



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE BIOLOGÍA
BIOLOGÍA AMBIENTAL**

**BIOLOGÍA REPRODUCTIVA Y CRECIMIENTO POSTNATAL DE *MACROTUS
WATERHOUSII* (CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE) EN LA REGIÓN DE
MEZCALA, GUERRERO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

PRESENTA:

SARA THELMA MARTÍNEZ CHAPITAL

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. CORNELIO SÁNCHEZ HERNÁNDEZ
INSTITUTO DE BIOLOGÍA**

**COMITÉ TUTOR: DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA
FACULTAD DE CIENCIAS
DR. VICTOR HUGO REYNOSO ROSALES
INSTITUTO DE BIOLOGÍA**

MÉXICO, D. F.

Mayo 2013



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

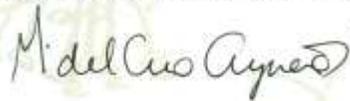
Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 21 de enero de 2013, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL) de la alumna MARTINEZ CHAPITAL SARA THELMA con número de cuenta 302863440 con la tesis titulada "BIOLOGÍA REPRODUCTIVA Y CRECIMIENTO POSTNATAL DE *Macrotus waterhousii* (CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE) EN LA REGIÓN DE MEZCALA, GUERRERO", realizada bajo la dirección del DR. CORNELIO SÁNCHEZ HERNÁNDEZ:

Presidente: DR. FERNANDO ALVAREZ NOGUERA
Vocal: DR. JOAQUIN ARROYO CABRALES
Secretario: DR. VICTOR HUGO REYNOSO ROSALES
Suplente: DR. LUIS GERARDO HERRERA MONTALVO
Suplente: M. EN C. JUAN CARLOS LÓPEZ VIDAL

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 24 de abril de 2013.



DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, por las oportunidades, conocimientos y experiencias.

Al CONACYT, por la beca de manutención para alumnos de posgrado (número de becario 239873) gracias a la cual pude completar mis estudios de maestría.

A la Southwestern Association of Naturalists por el premio estudiantil para viajes Bruce Stewart (Bruce Stewart Travel Award) para presentar mi trabajo de maestría en la 58 Reunión Anual en Tyler, Texas, EUA.

Al Posgrado en Ciencias Biológicas por el apoyo PAEP otorgado para asistir al Curso “Bat Course 2012: taxonomy, ecology and conservation”, en el Centro de Investigación Jenaro Herrera, en Loreto, Perú.

A mi tutor Dr. Cornelio Sánchez Hernández por sus enseñanzas, su confianza y dedicación.

A los miembros de mi comité tutor Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales (también miembro del jurado) y Dr. José Jaime Zúñiga Vega, por su apoyo, sus consejos y su asesoramiento durante este proceso.

A los miembros del jurado Dr. Fernando Álvarez Noguera, Dr. Joaquín Arroyo Cabrales, Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo y M. en C. Juan Carlos López Vidal, por sus valiosos comentarios a este trabajo.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

A la Dra. María de Lourdes Romero Almaraz por su apoyo constante durante la maestría.

A Alejandro Taboada Salgado, Leobardo Sánchez Vázquez, José Alberto Almazán Catalán, María del Carmen Loramca Luna, Mónica Farrera Hernández, Noemí Juárez Sánchez y Cristian E. Lechuga Bernal por su ayuda invaluable en el campo.

ÍNDICE

Índice de Cuadros y figuras	5
Resumen.....	6
Abstract	7
Estructura de la tesis	8
Capítulo I Generalidades sobre historias de vida de murciélagos	9
Introducción	9
Número de eventos reproductivos al año, estacionalidad y sincronía.....	10
Duración de la gestación	11
Número de crías por evento reproductivo	12
Talla y estado de desarrollo al nacer.....	12
Crecimiento postnatal.....	13
Duración de la lactancia y talla al destete.....	13
Madurez sexual y longevidad.....	14
Objetivos Generales	15
Materiales y Métodos	16
Especie de estudio.....	16
Área de estudio	17
Captura y marcaje de murciélagos.....	19
Capítulo II Ecología de la reproducción de <i>Macrotus waterhousii</i>	21
Antecedentes	21
Objetivos	24
Hipótesis y Predicciones.....	24
Materiales y Métodos	25
Resultados.....	26
Discusión	31
Capítulo III Crecimiento postnatal de <i>Macrotus waterhousii</i>	34
Antecedentes	34

Objetivos	38
Hipótesis y predicciones.....	38
Materiales y Métodos	39
Talla y estado de desarrollo al nacer.....	39
Crecimiento postnatal	39
Comparación de tasas de crecimiento.....	41
Resultados	43
Desarrollo	43
Crecimiento postnatal.....	45
Datos demográficos	47
Comparación de tasas de crecimiento.....	49
Discusión	50
Desarrollo	50
Crecimiento postnatal.....	53
Comparación de tasas de crecimiento.....	54
Conclusiones.....	56
Literatura citada	57

ÍNDICE DE CUADROS Y FIGURAS

Figura 1.1—Mapa de localización de la zona de estudio.....	18
Figura 2.1—Estructura de edades para cada mes de muestreo.....	26
Figura 2.2—Porcentaje de individuos adultos, machos y hembras, en cada mes de muestreo..	26
Figura 2.3—Porcentaje de hembras de acuerdo a su condición reproductiva para cada mes de muestreo.	28
Figura 2.4—Número de individuos recién nacidos y hembras preñadas registradas en cada fecha de captura durante 2010.....	28
Figura 2.5—Etapas reproductivas de <i>M. waterhousii</i> con relación a la temperatura promedio semanal y a la precipitación total semanal.	29
Figura 2.6—Porcentaje de machos con testículos escrotados u abdominales para cada ocasión de muestreo.....	30
Figura 2.7—Volumen testicular promedio (mm ³) para cada mes de muestreo.....	30
Figura 3.1—Curva de crecimiento típica de los murciélagos.....	35
Cuadro 3.1—Parámetros obtenidos a partir de modelos de crecimiento logístico del antebrazo de 5 especies de murciélagos de la familia Phyllostomidae.....	35
Figura 3.2.—Desarrollo de <i>M. waterhousii</i>	44
Figura 3.3—Desarrollo dental de <i>M. waterhousii</i>	45
Cuadro 3.2—Valores de R^2 y de los parámetros estimados para cada modelo.	46
Figura 3.4.—Tasas de crecimiento de <i>Macrotus waterhousii</i>	46
Figura 3.5.—Curva de crecimiento para la longitud del antebrazo de <i>M. waterhousii</i> de acuerdo con el modelo de Von Bertalanffy.	47
Figura 3.6—Condición corporal de las hembras con relación a la regresión lineal entre la longitud del antebrazo y la masa..	48
Cuadro 3.3—Resultados del análisis de varianza de los factores que potencialmente afectan el crecimiento de las crías	49
Cuadro 3.4—Porcentajes del tamaño del antebrazo y peso de la cría al nacer con relación a la madre en diferentes especies de la familia Phyllostomidae.	52
Cuadro 3.5—Comparación entre los porcentajes de talla del antebrazo y peso de la cría al comenzar a volar con relación a la madre de diferentes especies de la familia Phyllostomidae.....	53

RESUMEN

Macrotus waterhousii es un murciélago insectívoro de la familia Phyllostomidae que habita en el centro, oeste y sur de la República Mexicana y algunas islas del Caribe. Su reproducción y crecimiento postnatal son poco conocidos, por lo que en este trabajo se investigan las características de historia de vida relacionadas con la reproducción y se analiza su crecimiento postnatal a partir de modelos matemáticos. Para esto se estudió una colonia de *M. waterhousii* en la selva baja caducifolia de Mezcala, Guerrero de octubre de 2008 a marzo de 2011.

Los resultados indican que esta población presenta un patrón reproductivo monoestro estacional. Se encontró que la etapa energéticamente más costosa para las crías (i.e. fin de la lactancia y el destete) se sincroniza con el máximo de recursos alimenticios (definido por el periodo de lluvias). Esta estrategia favorece la supervivencia de las crías sobre la de las madres.

Las crías de *M. waterhousii* al nacer tienen el dorso bien cubierto de pelo, las orejas dobladas hacia atrás, con dientes primarios en forma de gancho y con los ojos cerrados, pero los abren al primer día. Asimismo, en promedio nacen con el antebrazo de 54.81% del tamaño del antebrazo y con 22.9% del peso de la madre. El crecimiento postnatal del antebrazo de las crías de esta población de *M. waterhousii* se explica de mejor manera por el modelo de Von Bertalanffy, que implica una tasa de crecimiento acelerada cuando la talla es cercana al mínimo (i.e. talla al nacer) y decrece linealmente conforme aumenta la talla del antebrazo. A partir del modelo y de observaciones en campo, se puede predecir que el comienzo del vuelo sostenido es alrededor del día 33, con un antebrazo de 84.47% con relación al antebrazo de la madre y un peso de 60.53%. Por otro lado, los resultados indican que los factores estudiados (i.e. condición corporal de la madre, edad de la madre y sexo de la cría) no afectan la tasa de crecimiento de las crías.

ABSTRACT

Mascrotus waterhousii is an insectivorous Phyllostomid bat, which inhabits the center and southern part of Mexico and several Caribbean Islands. There is little information on the reproduction and growth of this species. Hence, this study aims to investigate the life-history traits related to reproduction and to analyze the postnatal growth through mathematical models. To do this, we studied a colony of *M. waterhousii* at the deciduous forest at Mezcala, Guerrero, Mexico, for more than two years.

The results indicate that this population has a seasonal monoestrous reproductive pattern. The reproductive period occurs during the marked rain period, and the population synchronizes the most energetically expensive period for the pups (i.e. end of the lactation and weaning) with the highest abundance of food (defined by the rain period). This strategy favors the survival of the pups above that of their mothers'.

Macrotus waterhousii is born with a well furred back, ears bent, deciduous hook-shaped teeth, and eyes closed, which are opened at the first day. Also, they are born, in average, with the forearm length 54.81% of that of the mothers and with 22.9% of their mass. The postnatal growth of the pups is better explained by the Von Bertalanffy model, which implies an accelerated growth rate when the forearm is close to the minimum size (i.e. new-born size), and tends to decrease linearly as the size of forearm increases. From the model and the field observations we could predict that the young can keep sustained and independent flight at day 33, with a forearm of 84.47%, in relation to the mothers, and a mass of 60.53%. On the other hand, the results indicated that neither of the factors analyzed (i.e. maternal condition, maternal age, and sex of the pup) have an effect on the growth rate of the pups.

ESTRUCTURA DE LA TESIS

La tesis está estructurada en tres partes. El Capítulo I consta de una introducción general sobre las historias de vida de los murciélagos y su variabilidad intra e inter-específica, además de los objetivos generales, la descripción de la especie, del área de estudio y la metodología de captura, obtención de datos y marcaje. El análisis inicia en el Capítulo II, donde se presentan los antecedentes de la ecología de la reproducción de los murciélagos, los costos y beneficios de ésta y la forma cómo los murciélagos maximizan su éxito reproductivo en hábitats estables y estacionales. En el Capítulo II se analiza el patrón reproductivo de la especie, así como su sincronización con eventos climáticos. Por último, el Capítulo III trata del crecimiento postnatal. En él se presentan como antecedentes los trabajos de crecimiento postnatal de murciélagos, especialmente de miembros de la familia Phyllostomidae, se obtiene el modelo de crecimiento de las crías y el análisis de tres factores que se consideró que podrían tener un efecto en las tasas de crecimiento. Al final de este capítulo se presentan las conclusiones generales del estudio.

CAPÍTULO I

GENERALIDADES SOBRE HISTORIAS DE VIDA DE MURCIÉLAGOS

INTRODUCCIÓN

La historia de vida es la serie de eventos o características que intervienen en la adecuación de un organismo. La teoría de historias de vida intenta explicar las variaciones en los componentes fundamentales del rendimiento reproductivo y supervivencia (i.e. características de historias de vida) como la duración de la gestación, el tamaño al nacer, la tasa de crecimiento, la edad y talla a la madurez, el tamaño y número de crías y la senescencia, con relación a la longevidad y las tasas de mortalidad (Roff 1992; Stearns 1992). La evolución de las historias de vida está modelada por la interacción de factores extrínsecos e intrínsecos. Los factores extrínsecos son impactos ecológicos en la supervivencia y reproducción, mientras que los intrínsecos son compromisos entre las características de historia de vida y las limitaciones propias del linaje en la expresión de la variabilidad genética (Stearns 2000).

Las características de historias de vida han evolucionado de manera que maximizan la adecuación en términos de la contribución genética de un individuo a la próxima generación (Stearns 1992). Al haber recursos limitados, la inversión en una función reduce los recursos disponibles para otra, por lo que existen compromisos entre las características de historias de vida que las llevan a coevolucionar (Barclay y Harder 2003; Promislow y Harvey 1990; Racey y Entwistle 2000; Read y Harvey 1989). Así, individuos de algunas especies alcanzan la madurez sexual a edad temprana, producen numerosas crías pequeñas y viven vidas cortas; mientras que individuos de otras especies alcanzan la madurez sexual tardíamente, producen pocas crías de tamaño grande y viven vidas largas (Stearns 1992).

La masa y la mortalidad son buenos predictores de las estrategias de historia de vida; la mayoría de los mamíferos pequeños se caracterizan por tener una mortalidad elevada e historias de vida con reproducción temprana, eventos reproductivos múltiples y

camadas grandes (Promislow y Harvey 1990). Sin embargo, los murciélagos tienen historias de vida atípicas para su talla, que pueden ser explicadas porque al ser capaces de volar se reduce el riesgo de depredación; por lo tanto, la tasa de mortalidad disminuye (Holmes y Austad 1994; Pomeroy 1990; Promislow y Harvey 1990; Racey y Entwistle 2000). Todos los murciélagos, a pesar de tener una variación considerable en su ecología y morfología, tienen historias de vida relativamente fijas: viven vidas largas (Davis y Hitchcock 1995; Gaisler 1989), se desarrollan lentamente (Barclay y Harder 2003), su reproducción es tardía (Corbet y Harris 1991) y tienen pocas crías por evento reproductivo (Barclay y Harder 2003; Holmes y Austad 1994). Sin embargo, dentro del orden Chiroptera existe un amplio rango de variación en las características de historias de vida, que de acuerdo con lo anterior, está relacionado con el riesgo de mortalidad (Barclay y Harder 2003).

Número de eventos reproductivos al año, estacionalidad y sincronía.— La reproducción es un periodo crítico en la vida de todos los organismos y es altamente costosa. Debido a que los machos invierten poco en sus crías y prácticamente todo el costo recae en las hembras, el tiempo de la reproducción depende de ellas (Heideman 2000). La disponibilidad de alimento es un factor determinante en la habilidad de las hembras para asignar recursos a la reproducción, por lo que generalmente, los periodos de mayor disponibilidad de alimento determinan cuándo y cuántas veces es posible reproducirse (Racey y Entwistle 2000).

Hay casos en que el alimento es abundante durante todo el año, porque el ambiente es muy estable o bien porque su abundancia no depende del ambiente. En estas condiciones, los murciélagos pueden reproducirse prácticamente en cualquier momento (Racey 1982; Racey y Entwistle 2000). El murciélago hematófago *Desmodus rotundus*, por ejemplo, se alimenta principalmente de la sangre de mamíferos domésticos (i.e. ganado vacuno) cuyas poblaciones son generalmente estables, por lo que puede reproducirse en cualquier estación (Wilson 1979). En hábitats donde el clima es muy

cambiante y la abundancia de alimento fluctúa marcadamente, los murciélagos sólo pueden satisfacer los costos de la reproducción durante los periodos de máxima disponibilidad de alimento (Clarke 1981). En estos hábitats, los murciélagos tienen uno o dos eventos reproductivos al año que coinciden con los picos de alimento, entre los cuales hay periodos de inactividad reproductiva en épocas de disponibilidad de alimento insuficiente (Clarke 1981).

En estos casos, los murciélagos sincronizan las etapas más críticas de la reproducción con las estaciones climáticas más favorables o de recursos más abundantes (Altringham 1996; Fleming et al. 1972; Racey y Entwistle 2000; Wilson 1973). La estacionalidad reproductiva se define como la correspondencia de un evento reproductivo (generalmente los nacimientos) con un evento estacional que ocurre siempre en el mismo momento del año, ya sea abiótico, dietético, social o de interacciones interespecíficas (Heideman 2000). La reproducción estacional puede ser o no sincrónica; la sincronía se define como la tendencia de que los nacimientos ocurran en un tiempo corto que no necesariamente ocurre en el mismo periodo todos los años (Heideman 2000). La sincronía puede favorecerse por factores que no están relacionados con la estacionalidad, como la disminución del riesgo de depredación o la reducción de costos de termorregulación (Racey y Entwistle 2000; Tuttle y Stevenson 1982).

Duración de la gestación.—En la mayoría de los mamíferos el tiempo de la gestación es fijo y específico para cada especie (Tuttle y Stevenson 1982), mientras en los murciélagos es relativamente largo (Racey 1982). Sin embargo, existe una gran variación en la duración de la gestación a nivel interespecífico; por ejemplo en las especies del género *Pipistrellus* (Vespertilionidae) la gestación es de alrededor de 40 días, y en *Desmodus rotundus* (Phyllostomidae) es de 205 días o más (Barclay y Harder 2003). Esta variación puede deberse a factores filogenéticos (especies de la misma familia sin importar la posición geográfica, tienen gestaciones de duración similar—Barclay y Harder 2003; Jones y MacLarnon 2001), a la temperatura (el frío aumenta el costo de la homeotermia y

disminuye el metabolismo, lo que puede extender la duración de la gestación—Racey 1969; Tuttle y Stevenson 1982), a la disponibilidad de alimento (la escasez de alimento disminuye la cantidad de energía disponible para mantener la homeotermia, teniendo el mismo efecto que las temperaturas bajas—Racey 1969, 1973), entre otros.

Número de crías por evento reproductivo.—La mayoría de los murciélagos son monotocos, es decir, tienen una cría por evento reproductivo (Racey 1982; Tuttle y Stevenson 1982); mientras que los mamíferos terrestres de tamaño similar generalmente tienen partos múltiples (Kurta y Kunz 1987). La politocía es común en las familias *Verperilionidae* y *Antrozoidae* (Barclay y Harder 2003; Holmes y Austad 1994), aunque también se ha reportado para algunas especies de las familias *Phyllostomidae*, *Hipposideridae* y *Pteropodidae* (Racey y Entwistle 2000).

Talla y estado de desarrollo al nacer.—Las crías de los murciélagos son relativamente grandes al nacimiento en comparación con las crías de otros mamíferos de tamaño similar. Pesan en promedio 23% del peso de la madre postparto contra 8% en musarañas (Barclay y Harder 2003; Kurta y Kunz 1987), pero existe una gran variación entre las familias tanto en el estado de desarrollo como en la talla al nacimiento. En las especies de la familia *Phyllostomidae* las crías son más precoces al nacimiento (Kleiman y Davis 1979) y junto con *Rhinolophidae* tienen las crías más grandes con relación al adulto (28.8 y 26.6% de la masa del adulto—Kurta y Kunz 1987), pero en general, los murciélagos más grandes tienen crías relativamente más pequeñas (Tuttle y Stevenson 1982).

Las crías de los murciélagos nacen con algunas características precoces, por ejemplo, la presencia de dientes deciduos, un estado de desarrollo neuromuscular avanzado en las patas traseras para aferrarse de las madres o al refugio (Kunz y Hood 2000; Kurta y Kunz 1987), y con los sentidos del olfato y el oído bien desarrollados que les permite reconocer a sus madres poco después de nacer (Gould 1971). Sin embargo, las crías de los murciélagos son altriciales en otros aspectos, porque algunas nacen con los

ojos cerrados y los oídos cubiertos por una membrana. Hasta donde se sabe todas son ineficientes para termorregular e incapaces de alimentarse por sí mismas; y su sistema de ecolocación está poco desarrollado al igual que los músculos y huesos de las alas (Adams 2000; Fujita 1986 en Kunz y Hood 2000; Kurta y Kunz 1987).

Crecimiento postnatal.—El crecimiento postnatal es el periodo en el que las crías de los mamíferos desarrollan las habilidades locomotoras y sensoriales necesarias para ser independientes de la madre (Baptista et al. 2000). En general, los murciélagos tienden a crecer rápidamente, y el mayor crecimiento en términos de longitud del antebrazo se completa antes del vuelo (en promedio $91.2 \pm$ desviación estándar DE 5.9%—Kunz y Anthony 1982; Kunz et al. 2009). El peso aumenta también rápidamente, y el máximo se presenta antes del vuelo y tiende a disminuir ligeramente durante el destete, debido a la demanda energética que implica aprender a volar y comenzar a alimentarse por sí mismos. Después aumenta gradualmente hasta alcanzar el peso de la edad adulta (Tuttle y Stevenson 1982).

Duración de la lactancia y talla al destete.—En los murciélagos, al igual que en numerosos mamíferos, las hembras proveen cuidado continuo a la cría desde la gestación hasta el destete. Las crías de murciélagos son completamente dependientes de la madre durante un periodo prolongado debido a que son incapaces de volar y alimentarse por sí mismas hasta que prácticamente alcanzan el tamaño del adulto (>90% de la longitud del antebrazo del adulto y >70% de la masa—Barclay 1994; Kunz 1987; Kurta y Kunz 1987). Las madres amamantan a las crías hasta que éstas alcanzan el desarrollo casi completo de los músculos, huesos y membranas de las alas y obtienen las habilidades sensoriales necesarias para sobrevivir y alimentarse por sí mismas (Barclay y Harder 2003; Kunz et al. 2009). Las crías son destetadas en promedio cuando alcanzan 70.9% del peso del adulto y 91.2% del tamaño del antebrazo (Barclay 1994). No obstante, existe gran variación en la duración de la lactancia. En el género *Pipistrellus* (insectívoro muy pequeño, familia

Vespertilionidae) es de alrededor de 33 días y de hasta 10 meses en *Desmodus rotundus* (familia Phyllostomidae—Barclay y Harder 2003).

Madurez sexual y longevidad.—El tiempo en que los murciélagos alcanzan la madurez sexual es muy variable. Sin embargo, la mayoría de las especies maduran sexualmente durante el primer o segundo año de vida, que es considerablemente más tarde que otros mamíferos de tamaño similar (e.g. 4.8 meses para musarañas—Racey 1982; Tuttle y Stevenson 1982). Normalmente las hembras maduran antes que los machos, probablemente debido a que los eventos reproductivos tempranos tienen mejores consecuencias adaptativas (i.e. hijos con mayor supervivencia) y la reproducción para ellas es más costosa que para los machos (Barclay y Harder 2003; Kirkwood y Rose 1991).

Los murciélagos son más longevos que otros mamíferos de tamaño similar; viven en promedio 16.1 años, mientras que las musarañas viven 1.4 años (Barclay y Harder 2003). Existen registros de especies que han sido recapturadas más de 25 años después de su primera captura (e.g. *Rhinolopus ferrumequinum* 26 años, *Plecotus auritus* 30 años, *Myotis lucifugus* 34 años—Davis y Hitchcock 1995; Lehmann et al. 1992; Ransome 1991).

La mayor información acerca de las crías se limita al tamaño de camada y al número de camadas por año, pero se sabe poco sobre el tamaño de las crías al nacimiento, sus características morfológicas y el tiempo del destete (Barclay y Harder 2003). El desarrollo y crecimiento postnatal se han analizado únicamente para 5% (Kunz et al. 2009) de las 1,116 especies de murciélagos reconocidas (Simmons 2005), siendo la gran mayoría de la familia Vespertilionidae y de las que habitan zonas templadas (Tuttle y Stevenson 1982). Es por esto que es necesario continuar investigando sobre los caracteres de historia de vida, especialmente de las especies que habitan zonas tropicales.

OBJETIVOS GENERALES

1. Investigar las características de historia de vida de una población de *Macrotus waterhousii* de la región de Mezcala, Guerrero; tales como número de eventos reproductivos al año, sincronización y estacionalidad de la reproducción, duración de la gestación, tamaño de camada, talla y estado de desarrollo al nacer y duración de la lactancia.
2. Analizar el crecimiento postnatal de las crías de *M. waterhousii*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Especie de estudio.—*Macrotus waterhousii* pertenece a la familia Phyllostomidae. Es de tamaño mediano (14 g; Miranda 2002) con el antebrazo de 45-58 mm y longitud total de 85-108 mm. Su distribución incluye, en el este de la República Mexicana, el sur de Nuevo León y Tamaulipas; y en el oeste, desde el sur de Sonora, a lo largo de la costa de Sinaloa y Nayarit, hacia el centro y sur del país, se continua a Guatemala y las islas Bahamas, Jamaica, Cuba, Isla Caimán, La Española y Beata (Simmons 2005). Físicamente es muy parecido a *Macrotus californicus* (que se distribuye en Sinaloa, Sonora y el suroeste de Estados Unidos de América), pero se distinguen por el número diploide de cromosomas, que en *M. waterhousii* es de $2N = 46$ y en *M. californicus* es de $2N = 40$ (Davis y Baker 1974).

Los murciélagos del género *Macrotus* son insectívoros de follaje y se alimentan principalmente de ortópteros, lepidópteros, coleópteros, hemípteros, neurópteros, tricópteros e himenópteros (Sil Berra 2010; Vaughan 1959). Atrapan a sus presas en el suelo y sobre el follaje, y utilizan frecuentemente los sonidos producidos por éstas para localizarlas. Cuando cazan en total oscuridad utilizan pulsos de ecolocación de frecuencias e intensidades muy variables, y cuando hay luz suficiente también utilizan la visión (Bell 1985).

La información sobre la reproducción y crecimiento postnatal de *M. waterhousii* es limitada. En México se han encontrado hembras preñadas en los meses de febrero, marzo, y mayo, siempre con un embrión y lactando en mayo y julio (Hayssen et al. 1964). Su patrón reproductivo en México se ha descrito como poliestro bimodal con nacimientos en junio-julio y noviembre-diciembre; sin embargo, no se especifica la localidad ni el tipo de vegetación (Romero Almaraz et al. 2006). Asimismo, se ha reportado que forman colonias de maternidad y que las crías son precoces, debido a que nacen cubiertas de pelo y con los ojos abiertos (Romero Almaraz et al. 2006).

Área de estudio.—El área de estudio se localiza en la región centro del estado de Guerrero, en la colindancia de las comunidades de Mezcala, municipio Eduardo Neri, y Tlamamacan, municipio Mártir de Cuilapan (Fig. 1.1). Tiene una topografía accidentada con elevaciones que van de los 500 a los 800 msnm (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática 2000). Pertenece a la cuenca del río Balsas-Mezcala y su clima es cálido semiseco con temperatura media anual superior a 26°C (García 1987; Meza y López-García 1997). Las lluvias se presentan en verano y varían de 600-900 mm anuales (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática 2000).

La vegetación dominante es bosque tropical caducifolio altamente perturbado, con asociaciones de bosque espinoso (Meza y López-García 1997; Rzedowski 1978). Las especies más representativas son las del género *Bursera* (*B. morelensis*, *B. longipes*, *B. lancifolia*, y *B. submoniliformis*) localmente llamado cuajote, así como *Cryptocarpa procera* (ciruela), *Amphipterygium adstringens* (cuachalalate), *Lysiloma tergemina* (pata de cabra) y *Plumeria rubra* (tlapanita), así como las cactáceas *Neobuxbaumia mezcalensis* (órgano), *Opuntia atropes* (nopal) y *Stenocereus dumortieri* (cactus candelabro).

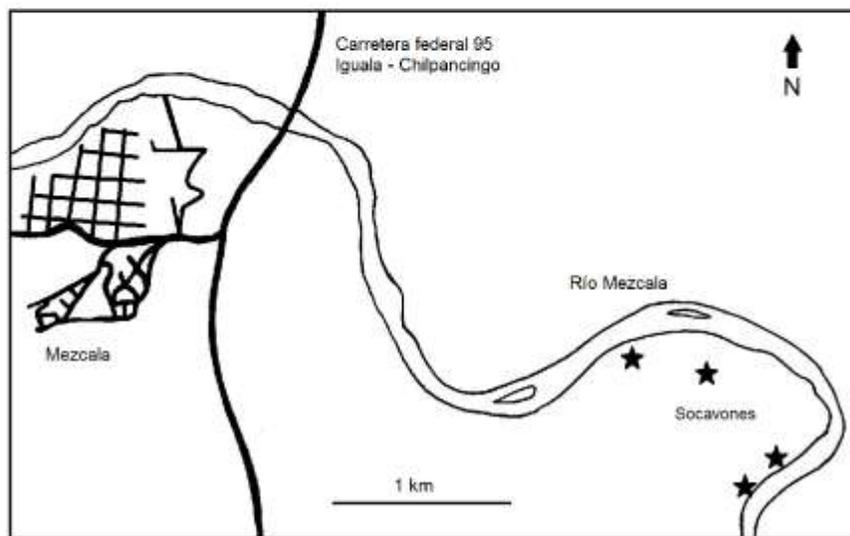


Figura 1.1—Mapa de localización de la zona de estudio.

Los refugios que habitan los murciélagos son socavones que se encuentran sobre el camino que une las comunidades de Mezcala y Tlamamacan, a la orilla del río Mezcala (parte del Balsas). Fueron construidos en los 1970s por la Comisión Federal de Electricidad como parte de un proyecto de construcción de la presa hidroeléctrica San Juan Tetelcingo, que no fue completado. A partir de su abandono han sido ocupados por varias especies de murciélagos y permanecen prácticamente inalterados, con excepción de visitas ocasionales de algunos pobladores para la obtención de guano o para el control de las poblaciones del murciélagos vampiro. Los túneles tienen una longitud de 100-400 m, una altura de 3 m y 4 m de ancho.

Captura y marcaje de murciélagos.—Los túneles se examinaron cada dos o tres meses de octubre de 2008 a marzo de 2010. A partir de marzo de 2010, una vez que se observaron hembras preñadas, se les dio seguimiento para determinar el periodo de gestación así como los primeros y últimos nacimientos. Cuando las crías empezaron a nacer se realizaron visitas con intervalos de 3-7 días y después de un mes. Cuando los nacimientos disminuyeron, las observaciones se realizaron a intervalos de 15-30 días. En las salidas previas a la época de nacimientos, se capturaron y marcaron el mayor número de individuos posibles, tanto machos como hembras de todas las edades. Durante la época de nacimientos el esfuerzo de captura se concentró en las hembras preñadas o con cría y en las crías solitarias, pero también fueron capturados algunos machos en cada túnel. Se capturaron especímenes de *M. waterhousii* en cuatro de los seis túneles existentes, y se decidió agrupar los datos de todos los túneles como una misma colonia porque éstos se encuentran a una distancia muy corta y debido al intercambio de algunos individuos entre los refugios de un día a otro.

Los murciélagos se capturaron durante el día en sus refugios utilizando redes de mano. Los individuos o parejas madre-cría se mantuvieron de manera individual en bolsas de tela húmedas para minimizar el estrés por el manejo y el calor excesivo del área. Los individuos adultos se marcaron utilizando collares con cuentas de colores de acuerdo a un código preestablecido; las crías se marcaron en el tercer metacarpo del ala derecha con anillos metálicos numerados de puntas redondeadas (Alloy Split Rings 2.9 mm, Porzana Ltd.). Los anillos se colocaron en el tercer metacarpo para asegurarse de que al ensancharse los huesos con el crecimiento, el anillo no les lastimara.

Las crías recién nacidas se identificaron por la presencia del cordón umbilical o la costra que indica la caída reciente del cordón. Los juveniles se identificaron con base en la falta de osificación de las placas de crecimiento (espacios intersticiales) de las falanges (Anthony 1988) y por tener el pelaje color gris claro. Por los objetivos de este estudio no se consideró necesario categorizar de manera diferencial a las crías de los juveniles, a excepción de las crías recién nacidas. Los subadultos se identificaron por tener el pelaje similar al del adulto pero con las falanges sin osificar completamente, mientras que los

adultos tuvieron el pelaje moreno con la base blanca y las falanges de las alas completamente osificadas.

De la mayoría de los individuos se registró la longitud del antebrazo, tibia y pata con un vernier (Mitutoyo, NTD12-6, con precisión de 0.01 mm), así como masa (balanza Acculab PP-401, con precisión de 0.1 g), edad, sexo y condición reproductiva (ver Capítulo II, Métodos). Después de ser marcados y medidos, todos los murciélagos se regresaron y liberaron en su refugio para recapturas posteriores.

CAPÍTULO II

ECOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN DE *MACROTUS WATERHOUSII*

ANTECEDENTES

Generalmente los murciélagos sincronizan las etapas más críticas de la reproducción con las estaciones climáticas más favorables o de recursos más abundantes (Altringham 1996; Fleming et al. 1972; Racey y Entwistle 2000; Wilson 1973). Debido a que la lactancia exige más energía que la preñez, y a que la supervivencia y el éxito de las crías son los fines últimos de la selección natural, en general se favorece la correspondencia de la lactancia y el destete con los periodos de máxima disponibilidad de alimento (Heideman 2000; Racey 1982).

Se ha sugerido que en las especies que utilizan hábitats muy estacionales, las etapas que se corresponden con los picos de abundancia de alimento son la lactancia y la dispersión de las crías, mientras que en las especies de hábitats estables es la gestación. Asimismo, la tendencia es que las especies de hábitats estables o que dependen de recursos estables, produzcan crías de manera asincrónica mientras que las especies de hábitats estacionales tengan partos sincrónicos (Bradbury y Vehrencamp 1977).

La reproducción de los murciélagos de las zonas templadas se ha estudiado considerablemente, especialmente los de la familia Vespertilionidae; y se conoce poco para las especies de la familia Phyllostomidae, principalmente porque su mayor diversidad se localiza en zonas tropicales (la mayor parte de los estudios exhaustivos se realizan en zonas templadas) y los registros de reproducción en estas zonas han sido ocasionales y anecdóticos, sin existir análisis profundos (e.g. Villa 1966).

La familia Phyllostomidae incluye especies de diferentes gremios, por lo que sus patrones de reproducción son muy diversos, pero en general se corresponden con la abundancia de alimentos. Por ejemplo, entre las especies frugívoras se estudió a *Glossophaga soricina*, *Artibeus jamaicensis* y *A. lituratus*, en un bosque tropical caducifolio perturbado de la Costa Grande de Guerrero (Ramírez-Pulido et al. 1993). Los resultados indican que *G. soricina* tiene un patrón monoestro estacional, con 80% de las hembras preñadas entre septiembre y

diciembre, y que la lactancia coincide con la fructificación del zazanil (*Cordia dentata*); mientras que las dos especies de *Artibeus* tienen un patrón poliestro bimodal. En *A. jamaicensis* aproximadamente 55% de las hembras se encontraron preñadas en abril y 70% en julio; y en *A. lituratus* alrededor de 60% de las hembras estuvieron preñadas en febrero y 60% en junio. El periodo de lactancia de ambas especies correspondió con la presencia de frutos del almendro (*Terminalia catappa*) y del capulín (*Muntingia calabura*—Ramírez-Pulido et al. 1993). *Centurio senex* presentó un patrón poliestro bimodal con un pico de hembras preñadas al inicio de la temporada de lluvias y otro al final, en las selvas alta y mediana perennifolia de la Sierra de Juárez, en Oaxaca (Santos-Moreno et al. 2010). En el ecosistema de petenes de la península de Yucatán, *Dermanura phaeotis* y *Artibeus intermedius* tienen un patrón poliestro estacional, con hembras reproductivas durante casi todo el año, aunque en *D. phaeotis* la máxima abundancia de hembras lactantes se encontró durante la temporada de lluvias, mientras que para *A. intermedius* se registró durante la estación seca (León y Montiel 2006).

Entre los filostómidos nectarívoros, se ha encontrado que *Anoura geoffroyi* es monoestro estacional sincrónico y los partos suceden al final de la época húmeda en el bosque de pino-encino del Estado de México (Galindo Galindo et al. 2000; Orduña Trejo et al. 1999). En el bosque tropical caducifolio de la región de Chamela, Jalisco, se encontró que *Leptonycteris yerbabuena* tiene dos picos reproductivos que coinciden con la máxima abundancia de recursos florales (Stoner et al. 2003). *Sturnira lilium* se alimenta de néctar, polen, frutos e insectos, y se ha encontrado que en el bosque tropical caducifolio en la costa central del Pacífico mexicano, se reproduce todo el año con tres picos reproductivos, probablemente porque su nicho alimenticio es amplio y encuentra alimento continuamente (Sánchez Hernández et al. 1986).

Se ha observado que el patrón reproductivo más común para especies insectívoras tropicales es el monoestro estacional asincrónico; se reconoce como causa probable de ello la marcada estacionalidad de los recursos alimenticios de estas especies (Heideman 2000; Romero Almaraz et al. 2006; Wilson 1973). Se conoce el patrón reproductivo para unas cuantas especies de filostómidos insectívoros. *Micronycteris megalotis* y *Mimon cozumelae* tienen un patrón

monoestiro estacional en las selvas baja caducifolia y mediana subcaducifolia de Campeche (Sánchez Hernández y Romero Almaraz 1995).

Es poco el conocimiento que se tiene sobre la reproducción de los murciélagos filostómidos de zonas tropicales; esta información es necesaria para caracterizar a las especies y poder correlacionar los factores ecológicos que determinan el éxito reproductivo, así como para identificar zonas y épocas de reproducción para fines de conservación. Es por esto que los análisis de patrones reproductivos son importantes y se deben conocer para todas las especies. Además, debido a la alta estacionalidad de los recursos de la zona, se espera que la especie muestre un patrón reproductivo distinto al encontrado para otras localidades.

OBJETIVOS

1. Identificar el patrón reproductivo de *Macrotus waterhousii* en la región de Mezcala, Guerrero.
2. Determinar si existe sincronía en los nacimientos y si se correlacionan con la temperatura o la precipitación.

HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

1. En las zonas tropicales la precipitación es el factor determinante para la abundancia de insectos (Racey 1982). La región de Mezcala tiene un clima tropical con una temporada corta de lluvias esporádicas en verano, por lo que muy probablemente la población de *Macrotus waterhousii* presente solamente un evento reproductivo asociado a esta temporada de lluvias (monoestro estacional). Al ser una zona tropical con temperatura más o menos estable, no se espera que ésta tenga un efecto en la temporalidad de la reproducción. Si al igual que en otros murciélagos (Speakman 2008), la lactancia es la etapa reproductiva más demandante para las hembras de *M. waterhousii*, al vivir en un hábitat sumamente estacional, se espera que la lactancia y el destete de las crías estén sincronizados con el periodo de lluvias de esta región. Además, al ser una zona con recursos estacionales, se espera que los nacimientos sean sincrónicos (Bradbury y Vehrencamp 1977).

MATERIALES Y MÉTODOS

Para analizar la actividad reproductiva de la colonia de *Macrotus waterhousii* se registró la condición reproductiva de los individuos adultos capturados de octubre de 2008 a marzo de 2011. Las hembras se catalogaron como *preñadas* cuando se observó el abdomen distendido y se pudo palpar manualmente al embrión; como *lactando* si la mama se encontró descubierta de pelo, con el pezón agrandado y con secreción láctea, pudiendo o no traer una cría sujeta a su cuerpo o a la mama; como *receptiva* si la vagina se encontró perforada, hinchada, enrojecida, con tapón vaginal o con sangre; y como *inactiva* si no mostró los signos señalados anteriormente. Para los machos adultos se registró la posición de los testículos: abdominales que indican inactividad sexual o escrotados que pueden indicar actividad sexual; y en algunos casos el tamaño. Para los individuos con que se registraron los datos, se calculó el volumen testicular con base en la fórmula de Lidicker (1973), que ya ha sido utilizada para murciélagos (Torres y Rojas 2003):

$$VT = (0.523)(L)(A^2)$$

Donde VT = volumen testicular, L = largo, A = ancho.

Los datos de la condición reproductiva fueron convertidos a porcentajes. Asimismo, durante los muestreos de 2010 se contabilizaron las crías recién nacidas para determinar el periodo con mayor cantidad de nacimientos y se hicieron observaciones sobre la segregación de sexos dentro de los refugios para determinar la presencia de colonias de maternidad.

Las condiciones de temperatura media mensual y precipitación total mensual se obtuvieron de la página de información meteorológica de Meteored (para Chilpancingo, que se encuentra aproximadamente a 43 km al sur de Mezcala—Meteored 2011 www.meteored.mx), para todos los meses en que hubo muestreo en 2008, 2009, 2010 y 2011.

RESULTADOS

Se realizaron 24 visitas a los refugios entre el 24 de octubre de 2008 y el 25 de marzo de 2011. Se capturaron y marcaron 2184 individuos, de los cuales 1501 fueron adultos, 142 subadultos y 541 juveniles (se incluyeron las crías recién nacidas). De los 1501 adultos, se determinó el sexo de 1498; 793 fueron hembras y 705 machos. La estructura de edades para cada mes se observa en la Fig. 2.1.

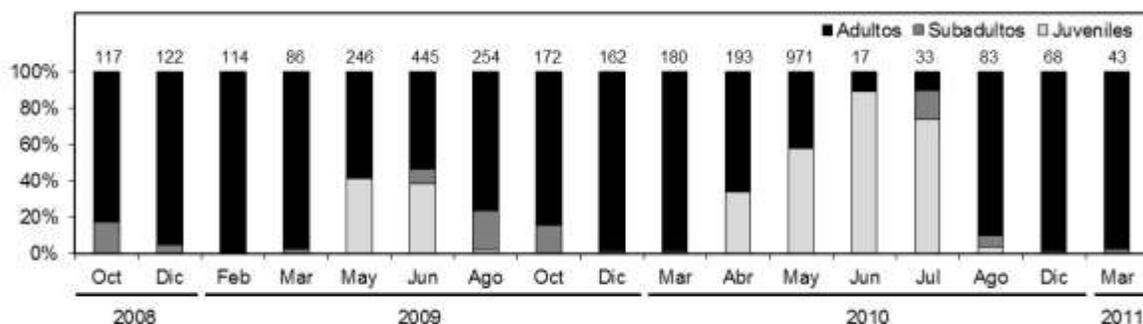


Figura 2.1—Estructura de edades para cada mes de muestreo. Los números sobre las columnas indican el tamaño de la muestra (n).

En la mayoría de los muestreos se encontraron más machos que hembras, a excepción de aquellos realizados en el periodo reproductivo (abril a junio de 2009 y 2010), donde se capturaron más hembras que machos. La proporción de sexos para todos los muestreos combinados no fue significativamente diferente de 1:1 ($\chi^2 = 0.2335$, *g.l.* = 1, $P = 0.629$).

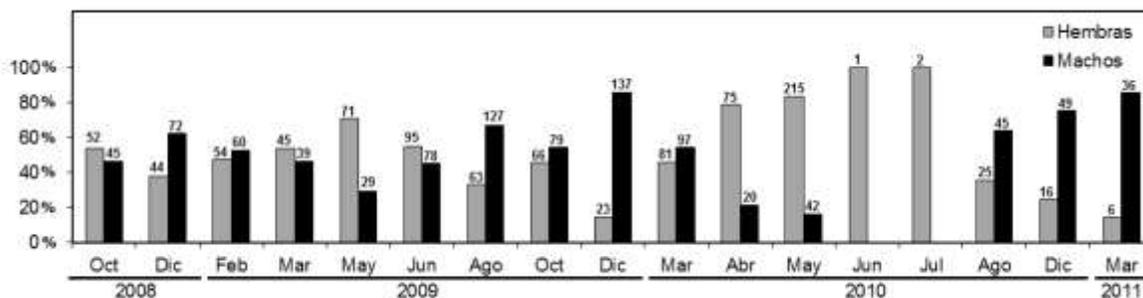


Figura 2.2—Porcentaje de individuos adultos machos y hembras para cada mes de muestreo. Los números sobre las columnas indican el tamaño de la muestra (n).

Tres hembras capturadas en 2009 como juveniles se encontraron en 2010 preñadas o lactando, lo que indica que al menos una proporción de las hembras son reproductivamente

maduras antes del año de edad. Durante la época reproductiva de 2010 los esfuerzos de captura estuvieron dirigidos hacia las hembras adultas (preñadas o lactantes) y las crías, pero se pudo observar que hay segregación por parte de las hembras con sus crías en la época de nacimientos, porque en algunos refugios la mayoría de los individuos eran hembras preñadas o con crías, y en otros refugios se encontraban machos principalmente. No obstante, la segregación no fue total porque, aunque en diferente porcentaje, siempre se encontraron individuos de ambos sexos en los mismos refugios. Dentro del refugio fue imposible observar si había segregación debido a que los individuos se perchan en grietas inaccesibles y escondidas. En el socavón uno se capturaron 30 hembras adultas y 2 machos en todo el periodo de muestreo; en el socavón tres 33 hembras y 9 machos; en el socavón cinco 137 hembras y 42 machos; y en el socavón seis 85 hembras y 3 machos. Por los objetivos de este estudio, en los socavones donde se capturaron machos principalmente, la mayoría de éstos se liberaron sin procesar.

Debido a que la condición reproductiva cambia con el tiempo, ésta se reporta tanto para los individuos nuevos como para los recapturados. En total se registró la condición reproductiva de 912 hembras adultas y 895 machos adultos. En las hembras, la actividad reproductiva se concentró entre febrero y julio de 2009 y 2010 (Fig. 2.3). La mayoría de las hembras preñadas se registraron durante febrero y marzo (49 para febrero y 9 para marzo de 2009 y 63 para marzo de 2010), aunque hubo algunas preñadas en abril (20 para 2010).

El inicio de los nacimientos no pudo ser observado, pero probablemente comenzaron la última semana de marzo o la primera de abril y se continuaron hasta mediados de mayo. Se observó un pico de nacimientos en los últimos días de abril y la primera semana de mayo (Fig. 2.4). En total se capturaron 345 individuos nacidos en 2010 (crías y juveniles), que fueron recapturados en 90 ocasiones. La proporción de sexos de crías recién nacidas fue de 1:0.81 (M:H), que no fue significativamente diferente de 1:1 ($X^2 = 0.401$, $g.l. = 1$, $P = 0.527$). La lactancia a escala poblacional comenzó en abril (50 hembras lactando en 2010) y duró hasta junio (60 hembras lactando en 2009). Correlacionando esta información con los datos climáticos, se observa que en esta población de *M. waterhousii* la etapa reproductiva que coincide con la temporada de lluvias es el final de la lactancia y el destete (Fig. 2.5).

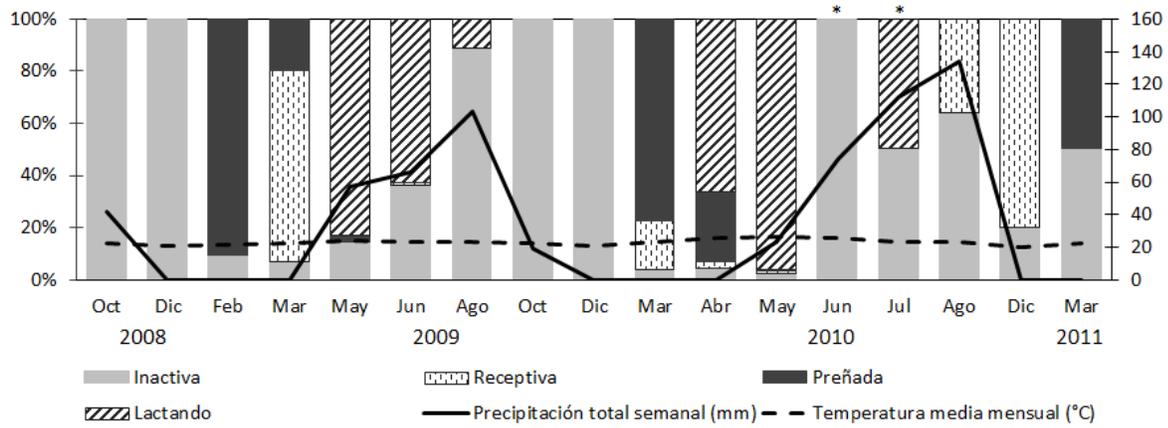


Figura 2.3—Porcentaje de hembras de acuerdo a su condición reproductiva para cada mes de muestreo. El asterisco indica las muestras menores a 5 individuos.

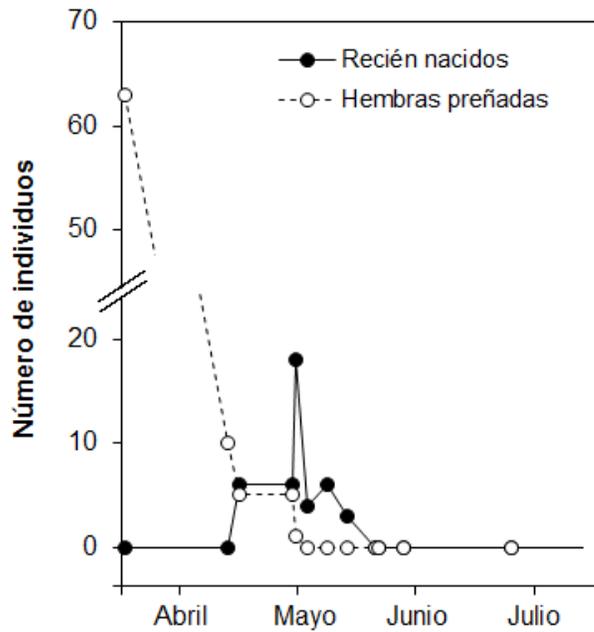


Figura 2.4—Número de individuos recién nacidos y hembras preñadas registradas en cada fecha de captura para 2010.

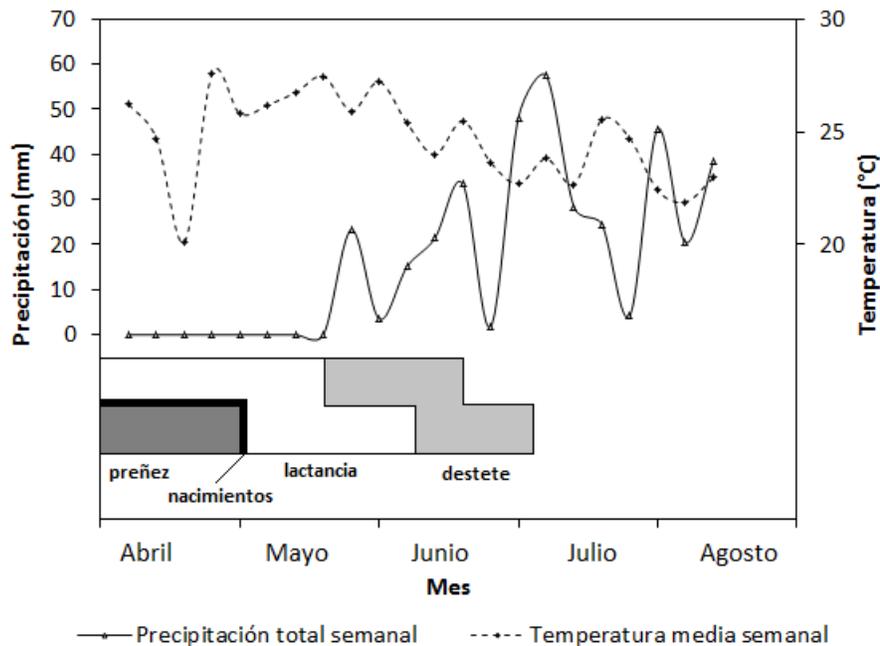


Figura 2.5—Etapas reproductivas de *M. waterhousii* con relación a la temperatura promedio semanal y a la precipitación total semanal.

Para los machos se observó un periodo de actividad reproductiva similar pero más corto (Fig. 2.6). Los machos con testículos escrotados (tamaño de testículos 4x4 – 10x8 mm) fueron encontrados en gran proporción durante los meses de marzo, abril y mayo, y en menor proporción durante agosto y octubre de 2009 y diciembre de 2010. Asimismo, el volumen testicular mayor, que de acuerdo a otros estudios (Torres y Rojas 2003) se correlaciona mejor con la fase fértil de la espermatogénesis que la posición, se registró para los meses de marzo a mayo (Fig. 2.7).

Se encontraron algunas hembras catalogadas como receptivas (i.e. con la vagina abierta o perforada, con secreciones, etc.) durante agosto de 2010 y machos con testículos escrotados durante agosto de 2009. Sin embargo el volumen testicular únicamente mostró valores máximos durante los meses de marzo a mayo.

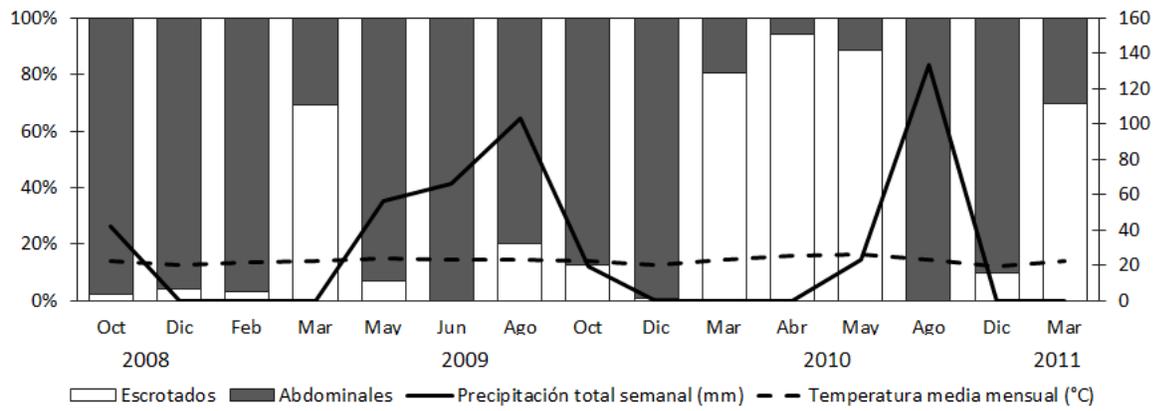


Figura 2.6—Porcentaje de machos con testículos escrotados u abdominales para cada ocasión de muestreo.

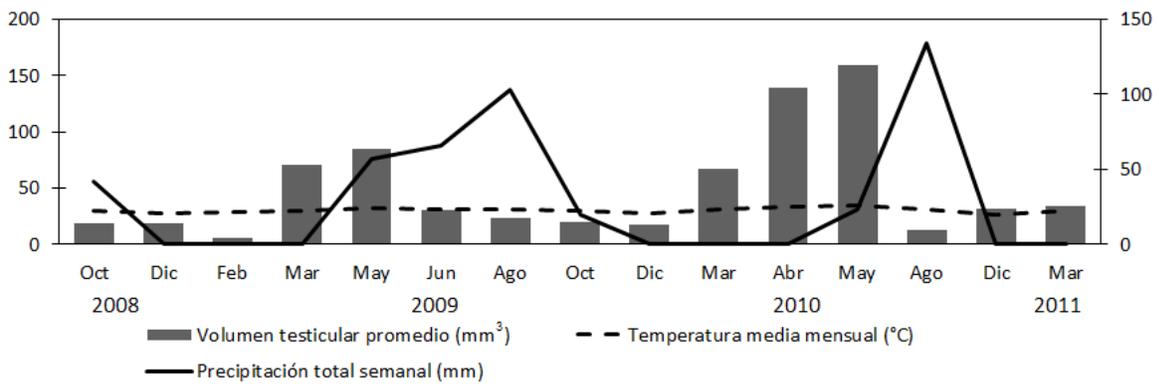


Figura 2.7—Volumen testicular promedio (mm³) para cada mes de muestreo

DISCUSIÓN

Los resultados muestran que existe un periodo reproductivo durante los meses de febrero a junio (i.e. preñez – destete de las crías). Las cópulas no fueron observadas debido a que las colonias son muy numerosas y aglomeradas, pero pudimos observar todas las otras fases (i.e. hembras receptivas, preñadas y lactando, así como machos con testículos escrotados y volumen testicular aumentado). El número de hembras preñadas y receptivas indica que las cópulas de este periodo inician entre enero o febrero. La presencia de un periodo reproductivo bien definido al año en esta población de *M. waterhousii* es consistente con la alta estacionalidad de recursos de Mezcala, que sólo permite tener un periodo reproductivo.

Los patrones reproductivos de los murciélagos dependen en gran medida de la estabilidad y características estacionales de las comunidades naturales (Wilson 1979). En zonas con lluvias estacionales, éstas determinan cuantos eventos reproductivos tienen los murciélagos y cuándo ocurren (Chaverri y Kunz 2006; Kunz y Stern 1995; Racey y Entwistle 2000). Al igual que otras especies de filostómidos que dependen de recursos o viven en hábitats estacionales, como los nectarívoros *Anoura geoffroyi* y *Glossophaga soricina* y los insectívoros *Micronycteris megalotis* y *Mimon cozumelae*, la población de *Macrotus waterhousii* presenta un solo evento bien definido al año (Galindo Galindo et al. 2000; Ramírez-Pulido et al. 1993; Sánchez Hernández y Romero Almaraz 1995).

Durante agosto de 2009, se encontró cerca del 20% de los machos con testículos escrotados y durante el mismo mes de 2010 alrededor del 40% de las hembras eran receptivas. Sin embargo, no hubo correlación entre el estado reproductivo de machos y hembras, en los meses posteriores no se encontraron hembras preñadas, y el volumen testicular para estos meses fue pequeño (en comparación con el volumen de los meses marzo, abril y mayo), por lo que estos datos no son suficiente evidencia para sugerir un segundo periodo reproductivo en el área (Torres y Rojas 2003).

Datos de Tlalchapa, Guerrero, con un clima cálido subhúmedo, indican la presencia de hembras preñadas en julio y diciembre (Sánchez Hernández com. pers.). . Además, en una

colonia de esta especie en Colima se han encontrado hembras reproductivas durante dos periodos bien definidos del año, con nacimientos en junio-julio y diciembre-enero (Sánchez-Hernández pers. com.). La vegetación de esta zona también es selva baja caducifolia, con un solo periodo de precipitación que coincide con el primer periodo de nacimientos y la temperatura es similar (temperatura media = 24.2 - 25.5°C). Sin embargo, la existencia permanente del río Armería permite una franja de bosque de galería exuberante, formada por higueras de grandes dimensiones que probablemente atraen más insectos que la vegetación riparia de Mezcala, lo que puede favorecer la abundancia de alimento suficiente para soportar los dos periodos reproductivos.

Al ser la reproducción un proceso costoso, los murciélagos sincronizan las etapas más críticas de ésta con las estaciones climáticas más favorables o de recursos más abundantes (Altringham 1996; Fleming et al. 1972; Racey y Entwistle 2000; Wilson 1973). Entonces, las hembras se enfrentan a dos presiones de selección distintas en la temporalidad de su reproducción (Heideman 2000). Las etapas más costosas para ellas son la última fase de la preñez y la lactancia (Kurta et al. 1989; Loudon y Racey 1987), y la probabilidad de supervivencia de las hembras se maximiza al corresponderse estos eventos con los periodos de clima y alimento más favorables (Heideman 2000). Sin embargo, para las crías la fase más crítica es la etapa entre el primer vuelo y el destete debido a que en ese tiempo deben desarrollar las condiciones físicas y las habilidades para sostener el vuelo, orientarse y buscar y capturar a las presas (Bradbury y Vehrencamp 1977; Buchler 1980; Kunz 1974); como consecuencia, sufren la pérdida de masa corporal en ese periodo (Kunz 1973; Tuttle y Stevenson 1982).

En ambientes tropicales estacionales la máxima disponibilidad de alimento, particularmente de insectos, se presenta en la temporada de lluvia (Wolda 1988; Racey 1982; Racey y Entwistle 2000). Se ha observado que en estos hábitats, la sincronización de la etapa de crecimiento postnatal (i.e. lactancia y destete) con la temporada de mayor disponibilidad de recursos es importante para asegurar el crecimiento adecuado de las crías (Kunz et al. 2009). Los resultados muestran que el pico de alimento corresponde con la etapa más costosa para los juveniles, y al haber gran cantidad de recursos, se disminuyen los costos energéticos que conlleva comenzar a volar y aprender a alimentarse por sí mismos (Tuttle y Stevenson 1982).

Por lo tanto, existe un compromiso entre la supervivencia de las crías, que es favorecida por la alta disponibilidad de alimento, y la de las hembras preñadas, que al ocurrir en tiempo de escases de alimento corren mayor riesgo de mortalidad (Bradbury y Vehrencamp 1977).

Por otro lado, se observa una asincronía de dos meses entre los primeros y los últimos nacimientos (Fig. 2.4). La lactancia a escala poblacional puede extenderse hasta cuatro meses, mientras que a nivel individual dura alrededor de dos meses (ver Capítulo III). Además, se puede observar que la actividad reproductiva puede variar de un año a otro, probablemente por la variación interanual en la temporalidad y cantidad de lluvia. Se ha observado que en hábitats muy estacionales los murciélagos tienden a tener partos sincrónicos, debido al corto periodo en que hay recursos abundantes (Bradbury y Vehrencamp 1977), como se ha observado en *S. bilineata* y *B. plicata*. Las especies de hábitats más estables tienden a ser asincrónicas, como *Rhynchonycteris naso* y *Saccopteryx leptura* (Bradbury y Vehrencamp 1977). Sin embargo, el bosque tropical caducifolio de Mezcala es un hábitat sumamente estacional, pero el periodo de lluvias dura alrededor de cinco meses y los escurrimientos de las montañas de alrededor del cauce permiten que el caudal del río permanezca alto por varios meses más, lo que aunado a la presencia de la vegetación riparia, puede brindar un periodo de recursos abundantes suficiente como para que la asincronía de dos meses en los nacimientos sea la estrategia más útil, porque puede evitar que las crías compitan por los recursos durante el destete, permitiendo aumentar la supervivencia de éstas. Por otra parte, se ha observado que además de las condiciones ambientales, las pautas sociales inciden directamente en la sincronía de los nacimientos (Bernard 1994).

CAPÍTULO III

CRECIMIENTO POSTNATAL DE *MACROTUS WATERHOUSII*

ANTECEDENTES

El conocimiento sobre el crecimiento postnatal en murciélagos es muy limitado, y su estudio avanza lentamente; en 1982 se tenía información para menos del 3% de las especies, y para 2009 había incrementado únicamente a 5% (33 y 56 especies, respectivamente—Kunz et al. 2009; Tuttle y Stevenson 1982). Por otra parte, la mayoría de los estudios se concentran en especies de la familia Vespertilionidae que habitan zonas templadas (Kunz y Hood 2000; Tuttle y Stevenson 1982), y en general se trata de trabajos descriptivos, con poca información sobre los factores bióticos o abióticos que afectan el crecimiento de las crías.

El crecimiento postnatal es una característica de historia de vida importante porque refleja el cuidado parental, y permite conocer la manera en que la madre enfrenta compromisos entre los costos de reproducción y mantenimiento, y los beneficios de maximizar el cuidado hacia la cría (Hood et al. 2002). Durante el crecimiento postnatal hay dos etapas críticas, que son el comienzo del vuelo (Jones 2000) y la independencia de la madre (Kunz y Hood 2000). Obtener estimados confiables de las tasas de crecimiento postnatal es esencial para caracterizar los cambios fisiológicos, ecológicos y conductuales que ocurren durante este periodo y para determinar las etapas críticas del desarrollo de las crías (Hoying y Kunz 1998).

En general, el antebrazo de los murciélagos crece rápidamente, y se completa la mayor parte del crecimiento antes de iniciar el vuelo sostenido y comenzar el destete (en promedio $91.2 \pm 5.9\%$ del tamaño asintótico—Kunz y Anthony 1982; Kunz et al. 2009). El peso aumenta también rápidamente, pero hay un pico antes del vuelo y disminuye gradualmente durante el destete, debido a que el comenzar a volar y aprender a alimentarse exige grandes cantidades de energía. Una vez que las crías son destetadas el peso tiende a aumentar de manera menos acelerada, hasta alcanzar el peso asintótico (Tuttle y Stevenson 1982). En los análisis en vida libre es difícil observar el pico antes del destete pues no se cuenta con un continuo de datos. En

esos casos la curva que se observa es similar a la de la longitud del antebrazo pero de crecimiento más gradual (Fig. 3.1).

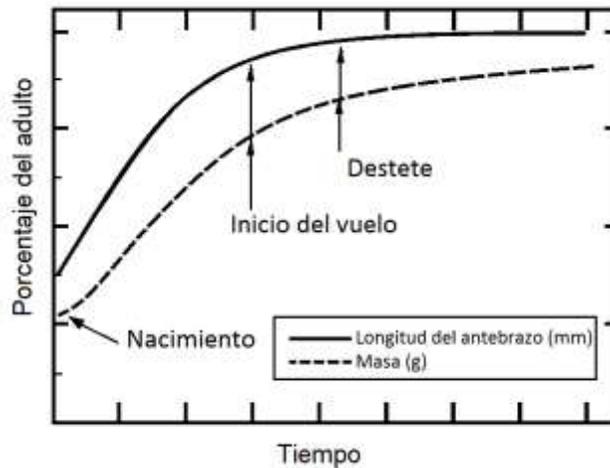


Figura 3.1—Curva de crecimiento típica de los murciélagos (Kunz y Stern 1995).

Cuadro 3.1—Parámetros obtenidos a partir de modelos de crecimiento logístico del antebrazo de las 5 especies de murciélagos de la familia Phyllostomidae analizados por Kunz y Hood (2000).

Especie	Gremio	Edad al destete (días)	Longitud del antebrazo (mm)			Masa(g)	
			Al nacer	Del adulto	Constante de crecimiento k (mm/día)	Al nacer	Del adulto
<i>Artibeus jamaicensis</i>	F	66.3	33.5	60.5	0.08	13.9	45.0-52.8
<i>Carollia perspicillata</i>	F	23.0	24.2	42.1-43.6	0.01	5.0	17.2-17.6
<i>Desmodus rotundus</i>	H	210-285.0	-	59.0	-	7.0	29.0-29.9
<i>Phyllostomus discolor</i>	F	-	-	62.4-65.5	0.01	7.0	39.7-42.5
<i>Phyllostomus hastatus</i>	F,I	-	34.4	81.9-83.52	0.07	16.4	68.3-84.0

F = frugívoro; H = hematófago; I = insectívoro.

Kunz y Hood (2000) han resumido las tasas de crecimiento, longitud del antebrazo y masa al nacer, y edad al destete, de diferentes especies de murciélagos a partir de datos de otros autores ajustados a un modelo de regresión logística porque de acuerdo a los autores es el modelo que mejor se ajusta al crecimiento de los murciélagos. Para evitar sesgar el análisis usaron únicamente datos de crías de edad conocida y datos de captura y recaptura, debido a que los métodos de una sola captura arrojan resultados altamente sesgados (Kunz y Hood 2000). En este trabajo se incluyeron 41 especies, tanto de Macrochiroptera como de Microchiroptera, en donde cerca de 50% son Vespertilionidae y únicamente 5 especies pertenecen a la familia Phyllostomidae (Cuadro 3.1).

Al nacer, las crías de murciélago no pueden volar, y por lo tanto, no pueden alimentarse por sí mismas sino hasta que alcanzan prácticamente el tamaño del adulto (Kunz 1987), por lo que la lactancia se prolonga durante toda la etapa de crecimiento postnatal (Barclay 1994, 1995). Durante este periodo las crías dependen nutricionalmente de la leche materna, y los factores que modifican su calidad o cantidad pueden tener un efecto directo en la tasa de crecimiento de la cría.

Entre estos factores, se encuentra la nutrición de la madre; una alimentación deficiente puede tener un impacto negativo en el crecimiento de su cría (Tuttle y Stevenson 1982). La nutrición o condición energética de un individuo depende de su capacidad de capturar el alimento y de la disponibilidad de éste, y se refleja en su condición corporal o física. Se asume que un animal en buena condición tiene más reservas energéticas que uno en mala condición (Schulte-Hostedde et al. 2005). Las hembras en buena condición tendrán más recursos energéticos para proveer cuidados y producir leche de mejor calidad o en mayor cantidad para su cría que las hembras en mala condición (Hood et al. 2009; Ralls 1976).

No se han realizado estudios para evaluar esta posibilidad, pero se sabe que la dieta de los murciélagos insectívoros es reducida en calcio, elemento limitante especialmente durante la lactancia, por lo que la cantidad y calidad de la leche tiene una influencia considerable sobre la supervivencia de las crías y por tanto en el éxito reproductivo de la hembra (Hood et al. 2009; Kunz et al. 2009; Maynard Smith 1977).

La experiencia de la madre puede tener un efecto positivo sobre el crecimiento de las crías. Se sabe que el costo de la reproducción puede ser mayor en hembras jóvenes por falta de experiencia en el forrajeo, y en amamantar y cuidar a sus crías (Clutton-Brock 1991; Hood et al. 2002). Por otra parte, las hembras de mayor edad a pesar de tener experiencia, pueden tener también un desgaste excesivo en los dientes que les impida masticar correctamente el alimento, lo que dificultaría la digestión y asimilación de los nutrientes (Holroyd 1993 en Hood et al. 2002), y sin duda afectaría su condición nutricional y la calidad de la leche que producen (Hood et al. 2009). Se ha observado que en el murciélago insectívoro *Eptesicus fuscus* las madres de edad intermedia tienen hijos más grandes y con tasas de crecimiento mayores que las madres jóvenes o de edad avanzada (Hood et al. 2002).

Otro factor importante que afecta el crecimiento postnatal es el tamaño del adulto. En las especies poliginias, donde el tamaño de los machos es un factor importante para conseguir pareja, los machos son generalmente más grandes que las hembras (Bradbury 1977 en Kunz et al. 2009). Mientras que en varias especies de murciélagos insectívoros las hembras son ligeramente más grandes que los machos (dimorfismo sexual reverso), lo que puede facilitar el cargar crías grandes y producir leche (Myers 1978; Williams y Findley 1979). En especies de murciélagos que presentan dimorfismo sexual en cuanto al tamaño, ya sea regular o reverso, se ha encontrado que el sexo más grande tiene tasas de crecimiento mayores o un periodo de crecimiento más prolongado (e. g. Reynolds 1999; Stern y Kunz 1998).

Existen otros factores tanto intrínsecos como extrínsecos, que pueden afectar el crecimiento postnatal, tales como la temperatura del refugio, el tiempo de nacimiento con relación al resto de las crías, el tamaño y agrupamiento de la colonia, los estímulos sensoriales por parte de la madre, entre otras (Kunz et al. 2009). Sin embargo, los trabajos que analizan la influencia de los diversos factores sobre el crecimiento son muy limitados y aún existe importante información por obtener.

OBJETIVOS

1. Describir los cambios físicos que experimentan las crías de *M. waterhousii* durante el crecimiento postnatal.
2. Evaluar el crecimiento postnatal de las crías a partir de curvas de crecimiento de la longitud del antebrazo.
3. Determinar si la edad y la condición de la madre, así como el sexo de la cría afectan el crecimiento postnatal.

HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

1. La condición corporal refleja las reservas energéticas de un individuo (Schulte-Hostedde et al. 2005). En consecuencia, una hembra con mejores condiciones tendrá más recursos para invertir en su cría. Por lo tanto, se espera que las crías de madres con mejor condición tengan tasas de crecimiento más rápidas que las crías de las madres con condiciones subóptimas.
2. La falta de experiencia en hembras muy jóvenes y el desgaste dental en hembras de edad avanzada pueden incrementar el costo de la reproducción (Clutton-Brock 1991; Holroyd 1993 en Hood et al. 2002; Hood et al. 2002), por lo que se espera que las hembras de edad intermedia tengan crías con crecimiento más rápido que las crías más jóvenes o de edad avanzada.
3. En especies de murciélagos que presentan dimorfismo sexual en cuanto al tamaño, se ha encontrado que el sexo más grande tiene tasas de crecimiento mayores que el sexo más pequeño. De encontrar dimorfismo sexual en la especie, se espera que el sexo con talla asintótica mayor tenga tasas de crecimiento más aceleradas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Talla y estado de desarrollo al nacer.—Para describir el estado de desarrollo de las crías al nacer, se tomó nota de sus características físicas como color, cobertura y textura del pelo, posición de las orejas, dientes, etc. El color del pelaje se describió con base en las cartas de color Pantone (Pantone Plus Series Uncoated, Pantone Inc.), como ya se ha hecho para describir el pelaje con otros mamíferos (Samaranch y González 2000). Asimismo, se midió la pata y el antebrazo para conocer el tamaño de la cría al nacer. De acuerdo con Stern y Kunz (1998), el tamaño de cada cría tiene relación con el tamaño de su madre, por lo que para conocer el tamaño relativo del antebrazo o peso que tiene una cría es necesario hacer las comparaciones entre cada cría y su respectiva madre. Una vez que las crías comienzan a volar ya no se pueden capturar junto con su madre, por lo que la talla y peso relativo se calcularon con relación a los valores promedio de todos los adultos.

Crecimiento postnatal.—Con la finalidad de conocer la influencia de la condición física de la madre sobre el crecimiento posnatal, las crías se capturaron durante el día junto con sus madres (Kunz et al. 2009) y de cada una se registró la longitud del metacarpo, falanges y espacios intersticiales del tercer y cuarto dedo (se eligió el tercer dedo porque es el más utilizado en taxonomía y el cuarto porque es el último en osificarse y es el que se emplea en los estudios sobre crecimiento postnatal—Kunz et al. 2009). Se anotaron además características del desarrollo como el cambio de color y textura del pelaje, y erupción de dientes, entre otras. Para determinar el cambio de color en el pelaje con el crecimiento, se compararon las pieles de especímenes colectados de diferentes edades con la carta de colores Pantone.

Para calcular las tasas de crecimiento se utilizó el método de trayectoria, en el que se hace un muestreo de captura y recaptura de ejemplares de edad desconocida. Al utilizar las tasas de crecimiento de las crías recapturadas se mejora la precisión en el modelo y no es necesario conocer su edad (Hood et al. 2002). Para calcular las tasas de crecimiento se usó la ecuación descrita por McOwat y Andrews (1995) y Reynolds (1999):

$$T = \frac{(L_2 - L_1)}{(t_2 - t_1)}$$

donde T es la tasa de crecimiento instantánea (tasa de crecimiento en el momento en que la longitud del antebrazo es L, dado que $L = (L_2 - L_1)/2$), L_1 y L_2 es la longitud del antebrazo para las capturas 1 y 2, y t_1 y t_2 es el tiempo en las capturas 1 y 2.

Las tasas de crecimiento postnatal se calcularon con base en la longitud del antebrazo de las crías recapturadas dos o más veces. Para las crías capturadas más de 2 veces únicamente se emplearon las medidas de dos capturas (i.e. una tasa de crecimiento), debido a que la inclusión de más de una tasa de crecimiento por individuo puede sesgar los datos. El peso no se utilizó porque, aunque se ha empleado en otros análisis, es más variable que la longitud del antebrazo y depende del contenido estomacal y la condición nutricional más que de la edad (Kunz y Anthony 1982).

Comúnmente el crecimiento postnatal de los murciélagos se mide utilizando dos medidas distintas: la longitud del antebrazo, el cual crece linealmente en la fase exponencial del crecimiento (Kunz y Anthony 1982); y la longitud de los espacios intersticiales (cartílagos entre las falanges que comienzan a osificarse), que crecen durante la etapa lineal de crecimiento y decrecen linealmente en la fase asintótica (Hoying y Kunz 1998). Sin embargo, no se puede asegurar la linealidad del crecimiento en especies que no se conocen, y al usar estas medidas como tasas de crecimiento promedio para cada parte del crecimiento se pierde información (Zullinger et al. 1984). Aunado a que al ser medidas que se obtienen en milímetros para su precisión debería usarse un microscopio o lupa, lo que alteraría de manera importante a las crías. Por esta razón, para ajustar los tres modelos de crecimiento que se han utilizado para evaluar el crecimiento postnatal de los murciélagos, se utilizaron únicamente los datos de la longitud del antebrazo (Zullinger et al. 1984; Kunz y Robson 1995).

Con el programa Statistica 9.0, se utilizaron las tasas de crecimiento instantáneas (T) de las crías capturadas dos o más veces para estimar los parámetros de tres modelos de crecimiento distintos:

Von Bertalanffy	$\frac{dL}{dt} = k (A - L)$
Logístico	$\frac{dL}{dt} = k L (1 - L/A)$
Gompertz	$\frac{dL}{dt} = k L \log(A/L)$

donde dL/dt es la tasa de crecimiento (mm/día), L es longitud del antebrazo (mm), k es la constante de crecimiento y A es la longitud asintótica.

Para evaluar el ajuste de los modelos se utilizó R^2 (una R^2 mayor indica mejor ajuste). Al integrar la ecuación diferencial con la cual se ajustaron las tasas de crecimiento, se obtuvo la ecuación del modelo que explica el crecimiento de las crías (i.e. explica la longitud del antebrazo en un tiempo dado L_t como función de la longitud de antebrazo asintótica A y la constante de crecimiento k). A partir del modelo de Von Bertalanffy, que fue el que mejor se ajustó ($R^2 = 0.607$, ver resultados) se realizó una curva de crecimiento con la siguiente ecuación:

$$L_t = A (1 - e^{-k(t-t_0)})$$

dónde L_t es la longitud del antebrazo en un tiempo dado, A es la longitud asintótica, k es la constante de crecimiento, t es el tiempo y t_0 es una constante artificial que se utiliza para ajustar el modelo a la talla al nacer y significa el tiempo en que la longitud del antebrazo sería cero suponiendo que la cría crece siempre bajo el mismo modelo (Beverton 1954). El valor de t_0 se obtuvo con la ecuación del modelo ajustándolo hasta que la talla al nacer fue igual a la longitud del antebrazo promedio de las crías recién nacidas que se capturaron.

Comparación de tasas de crecimiento.—Los parámetros derivados de modelos no lineales son útiles para realizar comparaciones intraespecíficas, debido a que son independientes de la talla y de la duración del periodo de crecimiento postnatal (Kunz y Robson 1995). A partir del

modelo de Von Bertalanffy se obtuvieron las tasas de crecimiento independientes de la talla (residuos) de las crías.

La condición de las madres se obtuvo haciendo una regresión lineal entre la longitud del antebrazo y el peso de las hembras lactantes y el intervalo de confianza de 95% de la regresión (Sigmaplot 10.0). Las hembras por encima del límite superior del intervalo se clasificaron como “condición alta” y por debajo del límite inferior “condición baja”, mientras que las hembras que estuvieron dentro del intervalo de confianza se clasificaron como “condición promedio”

La edad de las hembras se obtuvo con base en el desgaste de los caninos. Las madres de las crías se clasificaron en tres categorías de edad: adultos jóvenes (caninos sin desgaste), adultos maduros (caninos redondeados o con punta ligeramente aplanada) y adultos de edad avanzada (caninos muy desgastados; adaptado de Hood et al. 2002).

Para determinar si existe dimorfismo sexual en la especie se realizó un ANOVA comparando la longitud del antebrazo de individuos adultos machos vs. hembras (R versión 2.13.1).

Para conocer el modelo que explica mejor los datos, y para evitar penalizaciones en el mismo por desbalanceo de grupos muestrales, se realizó una búsqueda de modelos a partir de un análisis de máxima verosimilitud (R versión 2.13.1). A partir de este modelo se realizó un análisis de varianza para evaluar si los factores analizados tienen algún efecto en la tasa de crecimiento de las crías. La variable de respuesta fue la tasa de crecimiento independiente de la talla. Los tres factores analizados fueron el sexo de la cría, la condición de la madre (alta, promedio o baja) y la edad de la madre (jóvenes, maduras o de edad avanzada).

RESULTADOS

Desarrollo.— Las crías de *Macrotus waterhousii* nacen con las orejas pegadas a la cabeza y los ojos cerrados, que abren en el transcurso del primer o segundo día. Al nacer la coronilla carece de pelo, y las patas tienen poco pelo pero están bien desarrolladas y su tamaño corresponde al 94.07% del tamaño de la pata del adulto; las medias y desviaciones estándar (*DE*) de los recién nacidos fueron 11.14 ± 0.87 mm ($n = 42$) y de los adultos de 11.84 ± 0.90 mm ($n = 309$).

Los neonatos tienen el dorso bien cubierto de pelo color gris amarillento (Pantone 7519U—Fig. 3.2), corto y delgado pero de textura áspera; el vientre tiene pelo tupido en las partes superior externa, y escaso en la parte central e inferior de color gris claro (Pantone Warm Grey 3U). En juveniles de aproximadamente 28 días (de acuerdo al modelo de Von Bertalanffy, con antebrazo de 44 mm) el pelo en el dorso mide 5 mm y a simple vista tiene dos bandas transversales, con la base clara (2/3 del pelo, Pantone 475U) y la punta gris oscuro (Pantone 7531U). En los adultos el pelaje del dorso tiene tres bandas transversales, con la base clara (1/4 del pelo, Pantone 475U), la parte central moreno canela (1/2 pelo, Pantone 4635U o 477U) y la punta canela claro (1/4 del pelo, Pantone 4665U), es más largo (10 mm) y de textura más suave (pelaje típico de los adultos). Durante el desarrollo de cría a adulto, el vientre se va cubriendo de pelo de la parte superior y lateral hacia la parte central e inferior, y el pelaje se aclara durante el crecimiento hasta volverse color crema (Pantone 475U).



A



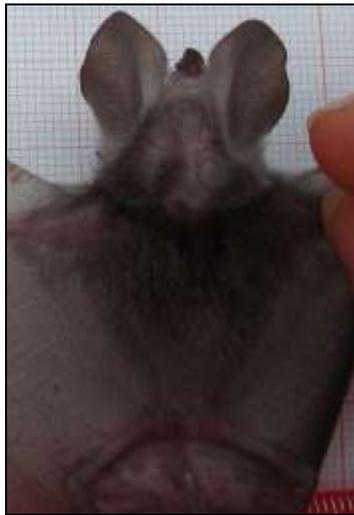
B



C



D



E



F



G

Figura 3.2.—Desarrollo de *M. waterhousii*. A. Rostro de un recién nacido con las orejas dobladas y los ojos recién abiertos. B. Cabeza de una cría muy joven, sin pelo en la región frontal. C. Región dorsal de un recién nacido. D. Región ventral de un recién nacido, con cordón umbilical y con poco pelo en el centro del vientre. E. Región dorsal de una cría de aproximadamente 15 días con el pelo más oscuro que en el recién nacido. F. Región ventral de una cría de edad similar, con el vientre bien cubierto de pelo y color más oscuro cerca del cuello. G. Región dorsal de un juvenil de aproximadamente mes y medio, con el pelo más moreno y con la base blanca.

A partir de las observaciones realizadas en el campo y de los especímenes colectados, se pudo determinar que las crías nacen con dientes deciduos en forma de gancho (Fig. 3.3-A). Los primeros dientes permanentes en brotar son los molares inferiores seguidos de los superiores; posteriormente los caninos inferiores y los superiores; a continuación los incisivos y por último

los premolares. A los 20 días aproximadamente (41 mm de antebrazo; 76% del tamaño del adulto y antes de ser capaces de mantener el vuelo sostenido) ya tienen la dentición casi completa, faltando únicamente por brotar el segundo premolar superior (Fig. 3.3-B



A

B

Figura 3.3—Desarrollo dental de *M. waterhousii*. A. Recién nacido con dientes deciduos en forma de gancho. B. Juvenil con la muda de dientes permanentes casi completa, sólo falta por salir el segundo primer premolar superior.

El tamaño relativo del antebrazo de las crías al nacer es en promedio del 54.81% respecto al tamaño del antebrazo de su respectiva madre (rango 45.74–66.19%, $DE = 5.25$, $n = 33$), y el peso al nacer es de 33.99% (rango 24.29–44.44%, $DE = 5.50$, $n = 30$). Las crías realizan vuelos limitados dentro del refugio al alcanzar 84.47% del antebrazo de tamaño adulto y 60.53% del peso del adulto. Las medias y DE de los adultos fueron: antebrazo 52.13 ± 1.40 mm ($n = 346$), peso 15.26 ± 1.93 g ($n = 202$); y de los juveniles al empezar a volar fueron: antebrazo 44.04 ± 3.94 mm ($n = 52$), peso 9.23 ± 1.46 ($n = 51$).

Crecimiento postnatal.— Los valores de R^2 de las tasas de crecimiento ajustadas a los tres modelos, así como los parámetros estimados para cada modelo se reportan en el Cuadro 3.2, y se observa que el modelo con mejor ajuste fue el de Von Bertalanffy (Fig. 3.4).

Cuadro 3.2—Valores de R^2 y de los parámetros estimados para cada modelo.

Modelo	R^2	Talla asintótica (A)	Constante de crecimiento (k)
Von Bertalanffy	0.607	54.50	0.032
Logístico	0.591	52.54	0.050
Gompertz	0.568	51.92	0.099

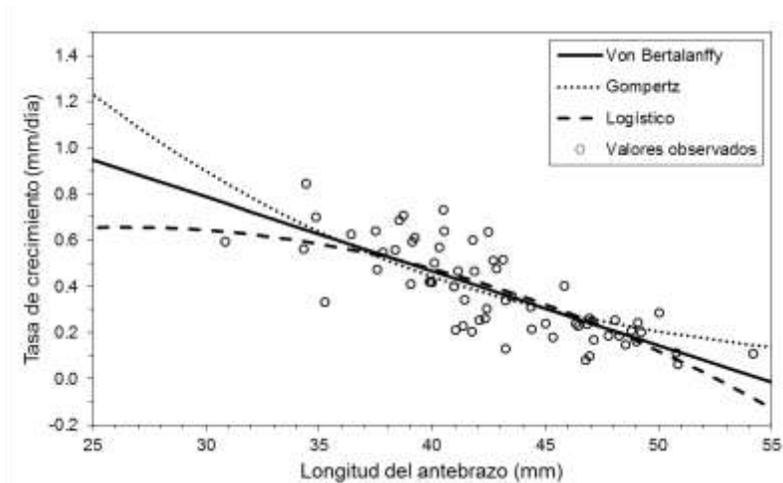


Figura 3.4.—Tasas de crecimiento de *Macrotus waterhousii*. Los círculos abiertos representan los valores observados, la línea sólida los valores predichos por el modelo de Von Bertalanffy, la línea punteada los valores predichos por el modelo de Gompertz y la línea discontinua los valores predichos por el modelo logístico. Los datos se ajustan de mejor manera al modelo de Von Bertalanffy, que implica un decrecimiento lineal de la tasa de crecimiento del antebrazo, la cual es más acelerada cuando el antebrazo es pequeño y va disminuyendo linealmente conforme se acerca a la longitud asintótica.

Con ayuda del modelo de Von Bertalanffy se obtuvo la curva de crecimiento para la longitud del antebrazo (Fig. 3.5). De acuerdo con este modelo las crías alcanzan 85% de la longitud asintótica del antebrazo a los 33.74 días (Fig. 3.5, línea discontinua), que de acuerdo con nuestras observaciones es el tamaño de antebrazo que tienen las crías que comienzan a volar; mientras que el punto de inflexión ocurre a los 53.58 días, con una longitud de antebrazo de 49.77 mm que corresponde al 95.64% del tamaño adulto (Fig. 3.5, línea punteada), que es cuando la curva de crecimiento tiende a la asíntota.

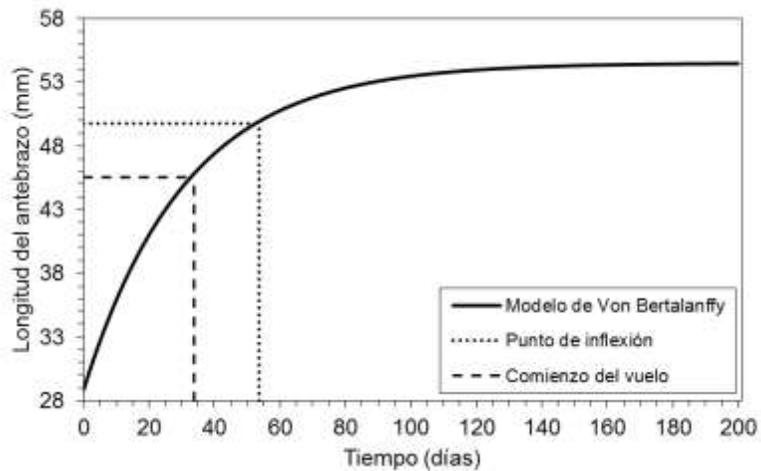


Figura 3.5.—Curva de crecimiento para la longitud del antebrazo de *M. waterhousii* de acuerdo con el modelo de Von Bertalanffy. La línea punteada indica el punto de inflexión, que es cuando la curva de crecimiento tiende a la asintota, y la línea discontinua indica el comienzo del vuelo sostenido de acuerdo con las observaciones realizadas en campo.

Datos demográficos.— Se registró la condición física de 245 hembras, de las cuales, 101 tuvieron condición baja, 48 condición promedio y 96 condición alta (Fig. 3.6). Asimismo, se evaluó el desgaste dental de 29 hembras, de las que 7 se clasificaron como adulto joven (poco desgaste dental), 15 como adulto maduro (desgaste medio) y 7 como adulto de edad avanzada (desgaste alto).

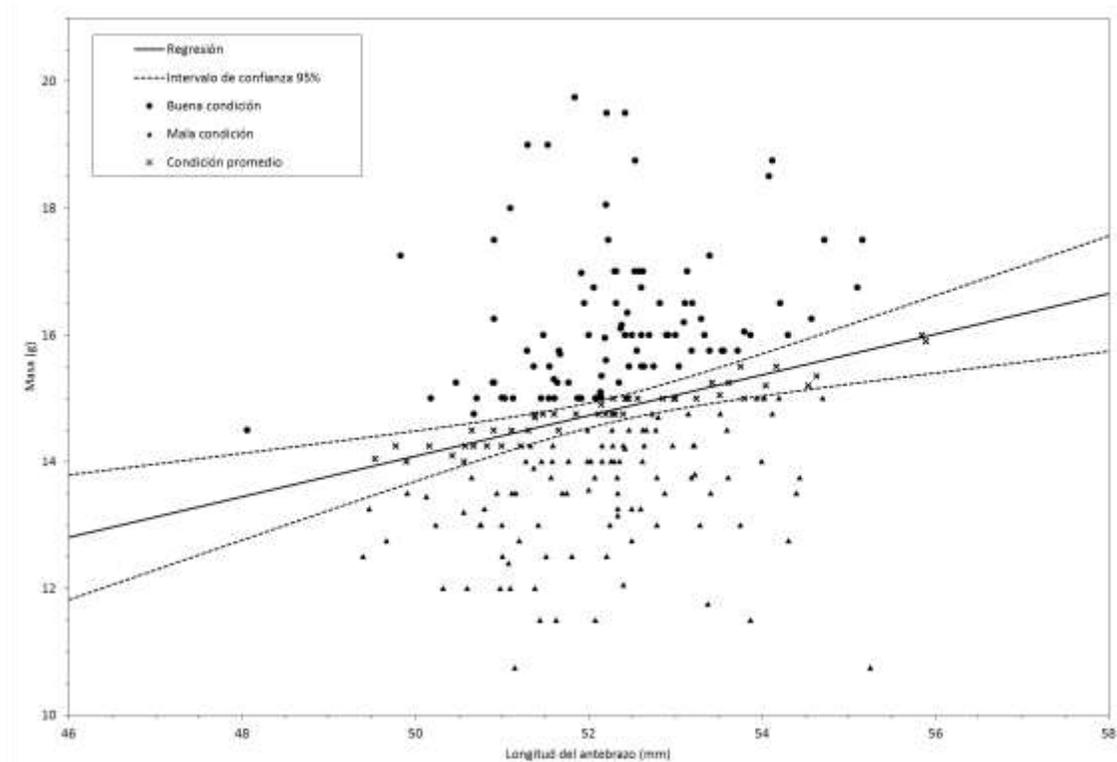


Figura 3.6—Condición corporal de las hembras con relación a la regresión lineal entre la longitud del antebrazo y la masa. Las hembras que están por encima del intervalo de confianza de 95% se consideran hembras con condición alta, mientras las que están por debajo se consideran hembras con condición baja ($R^2 = 0.0602$; $P < 0.0001$).

Aunado a esto, se encontró que en la especie hay dimorfismo sexual inverso (i.e. las hembras son más grandes que los machos), por lo que el sexo de la cría es un tercer factor que podría afectar su crecimiento. Se encontró que las hembras adultas tienen el antebrazo significativamente más grande que los machos ($F = 6.725$, $g.l. = 1, 336$, $P = 0.009$). Este dimorfismo no es estadísticamente significativo en los recién nacidos, aunque las hembras nacen con el antebrazo ligeramente más grande que los machos ($F = 3.715$, $g.l. = 1, 38$, $P = 0.06$). Las medias y DE de los adultos fueron: machos, 51.7 ± 1.89 mm ($n = 63$); hembras, 52.2 ± 1.28 mm ($n = 275$); y de las crías recién nacidas: machos, 27.92 ± 2.65 mm ($n = 22$); hembras, 29.73 ± 3.28 mm ($n = 18$). De las 65 crías evaluadas para determinar si el sexo tiene efecto significativo en la tasa de crecimiento, 38 fueron machos y 24 hembras.

Comparación de tasas de crecimiento.—A partir del modelo de Von Bertalanffy se obtuvieron los residuos (con base en el ajuste de mínimos cuadrados) de las tasas de crecimiento de cada cría capturada dos o más veces (para los individuos con más de dos recapturas sólo se utilizó una tasa de crecimiento, para evitar sesgar el análisis). Los residuos representan las tasas de crecimiento independientes de la talla (representada en este caso por la longitud del antebrazo), lo que hace posible hacer comparaciones entre individuos.

Para el análisis se evaluaron las tasas de crecimiento de 25 crías que cumplieron el requisito de tener los datos para los tres factores analizados (sexo de la cría, edad de la madre y condición de la madre). Debido al pequeño tamaño de la muestra, fue imposible evaluar todas las interacciones. De acuerdo a la búsqueda por máxima verosimilitud, el modelo analizó los tres factores por separado y la interacción de sexo y edad (tasa-de-crecimiento \sim sexo + condición + edad + sexo:edad). El análisis de varianza mostró que ninguno de los factores independientes ni las interacciones entre ellos tuvieron efecto significativo en el crecimiento de las crías, pero la interacción del sexo de la cría con la edad de la madre tuvieron un efecto marginal (Cuadro 3.3).

Cuadro 3.3—Resultados del análisis de varianza.

Factor	<i>g.l.</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
sexo	1	1.0411	0.32187
edad	2	0.7132	0.50418
condición	2	2.0733	0.15641
sexo:edad	2	3.2901	0.06197

sexo = sexo de la cría; edad = edad de la madre; condición = condición de la madre; las interacciones entre los factores se indican con el operador “:”

DISCUSIÓN

Desarrollo.—Estudios previos demuestran que entre las familias de murciélagos, las crías de las especies de la familia Phyllostomidae son las más precoces al nacer y de las más grandes con relación a la hembra (26.6% de la masa del adulto—Gould 1975; Kleiman y Davis 1979; Klima y Gaisler 1968; Kurta y Kunz 1987; Mumford y Zimmerman 1964; Tamsitt y Valdivieso 1966). *Macrotus waterhousii* no es la excepción, y las crías nacen con los ojos cerrados y los abren durante el primer o segundo día (aún permanece el cordón umbilical). Entre los filostómidos que se han estudiado, sólo las crías de *Leptonycteris yerbabuena* (Gould 1975) y *Phyllostomus discolor* nacen con los ojos cerrados (Tamsitt y Valdivieso 1963); la mayoría de las especies nacen con los ojos abiertos e.g. *Macrotus californicus* (Gould 1975), *Carollia perspicillata* (Kleiman y Davis 1979), *Artibeus lituratus* (Tamsitt y Valdivieso 1966), *Desmodus rotundus* (Schmidt y Manske 1973; Gould 1975) y *Phyllostomus hastatus* (Gould 1975).

Las crías de *Macrotus waterhousii* nacen con el dorso cubierto de pelo, similar a lo que se ha reportado para *Macrotus californicus* (Gould 1975), *Carollia perspicillata*, *Glossophaga soricina* (Kleiman y Davis 1979), *Choeronycteris mexicana* (Mumford y Zimmerman 1964) y *Artibeus lituratus* (Tamsitt y Valdivieso 1966); y al igual que *Carollia* tienen el vientre con pelo más escaso (Kleiman y Davis 1979). Mientras que especies como *Desmodus rotundus* (Schmidt y Manske 1973; Gould 1975), *Phyllostomus discolor* (Klima y Gaisler 1968) y *P. hastatus* (Gould 1975) nacen con poco pelo. En *M. waterhousii* el patrón de muda de pelo es similar que en otras especies, cambiando del color poco conspicuo de la cría al color más llamativo del adulto (Timm 1989). No se observó dimorfismo sexual en cuanto al color del pelaje.

Las crías de *M. waterhousii* nacen con dentición decidua formada por dientes en forma de gancho. El patrón de caída de los dientes deciduos no pudo ser observado en *M. waterhousii*, pero de acuerdo con otros trabajos, éste depende de la filogenia y los filostómidos tienen un patrón más o menos conservado; los primeros en caer son los premolares inferiores y los últimos son los incisivos superiores (Hillson 2005; Phillips 2000). Sin embargo, el patrón de erupción de dientes permanentes, al igual que la morfología de los dientes y mandíbula, difiere notablemente entre las especies de filostómidos y parece depender de la función (i.e. tienden a

salir primero los dientes más útiles), del tamaño de los dientes (i.e. tienden a salir primero los dientes con coronas más grandes), y de la integración mandibular (i.e. en las especies insectívoras tienden a brotar de manera sincrónica los dientes que tienen mayor superficie de oclusión, e.g. molares superiores e inferiores—Phillips 2000). *Macrotus waterhousii* tiene una dentición típica de murciélago insectívoro, con incisivos reducidos, caninos altos y puntiagudos, premolares anchos, bajos y aplanados lateralmente y molares grandes y fuertes, con cúspides en forma de W (Hillson 2005). El patrón de erupción de los dientes permanentes de *M. waterhousii* concuerda con las características mencionadas anteriormente. Los primeros dientes que brotan son los molares, que son los más importantes en términos de funcionalidad, y tienen una corona grande y la mayor superficie de oclusión.

El tamaño del antebrazo de las crías de *Macrotus waterhousii* al nacer es de 54.81% con relación al tamaño del antebrazo de la madre, y su peso es de 33.9% del peso de la madre. Comparando estas proporciones con las de otros filostómidos (Cuadro 3.4), se observa que el tamaño del antebrazo de la cría guarda una relación con el tamaño del antebrazo de la madre similar en todas las especies. La excepción es *Phyllostomus hastatus*, probablemente porque esta especie es considerablemente de mayor tamaño que las demás (Cuadro 3.1) y al igual que en otros mamíferos, hay una relación inversa entre el tamaño del adulto y el tamaño de la cría al nacer, i.e. las especies más grandes tienen crías relativamente más pequeñas (Tuttle y Stevenson 1982). En cuanto a la masa relativa se observa que las crías de *M. waterhousii* recién nacidas se encuentran dentro del rango observado, pero son más pesadas que la mayoría de las crías de las especies de filostómidos (*M. waterhousii* = 33.9% de la masa de la madre, otros filostómidos 13.9-45.1%).

Lo anterior demuestra que las hembras de esta población de *M. waterhousii* invierten una gran cantidad de energía en las crías durante la preñez, porque aunque nacen con una talla relativa similar a otras especies, su masa es considerablemente mayor. Esta inversión alta puede ocurrir posiblemente por la presencia de vegetación siempre verde a lo largo del río; con lo que la hembra tiene la posibilidad de forrajear cerca del refugio todo el año, y tener la energía necesaria para cargar un embrión más pesado (Chaverri y Kunz 2006). El peso elevado al nacimiento puede ser una estrategia que favorezca la supervivencia de las crías, porque se

sabe que las crías de los murciélagos pierden peso cuando comienzan a volar, debido al gasto energético que conlleva el aprendizaje del vuelo y captura de insectos (Tuttle y Stevenson 1982); además de que una mayor masa al nacer puede significar mayor madurez neuromuscular lo que le permite a la cría aferrarse al refugio mientras la madre forrajea (Chaverri y Kunz 2006).

Cuadro 3.4—Porcentajes de tamaño del antebrazo y peso de la cría al nacer con relación a la madre en diferentes especies de la familia Phyllostomidae, obtenidos o calculados a partir de los datos de Kunz y Hood (2000), Esbérard (2006), Chaverri y Kunz (2006), Barclay y Harder (2003), Kurta y Kunz (1987) y Kleiman y Davis (1979).

Especie	% antebrazo	% masa
<i>Macrotus waterhousii</i>	54.81	33.99
<i>Anoura geoffroyi</i>	-	31.50-45.10
<i>Artibeus jamaicensis</i>	55.37	26.33 - 30.89
<i>Artibeus lituratus</i>	55.20	13.90-27.60
<i>Artibeus watsoni</i>	54-59	30.00-34.00
<i>Carollia perspicilata</i>	55.51-57.48	28.41-29.07
<i>Choeronycteris mexicana</i>	-	26.50
<i>Chrotopterus auritus</i>	-	32.50
<i>Desmodus rotundus</i>	43.00	21.90 - 24.14;
<i>Leptonycteris yerbabuena</i>	47.00	-
<i>Macrotus californicus</i>	51.00	-
<i>Phyllostomus discolor</i>	41.40-44.30	16.47-24.10
<i>Phyllostomus hastatus</i>	41.19-46.00	19.52-24.01
<i>Stenoderma rufum</i>	59.30	36.80
Phyllostomidae		31.00
Chiroptera		23.00-26.60

Cuadro 3.5—Comparación entre los porcentajes de talla del antebrazo y peso de la cría al comenzar a volar con relación a la madre de diferentes especies de la familia Phyllostomidae, calculados a partir de los datos de Stern et al. (1997), Chaverri y Kunz (2006), Kunz y Stern (1995). Se observa que *M. waterhousii* comienza a volar con un antebrazo y masa menores con respecto a las dimensiones del adulto que otras especies.

Especie	% antebrazo	% masa
<i>Macrotus waterhousii</i>	84.47	60.53
<i>Phyllostomus hastatus</i>	94	79.8
<i>Artibeus watsoni</i>	94	69
Chiroptera	90	70

Las observaciones demuestran que los juveniles de *M. waterhousii* con un antebrazo de 84.47% del tamaño del adulto y una masa de 60.53% pueden realizar vuelos cortos dentro del refugio. Ambas proporciones son entre 6 y 10% menores a las proporciones promedio para los murciélagos en general y para otros filostómidos (Cuadro 3.5). Lo anterior indica que los juveniles de *M. waterhousii* comienzan a volar más tempranamente que otras especies de filostómidos. Además, las crías de *M. waterhousii* comenzaron a volar con un peso entre 9 y 19% más bajo que otras especies, lo que puede indicar un mayor desarrollo neuromuscular a menor peso, que en este año la disponibilidad de alimento no fue buena, un costo más elevado de aprender a volar, o bien reflejar la perturbación causada por nuestras visitas constantes; sin embargo, se necesitaría comparar datos de varios años para poder afirmarlo (Hoying y Kunz 1998).

Crecimiento postnatal.—El modelo que mejor explica los datos de crecimiento de *M. waterhousii* fue el de Von Bertalanffy. Sin embargo, el modelo más común en análisis con tasas de crecimiento de murciélagos, tanto de antebrazo como de masa, ha sido el logístico (Kunz y Stern 1995; Kunz y Hood 2000). Por lo tanto, no es posible realizar una comparación robusta entre las tasas de crecimiento de *M. waterhousii* con las de otras especies.

De acuerdo con el modelo de Von Bertalanffy, las crías de *M. waterhousii* comienzan a volar distancias cortas alrededor de los 33 días, y su antebrazo tiende a la asíntota alrededor del día 53. Ambos periodos son mayores que lo calculado u observado para otras especies de Phyllostomidae: *Artibeus watsoni* comienza a volar a los 25 días (Chaverri y Kunz 2006); *Carollia perspicillata* completa el crecimiento del antebrazo a las seis semanas (42 días—Kleiman y Davis 1979). Esto es contradictorio, porque comparando la longitud del antebrazo del momento en que comenzamos a observar vuelos dentro del refugio (Cuadro 3.5) *M. waterhousii* comienza a volar con una longitud proporcional menor que las otras especies. Esto puede indicar que *M. waterhousii* crece más lentamente que estas especies, pero que a una talla menor reúne las habilidades motrices y neuromusculares para comenzar a volar. O bien, esto puede ser un efecto del método de trayectoria (i.e. de captura y recaptura pero basado en crías de edad desconocida) lo que puede subestimar las tasas de crecimiento (Baptista et al. 2000; Kunz y Hood 2000; Hood et al. 2002).

Comparación de tasas de crecimiento.—Para obtener las tasas de crecimiento independientes de la talla se utilizó el modelo de Von Bertalanffy. Estas tasas se pueden comparar entre sí para conocer qué factores ejercen un efecto sobre ellas. Los factores evaluados fueron condición de la hembra, edad de la hembra y sexo de la cría, y se encontró que ninguno tiene influencia significativa sobre el crecimiento de las crías.

Se encontró que la condición de la hembra no tiene un efecto significativo en el crecimiento de las crías. Este factor no se ha evaluado con anterioridad en murciélagos, pero se ha observado que en *Phyllostomus hastatus*, la masa de la hembra tiene un efecto sobre la masa de la cría al nacer pero no en su crecimiento (Stern y Kunz 1998) y una baja condición de las madres jóvenes en *Eptesicus fuscus* ha sido asociada con el bajo peso al nacer de las crías (Hood et al. 2002).

En *Mactorus waterhousii* no se encontró un efecto de la edad de la madre en el crecimiento del antebrazo de las crías, al igual que en *P. hastatus* (Stern y Kunz 1998). Sin embargo, en *E. fuscus* se observó que el crecimiento postnatal de las crías de madres jóvenes

fue más lento que el de las crías de madres de mediana edad o de edad avanzada, y es justificado por la inexperiencia de las primeras tanto al forrajear como al cuidar a las crías (Hood et al. 2002). Al no encontrar diferencia en las tasas de crecimiento de las crías con las madres de diferente edad y condición, suponemos que a pesar de los impedimentos, las hembras de todas las edades invierten sus recursos de la misma manera en las crías. Sería necesario comparar la calidad nutricional de la leche para poder comprobar esta hipótesis (Hood et al. 2002).

Al igual que en otras especies de insectívoros, las hembras de *M. waterhousii* son ligeramente más grandes que los machos (Myers 1978; Williams y Findley 1979). Sin embargo, no se encontró efecto significativo del sexo de la cría en sus tasas de crecimiento. Esto podría indicar que no hay una inversión diferencial de las hembras en las crías de diferente sexo durante la lactancia: el tamaño mayor de las hembras puede deberse a otros factores como una lactancia más prolongada (Kunz et al. 2009; Stern y Kunz 1998). Se ha encontrado que los machos de especies poligínicas (e.g. *Phyllostomus hastatus*) crecen más rápidamente que las hembras, debido a que el tamaño corporal puede afectar el éxito reproductivo (Stern y Kunz 1998). Además, las hembras de algunas especies con dimorfismo sexual reverso crecen más rápido que los machos. Es el caso de *Eptesicus fuscus* y *Myotis lucifugus* (Vespertilionidae), y para este último se explica porque en esta especie las hembras pueden alcanzar la madurez sexual durante el año de su nacimiento, por lo que las madres invierten más en ellas que en las crías machos (Hood et al. 2002; Reynolds 1999). En *M. waterhousii* las hembras tienen su primera cría al año siguiente de su nacimiento, por lo que no hay necesidad de que la madre invierta para acelerar su crecimiento.

CONCLUSIONES

La información obtenida con este trabajo describe características de historia de vida para la especie en la región de Mezcala, Guerrero. Como se predijo, la reproducción en la región ocurre en un solo periodo, lo cual es consistente con la marcada estacionalidad de la precipitación en la zona. La temperatura estable no parece tener un efecto en el tiempo de la reproducción. La duración de la gestación no pudo ser determinada, pero los nacimientos ocurren en un periodo de dos meses y la lactancia dura un tiempo similar. Los recién nacidos son relativamente altriciales, pues nacen cubiertos de pelo, abren los ojos al primer o segundo día y tienen las patas casi del tamaño del adulto.

Al igual que otras especies en hábitats sumamente estacionales, esta población corresponde parte de la lactancia y el destete de las crías con la mayor abundancia de los recursos (definida por la época de lluvias), lo que le puede ser una estrategia para favorecer la supervivencia de las crías sobre la de las madres. La asincronía de dos meses en los nacimientos puede ser una estrategia para disminuir la competencia por alimento entre las crías destetadas.

El análisis del crecimiento postnatal revela información importante sobre el crecimiento de las crías de esta especie. A diferencia de lo reportado en otros estudios, el modelo que mejor explica las tasas de crecimiento medidas en campo es el de Von Bertalanffy. A pesar del limitado tamaño de muestra, el análisis de varianza indica que los tres factores estudiados (condición y edad de la madre y sexo de la cría) no inciden en la tasa de crecimiento de las crías, lo que implica que las hembras en diversas edades y de diversas condiciones invierten igual en sus crías, ya sean éstas machos o hembras.

LITERATURA CITADA

- Adams, R. A. 2000. Wing ontogeny, shifting niche dimensions, and adaptive landscapes. Pp. 275-315 en: Ontogeny, functional ecology and evolution of bats (R. A. Adams y S. C. Pedersen, eds.). Cambridge University Press, Cambridge, Inglaterra.
- Altringham, J. D. 1996. Bats: biology and behaviour. Oxford University Press, Nueva York, EUA.
- Anthony, E. L. P. 1988. Age determination in bats. Pp. 47-58 en: Ecological and behavioral methods for the study of bats (T. H. Kunz ed.) Smithsonian Institution Press, Washington, EUA.
- Baptista, T., C. S. Richardson y T. H. Kunz. 2000. Growth rates and age estimation in free-ranging bats: methodological and analytical considerations. *Journal of Mammalogy* 81:709-718.
- Barclay, R. M. R. 1994. Constraints on reproduction by flying vertebrates: energy and calcium. *American Naturalist* 144:1021-1031.
- Barclay, R. M. R. 1995. Does energy or calcium availability constrain reproduction by bats? *Symposia of the Zoological Society of London* 67:245-258.
- Barclay, R. M. R. y L. D. Harder. 2003. Life histories of bats: life in the slow Lane. Pp. 209-256 en: *Bat Ecology* (T. H. Kunz y M. B. Fenton, eds.). University of Chicago Press, Chicago, EUA.
- Bell, G. P. 1985. The sensory basis of prey location by the California leaf-nosed bat *Macrotus californicus* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 16:343-347.
- Bernard, R. T. F. 1994. Reproductive synchrony and annual variation in foetal growth rate in the long-fingered bat (*Miniopterus schreibersii*). *Journal of Zoology* 232: 485-490.
- Beverton, R. J. H. 1954. Notes on the use of theoretical models in the study of the dynamics of exploited fish populations. *Miscellaneous Contribution 2*, United States Fishery Laboratory, Beaufort, North Carolina.

- Bradbury, J. W. 1977. Lek mating behaviour in the hammer-headed bat. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 45:225-255.
- Bradbury, J. W. y S. L. Vehrencamp. 1977. Social organization and foraging in Emballonurid bats IV: parental investment patterns. *Behavioral ecology and sociobiology* 2:19-29.
- Buchler, E. R. 1980. The development of flight, foraging and echolocation in the little brown bat (*Myotis lucifugus*). *Behavioral ecology and sociobiology* 6:211-218.
- Chaverri, G. y T. H. Kunz. 2006. Reproductive biology and postnatal development in the tent-making bat *Artibeus watsoni* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Zoology* 270:650-656.
- Clarke, J. R. 1981. Physiological problems of seasonal breeding in eutherian mammals. *Oxford reviews of reproductive biology* 3:244-312.
- Clutton-Brock, T. H. 1991. The evolution of parental care. Princeton University Press, Nueva Jersey, EUA.
- Corbet, G. B. y S. Harris. 1991. The handbook of British mammals. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.
- Davis, B. L. y R. J. Baker. 1974. Morphometrics, evolution, and cytotaxonomy of mainland bats of the genus *Macrotus* (Chiroptera: Phyllostomatidae). *Systematic Zoology* 23:26-39.
- Davis, W. H. y H. B. Hitchcock. 1995. A new longevity record for the bat *Myotis lucifugus*. *Bat Research News* 36:6.
- Esbérard, C. E. L., A. G. Motta, J. C. Almeida, L. C. S. Ferreira y L. M. Costa. 2006. Reproduction of *Chrotopterus auritus* (Peters) in captivity (Chiroptera, Phyllostomidae). *Brazilian Journal of Biology* 66:955-956.
- Fleming, T. H., E. T. Hooper y D. E. Wilson. 1972. Three Central American bat communities: structure, reproductive cycles, and movement patterns. *Ecology* 53:555-569.

- Fujita, M. 1986. A latitudinal comparison of growth and development in the little brown bat, *Myotis lucifugus*, with implications for geographic variation in adult morphology. Tesis de Doctorado, Universidad de Boston, Boston, EUA.
- Gaisler, J. 1989. The r-K selection model and life history strategies in bats. Pp. 117-124 en: European bat research (V. Hanak, I. Horáček y J. Gaisler, eds.). Charles University Press, Praga.
- Galindo Galindo, C., A. Castro Campillo, A. Salame Méndez, J. Ramírez Pulido. 2000. Reproductive events and social organization in a colony of *Anoura geoffroyi* (Chiroptera: Phyllostomidae) from a temperate mexican cave. Acta Zoológica Mexicana N. S. 80:51-68.
- García, E. 1987. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). 4ª edición. Offset Larios, D. F., México.
- Gould, E. 1971. Studies on maternal-infant communication and development of vocalization in the bats *Myotis* and *Eptesicus*. Communications in behavioral biology 5:263-323.
- Gould, E. 1975. Neonatal vocalizations in bats of eight genera. Journal of Mammalogy 56:15-29.
- Hayssen, V., A. van Tienhoven y A. van Tienhoven. 1964. Asdell's patterns of mammalian reproduction: a compendium of species-specific data. 2a ed. Cornell University Press, Nueva York, EUA:
- Heideman P. D. 2000. Environmental regulation of reproduction. Pp. 469-499 en: Reproductive biology of bats (E. G. Crichton y P. H. Krutzsch, eds.). Academic Press, Londres, Inglaterra.
- Hillson, S. 2005. Teeth. Cambridge University Press, Londres, Inglaterra.
- Holmes, D. J. y S. M. Austad. 1994. Fly now, die later: life history correlates of gliding and flying mammals. Journal of Mammalogy 75:224-226.
- Holroyd, S. L. 1993. Influences of some extrinsic and intrinsic factors on reproduction by big brown bats (*Eptesicus fuscus*) in southeastern Alberta. Tesis de Maestría en Ciencias, Universidad de Calgary, Alberta, Canadá.

- Hood, W. H., J. Bloss y T. H. Kunz. 2002. Intrinsic and extrinsic sources of variation in size at birth and rates of postnatal growth in the big brown bat *Eptesicus fuscus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Journal of Zoology* 258:355-363.
- Hood, W. R., M. B. Voltura y O. T. Oftedal. 2009. Methods of measuring milk composition and yield in small mammals. Pp. 529-553 en: *Ecological and behavioral methods in the study of bats* (T. H. Kunz y S. Parsons, eds.). 2a edición. Johns Hopkins University Press, Baltimore, EUA.
- Hoying, K. M. y T. H. Kunz. 1998. Variation in size at birth and post-natal growth in the insectivorous bat *Pipistrellus subflavus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Journal of Zoology* 245:15-27.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. 2000. Carta topográfica escala 1:50,000 (E14-C18 Xochipala y E14-C27 Chichihualco). Aguascalientes, México.
- Jones, C. 2000. The ontogeny of behavior in bats: a functional perspective. Pp. 362-392 en: *Ontogeny, functional ecology and evolution of bats* (R. A. Adams y S. C. Pederson, eds.). Cambridge University Press, Cambridge, Inglaterra.
- Jones, K. E. y A. MacLarnon. 2001. Bat life histories: testing models of mammalian life-history evolution. *Evolutionary Ecology Research* 3:465-476.
- Kirkwood T. B. L. y M. R. Rose. 1991. Evolution of senescence: late survival sacrificed for reproduction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 332:15-24.
- Kleiman, D. G. y T. M. Davis. 1979. Ontogeny and maternal care. Pp. 387-402 en: *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae, Part III* (R. J. Baker, J. K. Jones Jr. y D. C. Carter, eds.). Special Publications, the Museum Texas Tech University, 16.
- Klima, M. y J. Gaisler. 1968. Study on growth of juvenile pelage in bats, III. Phyllostomatidae. *Zoologické Listy* 17:1-18.
- Kunz, T. H. 1973. Population studies of the cave bat (*Myotis velifer*): reproduction, growth, and development. *Occasional papers, Museum of Natural History, University of Kansas* 15:1-43.

- Kunz, T. H. 1974. Feeding ecology of a temperate insectivorous bat (*Myotis velifer*). *Ecology* 55:693-711.
- Kunz, T. H. 1987. Postnatal growth and energetics of suckling bats. Pp. 395-420 en: Recent advances in the study of bats (M. B. Fenton, P. Racey y J. M. V. Rayner, eds.). Cambridge University Press, Cambridge, Inglaterra.
- Kunz, T. H. y A. A. Stern. 1995. Maternal investment and postnatal growth in bats. *Symposia of the Zoological Society of London* 67:63-77.
- Kunz, T. H. y E. L. P. Anthony. 1982. Age estimation and postnatal growth in the little brown bat, *Myotis lucifugus*. *Journal of Mammalogy* 63:23-32.
- Kunz, T. H. y S. K. Robson. 1995. Postnatal growth and development in the Mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis mexicana*): birth size, growth rates, and age estimation. *Journal of Mammalogy* 76:769-783.
- Kunz, T. H. y W. R. Hood. 2000. Parental care and postnatal growth in the Chiroptera. Pp. 415-468 en: Reproductive biology of bats (E. G. Crichton y P. H. Krutzsch, eds.). Academic Press, Londres, Inglaterra.
- Kunz, T. H., R. A. Adams y W. R. Hood. 2009. Methods for assessing size at birth and postnatal growth and development in bats. Pp. 273-314 en: Ecological and behavioral methods in the study of bats (T. H. Kunz y S. Parsons, eds.). 2a edición. Johns Hopkins University Press, Baltimore, EUA.
- Kurta, A. y T. H. Kunz. 1987. Size of bats at Birth and maternal investment during pregnancy. *Symposia of the Zoological Society of London* 57:79-106.
- Kurta, A., G. P. Bell, K. A. Nagy y T. H. Kunz. 1989. Energetics of pregnancy and lactation in free-ranging little brown bats (*Myotis lucifugus*). *Physiological Zoology* 62, 804-818.
- Lehmann, J. L. Jenni y L. Maumary. 1992. A new longevity record for the long-eared bat (*Plecotus auritus*, Chiroptera). *Mammalia* 56:316-318.

- León, P. y S. Montiel. 2006. Fenología reproductiva de *Dermanura phaeotis* Miller y *Artibeus intermedius* Allen (Chiroptera: Phyllostomidae) en petenes del noroeste de la península de Yucatán. *Universidad y Ciencia* 22:95-99.
- Lidicker, W. J. Jr. 1973. Regulation of numbers in an island population of the California vole, a problem in community dynamics. *Ecological Monographs* 43:271-302.
- Loudon, A. S. I. y P. A. Racey. 1987. Reproductive energetics in mammals. *Symposia of the Zoological Society of London* 57:371.
- Marshall, A. J. y P. S. Corbet. 1959. The breeding biology of equatorial vertebrates: reproduction of the bat *Chaerephon hindei* Thomas at latitude 0°26'N. *Proceedings of the Zoological Society of London* 132:607-616.
- Maynard Smith, J. 1977. Parental investment: a perspective analysis. *Animal behavior* 25:1-9.
- McOwat, T. P. y P. T. Andrews. 1995. The influence of climate on the growth ratio of *Rhinolophus ferrumequinum* in West Wales. *Myotis* 32:69-79.
- Meteored. 2011. <http://clima.meteored.com/clima-en-chilpancingo-767620.html>
- Meza, L. y J. López-García. 1997. Vegetación y mesoclimas de Guerrero. Pp. 1-51 en: *Estudios Florísticos en Guerrero* (N. Diego y R. M. Fonseca eds.). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, D. F., México.
- Miranda, A. 2002. Diversidad, historia natural y conservación de los mamíferos de Chamela. Pp. 359- 378 en: *Historia natural de Chamela* (F. A. Noguera, J. H. Vega Rivera, A. N. García Aldrete y M. Quesada Avendaño, eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F. México.
- Mumford, R. E. y D. A. Zimmerman. 1964. Notes on *Choeronycteris mexicana*. *Journal of Mammalogy* 43:101-102.
- Myers, P. 1978. Sexual selection in size of vespertilionid bats. *American Naturalist* 112:701-712
- Orduña Trejo, C., A. Castro-Campillo y J. Ramírez-Pulido. 1999. Mammals from the Tarascan Plateau, Michoacán, México. *Revista Mexicana de Mastozoología* 4: 53-68.

- Phillips, C. P. 2000. A theoretical consideration of dental morphology, ontogeny, and evolution in bats. Pp. 247-274 en: Ontogeny, functional ecology, and evolution of bats (R. A. Adams y S. C. Pedersen, eds.). Cambridge University Press, Cambridge, Inglaterra.
- Pomeroy, D. 1990. Why fly? The possible benefits of lower mortality. *Biological Journal of the Linnean Society* 40:53-65.
- Promislow, D. E. L. y P. H. Harvey. 1990. Living fast and dying young: a comparative analysis of life history variation among mammals. *Journal of Zoology* 220:417-437.
- R version 3.12.1. 2011. The R foundation for statistical computing.
- Racey, P. A. 1969. Diagnosis of pregnancy and experimental extension of gestation in the pipistrell bat *Pipistrellus pipistrellus*. *Journal of reproduction and fertility* 19:465-474.
- Racey, P. A. 1973. Environmental factors affecting the length of gestation in heterothermic bats. *Journal of reproduction and fertility* 19:465-474.
- Racey, P. A. 1982. Ecology of bat reproduction. Pp. 57-104 en: Ecology of bats (T. H., Kunz ed.). Plenum Press, Nueva York, EUA.
- Racey, P. A. y A. Entwistle. 2000. Life histories and reproductive strategies of bats. Pp. 363-414 en: Reproductive biology of bats (E. G. Crichton y P. H. Krutzch, eds.). Academic Press, Londres, Inglaterra.
- Ralls, K. 1976. Mammals in which females are larger than males. *Quarterly Review of Biology* 51:245-276.
- Ramírez-Pulido, J., M. A. Armella y A. Castro-Campillo. 1993. Reproductive patterns of three neotropical bats (Chiroptera:Phyllostomidae) in Guerrero, Mexico. *Southwestern naturalist* 38:24-29.
- Ransome, R. D. 1991. Greater horseshoe bat. Pp. 88-94 en: The handbook of British mammals (G. B. Corbet y S. Harris, eds.) Blackwell Scientific Publications, Oxford, Inglaterra.
- Read, A. F. y P. H. Harvey. 1989. Life history differences among eutherian radiations. *Journal of Zoology* 219:329-353.

- Reynolds, R. S. 1999. Variation in life-history traits in the little brown bat *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Ecoscience* 7:10-17.
- Roff, D. A. 1992. The evolution of life histories. Chapman and Hall, New York
- Romero Almaraz, M. L., A. Aguilar Setién y C. Sánchez Hernández. 2006. Murciélagos benéficos y vampiros. Instituto Mexicano del Seguro Social, México.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa, D. F., México.
- Samaranch, R. y Gonzalez, L. M. 2000. Changes in morphology with age in Mediterranean monk seals (*Monachus monachus*). *Marine Mammal Science* 16:141-157.
- Sánchez Hernández, C. y M. L. Romero Almaraz. 1995. Murciélagos de Tabasco y Campeche, una propuesta para su conservación. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, D. F., México.
- Sánchez Hernández, C., M. T. Castrejón Osorio y C. B. Chávez Tapia. 1986. Patrón reproductivo de *Sturnira lilium parvidens* (Chiroptera: Phyllostomidae) en la costa central del Pacífico de Mexico. *Southwestern naturalist* 31:331-340.
- Santos–Moreno, A., J. L. García–García y A. Rodríguez–Alamilla. 2010. Ecología y reproducción del murciélago *Centurio senex* (Chiroptera: Phyllostomidae) en Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81: 847-852.
- Schmidt, U. y U. Manske. 1973. Die Jugendentwicklung der Vampirfledermause (*Desmodus rotundus*). *Zeitschrift fur Saugetierkunde* 38:14-33.
- Schulte-Hostedde, A. I., B. Zinner, J. S. Millar y G. J. Hickling. 2005. Restitution of mass-size residuals: validating body condition indices. *Ecology* 86:155–163.
- Sil Berra, L. M. 2010. Análisis de la dieta de los murciélagos insectívoros del Parque Nacional Grutas de Cacahuamilpa, Guerrero, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.

- Simmons, N. 2005. Order Chiroptera. Pp. 312-529 en: Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. Tercera edición. Volumen 2. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, EUA.
- Speakman, J. R. 2008. The physiological costs of reproduction in small mammals. Philosophical transactions of the Royal Society 363:375-398.
- Stearns, S. C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Stearns, S. 2000. Life history evolution: successes, limitations, and prospects. Naturwissenschaften 87:476-486.
- Stern, A. A. y T. H. Kunz. 1998. Intraspecific variation in postnatal growth in the greater spear-nosed bat. Journal of Mammalogy 79:755-763.
- Stern, A., T. H. Kunz y S. S. Bhatt. 1997. Seasonal wing loading and the ontogeny of flight in *Phyllostomus hastatus* (Chiroptera: Phyllostomidae). Journal of Mammalogy 78:1199-1209.
- Stoner, K. E., K. A. O.-Salazar, R. C. R.-Fernández y M. Quesada. 2003. Population dynamics, reproduction, and diet of the lesser long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in Jalisco, Mexico: implications for conservation. Biodiversity and Conservation 12:357-373.
- Tamsitt, J. R. y D. Valdivieso. 1963. Records and observations on Colombian bats. Journal of Mammalogy 44:168-180.
- Tamsitt, J. R. y D. Valdivieso. 1966. Taxonomic comments on *Anoura caudifer*, *Artibeus lituratus*, and *Molossus molossus*. Journal of Mammalogy 47:230-238.
- Timm, R. M. 1989. Migration and molt patterns of red bats, *Lasiurus borealis* (Chiroptera: Vespertilionidae) in Illinois. Bulletin of the Chicago Academy of Science 14(3):1-7.
- Torres, K. y A. Rojas. 2003. Determinación del periodo reproductivo de *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera, Phyllostomidae) por medio de la relación entre la morfología macroscópica y microscópica del testículo y epidídimo. Investigación Universitaria Multidisciplinaria 1:7-13.

- Tuttle, M. D. y D. Stevenson. 1982. Growth and survival of bats. Pp. 105-150 en: Ecology of Bats (T. H. Kunz, ed.). Plenum Press, Nueva York, EUA.
- Vaughan, T. A. 1959. Functional morphology of three bats: *Eumops*, *Myotis*, *Macrotus*. University of Kansas Publications of the Museum of Natural History 12:1-153.
- Villa R., Bernardo. 1966. Los murciélagos de México. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Williams, D. F. y J. S. Findley. 1979. Sexual size dimorphism in vespertilionid bats. American Midland Naturalist 102:113-126.
- Wilson, D. E. 1973. Reproduction in Neotropical bats. Periodicum biologorum 75:215-217.
- Wilson, D. E. 1979. Reproductive patterns. Pp. 317-492 en: Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae, Part III (R. J. Baker, J. K. Jones Jr. y D. C. Carter, eds.). Special Publications, the Museum Texas Tech University, 16.
- Wolda H. 1988. Insect Seasonality: Why? Annual Review of Ecology and Systematics 19:1-18.
- Zullinger, E. M., R. E. Ricklefs y K. H. Redford. 1984. Fitting sigmoidal equations to mammalian growth curves. Journal of Mammalogy 65:607-636.