis*” combinada con las siguientes “Diet”, “resource partitioning”, “insectivory”, “trophic

resource”. Para el análisis se seleccionaron estudios (Anexo B) en los cuales la información de la dieta cumple con tres características: 1) La información está generada en porcentaje de volumen de presas consumidas con base en la morfología de fragmentos de exoesqueleto encontrados en las excretas o contenido intestinal de murciélagos (Whitaker, 1988); 2) La determinación taxonómica de la dieta incluye el nivel de familia de artrópodo (esto con el objetivo categorizar a las presas por sus características de una manera más precisa); y 3) Certeza en la procedencia de las excretas de la especie de murciélago señalada. Se realizó una base de datos de la composición taxonómica de la dieta de cada una de las especies de *Myotis* estudiadas en los artículos mencionados. Además, los taxones de artrópodos se clasificaron con base a características de desplazamiento (no voladores, vuelo lento y vuelo rápido), así como la dureza de su cuerpo: (blandos, medios y duros), como se explicó anteriormente en el análisis de gremios).

Análisis estadísticos

Los análisis se realizaron en el programa Statistica 7 (2007). Se efectuaron dos análisis de componentes principales; uno con base en la composición taxonómica de la dieta y otro con base a las características de desplazamiento y dureza de las presas. En estos análisis los componentes principales con valores propios mayores (eigenvalores) a uno, se consideraron como significativos para explicar la variabilidad de los datos. Las variables con factores de carga ≥ 0.7 o ≤ -0.7 se consideraron como explicativas para determinar la influencia de las variables dentro de cada componente principal (Jackson, 1993; James y McCulloch, 1990). Con las variables de desplazamiento y dureza de las presas que resultaron explicativas de los componentes principales se efectuaron análisis de regresión para describir la relación entre las variables de consumo. Se realizó un análisis de regresión para comparar la riqueza (a nivel taxonómico de orden y clase de artrópodos) con la latitud. Con las variables explicativas del análisis de componentes principales también se realizó un análisis de clúster (utilizando como método de enlace la media de agrupamiento de pares no ponderado de distancias euclidianas), para mostrar gráficamente la relación de la composición de la dieta entre los ecomorfotipos de murciélagos del género *Myotis*. También se hizo un análisis de correlación entre los promedios de las medidas somáticas de

peso y las longitudes de la oreja, de antebrazo, de la cola, total, corporal y longitud del cráneo (datos obtenidos de publicaciones científicas Anexo C) con el promedio de las variables de dureza y desplazamiento de las presas consumidas.

6.3 Depredación de culícidos por especies de murciélagos de diferentes familias y gremios tróficos en diferentes ambientes del Neotrópico

Para evaluar si los murciélagos de diferentes familias, en ambientes, hábitos de forrajeo hacen un diferencial de culícidos, se colectaron 32 muestras de excretas de murciélagos a lo largo de la región neotropical de México, durante la estación de lluvias, que comprendió el periodo de junio a septiembre de 2015. Las muestras pertenecen a 19 especies de murciélagos de 6 diferentes tipos de vegetación (Tabla III). Cada muestra se compuso de 0.08 - 0.2 gr de excretas pertenecientes a 10 individuos de la misma especie y localidad (2 pellets de cada individuo). El ADN se extrajo de las excretas con el Kit comercial QiAam ADN Stool de Qiagen (Qiagen Inc., Valencia, CA, USA, catalogo no. 51504). El ADN se amplificó utilizando dos sets de cebadores para el Citocromo Oxidasa subunidad 1. El primero es específico para artrópodos con la obtención de un producto de 157 pares de bases (ZbJ-ArtF1-AGATATTGGAACWTTATATTTTATTTTGG y ZbJ-ArtR2c-WACTAATCAATTWCCAAATCCTCC; Zeale 2011). El segundo set fue con los primers universales con la obtención de un producto de 710 pb (LCO1490-GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG y HCO2198 TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA; Folmer *et al.* 1994). Las condiciones fueron los estándares para cada uno de los cebadores de acuerdo con Zeale (2011) y Herbert *et al.* (2004), respectivamente.

Tabla III. Especies de murciélagos, gremio al que pertenecen y tipo de vegetación de las muestras analizadas.

Gremio	Especie	Tipo de vegetation
Mormoopidae		
Aéreo entre la vegetación	<i>Pteronotus parnellii</i>	Bosque de galería Bosque seco caducifolio Bosque tropical subcaducifolio Bosque tropical perennifolio
Aéreo al borde de la vegetación	<i>Pteronotus davyi</i>	Bosque de galería Bosque tropical subcaducifolio Bosque tropical perennifolio
Aéreo al borde de la vegetación	<i>Mormoops megalophylla</i>	Bosque tropical subcaducifolio Bosque tropical perennifolio Bosque seco caducifolio Bosque de galería
Natalidae		
Aéreo entre la vegetación	<i>Natalus mexicanus</i>	Bosque seco caducifolio Bosque tropical perennifolio Bosque tropical subcaducifolio Matorral xerófilo
Vespertilionidae		
Aéreo al borde de la vegetación	<i>Myotis velifer</i>	Bosque seco caducifolio
Aéreo al borde de la vegetación	<i>Myotis melanorhinus</i>	Matorral xerófilo
Aéreo al borde de la vegetación	<i>Myotis pilosatibialis</i>	Bosque tropical subcaducifolio Bosque tropical subcaducifolio
Aéreo al borde de la vegetación	<i>Rogheessa parvula</i>	Matorral xerófilo
Aéreo al borde de la vegetación	<i>Rogheessa aeneus</i>	Bosque tropical subcaducifolio

Continuación tabla III

Gremio	Especie	Tipo de vegetation
Aéreo al borde de la vegetación	<i>Rogheessa tumida</i>	Bosque tropical subcaducifolio
Aéreo al borde de la vegetación	<i>Eptesicus furinalis</i>	Bosque tropical subcaducifolio
Molossidae		
Aéreo sobre la vegetación	<i>Molossus rufus</i>	Bosque tropical subcaducifolio
Aéreo sobre la vegetación	<i>Nyctinomops laticaudatus</i>	Bosque tropical perennifolio
Phyllostomidae		
Recolector entre la vegetación	<i>Macrotus californicus</i>	Bosque seco caducifolio
Recolector entre la vegetación	<i>Macrotus waterhousii</i>	Matorral xerófilo
Emballonuridae		
Aéreo al borde de la vegetación	<i>Pteropteryx macrotis</i>	Bosque tropical subcaducifolio
Aéreo sobre la vegetación	<i>Balantiopteryx plicata</i>	Matorral xerófilo
Aéreo entre la vegetación	<i>Rhynchonycteris naso</i>	Bosque de galería
Aéreo entre la vegetación	<i>Saccopteryx bilineata</i>	Bosque tropical subcaducifolio

De cada amplicón de PCR (50 µL) se preparó una biblioteca indexada dual utilizando el sistema de enriquecimiento de objetivos SureSelectXT de Agilent para la secuencia de extremos apareados de Illumina siguiendo el protocolo del fabricante (Versión C1, julio de 2017). La PCR de indexación doble se realizó con índices de estilo Nextera usando Kapa HiFi con una desnaturalización inicial de 98 °C durante 2 minutos, seguido de 14 ciclos de 98 °C durante 30 segundos, 65 °C durante 30 segundos, 72 °C durante 60 segundos, y una extensión final de 72 °C por 10 minutos. Las bibliotecas indexadas resultantes se purificaron usando 1.6x perlas magnéticas y se visualizaron en un gel de agarosa al 1.5%. Usamos controles negativos para evitar sesgos durante el trabajo de laboratorio. El tamaño

y la calidad de los fragmentos de las bibliotecas se evaluaron utilizando un kit Bioanalyzer High Sensitivity ADN (Agilent). La concentración de la biblioteca se midió usando un fluorómetro Qubit® 2.0 (Life Technologies) con un kit de alta sensibilidad de dsADN. Los amplicones indexados que utilizan los cebadores Folmer se agruparon en una proporción equimolar y se secuenciaron en el Illumina MiSeq con un kit de reactivos de 600 ciclos v3 (2x300 pb). Los amplicones indexados preparados con cebadores ZBJ se combinaron como se indicó anteriormente y se secuenciaron de forma independiente con un Reactivo Kit v2 de 300 ciclos (2x150 pb). La cantidad y calidad de cada grupo final se evaluaron utilizando un Bioanalyzer 2100 (tecnologías Agilent) y Qubit® (Life Technologies). De la secuenciación se realizaron las llamadas base y la demultiplexación se generaron por protocolos estándar en la plataforma Illumina MiSeq®, produciendo archivos FASTQ emparejados para cada muestra.

Después de la secuenciación, primero se evaluó la calidad de las lecturas finales emparejadas de Illumina resultantes utilizando FastQC v0.11.5 (Andrews, 2010; www.bioinformatics.babraham.ac.uk/projects/fastqc). Se utilizó Trimmomatic v0.36 (Bolger *et al.*, 2014) para eliminar secuencias de adaptadores y lecturas de baja calidad. Las lecturas recortadas de secuenciación de ADN fueron luego analizadas por PrintSeq-lite v0.20.4 (Schmieder y Edwards, 2011) para eliminar duplicados exactos (-derep1,4). Se emplearon las lecturas avanzadas de alta calidad para realizar un análisis Blast en el Clúster de Alto Rendimiento de la Institución Smithsonian (SI / HPC). Los archivos resultantes fastq se convirtieron al formato fasta usando la versión 1.2 de seqtk (Li, 2013; <https://github.com/lh3/seqtk>) y se empleó megaBLAST (en BLASTN v2.2.29; Camacho *et al.*, 2009) empleando los parámetros predeterminados. Los archivos resultantes del BLAST se importaron al programa MEGAN v6 (Huson *et al.*, 2007) para la asignación taxonómica de las secuencias en este programa seguimos los parámetros de puntaje mínimo de 50, porcentaje superior de 10, y soporte mínimo de 1 la asignación del ancestro común más bajo y para visualizar su asignación taxonómica.

7. RESULTADOS

7.1 Gremios y repartición del recurso trófico en murciélagos insectívoros

Se encontró que los murciélagos se alimentan de más clases de artrópodos. Además de la clase Insecta se reporta en diferentes especies el consumo de las Clases Arachnida y Chilopoda. Por ello, a partir de aquí se señalará el hábito de dieta artropodófago en lugar de insectívoro. Los órdenes de Arthropoda más comunes encontrados en las dietas de los murciélagos fueron Coleoptera, Diptera, Hemiptera, y Lepidoptera. De las 51 especies de murciélagos estudiadas, en el 92.6% se reportaron consumidores del Orden Coleoptera. Los porcentajes de volumen promedio más altos fueron Lepidoptera ($51.4\% \pm 8.89$), Coleoptera ($18.3\% \pm 5.24$) y Homoptera ($6.1\% \pm 1.93$). Se encontraron porcentajes menores para los Hymenoptera ($4.5\% \pm 1.33$), Hemiptera ($4.5\% \pm 1.60$), Diptera ($3.9\% \pm 1.70$) y Orthoptera ($3.4\% \pm 2.22$). Todos los demás Ordenes (Neuroptera, Ephemeroptera, Odonatha, Plecoptera, Isoptera, Psocoptera, Chilopoda y Dichyoptera) presentaron promedios de volumen consumido inferiores al 0.5% (Fig. 1).

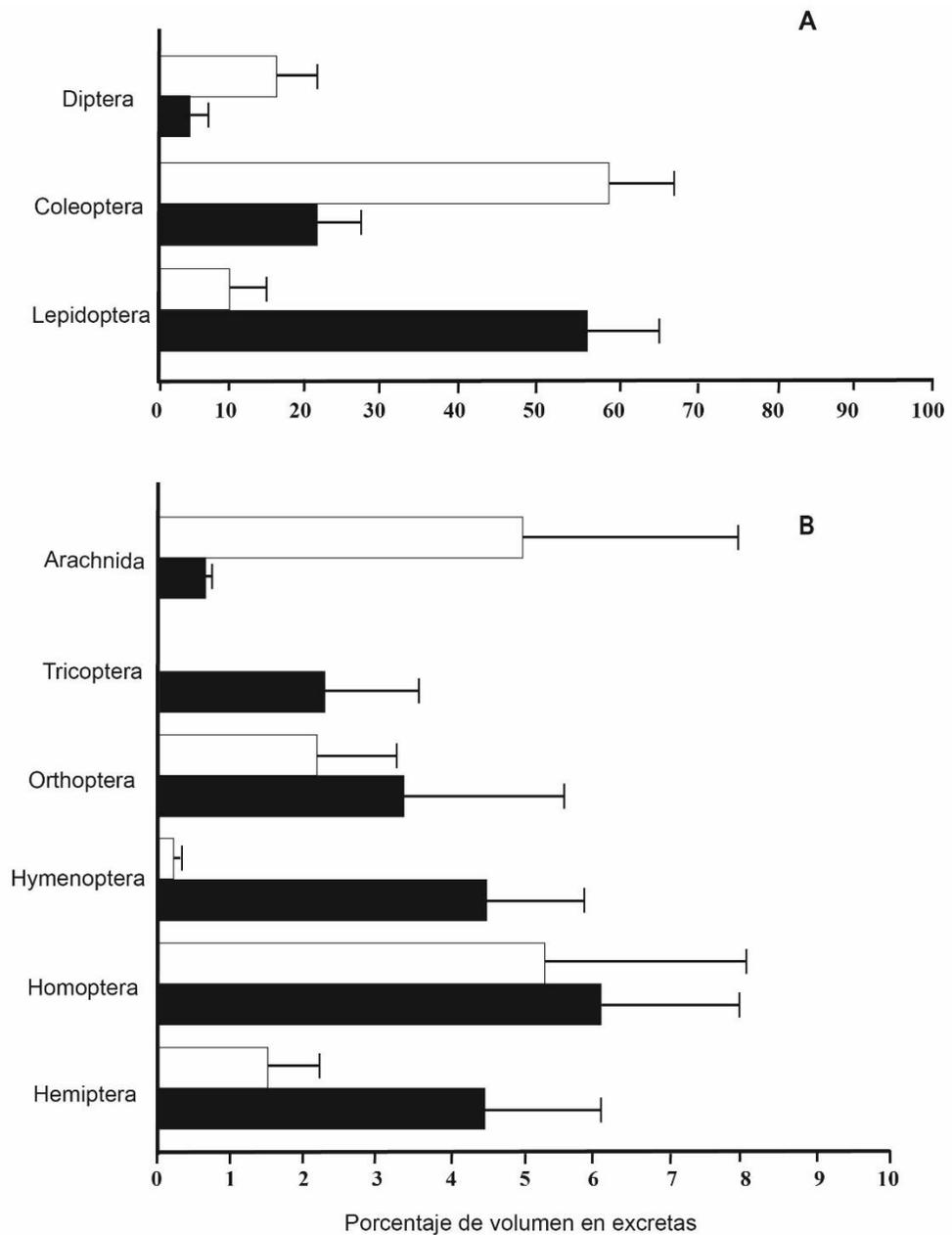


Figura 1. Media y error estándar del porcentaje de volumen de órdenes y clases de artrópodos consumidos por los diferentes géneros de murciélagos: barras de color blanco especies neotropicales y barras negras especies neárticas. A) Los tres taxones de presas más abundantes. B) Órdenes y clases que registran menor porcentaje de consumo.

En el Análisis de Componentes Principales (ACP) realizado con los taxones de artrópodos consumidos encontramos que los tres primeros componentes presentaron valores propios mayores que uno. El primero de ellos refleja el consumo de Coleoptera y Lepidoptera, el segundo, el consumo de Hymenoptera y Homoptera, y finalmente, el tercero, el consumo de Orthoptera (factores de carga $\geq \pm 0.7$). No se observó ninguna relación entre los gremios clásicos de murciélagos y los taxones de artrópodos que componen la dieta de los diferentes murciélagos (Fig. 2). En particular, los murciélagos en el gremio “aéreo entre la vegetación” mostraron un amplio rango de valores en el eje principal (Fig. 2).

En el segundo análisis de ACP, basado en las características de las presas (Fig. 3), los dos componentes principales tuvieron valores propios significativos mayores a uno y explicaron el 80.5% de la variación de los datos. En el primer componente, la variación refleja el consumo de artrópodos de vuelo lento y de cuerpo blando; el segundo componente por artrópodos no voladores (Fig. 3). La mayoría de los géneros de murciélagos del mostraron un alto consumo de artrópodos de vuelo lento (excepto los murciélagos Neárticos *Nycticeus*, *Perimyotis* y *Myotis* del Neotrópico).

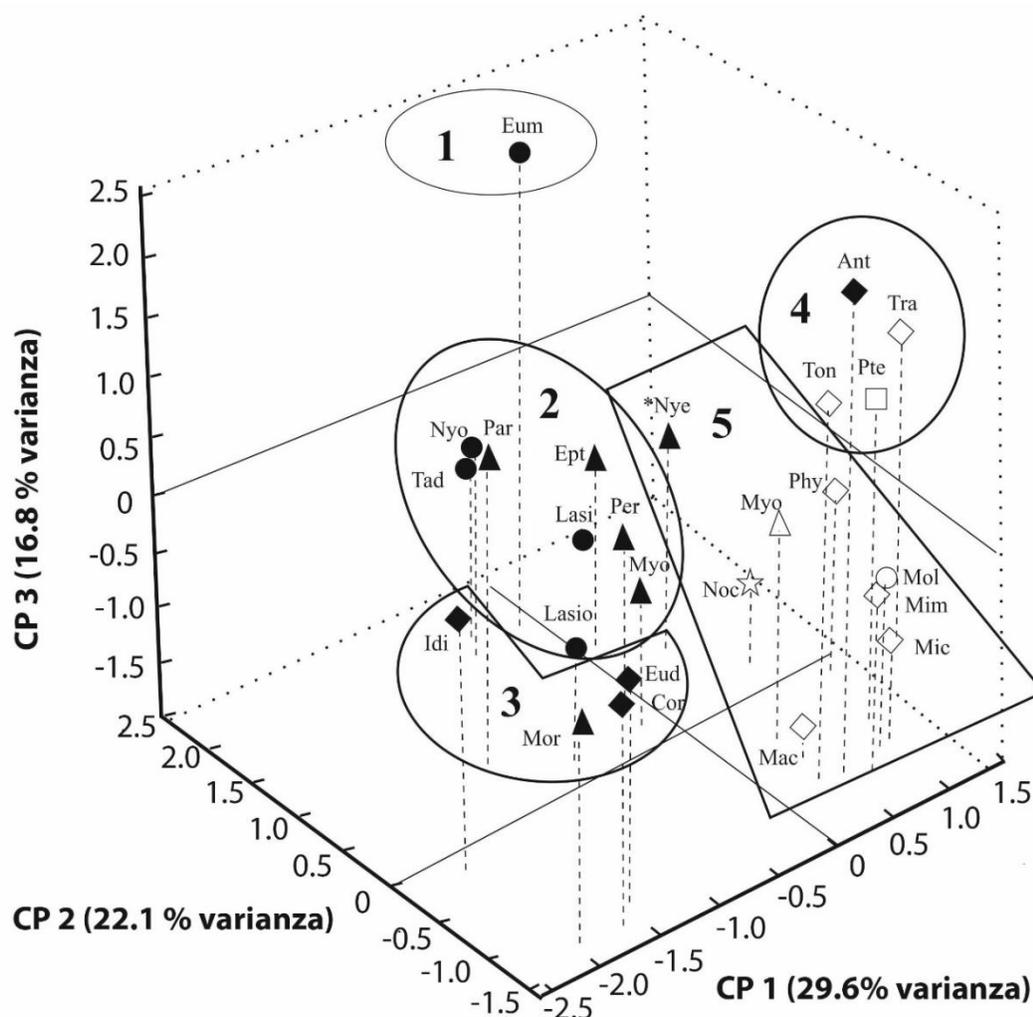


Figura 2. Análisis de componentes principales de la composición de la dieta de géneros de murciélagos insectívoros; análisis basado en los taxones de presa artrópodo. Géneros neárticos están en negro y los géneros neotropicales en símbolos blancos: grupo. Gremios según Schnitzler y Kalko (2001): Círculo aéreo de espacio abierto. Triángulo aéreo al borde de la vegetación. Estrella arrastre sobre el agua. Cuadrado aéreo entre la vegetación. Diamante recolector entre la vegetación. Las observaciones se arreglaron en 5 grupos de acuerdo con el % de volumen de las variables taxonómicas con factores de carga mayorea 0.7 de cada componente. Ant: *Antrozous*, Cor: *Corynorhinus*; Ept: *Eptesicus*, Eud: *Euderma*, Eum: *Eumops*, Idio: *Idionycteris*, Lasi: *Lasiurus*, Lasio: *Lasionycteris*, Mac: *Macrophyllum*, Mic: *Micronycteris*, Mim: *Mimon*, Mol: *Molossus*, Myo: *Myotis*, Noc: *Noctilio*, Nye: *Nycticeius*, Nyo: *Nyctinomops*, Par: *Parastrellus*, Per: *Perimyotis*, Phy: *Phyllostomus*, Pte: *Pteronotus*, Tad: *Tadarida*, Tra: *Trachops*.

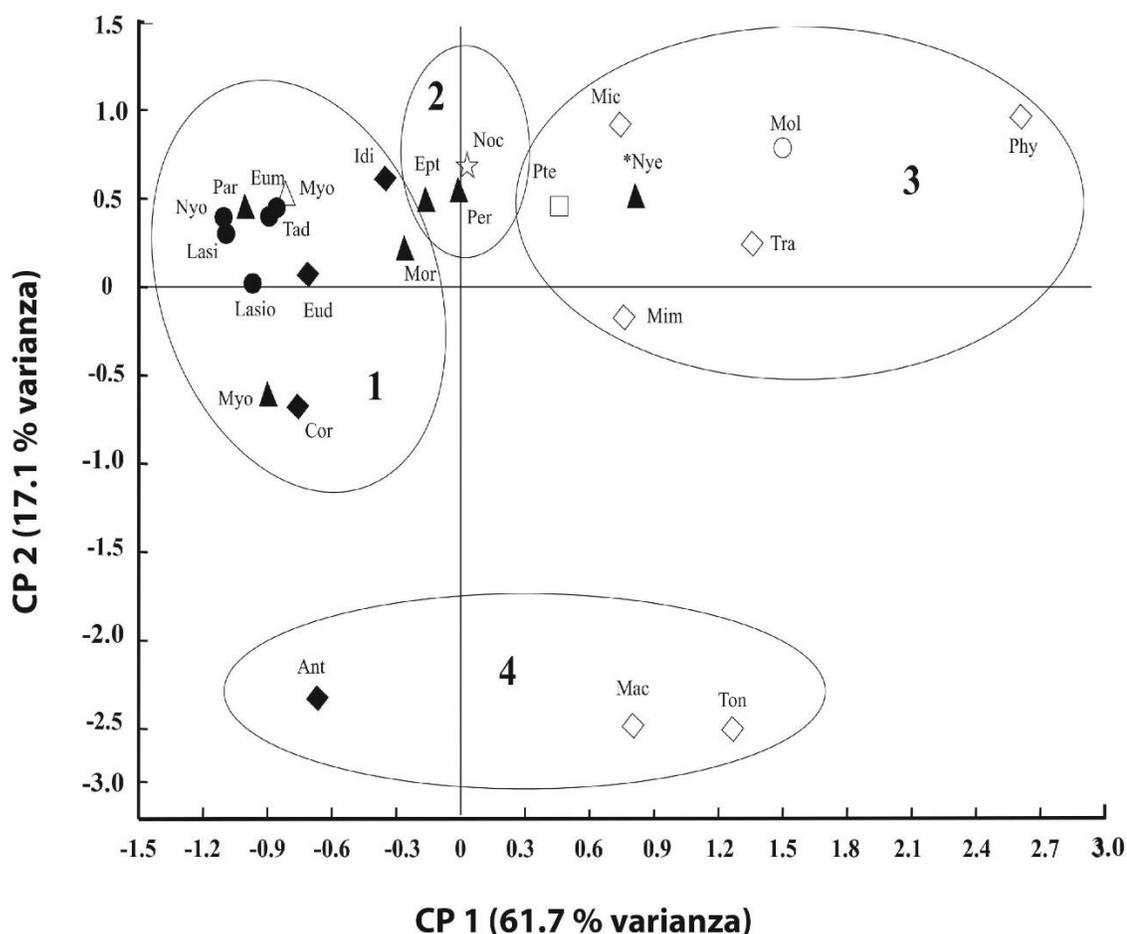


Figura 3. Análisis de componentes principales de la composición de la dieta de géneros de murciélagos insectívoros; análisis basado en las características de las presas de artrópodos. Géneros neárticos están en negro y los géneros neotropicales en símbolos blancos: grupo. Gremios según Schnitzler y Kalko (2001): Círculo aéreo de espacio abierto. Triángulo aéreo al borde de la vegetación. Estrella arrastre sobre el agua. Cuadrado aéreo entre la vegetación. Diamante recolector entre la vegetación. Las observaciones se arreglaron en 4 grupos de acuerdo con el % de volumen de las variables de las características con factores de carga mayores 0.7 de cada componente. Ant: *Antrozous*, Cor: *Corynorhinus*; Ept: *Eptesicus*, Eud: *Euderma*, Eum: *Eumops*, Idi: *Idionycteris*, Lasi: *Lasiurus*, Lasio: *Lasionycteris*, Mac: *Macrophyllum*, Mic: *Micronycteris*, Mim: *Mimon*, Mol: *Molossus*, Myo: *Myotis*, Noc: *Noctilio*, Nye: *Nycticeius*, Nyo: *Nyctinomops*, Par: *Parastrellus*, Per: *Perimyotis*, Phy: *Phyllostomus*, Pte: *Pteronotus*, Tad: *Tadarida*, Tra: *Trachops*.

Se identificaron cuatro grupos de géneros de murciélagos con base al porcentaje de consumo de las variables con factores ≥ 0.7 en el ACP (Fig. 2): 1) Consumo de presas de vuelo lento y blandos; 2) Generalistas consumo promedio de presas con las diferentes características de vuelo y esclerotización; 3) Consumos de presas de vuelo rápido y duras. 4) Consumo de presas no voladoras de dureza variable con al menos el 10% de las presas que consumen son ápteras, con dureza que varía de blanda a dura. Para verificar los grupos observados en el ACP se realizó un análisis de la función discriminante. En este análisis las variables que más contribuyeron a la discriminación entre los grupos previamente determinados en el ACP fueron las características el consumo de presas no voladoras, de vuelo lento y de consistencia blanda (Tabla IV). El mismo análisis muestra que todos los géneros de murciélagos se identificaron correctamente en función del análisis de componentes principales de los grupos indicados.

Tabla IV. Análisis de función discriminante entre los grupos definidos en el ACP con las variables de las características de las presas. MANOVA, en letras negritas se indican las variables que fueron significantes en el modelo (Wilks' λ 0.10820, F 9,46 = 7.6990 $P < 0.0001$). * $p < 0.001$; ** $p > 0.001 < 0.01$; *** $p > 0.01 < 0.05$ y NS $p > 0.05$.

	Variable	Wilks' λ	F (3,19)	R^2
Vagilidad	No voladoras*	0.204	50.65	0.058
	Vuelo lento*	0.067	12.44	0.20
	Vuelo rápido**	0.025	0.62	0.16
Dureza	Duros**	0.12	0.80	0.36
	Consistencia media**	0.14	1.85	0.31
	Blandos **	0.46	20.51	0.13

En el análisis discriminante el 88% de los géneros de murciélagos se identificaron correctamente en grupos de acuerdo con los grupos señalados en el análisis de componentes principales (Tabla V). El análisis de función discriminante con la dureza de las presas indicó a *Micronycteris* como miembro del grupo 2, mientras que el análisis de componentes principales indicó que tenía pertenencia al grupo 3 (Fig. 3). Así mismo el análisis de la función discriminante asignó a *Antrozous* y *Tonatia* al grupo 4, mientras que el análisis del componente los colocó en el grupo 3 (Fig. 3).

Tabla V. Análisis de función discriminante con las variables de las características de las presas. Matriz de clasificación de los cuatro grupos identificados en el análisis de componentes principales realizado con las características de las presas. Se muestra el porcentaje de géneros asignados correctamente en cada grupo.

Característica de la presa	Grupo CP	Porcentaje	Numero de géneros asignados			
			1	2	3	4
Desplazamiento	1	100	12	0	0	0
	2	100	0	3	0	0
	3	100	0	0	7	0
	4	100	0	0	0	3
Dureza	1	100	12	0	0	0
	2	100	0	3	0	0
	3	86	0	1	6	0
	4	33	0	0	2	1

7.2 Gremios y ecomorfotipos; caso de estudio: murciélagos del género *Myotis*

Se analizaron 18 publicaciones en las que se describe la composición de la dieta a nivel de familia de artrópodos para la mayoría de los órdenes de artrópodos. No obstante, en general los estudios no describen un nivel taxonómico inferior para los ordenes Araneae, Ephemeroptera, Isoptera, Lepidoptera, Plecoptera, Dermaptera, Odonata y Trichoptera ni para la clase Chilopoda y. De estas publicaciones se recopiló información de 62 observaciones de composición de la dieta para 22 especies de *Myotis* de las cuales, 17 se distribuyen en América, tres en Europa, una en Asia y una en África (Tabla VI).

Tabla VI. Especies de *Myotis* y referencias de las que se obtuvieron los datos de composición de la dieta. Número de individuos de los cuales se obtuvieron excretas en cada análisis (n). Número descripciones composición de dieta (No. observ.). Ecomorfotipo de cada especie basado en la asignación de Ghazali *et al.* (2016). Número de individuos no determinado (ND).

Especie	No. Observ	Ecomorfotipo	Referencia dieta	n	Latitud
América					
<i>M. albecens</i>	1	Leuconoe	Whitaker (1980)	1	10
<i>M. austroriparius</i>	1	Leuconoe	Feldhamer (2009)	10	38
<i>M. californicus</i>	2	Selysius	Lacki (2007)	45	47
			Whitaker (1977)	31	47
<i>M. evotis</i>	2	Myotis	Lacki (2007)	39	47
			Whitaker (1977)	13	47
<i>M. grisescens</i>	3	Leuconoe	Lacki (1995)	47	38
			Lacki (1995)	30	38
			Lacki 1(995)	14	38
<i>M. keaysi</i>	1	Selysius	Whitaker (1980)	5	10
<i>M. leibii</i>	1	Selysius	Moosman (2007)	19	43
<i>M. lucifugus</i>	3	Leuconoe	Feldhamer (2009)	8	38
			Whitaker (2004)	51	39
			Whitaker (1977)	67	47
<i>M. nigricans</i>	2	Selysius	Whitaker (1980)	1	10
			Bracamonte (2013)	7	-24
<i>M. occultus</i>	3	Leuconoe	Valdez <i>et al.</i> (2009)	50	38
			Valdez <i>et al.</i> (2009)	50	34
			Valdez <i>et al.</i> (2009)	18	24
<i>M. oxyotis</i>	1	Leuconoe	Whitaker (1980)	1	10
<i>M. riparius</i>	1	Leuconoe	Whitaker (1980)	10	10
<i>M. septentrionalis</i>	2	Myotis	Feldhamer (2009)	116	38
			Whitaker (2004)	107	39
<i>M. sodalis</i>	6	Selysius	Feldhamer, (2009)	12	38
			Whitaker (2004)	15	39
			Tuttle (2006)	ND	41
			Kurta y Whitaker (1998)	233	43
			Kurta y Whitaker (1998)	101	43
			Kurta y Whitaker (1998)	48	43
<i>M. velifer</i>	6	Leuconoe	Kunz (1974)	11	37
			Kunz (1974)	15	37
			Marquardt (2009)	ND	37
			Marquardt (2009)	ND	37
			Marquardt (2009)	ND	37

Continuación tabla VI

Especie	No. Observ	Ecomorfotipo	Referencia dieta	n	Latitud
			Marquardt (2009)	ND	37
<i>M. volans</i>	2	Leuconoe	Lacki (2007)	68	47
			Whitaker (1977)	25	47
<i>M. yumanensis</i>	3	Leuconoe	Easterla (1972)	14	29
			Whitaker (1972)	14	39
			Whitaker (1977)	25	47
Europa					
<i>M. alcaethoe</i>	3	Selysius	Lucan <i>et al.</i> (2009)	184	49
			Lucan <i>et al.</i> (2009)	1502	49
			Lucan <i>et al.</i> (2009)	106	50
<i>M. blythii</i>	4	Myotis	Arlettaz <i>et al.</i> (1997)	29	40
			Arlettaz <i>et al.</i> (1997)	29	40
			Arlettaz <i>et al.</i> (1997)	50	46
			Arlettaz <i>et al.</i> (1997)	119	46
<i>M. myotis</i>	7	Myotis	Arlettaz <i>et al.</i> (1997)	23	35
			Arlettaz <i>et al.</i> (1997)	2	35
			Arlettaz <i>et al.</i> (1997)	8	40
			Arlettaz <i>et al.</i> (1997)	13	42
			Arlettaz <i>et al.</i> (1997)	19	47
			Arlettaz <i>et al.</i> (1997)	70	46
			Arlettaz <i>et al.</i> (1997)	82	46
Asia					
<i>M. chinensis</i>	1	Myotis	Ma <i>et al.</i> (2008)	63	40
África					
<i>M. goudoti</i>	1	Myotis	Rakotoarivelo <i>et al.</i> (2007)	24	18

En promedio, los estudios identificaron 99.52% ($ds = 3.62$) del volumen de las excretas a nivel de orden de artrópodos, y 24.57% ($ds = 18.81$) a categoría de familia. En promedio el 2.25% ($ds = 3.53$) de volumen de excretas no se pudo identificar (Fig. 4). Los órdenes de artrópodos con mayor consumo promedio registrados fueron Coleoptera (31.12%; $ds = 21.81$), Lepidoptera (25.71%; $ds = 21.51$) y Diptera (15.52%; $ds = 17.17$). Los menos consumidos son Isoptera, Orthoptera, Neuroptera, Ephemeroptera, Plecoptera y Siphonaptera (los últimos tres incluidos en la variable otros de la Fig. 5).

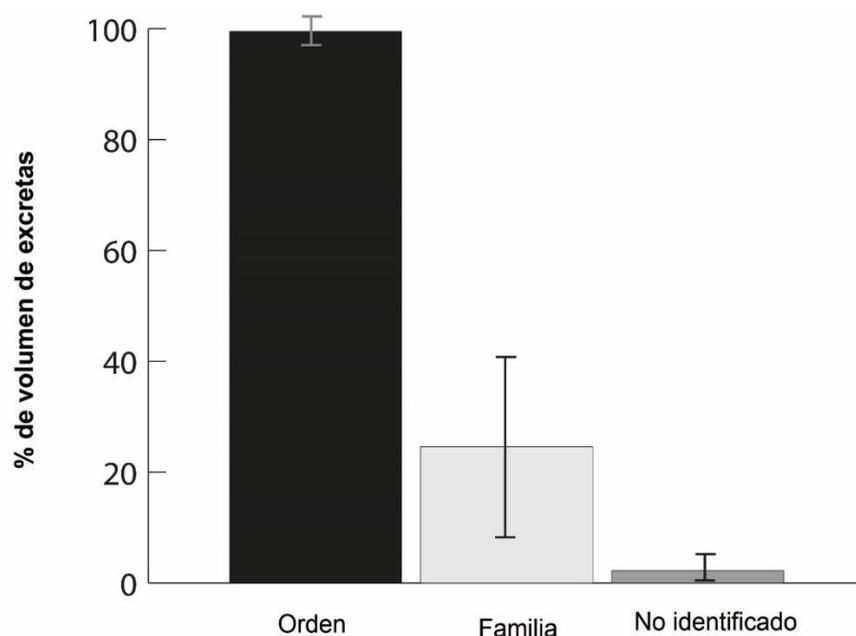


Figura 4. Media \pm desviación estándar del porcentaje del volumen de excretas identificados a nivel de orden y familia, además del no identificado para las especies del género *Myotis*.

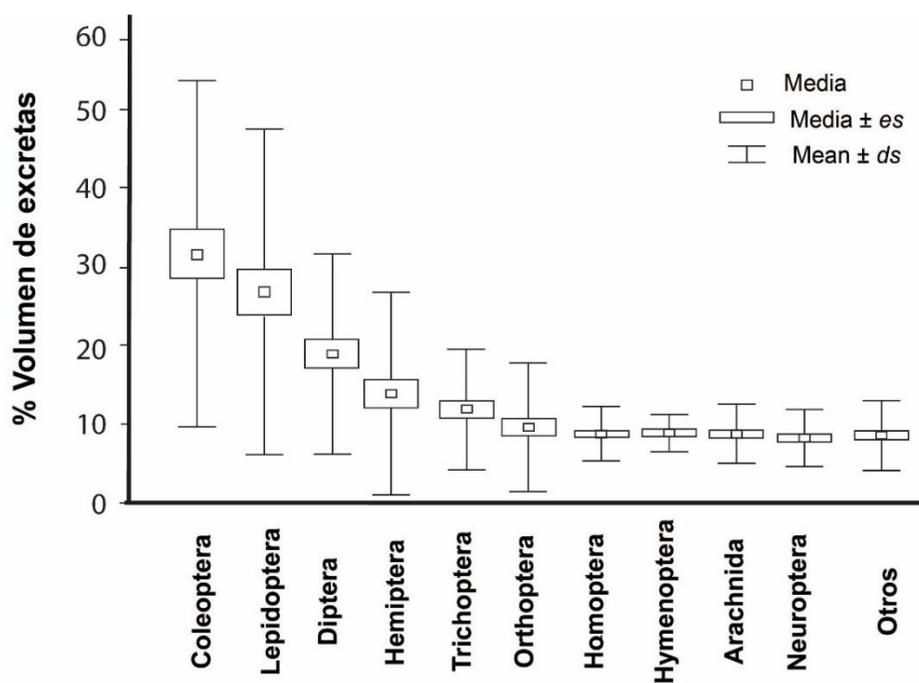


Figura 5. Media, \pm desviación estándar y \pm error estándar del porcentaje de volumen de cada taxón de artrópodo identificado en las excretas. “Otros” incluye a los órdenes Isoptera, Orthoptera, Neuroptera, Ephemeroptera, Plecoptera, y Siphonaptera.

En el análisis de componentes principales usando las once categorías taxonómicas de los artrópodos registrados, los 4 componentes principales explican el 49.4% de la variación de la dieta (Tabla VII). El primero refleja el porcentaje de volumen de Lepidoptera consumido (valor del factor 0.75%), el segundo por Diptera (-0.96%), el tercero por Orthoptera (-0.98%) y el cuarto por Trichoptera (0.76%). El análisis realizado con base al porcentaje de consumo de las seis categorías de dureza y desplazamiento de las presas explican el 78.9% de la variabilidad de la dieta entre las 56 observaciones para las 22 especies de *Myotis* (Tabla VII). En este caso el primer componente explica la velocidad de vuelo (factor de carga para "lento" = 0.87%, "rápido" = -0.98%), el segundo, la dureza de las presas consumidas ("duro" = 0.71%; factor de carga para "blando" = -0.99%) y el tercero, explica el consumo de presas de consistencia blanda (valor del factor -0.90%).

Tabla VII. Análisis de componentes principales de la composición taxonómica de la dieta de especies del género *Myotis*; porcentaje de la varianza, valores propios y su porcentaje acumulado. (CP) componente principal. (A) composición taxonómica. (B) características de las presas consumidas.

	Valores propios	Varianza total %	Varianza acumulada %
CP 1 A	1.33	12.12	12.12
CP 2 A	1.67	15.26	27.38
CP 3 A	1.27	11.54	38.93
CP 4 A	1.14	10.45	49.38
CP 1 B	1.93	32.17	32.17
CP 2 B	1.64	27.49	59.67
CP 3 B	1.15	19.32	78.99

La riqueza taxonómica de las presas de artrópodos en la dieta de *Myotis* aumentó con el incremento de la latitud (Fig. 6). Los volúmenes de mayor porcentaje de presas duras se asociaron con volúmenes de menor porcentaje de presas blandas ($r = -0.63$; $P < 0.01$; Fig. 7). En contraste, la asociación entre el porcentaje de volumen de presas duras y medias duras en la dieta de *Myotis* fue positiva ($r = 0.72$; $P < 0.01$), y la asociación entre las presas

de vuelo rápido y las de presa rápida en la dieta de *Myotis* fue positiva ($r = 0.88$; $P < 0.01$; Fig. 8). La asociación entre el porcentaje de volumen de presas que no vuelan (ápteras) y el porcentaje de consumo de presas de vuelo rápido fue positiva ($r = 0.39$; $P = 0.003$; Fig. 7).

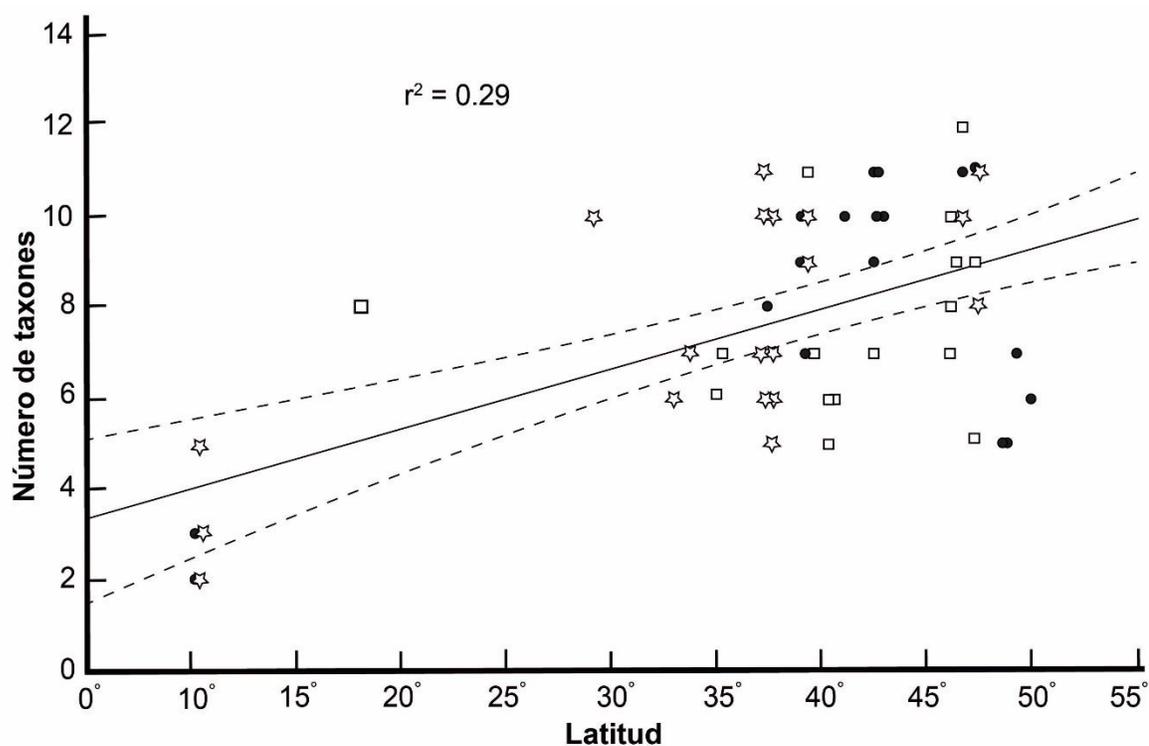


Figura 6. Relación entre la latitud y la riqueza de taxones de artrópodos consumidos por murciélagos del género *Myotis*. Los símbolos indican el ecomorfotipo de murciélagos: cuadrados indican a *Myotis* (recolectores), las estrellas especies de *Selysius* (aéreos) y los puntos corresponden a *Leuconoe* (arrastre). La línea continua representa la mejor relación de mínimos cuadrados ($Y = 2.68 + 0.13X$, donde Y = riqueza y X = latitud). Las líneas discontinuas representan intervalos de confianza del 95%, $P < 0.01$.

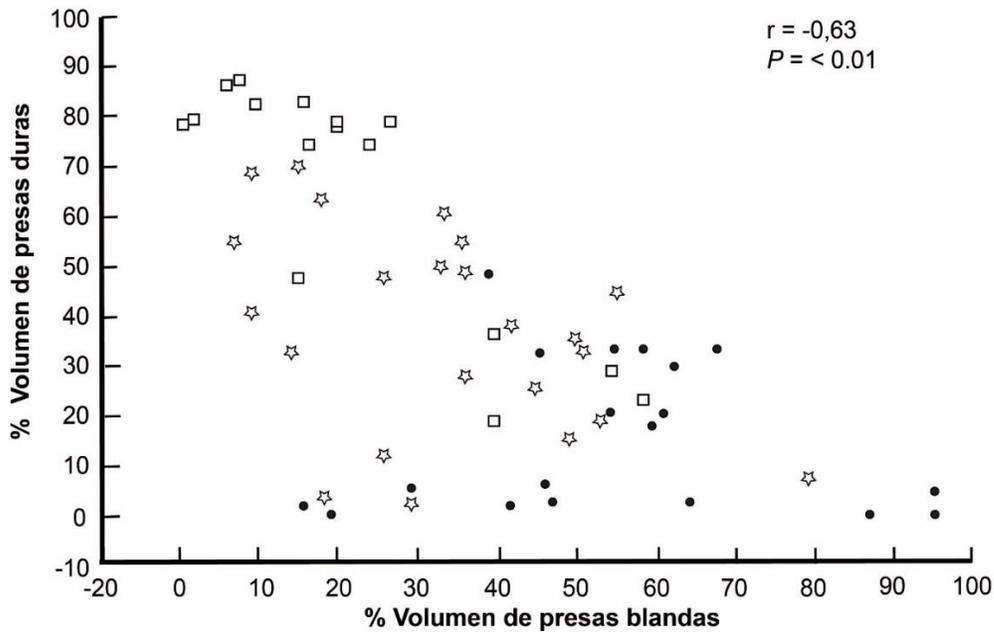


Figura 7. Asociación entre el porcentaje de consumo de presas duras y presas de consistencia blanda, r = correlación de intervalo de Spearman. Los símbolos indican el ecomorfotipo de murciélagos: las estrellas especies del morfotipo Selysius (aéreos), los puntos corresponden a Leuconoe (arrastre) y cuadrados a Myotis (recolectores).

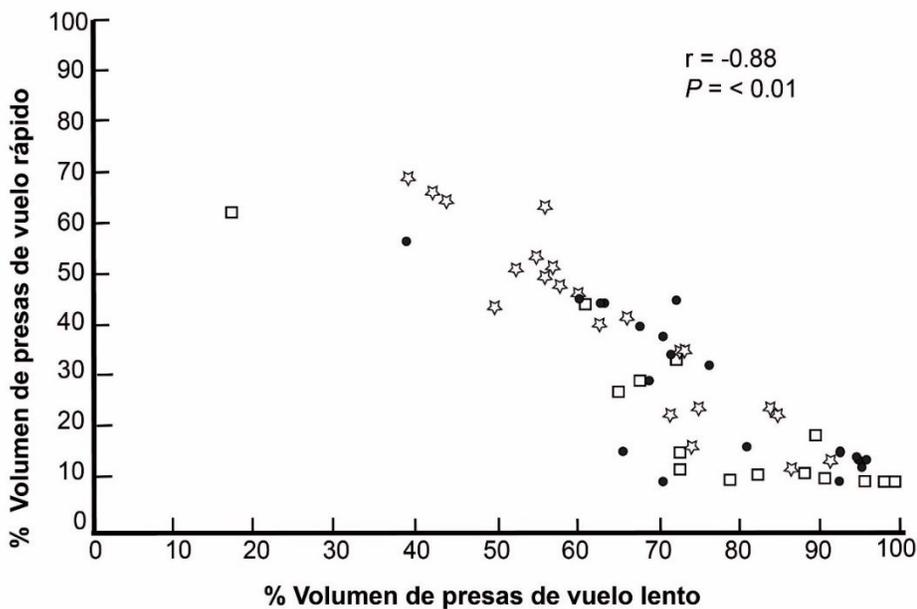


Figura 8. Asociación entre el porcentaje de consumo de presas de vuelo rápido y presas de vuelo lento, r = correlación de intervalo Spearman. Los símbolos indican el ecomorfotipo de murciélagos: las estrellas especies del morfotipo Selysius (aéreos), los puntos corresponden a Leuconoe (arrastre) y cuadrados a Myotis (recolectores).

Los análisis de correlación para cada grupo de especies pertenecientes a los tres ecomorfotipos produjeron diferentes valores de significancia (Tabla VIII). Por ejemplo, entre el porcentaje de volumen de presas duras y blandas, para el ecomorfotipo recolector mostró una asociación negativa estadísticamente significativa entre el porcentaje de volúmenes de presas duras y blandas ($r = -0.85$; $P < 0.01$), mientras que para el ecomorfotipo de arrastre se observó una correlación negativa entre las mencionadas variables ($r = -0.35$; $P > 0.05$) y el ecomorfotipo aéreo mostró un valor negativo marginalmente significativo ($r = 0.45$; $P = 0.07$). El porcentaje de volumen de presas duras y de dureza moderada, los ecomorfotipos de arrastre, recolector y aéreo mostraron una correlación negativa significativa entre el porcentaje de volumen de presas duras y moderadamente duras (Tabla VIII). Se obtuvo una asociación negativa significativa entre el porcentaje de volumen de presas de vuelo lento y rápido para los tres ecomorfotipos (Tabla VIII). El ecomorfotipo recolector fue único en producir una asociación positiva significativa entre el porcentaje de consumo de presas no voladoras y de vuelo lento (Tabla VIII).

El análisis de cluster indica tres grupos dentro del género *Myotis* con base a la composición de sus dietas. El grupo I incluye a las especies del ecomorfotipo *Myotis* de Eurasia recolectoras (*M. myotis*, *M. chinensis* y *M. blythi*), cuya dieta se compone de $> 80\%$ de presas duras (Fig. 9). En grupo II se agrupan las especies del ecomorfotipo *Leuconoe* que forrajean a manera de arrastre sobre el agua, más una especie recolectora de África (*M. gouduti*; Fig. 9). Este clado contiene las especies de murciélagos con un volumen de presas duras consumidas entre 45% y 80%. El grupo III corresponde al ecomorfotipo *Selysius* aéreo, más dos especies recolectoras de América (*M. evotis* y *M. septentrionalis*) y cinco de arrastre (*M. albescens*, *M. yumanensis*, *M. lucifugus*, *M. austeriparius* y *M. velifer*). *M. velifer* fue representado por seis observaciones de las cuales una se agrupó con el cluster de los aéreos, el resto con el grupo de los recolectores. Este grupo agrupa a las especies con el menor porcentaje de consumo de presas duras ($< 45\%$).

Tabla VIII. Regresión entre la riqueza y la latitud y correlación entre el porcentaje de volumen de consumido de las de las presas consumidas (clasificadas por sus características) para cada ecomorfotipo del género *Myotis*. * $p < 0.001$; ** $p > 0.001 < 0.01$; *** $p > 0.01 < 0.05$ y NS (no significativo) $p > 0.05$. Correlación entre las variables duro y medio y no volador y vuelo rápido no fueron significativos para los tres ecomorfotipos, por ello no se omiten sus valores en la tabla.

	$P < 0.05$	r	r^2
Riqueza			Latitud
Leuconoe	***		0.43
Myotis	NS		0.02
Selysius	*		0.38
Duro			Blando
Leuconoe	*	-0.35	
Myotis	**	-0.85	
Selysius	0.07	-0.45	
Duro			Medio
Leuconoe	***	-0.66	
Myotis	**	-0.68	
Selysius	***	-0.63	
Vuelo rápido			Vuelo lento
Leuconoe	***	-0.93	
Myotis	***	-0.89	
Selysius	***	-0.75	
No volador			Vuelo lento
Leuconoe	NS	0.20	
Myotis	*	0.50	
Selysius	NS	-0.06	

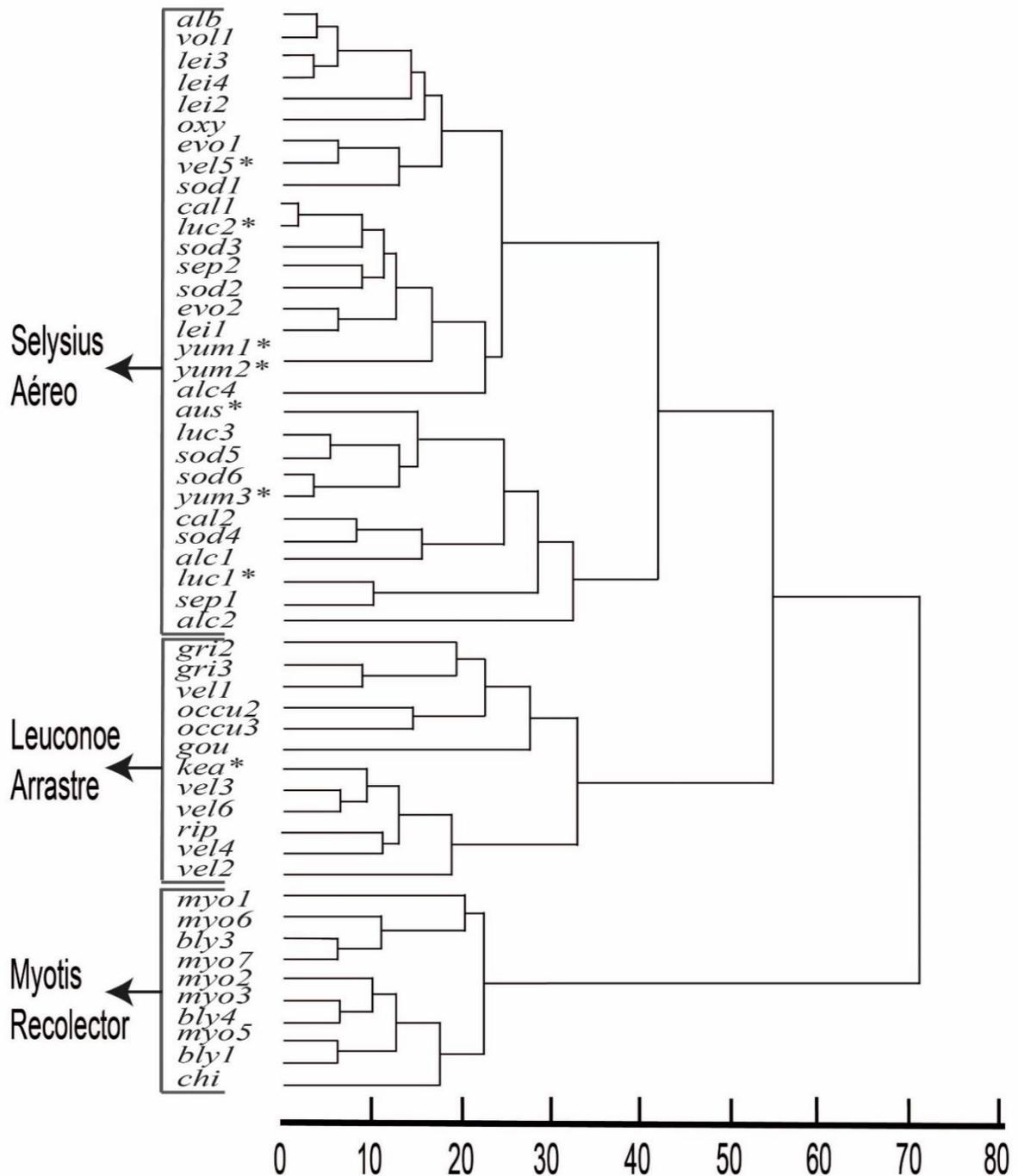


Figura 9. Dendrograma, análisis de cluster de la composición de la dieta (descrita por las características de desplazamiento y dureza de las presas) utilizando el método del grupo de pares no ponderado con el algoritmo de la media aritmética basado en las distancias euclidianas. Nombres abreviados con las tres primeras letras del epíteto específico de cada especie. * especies de diferente ecomorfotipo de acuerdo a Ghazali *et al.* (2016).

En el análisis de correlación entre los promedios de las medidas somáticas de los murciélagos y promedio de las variables de dureza y desplazamiento de las presas consumidas (Tabla IX) el consumo de artrópodos no voladores presentó correlación positiva $r > 0.5$ estadísticamente significativa ($P < 0.05$) con las variables de peso la longitud de la oreja, del antebrazo, de la cola, total, corporal y del cráneo. El consumo de presas blandas mantuvo correlación negativa $r < -0.5$ ($P < 0.05$) con las variables de peso y la longitud de la oreja, del antebrazo, total, corporal y del cráneo de las especies de murciélagos del género. El consumo de presas duras presentó correlación positiva $r > 0.6$ estadísticamente significativa ($P < 0.05$) con todas las medidas de los murciélagos excepto con la longitud de la cola (Tabla IX). Las variables de consumo de presas de vuelo lento, rápido y de dureza media presentaron valores de correlación no significativos estadísticamente.

Tabla IX. Asociaciones (coeficientes de correlación de Spearman) entre las medias del tipo de presa consumida (encabezados de columna) y las características morfológicas (encabezados de fila) para las especies de *Myotis* analizadas. * $p < 0.001$; ** $p > 0.001 < 0.01$; *** $p > 0.01 < 0.05$ y NS (no significativo) $p > 0.05$.

	Vagilidad						Dureza					
	No voladoras	<i>P</i>	Vuelo lento	<i>P</i>	Vuelo rápido	<i>P</i>	Blandas	<i>P</i>	Dureza media	<i>P</i>	Duras	<i>P</i>
Peso	0.67	**	-0.14	NS	-0.05	NS	-0.59	***	-0.3	NS	0.64	***
Longitud de la oreja	0.55	***	0.11	NS	-0.28	NS	-0.6	**	-0.36	NS	0.71	*
Longitud del antebrazo	0.53	***	0.12	NS	-0.28	NS	-0.56	**	-0.36	NS	0.7	**
Longitud de la cola	0.72	*	-0.33	NS	0.12	NS	-0.38	NS	-0.27	NS	0.45	NS
Longitud total	0.68	**	-0.26	NS	0.06	NS	-0.5	***	-0.32	NS	0.59	**
Longitud del cuerpo	0.61	**	-0.18	NS	0.01	NS	-0.59	**	-0.3	NS	0.68	**
Longitud del cráneo	0.636	**	-0.144	NS	-0.024	NS	-0.628	**	-0.307	NS	0.69	**

7.3 Depredación de culícidos por especies de murciélagos de diferentes familias y gremios tróficos en diferentes ambientes del Neotrópico

Las 32 muestras analizadas incluyeron 19 especies de murciélagos artropodófagos pertinentes a las familias Emballonuridae, Mormoopidae, Molossidae, Phyllostomidae y Vespertilionidae, ocho ambientes y cuatro gremios (aéreo de espacios abiertos, aéreo al borde de la vegetación, aéreo entre la vegetación y recolector entre la vegetación; Tabla 1).

Con los primers Zbj se obtuvo amplificación y secuenciación de 28 muestras, con un promedio (desviación estándar entre paréntesis) de 166,738.6 (3,589.8 *ds*) reads de secuencias de artrópodos y un promedio de 59,952.9 (6,215.8 *ds*) reads pertenecientes a culícidos. De las muestras analizadas con los Zbj sólo en 25 se detectaron culícidos (89.3 % de las muestras). Con los Folmer también se amplificaron y secuenciaron 28 muestras, con un promedio de 7,416.8 (1,8492.9 *ds*) reads de secuencias de artrópodos y un promedio de 69.5 (198.1 *ds*) reads de culícidos. Con los Folmer sólo en 18 muestras se detectaron culícidos (60.7% de las muestras de secuenciación positiva). Ambos sets de primers presentaron ampliación diferencial en las especies que se registraron y en su frecuencia (Fig. 9). Con los primers Zbj se identificó a *Aedes aegypti* en 20 muestras, *Aedes* sp. en 9, *Anopheles* sp. en 1, *Culex tarsalis* en 6, *C. pipiens* complex en 3 y *Culex* sp. en 9 (Fig. 10). Mientras que con los primers folmer se identificó a *Aedes aegypti* (en una sola muestra), a *Anopheles* sp. en 5 y a *Culex* sp. en 17 (Fig. 10).

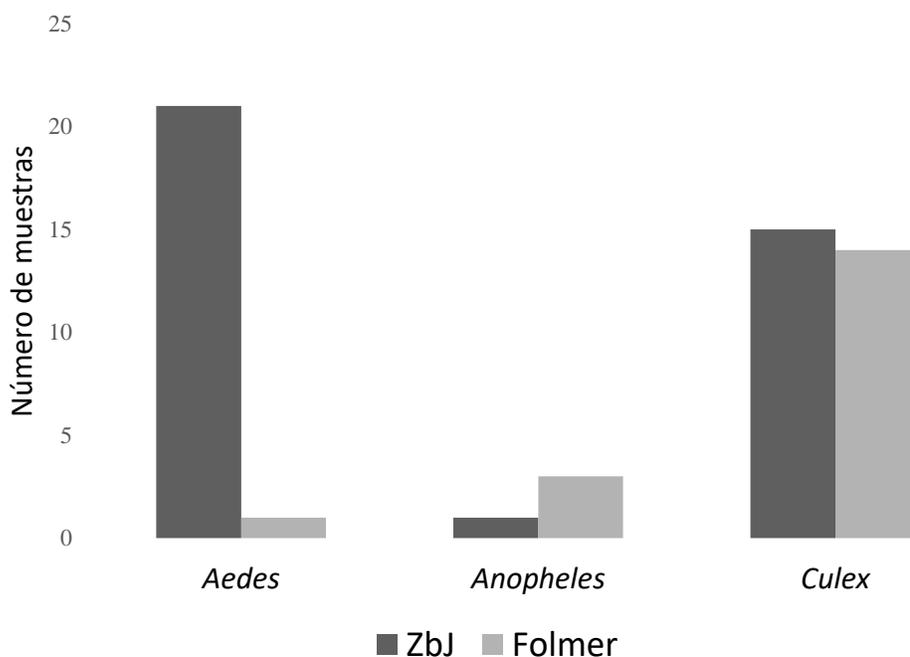


Figura 10. Frecuencia de cada género de culícidos identificados en las muestras por cada set de cebadores.

El análisis de las muestras en función del hábitat muestra que en los seis ambientes existe al menos un registro de la presencia de culícidos, siendo *Anopheles* el menor registrado y *Aedes* y *Culex* los mayores. Los ambientes con menor incidencia de culícidos, en general, son el bosque de galería y el bosque mediano subperennifolio, mientras que las selvas caducifolias, bajas o medias presentan los valores más altos (Fig. 11 A). En el único gremio de forrajeo que no se identificaron taxones de la familia Culicidae con los dos juegos de primes (Folmer y Zbj) fue en el recolector entre la vegetación (G Hcs). Los tres géneros de mosquitos se registraron en las muestras de los murciélagos de los gremios aéreo de espacios abiertos, aéreo al borde de la vegetación y aéreo entre la vegetación. En mayor proporción encontramos al género *Aedes* y el género *Anopheles* en la menor (Fig. 11 B). Las dos especies de Phyllostomidae (*Macrotus*) asociadas a zonas áridas y pertenecientes al gremio recolector entre la vegetación resultaron negativas en la identificación de culícidos.

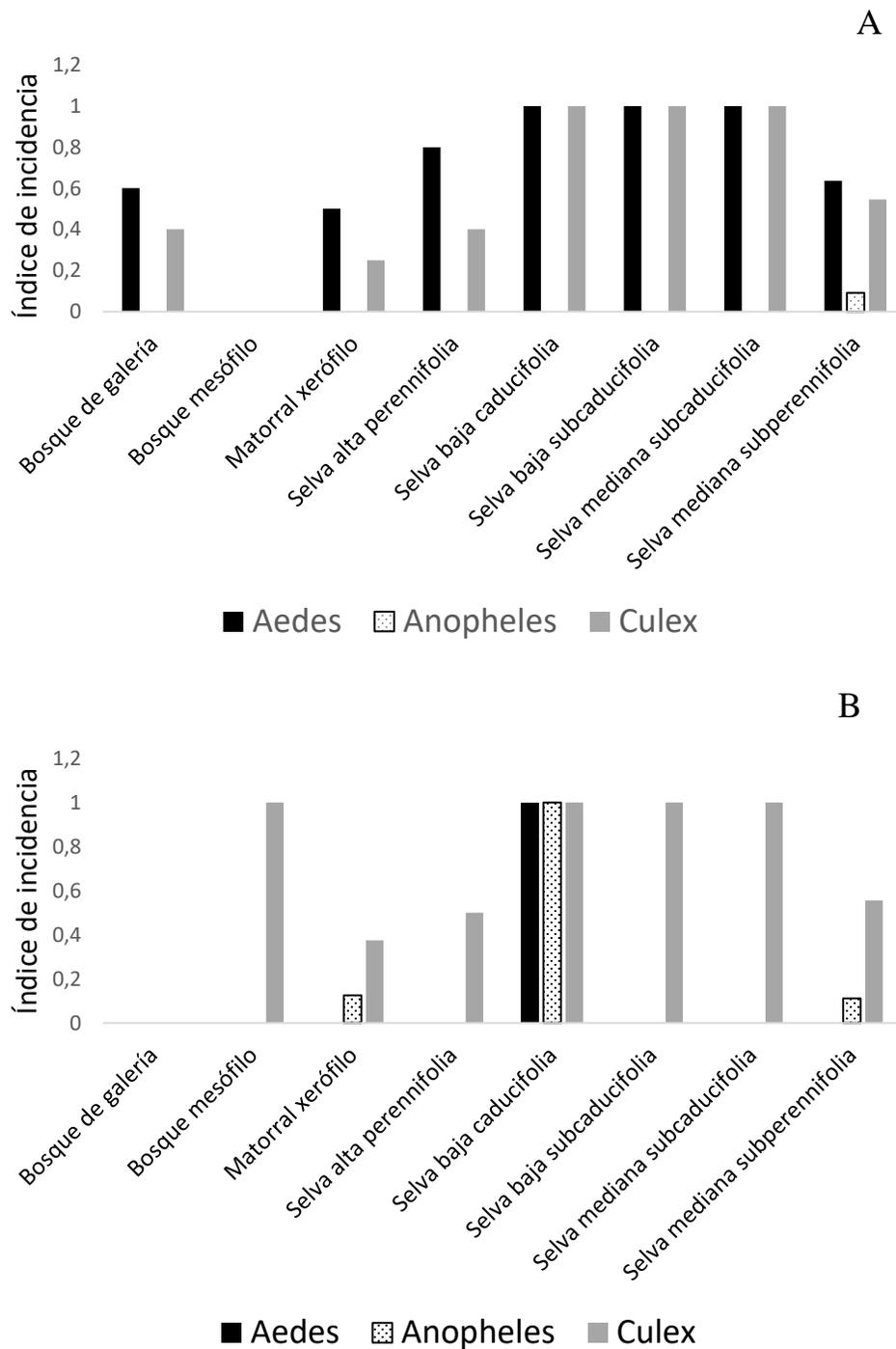


Figura 11. Incidencia de culícidos en las muestras por tipo de vegetación. A) incidencia con los primers Zbj. B) incidencia con los primers Folmer.

Con relación con la riqueza de culícidos (número de géneros y/o especies) encontramos que fue variable en los diferentes tipos de vegetación. El promedio de taxones identificados para cada tipo de vegetación con los primers Folmers fue alrededor de 1, en cambio con los primers Zbj el promedio de OTUs fue de 1 a 2 (Fig. 12 A). En relación con el hábito de forrajeo encontramos que con los primers Zbj se registró un mayor número de géneros y especies de insectos (promedio de 2.5) para los murciélagos aéreos de espacio abierto (Aus; Fig. 12 B). Para las familias de murciélagos Vespertilionidae y Molossidae con los primers Zbj se registró un mayor promedio de riqueza de culícidos (2.3 y 2.6, respectivamente), en cambio, para la familia Phyllostomidae no se registraron culícidos.

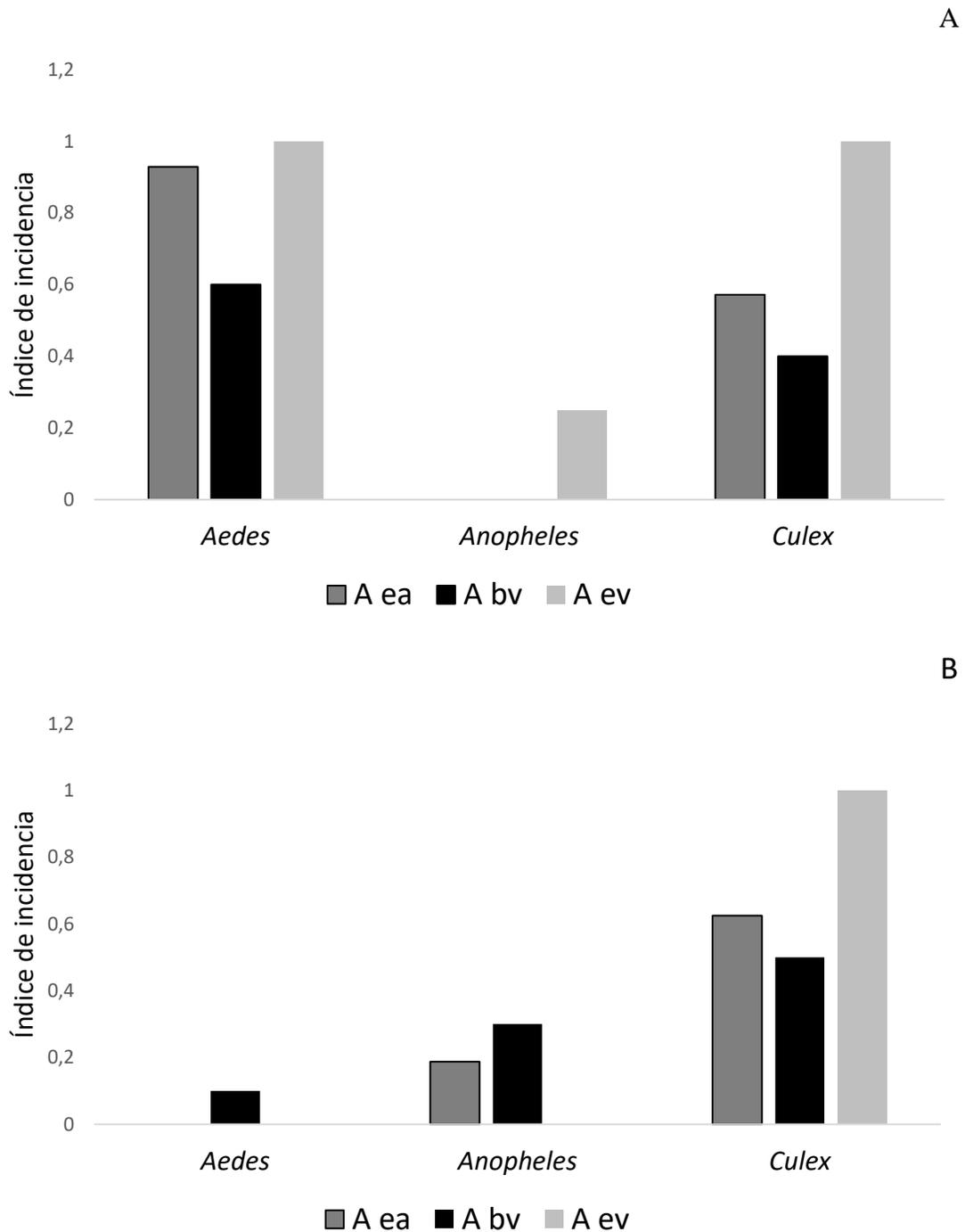


Figura 12. Incidencia de culícidos en las muestras por tipo de hábito de forrajeo de los murciélagos. A) incidencia registrada con los primers Zbj. B) incidencia con los primers Folmer. Categorías de forrajeo de murciélagos aéreos, en murciélagos recolectores no se registraron culícidos. Gremios: (A ea) Aéreo en espacios abiertos, (A bv) Aéreo el borde de la vegetación, (A ev) Aéreo entre la vegetación.

8. DISCUSIÓN

8.1 Gremios y repartición del recurso trófico en murciélagos insectívoros

Las especies de murciélagos que se alimentan de artrópodos han sido referidas tradicionalmente como insectívoras (*e. g.* Bonaccorso, 1979; Fenton, 1990; McNab, 1971; Schnitzler y Kalko, 2001), a pesar de que se ha documentado cuantiosamente que los murciélagos, además de organismos de la clase Insecta, consumen otras clases de artrópodos, tales como Arachnida, Chilopoda y Diplopoda (Segura-Trujillo *et al.*, 2016). Si bien, la denominación “insectívoro” es imprecisa a los taxones que depredan, también es imprecisa para el entendimiento de ecología y de los hábitos de forrajeo de las distintas especies de murciélagos. Por lo que, a partir de los análisis realizados de la dieta en este trabajo, se propone el uso del término “artropodófago” para una mayor coherencia conceptual con la teoría de gremios para murciélagos (Segura-Trujillo *et al.*, 2016). Por ejemplo, bajo la denominación “insectívoro” se puede asociar claramente a los murciélagos que durante su vuelo pueden capturar presas voladoras, como adultos de los órdenes Lepidoptera y Coleoptera. De la misma manera, se puede relacionar el hábito de capturar presas con las patas mediante el arrastre sobre cuerpos de agua con insectos de ciclo de vida asociado a los cuerpos de agua tales como dípteros de las familias Chironomidae, Culicidae y Psychodidae (*e. g.* Biscardi *et al.*, 2007). No obstante, en referencia al hábito recolector, el concepto insectívoro no es apropiado para referirse al hábito de caza con el consumo de insectos no voladores. En cambio, la denominación de artropodófago amplía el nicho trófico al que se hace referencia, de manera que nos permite describir y entender mejor el hábito de caza recolector. Este hábito de caza se caracteriza por la capacidad de poder capturar organismos no voladores desde superficies, los cuales pueden corresponder a las clases Arachnida, Chilopoda y Diplopoda. Se ha registrado en las especies emblemáticas del hábito recolector *Myotis myotis* y *Antrozous pallidus* que los artrópodos de los órdenes Arachnida, Chilopoda y Diplopoda pueden conformar alrededor del 20% del porcentaje de volumen remanente en las excretas (*e. g.* Arlettaz, 1997; Johnston y Fenton, 2001).

8.2 Gremios y ecomorfotipos, caso de estudio: murciélagos del género *Myotis*

El análisis del consumo de los murciélagos insectívoros de Norteamérica demostró que las especies del mismo gremio tienden a seleccionar presas de características similares en dureza y desplazamiento, independientemente del grupo taxonómico al que pertenezcan los artrópodos (Segura-Trujillo *et al.*, 2016). En las especies de *Myotis* de Norte América del género se ha registrado una preferencia de consumo por presas de vuelo lento y de dureza media a blanda, siendo más predominante este patrón para las especies del sur de este subcontinente (Segura-Trujillo *et al.*, 2016). Se ha observado que la dureza de las presas está relacionada con el tamaño los murciélagos (Aguirre *et al.*, 2003; Freeman and Lemen, 2007; Segura-Trujillo *et al.*, 2016). Esta asociación se deduce de la relación entre la fuerza de la mordedura y el tamaño o masa del murciélago (Freeman y Lemen, 2010; Nogueira *et al.*, 2009). Los tres grupos obtenidos fueron coherentes con el tamaño de los murciélagos. En el grupo I se agrupan a los murciélagos de mayor talla, con una longitud total $>$ al 100 mm y del antebrazo $>$ 48 mm. El grupo II comprende a los de talla media, con una longitud del cuerpo entre 48 y 100 mm; con longitud del antebrazo entre 42 y 38 mm. El grupo III a los murciélagos de menor tamaño de longitud corporal ($<$ 48 mm) y antebrazo $<$ 38 mm.

La relación entre la composición de la dieta de las diferentes especies de quirópteros y la clasificación de los gremios de los murciélagos artropodófagos ha sido poco analizada. Es decir, los gremios son asignados a los grupos taxonómicos de murciélagos por sus características morfológicas, de ecolocación, el estrato en el que lo realizan y el tipo de hábitat determinado, sin que se describa cómo es el uso del recurso alimenticio. En el caso de los murciélagos artropodófago, son limitados los estudios en los que se compagina la información sobre los gremios y composición de dieta de las especies (Bonaccorso, 1979; Fenton *et al.*, 1999; Humprey *et al.*, 1983; Saunders y Barclay, 1992; Wilson, 1973;). Inclusive con el empleo de técnicas moleculares los estudios al respecto son limitados. Por ejemplo, se ha comparado la dieta de seis especies de murciélagos tropicales diferencian en el uso del hábitat y la dieta (Emrich *et al.*, 2013). Por ello en el presente trabajo se ha

recopilado la información disponible de dieta para murciélagos con diferentes hábitos de forrajeo. Los resultados en general indican que la composición de la dieta guarda poca relación a los gremios tradicionales para murciélagos. Es decir, los gremios describen cómo los murciélagos se segregan en el modo y estrato de vuelo, pero no necesariamente cómo se reparten el recurso artrópodo.

8.3 Depredación de culícidos por especies de murciélagos de diferentes familias y gremios tróficos en diferentes ambientes del Neotrópico

Los resultados de los dos conjuntos de primers confirman que 17 de las 19 especies de murciélagos artropodófagos analizadas en el presente estudio consumen insectos de la familia Culicidae. La baja detección de mosquitos en estudios moleculares previos de contenidos alimenticios se ha atribuido al uso de primers estándar y poco específicos (Jusino *et al.*, 2017; Wray *et al.*, 2018). No obstante, en nuestros análisis, los primers Zbj (generales para insectos) y Folmers (generales de amplio espectro) resultaron ser óptimos para detectar culícidos en muestras de excretas de murciélagos. El éxito de detección de culícidos en nuestro estudio puede atribuirse a que las muestras analizadas se obtuvieron en el neotrópico mexicano durante el verano, época en la que la humedad y la temperatura altas favorecen la abundancia de culícidos (Couret *et al.*, 2014; Rueda *et al.*, 1990).

Se observaron resultados disimiles en la cantidad de reads y número de taxones de culícidos entre los primers. Al ser las muestras analizadas de los mismos extractos de ADN, la diferencia de los resultados entre pares de primers no puede atribuirse a otros factores que pueden afectar la abundancia de culícidos como lo es el hábitat, latitud, tipo de hábitat, especie de murciélago y la estacionalidad. Las diferencias obtenidas de taxones y frecuencia de culícidos identificados entre las muestras analizadas con los diferentes primers, puede atribuirse a las diferencias en eficiencia de amplificación y espectro de taxones de amplificación entre éstos (Herbert *et al.*, 2004; Zeale, 2011). Los Folmer son de amplio espectro, por lo que una gran proporción de los reads correspondieron a otros organismos como los murciélagos de los que se tomaron las muestras. En cambio, con los

Zbj sólo se obtuvieron secuencias de artrópodos. No obstante, Jusino *et al.* (2017) en su estudio de muestras simuladas (mezcla artificial de artrópodos) con los primers Folmer pudieron detectar dos especies de *Aedes* (*A. albopictus* y *A. vexans*), pero con los Zbj no las detectaron. Es por ello que se recomienda el uso de ambos primers.

Los taxones de culícidos identificados en las excretas de los murciélagos en este análisis (*Aedes* spp., *A. aegypti*, *Anopheles* sp., *Culex tarsalis*, complejo *C. pipiens* y *Culex* spp.) transmiten por lo menos las enfermedades del virus del Oeste del Nilo, filariasis, encefalitis equina, malaria aviar, fiebre amarilla, dengue, zika y dirofilariasis canina (Bolling *et al.*, 2009; Farajollahi *et al.*, 2011; Gubler, 2002). Los géneros y especies identificados pertenecen a taxones de culícidos que son de importancia médica para Norte América, donde se realizó el muestreo. Esto implica que los murciélagos artropodófagos factible que al depredar mosquitos estén haciendo control por lo menos de las siguientes enfermedades que afectan al humano: la fiebre amarilla, dengue, Zika, dirofilariasis canina, filariasis linfática y otros nematodos (*Aedes*; Gubler, 2002; Kraemer *et al.*, 2015). Esto dado a que los mosquitos que detectamos como parte de su dieta son vectores de diferentes tipos de malaria, transmisión de gusanos filiares y alrededor de 20 virus diferentes (*Anopheles*; Manguin *et al.*, 2008; Simonsen y Mwakitalu, 2013) y del virus del Oeste del Nilo, filariasis, encefalitis equina y malaria aviar (*Culex*; Bolling *et al.*, 2009; Farajollahi *et al.*, 2011). Por lo que el impacto de los murciélagos en la salud humana como reguladores de poblaciones de mosquitos vectores puede ser mayor al que se pensaba. La propagación de los virus transmitidos por los culícidos depende casi exclusivamente del control de vectores (Achee *et al.*, 2015), lo que se realiza principalmente por medios químicos, mientras que los murciélagos lo realizan de manera natural.

El consumo de culícidos por medio de evidencia molecular se había registrado anteriormente únicamente para especies de la familia Vespertilionidae (Clare *et al.*, 2014; Gonsalves *et al.*, 2013; Vesterinen *et al.*, 2018; Wray *et al.*, 2018). No obstante, nosotros detectamos culícidos en muestras de excretas de murciélagos de las familias Emballonuridae, Molossidae y Mormoopidae, además en Vespertilionidae y Molossidae un mayor número de géneros y especies. Las únicas especies para la que no se obtuvieron

registros afirmativos fue para las pertenecientes a Phyllostomidae, pero la muestra analizada fue de especies del gremio de recolector entre la vegetación, en particular de especies que se alimentan particularmente de presas ápteras y duras como los arácnidos (Segura Trujillo *et al.*, 2016). Esta heterogeneidad de depredadores de mosquitos encontrada puede estar relacionada con que los artrópodos de cuerpo blando y vuelo lento, como es el caso de los mosquitos, pueden formar parte de la dieta de murciélagos con diferentes hábitos de forrajeo y tamaños (Segura-Trujillo *et al.*, 2016; 2018), lo que puede relacionarse a su fácil masticación (Rabinowitz y Tuttle, 1982).

9. CONCLUSIONES

9.1 Gremios y repartición del recurso trófico en murciélagos artropodófagos

La configuración tradicional de los gremios de murciélagos que depredan artrópodos ha sido útil para hacer referencia sobre cómo se usa el hábitat, pero no es una clasificación apropiada para referir cómo es su uso del recurso trófico. Las clasificaciones tradicionales de los gremios de murciélagos se basan principalmente en cómo se reparten el uso del espacio-hábitat (Denzinger y Schnitzler, 2013; Giannini y Kalko, 2004; Kalko *et al.*, 1996; Kalko y Schnitzler, 1998; Schnitzler y Kalko, 2001) por lo que encontramos una baja correspondencia entre estos gremios y nuestros análisis. Los análisis basados en las características de las presas fueron generalmente más consistentes con las categorías de gremio tradicionales que el análisis basado en la clasificación taxonómica de las presas. Sin embargo, las dietas de cuatro géneros (*Corynorhinus*, *Euderma*, *Idionycteris* y *Molossus*) no se agruparon con las demás especies de su mismo gremio de uso de hábitat.

9.2 Gremios y ecomorfotipos; caso de estudio murciélagos: del género *Myotis*

Con los análisis de rasgos de las medidas somáticas se pudo identificar tres hábitos principales de forrajeo dentro del género *Myotis*. Estas diferencias pueden estar asociadas con la especialización trófica (Aguirre *et al.*, 2003; Fenton y Bogdanowicz, 2002; Freeman y Lemen, 2007; Segura-Trujillo *et al.*, 2016). Por ello se plantea que las especies del género *Myotis* han experimentado una evolución convergente a lo largo de su área de distribución, lo que lleva a la evolución independiente de los tres ecomorfotipos que se asocian con la optimización morfológica para la caza de un tipo particular artrópodos. Esta convergencia ha incidido en que los ecomorfotipos aéreo, de arrastre y recolección estén presentes en los tres continentes (América, Europa y África).

Las especies del género *Myotis* han evolucionado en tres morfotipos diferentes asociados con los hábitos de caza de recolección, de arrastre y aéreo, que a su vez están asociados con el uso diferencial de artrópodos como recursos alimenticios. Esto potencialmente facilita la coexistencia espacio-temporal de especies congéneres en el

mismo ambiente. Estos tres grupos habían sido considerados como subgéneros (Findley, 1972; Tate y Archbold, 1941), aunque cada uno resultó ser polifilético con especies no emparentadas (Bickham *et al.*, 2004; Ghazali *et al.*, 2016; Hooper, 2003; Kawai *et al.*, 2003; Ruedi y Mayer, 2001;). Además, algunas especies muestran flexibilidad en la dieta, lo que puede ocurrir debido a la variación en la disponibilidad de alimentos (es decir, alimentación oportunista).

9.3 Depredación de culícidos por especies de murciélagos de diferentes familias y gremios tróficos en diferentes ambientes del Neotrópico

Los resultados obtenidos señalan que la mayor cantidad de registros de consumo de mosquitos y el registro de un mayor número de géneros y especies se asocian a murciélagos que forrajean al borde de la vegetación y en espacios abiertos; y en menor medida en murciélagos que forrajean entre la vegetación. Para todas las localidades se analizaron especies de diferentes gremios, lo que implica que si una de las especies lo consumió es que estaba presente en el área o zona de estudio. La diferencia de los resultados en el índice de incidencia se pudiera deber a tres principales causas: el gremio que forrajean entre la vegetación fue el menos representado en número de especies analizadas; los moscos son tan pequeños que en ambientes cerrados son más difíciles de capturar y por ello se encuentran con menor incidencia; los gremios aéreos pueden forrajear en ambientes urbanizados, donde pueden ser las abundantes, además de ser atraídos por las luces donde se concentran y ser capturados con mayor facilidad. Por el momento con los datos que se tienen no se pudiera discernir entre ninguna de las hipótesis u otras posibles, para ello sería necesario realizar análisis con un mayor número de muestra.

El análisis de los datos obtenidos nos permite afirmar que los primers Zbj nos permiten detectar culícidos en las excretas de los murciélagos. Inclusive mejor que los Folmer, aunque ambos tienen buena resolución a nivel de presencia de géneros, por lo que pueden recomendarse como complementarios. La gran cantidad de secuencias obtenidas para culícidos en las muestras también nos permite afirmar que los diferentes gremios aéreos de

los murciélagos artropodófagos, independientemente de la familia taxonómica a la que pertenezcan, son depredadores de los mosquitos de la familia Culicidae en diferentes ambientes y estratos de forrajeo. El resultado positivo en diferentes familias y gremios nos permite sugerir que esta condición debe de tener aplicación generalizada, por lo que la mayoría especies de murciélagos artropodófagos de los diferentes gremios aéreos potencialmente realizan un control biológico de los mosquitos. Dado a que en las regiones tropicales la proporción de mosquitos vectores de enfermedades es mayor (Turrel, 1989; Rueda *et al.*, 1990, Couret *et al.*, 2014) y al vacío de información de información de la dieta de murciélagos en estas regiones, consideramos que es necesario enfocar los estudios de dieta de murciélagos en zonas tropicales. Con el objetivo de identificar qué especies de murciélagos son potencialmente controladores naturales de especies de artrópodos vectores de enfermedades en zonas geográficas donde las enfermedades son un serio problema de salud y con consecuencias económicas.

9.4 Conclusión general

Los resultados de los tres estudios focales realizados en general indican que la segregación en el uso del recurso trófico guarda poca relación con los gremios de uso del hábitat en los murciélagos artropodófagos. Si bien las categorías de hábitos de forrajeo de los murciélagos tienen relación con los ecomorfotipos y estos con algunas características de las presas, más no con la composición taxonómica de las presas. Por ejemplo, en los murciélagos de hábitos recolectores como *Macrotus californicus* y *M. waterhousii* no detectamos culícidos en las muestras analizadas. Esto puede atribuirse a que los murciélagos recolectores depredan preferentemente sobre presas duras y ápteras, que se encuentran preferentemente en un sustrato (Segura Trujillo *et al.*, 2016). Se puede concluir que las categorías de gremios indican el estrato y tipo de forrajeo mediante el cual los murciélagos obtienen el recurso trófico. Sin embargo, en los estudios de dieta además de la descripción de la composición taxonómica es necesario incluir rasgos de las presas (asociados a su susceptibilidad a la depredación) para entender a mayor profundidad los patrones de repartición del recurso trófico en los murciélagos artropodófagos.

10. LITERATURA CITADA

- Achee, N. L., F. Gould, T. A. Perkins, R. C. Reiner, A. C. Morrison, S. A. Ritchie, D. J. Gubler, R. Teyssou, T. W. Scott. 2015. A critical assessment of vector control for dengue prevention PLoS Neglect. Trop. D. 9:e0003655.
- Aldridge, H. D. J. N., I. L Rautenbach. 1987. Morphology, echolocation and resource partitioning in insectivorous bats. J. Anim. Ecol. 56:763-778.
- Andrews, S. 2010. FastQC: a quality control tool for high throughput sequence data. Available online at :<http://www.bioinformatics.babraham.ac.uk/projects/fastqc>.
- Aguirre, L., A. F. Herrel, R. Van Damme, E. Matthysen. 2003. The implications of food hardness for diet in bats. Func. Ecol. 17:201-212.
- Arlettaz, R., N. Perrin; J. Hausser. 1997. Trophic resource partitioning and competition between the two sibling bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. J. Anim. Ecol. 66:897-911.
- Barber, J. R., B. C. Leavell, A. L. Keener, J. W. Breinholt, B. A. Chadwell, C. J. McClure, G. H. Hill, A.Y. Kawahara. 2015. Moth tails divert bat attack: evolution of acoustic deflection. P. Natl. Aca. Sci.112:2812-2816.
- Barclay, R. M., R. M. Brigham. 1991. Prey detection, dietary niche breadth, and body size in bats: why are aerial insectivorous bats so small? Am. Nat. 137:693-703.
- Blaum, N., E. Mosner, M. Schwager, F. Jeltsch. 2011. How functional is functional? Ecological groupings in terrestrial animal ecology: towards an animal functional type approach. Biodivers. Conserv. 20:2333-2345.
- Bickham, J. W., J. C. Patton, D. A. Schlitter, I. L. Rautenbach, R. L. Honeycutt. 2004. Molecular phylogenetics, karyotypic diversity, and partition of the genus *Myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae). Mol. Phylogenet. Evol. 33:333–338.
- Biscardi, S., D. Russo, V. Casciani, D. Cesarini, M. Mei, L. Boitani. 2007. Foraging requirements of the endangered long-fingered bat: the influence of micro-habitat structure, water quality and prey type. J. Zool. 273:372-381.
- Bonaccorso, F. J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. Bull. Florid. Stat. Mus. Biological Sciences 24:359-408.
- Bolger, A. M., M. Lohse, B. Usadel. 2014. Trimmomatic: A flexible trimmer for Illumina Sequence Data. Bioinformatics, btu170.
- Bolling, B. G., C. M. Barker, C. G. Moore, W. J. Pape, L. Eisen. 2009. Seasonal patterns for entomological measures of risk for exposure to *Culex* vectors and West Nile virus in relation to human disease cases in northeastern Colorado. J. Med. Entomol. 46:1519-1531.
- Burgin, C. J., J. P. Colella, P. L. Kahn, N. S. Upham. 2018. How many species of mammals are there? J. Mammal. 99:1-11.

- Camacho, C., G. Coulouris, V. Avagyan, N. Ma, J. Papadopoulos, K. Bealer, T. L. Madden. 2009. BLAST+: Architecture and applications. *BMC Bioinformatics* 10:421.
- Campbell, C. A. 1925. *Bats, Mosquitoes and Dollars*. The Stratford Company Publishers, Boston. 265p.
- Clare, E. L., E. E. Fraser, H. E. Braid, M. B. Fenton, P. D. Hebert. 2009. Species on the menu of a generalist predator, the eastern red bat (*Lasiurus borealis*): Using a molecular approach to detect arthropod prey. *Mol. Ecol.* 18:2532-2542.
- Clare, E. L., B. R., Barber, B. W. Sweeney, P. D. N. Hebert, M. B. Fenton. 2011. Eating local: Influences of habitat on the diet of little brown bats (*Myotis lucifugus*). *Mol. Ecol.* 20:1772–1780.
- Couret, J., E. Dotson, M. Q. Benedict. 2014. Temperature, larval diet, and density effects on development rate and survival of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). *PLoS One* 9:e87468.
- Dechman, D. K., N. K. Safi, M. J. Vonhof. 2006. Matching morphology and diet in the disc-winged bat *Thyroptera tricolor* (Chiroptera). *J. Mammal.* 87:1013-1019.
- Denzinger, A., H. U. Schnitzler. 2013. Bat guilds, a concept to classify the highly diverse foraging and echolocation behaviors of microchiropteran bats. *Front. Physiol.* 4:1-15.
- Denzinger A., E. K.V. Kalko, M. Tschapka, A. D. Grinnell, H. U. Schnitzler. 2016. Guild structure and niche differentiation in echolocating bats. En: Fenton M., A. Grinnell, A. Popper, R. Fay eds. *Bat Bioacoustics*. Springer Handbook of Auditory Research, vol 54. Springer, New York. pp 141-166.
- Dobson, A. P. 2005. What links bats to emerging infectious diseases? *Science* 310:628-629.
- Easterla, D. A., J. O. Whitaker. 1972. Food habits of some bats from Big Bend National Park, Texas. *J. Mammal.* 53:887-890.
- Emrich, M. A., E. L. Clare, W. O. Symondson, S. E. Koenig, M. B. Fenton. 2013. Resource partitioning by insectivorous bats in Jamaica. *Mol. Ecol.* 23:3648-3656
- Farajollahi, A., D. M. Fonseca, L. D. Kramer, A. M. Kilpatrick. 2011. “Bird biting” mosquitoes and human disease: A review of the role of *Culex pipiens* complex mosquitoes in epidemiology. *Infect. Gen. Evol.* 11:1577-1585.
- Fenton, D. E. 1973. Bat faunas: A trophic comparison. *Syst. Zool.* 22:14-29.
- Fenton, M. B. 1974. Feeding ecology of insectivorous Bats. *Bios* 45:3-15.
- Fenton, M. B. 1982. Echolocation, Insect hearing, and feeding ecology of insectivorous bats. En: Kunz, T. H., ed. *Ecology of Bats*. Plenum Press. New York. pp 261-285.
- Fenton, M. B. 1989. The foraging behavior and ecology of animal-eating bats. *Canadian J. Zool.* 68:411-422.

- Fenton, M. B. 1990. The foraging behavior and ecology of animal eating bats. *Can. J. Zool.* 68:411–422.
- 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, M. Zortea. 1999. The diet of bats from southeastern Brazil: The relation to echolocation and foraging behaviour. *Rev. Bras. Zool.* 16:1081-1085.
- Fenton, M. B., W. Bogdanowicz. 2002. Relationships between external morphology and foraging behaviour: Bats in the genus *Myotis*. *Can. J. Zool.* 80:1004–1013.
- Fenton, M. B., M. Davison, T. H. Kunz, G. F. McCracken, P. A. Racey, M. D. Tuttle. 2006. Linking bats to emerging diseases. *Science* 311:1098-1099.
- Findley, J. S. 1972. Phenetic relationships among bats of the genus *Myotis*. *Syst. Biol.* 21:31–52.
- Freeman, P. W. 1981. Correspondence of food habits and morphology in insectivorous bats. *J. Mammal.* 62:166-173.
- Freeman, P. W. 2000. Macroevolution in microchiroptera: Recoupling morphology and ecology with phylogeny. *Mammal. Papers: University of Nebraska State Museum* 2:317-335.
- Freeman, P. W., C. A. Lemen. 2010. Simple predictors of bite force in bats: The good, the better and the better still. *J. Zool.* 282:284–290.
- Folmer O, M. Black, W. Hoeh, R. Lutz, R. Vrijenhoek. 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Mol. Mar. Biol. Biotech.* 3:294-299.
- Gardiner, J. D., G. Dimitriadis, J. R. Codd, R. L. Nudds. 2011. A potential role for bat tail membranes in flight control. *PLoS One* 6:e18214.
- Ghazali, M., R. Moratelli, I. Dzeverin. 2016. Ecomorph evolution in *Myotis* (Vespertilionidae, Chiroptera). *J. Mammal. Evo.* 24:475–484.
- Giannini, N. P. E. K. V. Kalko. 2004. Trophic structure in a large assemblage of phyllostomid bats in Panama. *Oikos* 105:209-220.
- Godawa Stormark, J. 1998. Phenetic analysis of Old World *Myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae) based on dental characters. *Acta Theriol.* 43:1–11.
- Gonsalves, L., B. Bicknell, B. Law, C. Webb, V. Monamy. 2013. Mosquito consumption by insectivorous bats: Does size matter? *PloS one* 8: e77183.
- Grossman, G. D., D. M. Nickerson, M. C. Freeman. 1991. Principal component analyses of assemblage structure data: Utility of tests based on eigenvalues. *Ecology* 72:341-347.
- Gubler, D. J. 2002. Epidemic dengue/dengue hemorrhagic fever as a public health, social and economic problem in the 21st century. *Trends Microbiol.* 10:100–103.

- Hebert, P. D., E. H. Penton, J. M. Burns, D. H. Janzen, W. Hallwachs. 2004. Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astrartes fulgerator*. *P. Natl. Acad. Sci. USA*. 101:14812-14817.
- Hoofer, S. R., R. A. van Den Bussche. 2003. Molecular phylogenetics of the chiropteran family Vespertilionidae. *Acta Chiropterol*. 5:1–63.
- Holderied, M., C. Korine T. Moritz. 2011. Hemprich's long-eared bat (*Otonycteris hemprichii*) as a predator of scorpions: whispering echolocation, passive gleaning and prey selection. *J. Com. Physiol*. 197:425-433.
- Humprey, S. R., F. J. Bonacorso T. L. Zinn. 1983. Guild Structure of Surface-Gleaning Bats in Panamá. *Ecology* 64:284-294.
- Hutchinson, G. E. 1957 Population studies animal ecology and demography concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 22:415-427.
- Huson, D. H., A. F. Auch, J. Qi, S. C. Schuster. 2007. MEGAN analysis of metagenomic data. *Genome Anal.* 17:377-386.
- 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* 74:2204-2214.
- James, F. C., C. E. McCulloch. 1990. Multivariate analysis in ecology and systematics: panacea or Pandora's box? *Annu. Rev. Ecol. S.* 21:129-166.
- Johnston, D. S., M. B. Fenton. 2001. Individual and population level variability in diets of pallid bats (*Antrozous pallidus*). *J. Mammal.* 82:362-373.
- Jusino M. A., M. T. Banik, J. M. Palmer, A. K. Wray, L. Xiao, E. Pelton, J. R. Barber, A. Y. Kawahara, C. Gratton, M. Z. Peery, D. L. Lindner. 2017. An improved method for utilizing high-throughput amplicon sequencing to determine the diets of insectivorous animals. *Peer J Preprints* 5:e3184v1
- Kalko, E. K. V., C. O. Handley, D. Handley Jr. 1996. Organization, diversity and longterm dynamics of a neotropical bat community. En: Cody M, J. Smallwood eds. *Long-term Studies in Vertebrate Communities*. Academic Press. Los Angeles. pp503–553.
- Kalko E. K. V., H. U. Schnitzler. 1998. How echolocating bats approach and acquire food. En: Kunz T. H., P. A. Racey eds. *Bat Biology and Conservation*. Smithsonian Institution Press. Washington. pp 197–204.
- Kawai, K., M. Nikaido, M. Harada, S. Matsumura, L-K. Lin, Y. Wu, M. Hasenagawa, N. Okada. 2003. The status of the Japanese and east asian bats of the genus *Myotis* (Vespertilionidae) based on mitochondrial sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 28:297–307.

- Kober, R., H. U. Schnitzler. 1990. Information in sonar echoes of fluttering insects available for echolocating bats. *J. Acoustic. Soc. Am.* 87:882-896.
- Kraemer M. U., M. E. Sinka, K. A. Duda, A. Q. Mylne, F. M. Shearer, C. M. Barker C. G. Moore, R. G. Carvalho, G. E. Coelho, W. Van Bortel, G. Hendrickx, F. Schaffner, I. R. F. Elyazar, H.-J. Teng, O. J. Brady, J. P. Messina, D. M. Pigott, T. W. Scott, D. L. Smith, G. R. W. Wint, N. Golding, S. I. Hay. 2015. The global distribution of the arbovirus vectors *Aedes aegypti* and *Ae. albopictus*. *Elife* 4:e08347.
- Kunz, T. H., E. Braun de Torrez, D. Bauer, T. Lobova, T. H. Fleming. 2011. Ecosystem services provided by bats. *Ann. NY. Acad. Sci.* 1223:1-38.
- Landres, P. B., J. A. MacMahon. 1980. Guilds and community organization: analysis of an oak woodland avifauna in Sonora, Mexico. *Auk*. 97:351-365.
- Lenhart, P. A., V. Mata-Silva, D. Johnson. 2010. Foods of the pallid bat, *Antrozous pallidus* (Chiroptera: Vespertilionidae), in the Chihuahuan desert of Western Texas. *Southwest. Nat.* 55:110-115.
- Li, H. 2013. Seqtk: a fast and lightweight tool for processing FASTA or FASTQ sequences. <https://github.com/lh3/seqtk/>.
- MacNally, R. C. 1983. On assessing the significance of interspecific competition to guild structure. *Ecology*. 64:1646-1652.
- Manguin, S., P. Carnevale, J. Mouchet, M. Coosemans, J. Julvez, D. Richard-Lenoble, J. Sircoulon. 2008. Bionomics, taxonomy, and distribution of the major malaria vector taxa of *Anopheles* subgenus *Cellia* in Southeast Asia: An updated review. *Infect., Genet. Evol.* 8:489-503.
- Moosman, P. R., H. H. Tomas, J. P. Veilleux. 2007. Food habits of eastern small-footed bats (*Myotis leibii*) in New Hampshire. *Am. Mid. Nat.* 158:354-360.
- Neuweiler, G. 1989. Foraging ecology and audition in echolocating bats. *Trends Ecol. and Evol.* 4:160-166.
- Nogueira, M. R., A. L. Peracchi, L. R. Monteiro. 2009. Morphological correlates of bite force and diet in the skull and mandible of phyllostomid bats. *Funct. Ecol.* 23:715-723.
- Norberg, U. M., J. M. V. Rayner. 1987. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): Wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Philos. T. Roy. Soc. B.* 316:335-427.
- 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. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 25:730-755.
- Rabinowitz, A., y M. Tuttle. 1982. A test of the validity of two currently used methods of determining bat prey preferences. *Acta Theriol.* 27:283-293.

- Razak, K. A., W. Shen, T. Zumsteg, Z. M. Fuzessery. 2006. Parallel thalamocortical pathways for echolocation and passive sound localization in a gleaning bat, *Antrozous pallidus*. *J. Comp. Neurol.* 500:322-338.
- Reiskind, M. H., M. A. Wund. 2009. Experimental assessment of the impacts of northern long-eared bats on ovipositing *Culex* (Diptera: Culicidae) mosquitoes. *J. Med Entomol.* 46:1037-1044.
- Root, R. B. 1967. The niche pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecol. Monograph.* 37:317-350.
- Rueda, L. M., K. J. Patel, R. C. Axtell, y R. E. Stinner. 1990. Temperature-dependent development and survival rates of *Culex quinquefasciatus* and *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). *J. Med Entomol.* 27:892-898.
- Ruedi, M., F. Mayer. 2001. Molecular systematics of bats of the genus *Myotis* (Vespertilionidae) suggests deterministic ecomorphological convergences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 21:436-448.
- Rydell, J., D. P. McNeill, J. Eklöf. 2002. Capture success of little brown bats (*Myotis lucifugus*) feeding on mosquitoes. *J. Zool.* 256:379-381.
- Saunders, M. B, R. M. R. Barclay. 1992. Ecomorphology of insectivorous bats: a test of predictions using two morphologically. *Ecology.* 7:1335-1345.
- Simberloff, D., T. Dayan. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 22:115-143
- Schmieder, R., R. Edwards. 2011. Quality control and preprocessing of metagenomic datasets. *Bioinformatics* 27:863-864.
- Schnitzler, H. U. E. K. V. Kalko. 2001. Echolocation by insect-eating bats. *Bioscience* 51:557-569.
- Schöner, T. W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *Amer. Naturalist* 122:240-285.
- Schmidt, S. 1988. Evidence for a spectral basis of texture perception in bat sonar. *Nature* 331:617-619.
- Segura-Trujillo, C. A., W. Z. Lidicker, S. T. Álvarez-Castañeda. 2016. New perspectives on trophic guilds of arthropodivorous bats in North and Central America. *J. Mammal.* 92:644-654.
- Segura-Trujillo, C. A., M. R. Willig, y S. T. Álvarez-Castañeda. 2018. Correspondence between ecomorphotype and use of arthropod resources by bats of the genus *Myotis*. *J. Mammal.* 99:659-667.
- Simonsen, P., y M. Mwakitalu. 2013. Urban lymphatic filariasis. *Parasitol. Res.* 112:35-44.

- Stadelmann, B., D. S. Jacobs, C. Schoeman, M. Ruedi. 2004. Phylogeny of African *Myotis* bats (Chiroptera, Vespertilionidae) inferred from cytochrome b sequences. *Acta Chiropterol.* 6:177–192.
- StatSoft Inc. 2004. Statistica, data analysis software system, version 7. Oklahoma.
- Storer, T. I. 1926. Bats, bat towers and mosquitoes. *J. Mammal.* 7:85-90.
- Tate, G. H. H., R. Archbold. 1941. A review of the genus *Myotis* (Chiroptera) of Eurasia: with special reference to species occurring in the East Indies. *Bull. Am. Museum Nat. Hist.* 78:537–565.
- Turell, M. J. 1989. Effect of environmental temperature on the vector competence of *Aedes fowleri* for Rift Valley fever virus. *Res. Virol.* 140:147-154.
- Vesterinen, E. J., A. I. Puisto, A. S. Blomberg, T. M. Lilley. 2018. Table for five, please: Dietary partitioning in boreal bats. *Ecol. Evo.* 8:10914–10937
- Waters, D. A., G. Jones. 1995. Echolocation call structure and intensity in five species of insectivorous bats. *J. Exp. Biol.* 198:475-489.
- Wray, A. K., M. A. Jusino, M. T. Banik, J. M. Palmer, H. Kaarakka, J. P. White, D. L. Lindner, M. Z. Peery. 2018. Incidence and taxonomic richness of mosquitoes in the diets of little brown and big brown bats. *J. Mammal.* 99:668-674.
- Wetzler, G. C., J. G. Boyles. 2017. The energetics of mosquito feeding by insectivorous bats. *Can. J. Zool.* 96:373-377.
- Whitaker, J. O. Jr., J. S. Findley. 1980. Foods eaten by some bats from Costa Rica and Panama. *J. Mammal.* 61:540-544
- 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. pp 171-189.
- Whitaker, J. O. Jr. B. Lawhead. 1992. Foods of *Myotis lucifugus* in a maternity colony in central Alaska. *J. Mammal.* 73:646-648.
- Whitaker, J. O., Jr., G. F. Mccracken, B. M. Siemers. 2009. Food habits analysis of insectivorous bats. En Kunz, T. H., S. Parsons eds. *Ecological and behavioral methods for the study of bats.* The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland. pp. 567–592.
- Williams-Guillén, K., E. Olimpi, B. Maas, P. J. Taylor, y R. Arlettaz. 2016. Bats in the anthropogenic matrix: challenges and opportunities for the conservation of Chiroptera and their ecosystem services in agricultural landscapes. En Voigt, C. C., T. Kingston eds. *Bats in the Anthropocene: Conservation of bats in a changing world.* Springer. Cham. pp. 151-186.
- Wilson, D. E. 1973. Bat faunas: a trophic comparison. *Sys. Biol.* 22:14-29.
- Zeale, M. R., R. K. Butlin, G. L. Barker, D. C. Lees, G. Jones. 2011. Taxon-specific PCR for DNA barcoding arthropod prey in bat faeces. *Mol. Ecol. Resour.* 11:236-244.

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: e27190.

11. ANEXOS

11.1 Anexo A. Publicaciones de las que se obtuvieron los datos de dieta de los murciélagos e América.

Anthony, E. L. P., T. H. Kunz. 1977. Feeding strategies of the little brown bat, *Myotis lucifugus*, in southern New Hampshire. *Ecology* 58:775–786.

Black, H. L. 1974. A north temperate bat community: structure and prey populations. *J. Mammal.* 55:138–157.

Brack, V., R. K. La Val. 1985. Food Habits of the Indiana Bat in Missouri. *J. Mammal.* 66:308–315.

Belwood, J. J., M. B. Fenton. 1976. Variation in the diet of *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Can. J. Zool.* 54:1674–1678.

Best, L., B. A. Milam, T. D. Haas, W. S. Cvilikas, L. R. Saidak. 1997. Variation in diet of the gray bat (*Myotis grisescens*). *J. Mammal.* 78:569–583.

Buchler, E. R. 1976. Prey selection by *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Am. Nat.* 110:619–628.

Carter, T. C. M. A. Menzel, S. F. Owen, J. W. Edwards, J. M. Menzel, W. M. Ford. 2003. Food habits of seven species of bats in the allegheny plateau and ridge and valley of West Virginia. *Northeast. Nat.* 10:83–88.

Debelica, A., A. K. Matthews, L. K. Ammerman. 2006. Dietary study of big free-tailed bats (*Nyctinomops macrotis*). *Southwest. Nat.* 51: 414–418.

Easterla, D. A., J. O. Whitaker. 1972. Food habits of some bats from Big Bend national park, Texas. *J. Mammal.* 53:887–890.

Feldhamer, G. A., J. O. Whitaker, J. K. Krejca, S. J. Taylor. 1995. Food of the evening bat (*Nycticeius humeralis*) and red bat (*Lasiurus borealis*) from southern Illinois. *Trans. Ill. State Acad. Sci.* 88:139–143.

Feldhamer, G. A., T. C. Carter, J. Whitaker Jr. 2009. Prey consumed by eight species of insectivorous bats from southern Illinois. *Am. Midl. Nat.* 162:43–51.

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, M. J. Vonhof. 1998. Emergence, echolocation, diet and foraging behavior of *Molossus ater* (Chiroptera: Molossidae). *Biotropica* 30:314–320.

Howell, D. J., D. Burch. 1974. Food habits of some Costa Rican bats. *Rev. Biol. Tropic.* 21:281–294.

- Humphrey, S. R., F. J. Bonaccorso, T. L. Zinn. 1983. Guild Structure of Surface-Gleaning Bats in Panamá. *Ecology* 64:284–294.
- Johnston, D. S., M. B. Fenton. 2001. Individual and Population-Level Variability in Diets of Pallid Bats (*Antrozous pallidus*). *J. Mammal.* 82:362–373.
- Johson, J. B., J. E. Gates. 2007. Food Habits of *Myotis leibii* during Fall Swarming in West Virginia. *Northeast. Nat.* 143:317–322.
- Kunz, T. H. 1974. Feeding ecology of a temperate insectivorous bat (*Myotis velifer*). *Ecology* 55:693–711.
- Kunz, T. H., J.O. Whitaker Jr., M. D. Wadanoli. 1995. Dietary energetics of the insectivorous Mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis*) during pregnancy and lactation. *Oecologia* 101:407–415.
- Kurta, A., J. O. Whitaker. 1998. Diet of the endangered Indiana bat (*Myotis sodalis*) on the northern edge of its range. *Am. Midl. Nat.* 140:280–286.
- Lacki, M. J., J. S. Johnson, L. E. Dodd, D. Baker. 2007. Prey consumption of insectivorous bats in coniferous forests of north-central Idaho. *Northwest Sci.* 81:199–205.
- Lee, Y-F., F. MacCracken. 2004. Flight activity and food habits of three species of *Myotis* bats (Chiroptera: Vespertilionidae) in Sympatry. *Zoological Studies* 43:589–597.
- Lee, Y-F., F. MacCracken. 2005. Dietary variation of Brazilian free-tailed bats links to migratory populations of pest insects. *J. Mammal.* 86:67–76.
- Lenhart, P. A., V. Mata-Silva, D. Johnson. 2010. Foods of the pallid bat, *Antrozous pallidus* (Chiroptera: Vespertilionidae), in the Chihuahuan desert of western Texas. *Southwest. Nat.* 55:110–115.
- Marquardt, S. R., J. R. Choate. 2009. Influence of thermal environment on food habits of female cave *Myotis* (*Myotis velifer*). *Southwest. Nat.* 54:166–175.
- Matews, A. K., S. A. Neiswenter, L. K. Ammerman. 2010. Trophic Ecology of the Free-tailed Bats *Nyctinomops femorosaccus* and *Tadarida brasiliensis* (Chiroptera: Molossidae) in Big Bend National Park, Texas. *Southwest. Nat.* 55:340–346.
- Moosman, P. R., H. H. Tomas, J. P. Veilleux. 2007. Food Habits of Eastern Small-footed Bats (*Myotis leibii*) in New Hampshire. *Am. Midl. Nat.* 158:354–360.
- Neuweiler, G. 1989. Foraging ecology and audition in echolocating bats. *Trends Ecol. Evo.* 4:160–166.
- Ober, H. K., P. Hayes. 2008. Prey Selection by Bats in Forests of Western Oregon. *J. Mammal.* 89:1191–1200.
- Ross, A. 1961. Notes on food habits of bats. *J. Mammal.* 42:66–71.

- Valdez, E. W., P. M. Cryan. 2009. Food habits of the hoary bat (*Lasiurus cinereus*) during spring migration through New Mexico. *Southwest. Nat.* 54:195-200.
- Whitaker, J. O. Jr. 1972. Food habits of bats from Indiana. *Can. J. Zool.* 50:877-883.
- Whitaker, J. O. Jr., C. Maser, L. E. Keller. 1977 Food habits of bats of western Oregon. *Northwest. Sci.* 5:46-55.
- Whitaker, J. O. Jr., J. S. Findley. 1980. Foods eaten by some bats from Costa Rica and Panama. *J. Mammal.* 61:540-544.
- Whitaker, J. O. Jr., C. S. Maser, P. Cross. 1981. Foods of Oregon silver-haired bats, *Lasionycteris noctivagans*. *Northwest. Sci.* 55:75-77.
- Whitaker, J. O. Jr., and B. Lawhead. 1992. Foods of *Myotis lucifugus* in a maternity colony in central Alaska. *J. Mammal.* 73:646-648.
- Whitaker, J. O. Jr. 2004. Prey selection in a temperate zone insectivorous bat community. *J. Mammal.* 85:460-469.

11.2 Anexo B. Publicaciones de las que se obtuvieron los datos de dieta de las especies del género *Myotis*.

Arlettaz, R., N. Perrin, J. Hausser. 1997. Trophic resource partitioning and competition between the two sibling bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *J. Animal Ecol.* 66:897–911.

Bracamonte, J. C. 2013. Hábitos alimenticios de un ensamble de murciélagos insectívoros de bosque montano en las yungas argentinas. *Chiropt. Neotrop.* 19:1157-1162.

Easterla, D. A., J. O. Whitaker. 1972. Food habits of some bats from Big Bend National Park, Texas. *J. Mammal.* 53:887–890.

Feldhamer, G. A., T. C. Carter, J. Whitaker Jr. 2009. Prey consumed by eight species of insectivorous bats from southern Illinois. *Am. Midl. Nat.* 162:43-51.

Kunz, T. H. 1974. Feeding ecology of a temperate insectivorous bat (*Myotis velifer*). *Ecology* 55: 693-711.

Kurta, A., J. O. Whitaker Jr. 1998. Diet of the endangered Indiana bat (*Myotis sodalis*) on the northern edge of its range. *Am. Midl. Nat.* 140:280-286.

Lacki, M. J., L. S. Burford, and J. O. Whitaker, Jr. 1995. Food habits of gray bats in Kentucky. *J. Mammal.* 76:1256-1259.

Lacki, M. J., J. S. Johnson, L. E. Dodd, D. Baker. 2007. Prey consumption of insectivorous bats in coniferous forests of north-central Idaho. *Northwest Sci.* 81:199-205.

Lucan, R. K., M. Andreas, P. Benda, T. Bartonička, T. Březinová, A. Hoffmannová, Š. Hulová, P. Hulva, J. Neckářová, A. Reiter, T. Svačina, M. Šálek, I. Horáček. 2009. Alcathe bat (*Myotis alcathoe*) in the Czech Republic: distributional status, roosting and feeding ecology. *Acta Chiropterol.* 11:61-69.

Ma, J., B. Liang, S. Zhang, W. Metzner. 2008. Dietary composition and echolocation call design of three sympatric insectivorous bat species from China. *Ecol. Res.* 23:113.

Marquardt, S. R., J. R. Choate. 2009. Influence of thermal environment on food habits of female cave *Myotis* (*Myotis velifer*). *Southwest. Nat.* 54:166-175.

Moosman, P. R., H. H. Tomas, J. P. Veilleux. 2007. Food habits of eastern small-footed bats (*Myotis leibii*) in New Hampshire. *Am. Midl. Nat.* 158:354-360.

Rakotoarivelo, A. A., N. Ranaivoson, O. R. Ramilijaona, A. F. Kofoky, P. A. Racey, R. K. Jenkins. 2007. Seasonal food habits of five sympatric forest microchiropterans in western Madagascar. *J. Mammal.* 88: 959-966.

Tuttle, N. M., D. P. Benson, D. W. Sparks. 2006. Diet of the *Myotis sodalis* (Indiana bat) at an urban/rural interface. *Northeast. Nat.* 13:435–442.

Valdez, E. W., M. A. Bogan. 2009. Does variation in cranial morphology of *Myotis occultus* (Chiroptera: Vespertilionidae) reflect a greater reliance on certain prey types? *Acta Chiropterol.* 11:443-450.

Whitaker, J. O., Jr. 2004. Prey selection in a temperate zone insectivorous bat community. *J. Mammal.* 85:460–469.

Whitaker, J. O., Jr., J. S. Findley. 1980. Foods eaten by some bats from Costa Rica and Panama. *J. Mammal.* 61:540–544.

Whitaker, J. O., Jr., C. Maser, L. E. Keller. 1977 Food habits of bats of western Oregon. *Northwest. Sci.* 5:46–55.

11.3 Anexo C. Publicaciones de las que se obtuvieron los datos de las medidas morfológicas (peso, longitud total, longitud de la oreja, longitud del antebrazo, longitud de la cola, longitud del cuerpo, y longitud del cráneo) de las especies del Género *Myotis*.

Arlettaz, R. 1999. Habitat selection as a major resource partitioning mechanism between the two sympatric sibling bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *J. Anim. Ecol.* 68:460-471.

Benda, P., M. Ruedi, M. Uhrin. 2003. First record of *Myotis alcaethoe* (Chiroptera: Vespertilionidae) in Slovakia. *Folia Zool.* 52:359-366.

Caceres, M. C., R. M. Barclay. 2000. *Myotis septentrionalis*. *Mammalian Species* 634:1-4.

Fitch, J. H., K. A. Shump, A. U. Shump. 1981. *Myotis velifer*. *Mammalian Species* 149:1-5.

Herd, R. M., M. B. Fenton. 1983. An electrophoretic, morphological, and ecological investigation of a putative hybrid zone between *Myotis lucifugus* and *Myotis yumanensis* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Can. J. Zool.* 61:2029–2050.

Jones, C. R. W. Manning. 1989. *Myotis austroriparius*. *Mammalian Species* 332:1-3.

Lee, T. E., S. F. Burneo, M. R. Marchán, S. A. Roussos, R. S. Vizcarra-Vásquez. 2008. The mammals of the temperate forests of Volcán Sumaco, Ecuador. *Occas. Pap. Mus. Tex. Tech Univ.* 276:1-10.

Lopez-Gonzalez, C. 1998. Systematics and zoogeography of the bats of Paraguay Doctoral dissertation, Texas Tech University.

Miller, G. S., G. M. Allen. 1928. The American bats of the genera *Myotis* and *Pizonyx*. *Bull.USNM.* 144:80-86.

Ramasindrazana, B., S. M. Goodman. 2011. Bats of the Beanka Forest, a limestone karstic zone near Maintirano, central western Madagascar. *Malagasy Nat.* 5:121-128.

Saunders, M. B., R. M. Barclay. 1992. Ecomorphology of insectivorous bats: a test of predictions using two morphologically similar species. *Ecology* 73:1335-1345.

Son, N. T., T. Görföl, C. Francis, M. Motokawa, P. Estók, H. Endo, G. Csorba. 2013. Description of a new species of *Myotis* (Vespertilionidae) from Vietnam. *Acta Chiropterol.* 15:473-483.

Van Zyll de Jong. 1985. in Simpson, M. R. 1993. *Myotis californicus*. *Mammalian Species* 428:1-4.

Van Zyll de Jong 1985 in Best, T., J. Jennings. 1997. *Myotis leibii*. *Mammalian Species* 547: 1-6.

Williams, D. F., J. S. Findley. 1979. Sexual size dimorphism in vespertilionid bats. *Am. Midl. Nat.* 102:113-126.