



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Interacción madre-cría del murciélago magueyero
menor (*Leptonycteris yerbabuena*) en cuevas de
maternidad en Sonora y Guerrero, México.**

T E S I S

PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

Begoña Iñarritu Castro

DIRECTOR DE TESIS:

Dr. Rodrigo A. Medellín Legorreta



Ciudad Universitaria, Cd. de México, 2017.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

1. Datos del alumno

Iñarritu
Castro
Begoña
55.55.36.30.31
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
307524456

2. Datos del tutor

Dr.
Medellín
Legorreta
Rodrigo Antonio

3. Datos del sinodal 1

Dra.
Hudson
Robyn

4. Datos del sinodal 2

Dr.
Vleut
Ivar

5. Datos del sinodal 3

Biól.
Hernández
Canchola
Giovani

6. Datos del sinodal 4

Biól.
Sánchez
Macouzet
Oscar Guillermo

7. Datos del trabajo escrito

Interacción madre-cría del murciélago
magueyero menor (*Leptonycteris*
yerbabuena) en cuevas de maternidad en
Sonora y Guerrero, México.
75p.
2017

AGRADECIMIENTOS

If I have seen further it is by standing on the shoulders of giants.
Isaac Newton

Primeramente agradezco a **mis padres Ana Laura y Jon Mikel** por brindarme su apoyo en mi camino profesional y por la espera, al fin concluida, para que yo obtuviera mi título profesional. Ahora esos viajes al rancho, esos tramos de carretera hacia Orizaba, ese amor y respeto hacia los animales cobraron sentido y sé que me encaminaron en esto.

A Rodrigo Medellín por presentarme el mundo de la ciencia y los murciélagos. Por contagiarme el entusiasmo de trabajar a favor de la conservación y de la colaboración. Por ser un ejemplo clarísimo para mí de vivir con pasión, alegría y de aprender de los demás. Gracias por apoyarme en este y otros proyectos, y ser mi guía y amigo.

A Robyn Hudson por abrirme las puertas de su laboratorio, y que desde el primer día me invitó a participar. Por recibirme en su encantadora casa-laboratorio para discutir sobre mi proyecto y sobre experimentos emergentes que sucedieron ahí. Por animarme, de etóloga a pre-etóloga, cuando los resultados no eran claros. Gracias por brindarme la oportunidad de colaborar estudiando la conducta de un animal silvestre.

A Oxána por ser mi mano derecha en la planeación de los experimentos y en la discusión tan minuciosa de los resultados. Por revisar mi trabajo escrito más de cinco veces, a pesar de que no entender la perfección el español. Por involucrarte de manera sagaz, sincera y apasionada en este proyecto, gracias.

A Peter por apoyarme a planear los experimentos, pero sobre todo, por ayudarme con el análisis estadístico de los resultados. Por comprender que me hubiera llevado muchísimos meses y que trabajaste como una parte fundamental de esta investigación.

A mis sinodales Ivar Vleut, Oscar Sánchez Macouzet y Giovani Hernández por sus excelentes comentarios que le dieron mucha más soporte a este trabajo.

A mis compañeros y ahora **amigos del Laboratorio de Ecología y Conservación de Vertebrados Terrestres**, en especial Alma, Paw, Abie, Nora, Víquez, Ivar, Daniel Ramos y Ana. Y del **Laboratorio de Psicobiología del Desarrollo**, en especial a Oxána, Eli, Andrea, Peter y Daniel. Discutimos, nos quejamos, pero sobre todo la pasé muy bien con ustedes y me encanta que seamos colegas.

Mis compañeros de campo en especial **Angélica Menchaca** y a **Luis Víquez**, con quiénes me la pasé increíble y aprendí mucho de ellos y de sus ganas de hacer ciencia. Recuerdo con mucho cariño cuando fueron conmigo Paulina Arroyo, Andrea Valdés, Jorge García, Salvador Loza, Omar Calva, Stef Ramirez, Sergio e Ivar.

Al diverso **grupo de Biología y Ecología de la Conducta**, con quienes compartí muchas reuniones interesantes, como los *lunes de lunáticos*.

A mis guías de campo Adrián Pérez Leyva, El Cacho, Eduardo Gómez Limón y Mike Grageda quienes fueron un apoyo invaluable y fundamental para la realización de esta investigación. A pesar del trabajo tan pesado en campo la pasamos bien y los considero mis amigos.

A la comunidad de las Colotlipa que me apoyó: **Martha**, y los hermanos **Andrés y Enrique Ortega Jiménez**, quiénes hacen una excelente labor en la protección de las Grutas.

A personal de la CONANP de la Reserva del Pinacate y Gran Desierto de Altar.

A quienes me ayudaron en **tareas varias** como **Alex González Ponce** del Instituto de Ecología que me ayudó con la programación y logística del sistema de videocámaras. A mi amigo y colega **Alex Marin** por sentarse a discutir conmigo y por hacerme los mapas. A **Isaac Santoyo** que me ayudó en varias ocasiones con el análisis estadístico. A **mi primo Félix E. Guerrero** por ayudarme también con el sistema de videocámaras.

A mi amado, Salvador Loza, por acompañarme en cada etapa de esta investigación. En el campo, en la ciudad; en la discusión y en la realización de ideas. Las fotos y los videos que hiciste para mi proyecto son excelentes y han dado la vuelta por muchos sitios de la web. Aprecio con ternura lo que me has brindado dentro y fuera de mi carrera. Me encanta la dinámica que tenemos y sé que vamos por más.

A toda mi familia Iñarritu, en especial a **mi hermano Iker** por apoyarme de principio a fin, por arrojarme ideas, por inspirarme, por quererme tanto. También a mi **hermano Jon Mikel** y su esposa **Ana María** por su apoyo y cuidado de mi salud.

A mi abuela Carmina, que hace poco aceptó que los murciélagos son una bendición de dios y que hace todavía menos tiempo se apagó su luz, pero que siempre me apoyó aunque no comprendiera, porque siempre me amó aunque eligiera cosas diferentes.

A Paulina Arroyo, por su incondicional apoyo y alegría. Sabes el desgaste físico, moral y sentimental no sólo de hacer una tesis y el trabajo de campo, sino del ámbito científico y tu comprensión y valentía me han dado muchos ánimos. Estamos juntas en esto.

A mis amigos, la chispa de mi vida, Paulina, Eric, Alex, Marina, Pancho, Ana, Diana, Nate, Nats, Santi, Físico, Lia, Iker, Faby, Andrea, Jorge, Daniel Ramos.

A Bioconciencia A.C. y al programa de **Young Explorers de National Geographic** por apoyarme económicamente para que llevar a cabo esta investigación.

*A continuación un excelente ensayo de Dale F. Lott que resume con detalle y sátira cómo me sentía cuando me iba al campo y cómo a veces perdía el objetivo de lo que hacía, pero siempre con la ilusión de volver a ver los que más quiero.
Dedicado a los biólogos de campo.*

Reflections

Protestations of a Field Person

Dale F. Lott

"Welcome back! Have a good vacation?"

"I wasn't on vacation. I was in the field."

"I know. That's what I mean."

Well that's not what I mean. Being in the field isn't a vacation; it's hard work, a hard life, and besides . . .

But hold your tongue. People who spend months at a time noting the behavior of animals in odd corners of the world are usually greeted that way. We're happy with our work, of course, but for several reasons it doesn't qualify as a vacation.

Sometimes just living there is a problem. If you can't find or afford a convenient house, camping out becomes living in a tent by the second week. And the kind of stick-to-your-ribs food that stores well in a burlap bag or metal box soon starts to stick in your throat. Some colleagues and I went to visit Patti Moehlman's burro study in Death Valley a couple of years ago, and brought along some steak. Patti had been without refrigeration for weeks. Her response was succinct and eloquent: "GOLL-EE, REDMEAT." She ate enraptured, purging for a time the taste and texture of globs of margarine and peanut butter on week-old bread, and vienna sausage taken neat, still cold, and coated with gelatin. So welcome was the steak that it hardly mattered that the water from a desert cloudburst streamed

into our plates as we ate crouching under a picnic table.

But food and housing are far from the worst of it. You can get used to eating almost anything and sleeping almost anywhere. The worst of it is that you get to be a little bit batty.

To be more specific, you get to be sort of manic-depressive. You experience mood swings that increase as a direct function of the number of seven-day weeks you've spent on the project. The research has its ups and downs, of course, but they are nothing compared to the emotional roller coaster the researcher is riding. The most salient symptom is that your evaluation of the study gets to be wildly unrealistic.

High noon may find your pulse racing as your mind forms the kind of modest, contained, but penetrating remarks that persuade the National Academy of Sciences plenary session that the Nobel Committee did indeed know what it was doing when it cited your analysis of the distribution of deer droppings, the grumpiness of goose gatherings, or the ballistics of bison bellowing as the intellectual link that completed the conceptual chain from molecule to mastadon. Your lips move a little as you take on a set of bored, cynical journalists who came to the press conference to play it for laughs and a chance to get in a dig at the granting agency that spent nearly \$1,750 in support of your research. A basic stock of fine ironic wit, a dash of captivating candor, an irresistibly lucid illumination of The Link in laymen's terms and they are first sobered, then

entranced. When you release them from your spell, they will sprint to their typewriters and set their two forefingers to banging out near poetry in praise of basic research and (blush) you.

That evening you may be so sunk in shame that you want to change not only your study but your name. How could you have committed yourself to a study so barren and one for which you are so ill prepared? What will you say to that granting agency when they ask what became of more than \$1,750 intended to support *significant* basic research? If you take the entire blame you'll never get another chance. Besides it wasn't *all* your fault; but how do you make them understand that fate has thwarted you at every turn, that your field glasses fogged up during nearly three goose gatherings, that the microphone salesman was lying, *lying* when he told you how far away it would pick up bison bellows? Yes, who will bear witness that your failure was not really your fault now that God has turned his face from you?

And so you go on, ever more sublimely happy, ever nearer suicide. During your more lucid moments you realize, of course, that you're getting to be a little bit batty, and you come to crave some stabilizing influence to dampen your oscillations. Contact with an old friend becomes so welcome that you hold your tongue even if he says something stupid like, "Welcome back! Have a good vacation?"

Plan now to attend

The 26th

Annual AIBS Meeting

Oregon State University

Corvallis, Oregon

17-22 August 1975

Dale F. Lott is with the Division of Wildlife and Fisheries Biology, Department of Psychology, University of California, Davis, CA 95616.

The study of behavior encompasses all of the movements and sensations by which animals and men mediate their relationships with their external environments —physical, biotic and social. No scientific field is more complex, and none is more central to human problems and aspirations.

Richard D. Alexander

It takes a very long period of observing to become really familiar with an animal and to attain a deeper understanding of its behavior; and without the love for the animal itself, no observer, however patient, could ever look at it long enough to make valuable observations on its behavior.

Konrad Lorenz

Biologists are drawn to study events that seem to contradict what we have been taught to expect on the basis of our knowledge of non-living things. It is this discrepancy between what an animal 'ought to do' and what it is actually seen to do that makes us wonder. Like a stone released in mid-air, a bird ought to fall; yet it flies away.

Niko Tinbergen

A mi adorada abuela Carmina

Quien me regaló la conciencia fulgurante de la felicidad en esos pequeñísimos instantes en los que la tienes en la mano; antes de que eche a volar.

Te voy a extrañar todos los días.

CONTENIDO

RESUMEN	8
JUSTIFICACIÓN.....	12
INTRODUCCIÓN	13
GÉNERO LEPTONYCTERIS.....	13
<i>L. yerbabuena</i> como objeto de estudio.....	14
Descripción del problema.....	16
ANTECEDENTES.....	1718
CUIDADO MATERNAL.....	17 18
Costos para la hembra del cuidado maternal.....	18
Beneficios para la progenie del cuidado maternal	20
IMPORTANCIA DEL RECONOCIMIENTO.....	20 21
Para el cuidado maternal dirigido	20 21
Animales gregarios.....	21
Tamaño de las camadas (uníparas-multíparas).....	21 22
LOS SENTIDOS QUE USAN LOS MURCIÉLAGOS PARA EL RECONOCIMIENTO	21 22
El olfato.....	22 23
OBJETIVO GENERAL	24
OBJETIVOS PARTICULARES.....	24
CAPÍTULO I (ESTUDIO OBSERVACIONAL): INTERACCIÓN MADRE-CRÍA EN VIDA LIBRE.....	24
CAPÍTULO II (ESTUDIO EXPERIMENTAL): RECONOCIMIENTO OLFATIVO.....	24
CAPÍTULO I. INTERACCIÓN MADRE-CRÍA EN VIDA LIBRE	25
METODOLOGÍA	25
Fecha y sitio de estudio.....	25
Captura de datos.....	27
Elección de las agrupaciones de crías	27
Dinámica de la agrupación	28
Temperatura.....	29
Conducta.....	30
Análisis de datos.....	32
Dinámica de la agrupación	32
Temperatura.....	32
Conducta.....	32
RESULTADOS.....	33

<i>Dinámica de la agrupación</i>	33
<i>Temperatura</i>	36
<i>Conducta</i>	38
Conducta de las hembras.....	39
<i>Interacción con adultos</i>	40
<i>Interacción con las crías</i>	40
Conducta de las crías	41
DISCUSIÓN.....	42
<i>Dinámica de la agrupación</i>	42
<i>Temperatura</i>	44
<i>Conducta</i>	46
Interacción con adultos.....	47
Interacción con las crías	48
<i>Conducta de las crías</i>	49
CAPÍTULO II. RECONOCIMIENTO OLFATIVO.....	51
METODOLOGÍA	51
<i>Fecha y sitio de estudio</i>	51
<i>Captura de individuos</i>	52
<i>Prueba del laberinto en forma de "Y"</i>	53
<i>Análisis de datos</i>	54
RESULTADOS.....	55
DISCUSIÓN.....	58
DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIÓN	61
EXPERIMENTOS PENDIENTES E IDEAS EMERGENTES	62
LITERATURA.....	63

RESUMEN

Durante primavera, miles de hembras preñadas del murciélago *Leptonycteris yerbabuena* migran por la costa del Pacífico desde el centro de México hasta el Desierto de Sonora a la mayor cueva de maternidad descrita para la especie. Diariamente, antes de su forrajeo nocturno las hembras agrupan a las crías en sitios específicos de la cueva compuestos por cientos de crías. Las hembras, al regresar por la madrugada llegan a la agrupación, la exploran y finalmente encuentran a su cría, volando con ella prendida del pezón. El principal objetivo de esta investigación fue estudiar la interacción madre-cría y el comportamiento maternal de esta especie en poblaciones de vida libre. El proyecto se dividió en dos partes:

La primera se llevó a cabo durante mayo del 2016 en el Desierto de Sonora. Se documentó con video el comportamiento natural de estos murciélagos; particularmente la dinámica madre-cría de la agrupación de crías, así como las fluctuaciones de temperatura en esta aglomeración. Se documentaron diez agrupaciones de crías por un periodo de 12 o 24h. Estas observaciones aportan información básica sobre cómo *L. yerbabuena* utiliza la cueva y sobre la interacción madre-cría. Las conductas que las hembras realizaron con mayor frecuencia fueron aquellas para la adquisición de información (olfatear alrededor, sacar la lengua y abrir la boca); y las que en promedio más pronto realizaron (menor latencia) luego de aterrizar fueron las relacionadas con alcanzar e interactuar con la cría. Una vez que aterrizó la hembra, interactuó en promedio con $2.43 \text{ crías} \pm 3.20 \text{ crías}$ antes de llegar con la cría que alimentó, lo que sugiere que sí hay un reconocimiento por parte de la hembra. Además, 97.29% de las crías mostraron interés en la hembra, lo que sugiere que las crías también detectan alguna señal de la hembra. La región de la cueva en donde se formaron las agrupaciones, mantiene una temperatura estable pues la variación es de entre 1.5 y 2°C y es claro que las crías contribuyen al aumento en la temperatura del sitio y notamos que hay una tendencia a formar agrupaciones en sitios amplios y topográficamente poco complejos, quizá por beneficios de interacción social.

La segunda parte se llevó a cabo en condiciones de semi-cautiverio durante diciembre del 2015 en las Grutas de Juxtlahuaca, Guerrero. Se capturaron y sometieron a prueba 34 hembras lactantes con pistas olfativas de su cría y de una cría ajena en una prueba de elección usando un laberinto en forma de "Y". Se midió la latencia de las madres en entrar a alguno de los brazos del laberinto (olor de la cría propia vs. olor de una cría ajena) y en alcanzar el estímulo al final del brazo, así como el tiempo que permanecieron en cada brazo y cerca del estímulo olfativo. Los resultados no tienen una distribución normal por lo que se realizó una

prueba de Wilcoxon, y se descubrió que las madres no eligieron el olor de su cría significativamente arriba del azar, y además muchas hembras se mostraron inactivas durante la prueba. Lo anterior sugiere que a pesar de que esta metodología es usada en otras especies de murciélagos, no es apropiada para *L. yerbabuena* probablemente porque estos murciélagos son más sensibles a la captura y se estresan fácilmente. Probablemente el tiempo de la prueba y del encierro en semi-cautiverio no es suficiente para una correcta habituación de los animales.

JUSTIFICACIÓN

A través de la evolución, los animales han desarrollado conductas sociales complejas y si éstas han sido importantes para su propia evolución e historia de vida, deben ser también un factor importante para la conservación de las mismas. La integración de estudios sobre conducta animal o Etología y la Biología de la Conservación ha incrementado en los últimos años (Berger-Tal et al. 2015). Desde la reintroducción de especies a su hábitat hasta la convivencia de la vida silvestre con el turismo, el estudio básico de la conducta de los animales aporta información útil para la interacción del ser humano con el resto de los animales, sobre todo en esta llamada Era del Antropoceno en la que cada vez es más necesaria la intervención positiva del ser humano para el bienestar de la vida en la Tierra.

Me parece fundamental que los estudios descriptivos sobre una especie vayan más allá de la documentación de conductas llamativas para el ser humano, y más bien sean utilizados y valorados en decisiones de manejo y conservación de las especies animales. Este estudio provee información sobre la primera interacción social de los mamíferos: la interacción madre-cría, la cual afecta directamente la supervivencia, mortalidad y adecuación, variables relacionadas al tamaño poblacional. Esto resulta relevante para una especie migratoria que recientemente fue removida de la lista de especies en peligro de extinción en México (NOM-059, SEMARNAT 2010). Los resultados destacan la importancia de la protección de los refugios de maternidad debido a que tienen características únicas para esta etapa reproductiva.

INTRODUCCIÓN

Las 1,331 especies de murciélagos que existen en el mundo (Batcon.org 2015) conforman el segundo orden más numeroso entre los mamíferos, solo después de los roedores que cuentan con un total de 2,277 especies (Wilson & Reeder 2005). En este sentido, cabe resaltar que el 20% de todas las especies de mamíferos (5,416 spp Wilson & Reeder, 2005) son murciélagos (Altringham 2011), que presentan una amplia diversidad en cuanto a tamaño, tipo de alimentación, tipo de hábitat que ocupan, formas de comunicación e incluso sistema social. Los murciélagos son animales sociales y, al igual que en el resto de los mamíferos, el primer vínculo social que desarrollan es el materno. La socialidad requiere comunicación entre individuos, que puede lograrse utilizando diferentes canales o explotando los diferentes sentidos. Uno de ellos es el olfato, el cual en los murciélagos parece estar ligado a un estilo de vida nocturno en el que las pistas visuales son escasas, y que juega un papel muy importante en la comunicación y reconocimiento entre los individuos (Dechmann & Safi 2005).

Género *Leptonycteris*

Pertenecientes a la familia Phyllostomidae, las tres especies de murciélagos del género *Leptonycteris* tienen una historia taxonómica confusa y discrepante en la literatura debido a su similitud morfológica y ecológica, y por coexistir en simpatria en algunos de sus sitios (Cole & Wilson 2006).

En 1940 la subespecie *Leptonycteris nivalis yerbabuenae* fue descrita por Ramírez y Villa-R. Sin embargo en 1957 Hoffmeister separó a *L. yerbabuenae* (originalmente *L. sanborni*) de *L. nivalis*. Más tarde, en la revisión taxonómica propuesta por Arita y Humphrey en 1988, ejemplares de museo se compararon en cuanto a morfología y variación geográfica para establecer los caracteres diagnósticos, así como la distribución, apoyando la clasificación de ambas entidades como *L. curasoae*. Posteriormente, se redefinieron dos subespecies: *L. c. curasoae* para las poblaciones con distribución en Sudamérica; y *L. c. yerbabuenae* para aquellas distribuidas en Centroamérica, México y EUA (Figura 1.) (Arita & Humphrey 1988). Finalmente, en 2006 se les asignó el estatus de especie a dichas unidades biológicas (Cole & Wilson 2006).

Aún después de múltiples revisiones taxonómicas sobre las tres especies, no deja de ser confuso su estudio pues, por ejemplo, el U.S. Fish and Wildlife Service aún considera a la

especie *L. yerbabuena* como una subespecie (*L. c. yerbabuena*) a pesar de que clasificaciones taxonómicas de referencia mastozoológica no la consideran así (Wilson & Reeder 2005).

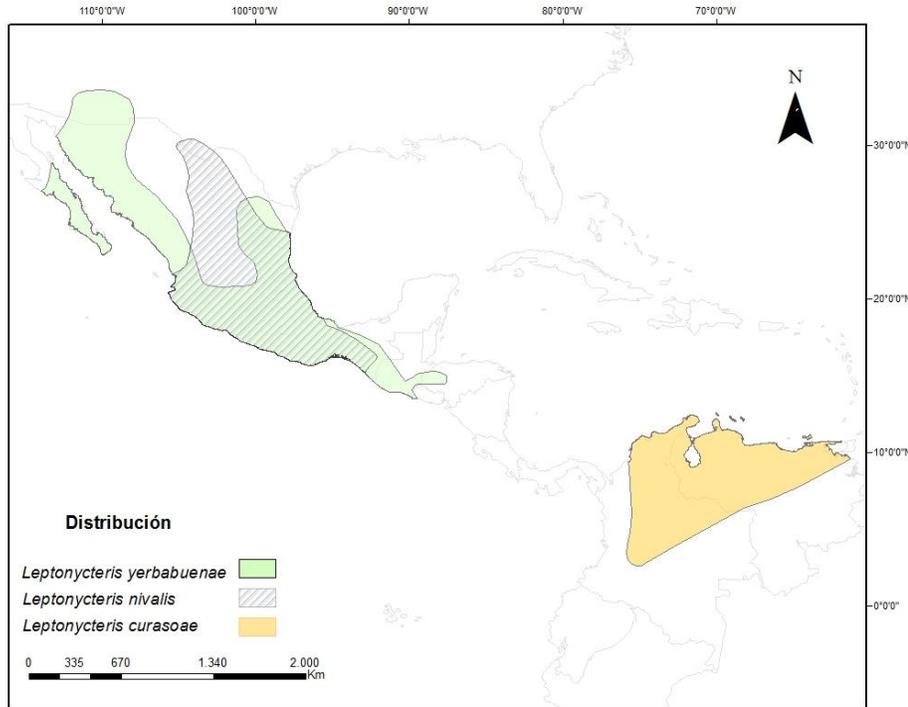


Figura 1. Mapa de la distribución estimada de las tres especies del género *Leptonycteris* (extraído de la IUCN).

***L. yerbabuena* como objeto de estudio**

L. yerbabuena (Martínez & Villa-R 1940), el murciélago maguero menor, pertenece a la familia Phyllostomidae y a la subfamilia Glossophaginae. Su cráneo se caracteriza por poseer un rostro elongado que termina en una pequeña y triangular hoja nasal (Figura 2) , y por tener una larga lengua con papilas cónicas y filiformes, así como canales laterales que permiten la obtención de polen y de néctar (Howell & Hodgkin 1976; Cole & Wilson 2006). El promedio de la masa corporal de los machos adultos es de 26.4g y el de las hembras no preñadas es de 24.9g (Ceballos et al. 1997).

Dieta. Es un consumidor especializado de néctar y polen, principalmente de las familias Cactaceae, Agavaceae y Bombacaceae (Hevly 1979; Howell 1980; Cole & Wilson 2006), aunque también hay registros de consumo ocasional de frutos de cactus (Rojas-Martínez et al. 2012) e insectos (Cole & Wilson 2006).

Distribución. Su área de distribución va desde el sur de Arizona y Nuevo México en EUA hasta Honduras y El Salvador en Centroamérica, ocupando las zonas semiáridas de México (Arita 1991). Se encuentra entre los 0 y 1800msnm (Cole & Wilson 2006), a diferencia

de su especie hermana *L. nivalis* que se encuentra solamente entre los 1000 y 2200msnm (Arita 1991).

Selección de refugio. Es una especie homeoterma; es decir, mantiene su temperatura corporal dentro de cierto límite independientemente de la temperatura ambiental. Presenta alta conductancia térmica y una elevada tasa de evaporación de agua, lo que le permite tolerar altas temperaturas (Carpenter & Graham 1967). Utiliza cuevas cálidas (>15°C) y húmedas (>50% de humedad relativa). Las cuevas más calientes reportadas para la especie (con rango de 33.5–37°C) sólo las utiliza como refugio de maternidad (Avila-Flores & Medellín 2004), las cuales pueden contener más de 20,000 hembras preñadas (Medellin & Torres Knoop 2012).



Figura 2. Hembra de *Leptonycteris yerbabuena* con una cría prendida del pezón axilar. Fotografía de Salvador Loza.

Migración. Autores como Fleming y colaboradores (1993) proponen que un gran grupo poblacional de la especie migra hacia el suroeste de EUA y norte de México para asegurar recursos alimentarios durante la lactancia. Lo anterior facilitado por un corredor de especies vegetales (suculentas y cactus) con metabolismo CAM (*Metabolismo Ácido de Crasuláceas*, por sus siglas en inglés, es un tipo de metabolismo vegetal en el cual el CO₂ utilizado en la fotosíntesis es adquirido durante la noche en vez del día. Así, la pérdida de agua por transpiración se reduce) en la costa del Pacífico y Sierra Madre Occidental (Fleming et al.

1993). Existe también otro grupo poblacional que es residente del centro de México (Villalpando Rosaldo 2006) y otro de Baja California Sur (Ramirez 2011), que mantiene flujo genético con las poblaciones del occidente de México.

Reproducción. En ambos grupos poblacionales esta especie forma anualmente refugios de apareamiento, es decir que machos y hembras convergen en una cueva para aparearse durante la temporada reproductiva y, una vez finalizada, ambos sexos se dispersan (Cockrum 1991; Cole & Wilson 2006), o al menos los machos (Galindo et al. 2004). La población migratoria se aparea durante el invierno en la costa del Pacífico mexicano para posteriormente migrar hacia el norte y dar a luz durante la primavera (abril-mayo). Por otra parte, la población residente en el centro de México se aparea durante la primavera para dar a luz en el invierno (noviembre-diciembre) (Ceballos et al. 1997). Luego de la temporada de apareamiento, las hembras forman un refugio exclusivamente de maternidad.

Parto y lactancia. Es una especie unípara, es decir que tiene a una cría por embarazo (Cole & Wilson 2006). El neonato es altricial (con poco pelo, ojos cerrados y poca capacidad de termorregulación) y pesa ~7.3g (Hayward & Cockrum 1971), lo que constituye entre 24–29% del peso de la madre. La lactancia dura entre 4 y 8 semanas y la leche es alta en carbohidratos (lactosa) y contiene 2.5/100g de caseína (Jenness & Studier 1976). Las crías comienzan a volar a los 15–20 días de nacidas (Matías et al. 2014). Cabe señalar que no existen estudios que demuestren que las hembras de esta especie colonial alimenten a la cría a la que dieron a luz, por lo que en este escrito se describe la dinámica observada entre la hembra y la cría que amamantó.

Descripción del problema

Antes de salir a buscar alimento cada noche, las madres colocan a sus crías en sitios específicos de la cueva, formando agrupaciones apretadas de decenas y hasta cientos de crías (Figura 3). De esta manera, las crías se transfieren calor por conducción, es decir, por contacto directo, ya que como se mencionó anteriormente, las crías no pueden mantener una temperatura corporal constante porque nacen en estado altricio (Kunz & Hood 1997). Al regresar a la cueva, las madres localizan a su cría (aunque no hay evidencia de que sea la propia), la recuperan de la agrupación de crías, y se posicionan juntas en otro sitio de la cueva.

En las cuevas, el aire frío es más denso y pesado que el aire caliente y como consecuencia se concentra en la parte inferior de la bóveda. A su vez, el aire caliente tiende a concentrarse en las partes altas de la cueva, formando lo que se conoce como trampas de

calor. Estas propiedades físicas de la cueva posiblemente sean utilizadas por diferentes organismos, entre ellos las hembras de *L. yerbabuena* para agrupar a las crías durante la noche, cuando las madres salen a alimentarse. Así, mientras las hembras están ausentes, las crías mantienen una temperatura más favorable para su desarrollo. Pero, ¿cómo es que las madres localizan a su cría en estas densas colonias de maternidad tras su regreso?



Figura 3: Acercamiento a una agrupación de crías de *L. yerbabuena* en la Cueva del Pinacate, uno de los sitios de este estudio. Fotografía de Angélica Menchaca.

ANTECEDENTES

Cuidado maternal

Clutton-Brock (1991) definió el cuidado parental como “cualquier forma de comportamiento parental que aumenta la adecuación de su descendencia”. Comúnmente podría pensarse que el cuidado parental se refiere a conductas post-fecundación como proteger un huevo(s) o cría(s) de factores ambientales (clima, infecciones y depredadores), así como proveer alimento. Sin embargo, el sentido amplio del término puede incluir también características no conductuales previas a la fecundación (Simmons & Parker 1989; Smiseth

et al. 2012) como la donación de gametos y la condición de viviparidad (Clutton-Brock 1991). En este sentido, el cuidado maternal, particularmente en mamíferos, representa un alto costo energético debido a que la gestación y la lactancia implican un aumento tanto en la tasa metabólica como en el consumo de alimento (Alvarez & Velando 2012). Específicamente, el costo energético de la producción de leche es particularmente alto. En mamíferos grandes, por ejemplo, la tasa de ingestión de alimento durante la lactancia suele ser mayor, considerando este periodo como el aspecto reproductivo más costoso para una hembra (Gittleman & Thompson 1988). Incluso hay casos en los que el consumo calórico de la hembra lactante aumenta hasta tres veces en comparación con hembras no reproductivas (Gittleman & Thompson 1988). Simultáneamente a esos cambios fisiológicos, también suceden cambios conductuales relacionados al costo energético tanto en frecuencia y duración de forrajeo como en la selectividad del refugio y del alimento (Gittleman & Thompson 1988).

La variación en el cuidado parental de los mamíferos está asociada a condiciones particulares del año o la temporada reproductiva, tales como la disponibilidad de alimento y refugio (Kunz & Hood 1997). Además, diferentes factores como la filogenia, el tamaño de la camada, la conducta social, la dieta y el clima también influyen en el cuidado que se le puede dar a las crías. Por ejemplo, en una revisión realizada por Oftedal e Iverson (1995) se denota la diferencia en la composición de la leche entre murciélagos insectívoros y frugívoros/omnívoros: la leche de los insectívoros generalmente tiene mayor cantidad de materia seca, grasa y proteína que la producida por hembras frugívoras, y esto es consistente con su dieta alimenticia particular.

Costos para la hembra del cuidado maternal

Los costos del cuidado maternal se pueden dividir en dos: fisiológicos y no fisiológicos (Alvarez & Velando 2012). Los no fisiológicos incluyen un aumento en el riesgo de depredación (Shaffer & Formanowicz 1996; Reguera & Gomendio 1999), infección (Knowles et al. 2009) y heridas, así como el tiempo que potencialmente se usaría en otras actividades relevantes para el individuo, tales como aparearse. Por otra parte, los costos fisiológicos están ligados al cambio en la asignación de recursos energéticos dentro del cuerpo de la madre como producto de los eventos relacionados a la maternidad (Speakman 2008), como es el caso de producción de leche, que modifica el balance interno de agua y se relaciona con una disminución en la capacidad de respuesta inmune (Speakman 2008; Alvarez & Velando 2012).

Particularmente para los murciélagos, la condición de viviparidad es muy costosa energéticamente hablando pues en promedio los murciélagos neonatos representan el 22.3% del peso adulto de la madre (Kurta & Kunz 1987), mientras que el promedio en los mamíferos

terrestres es de apenas un 7.8%. Aunque esto tiene un impacto considerable en el costo energético del embarazo, también brinda ventajas para el neonato pues nace con una mayor madurez neuromuscular y sus pérdidas de temperatura corporal serán más pequeñas y lentas que las de neonatos de menor tamaño en relación al tamaño de la madre (Kurta & Kunz 1987).

Así, mientras que la mayoría de las crías de mamíferos terrestres de tamaño similar son destetadas cuando alcanzan aproximadamente el 40% de la masa corporal de un adulto (Millar 1977), los murciélagos no son destetados hasta que alcanzan en promedio el 75% de la masa corporal de un adulto (Barclay 1994). Esta importante diferencia se debe a que los murciélagos son incapaces de volar correctamente y, por lo tanto, de alimentarse por sí mismos, hasta que alcanzan el tamaño aproximado de un adulto, completando casi en su totalidad el desarrollo de huesos al destete (Kunz & Hood 1997). Esto significa que la madre debe de cubrir todas las necesidades nutricionales de la cría hasta el momento en que logre volar e independizarse.

Precisamente por el costo energético que representa volar con peso extra durante el forrajeo (como sucedería al cargar una cría) y debido a que las crías tienen reducida capacidad para termorregular durante su estado altricio (Kurta & Kunz 1987), lo común es que las hembras de Yangochiroptera dejen a la cría en un refugio para salir a forrajear durante la noche (McCracken & Gustin 1991; Altringham 2011); aunque hay registros de hembras cargando juveniles no volantes en *Phyllostomus hastatus* (McCracken & Bradbury 1981), *Carollia sowelli* (Hernández-Mijangos et al. 2009), *Glossophaga commisarissi* (Hernández-Mijangos et al. 2009), por mencionar algunos ejemplos. Elegir un refugio con las características adecuadas podría ayudar a reducir los costos energéticos relacionados con la termorregulación, la asimilación del alimento y la protección contra depredadores (Carter & Wilkinson 2013) durante la gestación y la lactancia (Dwyer 1971), por lo que tal elección estaría influida mayormente por la temperatura, la humedad y el flujo de aire (Avila-Flores & Medellín 2004).

L. yerbabuena, así como *Pteronotus parnellii* y *Mormoops megalophylla*, dependen de cuevas calientes durante la lactancia. A pesar de que pueden habitar refugios con un rango de temperatura amplio mayor a 15°C, las cuevas de maternidad que utiliza se encuentran dentro de un rango mucho más restringido, de sólo 33.5–37°C (Avila-Flores & Medellín 2004). Además, estas colonias pueden ser tan grandes que tienen una influencia importante en el microclima de la cueva, elevando la temperatura del refugio hasta por 10°C (Altringham 2011). Debido a que mantener la temperatura corporal también es costoso energéticamente, la formación de colonias estaría también aportando beneficios termorregulatorios; porque además los murciélagos que se agrupan reducen su superficie expuesta y por lo tanto la

pérdida de calor (Speakman & Thomas 2003). Esto es especialmente relevante para los murciélagos, ya que su relación área-volumen es particularmente grande (Avila-Flores & Medellín 2004).

Beneficios para la progenie del cuidado maternal

Los beneficios que recibe la progenie a través del cuidado durante esta etapa se resumen en el aumento en la probabilidad de supervivencia de la progenie (Trivers 1972). En términos de resguardo, el sitio en el que se encuentra la progenie (nido, madriguera, cueva, etc.) debería favorecer su desarrollo pues le brinda beneficios directos contra condiciones climáticas adversas (Balshine 2012), incidencias de depredación (Peluc et al. 2008) y riesgo de infección (Knowles et al. 2009) o agresiones por parte de conspecíficos (Bohn et al. 2009). Por otra parte, la progenie también se beneficia cuando recibe energía térmica y calórica, debido a que este ahorro energético contribuye a acelerar el crecimiento fetal y postnatal (Herreid 1963, 1967).

El cuidado maternal tiene el potencial de influir fuertemente en la vida adulta de la progenie, pues al ser la primera interacción social que experimenta un individuo podría afectar el desarrollo cerebral y las capacidades cognitivas (Meaney 2001) y sociales más tarde en la vida (Bautista Ortega et al. 2014).

Importancia del reconocimiento

Para el cuidado maternal dirigido

Debido a los altos costos energéticos que acarrea el cuidado de la progenie, la teoría evolutiva sugiere que las madres deberían evitar alimentar a otras crías que no sean suyas (Trivers 1974), pues de lo contrario la hembra podría estar reduciendo la cantidad disponible de alimento para su cría, o tendría que aumentar el tiempo de forrajeo incurriendo en costos aún mayores (Packer et al. 1992). Incluso aunque el gasto energético y la adecuación no estén involucrados de manera evidente, el cuidado de crías ajenas debería ser seleccionado en contra simplemente para evitar que alelos no emparentados se propaguen en la población (Roulin 2002). Por lo tanto, se esperaría que las hembras contaran con mecanismos para el reconocimiento de su progenie (West et al. 2007), y así asegurar que el alimento y el cuidado que aporten se expresen en una mayor probabilidad de sobrevivencia de su descendencia, y con ello la propagación de sus propios alelos.

En este escenario, resulta vital la identificación y discriminación de las crías por parte de los padres a fin de dirigir el cuidado parental hacia sus descendientes (Knörnschild & von Helversen 2008). Aunque idealmente este reconocimiento debería ser bidireccional en

especies que forman grupos o colonias (Liu et al. 2007; Knörnschild & von Helversen 2008), es común que sólo los padres sean los que logran reconocer a su progenie, en tanto que las crías pueden explotar el cuidado parental de otros adultos y tratar de alimentarse indiscriminadamente (Balcome & McCracken 1992; Knörnschild & von Helversen 2008). En el caso de los murciélagos, lo anterior se ha reportado en *Tadarida brasiliensis* (McCracken & Gustin 1991), *Nycticeus humeralis* (Watkins & Shump 1981), *Pipistrellus pipistrellus* (Hughes et al. 1990).

Al mismo tiempo, si este reconocimiento no es adecuado, también es desfavorecedor para la progenie dado que no recibiría una cantidad adecuada de alimento, ni la protección necesaria para su crecimiento inicial (Horrell & Bennett 1981). En casos extremos, si una cría se aproxima a una hembra a la cual no está emparentada, ésta podría presentar conductas agresivas e incluso llegar a matar a esa cría (Horrell & Bennett 1981).

Animales gregarios

El reconocimiento de la progenie también puede ser importante en etapas tardías de la vida, por ejemplo para evitar la endogamia (Holmes & Sherman 1983). Además, en animales gregarios que forman lazos sociales diversos, establecer señales para reconocerse es un aspecto muy importante para su identidad individual y grupal (Bloss et al. 2002; Safi & Kerth 2003), así como para defender territorios y aparearse (Tibbetts & Dale 2007). Así mismo, el reconocimiento de los grupos de individuos facilita la dinámica y la estabilidad de los grupos sociales. Se ha observado que los grupos que se familiarizan entre sí, pero no necesariamente emparentados, tienden a cooperar y a evadir interacciones antagonistas en comparación con aquellos con los que tienen poco contacto o que no reconocen (Bloss et al. 2002).

Tamaño de las camadas (uníparas-multíparas)

Packer et al. en 1992 realizaron una revisión en 100 especies de mamíferos de los casos amamantando crías ajenas y llegaron a la conclusión de que este fenómeno varía en función de la uni- o multi-paridad de las especies. Las crías de camadas pequeñas pueden pesar incluso el doble que las de una camada grande de la misma especie, y es una característica que se mantiene casi hasta el destete (Bautista Ortega et al. 2014); en cambio, las crías únicas son generalmente más pesadas e ingieren más leche al nacer.

Los sentidos que usan los murciélagos para el reconocimiento

Los murciélagos filostómidos que buscan su alimento entre la vegetación utilizan más la ecolocación que la memoria espacial para localizar su alimento (Korine & Kalko 2005). Sin

embargo, el eco que regresa no es tan claro pues en una multitud de objetos tales como las hojas, ramas y superficies, la ecolocación ofrece información limitada y los murciélagos utilizan otro tipo de sentidos complementarios como el olfato a fin de encontrar el alimento (Acharya et al. 1998; Thies et al. 1998; Hodgkison et al. 2007). El mismo tipo de mecanismos sensoriales que los murciélagos utilizan para encontrar alimento podría fácilmente ser utilizado en otros contextos, como el reconocimiento de individuos.

En muchas especies, las hembras generalmente dejan a su cría en el refugio durante la noche para salir a forrajear (McCracken & Gustin 1991; Altringham 2011) y debido a su aspecto colonial, las hembras se ven obligadas a utilizar diferentes sentidos para tratar de localizar a su cría entre tantas al regresar al refugio, desde la memoria espacial (McCracken 1993) hasta señales auditivas. En un estudio previo, McCracken encontró que al regresar a la cueva, las hembras de *Tadarida brasiliensis* volvían al mismo sitio donde habían colocado a sus crías antes de salir a forrajear, a pesar de que los investigadores cambiaron a las crías de sitio (lo que elimina las pistas que la cría podría estar brindando a la madre). Esto sugiere que posiblemente las hembras estén acotando la búsqueda de su cría de miles a cientos, pues el estudio se realizó en una colonia de millones de hembras.

Por otra parte, el componente vocal en el reconocimiento entre madre y cría ha sido mejor estudiado: se conoce que las crías lanzan una vocalización, conocida como llamado de aislamiento, para indicar que quieren alimentarse (Bohn et al. 2007). Como respuesta a este llamado, las hembras responden con una vocalización conocida como llamado directivo, (Matsumura 1981; Knörnschild & von Helversen 2008) para asegurarse que estén alimentando a una cría hambrienta. Estos llamados están estereotipados individualmente y se consideran altamente efectivos para facilitar la interacción madre-cría.

El olfato

Los olores son de gran importancia para la comunicación animal (Brennan & Kendrick 2006) pues están involucrados en el reconocimiento individual, el reconocimiento de la progenie, el marcaje del territorio y la selección sexual, influyendo directamente en la conducta de los individuos (Nassar et al. 2008). En murciélagos hay evidencia de lo anterior: reconocimiento individual (Gelfand & McCracken 1986; Bloss et al. 2002; Safi & Kerth 2003), reconocimiento de su descendencia (Gustin & McCracken 1987; Loughry & McCracken 1991; De Fanis & Jones 1995), reconocimiento del refugio y sus compañeros (De Fanis & Jones 1995; Bloss et al. 2002), elección de alimento (Laska 1990; Korine & Kalko 2005; Hodgkison et al. 2007) y selección sexual (Voigt et al. 2005; Muñoz-Romo et al. 2011).

Además, dentro de las cuevas los olores se mantienen por mayor tiempo que fuera de ellas, lo que es de gran relevancia para los animales cavernícolas y nocturnos, pues les facilita el reconocimiento de su refugio bajo condiciones de oscuridad. Aunado a esto, animales como los murciélagos cavernícolas pueden permanecer más de la mitad de su vida dentro de su refugio, en ausencia de luz, donde muchas de sus interacciones sociales suceden. Asimismo, debido a que las crías de murciélago no crecen expuestas a un ciclo evidente de luz-oscuridad, las señales olfativas influyen en el desarrollo del ciclo circadiano de algunos animales, como se ha sugerido en otras especies de mamíferos (Caldelas et al. 2008; Montúfar-Chaveznava et al. 2012). Es así que para los murciélagos las señales olfativas podrían resultar fundamentales tanto para la comunicación como para el desarrollo del ciclo circadiano.

OBJETIVO GENERAL

Estudiar de manera preliminar la conducta de cuidado materno de *L. yerbabuena*.

OBJETIVOS PARTICULARES

CAPÍTULO I (estudio observacional): Interacción madre-cría en vida libre

- 1) Conocer la dinámica de un grupo de crías en la cueva de maternidad que *L. yerbabuena* utiliza durante la primavera en la Reserva de la Biósfera del Pinacate y Gran Desierto de Altar.
- 2) Conocer los microambientes ocupados por los grupos de crías en la cueva de maternidad que *L. yerbabuena* utiliza durante la primavera en la Reserva de la Biósfera del Pinacate y Gran Desierto de Altar.
- 3) Documentar el comportamiento en vida libre de la interacción madre-cría.

CAPÍTULO II (estudio experimental): Reconocimiento olfativo

- 4) Explorar la posible contribución del papel del olfato en el reconocimiento de la cría por parte de la madre.

CAPÍTULO I. Interacción madre-cría en vida libre

Este capítulo tiene como objetivo documentar con fotografías y video la interacción madre-cría en condiciones naturales en la cueva de maternidad más grande reportada para la especie. También buscamos describir la secuencia de conductas que ocurren desde que una hembra aterriza en una agrupación de crías hasta que se va con una de las crías en el pezón. Además, se reporta el gradiente de temperatura que existe a lo largo de dos agrupaciones de crías demostrando que este influye en la temperatura de las agrupaciones.

Metodología

Fecha y sitio de estudio

Fecha. 10 al 18 de Mayo de 2016

Sitio. La cueva estudiada es una colonia de maternidad que se localiza al noroeste del estado de Sonora, al norte del Mar de Cortés, cercana a los límites fronterizos con EUA (Figura 4). Se sitúa dentro de la Reserva de la Biósfera del Pinacate y Gran Desierto de Altar, la cual consta de 794,245 ha y está formada por 500,000 ha de dunas y 200,000 ha de roca volcánica (Marshall & Blake 2009).

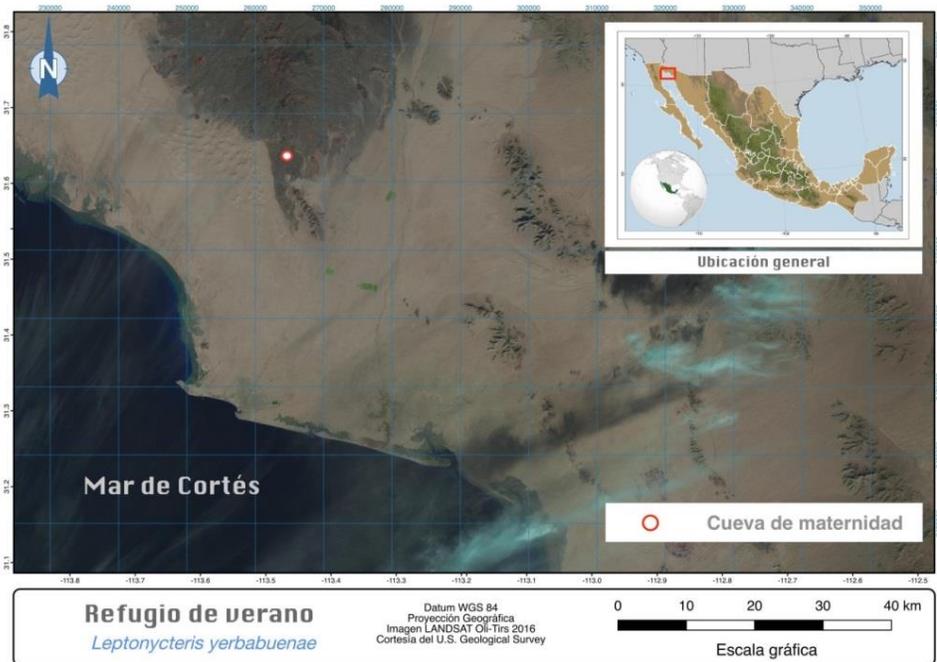


Figura 4. Localización de la cueva de maternidad en la Reserva de la Biósfera del Pinacate y Gran Desierto de Altar.

Clima. De acuerdo con la clasificación de Köppen de 1948 (Peel et al. 2007), la región presenta un clima árido (tipo BWh) con lluvia en invierno de precipitación anual menor a 200 mm y una temperatura media anual de 18°C a 22°C. Sin embargo en verano la temperatura puede alcanzar hasta los 49°C durante el día, y bajar hasta -8°C por las noches durante el invierno (CONANP).

Diversidad. A pesar de ser considerado uno de los desiertos más cálidos y secos de Norteamérica, el Desierto de Sonora es el que contiene una mayor biodiversidad. Alberga a más de 250 especies animales en las que se incluyen al escarabajo pinacate (*Eleodes armata*), el alacrán del desierto (*Centruroides exilicauda*), el berrendo (*Antilocapra americana*), el borrego cimarrón (*Ovis canadensis*), la cascabel cornuda (*Crotalus cerastes*), el monstruo de gila (*Heloderma suspectum*), el halcón peregrino (*Falco peregrinus*) y murciélagos como *Parastrellus hesperus* y *Macrotus californicus*. Por otra parte, alberga a aproximadamente 500 especies de plantas: Cactáceas como el saguaro (*Carnegiea gigantea*), pitaya (*Stenocereus thurberi*) —ambas parte de la dieta de *L. yerbabuena*— y cholla (*Cylindropuntia bigelovii*) son comunes en el área; así como el arbusto conocido como “gobernadora” (*Larrea tridentata*) y el ocotillo (*Fouquieria splendens*) (Marshall & Blake 2009).

Descripción de la cueva. La cueva es un túnel de roca volcánica, cuyo uno de extremos está colapsado (Figura 5). Esta cueva es habitada por una colonia entre 130,000 y 300,000 hembras preñadas o lactando (Medellin & Torres Knoop 2012) únicamente del murciélago *L. yerbabuena* durante el periodo de abril a septiembre (Cole & Wilson 2006). Puede considerarse como cueva de calor, pues la temperatura y humedad son altas y es exclusivamente utilizada por hembras reproductivas (preñadas y lactantes). La cueva consta de una gran bóveda (~ 10m de altura) que se localiza aproximadamente a 300m de la entrada. En este espacio se pueden encontrar durante la noche varios grupos de ~700 crías. A lo largo de la cueva se también se forman otros grupos pequeños de crías (~6 individuos) cada noche y éstos son dinámicos, es decir, no siempre se encuentran en el mismo lugar. Para fines de este estudio, a lo largo del texto me refiero a los grupos crías como *agrupación de crías*.



Figura 5. La entrada a la cueva de maternidad en la Reserva de la Biósfera del Pinacate y Gran Desierto de Altar. Fotografía de Angélica Menchaca.

Captura de datos

Elección de las agrupaciones de crías

Para obtener las observaciones de las agrupaciones es necesario esperar a que todas las hembras se hayan ido a forrajear, para así disminuir el disturbio causado a la colonia. Lo anterior sucede entre las 11:00 pm y las 12:00 am, horas en las que es posible ingresar a la cueva sin riesgo de perturbar a la colonia, especialmente a las hembras adultas.

Una vez dentro de la cueva, la selección de las agrupaciones de crías se determinó, por razones prácticas, de acuerdo a la altura a la que se encontraban con respecto al suelo. Las agrupaciones de las que se obtuvieron observaciones se localizaban a una altura igual o menor a 4 metros sobre el nivel del suelo; aquellas de las que se obtuvo temperatura se localizaban a una altura máxima de 2 metros sobre el nivel del suelo.

Las agrupaciones de crías se disolvían cada noche y los individuos no regresaban al mismo sitio, por lo que el equipo diariamente se movía a sitios de la cueva en donde sí hubiera agrupaciones (a excepción del sitio 8, en donde la cámara permaneció registrando datos durante 3 días). Debido a lo anterior, varió la distancia entre la agrupación y la entrada de la cueva por lo que los sitios se numeraron de acuerdo a esta distancia en orden ascendente, es decir, el sitio 1 se encuentra más próximo a la entrada de la cueva, mientras que el sitio 11 es el más lejano a la entrada de la cueva. En total se observaron 11 sitios diferentes. El sitio, las fechas de observación y los detalles de cada sitio se encuentran en la Tabla 1.

Dinámica de la agrupación

Para la primera noche (10 de mayo) se eligieron 3 sitios distintos para hacer observaciones: 2 con agrupaciones de crías (una documentada con GoPro y otra con trampa-cámara); y como tercer sitio, el más templado (experiencia personal) de la cueva. Por su temperatura, supusimos que las hembras descansarían en el tercer sitio con las crías durante el día, por lo que se documentó la actividad con una trampa-cámara. Sin embargo, en este sitio no grabamos individuos durante dos días, por lo que posteriormente la cámara se cambió de sitio.

Se tomó una fotografía por minuto con una cámara GoPro (modelo black Hero 3+) durante 12 horas en promedio por sitio (n=6). Simultáneamente se tomó una fotografía cada 15 minutos con una trampa-cámara Modelo Bushnell trophy Cam M02b durante 49 horas (~2 días) en promedio por sitio (n=5).

La cámara GoPro se modificó para ser sensible a la luz infrarroja, y por lo tanto al sistema de grabación se le añadió una luz infrarroja (modelo IRLamp6) para iluminar la escena. Tanto la cámara como la luz estaban conectadas a una batería de ácido Genesis de 9Ah:12V (modelo NP9-12T).

Tabla 1: Detalles de las características de los sitios de observación en orden cronológico.

Fecha	Tipo de sitio	# Sitio	Tipo de cámara	Foto o video	Duración	Observación
10 Mayo 2016	Agrupación de crías	3	GoPro	1 foto/minuto	11h	
10 Mayo 2016	Percha de las hembras	7	Cámara trampa	1 foto/ 15 minutos	69h	Este es el sitio menos cálido de la cueva, y por lo tanto se pensaba que aquí perchaban las hembras.
10 Mayo 2016	Crías aisladas	1	Cámara trampa	1 foto/ 15 minutos	31h	
12 Mayo 2016	Agrupación de crías	11	GoPro	1 foto/minuto	12h	Se colocaron ibuttons.
13 Mayo 2016	Agrupación de crías	6	GoPro	1 foto/minuto	13h	
13 Mayo 2016	Agrupación de crías	8	Cámara trampa	1 foto/ 15 minutos	72h	Se colocaron ibuttons.
15 Mayo 2016	Agrupación de crías	5	GoPro	1 foto/minuto	15h	
15 Mayo 2016	Agrupación de crías	10	Cámara trampa	1 foto/minuto	0h	No funcionó el equipo.
16 Mayo 2016	Agrupación de crías	2	GoPro	video	7h	De este grupo se analizó la conducta.
16 Mayo 2016	Agrupación de crías	9	Cámara trampa	1 foto/ 15 minutos	24h	
17 Mayo 2016	Agrupación de crías	4	GoPro	1 foto/minuto	7h	

Temperatura

Se midió la temperatura de dos agrupaciones de crías (sitio 8 y 11). Para esto, se utilizaron dispositivos iButton (modelo DS1922E) programados para medir y registrar la temperatura cada 10 minutos. Los iButton se colocaron directamente sobre la superficie rocosa de la cueva, en el centro de cada agrupación, en su periferia y a 40 centímetros de distancia de la periferia de la agrupación (Figura 6). Como diariamente las agrupaciones se encontraron en diferentes sitios, varió la altura a la que se encontraban respecto al suelo; es por eso que sólo se obtuvieron datos de temperatura de dos agrupaciones de crías, pues fueron aquellas que se encontraban a menos de dos metros de altura para poder colocar los dispositivos.

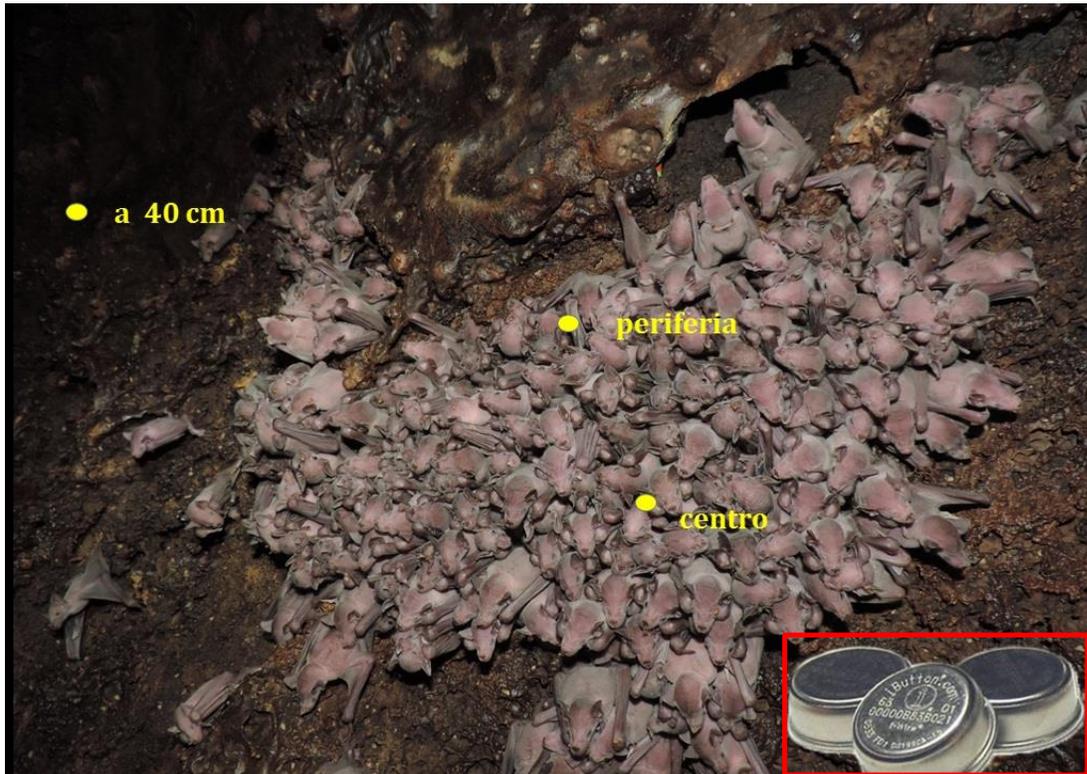


Figura 6. Esta fotografía muestra la distribución de los dispositivos en la agrupación de crías. En el recuadro rojo se muestran los dispositivos en tamaño real.

Conducta

Para las observaciones de la interacción madre-cría en las agrupaciones, se obtuvo video de un sitio (sitio 2) y del cual se observaron y contaron los aterrizajes de las hembras, el tiempo total de permanencia de cada hembra en la agrupación, así como cuáles y cuántas mostraron interés en una cría en particular que posteriormente se llevó de la agrupación a otro sitio. Describí el comportamiento de 37 hembras de las cuáles se apreciaba mejor su conducta; así como el comportamiento de la cría desde que esa hembra aterrizó en la agrupación. El etograma de las hembras y de las crías se muestra a continuación en la Tabla 2 y Tabla 3:

Tabla 2. Etograma de las hembras

Conducta	Definición	
Adquirir información	Olfatear alrededor	La hembra mueve la nariz y la hoja nasal en varias direcciones.
	Sacar la lengua	Saca la lengua ya sea después de acicalarse a sí misma o a una cría, o sin esta acción previa.
	Abrir la boca	Abre la boca.
	Mover las orejas	Movimiento constante de las orejas.
Interacción con otros	Olfatear	La hembra huele otros individuos, ya sean crías o adultos.
	Lamer	La hembra lame otros individuos, ya sean crías o adultos.
	Morder	La hembra muerde otros individuos, ya sean crías o adultos.
Interacción con una cría en particular	Olfatear la cabeza	La hembra huele la cabeza de la cría.
	Olfatear los genitales	La hembra huele los genitales de la cría.
	Lamer la cabeza	La hembra lame la cabeza de la cría.
	Lamer los genitales	La hembra lame los genitales de la cría.
Moverse hacia la cría	La hembra se mueve en dirección a la cría a través de la agrupación.	
Estar en el mismo lugar	La hembra y la cría que se lleva están una al lado de la otra. Esto no implica que haya interacción entre ellas.	

Tabla 3. Etograma de las crías

Conducta	Definición
“Ve” a la hembra	La cría voltea la cabeza hacia donde está la hembra.
Estirarse en dirección a la hembra	La cría se estira hacia donde está la hembra, pero no se mueve de lugar.
Abrir la boca	Abre la boca.
Mover las orejas	Movimiento constante las orejas.
Buscar el pezón	Cuando la cría ya está con la hembra, la cría comienza a buscar el pezón en la hembra.
Estar en el pezón	Cuando la cría ya está prendida del pezón de la hembra.

Análisis de datos

Dinámica de la agrupación

Muestreo por escaneo: siguiendo el método de Altmann (1974), se realizaron conteos de todos los individuos (hembras y crías por separado) en pantalla cada 30 minutos por sitio. Los conteos se hicieron con ayuda del programa ImageJ (versión 1.50b). Posteriormente se utilizó el software STATISTICA (versión 10.0) para graficar el patrón demográfico de hembras y crías en cada agrupación a través del tiempo.

Temperatura

Se graficó la temperatura en °C a través del tiempo en ambos sitios (8 y 11), junto con el número total de individuos presentes en la agrupación en el momento de la medición (datos obtenidos en el análisis de la dinámica de la agrupación). Con los datos anteriores, se realizó una regresión lineal entre la temperatura y la cantidad de crías, tomando en cuenta únicamente el periodo de tiempo en el cual estuvieron las crías presentes en el video: de 1:00am a 6:00am en el sitio 8 y de 01:00am a 04:30am en el sitio 11. La diferencia en las duraciones de grabación entre los sitios se debió a variaciones en el nivel de carga y duración de las baterías utilizadas.

Conducta

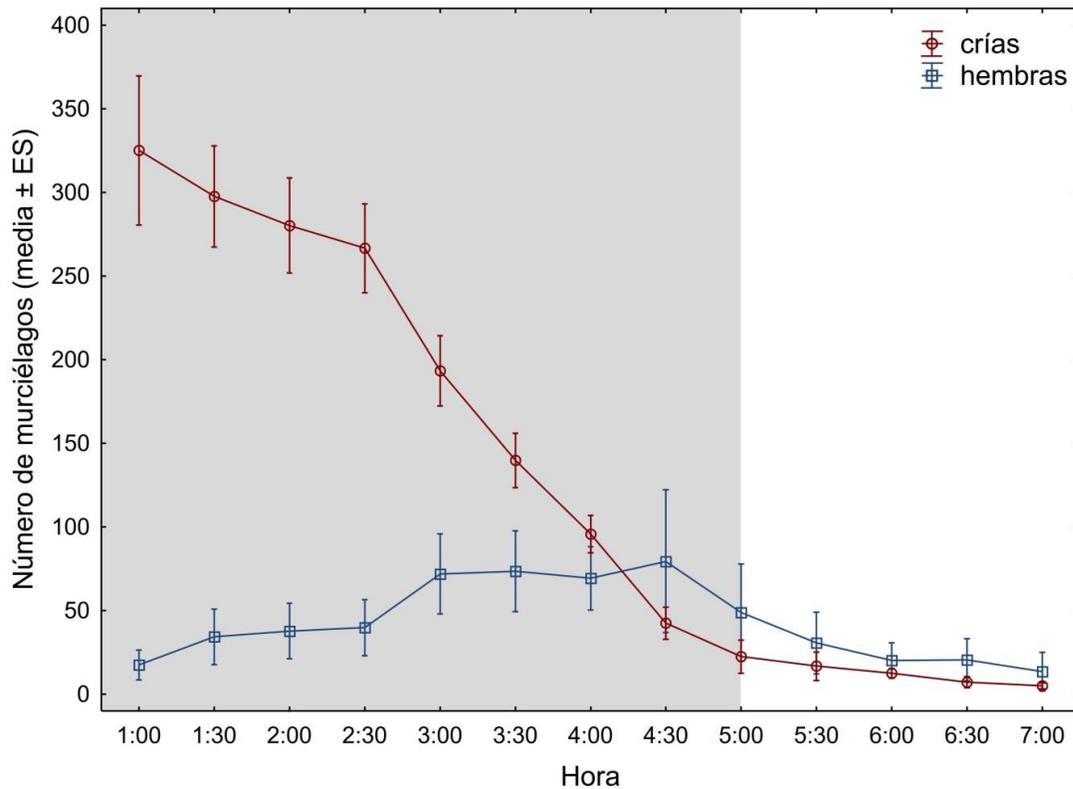
Con el video obtenido del sitio 2 (7 horas) se realizaron conteos (muestreo por escaneo) del aterrizaje y partida de cada hembra que entraba al encuadre de la pantalla. Debido a que las hembras no estaban marcadas, es probable que se haya registrado más de una vez a una misma hembra. Sin embargo, estos registros sólo se utilizaron para calcular el tiempo de permanencia de cada hembra en la agrupación a fin de determinar el rango de conteos para el patrón demográfico. Así mismo, fue posible detectar a aquellas hembras que tomaron una cría de la agrupación para su estudio en un análisis posterior.

Se realizó un etograma de 13 conductas de las hembras y 6 conductas de las crías. Con el programa Solomon Coder (versión 16.06.26) se midió la frecuencia, duración y latencia (cuyo mayor valor fue de 9 minutos, o 540 segundos) de cada conducta. Éstas conductas luego se clasificaron como estados o eventos de acuerdo a manuales de metodologías para el estudio del comportamiento (Altmann 1974; Lehner 1979). Los estados son conductas instantáneas y los eventos son conductas con una duración apreciable (Altmann 1974).

Resultados

Dinámica de la agrupación

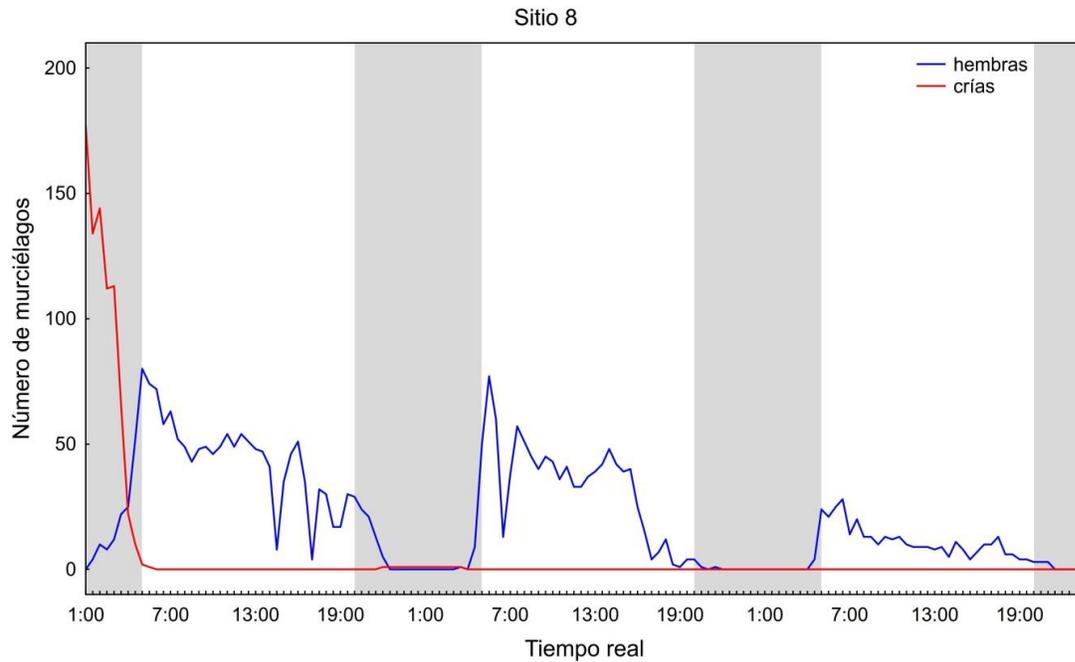
Las hembras comenzaron a emerger de la cueva luego de la puesta de sol (aproximadamente a las 8:00pm) y terminaron de emerger aproximadamente a media noche. En la Gráfica 1 se muestra la dinámica poblacional de las agrupaciones de 6 sitios (2, 3, 4, 5, 6 y 11) documentados a través del tiempo. Se aprecia notablemente que alrededor de las 2:30am el número de crías en las agrupaciones empezó a decrecer, pues las hembras comienzan a volver a la cueva luego de salir a forrajear y llegan a la agrupación de crías para retirarlas. De igual manera se aprecia que alrededor de las 6:30am la agrupación de crías desapareció en su totalidad, pues las hembras ya se han llevado a las crías a otro sitio en la cueva.



Gráfica 1. Resumen de la dinámica de las agrupaciones de 6 sitios.

La dinámica en el sitio 8 (Gráfica 2) es diferente al resto de los sitios observados, pues no se esperaba que después de desaparecida la agrupación las hembras continuaran volviendo al mismo sitio durante tres días seguidos. Esta agrupación inicialmente fue pequeña (177 crías) en comparación con las otras (sitios 2, 3, 4, 5, 6 y 11). Interesantemente, en

fotografías obtenidas posteriormente, sólo se documentó la presencia de hembras y éstas no se observaron preñadas o cargando alguna cría.

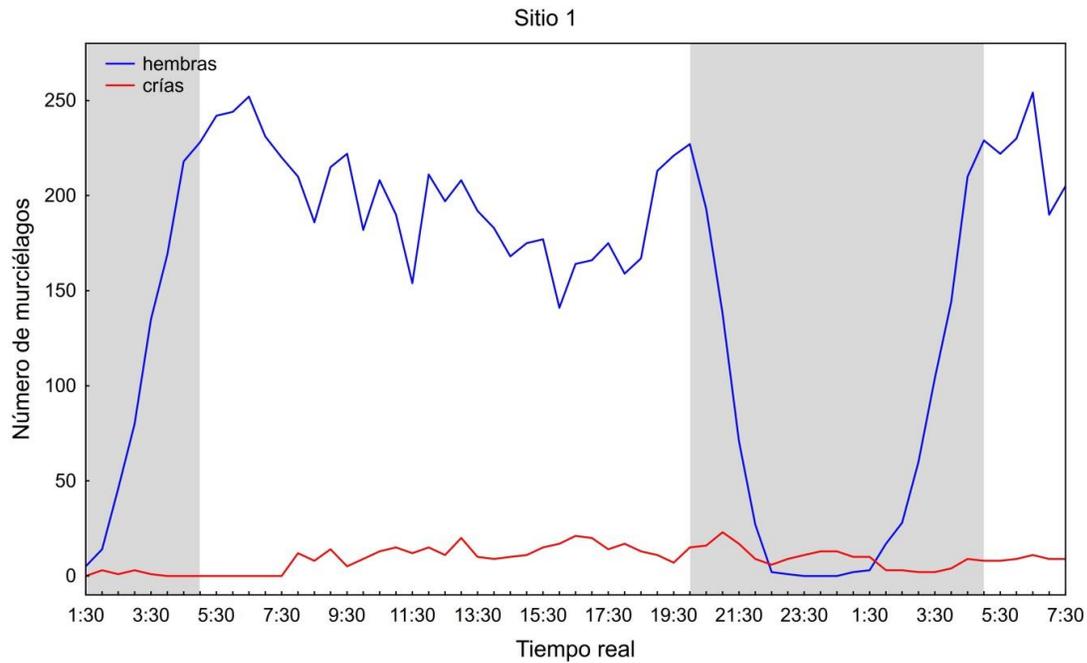


Gráfica 2. Dinámica de la agrupación del Sitio 8. Se observa que hembras regresaron al sitio por dos días más a pesar de que no hubiera crías.

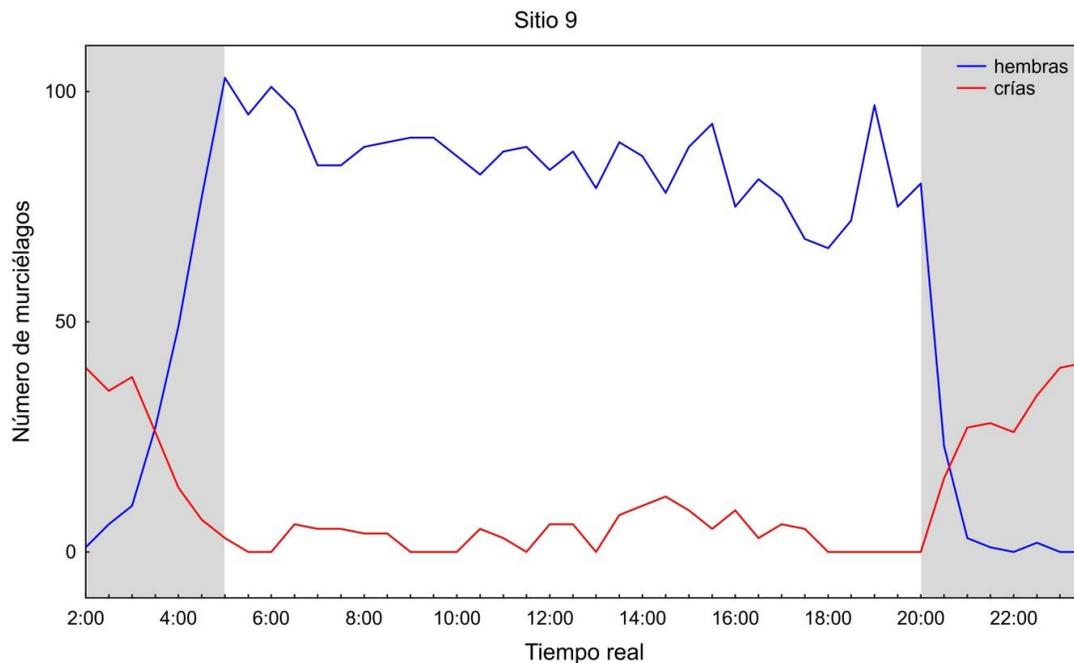
El sitio 7 es una cámara/bóveda pequeña y templada con rocas grandes en el suelo y una topografía compleja en el techo. Por esa razón, se esperaba que las hembras, después de recoger a las crías ocuparan esta área durante el día. Sin embargo, en este sitio se documentaron pocos individuos (un máximo de tres simultáneamente), y en las fotografías obtenidas con la trampa-cámara se observó que únicamente funge como un sitio de paso, pues estos pocos individuos están volando de derecha a izquierda (i.e., en dirección a la cámara/bóveda más grande en el interior de la cueva, aproximadamente a unos 30 metros de este sitio).

Por otra parte, los sitios 1 y 9 (Gráfica 3 y Gráfica 4, respectivamente) son evidencia de la actividad diurna de los murciélagos. Como se aprecia, hubo mayor cantidad de hembras que de crías desde las 04:00am (cuando ya han regresado las hembras) hasta las 8pm (cuando las hembras salen a forrajear). Por la forma en que se recolectaron los datos (fotografía, y no video), no es posible dar seguimiento a cada individuo; por lo tanto, no es claro si el conteo de

crías disminuyó durante ese periodo debido a que 1) las hembras se llevaron a las crías a otro sitio, o porque 2) al estar el sitio ocupado por las hembras, posiblemente éstas estén cubriendo a las crías y no se logren apreciar en una fotografía.



Gráfica 3. El sitio 1 es evidencia de la actividad diurna de los murciélagos.



Gráfica 4. El sitio 9 es evidencia de la actividad diurna de los murciélagos.

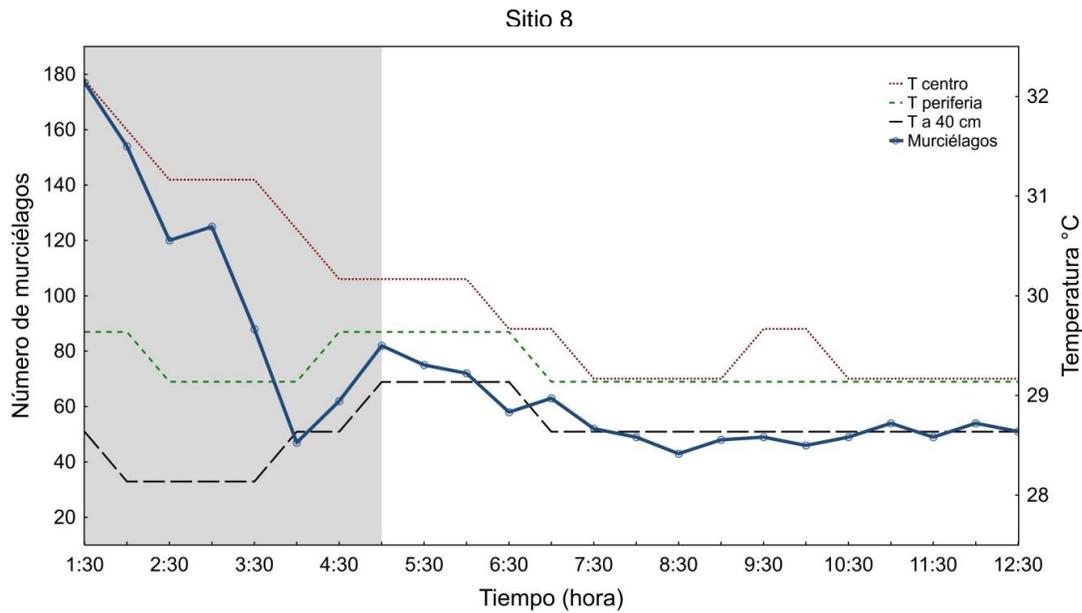
Temperatura

Como se observó en la dinámica de la agrupación, éstas constan de grupos de >100 crías (Gráfica 1). En ambos sitios (sitios 8 y 11) en los que se midió el gradiente de temperatura de la agrupación es claro que las crías contribuyeron al aumento en la temperatura del sitio, pues la pendiente entre número de crías y la temperatura del centro y la temperatura de la periferia es muy similar (Gráfica 5 y Gráfica 6). También se observa que la región de la cueva en la cual se encontraban estas agrupaciones mantuvo una temperatura estable pues la variación es de entre 1.5 y 2°C.

En el sitio 8 (Gráfica 5), con ~177 crías, la temperatura inicial en el centro de la agrupación (T_c) fue de 32.6°C, la temperatura inicial de la periferia (T_p) de 30.1°C y la temperatura inicial fuera del parche (T_L) de 28.6°C. En los casos de T_c y T_p , la temperatura inicial fue la temperatura máxima registrada, como se muestra en la Tabla 4 y la Gráfica 5. De igual manera, se observa que la temperatura bajó 5.5°C durante la madrugada, lo que coincidió con la reducción progresiva del número de crías en la agrupación.

Tabla 4. Temperaturas (°C) del Sitio 8.

SITIO 8	Tmax	Tmin	Tinicial	Tfinal	Variación
T centro	32.6	27.1	32.6	28.1	5.5
T periferia	30.1	28.1	30.1	28.1	2
T a 40cm.	29.1	27.6	28.6	28.1	1.5

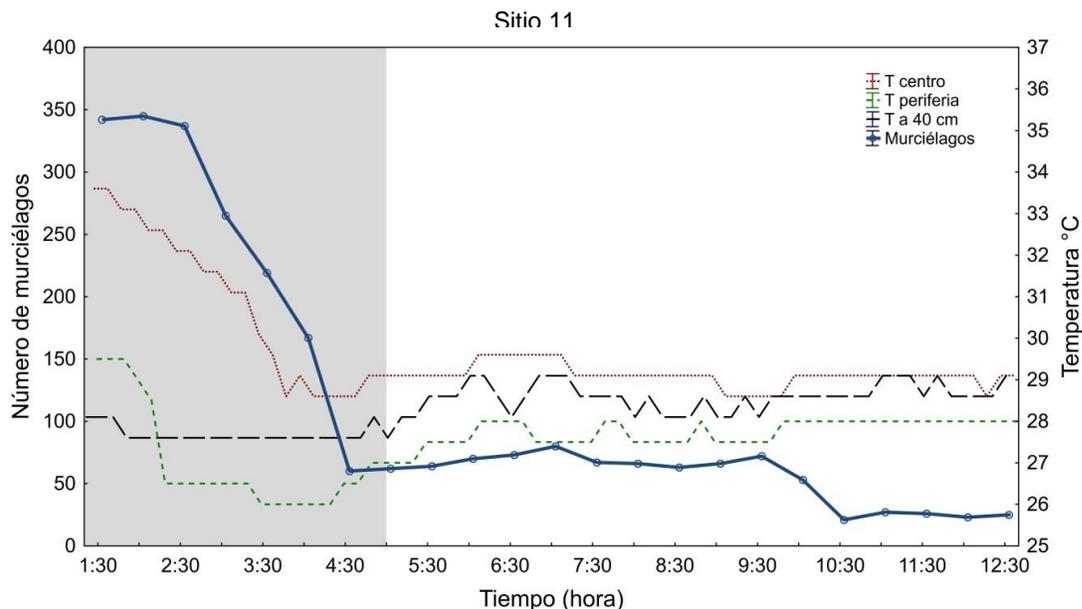


Gráfica 5. Tendencia de la temperatura del Sitio 8 en el centro (rojo), periferia (verde) y a 40cm lejos (negro) de la agrupación; junto con el número de murciélagos a través del tiempo.

Para el sitio 11 (Gráfica 6) con ~355 crías, la temperatura inicial en T_c fue de 36.0°C, T_p de 30.5°C y T_l de 28°C (Tabla 5). De igual manera, se observa que la temperatura bajó 8.9°C durante la noche lo que coincidió con la reducción en el número de crías en la agrupación.

Tabla 5. Temperaturas (°C) del Sitio 11.

SITIO 11	Tmax	Tmin	Tinicial	Tfinal	Variación
T centro	36	27.1	36	29.1	8.9
T periferia	33.5	26	30.5	28	7.5
T a 40cm.	29.1	27.1	28.1	28.6	2



Gráfica 6. Tendencia de la temperatura del Sitio 11 en el centro (rojo), periferia (verde) y a 40cm lejos (negro) de la agrupación; junto con el número de murciélagos (crías) a través del tiempo.

En acuerdo con lo esperado, la regresión lineal mostró una relación positiva significativa entre la temperatura y el número de crías en el centro (S8: $R = 0.93$, $p < 0.0001$ y S11: $R = 0.89$, $p < 0.01$), y significativa en la periferia de la agrupación de crías en el sitio 11 y casi significativa en el sitio 8 (S8: $R = 0.19$, $p = 0.56$ y S11: $R = 0.69$, $p = 0.057$). En cuanto a la temperatura a 40cm de distancia de la agrupación, se esperaba que la relación fuera negativa en ambos casos, pero únicamente ocurrió así en el sitio 8 ($R = -0.69$, $p < 0.05$); en el sitio 11, en cambio, la relación tuvo una tendencia positiva, pero no significativa ($R = 0.5$, $p = 0.20$).

Conducta

Antes de exponer los resultados numéricos, daré una descripción general de lo que observé en el video de la agrupación. Para dar un panorama más amplio al lector haré uso de adjetivos, sin pretender, por ahora, que esta descripción se analice con más detalle para este trabajo escrito:

La mayoría de las crías de la agrupación permanecieron en el mismo sitio hasta que llegó una hembra por ella. Las crías de la periferia de la agrupación presentaron mayor movimiento (abrir frecuentemente las alas y/o acicalarse, ya sea lamerse las alas o rascarse el abdomen con alguna de las patas), que aquellas que quedan en el centro. A excepción de este

tipo de movimiento, permanecieron casi inmóviles y con los ojos cerrados y generalmente no interactuaron con las crías vecinas. Por otra parte, las hembras aterrizaban en la periferia de la agrupación e iban moviéndose hacia el centro. Algunas permanecieron inmóviles rodeadas de crías y sin interacción alguna aparente, ya sea direccional o bidireccional. Aquellas que luego de aterrizar comenzaron a buscar a una cría, solían desplazarse a través de la agrupación oliendo la cabeza de algunas crías, así como olfateando alrededor.

Mientras la hembra se desplazaba, las crías generalmente permanecían inmóviles, pues sólo algunas se excitaban. Para localizar a la cría no era necesario que la hembra se desplazara a través de toda la agrupación, pues parecen aterrizar relativamente cerca. Una vez que localizaba a la cría, la hembra se acercó a ella hasta estar una al lado de la otra. Luego la hembra examinó (huele y lame) constantemente los genitales y la cabeza de la cría, mientras adoptó una postura de lactancia, la cual parece facilitar el acceso a los pezones. Simultáneamente, la cría buscó el pezón de la hembra. Una vez que la cría estaba tomada del pezón, la hembra puede o no continuar examinándola, particularmente en la zona abdominal y genital. Cuando esto no ocurre, la hembra solía olfatear alrededor y después tomar vuelo con la cría prendida del pezón.

La interacción madre-cría se documentó con video durante 7 horas en la agrupación del sitio 2. Debido a la falta de claridad en la imagen se analizaron únicamente 6 horas y 20 minutos (90.47%), observando un total de 2045 aterrizajes de hembras. El tiempo de estancia de una hembra en la agrupación fue en promedio de 26" (máximo 11'39" y mínimo 1") y el periodo de tiempo más frecuente (moda) fue de 2 segundos. De los 2045 aterrizajes, se observaron claramente 37 instancias en las que una hembra se llevó una cría, mismas de las cuáles se analizó la conducta.

Conducta de las hembras

Estas 37 hembras permanecieron en la agrupación un promedio de 2'25", con un máximo de 8'33" y un mínimo de 21".

Como se mencionó antes, las hembras comienzan a regresar a la cueva alrededor de las 2:30am. Todas las hembras que se llevaron a una cría de la agrupación aterrizaron en la periferia y se movieron a través de la agrupación para encontrar a la cría. Sólo 3 (8.10%) de las 37 volaron con una cría desde el centro de la agrupación, mientras que el resto lo hizo despegando desde la periferia.

Las conductas del etograma que las hembras realizaron con mayor frecuencia (Tabla 6) fueron aquellas correspondientes a la adquisición de información (olfatear alrededor, sacar

la lengua y abrir la boca). A pesar de que la conducta de mover las orejas está relacionada con la adquisición de información, no fue una conducta que en promedio tuviera una frecuencia alta en comparación con el resto de conductas relacionadas a adquirir información.

Tabla 6. Conductas más frecuentes observadas en las hembras (n=37) reportadas en segundos.

Conducta	Suma	Promedio	Desviación Estándar
Olfatear alrededor	591	15.97	16.28
Sacar la lengua	370	10	8.6
Abrir la boca	255	6.89	9.32
Mover las orejas	102	2.75	2.36

Las conductas que en promedio más pronto realizaron (menor latencia) las hembras luego de aterrizar fueron 1) olfatear a su alrededor a los $5.57 \pm 10.28''$ (DE), 2) moverse hacia la cría a los $13.69 \pm 17.25''$, 3) llegar al lado de la cría a los $22.81 \pm 27.62''$, 4) oler la cabeza de la cría a los $26.31 \pm 35.11''$, 5) oler los genitales de la cría a los $38.57 \pm 33.41''$, 6) lamer la cabeza de la cría a los $61.64 \pm 119.05''$, y 7) que la cría esté prendida del pezón a los $70.54 \pm 66.01''$. Como se puede observar, todas las conductas anteriores están relacionadas con la interacción con la cría, excepto olfatear a su alrededor. Ésta está relacionada con la adquisición de información sobre su ambiente al igual que abrir la boca y mover las orejas, con una latencia de $90.57 \pm 162.20''$ y $140.01 \pm 184.53''$ respectivamente.

Interacción con adultos

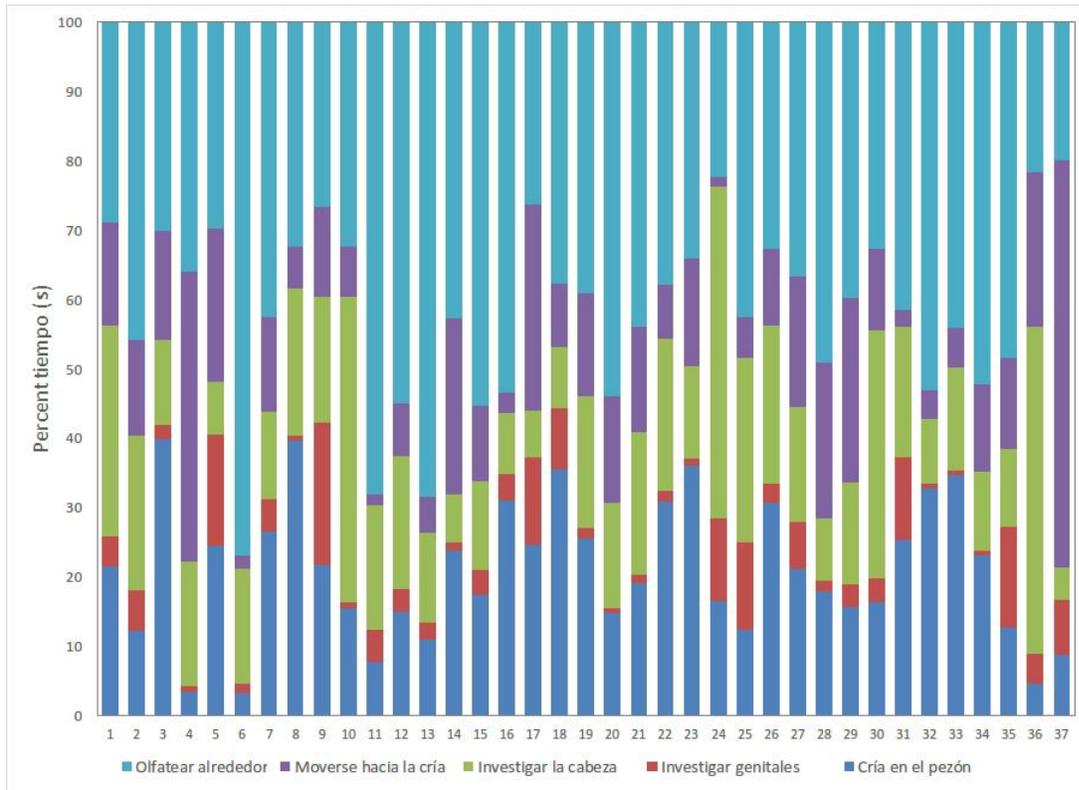
La conducta más frecuente de interacción entre adultos fueron mordidas, ya sea recibirlas (en promedio) 1.08 ± 2.81 veces, o darlas (en promedio) 3.9 ± 7.1 veces.

Interacción con las crías

Una vez que aterrizaba una hembra, ésta interactuaba en promedio con 2.43 crías ± 3.20 crías antes de llegar con la cría que alimentó. El valor máximo fue de una hembra que interactuó con 12 crías, mientras que 16 hembras (43.24%) no interactuaron con ninguna otra cría más que con la que alimentaron. Sólo 9 hembras (24.32%) interactuaron con 5 o más crías y el tipo de interacción con éstas en orden de frecuencia fue olerlas (3.08 crías), morderlas (0.51 crías) y lamerlas (0.29 crías).

El tiempo promedio que tardaron en ubicarse al lado de la cría que alimentaron fue de $22.81 \pm 27.62''$, y de $70.54 \pm 66.01''$ hasta que la cría estuviera prendida del pezón. Después de esto,

en promedio permanecieron juntas $81.08 \pm 75.00''$ antes de que la hembra volara desde la periferia con la cría prendida del pezón, saliendo del encuadre de la pantalla en un tiempo de entre $5.00''$ y $419.2''$.



Gráfica 7. Histograma de las 37 hembras que muestra la proporción de tiempo dedicada a 5 interacciones asociadas a alcanzar a la cría y, posteriormente, a interactuar con ella durante la permanencia en la agrupación (tiempo promedio 3.02 minutos ó $182.78 \pm 153.16''$).

Conducta de las crías

En promedio cada cría estuvo en contacto físico con 5.7 crías ± 1.08 cría. De las 37 crías retiradas de la agrupación por una hembra, sólo una no mostró interés en ésta, es decir, no direccionó su cuerpo hacia la hembra ni movió las orejas o la hoja nasal hacia ella. Por lo tanto, el 97.29% de las crías mostraron un claro interés en la hembra que las retiró, lo que sugiere que las crías detectan alguna señal por parte de la hembra. Se observó que cuando la hembra se movía en dirección a la cría algunas otras crías muestran interés direccionando el cuerpo o la cabeza hacia la hembra durante unos segundos, pero regresando después a su

orientación previa sin intentos de robo de leche. Sin embargo, esta conducta de interés por parte de otras crías no fue frecuente así que no se midió en este estudio.

Una vez que la hembra aterrizaba en la periferia, la cría volteaba el cuerpo y principalmente la cabeza en dirección a la hembra en un promedio de $27.67 \pm 87.58''$. Posteriormente, la cría se estiraba constantemente en dirección a la hembra hasta que se encontraran una al lado de la otra. Finalmente, la cría permanecía en promedio $26.24 \pm 27.69''$ buscando el pezón de la hembra, con un tiempo máximo de $138.4''$ y uno mínimo de $2.4''$.

Por otra parte se observó que 27 de las 37 crías abrieron la boca al menos una vez, con una latencia mínima de $0.2''$, pero un promedio de $17.95''$.

El contacto directo entre la hembra y la cría se puede resumir en la duración de la búsqueda del pezón más el tiempo total de la permanencia en el pezón. En este sentido, el contacto directo tuvo una duración promedio de $107.32 \pm 84.11''$, con un valor máximo de $456.8''$ y un valor mínimo de $17''$.

Discusión

Dinámica de la agrupación

Del horario de inicio de la desintegración de la agrupación, entre las 2:30 y 3:00am, pueden derivarse hipótesis referentes a las primeras hembras en regresar. De las hipótesis planteadas puede ser sólo una o pueden ser simultáneas: 1) las primeras en ir a forrajear y por lo tanto haber cumplido con su demanda energética antes que las demás, 2) las que únicamente forrajearon en un sitio cercano a la cueva y por lo tanto dedicaron menos tiempo en transportarse que las demás, o 3) recién parieron y regresan pronto para alimentar al neonato. El horario en el cual comienzan a regresar las hembras, de 2:30am a 3:00am difiere del reportado por Fleming y colaboradores (1998) en una cueva de maternidad en Arizona en la cual las hembras comienzan a regresar entre 3:30am y 4:00am. Lo anterior posiblemente esté relacionado justamente a diferencias en las cuatro sugerencias anteriores, pues ambos sitios pertenecen al mismo huso horario UTC-7.

Así mismo, en la mayoría de los casos documentados en este estudio la agrupación desapareció una vez que las hembras recogieron a todas las crías, pues en la siguiente noche las agrupaciones no se encontraban en el mismo sitio. Esto sugiere que las agrupaciones de crías son conjuntos dinámicos, aunque no se puede descartar que dichos movimientos se deban a algún efecto inducido por la presencia del observador (efecto de Hawthorne, Lehner 1979). Cualquiera sea el caso, resulta razonable que se trate de un comportamiento natural

dada la importancia de los beneficios que parece ofrecer a las crías mientras las hembras están ausentes: beneficios tales como minimizar el riesgo de muerte por hipertermia (Leon et al. 1990), alejar a las crías de la perturbación (Davis 1970) y para lidiar con los ectoparásitos presentes en la cueva, pues son los artrópodos mayormente asociados a cuevas calientes (Ladle et al. 2012). Además la carga ectoparásita es más pronunciada para colonias de maternidad pues la disminución en el sistema inmune de las hembras preñadas está ligado a un aumento en la infestación de ectoparásitos. Por lo tanto cambiar de refugio (Lewis 1995) o de región en la cueva puede ser una estrategia metabólica y antiparasitaria (Popa-Lisseanu et al. 2008); así como para mantener lazos sociales con el resto de los miembros de la colonia que se localizan en otra región de la cueva (Willis & Brigham 2004; Popa-Lisseanu et al. 2008).

En todas las agrupaciones de crías en las que se documentaron individuos fue notoria una tendencia hacia utilizar regiones abiertas dentro de la cueva, en lugar de grietas o superficies topográficamente complicadas; lo cual podría explicar por qué no se encontraron hembras en el sitio 7. A pesar de que podría decirse que el techo de la cueva es topográficamente homogéneo, también existen ligeras variaciones en sus características. Las cavidades son depresiones cónicas en el techo o las paredes de la cueva y se caracterizan por fungir como trampas del calor corporal de los murciélagos que ahí habitan (Brunet & Medellín 2001), y por lo tanto ofrecen beneficios termorregulatorios. Sin embargo, que las hembras *L. yerbabuena* seleccionen regiones amplias y topográficamente poco complejas en la cueva para formar agrupaciones de crías, o para percharse en esas regiones durante el día, sugiere que quizá su elección de sitio también está influida por estímulos sociales, como la proclividad a formar agrupaciones de cientos de individuos por encima de los beneficios termorregulatorios dados por el microclima (Willis & Brigham 2007). Al ser una cueva caliente, los beneficios termorregulatorios suelen ya estar dados por la propia naturaleza de la cueva y una característica que diferenciaría en qué región percharse es aquella que facilite la interacción social. Quizás es por eso la especie presenta conductas direccionadas a ello como agrupar a las crías en beneficio de termorregulación social y la socialización en espacios abiertos. Además, al percharse más individuos en grupo sobre superficies poco complejas sus canales de comunicación presentan menos interferencia topográfica.

En el sitio 8 no se esperaba que después de que la agrupación desapareciera las hembras continuaran regresando a ese sitio por al menos un día más que se documentó, con la peculiaridad de que no llevaban crías ni se apreciaba que alguna que estuviera preñada. Lo anterior arroja varias preguntas: 1) ¿quiénes son estas hembras? 2) Si son las mismas de la

noche anterior ¿por qué regresaron al sitio? y entonces, 3) ¿en dónde están sus crías? Una posibilidad es que sean hembras juveniles, lo que podría implicar que no sólo las hembras preñadas migran. Es posible que este fenómeno de uso recurrente de un mismo sitio haya sucedido en otros sitios de la cueva sin ser registrado, pero hasta ahora no sabemos de otro caso.

Es común que en mamíferos sociales las hembras sean filopátricas (Greenwood 1980). En murciélagos, incluyendo a aquellos con sociedades de fisión-fusión (grupos sociales que varían en tamaño y composición a lo largo del día, dependiendo de las actividades como dormir o forrajear) como *L. yerbabuena*, la filopatría de las hembras puede estar restringida al flujo genético (y mediado por los machos dispersos) compartido entre grupos sociales geográficamente cercanos, pudiendo formar grupos sociales matrilineales (Popa-Lisseanu et al. 2008). Con base en esto, se puede proponer la idea, como una hipótesis a poner a prueba, de que las hembras que se encuentran juntas en la cueva o que agrupan juntas a sus crías pertenecen a un grupo social definido por su parentesco genético.

Temperatura

Los resultados sugieren que las agrupaciones de crías ofrecen beneficios termorregulatorios, pues reducen las variaciones en la temperatura porque se reduce la relación superficie-volumen (McNab 1969). Así, los costos de la termorregulación disminuyen y las crías pueden asignar esa energía "libre" para otras funciones como crecer o combatir parásitos y enfermedades. Existe evidencia que los juveniles que pasan más tiempo termorregulando tienen una tasa menor de crecimiento que aquellos que se benefician al recibir calor por conducción o contacto directo (McNab 1982; Koehler & Barclay 2000), así como aislamiento térmico. Trune & Slobodchikoff (1977) consideran que en *Antrozous pallidus* hay un tipo de altruismo durante la etapa de crianza pues los adultos colocan a los más jóvenes en el centro del grupo porque las crías más jóvenes son más susceptibles a las bajas temperaturas que las de mayor edad. Esto también sucede en *Nycticeius humeralis* (Watkins & Shump 1981). Bajo esas condiciones, la propuesta cumple con la definición de Trivers (1971) de altruismo recíproco en donde el comportamiento de un individuo beneficia a otro no emparentado y por el que habrá reciprocidad en el futuro. Sin embargo, el asunto no es tan simple ya que en tal caso cualquier comportamiento de agregación de individuos podría ser considerado altruismo, cuando claramente no es así. Contar con observaciones dirigidas

de individuos y medidas convincentes de su adecuación es indispensable para poner a prueba este tipo de hipótesis.

Aunque un sitio de la cueva en particular tenga una temperatura relativamente alta, 29.1°C, ésta no se acerca a la zona termoneutral de la especie. El hecho de que la especie utilice cuevas calientes durante la época de parto y lactancia reduce los costos energéticos de las hembras, pues no asignan tanta energía a mantener constante su temperatura corporal y porque contribuye al rápido desarrollo de las crías, posiblemente reduciendo el periodo necesario para que la cría se independice de la madre. Considerando que *L. yerbabuena* es una especie migratoria, el que se reduzca el periodo de tiempo en el que la cría es dependiente resulta beneficioso ya que la temporada de crianza termina en el mes de septiembre y con ello el recurso alimentario (néctar y frutos de saguaro y pitaya). Por lo tanto, las crías necesitan crecer rápidamente para poder migrar hacia el sur.

Si comparamos el sitio 8 con el sitio 11, en el primero hubo 177 crías y la temperatura máxima en el centro fue de 32.6°C, mientras que en el sitio 11 hubo 355 crías y la temperatura máxima fue de 36.0°C. Lo anterior es consistente con la hipótesis del incremento término grupal pasivo (Kokko et al. 2001). Esta hipótesis sugiere que si las hembras colocan juntas a las crías, éstas últimas se benefician pues la cría adquiere ventajas termorregulatorias, y por lo tanto aumenta su probabilidad supervivencia a medida que se incrementa el tamaño de la agrupación.

Al comparar la temperatura del centro de la agrupación con la de la periferia de la misma, y a 40cm de distancia de éste, resulta evidente el gradiente térmico que existe como consecuencia de la termorregulación social. En mamíferos multíparos que comparten el refugio, como (ejemplo) en una madriguera o murciélagos en una cueva, cada cría depende en cierta medida de sus compañeros de camada para mantener una temperatura corporal adecuada. En el caso del conejo europeo y de la rata de laboratorio, las crías más pequeñas de la camada típicamente ocupan los sitios periféricos del agrupamiento debido a que su poco desarrollo motriz y masa corporal les impide empujar y desplazar a sus compañeros. Como resultado, las crías de la periferia son menos eficientes para convertir la leche en biomasa (Bautista Ortega et al. 2014). Si este patrón es generalizado, las crías de *L. yerbabuena* que pasen más tiempo en la periferia de la agrupación podrían tener una tasa de crecimiento menor que la de las crías del centro. Otro detalle es que como no se pudo documentar la formación de las agrupaciones, no sabemos si las crías son colocadas por sus madres en el punto en el que permanecen dentro de la agrupación, o si ellas se mueven para posicionarse

entre los compañeros de grupo. Asimismo, se desconoce si las agrupaciones se forman de manera centrífuga (i.e., del centro hacia la periferia) o de alguna otra manera. Las hembras son las que presumiblemente colocan a las crías en cierto lugar debido a que en los videos y fotografías recolectados, las crías parecen mantenerse exactamente en el mismo sitio. Quizás esto se debe a que no son capaces de desplazarse o posiblemente sea una estrategia seleccionada para facilitar que la madre las localice.

Conducta

Todas las hembras que se observaron para el análisis aterrizaron en la periferia de la agrupación, probablemente porque es más fácil aterrizar donde no hay otros individuos y desde ahí moverse hacia el interior de la agrupación, presumiblemente hacia donde se encuentra su cría. Por otra parte, la mayoría de las hembras (34 de 37) se desplazaron de vuelta a la periferia de la agrupación antes de levantar vuelo, posiblemente para evitar que la cría se atorara con otro individuo o una grieta en la roca, pudiendo lastimar a la hembra; por ejemplo a través de una rasgada en el pezón si la cría se mantiene sujeta debido que el pezón se hincha dentro de la boca y los dientes de los murciélagos son deciduos (Vaughan 1970).

Las conductas más frecuentes fueron las de adquisición de información (olfatear alrededor, sacar la lengua y abrir la boca). Esto puede deberse a su uso para el reconocimiento individual de los miembros del grupo o para asegurarse que al aterrizar en la agrupación al menos algunos individuos que se encuentren ahí sean conocidos (Kerth et al. 2003). Cerca del 90% de los eventos de “roce de nariz” en *Myotis bechsteinii* suceden durante los primeros 3 minutos después de haber aterrizado en el refugio (Kerth et al. 2003). En el presente estudio, aunque no se observó el roce de nariz, la latencia a olfatear alrededor fue de en promedio 5.57 ± 10.28 ”.

Sacar la lengua fue una conducta frecuente (en promedio 10 ± 8.6 veces por hembra) que se explica en gran parte porque continúa ingiriendo polen que colectó durante sus visitas florales. Los murciélagos nectarívoros y polinívoros presentan adaptaciones micromorfológicas en los pelos, como escamas divergentes o ramificadas (Howell & Hodgkin 1976), entre las cuales se atora el polen, una característica importante en los polinizadores para el transporte del polen entre distintas flores. El polen restante es después ingerido. Esta acción es fundamental para la adquisición de proteína necesaria por parte de los murciélagos (Voigt et al. 2011) y se realiza eficientemente debido a la larga lengua con la que cuentan y a

adaptaciones micromorfológicas altamente especializadas, como las papilas alargadas en la punta de la lengua (Greenbaum & Phillips 1974; Cole & Wilson 2006). En este estudio, la mayoría de las veces que una hembra sacaba la lengua, en cuestión de segundos la pasaba alrededor de su rostro, abarcándolo por completo. Como murciélago nectarívoro, *L. yerbabuena*, acumula una cantidad variable de polen al consumir néctar, mismo que se queda entre los pelos de todo el cuerpo, principalmente del rostro, cuello y hombros. Una vez de vuelta en el refugio, suelen autoacicalarse e ingerir el polen restante en su cuerpo. Sin embargo, también observé que en algunas ocasiones sacaban la lengua sin acicalarse, lo que sugiere que esta conducta podría también jugar un papel importante en el reconocimiento a través del órgano vomeronasal.

Debido a que los animales observados no fueron marcados individualmente, no es posible saber con certeza si en el presente estudio cada hembra se reúne con su propia cría. Sin embargo, a través del análisis de la conducta es claro que la hembra está siendo selectiva hacia alguna o varias características de la cría que busca. Si bien el cuidado alomaternidad ocurre en varias especies de mamíferos (Packer et al. 1992), no parece ser muy común entre los murciélagos. En un estudio conductual y genético de *Tadarida brasiliensis*, se reveló que sólo el 17% de las hembras alimentaban a una cría que no era la propia (Wilkinson & McCracken 1985). Sin embargo, estos encuentros se consideran como robo de leche por parte de las crías, pues fueron cortos, poco comunes y en contra de la intención de la hembra pues ésta puede ser indiferente y ocasionalmente rechazar a esa cría de forma violenta.

Observamos que después de alimentar a una cría, la hembra se la llevaba prendida del pezón. Esto es distinto a lo observado por Fleming y colaboradores (1998), que reportan que las hembras alimentaron a las crías en promedio 2 veces por noche, durante 52 minutos en total. En el mismo estudio, cada hembra visitó a la cría en promedio tres veces por noche y se observó que no hay sincronía para alimentar a las crías; es decir, que no hay más de una hembra alimentando crías de manera simultánea. En el presente estudio sí parecía haber sincronía en la alimentación por parte de las hembras, pero no fue una variable que se midió.

Interacción con adultos

Fleming y colaboradores reportan que la interacción más frecuente entre hembras adultas fue el contacto nariz-nariz (Fleming et al. 1998), una conducta que no fue observada en nuestro estudio. De hecho, la conducta más común entre hembras adultas fueron las mordidas. En cambio, la conducta repelente que Fleming y colaboradores (1998) reportan es que una hembra se acerca a otra abriendo rápidamente una de las alas hacia ésta para poder

alejarse. A pesar de que acicalarse entre conspecíficos es una conducta reportada frecuentemente en murciélagos (Porter 1979; Wilkinson 1986; Mooring et al. 1996; Kerth et al. 2003), en este estudio de *L. yerbabuena* la incidencia de esta conducta entre hembras adultas fue baja. Esto puede deberse a que la parte de la interacción entre individuos que nuestro estudio documentó fue más bien aquella entre hembras y crías. Una mayor interacción entre adultos quizá podría observarse en otros lugares de la cueva y momentos del día en los que únicamente se encuentren agregadas las hembras.

Interacción con las crías

Que la hembra lama constantemente a la cría puede tener como consecuencia 1) la estimulación en la cría para buscar el pezón (Nowak et al. 2000) y la activación del sistema digestivo (Swaisgood et al. 2003; Nowak 2006); 2) el reconocimiento: debido a la característica altruista del vampiro común de regurgitar sangre a los juveniles o a aquellos individuos que no encontraron alimento. Wilkinson (1986) sugiere que las hembras acicalan a su propia cría para facilitar el reconocimiento olfativo al marcarla con su propia saliva, además de percatarse así si el estómago de la cría está vacío al sentir directamente su abdomen; 3) una reducción en la carga parasitaria: pruebas experimentales en ungulados demuestran que si se restringe el acicalamiento de la madre, la carga parasitaria en la cría aumenta (Mooring et al. 1996), impactando en el desarrollo de la cría. Esto también se ha demostrado en murciélagos (McLean & Speakman 1997); o 4) el reforzamiento de la respuesta que la madre tiene hacia las diferentes señales que emite el neonato (Fleming et al. 1999).

Wilkinson (1986) reportó en el murciélago vampiro común (*Desmodus rotundus*) una correlación positiva, aunque no significativa, entre el tiempo utilizado en autoacicalarse y ser acicalado, y una correlación positiva entre el parentesco y el tiempo que pasaron los individuos acicalándose uno a otro (Wilkinson 1986). Esto sugiere que tienen una función diferente: la primera por cuestiones de higiene y la segunda como una función social (Wilkinson 1986; Kerth et al. 2003), como es bien conocido en otros mamíferos como los primates. En este estudio, las hembras de *L. yerbabuena* no se observaron frecuentemente ni acicalándose ni acicalando a otros adultos, pero sí acicalando a la cría que alimentaron; por lo tanto, es posible suponer que sí hay cierto tipo de reconocimiento, incluso por parentesco, pues el interés en esta función social sería más probable entre individuos emparentados como una madre y su cría. Por lo tanto valdría la pena confirmarlo con análisis genético.

En un estudio en *Plecotus auritus* (McLean & Speakman 1997) y *Pipistrellus pipistrellus* (Hughes et al. 1990) se encontró que en el 100% de las observaciones las crías estuvieron en el pezón de la madre por los primeros 3-5 días, y cerca de los 30 días no se observó ninguna cría con su madre (*P. pipistrellus*) o únicamente el 5% (*P. auritus*). Lo anterior sugiere la posibilidad de cuidado maternal en la forma de alimentación de una cría que no es la propia incrementaría con la edad de la cría (Jones 2000), pues es cuando ésta ya no está la mayor parte del tiempo con su madre. Alimentar a una cría que no es la propia es una conducta poco común en los murciélagos, donde la mayoría de las especies son selectivas y alimentan exclusivamente a su progenie (Jones 2000).

Conducta de las crías

Por otra parte se observó que las crías abren la boca sólo cuando la hembra está cerca o una vez que ésta ya aterrizó en la agrupación, lo que sugiere que podrían estar vocalizando. Es posible que las crías estén llamando o incluso respondiendo a las vocalizaciones emitidas por la hembra; Liu y colaboradores (2007) sugieren que el reconocimiento auditivo madre-cría es bidireccional.

Si este es el caso, llama la atención cómo las crías pueden reconocer a la madre dado que lo hacen 1) a los pocos días de nacidas y 2) dentro de un ambiente tan ruidoso. Hay animales que reconocen el llamado de su madre y claramente lo diferencian de otras hembras desde etapas muy tempranas, como se demostró recientemente en el gato doméstico: las crías responden a un tipo de vocalización de su madre que ésta sólo emite al estar dentro del nido (Szenczi et al. 2016). Por otra parte, es posible que las crías empiecen su proceso de aprendizaje de la voz de la madre durante la etapa prenatal (Sleigh et al. 1996), como sucede en humanos (Partanen et al., 2013) y en aves (Colombelli-Négrel et al. 2014).

En cuanto a los retos de comunicarse en ambientes ruidosos, esto podría explicarse a través del Efecto de la Fiesta de Cocktail: el fenómeno observado en algunos animales donde los individuos logran escuchar selectivamente a uno o algunos conspecíficos de entre muchos en un ambiente ruidoso, tal y como ocurre entre las personas que conversan en medio de decenas o cientos de invitados a una fiesta de Cocktail. Un buen ejemplo de tal efecto es el del pingüino rey (*Aptenodytes patagonicus*). Debido a que estas aves no forman nidos sino que se agrupan en colonias de miles de individuos, las crías que pretenden recibir alimento tienen que ser capaces de reconocer a sus padres sólo a través de señales vocales en medio de un ambiente altamente ruidoso e incluso a grandes distancias (Aubin & Jouventin 1998).

Con base en el registro y análisis de la conducta de hembras y crías de *L. yerbabuena* en vida libre es evidente que las hembras utilizan pistas multisensoriales para localizar y reconocer a su cría. Uno de ellos posiblemente sea el olfato, así que en la segunda parte de esta tesis se probó experimentalmente el uso de este sentido para el reconocimiento madre-cría.

CAPÍTULO II. Reconocimiento olfativo

El objetivo de este capítulo fue probar si las hembras de *L. yerbabuena* reconocen a su cría a través de señales olfativas. Esto se realizó en condiciones de semi-cautiverio, dentro de un refugio de invierno que funge como cueva de maternidad en el estado de Guerrero. Utilizando un laberinto en forma de “Y”, en uno de los brazos se colocó el olor de la cría de la hembra en prueba y en el otro el olor de una cría ajena.

Metodología

Fecha y sitio de estudio

Fecha. Los experimentos de elección se realizaron durante octubre y diciembre del 2014, y en diciembre del 2015.

Sitio. Grutas de Juxtlahuaca, Colotlipa, Guerrero en México. Las Grutas se localizan 59km al sureste de Chilpancingo, 5km al noreste del poblado de Colotlipa en el Municipio de Quechultenango (Figura 7).



Figura 7. Localización de la cueva de maternidad en el Parque Natural Grutas de Juxtlahuaca.

Clima. De acuerdo con la clasificación de Köppen de 1948, la región presenta un clima templado con invierno seco (tipo Cw) con una precipitación anual de 600–1200mm y una temperatura media anual de 18°C a 22°C. La época de lluvias es de mayo a septiembre y la época de secas de octubre a marzo.

Diversidad. De acuerdo con la clasificación de Rzedowski (2006) el tipo de vegetación corresponde a un bosque tropical subcaducifolio en el cual especies vegetales como el coquito (*Pseudobombax ellipticum*), el cazahuate (*Ipomea arborescens*) y el anacahuite (*Cordia morelosana*) son comunes en la región. Por otra parte, dentro de la cueva habitan 6 especies de murciélagos: *Leptonycteris yerbabuena*, *Glossophaga soricina*, *Desmodus rotundus*, *Natalus stramineus*, *Pteronotus parnelli* y *Mormoops megalophylla*.

Descripción de la cueva y época y uso por los murciélagos. Esta cueva se caracteriza por ser la única en México que tiene acceso restringido a través de una puerta de herrería. La entrada tiene aproximadamente 4m de alto por 2m de ancho. Después de aproximadamente 150m de la entrada hay una bifurcación del túnel de la cueva y hacia el lado izquierdo inicia el *Salón del Infierno*. Éste se caracteriza por tener tanto una humedad alta (cerca del 90%) como una temperatura elevada (~37°C). Esta sección de la cueva es utilizada exclusivamente por *L. yerbabuena*. Como en la Cueva del Pinacate, la Gruta es también un refugio de maternidad para la especie, pues las hembras preñadas llegan a esta cueva a finales del mes de octubre para dar a luz. A finales de febrero hembras y juveniles dejan la cueva.

Captura de individuos

Se colectaron 34 parejas de hembra-cría en sitios accesibles de la cueva, dentro del llamado *Salón del Infierno*. Las hembras capturadas estaban lactando y las crías que estaban prendidas del pezón de la hembra fueron consideradas como propias. El procedimiento de colecta fue el siguiente: A las 18:00h se ingresó a la cueva para encontrar a las madres con su cría. Las parejas se capturaron con red de golpeo e inmediatamente después de sacarlas de la red se le tomó una muestra de olor a la cría. Para obtener esta muestra primero se tomó un algodón con pinzas de disección y se frotó 5 veces en la cabeza, 5 veces en el abdomen y 5 veces en los genitales y luego se guardó el algodón en una bolsa de plástico con cierre. Una vez colectada la muestra, la pareja madre-cría se colocó dentro de un saco de tela limpio y numerado. Al llegar al sitio donde conducíamos los experimentos, aproximadamente a las 22:00h, las hembras eran separadas de las crías, dejando cada cría dentro del saco de tela y colocando el saco dentro de una caja con placas térmicas para mantener una temperatura de

~36°C. Las hembras se mantuvieron en otro cuarto a temperatura ambiente, dentro de sacos individuales, y fueron seleccionadas al azar para la prueba experimental.

Los experimentos comenzaron a las 00:00h y al terminar la prueba de cada hembra inmediatamente se le ofreció 5ml de jugo de mango y, posteriormente, la reunimos con su cría. Al terminar los experimentos (aproximadamente a las 04:00h), todos los individuos colectados en ese día fueron liberados a la entrada de la cueva, asegurando previamente que la cría estuviera firmemente sujeta al pezón de la hembra.

Prueba del laberinto en forma de "Y"

En una arena de acrílico transparente de 5mm de grosor en forma de "Y" (con el techo de malla transparente y de 40cm cada brazo X 15cm de ancho y 15cm de alto) (Figura 8) se realizó una prueba doble-ciego para la identificación del olor de la cría por parte de la hembra. Este diseño experimental se basó y modificó ligeramente del utilizado previamente por Gustin y McCracken (1987) para probar experimentalmente en hembras del murciélago *Tadarida brasiliensis* el reconocimiento olfativo entre el olor de su cría y el de una ajena.

Previo a cada prueba individual en la arena, ésta se limpió con toallas de papel y alcohol al 90%, a fin de eliminar olores previos. Una vez evaporado el alcohol, empezó la fase de habituación con el fin de permitir al murciélago reconocer la arena y disminuir el riesgo de que no se moviera y no respondiera a la prueba por ser un ambiente novedoso y desconocido. La hembra se colocó en la base de la "Y" y se mantenía hacia la malla con la mano hasta que el animal se resistiera poco o nada al investigador. A continuación se dejó a la hembra explorar la arena sin registrar su conducta durante 10 minutos como parte de su proceso de habituación. Enseguida se sacó a la hembra para limpiar nuevamente la arena con alcohol y eliminar cualquier pista olfativa que ella hubiera dejado durante la habituación (por ejemplo, orina).

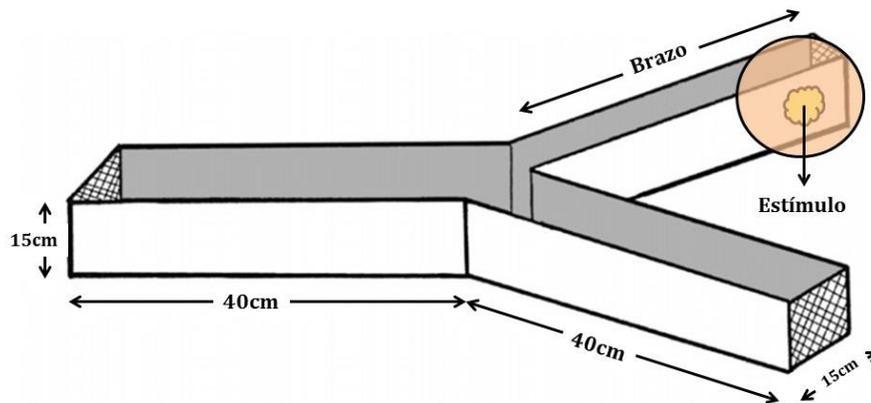


Figura 8. Diagrama de la arena en forma de "Y" que se utilizó para este estudio. En sombra anaranjada se muestra el área que se consideró como "cerca del estímulo". Ilustración modificada de Bloss et al. (2002).

Durante la fase experimental de la prueba, en uno de los brazos de la arena estaba colgado el algodón con el olor de su cría, y en el otro lado un algodón colgado con el olor de una cría ajena. La asignación del lado en el que se colocaba el algodón con el olor de la cría propia, así como el del algodón con el olor de la cría ajena se eligió aleatoriamente antes del inicio de cada prueba. La parte experimental de la prueba duró 10 minutos, en los que la hembra se desplazaba por la arena mientras un observador (siempre el mismo) anotaba manualmente en qué región de la arena se encontraba cada 30 segundos, así como qué comportamiento realizaba la hembra. Las regiones en las que se dividió la arena fueron: brazo inicial, brazo con el olor de su cría (cría propia = CP), brazo con el olor de una cría ajena (cría ajena = CA), extremo del brazo con el olor de CP, es decir cerca del estímulo, y extremo del brazo con el olor de CA. Simultáneamente, se grabó cada prueba con una cámara SONY HANDYCAM. Cada una de las 34 hembras estuvo una sola vez en la fase de habituación y una sola vez en la fase experimental.

Análisis de datos

Con el programa Solomon Coder (versión 16.06.26) se midió la frecuencia, la latencia (cuyo valor máximo fue de 600 segundos, o 10 minutos) y el tiempo total en el que el cuerpo del murciélago estuvo en un brazo u otro, cerca del estímulo con el olor de CP o cerca del estímulo con el olor de CA, ya sea olfateando, abriendo las alas o autoacicalándose. Para el análisis estadístico se utilizó la prueba de Wilcoxon a fin de conocer si existían diferencias significativas entre la latencia a entrar en el brazo con el olor de CP y la latencia a entrar en el

brazo con el olor de CA; así como entre la latencia a llegar (i.e., tocar, oler o estar al lado) al estímulo con el olor de CP y llegar al estímulo con olor de CA. Lo mismo se realizó con el tiempo que el murciélago pasó dentro cada brazo y tiempo que permaneció cerca del estímulo, es decir, al lado del algodón o en ese extremo del brazo como se muestra en la Figura 8.

Resultados

Como se aprecia en la Tabla 7, la frecuencia de visitas por hembra dentro de cada categoría fue similar. La única categoría incluyente es “visitó alguna vez”, pues contiene a las hembras que sí visitaron alguna vez el brazo y a aquellas que visitaron ambos brazos. Contrario a lo que se esperaba, la exploración más frecuente fue en la que visitan ambos brazos, y no solamente el correcto. Sin embargo, 3 de 25 hembras que ingresaron al brazo con el olor de CA, no continuaron para llegar al estímulo con el olor de CA como sucedió con el brazo con el olor de CP, en el que una vez que entraron llegaron hasta el estímulo. Únicamente 4 hembras no entraron a ninguno de los brazos.

Tabla 7. Tabla de contingencia del tipo de visitas que realizaron las 34 hembras en la arena.

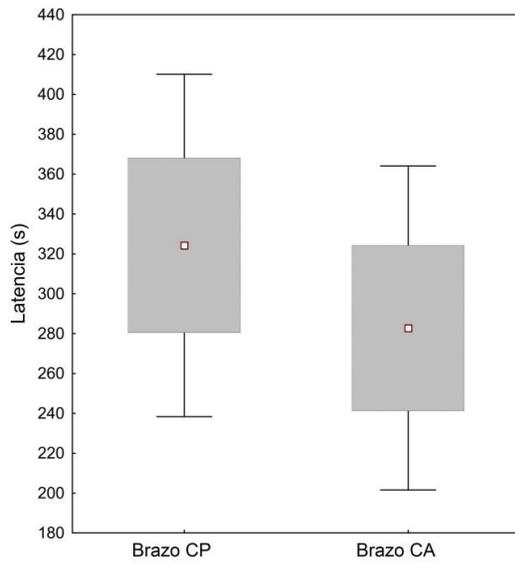
Categoría	Brazo con el olor de CP	Brazo con el olor de CA	Estímulo con el olor de CP	Estímulo con el olor de CA
Visitó alguna vez	22	25	22	22
Visitó únicamente	5	8	7	5
Visitó ambos	17		15	
Visitó primero	14	16	No aplica	
Visitó el brazo, pero no el estímulo	No aplica		0	3
No visitó			4	

La conducta más frecuente que realizaron las hembras dentro de la arena fue olfatear (19.41 ± 16.57 veces), con una frecuencia máxima de 57 veces, que en promedio tuvo una duración total por hembra de 7.76 ± 6.62 ”; es decir, aproximadamente el 1.30% del tiempo pasado dentro de la arena. Además, esta conducta la realizaron también cerca del estímulo, aparentemente oliéndolo.

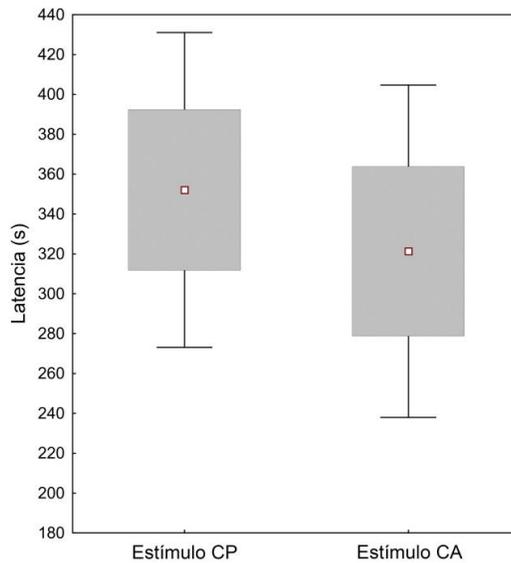
Posteriormente se midió la latencia y la duración del tiempo que las hembras ($n= 30$) pasaron en cada una de las regiones de la arena (Gráfica 8–11), observando que la latencia fue mayor en el brazo con el olor de CP en comparación con el brazo con el olor de CA (Tabla 8). Lo anterior quiere decir que, contrario a lo que se esperaba, los murciélagos tendían a entrar antes al brazo con el olor de CA, permaneciendo un tiempo total mayor en este brazo que en el brazo con el olor de CP. Sin embargo, a través de la prueba Wilcoxon no se encontraron diferencias significativas entre la latencia al entrar al brazo con el olor de CP y la latencia al entrar al brazo con olor de CA ($n= 30$, $Z= 0.617$, $p=0.537$), ni entre la latencia en llegar al estímulo con el olor de CP y la latencia en llegar al estímulo con el olor de CA ($n=29$, $Z=0.465$, $p=0.642$; el valor de n es diferente porque únicamente los pares de datos no iguales son válidos en esta prueba.) Tampoco hubo diferencias significativas entre la duración en el brazo con el olor de CP y la duración en el brazo con el olor de CA ($n=30$, $Z=1.142$, $p=0.254$), ni entre la duración cerca del estímulo con el olor de CP y la duración cerca del estímulo con el olor de CA ($n=29$, $Z=0.919$, $p=0.358$).

Tabla 8. Tiempo promedio \pm DE (en segundos) de latencia y duración de la exploración en cada región de la arena.

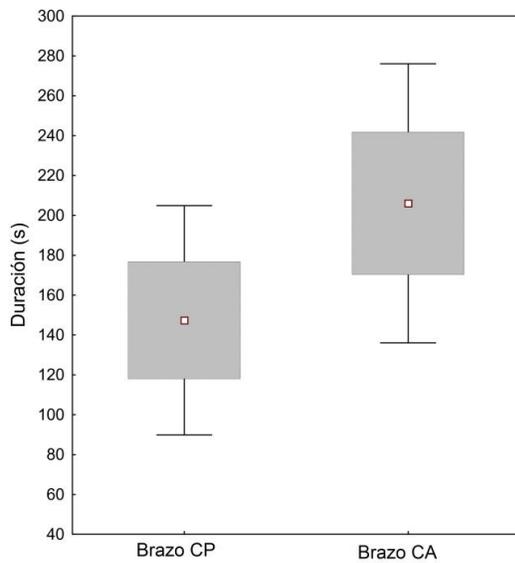
Variable	Brazo con el olor de CP	Brazo con el olor de CA	Estímulo con el olor de CP	Estímulo con el olor de CA
Latencia	318.07 \pm 257.29	282.78 \pm 239.05	352.09 \pm 240.88	321.32 \pm 242.98
Duración	149.01 \pm 160.9	206.08 \pm 211.03	106.42 \pm 141.09	154.98 \pm 199.28



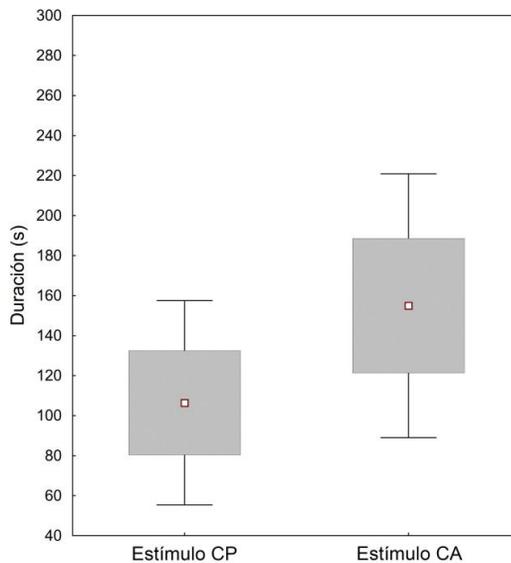
Gráfica 8. Latencia (s) de la hembra (n=30) a entrar al brazo con el olor de su propia cría (CP) y al brazo con el olor de una cría ajena (CA). Para la Gráfica 7-10 la barra superior e inferior indican el valor máximo y mínimo, respectivamente. El recuadro rojo representa la media y el área gris es el 75% CI.



Gráfica 9. Latencia (s) de la hembra (n=30) a explorar de cerca el estímulo con el olor de su propia cría (CP) y el estímulo con el olor de una cría ajena (CA).



Gráfica 10. Duración (s) del tiempo que la hembra (n=30) permaneció en el brazo con el olor de su propia cría (CP) y en el brazo con el olor de una cría ajena (CA).



Gráfica 31. Duración (s) del tiempo la hembra (n=30) permaneció cerca del estímulo con el olor de su propia cría (CP) y del estímulo con el olor de una cría ajena (CA).

Discusión

Los resultados del experimento no son consistentes con la hipótesis planteada inicialmente, la cual proponía que las hembras elegirían primero, y en menor tiempo, el lado con el olor de su propia cría (CP), permaneciendo ahí un mayor tiempo. Una posible explicación de por qué los murciélagos pasaron más tiempo tanto en el brazo con el olor de una cría ajena (CA) como cerca del estímulo con el olor de ésta puede ser que las hembras estaban explorando ese estímulo simplemente por ser novedoso. El que permanezcan oliendo por mayor tiempo el estímulo con el olor CA pudiera ser adaptativo si ante una identidad desconocida o dudosa una mayor y más cercana exploración para adquirir información pudiera facilitar el reconocimiento del individuo, como sucede por ejemplo en cerdos (Horrell & Hodgson 1992) y gatos domésticos (Bánszegi et al. 2017).

Considerando la variedad de actividades en las que los murciélagos utilizan el olfato y su aparente sensibilidad olfativa (Bloss 1999; Bloss et al. 2002), en particular en el caso de los nectarívoros y frugívoros (Thies et al. 1998; Korine & Kalko 2005; Hodgkison et al. 2013), es interesante que en *L. yerbabuena* no se haya podido demostrar experimentalmente que utilizan el olfato para el reconocimiento de su cría. Dado lo anterior, surgen varios puntos a discutir:

Primeramente, las arenas en forma de “Y” ofrecen un paradigma de elección meramente dicotómico. Esto puede resultar problemático debido a que al ingresar a uno u otro brazo no es necesario que el animal esté eligiéndolo porque lo prefiera, sino quizás porque así puede evadir el otro que no le es familiar, o porque le desagrada (Engen 1973). Una metodología alternativa en la que podría ser más clara esta elección sería utilizar una arena con tres o más brazos, en vez de dos.

Por otra parte, este tipo de arena construida en acrílico quizá no sea la opción adecuada para experimentos con murciélagos, principalmente por dos puntos: 1) porque el animal se desplaza a través del techo sujetado a la malla y no volando, como naturalmente lo haría (Wratten 1994; Knörnschild & von Helversen 2008). Lo anterior posiblemente contribuya al estrés en el animal, pues resultaba evidente que cuando no lograban sujetarse de la malla con firmeza, caían al suelo de la arena y con dificultad volvían a trepar a la malla. Aún después del periodo de habituación, las hembras se notaban altamente excitadas, probablemente por estrés, y con dificultades para desempeñarse adecuadamente en la prueba; y 2) el material acrílico podría confundir a los murciélagos, pues tres paredes de la arena (excepto el techo) son totalmente planas, lo que podría asemejar un cuerpo de agua (las

únicas superficies planas que los murciélagos encuentran en la naturaleza). La forma en la que los murciélagos suelen encontrar el agua es a través de la ecolocación. Greif y Siemers (2010) encontraron que murciélagos de tres familias filogenéticas perciben cualquier superficie extendida y eco-acústicamente suave como cuerpo de agua. Por lo tanto, una arena con 3 superficies lisas no parece adecuada para realizar experimentos con murciélagos. Una mejor alternativa sería utilizar una jaula de vuelo, pues es un diseño más apegado a la naturaleza del fenómeno y realizarlo cerca de la entrada de la cueva para disminuir el estrés al encontrarse cerca de un medio familiar para el individuo.

Por otra parte, que no se demostrara el reconocimiento de la cría a través de la elección del brazo con el olor de su propia cría podría estar relacionado con la naturaleza misma del estímulo. En este estudio la muestra con el estímulo olfativo (el olor de la cría) quizá fue demasiado débil como para que la hembra lo detectara pues el tipo de extracción que se realizó fue rozando un algodón sobre la cría y no se utilizó algún medio químico para su fijación y almacenamiento. Además crear una ligera corriente de aire para que el olor circule en dirección al punto de partida parece tener buenos resultados (Boyles & Storm 2007). En murciélagos como *Plecotus auritus* (De Fanis & Jones 1995), *Nycticeus humeralis* (Watkins & Shump 1981), *Pteropus vampyrus* (Newmark 1998) y *Roussetus aegyptiacus* (Kulzer 1961) parece que la identificación final de la cría sí se da a través de pistas olfativas.

Sin embargo, y con relación a lo anterior, hay evidencia de que este tipo de arena funcionó para demostrar la preferencia de olores conocidos, como el de los compañeros de refugio (Bloss et al. 2002), y el de crías (Gustin & McCracken 1987). Puede explicarse principalmente por cuestiones filogenéticas que tienen como consecuencia variación en la respuesta a las siguientes condiciones/variables: 1) pueden ser especies, aunque sean individuos silvestres, más tolerantes a condiciones de cautiverio o semi-cautiverio (Mason et al. 2013), lo que incluye los procesos de captura, manejo y encierro, y por lo tanto su desempeño en este paradigma experimental sería diferente; 2) lo anterior podría estar relacionado con el tiempo de habituación que se le dio a los individuos. Quizá en este estudio el periodo de habituación fue muy corto debido a que la captura, prueba y liberación fueron realizadas en la misma noche. Otra posibilidad es que haya sido muy larga, pues entre más tiempo pasaron en el encierro más parecía aumentar su estrés; y 3) la receptividad/motivación de las hembras podría estar relacionada con su motivación de búsqueda, pues se sabe que factores hormonales, estímulos sensoriales y la experiencia previa de la madre modifican su receptividad (Poindron 2005). Por ejemplo, las hembras de

Pipistrellus pipistrellus responden al olor de su cría sólo cuando son ya mayores de 7 días (De Fanis & Jones 1995). Esto se explica por el cambio, a través del aprendizaje, en las vocalizaciones de la cría. Si las vocalizaciones son indicadores poco certeros para reconocer a su cría conforme ésta crece, entonces las hembras podrían estar utilizando también otras pistas, como las olfativas, que posiblemente cambian poco o más lentamente. Sin embargo, animales como los bóvidos utilizan y aprenden el olor de su cría incluso pocas horas después del nacimiento (Nowak et al. 2011).

Discusión General y Conclusión

A pesar de que en semi-cautiverio no se pudo demostrar que las hembras reconocen a su cría a través de pistas olfativas, los resultados del capítulo 1 en vida libre sugieren que las hembras sí están olfateando a la cría y que, además, ocurre algún tipo de reconocimiento pues es muy evidente que la hembra desde que aterriza se mueve en dirección a la cría que termina aceptando en el pezón. Aun así, son necesarios otro tipo de experimentos para conocer qué tipo de señales son las que utilizan las hembras para llevar a cabo este tipo de reconocimiento.

Como ya se discutió, las condiciones de la prueba experimental en semi-cautiverio pudieron no haber sido las ideales. Los resultados no permiten concluir que las hembras sí estén o no utilizando el olfato para identificar a sus crías. Para esto valdría la pena agregar métodos más precisos como hacer análisis de muestras de olor con cromatografía de gases para así aislar los compuestos químicos y presentárselos a la hembra, y también para ver si la mezcla de compuestos químicos del olor de la cría es similar al de la hembra.

Por otra parte, la arena en forma de "Y" ya es una prueba algo anticuada, por lo que para pruebas futuras recomendaría utilizarlo de una manera más comparable a la situación natural en la que viven los animales, como por ejemplo en una jaula de vuelo, la cual incluye diferentes caminos (no es dicotómico) en los que el animal puede volar libremente y en los que no encontraría conflicto por la presencia de superficies planas.

A pesar de que este estudio en su mayoría es descriptivo, muestra elementos importantes sobre la vida colonial de *L. yerbabuena* tales como la dinámica de las agrupaciones, la temperatura relacionada y la conducta de las crías dentro de la agrupación cuando las hembras están fuera de la cueva alimentándose. Lo anterior ofrece pistas que nos permiten especular sobre su fisiología y su comunicación social, por lo que valdría la pena continuar estudiando este sistema en trabajos futuros.

Finalmente, es claro que los animales silvestres que se encuentran en situaciones de cautiverio, sobre todo los mamíferos, presentan conductas que no siempre corresponden con las observadas bajo condiciones de libertad. Por lo tanto, estudios con animales en situaciones de vida libre podrían ofrecer datos más relevantes si queremos desenmascarar aspectos más detallados de la vida social de los mamíferos.

Experimentos pendientes e ideas emergentes

Me gustaría realizar el análisis genético correspondiente de hembras con la cría que lleva en el pezón para probar que alimenta a su cría, para tener evidencia de que sí alimentan a su cría y, entonces, debe haber un mecanismo de reconcomiendo. En cuanto a la conducta en vida libre, me gustaría saber en qué sitio de la cueva un grupo se congregan por noches subsecuentes y si es que son los mismos individuos los que se agrupan. Para esto, marcaría a las crías de una agrupación pequeña y si es posible también a las hembras para observar dónde y quiénes se agrupan. Así mismo, pienso que medir el tamaño de las crías de una agrupación podría ser útil para probar si hay diferencia entre aquellas del centro y las de la periferia, y esto podría sugerir que posiblemente haya competencia por el sitio en dónde la cría espera a su madre.

En cuanto al reconocimiento madre-cría, y con base en lo observado en vida libre, me gustaría saber si las hembras de *L. yerbabuena* reconocen las vocalizaciones de su cría, y si es así desde qué etapa lo hacen. Al igual, me surge la pregunta de si las crías son capaces de reconocer los llamados de su madre y si es así, si este aprendizaje comienza desde el periodo prenatal. Además sería interesante saber si el reconocimiento va más allá de los sentidos, por lo que me surgen dos preguntas: *¿los genes del complejo mayor de histocompatibilidad (MHC) están involucrados en el reconocimiento madre-cría?* y *¿el murciélago *L. yerbabuena* utiliza el órgano vomeronasal para conocer su entorno?*

Literatura

Acharya KK, Roy A, Krishna A. 1998. Relative role of olfactory cues and certain non-olfactory factors in foraging of fruit-eating bats. *Behavioural Processes* **44**:59–64.

Altmann J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* **49**:227–266.

Altringham JD. 2011. *Bats: From Evolution to Conservation*. Segunda Ed. Oxford University Press, Nueva York, EUA.

Alvarez A, Velando A. 2012. Benefits and costs of parental care. En N. J. Royle, P. T. Smiseth, y M. Kölliker, editores. *The Evolution of Parental Care*. Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 40–61.

Arita HT. 1991. Spatial segregation in long-nosed bats, *Leptonycteris nivalis* and *Leptonycteris curasoae*, in Mexico. *American Society of Mammalogists* **71**:706–714.

Arita HT, Humphrey SR. 1988. Revisión taxonómica de los murciélagos magueyeros del Género *Leptonycteris* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Acta Zoologica Mexicana* **29**:1–60.

Aubin T, Jouventin P. 1998. Cocktail-party effect in king penguin colonies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **265**:1665–1673.

Avila-Flores R, Medellín RA. 2004. Ecological, taxonomic, and physiological correlates of cave use by mexican bats. *Journal of Mammalogy* **85**:675–687.

Balcome JP, McCracken GF. 1992. Vocal recognition in mexican free-tailed bats: do pups recognize mothers? *Animal Behaviour* **43**:79–87.

Balshine S. 2012. Patterns of parental care in vertebrates. En N. J. Royle, P. T. Smiseth, y M. Kölliker, editores. *The Evolution of Parental Care*. Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 62–80.

Bánszegi O, Jacinto E, Urrutia A, Szenczi P, Hudson R. 2017. Can but don't: olfactory discrimination between own and alien offspring in the domestic cat. *Animal Cognition*. En prensa.

Barclay RMR. 1994. Constraints on reproduction by flying vertebrates: energy and calcium. *The American Naturalist* **144**:1021–1031.

Batcon.org. 2015. 1331 and counting. *Bat Conservation International* 34:16. Austin, EUA.
<http://www.batcon.org/resources/media-education/bats-magazine/bat_article/1506>
Consultado el 16 de Abril del 2017.

Bautista Ortega A, Reyes Meza V, Rödel H, Hudson R. 2014. Desarrollo de diferencias individuales conductuales en mamíferos: influencia de los hermanos. En M. Martínez-Gómez, R. A. Lucio, y J. Rodríguez-Antolin, editores. *Biología del Comportamiento: Aportaciones desde la Fisiología*. Universidad Autónoma de Tlaxcala, Tlaxcala, México, pp. 159–170.

Berger-Tal O, Blumstein DT, Carroll S, Fisher RN, Mesnick SL, Owen MA, Saltz D, St. Claire CC, Swaisgood RR. 2015. A systematic survey of the integration of animal behavior into conservation. *Conservation Biology* 30:744–753.

Bloss J. 1999. Olfaction and the use of chemical signals in bats. *Acta Chiropterologica* 1:31–45.

Bloss J, Acree TE, Bloss JM, Hood WR, Kunz TH. 2002. Potential use of chemical cues for colony-mate recognition in the big brown bat, *Eptesicus fuscus*. *Journal of Chemical Ecology* 28:819–34.

Bohn KM, Moss CF, Wilkinson GS. 2009. Pup guarding by greater spear-nosed bats. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63:1693–1703.

Bohn KM, Wilkinson GS, Moss CF. 2007. Discrimination of infant isolation calls by female greater spear-nosed bats, *Phyllostomus hastatus*. *Animal Behaviour* 73:423–432.

Boyles JG, Storm JJ. 2007. Avoidance of predator chemical cues by bats: an experimental assessment. *Behaviour* 144:1019–1032.

Brennan PA, Kendrick KM. 2006. Mammalian social odours: attraction and individual recognition. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 361:2061–2078.

Brunet AK, Medellín RA. 2001. The species–area relationship in bat assemblages of tropical caves. *Journal of Mammalogy* 82:1114–1122.

Caldelas I, González B, Montúfar-Chaveznava R, Hudson R. 2008. Endogenous clock gene expression in the suprachiasmatic nuclei of previsual newborn rabbits is entrained by nursing. *Developmental Neurobiology* 69:47–59.

Carpenter RE, Graham JB. 1967. Physiological responses to temperature in the long-nosed bat, *Leptonycteris sanborni*. *Comparative Biochemistry and Physiology* **22**:709–722.

Carter GG, Wilkinson GS. 2013. Cooperation and conflict in the social lives of bats. En R. A. Adams y S. C. Pedersen, editores. *Bat Evolution, Ecology, and Conservation*. Springer, Nueva York, EUA, pp. 225–242.

Ceballos G, Fleming TH, Chávez C, Nassar JM. 1997. Population dynamics of *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Jalisco, Mexico. *Journal of Mammalogy* **78**:1220–1230.

Clutton-Brock TH. 1991. *The Evolution of Parental Care*. Princeton University Press, Nueva Jersey, EUA.

Colombelli-Négrel D, Hauber ME, Kleindorfer S. 2014. Prenatal learning in an Australian songbird: habituation and individual discrimination in superb fairy-wren embryos. *Proceedings of the Royal Society B* **218**:1–7.

Cockrum LE. 1991. Seasonal distribution of northwestern populations of the long-nosed bats, *Leptonycteris sanborni*, famiiy Phyllostomidae. *Anales del Instituto de Biología. Serie Zoología* **62**:181–202. México.

Cole FR, Wilson DE. 2006. *Leptonycteris yerbabuena*. *Mammalian Species* **797**:1–7.

Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). 2017. Reserva del Pinacate y Gran Desierto de Altar <<http://elpinacate.conanp.gob.mx/>> Consultado el 16 de Abril del 2017.

Davis R. 1970. Carrying of young by flying female North American bats. *American Midland Naturalist* **83**:186–196.

De Fanis E, Jones G. 1995. The role of odour in the discrimination of conspecifics by Pipistrelle bats. *Animal Behaviour* **49**:835–839.

Dechmann DKN, Safi K. 2005. Studying communication in bats. *Cognition, Brain, Behavior* **9**:479–496.

Dwyer PD. 1971. Temperature regulation and cave-dwelling in bats: an evolutionary perspective. *Mammalia* **35**:424–455.

Engen T. 1973. The sense of smell. *Annual Review of Psychology* **24**:187–206.

Fleming AS, O'Day DH, Kraemer GW. 1999. Neurobiology of mother-infant interactions: experience and central nervous system plasticity across development and generations. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* **23**:673–685.

Fleming T, Nelson A, Dalton V. 1998. Roosting behavior of the lesser long-nosed bat, *Leptonycteris curasoae*. *Journal of Mammalogy* **79**:147–155.

Fleming TH, Nuñez RA, Sternberg L da SL. 1993. Seasonal changes in the diets of migrant and non-migrant nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope analysis. *Oecologia* **94**:72–75.

Galindo C, Sanchez A, Quijano RH, Herrera LG. 2004. Population dynamics of a resident colony of *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera : Phyllostomidae) in central Mexico. *Biotropica* **36**:382–391.

Gaston AJ. 1978. The evolution of group territorial behavior and cooperative breeding. *The American Naturalist* **112**:1091–1100.

Gelfand D, McCracken G. 1986. Individual variation in the isolation calls of mexican free-tailed bat pups (*Tadarida brasiliensis mexicana*). *Animal Behaviour* **34**:1078–1086.

Gittleman JL, Thompson D. 1988. Energy allocation in mammalian reproduction. *American Zoology* **28**:863–875.

Greenbaum IF, Phillips CJ. 1974. Comparative anatomy and general histology of tongues of long-nosed bats (*Leptonycteris sanborni* and *L. nivalis*) with reference to infestation of oral mites. *Journal of Mammalogy* **55**:489–504.

Greenwood PJ. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* **28**:1140–1162.

Greif S, Siemers BM. 2010. Innate recognition of water bodies in echolocating bats. *Nature Communications* **1**:1–6.

Gustin M, McCracken GF. 1987. Scent recognition between females and pups in the bat *Tadarida brasiliensis mexicana*. *Animal Behaviour* **35**:13–19.

- Hayward BJ, Cockrum LE. 1971. The natural history of the western long-nosed bat, *Leptonycteris sanborni*. Western New Mexico University Research in Science **1**:75–123.
- Hernández-Mijangos LA, Horváth A, Pérez Canales R. 2009. Observations on female bats transporting non-volant juveniles during flight. Chiroptera Neotropical **15**:472–476.
- Herreid CF. 1963. Temperature regulation of mexican free-tailed bats in cave habitats. Journal of Mammalogy **44**:560–573.
- Herreid CF. 1967. Temperature regulation, temperarure preference and tolerance, and metabolism of young and adult free-tailed bats. Physiological Zoology **40**:1–22.
- Hevly RH. 1979. Dietary habits of two nectar and pollen feeding bats in Southern Arizona and Northern Mexico. Journal of the Arizona-Nevada Academy of Science **14**:13–18.
- Hodgkison R, Ayasse M, Häberlein C, Schulz S, Zubaid A, Mustapha WAW, Kunz TH, Kalko EK V. 2013. Fruit bats and bat fruits: the evolution of fruit scent in relation to the foraging behaviour of bats in the New and Old World tropics. Functional Ecology **27**:1075–1084.
- Hodgkison R, Ayasse M, Kalko EK V., Häberlein C, Schulz S, Mustapha WAW, Zubaid A, Kunz TH. 2007. Chemical ecology of fruit bat foraging behavior in relation to the fruit odors of two species of paleotropical bat-dispersed figs (*Ficus hispida* and *Ficus scortechinii*). Journal of Chemical Ecology **33**:2097–2110.
- Hoffmeister DF. 1957. Review of the long-nosed bats of the genus *Leptonycteris*. Journal of Mammalogy **38**:454-461.
- Holmes WG, Sherman PW. 1983. Animal relations: kin recognition in animals. American Scientist **71**:46–55.
- Horrell I, Bennett J. 1981. Disruption of teat preferences and retardation of growth following cross-fostering of 1-week-old pigs. Animal Production **33**:99–106.
- Horrell I, Hodgson J. 1992. The identification by sows of their own piglets and the presence of intruders. Applied Animal Behaviour Science **33**:319–327.
- Howell DJ. 1980. Adaptive variation in diets of desert bats has implications for evolution of feeding strategies. American Society of Mammalogists **61**:730–733.

Howell DJ, Hodgkin N. 1976. Feeding adaptations in the hairs and tongues of nectar-feeding bats. *Journal of Morphology* **148**:329–339.

Hughes PM, Speakman JR, Jones G, Racey PA. 1990. Suckling behavior in the Pipistrelle bat (*Pipistrellus pipistrellus*). *Journal of Zoology* **219**:665–670.

International Union for Conservation of Nature and Natural Resources (IUCN). Versión 2016-3. <www.iucnredlist.org>. Consultado el **16 de Abril del 2017**.

Jenness R, Studier EH. 1976. Lactation and milk. En R. J. Baker, J. Knox Jones, y D. Carter, editores. *Biology of Bats of the New World Family Phyllostomidae*. Texas Tech University Press, Texas, EUA, pp. 201–218.

Jones G. 2000. The ontogeny of behavior in bats: a functional perspective. En R. A. Adams y S. C. Pedersen, editores. *Ontogeny, Functional Ecology and Evolution of Bats*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 362–392.

Kerth G, Almasi B, Ribí N, Thiel D, Lüpold S. 2003. Social interactions among wild female Bechstein's bats (*Myotis bechsteini*) living in a maternity colony. *Acta Ethologica* **5**:107–114.

Knörnschild M, von Helversen O. 2008. Nonmutual vocal mother–pup recognition in the greater sac-winged bat. *Animal Behaviour* **76**:1001–1009.

Knowles SCL, Nakagawa S, Sheldon BC. 2009. Elevated reproductive effort increases blood parasitaemia and decreases immune function in birds: a meta-regression approach. *Functional Ecology* **23**:405–415.

Koehler CE, Barclay RMR. 2000. Post-natal growth and breeding biology of the hoary bat (*Lasiurus cinereus*). *Journal of Mammalogy* **81**:234–244.

Kokko H, Johnstone RA, Clutton-Brock TH. 2001. The evolution of cooperative breeding through group augmentation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **268**:187–196.

Korine C, Kalko EK V. 2005. Fruit detection and discrimination by small fruit-eating bats (Phyllostomidae): echolocation call design and olfaction. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **59**:12–23.

Kulzer E. 1961. Über die Biologie der Nil-Flug-Hunder (*Rousettus aegyptiacus*). *Natur und Volk* **91**:218–228.

Kunz TH, Hood WR. 1997. Parental care and postnatal growth in the Chiroptera. En E. G. Crichton y P. H. Krutzsch, editores. *The Reproductive Biology of Bats*. London Academic Press, Londres, UK, pp. 415–468.

Kurta A, Kunz TH. 1987. Size of bats at birth and maternal investment during pregnancy. *Symposia of the Zoological Society of London* **57**:79–106.

Ladle RJ, Firmino JVL, Malhado ACM, Rodríguez-Durán A. 2012. Unexplored diversity and conservation potential of neotropical hot caves. *Conservation Biology* **26**:978–982.

Laska M. 1990. Olfactory discrimination ability in short-tailed fruit bat, *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomatidae). *Journal of Chemical Ecology* **16**:3291–3299.

Lehner PN. 1979. *Handbook of Ethologica Methods*. Segunda Ed. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Leon M, Coopersmith R, Beasley LJ, Sullivan RM. 1990. Thermal aspects of parenting. Páginas 400–415 en N. A. Krasnegor y R. S. Bridges, editores. *Mammalian Parenting. Biochemical, Neurobiological, and Behavioral Determinants*. Oxford University Press, Oxford, UK.

Lewis SE. 1995. Roost fidelity of bats: a review. *Journal of Mammalogy* **76**:481–496

Liu Y, Feng J, Jiang YL, Wu L, Sun KP. 2007. Vocalization development of greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum* (Rhinolophidae, Chiroptera). *Folia Zoololgy* **56**:126–136.

Lott DF. 1975. Reflections: protestations of a field person. *BioScience* **25**:328.

Loughry WJ, McCracken G. 1991. Factors influencing female-pup scent recognition in mexican free-tailed bats. *Journal of Mammalogy* **72**:624–626.

Marshall LG, Blake C. 2009. *Land of the Black Volcanoes and White Sands: The Pinacate and Gran Desierto de Altar Biosphere Reserve*. Environmental Education Exchange, EUA.

Martínez L, Villa-R B. 1940. Segunda contribución al conocimiento de los murciélagos mexicanos. Páginas 291–361. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México*. Guerrero, México.

Martínez M, Cervantes FA, Hortelano Y. 2014. Crecimiento postnatal y desarrollo del vuelo en el murciélago *Leptonycteris yerbabuenae* en Chiapas, México. *Therya* **5**:303–322.

Mason G, Burn CC, Dallaire JA, Kroshko J, McDonald Kinkaid H, Jeschke JM. 2013. Plastic animals in cages: behavioural flexibility and responses to captivity. *Animal Behaviour* **85**:1113–1126.

Matsumura S. 1981. Mother-infant communication in a horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum nippon*): vocal communication in three-week-old infants. *Journal of Mammalogy* **62**:20–28.

McCracken G. 1993. Locational memory and female pup-reunions in mexican free-tailed bat maternity colonies. *Animal Behaviour* **45**:811–813.

McCracken GF, Bradbury JW. 1981. Social organization and kinship in the polygynous *Phyllostomus hastatus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **8**:11–34.

McCracken GF, Gustin M. 1991. Nursing behavior in mexican free-tailed bat maternity cave. *Ethology* **89**:305–321.

McLean JA, Speakman JR. 1997. Non-nutritional maternal support in the brown long-eared bat. *Animal Behaviour* **54**:1193–204.

McNab BK. 1969. The economics of temperature regulation in neotropical bats. *Comparative Biochemistry and Physiology* **31**:227–268.

McNab BK. 1982. Evolutionary alternatives in the physiological ecology of bats. En T. H. Kunz, editor. *Ecology of Bats*. Springer US, Nueva York, EUA, pp. 151–200.

Meaney MJ. 2001. Maternal care, gene expression, and the transmission of individual differences in stress reactivity across generations. *Annual Review of Neuroscience* **24**:1161–1192.

Medellin RA, Torres Knoop L. 2012. Evaluación de riesgo de extinción de *Leptonycteris yerbabuenae* de acuerdo al numeral 5.7 de la NOM-059-SEMARNAT-2010. MER *Leptonycteris yerbabuenae*. Ciudad de México, México.

Millar JS. 1977. Adaptive features of mammalian reproduction. *Evolution* **31**:370–386.

Montúfar-Chaveznava R, Hernández-Campos O, Hudson R, Caldelas I. 2012. Differential maturation of the molecular clockwork in olfactory bulb and suprachiasmatic nucleus of the rabbit. *Neuroscience* **207**:198–207.

Mooring MS, McKenzie AA, Hart BL. 1996. Grooming in impala: role of oral grooming in removal of ticks and effects of ticks in increasing grooming rate. *Physiology and Behavior* **59**:965–971.

Muñoz-Romo M, Burgos J, Kunz T. 2011. Smearing behaviour of male *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera) and female responses to the odour of dorsal patches. *Behaviour* **148**:461–483.

Nassar JM, Salazar MV, Quintero A, Stoner KE, Gómez M, Cabrera A, Jaffé K. 2008. Seasonal sebaceous patch in the nectar-feeding bats *Leptonycteris curasoae* and *L. yerbabuena* (Phyllostomidae: Glossophaginae): phenological, histological, and preliminary chemical characterization. *Zoology* **111**:363–376.

Newmark J. 1998. Tesis. Isolation calls of young *Pteropus vampyrus* facilitate mother-infant reunions (Chiroptera: Pteropodidae). Boston University, Nueva York, EUA.

Nowak R. 2006. Suckling, milk, and the development of preferences toward maternal cues by neonates: from early learning to filial attachment? *Advances in the Study of Behavior* **36**:1–58.

Nowak R, Keller M, Lévy F. 2011. Mother-young relationships in sheep: a model for a multidisciplinary approach of the study of attachment in mammals. *Journal of Neuroendocrinology* **23**:1042–1053.

Nowak R, Porter RH, Lévy F, Orgeur P, Schaal B. 2000. Role of mother-young interactions in the survival of offspring in domestic mammals. *Reviews of Reproduction* **5**:153–163.

Oftedal OT, Iverson SJ. 1995. Comparative analysis of non-human milk. A phylogenetic variation in the gross composition of milks. En R. G. Jenson, editor. *Handbook of Milk Composition*. Academic Press., San Diego, EUA, pp. 749–789.

Packer C, Lewis S, Pusey A. 1992. A comparative analysis of non-offspring nursing. *Animal Behaviour* **43**:265–281.

Partanen E, Kujala T, Näätänen R, Liitola A, Sambeth A, Huotilainen M. 2013. Learning-induced neural plasticity of speech processing before birth. *PNAS* **110**:15145–15150.

Peel MC, Finlayson BL, McMahon TA. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences* **11**:1633–1644.

Peluc SI, Sillett TS, Rotenberry JT, Ghalambor CK. 2008. Adaptive phenotypic plasticity in an island songbird exposed to a novel predation risk. *Behavioral Ecology* **19**:830–835.

Péter, A. (2011). Solomon Coder: a simple solution for behavior coding (Version beta 16.06.26). Descargado de <http://solomoncoder.com/>

Poindron P. 2005. Mechanisms of activation of maternal behaviour in mammals. *Reproduction Nutrition Development* **45**:341–351.

Popa-Lisseanu AG, Bontadina F, Mora O, Ibáñez C. 2008. Highly structured fission-fusion societies in an aerial-hawking, carnivorous bat. *Animal Behaviour* **75**:471–482.

Porter FL. 1979. Social behavior in the leaf nosed bat, *Carollia perspicillata*. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **49**:406–417.

Ramirez J. 2011. Population genetic structure of the lesser long-nosed bat (*Leptonycteris yerbabuenae*) in Arizona and Mexico. University of Arizona, Arizona, EUA.

Reguera P, Gomendio M. 1999. Predation costs associated with parental care in the golden egg bug *Phyllomorpha laciniata* (Heteroptera: Coreidae). *Behavioral Ecology* **10**:541–544.

Rojas-Martínez A, Godínez-Alvarez H, Valiente-Banuet A, Arizmendi MDC, Sandoval Acevedo O. 2012. Frugivory diet of the lesser long-nosed bat (*Leptonycteris yerbabuenae*), in the Tehuacán Valley of central Mexico. *Therya* **3**:371–380.

Roulin A. 2002. Why do lactating females nurse alien offspring? A review of hypotheses and empirical evidence. *Animal Behaviour* **63**:201–208.

Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. Primera Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Ciudad de México, México.

Safi K, Kerth G. 2003. Secretions of the interaural gland contain information about individuality and colony membership in the Bechstein's bat. *Animal Behaviour* **65**:363–369.

Schneider CA, Rasband WS, Eliceiri KW. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature methods* **9**: 671–675,

Shaffer LR, Formanowicz DR. 1996. A cost of viviparity and parental care in scorpions: reduced sprint speed and behavioural compensation. *Animal Behaviour* **51**:1017–1023.

Simmons LW, Parker GA. 1989. Nuptial feeding in insects: mating effort versus paternal investment. *Ethology* **81**:332–343.

Sleigh MJ, Columbus RF, Lickliter R. 1996. Type of prenatal sensory experience affects prenatal auditory learning in bobwhite quail (*Colinus virginianus*). *Journal of Comparative Psychology* **110**:233–242.

Smiseth PT, Kölliker M, Royle NJ. 2012. What is parental care? En N. J. Royle, P. T. Smiseth y M. Kölliker, editores. *The Evolution of Parental Care*. Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 1–17.

Speakman JR. 2008. The physiological costs of reproduction in small mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **363**:375–398.

Speakman JR, Thomas DW. 2003. Physiological ecology and energetics of bats. En T. H. Kunz y M. B. Fenton, editores. *Bat Ecology*. Chicago University Press, Illinois, EUA, pp. 430–390.

StatSoft I. 2011. STATISTICA (data analysis software system) (Version 10.0). Tulsa, Oklahoma: StatSoft Inc, Descargado de www.statsoft.com

Swaisgood RR, Zhou X, Zhang G, Lindburg DG, Zhang H. 2003. Application of behavioral knowledge to conservation in the giant panda. *International Journal of Comparative Psychology* **16**:65–84.

Szenczi P, Bánszegi O, Urrutia A, Faragó T, Hudson R. 2016. Mother-Offspring recognition in the domestic cat: kittens recognize their own mother's call. *Developmental Psychobiology* **58**:568–577.

Thies W, Kalko EK V., Schnitzler H-U. 1998. The roles of echolocation and olfaction in two neotropical fruit-eating bats, *Carollia perspicillata* and *C. castanea*, feeding on Piper. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **42**:397–409.

Tibbetts EA, Dale J. 2007. Individual recognition: it is good to be different. *Trends in Ecology and Evolution* **22**:529–537.

Trivers RL. 1971. The evolution of reciprocal altruism. *The Quarterly Review of Biology* **46**:35–57.

Trivers RL. 1972. Parental investment and sexual selection. En B. Campbell, editor. *Sexual Selection and The Descent of Man 1871-1971*. Aldine Publishing Company, Illinois, EUA, pp. 136–207.

Trivers RL. 1974. Parent-Offspring conflict. *American Zoology* **14**:249–264.

Trune DR, Slobodchikoff CN. 1977. Position of immatures in Pallid bat clusters: A case of reciprocal altruism? *Journal of Mammalogy* **59**:193–195.

Vaughan TA. 1970. The skeletal system. En W. A. Wimsatt, editor. *Biology of Bats*. Academic Press Inc., Nueva York, EUA, pp. 97–138.

Villalpando Rosaldo JA. 2006. Tesis. Dinámica poblacional de *Leptonycteris yerbabuena* en el centro de México. Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Voigt CC, Caspers B, Speck S. 2005. Bats, bacteria, and bat smell: sex-specific diversity of microbes in a sexually selected scent organ. *Journal of Mammalogy* **86**:745–749.

Voigt CC, Zubaid A, Kunz TH, Kingston T. 2011. Sources of assimilated proteins in Old and New World phytophagous bats. *Biotropica* **43**:108–113.

Watkins LC, Shump KAJ. 1981. Behavior of the evening bat *Nycticeius humeralis* at a nursery roost. *The American Midland Naturalist* **105**:258–268.

West SA, Griffin AS, Gardner A. 2007. Evolutionary explanations for cooperation. *Current Biology* **17**:661–672.

Wilkinson GS. 1986. Social grooming in the common vampire bat, *Desmodus rotundus*. *Animal Behaviour* **34**:1880–1889.

Wilkinson GS, McCracken GF. 1985. On estimating relatedness using genetic markers. *Evolution* **39**:1169–1174.

Willis CKR, Brigham RM. 2004. Roost switching, roost sharing and social cohesion: forest-dwelling big brown bats, *Eptesicus fuscus*, conform to the fission-fusion model. *Animal Behaviour* **68**:495–505.

Willis CKR, Brigham RM. 2007. Social thermoregulation exerts more influence than microclimate on forest roost preferences by a cavity-dwelling bat. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **62**:97–108.

Wilson DE, Reeder DM, editores. 2005. *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographical Reference*. Tercera Ed. John Hopkins University Press, Baltimore, EUA.

Wratten SD, editor. 1994. *Video Techniques in Animal Ecology and Behaviour*. Primera Ed. Springer, Londres, UK.