



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Posgrado en Ciencias Biológicas

Efecto de la temperatura ambiental, la masa corporal y las restricciones energéticas en el uso de torpor de murciélagos insectívoros que habitan un sistema montañoso en el centro de México

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

Kevin Ignacio Medina Bello

Director
Dr. Jorge Israel Ayala Berdón

Tlaxcala, Tlax.

Octubre, 2021



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Posgrado en Ciencias Biológicas

Efecto de la temperatura ambiental, la masa corporal y las restricciones energéticas en el uso de torpor de murciélagos insectívoros que habitan un sistema montañoso en el centro de México

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

Kevin Ignacio Medina Bello

Comité Tutorial

Director

Dr. Jorge Israel Ayala Berdón

Tutores

Dr. Jorge Schondube Friedeworld

Dr. Aníbal Helios Díaz de la Vega Pérez

Tlaxcala, Tlax.

Octubre, 2021

Hoja de financiamiento

El presente trabajo de investigación se realizó en las instalaciones del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta (CTBC) y en la Estación Científica La Malinche, de la Universidad Autónoma de Tlaxcala (UATx). Dentro del programa de maestría en Ciencias Biológicas, el cual se encuentra registrado en el Programa para el Fortalecimiento del Posgrado Nacional y en el Padrón Nacional del Posgrados de Calidad CONACYT (PNPC). Esta investigación se llevó a cabo gracias al financiamiento otorgado por parte del CONACYT, al estudiante Kevin Ignacio Medina Bello a través de una beca de manutención (No. de registro 761355) y al proyecto de ciencia básica SEP-CONACyT 2017-2018 (A1-S-39572) otorgado al director de tesis.

Oficio de autorización



Universidad Autónoma de Tlaxcala
Centro Tlaxcala Biología de la Conducta (CTBC)
Maestría en Ciencias Biológicas
Proceso: Posgrado CTBC
Registro: Carta Autorización de Impresión de Tesis

Código: 503-RGE-26

Revisión: 03

COORDINACIÓN MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA P R E S E N T E

Los abajo firmantes, miembros del jurado evaluador del proyecto de tesis que **Kevin Ignacio Medina Bello** realiza para la obtención del grado de **Maestro en Ciencias Biológicas**, expresamos que, habiendo revisado la versión final del documento de tesis, damos la aprobación para que ésta sea impresa y defendida en el examen correspondiente. El título que llevará es **“Efecto de la temperatura ambiental, la masa corporal y las restricciones energéticas en el uso de torpor en murciélagos insectívoros que habitan un sistema montañoso en el centro de México”**.

Sin otro particular, aprovechamos para enviarle un cordial saludo.

A T E N T A M E N T E
TLAXCALA, TLAX., AGOSTO 24 DE 2021

DR. JORGE SCHONDUBEFRIEDEWORLD

DR. JORGE ISRAEL AYALA BERDÓN

DR. ANÍBAL HELIOS DÍAZ DE LA VEGA PÉREZ

DR. AMANDO BALBISTA ORTEGA

DR. ROMEO ALBERTO SALDAÑA VÁZQUEZ

Agradecimientos

Institucionales

- Al Posgrado en Ciencias Biológicas del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta de la Universidad Autónoma de Tlaxcala.
- A la beca recibida por el CONACYT (clave 761355).
- A los miembros del comité tutorial.

Personales

- A mi director de tesis: Jorge Israel Ayala Berdón.
- A mis padres: Irene Bello y Cesar Leyva por todo su apoyo y por su ejemplo que siempre me han brindado.
- A mi hermana: Melina Medina que me ha motivado a seguir.
- A mi novia: Maribel Méndez por su amor incondicional y su gran apoyo.
- A mis compañeros de maestría: Alberto, Frida, Maricarmen, Mayra, Janeth, Erick M. y Erick G. por toda su valiosa amistad.
- A mis amigos: Eduardo, Mauricio, Cristian, Johanan, Karla, Luis, Rosendo, Odilón, Lucas, Amado y Goyo por todo su amor y apoyo.

Resumen

El torpor es una respuesta fisiológica de suma importancia para los vertebrados heterotermos. Esta respuesta involucra la disminución controlada de la tasa metabólica (TM) y otras funciones fisiológicas. Los murciélagos insectívoros pertenecientes a la familia Vespertilionidae que habitan en ecosistemas montañosos en la región del neotrópico en el centro de México son capaces de utilizar torpor para minimizar los gastos energéticos asociados con las características ambientales. Sin embargo, la mayoría de trabajos de uso de torpor con murciélagos se han centrado en las regiones tropicales y neárticas considerando solo la T_a . Estimar los factores intrínsecos y extrínsecos que explican los patrones de uso de torpor de los murciélagos insectívoros es fundamental para conocer los requerimientos energéticos de las especies. En este trabajo se determinó el efecto de la temperatura ambiental (T_a) y las restricciones energéticas (ayuno) en los patrones de uso de torpor de los murciélagos vespertilionidos de diferente masa corporal (M_c). Se realizaron pruebas experimentales con 21 individuos pertenecientes a seis especies de murciélagos de diferente M_c . Las medidas de la tasa metabólica se obtuvieron con respirometría indirecta. Los individuos fueron expuestos a dos tratamientos: 1) sin restricción energética, en donde los individuos fueron alimentados *ad libitum* y 2) con restricción energética, en donde los murciélagos se mantuvieron en ayuno por 30 horas posteriores a la última alimentación. En ambos tratamientos los individuos se expusieron a T_a 's de tratamiento, por debajo de su zona termoneutral (ZTN). El uso de torpor se determinó cuando la tasa metabólica se encontró por debajo de la tasa metabólica basal (TMB). Se evaluó el efecto de dos variables (T_a y disponibilidad de alimento) y la M_c en uso de torpor con métodos probabilísticos y comparativos. Los resultados mostraron que la disponibilidad de alimento tuvo un efecto significativo en el uso de torpor de los murciélagos. Además, las seis especies mostraron diferentes patrones de uso de torpor. Los resultados obtenidos sugieren que las especies de murciélagos estudiados desarrollan diferentes patrones de uso de torpor relacionado con la disponibilidad de alimento. Además, las relaciones filogenéticas tienen influencia en el uso de torpor.

Glosario

- Tasa metabólica (TM): Hace referencia a la energía metabólica utilizada, esta es producto de la oxidación de moléculas de carbono que se encuentran en el alimento.
- Tasa metabólica basal (TMB): La cantidad de energía mínima para mantener la homeóstasis.
- Torpor: Es una respuesta fisiológica que consiste en la reducción controlada de la TM y otras funciones fisiológicas.
- Zona termoneutral (ZTN): Rango de temperaturas ambientales donde el individuo no compromete gastos metabólicos asociados a la termorregulación.
- Temperatura crítica inferior (TCI): La temperatura ambiental que se encuentra en el límite inferior de la ZTN mediante la cual el individuo incrementa su TM debido a la producción de calor metabólico para evitar un estado hipotérmico.
- Temperatura crítica superior (TCS): La temperatura ambiental que se encuentra en el límite superior de la ZTN, en esta temperatura ambiental el individuo aumenta su tasa metabólica para incrementar la pérdida de calor y mantener una temperatura corporal constante.
- Conductancia térmica: La velocidad a la que un organismo transfiere calor hacia el ambiente, por tres principales métodos: 1) Conducción, 2) Convección y 3) Radiación.
- Heterotermo: Organismo endotermos que tienen la capacidad de termoconformar su temperatura corporal, cuando utilizan estrategias de ahorro de energía como el torpor.
- Antebrazo (Ab): Es el carácter morfológico que se encuentra en las extremidades superiores, el cual está constituido por el cúbito y radio.
- Masa corporal (M_c): Hace referencia a la cantidad de materia total en un organismo. Además, es la asociación entre el peso y la talla de un individuo.

Índice

Introducción.....	2
Relación de la TMB con las características morfológicas, ambientales y la disponibilidad de alimento	2
Antecedentes.....	6
Justificación	9
Preguntas de investigación	10
Hipótesis	10
Objetivos.....	10
General.....	10
Específicos.....	10
Metodología.....	11
Especies de estudio	11
Sitios de estudio	12
Uso de torpor	14
Análisis de datos	15
Análisis filogenético	16
Resultados.....	17
Patrones de uso de torpor.....	17
Modelos comparativos.....	19
Discusión	21
Efecto de la T_a , la M_c y la disponibilidad de alimento en el uso de torpor.....	21
Relaciones filogenéticas	25
Conclusión	26
Perspectivas	27
Referencias	28
Anexo 1.....	41
Curvas metabólicas.....	41

Introducción

Actualmente, se ha descrito que los vertebrados endotermos han colonizado prácticamente todos los ecosistemas presentes en el planeta, gracias a sus adaptaciones morfológicas, fisiológicas y conductuales (Pineda-Munoz y Alroy 2014; Telfer y Kelsall 1984; Wolff 1997; Pineda-Munoz y cols. 2016). La estructura de las comunidades de estos organismos depende principalmente de las características ambientales, de procesos ecológicos (i.e., especiación, migración y emigración) y la manera en que estos aprovechan los recursos alimenticios presentes en el ambiente (Brown y cols. 2004; Clarke 2006; Feist y White 1989), y al habitar ecosistemas en diferentes condiciones ambientales estos organismos enfrentan desafíos energéticos asociados con T_a y las restricciones energéticas impuestas por la disponibilidad del alimento, esto a su vez tiene un efecto directo a la TM de los individuos (McNab 1980; McNab 1986). Esta condición es de suma importancia, ya que TM es un rasgo de historia de vida de los individuos que puede afectar de manera importante la manera en que estos se relacionan con el ambiente, incluyendo sus patrones ecológicos y de distribución geográfica (Brown et al. 2004).

Relación de la TMB con las características morfológicas, ambientales y la disponibilidad de alimento

La TM es un parámetro fisiológico que se utiliza para conocer la velocidad a la que los animales transforman la energía disponible en el alimento (Hill y cols. 2004). Para medir la tasa metabólica en vertebrados endotermos, se han utilizado medidas estandarizadas. Una de ellas es la tasa metabólica basal (TMB), la cual se ha descrito como la cantidad de energía mínima que necesitan los animales para mantener la homeóstasis (Lovegrove 2000a).

Diversos trabajos que han abordado el estudio de la biología térmica de vertebrados endotermos han encontrado que los requerimientos energéticos de los animales cambian en función de la T_a (Clarke 2006). Cuando los organismos se encuentran en T_a 's donde no comprometen los gastos energéticos relacionados con su termorregulación, su consumo de energía es constante (i.e., cuando se encuentran en su ZTN). Sin embargo, cuando estos experimentan T_a 's que no forman parte de su ZTN incrementan el consumo de energía para mantener una temperatura corporal constante (i.e, cuando alcanzan su temperatura crítica inferior y superior -TCI- y -TCS- respectivamente-). Estos son los parámetros térmicos más representativos de los vertebrados endotermos (Young y cols. 1989). Además de los costos

fisiológicos involucrados con la termorregulación, el metabolismo de los organismos se ve afectado cuando la disponibilidad de alimento es insuficiente para cubrir las demandas energéticas en periodos cortos y largos de tiempo (Becker y cols. 2013).

Para hacer frente a las condiciones desfavorables en los ambientes, los mamíferos placentarios, monotremas, marsupiales y aves, han desarrollado estrategias fisiológicas como el uso de torpor (también conocido como heterotermia temporal) (Geiser y Ruf 1995; Geiser 1998). Esta respuesta fisiológica consiste en la reducción controlada de la TM (del 5 al 30 % por debajo de la TMB) y otros procesos fisiológicos como la temperatura corporal, la frecuencia cardíaca y la frecuencia respiratoria (Dikic 2008; Geiser 2008; Ruf y Geiser 2015). Una de las características que puede determinar la frecuencia de uso de torpor es la M_c , ya que los organismos pequeños tienden a perder calor a una velocidad más rápida cuando estos se exponen a T_a 's que no forman parte sus características térmicas-metabólicas, en contraste con organismos de M_c 's mayores. Esto se debe a que los organismos de M_c 's pequeñas tienen una relación grande entre su superficie corporal y volumen (McNab 1969; Geiser y Koertner 2004). Por lo tanto, los organismos de M_c 's pequeñas tienden a consumir una mayor cantidad de alimento para satisfacer sus necesidades metabólicas. Esto genera un reto energético para los individuos de M_c 's pequeñas, ya que dentro de los ambientes existen fluctuaciones en la disponibilidad de alimento y utilizan torpor para equilibrar sus demandas metabólicas (Bonaccorso y cols. 1992; Willis 2007; Geiser 2004; Kanizsai y cols. 2009; Levy y cols. 2011;).

El torpor juega un papel fundamental en la supervivencia de las especies (Willis y cols. 2005; Dietz y Kalko 2006; Geiser y Brigham 2010; Lyman 2013). Su estudio es de suma importancia para entender cómo las especies de mamíferos se han adaptado a las condiciones ambientales de los sitios que habitan. Uno de los grupos animales que usa el torpor como una estrategia de ahorro de energía es el de los murciélagos (Geiser y Körtner 2010).

Los murciélagos pertenecen al orden Chiroptera, un grupo de mamíferos placentarios ecológica y taxonómicamente diverso. A nivel mundial se han registrado más de 1,400 especies, estos organismos se encuentran prácticamente en todos los continentes del planeta, con excepción de las regiones polares y los desiertos más extensos (Simmons y Cirranello 2020). Sin embargo, la mayor parte de la diversidad de murciélagos se encuentra en las

regiones tropicales (Barclay y Harder 2003), la mayoría de especies de murciélagos a nivel mundial son de $M_c < 40$ g (Arévalo y cols. 2020). En México, se encuentran aproximadamente 138 especies, esto equivale aproximadamente al 11 % de su diversidad total (Barrios-Gómez y cols. 2019; Mammal Diversity database 2020).

Los murciélagos son los únicos mamíferos capaces de llevar a cabo un vuelo verdadero, lo que les facilitó la colonización de una gran variedad de ecosistemas diferentes (Arita y Fenton 1987). En consecuencia, los murciélagos tienen demandas energéticamente costosas que están influenciadas por la M_c , la termorregulación y su dieta, la cual incluye insectos, sangre, carne, frutas, néctar y polen (Nowak 1994). Por lo que estos organismos tienen a desarrollar un balance energético mediante el uso de torpor (Geiser y cols. 1996). Dentro del grupo de los murciélagos, aproximadamente 1,116 especies son heterotérmicas, lo que quiere decir que estos pueden compensar la pérdida de calor permaneciendo en un estado hipometabólico e hipotérmico, termoconformando su temperatura corporal en relación de la T_a cuando utilizan torpor, a diferencia de las especies homeotérmicas las cuales producen calor metabólico de manera constante para mantener su temperatura corporal dentro de intervalos eutérmicos (Boyles y cols. 2013; Heldmaier y cols. 2004).

Dentro de los murciélagos se encuentra la familia Vespertilionidae, la cual incluye ~ 512 especies descritas (Simmons 2021). Esta familia presenta una distribución cosmopolita (exceptuando las zonas polares), que va desde los ecosistemas tropicales hasta los templados (Alvarez-Castañeda y Patton 1999; Moratelli y cols 2019). La mayoría de las especies de esta familia son de hábitos insectívoros, de tamaño relativamente pequeño, su M_c varía entre 4 y 40 g. Estos murciélagos presentan dos respuestas de heterotermia temporal: 1) el torpor diario que dura menos de 24 horas y 2) el torpor prolongado también llamado hibernación que dura más de 24 horas (Ruf y Geiser 2015). Estas dos respuestas están relacionadas principalmente con seis factores intrínsecos y extrínsecos a los individuos: 1) la limitación de comida, 2) la disminución de la T_a por debajo de la ZTN (rangos de temperaturas ambientales donde la tasa metabólica es constante y representa la tolerancia térmica de una especie), 3) la M_c , 4) los ciclos reproductivos, 5) el fotoperiodo y 6) las características de los refugios que utilizan (Geiser y Baudinette 1990; Thomas y Cloutier 1992; Matheson y cols. 2010; Stawski y cols. 2014; Czenze y Dunbar 2017; Czenze y cols. 2017; Monarchino y Johnson 2020).

Los ecosistemas montañosos templados que se encuentran en el centro de México se caracterizan por tener T_a 's, que en algunas temporadas del año descienden por debajo de los $0\text{ }^\circ\text{C}$ y la humedad se registra por encima del 50% (Palacios y Vázquez-Selem 1996; López-Domínguez y Acosta 2005). En estas regiones los murciélagos pertenecientes a la familia Vespertilionidae son uno de los principales componentes de la mastofauna de los ecosistemas montañosos (Patterson y cols. 1996; Sánchez-Cordero 2001). Además de la migración las especies han desarrollado estrategias adaptativas como el torpor para enfrentar las situaciones desfavorables que presentan dichos ecosistemas (i.e., disponibilidad de alimento inestable, bajas T_a 's, competencia entre otras). En regiones templadas frías los desafíos energéticos son inevitables para los murciélagos.

Debido a las altas demandas energéticas impuestas por las condiciones ambientales de estos ecosistemas y las limitantes energéticas relacionadas con la M_c se planteó que la T_a , la disponibilidad de alimento y la M_c modulan el uso de torpor de los murciélagos vespertilionidos. El objetivo de este trabajo fue determinar el factor intrínseco (i.e., M_c) y los factores extrínsecos (i.e., T_a y disponibilidad de alimento) involucrados en el uso de torpor que utilizan las especies de murciélagos insectívoros con diferente M_c que habitan un sistema montañoso en el centro de México.

Antecedentes

Se ha planteado que los murciélagos desarrollaron tres características fisiológicas que les permitieron hacer frente a las condiciones ambientales en ecosistemas montañosos templados (> 2,500 m s.n.m.) en donde las condiciones ambientales son energéticamente demandantes: 1) la reducción de la conductancia térmica (la velocidad a la que un organismo transfiere calor hacia el ambiente), 2) el desplazamiento de la ZTN a un rango de T_a 's más frías y 3) el uso de torpor, el cual otorga un ahorro significativo de energía a los individuos, cuando las demandas energéticas exceden la cantidad de energía que los organismos adquieren del ambiente (Studier y O'Farrell 1976; Speakman y cols. 2003; Manchado y Soriano 2007). Los murciélagos vespertilionidos que se encuentran en estos ambientes enfrentan un cuello de botella energético, dado por las T_a 's bajas y la disponibilidad de alimento que varía de acuerdo a las diferentes estaciones del año en ecosistemas montañosos templados fríos (Dunbar y Brigham 2010). Esto genera un aumento en los costos energéticos de las especies (McGuire y cols. 2014). Ante estas condiciones, el torpor juega un papel crucial para la supervivencia de los murciélagos, por lo que los patrones de torpor de los organismos dependen principalmente de las características ambientales (Boyles y cols. 2007).

Cuando la T_a en ambientes templados disminuye (independientemente del gradiente altitudinal), ecológicamente los murciélagos pueden llevar a cabo procesos ecológicos como la migración (McGuire y Boyle 2013) y fisiológicamente pueden responder de dos maneras diferentes 1) incrementado su consumo de energía para mantener una temperatura corporal constante y 2) utilizar torpor (Bozinovic y cols. 1985; Besler y Broders 2019). En murciélagos de la familia Vespertilionidae se ha reportado que el uso de torpor es influenciado principalmente por la T_a . Por ejemplo, los individuos de la especie *Eptesicus fuscus* que habitan en el sureste de Ontario, Canadá utilizan torpor cuando la T_a disminuye por debajo de 12 °C (Audet y Fenton 1988). Además, el torpor estuvo relacionado con las T_a 's frías, las cuales no formaban parte de los parámetros térmicos de la especie. Otro trabajo similar desarrollado por Dunbar y Tomasi (2006), demostró que la especie *Lasiurus borealis* en el noreste de Estados Unidos emplea torpor cuando la T_a disminuye por debajo de 15 °C. Los autores observaron una correlación negativa entre la T_a y la duración del torpor. Esta respuesta proporciona información sobre los patrones de torpor que esta especie utiliza en las temporadas invernales.

La energía metabólica es producida principalmente por la combustión del alimento (Hill y cols. 2004). Por lo tanto, el balance energético de los vertebrados endotermos depende principalmente del consumo y almacenamiento de energía, además de la obtención de nutrientes esenciales como carbohidratos, proteínas y lípidos, los cuales juegan un papel fundamental para llevar a cabo diversos procesos fisiológicos (Chang y O'Connor 1983). Diversos estudios desarrollados con diferentes vertebrados heterotermos han demostrado que cuando la disponibilidad de recursos energéticos disminuye las especies emplean torpor con mayor frecuencia (Forger y cols. 1986; Tannenbaum y Pivorun 1987; Freitas y cols. 2010; Humphries y cols. 2003). Por ejemplo, Génin y Perret (2003) evaluaron los patrones de uso de torpor de la especie de lémur *Microcebus murinus* en Madagascar. Los autores argumentaron que el uso de torpor de esta especie es independiente de la T_a . De manera más precisa, esta respuesta se relacionó con la disponibilidad de alimento. Ya que los individuos que se sometieron a restricciones de alimento utilizaron torpor con mayor frecuencia durante las pruebas experimentales, en contraste con los individuos alimentados *ad libitum* que presentaron un menor uso de torpor.

Los trabajos mencionados anteriormente han generado controversia en la determinación de los factores que desencadenan el uso de torpor en especies heterotermas que habitan ecosistemas montañosos templados fríos, dado que la disponibilidad de alimento es afectada por la disminución de la T_a , y de esta manera, afecta los ciclos de vida de los insectos que forman parte de la dieta de los murciélagos (Stenseth y cols. 2002). En la actualidad, los estudios de uso de torpor en murciélagos insectívoros donde se involucra la disponibilidad de alimento son muy escasos. Sin embargo, Wojciechowski y cols. (2007) evaluaron el efecto de la disponibilidad de alimento y la T_a en el uso de torpor de *Myotis Myotis* en bosques templados en Europa. En este trabajo, los individuos fueron sometidos a dos tratamientos, 1) Con alimento *ad libitum* y 2) con restricciones de alimento, en ambos tratamientos los murciélagos fueron expuestos a T_a 's bajas fuera y dentro de sus parámetros térmicos. Los resultados demostraron que tanto la T_a y la disponibilidad de alimento tenían un efecto en el uso de torpor de los individuos. Se observó que los individuos que se mantuvieron restringidos de alimento expuestos a T_a 's bajas utilizaban torpor con mayor frecuencia a diferencia que los individuos que se encontraban alimentados de igual manera expuestos a T_a 's bajas. Aunque no existen trabajos en ecosistemas montañosos templados,

estudios desarrollados en los ambientes templados indican que la disponibilidad de alimento es un factor de suma importancia para los individuos para mantener una condición metabólica estable (Vuarin y Henry 2014).

En la actualidad no existen trabajos comparativos que evalúen la relación de la M_c y uso de torpor de las diferentes especies de vertebrados heterotermos. Para el caso de los murciélagos insectívoros pertenecientes a la familia Vespertilionidae el uso de torpor se ha estudiado individualmente con especies de murciélagos de diferente M_c (Hosken y Withers 1997; McLean y Speakman 2000). Bajo este contexto, en las últimas dos décadas, solamente se desarrolló un trabajo que compara los patrones de uso de torpor de dos especies de murciélagos insectívoros. Geiser y Brigham (2000) determinaron el uso de torpor relacionado solamente con la disminución de la T_a de *Nyctophilus geoffroyi* de (7 g) y *Nyctophilus gouldi* (10 g) en un bosque de Nueva Gales del Sur, Australia. Los autores demostraron que ambas especies responden con uso de torpor poco después que la T_a desciende por debajo de la ZTN. Los autores demostraron que ambas especies utilizan patrones similares de uso de torpor a pesar de que presentan dos M_c 's diferentes.

Los trabajos antes mencionados han mostrado que las diferentes especies de murciélagos insectívoros vespertilionidos responden con diferentes patrones de uso de torpor cuando se encuentran con retos energéticos asociados con la T_a , la disponibilidad de alimento y la M_c . Sin embargo, estas características que están relacionadas directamente al uso de torpor no se han explorado de manera integral.

Justificación

El presente estudio pretende evaluar un factor intrínseco (i.e., la M_c) y dos extrínsecos (i.e., la T_a y las restricciones de energéticas -alimento- o -ayuno-) que tienen un efecto en el uso de torpor de murciélagos insectívoros que habitan en un ecosistema montañoso.

En estos sitios la T_a desciende por debajo de la TCI de estos organismos y la disponibilidad de alimento es inestable durante los cambios estacionales tiende a variar en las diferentes estaciones del año, lo que puede causar deficiencias térmicas-metabólicas en las especies de murciélagos insectívoros.

El entendimiento de estos factores puede ayudar a conocer cómo los murciélagos insectívoros adaptan su metabolismo para compensar las altas demandas energéticas impuestas por las condiciones ambientales y las características propias de las especies. Además, conocer los factores que tienen un efecto en el uso de torpor de los murciélagos insectívoros permitirá conocer los requerimientos energéticos, lo que puede delinear áreas potenciales para la ecología y fisiología de los murciélagos insectívoros que se distribuyen en ecosistemas montañosos templados fríos.

Preguntas de investigación

- ¿Cuál es el efecto de la T_a , la M_c y las restricciones de alimento en el uso de torpor de murciélagos insectívoros que habitan en un sistema montañoso?

Hipótesis

- La disminución de la T_a aumenta la incidencia de uso de torpor de murciélagos insectívoros de diferente M_c .
- La disponibilidad de alimento influye en los patrones de uso de torpor de los murciélagos insectívoros de diferente M_c .
- La M_c influye en los patrones de uso de torpor de los murciélagos insectívoros.
- Las especies de murciélagos insectívoros más cercanos filogenéticamente utilizan torpor de manera similar.

Objetivos

General

- Evaluar el efecto de la T_a , la M_c y las restricciones energéticas en el uso de torpor de murciélagos insectívoros que habitan un sistema montañoso en el centro de México.

Específicos

- Evaluar el uso de torpor de murciélagos insectívoros de diferente M_c cuando se encuentran en T_a 's por debajo de su ZTN.
- Determinar el uso de torpor de murciélagos insectívoros de diferente M_c cuando presentan restricciones energéticas.
- Evaluar la relación de T_a , la M_c y la condición de uso de torpor de las especies de murciélagos insectívoros en un contexto evolutivo.

Metodología

Especies de estudio

En este trabajo se evaluó el uso de torpor en seis especies de murciélagos de la familia Vespertilionidae pertenecientes a los géneros *Eptesicus*, *Lasiurus* y *Myotis*. Todas las especies son de hábitos insectívoros estrictos (Nowak y Walker 1994). *Myotis volans* ($M_c=6.1 \pm 0.2$ g; $Ab=39.7 \pm 0.3$ mm; Figura 1,A), *Myotis thysanodes* ($M_c=6.2 \pm 0.1$ g; $Ab=43 \pm 0.1$ mm; Figura 1,B) y *Myotis californicus* ($M_c=4.3 \pm 0.4$ g; $Ab=34.6 \pm 0.5$ mm; Figura 1,C) son de afinidad neártica. Las especies *Myotis californicus* y *Myotis thysanodes* presentan una distribución simpátrica que abarca desde la península de Baja California, Sonora, Chihuahua y Coahuila y se extiende hasta Villahermosa y Chiapas (O'Farrell y Studier 1980; Warner y Czaplewski 1984). *Myotis volans* se distribuye ampliamente en México, desde la península de Baja California, Sonora, Chihuahua hasta el centro del país en la faja volcánica transmexicana (Simpson 1993). Las especies del género *Lasiurus* son de afinidad neártica (Valdez y Cryan 2009). *Lasiurus frantzii* es una especie de tamaño mediano ($M_c=9.8 \pm 0.01$ g; $Ab=39.4 \pm 0.4$ mm; Figura 1,D). Su distribución en México abarca desde el norte (con excepción del estado de Coahuila) hasta el sur y sureste del país (Shump y Shump 1982a). *Lasiurus cinereus* ($M_c=24.1 \pm 1.2$ g; $Ab=51.3 \pm 0.6$ mm; Figura 1,E) es una de las especies de mayor tamaño de la familia Vespertilionidae que se encuentra en México. Su distribución en México abarca prácticamente todo el país con excepción de la región del sureste, en los estados de Campeche, Quintana Roo y Yucatán (Shump y Shump 1982b). *Eptesicus fuscus* al igual que *Lasiurus cinereus* es una de las especies de mayor tamaño de la familia Vespertilionidae que se encuentran en América ($M_c=14.8 \pm 0.5$ g; $Ab=48 \pm 0.2$ mm; Figura 1,F). Esta especie se encuentra en una gran cantidad de ambientes, pero su mayor abundancia está en las regiones neárticas (Agosta 2002). Su distribución en México abarca prácticamente todo el país, con excepción de la región del sureste en los estados de Campeche, Quintana Roo y Yucatán (Kurta y Baker 1990). Todas las especies de estudio se identificaron con el uso de la guía de identificación para murciélagos de México publicada por Medellín y cols. (2008).



Figura 1. Fotografías de las especies de estudio.

Sitios de estudio

Se seleccionaron ecosistemas templados fríos con elevaciones > 3,000 m s.n.m., debido a que no existe información del uso de torpor de especies de murciélagos con distribución en estos ambientes, los cuales presentan características térmicas únicas (descritas a continuación). Además existe información que sugiere que la disponibilidad de alimentos (i.e., insectos) es variable, estas características ejercen altas demandas energéticas altas para los murciélagos.

Los murciélagos se capturaron en dos localidades en un sistema montañoso en el centro de México, estas localidades forman parte del eje neovolcánico de México (figura 2): 1) El Parque Nacional La Malinche (PNLM) que se encuentra al sureste del estado de Tlaxcala (19° 26'59.40240" N 98° 37'23.08080" O; 3,300 m s.n.m.) y 2) Santa Cruz Moxolahuac (SCM) que se encuentra suroeste del estado de Puebla (19° 14'39.81480" N 97° 59'26.27880" O; 3,121 m s.n.m.). En el PNLM presenta climas templados fríos y subhúmedo con lluvias en verano. La T_a media anual en el sitio de estudio del PNLM oscila entre los 12 °C y 14 °C, la T_a del mes más frío oscila entre 3 y 5 °C, mientras que T_a del mes cálido oscila entre los 20 a 26 °C. La precipitación media anual oscila de los 800 a los 1,500 mm (INEGI 2016). La vegetación predominante en el sitio está constituida de bosques de *Abies religiosa* y de *Pinus hartwegii*, que se encuentran distribuidos de los 3,400 m s.n.m. a los 4,000 m s.n.m., bosques de *Pinus montezumae*, que se distribuyen de los 2,800 a los 3,550 m s.n.m.,

bosques de *Pinus leiophylla* que se distribuyen de los 2,600 a los 2,900 m s.n.m. y zacatonal de montaña, que se distribuye de los 2,900 a los 4,300 m s.n.m. Además, este sitio se encuentran cañadas y barrancas húmedas y secas (Rojas-García y Villers-Ruíz 2008). En SCM presenta climas templados fríos, semifríos y subhúmedo con lluvias en verano. La T_a media anual es de 14 °C, la T_a del mes más frío oscila entre 5 y 8 °C, la T_a del mes más cálido oscila entre los 19 y 24 °C. La precipitación media anual de 800 a 2,000 mm, (INEGI 2017). La vegetación predominante en esta localidad está compuesta de bosques de *Abies religiosa* y *Pinus montezumae* que van desde los 2,3481 hasta los 3,000 m s.n.m. y bosques de *Quercus* spp que se distribuyen de 2,603 a 2,846 m s.n.m. Este sitio lo constituyen dos laderas y una barranca que integra la vegetación antes mencionada (INEGI 2005-2017).

Es importante mencionar que debido al bajo número de riqueza y abundancia de murciélagos *verpertionidos* en el PNLM se realizaron capturas en SCM. Las características ambientales de ambos sitios son similares.

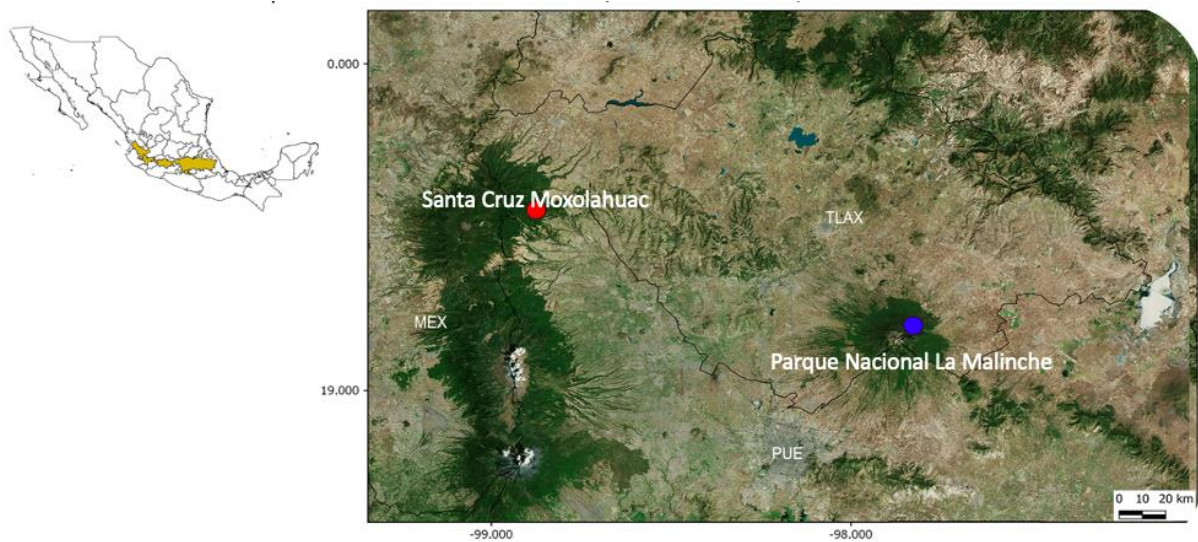


Figura 2. Mapa de los sitios de estudio.

Captura y mantenimiento de murciélagos en cautiverio

En ambos sitios de estudio los murciélagos fueron capturados con el uso de redes de niebla (3 x 6 m y 3 x 3 m) colocadas en cuerpos de agua artificiales utilizados por los murciélagos para beber y alimentarse. Las redes se abrieron al atardecer con revisiones cada 30 minutos y se cerraron a las 12:00 hrs. Se seleccionaron machos adultos no reproductivos de las especies de estudio. Las capturas se realizaron en los meses de octubre del 2020 a enero del 2021. La condición reproductiva se evaluó mediante una inspección en los órganos sexuales

de los individuos (Haarsma 2008). La diferenciación de individuos adultos y jóvenes se determinó observando la presencia del espacio epifisario de la unión del cuarto hueso del metacarpo del tercer y quinto dedo (Wilkinson y Brunet-Rossinni 2009). La M_c se obtuvo mediante una balanza electrónica con una precisión de 0.2 g (Ohaus, Newark, New Jersey, U.S.A.). Los murciélagos se capturaron con el permiso de la Secretaría de Medio Ambiente (No. SGPA/DGVS/00582/20).

Después de ser capturados, los individuos se trasladaron a condiciones de cautiverio en la Estación Científica La Malinche UATx-UNAM (ECLM) (19°14'47" N, 98° 58'63" O; 3,279 m s.n.m) y al municipio de Ixtacuixtla en el estado de Tlaxcala (19° 19'31" N 98° 22'44" O 2,674 m s.n.m.). En esos sitios, los murciélagos se mantuvieron en jaulas de vuelo individuales (75 cm x 75 cm x 75 cm) en una habitación con una T_a cercana a la ZTN de los murciélagos a 23°C. La humedad registrada durante los días experimentales, para la ECLM fue de 58 ± 1.0 % HR y en Ixtacuixtla de 49 ± 1.4 % HR.

Uso de torpor

Las mediciones de metabolismo se tomaron con el uso de un respirómetro de campo de flujo abierto (Sable Systems International, Las Vegas, NV, USA) (Lington 2008). Dichas medidas se determinaron a través de la estimación del consumo de O_2 y producción de CO_2 en murciélagos en descanso, en un horario de 6:00 a 21:00 hrs (Genoud y cols. 2018). El consumo de O_2 y la producción de CO_2 se determinó colocando a los individuos en una cámara metabólica de plástico transparente hermética de 500 ml. Dicha cámara se colocó en un gabinete de control de T_a (Sable Systems International, Las Vegas, NV, USA). Para obtener medidas basales de aire, se colocó una segunda cámara idéntica a la que encontraban los individuos en el gabinete de T_a , la cual estuvo conectada a otro sistema de respirometría de la misma marca (Skåra 2020). El flujo de aire en el interior de las cámaras se determinó con base en las M_c 's de los individuos con la aplicación respirometry.com (Lighton 2008).

Para probar el efecto de la T_a , la M_c y de las restricciones energéticas (restricciones de alimento) en el uso de torpor, las diferentes especies fueron sometidas a dos tratamientos: para el tratamiento sin restricción energética (SRE), los murciélagos fueron alimentados con larvas de *Tenebrio molitor* por una única ocasión *ad libitum* al anochecer y la tasa metabólica se midió al día siguiente durante el período de descanso de los individuos (6:00 a 21:00). Las medidas se llevaron a cabo en períodos de 60 min en T_a 's de tratamiento de 23, a 8 °C, en

intervalos de 5 °C (i.e., 23, 18, 13 y 8 °C), estas T_a se controlaron puntualmente de manera electrónica en el gabinete antes mencionado. Las T_a 's fueron determinadas con base en los valores calculados de las T_a 's que se encontraron por debajo de la TCI de cada una de las especies de estudio (ver apéndice I). En el tratamiento con restricción energética (CRE), los murciélagos fueron privados de alimento 30 horas posteriores a la última a la alimentación y la tasa metabólica se midió de la misma manera que en el tratamiento SRE. La tasa metabólica se determinó con el uso de la ecuación propuesta por Lighton (2008):

$$VO_2 = FR [(FiO_2 - FeO_2) - FeO_2 (FecO_2 - FicO_2)] / (1 - FeO_2)$$

Donde el FR (*flow read*) representa la velocidad de aire que pasó al interior de la cámara metabólica, FiO_2 es la concentración fraccional (i.e., %/100) de O_2 de la cámara de la línea base (i.e., la cámara vacía), FeO_2 es la concentración fraccional de O_2 de la cámara experimental, $FeCO_2$ representa la concentración fraccional de CO_2 de la cámara experimental y $FicO_2$ la concentración fraccional de CO_2 de la cámara de la línea base. Las medidas de metabolismo fueron estandarizadas por hora y gramo de peso de cada una de las especies de murciélagos estudiadas aquí (en ml O_2 g⁻¹ h⁻¹).

Análisis de datos

El uso de torpor se determinó cuando los murciélagos disminuyeron su tasa metabólica por debajo de su TMB (Ruf y Geiser 2015). Las medidas de la TMB se tomaron de las estimaciones térmicas que se calcularon de manera separada para cada una de las especies de estudio (ver apéndice I). El efecto de la T_a , la M_c y de las restricciones energéticas en el uso de torpor se determinó con el uso de modelos generalizados logísticos mixtos con una distribución binomial. Los modelos se realizaron contemplando todas las especies y para cada una de las especies. Sin embargo, estos últimos modelos solo se contemplaron para las especies *E. fuscus* (n=4), *L. cinereus* (n=4) y *M. volans* (n=5), para evitar cometer error tipo 1, ya que estas especies fueron más abundantes en los muestreos de murciélagos. En estos modelos, la variable de respuesta fue la variable nominal del uso de torpor (sí o no), las variables explicativas fueron la T_a , la M_c y las restricciones energéticas (i.e., con alimento y sin alimento) y la variable aleatoria el individuo anidado con la localidad. En estos modelos se probaron las interacciones entre las variables explicativas. Sin embargo, no se encontró ninguna interacción entre ellas (para la interacción de la M_c y la T_a : n= 21, $X^2= 0.005$, g.l.= 1, p=0.99; para la T_a con la disponibilidad de alimento: n= 21, $X^2= 0.90$, g.l.=1, p=0.34; para

la M_c y la disponibilidad de alimento: $n= 21$, $X^2= 3.3$, $g.l.=1$, $p=0.07$). Estos modelos se realizaron con el uso de las librerías *lme4* y *car* en el software R Studio ver. 1.2.5042 (R Core Team 2021).

Análisis filogenético

Con el objetivo de determinar el efecto de la M_c y las restricciones energéticas en el uso de torpor en un contexto evolutivo, se llevó a cabo una regresión logística filogenética. En esta regresión, la variable de respuesta fue la variable binomial de uso de torpor (sí o no) y las variables explicativas fueron la M_c y la condición de uso de torpor con respecto a los tratamientos SRE y CRE de cada una de las especies. La condición de uso de torpor fue una variable categórica que se clasificó de la siguiente manera: 1) Siempre, para las especies que utilizaron torpor en ambos tratamientos -*E. fuscus*, *M. volans* y *L. cinereus*-, 2) Sin comida, para las especies -*M. californicus* y *L. frantzii*, ya que estas especies solo utilizaron torpor en el tratamiento CRE y 3) Nunca, para la especie -*M. thysanodes*-, ya que esta especie no utilizó torpor en ningún tratamiento. Para determinar la similitud del torpor entre las especies de murciélagos, se calculó la señal filogenética utilizando el árbol para el orden Chiroptera publicado por Shi y Rabosky (2015). En este árbol se realizó un recorte para las especies de murciélagos de la familia Vespertilionidae con ayuda del paquete *Picante* en el software R Studio. Posteriormente, se realizaron modelos comparativos probando la interacción de las variables explicativas, modelos con las variables explicativas anidadas y un modelo nulo solo con la variable de respuesta. Dichos modelos se evaluaron mediante el criterio de AKAIKE (AIC). La señal filogenética se calculó con el índice de α . De acuerdo con Ives y Garland (2010), la señal filogenética se determina de la siguiente manera: 1) baja presenta valores de > -1 , mientras que una señal filogenética alta presenta valores de < 1 . Los modelos comparativos se realizaron con el uso de la librería *phylolm* en el software R Studio ver. 1.2.5042 (R Core Team 2021).

Resultados

En el área de estudio, se capturaron seis especies de murciélagos pertenecientes a la familia Vespertilionidae, ocho en el PNLM y 12 en SCM. En estas capturas, las especies *M. volans*, *L. cinereus* y *E. fuscus* fueron las más abundantes, mientras que *M. californicus* y *M. thysanodes* las que presentaron menor número de individuos capturados (Tabla 1).

Tabla 1. Número de individuos capturados y especies de murciélagos vespertilionidos en el Parque Nacional La Malinche (PNLM: T_a anual promedio; 12-14 °C; 3,300 m s.n.m.) y Santa Cruz Moxolahuac (SCM: T_a anual promedio 14 °C; 3,121 m s.n.m.) para la determinación de uso de torpor.

Número de individuos	Localidad	Especie
2	SCM	<i>Myotis californicus</i>
5	SCM	<i>Myotis volans</i>
1	PNLM	
2	SCM	<i>Myotis thysanodes</i>
3	SCM	<i>Lasiurus frantzi</i>
1	SCM	<i>Eptesicus fuscus</i>
3	PNLM	
1	SCM	<i>Lasiurus cinereus</i>
3	PNLM	

Patrones de uso de torpor

Con respecto al uso de torpor, en el modelo logístico en donde se incluyeron todas las especies de murciélagos mostró que la T_a y la M_c no presentaron un efecto significativo en el uso de torpor ($n=21$, $X^2= 1.23$, g.l.= 1, $p=1.0$; $n=21$, $X^2= 0.34$, g.l.= 1, $p=0.91$, para la T_a y la M_c , respectivamente), mientras que la disponibilidad de alimento tuvo un efecto significativo en el uso de esta estrategia de ahorro de energía ($N=21$, $X^2= 24.98$, g.l.= 1, $p< 0.001$). De manera similar, los modelos logísticos individuales mostraron que la T_a y M_c no tuvieron un efecto significativo en el uso de torpor en ninguna de las tres especies (Tabla 2). mientras que, la disponibilidad de alimento tuvo un efecto significativo en el uso de torpor para dichas especies (Tabla 2).

Tabla 2. Se muestran los valores estadísticos de los resultados de los modelos logísticos individuales para las tres especies.

T _a	<i>Laci</i>	<i>Epfu</i>	<i>Myvo</i>	M _c	<i>Laci</i>	<i>Epfu</i>	<i>Myvo</i>	DC	<i>Laci</i>	<i>Epfu</i>	<i>Myvo</i>
	N=4	N=4	N= 5		N=4	N=4	N= 5		N=4	N=4	N= 5
	X ² = 0.04	X ² = 5.01	X ² = 1.67		X ² = 2.49	X ² = 1.31	X ² = 1.11		X ² = 10.05	X ² = 5.1733	X ² = 17.19
	g.l.= 1	g.l.= 1	g.l.= 1		g.l.= 1	g.l.= 1	g.l.= 1		g.l.= 1	g.l.= 1	g.l.= 1
	p=1.0	p= 0.99	p=0.89		p=0.13	p= 0.30	p= 1.0		p=< 0.001	p= 0.02	p=< 0.001

Abreviaciones: *Laci*= *Lasiurus cinereus*; *Epfu*= *Eptesicus fuscus*; *Myvo*= *Myotis volans*; DC; Disponibilidad de alimento.

Las especies de murciélagos estudiadas desarrollaron diferentes patrones de uso de torpor. Los individuos de las especies *L. cinereus*, *E. fuscus* y *M. volans* utilizaron torpor en el tratamiento SRE (para *L. cinereus* tres de cuatro individuos, *M. volans* dos de cinco individuos y *E. fuscus* dos de cuatro individuos utilizaron torpor cuando se encontraron en el tratamiento SRE). Los individuos de las especies *M. californicus* y *L. frantzii* respondieron con uso de torpor solamente cuando se encontraron en el tratamiento CRE, mientras que en el tratamiento SRE se encontraron normotérmicos. Por último, la especie *M. thysanodes* no utilizó torpor en ninguna de las dos condiciones, los individuos de esta especie se mantuvieron normotérmicos en ambos tratamientos.

Todas las especies que utilizaron torpor redujeron sustancialmente su TM aproximadamente el 40 % por debajo de su TMB, a diferencia de *E. fuscus* que disminuyó su TM en 18 % por debajo de su TMB. Para la especie *M. thysanodes* no se pudo calcular la tasa metabólica tórpida (TMT) debido a que esta especie no utilizó torpor en ningún momento (Tabla 3).

Tabla 3. Número de individuos, especies sometidas a los tratamientos de uso de torpor, con su respectiva masa corporal (M_c), tasa metabólica basal (TMB) y tasa metabólica tórpida (TMT). El * señala la especie que no se obtuvo la TMT.

Número de individuos	Especie	M_c (g)	TMB (ml O ₂ g ⁻¹ h ⁻¹)	TMT (ml O ₂ g ⁻¹ h ⁻¹)
4	<i>L. cinereus</i>	24.1 ± 3.7	0.98 ± 0.2	0.52 ± 0.2
4	<i>E. fuscus</i>	14.8 ± 1.5	0.92 ± 0.2	0.41 ± 0.1
3	<i>L. frantzii</i>	9.8 ± 0.7	1.57 ± 2.0	0.60 ± 0.3
2	<i>M. thysanodes</i> *	6.2 ± 0.2	4.54 ± 0.2	-
5	<i>M. volans</i>	6.1 ± 0.5	4.12 ± 0.9	1.49 ± 0.5
2	<i>M. californicus</i>	4.3 ± 0.3	4.23 ± 0.8	1.58 ± 0.5

Modelos comparativos

El resultado de la selección de modelos por AIC, mostró que los modelos comparativos donde se probó el efecto de la M_c , las restricciones energéticas y sus interacciones no presentaron poder explicativo (Tabla 3). Además, en estos modelos no se encontró señal filogenética (1: Torpor~ M_c +Condición interacción $\alpha = -1.25$; 2: Torpor~ M_c :Condición variable anidad $\alpha = -2.34$; 3: Torpor+ M_c $\alpha = -0.98$, respectivamente). Por otro lado, el criterio de AIC señaló que el modelo nulo tuvo un poder explicativo en el uso de torpor de las diferentes especies estudiadas aquí (AIC=9.49). En este modelo se obtuvo una señal filogenética intermedia ($\alpha = 0.24$), de acuerdo con el criterio de Ives y Garland (2010). De acuerdo al modelo nulo, el torpor se compartió por todas las especies de estudio con excepción de *Myotis thysanodes* (Figura 2).

Tabla 3.- Resultados de la selección de modelos basados en AIC de los diferentes modelos que se llevaron a cabo para predecir la incidencia del uso de torpor de especies de murciélagos vespertilionidos.

Modelo	AIC
Torpor~M _c +Condición interacción	12.64
Torpor~M _c :Condición variable anidada	11.16
Torpor+M _c	11.35
Modelo nulo	9.49

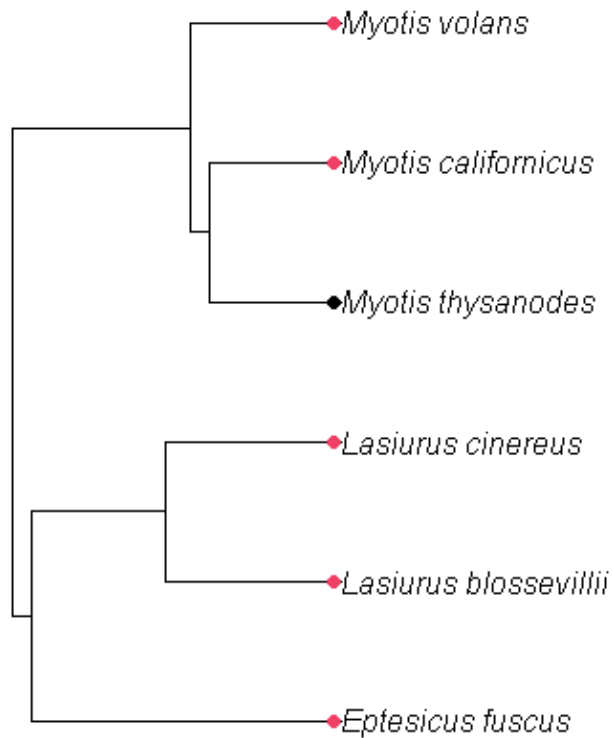


Figura 2. Distribución del torpor a lo largo de la filogenia. Los puntos rojos indican las especies que comparten el rasgo y el punto negro la especie que no presentó el rasgo. La especie *Lasiurus blossevillii* hace referencia a la especie *Lasiurus frantzii*.

Discusión

Efecto de la T_a , la M_c y la disponibilidad de alimento en el uso de torpor

Los resultados obtenidos en este trabajo mostraron que la T_a , la M_c y la disponibilidad de alimento tuvieron un efecto diferente en el uso de torpor en las especies de murciélagos estudiadas. Por un lado, los modelos mostraron que el uso de torpor fue independiente de la T_a y la M_c de las diferentes especies de murciélagos. Sin embargo, el consumo de energía mostró un efecto significativo en el uso de torpor de las especies. Estos resultados pueden ser explicados por las adaptaciones fisiológicas y morfológicas que han desarrollado las especies de murciélagos en los diferentes sitios de estudio. Por ejemplo, se ha documentado que los sitios ubicados en latitudes mayores y altitudes elevadas tienden a presentar valores mínimos de T_a 's por debajo de los 10 °C en temporadas invernales (Tarabay y cols. 1991; Ostrozlik 2010; Hock y cols. 2019). Estas T_a 's extremas pueden afectar los requerimientos energéticos de los murciélagos, se ha observado que estos organismos tienden a utilizar diferentes combinaciones de su TM durante el otoño y el invierno, esto que les permite compensar sus requerimientos energéticos asociados con la termorregulación y la búsqueda de alimento (Dunbar 2007; Boyles y cols. 2007; Vuarin y Henry 2014; Becker y cols. 2013). En estos sitios la T_a debe jugar un papel fundamental en el desarrollo de torpor de las especies que habitan ahí. Por ejemplo, McGuire y cols. 2014 encontraron que *Lasionycteris noctivagans*, una especie que habita ecosistemas templados, respondió con uso de torpor cuando la T_a descendió por debajo de su ZTN a 25 °C. Con el uso de torpor, esta especie presentó un ahorro de energía del 91% en comparación de los individuos que permanecieron eutérmicos. De manera similar, Willis y cols. (2006) encontraron que *Lasiurus cinereus* en vida libre en el sur de Canadá usaron torpor cuando la T_a descendió por debajo de 20 °C. Esta respuesta les permitió ahorrar el 84.4 % de energía a los individuos en comparación de aquellos que permanecieron eutérmicos en condiciones naturales. Las T_a 's extremas y los períodos largos de baja disponibilidad de alimento pueden explicar también por qué la mayoría de especies de murciélagos que se distribuyen en latitudes altas usan torpor prolongado como la hibernación (Thomas y cols. 1990; Jonasson y Willis 2012; Ayala-Berdon y Solís-Cárdenas 2017) durante el invierno. Con respecto a este tema, Tinkle y Patterson (1965) documentaron que *Myotis velifer* en el noroeste de Texas hiberna a T_a 's que oscilan entre 1 y 10 °C. El efecto de la T_a en el uso de torpor parece ser similar en regiones montañosas de baja altitud cercanas al trópico. Por ejemplo, Manchado y Soriano (2007)

encontraron que *Myotis keaysi* y *Myotis oxyotus*, dos especies de murciélagos que se distribuyen en una zona montañosa en los Andes venezolanos por debajo de los 2,200 m s.n.m. utilizaron torpor cuando los individuos experimentaron T_a 's de 25 °C por debajo de su ZTN. Esto es consistente con los resultados que se han encontrado en el grupo de investigación en donde se llevó a cabo este trabajo en la selva baja caducifolia en el centro de México (altitud: 1,000 m s.n.m; T_a media anual: 24.4 °C). En estos lugares se ha observado que el uso de torpor de *Rhogeessa parvula* y *Rhogeessa alleni* puede estar influenciado por la T_a que prevalece en el sitio de estudio, ya que los individuos de estas especies utilizaron torpor a T_a 's que se encontraban debajo de límite inferior de su ZTN (28 °C), además estas T_a 's se encuentran en la hora del día más fría (Medina-Bello datos no publicados).

Con respecto a la M_c , los resultados del modelo logístico mostraron que este parámetro morfológico no tuvo un efecto en el uso de torpor de las especies de murciélagos estudiadas. El presente trabajo es uno de los pocos estudios que ha examinado el efecto de la M_c de manera directa en el uso de torpor en una comunidad de murciélagos vespertilionidos. Además, es la primera contribución que describe las variables que afectan el uso de torpor para murciélagos que habitan en un ecosistema templado por encima de los 3,000 m s.n.m. Ya que los individuos de menor tamaño presentan requerimientos energéticos mayores que aquellos de tallas menores debido a la relación superficie-área que estos presentan (Mcnab 1969; Geiser y Körtner 2004), en este trabajo se esperaba una relación negativa de la M_c con el uso de torpor. Sin embargo, los resultados mostraron que hubo una homogeneidad en el uso de esta estrategia de ahorro de energía entre las especies de diferente M_c . Los modelos logísticos individuales sólo se emplearon para las especies con mayor abundancia, para las tres especies restantes (*L. frantzii*, *M. thysanodes* y *M. californicus*), los modelos no se llevaron a cabo debido a las limitaciones en el número de datos para entrenar dicho modelo. Para todas las especies los modelos individuales podrían no tener poder estadístico (McGilchrist 1994).

El resultado obtenido en esta investigación es similar al reportado para *Nyctophilus geoffroyi* (7 g) y *Nyctophilus gouldi* (10 g) en un bosque del sur de Nueva Gales (Geiser y Brigham 2000). En ese trabajo, los autores encontraron que ambas especies presentaron patrones de uso de torpor similares, a pesar de que tuvieron M_c 's diferentes. Los resultados obtenidos en este trabajo y aquellos reportados en el pasado pueden ser explicados por las

adaptaciones locales que han experimentado las especies de murciélagos en los diferentes sitios de estudio. Por ejemplo, se ha reportado que algunas especies de murciélagos vespertiliónidos pueden experimentar cambios en su morfología que les pueden ayudar a contrarrestar las demandas energéticas impuestas por el ambiente. Una de estas especies está representada por el murciélago *Eptesicus fuscus* que se encuentran en estado de actividad durante el invierno, puede ser capaz de reducir su M_c hasta en un 20 % en la temporada más fría del año para disminuir los gastos energéticos asociados a la termorregulación, que esto a su vez podría estar ligado a la disponibilidad de alimento (Medina-Bello et al. datos no publicados). Aunque esta respuesta morfológica ha sido poco explorada en murciélagos, la disminución de la M_c en la temporada que impone las más altas demandas energéticas a los organismos está bien documentada en especies de roedores de M_c pequeña que habitan latitudes altas en el planeta (Nagy y Gruchacz 1994; Nagy y cols. 1995; Li y Whang 2005; Chen y cols. 2012). Con el uso de esta estrategia fenológica, el hamster Dungariano (*Phodopus sungorus*; 28-40 g) y el Campañol de pradera (*Microtus pennsylvanicus*; 33-50 g) son capaces de disminuir su M_c de 30 a 40 % de verano a invierno y reducir los gastos energéticos asociados al incremento en las demandas energéticas impuestas por el ambiente hasta en un 80% durante el invierno. Algunos datos preliminares obtenidos por parte del grupo de investigación del laboratorio en donde se llevó a cabo este trabajo sugieren que este mecanismo puede estar presente en otras especies de murciélagos vespertiliónidos que habitan en el PNLM. Por ejemplo, los murciélagos *M. volans* y *M. californicus* son capaces de disminuir su M_c en un 25 % y 29 % del otoño al invierno en respuesta a los cambios en la T_a impuesta en el invierno. Ya que los murciélagos que se usaron en este estudio se capturaron en la temporada invernal, es posible que los individuos hayan presentado una M_c reducida, lo que les permitió disminuir los gastos energéticos asociados con este parámetro morfológico, aunque se requieren observaciones del uso de torpor en otras temporadas del año para observar si las especies siguen este patrón. Sin embargo, una reducción en la M_c durante el invierno puede incrementar la pérdida de calor en las especies de murciélagos por la relación superficie-volumen que estos presentan (ver arriba). Ante este reto, se ha observado que algunos roedores pequeños como el campañol de pradera (*M. pennsylvanicus*) aumentan la densidad de su pelo como mecanismo compensatorio para mejorar el aislamiento y reducir el costo en la termorregulación causado por la reducción de su M_c durante el

invierno (Dark y Zuker 1983). Aunque esta respuesta no es conocida en los murciélagos, este cambio podría estar ocurriendo en las especies de estudio abordadas en este trabajo. Sin embargo, se necesita más investigación para corroborar esta hipótesis.

Finalmente, en esta investigación se encontró que el uso de torpor estuvo relacionado con las limitantes energéticas que presentaron las diferentes especies de murciélagos estudiadas. Este resultado es similar a los que se han encontrado en otros mamíferos incluyendo murciélagos. Por ejemplo, Tannenbaum y Pivorun (1987) reportaron que la incidencia de uso de torpor de dos especies de ratones de campo (*Peromyscus maniculatus* y *Peromyscus leucopus*) que habitan dos localidades con diferente latitud (250 y 950 m s.n.m., respectivamente) se encuentra relacionada con la disponibilidad de alimento. Los individuos de cada especie fueron expuestos a dos periodos, ambos con duración de 10 a 14 días, 1) con alimentación ad libitum y 2) con restricciones energéticas (i.e., el 75% del peso de los gránulos que fueron consumidos ad libitum por los individuos, 2.5 g para *P. maniculatus* y 3.5 para *P. leucopus*). Los autores argumentan que los individuos de ambas especies responden de manera más frecuente cuando las especies fueron expuestas a el alimento limitado. Lo mismo sucedió con los individuos de ratones espinosos dorados (*Acomys russatus*), donde los individuos fueron sometidos a un tratamiento ad libitum, con una dieta estandarizada ad libitum y un tratamiento con restricción energética (i.e, el 30 % de la cantidad que los individuos consumieron ad libitum). La restricción de alimentos mostró un efecto significativo en el uso de torpor (Ehrhardt y cols. 2005). En estudios realizados con miembros del orden chiroptera, Wojciechowski y cols. (2007) sugirieron que la disponibilidad de alimento es un factor que explica el uso de torpor de los murciélagos insectívoros pertenecientes a la familia Vespertilionidae que habitan ecosistemas boscosos en Europa. De acuerdo a los autores, debido a las restricciones energéticas en el otoño los individuos se ven obligados a utilizar torpor como respuesta facultativa ante las condiciones energéticas variables. Racey y Swift (1985) plantearon que la actividad de presas (i.e., artrópodos) puede estar asociada con el uso de torpor de murciélagos vespertilionidos. Sin embargo, esto no sea demostrado empíricamente en el grupo de los murciélagos. Sin embargo, en aves este hecho fue demostrado por Doucette y cols. (2012), donde el uso de torpor de los individuos de *Aegothales cristatus* se correlacionó negativamente con la biomasa de artrópodos en un ecosistema desértico durante el invierno. En este trabajo

también se observó que la disminución de la T_a no tuvo un efecto significativo con el uso de torpor de los individuos.

Relaciones filogenéticas

En este trabajo se encontró que el uso de torpor en las especies de murciélagos estudiadas se encuentra relacionado solamente con la filogenia. En dicha relación se obtuvo un valor de señal filogenética intermedia. Este resultado es similar al trabajo de Geiser (1998), el cual reporta que el uso de torpor se encuentra influenciado por las relaciones filogenéticas, en dicho trabajo se consideraron 23 órdenes de aves y 25 de mamíferos. Este mismo autor, años después Geiser (2008) argumentó que no hay evidencia de que el uso de torpor de mamíferos heterotérmos encuentre relacionado con la dieta, el clima y su hábitat a nivel evolutivo. Este resultado está relacionado con el modelo filogenético que se llevó a cabo en este trabajo, el cual no mostró ninguna relación con la M_c y condición de torpor. Dicho resultado es diferente al que se obtuvo sin corrección filogenética. Aunque la corrección filogenética puede indicar que las limitantes a la obtención de energía no tienen un efecto significativo en el uso de torpor de las especies estudiadas, el resultado puede estar sesgado por el número de especies que se consideraron en el análisis. Garland y Adolph (1994) sugirieron que uno de los supuestos para llevar a cabo análisis comparativos es tener un número considerable de especies (i.e, 20) para obtener estimaciones confiables en la relación evolutiva, ya que con un número menor por debajo del antes mencionado, reduce el poder estadístico filogenético (i.e., ver la figura 5 de Garland y Adolph 1994).

Conclusión

El uso de torpor de los murciélagos insectívoros estudiados se relacionó con la disponibilidad de alimento. En este trabajo se determinó que la T_a y la M_c no tuvieron un efecto significativo en el uso de torpor de las especies de murciélagos estudiados. Además, as especies de murciélagos vespertiliónidos utilizan diferentes patrones de uso de torpor.

Con respecto al análisis filogenético, este no proporcionó información clara de cómo las variables explicativas afectan el uso de torpor en las especies de murciélagos en un contexto evolutivo, como ya se ha plantado en investigaciones pasadas y en el presente trabajo, la filogenia tiene un efecto el uso de torpor de los murciélagos

Perspectivas

- Debido a los resultados obtenidos, se sugiere realizar más experimentos en otras localidades para observar si las mismas especies presentan respuestas de uso de torpor similares.
- Se recomienda incrementar el número de especies para determinar si los murciélagos insectívoros en los sitios de estudio tuvieron una presión de selección relacionada con la disponibilidad de alimento.

Referencias

- Agosta SJ. 2002. Habitat use, diet and roost selection by the big brown bat (*Eptesicus fuscus*) in North America: a case for conserving an abundant species. *Mammal Rev*, 32(3): 179-198.
- Alvarez-Castañeda ST y Patton JL. 1999. Family Vespertilionidae. *Mamíferos del noreste de México*, 139-181.
- Arévalo RM, Amador LI, Almeida FC y Giannini NP. 2020. Evolution of body mass in bats: insights from a large supermatrix phylogeny. *J Mmal Evol*, 27(1): 123-138.
- Arita HT y Fenton MB. 1997. Flight and echolocation in the ecology and evolution of bats. *Trends Ecol Evol*, 12(2): 53-58.
- Audet D y Fenton MB. 1988. Heterothermy and the use of torpor by the bat *Eptesicus fuscus* (Chiroptera: Vespertilionidae): a field study. *Physiol Zool*, 61(3):197-204.
- Ayala-Berdon J y Solís-Cárdenas V. 2017. New record and site characterization of a hibernating colony of *Myotis velifer* in a mountain ecosystem of central Mexico. *Therya*, 8(2): 171-174.
- Barclay RMR y Harder LD. 2003. Life histories of bats: life in the slow lane, in: Kunz TH, Fenton MB. (Eds.), *Bat ecology*. University of Chicago Press, Chicago. chapter 5: 209–253.
- Barrios-Gómez KM, Lopez-Wilchis R, Díaz-Larrea J y Guevara-Chumacero LM. 2019. Spatial distribution of bat richness in Mexico at different taxonomic levels: biogeographical and conservation implications. *Therya*, 10(1): 11-23.

- Becker NI, Tschapka M, Kalko EK y Encarnaçao JA. 2013. Balancing the energy budget in free-ranging male *Myotis daubentonii* bats. *Physiol Biochem Zool*, 86(3): 361-369.
- Besler NK y Broders HG. 2019. Combinations of reproductive, individual, and weather effects best explain torpor patterns among female little brown bats (*Myotis lucifugus*). *Ecology and evolution*, 9(9): 5158-5171.
- Bonaccorso FA, Arends M, Genoud D and Morton T. 1992. Thermal ecology of moustached and ghost-faced bats (Mormoopidae) in Venezuela. *J Mammal*, 73: 365-378.
- Boyles JG, Dunbar MB, Storm JJ y Brack Jr. 2007. Energy availability influences microclimate selection of hibernating bats. *J Exp Biol*, 210(24): 4345-4350.
- Boyles JG, Thompson AB, McKechnie AE, Malan E, Humphries MM y Careau V. 2013. A global heterothermic continuum in mammals. *J Mmal Evol*.1029-1039.
- Bozinovic F, Contreras LC, Rosenmann M, y Torres-Mura JC. 1985. Bioenergética de *Myotis chiloensis* (Quiroptera: Vespertilionidae). *Rev Chil Hist Nat*, 58(3945).
- Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM y West GB. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85: 1771-1789.
- Chang ES y O'Connor JD. 1983. Metabolism and transport of carbohydrates and lipids. *The biology of Crustacea*, 5: 263-87.
- Chen JF, Zhong WQ y Wang DH. 2012. Seasonal changes in body mass, energy intake and thermogenesis in Maximowicz's voles (*Microtus maximowiczii*) from the Inner Mongolian grassland. *J Comp Physiol*, 182(2): 275-285.

- Clarke A. 2006. Temperature and the metabolic theory of ecology. *Funct Ecol*, 20(2): 405-412.
- Czenze ZJ y Dunbar MB. 2017. Hot bats go cold: heterothermy in neotropical bats. *Can J Zool*, 95(12): 909-912.
- Czenze ZJ, Brigham RM, Hickey AJR y Parsons S. 2017. Cold and alone? Roost choice and season affect torpor patterns in lesser short-tailed bats. *Oecologia* 183: 1–8.
- Dark J y Zucker I. 1983. Short photoperiods reduce winter energy requirements of the meadow vole, *Microtus pennsylvanicus*. *Physiol & behav*, 31(5): 699-702.
- Dietz M y Kalko EK. 2006. Seasonal changes in daily torpor patterns of free-ranging female and male Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*). *J Comp Physiol B*, 176(3): 223-231.
- Dikic D, Heldmaier G y Meyer CW. (2008) Induced torpor in different strains of laboratory mice (Lovegrove BG, McKechnie A. eds.) *Hypometabolism in Mammals*. Interpak Books editorial, Pietermaritzburg, South Africa, 223-230.
- Doucette LI, Brigham RM, Pavey CR y Geiser F. 2012. Prey availability affects daily torpor by free-ranging Australian owl-nightjars (*Aegotheles cristatus*). *Oecologia*, 169(2): 361-372.
- Dunbar MB y Tomasi TE. 2006. Arousal patterns, metabolic rate, and an energy budget of eastern red bats (*Lasiurus borealis*) in winter. *J Mmal*, 87(6): 1096-1102.
- Dunbar MB y Brigham RM. 2010. Thermoregulatory variation among populations of bats along a latitudinal gradient. *J Comp Physiol B*, 180(6): 885-893.

- Ehrhardt N, Heldmaier G y Exner C. 2005. Adaptive mechanisms during food restriction in *Acomys russatus*: the use of torpor for desert survival. *J Comp Physiol B*, 175(3): 193-200.
- Feist DD y White RG. 1989. Terrestrial mammals in cold. In animal adaptation to cold, 327-360. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Freitas MB, Goulart LS, Barros MS, Morais DB, Amaral TS y Matta SLP. 2010. Energy metabolism and fasting in male and female insectivorous bats *Molossus molossus* (Chiroptera: Molossidae). *Rev Bra Biol*, 70(3): 617-621.
- Forger NG, Dark J, Barnes BM, Zucker I. 1986. Fat ablation and food restriction influence reproductive development and hibernation in ground-squirrels. *Biol reprod*, 34(5): 831-840.
- Garland JT y Adolph SC. 1994. Why not to do two-species comparative studies: limitations on inferring adaptation. *Physiol Zool*, 67(4): 797-828.
- Genin F y Perret M. 2003. Daily hypothermia in captive grey mouse lemurs (*Microcebus murinus*): effects of photoperiod and food restriction. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol*, 136(1): 71-81.
- Genoud M, Isler K y Martin RD. 2018. Comparative analyses of basal rate of metabolism in mammals: data selection does matter. *Biol Rev*, 93(1): 404-438.
- Geiser F y Baudinette RV. 1990. The relationship between body mass and rate of rewarming from hibernation and daily torpor in mammals. *J Exp Biol*, 151(1): 349-359.
- Geiser F y Ruf T. 1995. Hibernation versus daily torpor in mammals and birds: physiological variables and classification of torpor patterns. 68: 935-966.

- Geiser F, Coburn DK, Kourtner G y Law BS. 1996. Thermoregulation, energy metabolism, and torpor in blossom-bats, *Syconycteris australis* (Megachiroptera). *J Zoo*, 239(3): 583-590.
- Geiser F. 1998. Evolution of daily torpor and hibernation in birds and mammals: importance of body size. *Clin Exp Pharmacol P*, 25(9): 736-740.
- Geiser F y Brigham RM. 2000. Torpor, thermal biology, and energetics in Australian long-eared bats (*Nyctophilus*). *J Comp Physiol B*, 170(2): 153-162.
- Geiser F. 2004. Metabolic rate and body temperature reduction during hibernation and daily torpor. *Annu Physiol* (66): 239-274.
- Geiser F y Koertner G. 2004. Thermal biology, energetics, and torpor in the possums and gliders. In *The biology of Australian possums and gliders*. Surrey Beatty & Sons Pty Ltd.
- Geiser F. 2008. Ontogeny and phylogeny of endothermy and torpor in mammals and birds. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol*, 150(2): 176-180.
- Geiser F y Körtner G. 2010. Hibernation and daily torpor in Australian mammals. *Aus Zool*, 35(2): 204-215.
- Haarsma AJ. 2008. Manual for assessment of reproductive status, age and health in European Vespertilionid bats. Publication electronic
- Heldmaier G, Ortman S, y Elvert R. 2004. Natural hypometabolism during hibernation and daily torpor in mammals. *Respir Physiol Neurobiol*, 141(3): 317-329.

- Hill RW, Wyse GA, Anderson M y Anderson M. 2004. *Animal physiology* (Vol. 2). Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Hock R, Rasul G, Adler C, Cáceres B, Gruber S, Hirabayashi Y y Zhang Y. 2019. High mountain areas. Intergovernmental Panel on Climate Change. 131-202.
- Hosken DJ y Withers PC. 1997. Temperature regulation and metabolism of an Australian bat, *Chalinolobus gouldii* (Chiroptera: Vespertilionidae) when euthermic and torpid. *J Comp Physiol B*, 167(1): 71-80.
- Humphries MM, Thomas DW y Kramer DL. 2003. The role of energy availability in mammalian hibernation: a cost-benefit approach. *Physiol Biochem Zool*, 76(2): 165-179.
- INEGI. 2005. Instituto Nacional de Estadística y Geografía (México). “Uso del suelo y vegetación, escala 1:250000, serie III (continuo nacional)”, escala: 1:250000. Dirección General de Geografía. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). Aguascalientes, Ags., México.
- INEGI. 2016; 2017. Instituto Nacional de Estadística y Geografía (México). Guía para la interpretación de cartografía: uso del suelo y vegetación: escala 1:250, 000: serie VI / Instituto Nacional de Estadística y Geografía. México: INEGI, c2017. 7:204.
- Ives AR y Garland JT. 2010. Phylogenetic logistic regression for binary dependent variables. *Syst Biol*, 59(1): 9-26.
- Jonasson KA y Willis CK. 2012. Hibernation energetics of free-ranging little brown bats. *J Exp Biol*, 215(12): 2141-2149.

- Kanizsai P, Garami A, Solymár M, Szolcsányi J y Szelényi Z. 2009. Energetics of fasting heterothermia in TRPV1-KO and wild type mice. *Physiol Behav*, 96(1): 149-154.
- Kurta A y Baker RH. 1990. *Eptesicus fuscus*. *Mammalian species*, (356): 1-10.
- Levy O, Dayan T y Kronfeld-Schor N. 2011. Adaptive thermoregulation in golden spiny mice: the influence of season and food availability on body temperature. *Physiol Biochem Zool*, 84(2): 175-184.
- Li XS y Wang DH. 2005. Seasonal adjustments in body mass and thermogenesis in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*): the roles of short photoperiod and cold. *J. Comp. Physiol. B* 175: 593–600.
- Lighton JR. 2008. *Measuring metabolic rates: a manual for scientists*. Oxford University Press, Oxford.
- López-Domínguez JC y Acosta R. 2005. Descripción del parque nacional malinche. Fernández, JA y López, JC (Compiladores), *Biodiversidad del Parque Nacional La Malinche*. Coordinación General de Ecología, Gobierno del Estado de Tlaxcala, México, 3-24.
- Lovegrove BG. 2000a. The zoogeography of mammalian basal metabolic rate. *Am Nat*, 156(2): 201-219.
- Lovegrove BG. 2000b. Daily heterothermy in mammals: coping with unpredictable environments. In *Life in the Cold*, 29-40. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Lyman CP. 2013. *Hibernation and torpor in mammals and birds*. Elsevier.

- Machado M y Soriano PJ. 2007. Temperature regulation in two insectivorous bats (*Myotis keaysi* and *Myotis oxyotus*) from the Venezuelan Andes. *Ecotropicos*, 20(2): 45-54
- Matheson AL, Campbell KL y Willis CK. (2010). Feasting, fasting and freezing: energetic effects of meal size and temperature on torpor expression by little brown bats *Myotis lucifugus*. *Journal of Experimental Biology*, 213(12): 2165-2173.
- McGilchrist CA. 1994. Estimation in generalized mixed models. *J R Stat Soc*, 56(1): 61-69.
- McGuire LP y Boyle WA. 2013. Altitudinal migration in bats: evidence, patterns, and drivers. *Biological Reviews*, 88(4): 767-786.
- McGuire LP, Jonasson KA y Guglielmo CG. (2014). Bats on a budget: torpor-assisted migration saves time and energy. *Plos One*, 9(12): e115724.
- McLean JA y Speakman JR. (2000). Effects of body mass and reproduction on the basal metabolic rate of brown long-eared bats (*Plecotus auritus*). *Physiol Biochem Zool*, 73(1): 112-121.
- McNab BK. 1969. The economics of temperature regulation in neotropical bats. *Comparative Biochemistry and Physiology, A. Comp Physiol*, 31:227-268.
- McNab BK. 1980. Food habits, energetics, and the population biology of mammals. *Am Nat*, 116(1): 106-124.
- McNab BK. 1980. On estimating thermal conductance in endotherms. *Physiol Zool*, 53: 145-156.
- McNab BK. 1986. The influence of food habits on the energetics of eutherian mammals. *Ecol Monogr*, 56(1): 1-19.

- Medellín RA, Arita, HT y Sanchez-Herrera O. 2008. Identificación de los murciélagos de México: clave de campo (No. Sirsi) i9789709192100). Asociación Mexicana de Mastozoología.
- Melvin RG y Andrews MT. 2009. Torpor induction in mammals: recent discoveries fueling new ideas. *Trends in Endocrinol Metabol*, 20(10): 490-498.
- Monarchino MN y Johnson JS. 2020. Roost elevation and ambient temperature best predict use of summer heterothermy in eastern red bats. *J Zool*, 313(3): 216-223.
- Moratelli R, Burgin C, Claudio V, Novaes R, López-Baucells A y Haslauer R. 2019. Family Vespertilionidae (vesper bats), in: Wilson, D.E., Mittermeier, R.A. (Eds.), *Hand- book of the mammals of the world*. Lynx Edicions, Barcelona, 716–759.
- Nagy KA y Gruchacz MJ. 1994. Seasonal water and energy metabolism of the desert-dwelling kangaroo rat (*Dipodomys merriami*). *Physiol Zool*, 67(6): 1461-1478.
- Nagy TR, Gower BA y Stetson MH. 1995. Endocrine correlates of seasonal body mass dynamics in the collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*). *Am Zool*, 35(3): 246-258.
- Nowak RM, Walker EP, Kunz TH y Pierson ED. 1994. *Walker's bats of the world*. JHU Press.
- O'Farrell MJ y Studier EH. 1980. *Myotis thysanodes*. *Mammalian species*, (137): 1-5.
- Ostrozlik M. (2010). Variability of the air temperature and atmospheric precipitation in the high-mountain positions of the Low and High Tatras in winter. *Contributions to Geophysics and Geodesy*, 40(1): 87-101.

- Palacios D y Vázquez-Selem L. 1996. Geomorphic effects of the retreat of Jamapa glacier, Pico de Orizaba volcano (Mexico). *Geografiska Annaler: Series A, Phys Geography*, 78(1): 19-34.
- Patterson BD, Pacheco y Solari SL. 1996. Distribution of bats along an elevational gradient in the Andes of south-eastern Peru. *J Zool*, 240(4): 637-658.
- Pineda-Munoz S y Alroy J. 2014. Dietary characterization of terrestrial mammals. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*, 281(1789): 20141173.
- Pineda-Munoz S, Evans AR y Alroy J. 2016. The relationship between diet and body mass in terrestrial mammals. *Paleobiology*, 42(4): 659-669.
- R Core Team, 2021. R: A language and environment for statistical computing.
- Rojas-García F y Villers-Ruíz L. 2008. Estimación de la biomasa forestal del Parque Nacional Malinche Tlaxcala-Puebla. *Ciencia Forestal en México*, 33(104): 59-86.
- Ruf T y Geiser F. 2015. Daily torpor and hibernation in birds and mammals. *Biol Rev*, 90(3): 891-926.
- Sánchez-Cordero V. (2001). Elevation gradients of diversity for rodents and bats in Oaxaca, Mexico. *Glob Ecol Biogeogr*, 10(1):63-76.
- Shi JJ y Rabosky DL. 2015. Speciation dynamics during the global radiation of extant bats. *Evolution*, 69(6): 1528-1545.
- Shump KA y Shump AU. 1982a. *Lasiurus borealis*. *Mammalian species*, (183): 1-6.
- Shump KA y Shump AU. 1982b. *Lasiurus cinereus*. *Mammalian species*, (185):1-5.

- Simpson MR. 1993. *Myotis californicus*. Mammalian species, (428): 1-4.
- Skåra KH. 2020. Variation in basal metabolic rate within bats of the family Vespertilionidae (Master's thesis, NTNU).
- Simmons NB y Cirranello AL. 2020. Bat Species of the World: A taxonomic and geographic database.
- Simpson MR. 1993. *Myotis californicus*. Mammalian species, (428): 1-4.
- Speakman JR, Thomas DW, Kunz T H y Fenton MB. 2003. Physiological ecology and energetics of bats. *Bat ecology*, 430-490.
- Studier E. y O'Farrell M. 1976. Biology of *Myotis thysanodes* and *M. lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae). III. Metabolism, heart rate, breathing rate, evaporative water loss and general energetic. *Comp Biochem Physiol A Physiol*, 54:423-432.
- Stawski C, Willis CK y Geiser F. 2014. The importance of temporal heterothermy in bats. *J Zool*, 292(2), 86-100.
- Stenseth NC, Mysterud A, Ottersen G, Hurrell JW, Chan KS y Lima M. 2002. Ecological effects of climate fluctuations. *Science*, 297:1292–1296.
- Tannenbaum MG y Pivorun EB. 1987. Differential effect of food restriction on the induction of daily torpor in *Peromyscus maniculatus* and *P. leucopus*. *J Therm Biol*, 12(2): 159-162.
- Tarabay AB, Villela RG y De La Lanza Espino G. 1991. Limnological aspects of a high-mountain lake in Mexico. *Hydrobiologia*, 224(1): 1-10.

- Telfer ES y Kelsall JP. 1984. Adaptation of some large North American mammals for survival in snow. *Ecology*, 65(6): 1828-1834.
- Thomas DW, Dorais M y Bergeron JM. 1990. Winter energy budgets and cost of arousals for hibernating little brown bats, *Myotis lucifugus*. *J Mammal*, 71(3): 475-479.
- Thomas DW y Cloutier D. 1992. Evaporative water loss by hibernating little brown bats, *Myotis lucifugus*. *Physiol Zool*, 65(2): 443-456.
- Tinkle DW y Patterson IG. 1965. A study of hibernating populations of *Myotis velifer* in northwestern Texas. *J Mammal*, 46(4): 612-633.
- Valdez EW y Cryan PM. 2009. Food habits of the hoary bat (*Lasiurus cinereus*) during spring migration through New Mexico. *Southwest Nat*, 54(2): 195-200.
- Vuarin P y Henry PY. 2014. Field evidence for a proximate role of food shortage in the regulation of hibernation and daily torpor: a review. *J Comp Physiol B*, 184(6): 683-697.
- Warner RM y Czaplewski NJ. 1984. *Myotis volans*. *Mammalian species*, (224): 1-4.
- Wilkinson GS y Brunet-Rossinni AK. 2009. Methods for age estimation and the study of senescence in bats. *Ecological and behavioral methods for the study of bats*, 315-325.
- Willis CK, Turbill C y Geiser F. 2005. Torpor and thermal energetics in a tiny Australian vespertilionid, the little forest bat (*Vespadelus vulturnus*). *J Comp Physiol B*, 175(7): 479-486.

- Willis CK, Brigham RM y Geiser F. 2006. Deep, prolonged torpor by pregnant, free-ranging bats. *Naturwissenschaften*, 93(2): 80-83.
- Willis CK. 2007. An energy-based body temperature threshold between torpor and normothermia for small mammals. *Physiol Biochem Zool*, 80(6): 643-651.
- Wolff JO. 1997. Population regulation in mammals: an evolutionary perspective. *J Anim Ecol*, 1-13.
- Young BA, Walker B, Dixon AE y Walker VA. 1989. Physiological adaptation to the environment. *J Anim Sci*, 67(9): 2426-2432.

Anexo 1

Curvas metabólicas

Las curvas metabólicas se realizaron con el método de calorimetría indirecta (ya antes descrito). Se llevaron a cabo mediciones de O₂ y CO₂ cuando los murciélagos se sometieron a T_a's de 8 a 43 °C en intervalos de 5 °C (8, 13, 18, 23, 28, 33, 38 y 43 °C) con el fin de determinar los parámetros energéticos de los murciélagos (i.e., La tasa metabólica basal - TMB-, temperatura crítica inferior -TCI-, zona termoneutral -ZTN- y temperatura crítica superior -TCS-; Figura 1,2,3,4,5 y 6). La TMB se calculó utilizando la metodología de Genoud y cols. (2018), en donde los murciélagos se encontraron estrictamente en un estado de post absorción, en una edad biológica adulta, en estado no reproductivo, en un periodo de descanso (6:00 a 21:00) y donde las medidas de O₂ y CO₂ se encontraron en su zona termoneutral. La TCI se determinó cuando la TM incremento por encima de la TMB del lado inferior de la curva, asimismo, la TCS se determinó del mismo modo tomando el incremento de la TM del lado superior de la curva. La ZTN se calculó excluyendo uno por uno los valores de la TM hasta que la pendiente de la relación sea cero. Los parámetros térmicos y metabólicos fueron representativos para cada especie (Tabla 4).

Tabla 4. Número de individuos y especies de murciélagos vespertilionidos con las que se desarrolló el presente estudio. Además, los respectivos parámetros térmicos y la TMB de cada especie.

Número de individuos	Especie	TMB (ml O ₂ g ⁻¹ h ⁻¹)	ZTNa (°C)	TCI (°C)	TCS (°C)
4	<i>E. fuscus</i>	0.98 ± 0.2	5	23	28
4	<i>L. cinereus</i>	0.92 ± 0.2	5	23	28
3	<i>L. frantzii</i>	1.57 ± 2.0	15	18	33
2	<i>M. thysanodes</i>	4.54 ± 0.2	20	13	33
5	<i>M. volans</i>	4.12 ± 0.9	20	13	33
2	<i>M. californicus</i>	4.23 ± 0.8	15	18	33

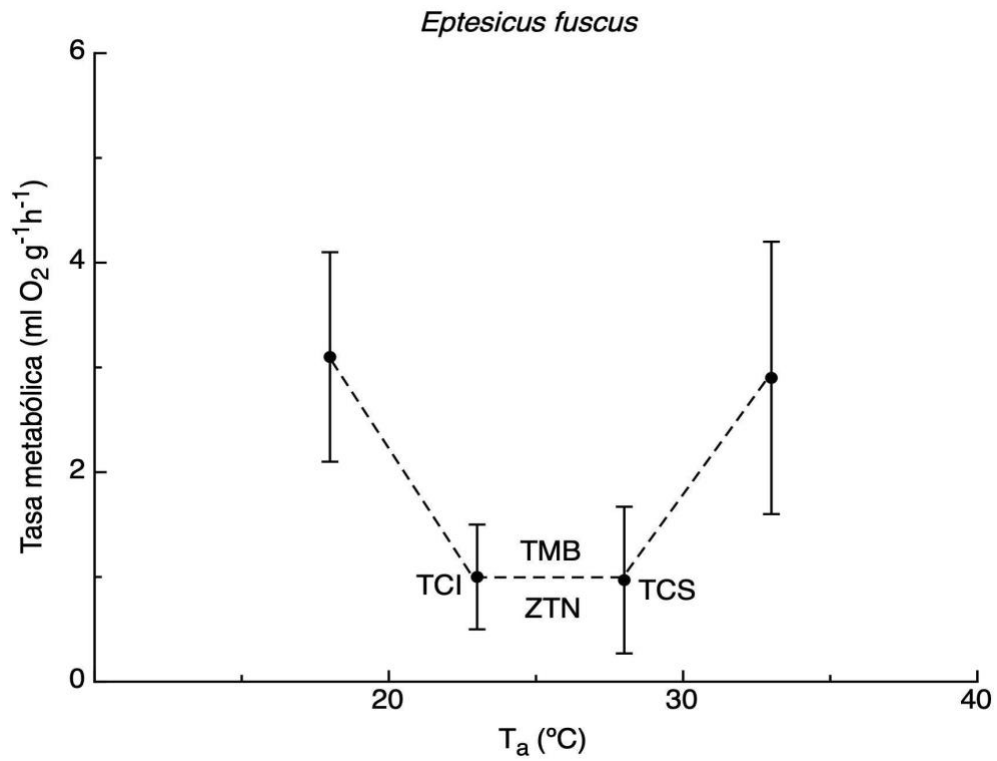


Figura 3. Curva metabólica de *E. fuscus* (n=4). Los puntos negros representan la TM en las diferentes T_a's y los bigotes la desviación estándar. Además se señalan los parámetros térmicos (i.e., TCI, TCS y ZTN) y la TMB.

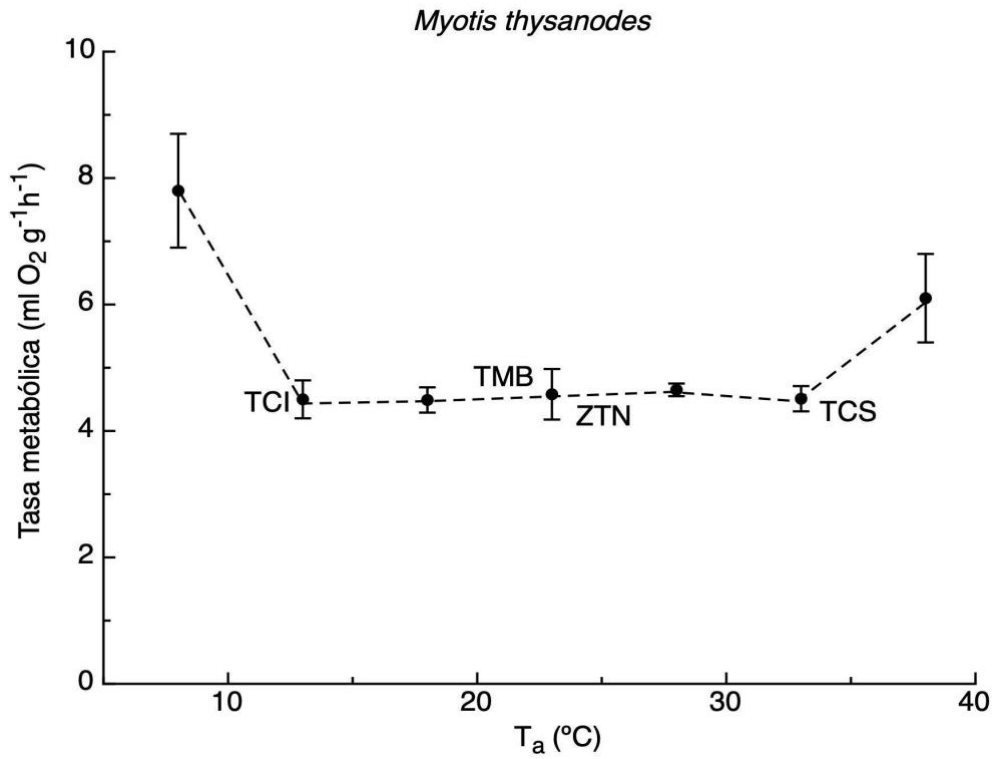


Figura 4. Curva metabólica de *M. thysanodes* ($n=2$). Los puntos negros representan la TM en las diferentes T_a 's y los bigotes la desviación estándar. Además se señalan los parámetros térmicos (i.e., TCI, TCS y ZTN) y la TMB.

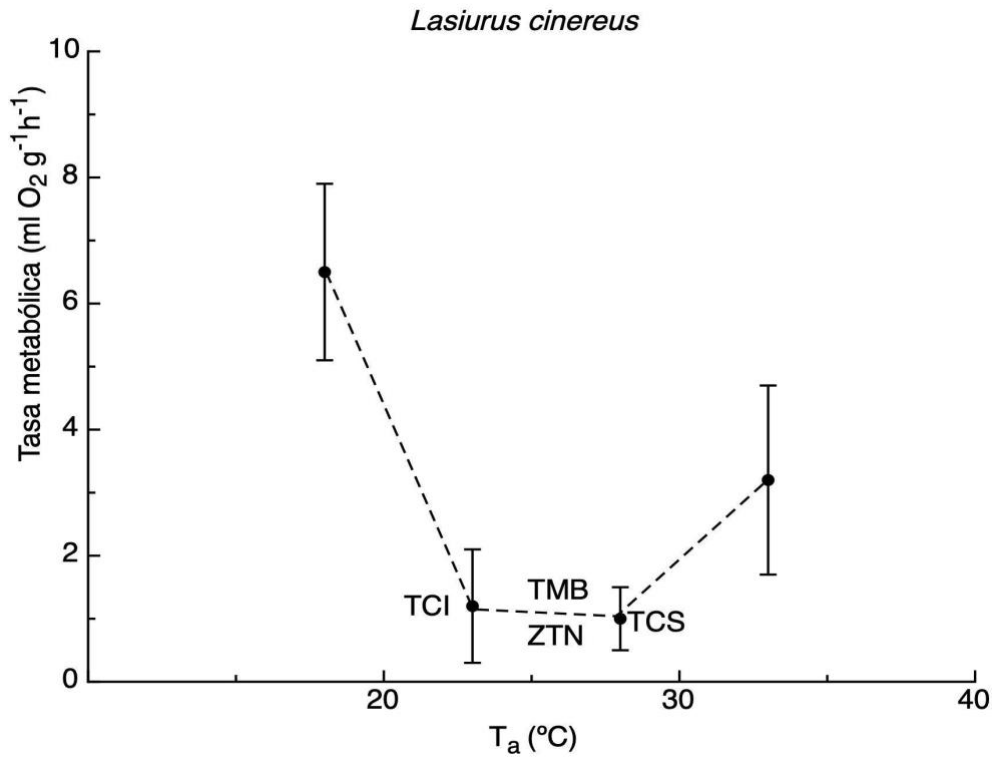


Figura 5. Curva metabólica de *L. cinereus* (n=4). Los puntos negros representan la TM en las diferentes T_a's y los bigotes la desviación estándar. Además se señalan los parámetros térmicos (i.e., TCI, TCS y ZTN) y la TMB.

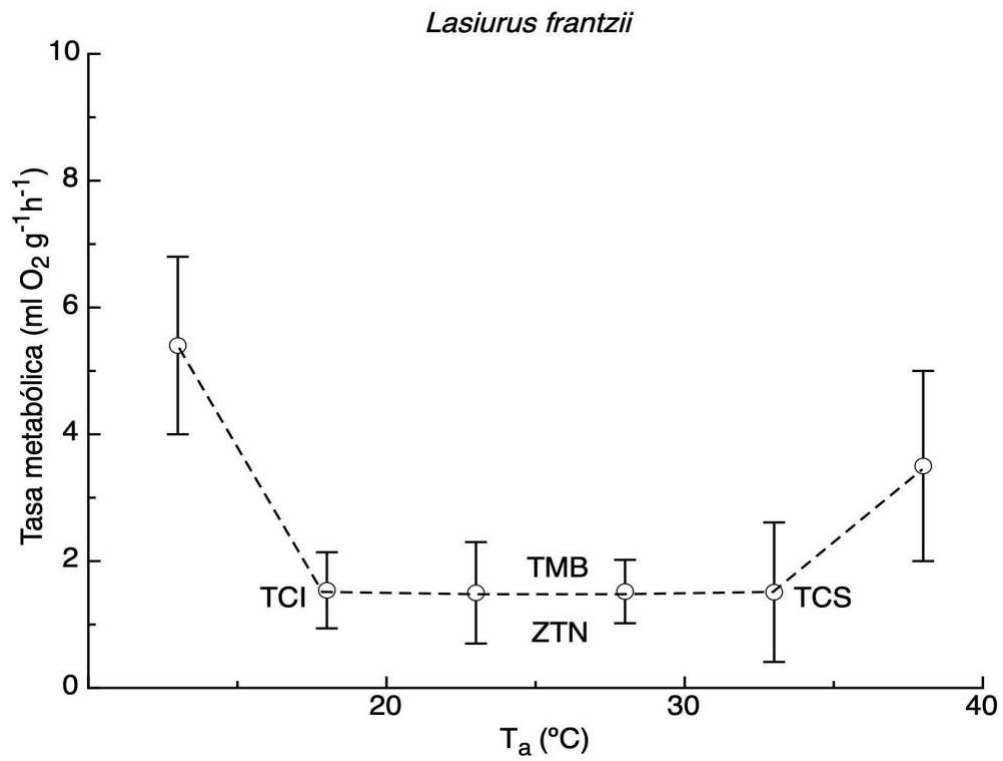


Figura 6. Curva metabólica de *L. frantzii* (n=3). Los puntos negros representan la TM en las diferentes T_a 's y los bigotes la desviación estándar. Además se señalan los parámetros térmicos (i.e., TCI, TCS y ZTN) y la TMB.

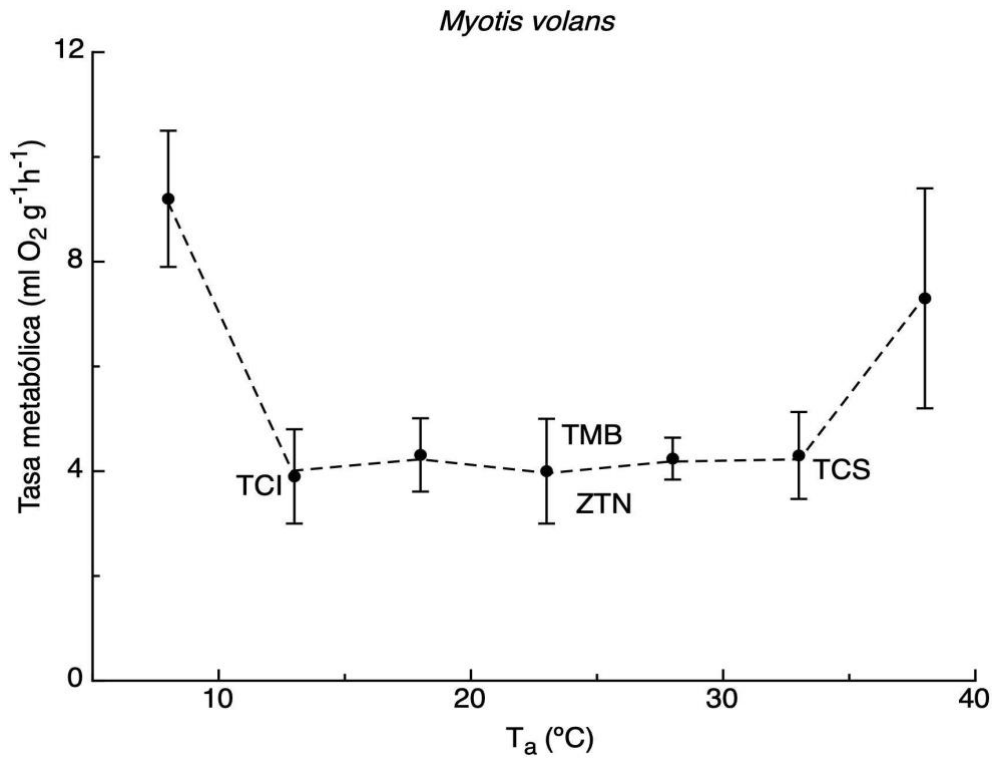


Figura 7. Curva metabólica de *M. volans* (n=5). Los puntos negros representan la TM en las diferentes T_a 's y los bigotes la desviación estándar. Además se señalan los parámetros térmicos (i.e., TCI, TCS y ZTN) y la TMB.

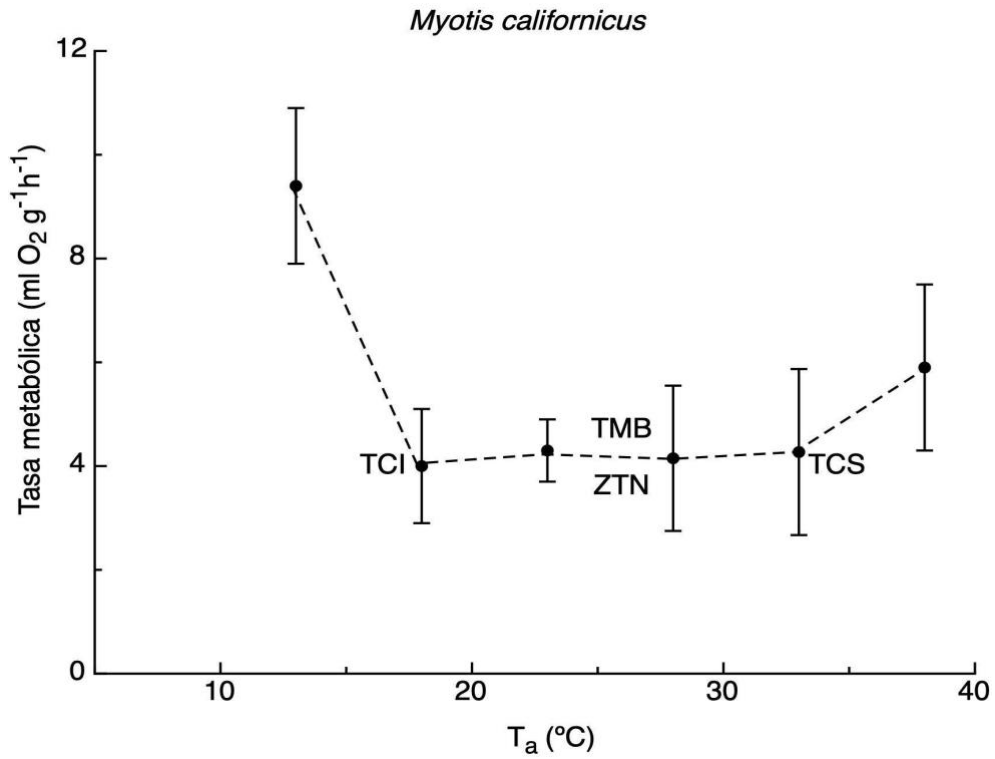


Figura 8. Curva metabólica de *M. californicus* (n=2). Los puntos negros representan la TM en las diferentes T_a 's y los bigotes la desviación estándar. Además se señalan los parámetros térmicos (i.e., TCI, TCS y ZTN) y la TMB.