



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

ESCUELA DE BIOLOGÍA

EFFECTO DEL MICROCLIMA Y LA ESTACIONALIDAD EN
LA COMPOSICIÓN, PREVALENCIA E INTERACCIONES
ESTRÉBLIDO-MURCIÉLAGO

Tesis que para obtener el título de

LICENCIADA EN BIOLOGÍA

PRESENTA:

KARINA DANELY RIVERA GARCÍA

Director de tesis: Dr. César Antonio Sandoval Ruiz

Co-Director: Dr. Romeo Alberto Saldaña Vázquez



Marzo 2016

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar me gustaría agradecer a mi director, el Dr. César Sandoval, por siempre apoyarme de las mil maneras que ha podido. Gracias porque desde hace mucho tiempo me ha motivado y ha inculcado en mí el sentido de responsabilidad. Gracias porque su conocimiento ha sido indispensable para mi formación y porque sin sus enseñanzas no sería la estudiante que soy.

A mi co-director, el Dr. Romeo Saldaña, porque mucho de esta tesis fue posible gracias a él. Mil gracias por todo el tiempo que dedicó para la realización de este trabajo, desde las salidas de campo hasta las clases express que me impartió; jamás tendré como agradecer todo el apoyo que me brinda. También me gustaría agradecer a Daniel Ferreyra por todo su tiempo y esfuerzo. Muchísimo de este trabajo fue gracias a ustedes dos, les estaré eternamente agradecida por todo.

Muy especialmente quiero agradecer a mi familia, porque son los motores de mi esfuerzo y sin ellos no sería nada. A mis padres, Armando y Rosa, porque toda mi vida se resume a ellos. Muchos de mis logros fueron gracias a los dos; todo su amor, esfuerzo, sacrificio y paciencia hicieron posible este logro más. A mis hermanas Bárbara y Rosa, porque lo mejor que me pudo haber pasado en la vida es tenerlas a mi lado.

Y por último a Alejandro, porque siempre sigue mis pasos. Le estaré infinitamente agradecida por toda su motivación, por su apoyo a cada momento y por ser mi impulso durante toda la carrera. No tengo forma de agradecerle todo lo que ha hecho por este proyecto de tesis. Te amo, gracias.

DEDICATORIA

A mi padre, por ser mi pilar, mi ejemplo y mi guía, por apoyarme en todas y cada una de las decisiones que he tomado en mi vida, por hacerme la persona que soy y creer en mí. Porque gracias a ti sé lo que significa la responsabilidad, el esfuerzo y la constancia.

A mi madre, por su motivación constante y su amor incondicional, por su alegría de cada día y sus palabras de aliento a cada momento. Gracias infinitas porque sin tu esfuerzo, sin tus sacrificios y sin la confianza que pusiste en mí, no estaría donde estoy ahora.

A Bárbara, por su apoyo a cada instante, por ayudarme a crecer y porque a pesar de todo, siempre ha caminado junto a mí. Porque te estaré eternamente agradecida por hacer tuyos mis logros y metas cumplidas, gracias porque sin ti todo esto no hubiera sido posible.

A Rosa, por ser la alegría de mi vida, por su sonrisa y su entusiasmo cada día. Porque de ti aprendí a sonreírle a todo lo que se me ponga enfrente. Gracias porque siempre has estado a mi lado y porque a pesar de que el camino fue largo y con obstáculos, siempre creíste en mí.

A Alejandro, por siempre estar. Por subir, bajar, caminar y correr en la dirección a la que yo me dirija, por ser el mejor amigo y el mejor compañero de vida. Te estoy eternamente agradecida por la ayuda, los sacrificios y las noches sin dormir. Siempre has sido mi motivación, gracias, mucho de esto es por ti.

Al Dr. César Sandoval por el tiempo y apoyo que me brindó para la realización de esta tesis. Gracias por cada una de las lecciones y enseñanzas, no sólo ahora, sino a lo largo de toda mi formación. Sin usted, esto no hubiera sido posible.

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN	8
1.1. Efecto del refugio y la estacionalidad en la composición, prevalencia e interacciones ectoparásito-huésped.....	9
1.2. Efecto del refugio y la estacionalidad en la composición, prevalencia e interacciones estréblido-murciélago.....	12
2. JUSTIFICACIÓN	14
3. HIPÓTESIS	14
4. OBJETIVOS	15
4.1. Objetivo general	15
4.2. Objetivos particulares.....	15
5. MATERIALES Y MÉTODOS	16
5.1. Zona de estudio	16
5.2. Captura, manejo e identificación de murciélagos y estréblidos.....	19
5.3. Análisis estadísticos	20
5.3.1. Temperatura y humedad relativa entre cuevas y estaciones.....	20
5.3.2. Análisis de riqueza y completitud del inventario de especies	20
5.3.3. Composición de la comunidad de estréblidos por tipo de cueva y estación.....	21
5.3.4. Análisis de prevalencia de estréblidos en especies de murciélagos por estación.....	22
5.3.5. Análisis de especialización de las interacciones estréblido-murciélago por tipo de cueva y estación	22
6. RESULTADOS	23
6.1. Temperatura y humedad relativa entre cuevas y estaciones	23
6.2. Análisis de riqueza y completitud del inventario de especies.....	25
6.3. Composición de la comunidad de estréblidos por tipo de cueva y estación.....	27
6.4. Análisis de prevalencia de estréblidos en especies de murciélagos por estación.....	31
6.5. Análisis de especialización de las interacciones estréblido-murciélago por tipo de cueva y estación.....	34
7. DISCUSIÓN	35
7.1. Condiciones de temperatura y humedad relativa en las cuevas calientes y frías	36
7.2. Efecto del tipo de refugio y las estaciones en la composición de estréblidos.....	38
7.3. Efecto de las estaciones en la prevalencia de murciélagos cavernícolas	44
7.4. Efecto del tipo de refugio y las estaciones en las interacciones estréblido-murciélago	47
7.5. Asociación estréblido-murciélago en cuevas de la comunidad de Tlaxiastlán, Morelia, Michoacán	49
8. CONCLUSIONES	52
9. LITERATURA CITADA	55
10. ANEXOS	69

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Localización de la zona de estudio, comunidad de Tiristarán, Morelia, Michoacán.....	16
Figura 2. Tiristarán, Morelia, Michoacán. Se señala la ubicación de las dos cuevas estudiadas.....	17
Figura 3. Características de la “Cueva de los murciélagos” (cueva caliente) localizada en la comunidad de Tiristarán, Morelia, Michoacán. (Imagen: Daniel Ferreyra García).....	18
Figura 4. Características de la “Cueva del pilar” (cueva fría) ubicada en la comunidad de Tiristarán, Morelia, Michoacán. (Imagen: Daniel Ferreyra García).	18
Figura 5. Gráfico de cajas y bigotes de la temperatura de la cueva caliente y fría por estación.....	24
Figura 6. Gráfico de cajas y bigotes de la humedad relativa de la cueva caliente y fría por estación..	25
Figura 7. Especies de estréblidos ectoparásitos de murciélagos cavernícolas en la comunidad de Tiristarán, Morelia, Michoacán.....	26
Figura 8. Gráfico de ordenación NMSD de la comunidad de estréblidos por tipo de cueva, estación y variables microclimáticas.....	28
Figura 9. Relación entre variables microclimáticas (temperatura y humedad relativa) del interior de la cueva caliente y el número de individuos por especie.....	30
Figura 10. Gráfico de cajas y bigotes de la prevalencia de infestación de estréblidos por especie de murciélago.....	32
Figura 11. Gráfico de cajas y bigotes de la prevalencia de infestación de estréblidos por estación.	32
Figura 12. Gráfico de cajas y bigotes de la prevalencia de infestación de estréblidos por especie de murciélago y estación.....	33
Figura 13. Gráfico de redes bipartitas cuantitativas para cada tipo de cueva.	34
Figura 14. Gráfico de redes bipartitas cuantitativas por estación	35

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Riqueza de especies observada y esperada por el estimador Chao 1 con sus intervalos de confianza al 84%, y completitud del inventario para cada tipo de cueva y estación.....	27
--	----

RESUMEN

En el presente estudio se evaluó la hipótesis de si el tipo de refugio cavernícola (cueva caliente y fría) y las estaciones (seca-fría, seca-cálida y lluvias), pueden afectar las interacciones antagónicas entre murciélagos y las moscas de la familia Streblidae que los parasitan. La colecta de estréblidos se realizó mensualmente de octubre de 2014 a septiembre de 2015, tomándose directamente de la superficie corporal del murciélago utilizando pinzas entomológicas. Se colectaron 841 individuos de cinco especies, donde 836 parasitaron quirópteros en la cueva caliente, y cinco en la cueva fría. Los ectoparásitos se presentaron sobre el cuerpo de 208 murciélagos pertenecientes a las familias Molossidae, Phyllostomidae y Vespertilionidae. La composición de estréblidos fue distinta en los dos tipos de cueva, debido a que las características estructurales y microclimáticas dentro de estas afectan la composición de murciélagos que las ocupan. Las estaciones no afectan la composición de estréblidos, debido a que la composición de murciélagos es similar a lo largo del año. Esto provocó que la especialización de las interacciones mosca-murciélago y la prevalencia fueran similares en las tres estaciones. La prevalencia de estréblidos fue mayor en *Anoura geoffroyi* y *Leptonycteris yerbabuena* ya que fueron las especies de huéspedes que usaron más tiempo los refugios a lo largo de las tres estaciones, además de estar fuertemente relacionadas con Streblidae. La temperatura y la humedad relativa dentro de las cuevas estuvieron relacionadas positivamente con la abundancia de los estréblidos *Nycterophilia natali* y *Anastrebla modestini* respectivamente. Los requerimientos de humedad relativa pudieran ser mayores en especies como *A. modestini*, y probablemente el aumento de esta variable microclimática favorezca su desarrollo. Por otro lado, la disminución de la temperatura pudiera provocar un cese en el desarrollo y una diapausa prolongada de los estados inmaduros de *N. natali*, conduciendo a una disminución de adultos parasitando murciélagos. Las condiciones microclimáticas de los refugios de murciélagos afectan la composición de las moscas de la familia Streblidae que los parasitan. Estos resultados coinciden con lo reportado en otros trabajos donde la composición de ectoparásitos también es resultado la temperatura y humedad del propio hábitat que generan condiciones favorables para el huésped y, por lo tanto, para el parásito. Los resultados de este trabajo apoyan la hipótesis de que el microclima del refugio tiene efecto directo sobre ectoparásitos estréblidos. De igual forma, el presente estudio representa la primera evaluación entre cuevas calientes y frías en elevaciones mayores a los 2000 msnm. Finalmente, las especies de ectoparásitos *Anastrebla modestini*, *Exastinion clovisi*, *Nycterophilia natali* y *Trichobius major* representan nuevos registros para el estado de Michoacán.

1. INTRODUCCIÓN

De las 138 especies de murciélagos que se distribuyen en México (Ceballos & Arroyo-Cabrales, 2012), cerca de la mitad utilizan cuevas como refugio principal o alternativo. En ellas desarrollan gran parte de su ciclo de vida (Arita, 1993; Medellín *et al.*, 2008; Torres-Flores *et al.*, 2012) pues representan un hábitat permanente que puede ser utilizado por muchas generaciones de murciélagos (Kunz, 1982). Este tipo de refugios no sólo ofrece protección y condiciones adecuadas para los murciélagos, sino también para organismos asociados a ellos como sus ectoparásitos (Wenzel & Tipton, 1966; Dick *et al.*, 2003).

Los murciélagos pueden habitar cuevas calientes y frías. Las primeras presentan cámaras y galerías de una sola entrada, las cuales alcanzan niveles de temperatura y humedad relativa altas y estables (28-40°C y 90-99% respectivamente). Las segundas se caracterizan por tener accesos múltiples, que provocan una mayor circulación interior de aire y menor temperatura y humedad (25°C y 77%) (Silva-Taboada, 1979). Las características de estas cuevas promueven una composición diferente en los murciélagos que las ocupan (Ávila-Flores & Medellín, 2004). Por ejemplo, las cuevas calientes presentan familias homeotermas como Mormoopidae, Natalidae y Phyllostomidae. Ya que estas familias no son capaces de reducir su temperatura para hibernar o entrar en torpor, muestran afinidad por refugios cálidos (Silva-Taboada, 1979; Ávila-Flores & Medellín, 2004). Por otro lado, las cuevas frías no suelen ser ocupadas de forma estable y permanente, siendo individuos de la familia Vespertilionidae los residentes principales. Estos al ser heterotermos, son capaces de bajar su temperatura y tasa metabólica de acuerdo a la temperatura del refugio, por lo que muestran preferencia por cuevas frías (Silva-Taboada, 1979; Ávila-Flores & Medellín, 2004). A pesar de lo anterior, se desconoce si las diferencias en la composición de murciélagos que ocupan las cuevas calientes y frías afecta la composición de estréblidos que los parasitan y si estas interacciones son estables a lo largo del año. En la comunidad de Tiristarán en Morelia, Michoacán, se localizan una cueva fría y una caliente de origen volcánico, a una distancia menor

a 1 km entre ellas. El clima de esta localidad es estacional, con una estación seca-fría, una seca-cálida y una de lluvias. Esto hace que sea un sistema ideal para probar si la estacionalidad y las condiciones microclimáticas dentro de los refugios cavernícolas que afectan la composición de murciélagos que las ocupan, afectan la composición, prevalencia e interacciones estréblido-murciélago.

1.1. Efecto del refugio y la estacionalidad en la composición, prevalencia e interacciones ectoparásito-huésped

El parasitismo es un tipo de simbiosis en la que uno de los partícipes (el parásito) depende y vive a expensas del otro (el huésped) (Esch & Fernández, 1993; Roberts *et al.*, 2000; Goater *et al.*, 2013). Los ectoparásitos son aquellos organismos que viven y se alimentan en la superficie externa de sus huéspedes o en cavidades que se abren directamente a la superficie (Goater *et al.*, 2013) pasando todas o ciertas fases de desarrollo sobre ellos (Marshall, 1982).

De manera general, la mayoría de las especies de parásitos suelen presentarse en una o pocas especies huésped, así como pocos huéspedes tienden a albergar gran cantidad de parásitos (Poulin, 1995). En términos de interacciones ecológicas, se ha sugerido que las interacciones a base de beneficios mutuos tienden al anidamiento, mientras que las que resultan de relaciones antagónicas darán lugar a la especialización y compartimentación (Thompson, 2006). El anidamiento ocurre cuando las especies especialistas interactúan sólo con las generalistas, pero estas también interactúan entre ellas, dando lugar a una marcada asimetría en las interacciones (Bascompte *et al.*, 2003). La compartimentación se caracteriza por conjuntos marcados de especies que interactúan entre sí (Olesen *et al.*, 2007). En las relaciones parásito-huésped se han observado interacciones anidadas (Vázquez *et al.*, 2005; Graham *et al.*, 2009). Sin embargo, el análisis de una amplia gama de interacciones, desde mosquitos hasta garrapatas, y el estudio de grandes grupos taxonómicos, limitan las interacciones específicas. En interacciones parásito-huésped es esperado un patrón compartimentado (Vacher *et al.*, 2008), ya que suele presentarse en especies que se encuentran en el mismo lugar al mismo momento, teniendo una

mayor probabilidad de interactuar entre sí. También, la compartimentación puede reflejar relaciones filogenéticas, donde por ejemplo, dos especies que tienen una historia evolutiva similar, es más probable que compartan el mismo conjunto de especies parásitas (Vacher *et al.*, 2008). Por otro lado, aun cuando una especie interactúe con muchas otras en una comunidad, no todas esas interacciones serán igualmente importantes (Vázquez *et al.*, 2005), por lo que el empleo de redes cuantitativas nos brinda más información acerca de las interacciones, más allá de su mera presencia o ausencia como en las redes cualitativas (Jordano, 1987; Bascompte *et al.*, 2006; Blüthgen *et al.*, 2006).

Las variaciones de ectoparásitos pueden ser resultado de las habilidades de estos para percibir y responder a un conjunto más amplio de variables ambientales que simplemente las proporcionadas por el huésped (Patterson *et al.*, 2007). Estos efectos ambientales pueden ser directos e indirectos. Los directos son aquellos que operan en ellos mismos, por ejemplo, cuando su abundancia aumenta en el momento en que las condiciones locales promueven su desarrollo (Tinsley *et al.*, 2011), pero disminuye en donde las condiciones ambientales son perjudiciales para ellos (Sures, 2004). Los efectos indirectos sólo afectan la abundancia del ectoparásito a través de su efecto sobre el huésped, es decir, cuando la abundancia del ectoparásito aumenta donde las condiciones actúan para aumentar la densidad de los huéspedes (Arneberg *et al.*, 1998) o suprimiendo la inmunidad de estos (Beldomenico & Begon, 2010). Se cree que en ectoparásitos altamente específicos estas variaciones son consecuencia de efectos indirectos. Sin embargo, la abundancia de ectoparásitos también puede estar influenciada directamente por factores como la temperatura y la precipitación (Merino & Potti, 1996; Gray *et al.*, 2009). Por ejemplo, las altas temperaturas pueden reducir tiempos de desarrollo, pero al mismo tiempo pueden aumentar el riesgo de desecación aumentando las tasas de mortalidad debida a la baja en la humedad (Marshall, 1981). Siendo aquellos que dedican una parte de su vida fuera del huésped los más propensos a ser afectados de manera directa por factores ambientales (Marshall 1981; Fagir *et al.*, 2015).

Se ha estudiado como es que la composición de especies ectoparásitas puede estar influenciada por el hábitat del huésped. Lareschi y Krasnov (2010) estudiaron distintos ectoparásitos (Acari, Phthiraptera y Siphonaptera) demostrando que su composición está definida principalmente por la identidad de las especies huésped, y que la abundancia de algunos podría estar determinada por la identidad del refugio. Por ejemplo, la mayor abundancia de ectoparásitos se presenta en huéspedes que usan estructuras permanentes y cerradas, a diferencia de aquellos en espacios más efímeros y expuestos (Traub, 1972; Wesolowski & Stańska, 2001). Sin embargo, Krasnov *et al.* (1997) reportan que la composición de especies de pulgas no sólo está determinada por las especies huésped, sino también en parte por algunos parámetros ambientales del propio refugio. Estos generan condiciones favorables de temperatura y humedad para el huésped y, por lo tanto, pueden crear un efecto directo sobre las pulgas.

También, se ha reportado que los cambios en la composición de ectoparásitos a causa de las variaciones estacionales son resultado de las diferencias en la abundancia por estación, en lugar de como resultado del cambio en la riqueza de especies a lo largo de estas (Lareschi & Krasnov, 2010). En pulgas, piojos y garrapatas se ha mencionado que las infestaciones en primavera y verano suelen ser mayores que en otoño e invierno (Jafari-Shoorijeh *et al.*, 2008; Lumbad *et al.*, 2011; Fagir *et al.*, 2015), atribuyéndole estos cambios a la disminución de la temperatura durante otoño e invierno (Jafari-Shoorijeh *et al.*, 2008), así como a la precipitación y elevación de las temperaturas en primavera y verano (Fagir *et al.*, 2015). Asimismo, han sido observadas correlaciones significativas entre el aumento de la temperatura y la disminución de la humedad, con el aumento de la prevalencia de infestación (Jafari-Shoorijeh *et al.*, 2008). Sin embargo, también se ha encontrado que la dinámica de algunas pulgas depende de su biología reproductiva. Por ejemplo, algunas especies suelen pasar el invierno en diapausa reproductiva y, por lo tanto, su abundancia disminuye, siendo la reproducción afectada por la temperatura ambiente (Krasnov *et al.*, 1997).

1.2. Efecto del refugio y la estacionalidad en la composición, prevalencia e interacciones estréblido-murciélago

La familia Streblidae comprende un grupo de ectoparásitos hematófagos obligados de murciélagos (Wenzel *et al.*, 1966). Estos organismos pasan toda su vida adulta sobre ellos, mientras que las pupas residen en sus sitios de percha (Overal, 1980; Dick & Patterson, 2008; Dittmar *et al.*, 2009) debido a que presenta viviparidad adenotrófica, es decir, todas las etapas larvales se desarrollan por completo dentro de la cámara genital de la hembra (Beloto *et al.*, 2005; Poinar & Brown, 2012). Posteriormente, las hembras dejan el cuerpo del murciélago y fijan el tercer estadio larval en los sitios de percha, convirtiéndose en crisálidas de manera casi inmediata. Después de 22-24 días, el adulto emerge y debe localizar y colonizar un huésped para alimentarse (Dick, 2006; Esbérard *et al.*, 2012) y aparearse (Overal, 1980; Wenzel & Peterson, 1987).

Debido a la estrecha relación mosca-murciélago y a la biología reproductiva de estos ectoparásitos, se ha concluido que los quirópteros restringidos a cuevas o refugios protegidos presentan mayor riqueza y abundancia de estréblidos (Wenzel & Tipton, 1966; ter Hofstede & Fenton, 2005; Patterson *et al.*, 2007), ya que estos refugios aumentan la probabilidad de que los murciélagos estén presentes durante la colonización por moscas recién eclosionadas (Pilosof *et al.*, 2012). Y, a pesar de que aproximadamente el 40% de las especies de murciélagos cavernícolas carecen de asociaciones primarias con estréblidos (asociación donde $\geq 5\%$ del total de murciélagos de determinada especie es parasitada por una sola especie de estréblido, y viceversa) (Wenzel & Peterson, 1987; Patterson *et al.*, 2007), las cuevas les proporcionan protección y condiciones de humedad y temperatura favorables para el desarrollo de los estados inmaduros (Komeró & Linhares, 1999, Dick & Patterson, 2006; Patterson *et al.*, 2007; Aguiar & Antonini, 2011). De igual forma, el aislamiento ecológico que brindan las cuevas es efectivo para estrechar las interacciones mosca-murciélago (Wenzel & Tipton, 1966; Beloto *et al.*, 2005; ter Hofstede & Fenton, 2005; Patterson *et al.*, 2007).

Únicamente Pilosof *et al.* (2012) han estudiado el efecto que tiene el clima sobre la abundancia de estréblidos. Sus resultados revelaron que las condiciones

climáticas tuvieron impacto sobre su abundancia por efectos a través del huésped. Ellos sugirieron que la temperatura podría tener un efecto positivo acortando tiempos de desarrollo, mientras que la precipitación podría afectarlos de manera importante en sitios de percha expuestos. Debido a esto, dichos autores exponen las limitaciones impuestas por el sitio de percha, ya que el microclima de ellos puede causar estas variaciones en la abundancia de las moscas, por ejemplo, que afectan su desarrollo o la tasa de encuentro entre los murciélagos y ellas (Pilosof *et al.*, 2012). Sin embargo, son inexistentes los estudios que evalúen las condiciones microclimáticas dentro de los refugios. El estudio con respecto a estos se limita a la investigación en diferentes tipos de ambientes, como los cavernícolas y boscosos, para determinar en cuál de ellos se presentan las mayores infestaciones de Streblidae (ter Hofstede & Fenton, 2005; Patterson *et al.*, 2007), pero sin evaluaciones de sus microclimas. Aun cuando las características microclimáticas de las cuevas calientes y frías determinan la composición de murciélagos (Ávila-Flores & Medellín, 2004), se desconoce si la composición y las interacciones entre estréblidos y murciélagos difieren por tipo de cueva, así como si estos dos microclimas podrían afectar de manera directa a estas moscas. Por otro lado, han sido reportados los cambios en la composición y prevalencia de otros ectoparásitos a través de distintas estaciones (Krasnov *et al.*, 1997; Lareschi & Krasnov, 2010), y de igual forma, es desconocida si existe esta variación en estréblidos. Es posible que, por ejemplo, ya que en la estación seca-cálida y de lluvias las abundancias de murciélagos nectarívoros e insectívoros aumentan debido al incremento del alimento (Moya *et al.*, 2008; Cornejo-Latorre *et al.*, 2011; Lumbreras-Ramos, 2012), probablemente las abundancias de las moscas sigan la misma pauta, ya que se incrementa su recurso alimenticio. Además, aun cuando las cuevas proporcionan mayor protección, y de manera general, temperatura y humedad adecuada (Komeró & Linhares, 1999, Dick & Patterson, 2006; Patterson *et al.*, 2007; Aguiar & Antonini, 2011), las condiciones microclimáticas dentro de las cuevas cambian a lo largo del año, provocando condiciones más o menos favorables en algunos momentos del ciclo anual. Por ejemplo, en la estación fría,

la disminución de la temperatura podría limitar el desarrollo de los estados inmaduros localizados en los sitios de percha de los murciélagos.

2. JUSTIFICACIÓN

El estudio sobre la relación estréblido-murciélago en dos microclimas cavernícolas distintos (cueva caliente y cueva fría), así como las variaciones estacionales de estos ectoparásitos es inexistente. Asimismo, se desconoce el efecto que algunas variables microclimáticas, como la temperatura y la humedad relativa, podrían tener en ectoparásitos específicos como Streblidae. Debido a lo anterior, el presente trabajo aportará los primeros reportes a cerca del efecto que tiene el microclima en la composición, prevalencia e interacciones estréblido-murciélago, así como nuevo conocimiento sobre las relaciones ectoparásito-huésped. También, se contribuirá en el conocimiento de las interacciones entre las especies de estréblidos y sus huéspedes quirópteros en el país. Además, ya que Streblidae es un grupo de gran importancia debido a su potencial como vector biológico, es necesario conocer los efectos provocados por algunas variables microclimáticas que podrían desencadenar la variación en abundancia del ectoparásito y, que a su vez, afecte el nivel de ocurrencia con sus huéspedes. Por último, los resultados expuestos en este trabajo contribuirán al conocimiento de la diversidad de estréblidos en el estado de Michoacán.

3. HIPÓTESIS

1.- Debido a las características estructurales de las cuevas (cantidad de accesos) y a los cambios ambientales estacionales a través del ciclo anual, las condiciones microclimáticas de temperatura y humedad relativa presentarán diferencias por cueva y estación, presentando mayores variaciones en la cueva con mayor cantidad de accesos.

2.- La composición de la comunidad de estréblidos (Diptera: Streblidae) asociada a murciélagos cavernícolas presentará diferencias por tipo de cueva a lo largo del

año. Debido a que las características estructurales y microclimáticas de las cuevas, así como la estacionalidad, modulan la temperatura y humedad de estos refugios, afectando la composición de especies de murciélagos que utilizan las cuevas.

3.- Las estaciones seca-cálida y de lluvias proporcionan un mayor recurso alimenticio para los murciélagos nectarívoros e insectívoros, respectivamente (Moya *et al.*, 2008; Cornejo-Latorre *et al.*, 2011; Lumbreras-Ramos, 2012), causando un aumento en su abundancia. Esto conducirá a un mayor recurso para los estréblidos, y a su vez, a mayores prevalencias en dichas estaciones.

4.- Por otro lado, debido a la alta especificidad de las interacciones mosca-murciélago y a las diferencias en la composición de especies de murciélagos entre cuevas, se esperan diferencias en la especialización de las interacciones estréblido-murciélago entre cuevas, pero no entre estaciones.

4. OBJETIVOS

4.1. Objetivo general

- Evaluar el efecto del microclima y la estacionalidad en la composición, prevalencia e interacciones estréblido-murciélago.

4.2. Objetivos particulares

- Realizar un inventario de especies de la comunidad de estréblidos asociada a murciélagos cavernícolas.
- Contrastar las condiciones de temperatura y humedad relativa entre cuevas y estaciones.
- Comparar la composición de especies de estréblidos asociadas a murciélagos cavernícolas que habitan dos cuevas con características de temperatura y humedad distintas a lo largo de diferentes estaciones.
- Cotejar la prevalencia de estréblidos en cada especie de murciélago y entre estaciones.

- Comparar la especialización de las interacciones mosca-murciélago entre cuevas y estaciones.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1. Zona de estudio

Tiristarán se encuentra en el municipio de Morelia, Michoacán, ubicado en las coordenadas $19^{\circ} 45' 55'' \text{ N}$ y $101^{\circ} 20' 31'' \text{ O}$, a una altitud de 2170 m. y a una distancia de 18.5 km de la ciudad de Morelia (**Fig. 1**). El clima es templado subhúmedo con lluvias en verano, con un intervalo de temperatura de 10° a 22°C y 16.3°C de temperatura media anual, con precipitaciones alrededor de 600-1000 mm (INEGI, 2009). La vegetación predominante es bosque de *Quercus* (Rzedowski, 2006) con vegetación secundaria asociada a campos de cultivo (Chávez & Guevara-Férrer, 2003; Cornejo-Tenorio *et al.*, 2013).

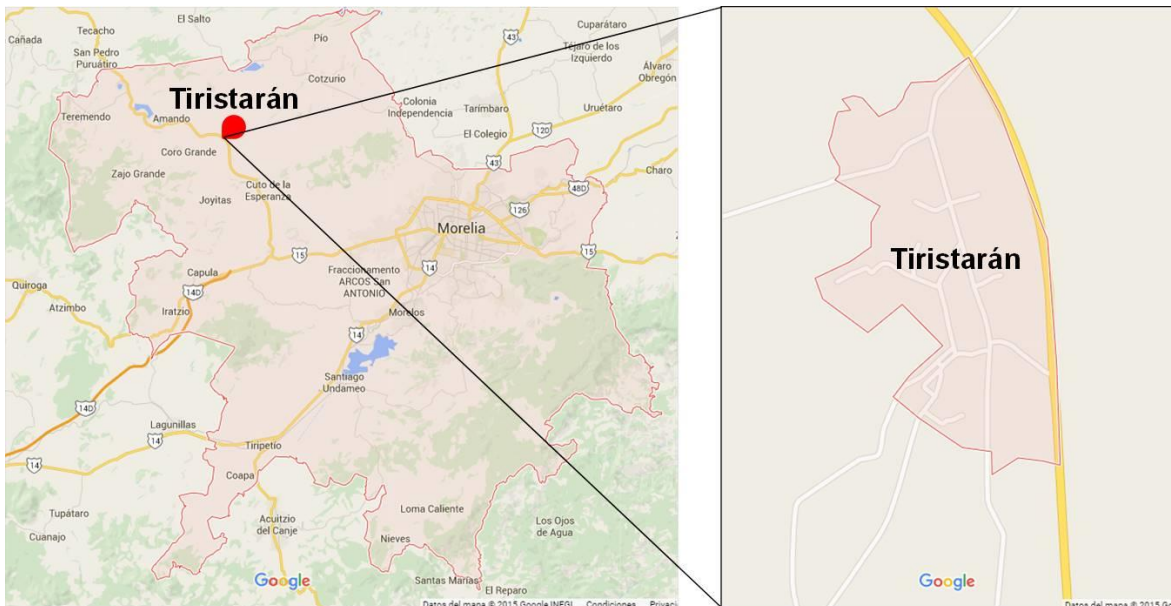


Figura 1. Localización de la zona de estudio, comunidad de Tiristarán, Morelia, Michoacán.

Las cuevas se localizan al sureste de Tiristarán entre las coordenadas geográficas: $19^{\circ} 45.378' \text{ N}$ $101^{\circ} 21.507' \text{ O}$ y $19^{\circ} 45.645' \text{ N}$ $101^{\circ} 21.132' \text{ O}$; a 2197 y 2194 msnm respectivamente. La distancia entre cuevas es de 825.71 m (**Fig. 2**).



Figura 2. Tiristarán, Morelia, Michoacán. Se señala la ubicación de las dos cuevas estudiadas.

Ambas cuevas son de origen volcánico y presentan características de temperatura y humedad diferentes que se relacionan con el número de entradas o accesos cavernarios. La primera cueva lleva por nombre local “Cueva de los murciélagos” (**Fig. 3**). Es una caverna con un sólo acceso que desemboca en una ampliación de altura superior al acceso principal y se reduce al fondo casi al tamaño de la entrada. Tiene 89.5 m de largo con una altura de 13 m en su punto más alto. La espeleomorfología de esta cueva es compleja y heterogénea que ofrece una gran diversidad de sitios de percha (Brunet & Medellín, 2001). Este tipo de cuevas por lo general alcanzan niveles de temperatura y humedad relativa altas y estables (28-40°C y 90-99% respectivamente) (Silva-Taboada, 1979) que confieren la máxima independencia (y, en consecuencia, la máxima estabilidad) microclimática con respecto a las condiciones del ambiente exterior. Por lo cual son llamadas cuevas de calor o cuevas calientes (Silva-Taboada, 1979).

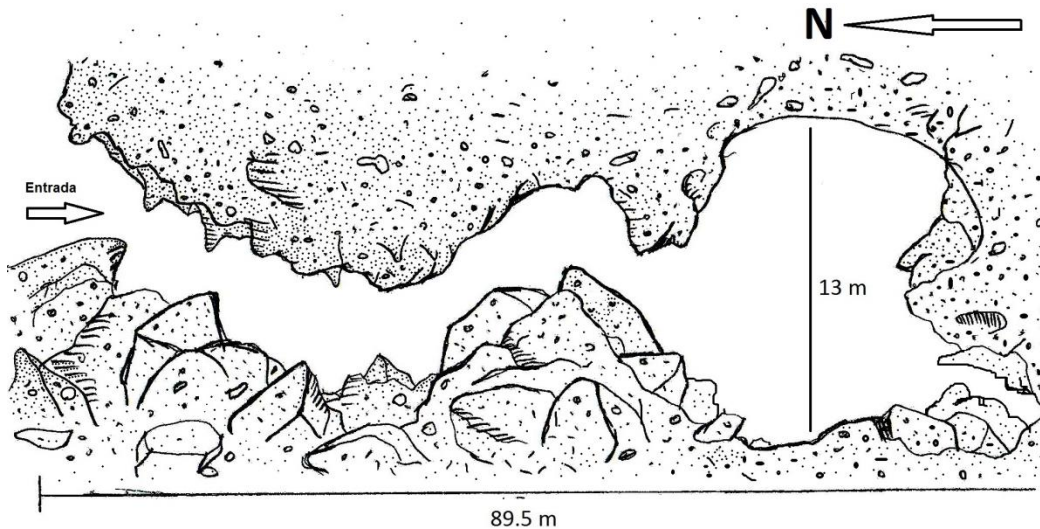


Figura 3. Características de la “Cueva de los murciélagos” (cueva caliente) localizada en la comunidad de Tiristarán, Morelia, Michoacán. (Imagen: Daniel Ferreyra García).

La segunda cueva que lleva por nombre local “Cueva del pilar”, es una cueva con un acceso principal y dos secundarios (**Fig. 4**). Tiene un corredor principal de 65 m de largo, 4 m de alto en su punto más elevado y 1.30 m en su punto más bajo. Es una cueva con una espelomorfología simple y homogénea. Las cuevas de accesos múltiples se caracterizan por una mayor circulación interior de aire y menor temperatura y humedad relativa (25°C y 77%) y, consecuentemente, por una mayor influencia de las condiciones externas en el microclima del recinto, en comparación de las cuevas calientes (Silva-Taboada, 1979). A este tipo de cuevas se les denomina cuevas frías.

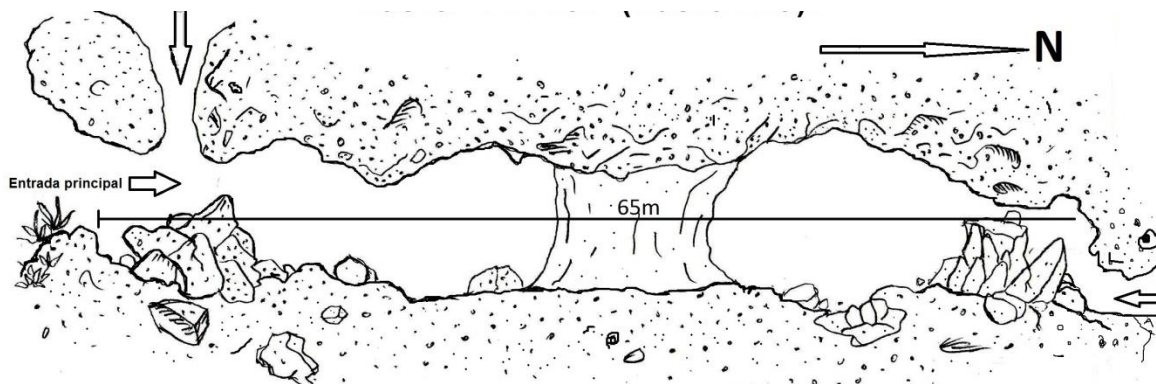


Figura 4. Características de la “Cueva del pilar” (cueva fría) ubicada en la comunidad de Tiristarán, Morelia, Michoacán. (Imagen: Daniel Ferreyra García).

La temperatura y humedad relativa de cada cueva fue registrada mensualmente durante el día con un medidor ambiental EXTECH-Instruments EN300. Estas variables se registraron en tres secciones para la cueva caliente: la entrada, la parte media y el fondo. Y en cuatro en el caso de la cueva fría: la entrada, la parte media, una oquedad o depresión geológica que comunica al exterior y la segunda entrada. Posteriormente, se obtuvo un promedio general de temperatura y humedad de cada cueva por mes. Los datos obtenidos por mes fueron divididos en estaciones de acuerdo a los intervalos de temperatura y precipitación presentados en la zona de estudio. Los meses de octubre, noviembre, diciembre, enero y febrero fueron agrupados en la estación seca-fría debido a las bajas temperaturas (14.32°C) y a la escasa precipitación (24.8 mm). Marzo, abril y mayo fueron agrupados en la estación seca-cálida por la presencia de las temperaturas máximas (18.13°C) y la ausencia de lluvias (23.6 mm). Por último, junio, julio, agosto y septiembre conformaron la estación de lluvias debido a los aumentos considerables en la precipitación pluvial (174 mm) (17.45°C) (<http://es.climate-data.org/location/1027391/>).

5.2. Captura, manejo e identificación de murciélagos y estréblidos

El trabajo de campo se realizó en periodos mensuales, de octubre de 2014 a septiembre de 2015. La captura de murciélagos se efectuó durante 12 días (una salida por mes, ambas cuevas) en aproximadamente seis horas cada día. Se utilizaron dos tipos de redes para la colecta de murciélagos: 1) Dos redes de golpeo (60 y 80 cm de diámetro) y 2) una red de niebla (12 x 2.5 mts). Las primeras se emplearon para la captura de murciélagos perchados dentro de la cueva fría, donde el techo de la cueva no tiene más de 3 m de alto. La segunda fue colocada dentro de la cueva caliente, donde el techo tiene aproximadamente 13 m de alto, además del empleo de las redes de golpeo para la captura de murciélagos perchados en zonas bajas de la cueva caliente. Cada individuo capturado se colocó individualmente en sacos de manta para la colecta de ectoparásitos y su posterior identificación taxonómica.

A cada murciélago se le realizó una revisión exhaustiva de cuerpo, pelaje, alas, orejas y uropatagio, colectando las moscas de la superficie del cuerpo del individuo utilizando pinzas entomológicas; las muestras de estréblidos fueron etiquetadas y conservadas en tubos eppendorf (un tubo por murciélago) en etanol al 70% (Santos *et al.*, 2009). Posteriormente, se realizó la identificación de los murciélagos hasta nivel de especie utilizando los manuales de campo de Álvarez *et al.* (1994) y Medellín *et al.* (2008).

La identificación taxonómica de los ectoparásitos de la familia Streblidae se realizó por medio de la observación de caracteres morfológicos bajo un microscopio estereoscópico Leica modelo S4E. La identificación de especies se basó en los trabajos de Wenzel *et al.* (1966), Wenzel (1976), Guerrero (1995) y Dick y Miller (2010). Algunos ejemplares (para la mejor determinación) fueron macerados en solución de NaOH al 10% durante 24 horas para su posterior diafanización en esencia de clavo. El material entomológico se encuentra depositado en la colección de “Artrópodos de importancia médica y veterinaria” de la Escuela de Biología de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.

5.3. Análisis estadísticos

5.3.1. Temperatura y humedad relativa entre cuevas y estaciones

Para comprobar si las condiciones de temperatura y humedad relativa dentro de las cuevas fueron diferentes por tipo de cueva y por estación, se realizaron análisis de varianza (ANOVA, por sus siglas en inglés) seguidas de una prueba de Tukey para conocer que tanto las variables categóricas independientes (tipo de cueva y estación) difieren y presentan diferencias significativas. Los análisis estadísticos fueron realizados en el programa R versión 2.12.2.

5.3.2. Análisis de riqueza y completitud del inventario de especies

Para evaluar la completitud del inventario de especies de estréblidos primero se calcularon los valores de riqueza observada y estimada para el estimador Chao 1 (el cual es sensible al número de individuos capturados en cada muestra) por tipo de cueva y estación usando el programa EstimateS (Colwell, 2013). Este cálculo

se hizo a través de 100 aleatorizaciones sin reemplazo usando cada individuo (murciélago) como el equivalente a la unidad de muestreo. Para determinar diferencias significativas en la riqueza de estréblidos entre cuevas y estaciones, se comparó el 84% del intervalo de confianza de la riqueza observada y estimada. Este valor del intervalo de confianza (IC) se ajusta al valor de alfa de 0.05 para comparar la riqueza de especies (MacGregor-Fors & Payton, 2013). Donde el solapamiento de los IC al 84% en las dos cuevas y las tres estaciones significa que la riqueza de estréblidos no difiere significativamente.

5.3.3. Composición de la comunidad de estréblidos por tipo de cueva y estación

Para probar si la composición de especies de estréblidos es afectada por el tipo de cueva, la estación, la temperatura y la humedad relativa de las cuevas, se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS, por sus siglas en inglés). El NMDS es una técnica de representación espacial basada en la comparación de objetos para representar lo mejor posible sus relaciones de ordenación. Este análisis calcula el valor de *stress*, que es la medida de lo bien que el arreglo coincide con los datos. Valores cercanos a 0.2 son pobres, 0.1 son aceptables, 0.05 son buenos, 0.025 son aceptables y valores cercanos a 0.0 significan valores excelentes (Kruskal, 1964; Legendre & Legendre, 2012).

Con las variables que presentaron un mayor efecto en la ordenación de las especies de estréblidos se realizaron análisis inferenciales para conocer la dirección y magnitud del efecto de estas. Para las variables categóricas como el tipo de cueva y la estación se hicieron análisis de varianza de la similitud (ANOSIM, por sus siglas en inglés). Para las variables independientes (temperatura y humedad relativa) y la variable dependiente (abundancia de especies de estréblidos) se hicieron modelos lineales generalizados (GLM, por sus siglas en inglés) y un posterior análisis de devianza para determinar diferencias.

El análisis ANOSIM calcula un valor de R, el cual es una medida relativa de la disimilitud de la composición. El valor de R va de 0 a 1. Valores que van de 0 a 0.25 significan que no hay grupos diferentes reconocibles, valores que van de 0.25

a 0.5 significan que hay grupos diferentes reconocibles con un gran solapamiento, y valores > 0.5 significan que hay grupos diferentes reconocibles con bajo solapamiento en la composición de especies (Chapman & Underwood, 1999). En el GLM la variable de respuesta fue el número de individuos, y la independiente el promedio de temperatura o humedad por mes para determinar si existe una relación entre la abundancia de las especies y dichas variables independientes. La sintaxis para el GLM ajustado fue la siguiente: *glm (abundancia ~ variable microclimática, 'error')*. Los análisis estadísticos fueron realizados en el programa R versión 2.12.2 usando los paquetes *vegan* y *pvcust* (R Core Team, 2012; Oksanen *et al.*, 2013; Suzuki & Shimodaira, 2015).

5.3.4. Análisis de prevalencia de estréblidos en especies de murciélagos por estación

Para evaluar la prevalencia de estréblidos se calculó el porcentaje de individuos infestados (de una misma especie) por mes. La prevalencia se define como el número de huéspedes infectados con uno o más individuos de una especie o grupo taxonómico, dividido por el número total de huéspedes examinados (Bush *et al.*, 1977; Camilotti *et al.*, 2010), por lo que la presencia de uno o más estréblidos fue el criterio para catalogar a un individuo como infestado. Para comparar la prevalencia de estréblidos por especie, estación y entre estaciones para cada especie de murciélago usamos un GLM y un posterior análisis de devianza para determinar diferencias. La sintaxis para el GLM ajustado fue la siguiente: *glm (prevalencia ~ especie, 'error')*; *glm (prevalencia ~ estación, 'error')*; *glm (prevalencia ~ especie*estación, 'error')*. Los análisis estadísticos fueron realizados en el programa R versión 2.12.2.

5.3.5. Análisis de especialización de las interacciones estréblido-murciélago por tipo de cueva y estación

El análisis de especialización de las interacciones por tipo de cueva y estación se evaluó usando el índice de especialización (H_2') de redes bipartitas ecológicas. El índice H_2' mide el grado de complementariedad de nicho entre especies,

integrando la especialización a nivel de especies a través de toda la comunidad (Blüthgen, 2010). Los valores de H_2' van de 0 a 1; valores cercanos a 0 significan alta complementariedad en las interacciones (baja especialización) o alta redundancia en las interacciones en la red ecológica, mientras que valores que se aproximan a 1 significan baja complementariedad en las interacciones (alta especialización) en la red ecológica (Blüthgen, 2010). La ecuación detrás del índice de especialización H_2' es la misma que la ecuación de entropía de Shannon. Sin embargo, en esta el valor del índice es calculado para la red ecológica bipartita (H_2) y es estandarizada contra el mínimo ($H_2'_{\min}$) y máximo ($H_2'_{\max}$) de valores posibles en la distribución de interacciones de la red:

$$H_2' = \frac{H_{2\max} - H_2}{H_{2\max} - H_{2\min}}$$

Para comparar el índice H_2' entre cuevas y estaciones usamos GLM y un posterior análisis de devianza para determinar diferencias. La sintaxis para el GLM ajustado fue la siguiente: *glm* ($H_2' \sim$ *cueva*, 'error'); *glm* ($H_2' \sim$ *estación*, 'error'). Los análisis estadísticos fueron realizados en el programa R versión 2.12.2 usando los paquetes bipartite y vegan (Dormann *et al.*, 2008; R Core Team, 2012; Oksanen *et al.*, 2013).

6. RESULTADOS

6.1. Temperatura y humedad relativa entre cuevas y estaciones

La temperatura presentó diferencias significativas entre cuevas y estaciones sin mostrar una interacción entre el tipo de cueva y estación ($F_{cueva} = 5.583$, *g.l.* = 1, $p = 0.0207$; $F_{estación} = 50.764$, *g.l.* = 2, $p < 0.005$; $F_{cueva*estación} = 1.677$, *g.l.* = 2, $p = 0.1938$). La temperatura de la cueva fría fue en promedio un grado mayor que la caliente durante todo el año (*cueva caliente*: $\bar{x} = 17.70 \pm 2.91$ (ES); *cueva fría*: $\bar{x} = 18.73 \pm 3.12$ (ES)). En la estación de lluvias, las temperaturas fueron las más elevadas en ambos refugios (*cueva caliente*: $\bar{x} = 21.12 \pm 1.44$ (ES); *cueva fría*: $\bar{x} = 21.20 \pm 2.12$ (ES)), seguida de la estación seca-cálida (*cueva caliente*: $\bar{x} = 16.93 \pm 1.22$ (ES);

cueva fría: $\bar{x} = 19.16 \pm 3.02$ (ES)) y por último la estación seca-fría (cueva caliente: $\bar{x} = 15.44 \pm 1.68$ (ES); cueva fría: $\bar{x} = 16.33 \pm 1.96$ (ES)) (Fig. 5).

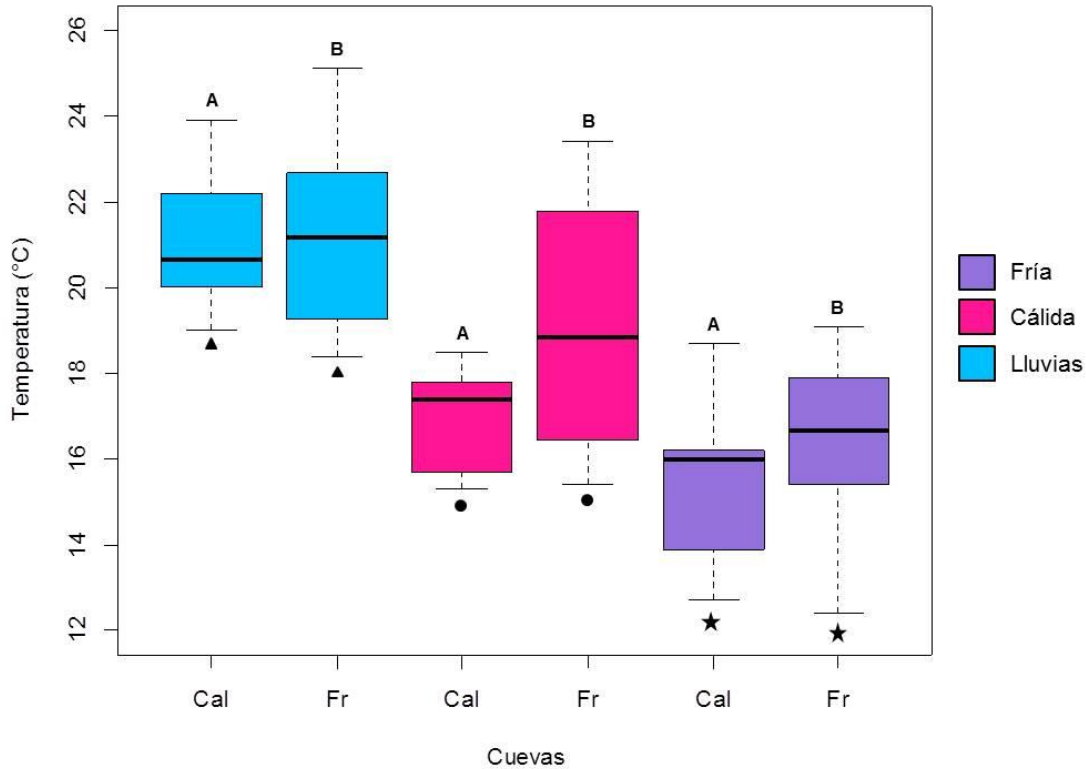


Figura 5. Gráfico de cajas y bigotes de la temperatura de la cueva caliente y fría por estación. La línea negra de las cajas representa la mediana de los valores observados; las cajas por encima y debajo de la mediana representan el segundo y tercer cuartil de los valores observados; las líneas punteadas representan el primer y cuarto cuartil de los valores observados. Abreviaturas: Cal= cueva caliente y Fr= cueva fría. Simbología: A= cueva caliente, B= cueva fría, Triángulos= estación de lluvias, Círculos= estación seca-cálida, Estrellas= Estación seca-fría. Letras y símbolos distintos representan diferencias significativas.

Por otro lado, la humedad relativa mostró diferencias significativas por tipo de cueva y una interacción entre cueva y estación ($F_{cueva} = 15.052$, $g.l. = 1$, $p < 0.0005$; $F_{estación} = 0.044$, $g.l. = 2$, $p = 0.9573$; $F_{cueva*estación} = 3.833$, $g.l. = 2$, $p = 0.0259$). La cueva caliente en la estación de lluvias y seca-fría fue 10% más húmeda que la estación seca-cálida ($p < 0.05$). En la estación fría, las dos cuevas difirieron significativamente, siendo 7% mayor la humedad en la cueva caliente ($p < 0.001$) (Fig. 6).

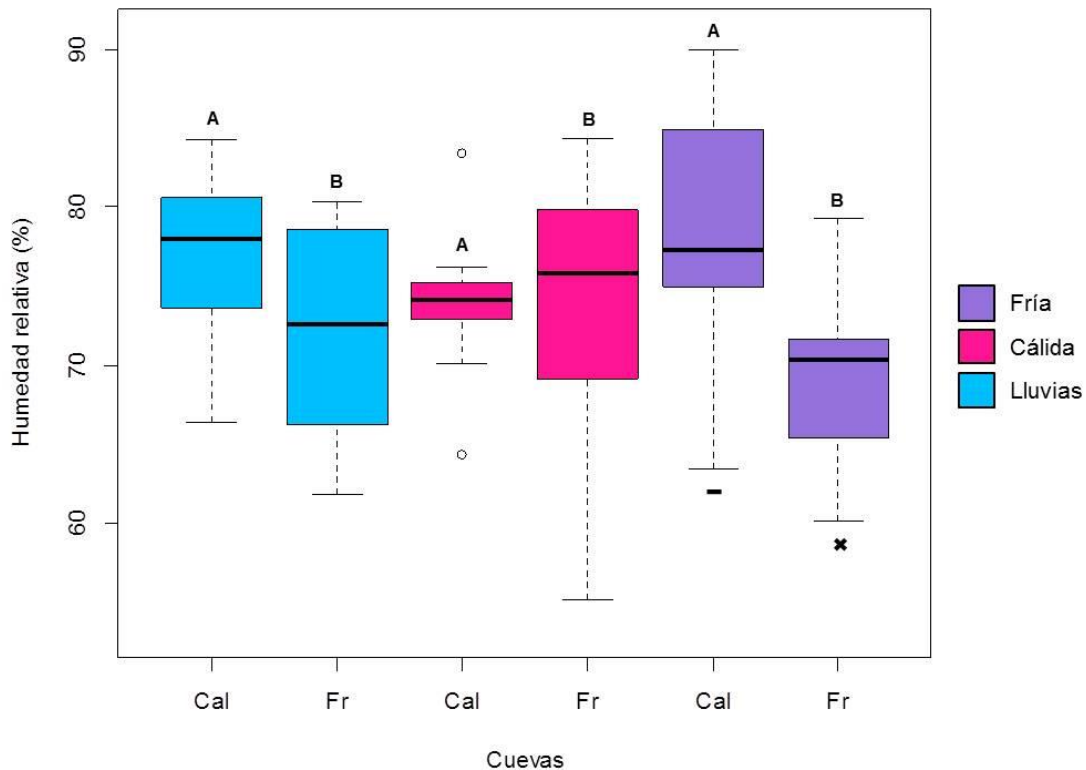


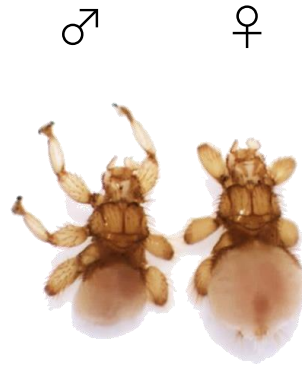
Figura 6. Gráfico de cajas y bigotes de la humedad relativa de la cueva caliente y fría por estación. La línea negra de las cajas representa la mediana de los valores observados; las cajas por encima y debajo de la mediana representan el segundo y tercer cuartil de los valores observados; las líneas punteadas representan el primer y cuarto cuartil de los valores observados. Los círculos representan valores extremos observados. Abreviaturas: Cal= cueva caliente y Fr= cueva fría. Simbología: A= cueva caliente, B= cueva fría, Guion=cueva caliente en la estación seca-fría, Cruz=cueva fría en la estación seca-fría. Letras y símbolos distintos representan diferencias significativas.

6.2. Análisis de riqueza y completitud del inventario de especies

Fueron colectados 841 estréblidos de cinco especies (**Fig. 7**). Del total de moscas, 836 parasitaron quirópteros en la cueva caliente, y únicamente cinco fueron colectados sobre murciélagos en la cueva fría. Los ectoparásitos se presentaron sobre el cuerpo de 208 murciélagos pertenecientes a cinco especies de las familias Molossidae, Phyllostomidae y Vespertilionidae (ver **Anexo 1**).



Subfamilia Streblinae
Anastrebla modestini (Wenzel, 1966)



Subfamilia Trichobiinae
Exastinion clovisi (Pessôa & Guimarães, 1936)



Subfamilia Trichobiinae
Trichobius sphaeronotus (Jobling, 1939)



Subfamilia Trichobiinae
Trichobius major (Coquillett, 1899)



♂



♀

Subfamilia Nycterophiliinae
Nycterophilia natali (Wenzel, 1966)

Figura 7. Especies de estréblidos ectoparásitos de murciélagos cavernícolas en la comunidad de Tirstarán, Morelia, Michoacán.

Durante los primeros 10 meses de muestreo, que comprendieron desde el mes de octubre de 2014 hasta julio de 2015 (estación fría, cálida y dos meses de la estación de lluvias), el número de especies de estréblidos (cuatro) se mantuvo constante a lo largo de dichos meses. Hasta ese momento, los ectoparásitos se presentaron únicamente en la cueva caliente. En el mes de agosto se registró *Trichobius major* (Coquillett, 1899), aunque solamente un individuo en la cueva caliente y dos en la fría, siendo el único mes en el que se tienen registros de murciélagos parasitados con estréblidos en esta última cueva.

La completitud del inventario de especies fue del 100% en los dos tipos de cuevas y en las tres estaciones. La riqueza fue diferente en los dos tipos de cueva ya que no existe un solapamiento entre la riqueza observada y la estimada. No existe diferencia en la riqueza de estréblidos entre las estaciones fría y cálida, sólo entre cálida y lluvias, y fría y lluvias (**Cuadro 1**).

Cuadro 1. Riqueza de especies observada y esperada por el estimador Chao 1 con sus intervalos de confianza al 84%, y completitud del inventario para cada tipo de cueva y estación.

Tratamientos	Riqueza observada	Riqueza esperada Chao 1	% de completitud
Cueva caliente	5 ± 0.0365	5 ± 0.0345	100%
Cueva fría	2 ± 0.0992	2 ± 0.0986	100%
Estación seca-fría	4 ± 0.0779	4 ± 0.0767	100%
Estación seca-cálida	4 ± 0.0929	4 ± 0.0873	100%
Estación de lluvias	5 ± 0.0607	5 ± 0.0589	100%

6.3. Composición de la comunidad de estréblidos por tipo de cueva y estación

El ordenamiento sugirió que los factores más importantes para separar a las especies de estréblidos fueron el tipo de cueva y la temperatura y humedad relativa de las mismas (**Fig. 8**). Al evaluar el factor tipo de cueva vía ANOSIM se encontraron valores de $R > 0.5$ ($R_{cueva} = 0.888$, $p = 0.067$) que indica que existen grupos diferentes con un bajo solapamiento entre los dos tipos de cueva. Sin embargo, la probabilidad de encontrar este arreglo no fue significativa.

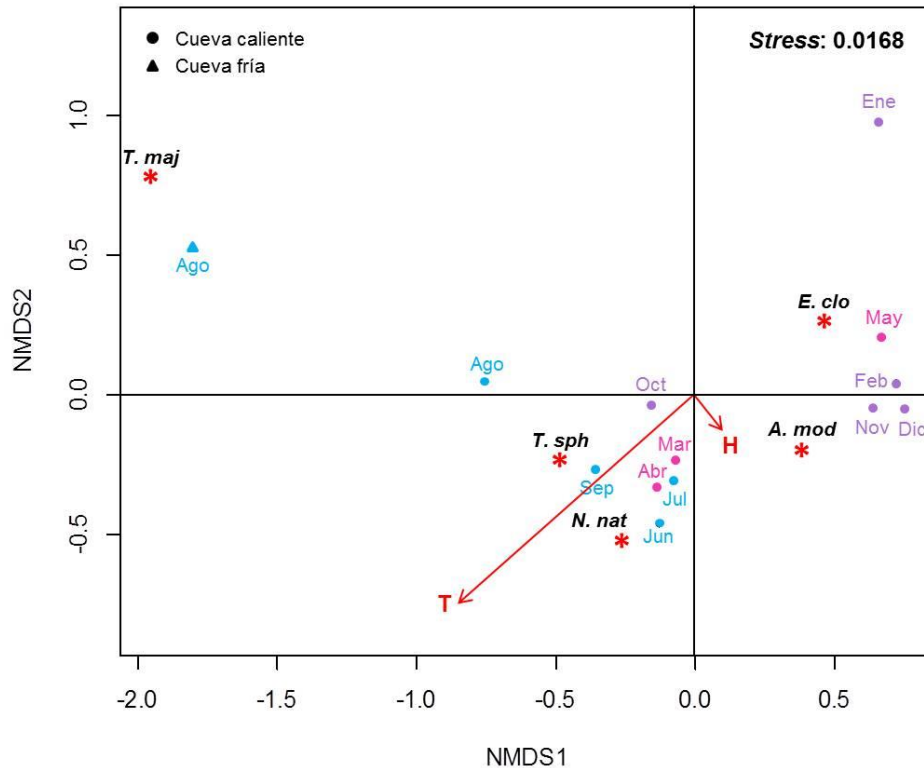


Figura 8. Gráfico de ordenación NMDS de la comunidad de estréblidos por tipo de cueva, estación y variables microclimáticas. Los símbolos y letras color púrpura corresponden a la estación seca-fría, los magenta a la estación seca-cálida y los cian a la estación de lluvias. Los puntos corresponden a la cueva caliente, el triángulo corresponde a la cueva fría. Las flechas rojas corresponden a la temperatura (T) y humedad relativa (H) dentro de las cuevas. Especies de estréblidos: *A. mod*= *Anastrebla modestini*. *E. clo*= *Exastinion clovisi*. *N. nat*= *Nycterophilía natali*. *T. maj*= *Trichobius major*. *T. sph*= *Trichobius sphaeronotus*.

Por otro lado, el análisis de ordenamiento sugiere que las estaciones no tienen efecto en la composición de especies de estréblidos. Ya que no se presentan agrupaciones marcadas de cada estación y se manifiesta un solapamiento entre ellas (**Fig. 8**). Al evaluar si el factor estación podría explicar la composición de especies vía ANOSIM se obtuvieron valores de $R < 0.25$ ($R_{estación} = 0.111$, $p = 0.139$), es decir, no existen grupos diferentes reconocibles entre estación.

Por otra parte, el NMDS muestra que la temperatura y la humedad parecen tener efecto en tres de las cinco especies de moscas. *Nycterophilía natali* (Wenzel, 1966) y *Trichobius sphaeronotus* (Jobling, 1939) son afectados por la temperatura,

mientras que *Anastrebla modestini* (Wenzel, 1966) por la humedad relativa (**Fig. 8**). Al evaluar la relación entre la temperatura de la cueva caliente y la abundancia de *T. sphaeronotus* se encontró que no hay relación significativa ($r= 0.02$, GLM: $\chi^2= 0.21966$, $g.l.= 1$, $p= 0.6393$). Sin embargo, obtuvimos una relación positiva entre la abundancia de *N. natali* por la temperatura de la cueva caliente ($r= 0.62$, GLM: $\chi^2= 7.8482$, $g.l.= 1$, $p= 0.005087$) y entre la abundancia de *A. modestini* y la humedad relativa de la misma cueva ($r= 0.36$, GLM: $\chi^2= 4.6901$, $g.l.= 1$, $p= 0.0294$) (**Fig. 9**).

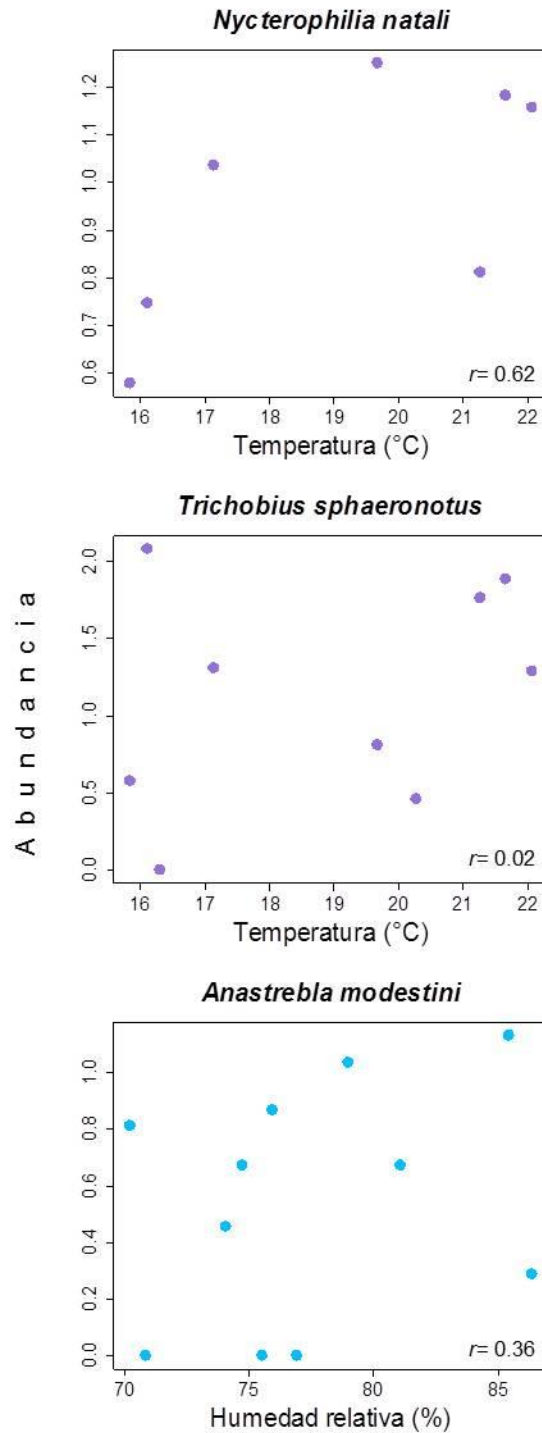


Figura 9. Relación entre variables microclimáticas (temperatura y humedad relativa) del interior de la cueva caliente y el número de individuos por especie.

6.4. Análisis de prevalencia de estréblidos en especies de murciélagos por estación

El factor que mejor explicó la variación en la prevalencia de estréblidos fue la especie de murciélago ($GLM_{\text{especie}}: \chi^2= 11949, g.l.= 3, p< 0.0005$), sin diferencias por estación y entre la interacción de cada especie de murciélago por estación ($GLM_{\text{estación}}: \chi^2= 1232.3, g.l.= 2, p= 0.5354$; $GLM_{\text{especie*estación}}: \chi^2= 2548.5, g.l.= 2, p= 0.05$).

Las especies *Anoura geoffroyi* (Gray, 1838) y *Leptonycteris yerbabuenae* (Martínez & Villa-R, 1940) presentaron prevalencias similares a lo largo de los 12 meses de muestreo (50-100%), siendo estos dos los murciélagos con mayores porcentajes de infestación (promedio de % de infestación= 80.41 ± 7 ; 82.12 ± 6.63). La especie *Myotis velifer* (Allen, 1890), presentó prevalencias entre 20-65% aproximadamente. Por otro lado, *Tadarida brasiliensis* (Geoffroy, 1824), mostró porcentajes de infestación menores al 10% (**Fig. 10**).

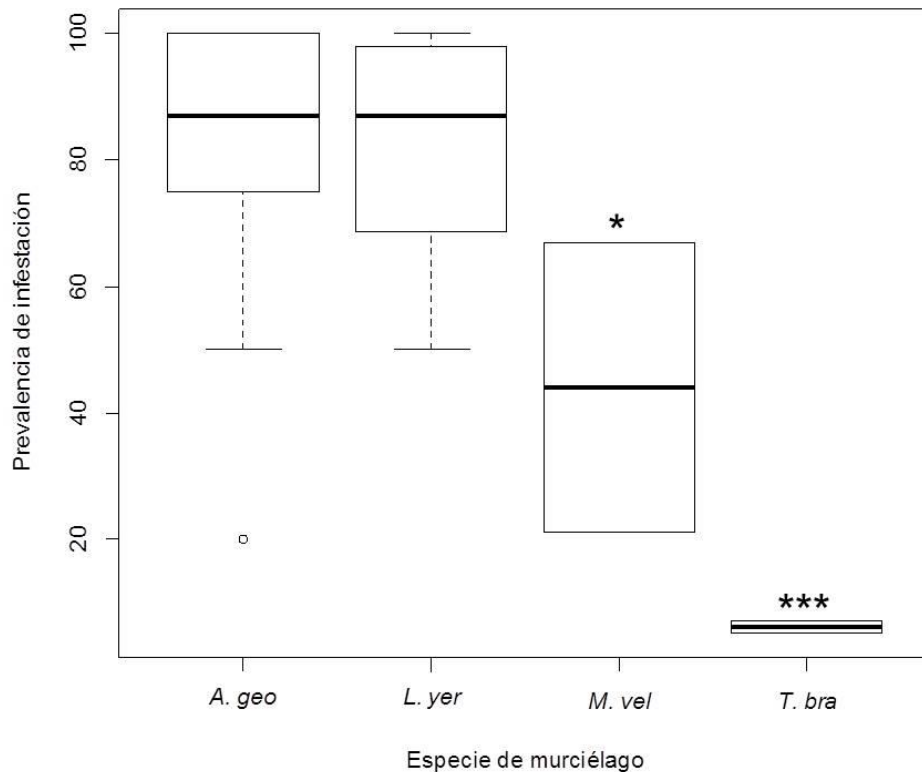


Figura 10. Gráfico de cajas y bigotes de la prevalencia de infestación de estréblidos por especie de murciélago. La línea negra de las cajas representa la mediana de los valores observados; las cajas por encima y debajo de la mediana representan el segundo y tercer cuartil de los valores observados; las líneas punteadas representan el primer y cuarto cuartil de los valores observados. Los círculos representan valores extremos observados. Especies de murciélago: *A. geo*= *Anoura geoffroyi*. *L. yer*= *Leptonycteris yerbabuena*. *M. vel*= *Myotis velifer*. *T. bra*= *Tadarida brasiliensis*. Símbolos representan diferencias significativas.

Las prevalencias por estación, aun sin diferencias significativas, mostraron variaciones notables. En la estación seca-cálida los porcentajes de infestación de todas las especies de murciélagos se concentraron por encima del 50%. En la estación seca-fría se presentaron prevalencias menores (20%). Por otro lado, en la estación de lluvias las prevalencias fluctuaron de 10-100% (**Fig. 11**).

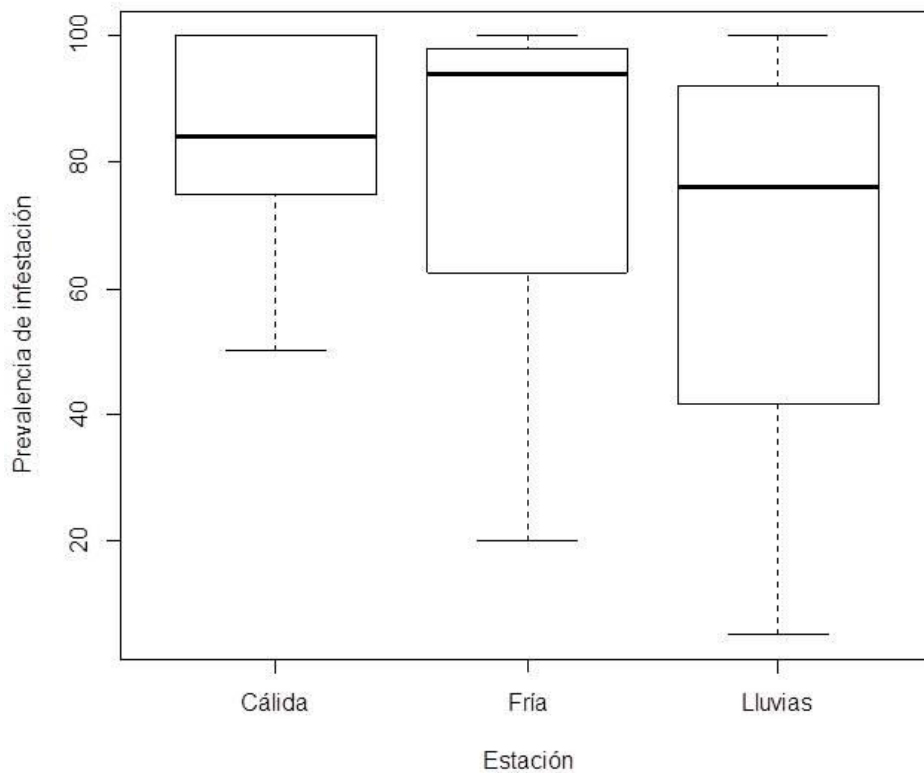


Figura 11. Gráfico de cajas y bigotes de la prevalencia de infestación de estréblidos por estación. La línea gris de las cajas representa la mediana de los valores observados; las cajas por encima y debajo de la mediana representan el segundo y tercer cuartil de los valores observados; las líneas punteadas representan el primer y cuarto cuartil de los valores observados.

Las prevalencias de las distintas especies de murciélagos por estación se muestran en el siguiente gráfico (**Fig. 12**). En el caso de *M. velifer* y *T. brasiliensis*

no se encontraron diferencias por estación ya que fueron especies colectadas únicamente en lluvias. Por otro lado, debido a la colecta de únicamente dos individuos de la especie *Leptonycteris nivalis* (Saussure, 1860) no se realizó el análisis con este murciélago.

A. geoffroyi y *L. yerbabuena* ocuparon la cueva caliente a través de las tres estaciones exhibiendo porcentajes de infestación distintas a lo largo de ellas. Con respecto a *A. geoffroyi*, en la estación fría mostró prevalencias entre 20-100%, aunque con una preferencia por prevalencias mayores al 75%. En la estación cálida los porcentajes de infestación de esta especie se presentaron por encima del 80%. Mientras que en la estación de lluvias las prevalencias se encontraron entre los 75 y 85%.

En la estación fría, los porcentajes de infestación de *L. yerbabuena* fueron altos y concentrados por encima del 95%. La estación seca-cálida presentó valores menores (50-70%). Mientras que en lluvias las prevalencias fueron mayores al 60%.

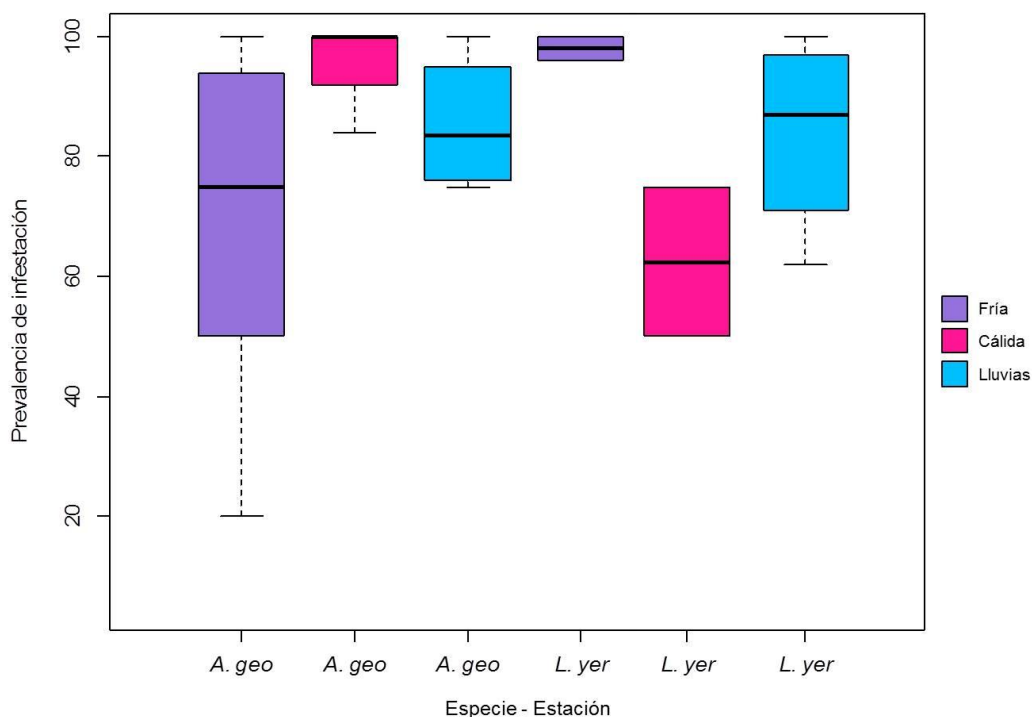


Figura 12. Gráfico de cajas y bigotes de la prevalencia de infestación de estréblidos por especie de murciélago y estación. La línea negra de las cajas representa la mediana de los valores observados; las cajas por encima y debajo de la mediana representan el segundo y tercer cuartil de los valores observados; las líneas punteadas representan el primer y cuarto cuartil de los

valores observados. Especies de murciélago: *A. geo*= *Anoura geoffroyi*. *L. yer*= *Leptonycteris yerbabuena*.

6.5. Análisis de especialización de las interacciones estréblido-murciélago por tipo de cueva y estación

Las interacciones estréblido-murciélago fueron altamente especializadas en la cueva caliente ($H_2' = 0.8471$), mientras que el índice H_2' para la cueva fría no pudo realizarse pues las dos especies de moscas se encontraron en una sola especie huésped y su abundancia fue considerablemente baja (**Fig. 13**). Por estación, las interacciones también fueron altamente especializadas ($H_2'_{seca-fría} = 1 \pm 0$; $H_2'_{seca-cálida} = 0.98 \pm 0.02$; $H_2'_{lluvias} = 0.89 \pm 0.06$) (**Fig. 14**). Sin embargo, estas no fueron significativamente diferentes por estación ($GLM_{estación}: \chi^2 = 0.0114, g.l. = 2, p = 0.4968$).

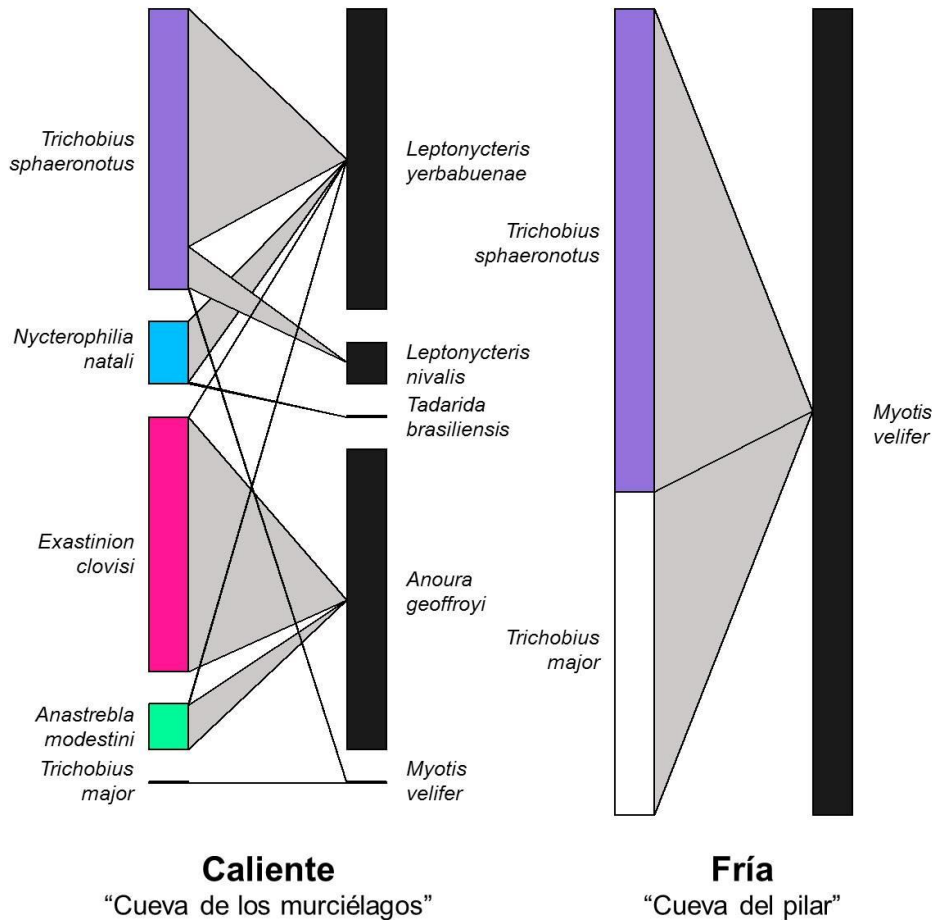


Figura 13. Gráfico de redes bipartitas cuantitativas para cada tipo de cueva. El tamaño de las barras del lado izquierdo, de cada red, representan la cantidad de individuos capturados para cada

especie de estréblido. Mientras que el tamaño de las barras de la derecha representan la cantidad de individuos capturados de huéspedes con presencia de estréblidos. El tamaño de la línea de enlace entre ectoparásito y huésped indica la frecuencia en la que se observó dicha interacción.

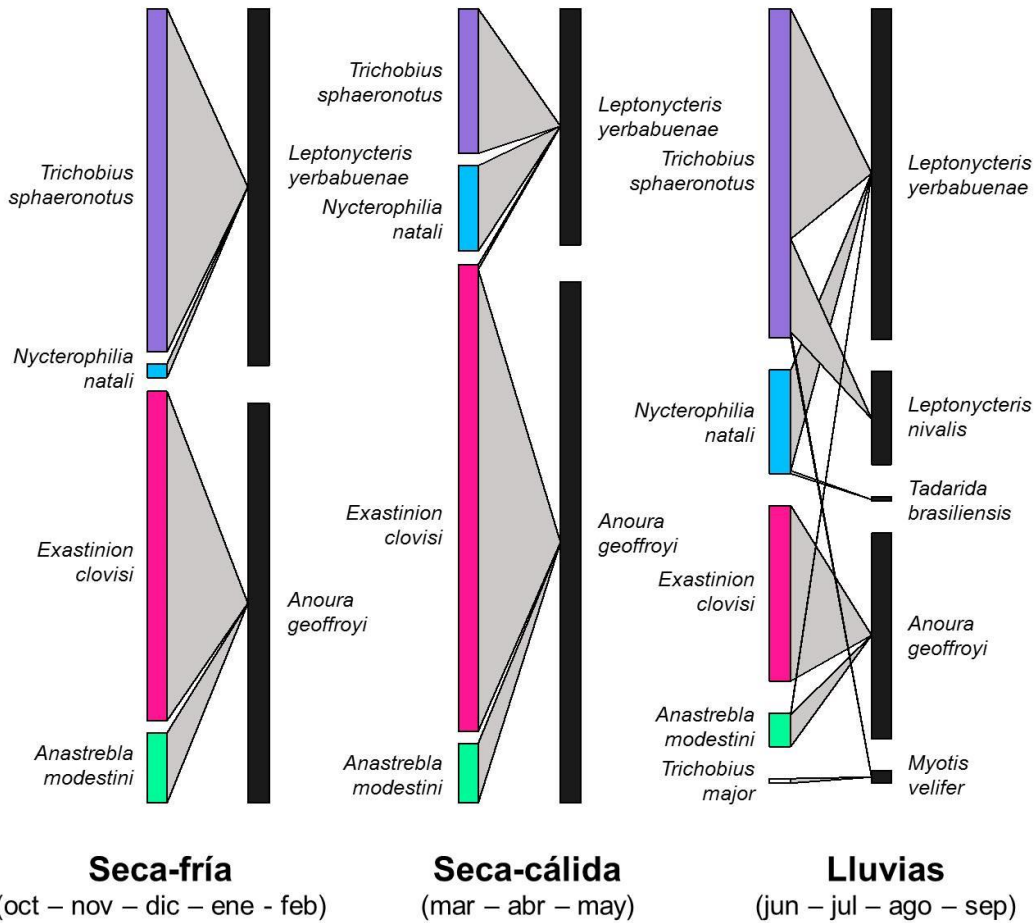


Figura 14. Gráfico de redes bipartitas cuantitativas por estación. El tamaño de las barras del lado izquierdo, de cada red, representan la cantidad de individuos capturados para cada especie de estréblido. Mientras que el tamaño de las barras de la derecha representan la cantidad de individuos capturados de huéspedes con presencia de estréblidos. El tamaño de la línea de enlace entre ectoparásito y huéspedes indica la frecuencia en la que se observó dicha interacción.

7. DISCUSIÓN

La primera hipótesis que postulaba que existirían cambios microclimáticos por tipo de cueva se cumplió, sin embargo, únicamente la temperatura presentó diferencias a lo largo del ciclo anual; de igual forma se cumplió la hipótesis de la mayor variación microclimática en la cueva fría. La hipótesis que mencionaba que la composición de estréblidos estaría afectada por el tipo de cueva y sus condiciones microclimáticas se cumplió. La hipótesis de que la prevalencia de

estréblidos en los huéspedes sería mayor en la estación seca-cálida y de lluvias no se cumplió. Mientras que la hipótesis que postulaba que habría diferencias en la especialización de las interacciones mosca-murciélago entre cuevas debido a la distinta composición de murciélagos entre cuevas, no pudo probarse. Esto debido a que la cueva fría sólo fue ocupada por una especie de murciélago. Por último, la hipótesis de que la especialización de las interacciones mosca-murciélago entre estaciones no cambiaría se cumplió. En las siguientes secciones se discutirán los resultados de cada hipótesis planteada y su implicación en el conocimiento de la ecología de las interacciones estréblido-murciélago.

7.1. Condiciones de temperatura y humedad relativa en las cuevas calientes y frías

La temperatura mostró diferencias entre cuevas, aunque con valores más elevados en la cueva fría. Además, se registró una menor variación de la temperatura en la cueva caliente, lo que podría manifestar una mayor estabilidad dentro de este refugio debida al único acceso en ella, coincidiendo con lo mencionado por Silva-Taboada (1979). La mayor variación de temperatura en la cueva fría podría deberse a la nula o en ocasiones gran cantidad de individuos dentro de este refugio. En este recinto la existencia de quirópteros fue inconstante, como menciona Ávila-Flores y Medellín (2004), lo que pudiera provocar un microclima más frío o más cálido dependiendo de la presencia o ausencia de murciélagos. También, la mayor exposición de la cueva fría a las condiciones ambientales externas como consecuencia de sus tres accesos afectaría la temperatura del interior de dicho refugio.

Por otro lado, la humedad relativa presentó diferencias entre cuevas principalmente en la estación seca-fría y, en menor medida, en la estación seca-cálida. En esta última, los rangos tan amplios y los valores por debajo del 60% en la cueva fría expresan una inestabilidad considerable de esta variable en dicho recinto. La humedad relativa fue mayor en la cueva caliente, esto coincide con lo encontrado por Silva-Taboada (1979) en cuevas de tierras bajas (0 – 1,200 msnm) (Torres-Flores & López-Wilchis, 2010; Torres-Flores *et al.*, 2012). Los valores de

humedad relativa elevados en esta cueva pudieron ser provocados por pequeñas filtraciones de agua en ella. Los datos obtenidos confirman que la estructura de las cuevas afecta el microclima dentro de ellas. Siendo aquellas con mayor cantidad de accesos de aire las más afectadas por las condiciones ambientales externas (Silva-Taboada, 1979; Ávila-Flores & Medellín, 2004; Ladle *et al.*, 2012). Finalmente, el presente estudio representa el primer reporte de la evaluación de cuevas frías y calientes a elevaciones superiores a los 2000 msnm. Este reporte es relevante debido a que en zonas de mayor altitud las temperaturas son más bajas. Sin embargo, las condiciones de temperatura dentro de las cuevas estudiadas mantuvieron las características de cuevas calientes y frías mencionadas por Silva-Taboada (1979), aun a estas elevaciones.

Las variaciones del ambiente fuera de los recintos cavernarios afectaron la temperatura y, en menor proporción, la humedad relativa dentro de ellos. Sin embargo, esto fue mayor en la cueva fría, donde el número de accesos de aire provocó que la temperatura de esta fuera 1°C más fría y 10% menos húmeda, esto último especialmente en la estación seca-fría y de lluvias (ver Fig. 5 y 6). Un aspecto que pudo afectar la temperatura de las cuevas en la época de lluvias es el tamaño de las colonias de murciélagos. Aun cuando las temperaturas podrían esperarse más altas en la época seca-cálida, ya que el ambiente externo presenta temperaturas mayores en los meses de dicha estación (Carlón-Allende & Mendoza, 2007), el aumento de esta variable en la estación de lluvias podría deberse a la mayor cantidad de murciélagos dentro de ellas, en especial en la cueva caliente. El calor generado por el metabolismo de estos organismos haría posible un aumento en la temperatura debido a las altas densidades de murciélagos, así como de las grandes cantidades de guano en descomposición en esta estación (Ladle *et al.*, 2012). Ya que al elevarse las densidades de guano y orina dentro de los refugios, la temperatura tiende a elevarse (Lewis, 1995).

Las diferencias en temperatura y humedad relativa de las cuevas estudiadas, así como la cantidad de accesos que cada una posee, determinaron su separación entre cuevas calientes y frías. Por último, el presente estudio es el

primero en demostrar las diferencias microclimáticas entre cuevas calientes y frías en elevaciones por encima de los 2000 msnm.

7.2. Efecto del tipo de refugio y las estaciones en la composición de estréblidos

La selección de sitios de refugio por los murciélagos depende de factores como la temperatura, la humedad, el flujo de aire, entre otros (Ávila-Flores & Medellín, 2004). Sin embargo, muchos autores coinciden en que la variable que explica en mayor medida la selección de ellos es la temperatura (Tuttle & Stevenson, 1982; Ávila-Flores & Medellín, 2004; Torres-Flores *et al.*, 2012). Se ha aludido la presencia de especies de la familia Vespertilionidae ocupando cuevas frías con intervalos de temperatura amplios (1.6 - 29.88°C). En tanto que otras familias como Phyllostomidae suelen ocupar refugios más cálidos (14.5 - 37.5°C) (Ávila-Flores & Medellín, 2004), lo cual coincide con lo reportado en este trabajo.

En este estudio, la temperatura en la cueva fría fue un grado mayor a la cueva caliente, además de tener los intervalos más amplios en comparación con la cueva caliente, lo cual podría restringir la presencia de especies que no son capaces de soportar dichas variaciones. Aun cuando en otros trabajos la humedad relativa no es un factor fundamental de la composición de especies de murciélagos (Rodríguez-Durán & Soto-Centeno, 2003; Ávila-Flores & Medellín, 2004; Sánchez *et al.*, 2011), esta podría ser una característica importante para la selección de refugios en ecosistemas templados sub-tropicales, ya que combinada con la temperatura puede influir en la pérdida de temperatura y humedad corporal (Tuttle & Stevenson, 1982; Torres-Flores *et al.*, 2012).

Las cinco especies de murciélagos reportadas en este estudio utilizan cuevas como refugio principal (Arita, 1993) y se ha mencionado que todas ellas son capaces de presentarse compartiendo el mismo recinto (Ortega & Alarcón, 2008). Se sabe también que algunos murciélagos pueden permanecer o cambiar de refugio (Lewis, 1995). Únicamente *M. velifer* ocupó la cueva fría, haciéndolo de manera inconstante a lo largo del año. En la cueva caliente fueron colectadas las cinco especies. No obstante, la presencia de *M. velifer* y *L. nivalis* en ella pudieran

representar visitas esporádicas puesto que su colecta en la cueva caliente fue mínima; en el mes de agosto fueron capturados tres individuos de *M. velifer* y uno de *L. nivalis*, y en septiembre un segundo ejemplar de este último. Por otra parte, *A. geoffroyi*, *L. yerbabuena* y *T. brasiliensis* utilizan la cueva caliente como refugio principal en al menos algunos meses del año. Generando una separación marcada de especies de murciélagos por refugio.

El tamaño de la colonia, la composición, la ocupación y la disposición espacial entre murciélagos puede influir en el parasitismo de Streblidae (Patterson *et al.*, 2007). Factores extrínsecos, tales como los diferentes tipos de refugios o el intercambio de estos sitios entre murciélagos individuales y entre diferentes especies, puede afectar la distribución y abundancia de estos dípteros sobre las poblaciones de murciélagos cavernícolas (Patterson *et al.*, 2007). En este estudio, cada cueva presento características particulares, tanto en la exposición al exterior por medio de uno o más accesos, y en temperatura y humedad relativa, que en mayor o menor medida determinaron la composición de murciélagos en ellas (Arita & Vargas, 1995; Ávila-Flores & Medellín, 2004). Del mismo modo, la combinación de estas características define el que una cueva pueda ser usada o no por murciélagos como refugio, así como la identidad de los ocupantes (Kunz, 1982; Tuttle & Stevenson, 1978; Baudunette *et al.*, 1994).

Ya que las especies de estréblidos son específicas de sus huéspedes (Wenzel, 1966), la distinta composición de quirópteros en cada cueva también determinó la diferente composición de especies de estréblidos en cada uno de los refugios. Se ha reportado que la composición de ectoparásitos de distintas familias de Acari, Siphonaptera y Phthiraptera está definida por la identidad de las especies a las que parasitan y la presencia de estos ectoparásitos está determinada por la presencia de sus huéspedes (Krasnov *et al.*, 1997; Lareschi & Krasnov, 2010). En Streblidae se presentó en mismo patrón. La colecta de las cinco especies de murciélagos en la cueva caliente generó el registro del total de ectoparásitos. De igual forma, la ocupación continua, y en algunos meses, la gran cantidad de quirópteros condujo a las mayores abundancias de estréblidos en este recinto. A diferencia de la cueva fría, donde la presencia de una sola especie de

murciélago y la ocupación inconstante de ella a lo largo del año condujo a la menor riqueza y abundancia. Tlapaya *et al.* (2015) señalan que los murciélagos que permanecen estables en sus refugios pueden llegar a registrar más estréblidos que aquellos que se manifiestan de forma esporádica. Puesto que *M. velifer* ocupó de manera inconsistente la cueva fría, esto pudo haber sido un elemento que perjudicara aún más la permanencia y desarrollo de estréblidos dentro de ella, provocando la colecta de únicamente cinco moscas de dos especies a lo largo del estudio. Por lo que la permanencia, así como la riqueza y abundancia de murciélagos en cada una de las cuevas provocó la estancia y la cantidad de especies e individuos estréblidos dentro de cada una de ellas.

No solamente la cantidad de especies y el número de murciélagos en cada cueva determina la composición de estréblidos, sino también la identidad de las especies de murciélagos y la relación estréblido-murciélago presente en cada refugio. Es decir, las especies como *A. geoffroyi* y *L. yerbabuena* son murciélagos con relaciones estrechas con Streblidae, ya que no solamente fueron parasitados en grandes abundancias por dos especies de estréblidos cada uno (*A. modestini* - *Exastinion clovisi* (Pessôa & Guimarães, 1936) y *N. natali* - *T. sphaeronotus* respectivamente), sino que también son murciélagos de altas prevalencias (80.41% y 82.12% respetivamente). Por el contrario, *M. velifer* ha sido reportado con bajas abundancias de estréblidos, en su mayoría por *T. major* únicamente (Whitaker & Easterla, 1975; Reisen *et al.*, 1976; Caire & Hornuff, 1986), por lo que no sólo la presencia inestable de este murciélago provocaría las bajas densidades de estréblidos en la cueva fría. La relación estréblido-murciélago de igual forma determina la composición de estos dípteros en los refugios. En otras palabras, si una cueva es ocupada por murciélagos que presentan mayores prevalencias y una alta riqueza y abundancia, la composición de estréblidos será diferente a la cueva donde los murciélagos que las ocupan mantienen relaciones débiles de riqueza y abundancia con estos dípteros.

También, la estructura de las cuevas podría influir en la composición de especies. Se cree que refugios más grandes y cerrados aumentan las cargas de ectoparásitos (Patterson *et al.*, 2007; Poulin & George-Nascimento, 2007). La

cueva caliente presenta características más cerradas con un sólo acceso, que pudo favorecer a las mayores infestaciones en la cueva caliente.

Aun cuando la estructura y las condiciones microclimáticas en las cuevas no determinan de manera concluyente la presencia de una u otra especie de estréblido, la temperatura y la humedad dentro de ellas son factores importantes y proporcionan ambientes favorables para estos dípteros (Komeró & Linhares, 1999, Aguiar & Antonini, 2011). De acuerdo a los datos de este estudio, la humedad relativa fue la variable que presentó mayor diferencia entre cuevas, esta característica podría ser la que los favorezca o perjudique. Es bien conocido que los insectos presentan una alta tolerancia a la desecación, aunque la deficiencia de agua asociada a porcentajes de humedad por debajo del 60% pueden llegar a provocar la muerte en algunos de ellos (Bartonicka, 2010). En estréblidos, este patrón podría presentarse al igual que en otros insectos. Sin embargo, únicamente en el mes de marzo en la cueva fría se presentaron registros de humedad relativa por debajo del 60%, por lo cual solamente en esa cueva los estréblidos pudieron haber sido afectados por esta variable. Esto es difícil de afirmar, ya que no se presentaron murciélagos en esa cueva en dicho mes, y por lo tanto, dípteros. Nuestros resultados únicamente pueden explicar que los estados inmaduros (pupas) se desarrollan de manera adecuada en cuevas que presenten rangos de humedad mayores al 60%, debido a que no conocemos los requerimientos ideales de humedad para el desarrollo de estas moscas. Igualmente, con los resultados obtenidos podemos reiterar la idea de que la temperatura dentro del recinto no es la única variable importante para la presencia de estos ectoparásitos en uno u otro refugio.

Los resultados de NMDS y el ANOSIM mostraron que la composición de estréblidos a lo largo de las tres estaciones no muestra diferencias. Esto es ocasionado por la similitud en abundancias, y principalmente, por la permanencia de las mismas especies de murciélagos, provocando la presencia de las mismas especies de estréblidos.

Las comunidades se modifican de manera marcada con las estaciones y por lo tanto la estructura de cualquier comunidad se torna cambiante. En general,

las regiones templadas se han considerado zonas más inestables (estacionalmente hablando) en comparación con las regiones tropicales (Molles, 1999). La comunidad de Tiristarán mostró estaciones marcadas a lo largo del año lo que provocó importantes cambios dentro de las cuevas localizadas en esta zona. En lo que se refiere a las variaciones por estación, la humedad no parece ser un factor determinante para establecer diferencias entre estaciones. En cambio, las alteraciones en la temperatura y los patrones de precipitación pluvial podrían ser las variables concluyentes de estos cambios estacionales, ya que son ellas las que producen la alternancia de periodos diferenciados de épocas seca-fría, seca-cálida y lluvias (Begon *et al.*, 1996; Molles, 1999; Krebs, 1994). Además, la temperatura ambiente es, por mucho, el factor más importante que afecta todos los aspectos de la vida de los insectos, por ejemplo, la cópula, el desarrollo de los estados inmaduros y la emergencia de adultos (Marshall, 1970; Overal, 1980; Reckardt & Kerth, 2006; Yuval, 2006; Bartoniča & Gaisler, 2007). Aun cuando las fluctuaciones de temperatura en el microclima cavernícola sean menores, en comparación con los cambios térmicos en el exterior de las cuevas (Lourenço & Palmeirim, 2008).

La riqueza y abundancia de estréblidos se mantuvo similar a lo largo del muestreo. En la época seca-fría y seca-cálida fueron colectadas cuatro especies de moscas (*A. modestini*, *E. clovisi*, *N. natali* y *T. sphaeronotus*) provocado por la colecta de únicamente *A. geoffroyi* y *L. yerbabuenae* (sus huéspedes primarios). En lluvias fue colectada una nueva especie (*T. major*) debido a la presencia de *M. velifer*. En lo que se refiere a la cantidad de dípteros, la estación seca-fría y de lluvias mostraron abundancias similares. Distintos estudios han demostrado el cambio estacional de distintos ectoparásitos como pulgas y ácaros (Jafari-Shoorijeh *et al.*, 2008; Lourenço & Palmeirim, 2008; Pilosof *et al.*, 2012; Fagir *et al.*, 2015), atribuyéndole este cambio principalmente a la precipitación y a la elevación de la temperatura. Mientras que su disminución y el cese de las lluvias durante otoño y especialmente en invierno, dieron lugar a las menores abundancias. Este patrón difiere de manera considerable en el presente estudio. Cabe mencionar que las altas abundancias en la época fría fueron causadas por el

mes de octubre. A pesar de ser considerado un mes frío y donde se presenta una disminución considerable de la precipitación, las lluvias en agosto y septiembre principalmente, tuvieron efectos observados en octubre que favorecieron las altas densidades de murciélagos en dicho mes. El mayor recurso alimenticio para algunas especies de murciélagos en la estación de lluvias (Moya *et al.*, 2008) (que se mantiene en octubre) provocó grandes abundancias de murciélagos, lo que representa un mayor recurso alimenticio para las moscas, causando a su vez las mayores abundancias de estréblidos. Desde una perspectiva ecológica, un mayor recurso puede permitir que un mayor número de depredadores lo consuman (Pimm, 1979). Por lo que, aunque exista un cese de la precipitación, este cese no tiene un efecto inmediato en la abundancia tanto de moscas como de murciélagos. Se ha evidenciado también que los cambios en la composición de ectoparásitos se debe en mayor medida al cambio en abundancias y no en riqueza (Lareschi & Krasnov, 2010). Debido a que la riqueza estréblido-murciélago se mantuvo relativamente constante y ya que no se mostró un cambio drástico en la abundancia en ellos, la composición de estréblidos no mostró diferencias a través del estudio.

En conclusión, la composición basada en la identidad, riqueza y abundancia de las especies de murciélagos determinó la composición de estréblidos en cada una de las cuevas estudiadas. De igual forma, las características estructurales de los refugios, como su forma, podrían promover la composición de murciélagos y a su vez, de estos dípteros. Además, la diferencia en humedad por cueva podría ser un factor importante para su desarrollo. Por otro lado, aun cuando existen cambios microclimáticos dentro de las cuevas a lo largo del año, la comunidad de murciélagos fue mantenida a través de las tres estaciones, conduciendo a similitudes en la composición de estréblidos en el tiempo, por lo que en nuestra zona de estudio fue imposible la separación de la composición de estréblidos por estación.

7.3. Efecto de las estaciones en la prevalencia de murciélagos cavernícolas

La proporción de huéspedes parasitados fue similar en las tres estaciones, esto provocado por la identidad de las especies de murciélagos que se mantuvieron de manera más estable a lo largo del ciclo anual, es decir, *A. geoffroyi* y *L. yerbabuena*. El análisis de prevalencia por especie y el de interacciones, reafirman la gran relación entre dichos murciélagos y sus ectoparásitos. Debido a esto, los porcentajes de infestación presentan altas prevalencias. Sin embargo, aspectos estacionales también provocaron bajas prevalencias en la época seca-fría y de lluvias. Los murciélagos *M. velifer* y *T. brasiliensis* ocasionaron bajas prevalencias en la estación de lluvias ya que han sido identificados como murciélagos poco parasitados por ectoparásitos estréblidos (Whitaker & Easterla, 1975; Reisen *et al.*, 1976; Caire & Hornuff, 1986; Guerrero, 1994; Guzmán-Cornejo *et al.*, 2003).

Por otro lado, *A. geoffroyi* y *L. yerbabuena* presentaron variaciones estacionales con respecto a la prevalencia. En la estación seca-cálida y de lluvias, las prevalencias de *A. geoffroyi* fueron elevadas y mantenidas de esta forma. Sin embargo, en la estación seca-fría, sus prevalencias fluctuaron considerablemente (20-100%) generando las menores prevalencias en los meses que registraron las temperaturas más bajas (diciembre, enero y febrero) (ver Fig. 12). Esto podría indicar que en la estación fría las temperaturas bajas pueden afectar directamente a los estréblidos. Se ha evidenciado que la actividad reproductiva de ectoparásitos de murciélagos (Nycteribiidae) cesa o se reduce en gran medida en refugios con temperaturas bajas (<11°C) (Lourenço & Palmeirim, 2008). Aun cuando no se registraron temperaturas por debajo de los 11°C, el presente estudio propone que en Streblidae la temperatura puede afectar de manera directa y reducir la reproducción de Streblidae a partir de los 13°C aproximadamente. Se hipotétiza que los estados inmaduros (pupas) serían los más vulnerables a las bajas temperaturas ya que su mayor exposición al ambiente los haría incapaces de completar su desarrollo o incluso de sobrevivir por debajo de cierta temperatura (Lourenço & Palmeirim, 2008). Aun cuando sean capaces de subsistir, es probable

que requieran un aumento de temperatura que actúe como estímulo externo para completar su desarrollo (Marshall, 1981a; Rui & Gracioli, 2005). Estos estímulos podrían ser provocados por los aumentos de temperatura en primavera que se observan a principios del mes de marzo en nuestra zona de estudio.

El NMDS señaló que *A. modestini* fue afectado directamente y de manera positiva con el aumento de la humedad dentro de las cuevas (confirmado por el análisis de correlación y el GLM). A pesar de que en la estación fría la humedad relativa dentro de la cueva caliente fue mayor que en cualquier otra época del año (principalmente en diciembre), en esta estación no se observó este aumento en abundancias ligada a la elevación de esta variable microclimática. Esta relación se observó principalmente en los meses de la estación seca-cálida y lluvias. Lo antes mencionado sugiere que aun cuando la humedad relativa sea alta y favorezca en gran medida la abundancia de *A. modestini*, las bajas temperaturas no permiten su desarrollo. La relación positiva de la humedad y la abundancia de *A. modestini* puede deberse a que los requerimientos de dicha variable microclimática en esta especie pueden ser mayores que en otras especies de estréblidos. Resultado relevante, ya que no son conocidos los requerimientos ideales de humedad relativa para Streblidae o entre especies de esta familia.

El efecto de la temperatura puede observarse de mejor manera en los ectoparásitos del murciélago *L. yerbabuena*. Durante los cinco meses que correspondieron a la estación fría, la presencia de esta especie fluctuó de manera importante. En octubre, inicio de la estación, la abundancia y organismos parasitados de esta especie fue considerablemente alto, y en noviembre, únicamente fue colectado un individuo (con presencia de estréblidos). Como consecuencia de lo anterior las prevalencias fueron elevadas (98-100%). En la estación cálida, el murciélago presentó porcentajes de infestación menores (50-75%), hasta aumentar en la época de lluvias (60-100%). Este murciélago se ausentó por completo durante diciembre, enero y febrero (debido a sus movimientos migratorios) (Russell & Wilson, 2006), regresando en el mes de marzo, aumentando gradualmente su abundancia. Pudiera ser que *L. yerbabuena* se lleva consigo estréblidos adultos al momento de migrar, pero en

el presente estudio se propone la hipótesis de que tanto *N. natali* como *T. sphaeronotus* dejan estados inmaduros (pupas) en los sitios de percha que quizá, por las bajas temperaturas y la ausencia de su huésped, no puedan desarrollarse, entrando en una diapausa prolongada. Ya que el NMDS muestra que la temperatura pudiera afectar a estos dos estréblidos y, tanto las correlaciones como el GLM confirman el efecto directo sobre *N. natali*, los aumentos de temperatura en la estación cálida y el regreso de sus huéspedes, provocarían que estos ectoparásitos comiencen a emerger y a localizar a sus huéspedes. En el momento en que este murciélago regresa por completo y se mantienen en el refugio en lluvias las prevalencias aumentaron, reforzando nuestra hipótesis. Se ha demostrado que en otros dípteros ectoparásitos de aves como *Carnus hemapterus* (Nitzsch, 1818) (Diptera: Carnidae), el patrón de emergencia de los estados inmaduros que se encontraban en diapausa ocurre en sincronía con la ocurrencia de sus huéspedes (Valera *et al.*, 2006). La misma pauta en la sincronización se ha demostrado en *Ornithomya biloba* (Latreille, 1802) (Diptera: Hippoboscidae), especie que se encuentra bien adaptada al ciclo de vida migratorio de su huésped *Petrochelidon ariel* (Gould, 1843). Esta ave abandona sus nidos en verano y otoño, regresando a ellos cada primavera. Las crisálidas de *O. biloba* se mantienen en diapausa en los nidos abandonados durante verano y otoño, emergiendo con el regreso de su huésped (Kennedy *et al.*, 1975). De igual forma, *Ornithomya fringillina* (Curtis, 1836) también emergen en el momento del año donde las aves juveniles, sus huéspedes más adecuados, son más abundantes (Bennett, 1961). En lo que se refiere a la relación entre la disminución de la temperatura y el desarrollo de la diapausa, en *O. biloba* las pruebas de laboratorio muestran que se presenta con mayor rapidez a los 11°C (Kennedy *et al.*, 1975) y en *Lipoptena cervi* (Linnaeus, 1758) las diapausas se mantienen mientras las pupas son expuestas a temperaturas frías (Härkönen & Kaitala, 2013). *O. fringillina* pasa a través de una diapausa que requiere de un mínimo de 150 días a 23°C aproximadamente (Bennett, 1961). Mientras que las poblaciones de *Hippobosca longipennis* (Fabricius, 1805) pueden ser capaces de sobrevivir condiciones ambientales adversas como pupas en diapausa, donde el adulto

puede emerger hasta los 142 días después de la pupación, dependiendo las condiciones y la estación del año (Bequaert, 1953, 1954). La evidencia de la entrada a diapausa de estados inmaduros a temperaturas frías, y la permanencia prolongada en ese estado en ausencia de los huéspedes de muchos ectoparásitos hipobóscidos sugiere que estos rasgos filogenéticos pueden encontrarse en Streblidae.

Pilosof *et al.* (2012) mencionan que en ectoparásitos estréblidos, que son organismos específicos de sus huéspedes, no se presentan efectos ambientales directos sobre la abundancia o riqueza de ellos. Sino más bien, como una consecuencia de los cambios en las densidades o especies de los mismos huéspedes. Por lo tanto, la variación en la abundancia esta indirectamente influenciada por las condiciones ambientales a través de su efecto sobre los murciélagos. En contraste, en el presente estudio se propone la hipótesis de que las variables microclimáticas en refugios cavernícolas, como la temperatura y la humedad relativa, pueden afectar de manera directa el desarrollo de Streblidae.

En conclusión, la similitud en las prevalencias por estación se debió a la permanencia constante de especies altamente parasitadas, aunque con prevalencias bajas causadas por la identidad de algunos murciélagos y efectos directos en la abundancia provocados por la temperatura y la humedad relativa. La temperatura y la humedad afectan de manera directa a Streblidae, principalmente a *A. modestini* y *N. natali*. Debido a lo anterior, es propuesta la hipótesis del cese o disminución de la reproducción o el desarrollo, así como la entrada en diapausa de estados inmaduros (pupas) en ausencia de su huésped primario.

7.4. Efecto del tipo de refugio y las estaciones en las interacciones estréblido-murciélago

El análisis de especialización de las interacciones estréblido-murciélago determinó que las interacciones son altamente especializadas en la cueva caliente, sin poder determinar valores en la cueva fría. Por otro lado, estas interacciones fueron mantenidas a lo largo del año debido a la alta especialización entre las especies de estréblidos y sus huéspedes.

La alta especialización en la cueva caliente fue provocada por grandes núcleos generados por especies como *A. modestini* y *E. clovisi* parasitando a *A. geoffroyi*, así como *N. natali* y *T. sphaeronotus* sobre *L. yerbabuena* (ver Fig. 13). Las seis especies (huéspedes-ectoparásitos) antes mencionadas fueron las más abundantes del presente estudio, causando los grandes núcleos de interacciones (Graham *et al.*, 2009). La permanencia constante de estas especies de murciélagos en dicha cueva condujo también a la estancia de sus estréblidos, promoviendo así interacciones estrechas. Asimismo, la identidad de los murciélagos condujo a la alta especialización en la cueva caliente, ya que especies como *A. geoffroyi* y *L. yerbabuena* son murciélagos con porcentajes de infestación elevados y altamente parasitados, provocando relaciones fuertes con sus ectoparásitos. De igual forma, la utilización de esta cueva por las cinco especies de murciélagos podría ser la causa de menores interacciones como *N. natali* en *T. brasiliensis* debida al intercambio o contaminación de ectoparásitos causada por el uso de refugios compartidos (Beloto *et al.*, 2005). Por otra parte, la colecta de cinco estréblidos sobre *M. velifer* en la cueva fría no permitió la realización del análisis en dicho refugio. Debido a lo anterior, se concluye que las características de la cueva caliente promueven la estancia permanente de murciélagos, y que la identidad de dichos quirópteros es importante en las relaciones estréblido-murciélago, generando una alta especialización de interacciones entre ellos.

Las interacciones a lo largo de las tres estaciones fueron altamente especializadas generando grandes núcleos en especies abundantes como *E. clovisi* y *T. sphaeronotus* sobre el cuerpo de sus huéspedes primarios *A. geoffroyi* y *L. yerbabuena* respectivamente. Como consecuencia de las relaciones estrechas entre estréblidos y murciélagos, las interacciones mostraron patrones compartimentados en su mayoría, como es de esperarse en interacciones parásitos-huésped (Vacher *et al.*, 2008). Las interacciones en la estación seca-fría fueron altamente compartimentadas. Es decir, la interacción entre *A. geoffroyi* y *L. yerbabuena* con sus respectivos ectoparásitos estréblidos se mantuvo sin recambios o contaminación de moscas, lo que provocó compartimentos bien

definidos (ver Fig. 14). En la estación seca-cálida es mantenido ese patrón (con excepción de un ejemplar de *E. clovisi* parasitando a *L. yerbabuena*). Mientras que en lluvias, las especies como *A. modestini*, *N. natali* y *T. sphaeronotus*, parasitaron no sólo a sus huéspedes primarios, sino también a especies como *L. yerbabuena*, *T. brasiliensis* y *M. velifer* respectivamente, provocaron interacciones más débiles. Lo antes mencionado podría ser explicado por la contaminación de dípteros provocado por el uso de refugios compartidos (Beloto *et al.*, 2005). No obstante, en las tres estaciones se mostró un patrón altamente especializado como consecuencia del mantenimiento de las interacciones estréblido-murciélago debido a que, en general, las especies de murciélagos fueron mantenidas en el tiempo así como sus ectoparásitos.

Como conclusión, debido a la estrecha relación que existe entre los miembros de la familia Streblidae y sus hospederos quirópteros, las interacciones entre ellos fueron altamente especializadas. La ocupación constante de especies altamente parasitadas en la cueva caliente, así como la permanencia de ellas en los refugios a lo largo de las tres estaciones condujeron a las interacciones altamente especializadas.

7.5. Asociación estréblido-murciélago en cuevas de la comunidad de Tiristarán, Morelia, Michoacán

En México se tiene registro de 43 especies de moscas de la familia Streblidae (Whitaker & Morales-Malacara, 2005). Las especies determinadas en el presente estudio se encuentran incluidas en dichos reportes. Únicamente se tenía conocimiento de *T. sphaeronotus* en el estado de Michoacán, por lo que la colecta de las cuatro especies restantes representan nuevos registros para el estado.

Los ectoparásitos *A. modestini* y *E. clovisi* ya habían sido reportados parasitando a *A. geoffroyi* en países de América (Wenzel *et al.*, 1966; Wenzel, 1976; Guerrero, 1993; Guerrero, 1996; Komero & Linhares, 1999; Graciolli & Coelho, 2001; Graciolli & Rui, 2001; Beloto *et al.*, 2005; Claps *et al.*, 2005; Dick, 2006; Dick *et al.*, 2007; De Souza, 2010; Dick, 2013; Moras *et al.*, 2013) y en México en los estados de Chiapas y Estado de México (Hoffmann, 1944; Guerrero

& Morales-Malacara, 1996). Beloto *et al.* (2005) reportan prevalencias del 60% en este murciélago (parasitado por *A. modestini* y *E. clovisi*); porcentaje que difiere en aproximadamente un 20% de nuestros resultados. Ya que el gran tamaño de las poblaciones de murciélagos, en este caso de *A. geoffroyi*, puede afectar de manera directa el aumento en la prevalencia de estréblidos (Dick & Patterson, 2006; ter Hofstede & Fenton, 2005), el esfuerzo de muestreo del presente estudio provocó mayores porcentajes de infestación. El murciélago *A. geoffroyi* se le considera el huésped principal de estos estréblidos, y tanto el análisis de prevalencias como el de interacciones, robustecen la asociación entre ellos.

La especie *T. sphaeronotus* fue colectada en los murciélagos *L. nivalis* y *L. yerbabuena*. Este género de la familia Phyllostomidae ha sufrido arreglos taxonómicos en los últimos años, por lo que en la actualidad se reconocen tres especies, *Leptonycteris curasoae* (Miller, 1900), *L. nivalis* y *L. yerbabuena* (ITIS, 2015; IUCN, 2015). A razón de esto, los reportes presentados en este trabajo de tesis se hicieron de acuerdo al arreglo taxonómico más reciente. *T. sphaeronotus* ha sido reportado como ectoparásito de *L. nivalis* en los estados de Guanajuato, Michoacán, Morelos, Nuevo León, Puebla y Veracruz (Hoffmann, 1944; Ryckman, 1956; Hoffmann *et al.*, 1980; Guerrero, 1994), así como en Estados Unidos (Bradshaw & Ross, 1961; Whitaker & Easterla, 1975). La interacción entre *L. yerbabuena* y dicho ectoparásito se ha presentado en Guanajuato y Veracruz (Hoffmann, 1944; Guerrero & Morales-Malacara, 1996). Parece ser que este estréblido se encuentra estrechamente relacionado a miembros del género *Leptonycteris* (Lydekker, 1891). Esto se debe a que muchas especies de murciélagos pueden coexistir con ectoparásitos que se limitan a especies huésped estrechamente relacionadas entre sí (Dick *et al.*, 2003). Además, la relación entre ellos se encontró expresada de manera robusta en el análisis de prevalencias y de interacciones. Aun cuando únicamente fueron colectados dos individuos de *L. nivalis*, la relación con *T. sphaeronotus* es considerablemente estrecha; mientras que en *L. yerbabuena*, además de ser fuerte, se mantiene de esta manera a lo largo de los 12 meses de muestreo. En el caso de *L. nivalis*, no fue posible realizar el análisis de prevalencia debido a la colecta de únicamente dos individuos. Sin

embargo, fueron colectados 54 estréblidos en él, lo que supone que este murciélago está estrechamente relacionado con Streblidae y nuestro hallazgo reafirma el conocimiento que se tiene sobre la relación *L. nivalis* - *T. sphaeronotus*.

El murciélago *L. yerbabuena* también fue parasitado por *N. natali*, sin embargo, no existen reportes de dicha relación en la literatura. El análisis de interacciones reveló vínculos estrechos con este murciélago, vínculo sostenido a lo largo de las tres estaciones, aun cuando las abundancias de esta especie no sean considerablemente altas. Dicho análisis refuerza esta relación y representa una nueva interacción estréblido-murciélago en América.

La relación entre *T. major* y *M. velifer* se encuentra bien documentada en Guatemala y Estados Unidos (Ryckman, 1956; Whitaker & Easterla, 1975; Reisen *et al.*, 1976; Caire & Hornuff, 1986; Dick, 2006; Wilson *et al.*, 2007). También se tiene conocimiento de la presencia de esta mosca en el país (Whitaker & Morales-Malacara, 2005), aunque sin registros confirmados de esta relación en México. *T. major* es típica de murciélagos de la familia Vespertilionidae, en especial de especies del género *Myotis* (Kaup, 1829) (Guerrero, 1994). De igual manera, se ha mencionado a esta mosca como un ectoparásito de bajas densidades (sin mencionar prevalencias) (Whitaker & Easterla, 1975; Reisen *et al.*, 1976; Caire & Hornuff, 1986). La baja abundancia de esta especie en el presente estudio coincide con los resultados de los autores antes citados. Parece ser que la dinámica de la población de *T. major* se maneja parasitando en baja proporción, por lo que nuestros resultados del análisis de interacciones no indican una relación mínima entre ellos, sino que refuerzan la manera en la que se comporta la población de este estréblido. Nuestros resultados aumentan el conocimiento de la relación entre él y sus posibles huéspedes en el país.

Se han identificado algunas especies de estréblidos sobre el cuerpo de *T. brasiliensis* en México (Guzmán-Cornejo *et al.*, 2003), Estados Unidos y Puerto Rico (Guerrero, 1994). Este murciélago parece no tener asociación con algún estréblido ya que los reportes representan registros accidentales, es decir, contaminación generada por su presencia en recintos compartidos (Guerrero, 1994; Guzmán-Cornejo *et al.*, 2003). Este fenómeno es común en estos refugios

donde una especie de murciélago puede presentar la aparición accidental o transitoria de distintos ectoparásitos no asociados a ellos (Beloto *et al.*, 2005). La colectada de 80 quirópteros de esta especie y la presencia de únicamente dos ejemplares de *N. natali* en ellos, ectoparásito fuertemente asociado a *L. yerbabuena* con quien compartió refugio *T. brasiliensis*, hace que esta asociación sea poco probable, además de que los resultados de nuestro análisis de prevalencia y de interacciones mostró una asociación débil entre ellos. En este estudio *M. velifer* también fue parasitado por *T. sphaeronotus*, sin registros de esta interacción en la literatura. En el mes de agosto, fueron colectados tres ejemplares de *M. velifer* en la cueva caliente, sugiriendo visitas esporádicas de este murciélago a ella. *M. velifer* no suele ser un murciélago parasitado en gran abundancia y mucho menos en riqueza. Debido a la presencia de dicho murciélago en la cueva caliente, a la gran cantidad de *T. sphaeronotus* en ella y a los sitios de percha compartidos dentro de este recinto, podría sugerir también la transmisión accidental de ectoparásitos. Del mismo modo, únicamente se colectaron un individuo de *E. clovisi* y *A. modestini* en el cuerpo de *L. yerbabuena*. La relación de este murciélago con *A. modestini* no se reconoce en la literatura. No obstante, Guerrero (1993) reporta a *E. clovisi* en *L. yerbabuena*, aunque dicho autor menciona que este podría ser un registro accidental. La ocupación constante de *A. geoffroyi* y *L. yerbabuena* en la misma cueva pudiera sugerir, de igual manera, el recambio de ectoparásitos entre ellos.

8. CONCLUSIONES

Las diferencias en temperatura y humedad relativa de las cuevas estudiadas, así como la cantidad de accesos que cada una posee, determinaron su separación entre cuevas calientes y frías. El presente estudio es el primero en demostrar las diferencias microclimáticas entre cuevas calientes y frías en elevaciones por encima de los 2000 msnm.

La composición de estréblidos fue distinta en los dos tipos de refugio, debido a que la presencia de ectoparásitos en una u otra cueva estuvo

determinada por los murciélagos que las ocupaban, y las variaciones microclimáticas y estructurales dentro de ellas determinaron la estancia de una u otra especie de quiróptero. Sin embargo, esta composición de moscas no mostro diferencias significativas a través de las tres estaciones, debido a la similitud en la riqueza en la estación fría y cálida, y la abundancia en la estación fría y de lluvias, lo que no permite la separación por estaciones.

Las prevalencias a lo largo del estudio permanecieron similares como consecuencia de la permanencia de especies altamente parasitadas a lo largo del ciclo anual. Sin embargo, la identidad de especies poco parasitadas, así como parámetros microclimáticos provocaron porcentajes de infestación bajos en la estación de lluvias y la seca-fría respectivamente. Los estréblidos asociados a *A. geoffroyi* y *L. yerbabuena* fueron afectados por la temperatura y la humedad relativa. Las bajas temperaturas y la ausencia de su huésped primario, provocaron un descenso en la abundancia de adultos de *N. natali*, mientras que *A. modestini* aumenta sus abundancias al elevarse la humedad relativa, sin embargo, este fenómeno no es observado a bajas temperaturas. Debido a lo anterior, el presente trabajo de tesis propone la hipótesis del cese o reducción de la reproducción en estréblidos a partir de los 13°C. Igualmente, se formula la propuesta de que en Streblidae se presenta una diapausa prolongada en el momento en que las temperaturas disminuyen y se ausentan los huéspedes.

Por último, debido a la estrecha relación entre Stréblidae y sus hospederos quirópteros, las interacciones mostraron una alta especialización manteniéndose de esta forma a lo largo de todo el estudio. Mientras que la identidad de algunas especies de murciélagos en la cueva caliente provocaron una elevada especialización en ella, a diferencia de la cueva fría.

En el presente trabajo de tesis fueron reportados cuatro nuevos registros para el estado de Michoacán y es reconocida una nueva interacción estréblido-murciélagos en América (*N. natali* - *L. yerbabuena*). También, esta fue la primera evaluación de cuevas calientes y frías a elevaciones mayores a los 2000 msnm. Este estudio generó nuevas hipótesis acerca del efecto que tienen la temperatura y la humedad relativa en Streblidae. Probablemente los requerimientos de

humedad sean distintos por especie de estréblido. Y por último, se cree que en este grupo cesa o se reduce la reproducción en temperaturas bajas (13°C) en zonas templadas sub-húmedas; así como la entrada en diapausa prolongada a temperaturas bajas y en ausencia de los huéspedes.

9. LITERATURA CITADA

- Aguiar, L. & Antonini, Y. (2011) Descriptive ecology of bat flies (Diptera: Hippoboscoidea) associated with vampire bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in the *Cerrado* of Central Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 106 (2), 170–176.
- Álvarez, T., Álvarez-Castañeda, S. & López-Vidal, J. (1994) *Claves para murciélagos mexicanos. Co-Edición No. 2*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. y Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, I.P.N., 64 pp.
- Anthony, E.L. (1988) Age determination in bats. In: Kunz, T. (Ed), *Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats*. Smithsonian Institute Press, Washington, D.C., pp. 47–57.
- Arita, H. (1993) Conservation biology of the caves bats of México. *Journal Mammalogy*, 74 (3), 693–702.
- Arita, H. & Vargas, J. (1995) Natural history, interspecific association, and incidence of the Cave Bats of Yucatán, México. *The Southwestern Naturalist*, 40 (1), 29–37.
- Arneberg, P., Skorping, A., Grenfell, B. & Read, A. (1998) Host densities as determinants of abundance in parasite communities. *Proceedings of the Royal Society London B*, 265 (1403), 1283–1289.
- Ávila-Flores, R. & Medellín, R. (2004) Ecological, taxonomic, and physiological correlates of cave use by Mexican bats. *Journal of Mammalogy*, 85 (4), 675–687.
- Barnard, S. (1995) *Bats in Captivity*. Zoo Atlanta, Atlanta, 157 pp.
- Bartonicka, T. (2010) Survival rate of bat bugs (*Cimex pipistrelli*, Heteroptera) under different microclimatic conditions. *Parasitology Research*, 100 (6), 1323–1330.
- Bartonička, T. & Gaisler, J. (2007) Seasonal dynamics in the numbers of parasitic bugs (Heteroptera, Cimicidae): a possible cause of roost switching in bats (Chiroptera, Vespertilionidae). *Parasitology Research*, 100 (6), 1323–1330.

- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. & Olesen, J. (2003) The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *PNAS*, 100 (16), 9383–9387.
- Bascompte, J., Jordano, P. & Olesen, J. (2006) Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*, 312 (5772), 431–433.
- Baudunette, R., Wells, R., Sanderson, K. & Clark, B. (1994) Microclimatic conditions in maternity caves of the bent-wing bat, *Miniopterus schreibersii*: an attempted restoration of a former maternity site. *Wildlife Research*, 21 (6), 607–619.
- Begon, M., Harper, J. & Townsend, C. (1996) *Ecology: Individuals, Populations and Communities, (Third Edition)*. Blackwell Science, Oxford, England, 1068 pp.
- Beldomenico, P. & Begon, M. (2010) Disease spread, susceptibility and infection intensity: vicious circles? *Trends in Ecology & Evolution*, 25 (1), 21–27.
- Beloto, B.P., Aires, C., Favorito, S., Graciolli, G., Amaku, M., et al. (2005) Bat flies (Diptera: Streblidae, Nycteribiidae) parasitic on bats (Mammalia: Chiroptera) at Parque Estadual da Cantareira, São Paulo, Brazil: parasitism rates and host-parasite associations. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 100 (1), 25–32.
- Bennett, G. (1961) On three species of Hippoboscidae (Diptera) on birds in Ontario. *Canadian Journal of Zoology*, 39 (4), 215–377.
- Bequaert, J. (1953) The Hippoboscidae or louse-flies (Diptera) of mammals and birds. Part I. Structure, physiology and natural history. *Entomological Society of America*, 32, 1–209.
- Bequaert, J. (1954) The Hippoboscidae or louse-flies (Diptera) of mammals and birds. Part II. Taxonomy, evolution and revision of American genera and species. *Entomological Society of America*, 34, 1–232.
- Blüthgen, N., Menzel, F. & Blüthgen, N. (2006) Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology*, 6 (9), 1–12.
- Blüthgen, N. (2010) Why network analysis is often disconnected from community ecology: A critique and an ecologist's guide. *Basic and Applied Ecology*, 11 (3), 185–195.

- Bradshaw, G. & Ross, A. (1961) Ectoparasites of Arizona bats. *Journal of Arizona Academy of Science*, 1 (4), 109–112.
- Brunet, A. & Medellín, R. (2001) The species-area relationship in bat assemblages of tropical caves. *Journal of Mammalogy*, 82 (4), 1114–1122.
- Bush, A., Lafferty, K., Lotz, J. & Stostak, A. (1977) Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. Revisited. *The Journal of Parasitology*, 83 (4), 575–583.
- Caire, W. & Hornuff, L. (1986) Overwintering population dynamics of the bat fly, *Trichobius major* (Diptera: Streblidae). *The Southwestern Naturalist*, 31 (1), 126–129.
- Camilotti, V., Graciolli, G., Weber, M., Arruda, J. & Cáceres, N. (2010) Bat flies from the deciduous Atlantic Forest in southern Brazil: Host-parasite relationships and parasitism rates. *Acta Parasitologica* 55 (2), 194–200.
- Carlón-Allende, T. & Mendoza, M. (2007) Análisis hidrometeorológico de las estaciones de la cuenca del lago de Cuitzeo. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía, UNAM*, 63, 56–76.
- Ceballos, G. & Arroyo-Cabrales, J. (2012) Lista actualizada de los mamíferos de México 2012. *Revista Mexicana de Mastozoología (Nueva época)*, 2 (1), 1–27.
- Chapman, M. & Underwood, A. (1999) Ecological patterns in multivariate assemblages: information and interpretation of negative values in ANOSIM tests. *Marine Ecology. Progress Series*, 180, 257–265.
- Chávez, C.M. & Guevara-Férez, F. (2003) Flora arvense asociada al cultivo de maíz de temporada en el valle de Morelia, Michoacán, México. *Flora del bajo y de regiones adyacentes (Fascículo complementario)* 19, 1–22.
- Claps, G., Autino, A. & Barquez, R. (2005) Streblidae de murciélagos de Lima: dos citas nuevas para Perú. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 64 (1-2), 95–98.
- Clayton, D. (1991) Coevolution of avian grooming and ectoparasite avoidance. *In*: Loye, J. & Zuk, M. (Eds), *Bird-parasite interactions: ecology, evolution, and behaviour*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom, pp. 259–289.

- Colwell, R.K. (2013) EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Ver. 9. <http://purl.oclc.org/stimates>. Available: <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Cornejo-Latorre, C., Rojas-Martínez, A., Aguilar-López, M. & Juárez-Castillo, L. (2011). Abundancia estacional de los murciélagos herbívoros y disponibilidad de recursos quiropterófilos en dos tipos de vegetación de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metzititlán, Hidalgo, México. *Therya*, 2 (2), 169–182.
- Cornejo-Tenorio, G., Sánchez-García, E., Flores-Tolentino, M., Santana-Michel, F. & Ibarra-Manríquez, G. (2013) Flora y vegetación del cerro El Águila, Michoacán, México. *Botanical Sciences*, 91 (2), 155–180.
- De Souza, P.A. (2010) *Morcegos Cavernícolas e relações parasita-hospedeiro com moscas estreblídeas em cinco cavernas do Distrito Federal*. Tesis de maestría. Universidade de Brasília, Brasil, 61 pp.
- Dick, C. (2006) The streblid bat flies (Diptera: Streblidae) of Guatemala. *In*: Cano, E. (Ed), *Biodiversidad de Guatemala, Volumen 1*. Universidad del Valle de Guatemala, Guatemala, pp. 441–452.
- Dick, C. (2013) Review of the bat flies of Honduras, Central America (Diptera: Streblidae). *Journal of Parasitology Research*, 2013, 1–17.
- Dick, C., Gannon, M., Little, W. & Patrick, M. (2003) Ectoparasites associations of bats from Central Pennsylvania. *Journal of Medical Entomology*, 40 (6), 813–819.
- Dick, C., Gettinger, D. & Gardner, S.L. (2007) Research note: Bolivian ectoparasites: A survey of bats (Mammalia: Chiroptera). *Comparative parasitology*, 74 (2), 372–377.
- Dick, C. & Patterson, B. (2006) Bat flies: Obligate ectoparasites of bats. *In*: Morand, S., Krasnov, B.R. & Poulin, R. (Eds), *Micromammals and Macroparasites: from Evolutionary Ecology to Management*. Springer Science & Business Media, Tokyo, pp. 179–194.
- Dick, C. & Patterson, B. (2008) An excess of males: skewed sex ratios in bat flies (Diptera: Streblidae). *Evolutionary ecology*, 22 (6), 757–769.

- Dittmar, K., Dick, C., Patterson, B., Whitting, M. & Gruwel, M. (2009) Pupal deposition and ecology of bat flies (Diptera: Streblidae): *Trichobius* sp. (Caecus group) in a Mexican cave habitat. *Journal of Parasitology*, 95 (2), 308–314.
- Dormann, C., Gruber, B. & Fründ, J. (2008) Introducing the bipartite package: Analysing Ecological Networks. *R News*, 8 (2), 8–9.
- Eriksson, A., Graciolli, G. & Fischer, E. (2011) Bat flies on phyllostomid host in the *Cerrado* region: component community, prevalence and intensity of parasitism. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 106 (3), 274–278.
- Esbérard, C.E.L., Astúa, D., Geise, L., Costa, L.M. & Pereira, L.G. (2012) Do Young *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae) present higher infestation rates of Streblidae (Diptera)? *Brazilian Journal of Biology*, 72 (3), 617–621.
- Esch, G. & Fernández, J. (1993) *A functional Biology of Parasitism: Ecological and evolutionary implications*. Springer Science & Business Media, Netherlands, 337 pp.
- Fagir, D., Horak, I., Ueckermann, E., Bennett, N. & Lutermann, H. (2015) Ectoparasite diversity in the Eastern Rock Sengis (*Elephantulus myurus*): the effect of seasonality and host sex. *African Zoology*, 50 (2) 109–117.
- Goater, T., Goater, C. & Esch, G. (2013) *Parasitism: The Diversity and Ecology of Animal Parasites, (Second Edition)*. Cambridge University Press, United Kingdom, 524 pp.
- Godfray, H., Hassell, M. & Holt, R. (1994) The population dynamic consequences of phenological asynchrony between parasitoids and their hosts. *Journal of Animal Ecology*, 63 (1), 1–10.
- Graciolli, G. & Coelho, D. (2001) Streblidae (Diptera, Hippoboscoidea) sobre morcegos filostomídeos (Chiroptera, Phyllostomidae) em cavernas do Distrito Federal Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 18 (3), 965–970.
- Graciolli, G. & Rui, A. (2001) Streblidae (Diptera, Hippoboscoidea) em morcegos (Chiroptera, Phyllostomidae) no nordeste do Rio Grande Do Sul, Brasil. *Iheringia. série zoologia*, 90 (1), 85–92.

- Graham, S., Hassan, H., Burkett-Cadena, N., Guyer, C. & Unnasch, T. (2009) Nestedness of ectoparasite-vertebrate host networks. *PLoS ONE*, 4 (11), e7873.
- Gray, J., Dautel, H., Estrada-Peña, A., Kahl, O. & Lindgren, E. (2009) Effects of climate change on ticks and tick-borne diseases in Europe. *Interdisciplinary Perspectives on Infectious Diseases*, 2009, 1–12
- Guerrero, R. (1993) Catálogo de los Streblidae (Diptera: Pupipara) parásitos de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) del Nuevo Mundo. V. Trichobiinae con alas reducidas o ausentes y misceláneos. *Boletín de Entomología Venezolana*, 10 (2), 135–160.
- Guerrero, R. (1994) Catalogo de los Streblidae (Diptera: Pupipara) parásitos de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) del Nuevo Mundo. II. Los grupos *Pallidus*, *Caecus*, *Major*, *Uniformis* and *Longipes* of the genus *Trichobius* Gervais, 1844. *Acta Biológica Venezuelica*, 15 (1), 1–18.
- Guerrero, R. (1995) Catálogo de los Streblidae (Diptera: Pupipara) parásitos de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) del Nuevo Mundo. III. Los grupos: *Dugesii*, *Dunni* y *Phyllostomae* del género *Trichobius* Gervais, 1844. *Acta Biológica Venezuelica*, 15 (3-4), 1–27.
- Guerrero, R. (1996) Catálogo de los Streblidae (Diptera: Pupipara) parásitos de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) del Nuevo Mundo. VI. Streblinae. *Acta Biológica Venezuelica*, 16 (2), 1–25.
- Guerrero, R. (1997) Catálogo de los Streblidae (Diptera: Pupipara) parásitos de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) del nuevo mundo. VII. Lista de especies, hospedadores y países. *Acta Biológica Venezuelica*, 17 (1), 9–24.
- Guerrero, R. & Morales-Malacara, J. (1996) Streblidae (Diptera: Calyptratae) parásitos de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) cavernícolas del centro y sur de México, con descripción de una especie del género *Trichobius*. *Anales del Instituto de Biología. Serie Zoología*, 67 (2), 357–373.
- Guevara-Carrizales, A., Martínez-Gallardo, R. & Moreno-Valdez, A. (2010) Primer registro de una colonia de *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera:

- Phyllostomidae) en Baja California, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81 (2), 583–585.
- Härkönen, L. & Kaitala, A. (2013) Months of asynchrony in offspring production but synchronous adult emergence: the role of diapause in an ectoparasite's life cycle. *Environmental Entomology*, 42 (6), 1408–1414.
- Hoffmann, M.A. (1944) *Los ectoparásitos de los murciélagos mexicanos*. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, México, 150 pp.
- Hoffmann, M.A., Palacios-Vargas, J. & Morales-Malacara, J. (1980) Bioecología de la Cueva de Ocotitlán, Tepoztlán, Morelos. *Folia Entomológica Mexicana*, 43, 21–23.
- Hutson, A., Mickleburgh, S. & Racey, P. (2001) *Microchiropterans bats: global status survey and conservation action plan*. IUCN/SSC Chiroptera Specialist Group, Switzerland and Cambridge, United Kingdom, 258 pp.
- INEGI. (2009) Prontuario de Información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Morelia, Michoacán de Ocampo. Clave geoestadística 16053. Disponible en: <http://www3.inegi.org.mx/sistemas/mexicocifras/datos-geograficos/16/16053.pdf> (Consultado en abril, 2015).
- ITIS Integrated Taxonomic Information System. (2015) Disponible en: <http://www.itis.gov/> (Consultado en abril, 2015).
- IUCN Red List of Threatened Species. (2015). Disponible en: www.iucnredlist.org (Consultado en octubre, 2015).
- Jafari-Shoorijeh, S., Rowshan-Ghasrodashti, A., Tomadon, A., Moghaddar, N. & Behzadi, M. (2008) Seasonal frequency of ectoparasite infestation in dogs from Shiraz, Southern Iran. *Turkish Journal of Veterinary and Animal Sciences*, 32 (4), 309–313.
- Jordano, P. (1987) Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence, asymmetries, and coevolution. *American Naturalist*, 129 (5), 657–677.

- Kennedy, J., Smith, J. & Smyth, M (1975) Diapause in *Ornithomya biloba* dufour (Diptera: Hippoboscidae) parasitic on fairy martins in South Australia. *The Journal of Parasitology*, 61 (2), 369–372.
- Komero, C. & Linhares, A. (1999) Batflies parasitic on some phyllostomid bats in southeastern Brazil: parasitism rates and host-parasite relationships. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 94 (2), 151–156.
- Krantz, G. (1978) *A manual of Acarology, (Second Edition)*. Oregon State University Book Store, Oregon, 509 pp.
- Krasnov, B., Shenbrot, G., Medvedev, S., Vatschenok, V. & Khakhlova, I. (1997) Host-habitat relations as an important determinant of spatial distribution of flea assemblages (Siphonaptera) on rodents in the Negev Desert. *Parasitology*, 114 (2), 159–173.
- Krasnov, B., Khokhlova, I., Fielden, L. & Burdelova, N. (2001) Development rates of two *Xenopsylla* flea species in relation to air temperature and humidity. *Medical and Veterinary Entomology*, 15 (3), 249–258.
- Krebs, Ch. (1994) *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance, (Fourth Edition)*. Harper Collins Collage Publishers, 801 pp.
- Kruskal, J. (1964) Nonmetric multidimensional scaling: a numerical method. *Psychometrika*, 29 (2), 115–129.
- Kunz, T. (1982) *Ecology of bats*. Plenum Press, New York, 425 pp.
- Ladle, R., Firmino, J., Malhado, A. & Rodríguez-Durán, A. (2012) Unexplored diversity and conservation potential of Neotropical hot caves. *Conservation Biology*, 26 (6), 978–982.
- Lareschi, M. & Krasnov, B. (2010) Determinants of ectoparasite assemblage structure on rodent host from South American marshlands: the effect of host species, locality and season. *Medical and Veterinary Entomology*, 24 (3), 284–292.
- Legendre, P. & Legendre, L. (2012) *Numerical Ecology, (Third English Edition)*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands, 989 pp.
- Lewis, S. (1995) Roost fidelity of bats: a review. *Journal of Mammalogy*, 76 (2), 481–496.

- Lourenço, S. & Palmeirim, J. (2008) Which factors regulate the reproduction of ectoparasites of temperate-zone cave-dwelling bats? *Parasitology Research*, 104 (1), 127–134.
- Lumbad, A., Vredevoe, L. & Taylor, E. (2011) Season and sex of host affect intensities of ectoparasites in western fence lizards (*Sceloporus occidentalis*) on the central coast of California. *The Southwestern Naturalist*, 56 (3), 369–377.
- Lumbreras-Ramos, R. (2012) Composición de la dieta de los murciélagos frugívoros y nectarívoros (Chiroptera: Phyllostomidae) en el Parque Nacional Grutas de Cacahuamilpa, Guerrero, México. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México, 96 pp.
- MacGregor-Fors, I. & Payton, M. (2013) Contrasting diversity values: Statistical inferences based on overlapping confidence intervals. *PLoS ONE*, 8 (2), e56794.
- Marshall, A. (1970) The life cycle of *Basilisa hispida* Theodor 1957 (Diptera: Nycteribiidae) in Malaysia. *Parasitology*, 61 (1), 1–18.
- Marshall, A. (1981a) *The ecology of Ectoparasites Insects*. Academic Press, London, 312 pp.
- Marshall, A. (1981b) The sex ratio in ectoparasitic insects. *Ecological Entomology*, 6 (2), 155–174.
- Marshall, A. (1982) Ecology of insects ectoparasitic on bats. In: Kunz, T. (Ed), *Ecology of bats*. Plenum Press, New York, pp. 369–401.
- Medellín, R., Arita, H. & Sánchez, H.O. (2008) *Identificación de los murciélagos de México, clave de Campo. Segunda edición*. Instituto de Ecología, UNAM, 78 pp.
- Merino, S. & Potti, J. (1996) Weather dependent effects of nest ectoparasites on their bird hosts. *Ecography*, 19 (2), 107–113.
- Molles, M. (1999) *Ecology: Concepts and Applications*. WCB/McGraw_Hill, Boston, 509 pp.
- Moras, L., Bernardi, L., Graciolli, B. & Gregorin, R. (2013) Bat flies (Diptera: Streblidae, Nycteribiidae) and mites (Acari) associated with bats (Mammalia:

- Chiroptera) in a high-altitude region in Southern Minas Gerais, Brazil. *Acta Parasitologica*, 58 (4), 556–563.
- Moya, I., Montaña-Centellas, F., Fernando-Aguirre, L., Tordoya, J., Martínez, J., *et al.* (2008) Variación temporal de la quiropterofauna en un bosque de yungas en Bolivia. *Mastozoología Neotropical*, 15 (2), 349–357.
- Munster-Swendsen, M. & Nachman, G. (1978) Asynchrony in insect host-parasite interaction and its effect on stability, studied by a simulation model. *Journal of Animal Ecology*, 47 (1), 159–171.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, R.P., *et al.* (2013) *vegan*. 2nd ed. R project. 260 pp.
- Olesen, J., Bascompte, J., Dupont, Y., Jordano, P. (2007) The modularity of pollination networks. *PNAS*, 104 (50), 19891–19896.
- Ortega, J. & Alarcón, D.I. (2008) *Anoura geoffroyi* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Mammalian Species*, 818, 1–7.
- Overall, W. (1980) Host-relations the batfly *Megistopoda aranea* (Diptera: Streblidae) in Panamá. *The University of Kansas Science Bulletin*, 52 (1), 1–20.
- Patterson, B., Dick, C. & Dittmar, K. (2007) Roosting habits of bats affect their parasitism by bat flies (Diptera: Streblidae). *Journal of Tropical Ecology*, 23 (2), 177–189.
- Pilosof, S., Dick, C., Korine, C., Patterson, B. & Krasnov, B. (2012) Effects of anthropogenic disturbance and climate on patterns of bat fly parasitism. *PLoS ONE*, 7 (7), e41487.
- Pimm, S. (1979) The structure of food webs. *Theoretical Population Biology*, 16 (2), 144–158.
- Poinar, G. & Brown, A. (2012) The first fossil streblid bat fly, *Enischnomyia stegosoma* n. g., n. sp. (Diptera: Hippoboscoidea: Streblidae). *Systematic Parasitology*, 81 (2), 79–86.
- Poulin, R. (1995) Phylogeny, ecology, and the richness of parasite communities in vertebrates. *Ecological Monographs*, 65 (3), 283–302.

- Poulin, R. (2007) *Evolutionary ecology of parasites*. Princeton University Press, New Jersey, 360 pp.
- Poulin, R. & George-Nascimento, M. (2007) The scaling of total parasite biomass with host body mass. *International Journal for Parasitology*, 37 (3-4), 359–364.
- Poulin, R. & Morand, S. (2004) *Parasite biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., 216 pp.
- Presley, S. (2004) *Ectoparasitic assemblages of paraguayan bats: ecological and evolutionary perspectives*. Tesis de doctorado. Texas Tech University, Texas, 326 pp.
- R Core Team. (2012). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Viena, Austria. URL: <http://www.R-project.org/>
- Racey, P. (1982) Ecology of bat reproduction. In: Kunz, T. (Ed), *Ecology of bats*. Plenum Press, New York, pp. 57–104.
- Reckardt, K. & Kerth, G. (2006) The reproductive success of the parasitic bat fly *Basilia nana* (Diptera: Nycteribiidae) is affected by the low roost fidelity of its host, the Bechstein's bat (*Myotis bechsteinii*). *Parasitology Research*, 98 (3), 237–243.
- Reisen, W., Kennedy, M. & Reisen, N. (1976) Winter ecology of ectoparasites collected from hibernating *Myotis velifer* (Allen) in southwestern Oklahoma (Chiroptera: Vespertilionidae). *The Journal of Parasitology*, 62 (4), 628–635.
- Roberts, L., Schmidt, G. & Janovy, J. (2000) *Foundations of parasitology*, (Sixth edition). McGraw-Hill Companies, Dubuque, 670 pp.
- Rodríguez-Durán, A. & Soto-Centeno, J. (2003) Temperature selection by tropical bats roosting in caves. *Journal of Thermal Biology*, 28 (6-7), 465–468.
- Rui, A. & Gracioli, G. (2005) Ectoparasitic flies (Diptera, Streblidae) of bats (Chiroptera, Phyllostomidae) in southern Brazil: hosts-parasites associations and infestation rates. *Revista Brasileira de Zoologia*, 22 (2), 438–445.
- Russell, C. & Wilson, D. (2006) *Leptoncyteris yerbabuena*. *Mammalian Species*, 797, 1–7.

- Ryckman, R. (1956) Parasitic and some nonparasitic arthropods from bat caves in Texas and Mexico. *American Midland Naturalist*, 56 (1), 186–190.
- Rzedowski, J. (2006) *Vegetación de México, 1ra. Edición digital*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, 504 pp.
- Sánchez, M., Carrizo, L., Giannini, N. & Barquez, R. (2011) Seasonal patterns in the diet of frugivorous bats in the subtropical rainforest of Argentina. *Mammalia*, 76 (3), 269–275.
- Santos, C., Dias, P., Rodrigues, F., Lobato, K., Rosa, L., *et al.* (2009) Moscas ectoparasitas (Diptera: Streblidae) de morcegos (Mammalia: Chiroptera) do município de São Luís, MA: Taxas de infestação e associações parasito-hospedeiro. *Neotropical Entomology*, 38 (5), 595–601.
- Silva-Taboada, G. (1979) *Los murciélagos de Cuba: taxonomía, morfología, distribución, biogeografía, ecología, importancia económica*. Editorial Academia, La Habana, Cuba, 423 pp.
- Sures, B. (2004) Environmental parasitology: relevancy of parasites in monitoring environmental pollution. *Trends in Parasitology*, 20 (4), 170–177.
- Suzuki, R. & Shimodaira, H. (2015) pvclust version 2.0-0. 14 pp.
- ter Hofstede, H. & Fenton, M. (2005) Relationships between roost preferences, ectoparasite density, and grooming behaviour of Neotropical bats. *Journal of Zoology*, 266 (4), 333–340.
- Tinsley, R., York, J., Everard, A., Stott, L., Chapple, S., *et al.* (2011) Environmental constraints influencing survival of an African parasite in a north temperate habitat: effects of temperature on egg development. *Parasitology*, 138 (8), 1039–1052.
- Tlapaya-Romero, L., Horváth, A., Gallina-Tessaro, S., Naranjo, E. & Gómez, B. (2015) Prevalencia y abundancia de moscas parásitas asociadas a una comunidad de murciélagos cavernícolas en La Trinitaria, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86 (2), 377–385.
- Tompkins, D. & Clayton, D. (1999) Host resources govern the specificity of swiftlet lice: size matters. *Journal of Animal Ecology*, 68 (3), 489–500.
- Thompson, J. (2006) Mutualistic webs of species. *Science*, 312 (5772), 372–373.

- Torres-Flores, J. (2005) *Estructura de la comunidad tropical de murciélagos presente en la cueva “El Salitre”, Colima, México*. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma Metropolitana, México, 124 pp.
- Torres-Flores, J. & López-Wilchis, R. (2010) Condiciones microclimáticas, hábitos de percha y especies asociadas a los refugios de *Natalus stramineus* en México. *Acta Zoológica Mexicana*, 26 (1), 191–213.
- Torres-Flores, J., López-Wilchis, R. & Soto-Castruita, A. (2012) Dinámica poblacional, selección de sitios de percha y patrones reproductivos de algunos murciélagos cavernícolas en el oeste de México. *Revista de Biología Tropical*, 60 (3), 1369–1389.
- Traub, R. (1972) Notes on zoogeography, convergent evolution and taxonomy on fleas. (Siph), based on collections from Gunong Benom and elsewhere in South East Asia. II. Convergent Evolution. *Bulletin of the British Museum (Natural History): Zoology*, 23 (10), 309–387.
- Tuttle, M. & Stevenson, D. (1978) Variation in the cave environment and its biological implications. *En: Zuber, R., Chester, J., Gilbert, S. & Rhodes, D. (Eds), National cave management symposium proceeding*. Adobe Press, Albuquerque, pp. 108–121.
- Tuttle, M. & Stevenson, D. (1982) Growth and survival of bats. *In: Kunz, T. (Ed), Ecology of bats*. Plenum Press, New York, pp. 105–150.
- Valera, F., Casas-Crivillé, A. & Calero-Torralbo, M. (2006) Prolonged diapause in the ectoparasite *Carnus hemapterus* (Diptera: Cyclorrhapha, Acalyptratae) – How frecuente is it in parasites? *Parasitology*, 133 (2), 179–186.
- Vacher, C., Piou, D. & Desprez-Loustau, M. (2008) Architecture of an antagonistic tree/fungus network: the asymmetric influence of past evolutionary history. *PLoS ONE*, 3 (3), 1–10.
- Vázquez, D., Poulin, R., Krasnov, B. & Shenbrot, G. (2005) Species abundance and the distribution of specialization host-parasite interaction networks. *Journal of Animal Ecology*, 74 (5), 946–955.
- Wenzel, R. (1976) The streblid batflies of Venezuela (Diptera: Streblidae). *Brigham Young University Science Bulletin, Biological Series*, 20 (4), 1–177.

- Wenzel, R. & Peterson, B. (1987) Streblidae. *In*: McAlpine, J., Peterson, B., Shewell, G., Teskey, H., Vockeroth, J. & Wood, D. (Eds), *Manual of Nearctic Diptera, Volume 2*. Research Branch Agriculture Canada, Ottawa, Ontario, pp. 1293–1301.
- Wenzel, R. & Tipton, V. (1966) *Ectoparasites of Panama*. Field Museum of Natural History, Chicago, Illinois, 723 pp.
- Wenzel, R., Tipton, V. & Kiewlicz, A. (1966) The Streblid Batflies of Panama (Diptera Calypterae: Streblidae). *In*: Wenzel, R. & Tipton, V. (Eds), *Ectoparasites of Panama*. Field Museum of Natural History, Chicago, Illinois, pp. 405–675.
- Wesolowski, T. & Stańska, M. (2001) High ectoparasite loads in hole-nesting birds – a nestbox bias? *Journal of Avian Biology*, 32 (3), 1880–1889.
- Whitaker, J. & Easterla, D. (1975) Ectoparasites of bats from Big Bend National Park, Texas. *The Southwestern Naturalist*, 20 (2), 241–254.
- Whitaker, J. & Morales-Malacara, J. (2005) Ectoparasites and other associates (Ectodytes) of mammals of México. *In*: Sánchez-Cordero, V. & Medellín, R. (Eds), *Contribuciones mastozoológicas en Homenaje a Bernardo Villa*. Instituto de Biología, UNAM; Instituto de Ecología, UNAM; CONABIO, México, pp. 535–665.
- Wilson, G., Byrd, K., Caire, W. & Van Den, B.R. (2007) Lack of population genetic structure in the bat fly (*Trichobius major*) in Kansas, Oklahoma, and Texas based on DNA sequence data for the cytochrome oxidase I (COI) and NADH dehydrogenase 4 (ND4) genes. *Oklahoma Academy of Science*, 87 (3), 31–36.
- Yuval, B. (2006) Mating systems of blood-feeding flies. *Annual Review of Entomology*, 51 (1), 413–414.

10. ANEXOS

Anexo 1. Especies de murciélagos y moscas ectoparásitas (Diptera: Streblidae) colectadas en cuevas de la comunidad de Tiristarán, Morelia, Michoacán.

Cueva	Familia Chiroptera	Especie de murciélago	Subfamilia Streblidae	Especie de estreblido	Total	Machos	Hembras	
Caliente "De los murciélagos"	Phyllostomidae	<i>Leptonycteris yerbabuena</i> (Martínez & Villa-R, 1940)	Trichobiinae	<i>Trichobius sphaeronotus</i> (Jobling, 1939)	308	183	125	
				<i>Exastinion clovisi</i> (Pessoa & Guimarães, 1936)	1	1	0	
				<i>Nycterophyllia natali</i> (Wenzel, 1966)		80	40	40
				<i>Anastrebla modestini</i> (Wenzel, 1966)		1	0	1
		<i>Leptonycteris nivalis</i> (Saussure, 1860)	Trichobiinae	<i>Trichobius sphaeronotus</i>	54	27	27	
				<i>Exastinion clovisi</i>	329	172	157	
		<i>Anoura geoffroyi</i> (Gray, 1838)	Trichobiinae		59	41	18	
	Molossidae		<i>Tadarida brasiliensis</i> (Geoffroy, 1824)	Nycterophylliinae	<i>Nycterophyllia natali</i>	2	1	1
					<i>Trichobius sphaeronotus</i>	1	1	0
	Fría "Del Pilar"	Vespertilionidae	<i>Myotis velifer</i> (Allen, 1890)	Trichobiinae	<i>Trichobius major</i> (Coquillett, 1899)	1	0	1
<i>Trichobius sphaeronotus</i>					3	2	1	
<i>Trichobius major</i>					2	0	2	
Total					841	468	373	