



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

---

FACULTAD DE CIENCIAS

Hábitos reproductivos del murciélago  
magueyero mayor *Leptonycteris nivalis*  
(CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE)  
en la “Cueva del Diablo”,  
Tepoztlán Morelos, México.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:  
BIÓLOGO

PRESENTA:  
KARLA PATRICIA TOLEDO GUTIÉRREZ

DIRECTOR DE TESIS:  
DR. RODRIGO A. MEDELLÍN LEGORRETA



2009



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

**1. Datos del alumno**

**Autor**

- **Apellido paterno** Toledo
- **Apellido materno** Gutiérrez
- **Nombre(s)** Karla Patricia
- **Telefono** 5606 75 29
- **Universidad** Universidad Nacional Autónoma de México
- **Facultad o escuela** Ciencias
- **Carrera** Biología
- **No. de cuenta** 40101679-4

**2. Datos del asesor**

- **Grado** Dr.
- **Nombre(s)** Rodrigo Antonio
- **Apellido paterno** Medellín
- **Apellido materno** Legorreta

**3. Datos del sinodal 1**

- **Grado** Dr.
- **Nombre(s)** Joaquin
- **Apellido paterno** Arroyo
- **Apellido materno** Cabrales

**4. Datos del sinodal 2**

- **Grado** Dra.
- **Nombre(s)** Livia
- **Apellido paterno** León
- **Apellido materno** Paniagua

**5. Datos del sinodal 3**

- **Grado** Dr.
- **Nombre(s)** Jorge
- **Apellido paterno** Ortega
- **Apellido materno** Reyes

**6. Datos del sinodal 4**

- **Grado** Mtra.
- **Nombre(s)** Osiris
- **Apellido paterno** Gaona
- **Apellido materno** Pineda

**7. Datos de la tesis**

- **Titulo** Hábitos reproductivos del murciélago magueyero mayor *Leptonycteris nivalis* (CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE) en la "Cueva del Diablo", Tepoztlán Morelos, México.
- **No. de páginas** 95 p.
- **Año** 2009

A los únicos que han estado siempre conmigo y que han compartido mis lágrimas y mis sonrisas "Mis Padres".

## AGRADECIMIENTOS

---

A mis **Papás** por enseñarme a soñar y ayudarme a alcanzar cada uno de esos sueños locos que pasan por mi cabeza, por su apoyo y comprensión, sobre todo a lo largo de ésta tesis y por ese cariño incondicional que me tienen.

Espero hacerlos sentir orgullosos.



Al **Dr. Rodrigo Medellín** por la oportunidad de trabajar junto a él y todo su equipo, por la confianza, el apoyo, la motivación, por los consejos y gritos. Porque ninguna felicitación se siente como la tuya.

Con gran admiración y cariño, gracias.

Un especial agradecimiento a **Marcos** porque sin ti ésta tesis hubiese sido imposible, por literalmente haber hecho todo el trabajo de campo conmigo, aun con tantas embarradas de guano, por estar siempre para mi.

Gracias por ser mi mejor amigo.



A **Mara y Paula** por ser mis compinches, por aguantarme, quererme y hasta cambiarme un poco. Por tantas borracheras, mal viajes, consejos y cómo bien dijo la Gordis: "Por ser las que siempre están al pie del cañón".

Gracias Amigas.

A **Elena y José** por un montón de momentos compartidos, por todas las veces que me ayudaron en el campo así fuera cansados, prendidos, crudos, ebrios, sobrios o en las condiciones que fuera, por esas noches en Tequez en que popeye hacía su aparición después de un arduo día de trabajo.



A **Candy** por darte el chance de conocerme a pesar de que intente desmembrarte con mi reja eléctrica, por todos los consejos, la ayuda estadística para esta pobre mujer que no da una, por un estado emotivo compartido y muchos momentos increíbles.



Siempre tendremos Colima



A **Julia** por leer mi biblia de mala ortografía y ayudar a que el mundo la entienda, por tantos años de amistad a pesar de tantos cambios, pero sobre todo por dejarme ser parte de tu familia.

A **Daniela** y **Fer** por ese último empujón, por tanta risa, noches en Don Robert y por hacer girar a mi hamster de maneras exóticas.

Las quiero Zaz jji



A la **Fam. Valdez Moller-Hergt** por alimentarme mucho tiempo, por mi asiento en el suelo, sobre todo a **Nela, Leo** y **Oscar** por dejarme enseñarles bichitos, hacer que me agraden los niños (solo tú Leo) y por estar ahí tanto en los buenos momentos como en los difíciles.

A la **Banda de Ciencias** por todas esas fiestas y viajes, a Picach y Goyo por no dejarme comer sola mucho tiempo y hacerme apreciar el fucho.  
A Tania, Mariel, Pau, Cheche, Crispix, Romi, Mike, Marti, Tona, Chupis, Diego y todos los demás que compartieron conmigo, entre otras muchas cosas, ésta carrera llamada Biología.





A **Toda mi Banda** que he ido adquiriendo de distintos lugares, Feldman, Fero, Panche (gracias por encontrar el meollo del asunto), Goya, Cuñis, Paola, Jijos, las del Tec, las Cañas, gracias a todos por compartir una vida conmigo.

Al **Labo** por toda esa ayuda recibida en el camino, por salidas al campo inigualables y por un congreso como ningún otro, hasta con huracan y todo.

Salud pink shirts.



A mis **Compañeros de Campo**, por su compañía a lo largo de éste estudio porque hicieron más divertidas las horas de espera y las salidas al campo.

Las tardes y noches en la cueva fueron mejores cuando estábamos todos juntos.



A mis sinodales **Osiris** (gracias por ser la mamá de los pollitos, sin ti el labo no sería igual), **Jorge, Livia** y **Joaquín** por revisar ésta tesis y hacerla mejor en muchísimos sentidos.



A la **UNAM** por ser la mejor casa de estudios, por ese sazón que no hay en todos lados.



Al **PCMM, IdeaWild, Conacyt, Laboratorio de Ecología y Conservación de Vertebrados Terrestres** y a todos los que participaron en este proyecto, por el apoyo y la confianza que me otorgaron.



A **Ti**, sí tú, que te me olvidas en esta dedicatoria muchas gracias.

Por siempre ser más curioso que cauteloso.

## TABLA DE CONTENIDOS

---

RESUMEN	1
1. INTRODUCCIÓN	2
2. ANTECEDENTES	4
2.1. Sistemas de apareamiento	4
2.1.1. Monogamia	4
2.1.2. Poliginia	5
2.1.3. Poliandria	6
2.1.4. Promiscuidad	7
2.2. Sistemas de apareamiento en murciélagos	7
2.3. Clasificaciones previas de sistemas de apareamiento	8
2.3.1. El primer sistema propuesto	9
2.3.2. Una propuesta alternativa de los 90's	10
2.3.3. La más reciente propuesta de sistemas de apareamiento	12
2.4. Selección sexual	16
2.4.1. Estrategias que actúan en la selección sexual	17
2.5. Biología reproductiva de <i>Leptonycteris yerbabuenae</i>	18
2.6. Descripción de la especie	19
2.6.1. Clasificación taxonómica	19
2.6.2. <i>Leptonycteris nivalis</i>	19
2.6.3. Distribución	20
2.6.4. Hábitat	21
2.6.5. Alimentación	21
2.6.6. Hábitos	21
2.6.7. Reproducción	22
2.6.8. Estado de conservación	22
2.7. Descripción de la zona de estudio	23
2.7.1. Localización	23
2.7.2. Clima	24
2.7.3. Fauna	25
2.7.4. Vegetación	26
2.7.5. Tipos de ecosistema	27
2.7.6. Formación	29
2.8. Cueva del Diablo	29
3. JUSTIFICACIÓN	30
4. HIPÓTESIS	31
5. OBJETIVOS	32
5.1. Objetivo general	32
5.2. Objetivos particulares	32
6. MÉTODO	33
6.1. Zona de muestreo	33
6.2. Diseño de muestreo	33

6.3. Capturas e identificación	34
6.4. Marcaje	34
6.5. Estimación poblacional	35
6.6. Observación de la conducta	35
7. ANÁLISIS ESTADÍSTICO	37
8. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	38
8.1. Observaciones generales	38
8.1.1. Visitas	38
8.1.2. Estimación poblacional	38
8.1.3. Marcaje y capturas	39
8.2. Medidas somáticas	50
8.2.1. Tamaño	50
8.2.2. Peso	51
8.2.3. Dimorfismo sexual	55
8.3. Medidas reproductivas	55
8.3.1. Volumen testicular	55
8.3.2. Relación peso corporal – volumen testicular	57
8.3.3. Relación masa testicular – sistema de apareamiento	57
8.4. Área de observación	58
8.5. Descripción del comportamiento	62
8.5.1. Comportamiento general	62
8.5.2. Comportamiento durante la temporada de apareamientos	63
9. CONCLUSIONES	73
10. PREGUNTAS A RESOLVER	75
11. BIBLIOGRAFÍA	76
12. ANEXOS	87

## RESUMEN

---

Los murciélagos de la especie *Leptonycteris nivalis* (Saussure 1860), también conocidos como murciélagos magueyeros, han presentado una disminución drástica en sus poblaciones debido a las presiones antropogénicas a las que están sometidos. Aunque ésta especie es conocida desde hace más de 100 años, el conocimiento de su biología e historia natural es deficiente, los escasos estudios que existen sobre éste mamífero se centran en temas como su distribución y alimentación. El presente estudio documenta algunas de las conductas asociadas con el comportamiento de apareamiento, describe de manera preliminar su sistema de apareamiento y delimita la época en la que ésta especie se aparea dentro de la “Cueva del Diablo” en Tepoztlán, Morelos, México, único refugio conocido de apareamiento para la especie. De acuerdo a lo anterior, los animales fueron marcados y se realizaron filmaciones con luz infrarroja durante los meses de septiembre de 2006 a febrero de 2007, correspondiente a una temporada reproductiva de la especie. Los individuos capturados fueron marcados con bandas plásticas y se les decoloró la cabeza con peróxido por ser un método inofensivo, esto con la intención de identificar a estos individuos durante las filmaciones. También se les tomó medidas cuando eran capturados, siendo éstas el ancho y largo de los testículos, el peso y el largo del antebrazo. Los resultados muestran que la temporada durante la que se llevan a cabo los apareamientos tiene una duración de dos meses, finales de octubre hasta finales de diciembre. Este periodo coincide con el aumento en el peso y tamaño testicular, así como con el pico de floración de plantas de importancia alimentaria para la especie. En cuanto a las conductas de apareamiento, no se observó ningún tipo de defensa de grupos de hembras, harenes, ni territorios por parte de los machos, tampoco se observó ningún tipo de cortejo hacia las hembras; sin embargo, fue posible observar que las hembras parecen defender al macho con el que están copulando, conducta que permite suponer que las hembras realizan una elección del macho, aunque éste trabajo no estudia las características de los atributos específicos que buscan. En ocasiones se observó a hembras que al poco tiempo de acabar de copular, o al ser interrumpidas en este proceso, volvían a copular con un macho distinto, evidencia de un sistema de apareamiento promiscuo que suponemos presenta la especie; de igual forma, estas observaciones abren la posibilidad de que exista algún tipo de competencia espermática en la especie.

# 1. INTRODUCCIÓN

---

Los murciélagos de la subfamilia Glossophaginae, familia Phyllostomidae, son altamente susceptibles a la extinción ya que muchas de estas especies muestran una alta especialización con respecto a su alimentación y hábitat, *Leptonycteris curasoae*, *Leptonycteris nivalis* y *Choeronycteris mexicana* dependen casi exclusivamente del consumo de néctar, polen y frutas (Gardner 1977; Arita y Santos del Prado 1999), muestran comportamientos migratorios, la mayoría de las especies en esta subfamilia habitan en cuevas y algunas son raras en números, se presentan en poblaciones muy pequeñas, o tienen una distribución restringida. (Arita 1993; Arita y Santos del Prado 1999). Consecuentemente los números de muchas especies de esta subfamilia están declinando como respuesta a la pérdida de hábitat y los disturbios humanos (Kunz y Pierson 1994; Hutson *et al.* 2001).

La mayoría de las especies de murciélagos viven en grupos sociales por lo menos durante alguna parte del año; sin embargo, muy poco se conoce de las actividades que éstas realizan como parte de su vida social, incluyendo el tipo de reproducción que presentan (Kerth y Köing 1996; McCracken y Wilkinson 2000).

Wimsatt y Trapido (1952); Anderson y Wimsatt (1963) y Tamsitt y Valdivieso (1963), realizaron los primeros estudios sobre reproducción en murciélagos neotropicales. Fue gracias a estos primeros esfuerzos que el interés sobre la reproducción en murciélagos comenzó; sin embargo, la mayoría de los trabajos que se han realizado sobre este Orden se han centrado en los aspectos fisiológicos de la reproducción, sin profundizar en el comportamiento y la complejidad de sus interacciones sociales (McCracken y Wilkinson 2000).

Aunque la especie *Leptonycteris nivalis* es conocida por la ciencia desde hace ya más de 130 años, los estudios sobre reproducción se reducen a algunos reportes sobre hembras lactando o preñadas; así como a unas cuantas especulaciones basadas en la estructura de edades, los movimientos estacionales y la segregación sexual (Easterla 1972; Schmidly 1977; Pfrimmer y Wilkins 1988; Fleming 1992; U. S. Fish and Wildlife Service 1994; Reid 1997; Téllez 2001; Simmons y Wetterer 2002). El primer estudio que muestra algunos aspectos de reproducción fue realizado por Caballero en el 2004. Este trabajo sirvió como base para el estudio que se

presenta; en este sentido, mi trabajo pretende responder algunas de las interrogantes que Caballero deja sin responder.

*L. nivalis* es una especie migratoria que por sus hábitos alimentarios desempeña un papel de suma importancia en la polinización y mantenimiento de los ecosistemas en los que la especie se distribuye (Álvarez y González 1970; Dobat y Peikert-Holle 1985; Arita y Wilson 1987; U. S. Fish and Wildlife Service 1994). Las poblaciones de murciélagos magueyeros han decrecido durante las tres últimas décadas (U. S. Fish and Wildlife Service 1994). La especie muestra cada vez mas problemas para encontrar refugios no alterados en su ruta migratoria, para los cuales muestran una fuerte dependencia, al igual que de sus áreas de forrajeo (U. S. Fish and Wildlife Service 1994). Otras amenazas a éstos murciélagos son los pesticidas, competencia por los refugios y néctar, catástrofes naturales, enfermedades y depredación (U. S. Fish and Wildlife Service 1994). Éstas constituyen sólo algunas de las razones de peso por las que se deben llevar a cabo estudios sobre la reproducción, alimentación y estado de conservación de *Leptonycteris nivalis*. Estamos seguros que éstos estudios servirán para estimar su situación actual y permitan sentar las bases para la elaboración de planes de conservación más detallados que cumplan de forma más eficaz su cometido.

## 2. ANTECEDENTES

---

### 2.1. Sistemas de apareamiento

Para poder entender las causas y consecuencias de la organización social de una especie es necesario que conozcamos su sistema de apareamiento (Burland *et al.* 2001). Dependiendo de las variantes que se tomen en consideración existen distintas formas de clasificar a los sistemas de apareamiento, dependiendo de la forma en la que consiguen parejas, el número de ellas así como las características y patrones del cuidado parental y la forma en la que se asocian. (Bradbury 1977; Emlen y Oring 1977; Clutton-Brock 1989; McCracken y Wilkinson 2000).

Emlen y Oring (1977) proponen una clasificación para los sistemas de apareamiento basada en lo siguiente:

1. Los machos compiten entre ellos por acceso a las hembras.
2. Al existir competencia por recursos escasos, la reproducción de los machos está limitada por la disponibilidad temporal y espacial de hembras receptivas sexualmente.
3. La intensidad de la selección sexual depende de la rareza de hembras receptivas con relación a la abundancia de los machos en competencia.
4. La selección sexual favorece las características de los machos las cuáles les permitan encontrar y monopolizar cópulas.
5. Las restricciones ecológicas en los intentos de monopolizar de los machos, dirigen a un patrón especie-especie de una asociación macho-hembra llamada **sistema de apareamiento**.

Ahora bien, si tomamos en consideración criterios como el número de parejas por cada individuo en una época reproductiva, así como la naturaleza y duración de la pareja, se observan cuatro patrones generales (Emlen y Oring 1977; Clutton-Brock 1989; Manning y Stamp 1991).

#### 2.1.1. Monogamia

Este sistema de apareamiento es el más sencillo, siendo también el menos frecuente entre los mamíferos, ya que solamente el 3% de las especies estudiadas lo presentan (Kleiman 1977; McCracken y Wilkinson 2000). Este tipo de comportamiento se caracteriza por una relación

prolongada entre un macho y una hembra (Clutton-Brock 1989; Grier y Burk 1992); sin embargo, existen una serie de variantes que se explican a continuación.

1. Las hembras o machos se aparean únicamente una vez en su vida (Hughes *et al.* 2000; Luis *et al.* 2000).
2. Ocurren diversos apareamientos entre macho y hembra, pero solamente con una pareja (Cooper *et al.* 1997; Kokko 1999; Burda *et al.* 2000; Taylor *et al.* 2000).
3. Un macho y una hembra únicamente se aparean con una pareja por temporada, pero pueden cambiar de pareja entre temporadas reproductivas (Goldizen *et al.* 2000; Lubjuhn *et al.* 2000).
4. Apareamientos con varias parejas en una temporada, la crianza se lleva a cabo sólo con una pareja por temporada y cambia de apareamientos primarios y parejas copulatorias secundarias entre temporadas (Gowaty y Buschhaus 1998; Soukup y Thompson 1998).

Este tipo de comportamiento resulta benéfico para las hembras, ya que éstas acaparan los recursos proporcionados por los machos, además de que el macho tiende a cuidar a las crías (McCracken y Wilkinson 2000). Para los machos este comportamiento también resulta benéfico, ya que su paternidad es más probable (Goodenough 1993). Aunque este tipo de comportamiento resulta benéfico para ambos progenitores, también requiere de un gasto energético de parte de ambos. Un ejemplo de este tipo de comportamiento se puede observar en el roedor *Microtus ochrogaster*, en ésta especie el cuidado parental es otorgado por ambos progenitores, el macho protege a la hembra de otros machos con la cual permanece unido durante varios años (Roberts *et al.* 1998).

### **2.1.2. Poliginia**

Este tipo de comportamiento se observa en más del 90% de las especies de mamíferos que han sido estudiados (Kleiman 1977; Clutton-Brock 1989). Este tipo de estrategia de apareamiento ocurre cuando las hembras solamente se aparean con un macho mientras que el macho se aparean con 2 hembras o más en un mismo periodo reproductivo (Schuster y Wade 2003). Este tipo de sistemas se presenta cuando las hembras se encuentran espacialmente agrupadas, las crías no dependen del cuidado parental (Emlen y Oring 1977) y el macho es físicamente capaz de monopolizar a varias hembras (Clutton-Brock 1989; Grier y Burk 1992; Goodenough 1993).

La poliginia puede ser dividida en tres categorías: un sistema de defensa de recursos, un sistema de harén o de defensa de hembras y un sistema de “lek” poliginia (Clutton-Brock 1989; Grier y Burk 1992; Schuster y Wade 2003).

### ***Sistema de defensa de recursos***

En este sistema los machos resguardan una serie de recursos cruciales para que las hembras puedan reproducirse y se aparean con las hembras que se agrupan alrededor de los recursos defendidos (Bradbury 1977; Emlen y Oring 1977; Hill y Smith 1984).

### ***Sistema de defensa de harén o de defensa de hembras***

Los machos resguardan un grupo de hembras, en algunos casos éste se convierte en un sistema cooperativo en el que se resguardan recursos, y en otros casos sencillamente se trata de una relación con fines reproductivos (Goodenough 1993; Schuster y Wade 2003).

### ***Sistema de “lek” poliginia***

En estos sistemas los machos forman territorios simbólicos, las hembras se agrupan en éstos para aparearse y posteriormente los abandonan (Goodenough 1993). Los leks se definen por la ausencia de cuidado parental por parte del macho, los territorios que tienen éstos no contienen recursos y las hembras pueden seleccionar a los machos (Bradbury 1977; Hill y Smith 1984; Goodenough 1993; McCracken y Wilkinson 2000; Schuster y Wade 2003).

Algunos autores mencionan otro tipo de poliginia, la llamada competencia desordenada (*scramble competition*). Este tipo de poliginia se caracteriza porque ni las hembras ni los recursos se encuentran espacialmente agrupados, por lo que los machos presentan temporalmente una poliginia encontrando, resguardando y apareándose con hembras individuales mientras forrajea por recursos (McCauley y Wade 1978; McCauley 1981; Schuster y Wade 2003).

### **2.1.3. Poliandria**

Este comportamiento es exactamente lo contrario a la poliginia y se caracteriza por una sola hembra copulando con 2 o más machos en un ciclo reproductivo (Clutton-Brock 1989; Grier y Burk 1992; Schuster y Wade 2003). Este comportamiento es poco común ya que presenta desventajas para ambos sexos, pues los machos no aseguran su descendencia y la hembra no recibe nada por parte de los machos (McCracken y Wilkinson 2000).

#### **2.1.4. Promiscuidad**

Este tipo de comportamiento al igual que la poliginia es de los más comunes observados en mamíferos (Nowak 1983, Vaughan 2000). En éste ocurren apareamientos múltiples entre ambos sexos, no existe una aportación de recursos por ninguno de los dos sexos, y tampoco se ofrece un cuidado parental (Clutton-Brock 1989; Grier y Burk 1992; McCracken y Wilkinson 2000).

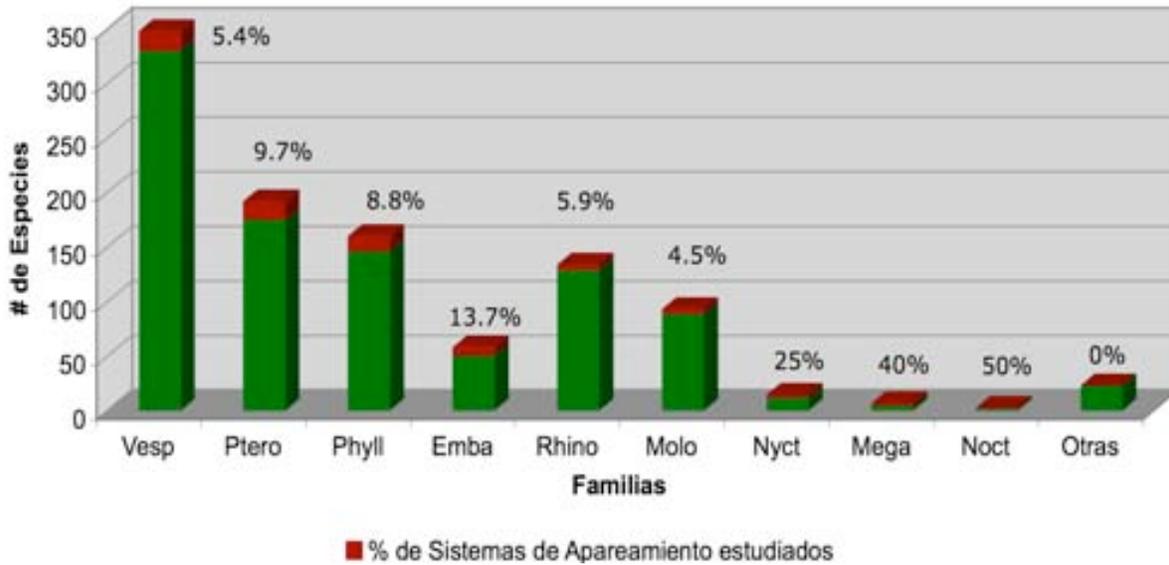
#### **2.2. Sistemas de apareamiento en murciélagos**

La observación de la reproducción de cualquier animal bajo condiciones naturales resulta complicado *per se*, no sólo por el hecho de que es muy fácil alterarlos con nuestra presencia sino porque además comúnmente ocurre en lugares que son de difícil acceso. Esta dificultad aumenta considerablemente cuando se trata de animales pequeños y aún más si se trata de animales de hábitos nocturnos, como es el caso de los murciélagos (Humphrey 1992; Burland *et al.* 2001); sin embargo, pese a las dificultades descritas, es en este Orden en el que se han observado la mayor variedad de sistemas de apareamiento, comparado con cualquier otro Orden de mamíferos (McWilliam 1990; Altringham 1998; Gopukumar y Balasingh 2002).

De las más de 1000 especies de murciélagos conocidas en la actualidad, se han estudiado únicamente el sistema de apareamiento de 70 especies, las cuáles representan el 6.3 % del Orden Chiroptera, siendo las familias Vespertilionidae, Pteropodidae y Phyllostomidae las más estudiadas hasta el momento (McCracken y Wilkinson, 2000, Caballero 2004).

Debe hacerse notar que una sola especie de murciélagos no es mutuamente exclusiva de una de las categorías de clasificación de los sistemas de apareamiento e inclusive una especie puede presentar elementos de distintas estrategias (Altringham 1998, McCracken y Wilkinson 2000).

### Sistemas de Apareamientos Conocidos



**Figura 1.** Porcentaje de especies a las que se les ha estudiado el sistema de apareamiento de las familias pertenecientes al Orden Quiróptera; *Leptonycteris nivalis* pertenece a la familia Phyllostomidae (Modificado de Caballero 2004).

Familia	Información acerca del sistema de apareamiento	No. de Especies por Sistemas de Apareamiento		
	# de Especies	Un Macho/Varias hembras	Varios machos/Varias hembras	Un macho/Una hembra
Vespertilionidae	18	10	5	3
Pteropodidae	17	10	6	1
Phyllostomidae	13	8	4	1
Emballonuridae	7	2	3	2
Rhinolophidae	5		1	4
Molossidae	4	3	1	
Nycteridae	3			3
Megadermatidae	2			2
Noctilionidae	1	1		
Otras	0			
<b>Total</b>	<b>70</b>	<b>34</b>	<b>20</b>	<b>16</b>

**Tabla 1.** Familias de murciélagos, diversidad de especies e información del sistema de apareamiento en murciélagos (Tomado de Caballero 2004).

### 2.3. Clasificaciones previas de sistemas de apareamiento

Bradbury (1977), Altringham (1998) así como McCracken y Wilkinson (2000) han realizado diversas clasificaciones sobre los distintos sistemas de apareamiento que presentan los

murciélagos (Racey 1982; Caballero 2004). Es probable que el Orden Quiróptera muestre más formas de apareamiento que cualquier otro Orden dentro de los mamíferos (Altringham 1998). El sistema de reproducción que sigue *L. nivalis*, es realmente poco conocido, se ha sugerido que presenta un patrón reproductivo monoéstrico (Téllez 2001) estacional (Crichton 2000) también se ha descrito que tiene un sistema de apareamiento promiscuo conformado por grupos multi-hembras y multi-machos (Caballero 2004).

**2.3.1. Clasificación de reproducción descrita por Bradbury (1977).** Este autor ha sido ampliamente citado en los estudios de reproducción de murciélagos. Clasificó a 120 especies de murciélagos; es decir, el 12% del Orden en grupos sociales, clasificándolos tomando en cuenta la duración de las interacciones que se dan durante la temporada reproductiva entre ambos sexos con fines reproductivos. Bradbury clasificó la reproducción de la siguiente manera:

*1. Especies solitarias*

Se refiere a las especies que perchan sexualmente aisladas, se reúnen únicamente con fines reproductivos durante la temporada de reproducción (machos y hembras), y con fines de cuidado parental durante la época de crianza (exclusivamente hembras y crías).

*2. Estructuras sociales estacionalmente variantes.*

- *Grupos unisexuales formados entre la época de apareamiento y la de nacimientos*

En este tipo de casos los sexos se separan después de la temporada de apareamientos y no se reúnen sino hasta la época de nacimientos (dependiendo de la especie), en algunas otras especies se mantienen separadas hasta la temporada de apareamientos como es el caso de *Mormoops megalophylla* y *Pteronotus parnellii* (Bateman y Vaughan 1974; Rezsutek y Cameron 1993).

- *Ciclo de zonas templadas*

Este tipo de comportamiento se da principalmente en especies que se distribuyen en zonas templadas; sin embargo, también se ha observado en algunas especies tropicales que presentan alta estacionalidad.

*a) Asociaciones mixtas*

Estas asociaciones se dan entre ambos sexos de una especie que permanece unida durante el invierno, lo que puede llegar a la formación de colonias de hibernación, lo que no

necesariamente implica que durante dicho periodo ambos sexos se encarguen conjuntamente del cuidado de las crías. Este tipo de comportamiento no se encuentra ampliamente documentado para los casos de especies que no hibernan; sin embargo, se han estudiado tanto el caso de *L. nivalis* y *Tadarida brasiliensis* en el que ambos sexos migran durante el invierno (Villa-R y Cockrum 1962; Barbour y Davis 1969) y *Macrotus waterhousii* en que ambos sexos permanecen juntos durante el invierno (Bradshaw 1962).

*b) Segregación sexual durante los apareamientos*

Las hembras forman colonias de crías durante la temporada de nacimientos de la especie.

*c) Grupos de apareamiento*

En especies que habitan en zonas templadas resulta típico que los apareamientos se den al inicio del invierno. Sin embargo, la fertilización se realiza hasta la primavera. Existen casos como el de *Macrotus waterhousii* en el que la fertilización se da inmediatamente después de los apareamientos, mas hay un retraso en el desarrollo embrionario (Goodwin 1970).

*3 Estructuras sociales estacionalmente no variantes.*

- *Harenes que perduran todo el año*

Este tipo de comportamientos existe en diversas especies tropicales en las que el macho forma un harén, siendo un ejemplo de este caso *Saccopteryx bilineata* (Bradbury y Emmons 1974).

- *Grupos de multi-machos / multi-hembras que perduran todo el año*

Se forma una asociación de 2 a 5 individuos de ambos sexos que permanecen unidos todo el año, siendo el caso de *Saccopteryx leptura* (Bradbury y Emmons 1974).

- *Familias monógamas*

Un macho y una hembra permanezcan unidos por lo menos durante una temporada reproductiva, un ejemplo de esto son *Vampyrum spectrum* y *Lavia frons* (Goodwin y Greenhall 1961; Wickler y Uhrig 1969).

**2.3.2. Altringham (1998).** Propone su clasificación basándose en la categorización realizada por Clutton-Brock (1989) para mamíferos. Esta nueva clasificación es específica para el Orden Quiróptera. Este autor reconoce que las características sociales y ecológicas de las hembras son las responsables de las estrategias de apareamiento que han evolucionado en los machos, por lo que la clasificación se basa en el cuidado parental que uno o ambos progenitores den a

la cría y en segunda instancia, de los factores ecológicos y el número de individuos que determinan la composición de los grupos de hembras. Los grupos se dividen en:

*1. Cuidado parental por parte de ambos progenitores (monogamia obligada)*

Los machos se aparean y permanecen con una sola hembra por lo menos por un periodo reproductivo. Este tipo de comportamiento se da cuando es muy difícil que la cría sobreviva sin la ayuda del macho o cuando el éxito en la crianza depende significativamente de la ayuda del macho. Es poco lo que se conoce de este tipo de comportamiento en murciélagos, pero es probable que *Hipposideros beatus* y *Rhinolophus sedulus* muestren este tipo de sistema de apareamiento (Heller *et al.* 1993), así como *Lavia frons* y *Vampyrum spectrum* (Vehrencamp *et al.* 1977).

*2. Cuidado parental sólo por parte de la hembra*

Todas las demás clasificaciones se dan cuando el macho es dispensable para la crianza, por lo que éste es capaz de buscar otras hembras para aparearse. Surgen dos factores de importancia para categorizar: el ámbito hogareño y el comportamiento social de las hembras.

- *Ámbito hogareño defendible*

Si el ámbito hogareño de las hembras es defendido por el macho, aparecen 3 sistemas de clasificación que dependen del tamaño del grupo de hembras. Si el grupo de hembras es muy grande lo puede defender más de un macho.

- a) Monogamia facultativa (poliginia facultativa)*

- Formado por una sola hembra.

- b) Harén*

- Formado por un grupo reducido de hembras (4-25) y un macho.

- c) Grupo con varios machos y hembras*

- Formado por grupos con muchas hembras en el que los machos se dedican a defender territorios. Este tipo de sistema todavía no cuenta con ejemplos en el Orden Quiróptera.

- *Ámbito hogareño no defendible*

Si las hembras son muy móviles o su territorio muy amplio para defenderlo, la estabilidad del grupo es la siguiente determinante.

*a) Grupo con hembras estables*

Grupo de hembras que permanecen juntas por varios años, se reconocen 2 sistemas: el primero se encuentra formado por un grupo pequeño de hembras defendidas por un macho (harén) y el segundo se conforma por varias hembras y machos en el que los machos defienden a las hembras sobre los territorios.

*b) Grupo con hembras inestables*

Se puede dividir en 3 sistemas: el primero se encuentra formado por un grupo pequeño de hembras defendido por un macho (harén), el segundo se da cuando los machos defienden pequeños territorios dentro de los ámbitos hogareños de las hembras (territorios de apareamiento), el tercero se compone de una serie de estrategias variables, como lo son la formación de leks, la defensa de harenes y territorios temporales, la defensa de individuos y finalmente, si las hembras son impredecibles, la búsqueda de las mismas para aparearse, esta última estrategia nunca se ha observado en murciélagos, pero se considera que puede llegar a ocurrir.

**2.3.3. McCracken y Wilkinson (2000).** Categorizan los sistemas de apareamiento basándose en las asociaciones para copular de machos y hembras, los sitios en los que los mismos perchan, así como en la estabilidad y temporalidad de estas asociaciones, realizando la siguiente clasificación:

*1. Un macho / Varias hembras (poliginia)*

Este grupo se distingue en que un macho defiende y se aparea con un grupo de hembras. Este sistema es el más común en el Orden, ha sido reportado el uso del mismo en más de 30 especies y se cree que la mayoría de estas forman harenes, se subdivide en:

- *Harén anual con estabilidad en la composición de las hembras*

Es un grupo de hembras muy estable que permanece unido por varios años, como es el caso de *Phyllostomus hastatus* con una estabilidad del 87%, y con un éxito en la paternidad del macho defensor del 60 al 90% (McCracken y Bradbury 1977; McCracken y Bradbury 1981). Por otro lado, *Tadarida pumila* muestra una estabilidad del 70% (McWilliam 1988) y *Noctilio leporinus* muestra relaciones estables que duran 2 o más años (Brooke 1997). En muchas de las especies aquí clasificadas el reemplazo del macho ocurre sin romper la asociación de las hembras. Todos los conglomerados de machos "solteros" pueden perchar en el mismo sitio como es el caso de *P. hastatus*, *N. leporinus* y *Coleura afra*, aunque McWilliams (1987) reporta

que los machos solteros en *C. afra* y *Myotis bocagei* comúnmente se encuentran perchando aparte.

- *Harén anual con menor estabilidad en la composición de las hembras*

Las especies pertenecientes a este grupo muestran una composición menos estable, en el que se observan frecuentemente a hembras moviéndose entre grupos distintos, como por ejemplo el caso de *Artibeus jamaicensis* (Morrison 1979; Morrison y Handley 1991; Kunz *et al.* 1983; Ortega y Arita 1999; Ortega y Arita, 2000), *Phyllostomus discolor* (Bradbury 1977; Wilkinson 1987), *Carollia perspicillata*, (Williams 1986; Fleming 1988) *Tylonycteris pachypus* y *Tylonycteris robustula* (Medway 1969; Medway y Marshall 1972; Bradbury 1977). También se han reportado grupos con varios machos y varias hembras en *T. pachypus* y *T. robustula*, pero únicamente en los meses después de la lactancia, lo que sugiere que se trata de machos juveniles (Medway y Marshall 1972). Grupos de machos solteros, o simplemente machos solteros, han sido reportados en el mismo sitio de percha que grupos de hembras en *A. jamaicensis* (Ortega y Arita 1999), *C. perspicillata* y *S. bilineata*, aunque es probable que las hembras se apareen con más de un macho, es frecuente encontrarlas con el mismo macho. *Cynopterus sphinx* en la India presenta dos periodos anuales de nacimientos que coinciden con los dos periodos anuales de construcción de tiendas por parte de los machos residentes, aunque es sencillo que la composición de los harenes en esta especie cambie (Balasingh *et al.* 1995). *Pteropus tonganus* defiende sus sitios de percha con marcas de olor e interacciones agresivas, mientras que los grupos de machos solteros y machos solitarios perchán en los alrededores de la colonia. *Pteropus mariannus* en Guam y en el norte de las Islas Marianas, muestra un sistema de apareamiento muy similar a *P. tonganus*. *Miniopterus australis* también muestra este tipo de sistema de apareamiento (Medway 1971).

- *Grupos estacionales de un macho / varias hembras*

Un gran número de especies templadas, al igual que muchas especies tropicales, muestran una estructura social de 3 fases anuales llamada “el ciclo de regiones templadas”. La fase consiste en asociaciones de sexos mixtos en invierno, en el cual generalmente están invernando; la segunda fase muestra una segregación de sexos en la época de nacimientos y finalmente una tercera fase en la que de nueva cuenta existen grupos mixtos para el periodo de apareamientos. Antes se pensaba que los apareamientos eran de forma azarosa y promiscua para todas las especies; sin embargo, ahora se sabe que muchas especies de zonas templadas se aparean en asociaciones de un macho con acceso a varias hembras. *Nyctalus noctula*,

*Pipistrellus nathusii* y *Pipistrellus pipistrellus* presentan este tipo de asociaciones, con la defensa de territorios temporales para el apareamiento y cierta fidelidad a los sitios de percha, Se creía que *Ectophylla alba* se apareaba en harenes estacionales (Brooke 1990), después de que las crías nacían en abril, se separaban en pequeños grupos formados de madres con crías con un macho o en grupos de machos solteros. Sin embargo Rodríguez *et al.* en 2006 demostraron que esto no es cierto ya que en la especie *E. alba* tanto el macho como la hembra participan en la construcción de la tienda por lo que el macho no defiende ningún tipo de territorio ni presenta un comportamiento tipo harén. Esta situación aún no es clara para otras especies de murciélagos que también construyen tiendas.

- *Otros grupos de un macho / varias hembras*

La formación de harenes se ha reportado en al menos otras 13 especies de murciélagos tropicales, aunque no se conocen datos precisos de estas especies, como el tiempo que duran las asociaciones o la composición de los grupos. Muchos de estos estudios han sido realizados en cautiverio por lo que no se sabe con exactitud si muestran el mismo comportamiento en libertad. En esta clasificación podemos encontrar a *Pteropus seychellensis* (Cheke y Dahl 1981), *Uroderma bilobatum* (Lewis 1992) y *Otomops martiensseni*, que muestra un dimorfismo sexual y percha de hembras espaciada en Durban, África del Sur mientras que en Kenya la misma especie no presenta ningún tipo de dimorfismo sexual y perchan muy juntos en cuevas (Mutere 1973; Richardson y Taylor 1997).

## 2. *Grupos de varios machos / Varias hembras (poliginia o sistema promiscuo)*

En este tipo de sistemas los machos se establecen en sitios de percha donde muestran un comportamiento dominante o territorial. Los machos ubicados en los sitios de percha preferenciales tendrán mayor acceso a las hembras y mayor probabilidad de aparearse. Los machos territoriales a menudo producen llamados o algún tipo de comportamiento para atraer a las hembras o para ahuyentar a los machos o para marcar a la hembra, al territorio o a ellos mismos con secreciones glandulares. Otro tipo de comportamiento en este sistema se presenta cuando machos y hembras perchan juntos en grupos mixtos, en los que los machos establecen territorios para aparearse fuera del sitio de percha de la colonia.

- *Grupos poligínicos estacionales de varios machos / varias hembras*

En este tipo de grupos se observa que los machos establecen pequeños territorios dentro del sitio de percha, los cuales son visitados por las hembras por cortos periodos de tiempo, las

hembras visitan a distintos machos durante este período y los machos pueden moverse de territorio como es el caso de *Myotis myotis*. Los machos muestran distintos comportamientos para atraer a las hembras como vocalizaciones, marcas de olor a los territorios y a las hembras, e interacciones agresivas entre machos. Los testículos aumentan de tamaño en muchas especies de murciélagos con el comienzo de la época reproductiva. *Tadarida brasiliensis* presenta un comportamiento promiscuo, marca sus territorios con las secreciones de glándulas gulares y presenta dos comportamientos al momento de aparearse: el primero cuando sujeta a la fuerza a la hembra y se aparea con ella mientras vocaliza y el segundo cuando se acerca calladamente a una hembra y se aparea con ella sin ninguna reacción aparente por parte de la hembra y sin ninguna vocalización por parte del macho. Un macho puede presentar ambos comportamientos durante la temporada de cópula. (McWilliam 1990; Findley 1993; Krutzsch *et al.* 2002; Keeley y Keeley 2004).

- *Grupos anuales de varios machos / varias hembras*

Este tipo de sistemas se localizan en sitios donde el alimento es muy abundante, las hembras parecen ser estables con alguna nueva hembra entrando al grupo cada 2 años aproximadamente y los machos cambian de grupos frecuentemente. Las crías hembras son reclutadas en el grupo de las madres mientras los jóvenes machos se dispersan (Wilkinson 1985). El comportamiento de estos grupos es muy parecido al harén, a diferencia de que en este caso son muchos machos los que defienden el territorio. *Desmodus rotundus* presenta este tipo de comportamiento formando grupos de 8 a 12 hembras con 2 a 10 machos que pelean entre sí por la posición más alta en las cuevas en las que perchan, ya que se ha observado que estas posiciones corresponden a los machos con mayores probabilidades para aparearse, además de que presentan una formación grupal en la que se comparte el alimento (Wilkinson 1985). *Rhynchonycteris naso*, así como *Peropteryx kappleri* y *Balantiopteryx plicata* presentan este tipo de comportamientos aunque se sospecha que *P. kappleri* puede ser monógamo, ya que se ha observado en grupos de solamente 1 o 2 parejas de adultos (Bradbury y Vehrencamp 1976).

- *Grupos de varios machos / varias hembras que se aparean fuera del sitio de percha*

Los machos frugívoros de distintas zonas paleo tropicales establecen sitios en los que despliegan comportamientos para atraer a las hembras en donde éstas se acercan al macho para aparearse con él. *Hypsignathus monstrosus* es el caso más documentado, este murciélago

se aparean formando leks. Los leks se caracterizan por la ausencia de cuidado parental por parte del macho, la zona de apareamiento es bastante más pequeña que el ámbito hogareño de ambos (machos y hembras), los territorios de los machos no tienen ningún tipo de recurso y las hembras tienen la oportunidad de seleccionar al macho. Para esta especie existe una fuerte selección sexual, ya que muestra el dimorfismo sexual más extremo de todas las especies de murciélagos.

### 3. *Un macho / Una hembra (Monogamia)*

Este tipo de comportamiento se ha reportado en más de 15 especies de murciélagos. Se caracteriza por el establecimiento de una relación prolongada como pareja y por cuidado parental por parte de ambos progenitores. Las únicas 2 especies confirmadas para esta clasificación después de estudios detallados son *Vampyrum spectrum* y *Lavia frons* ya que muestran cuidado parental.

En *Vampyrum spectrum*, al menos un adulto se queda en el sitio de percha con las crías o jóvenes, mientras los demás murciélagos forrajean. Los murciélagos que salen a alimentarse traen presas al refugio y muchas veces la energía contenida en estas presas puede exceder las necesidades del individuo que permaneció cuidando a los jóvenes y crías (Vehrencamp *et al.* 1977). En *L. frons*, los juveniles permanecen asociados cercanamente con ambos padres en el sitio de percha y en la zona de alimentación por más de 50 días (Vaughan y Vaughan 1987). Probablemente durante este periodo de cuidado las crías aprenden a forrajear.

## 2.4. Selección Sexual

Darwin (1871) definió a la selección sexual como la selección que ocurre dentro de un sexo como resultado de la competencia entre miembros de ese sexo, para reproducirse con miembros del otro sexo, éste es un modelo evolutivo que modela los mecanismos anatómicos, fisiológicos y de comportamiento que tienen lugar en el proceso de obtener pareja. Propone también 2 mecanismos de selección sexual, llamados, elección de la hembra y combate macho – macho (Wilkinson 2001; Shuster y Wade 2003).

- Combate macho – macho por apareamientos

En las propias palabras de Darwin, la selección sexual “. . . depende, no de una lucha por la existencia, sino de una lucha entre los machos para poseer a las hembras; el resultado no es la muerte para el perdedor, sino pocas o ninguna cría“ (Darwin 1871). Durante la temporada de

apareamientos, los machos establecen territorios y/o se enfrentan en combates prolongados cuerpo a cuerpo (Shuster y Wade 2003).

- Elección por parte de la hembra

Las hembras exhiben preferencias en el apareamiento hacia diferentes tipos de machos (Darwin 1871), éstos pueden mostrar ornamentos o características exageradas y los machos más seleccionados por las hembras son los que pasarán estos caracteres a futuras generaciones; es decir, los que tendrán mayor éxito reproductivo (Schuster y Wade 2003).

### **2.4.1. Estrategias que actúan en la selección sexual**

#### *1. Scramble*

Consiste en encontrar a la pareja y aparearse antes de que los rivales lo hagan (Andersson e Iwasa 1996), este tipo de estrategia se puede observar de dos formas:

- Los machos se tornan reproductivamente activos antes que las hembras.
- Una localización rápida de las posibles parejas, la cual se ve favorecida por un alto desarrollo de los órganos sensores y locomotores.

#### *2. Rivalidad Continua*

Se define como la habilidad que muestran algunas especies de permanecer activos sexualmente por un largo periodo de tiempo, lo que ocasiona que se incrementen el número de apareamientos que un individuo puede tener (Andersson e Iwasa 1996).

#### *3. Contienda*

Esta estrategia se observa por lo general en machos, se presenta una pelea entre 2 individuos del mismo sexo que desean aparearse (Andersson e Iwasa 1996). Por lo general los individuos más fuertes desarrollan modificaciones corporales para tener una ventaja sobre los rivales mientras que los más débiles desarrollan mecanismos alternativos para tener acceso al apareamiento evitando una contienda. (Caballero 2004).

#### *4. Coerción*

En esta estrategia los machos utilizan la fuerza para aumentar sus oportunidades de apareamiento (Andersson e Iwasa 1996). Algunos ejemplos de este tipo de comportamientos pueden ser la cópula forzada, la intimidación y el infanticidio (Eberhard 1996).

### 5. Elección de pareja

En esta estrategia se observan despliegues de conductas y morfologías por parte de los machos para estimular a la hembra y lograr que esta acceda a aparearse (Kirkpatrick 1982). Algunas veces el estímulo se observa en la oferta de territorios, alimento y sitios de anidamiento o percha (Eberhard 1996).

### 6. Competencia espermática

Este tipo de estrategia se observa cuando la hembra copula con muchos machos en un corto lapso (Gomendio y Roldan 1993; Andersson e Iwasa 1996; Eberhard 1996; Shuster y Wade 2003). En algunas especies se pueden observar estrategias como remover el esperma de otros machos del tracto reproductivo de la hembra (Waage 1979) o tapones vaginales para impedir los esfuerzos copulatorios de machos subsecuentes que se apareen con la hembra (Gwynne 1984).

### **2.5. Biología reproductiva de *Leptonycteris yerbabuena*** (Martínez y Villa-R 1940)

Los ciclos de vida de las especies (así como su reproducción y migración) *Leptonycteris yerbabuena* y *Leptonycteris nivalis* son similares, por lo que los cambios estacionales al causar una variación en la disponibilidad de los recursos alimenticios afecta a ambas (Wilson 1979; Hensley y Wilkins 1988; Schmidly 1991; Valiente-Banuet *et al.* 1996; Arita 1997; Ceballos *et al.* 1997; Petit 1997; Martino *et al.* 1998; Tellez 2001; Caballero 2004). Ya que no hay muchos estudios sobre *L. nivalis*, a diferencia de *L. yerbabuena*, que ha sido ampliamente estudiado, a continuación se mencionan algunos de los aspectos conocidos de la biología reproductiva de ésta con el propósito de establecer una comparación entre ambas especies.

Se ha descrito que la especie realiza una migración anual en primavera desde México hasta el suroeste de Estados Unidos donde forma colonias de maternidad durante unos pocos meses para regresar a México (Arita 1991, Cockrum y Petryszyn, 1991, Wilkinson y Fleming 1996). Sin embargo recientemente se ha propuesto que las poblaciones que residen bajo los 21 grados latitud norte son residentes de la zona que habitan o realizan pequeñas migraciones, mientras que las poblaciones que se desarrollan encima de los 23 grados de latitud norte migran latitudinalmente (Rojas-Martínez *et al.* 1999, Stoner *et al.* 2003).

La especie muestra una segregación de los sexos durante la temporada de gestación, la cual tiene una duración de 5 a 6 meses, por lo que las crías nacen en el mes de mayo al norte del

país (Ceballos *et al.* 1997; Petit 1997; Martino *et al.* 1998; Fleming y Nassar 2002), mientras que otras poblaciones de la especie tienen a sus crías en los meses de diciembre y enero en los estados del centro y sur de México (Stoner *et al.* 2003). Para minimizar el gasto de energía durante esta temporada, así como la de lactancia, las hembras se refugian en cuevas de temperaturas elevadas (33° y 34°C) (Martino *et al.* 1998; Fleming y Nassar 2002). El periodo de lactancia dura 2 meses, y el destete de las crías coincide con el pico máximo de floración de los cactus (Valiente-Banuet *et al.* 1996; Petit 1997; Martino *et al.* 1998; Fleming y Nassar 2002).

Algunos autores proponen que *L. yerbabuenae* presenta un ciclo monoéstrico estacional en el Estado de Jalisco (Ceballos *et al.* 1997), en el norte de Venezuela (Martino *et al.* 1998) y en la isla Caribeña de Curaçao (Petit 1997). Wilson (1997), así como Ceballos (*et al.* 1997), observó que el tamaño de los testículos de la especie aumentaba en los meses de octubre a diciembre y transcurridos estos meses los testículos decrecían y permanecían de esta forma el resto del año. El apareamiento de esta especie sucede a finales de noviembre y principios de diciembre (Ceballos *et al.* 1997, Martino *et al.* 1998, Téllez 2001). Sin embargo otros autores proponen que la especie muestra un patrón reproductivo poliéstrico bimodal (Sanchez y Romero 1995, Rojas-Martínez 1996).

## 2.6. Descripción de la especie

### 2.6.1. Clasificación taxonómica

**Phylum:** CHORDATA

**Subphylum:** VERTEBRATA

**Clase:** MAMMALIA

**Subclase:** THERIA

**Orden:** QUIRÓPTERA

**Suborden:** MICROQUIRÓPTERA

**Familia:** PHYLLOSTOMIDAE

**Subfamilia:** GLOSSOPHAGINAE

**Género:** *Leptonycteris*

**Especie:** *Leptonycteris nivalis*



**Figura 2.** *L. nivalis* (Foto: Tania González)

### 2.6.2. *Leptonycteris nivalis*

Debido al delgado y alargado cráneo, también a la forma de su lengua que es larga y angosta, este murciélago recibe el nombre *Leptonycteris* proveniente del Griego *leptos* que significa

“delgado y *nycteris* “murciélago”. El primer espécimen encontrado proviene de la línea de nieve del Pico de Orizaba, razón por la cual recibe el nombre específico de *nivalis*, el cual deriva de la palabra *nivis* que significa “nieve” (Pfrimmer y Wilkinson 1988).

*Leptonycteris nivalis*, el murciélago magueyero mayor, es la especie glossophaginae más grande de México. Es un murciélago de tamaño medio, con una longitud corporal de 70-90 mm. El antebrazo mide de 56 a 61 mm. y un peso de entre 25 y 35 gr. (Reid 1997). El dorso es de color grisáceo, y como otros murciélagos nectarívoros presenta orejas cortas, el hocico es alargado, presenta una hoja nasal pequeña de forma triangular en la punta; la lengua es alargada, extensible, también se observan papilas alargadas (Hall 1981; Nowak y Paradiso 1983; Arita 2005). El uropatagio presenta pelos largos que se extienden más allá del borde y la cola no es visible ya que se forma a partir de 3 vértebras fusionadas internamente (Caballero 2004). Presenta un total de 30 piezas dentarias, su fórmula dentaria es: i 2/2, c 1/1, p 2/3, m 2/2, presenta incisivos bien desarrollados en el maxilar inferior y carece del tercer molar (Pfrimmer y Wilkins 1988). Schmidly (1991) reporta la presencia de helmintos orales en el segundo y tercer molar que ocasionan lesiones dentales, esta característica no se ha observado en ninguna de las especies afines. *L. nivalis*, en comparación con *Leptonycteris yerbabuena*, es de mayor tamaño y su pelaje es más claro, así como la membrana interfemoral que es más peluda y amplia (Pfrimmer y Wilkins 1998). En estado silvestre se ha observado que su longevidad es de al menos 10 años (Davis 1974).

### **2.6.3. Distribución**

Su distribución está restringida a América del Norte, desde el sur de Texas y Nuevo México, donde se establece del mes de junio al mes de agosto, hasta el centro de México, donde permanece durante el invierno (Schmidly 1977; Arita 1991; U. S. Fish and Wildlife Service, 1994; Reid 1997), para luego migrar hacia el Norte, donde se reproduce y establece colonias de maternidad. Los reportes indican que a Estados Unidos llegan muy pocos machos, lo que puede indicar una segregación de sexos en la especie (Schmidly 1991). Se ha sugerido que la especie migra hasta Guatemala; sin embargo, Arita y Humphrey (1991) consideran que los ejemplares colectados en ese país son probablemente *L. yerbabuena*.

En México se encuentran distribuidos en los estados de Coahuila, Durango, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Nuevo León, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Sinaloa, Tamaulipas, Zacatecas y el Distrito Federal (Arita, 1991; U. S. Fish and Wildlife

Service, 1994). La mayoría de los ejemplares colectados se obtuvieron de localidades que se encuentran entre los 1,000 y 2,200 msnm, (U. S. Fish and Wildlife Service 1994), a excepción de una colonia reportada por Koestner en 1941, localizada a 3,780 msnm. en Nuevo León (Arita 1991).

#### **2.6.4. Hábitat**

*L. nivalis* ocupa una gran variedad de hábitats, desde zonas templadas hasta tropicales y desérticas, principalmente en áreas de transición entre bosque de pino y bosque tropical caducifolio. (Arita 1991; U. S. Fish and Wildlife Service, 1994; Reid 1997). Otra zona de transición en donde se localiza principalmente es el área entre el bosque de encino y coníferas y las zonas con bosque tropical caducifolio (Pfrimmer y Wilkins 1988; Arita 1991; Reid 1997). La temperatura media anual de los sitios en los que se distribuye la especie es de 20°C (Arita 1991).

#### **2.6.5. Alimentación**

Para la Cueva del Diablo se reporta que el polen del cazahuate (*Ipomoea arborescens*) es dominante en las muestras de pelo y excretas recolectadas de la especie durante su estancia en esta cueva. Su estancia coincide con la floración del cazahuate en la zona (noviembre a enero) por lo que esta planta constituye una fuente de alimento abundante y constante durante la estancia de los murciélagos en Tepoztlán (Sánchez 2004).

#### **2.6.6. Hábitos**

*L. nivalis* es una especie que forma colonias, las cuales generalmente se refugian en cuevas, minas, túneles y, ocasionalmente, en edificios, alcantarillas y huecos de árboles (Pfrimmer y Wilkins 1988; Reid 1997). Generalmente las colonias de reproducción son muy sensibles y pueden ser perturbadas, e inclusive destruidas, con el menor esfuerzo (U. S. Fish and Wildlife Service 1994).

Algunas de las cuevas en las que se ha observado a la especie albergan colonias de miles de individuos, estos refugios son compartidos con otras especies de murciélagos, como *Corynorhinus townsendii*, *Myotis thysanodes* y *Myotis volans* en Texas (Pfrimmer y Wilkins 1988; Fleming y Nassar 2002). En México se ha observado que también comparte sus refugios con especies como *Desmodus rotundus* y *Pteronotus parnelli* (Hoffman *et al.* 1986; Santos y Arita 2002).

Se asume que las fluctuaciones en el número de murciélagos de esta especie responde a la disponibilidad de alimentos (Easterla 1972; Schmidly 1991; Fleming y Nassar 2002) y sus movimientos migratorios siguen los “corredores de néctar” (Fleming, et. al., 1993), migrando hacia el norte para regresar al sur en el otoño (Moreno, et al. 2000). Durante la época de migración se ha observado una segregación de sexos, ya que rara vez los machos se encuentran en las regiones del extremo norte de su distribución (Easterla 1972; Schmidly 1991; Fleming y Nassar 2002).

### **2.6.7. Reproducción**

La especie presenta un patrón reproductivo monoéstrico (Téllez 2001). Wilson (1979) menciona que es probable que la especie presente un patrón poliéstrico bimodal, pues en ocasiones en Veracruz, se ha mostrado una segunda preñez. Al respecto Téllez (2001) opina que los organismos analizados probablemente pertenecen a la especie *L. yerbabuena*, ya que no se ha encontrado esta evidencia en trabajos posteriores.

### **2.6.8. Estado de conservación**

Ciertos análisis sugieren que las poblaciones de *L. nivalis* han sufrido una reducción en números en los últimos 30 años (Jones 1976; Wilson et. al. 1985), probablemente debido a actividades humanas. El murciélago magueyero mayor se enlistó como especie en peligro en 1988 por el Departamento de Parques y Vida Silvestre de Texas. El Departamento de Caza y Pesca de Nuevo México enlistó a *L. nivalis* en peligro en 1990. Actualmente esta especie se clasifica como amenazada en la Norma Oficial Mexicana NOM-ECOL-059-2001 (SEDESOL 2001; Santos y Arita 2002) desde 2001. En 1994 se aprobó el “Plan para la recuperación del murciélago magueyero mayor, *Leptonycteris nivalis*” entre México y los Estados Unidos, donde se encuentran enumerados algunos de los pasos que se deben seguir para lograr cambiar la categoría de riesgo de la especie a una más baja (U. S. Fish and Wildlife Service 1994).

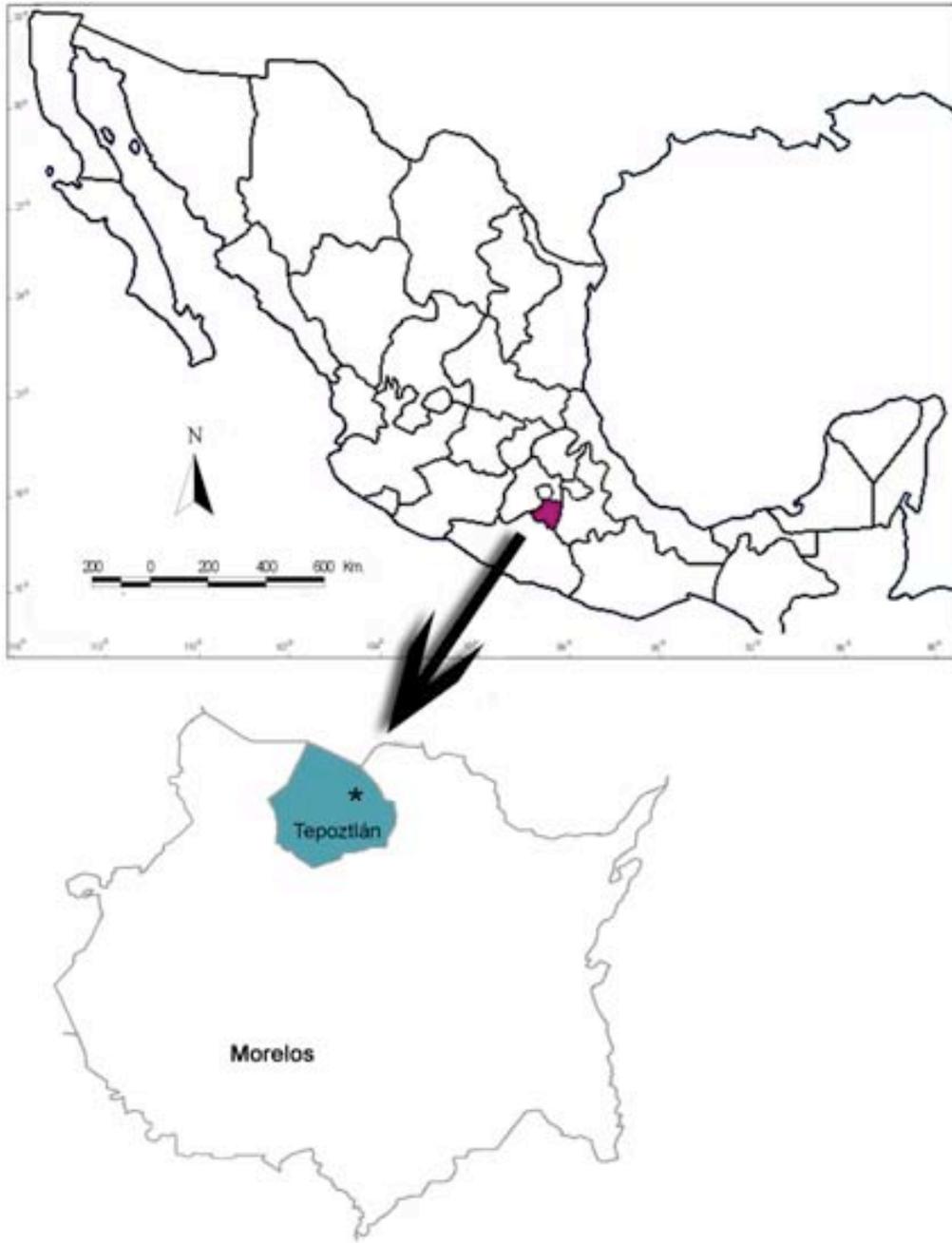
Sin embargo, no se ha realizado ningún estudio en el que se detallen los factores específicos que afectan la abundancia, reproducción y crecimiento de la especie, especialmente considerando que éstos están muy relacionados con la disponibilidad de alimento y las condiciones del sitio de percha (Arita y Martínez del Río 1990).

Hasta el momento, el único refugio que se conoce como lugar de apareamiento en México, para la especie, *L. nivalis*, es la Cueva del Diablo, Tepoztlán. En ésta cueva se aparean para más adelante establecer colonias de maternidad. Razón por la cual es de suma importancia para la especie (Caballero 2004).

## **2.7. Descripción de la zona de estudio**

### **2.7.1. Localización**

El municipio de Tepoztlán se localiza en el Estado de Morelos, en la parte central de la República Mexicana. Colinda al norte con el Distrito Federal, al sur con los municipios de Yautepec y Huitepec, al este con los de Tlayacapan y Tlanepantla y al oeste con los de Cuernavaca y Huiitzilac (Hoffman *et al.* 1986). Presenta una variación altitudinal que varía de los 1,400 hasta 3,000 msnm. (Téllez 2001). Se ubica entre los 18° 53' 20" y 19° 05' 30" de latitud Norte y los 99° 02' y 99° 12' 55" de longitud (Caballero 2004). Pertenece a la provincia fisiográfica del eje Neovolcánico y a la subprovincia de los valles y provincias Anáhuac, en el que destacan la Sierra Volcánica del Ajusco, el volcán Chichinautzin y la Sierra del Tepozteco (Secretaría de Gobernación 1988; INEGI 2006). Tiene una superficie de 242.646 kilómetros cuadrados, cifra que representa el 4.89 % total del estado (INEGI 2000).

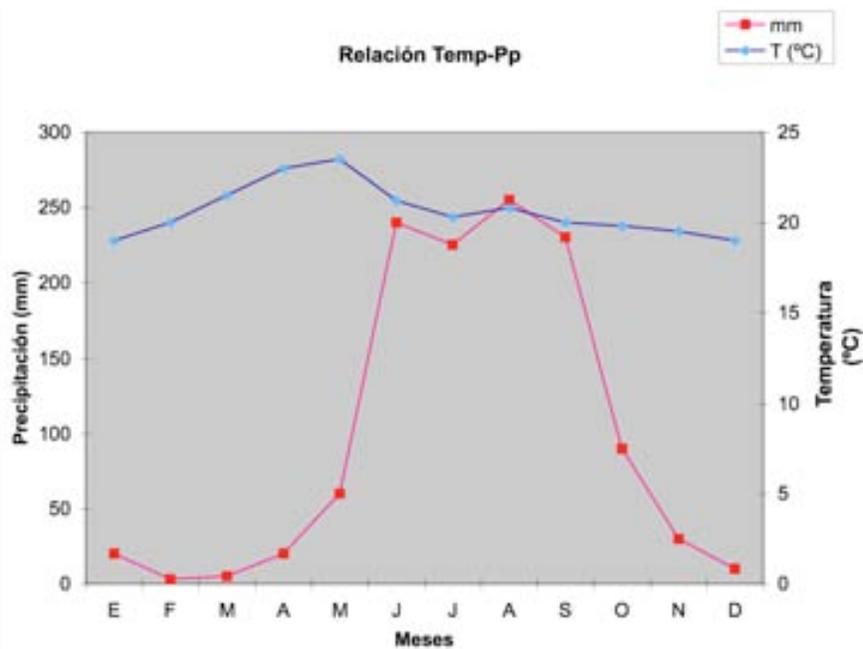


**Figura 3.** Localización geográfica del municipio de Tepoztlán en el Estado de Morelos, México. El asterisco (\*) muestra la ubicación de la Cueva del Diablo.

### 2.7.2. Clima

Tepoztlán presenta distintos climas, debido a la variada topografía que muestra el municipio, entre los cuales se encuentran: el conocido como semicálidos subhúmedos, que se presenta entre los 1, 200 y 1,500 msnm, la temperatura media anual es de 19.9°C. y la máxima es de

casi 24°C presente en los meses de abril y mayo; mientras que la temperatura mínima se presenta en el mes de diciembre y es de 17.1°C, se presentan lluvias en verano con una precipitación media anual de 1,463.2 mm, la precipitación más baja se da en los meses de febrero y diciembre mientras que la máxima se presenta en junio (García 1986; INEGI 2006). El segundo clima que prevalece, es el conocido como templado subhúmedo, y este tipo de clima se presenta a una altura de 1,600 a 1,800 msnm. La temperatura media anual varía de los 12° a los 18°C presentándose las temperaturas más bajas en el mes de enero y las más altas en los meses de abril y mayo. La lluvia se presenta en verano, con una precipitación media anual mayor de 800 mm. (García 1986; Secretaría de Gobernación 1988; INEGI 2006).



**Figura 4.** Diagrama de la relación entre temperatura (en grados centígrados) y precipitación (en milímetros) del municipio de Tepoztlán Morelos, México (INEGI 2006).

### 2.7.3. Fauna

En el Municipio de Tepoztlán prevalece la siguiente fauna:

**Mamíferos:** *Bassariscus astutus* (cacomixtle), *Canis latrans* (coyote), *Conepatus mesoleucus* (zorrillo), *Dasyus novemcinctus* (armadillo), *Desmodus rotundus* (vampiro), *Didelphis virginianus* (tlacuache), *Spermophilos variegates* (ardillón), *Leptonycteris nivalis* (murciélago magueyero), *Lynx rufus* (gato montés), *Mephitis macroura* (zorrillo), *Mustela frenata* (comadreja), *Myotis velifer* (murciélago), *Myotis californicus* (murciélago), *Nasua nasua* (tejón), *Neotomodon alstoni* (ratón de los volcanes), *Neotoma mexicana* (rata de campo),

*Pappogeomys merriami* (tuza), *Procyon lotor* (mapache), *Pteronotus parnellii* (murciélago bigotudo), *Puma concolor* (puma), *Sciurus cunicularius* (ardilla), *Tadarida brasiliensis* (murciélago de cola libre) y *Urocyon cinereoargenteus* (zorra), entre otras (Hoffmann *et al.* 1986; Secretaría de Gobernación 1988; Sedue 1989 y 1990).

**Aves:** *Amazilia beryllina* (colibrí), *Bubo virginianus* (gran búho cornado), *Campylorhynchus megalopterus* (matraca barrada), *Cassidix mexicanus* (urraca), *Cathartes aura* (zopilote), *Colinus virginianus* (codorniz), *Cyrtonyx montezumae* (codorniz arlequín), *Dendrortyx macroura* (gallina de monte), *Ergaticus ruber* (chipe rojo), *Falco sparverius* (halcón cernícalo), *Oriturus superciliosus* (gorrión serrano cachetioscuro) *Streptoprocne semicollaris* (bencejo), *Turdus migratorius* (primavera), *Xenospiza baileyi* (gorrión serrano) y *Zenaida macroura* (huilota), entre otras (Hoffmann *et al.* 1986; Secretaría de Gobernación 1988; Sedue 1989 y 1990).

**Reptiles y anfibios:** *Bufo sp.* (sapo), *Crotalus triseriatus* (víbora de cascabel), *Crotalus transversus* (víbora de cascabel de bandas), *Ctenosaura pectinata* (iguana negra), *Kinosternon integrum* (tortuga Casquito), *Phrynosoma sp.* (camaleón), *Pseudoeurycea altamontana* (salamandra), *Rhyacosiredon zempoalensis* (ajolote), *Sceloporus aeneus* (lagartija) y *Sceloporus horridus* (lagartija), entre otras (Hoffmann *et al.* 1986; Secretaría de Gobernación 1988; Sedue 1989 y 1990).

#### **2.7.4. Vegetación**

El municipio de Tepoztlán ocupa un área montañosa y otra plana, la cual cuenta con 7,265 hectáreas de bosque, conocidas como el parque nacional “El Tepozteco”, mismo que fue creado por decreto presidencial por el entonces presidente Lázaro Cárdenas, el día 22 de enero de 1937, destinándose a la conservación y protección de la flora y fauna silvestre y también de las joyas arqueológicas de la comarca (INEGI 2000).

La flora de la sierra de Tepoztlán muestra una vegetación muy amplia, ya que abarca la zona de transición entre las formaciones de perennifolias subtropicales y de zona templada (encinar, pinar) y las caducifolias propiamente tropicales (monte mojino) (Hoffmann *et al.* 1986).

Principalmente se trata de una zona de bosque de pino y encino, así como una parte de selva baja caducifolia. Está representada por *Quercus sp.* (encinos) mezclados con arbustos xalapenses (madroñosos) y diversas leguminosas (mimosas y acacias) en el estrato arbustivo y numerosas compuertas en el herbáceo, aunque conforme se desciende por las barrancas es

fácil encontrar amates amarillos, en la parte baja del monte cactáceas, junto a helechos y musgos y la seca que se inicia entre 1700 y 1800 metros de altitud, está condicionada por la humedad y la profundidad del suelo (Secretaría de Gobernación 1988).

### **2.7.5. Tipos de ecosistemas**

#### *1. Bosque de pino abierto y cerrado*

Se caracteriza por la presencia del género *Pinus spp.* Corresponde a un porcentaje mayor al 80 %. En el municipio de Tepoztlán se encuentra en las montañas de Suchio Chico, Suchio Grande y Otlayuca. Su distribución presenta un clima con una temperatura media anual que fluctúa entre 12° – 18°C y en altitudes entre 2,500 y 4,000 metros sobre el nivel del mar. Las especies de pino de mayor valor económico, por su aprovechamiento con fines maderables, son: *Pinus montezumae*, *P. pseudostrobus*, *P. hartwegii*, *P. michoacana*, *P. oocarpa*, *P. leiophylla*, *P. pringlei* y, en menor frecuencia, *P. teocote* y *P. ayacahuite*. El bosque de pino abierto, de acuerdo a la descripción del inventario forestal periódico, es aquél cuya cobertura de copa oscila entre 10 y 40 %. Las coberturas mayores al 40 % constituyen el bosque de pino cerrado. Esta descripción se ajusta a las condiciones actuales del bosque del Estado (Secretaría de Gobernación 1988).

#### *2. Bosque de oyamel cerrado*

Se encuentra formando por masas puras y asociación con *Pinus spp.* y *Quercus spp.*, a una altitud que fluctúa entre 2,400 y 3,500 msnm, en climas ligeramente húmedos sin estaciones frías y calientes bien diferenciadas, con una temperatura entre 7° y 15°C y una precipitación media anual de 1,000 mm. Su ubicación se confina a los lugares de mayor altura, con laderas protegidas de los vientos y en reducidas áreas dispersas en el municipio de Tepoztlán. En el Estado de Morelos, la especie presente es el *Abies religiosa*. El bosque de oyamel abierto es aquél cuya cobertura de copa oscila entre 10 y 40%. En el bosque de oyamel cerrado es mayor del 40 % (Secretaría de Gobernación 1988).

#### *3. Bosque de pino-encino abierto y cerrado*

Comprende las comunidades mezcladas de los géneros *Pinus* y *Quercus* en proporción diversa, siendo difícil separar un componente de otro debido a la heterogeneidad con que se presenta. Se distribuye en áreas cuyas altitudes varían desde 2,000 hasta 2,500 msnm, con una temperatura media anual que oscila entre 10 y 20°C y una precipitación media anual entre 600 y 1,200 mm. En el municipio de Tepoztlán se ubica en ciertas áreas de San Juan Tlacotenco y

Santo Domingo Ocotitlán. Las combinaciones de las especies, tanto de pino como de encino, varían de acuerdo al suelo y altitud de la región. Las especies más importantes de este tipo de bosque son: *Pinus montezumae*, *p. Pseudostrobus*, *P. Lawsoni*, *P. Leiophylla*, *P. Michoacana*, *P. Oocarpa*, *P.pátula*, *P.pringlei*, *P. rudis*, *P. teocote* y en el caso de los encinos son: *Quercus mexicana*, *Q. crassipes*, *Q. macrophylla*, *Q. rugosa*, *Q. crassifolia* y otras hojosas como *Arbutus xalapensis*, *Tiyras ramirezii* y *Ternstroemia pringlei*. El bosque de pino-encino abierto es aquél cuya cobertura de copa oscila entre 10 y 40 %. En el bosque de pino-encino cerrado la cobertura es mayor a 40 % (Secretaría de Gobernación 1988).

#### 4. Bosque de encino cerrado

Esta asociación vegetal se localiza en las zona montañosas del Estado, junto con los pinares constituye la mayor cubierta vegetal de las áreas de clima templado – frío y semihúmedo. Su distribución corresponde a las mismas zonas en que se ubican los bosques de pino y pino – encino pero en una altitud menor. Uno de los lugares de esta comunidad vegetal de particular importancia es la que se ubica en Tepoztlán, estableciéndose como una clara transición a la vegetación de clima cálido. Las principales especies presentes son: *Quercus castanea*, *Q. crassipes*, *Q. macrophylla*, *Q. aleoides*, *Q. rugosa*, *Q. crassifolia*; asimismo se asocian algunos ejemplares de *Arbutus xalapensis* y en el estrato arbustivo, *Dodonaea viscosa* (Secretaría de Gobernación 1988).

#### 5. Selva baja

Este tipo de ecosistema se caracteriza porque sus componentes arbóreos oscilan en alturas de 4 a 15 metros, más frecuentemente entre 8 y 12 m. Casi todas sus especies pierden sus hojas por períodos largos durante el año. Se ubica principalmente en el Cerro de la Corona y Texcal en el municipio de Tepoztlán y Jiutepec. Sus temperaturas anuales promedio son superiores a 20°C y sus precipitaciones tienen un promedio de 800 mm., con una temperatura seca que dura de diciembre a junio. Sus principales especies son: *Bursera morelensis* (Cuajote colorado), *Bursera fagaroides* (cuajote), *Bursera copallifera* (copal), *Crescentia alata* (cuatecomate), *Lysiloma divaricata*, *Phoebe tampicensis*, *Acacia farnesiana*, *A. spp.*, *Ficus petiolaris* (amate amarillo), *Guazuma ulmifolia* (cuauhloote), *Acacia cymbispina* (cubata), *Acacia farnesiana* (huizache), *Lysiloma acapulcensis* (tepehuaje) e *Ipomea spp.* (casahuates) (Secretaría de Gobernación 1988).

#### 6. Bosque mesófilo de montaña cerrado

Este tipo de vegetación en el Estado incluye comunidades vegetales clasificadas como “bosque

caducifolio” y “selva mediana con neblina en los meses de junio – agosto” en áreas de transición entre el bosque templado frío y la selva baja caducifolia. Se localiza en Las Mariposas y Ometuzco en los municipios de Tlayacapan, Tepoztlán y Tlanepantla. La altitud en que se desarrolla con más frecuencia es aproximadamente de los 1,500 a los 1,700 metros sobre el nivel del mar. Las principales especies son: *Alchornea spp.*, *Celtis spp.*, *Clusia spp.*, *Ostrya spp.*, *Osmanthus spp.*, *Podocarpus spp.*, *Quercus spp.*, *Alnus spp.*, *Tiyras ramirezii*, y *Ternstroemia pringlei*. Este bosque mesófilo de montaña cerrado presenta coberturas de copa mayor al 40 % (Secretaría de Gobernación 1988).

#### **2.7.6. Formación**

La Sierra de Tepoztlán es un antiguo conglomerado volcánico del Terciario medio que ha sido erosionado y parcialmente cubierto por los eventos posteriores, por lo que adquiere una forma caprichosa y atractiva (INEGI 2000).

#### **2.8. Cueva del Diablo**

La Cueva del Diablo es de origen volcánico y se formó por el paso de corrientes subterráneas de lava que al dejar de fluir, originaron este refugio (Téllez 2001). Ésta se encuentra muy cerca del límite altitudinal del bosque tropical caducifolio para la vertiente del Pacífico (Téllez 2001). La entrada principal de la misma se encuentra aproximadamente a una altitud de 1, 883 msnm, en las coordenadas 19° 01' N y 99° 04' W (Hoffmann *et al.* 1986) dada esta altitud la cueva se encuentra en una zona de transición, según la Secretaría de Gobernación podemos decir que pertenece a un ecosistema del tipo de bosque de encino cerrado (Secretaría de Gobernación 1988). Sin embargo, según mis observaciones aunque hay encinos la vegetación dominante es el cazahuate. La entrada principal de la cueva tiene una altura de 4 m. y presenta una temperatura de 28°C al medio día en verano, la cual se va reduciendo conforme se penetra en la cueva hasta llegar a una temperatura menor a los 16°C. El suelo en la zona en la que se percha *L. nivalis* presenta acumulación de guano y el pH es de 5 a 6 (Hoffmann *et al.* 1986).<sup>1</sup>

---

<sup>1</sup> Ver Anexo 1

### 3. JUSTIFICACIÓN

---

El murciélago magueyero mayor *Leptonycteris nivalis*, es uno de los más importantes polinizadores del agave, razón por la cual es de suma importancia para la biodiversidad y economía del país. Este mamífero está considerado amenazado, se cree que por el deterioro de sus refugios y la reducción de la disponibilidad de recursos alimentarios. Al entender de manera más profunda la biología e historia natural de éste Quiróptero, poniendo especial atención en sus hábitos reproductivos, éste aspecto entre otros muchos que se deben estudiar, ayudará para tener el conocimiento necesario para conservar a *L. nivalis*. Hasta el momento el único refugio de cópula conocido de ésta especie en México es la Cueva del Diablo.

## 4. HIPÓTESIS

---

### **Hipótesis General**

- La especie presenta un sistema de apareamiento de tipo promiscuo conformado por grupos multi-machos y multi-hembras durante el periodo reproductivo.

### **Hipótesis Específicas**

- I. La especie no presenta ningún tipo de defensa, ya sea de individuos o territorios.
- II. La especie presenta una proporción de machos mayor que de hembras.
- III. No existe ningún tipo de cortejo por parte de los machos en la especie.

## 5. OBJETIVOS

---

### 5.1. Objetivo General

- Determinar el tipo de sistema de apareamiento que presenta *Leptonycteris nivalis*.

### 5.2. Objetivos particulares

- I. Documentar las fluctuaciones en las proporciones de sexos a lo largo de la estancia de la especie en “La Cueva del Diablo”.
- II. Determinar el periodo durante el cual la especie presenta su temporada de apareamiento.
- III. Describir los agrupamientos de segregación que presenta la especie durante el periodo de apareamiento.
- IV. Documentar los cambios en el tamaño testicular de los machos antes, durante y después de la época de apareamiento.
- V. Documentar los cambios en el peso antes, durante y después de la época de apareamiento para ambos sexos.
- VI. Describir en base a las observaciones de las cópulas, la forma y frecuencia en las que se llevan a cabo.

## 6. MÉTODOS

---

Los humanos y los instrumentos de medición perturban fácilmente a los murciélagos de ésta especie. La falta de iluminación en los sitios de percha, es otro factor que afecta que ésta especie haya sido observada. Es por ello que se han probado diversos métodos para observar las actividades que realizan los murciélagos. La literatura menciona que el método, que hasta el momento ha sido más eficaz para realizar esta actividad es la filmación con cámaras de visión nocturna, utilizando a la vez luces infrarrojas, estas luces son vagamente detectadas por los murciélagos y ocasionan menos disturbios en sus actividades que otro tipo de luces (Kerth y König 1996).

### 6.1. Zona de muestreo

Se filmó en la galería principal que presenta una altura máxima de 11 m., aunque hay sitios en los que llega a presentar una altura de 1 m., por lo cual se buscó un sitio de altura media (7 m.) dentro de esta galería en donde se encontraban los grupos de murciélagos; por otro lado, también se realizaron grabaciones en la galería secundaria que presenta una altura de 4.5 m. mientras que se realizaba la captura de los murciélagos en la galería principal.<sup>1</sup>

### 6.2. Diseño de muestreo

Se llevaron a cabo visitas a lo largo de 2 temporadas de estancia de los murciélagos en “La Cueva del Diablo”, estudios previos demuestran que la temporada es del mes de septiembre hasta el mes de febrero. El periodo de cópulas comprende los meses de noviembre y diciembre. Siguiendo los estudios previos, se realizó en los meses de septiembre, octubre, enero y febrero una visita cada dos semanas y en los meses de noviembre y diciembre se realizó una visita cada semana, cada visita tenía una duración de uno a dos días por visita dependiendo del avance obtenido durante el primer día de trabajo. Con la finalidad de abarcar la actividad reproductiva y grupos sociales formados por la especie, así como la hora del día en que presenta su pico de actividad reproductiva, se probaron distintas horas de trabajo al principio de la primera temporada de este estudio (Caballero 2004). Solamente se capturaron durante el primer día de visita de cada semana. Se realizaron marcajes durante los meses de septiembre, octubre, noviembre y diciembre el mismo día que se realizaron las capturas.

---

<sup>1</sup> Ver Anexo 1

Mes	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb
# Visitas	1 cada 2 semanas	1 cada 2 semanas	1 cada semana	1 cada semana	1 cada 2 semanas	1 cada 2 semanas
Captura	Marcaje	Marcaje	Marcaje	Marcaje	-	-

**Tabla 2.** Cronograma de actividades

Este proyecto se planteó originalmente para la temporada reproductiva de los años de 2005 y de 2006. Sin embargo, durante las visitas realizadas en el lapso de junio a noviembre no se observó un aumento poblacional, sino pocos individuos exclusivamente machos que ocupaban la galería principal en la cueva. Durante los meses de diciembre y enero de 2005 se realizaron capturas y marcajes de los murciélagos, pero no se alcanzó al número deseado de individuos marcados hasta finales del mes de enero, este acontecimiento interrumpió el comienzo del estudio en este año, no había suficientes individuos para realizar las observaciones en video y por ende se decidió realizar otra temporada de trabajo.

### 6.3. Capturas e Identificación

Los murciélagos fueron capturados con redes de niebla de 2.6 x 9 m (Dinerstein 1986; Stockwell 2001) colocadas dentro de la galería principal, posteriormente, los animales capturados se depositaron en sacos de algodón, se llevó a los individuos al área en la que se realizó la identificación, toma de medidas y marcajes necesarios, para identificar a los murciélagos durante las filmaciones, para identificar a los individuos se utilizó la clave de campo de Medellín *et al.* (1997). Asimismo, se determinó el peso (con una pesola de 100 gr.), largo del antebrazo (con un Vernier), sexo y tamaño testicular de los machos (con un Vernier), además se determinó la edad (adultos o juveniles) observando la calcificación de los huesos y su estado reproductivo (para machos: testículos escrotados o abdominales; para hembras: inactiva, preñada o lactando). (Medellín 1993; Kerth y König 1996; Medellín 1997; Adam 2000; Kunz 2003).

### 6.4. Marcaje

Para marcar a los murciélagos se determinó previamente las siguientes formas geométricas, para hacer más fácil el reconocimiento en las filmaciones: círculo pequeño, círculo grande, línea o ninguna marca, se usó peróxido. También se colocaron anillos Darvic XBD de 4.0 mm. de diámetro interno de colores negro, blanco y verde, se seleccionaron estos colores porque se pueden diferenciar utilizando luz infrarroja y cámaras de video con visión nocturna (Marybeth Wright com. pers.), usando un máximo de 3 anillos por murciélago. Los machos se marcaron

con mayoría de anillos en el brazo izquierdo, tratando de que los anillos fueran visibles, a las hembras se les colocaron la mayoría de los anillos en el brazo derecho. Este método se ha usado para identificar individuos (Kerth y König 1996).



**Figura 5.** Macho adulto de *L. nivalis*, marcado con 2 bandas plásticas (negro y blanco) en el antebrazo izquierdo



**Figura 6.** Hembra y macho de *L. nivalis* siendo decolorados con marca de círculo pequeño en la cabeza

### 6.5. Estimación Poblacional

Se estimó el número de individuos presentes en la galería principal en base a observaciones y al método del tamaño de la concentración (Begon 1989; Téllez 2001) por el cual se marcaron  $m^2$  cubriendo de un 10% a un 20% del tamaño de la galería y se realizaron conteos de la cantidad de murciélagos perchados en este sitio, para después extrapolar estos resultados al área total de la galería en la que se observen restos de guano. Se colocaron clavos en las esquinas de los  $m^2$  que se deseaban marcar, a estos puntos se les amarraron agujetas para poder detectarlos durante la filmación y así poder realizar el conteo.

Durante la primera temporada del estudio se realizaron marcajes de  $m^2$  previos a la llegada de los murciélagos; sin embargo, las marcas no eran muy visibles y los murciélagos no siempre se perchaban cerca de éstas, por lo que se decidió realizar la estimación poblacional de forma visual.

### 6.6. Observación de la conducta

Se filmó dentro de la cueva con dos cámaras SONY Digital Handycam DCR-SR40 que cuentan con visión nocturna, además se colocaron LED<sup>3</sup> infrarrojos adicionales, ambas fueron colocadas en los lugares de percha de los murciélagos, tratando de observar la conducta que

---

<sup>3</sup> Light Emitting Diodes

éstos presentan mediante la identificación de machos y hembras con base a los anillos y la decoloración de la cabeza previamente colocadas. Se realizaron alrededor de 4 horas de filmación por día, a excepción de los 3 primeros días del estudio, en los cuales se realizaron alrededor de 8 horas por día cubriendo 3 periodos distintos (6am - 2pm, 2pm – 10pm y 10pm – 6am) (Kerth y König 1996), con la finalidad de determinar la hora óptima para realizar las filmaciones posteriores dependiendo de las horas en las que se presentaron los picos de actividad.

## 7. ANÁLISIS ESTADÍSTICO

---

El análisis estadístico se realizó con el programa GraphPad Prism 4.0 (GraphPad Software, Inc. 1994 – 2003) y las gráficas se elaboraron con el apoyo del mismo software y con Microsoft Excel 11.3.3.

Para poder observar si existieron cambios significativos en el peso y longitud del antebrazo (tamaño) a lo largo del tiempo se realizaron pruebas de ANOVA de 1 vía, estas pruebas se realizaron para las medidas obtenidas de ambos sexos ya que los datos presentaban una distribución normal, también se realizó una prueba post-hoc de Tukey para determinar entre que fechas se observaron diferencias significativas y se observaron las diferencias entre fechas antes, durante y después de la temporada reproductiva.

Para determinar si existe un dimorfismo sexual en la especie en cuestión de peso y longitud del antebrazo (tamaño) se realizó una prueba de ensayos de Mann-Whitney dado que una de las columnas mostraba una distribución normal y la otra no.

Se realizó una prueba de ANOVA de 1 vía para observar si los machos experimentan cambios significativos en las medidas de volumen testicular durante el tiempo de muestreo ya que estos datos también presentan una distribución normal. Al igual que en el caso de el peso y la longitud del antebrazo se realizó una prueba post-hoc de Tukey para determinar entre que fechas se observaron diferencias significativas y se observaron las diferencias entre fechas al principio, durante y después de la temporada reproductiva.

Para determinar si existe una relación entre el peso y el volumen testicular de los machos se realiza una prueba de Correlación de Pearson.

## 8. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

---

### 8.1. Observaciones generales

#### 8.1.1. Visitas

Debido a que la Cueva del Diablo se encuentra en una zona insegura y a algunos problemas de logística, no se tuvo la continuidad que se deseaba para el estudio. Es por ello que no se tienen datos para gran parte del mes de diciembre.

#### 8.1.2. Estimación poblacional

Durante los meses de junio y julio se realizaron visitas de reconocimiento a la cueva, durante las cuáles se observó la ausencia casi total de la especie dentro de la cueva, con la excepción de unos pocos individuos, durante este lapso también se identificaron murciélagos de la especie *Desmodus rotundus* en galerías distintas a las que fueron observados los murciélagos de la especie *L. nivalis*.

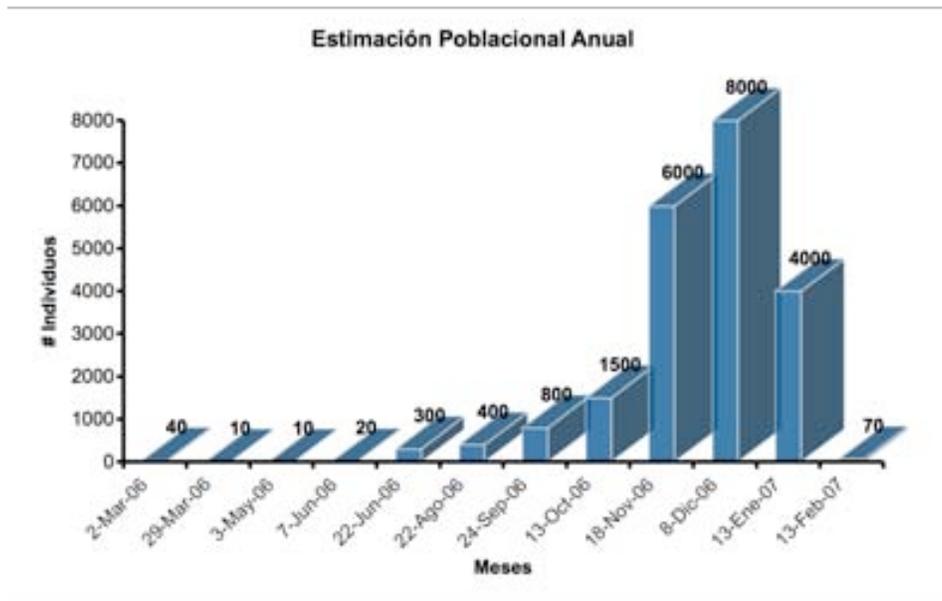
Caballero, en 2004, mediante el método del tamaño de la concentración (Begon 1989; Téllez 2001) observó alrededor de 7000 individuos durante el mes de diciembre dentro de la galería principal, siendo éste el mes en el que se observa el mayor número de individuos en la cueva; sin embargo, al año siguiente únicamente observó 800 individuos en este mismo mes, por lo que este autor supone una reducción en la población, probablemente causada por la alta perturbación que sufrió la cueva en dicho periodo.

Durante la elaboración del presente estudio, específicamente de septiembre a octubre, se observó un aumento poblacional de 1000 a 1500, ahora bien, durante el mes de noviembre se observaron alrededor de 6000 individuos y para principios del mes de diciembre ya se observaban alrededor de 8000 individuos, los cuáles para mediados de enero se habían visto reducidos a unos 4000 y a finales del mismo mes o a principios de febrero solamente se observaban unos cientos de murciélagos en la galería principal.

Otros observadores obtuvieron estimaciones muy diferentes a las presentadas en este trabajo durante el mes de septiembre. Hay que tomar en consideración que la cueva estuvo impactada constantemente con la presencia de personas, durante la temporada en la que se realizaron las

observaciones, por lo que el número de individuos pudo verse afectado por la actividad que se desarrollaba dentro de la cueva.

En la galería secundaria no se llevó a cabo este mismo procedimiento; sin embargo, era muy fácil observar el aumento y reducción poblacional a simple vista, ya que la mayor parte de los murciélagos en esta galería se conglomeraban en un pequeño espacio.



**Figura 7.** Gráfica que muestra la cantidad aproximada de individuos observados en la galería principal a lo largo de la temporada de trabajo (2006-2007). Los datos de las fechas de marzo a agosto fueron tomados por la compañera Gabriela López, quien trabajó en el refugio durante la misma temporada.

### 8.1.3. Marcaje y Capturas

#### 1. Marcaje

Las primeras marcas realizadas a los murciélagos durante la duración del estudio fueron efectivas únicamente durante la primera temporada de trabajo, ya que a finales de ésta se observó que los individuos presentaban una pérdida de pelo en la cabeza, razón por la cual para la segunda temporada dichas marcas ya no eran visibles, esto tuvo como complicación el hecho de que no pudimos reconocer a los individuos (podría corresponder a 2 o 3 individuos distintos). Un dato importante es que aparentemente ésta pérdida de pelaje únicamente se presentó durante la primera temporada, quizá esto se debió a algún tipo de alergia o enfermedad que no se presentó durante la segunda temporada ó si sencillamente en las capturas realizadas en el periodo correspondiente a 2006 – 2007, no se capturaron organismos

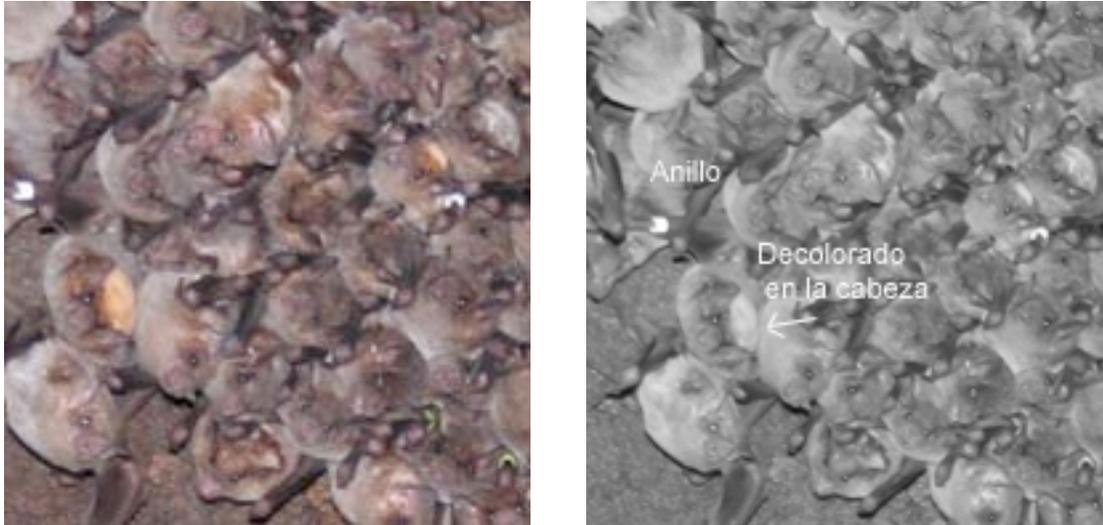
que presentaran este fenómeno. Es importante destacar que la decoloración en el pelo, se va perdiendo con el tiempo, aunque no se presente el fenómeno mencionado, por lo que las marcas siempre deben ser consideradas como temporales.



**Figura 8.** Macho de *L. nivalis* que muestra una muda de pelo en la cabeza.

Acerca de las marcas en la cabeza se puede concluir que el punto chico era fácilmente diferenciable del punto grande; sin embargo, la diferencia entre el punto chico y los individuos sin marca en la cabeza no resultaba tan clara durante la filmación del comportamiento; por otra parte, la línea en la cabeza se confundía mucho con la marca de punto grande en la cabeza.

La diferencia en los videos entre los anillos blancos y verdes, en comparación con los negros es muy clara; sin embargo, entre los anillos blancos y los verdes esta diferencia no es tan evidente.



**Figura 9 y 10.** Conglomerado de *L. nivalis* en el cual se observan claramente las marcas de algunos individuos, la misma imagen se muestra a color y en blanco y negro (visión nocturna).

El número de anillos utilizados parece ser adecuado, ya que se identificaba claramente el sexo de los individuos y no parece haber afectado el comportamiento de los murciélagos; sin embargo, en algunas ocasiones la posición del murciélago o los murciélagos alrededor dificultaban la observación de los anillos. Durante casi todas las recapturas se observó que los anillos causaban un cierto daño a la membrana ya que se presentaron no sólo perforaciones sino lesiones y enrojecimiento de la misma; no obstante, es posible afirmar que, a pesar de estas lesiones, no se observaron conductas distintas a las del resto de la población, como mencionan Pierson y Fellers (1993); aunque hay una serie de explicaciones para éstas lesiones podemos suponer que en el caso de *L. nivalis* se debe a la poca tolerancia de la especie a este tipo de marcas ya que en varias ocasiones se observaron individuos mordisqueando o tratando de retirar las bandas.

Uno de los grandes problemas que se observaron radica en que la población era muy numerosa, por lo que eran necesarias muchísimas marcas para poder observar constantemente a los individuos señalados y poder lograr un análisis de comportamiento por individuo y no en general como especie.

Otra dificultad que encontramos en este tipo de marcaje es que el decolorado de la cabeza requiere de un cierto tiempo y que los murciélagos deben permanecer inmovilizados durante un largo periodo de tiempo para que la marca sea efectiva, por lo que al ser un método tan lento,

los murciélagos sufren de mucho estrés durante el mismo, así como un trauma físico, ya que se requiere que estén capturados durante un tiempo considerable, lo que probablemente causa que ese día no se alimenten adecuadamente; sin embargo, nunca se observaron murciélagos muertos con marcas y en caso de que éstos llevaran mucho tiempo capturados, se les liberaba, estuvieran marcados o no.

En relación con la dificultad de observar las marcas, se puede decir que las principales problemáticas fueron que la observación no era cómoda, lo anterior aunado a que resultaba necesario observar detenidamente a un individuo por un cierto tiempo, así como experiencia para poder identificar las marcas y colores de los anillos. Pese a lo anterior considero que es un marcaje funcional en la mayoría de los casos.

## 2. Capturas

- *Hora de captura*

Durante la primera temporada del estudio las capturas se realizaron a diferentes horas en las distintas fechas, el 4 de diciembre de 2005 se realizaron de 7:00 P.M. a 10:00 P.M. siendo está fecha en la que más individuos se capturaron, a diferencia de las otras dos fechas en las que las capturas se realizaron por la tarde. Durante la segunda temporada de trabajo todas las capturas se realizaron alrededor de las 3 de la tarde, lo anterior con la finalidad de evitar que se alterara los hábitos alimenticios de los murciélagos.

La explicación más probable del por qué se capturó una mayor cantidad de murciélagos el 4 de diciembre de 2005 que en otras fechas radica en que la misma se realizó en la entrada de la cueva justamente en el horario en que los murciélagos salen de ésta. Sin embargo, se tomó la decisión de no capturar a esa hora debido a que los individuos capturados perdían mucho tiempo de forrajeo en el proceso de marcación.

- *Sitio de captura*

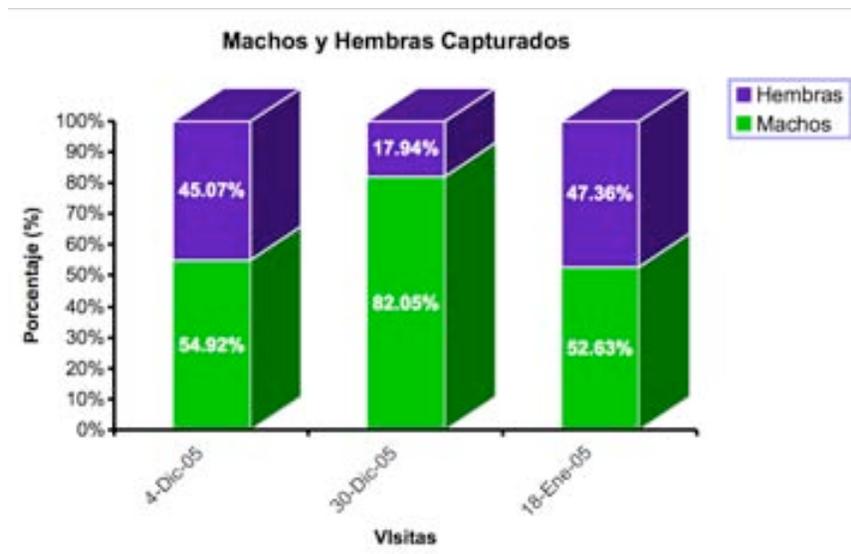
Durante la primera temporada se realizaron capturas tanto en la entrada de la cueva como en galerías internas. Las capturas realizadas durante esta temporada arrojaron datos importantes y también ayudaron a perfeccionar el método a seguir. Estas capturas se realizaron en la galería principal y secundaria, las filmaciones se realizaron en la galería principal, sitio en donde se encuentra la mayor parte de la población.

En la segunda temporada de trabajo todas las capturas se realizaron en la galería principal, lo anterior para no alterar la proporción que se buscaba obtener, esto en virtud de que en la primera temporada se observó que las proporciones de sexos variaban dependiendo de la galería en la que se muestreaba.

También resulta importante mencionar que durante la segunda temporada se observó que en los casos en los que se realizaron visitas en días consecutivos, en el segundo día la población se encontraba considerablemente reducida. De igual forma, se observó que con el transcurso del tiempo los murciélagos se familiarizaban con la red y por lo tanto la dificultad en la captura fue incrementando, ya que los individuos mostraron gran destreza para evadir la red.

- *Datos sobre las capturas realizadas durante la primera temporada*

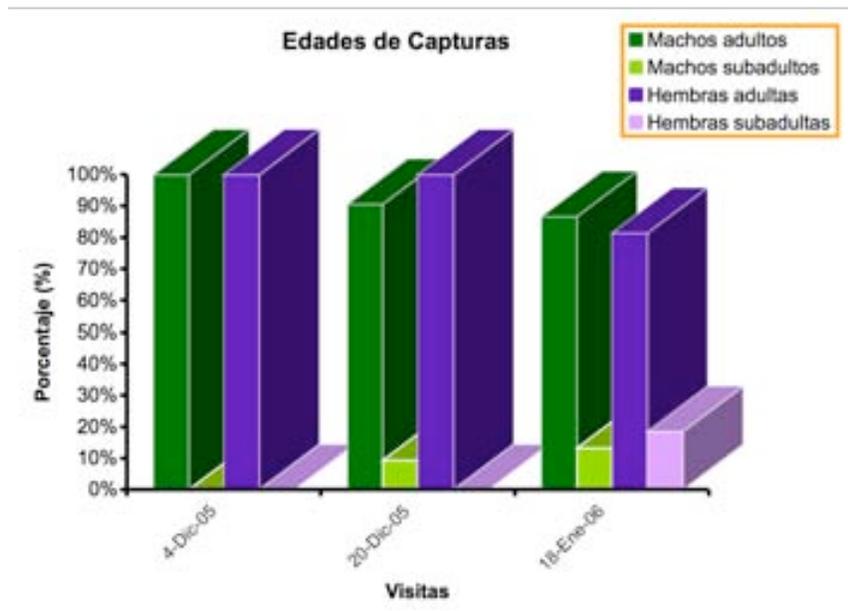
Durante la primera temporada se capturaron 167 individuos, el día 4 de diciembre de 2005 se capturaron 32 hembras y 39 machos, el día 20 de diciembre de 2005 se capturaron 7 hembras y 32 machos y finalmente el día 18 de enero de 2006 se capturaron 27 hembras y 30 machos.



**Figura 11.** Porcentaje de machos y hembras capturados durante la primera temporada de trabajo.

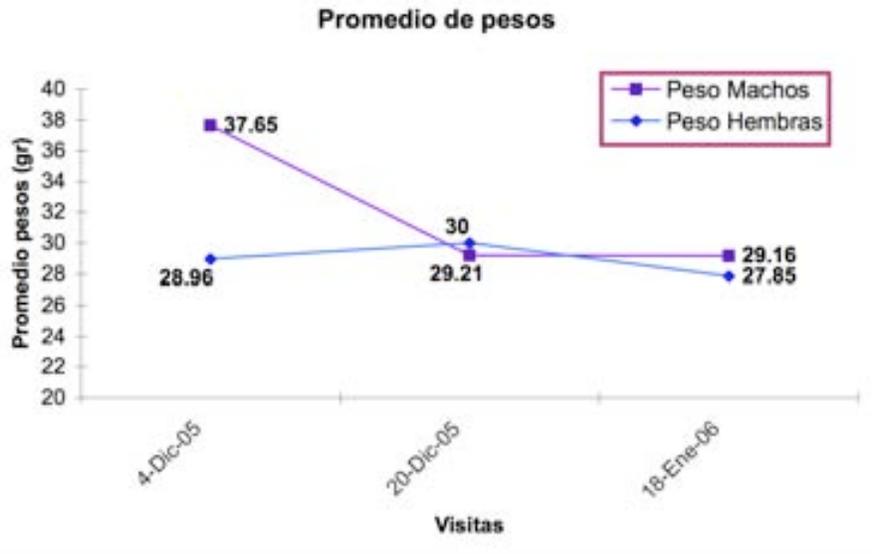
De un total de 167 individuos capturados durante la primera temporada, el día 4 de diciembre de 2005 el 100% de los machos capturados fueron adultos y el 100% de las hembras fueron adultas; ahora bien, el día 20 de diciembre de 2005 el 91% de los machos capturados fueron adultos, el 9% machos juveniles y el 100 % hembras fueron adultas. El día 18 de enero de 2006

el 87% de los machos capturados fueron adultos, el 13% machos juveniles, el 81% hembras adultas y el 19% hembras juveniles.



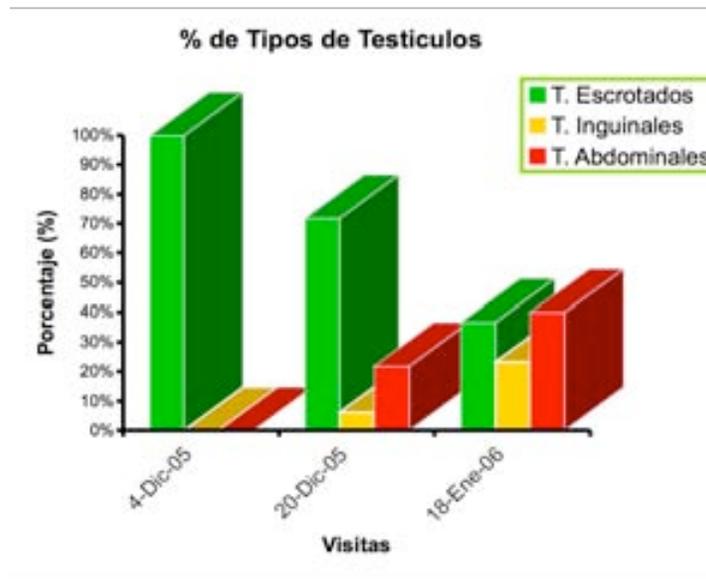
**Figura 12.** Porcentaje de las edades de machos y hembras capturados durante la primera temporada de trabajo.

De un total de 167 individuos el día 4 de Diciembre de 2005 se capturaron 71, de los cuales en promedio los machos pesaron 37.65 gr. y las hembras 28.96 gr. El día 20 de Diciembre de 2005 se capturaron 39 individuos de los cuales los machos en promedio pesaban 30 gr. y las hembras presentaron un promedio de peso de 29.21 gr. El día 18 de Enero de 2006 se capturaron 57 individuos y el promedio de pesos obtenidos para los machos fue de 29.16 gr. mientras que las hembras presentaban un promedio de 27.85 gr.



**Figura 13.** Promedio de los pesos de los individuos capturados durante la primera temporada.

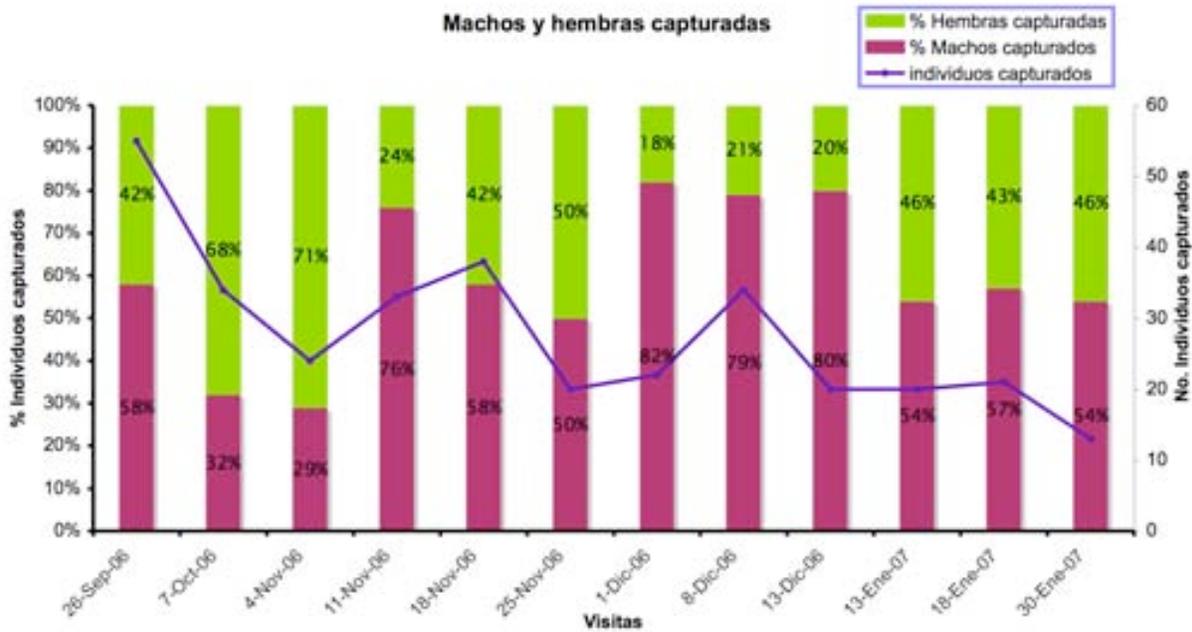
El día 4 de diciembre de 2005 el 100% de los machos capturados presentaron los testículos escrotados, el día 20 de diciembre de 2005 el 72% de los machos presentó los testículos escrotados y el 28% testículos abdominales, el día 18 de enero de 2006 el 37 % de los machos presentó los testículos escrotados y el 63 % los testículos abdominales.



**Figura 14.** Porcentaje de tipos de testículos presentes en las capturas de la primera temporada. En esta primera temporada se tomaron en cuenta los testículos inguinales.

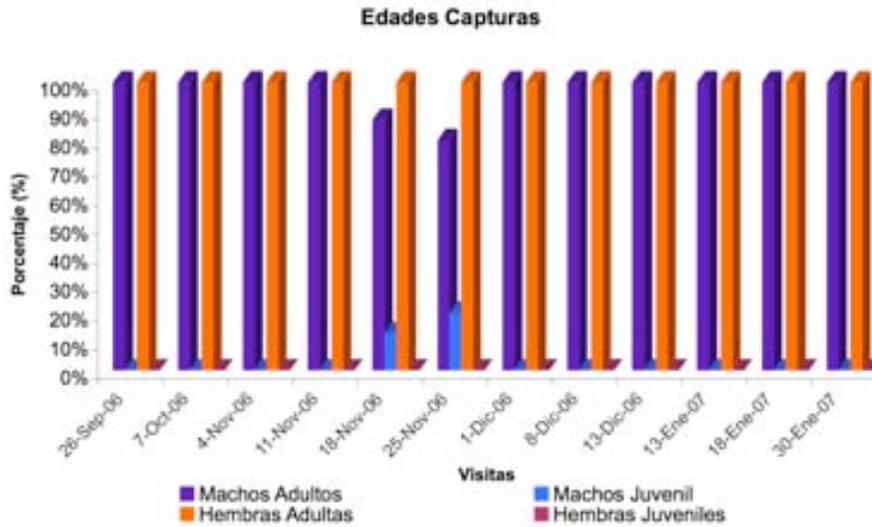
- *Datos sobre capturas segunda temporada*

Durante la segunda temporada de trabajo (2006-2007) se realizaron 12 visitas, en las cuales se capturaron un total de 340 individuos, siendo el día 26 de septiembre la fecha con el mayor número de capturas (55) y el 30 de enero, el día con menor número de capturas (13).



**Figura 15.** Porcentaje de machos y hembras capturados durante la segunda temporada de trabajo (fechas consecutivas).

De un total de 340 individuos capturados durante la segunda temporada, podemos observar que a excepción de los días 18 y 25 de noviembre de 2006 únicamente se capturaron individuos adultos.



**Figura 16.** Edades de los murciélagos capturados durante la segunda temporada de trabajo.

Durante la segunda temporada de trabajo se realizaron 12 visitas, se obtuvo el promedio de pesos tanto para machos ( $31 \pm 2.9$ ) como para hembras ( $29 \pm 2.5$ ). El día 8 de diciembre de 2006 los pesos obtenidos para ambos sexos muestran una disminución abrupta, las razones por las cuales hubo esta baja aun no son identificadas.



**Figura 17.** Promedio de los pesos de la totalidad de los individuos capturados durante la segunda temporada de trabajo (fechas consecutivas), los círculos rojos muestran una disminución abrupta en el peso de los individuos en esta fecha.

De los machos capturados durante la segunda temporada de trabajo se observó que los días 26 de septiembre y 7 de octubre de 2006 el 100% de los testículos fueron abdominales; conforme comienza la temporada de apareamientos los testículos escrotados se convierten en la forma testicular dominante que presenta la especie.



**Figura 18.** Porcentajes de tipos de testículos presentes en los machos capturados durante la segunda temporada de trabajo.

- *Proporción sexual de capturas*

Caballero (2004) reporta un proporción sexual de 4:1; sin embargo, los murciélagos con los que realizó su trabajo fueron capturados en la entrada del refugio; sin embargo, el día 27 de diciembre de 2002 realizó capturas en la galería principal, obteniendo una proporción sexual de 2:1, de igual forma Tellez (2001) reporta una proporción sexual de 1:1, no se sabe a ciencia cierta el sitio exacto en el que Tellez realizó sus capturas, más por las características de su estudio es seguro asumir que fueron realizadas en una galería de gran tamaño (Caballero, 2004). La proporción de los sexos observados en la galería principal para este trabajo es de 1.5:1.

Visitas	Individuos Marcados	Hembras Marcadas	Machos Marcados	Proporción de sexos macho:hembra
04-Dic-05	71	32	39	1.2:1
30-Dic-05	110	39	71	1.8:1
18-Ene-05	167	66	101	1.5:1
26-Sep-06	222	89	133	1.5:1
07-Oct-06	256	112	144	1.3:1
04-Nov-06	280	129	151	1.2:1
11-Nov-06	313	137	176	1.3:1
18-Nov-06	351	153	198	1.3:1

25-Nov-06	371	163	208	1.3:1
01-Dic-06	393	167	226	1.4:1
08-Dic-06	427	174	253	1.5:1
13-Dic-06	447	178	269	1.5:1
13-Ene-07	473	190	283	1.5:1
18-Ene-07	494	199	295	1.5:1
30-Ene-07	507	205	302	1.5:1

**Tabla 3.** Se muestra el número de individuos capturados, así como la proporción de sexos durante las fechas de visita en las que se capturaron y marcaron individuos.

- *Recapturas*

Se realizaron 8 recapturas durante las temporadas de trabajo. Siete de las ocho recapturas, fueron individuos atrapados durante la primera temporada de trabajo, esto sugiere que la especie regresa a aparearse a esta misma cueva. Es importante mencionar que los reportes del primer año, para estas recapturas presentaban medidas menores, que para el año dos, esto puede indicar que los individuos eran juveniles, para este caso el antebrazo tenía una longitud de entre 30 y 35 mm. Estos datos son importantes, nos dan una idea del crecimiento anual de un individuo juvenil, este crecimiento es de aproximadamente 20 mm. y al llegar a un cierto tamaño el crecimiento anual se ve muy reducido, alrededor de 1.5 mm. por año o inclusive ningún crecimiento.

Algunos datos sobresalientes para el crecimiento de individuos:

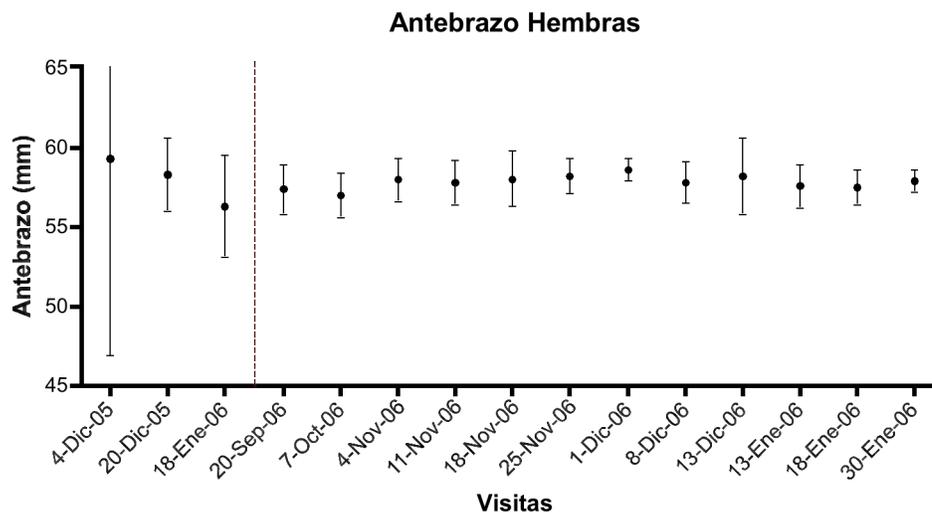
- El día 4 de noviembre e 2006 se recapturó un macho, que mostraba un aumento de 9.6 mm. de antebrazo y que había sido capturado 3 meses antes durante la segunda temporada de trabajo.
- El 11 de noviembre de 2006 se recapturó un individuo de la primera temporada que mostraba la misma medida de antebrazo que el año anterior.
- El 8 de diciembre de 2006 se recapturó un macho, el cual había sido marcado en la primera temporada de trabajo, mostraba la misma medida de antebrazo del año anterior; también se recapturó un individuo marcado en la primera temporada que mostraba aún la marca en la cabeza y un aumento de antebrazo de 1.4 mm. El tercer individuo recapturado este día mostraba un aumento de la longitud del antebrazo de 1.4 mm.
- El 13 de diciembre de 2006 se recapturó un macho que había sido marcado la temporada pasada y mostraba un crecimiento de 6.6 mm. de antebrazo entre ambas capturas (1 año y 2 semanas).
- El 18 de enero de 2006 se recapturaron 3 individuos, 2 de ellos mostraban irritación en las marcas de los anillos. Los 3 pertenecían a los individuos capturados en la primera temporada

de trabajo, el primero podía ser uno de dos individuos, de ser el primero mostraría un aumento en el tamaño del antebrazo de 8.8 mm. y de ser el segundo mostraría un aumento de 18.7 mm. El segundo individuo recapturado también era un macho que mostraba un aumento de 33.7 mm. de antebrazo ó 24.1 mm. de antebrazo ya que podía tratarse de 2 individuos diferentes. La tercera recaptura de este día también se trató de un macho que mostraba un aumento de 14.9 mm. de antebrazo o 24.9 mm.

## 8.2. Medidas somáticas

### 8.2.1. Tamaño

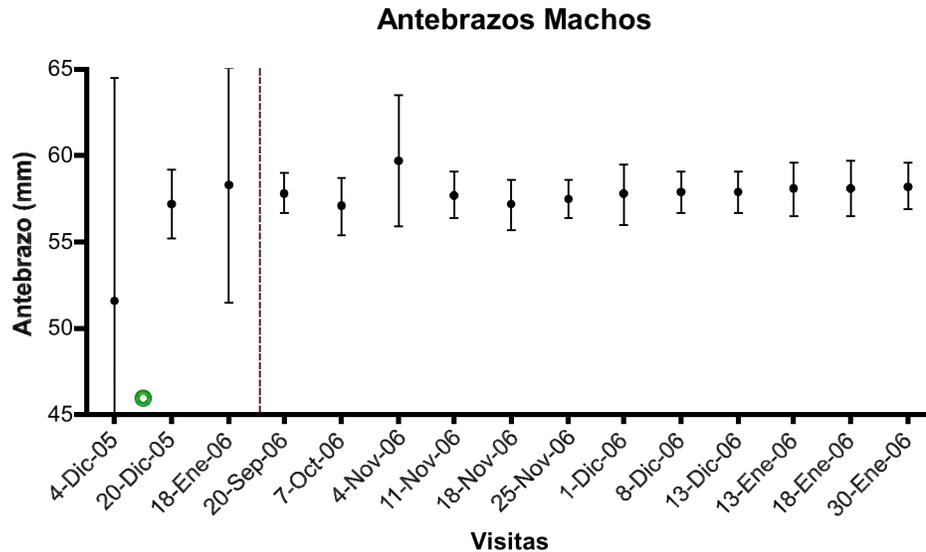
La longitud del antebrazo de las hembras no presentó un cambio significativo durante todos los meses de muestreos (ANOVA de 1 vía  $F = 0.42$   $P = 0.9685$  g.l. = 15 prueba post-hoc de Tuckey's). Para ambos casos en la prueba post-hoc se compararon las fechas del 7 de octubre de 2006, 1 de diciembre del mismo año y 13 de enero de 2007 por presentarse antes, durante y después de la época de apareamiento. Para el caso de las hembras no se observó ninguna diferencia significativa entre estas fechas.



**Figura 19.** Gráfica que muestra las medidas de los antebrazos de hembras en el transcurso de los meses de muestreo del estudio (fechas consecutivas). La línea roja divide la primera de la segunda temporada de trabajo.

La longitud del antebrazo de los machos presentó un cambio significativo en el transcurso de los meses de muestreo (ANOVA de 1 vía  $F = 3.5$   $P = 0.0001$  g.l. = 15 prueba post-hoc de Tuckey's), únicamente de la primera a la segunda fecha de muestreo de la primera temporada se muestra una diferencia significativa ( $P < 0.01$ ). Para el caso de los machos no se observó

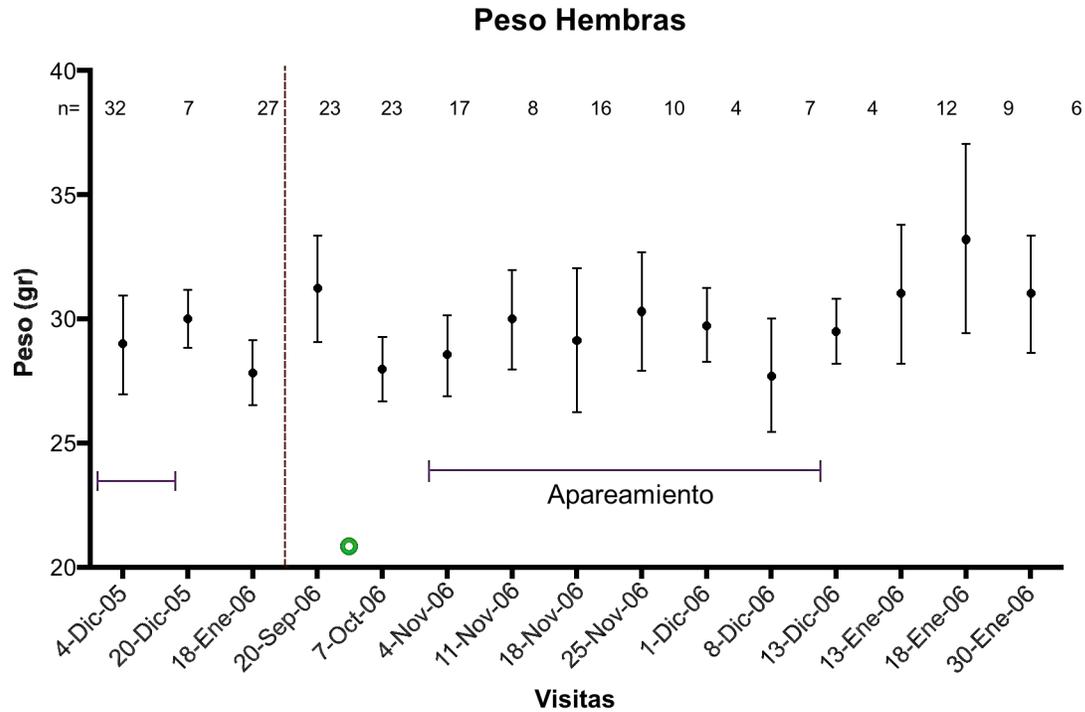
ninguna diferencia significativa entre las fechas antes, durante y después de la época de apareamientos.



**Figura 20.** Gráfica que muestra las medias de los antebrazos de los machos en el transcurso de los meses de estudio de ambas temporadas (fechas consecutivas). ● Fechas entre las que existe una diferencia significativa. La línea roja divide a la primera de la segunda temporada de trabajo.

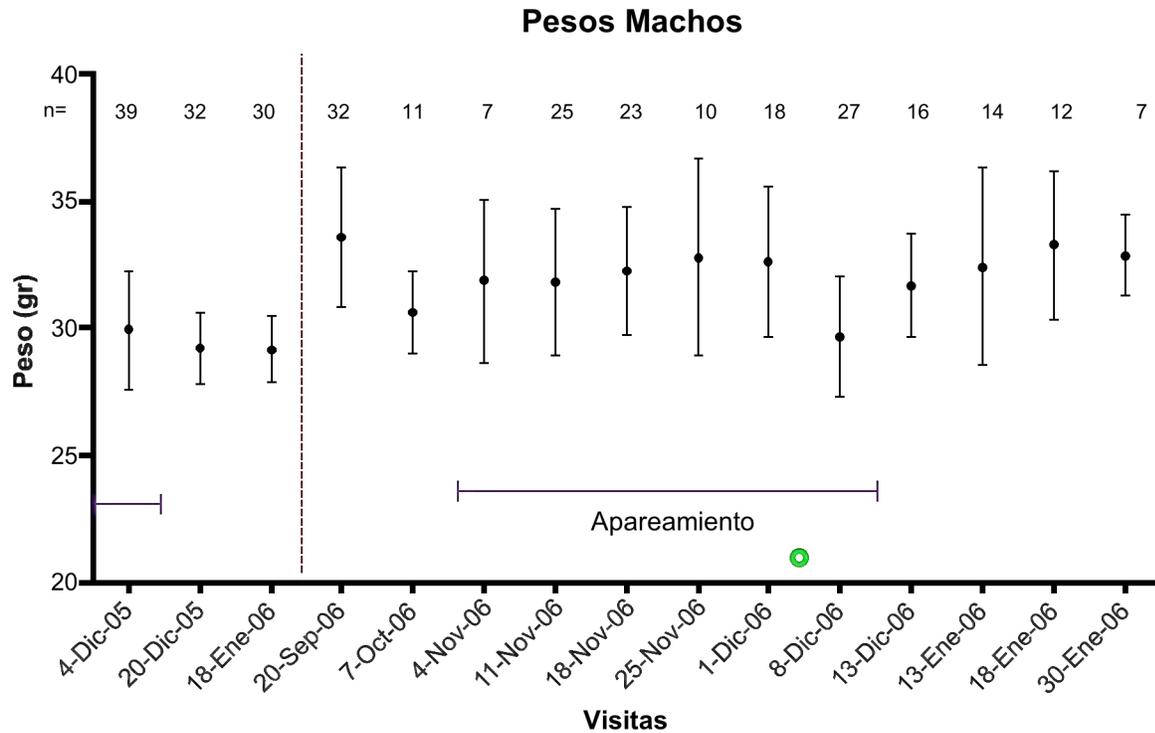
### 8.2.2. Peso

El peso de las hembras presentó cambios significativos a lo largo de los meses de muestreo (ANOVA 1 vía  $F = 6.86$   $P = 0.0001$  g.l. = 15 prueba post-hoc de Tukey's). Se observó que únicamente hay una diferencia significativa entre el 26 de septiembre de 2006 y el 7 de octubre del mismo año ( $P < 0.001$ ). Se compararon las fechas relativas al 7 de octubre de 2006, 1 de diciembre del mismo año y 13 de enero de 2007, por presentarse antes, durante y después de la época de apareamiento. En el caso de las hembras no se observó ninguna diferencia significativa entre estas fechas.



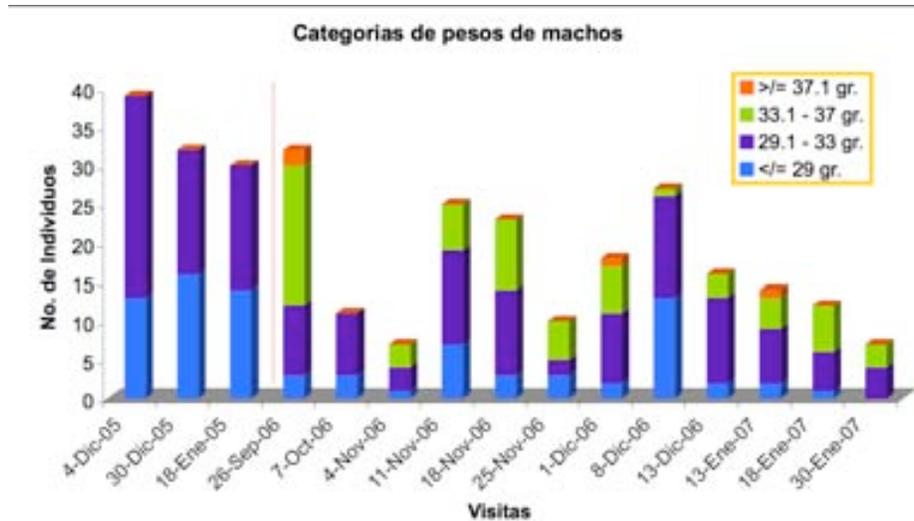
**Figura 21.** Gráfica que muestra las medias de los pesos de las hembras en el transcurso de los meses de estudio (fechas consecutivas). ● Fechas entre las que existe una diferencia significativa. La línea roja divide a la primera de la segunda temporada de trabajo.

De igual forma los machos presentaron cambios significativos con respecto al peso a lo largo de los meses de muestreo (ANOVA 1 vía  $F = 8.7$   $P = 0.0001$  g.l. = 15 prueba post-hoc de Tukey's). Se observó que únicamente hay una diferencia significativa entre el 1 de diciembre de 2006 y el 8 de diciembre del mismo año ( $P < 0.05$ ). Para la realización de la prueba post-hoc de ambos sexos se compararon las fechas relativas al 7 de octubre de 2006, 1 de diciembre del mismo año y 13 de enero de 2007, por presentarse antes, durante y después de la época de apareamiento. En el caso de los machos no se observó ninguna diferencia significativa entre estas fechas.

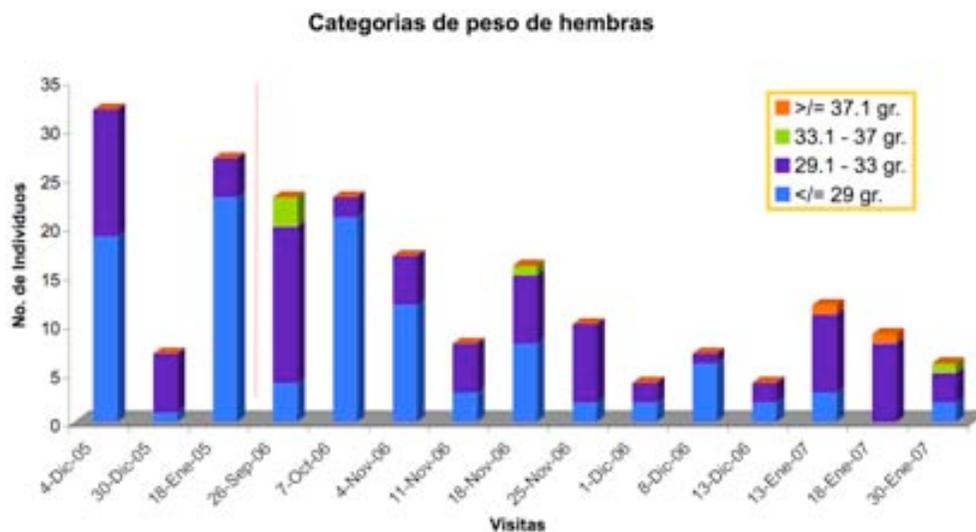


**Figura 22.** Peso de los machos en el transcurso de los meses de estudio (fechas consecutivas). ● Fechas entre las que existe una diferencia significativa. La línea roja divide a la primera de la segunda temporada de trabajo.

Las pruebas anteriores únicamente muestran los datos de todos los murciélagos capturados mostrándonos un promedio, en este estudio no es posible ver el desarrollo mensual a nivel individual, para conocer si existen diferencias en ciertos individuos durante la temporada de apareamientos que no se ven reflejados en el promedio, se dividieron en 4 clases los datos obtenidos (Sokal y Rohlf 1994): Menores o igual a 29, de 29.1 a 33, de 33.1 a 37 y mayores o igual a 37.1.



**Figura 23.** Valores de pesos de machos obtenidos durante ambas temporadas divididos en 4 categorías. La línea roja divide la primera y segunda temporada de trabajo (fechas consecutivas).



**Figura 24.** Valores de pesos de hembras obtenidos durante ambas temporadas (fechas consecutivas) divididos en 4 categorías. La línea roja divide a la primera y segunda temporada de trabajo.

Los machos no presentan un patrón claro de aumento de pesos durante la temporada de apareamiento; sin embargo, podemos notar un mayor número de machos que caen en la tercera categoría (33.1 – 37), también podemos observar que en la primera temporada de estudio los machos presentan un peso menor que en la segunda temporada. Como se puede observar, las hembras no presentan ningún patrón de aumento o disminución del peso durante

la temporada de apareamientos, ya que más del 96% de las hembras tienen un peso dentro de las 2 categorías más bajas.

### **8.2.3. Dimorfismo sexual**

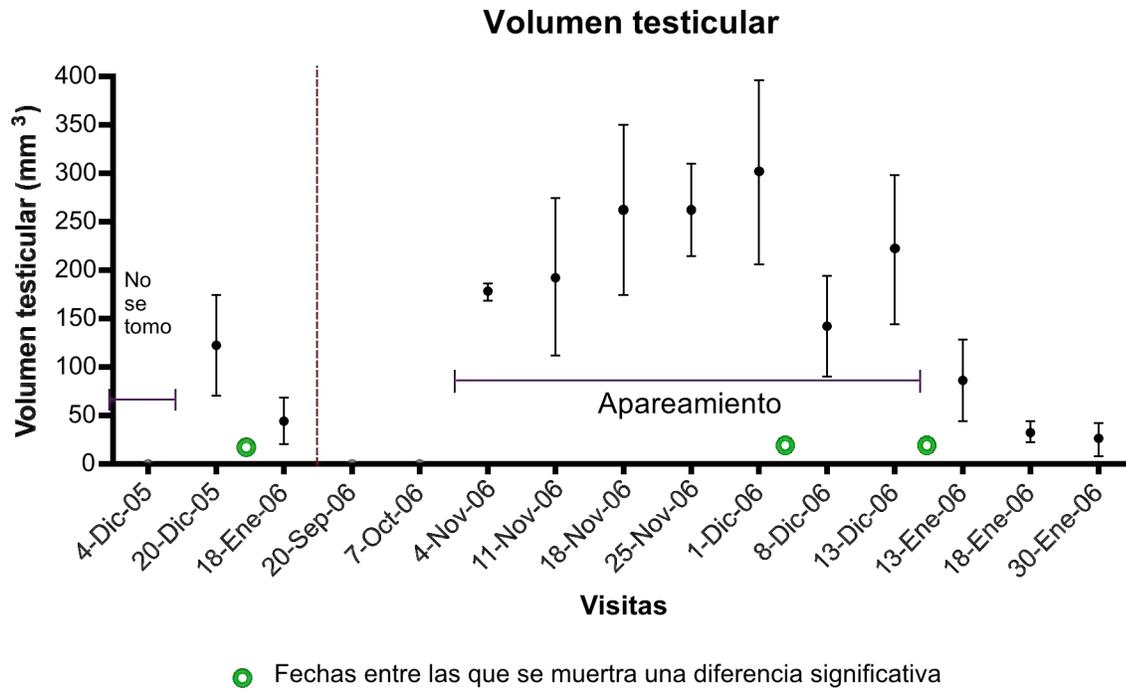
En función del peso se observó un dimorfismo sexual ya que el peso de los machos ( $31 \pm 2.9$  SD) y el de las hembras ( $29 \pm 2.5$  SD) muestran una alta diferencia significativa (Ensayo de rangos de Mann-Whitney  $P = 0.0001$ ). Lo anterior nos permite suponer que los machos pierden peso durante la temporada de apareamientos, quizás debido al gasto energético que resulta de los apareamientos. La columna de pesos de machos no presenta una distribución normal mientras que la de pesos de hembras sí muestra una distribución normal, por lo anterior se normalizaron ambas columnas antes de realizar la prueba.

### **8.3. Medidas reproductivas**

Las pruebas estadísticas sobre medidas reproductivas únicamente fueron realizadas para el periodo correspondiente a la segunda temporada del estudio, lo anterior debido a que en la primera únicamente mostraba tres fechas y en la primera de éstas no se tomaron las medidas. El volumen testicular se consideró únicamente del testículo medido.

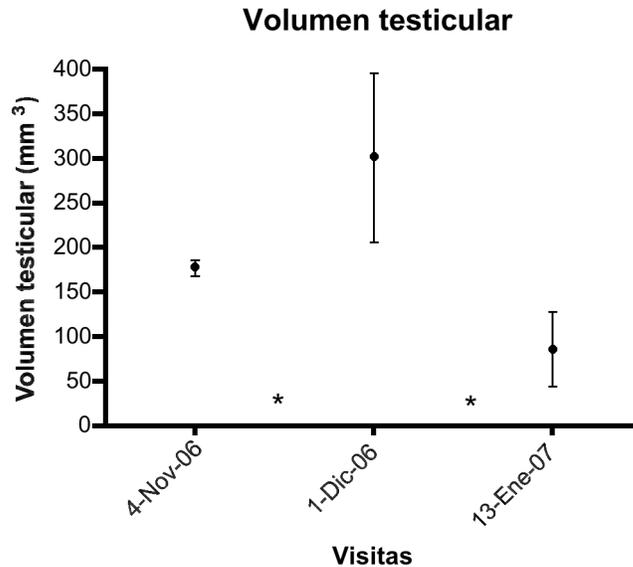
#### **8.3.1. Volumen testicular**

El volumen testicular muestra un cambio significativo a lo largo de la temporada (ANOVA 1 vía  $F = 27$   $P = 0.0001$  g.l. = 12 prueba post-hoc de Tukey's). Se observaron cambios significativos entre las fechas 20 de diciembre de 2005 y 18 de enero de 06 ( $P < 0.01$ ), 1 y 8 de diciembre ( $P < 0.001$ ), 13 de diciembre de 2006 y 13 de enero de 2007 ( $P < 0.01$ ).



**Figura 25.** Gráfica que muestra las medidas del volumen testicular de los machos durante el estudio (fechas consecutivas). La línea punteada divide la primera y segunda temporada de muestreo.

Por lo anterior se realizó una prueba post-hoc de Tukey's entre las fechas 7 de octubre de 2006, 1 de diciembre del mismo año y 13 de enero 2007, por ser fechas transcurridas a principios, durante y después de la temporada de apareamiento. Entre el 4 de noviembre de 2006 y el 1 de diciembre del mismo año ( $P < 0.05$ ) si hay una diferencia significativa, también hay una diferencia significativa del 1 de diciembre del 2006 y el 13 de enero de 2007 ( $P < 0.001$ ). Es posible observar que el volumen testicular aumenta antes y durante la temporada de apareamiento, creciendo en un 67% (de  $180 \text{ mm}^3$  a  $300 \text{ mm}^3$ ) y disminuyendo hasta un 28% (de  $300 \text{ mm}^3$  a  $85 \text{ mm}^3$ ) hacia el término de la temporada reproductiva. Inclusive llegando a disminuir hasta un 8% de su volumen máximo (de  $300 \text{ mm}^3$  a  $25 \text{ mm}^3$ ) en la última fecha muestreada (30 de enero de 2007).



**Figura 26.** Gráfica que muestra las medidas del volumen testicular de los machos en fechas correspondientes al principio, durante y después de la temporada de apareamiento. \* Fechas entre las que existe una diferencia significativa.

Podemos suponer que los machos se preparan para la temporada reproductiva, ya que el tamaño de sus testículos aumenta en los comienzos y durante la temporada reproductiva y éste disminuye al final de la misma, éste hecho también se pudo observar en el porcentaje de los tipos de testículos que presenta la especie, ya que de igual forma se comienza a ver un aumento en el porcentaje de testículos escrotados a comienzos de la temporada reproductiva y un decremento de este tipo de testículos hacia el final de la misma.

### 8.3.2. Relación peso corporal – volumen testicular

El peso y el volumen testicular muestran una correlación positiva alta (Correlación de Pearson  $r = 0.36$   $P < 0.0001$ ). Dado que el peso y el volumen testicular se ven afectados durante la temporada reproductiva y dado que durante esta época el gasto energético es mayor, es lógico asumir que el aumento del peso en los machos esté correlacionado con el crecimiento del volumen testicular.

### 8.3.3. Relación masa testicular – sistema de apareamiento

Wilkinson y McCracken (2001) realizaron un estudio con el fin de mostrar la relación que existe entre la masa de los testículos y el sistema de apareamiento de diversas especies de murciélagos. En total los autores compararon los datos de la residual de la masa testicular combinada (RMTC) de 104 especies de murciélagos incluyendo 84 especies de 9 familias de

microchiropteros y 20 especies de megachiropteros. La fórmula utilizada por Wilkinson y McCracken (2003) para obtener la masa testicular es:  $0.5236 \times \text{longitud} \times \text{ancho}^2$ .

Para obtener la masa testicular de *L. nivalis* en este estudio, se tomaron en cuenta las medidas correspondientes al día 1 de diciembre de 2006, por ser el día en que las medidas de longitud y ancho testicular eran mayores, presentando un promedio de longitud testicular de 8.51 mm. y un promedio de ancho testicular de 8.1 mm. Por lo tanto la fórmula es  $0.5236 \times 8.51 \text{ mm.} \times 8.1 \text{ mm}^2 = 292.34 \text{ mm}^3$ , siendo éste resultado la masa testicular de un solo testículo, por lo que al multiplicarlo por 2 obtenemos la masa testicular combinada (MTC) o de ambos testículos la cual es de **584.69 mm<sup>3</sup>**.

Wilkinson y McCracken describen la correlación que existe entre la masa corporal y la masa testicular, pero mencionan que es necesario calcular la residual de la masa testicular combinada (RMTC) y para esto es necesario eliminar el efecto que produce la masa corporal. El factor residual de la masa testicular combinada se obtiene utilizando el residual de regresión de:  $\text{Log } 10 \text{ MTC sobre Log } 10 \text{ MC}$ . La masa testicular que se utilizó para este estudio fue la correspondiente al promedio del día 1 de diciembre de 2006, por ser ésta la fecha utilizada para las medidas de ancho y longitud testicular, ésta es de 33.31 g. Al aplicar la fórmula obtenemos un valor de **.25** como valor de la residual de la masa testicular combinada (RMTC), el cual apoya la existencia de un sistema de apareamiento promiscuo así como una alta probabilidad de la existencia de competencia espermática.

#### **8.4. Área de observación**

- **Aumento de galerías**

En primera instancia se pensaba capturar y marcar murciélagos perchados únicamente en la galería principal; sin embargo, en una visita realizada el 18 de enero de 2006 se observaron muy pocos individuos presentes en ésta, por lo que se buscó a los murciélagos en otras galerías que en estudios previos habían sido identificadas como galerías de percha de la especie, pero que únicamente albergaban a grupos de hasta un máximo de 200 individuos (Caballero, 2001). En esta ocasión se observaron miles de murciélagos de la especie, por lo que la captura se realizó en en dicha galería. Durante la segunda temporada de estudio se realizaron las filmaciones en la galería principal y únicamente en la galería adyacente los días que se capturaba murciélagos pues éstos salían huyendo a esta galería.

- **Forma de filmación**

Originalmente se pensaba realizar las filmaciones uniendo las videocámaras por un cable de 60m con la finalidad de no alterar a los murciélagos, mas la perturbación que se realizaba al colocar la cámara que se iba a quedar en la galería era tan grande que los murciélagos no regresaban a este sitio hasta después de 3 ó 4 horas y simplemente se filmaba alrededor de 1 m<sup>2</sup> ya que ésta no se podía mover de lugar. Las siguientes filmaciones fueron directamente tomadas por mí, en plena oscuridad utilizando leds infrarrojos para poder tener más movilidad durante la filmación.

Aunque tenemos algunos datos individuales sobre el comportamiento de algunos individuos, en general esto fue sumamente complicado, debido a la gran número de individuos de la especie que habitan la cueva, lo cual aunado a que existe una alta fluctuación en la composición de los grupos. Esto arroja datos relevantes sobre el comportamiento de la especie, pero dificulta la observación individual de la misma.

En la galería secundaria se observó un grupo superior de individuos de los que generalmente deberían de estar en esta parte de la cueva, debido a que en las ocasiones en las que se realizaron observaciones en dicha parte de la misma, se capturaban individuos en la galería principal por lo que en los videos obtenidos en estas fechas se podía observar un repentino aumento en el número de individuos que suponemos provenían de la galería principal huyendo de nuestra presencia. En la galería secundaria se observaron conglomerados de individuos que podían ser desde 5 individuos hasta cientos de ellos.

A diferencia de lo que se observó en la galería secundaria, los conglomerados de murciélagos en la galería principal eran muchos más reducidos y la mayoría de los individuos observados tenían mucho más espacio que en la galería principal.

Podemos decir que esta especie muestra una gran adaptabilidad, ya que durante las primeras capturas con sólo poner la red por un lapso corto bastaba para obtener un número suficiente de individuos para el marcaje, mas con el transcurso del tiempo la captura se complicaba, debido a que los individuos se adaptaban a la presencia de la red y dejaban de caer con tanta frecuencia.

Aunque no fue posible identificar a muchos individuos marcados, sí se pudieron realizar observaciones en las que se distinguía el sexo de los individuos marcados y lo que arrojó datos importantes sobre el comportamiento de la especie. Todos los murciélagos fueron marcados en la galería principal y muchos de ellos se observaron en la galería secundaria, inclusive antes de ahuyentar a los murciélagos de la galería principal para capturarlos, lo que muestra una gran movilidad de la especie dentro de la cueva y nos permite suponer que los machos de la especie *L. nivalis* no defienden territorios, ya que de ser así permanecerían de forma constante en un mismo sitio.

Un dato importante radica en que en todas las visitas realizadas a la cueva, la cantidad de individuos marcados observados en comparación con los que estaban en el refugio era muy pequeña, lo que aunado a la gran movilidad de la especie dentro de la cueva, nos indica una alta fluctuación de individuos en el refugio.

Aunque marcamos más machos que hembras durante la temporada de estudio, en las observaciones realizadas, la cantidad de hembras marcadas fue mucho mayor que la cantidad de machos observados, otro dato interesante radica en que de la totalidad de las hembras marcadas el 37.34% fue observado en la galería principal y el 62.66% en la galería secundaria. Presumimos que la diferencia entre las observaciones se relaciona directamente con el tamaño de las galerías y la distribución de los individuos dentro del mismo espacio.



**Figura 27.** Total de machos marcados en el área de investigación, así como el número de machos marcados observados durante las filmaciones en ambas galerías de trabajo durante la segunda temporada.



**Figura 28.** Total de hembras marcadas en el área de investigación, así como el número de hembras marcadas observados durante las filmaciones en ambas galerías de trabajo durante la segunda temporada.

Visitas	Hembras Marcadas	% Hembras Marcadas Observadas	Machos Marcados	% Machos Marcados Observados
08-Sep-06	66	0.00	101	0.00
24-Sep-06	66	0.00	101	0.00
13-Oct-06	110	0.00	144	0.00
26-Oct-06	110	1.82	144	0.00
02-Nov-06	110	0.00	144	0.00
04-Nov-06	110	0.91	144	0.00
06-Nov-06	127	0.79	151	0.00
10-Nov-06	127	0.79	151	1.32
11-Nov-06	127	6.30	151	1.32
17-Nov-06	135	1.48	176	0.00
18-Nov-06	135	0.00	176	1.70
21-Nov-06	151	1.99	198	0.00
25-Nov-06	151	7.95	198	0.00
28-Nov-06	161	9.94	208	0.00
01-Dic-06	161	6.21	208	0.00
02-Dic-06	165	1.82	226	0.00
13-Dic-06	172	5.81	253	0.00
20-Dic-06	176	3.98	269	0.00
21-Dic-06	176	2.84	269	0.37
29-Dic-06	176	0.00	269	0.00
06-Ene-07	176	0.00	269	0.00
15-Ene-07	188	0.00	283	0.00
02-Feb-07	203	0.00	302	0.00
13-Feb-07	203	0.00	302	0.00

**Tabla 4.** Tabla que muestra la cantidad de murciélagos marcados, así como el porcentaje de murciélagos marcados observados durante cada una de las visitas en las que se filmaron.

## **8.5. Descripción del Comportamiento**

### **8.5.1. Comportamiento general**

La descripción de los comportamientos observados durante el trabajo en la cueva se dividió en los comportamientos observados antes, durante y después de la temporada reproductiva.

- Comportamiento antes de la temporada reproductiva

Durante los meses de septiembre y octubre la actividad que los murciélagos desempeñaron durante el día consistía primordialmente en formar conglomerados que iban desde unos pocos a unos cientos, no se observó ningún tipo de defensa o agresión por parte de alguno de los individuos observados. Por otro lado, en la mayoría de las observaciones realizadas en esta temporada, los murciélagos parecían tranquilos y se dedicaban a acicalarse e interactuar pacíficamente.

- Comportamiento durante la temporada reproductiva

A finales del mes de octubre, noviembre y diciembre se observaron comportamientos sexuales en la especie, además se observaron conductas agonistas durante este periodo, principalmente contra parejas copulando. Aunque la actividad de los murciélagos aumentó considerablemente, se siguieron observando conductas amistosas. Éstas se llevaban a cabo, la mayoría de las veces, en los pocos conglomerados grandes y las conductas agonistas en individuos aislados y grupos pequeños.

- Comportamiento después de la temporada reproductiva

Durante los meses de enero y febrero, la actividad en las galerías se vio reducida notablemente, los murciélagos no mostraban conductas agonistas y la mayor parte del tiempo se encontraban en conglomerados grandes, mostrando conductas amistosas con los demás individuos.

### **8.5.2. Comportamiento durante la temporada de apareamientos**

Racey (1982), Hill y Smith (1984) y Fenton (1985) definen la cópula como el comportamiento durante el cual el macho monta a la hembra en una posición ventrodorsal, mientras sujeta a la hembra con los antebrazos y realiza la penetración seguida de movimientos pélvicos repetidos mientras muestra vocalizaciones.

La cópula nunca se produce en vuelo. Mientras la hembra está suspendida del techo del refugio, el macho la agarra por la espalda, curvando el abdomen y apartando el uropatagio para encontrar la vulva. En ocasiones se produce cuando la hembra está levemente despierta, pero no lo suficiente como para volar. En el transcurso de la cópula, la pareja articula pequeños sonidos de vez en cuando y en ocasiones el macho muerde los pelos del cuello de la hembra. Permanecen en esta posición alrededor de veinte minutos, durante los cuales puede producirse la cópula varias veces. En el murciélago hortelano (*Eptesicus serotinus*), puede durar hasta tres o cuatro horas. Parece que en algunas especies puede continuarse la cópula en estado de dormición, gracias a la existencia de un tejido eréctil especial del pene. En los Rinolófidos, el esperma forma un núcleo duro que actúa como una especie de tapón vaginal (Balmori 1999).

De un total de 51 cópulas observadas en una colonia de *Pteropus giganteus*, se observó que el macho, de bastante mayor tamaño que la hembra, se acercaba frecuentemente a la hembra de su elección y estiraba las alas en dirección a la hembra al mismo tiempo que la olía, en la totalidad de los casos se observó que la hembra intentaba repeler al macho gritando y cambiándose de rama en el árbol, más el macho la seguía persistentemente de 20 hasta 45 minutos hasta que lograba la cópula. Aunque la hembra intentaba repeler al macho y no parecía receptiva, el macho la seguía persistentemente y se acercaba silenciosamente por la parte de atrás agarrándola con los dientes del cuello mientras la sostenía con los pulgares. Durante la cópula la hembra intenta liberarse del macho utilizando gritos y movimientos bruscos. Sin embargo, el macho no la libera hasta terminada la cópula. Cuando la hembra logra liberarse del macho, éste la sigue produciendo fuertes vocalizaciones audibles, después de la cópula ambos individuos permanecen en silencio por el resto del día. La cópula duró entre 30 y 40 segundos (Koilraj y Marimuthu 2001).

En este estudio definiremos al evento copulatorio como el tiempo durante el cual macho y hembra permanecen juntos, el macho colocado sobre el lomo de la hembra y entrelazando los antebrazos para sujetar a la misma, durante el cual se llevan al cabo movimientos copulatorios a los cuales llamaremos temblores o cópula.

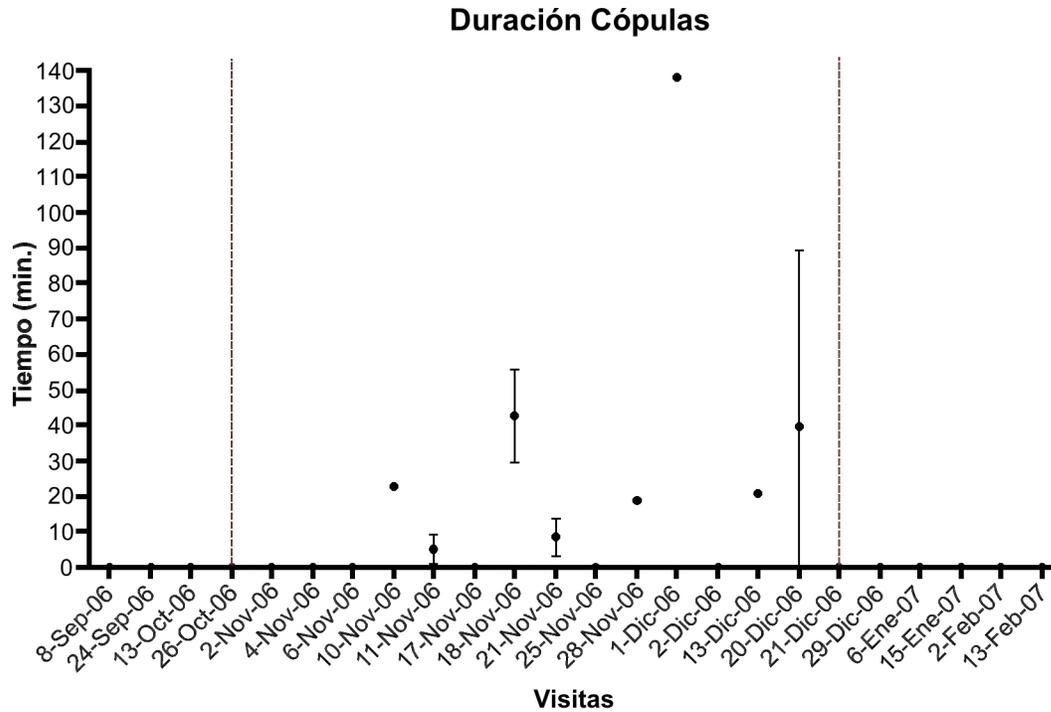
<b>Unidad de Comportamiento</b>	<b>Descripción del comportamiento</b>
Evento copulatorio	Mientras la hembra está suspendida del techo, el macho se coloca sobre la espalda de la hembra, entrelazan los antebrazos, en ocasiones articulan sonidos y el macho puede llegar a morder a la hembra en el cuello, pueden llegar a separarse pero se consideró una continuación del mismo evento copulatorio si volvían a una posición copulatoria en cuestión de segundos.
Violación	El macho toma a la hembra a la fuerza generalmente con una mordida en el cuello, forzándola a base de aleteos a entrelazar los antebrazos y colocarse en posición de estado copulatorio, en la mayoría de las ocasiones la hembra se intenta liberar emitiendo sonidos y movimientos bruscos del cuerpo y las alas.
Temblor	Mientras macho y hembra se encuentran en estado copulatorio, el macho lleva al cabo un movimiento dorsal – ventral con la parte pélvica, parecido a un pequeño temblor y con una duración de 1 a 2 segundos.
Defensa de la cópula por parte del macho	El macho muestra una actitud agresiva hacia otros murciélagos que se acercan lanzando mordidas y/o aleteos rápidos, en ocasiones tiene que suspender el estado copulatorio para realizar esta defensa.
Defensa de la cópula por parte del hembra	La hembra muestra una actitud agresiva hacia otros murciélagos que se acercan lanzando mordidas y/o aleteos rápidos, en ocasiones tiene que suspender el estado copulatorio para realizar esta defensa.
Separación de la cópula por parte de la hembra	La hembra se libera de la posición de estado copulatorio en que se encontraba y se aleja del macho.
Separación de la cópula por parte del macho	El macho se suelta de la posición de estado copulatorio en que se encontraba y se aleja de la hembra.

**Tabla 5.** Etograma que muestra las unidades de comportamiento que se observaron y analizaron en los videos filmados durante el trabajo de campo.

- Duración

Para calcular la duración de los eventos copulatorios sólo se tomaron en consideración los eventos copulatorios con una duración mayor a un segundo y cuyo evento estuviera documentado de principio a fin.

La duración promedio de todos los eventos copulatorios fue de 31.05 min. Para la galería principal la duración promedio fue de 36.23 min., mientras que para la galería secundaria fue de 25.07 min. Esta diferencia puede estar relacionada con la cantidad de murciélagos presentes en cada una de las galerías y al espacio en el que éstos se perchaban. Un dato importante en este trabajo es el de que la máxima duración de un evento copulatorio fue de 138.13 min., mientras que la menor fue de 1.11 min.



**Figura 29.** Duración de los eventos copulatorios completos a lo largo de la segunda temporada de trabajo (fechas consecutivas), entre las líneas rojas se muestran las fechas de filmación durante la temporada de apareamientos.

- Esfuerzo de muestreo

En total se filmaron 5256 minutos, lo que equivale a un total de 87.6 horas de trabajo, éste esfuerzo se realizó en ambas galerías, se trabajaron 4,277 minutos en la galería principal lo que equivale a 71.3 horas y 979 minutos en la galería secundaria lo que equivale a 16.3 horas.

Los días 4 de noviembre de 2006, 11 de noviembre de 2006, 21 de noviembre de 2006, 25 de noviembre de 2006, 1 de diciembre de 2006, 13 de diciembre de 2006 y 21 de diciembre de 2006 se filmó en la galería secundaria, todos los demás días en los que se filmaron fueron en la galería principal.



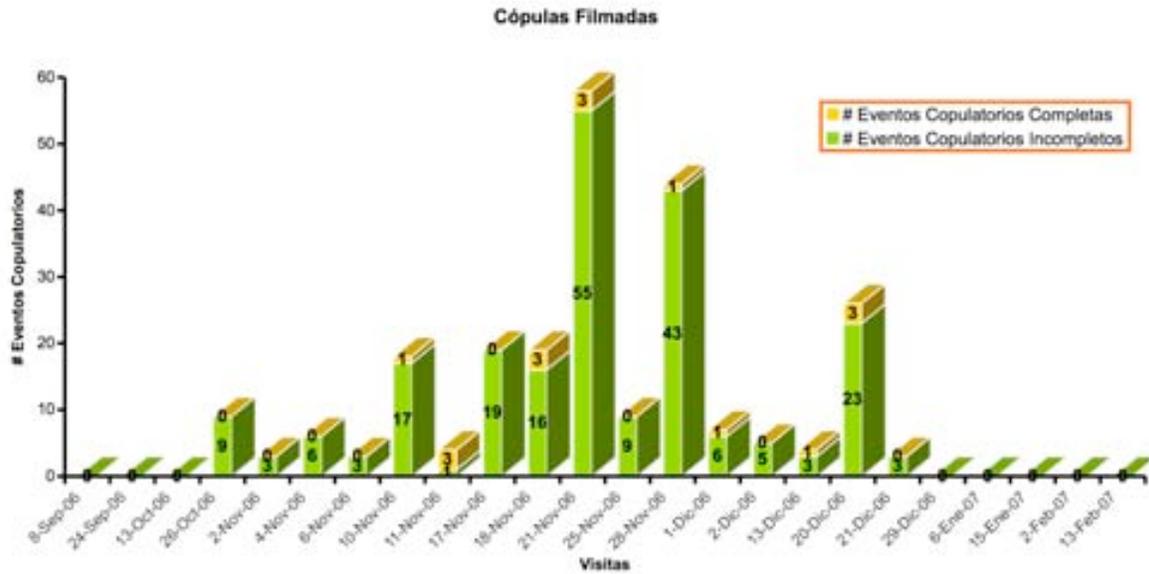
**Figura 30.** Esfuerzo de muestreo en minutos, así como el tiempo durante el cual se observaron eventos copulatorios durante la segunda temporada de trabajo (fechas consecutivas).

- Eventos copulatorios

Podemos notar un aumento en el número de eventos copulatorios observados conforme avanza la temporada de apareamientos, al igual que una reducción de los mismos hacia finales de la misma. Esta tendencia de campana también puede ser notada en la cantidad de minutos que pasamos observando cópulas durante la temporada.

La cantidad de eventos copulatorios observados en las galerías es en general muy distinto; sin embargo, esto se puede deber a que en la galería secundaria se filmó menos tiempo.

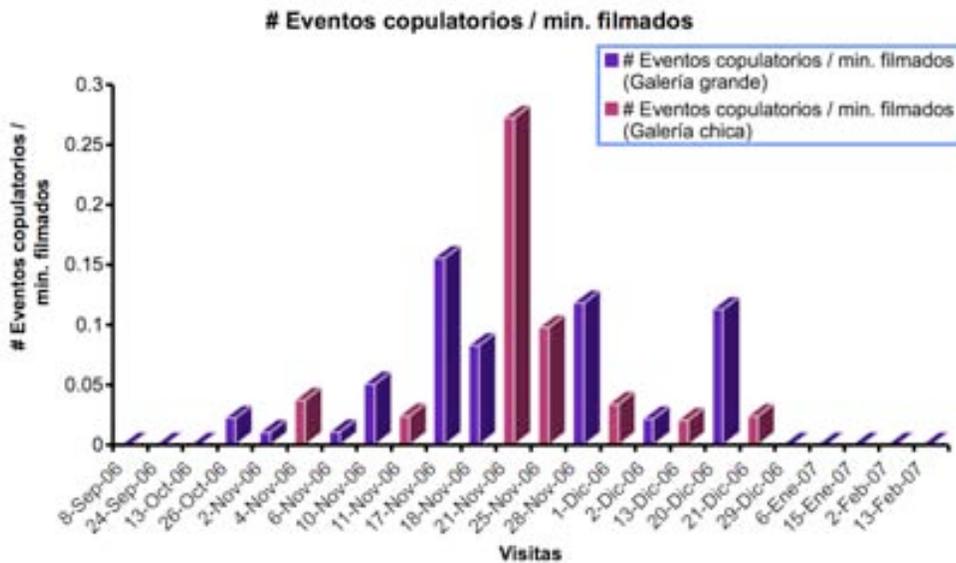
La primera fecha en la que se observaron cópulas fue el 26 de octubre de 2006 y el 21 de diciembre la última fecha en las que se observaron cópulas.



**Figura 31.** Cantidad de eventos copulatorios incompletos y completos observados durante la segunda temporada de trabajo (fechas consecutivas).

- Tasa de # de eventos copulatorios / min. filmados

En base a esta tasa podemos comprobar que los datos que estamos obteniendo sobre el número de copulas no tiene nada que ver con el tiempo que filmamos sino que en realidad la especie muestra más eventos copulatorios conforme avanza la temporada reproductiva, así mismo este número decrece conforme se acerca el final del periodo reproductivo.



**Figura 32.** Tasa del número de eventos copulatorios / minutos filmados durante la segunda temporada de trabajo (fechas consecutivas).

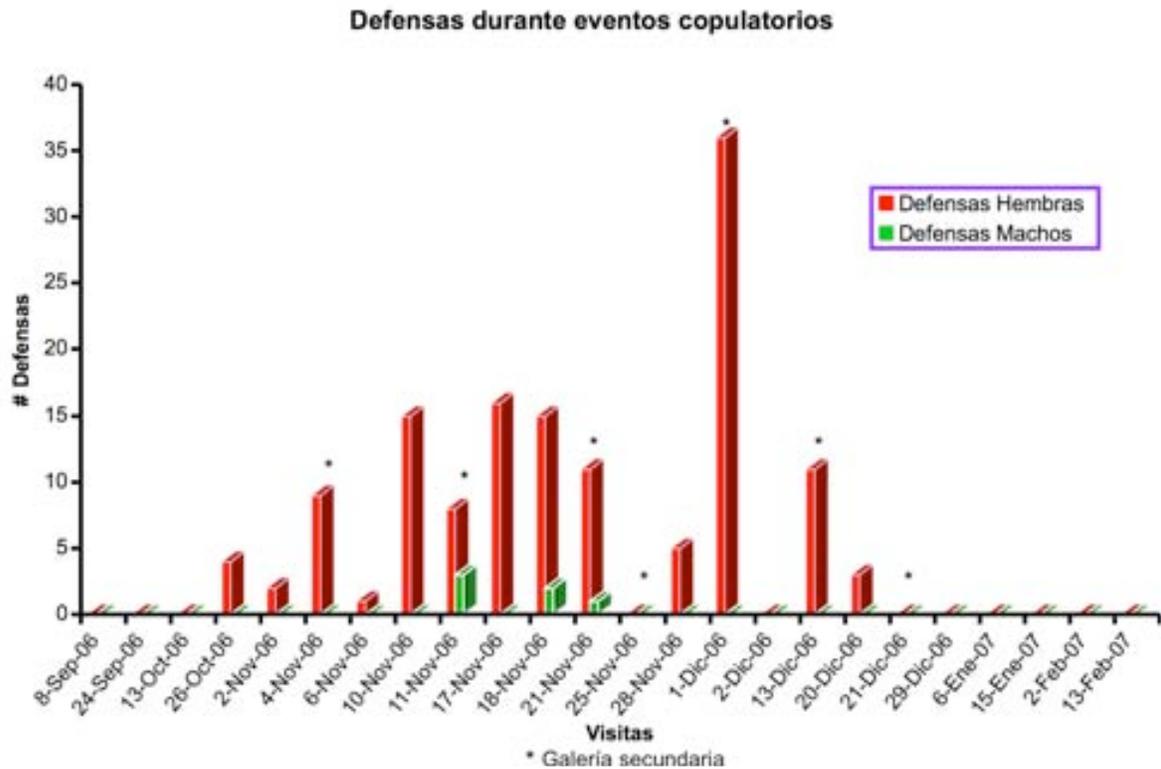
- Defensa de Eventos Copulatorios

La mayoría de las veces la hembra es la que defiende el evento copulatorio, en muy pocas ocasiones el macho intervino en defender el evento copulatorio y en casi todas las ocasiones esta defensa iba acompañada de una defensa de la hembra. En algunas ocasiones se pudo observar que la hembra defendía el evento copulatorio de otras hembras marcadas o que acababan de terminar de copular con otro macho, también fue posible observar que no todos los murciélagos que se acercaban a una pareja en evento copulatorio eran agredidos, es decir en ocasiones la hembra y el macho decidían a que individuos agredir y a cuales no.

Una cuestión importante es el hecho de que en la galería secundaria están ocurriendo muchas más defensas que en la galería principal. Si tomamos en cuenta la cantidad de video que se filmó en cada una de las galerías durante los días en los que se llevaban a cabo eventos copulatorios podemos observar que en la galería principal se filmaron 2662 minutos y se observaron 61 defensas por parte de las hembras esto nos dice que sucede 1 defensa por parte de la hembra cada 43.6 minutos mientras que en la galería secundaria se filmaron únicamente 979 minutos y se observaron 75 defensas por parte de las hembras es decir que sucede una defensa por parte de la hembra cada 13 minutos. Esta diferencia quizás se deba a la cantidad de espacio disponible para los individuos en las diferentes galerías o quizás al hecho de que la cantidad de murciélagos presentes en la galería secundaria esta siendo aumentada por nuestra presencia en la galería principal.

Sobre las defensas por parte de los machos podemos decir que aunque llegamos a observar un par de ocasiones en las que este comportamiento sucedía, en realidad este no parece ser un comportamiento habitual y sucede con muy baja frecuencia en ambas galerías.

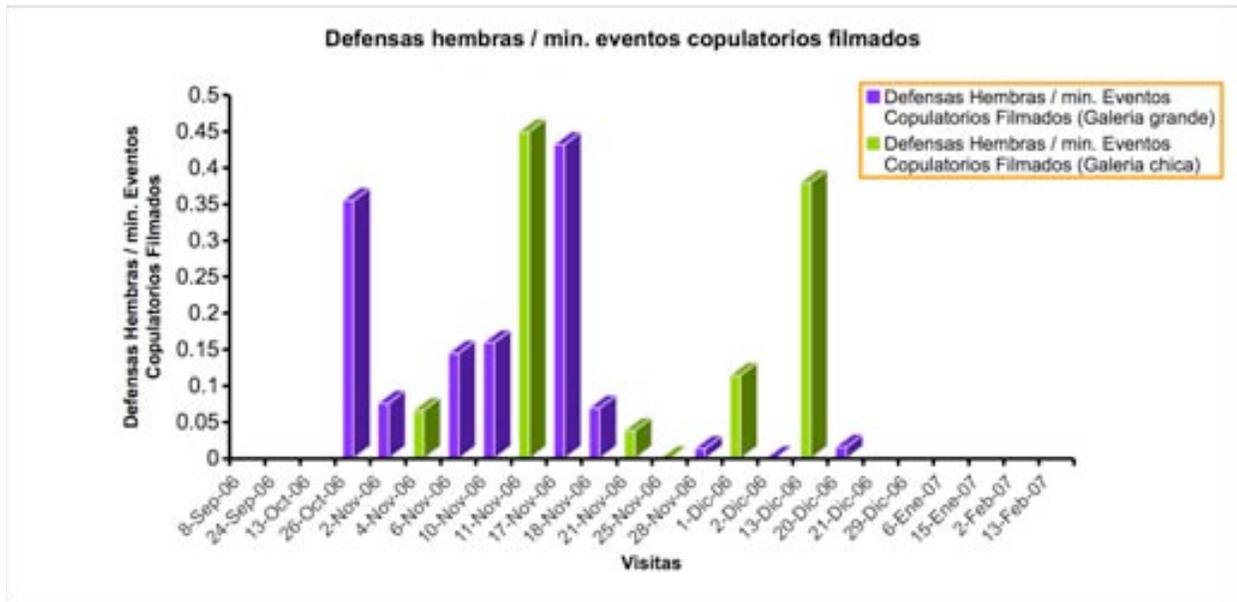
Se observó en 8 ocasiones que algunos machos que no eran agredidos por las hembras, se intentaban colocar entre el macho y la hembra que se encontraban en un evento copulatorio. Y si lo lograban con éxito, el nuevo macho empezaba a realizar movimientos pélvicos por lo que creo que copulaban con la hembra. La duración de este evento una vez conseguido con éxito solo duraba unos cuantos minutos. Sin embargo, el intento de colocarse en esa posición podía durar hasta 20 minutos aproximadamente.



**Figura 33.** Defensas de eventos copulatorios observados durante la segunda temporada de trabajo (fechas consecutivas).

- Tasa de defensa hembras / min. eventos copulatorios filmados

Podemos observar que la defensa de un evento copulatorio por parte de la hembra se lleva a cabo tanto en la galería principal como en la secundaria, también podemos decir que este tipo de comportamiento no depende de en que momento de la temporada reproductiva se encuentren sino que en realidad es un comportamiento que se lleva a cabo en los eventos copulatorios. La diferencia en la tasa de defensas entre machos y hembras nos permite suponer que las hembras están teniendo algún tipo de decisión sobre con que macho deciden copular ya que éstas son las que están defendiendo la copula y en muy pocas ocasiones son los machos los que realizan este comportamiento.



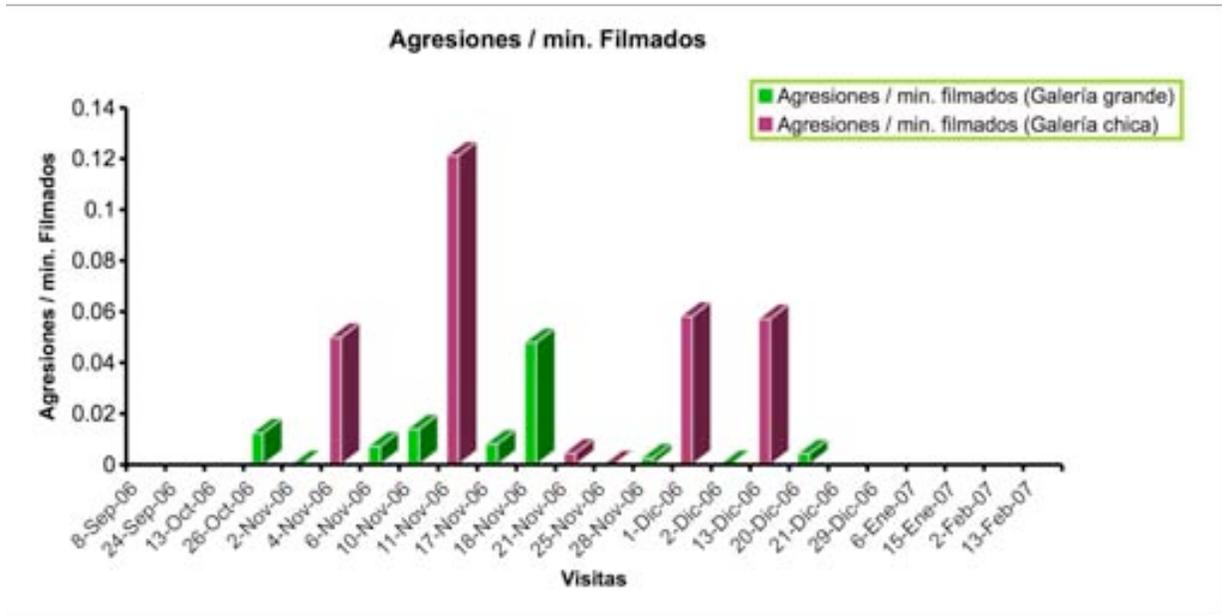
**Figura 34.** Tasa de defensas de hembras / min. filmados de eventos copulatorios durante la segunda temporada de trabajo (fechas consecutivas).

- Agresiones

Las agresiones o conductas agonistas únicamente se observaron durante la temporada de apareamientos de la especie, aunque ambas conductas fueron observadas en ambas galerías, en la galería secundaria se observaron más del doble de este tipo de conductas en comparación con la galería principal. Si tomamos en cuenta que el tiempo de filmación es mucho mayor en la galería principal que en la secundaria este dato parece ser importante, sin embargo debemos de tomar en consideración que los murciélagos eran básicamente acarreados a esta galería pues durante el tiempo de filmación de la galería secundaria se realizaban capturas y marcajes en la galería principal.

- Tasa de agresiones / min. filmados

Las agresiones observadas durante la temporada de trabajo son en su mayoría observadas en la galería secundaria, esto puede deberse al aumento en la cantidad de individuos que se observan en esta galería debido a nuestra intromisión en la galería principal, de igual forma podemos observar que las agresiones no son muy frecuentes.



**Figura 35.** Tasa de agresiones observadas / min. filmados durante la segunda temporada de trabajo (fechas consecutivas).

- Temblores

Los temblores no pudieron ser analizados en este estudio ya que la observación de los mismos resultaba muy complicada pues dependía de la posición de los murciélagos hacia la cámara y en la gran mayoría de los casos la observación de los mismos era imposible. Sin embargo los temblores que se llevaron a observar se contabilizaron.

- *Selección sexual – Elección de la pareja (por medio de la fuerza)*

Algunas observaciones ponen en duda la creencia de que en esta especie se da un tipo de selección sexual en la cual el macho por medio de la fuerza retiene a la hembra ya que en la mayoría de las ocasiones la hembra se lograba soltar del macho y sin embargo no huía sino que se quedaba en el mismo sitio y más adelante volvía a ser montada por el mismo macho, otro dato de suma importancia al respecto es el hecho de que las hembras son las que defienden las cópulas la mayoría de las ocasiones. Probablemente las hembras estén realizando algún tipo de elección de los machos con los que desean aparearse, sin embargo no sabemos cuáles sean estas características.

- Temporalidad de la especie dentro del refugio

El hecho de que los eventos copulatorios se hayan observado desde la última semana de octubre es una fuerte evidencia de que la temporada de apareamientos considerada

anteriormente (mediados de noviembre a mediados de diciembre) es en realidad muy corta ya que durante este estudio se observaron eventos copulatorios desde la última semana de octubre hasta la última semana de diciembre, los eventos copulatorios observados el 29 de diciembre no se observan en las gráficas con comportamientos detallados ya que estas no mostraron una duración, solamente se observaron eventos copulatorios en el barrido general este día. Estos datos junto con los que se obtuvieron sobre las medidas testiculares nos permiten suponer la duración de la temporada de apareamientos de la especie.

## 9. CONCLUSIONES

---

Los murciélagos de la especie *L. nivalis* se refugian en la “Cueva del Diablo” durante los meses de septiembre a febrero, en este periodo la especie se aparea, ésta temporada coincide con el pico de abundancia de recursos alimentarios en la zona.

No se observó un dimorfismo sexual para el tamaño de *L. nivalis*, se observó un dimorfismo sexual con respecto al peso entre machos y hembras, probablemente la diferencia en el peso entre machos y hembras sólo sea en ésta temporada de apareamiento.

Se observó un aumento en las medidas testiculares de los machos en la temporada de apareamientos, al final de la temporada de apareamiento, se observó una disminución de las medidas testiculares, está diferencia en el tamaño de testículos durante el apareamiento aunado al sistema de apareamientos promiscuo observado en la especie, sugiere un tipo de competencia espermática alta.

La temporada de apareamientos tiene una duración de aproximadamente 2 meses, desde finales del mes de octubre hasta finales del mes de diciembre, durante este tiempo la especie muestra una gran movilidad dentro de la cueva en especial dentro de la galería secundaria y la galería principal. Aunque se marcaron más machos que hembras y las capturas muestran una proporción sexual de 1.5:1, la observación de los mismos difiere mucho de las capturas ya que la mayoría de las observaciones de murciélagos marcados pertenece a hembras.

Podemos suponer que la especie presenta un sistema de apareamiento promiscuo en el cual se forman grupos multi-machos multi-hembras, no parece existir ningún tipo de cortejo, ni ningún tipo de defensa de territorios o de hembras por parte de los machos ni ninguna formación de harenes o leks en la especie, sin embargo si pudimos observar un gran número de defensas de parte de las hembras que se encontraban copulando, probablemente los apareamientos no se estén dando de manera aleatoria sino que las hembras probablemente estén presentando algún tipo de elección de los machos por lo cual los defienden en la presencia de otra hembra o macho intruso.

Existen muchas preguntas que surgieron en base a las observaciones realizadas durante el transcurso de este trabajo, es necesario que se lleven a cabo más estudios en la especie para poder responder todas estas preguntas.

No obstante podemos concluir que la “Cueva de Diablo”, único refugio conocido en el que se llevan a cabo apareamientos de la especie *L. nivalis*, es de suma importancia para la conservación de esta especie y que las intromisiones y perturbación humanas afectan de gran manera a la especie. Es necesario que se tomen medidas preventivas de protección para la especie dentro de este refugio, en especial durante los meses en que la especie se aparee dentro de este refugio. En base a la información obtenida durante este trabajo sobre los apareamientos se pueden sentar las bases de la duración de este tipo de protección al refugio.

## 10. PREGUNTAS A RESPONDER

---

Este trabajo arroja nuevo conocimiento sobre la especie, sin embargo también surgen una serie de preguntas que no fue posible responder con los datos obtenidos, es necesario que se sigan realizando estudios sobre la especie y a continuación se muestran algunas de las preguntas y pautas que a mi parecer sería necesario e interesante responder en futuros trabajos.

- Es necesario realizar marcajes individuales en la gran mayoría de la población que visita la cueva para entender las características que influyen el comportamiento reproductivo de la especie.
- Probablemente existen diferencias entre el comportamiento de la especie en la galería principal y en la galería secundaria, es necesario realizar un estudio comparativo del comportamiento en ambas galerías reduciendo al mínimo la perturbación.
- ¿Por qué la especie muestra una segregación sexual distinta en las 2 galerías en las que se trabajó?
- ¿Cómo se distribuyen los sexos espacialmente en ambas galerías? y ¿En dónde están perchando la mayoría de los machos? ya que se observaron muy pocos machos en comparación a las hembras dentro de las galerías del estudio.
- La diferencia en la cantidad de defensas por parte de la hembra en las diferentes galerías se debe a la perturbación que realizamos o existe otra razón.
- De qué sexo en particular están defendiendo las hembras los eventos copulatorios.
- ¿Qué características son las que buscan las hembras en los machos con los que copulan y de qué depende que ataquen a ciertos murciélagos que se acercan?
- ¿Qué significan los temblores observados durante el estudio?
- ¿Existe algún patrón en la frecuencia de ocurrencia de las defensas y temblores que muestra la especie?

## 11. BIBLIOGRAFÍA

---

- Adam, M. D. y Hayes, J. P. 2000. **Use of bridges as night roosts by bats in the Oregon coast range.** Journal of Mammalogy. 82(2): 402-407.
- Altringham, J.D. 1998. **BATS: Biology and behavior.** Oxford University Press, New York, 146-185.
- Alvarez, T. y Q. L. González. 1970. **Análisis polínico del contenido gástrico de murciélagos Glossophaginae de México.** Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México 18: 137-165.
- Andersson M. y Y. Iwasa. 1996. **Sexual selection.** Trends Ecol. Evol. 11: 53-58.
- Anderson, J. W. y W. A. Wimsatt. 1963. **Placentation and fetal membranas of the Central America noctilionid bat, *Noctilio labiales minor*.** American Journal of Anatomy. 112: 181-187.
- Arita, H. T. 1991. **Spatial segregation in long-nosed bats *Leptonycteris nivalis* y *Leptonycteris yerbabuena*, in Mexico.** Journal of Mammalogy. 72(4): 706-714.
- Arita, H. T. 1993. **Rarity in neotropical bats: correlations with phylogeny, diet and body mass.** Ecological Applications. 3: 506-517.
- Arita, H. T. 1997. **Species composition and morphological structure of the bat fauna of Yucatan, Mexico.** Journal of Animal Ecology. 66: 83-97.
- Arita, H. T. 2005. **Range size in mid-domain models of species diversity.** Journal of Theoretical Biology. 232: 119-126.
- Arita, H. T. y C. Martínez del Río. 1990. **Interacciones flor-murciélago: un enfoque zoocéntrico.** Publicaciones Especiales del Instituto de Biología, UNAM. 4: 1-35.
- Arita, H. T. y D. E. Wilson. 1987. **Long-Nosed Bats and Agaves: The Tequila Connection.** BATS. 5(4): 3-5.
- Arita, H. T. y K. Santos del Prado. 1999. **Conservation biology of néctar-feeding bats in Mexico.** Journal of Mammalogy. 80: 31-41.
- Arita, H. T. y S. R. Humphrey. 1991. **Revisión taxonómica de los murciélagos magueyeros del género *Leptonycteris* (CHIROPTERA:PHYLLOSTOMIDAE).** Acta Zoológica Mexicana. 29: 1-60.
- Balasingh, J., Koilraj, J. y T. H. Kunz. 1995. **Tent construction in the short-nosed fruit bat *Cynopterus sphinx* (Chiroptera: Pteropodidae) in southern India.** Ethology. 100: 210-229.

- Balmori, A. 1999. **Reproducción en Quiropteros**. Galemys. 11(2): 17-34.
- Barbour, R. W. y W. H. Davis. 1969. **Bats of America**. Univ. of Kentucky Press, Lexington, Kentucky. 96-102.
- Bateman, G.C. y T.A. Vaughan. 1974. **Nightly activities of mormoopid bats**. Journal of Mammalogy. 55: 45-65.
- Begon, M. 1989. **Ecología Animal. Métodos de cuantificación de poblaciones**. Edit. Trillas. 72-90.
- Bradbury, J. W. 1977. **Social organization and communication**. En Wimsatt, W. A. Biology of bats. Academic Press, New York. 1-72.
- Bradbury, J.W. y L. Emmons. 1974. **Social organization and communication**. En Wimsatt, W. A. Biology of Bats. Academia Press, New York. 1-72.
- Bradbury, J. W. y S. L. Vehrencamp. 1976. **Social organization and foraging in Emballonurid bats, III. Mating systems**. Behavioral Ecology and Sociobiology. 2: 1-17.
- Bradshaw, G. V. 1962. **Reproductive cycle of the California lear-nosed bat, *Macrotus californicus***. Science. 136: 645-646.
- Brooke, A. P. 1990. **Tent selection, roosting ecology and social organization of the bat *Ectophylla alba*, in Costa Rica**. Journal of Tropical Ecology. 3: 171-175.
- Brooke, A. P. 1997. **Social organization and foraging behavior of the fishing bat, *Noctilio leporinus* (Chiroptera: Noctilionidae)** Ethology. 103: 421-436.
- Burda H., R. L. Honeycutt, S. Begall, L.Gruetjen, y O. Scharff. 2000. **Are naked and common mole-rats eusocial and if so, why?** Behav. Ecol. Sociobiol. 47: 293-30.
- Burland, T. M.; E. M. Barratt; R. A. Nichols y P. A. Racey. 2001. **Mating patterns, relatedness and the basis of natural philopatry in the brown long-eared bat, *Plecotus auritus***. Molecular Ecology. 10: 1309-1321.
- Caballero, L. A. 2004. **Observaciones sobre la conducta reproductiva de *Leptonycteris nivalis* (Chiroptera: Phyllostomidae) en Tepoztlán Morelos, México**. Tesis de licenciatura para obtener el grado de Biólogo, Universidad Autónoma del Estado de México (UAEM). 118 pp.
- Ceballos, G; T. H. Fleming; C. Chávez y J. Nassar. 1997. **Population dynamics of *Leptonycteris yerbabuena* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Jalisco, Mexico**. Journal of Mammalogy. 78(4): 1220-1230.
- Cheke, A.S. y Dahl, J.F. 1981. **The status of bats on westreference to Pteropus**. Mammalia. 1: 205-238.

- Clutton-Brock, T. H. 1989. **Mammalian mating systems**. Proceedings of the Royal Society of London. B236: 339-372.
- Cockrum, E. L. y Y. Petryszyn. 1991. **The long-nosed bat, *Leptonycteris*: An endangered species in the southwest?**. Ocasional Papers The Museum Texas Tech University. 142: 31pp.
- Cooper S. J. B., C. M. Bull and M. G. Gardner. 1997. **Alternative mating tactics and extreme male dimorphism in fig wasps**. Proc. R. Soc. London. Ser. B. 264: 747-751.
- Crichton, E.G. 2000. **Sperm storage and fertilization**. En: Crichton, E.G. y Krutzsch, P. H. Eds. Reproductive biology of bats. Academic Press, San Diego, San Francisco. 295-320.
- Darwin, C. 1871. **The descent of man and sexual selection in relation to sex**. Murray, Londres. 1-7.
- Davis, W. B. 1974. **The mammals of Texas**. Texas Parks Wildlife Department. 41: 200-220.
- Dinerstein, E. 1986. **Reproductive ecology of fruit bats and the seasonality of fruit production in a Costa rica cloud forest**. Biotropica. 18(4): 307-318.
- Dobat, K. y T. Peikert-Holle. 1985. **Blüten und Fledemäusen**. Verlag von Waldemar Kramer, Frankfurt. 307-308.
- Easterla, D. A. 1972. **Status of *Leptonycteris nivalis* (Phyllostomidae) in Big Bend Nacional Park, Texas**. Southwestern Naturalist. 287-292.
- Eberhard, W. G. 1996. **Female control: sexual selection by cryptic female choice**. Princeton University Press. 501 pp.
- Emlen, S. T. y L. W. Oring. 1977 **Ecology, Sexual Selection, and the Evolution of Mating Systems**. Science. 197(4300): 215- 223.
- Fenton, B. M. 1985. **Comunication in the Chiroptera**. Indiana University Press. 89-95.
- Findley, J. 1993. **Bats: A community perspective**. New York. Cambridge University press. 100-160.
- Fleming, T. H, 1988. **The Short-tailed Fruit Bat: a study in Plant-Animal Interactions**. University of Chicago Press. Chicago.
- Flemming, T. H. 1992. **How do fruit- and néctar- feeding birds and mammals track their food resources?**. En Hunter, M. D.; T. Ohgashi y P. W. Price, ed. Effects of resource distribution on plant animal interactions. Academia Press. Orlando, Florida. 355-391.

- Fleming, T. H.; R. A. Nuñez; L. da Silveira y L. Sternberg. 1993. **Seasonal changes in the diets of migrant nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope análisis.** *Oecologia*. 94: 72-75.
- Garcia, E. 1986. **Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köepen (para adaptarlos a las condiciones de la Republica Mexicana).** Cuarta ed. Instituto de Geología, UNAM. 201-215.
- Gardner, A. L. 1977. **Feeding habits.** Pp. 293-350. En *Biology of Bats in the New World* familia Phyllostomidae. Part II (R. J. Baker, D. C. Carter y J. K. Jones, Jr., eds.). Special Publications. The Museum, Texas Tech University. 13: 1-364.
- Goldizen, A. W., J. C. Buchan, D. A. Putland, A. R. Goldizen y E. A. Krebs. 2000. **Patterns of mate-sharing in a population of Tasmania Native Hens, *Gallinula mortierii*.** *Ibis*. 142: 40-47.
- Gomendio, M y E. R. S. Roldan. 1993. **Mechanisms of sperm competition: Linking physiology and behavioral ecology.** *TREE*. 8(3): 95-99.
- Goodenough, J. *et al.* 1993. **Perspectivas on animal behavior.** John Wiley & Sons press. USA. 508-522.
- Gopukumar, N. y J. Balasingh. 2002. **Nature Watch: Tent-making bats.** Indian Academy of science. 1-7.
- Goodwin, R. E. 1970. **The ecology of Jamaican bats.** *Journal of Mammalogy*. 51: 571-579.
- Goodwin, G. G. y A. M. Greenhall. 1961. **A review of the bats of Trinidad and Tobago.** *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 122: 187-302.
- Gowaty, P. A. y N. Buschhaus. 1998. **Ultimate causation of aggressive and torced copulation in beds: Female resistance, the CODE hipotesis, and social monogamy.** *Am. Zool.* 38: 207-225.
- GraphPad Software, Inc. 1994 – 2003.
- Grier, J. W. y T. Buró. 1992. **Biology of animal behavior.** 2ª. ed. Mosby Year Book. 360-378.
- Gwynne, D. T. 1984. **Male matting effort, confidence of paternity and insect sperm competition.** En R. L. Smith Eds. *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems*, Academia Press, San Diego, CA.
- Hall, R. E. 1981. **The Mammals of North America.** Segunda ed. John Wiley & Sons. Vol. 1. USA.

- Heller, K.-G., Achmann, R. y Witt, K. 1993. **Monogamy in the bat *Rhinolophus sedulus*?** Zeitschrift für Säugetierkunde. 58: 376-377.
- Hensley A. P. y K. T. Wilkins. 1988. ***Leptonycteris nivalis***. Mammalian Species. 307: 1-4.
- Hill, J. E. y J. Smith. 1984. **Bats: A natural history**. University of Texas press. 102-106.
- Hoffmann, A., J. G. Palacios-Vargas y J. B. Morales-Malacara. 1986. **Manual de Bioespeleología**. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 274 pp.
- Hughes, L., B. Sien Woon Chang, D. Wagner, y N. E. Pierce. 2000. **Effects of mating history on ejaculate size, fecundity, longevity, and copulation duration in the ant-tended lycaenid butterfly, *Jalmenus evagoras***. Behav. Ecol. Sociobiol. 47: 119-128.
- Humphrey, S. R. 1992. **Bats: Vespertilionidae and Molossidae**. En Chapman, A. J. y A. G. Feldhamer wild mammals of North America (Biology, management and economics). The John Hopkins University press. 52-67.
- Hutson, A.M., Mickleburgh, S.P., y Racey, P.A. (comp.). (2001). **Microchiropteran bats: global status survey and conservation action plan**. IUCN/SSC Chiroptera Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. 258 pp.
- INEGI. 2000. **Aspectos Geográficos de Morelos**. <http://mor.inegi.gob.mx>.
- INEGI. 2006. **Aspectos Geográficos de Morelos**. <http://mor.inegi.gob.mx>.
- Jones, C. 1976. **Economics and Conservation**. En Biology of Bats of the New World Family. 10: 133-145.
- Keeley, A. T. H. y B. W. Keeley. 2004. **The mating system of *Tadarida brasiliensis* (Chiroptera: Molossidae) in a highway bridge colony**. Journal of Mammalogy. 85(1): 113-119.
- Kerth, G. y König, B. 1996. **Transponder and an infrared-videocamera as methods used in a field study on the social behavior of Bechstein's bats. (*Myotis bechsteini*)** Myotis. 27-34.
- Kirkpatrick, M. 1982. **Sexual selection and the evolution of female choice**. Evolution. 36: 1-12.
- Kleiman, D. 1977. **Monogamy in mammals**. Quaterly Review of Biology. 52: 39-69.
- Koestner, E. J. 1941. **An annotated list of mammals collected in Nuevo Leon, Mexico, in 1938**. Great Basin Naturalist. 2: 9-15.
- Koilraj, A. J., y Marimuthu, G. 2001. **Copulatory behavior of Indian flying fox *Pteropus giganteus* in Southern India**. Current Science. 80: 16-17.
- Kokko, H. 1999. **Cuckoldry and the stability of biparental care**. Ecol. Lett. 2: 247-255.

- Krutzsch, P. H., Fleming, T. H. Y E. G. Crichton 2002. **Reproductive biology of male mexican free-tailed bats (*Tadarida brasiliensis mexicana*)**. Journal of Mammalogy. 83(2): 489-500.
- Kunz, T. H., August, P.V. y C. D. Burnett. 1983. **Harem social organization in cave roosting *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae)**. Biotropica. 15: 133-138.
- Kunz, T. H., y E. D. Pierson, 1994. **Bats of the world: an introduction**. 1-46 pp. en Walker's bats of the world (R. M. Nowak, ed.) The John Hopkins University Press, Baltimore Maryland.
- Kunz, T.H. 2003. **Censusing bats: challenges, solutions, and sampling biases**. 9-20 pp. en Trends in Bat Populations of the United States and Territories: Problems and Prospects. T.J. O'Shea and M.A. Bogan, eds. U.S. Geological Survey, Biological Sciences Division, Information and Technology Report, Washington, D.C. 274 pp.
- Lewis, S. E. 1992. **Behavior of Peter's tent-making bat, *Uroderma bilobatum*, at maternity roosts in Costa Rica**. Journal of Mammalogy. 73: 541-546.
- Lubjuhn, T., W. Winkel, J. T. Epplen, and J. Bruen. 2000. **Reproductive success of monogamous and polygynous pied flycatchers**. Behav. Ecol. Sociobiol. 48: 12-17.
- Luis, J., A. Carmona, J. Delgado, F. A. Cervantes, y R. Cardenas. 2000. **Parental behavior of the volcano mouse, *Neotomodon alstoni* (Rodentia: Muridae), in captivity**. J. Mammal. 81: 600-605.
- MacCracken, G. y J. W. Bradbury. 1977. **Paternity and genetic heterogeneity in the polygynous bat, *Phyllostamus hastatus***. Science. 198: 303-306.
- MacCracken, G. y J. W. Bradbury. 1981. **Social organization and kinship in the polygynous bat *Phyllostomus hastatus***. Behavioral Ecology and Sociobiology. 8: 11-34.
- MacCracken, G. y G. Wilkinson. 2000. **Bat Mating Systems**. En Crichton, E. G. y P. H. Krutzsch, eds. Reproductive biology of bats. Academic press. USA. 321-362.
- Manning, A. y M. Stamp. 1991. **An introduction to animal behavior**. 4<sup>a</sup>. ed. Cambridge University Press. New York. 159-162.
- Martino, A., A. Arends y J. Aranguren. 1998. **Reproductive patterns of *Leptonycteris curasoae* Millar (Chiroptera: Phyllostomidae) in northern Venezuela**. Mammalia. 62(1): 69-76.
- McCauley, D. E. 1981. **Application of the Vence-Bryant model of mating behavior to a natural population of soldier beetles**. Am. Nat. 117: 400-402.

- McCauley, D. E. y M. J. Wade, 1978. **Female choice and the mating structure of a natural population of the soldier beetle, *Chauliognathus pennsylvanicus*.** Evolution. 32: 771-775.
- McWilliam, A. N. 1987. **The reproductive and social biology of *Coleura afra* in a seasonal environment.** En Fenton, M. B., Racey, P. A. y J. M. V. Rayner, eds. Recent advances in the Study of Bats. Cambridge University Press. Cambridge. 324-350.
- McWilliam, A. N. 1988. **Social organization of the bat *Tadarida (Chaerephon) pumila* (Chiroptera: Molossidae) in Ghana, West Africa.** Ethology. 85: 302-312.
- McWilliam, A. N. 1990. **Mating system of the bat *Miniopterus minor* (CHIROPTERA: VESPERTILIONIDAE) in Kenya, East Africa: a Lek?.** Ethology. 85: 292-302.
- Medellín, R. A. 1993. **Estructura y diversidad de una comunidad de murciélagos en el trópico húmedo mexicano.** Pp. 333-354 en Avances en el Estudio de los Mamíferos de México. Publicaciones Especiales (R. A. Medellín and G. Ceballos eds.). Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C., México, D.F., México.
- Medellín, R. A., H. T. Arita y O. H. Sánchez. 1997. **Identificación de los murciélagos de México: Clave de campo.** Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C., México, D.F., Mexico. 83 pp.
- Medway, L. 1969. **The Wild Mammals of Malaya.** Oxford, London.
- Medway, L. 1971. **Observation of social and reproductive biology of the bent-winged bat *Miniopterus australis* in northern Borneo.** Journal of Zoology. London. 165: 261-273.
- Medway, L. y A. G. Marshall. 1972. **Roosting associations of flat-headed bats *Tylonycteris* species (Chiroptera: Vespertilionidae) in Malaysia.** Journal of Zoology. London. 168: 463-482.
- Moreno, A. V., W. E. Grant y R. L. Honeycutt. 2000. **A simulation model of Mexican long-nosed bat (*Leptonycteris nivalis*) migration.** Elsevier Science. 134(2-3): 117-127.
- Morris, D. W. 1979. **Apparent male defense of tree hollows in the bat, *Artibeus jamaicensis*.** Journal of Mammalogy. 60: 11-15.
- Morris, D. W. y Handley, C.O., Jr. 1991. **Roosting behavior.** En Handley, C. O., Jr., Willson, D. E. y A. L. Gardner, eds. Demography and Natural History of the Common Fruit Bat, *Artibeus jamaicensis* on Barro Colorado Island, Panama. Smithsonian Contributions to Zoology. 131-136.

- Mutere, F. A. 1973. **A comparative study of reproduction in two populations of the insectivorous bat, *Otomops martiensseni*, at latitudes 1° 5' S and 2° 30' S.** Journal of Zoology, London. 171: 79-92.
- Nowak, R. M. y J. L. Paradiso. 1983. **Walkers mammals of the World.** 4ª. ed. Johns Hopkins press. Londres. 220-236.
- Ortega, J. y H. Arita. 1999. **Structure and social dynamics in harem groups in *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae).** Journal of Mammalogy. 80(4): 1173-1186.
- Ortega, J. y H. Arita. 2000. **Defense of females by dominant males of *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae).** Ethology. 106: 395-407.
- Petit, S. 1997. **The diet and reproductive schedules of *Leptonycteris curasoae curasoae* and *Glossophaga longirostris elongata* (Chiroptera: Glossophaginae) on Curaçao.** Biotropica. 29(2): 214-223.
- Pfrimmer, A. H. y K. T. Wilkins. 1988. ***Leptonycteris nivalis*.** En Mammalian Species. The American society of Mammalogist. 307: 1-4.
- Pierson, E. D. y G. M. Fellers. 1993. **Injuries to *Plecotus townsendii* from lipped wing bands.** Bat Research News. 34: 89-92.
- Racey, P. A. 1982. **Ecology of Bat Reproduction.** En Ecology of Bats. T. H. Kunz, ed. Plenum Publishing Corporation. New York, U.S.A. 57-104.
- Reid, F. R. 1997. **A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico.** Oxford University Press. New York. 112-113.
- Rezsutek, M. y G. N. Cameron. 1993. ***Mormoops megalophylla*.** Mammalian Species. 448: 1-5.
- Richardson, E. J. y P. J. Taylor. 1997. **New observations on the large-eared free-tailed bat *Otomops martiensseni* in Durban, South África.** Durban Museum Novitates. 20: 72-74.
- Roberts, R. L., J. R. Williams, A. K. Wang y C. S. Carter. 1998. **Cooperative breeding and monogamy in prairie voles: influence of the sire and geographical variation.** Anim. Behav. 55(5): 131-140.
- Rodríguez, B., R. A. Medellín y M. Gamba. 2006. **Tent building by female *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Costa Rica.** Acta Chiropterologica. 8: 557-560.
- Rojas-Martínez, A. 1996. **Estudio poblacional de 3 especies de murciélagos nectarívoros considerados como migratorios y su relación con la presencia estacional de los recursos florales, en el Valle de Tehuacán y la Cuenca del**

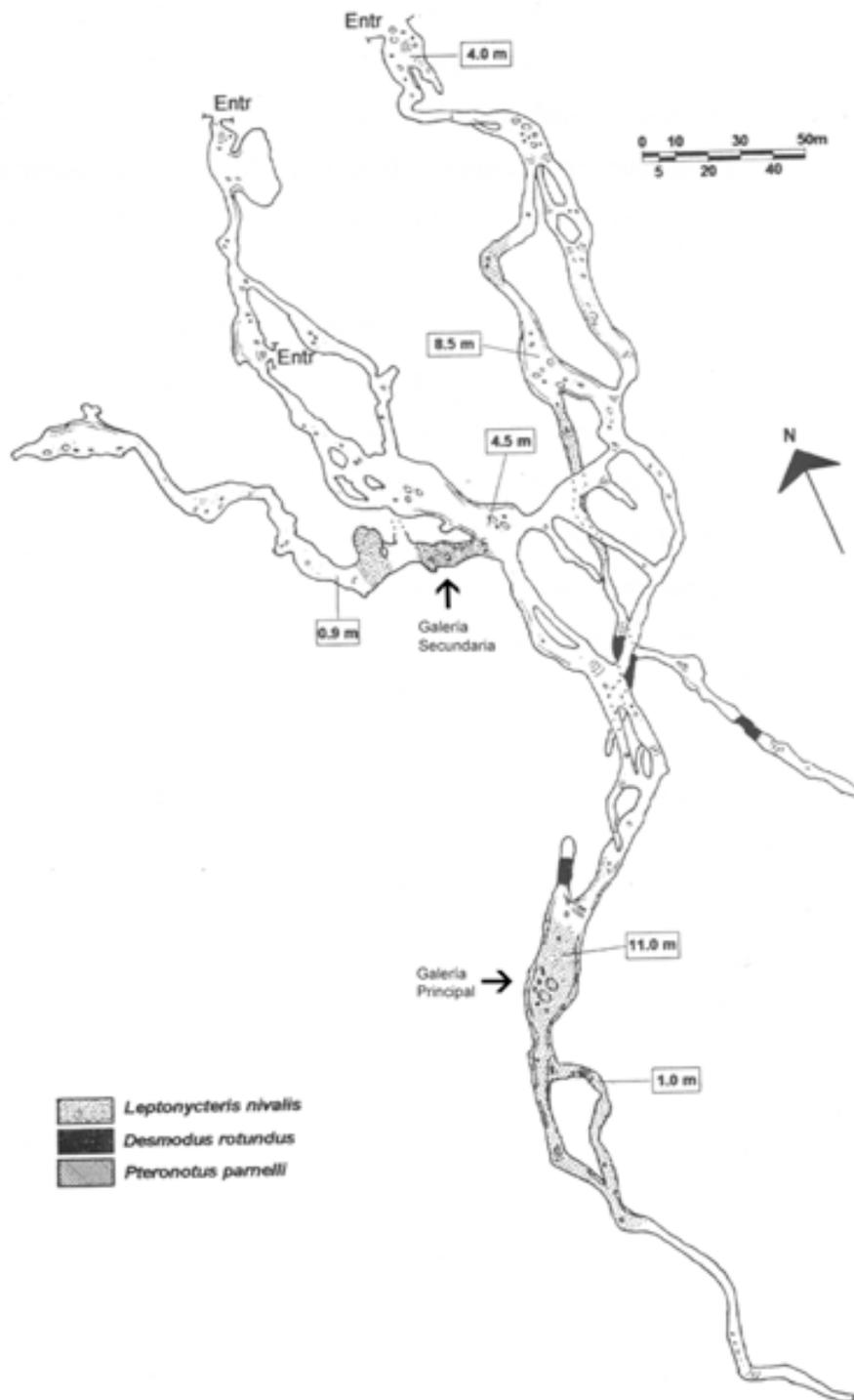
- Balsas.** Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 88 pp.
- Rojas-Martínez, A., A. Valiente-Banuet, Ma. del C. Arizmendi, A. Alcántara-Eguren y H. T. Arita. 1999. **Seasonal distribution of the long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in North America: does a generalizad migration pattern really exist?**. Journal of Biogeography. 26: 1065-1077.
  - Sanchez, L. R. 2004. **Dieta del murciélago magueyero mayor *Leptonycteris nivalis* (Chiroptera: Phyllostomidae) en la Cueva del Diablo, Tepoztlán, Morelos.** Tesis de licenciatura para obtener el grado de Biólogo, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). 113 pp.
  - Sánchez, H. C., y M. L. Romero. 1995. **Murciélagos de Tabasco y Campeche. Una propuesta para su conservación.** Cuaderno No. 24 del Instituto de Biología, UNAM. México. 217 p.
  - Santos, M. y H. T. Arita. 2002. **Priority areas for the conservation of New World néctar-feeding bats.** En Fleming, T. H. y A. Valiente-Banuet ed. Columnar cacto and their mutualists: Evolution, ecology, and conservation. The University of Arizona Press. 342-363.
  - Schmidly, D. J. 1977. **The mammals of Trans-Pecos Texas.** Texas A&M Univeristy press, Collage Station. 225 pp.
  - Schmidly, D. J. 1991. **The bats of Texas.** Texas A&M University Press. Texas. 66-71.
  - Schuster, S. M. y M. J. Wade. 2003. **Mating Systems and Strategies.** Princeton University Press. U.S.A. 1-153, 262-460.
  - Secretaría de Gobernación, Centro Nacional de Estudios Municipales, Gobierno del Estado de Morelos. 1988. **Los Municipios de Morelos.** En enciclopedia de los Municipios de México.
  - SEDESOL (Secretaría de Desarrollo Social). 2001. **Norma oficial mexicana NOM-ECOL-059-94. que determina las especies y subespecies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas en peligro de extinción, amenazadas, raras y las sujetas a protección especial, y que establece especificaciones para su protección.** Diario Oficial. 438: 2-60.
  - SEDUE. 1989. **Información básica sobre las áreas naturales protegidas de México.** 79 pp.
  - SEDUE. 1990. **Cuentas del patrimonio natural del Corredor Biológico del Chichinautzin.** Estado de Morelos. México. Doc. CH-02: 66 pp.

- Simmons, N. B. y A. L. Wetterer. 2002. **Phylogeny and convergente in cactophilic bats**. In Fleming, T. H. y A. Valiente-Banuet ed. Columnar cacti and their mutualist: Ecolution, ecology, and conservation. Tucson, Arizona. The University of Arizona Press. 87-121.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 1994. **Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research**. 3ª ed. Freeman & Co. Estados Unidos. 880 pp.
- Soukup, S. S., y C. F. Thompson. 1998. **Social mating system and reproductive success in house wrens**. Behav. Ecol. 9: 43-48.
- Stockwell, E. F. 2001. **Morphology and flight manoeuvrality in new world leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomidae)**. Journal Zool. London 254: 505-514.
- Stoner, K. E., K. A. O-Salazar, R. C. R-Fernandez y M. Quesada. 2003. **Population dynamics, reproduction, and diet of the lesser long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in Jalisco, Mexico: implicationsforconservation**. Kluwer Academic Publishers Biodiversity and Conservation. 12: 357–373.
- Tamsitt, J. R. y D. Valdivieso. 1963. **Reproductive cycle of the big fruit-eating bat, *Artibeus literatus offers***. Nature. 198: 104 pp.
- Taylor, E. L., D. Blache, D. Groth, J. D. Wetherall, y G. B. Martin. 2000. **Genetic evidence for mixed parentage in nest of the emu (*Dromaius novaehollandiae*)**. Behav. Ecol. Sociobiol. 47: 359-364.
- Téllez, J. G. 2001. **Migración de los murciélagos-hocicudos (*Leptonycteris*) en el trópico mexicano**. Tesis de licenciatura para obtener el grado de Biólogo, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). 146 pp.
- U. S. Fish and Wildlife Service. 1994. **Plan de recuperación del murciélago magueyero (*Leptonycteris nivalis*)** U. S. Fish and Wildlife Service, Albuquerque, Nuevo México. 100pp.
- Valiente-Banuet, A., Ma. Del C. Arizmendi y A. Rojas-Martinez. 1996. **Néctar-feeding bats in columnar cacti forest of Central Mexico**. Bats. 14: 12-15.
- Vaughan, T. A. y R. P. Vaughan. 1987. **Parental behavior in the African yellow-einged bat**. Journal of Mammalogy. 68: 91-102.
- Vaughan, T. A., Ryan, J. y N. Czaplewski. 2000. **Mammalogy**, 4ª Edición. Toronto: Brooks Cole.
- Vehrencamp, S. L., Stiles, F. G. y J. W. Bradbury. 1977. **Observation on the foraging behavior and avian prey of the neotropical carnivorous bat, *Vampyrum spectrum***. Journal of Mammalogy. 43: 43-64.

- Villa-R, B. y E. L. Cockrum. 1962. **Migration in the guano bat, *Tadarida brasiliensis mexicana***. Journal of Mammalogy. 69(3): 641-645.
- Waage, J. K. 1979. **Dual function of the damselfly penis: Sperm removal and transfer**. Science. 203: 916-918.
- Wickler, W. y D. Uhrig. 1969. **Verhalten und ökologische Nische der Gelbflügelfledermaus, *Lavia frons***. Z. Tierpsychol. 26: 726-736.
- Williams, C. F. 1986. **Social Organization of the bat, *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae)**. Ethology. 71: 265-282.
- Wilkinson, G. S. 1985. **The social organization of the common vampire bat, II. Mating system, genetic structure and relatedness**. Behavioral Ecology and Sociobiology. 17:123-134.
- Wilkinson, G. S. 1987. **Altruism and co-operation in bats**. En Fenton, M. B., Racey, P. A. y J. M. V. Rayner, eds. Recent advances in the Study of Bats. Cambridge University Press. Cambridge. 299-323.
- Wilkinson, G. S. y T. H. Fleming. 1996. **Migration and evolution of lesser long-nosed bats *Leptonycteris curasoae*, inferred from mitochondrial DNA**, Molecular Ecology. 5: 329-339.
- Wilkinson, G.S. y McCracken G.F. 2001. **Bats and balls: Sexual selection and sperm competition in the Chiroptera**. Pp. 128-155 in: Bat ecology (T. H. Kunz, M. B. Fenton eds.) The University of Chicago Press.
- Wilson, D. E. 1979. **Reproductive patterns**. In Biology of Bats of the new World family Phyllostomidae Part III: Reproductive patterns. Special Publications The Museum, Texas Tech University. 16:1-441.
- Wilson, D. E. 1997. **Bats in question**. Smithsonian Institution Press. Washington USA, 168 pp.
- Wilson, D. E. 1985. **Status report: *Leptonycteris sanborni* Hoffmeister, Sanborn's long-nosed bat**. United States Fish and Wildlife Service, Denver Wildlife Research Center, National Museum of Natural History, Washington, D.C., 35 pp.
- Wimsatt, W. A. y H. Trapido. 1952. **Reproduction and the female reproductive cycle in the tropical American vampiro bat, *Desmodus rotundus murinus***. American Journal of Anatomy. 91:415-445.

## 11. ANEXOS

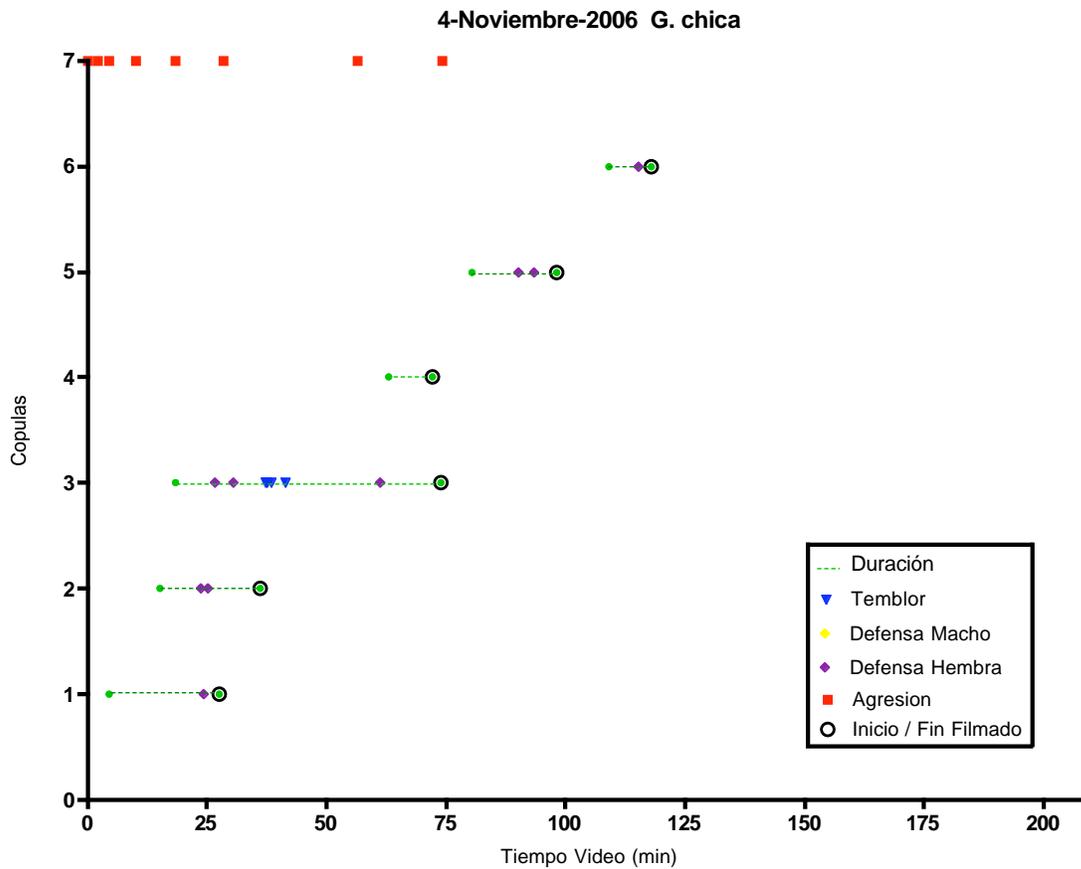
### Anexo 1



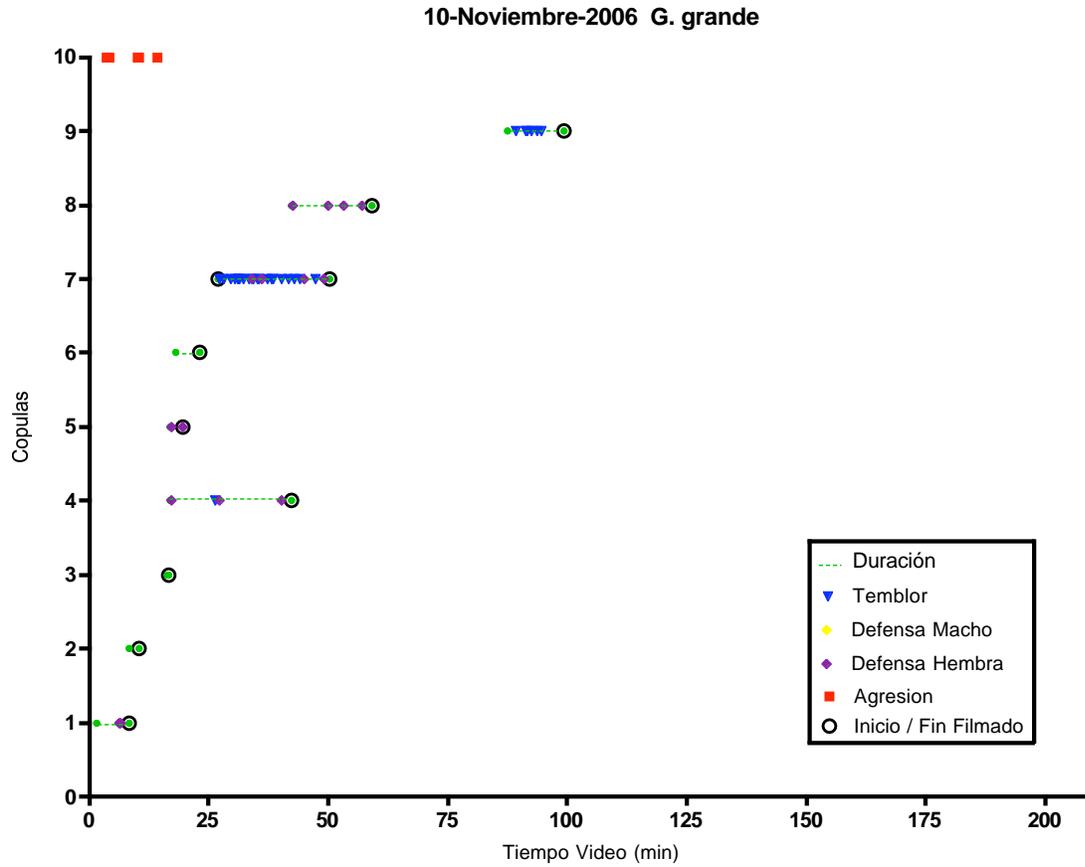
Esquema de "La Cueva del Diablo" de Tepoztlán Morelos, México. Indicando los sitios donde se percha *Leptonycteris nivalis* así como las galerías en las que se realizarán las observaciones y en los recuadros se muestra la distancia del suelo al techo. Modificado de Caballero (2004)

## Anexo 2

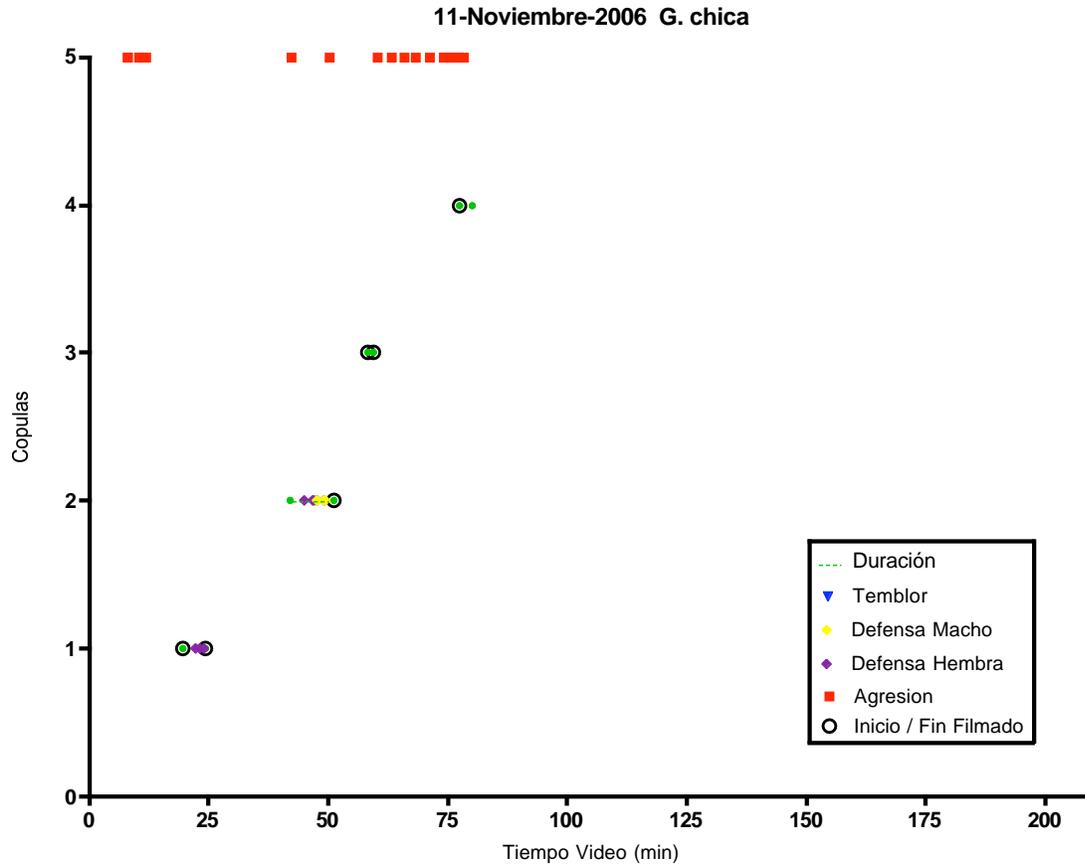
A continuación se muestran las gráficas de algunos días durante los que se filmaron y se observaron eventos copulatorios con una duración mayor a 1 seg. Incluyendo todos los comportamientos observados.



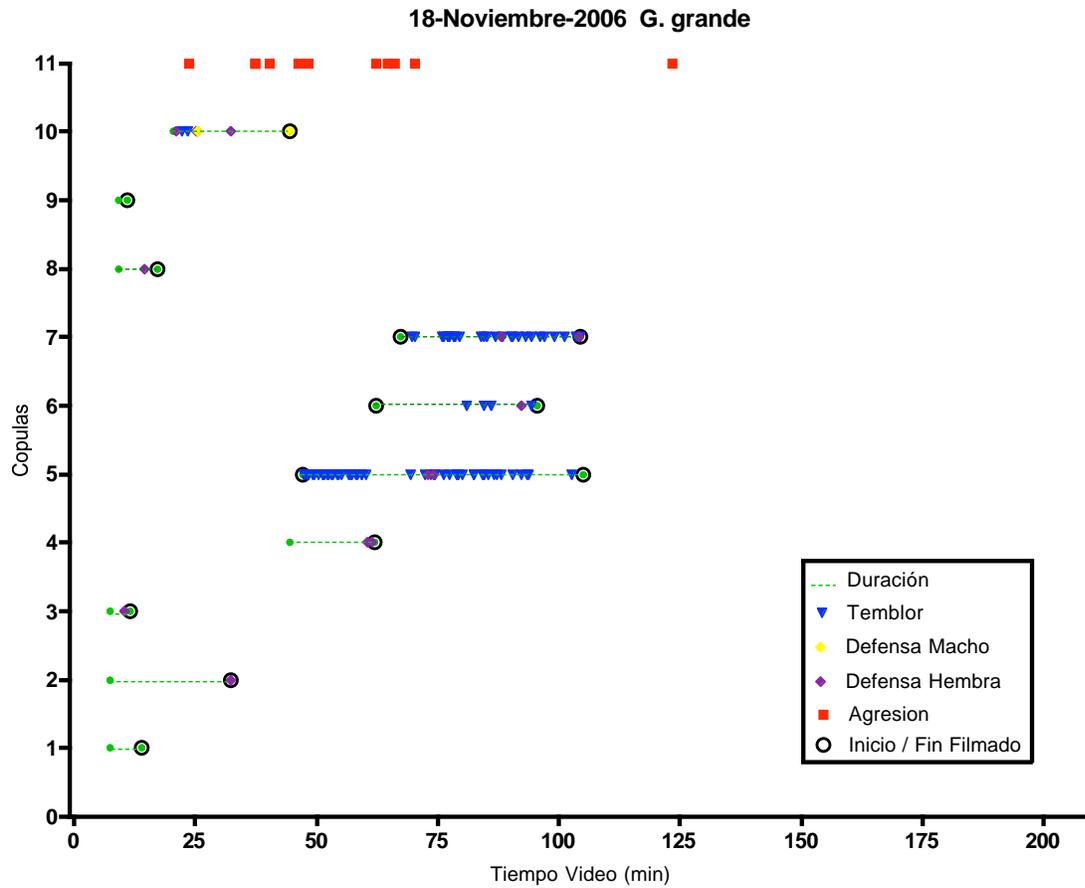
**Figura 37.** Eventos copulatorios con duración mayor a 1 segundo, así como los comportamientos asociados a las mismas y las agresiones ocurridas el 4 de Noviembre de 2006.



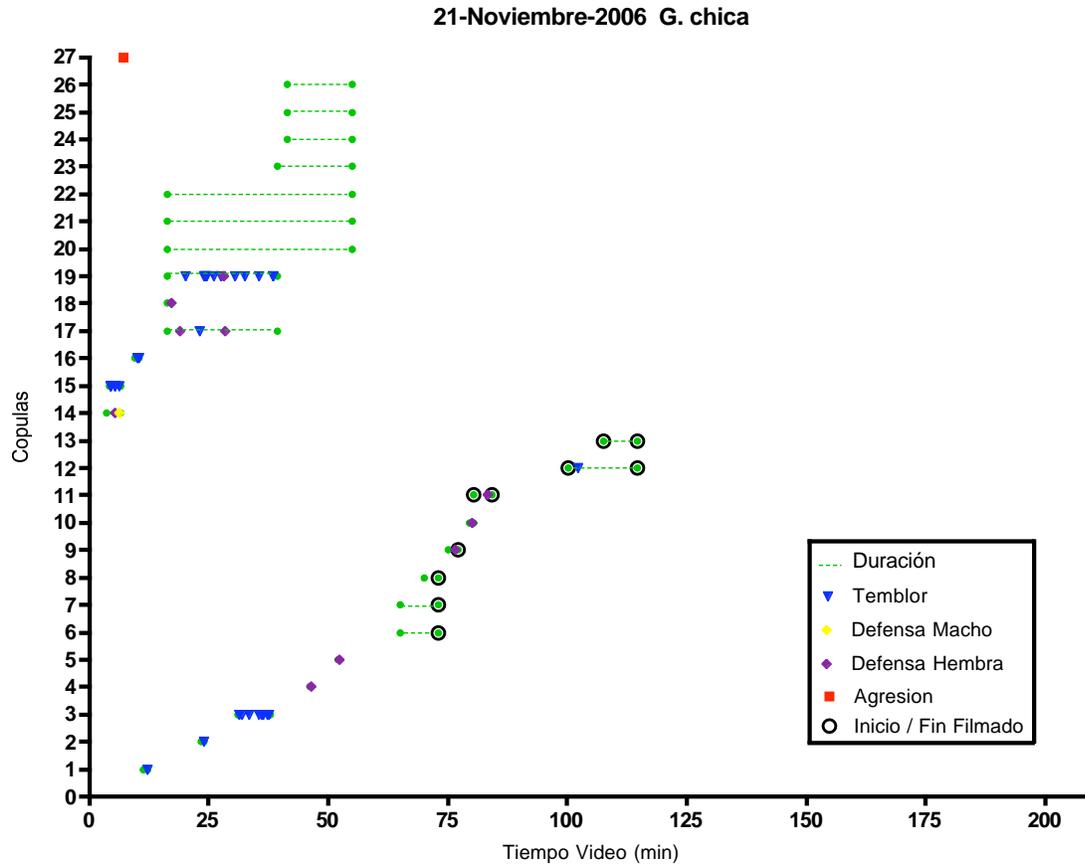
**Figura 39.** Eventos copulatorios con duración mayor a 1 segundo, así como los comportamientos asociados a las mismas y las agresiones ocurridas el 10 de Noviembre de 2006.



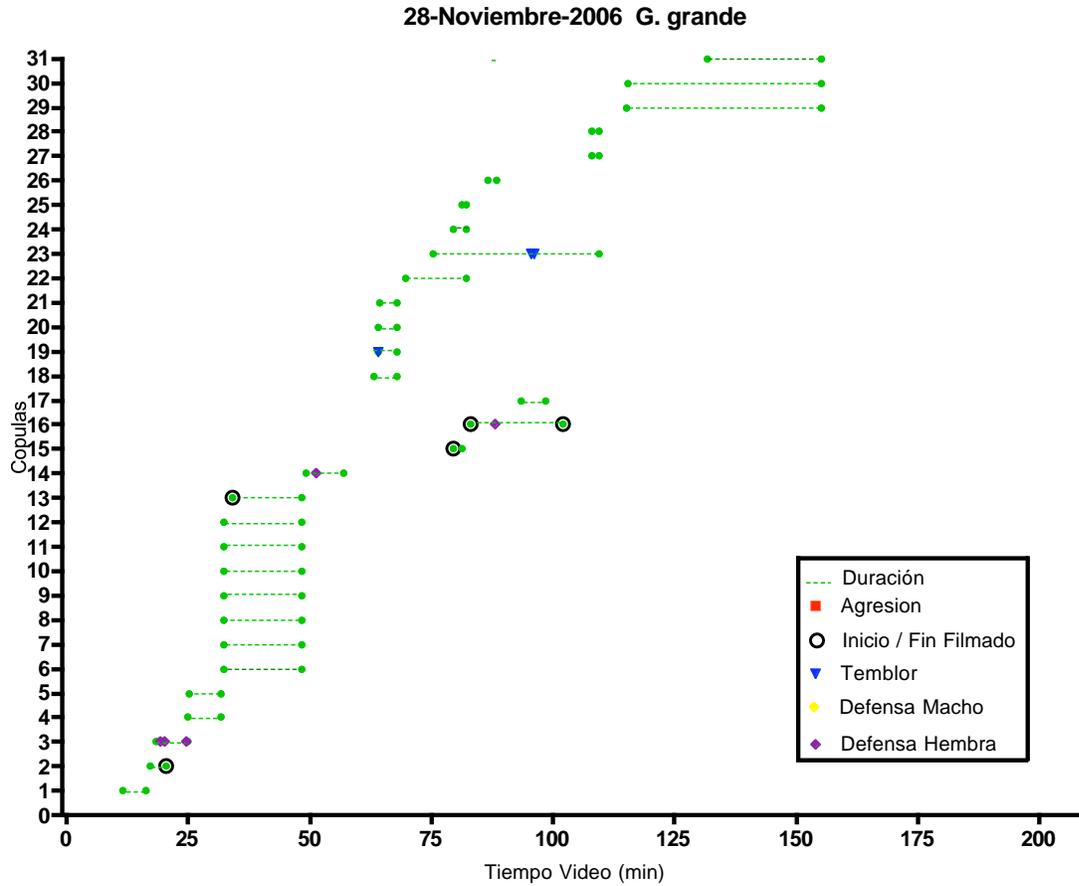
**Figura 40.** Eventos copulatorios con duración mayor a 1 segundo, así como los comportamientos asociados a las mismas y las agresiones ocurridas el 11 de Noviembre de 2006.



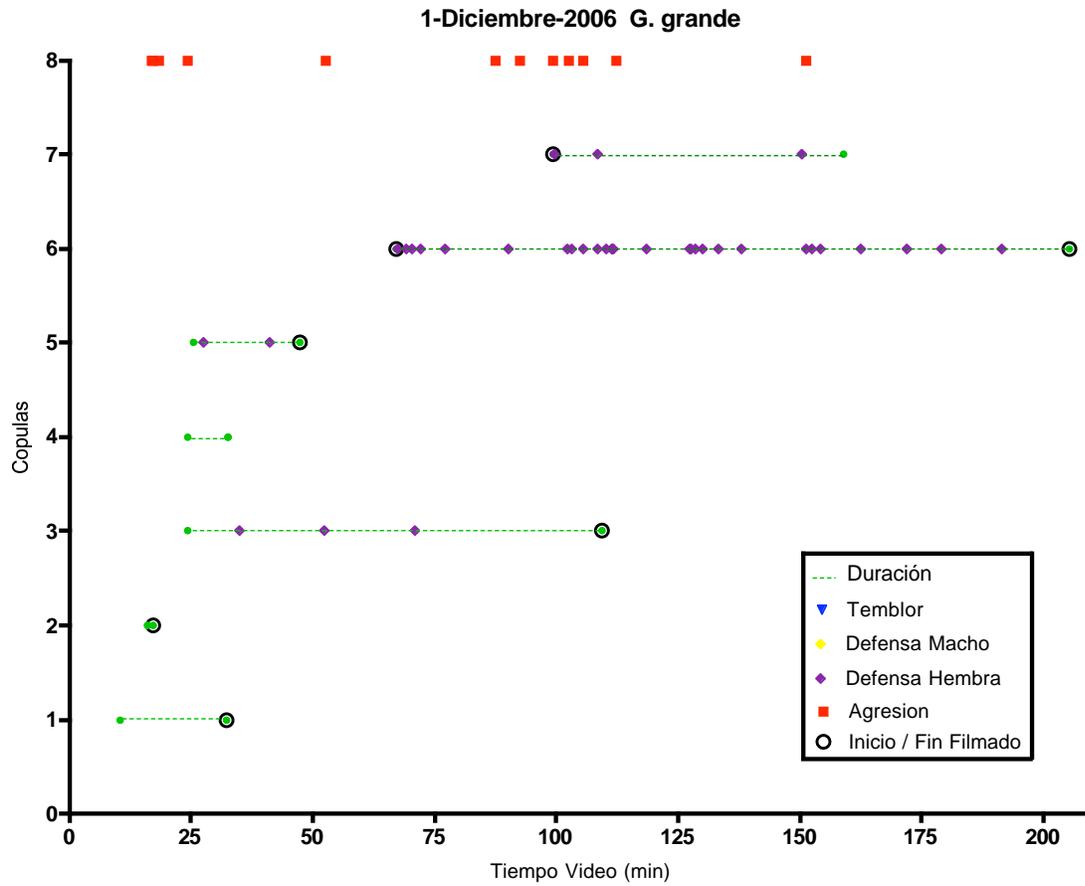
**Figura 42.** Eventos copulatorios con duración mayor a 1 segundo, así como los comportamientos asociados a las mismas y las agresiones ocurridas el 18 de Noviembre de 2006.



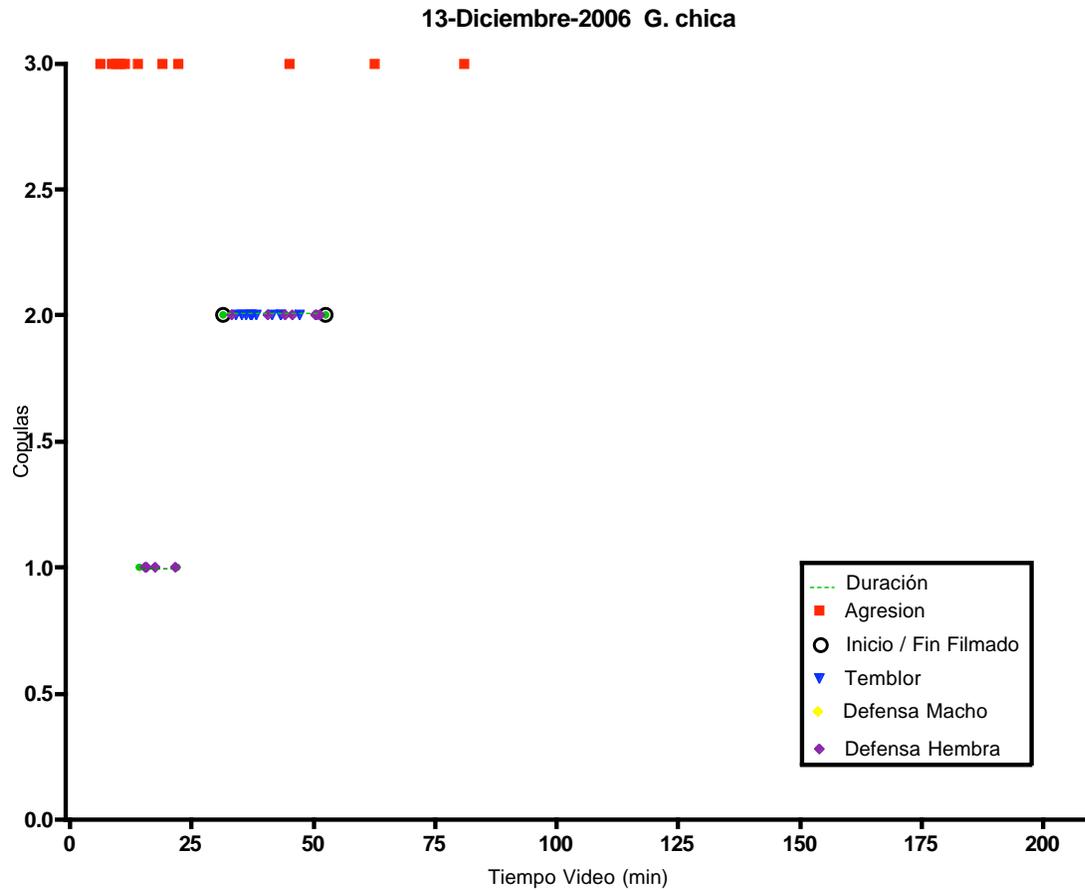
**Figura 43.** Eventos copulatorios con duración mayor a 1 segundo, así como los comportamientos asociados a las mismas y las agresiones ocurridas el 21 de Noviembre de 2006.



**Figura 45.** Eventos copulatorios con duración mayor a 1 segundo, así como los comportamientos asociados a las mismas y las agresiones ocurridas el 28 de Noviembre 2006.



**Figura 46.** Eventos copulatorios con duración mayor a 1 segundo, así como los comportamientos asociados a las mismas y las agresiones ocurridas el 1 de Diciembre de 2006.



**Figura 48.** Eventos copulatorios con duración mayor a 1 segundo, así como los comportamientos asociados a las mismas y las agresiones ocurridas el 13 de Diciembre de 2006.