



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

HETEROTERMIA Y USO DE REFUGIO DEL  
MURCIÉLAGO PESCADOR *MYOTIS VIVESI*

# TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
(BIOLOGIA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

VALERIA BERENICE SALINAS RAMOS

TUTOR PRINCIPAL: DR. LUIS GERARDO HERRERAMONTALVO

COMITÉ TUTOR: DRA. LIVIA SOCORRO LEON PANIAGUA.  
DR. JORGE HUMBERTO VEGA RIVERA.

MÉXICO, D.F.

Abril, 2012



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

HETEROTERMIA Y USO DE REFUGIO DEL  
MURCIÉLAGO PESCADOR *MYOTIS VIVESI*

# TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
(BIOLOGIA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

VALERIA BERENICE SALINAS RAMOS

TUTOR PRINCIPAL: DR. LUIS GERARDO HERRERAMONTALVO

COMITÉ TUTOR: DRA. LIVIA SOCORRO LEON PANIAGUA.  
DR. JORGE HUMBERTO VEGA RIVERA.

MÉXICO, D.F.

Abril, 2012



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

**Presente**

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 16 de enero de 2012, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** de la alumna **SALINAS RAMOS VALERIA BERENICE** con número de cuenta **97257150** con la tesis titulada **"Heterotermia y uso de refugio del murciélago pescador *Myotis vivesi*"**, realizada bajo la dirección del **DR. LUIS GERARDO HERRERA MONTALVO**:

Presidente: DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER  
Vocal: M. EN C. JOSÉ JUAN FLORES MARTÍNEZ  
Secretario: M. EN C. LIVIA SOCORRO LEON PANIAGUA  
Suplente: DR. JORGE ERNESTO SCHONDUBE FRIEDEMOLD  
Suplente: DR. JORGE HUMBERTO VEGA RIVERA

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

**ATENTAMENTE**  
**"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"**  
Cd. Universitaria, D.F., a 20 de marzo de 2012.

**DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA**  
**COORDINADORA DEL PROGRAMA**

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

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

A la Dirección General de Apoyo al Personal Académico (DGAPA-IN201108) como parte del proyecto “Mecanismos de coexistencia entre dos especies insulares: el Murciélago pescador y el Paiño menor”.

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica de la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (IN201108), UNAM.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por otorgarme beca para realizar mis estudios.

A mi tutor principal el Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo por su supervisión y asesoría.

A los miembros del Comité Tutoral la Dra. Livia Socorro León Paniagua y el Dr. Jorge Humberto Vega Rivera, por su apoyo y colaboración durante el desarrollo de la tesis.

## **AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL**

A mi familia: Mari, la Tía, Cecilia, Manolo y Marce por alentarme y por estar siempre conmigo, en las buenas y en las malas. Soy muy afortunada por tenerlos. ¡Los amo!

A Alejandro Zaldívar Riverón a quien admiro y agradezco su amor, compañía, el soportar mis momentos de estrés e histeria y su ayuda en todos los sentidos.

A mi tutor principal el Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo por ser un ejemplo a seguir, por su paciencia, apoyo y confianza.

A los miembros del comité tutorial: Dra. Livia Socorro León Paniagua y Dr. Jorge Humberto Vega Rivera, por su invaluable colaboración durante el desarrollo de mi maestría.

Al Dr. Enrique Martínez Meyer y Dr. José Juan Flores Martínez por su asesoría, disposición y amable ayuda.

Al Dr. Jorge Ernesto Schondube Friedewold por sus valiosas aportaciones.

Al Dr. Dave Jonhston por su apoyo, asesoría, energía y disposición constante.

A Carlos González por su cariño, apoyo y sincera amistad.

A mis compañeros y amigos que colaboraron y aguantaron las salidas a campo, sin su ayuda no hubiera sido posible: Dave Jonhston, José Juan Flores, Gerardo Herrera, Robert Schield, Enrico Castillo, Martha Castillo, Tom Stewart, Alejandro Zaldívar, Aida Otálora Gilberto García, Manuel Espino, Vladimir de Jesús, Sandra Ospina, Mike Jonhston, Raleigh Jonhston, Esteban y Mónica.

A Roció González por su comprensión y auxilio en todos los tramites.

A los murciélagos que sufrieron por nuestra manipulación en campo.

A la Secretaria de Marina-Armada de México por la ayuda brindada durante las salidas a Isla Partida Norte.

A la Estación de Biología del Prescott College en Bahía Kino por el apoyo logístico durante las salidas al campo.

## **DEDICATORIA**

*A mi madre con amor*

# ÍNDICE

<b>LISTA DE FIGURAS</b> .....	1
<b>LISTA DE CUADROS</b> .....	1
<b>RESUMEN</b> .....	4
<b>ABSTRACT</b> .....	6
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	7
<i>Torpor en murciélagos</i> .....	10
<i>Uso de refugio yforrajeo</i> .....	12
<i>Caso de estudio: Myotis vivesi</i> .....	15
<i>Justificación del estudio</i> .....	16
<b>OBJETIVO GENERAL</b> .....	19
<b>OBJETIVOS PARTICULARES</b> .....	19
<b>MÉTODOS</b> .....	19
<i>Descripción del área de estudio</i> .....	19
<i>Definiciones</i> .....	20
<i>Registro de datos</i> .....	21
<i>Análisis de datos</i> .....	26
<i>Torpor</i> .....	26
<i>Uso de refugio</i> .....	26
<i>Forrajeo</i> .....	27
<b>RESULTADOS</b> .....	29
<i>Torpor</i> .....	29
<i>Uso de refugio y distribución durante el forrajeo</i> .....	42

<b>DISCUSIÓN</b> .....	61
<i>Torpor</i> .....	61
<i>Uso de refugio y distribución durante el forrajeo</i> .....	64
<b>CONCLUSIONES</b> .....	68
<b>LITERATURA CITADA</b> .....	70

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Transmisor adherido al lomo de uno de los individuos capturados .... 22
- Figura 2. Mapa de Isla Partida con las estaciones de trabajo (rojo) y las áreas de los refugios (rosa) durante las cuatros visitas realizadas. Primera salida: área de refugios (A), estaciones de trabajo (1, 3, 4, 5, 7, 9, 10). Segunda y cuarta salidas: área de refugios (B, C); sitio del receptor automático (circulo amarillo); estaciones de trabajo frente al refugio (6,8). Tercera salida: área de refugios (C), estaciones de trabajo (1 a 6) ..... 24
- Figura. 3. Registros de la temperatura de la piel ( $T_{piel}$ =triángulo invertido), temperatura del refugio ( $T_r$ =cuadrado y triangulo) y temperatura ambiental ( $T_a$ = círculo) durante 24 horas de tres individuos de *Myotis vivesi* pertenecientes a dos muestreos diferentes. A) hibernación, B) torpor diario durante las primeras horas para salir de este estado durante la tarde, C) normotermo durante el día. La línea discontinua representa la temperatura activa ( $T_{activa}$ ) ..... 35
- Figura. 4. Representación grafica de la correlación entre las diferentes variables: temperatura de la piel ( $T_{piel}$ =circulo), temperatura del refugio 1( $T_{r1}$ =triangulo negro), temperatura del refugio 2 ( $T_{r2}$ =triangulo azul) durante el invierno de 2010 (A), invierno de 2011(B), y en verano (C y D)..... 41
- Figura.5. Localizaciones de los individuos durante la primera (A) y tercera (B) visitas a la Isla Partida Norte (escala en metros)..... 44

Figura.6. Polígono Mínimo Convexo de los datos de los murciélagos radiomarcados durante el mes de mayo: hembra (A), macho (B), todos los dato (C) y el mes de julio (D) (Línea=PMC; azul=Isla Partida Norte; puntos=localizaciones; escala en metros)..... 49

Figura.7. Kernel para los individuos de *Myotis vivesi* en Isla Partida durante el mes de mayo: hembra(A) y macho (B), todos los datos (C), y julio (D). (verde=Kernel; gris=Isla Partida Norte; puntos=localizaciones; escala en metros)..... 53

Figura. 8. Distancias de todas las localizaciones de los murcielagos a partir del centro aritmético en Isla Partida Norte durante mayo: hembra (A), macho (B), todos los datos (C) y el mes de julio (D)..... 58

Figura. 9. Porcentaje de murcielagos dentro del refugio durante tres de las salidas a Isla Partida Norte. El rectángulo representa la desviación estándar, el símbolo + el promedio, la línea horizontal dentro del rectángulo la mediana y las líneas verticales afuera del rectángulo el rango..... 61

## LISTA DE CUADROS

Cuadro. 1. Estadística descriptiva de los valores que definen el uso de torpor, así como su duración en el invierno de 2010. Todas las unidades están en °C. Las medidas presentadas son: promedio $\pm$ desviación estándar, rango mínimo – máximo. Temperatura de la piel ( $T_{piel}$ ), temperatura activa ( $T_{activa}$ ) y temperatura del refugio ( $T_r$ ) .....	31
Cuadro. 2. Estadística descriptiva de los valores que definen el uso de torpor, así como su duración en el invierno 2011. Los resultados se presentan tanto para los datos obtenidos con el receptor automático como manualmente. Todas las unidades están en °C. Las medidas presentadas son: promedio $\pm$ desviación estándar, rango mínimo - máximo. Temperatura de la piel ( $T_{piel}$ ), temperatura activa ( $T_{activa}$ ), temperatura del refugio ( $T_r$ ) y temperatura ambiental ( $T_a$ ).....	32
Cuadro. 3. Estadística descriptiva de los valores para investigar el uso de estivación y torpor en el verano de 2010. Todas las unidades están en °C. Las medidas presentadas son: promedio $\pm$ desviación estándar, rango mínimo – máximo. Temperatura de la piel ( $T_{piel}$ ), temperatura activa ( $T_{activa}$ ) y temperatura torpor ( $T_{torpor}$ ).....	36
Cuadro. 4. Número de individuos y de localizaciones registradas fuera del refugio diurno en 2009 y 2010.....	42

## RESUMEN

Debido a cambios estacionales del medio ambiente y/o aportes alimenticios e hídricos deficientes, varias especies de vertebrados endotermos abandonan la homotermia estricta para reducir su gasto energético. Estas especies han desarrollado un estado de decaimiento metabólico e inactividad reversible que abandonan cuando se restablecen las condiciones favorables y el balance energético es positivo. Tres formas de heterotermia han sido clasificadas en mamíferos, las cuales pueden persistir desde unas pocas horas (torpor diario) hasta varios días (hibernación y estivación). En este estudio, se obtuvieron datos a través de radiotransmisores del murciélago *Myotis vivesi* en la Isla Partida Norte, ubicada en el Mar de Cortés, para investigar la existencia de torpor diario y/o hibernación durante el invierno y estivación durante el verano en la especie como una estrategia que le permita reducir su gasto energético. Además, se determinó la distribución temporal y espacial de *M. vivesi* durante el forrajeo, así como su uso de refugio. Los resultados obtenidos indican que la temperatura de la piel ( $T_{\text{piel}}$ ) de los murciélagos estuvo por debajo de la temperatura de torpor ( $T_{\text{torpor}}$ ) por más de 30 min en invierno, sugiriendo que éstos entran en un estado de torpor diario. Además, dos individuos mantuvieron su  $T_{\text{piel}} \leq$  a su temperatura de torpor ( $T_{\text{torpor}}$ ) por más de 24 horas, indicando que éstos entraron en hibernación. Ningún murciélago mantuvo su  $T_{\text{piel}}$  por debajo de la temperatura activa ( $T_{\text{activa}}$ ), en verano, lo que sugiere que los individuos no entraron ni en torpor diario ni en estivación. La  $T_{\text{piel}}$  de los murciélagos estuvo correlacionada positivamente con la temperatura del refugio ( $T_r$ ) y la temperatura del ambiente ( $T_a$ ) en verano. El tiempo que los individuos permanecieron dentro del refugio fue significativamente mayor en invierno que en verano. La presencia de torpor y un mayor tiempo de uso de refugio en la especie durante el invierno al parecer no están relacionados con la disponibilidad de presas, ya que la productividad primaria de la zona

es mayor en invierno. Las condiciones climáticas imperantes, particularmente el fuerte viento invernal, podrían afectar la actividad de forrajeo de los murciélagos incrementando el tiempo que permanecen dentro del refugio durante la noche. La mayoría de los murciélagos se concentraron para forrajear en la parte noroeste de la isla, en donde se forma una bahía donde el agua es visiblemente somera. Este comportamiento fue observado tanto en primavera como verano, a pesar de que algunos individuos fueron capturados en los refugios del lado contrario de la isla. Estos datos sugieren que las zonas más someras facilitan la conducta de forrajeo de los murciélagos.

## **ABSTRACT**

Several endothermic vertebrate species leave strict homothermy in order to reduce their energetic cost due to seasonal changes in weather conditions and/or food and water availability. These species have developed the ability to enter in metabolic depression and reversible inactivity, which they could leave when favorable conditions are reestablished and metabolic balance is positive. Three forms of heterothermy have been classified in mammals, ranging from a few hours (daily torpor) to several days (hibernation and estivation). In this study, temperature-sensitive radiotransmitters were used to obtain data from the bat *Myotis vivesi* in Partida Norte Island, located in the Sea of Cortés, to investigate whether it uses daily torpor and/or hibernation during winter and estivation during summer as a strategy to reduce its energetic requirements. The temporal and spatial distributions during foraging in this species were also assessed, as well as its use of nighttime roost. As predicted, all bats monitored during the winter were in daily torpor (n= 18) or hibernation (n = 2). In contrast, none of the bats monitored during the summer entered torpor (n = 15). The time that individuals spent in the nighttime roost was significantly higher in winter than in summer. The presence of torpor and a higher use of roost of the species during winter were not apparently related with prey availability, since primary productivity in the region is higher in this season. Environmental conditions, particularly strong winds, might have affected the foraging activity of bats in the winter thus increasing the time they remained in the roost at night. Most of the examined bats foraged in the northwest part of the island, where there is a shallow bay. This behavior was observed either in spring and summer despite that some individuals roosted on the opposite side of the island. These data suggest that shallow areas facilitate bats' foraging behavior.

## INTRODUCCIÓN

Los animales endotermos de tamaño pequeño poseen una capacidad relativamente baja para aislar el calor y una área superficial grande en relación con su volumen. Es por ello que cuando la temperatura ambiental ( $T_a$ ) se encuentra por debajo de la zona termoneutral (intervalo en el que la tasa basal de generación de calor corporal se encuentra en equilibrio con la tasa de pérdida de calor al ambiente) requieren aumentar la producción de calor para mantener su temperatura corporal ( $T_c$ ) a una misma temperatura (MacNab, 1969; Audet y Thomas, 1997; Willis y Brigham, 2003; Kunz y Fenton, 2003; Willis, 2007; Rambaldini, 2008; Willis y Cooper, 2009; Matheson *et al.*, 2010).

Para los endotermos, mantener una  $T_c$  alta y estable requiere una constante asignación de energía (Speakman y Thomas, 2003). Es por esto que para aves y mamíferos puede ser un reto enfrentar épocas en las que las condiciones ambientales no son las óptimas (MacNab, 1969; Willis y Brigham, 2003; Kunz y Fenton, 2003; Willis, 2007; Rambaldini, 2008; Matheson *et al.*, 2010).

Como resultado de los cambios estacionales en condiciones climáticas y/o aportes alimentarios e hídricos deficientes, muchos endotermos se ven forzados a abandonar la homotermia estricta para reducir su gasto energético (Speakman y Thomas, 2003). En estos casos, muchos endotermos de tamaño pequeño han desarrollado la habilidad de entrar en torpor, el cual es un estado reversible de depresión metabólica y de inactividad, el cual abandonando se restablecen condiciones ambientales más favorables y el balance energético es positivo (Audet y Thomas, 1997; Machado, 2002; Willis, 2007; Rambaldini, 2008; Matheson *et al.*, 2010).

Tres formas principales de heterotermia han sido clasificadas en mamíferos: hibernación, estivación y torpor diario (Wilz y Heldmaier, 2000). Estos estados de

inactividad parecen estar controlados por los ciclos circadianos, y este control puede persistir desde unas pocas horas, como es el caso del torpor diario, hasta más de 24 horas como en la hibernación y estivación (Willis y Brigham, 2003; Willis, 2007). Durante el invierno en zonas templadas, la disminución de la temperatura ambiental y de alimento disponible combinado con el costo de mantener una temperatura corporal elevada y constante puede generar que los animales sean incapaces de mantener presupuestos energéticos balanceados, razón por la cual algunos murciélagos migran con el fin de evitar estas condiciones adversas. Varias especies de murciélagos, sin embargo, son heterotermos facultativos, es decir, son capaces de reducir su tasa metabólica ( $T_m$ ) y  $T_c$  drásticamente (Willis y Cooper, 2009). La estrategia común que adoptan las especies de zonas templadas durante el invierno es la hibernación. Este proceso inicia durante el otoño, cuando los murciélagos comienzan a almacenar grasa rápidamente, produciendo generalmente una reserva  $\geq 25\%$  de su masa corporal (Speakman y Thomas, 2003). Durante el invierno, la hibernación está caracterizada por la reducción de la  $T_m$ , y la  $T_c$  (que puede caer hasta los  $2^\circ\text{C}$ ) se acerca a la  $T_a$  por un periodo prolongado (Wilz y Heldmaier, 2000). En los murciélagos se ha observado que el periodo de hibernación va de 2 a 15 días (MacNab, 1969; Machado, 2002; Willis y Cooper, 2009).

A pesar de que la heterotermia es más pronunciada en regiones templadas y boreales, en las que el invierno es marcado y las temperaturas ambientales bajas coinciden con la escasa disponibilidad de alimento, este estado también ha sido reportado en endotermos que habitan zonas tropicales o sub-tropicales, especialmente en zonas áridas y en donde el alimento presenta una variación tanto espacial como temporal (McKechnie y Mzilikazi, 2011). La estivación es un estado de torpor que ocurre en animales que habitan en ambientes cálido-secos (Bartholomew y Mac Millen,

1961). La estivación no solo se inicia cuando el alimento es escaso, como generalmente sucede en la hibernación, sino que está también fuertemente influenciada por una temperatura ambiental considerablemente elevada, provocando que las condiciones ambientales sean extremadamente secas (Wilz y Heldmaier, 2000). Esta estrategia generalmente implica la utilización de sitios en los cuales el animal pueda resguardarse, en donde la temperatura es menos elevada que la del exterior, evitándose así la deshidratación (Bartholomew y Mac Millen, 1961).

Durante la estivación, los organismos disminuyen su tasa metabólica, actividad y temperatura corporal. Este estado de inactividad no ha sido reportado en murciélagos debido a que no es común que se presente en animales endotermos, en los que es más común la hibernación y el torpor diario (Witz y Heldmaier, 2000). Sin embargo, algunos casos de estivación se han reportado en mamíferos de tamaño pequeño, principalmente en algunas especies de roedores (p. ej. *Glis glis*, *Perognatus longimembris*, *Citellus columbianus*, *C. mohavensis*, *Microdipodops pallidus*, *Peromyscus* spp. y *Spermophilus* spp.; Shaw, 1925; Wang, 1978; Bartholomew y Mac Millen, 1961; Wilz y Heldmaier, 2000).

El estado de heterotermia más utilizado por los mamíferos es el torpor diario (McKechnie y Mzilikazi, 2011), y es definido como un estado durante el cual se reduce la  $T_m$  y la  $T_c$  por debajo de los  $32^{\circ}\text{C}$ , aunque rara vez cae por debajo de los  $10^{\circ}\text{C}$  (Wilz y Heldmaier, 2000; Machado, 2002). En algunas especies de murciélagos, el torpor parece estar limitado a una duración de entre 2 a 15 hrs (Wilz y Heldmaier, 2000; MacNab, 1969; Machado, 2002; Turbill, 2006). El torpor permite que se conserve la energía implicada para mantener una  $T_c$  estable y elevada (Hamilton y Barclay, 1994). El uso del torpor ha sido registrado en murciélagos, particularmente microquirópteros, tanto en campo como en laboratorio (Willis y Brigham, 2003; Willis

*et al.*, 2006; Willis y Cooper, 2009). Esta estrategia está influenciada por la fluctuación de la disponibilidad de alimento y el gasto de energía debido a que el torpor diario ocurre cuando la disponibilidad del alimento, las reservas de grasa del cuerpo y/o la  $T_a$  disminuyen (MacNab, 1969).

En regiones caracterizadas por un descenso considerable de la temperatura durante algún periodo del año (zonas templadas) o diariamente (altas montañas tropicales), los procesos de control de la  $T_c$  son relevantes. En estos casos, la efectividad de dicho control está determinada por la interacción entre: 1) la capacidad de retener el calor, 2) el gasto metabolismo, 3) la masa corporal, y 4) los hábitos alimentarios (MacNab, 1969; Machado, 2002). Estos dos últimos son los principales factores que influyen en la tasa metabólica de algunos mamíferos pequeños, entre ellos los quirópteros, y por ende en sus capacidades termorreguladoras (McNab, 1982; Ávila-Flores y Medellín, 2004).

#### *Torpor en murciélagos*

El término torpor se utiliza de manera general para hacer referencia a un estado de letargo, acompañado de una reducción del gasto metabólico y de la temperatura corporal. El torpor de corta duración ( $\geq 30$  min y  $\leq 24$  hrs) es usualmente llamado torpor diario. La hibernación, por otra parte, implica periodos de torpor que se presentan en invierno y tienen una duración  $\geq 24$  hrs, mientras que en la estivación también duran  $\geq 24$  hrs, pero a diferencia de la hibernación, se presenta en verano (Wojciechowski, com. pers.).

Los murciélagos que se encuentran en sitios templados generalmente tienen periodos de  $T_c$  bajas, siendo clasificados como heterotermos y considerados primitivos en sus habilidades termorreguladores (Eisentraut, 1934, 1960; Hock, 1951).

Actualmente, se sabe que los murciélagos exhiben una variedad de patrones de termorregulación que va mas allá de los rangos de defensa estricta de  $T_c$  estable hasta casi una heterotermia completa. En estos casos, se reconoce que el torpor diario y/o hibernación no es un indicador de una incompetencia termorreguladora (Kunz y Fenton, 2003; Willis y Cooper, 2009). En realidad, este estado es un rasgo derivado de un valor de  $T_c$  que es regulado hasta una temperatura baja. Mientras que la mayoría de las especies de zonas templadas (dominadas por la familia Vespertilionidae) son capaces de regular la entrada al estado de torpor diario, para varias especies tropicales el uso del torpor parece ser el último recurso relacionado con el almacenamiento de energía (Stones y Weibers, 1967; Ávila-Flores y Medellín, 2004; Stawski y Geiser, 2010). Estas especies tropicales generalmente permanecen eutérmicas (con  $T_c$  optima) si están en un estado nutricional óptimo que les permita que su  $T_c$  disminuya en condiciones desfavorables (Audet y Thomas, 1997).

Algunos murciélagos insectívoros estrictos son considerados como reguladores térmicos poco eficientes, presentando las  $T_c$  más bajas en relación con su masa corporal, mientras que las especies frugívoras tienen las temperaturas más altas (McNab, 1986). Los murciélagos nectívoros por otra parte permanecen en estado de torpor solo cuando sus reservas de grasa están bajas (Hamilton y Barclay, 1994). En contraste, no se ha reportado la presencia de torpor en murciélagos piscívoros. Especies de murciélagos de zonas templadas entran en torpor frecuentemente durante sus periodos de inactividad, cada vez que las condiciones ambientales y/o la cantidad de reservas energéticas favorecen este proceso (Willis *et al.*, 2006). Para algunas especies en sus estaciones activas, los individuos con una gran cantidad de reservas energéticas dependen en gran medida del torpor porque les permite reducir el tiempo de forrajeo y el exponerse a una posible depredación (Beiber y Ruf, 2009; Stawski y Geiser, 2010).

Así, se ha observado una gran variación intraespecífica en individuos con condiciones corporales similares expuestos a ambientes aparentemente iguales (Matheson *et al.*, 2010).

El beneficio de utilizar la estrategia del torpor por organismos heterotermos en general, y en los murciélagos especialmente, es que hace posible la adecuación al medio donde las condiciones climáticas son desfavorables y las presas no son abundantes. Aún así, el decaimiento de la tasa metabólica lleva un costo implícito (Lovegrove y Raman, 1998). En los mamíferos, la heterotermia puede afectar negativamente el crecimiento y desarrollo de las crías, inhibe la espermatogénesis en los machos, e incrementa la vulnerabilidad a la depredación y la termorregulación o la posibilidad de mantener una temperatura corporal constante (McNab, 1986; Kunz y Fenton, 2003; Rambaldini, 2008).

Los murciélagos pueden alternar prolongados periodos de torpor con el incremento de la actividad que coincide con los periodos de clima templado (Turbill, 2008). Aunque se desconoce la razón de esta conducta, se piensa que puede servir para restaurar un desbalance fisiológico producido durante el torpor, como la acumulación de metabolitos tóxicos o el agotamiento de proteínas, nutrientes o agua, aunque esta conducta también puede ser un reflejo de los ciclos circadianos del animal (Speakman y Thomas, 2003). Algunas evidencias sugieren que los murciélagos de climas templados forrajean durante algunos de los periodos en que despiertan del torpor (Willis, 1982).

#### *Uso de refugio y forrajeo*

A lo largo de su ciclo de vida, algunos murciélagos utilizan diferentes tipos de refugios durante la hibernación, la migración, la reproducción y la crianza (Kunz, 1982; Dechmann *et al.*, 2004). Debido a esto, las características y los sucesos relacionados con

la selección de los refugios desempeñan un papel vital en su ecología e historia de vida (Kunz, 1982; Dechmann *et al.*, 2004). Los murciélagos han explotado exitosamente una gran variedad de refugios, como son cuevas, hojas de árboles, oquedades de rocas o árboles, construcciones humanas, e incluso debajo de rocas. Estos sitios son utilizados con el fin de refugiarse ya sea durante el día o la noche (Kunz, 1982).

Los refugios diurnos proveen a los murciélagos sitios para la reproducción y crianza, y representan lugares seguros para la digestión del alimento (Kunz, 1982). De igual manera, estos sitios brindan protección contra depredadores, promueven las relaciones entre los miembros de la población y proporcionan un ambiente térmicamente estable, minimizando las fluctuaciones en las variables ambientales (Ortiz- Ramírez *et al.*, 2006). La cantidad de tiempo que un murciélago asigna a las actividades que realiza en el refugio diurno está influenciada por el tipo de refugio, su microclima, el riesgo de ser depredado, y el tipo de interacciones sociales que se den en estos sitios (Kunz, 1982).

Por otra parte, los refugios nocturnos son utilizados como sitios de descanso durante el forrajeo, promueven la digestión y conservación de energía, proveen de protección ante depredadores y clima adverso, sirven como lugar para ingerir el alimento, y son importantes para la interacción social y transferencia de información (Audet, 1990; Kunz y Lumsden, 2003). La proporción de tiempo en la que los murciélagos permanecen en los refugios nocturnos varía entre días y depende en gran medida de la estación del año por su relación con la condición reproductiva, densidad de los depredadores y temperatura ambiental (Kunz, 1982).

Los refugios nocturnos pueden encontrarse cerca de las zonas de forrajeo para reducir el costo energético que implicaría regresar al refugio diurno y minimizar el riesgo asociado con la depredación (Kunz y Lumsden, 2003). No obstante, se ha

reportado que algunos murciélagos (p. ej. *Nyctalus noctula*, *Pipistrellus nanus*, y *Tonatia silvícola*) regresan a sus refugios diurnos durante la noche (Kalko *et al.*, 1999). La distancia asociada a las áreas de forrajeo y las condiciones ambientales prevalecientes pueden influir para que los individuos regresen o no al refugio diurno. Cuando los murciélagos forrajeen menos de 1 km desde el refugio diurno ocasionalmente usan refugios nocturnos alternativos, mientras que cuando forrajean a más de 4 km suelen usar más estos sitios (Kunz y Lumsden, 2003).

El tamaño y el vuelo en los murciélagos han sido tradicionalmente usados para interpretar sus distancias de forrajeo. Algunas especies grandes y con alas puntiagudas se desplazan grandes distancias durante el forrajeo (Fenton, 1997). Los estudios de radiotelemetría indican que varias especies de murciélagos vuelan grandes distancias y tienen un ámbito hogareño mayor del que originalmente se pensaba, algunas especies a llegan a forrajear hasta de hasta 10 a 30 km de distancia de su refugio diurno (Arlettaz, 1999; Barclay, 1989; Pierson, 1998). En casos donde los refugios son limitados, los murciélagos seleccionan sitios óptimos de refugio y de forrajeo, aunque éstos no minimicen las distancias con el fin de reducir los costos energéticos. Los individuos en estos casos frecuentemente concentran su actividad en una área específica de forrajeo en lugar de hacerlo en un área dispersa (Kunz y Lumsden, 2003).

Se han descrito patrones de actividad de aproximadamente 30 especies de murciélagos, observándose la presencia de una gran variación. Al parecer, los patrones de actividad bimodal, en donde los picos de actividad se dan al inicio y al final del periodo total de movimiento, son característicos de la mayoría de las especies insectívoras (Davis y Dixon, 1976; Erkert, 1982). Las especies frugívoras y nectívoras por otra parte tienen un patrón unimodal, es decir, con solo un periodo de actividad elevado (Heithaus y Fleming, 1978; Erkert, 1982). Desafortunadamente no existen datos

confiables hasta ahora que permitan inferir los patrones de actividad de especies carnívoras o piscívoras (Erkert, 1982).

#### *Caso de estudio: Myotis vivesi*

El murciélago pescador *Myotis vivesi* Menegaux, 1901 (Vespertilionidae) es una especie endémica de México, cuya distribución geográfica se restringe al Mar de Cortés. Esta especie se refugia principalmente debajo de rocas, siendo éste un refugio inusual en el caso de murciélagos, y en menos ocasiones en grietas de acantilados (Maya, 1968; Blood y Clark, 1998). Las condiciones microclimáticas de los refugios en donde se encuentra esta especie son esenciales para su supervivencia y distribución, debido a que habita en regiones con condiciones ambientales extremas de humedad y temperatura. Hasta la fecha, solamente se ha confirmado la piscivoría en vida silvestre en *M. vivesi* y otras dos especies de murciélagos (*M. rickettii* y *Noctilio leporinus* (Noctilionidae); Brooke, 1997), aunque *M. vivesi* es el único que tiene hábitos exclusivamente marinos (Stadelmann *et al.*, 2004; Otálora, 2011). En campo y en laboratorio se ha reportado que algunas otras especies (*M. capaccinni*, *M. daubentonii* y *N. albiventris*,) aceptan alimentarse de peces, sugiriendo que también pudieran ser piscívoras en campo (Ma *et al.*, 2006).

Las poblaciones de *M. vivesi* que habitan en la isla Partida Norte, en la parte central de la península de Baja California, soportan condiciones climáticas extremas durante todo el año, con fluctuaciones considerablemente drásticas en la temperatura diaria y estacional. Durante enero en esta isla se han registrado temperaturas mínimas de 5°C, mientras que en mayo la temperatura puede subir hasta 45°C durante el día (Case *et al.*, 2002). Estas condiciones sugieren que, como ocurre con otras especies de *Myotis*, los individuos de *M. vivesi* pudieran seleccionar los refugios con mejores condiciones

microclimáticas (Kunz, 1982). En la isla se han registrado varias zonas que son utilizadas como refugio por esta especie de murciélago, y que debido a su ubicación difieren en su exposición a los rayos del sol y a los vientos fríos del norte (Flores-Martínez *et al.*, 2005). Se sabe que durante el invierno existe una mayor densidad de murciélagos en las zonas en las cuales los refugios muestran mayores valores de temperatura y humedad; y en contraste, durante los meses más cálidos las mayores densidades se encuentran en refugios con humedad y temperaturas más bajas (Flores-Martínez, 2009). Maya (1968) realizó un estudio sobre la correlación entre la temperatura de los refugios y la temperatura corporal de individuos de una población de *M. vivesi*, y sugirió que esta especie podría entrar en torpor.

#### *Justificación del estudio*

La heterotermia es fundamental para la sobrevivencia de algunos organismos endotérmicos que habitan en ambientes extremos. Cuando las condiciones son adversas, el torpor diario, la hibernación y la estivación son estrategias utilizadas por algunos mamíferos (roedores, quirópteros, úrsidos, primates, entre otros) con el fin de minimizar la pérdida de energía y agua. Obtener esta información en murciélagos es particularmente difícil debido a sus hábitos nocturnos y aéreos. A este respecto, la radio-telemetría se ha convertido en un método eficaz para estudiar la ecología, los movimientos y los patrones de actividad de mamíferos nocturnos. Entre los beneficios que tiene el empleo de la radiotelemetría en murciélagos se encuentran: (1) la distancia considerable a la que pueden ser monitoreados los individuos, (2) que más de un individuo puede ser monitoreado, (3) que la localización de los individuos puede realizarse tanto en el día como en la noche, y (4) que aspectos del individuo como su conducta, fisiología o ambiente pueden ser deducidos notando los cambios en las

pulsaciones de la señal causadas por el animal con movimientos característicos (Wilkinson y Bradbury, 1990).

El Mar de Cortés, ubicado en el noroeste del país, es considerado uno de los cinco grandes ecosistemas marinos de mayor productividad y diversidad biológica del mundo (Álvarez-Castañeda y Ortega-Rubio, 2001). Uno de los rasgos principales de esta zona es la presencia de un collar de islas e islotes que integran el Área de Protección de Flora y Fauna de las Islas del Golfo de California (APFFIGC), establecida por el Gobierno Federal de México en 1978 para conservar los hábitats y especies de esta singular cadena insular (WWF, 2006). Algunas de las especies nativas de las Islas del Mar de Cortés son endémicas de la región, y varias de ellas se caracterizan por presentar novedades ecológicas que no han evolucionado en otros sitios (Álvarez-Castañeda y Ortega-Rubio, 2001).

Con respecto a los mamíferos presentes en estas islas, el ejemplo más evidente de la presencia de autapomorfias ecológicas se encuentra en *M. vivesi*. Esta es al parecer la única especie de murciélago que incluye en su dieta peces y crustáceos marinos. Durante el verano y el otoño se ha observado que *M. vivesi* consume peces, mientras que durante el invierno y la primavera se alimenta además de crustáceos (Maya, 1968; Otálora, 2011). Los individuos de esta especie vuelan bajo y lento mientras realizan el forrajeo (Hill y Smith, 1984). Vuelan por arriba de la superficie del agua, comienzan en línea recta y posteriormente hacen un zigzag rápido. Emiten chasquidos antes de capturar a su presa o mientras ganan altitud después de capturarla. Cuando se aproximan a la superficie del agua y están preparados para la captura de la presa, los sonidos pasan de una serie de pequeños chasquidos a ser más rápidos hasta que son inaudibles (Blood y Clark, 1998). Se ha reportado, que algunas especies de murciélagos tanto insectívoros como pescadores realizan un forrajeo de tipo “trawling” (pesca de arrastre), emitiendo

una mezcla de señales de búsqueda para localizar a la presa (Schnitzler *et al.*, 2003; Almenar *et al.*, 2006).

*Myotis vivesi* es el único murciélago de la región que se refugia en oquedades debajo de las rocas en zonas de canto rodado (Reeder y Norris, 1954; Maya, 1968; Patten y Findley, 1970; Villa-Ramírez, 1979; Blood y Clark 1998; Herrera y Flores-Martínez, 2001). Actualmente, esta especie endémica de la zona se encuentra en peligro de extinción (NOM-ECOL-059-2001); sin embargo, a la fecha es muy poco lo que se sabe sobre casi todos los aspectos de su biología, entre las cuales se encuentra el desconocimiento sobre las estrategias que utiliza para soportar las condiciones tan extremas en las que vive, cómo utiliza sus refugios, y el espacio que utiliza para forrajear al presentar una dieta tan particular (Stadelmann *et al.*, 2004; Flores-Martínez *et al.*, 2005; Floy *et al.*, 2009; Mejía *et al.*, 2011; Ospina, 2011; Otálora, 2011).

En el presente estudio se hizo uso de radiotransmisores para investigar la existencia de torpor diario, hibernación y estivación de *M. vivesi*, así como para determinar su distribución temporal y espacial durante el forrajeo y uso de refugios. Tomando en cuenta las condiciones térmicas y variaciones en el ambiente donde la especie se encuentra, se probó la hipótesis de si esta especie utiliza un mecanismo de torpor diario y/o hibernación durante el invierno y de torpor diario y/o estivación durante el verano. Además, con el fin de probar si el tiempo de forrajeo en *M. vivesi* es sensible a condiciones climáticas adversas (p. ej., temperatura baja o vientos considerablemente fuertes), se investigó si éste tiene menor duración en invierno que durante el verano.

## **OBJETIVO GENERAL**

- Investigar las estrategias de termorregulación y uso de refugios que el murciélago pescador *Myotis vivesi* utiliza para sobrevivir en un ambiente desértico.

## **OBJETIVOS PARTICULARES**

- Investigar si *M. vivesi* utiliza las estrategias de torpor diario y/o hibernación durante el invierno y de torpor diario y/o estivación durante el verano.
- Determinar si existe una variación en el tiempo que *M. vivesi* permanece en el refugio durante invierno y verano.
- Investigar la distribución espacial de la especie cuando abandona el refugio para forrajear.

## **MÉTODOS**

### *Descripción del área de estudio*

El presente estudio se realizó en la Isla Partida Norte (28° 52' N y 113°02' O), situada en el Golfo de California, en el estado de Baja California (Reeder *et al.*, 1954; CONANP. s.f.). Esta isla tiene una longitud de 2.2 km por 900 m de ancho, siendo su superficie aproximada de 1.2 km<sup>2</sup>. Cuenta con dos elevaciones montañosas que alcanzan los 121 msnm, y sus costas son acantiladas (Lopez-Forment *et al.*, 1996). El clima del área es seco, cálido, con régimen de lluvias en verano (Cody *et al.*, 2002). Esta isla es de origen volcánico, su suelo es de tipo sedimentario, y tiene una topografía accidentada. La vegetación es de matorral desértico espinoso con cactáceas, predominando los cardones (*Pachycereus pringlei*) y numerosos tipos de leguminosas y arbustos (Rzedowsky, 1986; Cody *et al.*, 2002).

## *Definiciones*

Debido a que la  $T_{piel}$  en mamíferos pequeños que entran en torpor es generalmente  $2^{\circ}\text{C}$  menor que la  $T_c$ , la  $T_{piel}$  ha sido empleada en varios estudios para cuantificar el torpor (Barclay *et al.*, 1996; Stawski y Geiser, 2010). En este trabajo la temperatura de la piel ( $T_{piel}$ ) fue definida como la temperatura del murciélago durante todo el tiempo que tuvo adherido el transmisor a la piel. Algunos estudios utilizan un valor de  $T_c$  entre  $30.0\text{-}31.0^{\circ}\text{C}$  como un umbral para el torpor (Barclay *et al.*, 2001). Sin embargo, se sabe que existe una diferencia entre  $T_c - T_{piel}$  de  $<2^{\circ}\text{C}$ , por lo que el umbral utilizado en otros trabajos para definir la temperatura de torpor ( $T_{torpor}$ ) a partir de la  $T_{piel}$  fue de  $28^{\circ}\text{C}$  (Barclay *et al.*, 1996; Stawski y Geiser, 2010). La  $T_{piel}$  de cada individuo detectada 10 min antes de abandonar el refugio también ha sido considerada como un umbral para definir torpor (Barclay *et al.*, 2001). En el presente trabajo se adoptó una definición similar: se definió temperatura activa ( $T_{activa}$ ) como el valor de  $T_{piel}$  registrado cuando los murciélagos se encontraban alertas pero en reposo al momento de colocarles el transmisor en el lomo. Este valor se consideró equivalente a la  $T_{piel}$  de los murciélagos cuando se preparan para salir a forrajear (Barclay *et al.* 2001). Por lo tanto, para definir la  $T_{torpor}$  se utilizó el valor de  $T_{activa}$  de cada uno de los murciélagos radiomarcados menos  $2^{\circ}\text{C}$ . Cada periodo de torpor diario fue definido como el periodo durante el cual la  $T_{piel}$  permanecía por lo menos  $2^{\circ}\text{C}$  por debajo de la  $T_{activa} \geq 30 \text{ min}$  y  $\leq 24 \text{ hrs}$ . La hibernación y la estivación se definieron como un periodo en el cual la  $T_{piel}$  permanecía por lo menos  $2^{\circ}\text{C}$  por debajo de la  $T_{activa} \geq 24 \text{ hrs}$ . Cada día durante el cual el uso de torpor era observado en por lo menos un murciélago era considerado día de torpor. Se midió la profundidad del torpor como la diferencia entre  $T_{activa}$  y el valor mínimo de la  $T_{piel}$  durante dichos periodos. Por último, se definieron  $Tr_1$  y  $Tr_2$  como las temperaturas registradas dentro de las dos áreas donde se encontraban los refugios.

### *Registro de datos*

Se realizaron cuatro visitas a Isla Partida Norte: en la primavera de 2009 (23-30 de mayo), en invierno de 2010 (11-27 de enero), en verano de 2010 (17 al 21 de julio), y en invierno de 2011 (16-22 de enero). En todas las salidas se colocaron radiotransmisores con sensores de temperatura (Holohil Systems®, modelo LB-2, 0.8g, Ontario, Canadá) a individuos adultos no reproductivos. Estos transmisores tienen un tiempo de duración de aproximadamente 21 días y un alcance de alrededor de 3 km en mar abierto (medidos en campo). Los individuos fueron capturados en su refugio diurno para colocarles el transmisor y el sitio de captura fue marcado para su seguimiento. Todos los individuos fueron sexados, pesados y medidos. Los transmisores fueron adheridos al pelo del lomo en la zona ubicada entre las escápulas, utilizando pegamento (Fig. 1).

En la salida de 2009 se hicieron pruebas preliminares sobre el uso de los métodos de campo y se tomaron datos para determinar las áreas de forrajeo y el uso de refugios (Fig. 2). En dicha salida se capturaron dos murciélagos (una hembra lactante: antebrazo (AB)= 60.7 mm, Peso (Ps)= 47.0 g; y un macho con testículos abdominales: AB=59.6 mm, Ps=44.5 g) y se establecieron seis estaciones de trabajo (Fig. 2). Durante el invierno de 2010 se obtuvieron datos sobre el uso de refugios y la posible presencia de torpor. En esta salida se capturaron 16 individuos (ocho machos adultos: AB=59.8±1.2 mm, 57.8-61.0 mm, Ps=28.5±2.5 g; 25.0-32.0 g ( $X \pm DS$ ; rango mínimo-máximo); ocho hembras adultas: AB=60.9±1.1 mm; 59.3-62.1 mm, Ps=27.3±4.3 g; 22.0-32.0 g), aunque solo lo 15 tuvieron adheridos el transmisor por más de un día, y se trabajó con una sola estación frente al refugio. En el verano de 2010 se tomaron datos para determinar las áreas de forrajeo, el uso de refugios y la posible existencia de torpor diario y/o estivación. En esta salida se capturaron 18 individuos, dos machos adultos (AB=60.0±1.4 mm; 59.0-61.0 mm, Ps=27.4±0.1 g; 27.3-27.5 g) y 16 hembras

(AB=59.4±2.4 mm; 51.0-61.0 mm, Ps=27.6±1.6 g; 23.9-30.4 g), siete de ellas postlactantes. De estos individuos, solo 16 tuvieron adherido el transmisor por más de un día, y se trabajó con cinco estaciones ubicadas en diferentes sitios. Por último, en invierno de 2011 se obtuvieron datos sobre el uso de refugio y la posible presencia de torpor. En esta salida se capturaron nueve murciélagos, todos machos adultos (AB=60.8±0.9 mm; 59.0-62.0 mm, Ps=26.7±1.9 g; 24-30 g). De estos individuos, solo cinco tuvieron adherido el transmisor por más de un día, y se trabajó con una sola estación frente al refugio.



Figura 1. Transmisor adherido al lomo de uno de los individuos capturados.

Se establecieron estaciones de trabajo para localizar a los individuos durante la noche con receptores R-1000 (Communication Specialists Inc, California, Estados Unidos.) provistos de antenas tipo Yagi de tres elementos modelo F150-3703 (Communication Specialists Inc, California, Estados Unidos.) para determinar la actividad de forrajeo. También se establecieron diferentes estaciones de trabajo fijas en tierra y una estación móvil en una lancha alrededor de la isla tanto en la salida de mayo

como en la de julio. Cada estación contó con dos personas que estaban en comunicación por medio de radios con las otras estaciones establecidas con el fin de sincronizar el escaneo de las distintas frecuencias que correspondían a cada murciélago y así poder triangular el sitio en donde se encontraba cada individuo en ese momento. La dirección de las señales se determinó tomando la medida con una brújula. Los observadores invirtieron aproximadamente dos minutos en cada señal para posteriormente escanear el resto de las frecuencias de todos los murciélagos tan rápido como fuera posible y anotar la dirección de cada una de las señales que indicaba la brújula. El registro de datos para investigar la distancia de forrajeo se realizó de las 20:00 a las 5:00 horas aproximadamente durante cinco noches en dos salidas, dando un total de 10 noches. A partir de esta información se determinó el horario de forrajeo y el espacio que utilizaban los individuos.



Figura 2. Mapa de Isla Partida con las estaciones de trabajo (rojo) y las áreas de los refugios (rosa) durante las cuatro visitas realizadas. Primera salida: área de refugios (A), estaciones de trabajo (1, 3, 4, 5, 7, 9, 10). Segunda y cuarta salidas: área de refugios (B, C); sitio del receptor automático (circulo amarillo); estaciones de trabajo frente al refugio (6,8). Tercera salida: área de refugios (C), estaciones de trabajo (1 a 6).

Tanto en invierno como en verano se colocaron dos dispositivos para registrar la temperatura ambiental (Hobo; Onset Computer Corporation®, modelos H08-008-04 y H08-001-02, Massachusetts, Estados Unidos.). Uno de estos registró la  $T_a$ , y el otro la temperatura en las áreas bajo las rocas que utilizan los murciélagos como refugios ( $T_r$ ) cada media hora. Además se registró la actividad de los individuos radiomarcados durante estas dos salidas, indicándose si se encontraban dentro o fuera del refugio

durante las horas en las cuales se esperaría que estuvieran activos con el fin de conocer el uso de refugio durante verano e invierno. Estas áreas de refugio y las estaciones de trabajo de las cuatro salidas se ubicaron geográficamente con un Sistema de Posicionamiento Global (Garmin®, modelo eTrex H, Kansas, Estados Unidos.) (Fig. 2.).

Durante el invierno se estableció una estación con dos observadores frente al refugio con las antenas y los receptores mencionados arriba para evaluar si los individuos entraban en torpor. Dichos observadores anotaron cada hora (segunda salida) o cada 10 minutos (cuarta salida) las pulsaciones por minuto que emitió el transmisor adherido a la piel del murciélago, lo cual permitió conocer la  $T_c$  de cada individuo. Además, en la cuarta salida se instaló un receptor automático (Lotek Engineering Inc, Ontario, Canadá.) dentro del área de los refugios para registrar la  $T_{piel}$  de los murciélagos radiomarcados cada minuto durante toda la salida. El aumento o disminución de la temperatura emitida por el transmisor corresponde al aumento o disminución de sutasa de pulsaciones. Los cambios en las pulsaciones van de  $\sim 30$  p/m ( $0^\circ\text{C}$ ) a  $\sim 50$  p/m ( $40^\circ\text{C}$ ). Los transmisores traen una curva de calibración que permite convertir estas pulsaciones a la  $T_{piel}$  correspondiente.

A partir de los datos de  $T_{piel}$  y el registro de las condiciones ambientales en la isla se determinó si los murciélagos cesaban su actividad de forrajeo y/o si entraban en estado de torpor cuando las condiciones climáticas eran adversas, como por ejemplo, cuando existan temperaturas ambientales considerablemente altas o bajas ( $5^\circ\text{C}$  en invierno y  $45^\circ\text{C}$  en primavera; Case *et al.*, 2002). Durante la segunda salida el registro se realizó de las 18:00 a las 6:00 horas durante 11 noches tomando algunas medidas a

medio día, mientras que para la cuarta salida se tomaron datos todo el día durante 5 noches.

Con el fin de evaluar si los individuos entran en un estado de torpor durante el verano, se instaló un receptor automático cerca del área de los refugios para registrar la temperatura de la piel de los murciélagos radiomarcados cada minuto durante el tiempo que el murciélago permanecía en el refugio (3:00 a 20:00 hrs). Algunos registros se tomaron manualmente (como se describió arriba) después del periodo de permanencia del refugio de los murciélagos, (20:00 a 3:00 hrs) durante cinco días.

#### *Análisis de datos*

Torpor. Se obtuvo la estadística descriptiva (promedio  $\pm$  desviación estándar, rango mínimo - máximo) de cada una de las variables registradas para cada individuo durante las temporadas de invierno y verano con el programa Excel (Microsoft Office XP<sup>®</sup>). Se graficaron los datos de la  $T_{\text{piel}}$  de cada individuo contra la hora y día en el que fueron tomados con el fin de observar en qué momentos la  $T_{\text{piel}}$  era menor, igual o mayor a los valores de  $T_{\text{torpor}}$  establecidos. Se registraron los datos de la  $T_{\text{piel}}$  de todos los individuos durante las dos temporadas invernales y la temporada de verano, así como las temperaturas de las áreas de refugio y las temperaturas ambientales en el momento en el que cada uno de los valores de la  $T_{\text{piel}}$  fue obtenido. Se llevó a cabo la prueba estadística no paramétrica de Spearman con el programa GraphPad Prism 5 (Motulsky, 2007) para investigar la existencia de correlación entre los datos de la  $T_{\text{piel}}$  y las temperaturas del ambiente o de los refugios para cada estación.

Uso de refugio. Los datos de actividad de los murciélagos examinados durante invierno y verano de 2010 se registraron usando el programa Excel. Dichos datos se

registraron en tablas de presencia (1) o ausencia (0) del refugio de cada uno de los individuos, así como si no se localizaba la señal del transmisor (\*) durante las horas de localización de los individuos (20:00-01:00hrs). Con los datos obtenidos, se calculó el porcentaje de veces en que se localizó a cada murciélago dentro del refugio en cada periodo de una hora en cada noche de trabajo, así como el porcentaje de individuos que se encontraba dentro de sus refugios en cada periodo de una hora en cada noche de trabajo. Estos datos fueron graficados con el programa GraphPad Prism 5. También se llevó a cabo la prueba estadística no paramétrica de comparaciones múltiples entre muestras independientes con el programa STATISTICA (StatSoft, 2007) para investigar si existían diferencias significativas en el porcentaje de ocupación del refugio de todos los individuos durante el verano comparado con los porcentajes registrados en invierno de 2010 y 2011, así como entre los dos periodos invernales.

Forrajeo. Las localizaciones de los individuos se obtuvieron empleando el método de triangulación con el programa Locate II versión 1.9 (Truto, Nova Scotia, Canadá). Estas localizaciones se exportaron al programa SIG ArcView versión 3.3 (ESRI, 1998), y empleando la extensión Animal Movement (USGS-BRD Alaska Biological Science Center) se determinó la distancia entre los puntos para obtener un índice de movilidad total. El área de forrajeo se determinó usando el Polígono Mínimo Convexo (PMC) al 95% (Kenward, 1987, 2000). Esta medida incluye todas las posiciones de un individuo y representa el área máxima de forrajeo, excluyendo el 5% de las localizaciones externas para no tomar en cuenta los viajes exploratorios de los individuos. El método de PMC es de estructura teórica simple y es el más útil para fines

de comparación con otros estudios, por lo que es utilizado con más frecuencia. No obstante, este método tiene la desventaja de estar fuertemente afectado por las localizaciones periféricas, no ofrece ningún tipo de información sobre el uso del ámbito hogareño por lo que en la estimación de su área incluye zonas que no son utilizadas o áreas que se utilizan de manera aislada, y necesita de un mayor número de localizaciones para estimar un ámbito hogareño más exacto (Kenward, 2000)

Los sitios más utilizados dentro del área de estudio fueron determinados usando la técnica de Kernel al 50% (Anderson, 1982). Con esta medida se determinó la distribución espacial de la actividad de cada individuo. Los parámetros suavizadores y el tamaño de la cuadrícula se seleccionaron automáticamente usando la extensión Animal Movement contenida en el programa ArcView. Con la herramienta “Spider Distance Analysis”, que forma parte de esta misma extensión, se estableció un centro aritmético de los PMCs. A partir de ese centro se midió la distancia aproximada que los individuos recorren desde su refugio hasta el sitio donde se encontraba la mayor actividad de forrajeo de los individuos telemetrados (Hooge y Eichenlaub, 1997). Adicionalmente se generó un centro aritmético para todas las localizaciones registradas con la herramienta de “Spider Distance Analysis”. Una vez realizado esto, se midió la distancia entre el centro aritmético y el refugio donde fueron capturados los murciélagos con la herramienta “Measure”.

## RESULTADOS

### *Torpor*

Durante el invierno de 2010 los datos de  $T_{piel}$  se tomaron manualmente aproximadamente cada hora, generándose en total 800 datos tomados durante 11 noches. En el invierno de 2011 la  $T_{piel}$  fue registrada manualmente durante seis noches aproximadamente cada 10 minutos, generándose 2,184 datos. La  $T_{piel}$  también se registró con el receptor automático, en esta última estación cada minuto durante seis días, generándose 19,077 datos, de los cuales solo se utilizaron las temperaturas registradas cada 10 minutos por lo que solo se utilizaron 1,115 registros. En general, se observó una diferencia entre la  $T_{piel}$  registrada manualmente y con el receptor automático ( $1.6 \pm 1.1^\circ\text{C}$ ;  $0.1-11.8^\circ\text{C}$ ) para los datos registrados en enero de 2010, por lo que éstos se analizaron por separado. Durante el verano, la  $T_{piel}$  fue registrada cada minuto con el Lotek generándose 17,175 datos. En este caso, solo se consideraron las temperaturas registradas cada cinco minutos durante cinco días, utilizándose únicamente 5,700 datos.

Los resultados sugieren que los murciélagos emplearon el torpor durante el invierno de 2010 y 2011 (Cuadros. 1 y 2), mientras que en verano los murciélagos no entraron en este estado (Cuadro. 3). La  $T_{activa}$  de los murciélagos durante el invierno de 2010 fue de  $31.8 \pm 2.3^\circ\text{C}$ , con un rango de  $28.3$  a  $38.0^\circ\text{C}$  ( $n=15$ ), mientras que para el invierno de 2011 fue de  $33.6 \pm 1.8^\circ\text{C}$ , con una rango de  $31.0$  a  $36.0^\circ\text{C}$  ( $n=5$ ). Dos individuos (# 2 y 4 en Cuadro 2.) mantuvieron su  $T_{piel}$  igual o menor a su  $T_{torpor}$  por más de 24 horas continuas (4,910 y 4,300 min respectivamente), lo que indica que estos individuos estuvieron en un estado de hibernación (Fig. 3A.). Estos dos individuos permanecieron en este estado a partir del segundo día de trabajo después de las 22:00 horas. La  $T_{piel}$  del individuo #4 no aumentó nuevamente, mientras que la  $T_{piel}$  del

individuo #2 fue incrementándose hasta superar su  $T_{\text{torpor}}$  a partir de las 09:00 horas del último día. El resto de los individuos marcados tanto en el invierno de 2010 como en el de 2011 entraron en torpor diario (Fig. 3B). En los inviernos de 2010 y 2011 las  $T_{\text{piel}}$  promedio más bajas registradas fueron de  $20.1 \pm 3.2^{\circ}\text{C}$  ( $13.5\text{-}30.0^{\circ}\text{C}$ ) y  $20.6 \pm 0.8^{\circ}\text{C}$  ( $19.0\text{-}21.5^{\circ}\text{C}$ ), mientras que las más altas fueron de  $25.4 \pm 3.5^{\circ}\text{C}$  ( $18.0\text{-}32.5^{\circ}\text{C}$ ) y  $34.3 \pm 0.4^{\circ}\text{C}$  ( $34.0\text{-}35.6^{\circ}\text{C}$ ), respectivamente. Por otro lado, la  $T_{\text{torpor}}$  más alta en el invierno de 2010 fue de  $36^{\circ}\text{C}$  y la más baja fue de  $26.3^{\circ}\text{C}$ , y para el invierno de 2011 la más alta fue de  $35.0^{\circ}\text{C}$  y la más baja de  $28.0^{\circ}\text{C}$ . El valor promedio de la profundidad del torpor más alta en el invierno de 2010 fue de  $15.7 \pm 2.8^{\circ}\text{C}$  ( $13.7\text{-}17.7^{\circ}\text{C}$ ), y el más bajo de  $8.1 \pm 2.2^{\circ}\text{C}$  ( $5.0\text{-}12.5^{\circ}\text{C}$ ). En el invierno de 2011, el valor promedio de la profundidad del torpor más alta fue de  $15.0 \pm 2.1^{\circ}\text{C}$  ( $13.5\text{-}16.5^{\circ}\text{C}$ ), y la más baja de  $6.2 \pm 1.1^{\circ}\text{C}$  ( $5.4\text{-}7.0^{\circ}\text{C}$ ).

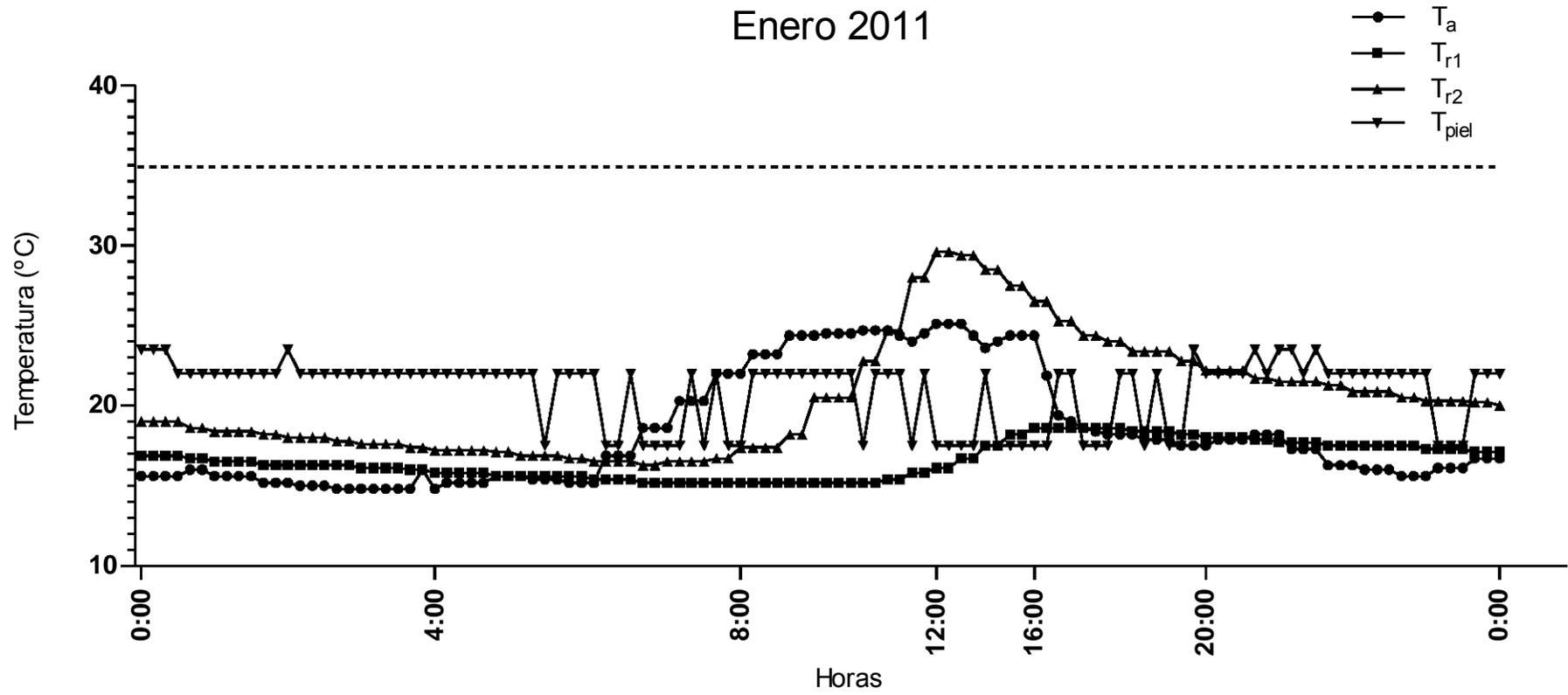
Cuadro. 1. Estadística descriptiva de los valores que definen el uso de torpor, así como su duración en el invierno de 2010. Todas las unidades están en °C. Las medidas presentadas son: promedio  $\pm$  desviación estándar, rango mínimo – máximo. Temperatura de la piel ( $T_{piel}$ ), temperatura activa ( $T_{activa}$ ) y temperatura del refugio ( $T_r$ ).

<b>Murciélago</b>	<b>N de días</b>	<b><math>T_{piel}</math></b>	<b><math>T_{activa}</math></b>	<b><math>T_{torpor}</math></b>	<b>Profundidad del torpor</b>	<b><math>T_r</math> durante la <math>T_{piel}</math> mínima</b>
1	7	22.0 $\pm$ 0.0, 18.5-22.0	32.0	30.0	13.0 $\pm$ 1.2, 10.0-13.5	16.7 $\pm$ 1.8, 13.7-21.5
2	8	24.0 $\pm$ 3.9, 16.5- 32.0	33.5	31.5	12.5 $\pm$ 3.8, 8.5-17.0	16.7 $\pm$ 1.7, 14.5-20.6
3	10	25.4 $\pm$ 3.5, 18.0-32.5	30.5	28.5	8.1 $\pm$ 2.2, 5.0-12.5	17.8 $\pm$ 1.2, 14.1-19.8
4	8	22.0 $\pm$ 3.1, 13.5-35.0	31.5	29.5	12.4 $\pm$ 3.1, 9.5-18.0	16.1 $\pm$ 1.3, 13.7-17.5
5	5	23.0 $\pm$ 3.9, 18.0-32.0	35.7	33.7	15.7 $\pm$ 2.8, 13.7-17.7	17.0 $\pm$ 0.4, 16.4-17.5
6	6	22.7 $\pm$ 4.2, 17.5-34.3	38.0	36.0	15.7 $\pm$ 5.8, 8.5-20.5	16.6 $\pm$ 1.2, 14.4-19.4
7	3	23.3 $\pm$ 4.9, 15.0-29.5	30.7	28.7	9.0 $\pm$ 9.4, 2.3-15.7	16.8 $\pm$ 0.5, 16.4-17.1
8	3	20.1 $\pm$ 3.4, 18.0-29.5	33.2	30.2	14.4 $\pm$ 1.0, 13.7-15.2	16.6 $\pm$ 0.4, 16.3-17.3
9	3	20.1 $\pm$ 3.2, 13.5-30.0	32.0	30.0	10.2 $\pm$ 1.0, 2.0-18.5	17.0 $\pm$ 0.5, 16.4-17.5
10	3	21.1 $\pm$ 4.9, 15.0-29.2	30.5	28.5	13.2 $\pm$ 3.1, 11.0-15.5	16.6 $\pm$ 0.3, 16.4-17.1
11	7	20.5 $\pm$ 4.6, 13.5-29.5	28.3	26.3	10.6 $\pm$ 5.2, 2.3-14.8	16.4 $\pm$ 1.4, 13.7-18.5
12	10	24.7 $\pm$ 5.6, 16.0-32.0	29.4	27.4	11.1 $\pm$ 3.1, 6.4-16.4	16.0 $\pm$ 2.5, 12.9-19.8
13	4	23.1 $\pm$ 5.2, 14.0-31.8	29.8	27.8	12.3 $\pm$ 4.9, 8.8-15.8	16.8 $\pm$ 0.5, 16.4-17.1
14	4	21.2 $\pm$ 4.0, 17.5-28.4	30.0	28.0	10.5 $\pm$ 2.8, 8.5-12.5	16.3 $\pm$ 0.2, 15.8-16.8
15	7	20.6 $\pm$ 5.0, 17.5-28.4	31.8	29.8	15.5 $\pm$ 1.9, 12.3-16.6	17.6 $\pm$ 2.4, 13.7-21.3

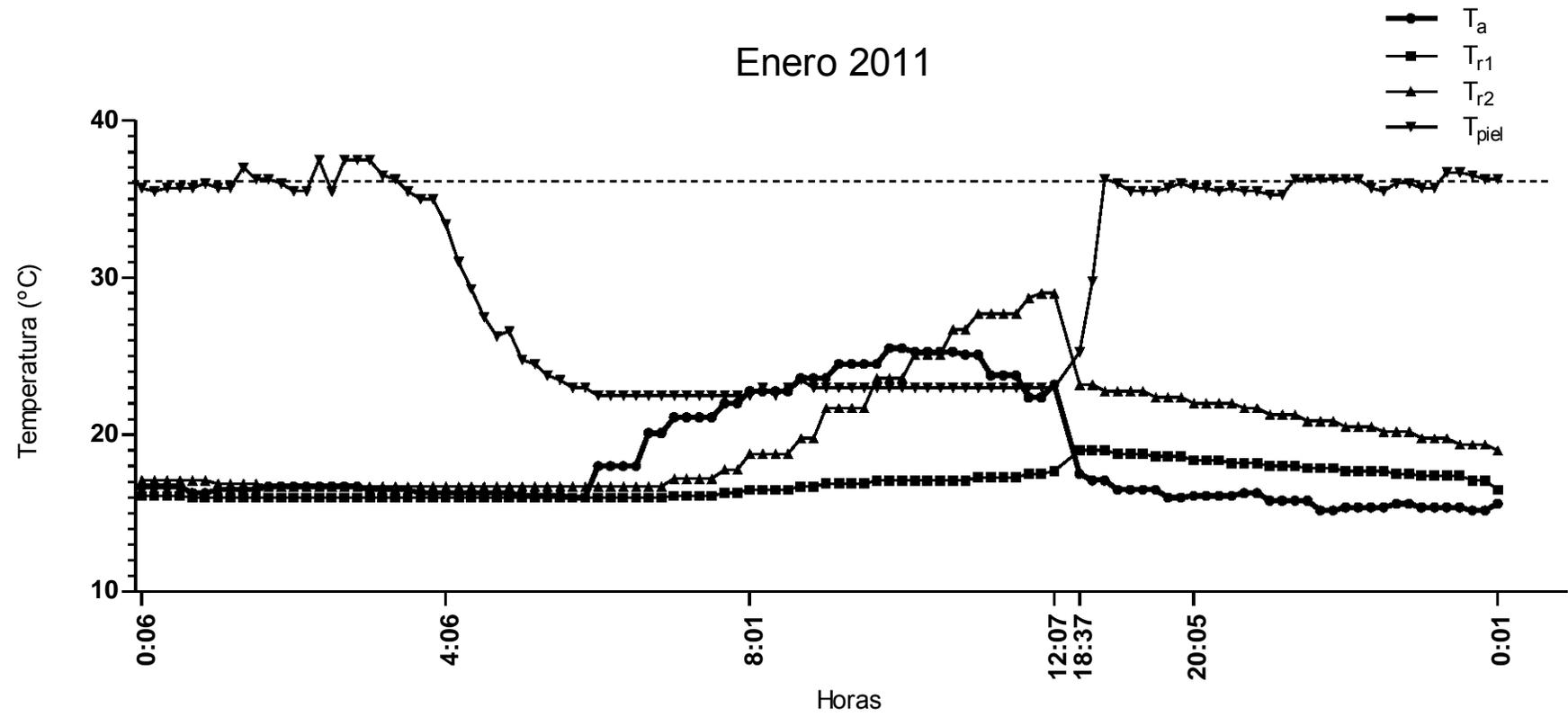
Cuadro. 2. Estadística descriptiva de los valores que definen el uso de torpor, así como su duración en el invierno 2011. Los resultados se presentan tanto para los datos obtenidos con el receptor automático como manualmente. Todas las unidades están en °C. Las medidas presentadas son: promedio  $\pm$  desviación estándar, rango mínimo - máximo. Temperatura de la piel ( $T_{piel}$ ), temperatura activa ( $T_{activa}$ ), temperatura del refugio ( $T_r$ ) y temperatura ambiental ( $T_a$ ).

Murciélago	N de días	$T_{piel}$	$T_{activa}$	$T_{torpor}$	Profundidad del torpor	$T_{r1}$ durante la $T_{piel}$ mínima	$T_{r2}$ durante la $T_{piel}$ mínima	$T_a$ durante la $T_{piel}$ mínima
<b>Receptor automático</b>								
1	2	26.0 $\pm$ 3.4, 23.0-33.7	31.0	29.0	7.7 $\pm$ 0.3, 7.5-8.0	-	-	-
2	6	25.7 $\pm$ 3.0, 22.2-37.7	34.0	32.0	10.1 $\pm$ 1.9, 8.0-11.8	16.2 $\pm$ 0.2, 16.0-16.7	17.6 $\pm$ 1.0, 16.7-19.8	20.1 $\pm$ 2.6, 16.0-23.6
3	6	30.7 $\pm$ 6.2, 22.5-38.3	36.0	34.0	13.3 $\pm$ 0.2, 13.0-13.5	16.1 $\pm$ 0.1, 16.0-16.5	17.2 $\pm$ 0.6, 16.7-18.8	20.3 $\pm$ 1.7, 18.0-22.8
<b>Manual</b>								
4	5	20.7 $\pm$ 3.6, 14.5-32.1	33.0	31.0	15.0 $\pm$ 2.1, 13.5-16.5	15.6 $\pm$ 0.8, 14.6-17.5	18.5 $\pm$ 3.3, 15.2-25.7	17.1 $\pm$ 2.6, 14.4-23.0
5	2	29.8 $\pm$ 2.1, 25.0-34.0	34.0	32.0	6.2 $\pm$ 1.1, 5.4-7.0	-	-	-

A



B



C

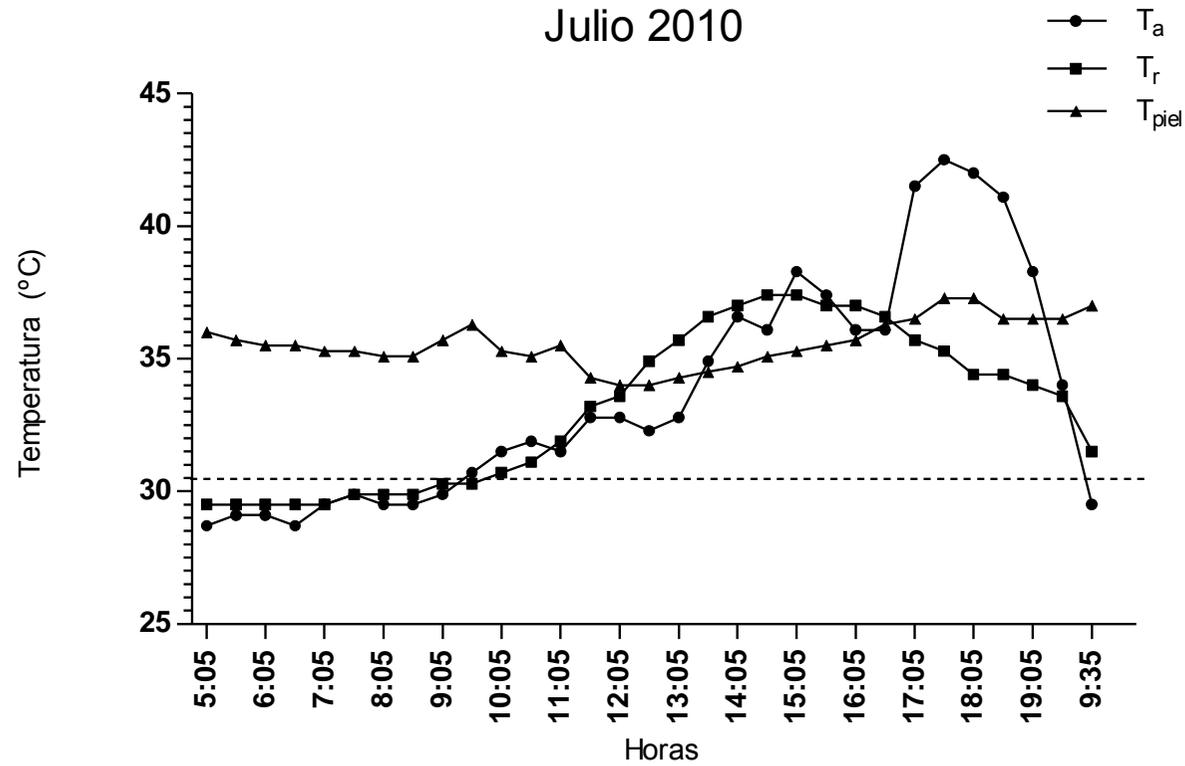


Figura. 3. Registros de la temperatura de la piel ( $T_{piel}$ =triángulo invertido), temperatura del refugio ( $T_r$ =cuadrado y triángulo) y temperatura ambiental ( $T_a$ =círculo) durante 24 horas de tres individuos de *Myotis vivesi* pertenecientes a dos muestreos diferentes. A) hibernación, B) torpor diario durante las primeras horas para salir de este estado durante la tarde, C) normotermo durante el día. La línea discontinua representa la temperatura activa ( $T_{activa}$ ).

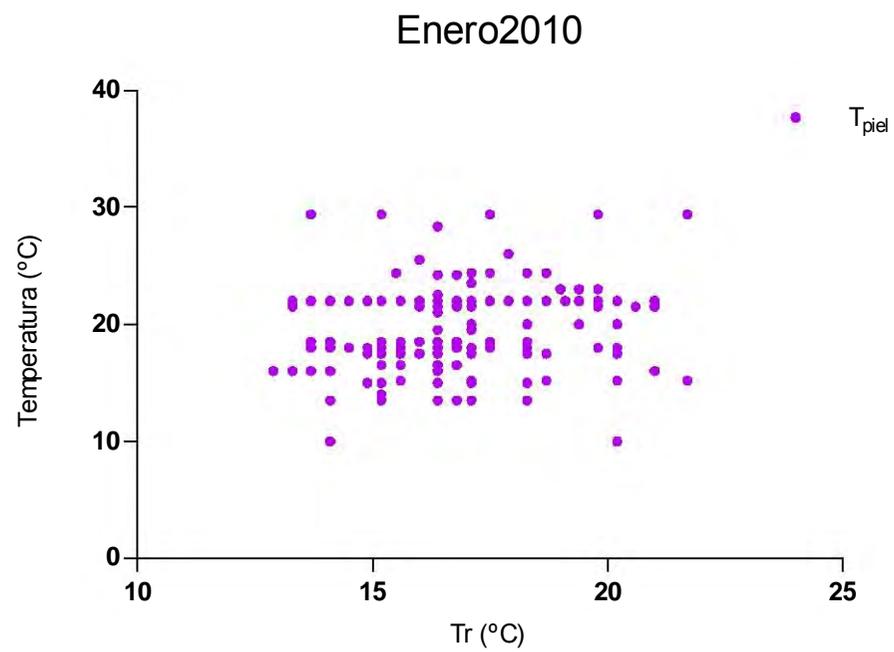
Para el verano de 2010, la  $T_{\text{activa}}$  fue de  $33.1 \pm 1.6^{\circ}\text{C}$  ( $30.1-35.2^{\circ}\text{C}$ ;  $n=15$ ). En esta estación, ningún murciélago mantuvo su  $T_{\text{piel}}$  por debajo de la  $T_{\text{activa}}$  por lo que los murciélagos radiomarcados no entraron en un estado de torpor durante los 5 días de trabajo (Fig. 3C.). La  $T_{\text{piel}}$  promedio más baja registrada fue de  $31.0 \pm 2.0$  ( $29.0-40.0^{\circ}\text{C}$ ), mientras que la más alta alcanzó los  $37.0 \pm 2.0^{\circ}\text{C}$  ( $33.0-40.0^{\circ}\text{C}$ ). Las  $T_{\text{torpor}}$  más altas y bajas fueron de  $33.2^{\circ}\text{C}$  y  $28.1^{\circ}\text{C}$ , respectivamente.

Cuadro. 3. Estadística descriptiva de los valores para investigar el uso de estivación y torpore en el verano de 2010. Todas las unidades están en  $^{\circ}\text{C}$ . Las medidas presentadas son: promedio  $\pm$  desviación estándar, rango mínimo – máximo. Temperatura de la piel ( $T_{\text{piel}}$ ), temperatura activa ( $T_{\text{activa}}$ ) y temperatura torpor ( $T_{\text{torpor}}$ ).

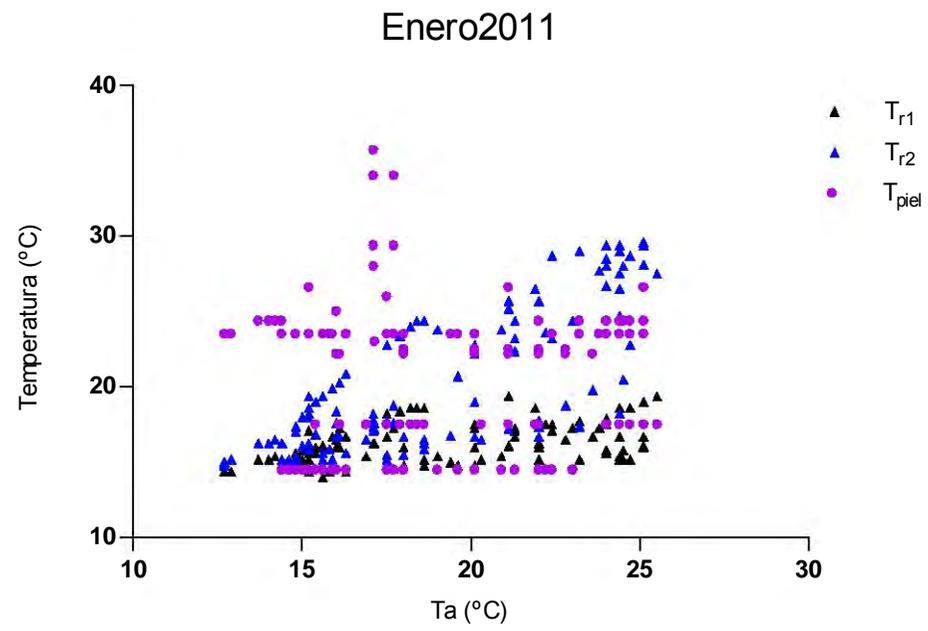
Murciélago	N. de días con transmisor	$T_{\text{piel}}$	$T_{\text{activa}}$	$T_{\text{torpor}}$
1	5	(36.7 $\pm$ 1.1, 34.0-39.0)	31.0	29.0
2	5	(35.7 $\pm$ 1.4, 33.2-40.0)	30.1	28.1
3	1	(36.1 $\pm$ 0.5, 35.1-36.8)	35.0	33.0
4	4	(36.0 $\pm$ 1.0, 35.0-38.0)	34.5	32.5
5	5	(36.7 $\pm$ 1.1, 34.0-39.0)	32.2	30.2
6	5	(34.0 $\pm$ 2.0, 30.0-39.0)	34.7	32.7
7	2	(36.0 $\pm$ 0.0, 35-37)	35.2	33.2
8	5	(35.0 $\pm$ 2.0, 31.0-39.0)	33.0	31.0
9	5	(34.0 $\pm$ 1.0, 32-37)	31.0	29.0
10	5	(37.0 $\pm$ 2.0, 33.0-40.0)	34.3	32.3
11	1	(36.0 $\pm$ 2.0, 33.0-37.0)	31.1	29.1
12	2	(31.0 $\pm$ 2.0, 29.0-40.0)	33.8	32.8
13	4	(36.0 $\pm$ 1.0, 34.0-38.0)	33.7	31.7
14	4	(35.0 $\pm$ 2.0, 32.0-39.0)	34	32
15	1	(36.0 $\pm$ 1.0, 35.0-39.0)	32.9	3 0.9

Durante el invierno de 2010, la  $T_r$  estuvo significativamente correlacionada con la  $T_{piel}$  ( $R^2=0.04$ ,  $P<0.0004$ , Fig. 4A). En el invierno de 2011 la  $T_a$  estuvo significativamente correlacionada con la  $T_{piel}$  ( $R^2=0.01$ ,  $P<0.0050$ ), la  $T_{r1}$  ( $R^2=0.19$ ,  $P<0.0001$ ,) y la  $T_{r2}$  ( $R^2=0.56$ ;  $P<0.0001$ , Fig. 4B). No obstante estos resultados, la mayoría de los índices de correlación obtenidos entre las variables examinadas fueron extremadamente bajos y por lo tanto no tienen una interpretación biológica relevante. En contraste, en verano de 2010 la  $T_a$  estuvo significativamente correlacionada con la  $T_r$  ( $R^2= 0.54$ ,  $P<0.0001$ ) y la  $T_{piel}$  ( $R^2= 0.55$ ,  $P<0.0001$ , Fig. 4C), ambas teniendo además un índice de correlación alto. La  $T_r$  y la  $T_{piel}$  también estuvieron significativamente correlacionadas y tuvieron un índice de correlación alto para esta última estación del año ( $R^2=0.65$ ;  $P<0.0001$ , Fig. 4D).

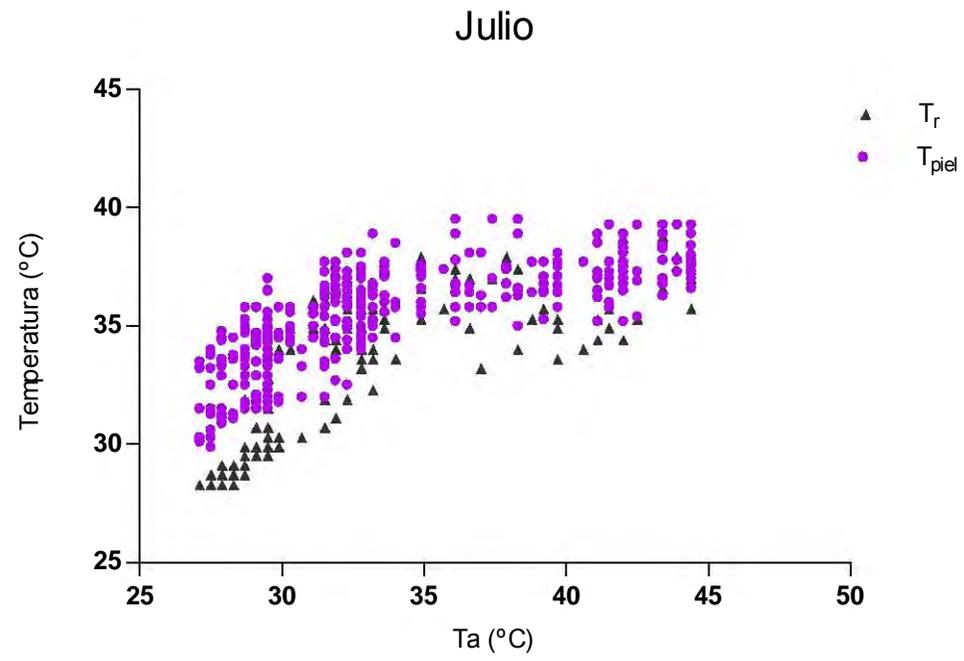
A



B



C



D

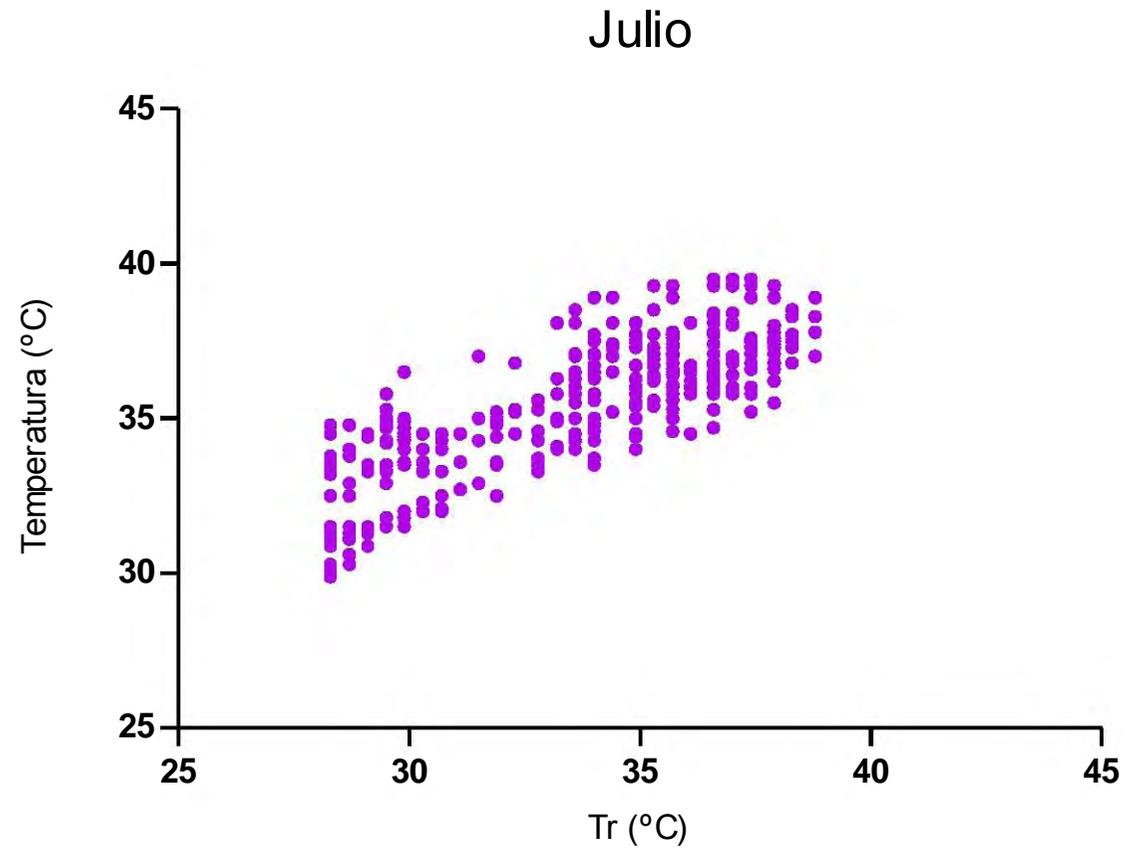


Figura. 4. Representación grafica de la correlación entre las diferentes variables: temperatura de la piel ( $T_{piel}$ =circulo),temperatura del refugio 1( $T_{r1}$ =triangulo negro), temperatura del refugio 2( $T_{r2}$ =triangulo azul) durante el invierno de 2010 (A), invierno de 2011(B),y en verano (C y D).

### *Uso de refugio y distribución durante el forrajeo*

En total se generaron 112 puntos para conocer la distribución durante el forrajeo de los individuos radiomarcados: 47 puntos (23 de la hembra y 24 del macho) en la primera salida y 64 en la tercera (Cuadro. 4). La mayoría de los puntos registrados en mayo (Fig. 5A) y julio (Fig. 5B) se concentraron en la parte Noroeste de la isla en una zona en la que se forma una pequeña bahía donde el agua es visiblemente somera, a pesar de que los murciélagos capturados se encontraban en refugios situados al otro lado de la isla.

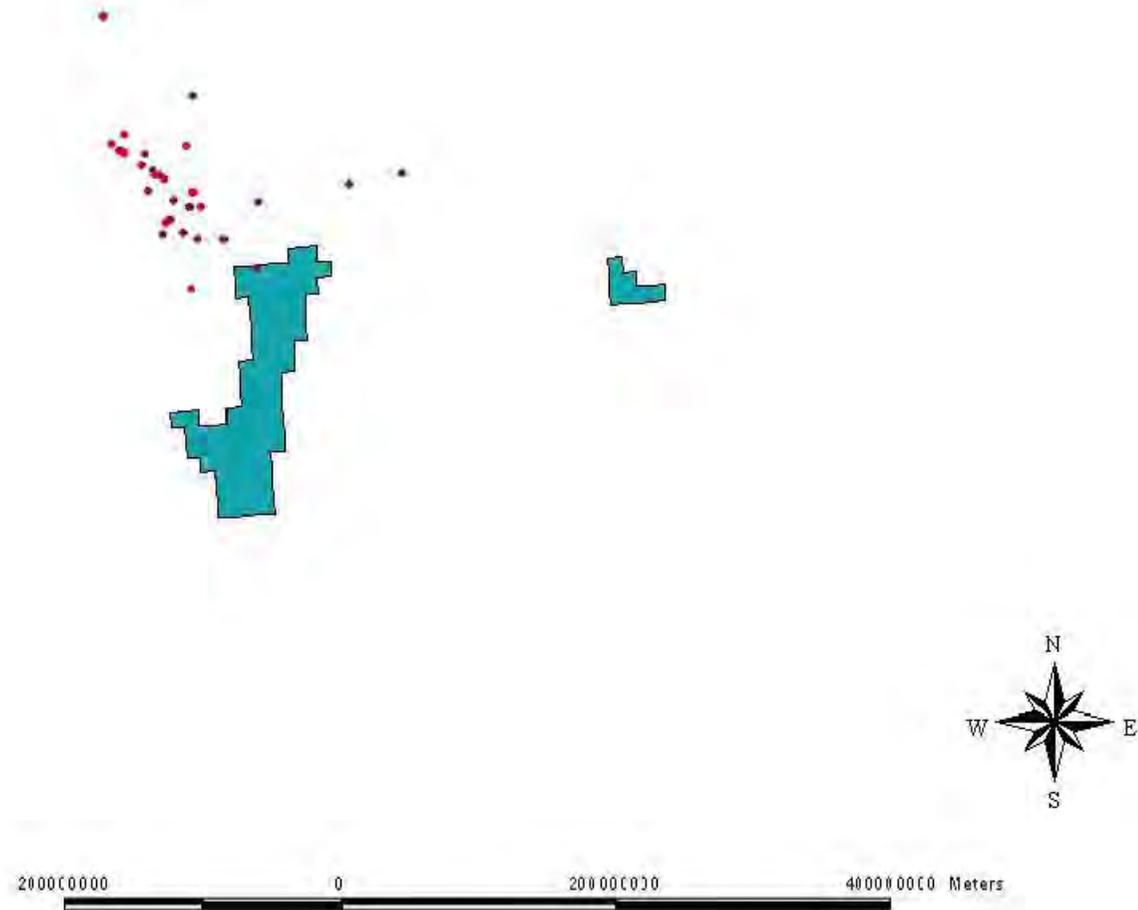
Cuadro. 4. Número de individuos y de localizaciones registradas fuera del refugio diurno en 2009 y 2010.

Salida	Murciélago	Localizaciones
23-30 mayo de 2009	1	23
	2	24
17-21 julio de 2010	3	5
	4	1
	5	1
	6	4
	7	9
	8	5
	9	4
	10	6
	11	6
	12	1
	13	2
	14	3
	15	0
	16	6
	17	7
	18	3
	19	1
<b>Total</b>		<b>112 puntos</b>

A

# Localizaciones Mayo

- Hembra
- Macho
- Isla



B

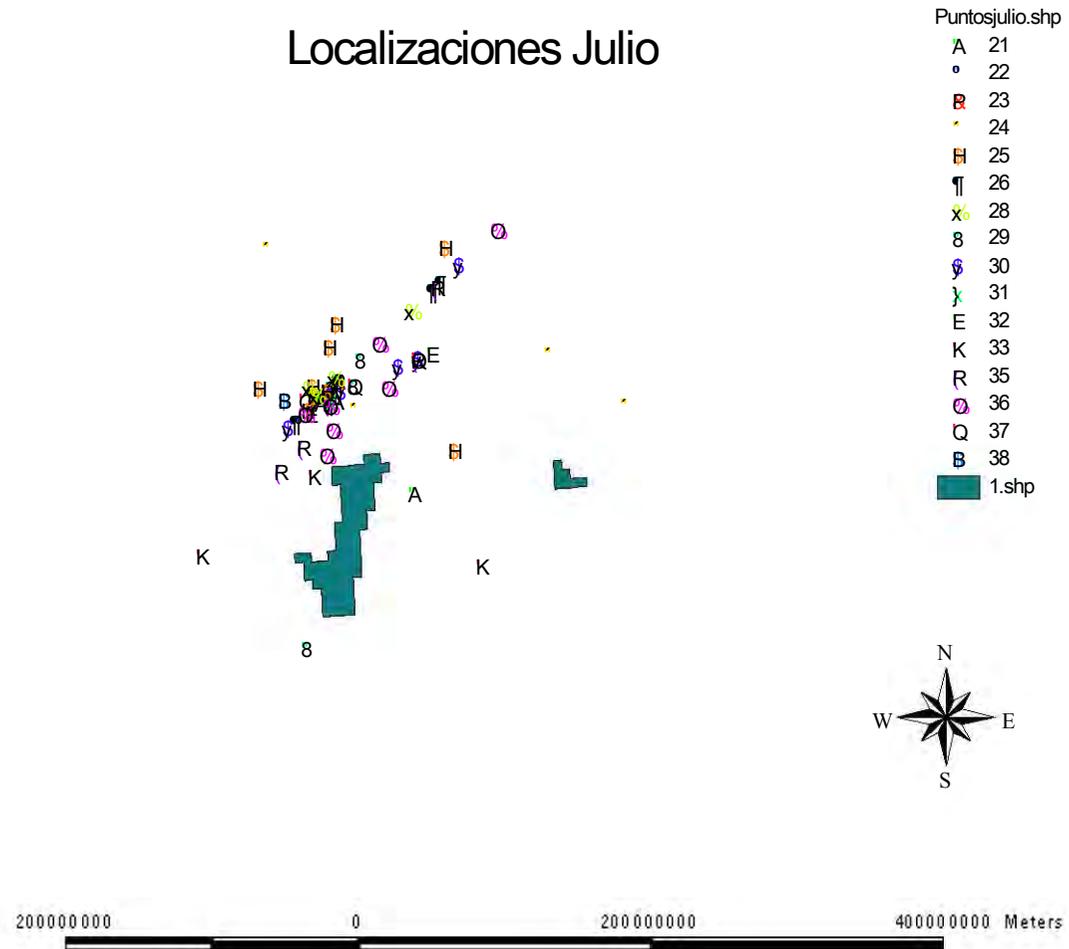


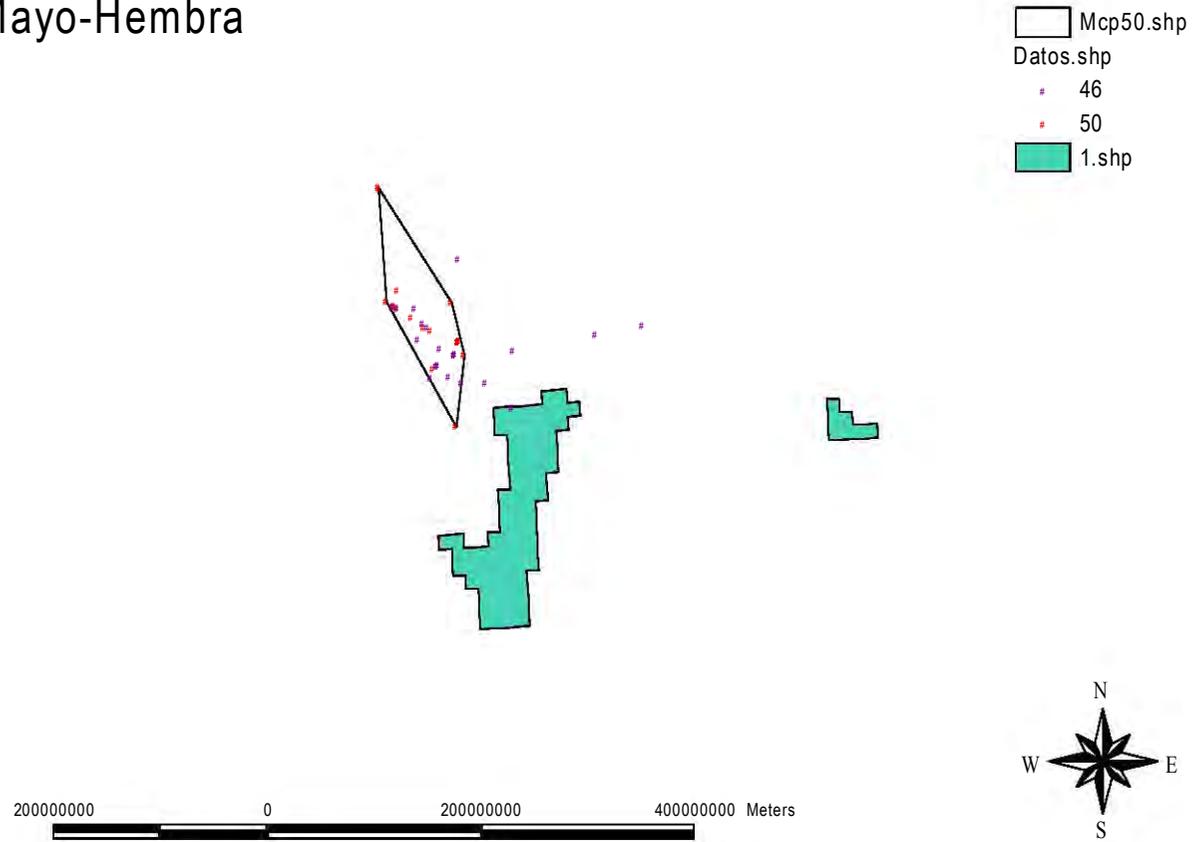
Figura.5. Localizaciones de los individuos durante la primera (A) y tercera (B) visitas a la Isla Partida Norte (escala en metros).

En mayo, los dos primeros días la hembra inició la conducta de forrajeo a partir de las 21:00 hrs. El forrajeo se llevó a cabo en el noroeste de la isla, sin desplazarse considerablemente. A la 01:00 am. la hembra regresó al refugio sin salir nuevamente. Los últimos tres días no se registró la señal. Por otra parte, la señal del transmisor del macho se registró durante cinco noches. El primer día no se encontró en el refugio a partir de las 20:00 hrs., localizándose su señal hasta las 22:00 hrs. Este individuo se encontró forrajeando cerca de la isla desde las 22:00 hrs, regresando al refugio hasta las 00:00 hrs sin salir nuevamente. El segundo día el macho forrajeó cerca de la isla de las 20:00 a las 00:00 hrs., y después de la 01:00 hrs. se perdió la señal. El tercer día salió a forrajear una hora más tarde (21:00hrs.) que los dos días anteriores, forrajeando cerca de la isla las dos primeras horas. A partir de las 23:00 hrs. probablemente se desplazó lejos de la isla, ya que la señal se perdió recuperándose hasta las 3:00 hrs. Las primeras cuatro horas (20:00-00:00) de la cuarta noche forrajeó cerca de la isla para después alejarse sin tener un nuevo registro hasta la quinta noche, durante la cual forrajeó cerca de la isla hasta las 00:00 hrs.

El área máxima de forrajeo que la hembra (Polígono Mínimo Convexo o PMC) ocupó durante esas dos noches fue  $0.53 \text{ km}^2$  con un perímetro de 3.97 km (Fig.6A). Por otra parte, el área máxima de forrajeo del macho fue de  $1.30 \text{ km}^2$  con un perímetro de 4.90 km (Fig. 6B). En conjunto, durante el mes de mayo el área máxima de forrajeo (PMC) de los dos individuos fue de  $1.95 \text{ km}^2$ , con un perímetro de 6.17 km (Fig. 6C), mientras que durante el mes de julio el área máxima de forrajeo fue de  $16.45 \text{ km}^2$  con un perímetro de 15.58 km (Fig. 6D).

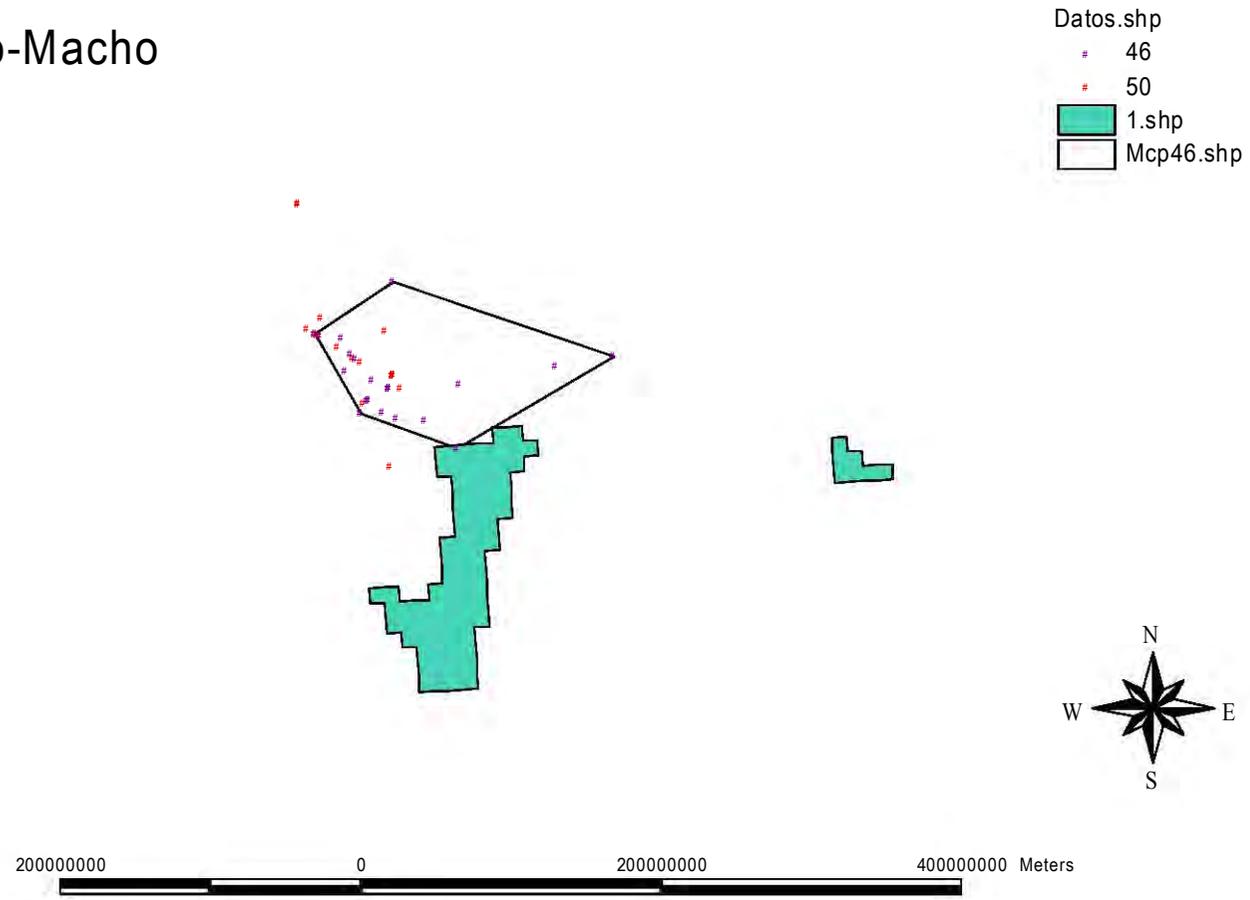
A

# Mayo-Hembra



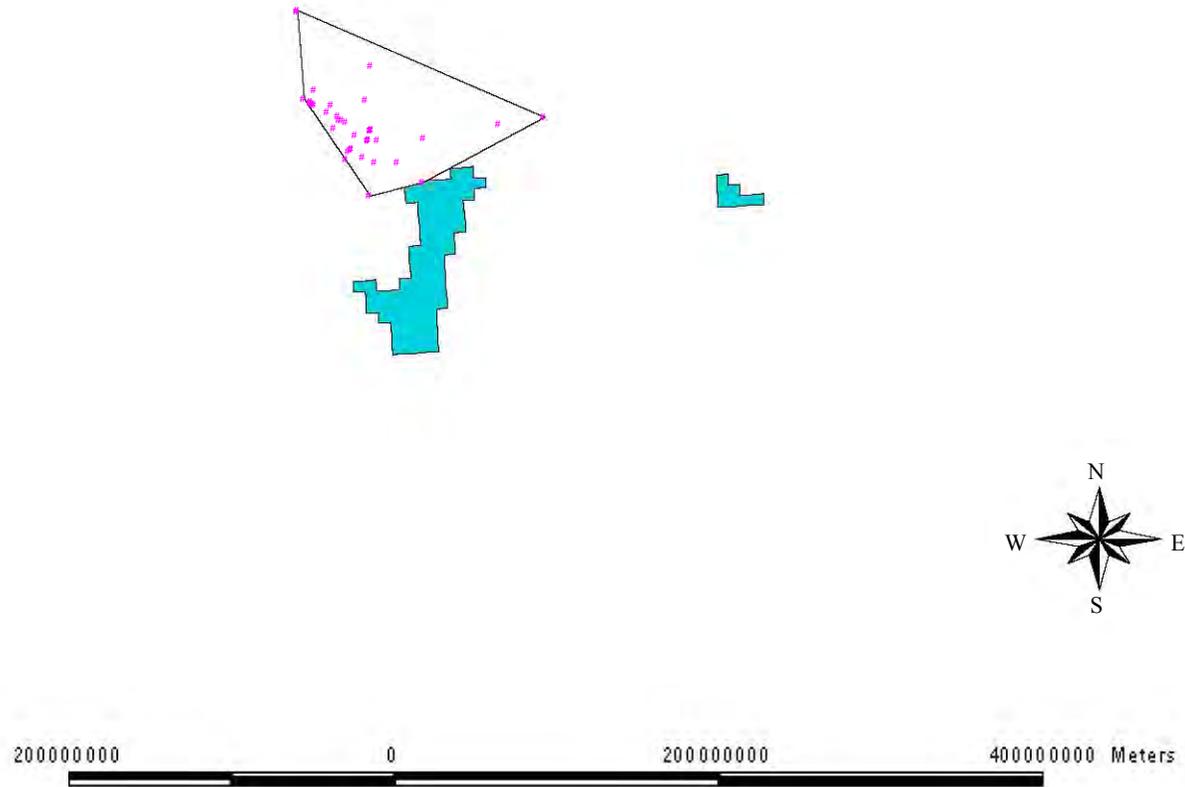
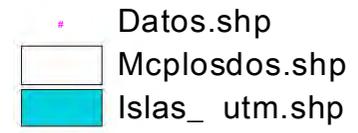
B

# Mayo-Macho



C

Mayo



D

Julio

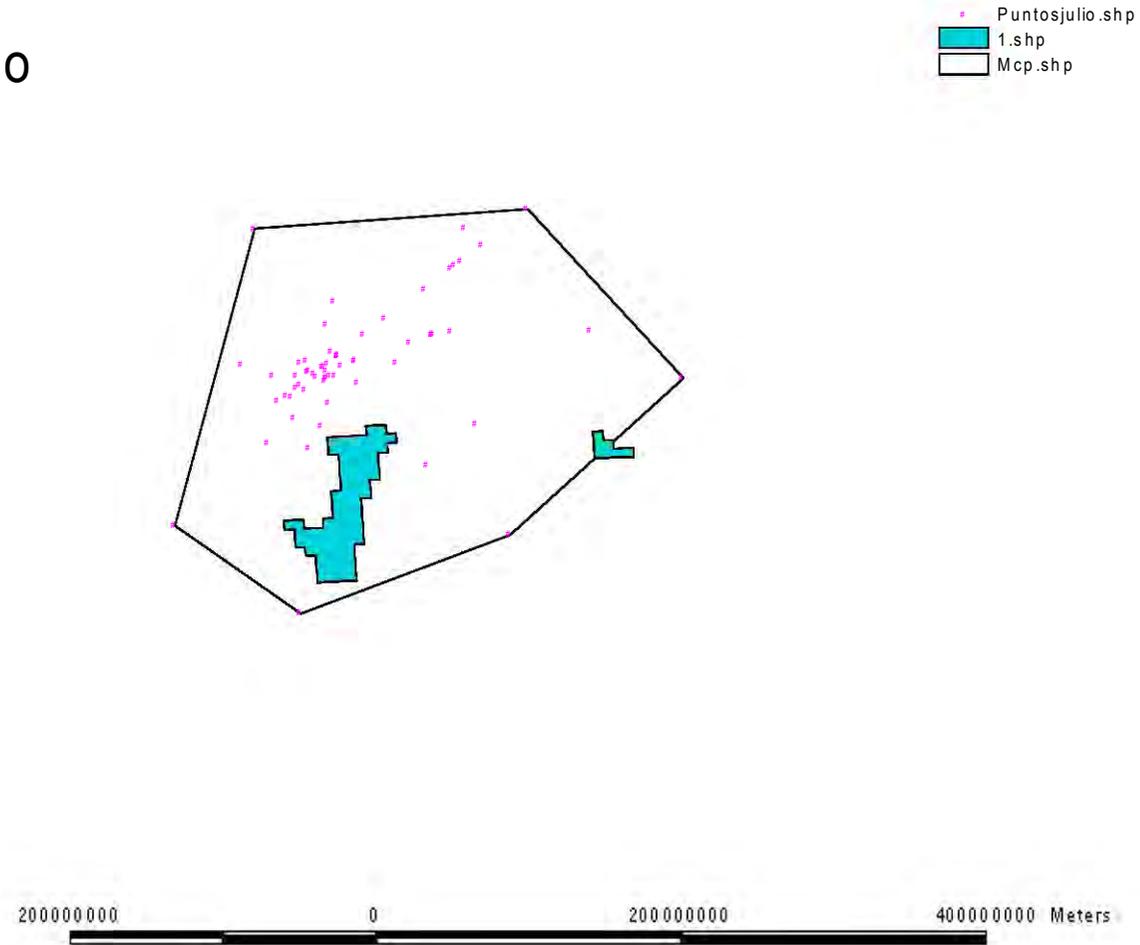
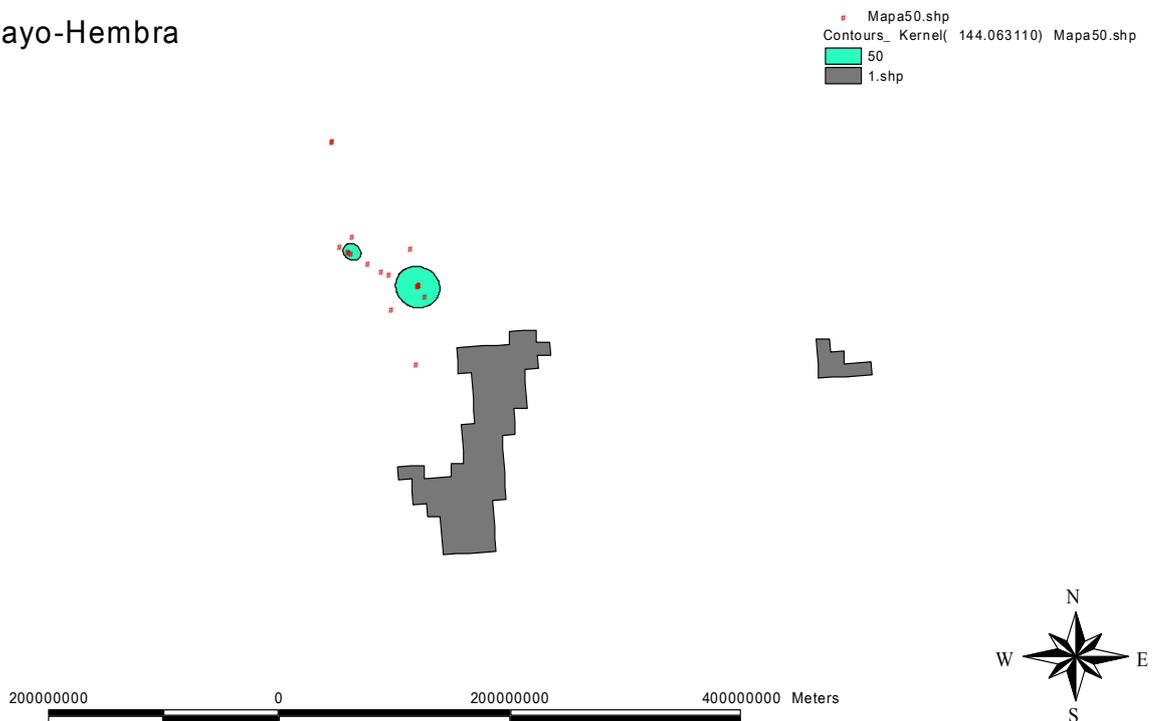


Figura.6. Polígono Mínimo Convexo de los datos de los murciélagos radiomarcados durante el mes de mayo: hembra (A), macho (B), todos los dato (C) y el mes de julio (D) (Línea=PMC; azul=Isla Partida Norte; puntos=localizaciones; escala en metros).

La técnica de Kernel muestra las áreas más frecuentadas por los murciélagos para realizar la conducta de forrajeo. En la figura 6 se muestra el Kernel al 50% de las localizaciones registradas, con un área de  $0.1 \text{ km}^2$  para la hembra (Fig. 7A) y de  $0.14 \text{ km}^2$  para el macho (Fig. 7B). En total, el área fue de  $0.12 \text{ km}^2$  para el mes de mayo y de  $0.46 \text{ km}^2$  en el mes de julio (Fig. 7C y D).

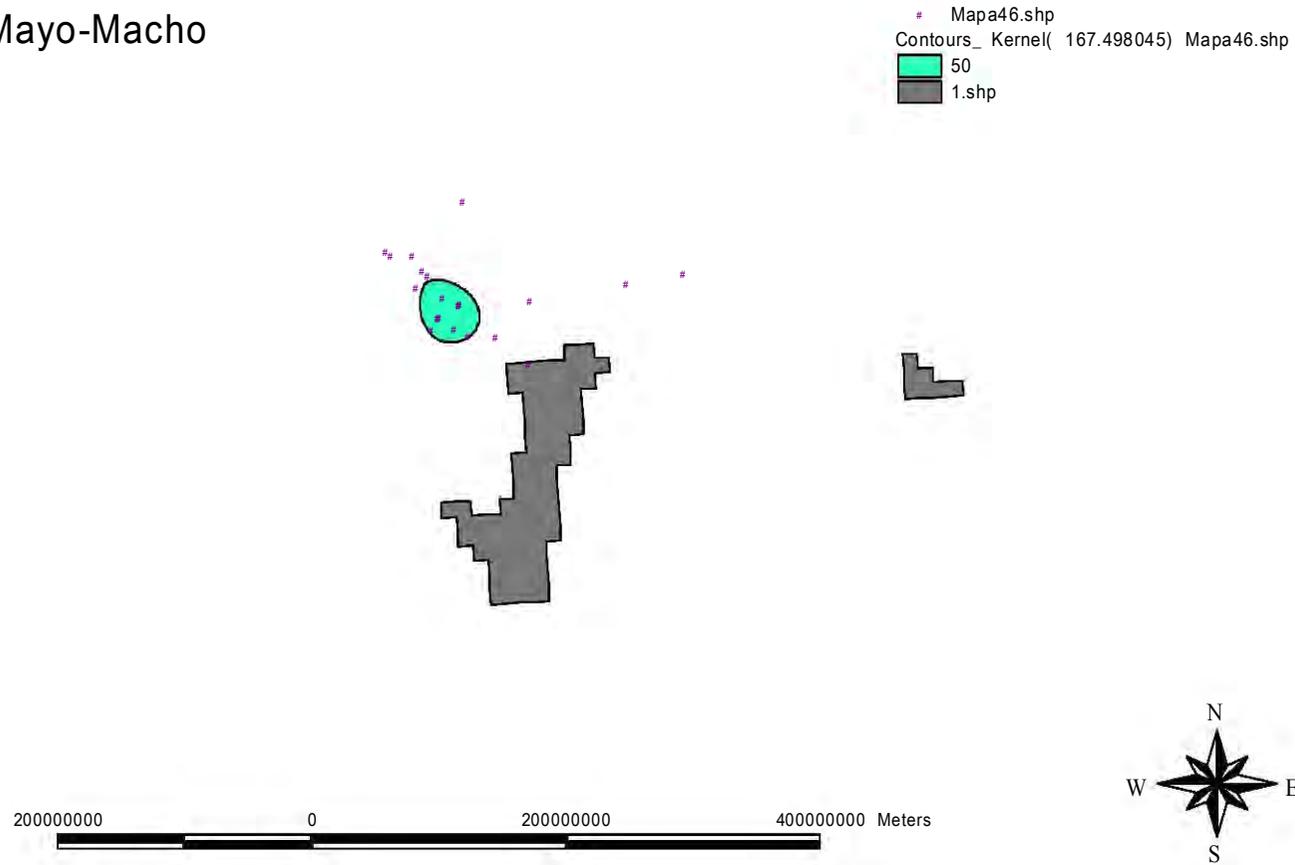
A

### Mayo-Hembra



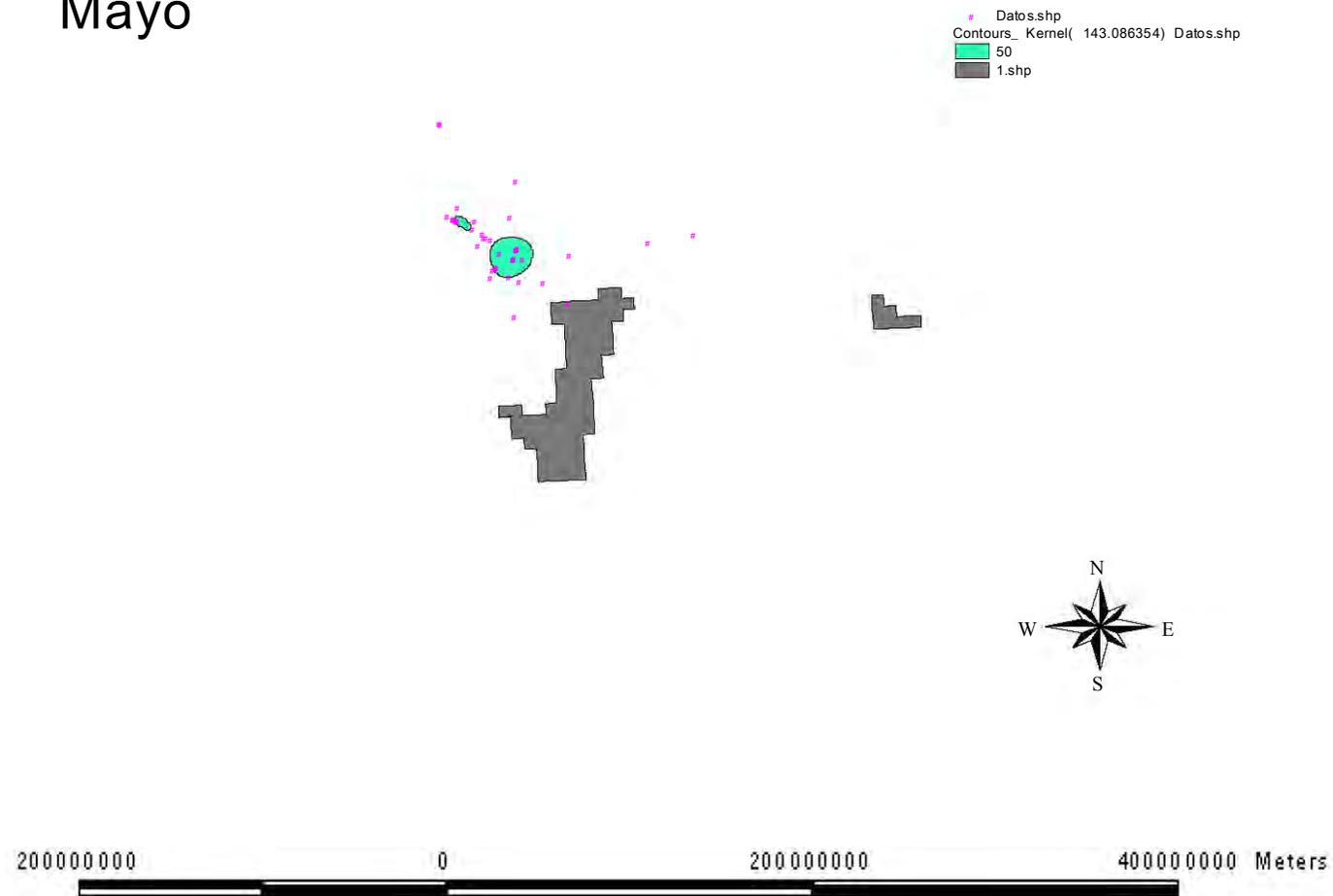
B

# Mayo-Macho



C

# Mayo



D  
Julio

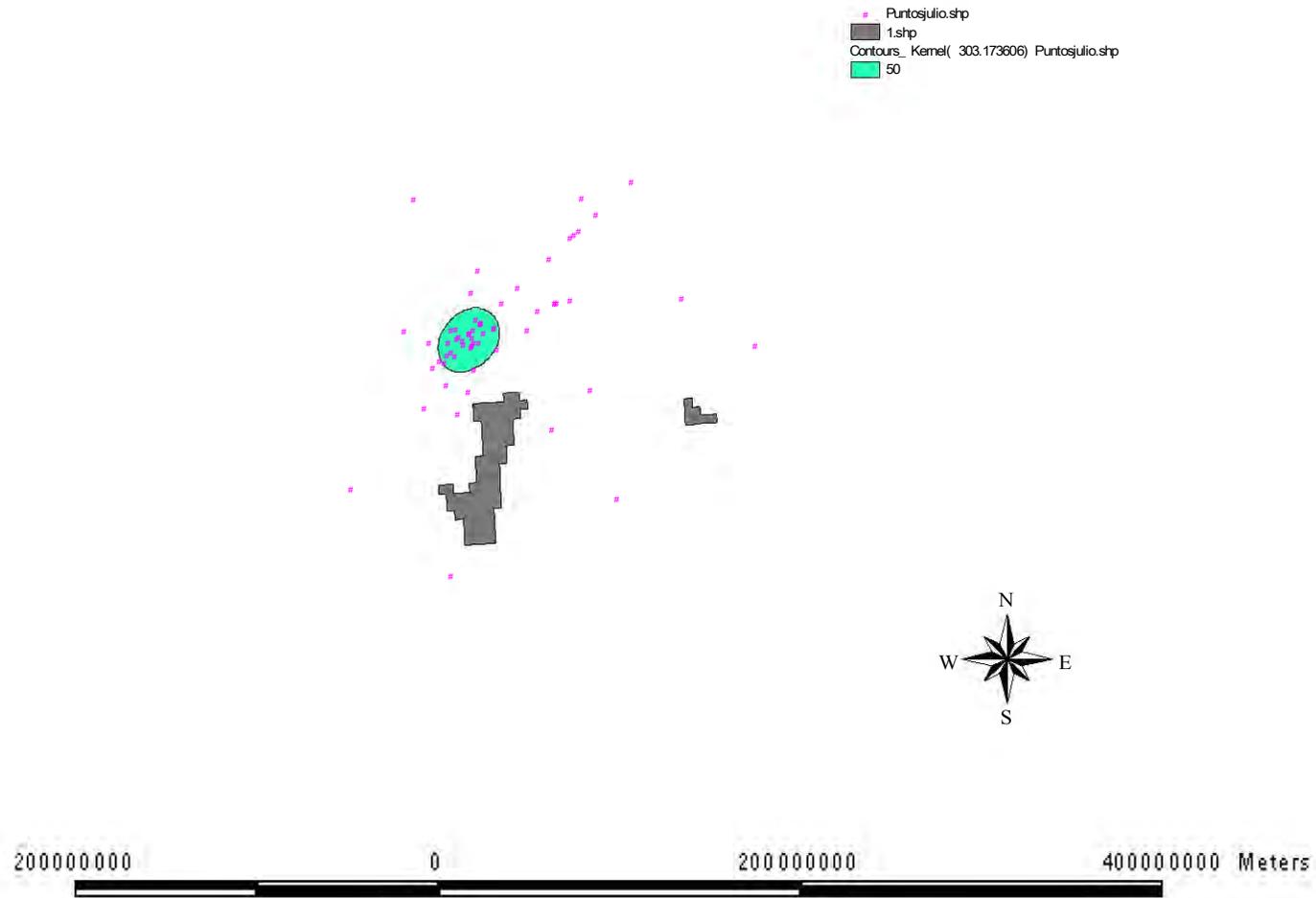


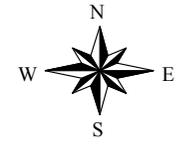
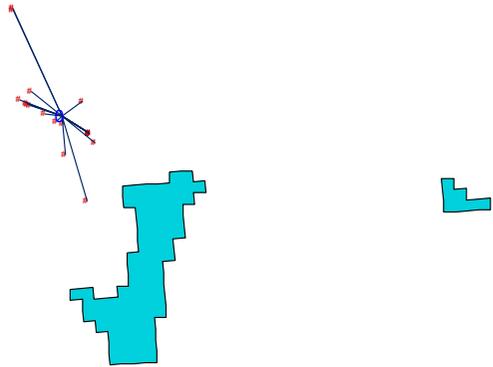
Figura.7. Kernel para los individuos de *Myotis vivesi* en Isla Partida durante el mes de mayo: hembra(A) y macho (B), todos los datos (C), y julio (D). (verde = Kernel; gris = Isla Partida Norte; puntos= localizaciones; escala en metros).

Apartir del centro aritmético se calculó que la distancia promedio recorrida en mayo por la hembra fue de  $375.97 \pm 271.01$  m ( $70.51$ - $1,092$  m; Fig.8A.), mientras que para el macho fue de  $418.11 \pm 349.10$  m ( $75.79$ - $1,542.26$  m; Fig.8B.). Durante el mes de mayo, la distancia promedio recorrida por los murciélagos examinados fue de  $397.50 \pm 310.55$  m. La localización o punto mas cercano a la isla se encontró a una distancia de  $70.51$  m, mientras que el punto más lejano estuvo a una distancia de  $1,542.26$  m (Fig.8C). En el mes de julio la distancia promedio recorrida por los murciélagos examinados fue de  $921.50 \pm 759.21$  m. La localización o punto más cercano se registró a una distancia de  $66.01$  m , mientras que el punto más lejano estuvo a una distancia de  $3,414.79$  m del refugio. En mayo (un macho) y julio varios individuos aparentemente volaron para forrajear a una distancia mayor a la del alcance de los radiotransmisores (hasta  $3.5$  km), por lo que no pudieron ser detectados (Fig. 7B y D).

A

# Mayo-Hembra

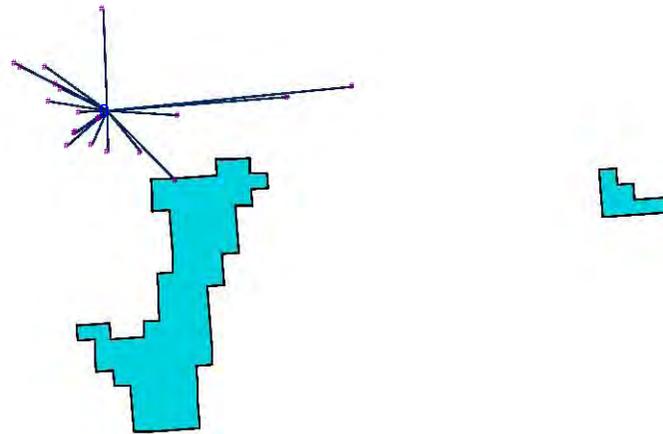
- Spider-50.shp
- Mapa50.shp
- 1.shp



B

# Mayo-Macho

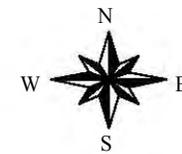
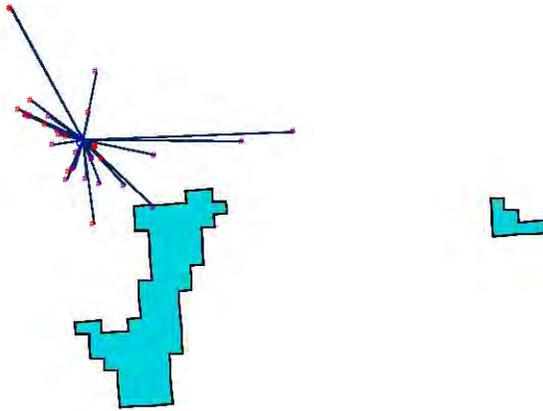
Mapa46.shp  
Spider-46.shp  
1.shp



C

Mayo

Datos.shp  
# 46  
# 50  
Spiderlosdos.shp  
Islas\_utm.shp



D

Julio

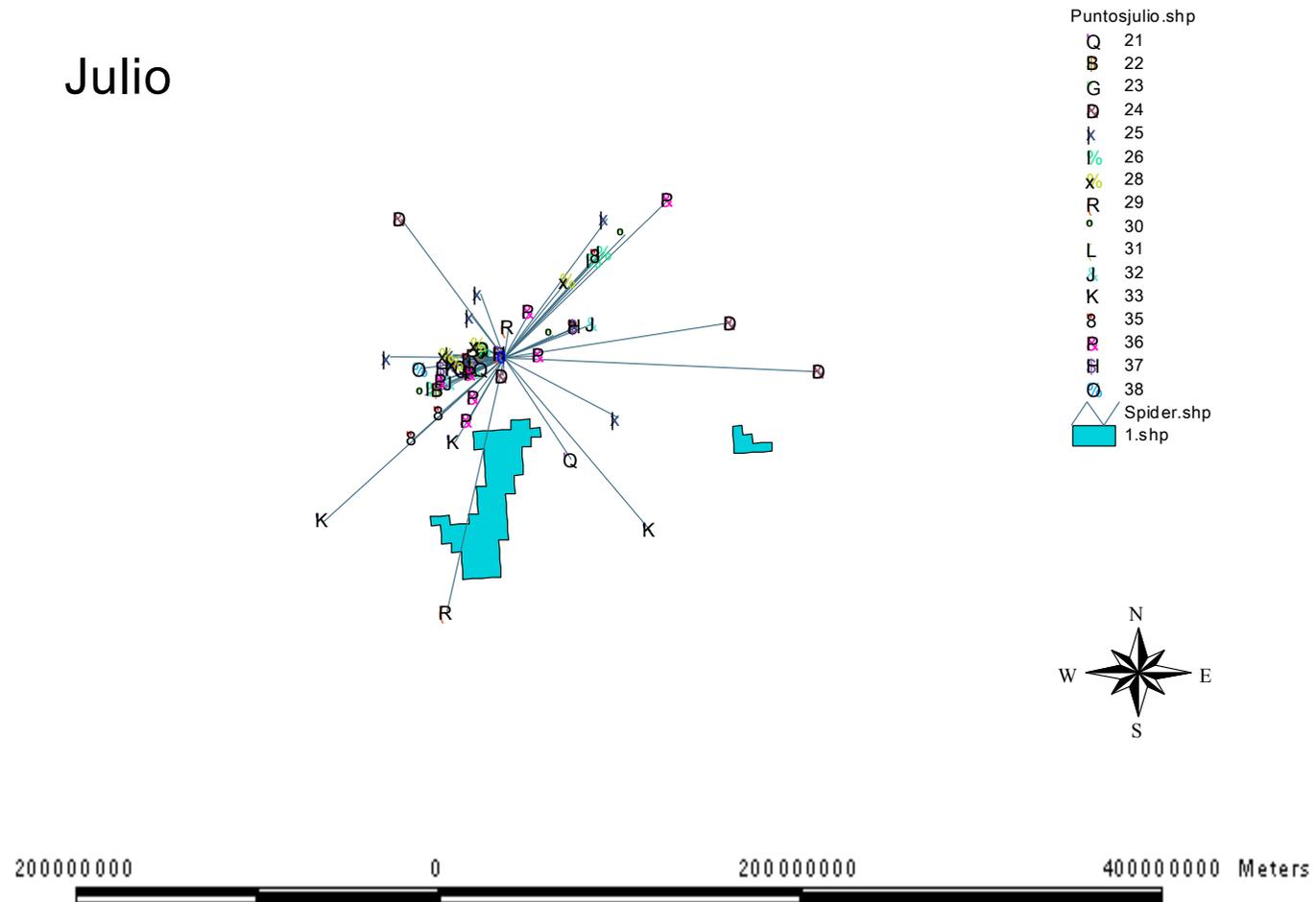
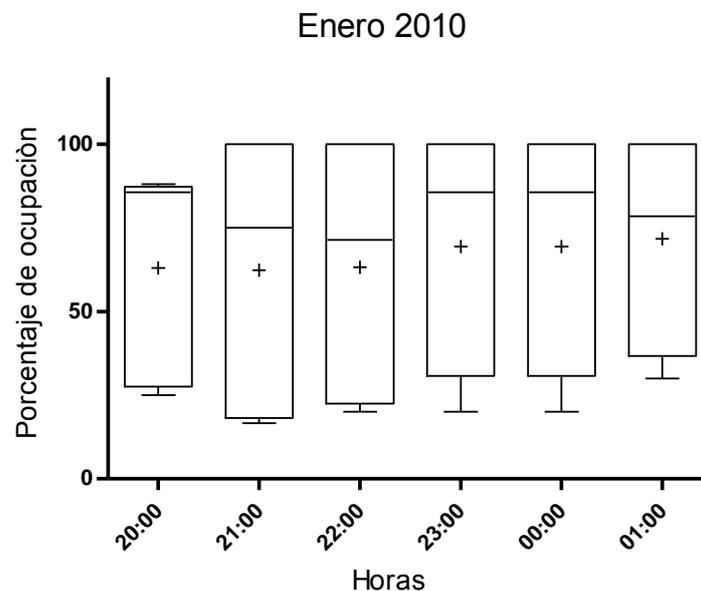


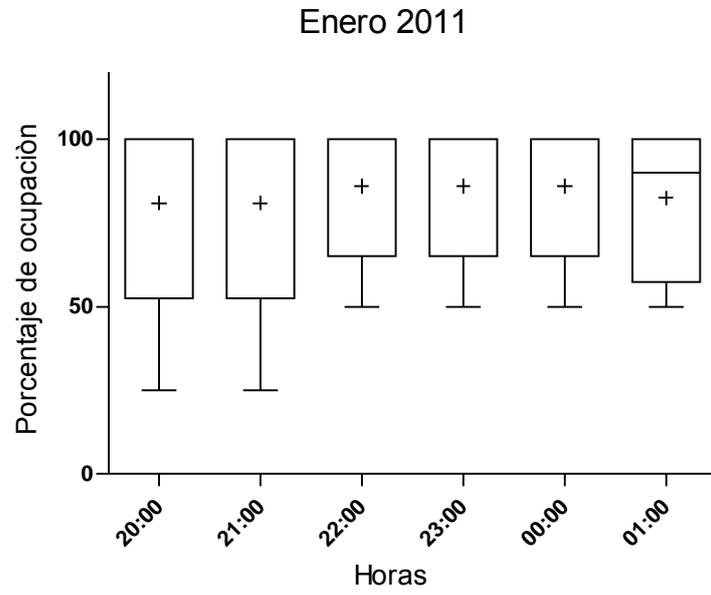
Figura. 8. Distancias de todas las localizaciones de los murciélagos a partir del centro aritmético en Isla Partida Norte durante mayo: hembra (A), macho (B), todos los datos (C) y el mes de julio (D).

En las figuras 9A-C se muestran las gráficas que indican el porcentaje de murciélagos que permanecieron en el refugio de las 20:00 a la 01:00 hrs. durante los inviernos de 2010 y 2011 y el verano de 2010 durante todos los días de muestreo. El porcentaje de ocupación del refugio durante el verano (22.30±3.23; 19.20-26.60) fue menor que en los inviernos de 2010 y 2011 (66.57±4.15; 62.30-71.80 y 83.75±2.5; 81.00-86.00, respectivamente) (Fig. 9D). Las diferencias en los porcentajes entre el invierno de 2010 y el invierno de 2011 ( $P \leq 0.1547$ ) y el verano 2010 y el invierno de 2010 ( $P \leq 0.1547$ ) resultaron no significativas, no así para los porcentajes entre el verano de 2010 y el invierno de 2011 ( $P \leq 0.0002$ ).

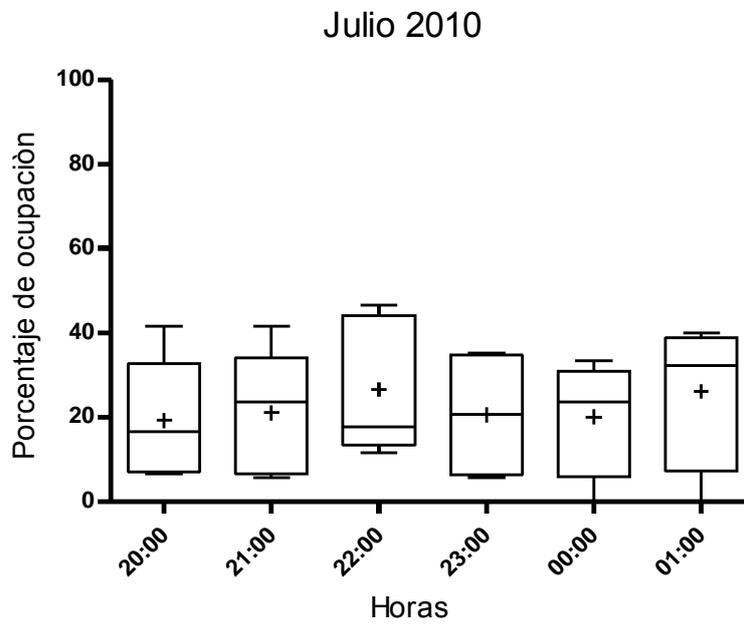
A



B



C



D

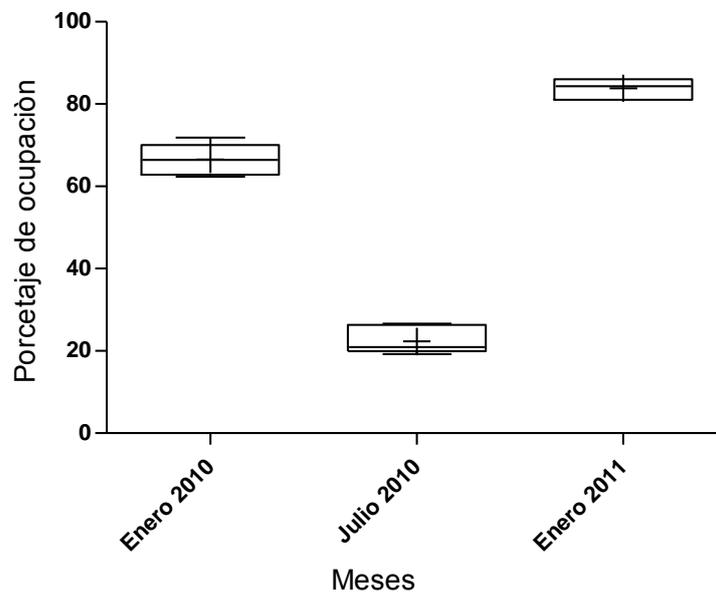


Figura. 9. Porcentaje de murciélagos dentro del refugio durante tres de las salidas a Isla Partida Norte. El rectángulo representa la desviación estándar, el símbolo + el promedio, la línea horizontal dentro del rectángulo la mediana y las líneas verticales afuera del rectángulo el rango.

## DISCUSIÓN

### *Torpor*

En el presente estudio se obtuvieron datos a través de radiotransmisores para investigar la existencia de torpor en *M. vivesi* en la Isla Partida Norte, así como para determinar su distribución temporal y espacial durante el forrajeo y el uso de refugios. Los resultados obtenidos sugieren que varios individuos emplearon tanto torpor diario como la hibernación, pero no entraron en ningún estado de heterotermia durante el verano. Esto concuerda con el tiempo que los individuos permanecieron dentro del refugio, el cual fue mayor durante las temporadas invernales que durante el verano. Los fuertes vientos que se presentan en esta zona durante el invierno podrían ser uno de los factores por los cuales los individuos estudiados entraron en estado de torpor diario o hibernación debido a que el fuerte oleaje podría afectar la actividad de los individuos al

dificultar el forrajeo. La productividad primaria en el Mar de Cortés es mayor durante el invierno (Álvarez-Borrego, 2002; Douglas et al., 2007), por lo que la disponibilidad de presas marinas para *M. vivesi* debería ser abundante durante esta época del año.

Varios factores pueden influir en los murciélagos para que éstos registren algún tipo o grado de heterotermia. Por ejemplo, *Nycteris thebaica* (Nycteridae) exhibe un grado de heterotermia limitado ( $T_{\text{piel}} \text{ mínima} = 28^{\circ}\text{C}$ ), y sus refugios registraron una temperatura baja ( $14^{\circ}\text{C}$ ) (McKechnie y Mzilikazi, 2011). La termorregulación en *Carollia perspicillata* y *Sturnira lilium*, parece por otra parte estar afectada por la disponibilidad de alimento (Audet y Thomas, 1997). También se ha sugerido que la deficiencia termorreguladora de *Artibeus jamaicensis* puede estar relacionada con el estrés o la condición de los murciélagos al momento de capturarlos (Studier y Wilson, 1979). Los individuos de *Nyctophilus bifax* con una condición física óptima (reservas de energía) expresan periodos de torpor más largos y profundos que aquellos con una baja condición física (Stawski y Geiser, 2010).

Aunque en este estudio no se investigó si existe una diferencia termorreguladora entre sexos, algunos autores (Hitchcock et al., 1984; Stones y Wiebers, 1967) han encontrado diferencias en algunas especies de murciélagos. Al parecer, los machos vespertilionidos de zonas templadas recurren regularmente al torpor como una estrategia para la conservación de la energía durante los meses de verano, ya que están exentos de las restricciones reproductivas impuestas por las hembras. Los machos no reproductivos de *Eptesicus fuscus* normalmente seleccionan refugios fríos y regularmente usan el torpor (Grinevitch et al., 1995). Las hembras de esta especie, sin embargo, normalmente mantienen una  $T_c$  alta entre la preñez y la lactancia (Audet y Fenton, 1988). En contraste, en machos solitarios de *Myotis lucifugus* se encontró un patrón opuesto, pues

se ven forzados a mantener una  $T_c$  alta para asegurar el desarrollo testicular y la espermatogenesis (Kurta y Kunz; 1988).

También se han reportado diferencias termoregulatorias entre hembras con condición reproductiva diferente (*M. lucifugus* y *M. thysanodes*; Studier y O'Farrell, 1976; Kurta *et al.*, 1987; Kurta y Kunz, 1988; Speakman y Thomas, 2003). Debido a lo anterior, los resultados obtenidos en este estudio no deben ser considerados como concluyentes, ya que existe la posibilidad de que exista variación en la termorregulación entre sexos, estados reproductivos y condiciones físicas de cada individuo. La actividad reproductiva de *M. vivesi* ocurre durante el invierno, coincidiendo con la temporada en que los individuos entran en torpor diario o hibernación. Futuros estudios de campo permitirán mostrar si el torpor forma parte de una estrategia relacionada con la actividad reproductiva de esta especie y si existen diferencias (profundidad y duración del torpor) entre los individuos debidas a su condición reproductiva.

Se sabe que algunas especies de la región subtropical pueden estar durante el verano austral. Este es el caso de la especie *Nyctophilus bifax*, la cual entra en este estado de heterotermia durante este época del año a pesar de que los insectos son más abundantes (Stawski y Geiser, 2010). El torpor diario, por otra parte, es usualmente asociado con el invierno, cuando la  $T_a$  es baja y el alimento es escaso. Varios mamíferos, sin embargo, entran en torpor diario cuando la  $T_a$  es elevada, incluso cuando el clima veraniego es simulado bajo condiciones de laboratorio. Esto último ha sido reportado en roedores (*Graphiurus murinus*, *Saccostomus campestris*, *Glis glis*, *Petromyscus collinus* y *Aethomys namaquensis*; Wilz y Heldmaier, 2000; McKechnie y Mzilikazi, 2011). El torpor diario incluso se ha observado en primates tropicales (Dausmann, 2008) y en murciélagos insectívoros (*Vespadelus pumilus*, *Mops condylurus* y *N. bifax*; Stawski y Geiser, 2010). En este trabajo ninguno de los

individuos marcados presentó algún tipo de heterotermia durante el verano, pero sí se encontró una correlación entre la  $T_a$  y  $T_r$  con respecto a la  $T_{piel}$  de los murciélagos en este periodo. Esta correlación ya había sido sugerida anteriormente para *M. vivesi* en Isla Partida Norte (Maya, 1968) y para *N. bifaxen* la Reserva Natural Iluka, Australia (Stawski y Geiser, 2010).

#### *Uso de Refugio y Distribución durante el forrajeo*

Los resultados obtenidos muestran que la mayoría de los murciélagos radiomarcados se concentraron para forrajear en la parte Noroeste de la isla, en donde se forma una bahía donde el agua es más somera. Este comportamiento fue observado tanto en primavera como en verano a pesar de que algunos individuos fueron capturados en los refugios del lado contrario de la isla. Estos datos sugieren que las zonas más someras podrían facilitar la conducta de forrajeo de los murciélagos. Estudios previos han reportado que otras especies del género *Myotis* que realizan un forrajeo tipo “trawling” (pesca de arrastre) generalmente seleccionan sitios abiertos y con aguas someras, en donde es probablemente más fácil detectar a una presa debido a que la superficie es lisa y se reducen las interferencias sonoras (Von Frenckell y Barclay, 1987; Siemers *et al.*, 2001; Almenar *et al.*, 2006). Un ejemplo de ello es *M. capaccinni*, en donde se ha observado que los individuos de esta especie se concentran en zonas someras de ríos que ya tienen ubicadas para forrajear sin realizar aparentemente una fase de búsqueda (Almenar *et al.*, 2006).

Otra de las explicaciones sobre la concentración en un sitio determinado de la isla es la de un forrajeo social. Esta conducta de cooperación en quirópteros fuera del refugio solo ha sido documentada en unas pocas especies tropicales. Un ejemplo de esto es el murciélago frugívoro *Phyllostomus hastatus*, especie en donde las hembras que

pertenecen al mismo refugio reconocen las llamadas individuales de los miembros del grupo mientras forrajean frutos (Wilkinson y Boughman, 1998). Así, se ha encontrado que una razón importante en murciélagos tropicales para formar colonias perdurables ha sido el beneficiarse de un forrajeo más eficiente a través de la transferencia de información (Dechmann *et al.*, 2009, 2010; Safi y Keith, 2007). Las especies de murciélagos con el tipo de forrajeo trawling emiten zumbidos o llamadas distintivas constituidas por muchas señales cortas (Schnitzler *et al.*, 2003). Estas llamadas aumentan cuando el alimento es encontrado en un parche concentrado y así atraen a coespecíficos al grupo de forrajeo.

En nuestro estudio, el área máxima de forrajeo de *M. vivesi* fue mayor en verano comparado con el área reportada para primavera. Asimismo, las áreas más frecuentadas por los murciélagos radiomarcados fueron mayores para el verano. No obstante, estas discrepancias podrían deberse a la considerable diferencia en el número de individuos capturados en cada estación, por lo que no es posible su comparación.

Por otra parte, los individuos se desplazaron a una distancia mayor de la esperada ( $\leq 3.5$  km) rebasando la capacidad de los radiotransmisores con los que se trabajó. Se sabe que varias especies con forrajeo de arrastre se desplazan grandes distancias para llegar a los sitios en los cuales realizan el forrajeo, como en el caso de *M. capaccini* (Almenar *et al.*, 2006). Es posible que en *M. vivesi* los individuos se desplacen a islas cercanas y utilicen refugios alternos durante la noche, lo cual explicaría que no todos los individuos radiomarcados fueran registrados durante todo el tiempo. Se sabe que varias especies de murciélagos utilizan refugios nocturnos temporales que se encuentran cerca de su área de forrajeo para descansar, digerir las presas capturadas y prepararse para un periodo subsecuente de forrajeo o para regresar a los refugios diurnos (Henry *et al.*, 2002). Esto ha sido reportado en hembras preñadas de

*M. lucifugus*, las cuales comúnmente usan refugios nocturnos temporales situados a distancias mayores a 1 km (Henry *et al.*, 2002). Por otra parte, se ha registrado que *Tadarida australis* viaja más de 20 km para encontrar las aéreas donde se alimenta, dándose la mayor actividad de forrajeo en un diámetro de aproximadamente 3 km del refugio comunal (Rhodes y Catterall, 2008). En esta especie el forrajeo se realiza más cerca del refugio comunal que de los refugios diurnos y es frecuentemente visitado durante la noche (Rhodes y Catterall, 2008).

Por último, cabe señalar que las diferencias en la distribución durante forrajeo entre los sexos de *M. vivesi* no fueron analizadas, ni tampoco si la conducta de forrajeo está relacionada con el recurso dispuesto en parches o fragmentos. Estudios posteriores que cuenten con un equipo de telemetría que logre cubrir un área más amplia, así como el registro de un mayor número de individuos ayudarán a conocer si el área de forrajeo que ocupa esta especie varía de acuerdo con la disponibilidad de alimento y/o la variación en las condiciones climáticas a lo largo del año.

Los resultados obtenidos en este estudio sugieren que el tiempo que los individuos radiomarcados permanecieron dentro del refugio fue mayor durante la temporada invernal del 2011 que durante el verano. Se sabe que la productividad primaria marina es mayor durante el invierno (Álvarez-Borrego, 2002; Douglas *et al.*, 2007), por lo que la disponibilidad de presas marinas podría ser mayor para *M. vivesi* en las zonas cercanas a Isla Partida Norte durante esta época del año. Por tanto, la diferencia de tiempo en el uso del refugio encontrada en este estudio al parecer no está relacionada con la disponibilidad de presas. Esto contrasta con organismos que viven en latitudes elevadas, en donde las estaciones del año son marcadas y algunas especies se ven confinadas a los refugios durante largos períodos del año debido a la escasez o carencia de alimento (Speakman y Thomas, 2003).

La diferencia de tiempo en el uso del refugio encontrada entre las temporadas estudiadas podría estar relacionada con las condiciones climáticas imperantes cada una. A pesar de que no se tomaron medidas de la velocidad del viento, al parecer éste es un factor importante para salir a forrajear o permanecer dentro del refugio hasta que las condiciones ambientales mejoren. El fuerte viento durante el invierno probablemente dificulte el vuelo y el forrajeo de esta especie debido a que el oleaje es mayor durante esta temporada del año. Geográficamente, el Golfo de California se ubica dentro de la región subtropical y presenta marcadas fluctuaciones en el clima (Case *et al.*, 2002). Durante el invierno y parte de la primavera, los vientos dominantes son del norte, lo que ocasiona bajas temperaturas en esta parte norte del Golfo (Bourillon *et al.*, 1998). El resto del año predominan los vientos cálido-húmedos del sureste (Bourillon *et al.*, 1988; Case *et al.*, 2002). Debido a que la vegetación es escasa y a la ausencia de cuevas en estas islas, el uso efectivo de las grietas y las rocas ha permitido a *M. vivesi* utilizar estas islas como zonas de refugio durante todo el año (Kunz, 1982). Ya que *M. vivesi* utiliza áreas de refugios relativamente ubicuos, la selección de estos sitios pudiera estar relacionada con minimizar el impacto de los vientos fríos durante el invierno y el intenso calor provocado por las radiaciones solares durante el verano (Kunz, 1982).

Un estudio previo (Flores-Martínez, 2009), demostró que en los refugios de *M. vivesi* existen variaciones significativas de la temperatura y la humedad a lo largo del año, siendo el verano la etapa más cálida y seca. Durante el invierno los murciélagos tienen una conducta pasiva ante la presencia humana y presentaban una temperatura corporal baja al tacto cuando eran capturados (Flores-Martínez, 2009). Esto sugiere que *M. vivesi* tiene la capacidad de entrar en torpor durante los periodos más fríos. Estas observaciones por lo tanto apoyan lo observado en este trabajo, en donde esta especie entra en un estado de torpor diario o hibernación y que, por ende, su actividad

disminuye permaneciendo así por periodos más prolongados dentro del refugio cuando la temperatura ambiental disminuye.

En el presente estudio los murciélagos presentaron durante la noche por lo menos dos periodos de actividad en el verano, el primero aproximadamente de las 20:00 a las 00:00 hrs, y el segundo de las 03:00 a las 04:00 hrs. Además, no se registró ningún estado de heterotermia durante esta temporada y las distancias de forrajeo fueron considerablemente largas. Todo lo anterior indica que en verano los individuos de esta especie se encuentran más activos y que por lo tanto no permanecen tanto tiempo en el refugio como en el invierno.

## **CONCLUSIONES**

Los resultados del presente estudio sugieren que los murciélagos emplean el torpor diario y la hibernación durante el invierno. Contario a lo esperado, ninguno de los individuos presentaron algún tipo de heterotermia (estivación o torpor diario) durante el verano. Además, en verano se encontró una alta correlación entre la temperatura ambiental y la temperatura del refugio con la temperatura de la piel de los murciélagos. El tiempo que los individuos radiomarcados permanecieron dentro del refugio fue mayor durante al menos una temporada invernal que durante el verano. Lo anterior indica que en verano los individuos de esta especie se encuentran más activos y que por lo tanto no permanecen tanto tiempo en el refugio en esta estación comparado con el invierno.

Se sabe que la productividad primaria en las zonas cercanas a Isla Partida Nortees mayor durante el invierno, por lo que las diferencias encontradas en este estudio (tiempo en el uso de refugio y presencia de alguna estrategia de heterotermia) al parecer no está relacionada con la disponibilidad de presas, sino que podrían estar relacionadas

con las condiciones climáticas imperantes. En particular, el fuerte viento que se presenta durante el invierno podría dificultar el forrajeo de esta especie. Estudios posteriores podrían investigar si existe una variación entre la duración y profundidad del torpor relacionada con la condición reproductiva y física de los individuos de esta especie.

La mayoría de los murciélagos radiomarcados se concentraron para forrajear en la parte Noroeste de la isla, en donde se forma una bahía donde el agua es más somera. Este comportamiento fue observado tanto en primavera como en verano a pesar de que algunos individuos fueron capturados en los refugios del lado contrario de la isla. Estos datos sugieren que las zonas más someras podrían facilitar la conducta de forrajeo de los murciélagos.

## LITERATURA CITADA

- Álvarez-Castañeda, S. T. y A. Ortega-Rubio. 2001. Current status of rodents on islands in the Gulf of California. *Biological Conservation*. 109:157-163.
- Almenar, D., J. Aihartza, U. Goiti, E. Salsamendi y I. Garin. 2006. Habitat selection and spatial use by the trawling bat *Myotis capaccinii* (Bonaparte, 1837). *Acta Chiropterologica* 8: 157-167.
- Álvarez-Borrego, S. 2002. Physical oceanography. *In* A new island biogeography of the Sea of Cortés, T.J. Case, M. L. Cody y E. Ezcurra (eds.). Oxford, University Press. p. 41-59.
- Anderson D. J. 1982. The home range: a new nonparametric estimation technique. *Ecology* 63:103-112.
- Arletazz, R. 1999. Habitat selection as a major resource partitioning mechanism between the two sympatric sibling bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Journal of Animal Ecology* 68:469-471.
- Audet, D. 1990. Foraging behavior and habitat use by a gleaning bat *Myotis myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Journal of Mammalogy* 71:420-427.
- Audet, D. y M. B. Fenton. 1988. Heterothermy and use of torpor by the bat, *Eptesicus fuscus* (Chiroptera: Vespertilionidae): a field study. *Physiological Zoology* 61:197-204.
- Audet, D y D. Thomas. 1997. Facultative hypothermia as a thermoregulatory strategy in Phyllostomid bats, *Carollia perspicillata* and *Sturnina lilium*. *Journal of Comparative Physiology, Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology* 167:147-152.

- Ávila-Flores, R. y R. A. Medellín. 2004. Ecological, taxonomic, and physiological correlates of cave use by Mexican bats. *Journal of Mammalogy* 85:675-687.
- Barclay, R. M. R. 1989. The effect of reproductive condition on the foraging behavior of female hoary bats, *Lasiurus cinereus*. *Behavioral and Ecological Sociobiology* 24:31-37.
- Barclay, R. M. R., M. C. Kalcounis, L. H. Crampton, C. Stefan, M. J. Vonhof, L. Wilkinson y R. M. Brigham. 1996. Can external radiotransmitters be used to assess body temperature and torpor in bats? *Journal of Mammalogy* 77:1102-1106.
- Barclay, R. M. R., C.L. Lausen, y L. Hollis. 2001. What's hot and what's not: Defining torpor in free-ranging birds and mammals. *Canadian Journal of Zoology* 79:1885-1890.
- Bartholomew, G.A. y R. E. Mac Millen. 1961. Oxygen consumption, estivation and hibernation in the kangaroo mouse, *Microdipodos pallidus*. *Physiological Zoology* 34: 177-183.
- Beiber, C. y T. Ruf. 2009. Summer dormancy in edible dormancy (*Glis glis*) without energetic constraints. *Naturwissenschaften* 96: 165-171.
- Blood, R. B. y M. K. Clark. 1998. *Myotis vivesi*. *Mammalian Species* 588:1-3.
- Brooke, A. P. 1997. Social organization and foraging behavior of the fishing bat, *Noctilio leporinus* (Chiroptera: Noctilionidae). *Ethology* 103: 421-436.
- Bourillón, L., A. Cantú, F. Eccardi, E. Lira, J. Ramirez, E. Velarde, y A. Zavala. 1988. *Islas del Golfo de California*. Secretaria de Gobernación-Universidad Nacional Autónoma de México. 292 p.

- Case, J. T., M. L. Cody, y E. Ezcurra. 2002. A new Island Biogeography of the Sea of Cortés. Oxford University Press. 669p.
- Cody M., R. Moran, J. Rebman y H. Thompson. 2002. Plants. *In* A new island biogeography of the sea of Cortés, T. J. Case, M. L. Cody y E. Ezcurra (eds.). Oxford University Press. p. 63-111
- CONANP. s.f. The islands and protected areas of the gulf of California, Mexico. 132p.
- Davis, W. B. y J. R. Dixon. 1976. Activity of bats in a small village clearing near Iquitos, Peru. *Journal of Mammalogy* 57: 747-749.
- Dechmann, K. N., S. L. Heucke., L. Giuggioli, K. Safi, C. C. Voigt y M. Wikelski. 2009. Experimental evidence for group hunting via eavesdropping in echolocating bats. *Proceedings of the Royal Society B* 276:2721-2728.
- Dechmann, K. N., E. K. V. Kalko y G. Kerth. 2004. Ecology of an exceptional roost: energetic benefits could explain why the bat *Lophostoma silvicolum* roosts in active termite nests. *Evolutionary Ecology Research* 6: 1037–1050.
- Dausmann K, H. 2008. Hypometabolism in primates: torpor and hibernation. *In* Hypometabolism in animals: torpor, hibernation and cryobiology, B. G. Lovegrove, A. E. McKechnie (eds.). Pietermaritzburg, University of KwaZulu-Natal. p. 325-334.
- Douglas, R., O. González-Yajimovich, J. Ledesma-Vázquez y F. Staines-Urias. 2007. Climate forcing, primary production and the distribution of Holocene biogenic sediments in the Gulf of California. *Quaternary Science Reviews* 26: 115-129.
- Eckert, G. H. 1982. Ecological aspects of bats activity rhythms. *In* Ecology of bats, T. H. Kunz (ed.). Plenum Press. Nueva York. p. 201-242.

- Eisentraut, M. 1934. Der Winterschlaf del fledermause mir besonderer Berucksichtigung der Warmregulation. Zeitschrift für Morphologie Okologie Tiere 29:231-267.
- Eisentraut, M. 1960. Heat regulation in primitive mammals and in tropical species. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard University 124:31-43.
- ESRI, 1998. ArcView GIS ver. 3.3. Environmental Systems Research Institute, New York.
- Fenton, M. B. 1997. Science and the conservation of bats. Journal of Mammalogy 78:1-14.
- Flores-Martínez, J. J. 2009. Aspectos ecológicos y filogeografía de *Myotis vives* una especie de murciélago endémico del Golfo de California. Tesis, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional.
- Flores-Martínez, J. J, F. Chris, Herrera, L.G. y B. May. 2005. Genetic variation and population size of the fishing bat, *Myotis vivesi*, in Isla Partida. In Contribuciones Mastozoológica en homenaje a Bernardo Villa, Sánchez-Cordero V. y R. A. Medellín (eds.). Instituto de Biología e Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, CONABIO, México, Distrito Federal. p.187-192.
- Floy, H. C., J. J. Flores-Martínez, L. G. Herrera, O. Mejía y B. May. 2009. Conserving the endangered Mexican fishing bat (*Myotis vivesi*): genetic variation indicates extensive gene flow among islands in the Gulf of California. Conservation Genetics 11: 813-822.

- Grinevitch, L., S. L. Holroyd, y R. M. R. Barclay. 1995. Sex differences in the use of daily torpor and foraging time by big brown bats (*Eptesicus fuscus*) during the reproductive season. *Journal of Zoology* 235:301-309.
- Hamilton, I. M. y R. M. R. Barclay. 1994. Patterns of daily torpor and day-roost selection by male and female big brown bats (*Eptesicus fuscus*). *Canadian Journal of Zoology* 72: 744-749.
- Heithaus, E. R. y T. H. Fleming. 1978. Foraging movements of a frugivorous bat, *Carollia perspicillata* (Phyllostomatidae). *Ecological Monography* 48:127-143.
- Henry, M, D. W. Thomas, R. Vaudry y M. Carrier. 2002. Foraging distances and home range of pregnant and lactating little brown bats (*Myotis lucifugus*). *Journal of Mammalogy* 83:767-774.
- Herrera, L. G. y J. J. Flores-Martínez. 2001. Conserving fishing bats in the Sea of Cortez. *Bats. Bat Conservation Internacional* 19: 7-11.
- J. Austin. 240p.
- Hitchcock, H.B, R. Keen, y A. Kurta.1984. Survival rates of *Myotis leibi* y *Eptesicus fuscus* in southeastern Ontario. *Journal of Mammalogy* 65:126-130.
- Hock, R. J. 1951. The metabolic rates and body temperatures of bats. *Biological Bulletin* 101: 289-299.
- Hooge, P. N. y B. Eichenlaub. 1997. Animal movement extension to ArcView. ver. 1.1. Alaska Science Center. Biological Science Office, U.S. Geological Survey, Anchorage, AK, USA.
- 
- Kenward, R. 1987. *Wildlife radio tagging: Equipment, Field Techniques and data Analysis*. Academic Press, Londres. 222 p.

- Kenward, R. 2000. A manual of wildlife radio tagging. Academic Press, Londres. 311p.
- Kunz, T. H. 1982. Ecology of Bats. Plenum Press, New York. 425p.
- Kunz, T. H. y M. B. Fenton. 2003. Bat Ecology. The University of Chicago Press, Chicago y Londres. 773p.
- Kunz, T. H. y L. F. Lumsden. 2003. Relationship between Roosting and Foraging Behavior. *In* Bat Ecology, T. Kunz y M.B Fenton (eds:). The University of Chicago Press, Chicago y Londres. p.60-90.
- Kurta, A., K. A. Johnson, y T. H. Kunz. 1987. Oxygen consumption and body temperature of female little brown bats (*Myotis lucifugus*) under simulated roost conditions. *Physiological Zoology* 60: 386-397.
- Kurta, A. y T. H. Kunz. 1988. Roosting metabolic rate and body temperature of male little brown bats, *Myotis lucifugus*, in summer. *Journal of Mammalogy* 69:645-651.
- López-Forment, W., I. E. Lira y C. Müdespacher. 1996. Mamíferos: Su biodiversidad en las islas mexicanas. AGT (ed.). México, Distrito Federal. p. 104-105.
- Lovegrove, B. G. y J. Raman. 1998. Torpor patterns in the pouched mouse (*Saccostomus campestris*; Rodentia): a model animal for unpredictable environments. *Journal of Comparative Physiology, Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology* 168: 303-312.
- Ma, J., J. S. Zhang, B. Liang, L. B. Zhang, S. Y. Zhang y W. Metzger. 2006. Dietary characteristics of *Myotis ricketti* in Beijing, North China. *Journal of Mammalogy* 87: 339-344.

- Machado, M. 2002. Metabolismo, dieta y patrón reproductivo de dos especies de murciélagos insectívoros del género *Myotis* en Los Andes Venezolanos. Tesis, Universidad de Los Andes. Venezuela. 105p.
- MacNab, B. K. 1969. The economics of temperature regulation in Neotropical bats. *Comparative Biochemistry and Physiology* 31:227-268.
- Matheson, A.L., K.L. Campbell y C.K.R. Willis. 2010. Feasting, fasting and freezing: Energetic effects of meal size and temperature on torpor expression by little brown bats. *Journal of Experimental Biology* 213:2165-2173.
- Maya, J. A. 1968. The natural history of the fish-eating bat, *Pizonyx vivesi*. Tesis, University of Arizona. 106 p.
- McKechnie, A. E. y N, Mzililkazi. 2011. Heterothermy in Afrotropical Mammals and Birds: A Review. *Integrative and Comparative Biology* 51:349-363.
- Mejía, O., L. G. Herrera, B. May, R. A. Medellín y J. J. Flores-Martínez. 2011. Effective population size dynamics of *Myotis vivesi* during the Pleistocene and Holocene climate changes. *Acta Chiropterologica* 13:33-40.
- Motulsky, H. J. 2007. GraphPad Software Inc. San Diego CA.
- Norma Oficial Mexicana NOM-ECOL-059-720. 2001. Protección ambiental especies nativas de México de flora y fauna silvestres. Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, D.F. México.
- Ortiz-Ramírez D., C. Lorenzo, E. Naranjo y L. León-Paniagua. 2006. Roost selection by three frugivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in the Lacandon Forest, Chiapas, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 77: 261-270.
- Otálora, A. A. 2011. Contribución de las fuentes terrestres y marinas en la dieta del murciélago pescador *Myotis vivesi* en el mar de Cortés, México. Tesis,

Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, Distrito Federal. 70 p.

- Ospina, G. S. M. 2011. Análisis ecomorfológico del aparato masticatorio de *Myotis vivesi* (Chiroptera: Vespertilionidae) Tesis, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, Distrito Federal. 100 p.
- Patten, D. R. y L. T. Findley. 1970. Observations and records of *Myotis (Pizonyx) vivesi* Menegaux (Chiroptera; Vespertilionidae). Contributions in Science, Los Angeles County Museum of Natural History 183:1-9.
- Pierson, E. D. 1998. Tall trees, deep holes, and scarred landscapes: conservation biology of North American bats. In Bats Biology and Conservation, T. H. Kunz y P. A. Racey (eds.) Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. p. 309-325.
- Rambaldini, D y R. M. Brighman. 2008. Torpor use by free-ranging pallid bats (*Antrozous pallidus*) at the northern extent of their range. Journal of Mammalogy 89: 933-941.
- Reeder, W. G y K. S. Norris. 1954. Distribution, type locality, and habits of the fish-eating bat, *Pizonyx vivesi*. Journal of Mammalogy 35:81-87.
- Rhodes, M. y C. Catterall. 2008. Spatial foraging behavior and use of an urban landscape by fast-flying, the molossid *Tadarida australis*. Journal of Mammalogy 89:34-42.
- Rzedowski, J. 1986. Vegetación de México. 2a. edición. Limusa, México.
- Safi, K. y Kerth, G. 2007. Natural history miscellany: comparative analyses suggest that information transfer promoted sociality in male bats in the temperate zone. American Midland Naturalist 170 465-472.

- Schnitzler, H., C. F. Moss y A. Denzinger. 2003. From spatial orientation to food acquisition in echolocating bats. *Ecology and Evolution* 18: 386-394.
- Shaw, W. T. 1925. Duration of the aestivation and hibernation of columbian ground squirrel (*Citellus columbianus*) and sex relation to the same. *Ecology* 6: 189-192.
- Siemers, B. M., P. Stitz y H. U. Schinitzler. 2001. The acoustic advantage of hunting at low heights above water: behavioral experiments on the European “trawling” bats *Myotis capaccinii*, *M. dasycneme* y *M. daubentonni*. *Journal of Experimental Biology* 204: 3843-3854.
- Speakman, J. R. y D. W. Thomas. 2003. Physiological Ecology and Energetics of Bats. *In* *Bat Ecology*, T. Kunz y M. B Fenton (eds.). The University of Chicago Press, Chicago y Londres. p. 430-492.
- Stadelmann, B., L. G. Herrera, J. J. Flores-Martínez, B. P. May, J. Arroyo Cabrales y M. Ruedi. 2004. Molecular systematics of the fishing bat *Myotis (Pizonyx) vivesi*. *Journal of Mammalogy* 85:133-139.
- StatSoft, Inc. (2007). STATISTICA (data analysis software system), version 8.0.
- Stawski, C. y F. Geiser. 2010. Fat and fed: frequent use of summer torpor in a subtropical bat. *Naturwissenschaften* 97: 29-35.
- Stones, R. C. y J. E. Wiebers. 1967. A review of temperature regulation in bats (Chiroptera). *American Midland Naturalist* 74: 155-167
- Studier, E. H. y M. J. O'Farrell. 1976. Biology of *Myotis thysanodes* y *M. lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae). III. Metabolism, heart rate, breathing rate, evaporative water loss and general energetic. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 54: 423-432.

- Studier, E. H. y D. E. Wilson. 1970. Thermoregulation in some Neotropical bats. *Comparative Biochemistry and Physiology* 34:251-262.
- Studier, E. H. y D. E. Wilson. 1979. Effects of captivity on thermoregulation and metabolism in *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Comparative Biochemistry and Physiology A* 62:347350.
- Turbill, C. 2006. Thermoregulatory behavior of tree-roosting chocolate wattled bats (*Chalinolobus morio*) during summer and winter. *Journal of Mammalogy* 87: 318.323.
- Turbill, C. 2008. Winter activity of Australian tree-roosting bats: Influence of temperature and climatic patterns. *Journal of Zoology* 276:285-290.
- Villa-Ramírez, B. 1979. Algunas aves y la rata noruega, *Rattus norvegicus* “Versus” el murciélago insulano *Pizonyx vivesi* en las Islas del Mar de Cortés, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 50:729-736.
- Von Frenckell, B., y R. M. R: Barclay. 1987. Bat activity over calm and turbulent water. *Canadian Journal of Zoology* 65:219-222.
- Wang, L. C-H. 1978. Energetic and field aspects of mammalian torpor: The Richardson ground squirrel. *In Strategies in the cold*, L.C-H Wang, J.W. Hudson (eds.). Academic Press. New York. p. 109-145
- Wilkinson, G. S. y J. W. Bradburry. 1990. Radiotelemetry: Techniques and Analysis. *In Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats*, T. H. Kunz(ed.). Smithsonian Institution Press. Washington, D. C. y Londres. p. 105-124.

- Willis, J. S. 1982. The mystery of the periodic arousal. *In* Hibernation and torpor in mammals and birds, C. P. Lyman, J. S. Willis, A. Malany L. C. Wang (eds.). Academic Press. New York. p.92-203.
- Willis, C. K. R. 2007. An energy-based body temperature threshold between torpor and normothermia for small mammals. *Physiological and Biochemical Zoology* 80:643-651.
- Willis, C. K. R. y M. Brigham. 2003. Defining torpor in free-ranging bats: experimental evaluation of external temperature-sensitive radiotransmitters and the concept of active temperature. *Journal of Comparative Physiology, Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology* 173:379-389.
- Willis, C. K. R., M. Brigham y F. Geiser. 2006. Deep, prolonged torpor by pregnant, free-ranging bats. *Naturwissenschaften* 93:80-83.
- Willis, C. K. R. y C. E. Copper. 2009. Techniques for Studying Thermoregulation and Thermal Biology in Bats. *In* Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats, T. H. Kunz y S. Parsons (eds.). Segunda edición. Johns Hopkins University Press, Baltimore. p.646-658
- Wilz, M. y G. Heldmaier. 2000. Comparison of hibernation, estivation and daily torpor in the edible dormouse, *Glis glis*. *Journal of Comparative Physiology, Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology* 170:511-521.
- WWF. 2006. Estableciendo prioridades de conservación en islas del Golfo de California: Un ejercicio con criterios múltiples (Reporte integrado por J.A. Rodríguez Valencia, D. Crespo Camacho y M.A. Cisneros-Mata). p. 31. <http://www.wwf.org.mx/wwfmex/publicaciones.php?tipo=reps>.