



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA
ECOLOGÍA

**CRECIMIENTO Y DESARROLLO POSTNATAL DE *BALANTIOPTERYX PLICATA*
(CHIROPTERA: EMBALLONURIDAE) EN REFUGIOS ARTIFICIALES DEL OCCIDENTE
DE JALISCO, MÉXICO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:
LUZ MARÍA SIL BERRA

TUTOR PRINCIPAL: Dr. Cornelio Sánchez Hernández
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dr. José Jaime Zúñiga Vega
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM
Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

MÉXICO, D.F., MARZO, 2014



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



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

Presente

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 9 de diciembre de 2013, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** de la alumna **SIL BERRA LUZ MARIA** con número de cuenta 302167267 con la tesis titulada "**Crecimiento y desarrollo postnatal de *Balantiopteryx plicata* (Chiroptera: Emballonuridae) en refugios artificiales del occidente de Jalisco, México**", realizada bajo la dirección del **DR. CORNELIO SÁNCHEZ HERNÁNDEZ**:

Presidente: DR. JOAQUÍN ARROYO CABRALES
Vocal: DR. CARLOS GARCÍA ESTRADA
Secretario: DR. VÍCTOR HUGO REYNOSO ROSALES
Suplente: DR. LUIS GERARDO HERRERA MONTALVO
Suplente: DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 10 de febrero de 2014.

M. del Coro Arizmendi
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



INSTITUTO DE BIOLOGÍA

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

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), por la oportunidad y la confianza que me otorgó para realizar mis estudios de posgrado.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por la beca que me otorgó para apoyar mis estudios de maestría y sin la cual este trabajo habría sido prácticamente imposible.

A los miembros de mi comité tutorial: el Dr. Cornelio Sánchez Hernández, el Dr. José Jaime Zúñiga Vega y el Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales por sus sugerencias, comentarios, correcciones y enseñanzas durante el desarrollo de este trabajo, que sin duda enriquecieron mi formación académica.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A mi tutor principal, el Dr. Cornelio Sánchez Hernández, por su apoyo invaluable desde la licenciatura, por su interés en mi crecimiento académico y por su apoyo en la realización de este proyecto, desde el trabajo de campo hasta los últimos detalles en la organización del mismo.

Por sus comentarios y sugerencias a este trabajo, necesarios para su mejoramiento, a mis sinodales, los doctores: Joaquín Arroyo Cabrales, Carlos García Estrada, Luis Gerardo Herrera Montalvo, Víctor Hugo Reynoso Rosales y José Jaime Zúñiga Vega.

Por sus sugerencias, por la revisión exhaustiva del formato y redacción de este trabajo y por su ayuda en el campo, así como por su interés en mi formación académica y personal, a la Dra. María de Lourdes Romero Almaraz.

Por su gran apoyo en el campo, al Biól. Jairo R-Carlin, a Violeta Galicia y al Sr. Santiago Ibarra.

Por la revisión del resumen en inglés de este escrito, a la M. en C. Sara B. González.

Por el espacio y las facilidades proporcionadas, al Instituto de Biología y a la UNAM.

Por ser pacientes durante mis ausencias, por apoyarme o por simplemente darme palabras de ánimo: a Jairo, a mi pequeña Carya Elena, a mi tía Lupita, a mis papás, a mis hermanitas, a Violeta, a mi suegra, a mi abuelita Leonor y a cualquiera que no mencione y que me haya alentado a seguir superándome.

Finalmente, gracias a Dios, por haberme permitido llegar hasta este momento de mi vida.



...
*la vida se clausura en vida
la vida ese paréntesis
también se cierra incurre
en un vagido universal
el último*

*y entonces sólo entonces
el no ser sigue para siempre.*
Mario Benedetti

DEDICATORIAS:

A el planeta Tierra y a su maravillosa Naturaleza que nos ofrece día a día.

A esa persona que ya no está con vida, pero que siempre vivirá en mi mente y en mi corazón: G. Leonor Berra H. (o mejor conocida como tía Lupita, Pita o Pititis).

A mi más grande tesoro: Carya Elena.

A ti, que siempre ocuparás un lugar muy importante en mi vida: Jairo.

A los seres que me dieron la vida y me enseñaron a amarla: mis padres.

CONTENIDO	Página
LISTA DE CUADROS Y FIGURAS	8
RESUMEN	11
ABSTRACT	13
INTRODUCCIÓN	15
Historias de vida en el orden Chiroptera	15
ANTECEDENTES	18
Tamaño al nacimiento	18
Crecimiento y desarrollo postnatal	19
JUSTIFICACIÓN	23
OBJETIVOS	24
Objetivo general	24
Objetivos particulares	24
HIPÓTESIS Y PREDICCIONES	25
MATERIAL Y MÉTODO	27
Especie de estudio	27
Área de estudio	29
Descripción de los refugios	31
Trabajo de campo	32
Análisis estadístico	35
RESULTADOS	41
Tamaño de las colonias	41

Proporción de sexos	44
Tamaño al nacimiento	44
Diferencias en el tamaño y peso entre sexos y entre años	45
Índice de condición corporal	50
Crecimiento postnatal	52
Desarrollo postnatal	61
Patrón de nacimientos	65
Condiciones climáticas en la región de estudio	65
DISCUSIÓN	69
Tamaño de las colonias	69
Proporción de sexos	69
Tamaño al nacimiento	72
Dimorfismo sexual	75
Crecimiento postnatal	77
Desarrollo postnatal	85
Patrón de nacimientos	87
CONCLUSIONES	88
LITERATURA CITADA	90

LISTA DE CUADROS Y FIGURAS

Cuadros

1. Número de individuos capturados y recapturados por refugio de *Balantiopteryx plicata*, durante los dos periodos de estudio.
2. Proporción de sexos en los individuos inmaduros (neonatos, crías, jóvenes y subadultos) y en los adultos de *B. plicata*.
3. Tamaño al nacimiento de *B. plicata* y su proporción con respecto al tamaño de la madre.
4. Prueba de ANOVA para las variables de tamaño y peso entre los sexos, entre los años y entre cada categoría de edad de *B. plicata*.
5. Tamaño y peso entre machos y hembras de *B. plicata* en 2011 y 2012 y valor de significancia (*P*) de la prueba *post-hoc* LSD de Fisher.
6. Matriz de correlaciones de los componentes principales con los ln de las variables de tamaño de los neonatos y de las hembras en lactancia, y matriz de eigenvalores de los componentes principales de *B. plicata*.
7. Tasa promedio de crecimiento postnatal de las crías de *B. plicata*.
8. Parámetros de crecimiento estimados para el antebrazo y el peso de *B. plicata* para tres modelos.
9. Características generales de las crías de *B. plicata* a diferentes edades.
10. Tamaño relativo al nacimiento, tasa, modelo y constante de crecimiento de 46 especies de murciélagos.

Figuras

1. Distribución de *Balantiopteryx plicata* (modificado de Hall, 1981).
2. Localización de los refugios estudiados de *B. plicata*.
3. A. Medidas registradas de *Balantiopteryx plicata*, representadas en el ala derecha; F1= primera falange, F2= segunda falange. B. En los neonatos y crías, el cartílago entre el metacarpo y la primera falange no está osificado (gap 1). C. En los jóvenes se observa la osificación que divide al cartílago en dos espacios (gap 2 y gap 3); MET4= cuarto metacarpo.
4. Relación entre el tamaño (CP1) y el peso (A) de los neonatos y (B) de las hembras lactantes de *B. plicata*, para establecer su índice de condición corporal. Los residuos positivos indican buena condición, mientras que los negativos indican mala condición; n= 36 y 88, respectivamente.
5. Regresión lineal entre la longitud del antebrazo y el peso en los neonatos, crías, jóvenes y subadultos de *B. plicata* del (A) 2011 y (B) 2012.
6. Relación entre la longitud del antebrazo y la longitud del espacio intersticial total (Gap 1, círculos), superior (Gap 2, cuadros) e inferior (Gap 3, triángulos), del cuarto metacarpo-primer falange de *B. plicata*, en (A) 2011 y (B) 2012.
7. Estimación de los parámetros de crecimiento postnatal del antebrazo de *B. plicata*, de acuerdo a los tres modelos: Gompertz, logístico y de Von Bertalanffy; n= 66.
8. Curvas de crecimiento teóricas de *B. plicata*, obtenidas a partir de los parámetros estimados en los tres modelos. Los círculos vacíos representan a los individuos de edad conocida y los círculos negros su media.

9. Comparación entre las curvas de crecimiento de *B. plicata*, de acuerdo al modelo de Gompertz, con el valor de k generado en el ajuste (línea discontinua) y con el mismo valor aumentado en 40% (línea continua). Los círculos representan el promedio del tamaño de diferentes individuos de edad conocida.
10. Curva de crecimiento del peso de *B. plicata*, de acuerdo al modelo de Von Bertalanffy ($n= 190$).
11. Diferencias en la tasa de crecimiento independiente del tamaño de *B. plicata*, para el antebrazo (residuos), (A) entre sexos ($n= 29$ y 37) y (B) entre años ($n= 32$ y 34). Los cuadros centrales pequeños representan la media, los cuadros grandes la media más el error estándar y las líneas verticales la media más la desviación estándar.
12. Diferencias en la tasa de crecimiento independiente de la talla entre los refugios 1, 2 y 5 de ambos años. Las barras verticales indican el intervalo de confianza del 95%.
13. Número de nacimientos calculados de *B. plicata*, en 2011 y 2012.
14. Variación en el porcentaje de machos de *B. plicata*, de acuerdo a la fecha de nacimiento en 2011 y 2012.
15. Descripción del clima del área de estudio. Temperatura promedio, mínima y máxima mensual y precipitación total mensual, en la estación de Biología Chamela, Jalisco, durante 2010–2012.

RESUMEN

El patrón de crecimiento es una característica adaptativa que es optimizada por selección natural. Los estudios de crecimiento postnatal en quirópteros incluyen solamente a 5% de las especies y la mayoría de éstos se enfocan principalmente a las familias Vespertilionidae y Molossidae. El objetivo de este trabajo fue analizar el desarrollo ontogenético y el crecimiento postnatal de *Balantiopteryx plicata* (Emballonuridae) en el oeste de Jalisco, México. Se realizó el método de captura-recaptura en seis refugios, del 19 de julio al 3 de agosto de 2011 y del 5 al 26 de julio de 2012. Se registraron algunas medidas somáticas y el peso de las hembras adultas y de sus crías, y se observó el desarrollo del pelo, del vuelo y de la dentición de las crías.

La proporción de sexos de los individuos inmaduros fue de 1:1 en ambos años; sin embargo, se observó en 2011 un sesgo hacia las hembras al inicio del periodo de partos. En 2012 la proporción sexual se mantuvo constante.

En 2011 se capturaron 11 neonatos con longitud promedio del antebrazo de 22.71 mm (53.19% del tamaño materno) y el peso promedio de 2.48 g (34.10% del peso materno). En 2012 se capturaron 26 neonatos con el tamaño promedio del antebrazo de 20.60 mm (48.47% del tamaño materno) y el peso de 2.14 g (30.01% del peso materno). No se encontró relación entre la condición corporal, el tamaño y el peso de los neonatos con el índice de condición corporal de las madres. Tampoco se encontró dimorfismo sexual en los neonatos, pero sí en las crías, en los jóvenes y en los adultos, lo que puede indicar diferencias en la tasa de crecimiento entre sexos. Los neonatos, crías y jóvenes de ambos sexos fueron más grandes en 2011 que en 2012, lo que podría ser consecuencia de diferencias en las condiciones ambientales.

El modelo de Gompertz describió mejor el crecimiento del antebrazo en *B. plicata*, con parámetros $A = 40.78$ mm y $k = 0.053$ días⁻¹, y con la tasa promedio de crecimiento de 0.64

mm/día durante los primeros 10 días. No se encontraron diferencias significativas en la tasa de crecimiento del antebrazo entre los sexos, condición materna, ni entre los dos años de estudio. Por otra parte, el modelo de Von Bertalanffy se ajustó mejor a los datos del peso, con parámetros $A= 5.34$ g y $k= 0.030$ días⁻¹, y con la tasa promedio de crecimiento de 0.09 g/día durante los primeros 10 días.

Al nacer, las crías de *B. plicata* tienen pelo corto y de color gris claro en la cabeza y en el dorso y el vientre desnudo. Los ojos están abiertos y las orejas se encuentran plegadas. Alrededor de los cinco días de vida, el pelo de la cabeza y el dorso es más largo y de un gris más oscuro, y la parte superior del vientre ya tiene pelo. De los 7 a los 10 días de edad el pelo cubre casi por completo el vientre. A esta edad las crías realizan vuelos de menos de 3 m. A los 16 días, las crías son capaces de mantener vuelos sostenidos de más de 3 m, y a esta edad el antebrazo mide alrededor del 85% del tamaño materno.

Los resultados son similares a los encontrados en otras especies de la familia Emballonuridae. El tamaño al nacimiento es mayor y la tasa de crecimiento menor, en comparación con otras especies, principalmente de la familia Vespertilionidae.

ABSTRACT

Growth pattern is an adaptive trait that is optimized by natural selection. Studies of postnatal growth in bats comprise only 5% of the species and most of them focus primarily on Vespertilionidae and Molossidae families. The objective of this work was to analyze the ontogenetic development and postnatal growth of *Balantiopteryx plicata* (Emballonuridae) in western Jalisco, Mexico. We perform the capture-recapture method in six roosts, from July 19 to August 3, 2011; and from July 5 to July 26, 2012. Some somatic measures and weight of adult females and their offspring were recorded, and we observed the hair development, flight and dentition of the young.

The sex ratio of immature individuals was 1:1 in both years, however, a bias towards females was observed in 2011 at the beginning of the birth period. In 2012, the sex ratio was held constant.

In 2011, 11 neonates were caught, the average length of the forearm was 22.71 mm (53.19% of maternal size) and the average weight was 2.48 g (34.10% of maternal weight). In 2012, we caught 26 neonates with the average size of the forearm of 20.60 mm (48.47% of maternal size) and the average weight of 2.14 g (30.01% of maternal weight). No relationship was found between body condition, size and weight of neonates with body condition index of mothers. On the other hand, sexual dimorphism was not found in neonates, but it was found in young and adults, which may indicate differences in growth rate between sexes. Neonates, babies and subadults of 2011 of both sexes were larger than those for 2012, which could be due to different environmental conditions.

Gompertz's model described better the growth of forearm in *B. plicata*, with parameters $A = 40.78$ mm and $k = 0.053$ day⁻¹, and the average growth rate of 0.64 mm/day for the first 10

days. Residual's analysis did not show significant difference in growth rate of the forearm between sexes, maternal condition, and between the two years of study. Moreover, Von Bertalanffy's model is best fit to the data of the weight, with parameters $A= 5.34$ g and $k= 0.030$ days⁻¹, and the average growth rate of 0.09 g/day for the first 10 days.

At birth, the offspring of *B. plicata* has short, light gray hair on head and back, and naked belly. The eyes are open and ears are folded. Around five days of life the hair on the head and back is longer and of a darker gray, and the top of the belly has already hair. From 7 to 10 days of age the hair covers almost completely the belly. At this age the pups make flights less than 3 m long. At 16 days, the young are able to maintain sustained flight over three meters, and at this age the forearm is about 85% of maternal size.

The results are similar to those found in other species of the family Emballonuridae. The size at birth is higher and growth rate lower compared with other species, mainly of Vespertilionidae family.

INTRODUCCIÓN

El orden Chiroptera incluye aproximadamente 20% de las especies de mamíferos (alrededor de 1240 especies), siendo el segundo orden más diverso después de Rodentia (Wilson y Reeder, 2005). Los estudios de historias de vida, en general, y sobre crecimiento postnatal en este orden, se restringen principalmente a especies con distribuciones templadas, a pesar de que la mayor diversidad se encuentra en las zonas tropicales (Altringham, 1996).

Los miembros del orden Chiroptera se caracterizan por su capacidad de vuelo verdadero y por sus hábitos nocturnos, para los cuales presentan varias adaptaciones morfológicas. Entre las principales, se tiene que las extremidades anteriores se transforman en alas mediante el alargamiento de metacarpos y falanges y de la presencia de membranas; el esternón es aquillado y las extremidades posteriores están giradas, de manera que las rodillas se orientan hacia atrás (Neuweiler, 2000).

Las clasificaciones más recientes basadas en datos moleculares dividen al orden en los subórdenes Yinpterochiroptera (Pteropodiformes) y Yangochiroptera (Vespertilioniformes). El primero incluye a la familia Pteropodidae (antes conocidos como Megachiroptera) y a otras cinco familias que anteriormente se clasificaban dentro de Microchiroptera. Actualmente este suborden se distribuye sólo en el viejo mundo. El segundo suborden incluye a 12 familias, sus miembros se distribuyen en todo el mundo, excepto en la Antártida, y producen ecolocación a través de la laringe (Eick *et al.*, 2005; Teeling *et al.*, 2005; Hutcheon y Kirsch, 2006).

Historias de vida en el orden Chiroptera

La teoría de historia de vida estudia las causas de las variaciones en el ciclo de vida de los seres vivos, las cuales determinan la capacidad de sobrevivir y dejar descendencia fértil. Las

características de historias de vida incorporan componentes de éxito reproductivo y de supervivencia tales como el tamaño de la camada, el tamaño al nacimiento, el patrón de crecimiento, la edad y el tamaño a la madurez, la inversión reproductiva y la longevidad, principalmente (Stearns, 1992; Barclay y Harder, 2003).

Los murciélagos presentan características de historia de vida inusuales en comparación con otros mamíferos de tamaños similares porque se reproducen tardíamente, se desarrollan lentamente y tienen vida larga. Estas características se han relacionado con una mortalidad reducida asociada con el vuelo, que favorece que tengan pocos depredadores. Además, el vuelo les permite acceder a recursos que por su distribución y posición son inaccesibles para otros mamíferos terrestres (Barclay y Harder, 2003).

Los eventos reproductivos en los murciélagos están sincronizados con la disponibilidad de alimento. En las regiones templadas la abundancia máxima de alimento se restringe a un periodo corto de tiempo, por lo que los murciélagos presentan un sólo periodo de nacimientos altamente sincrónico. En las regiones tropicales el alimento generalmente se encuentra disponible la mayor parte del año, aunque existen picos de abundancia. En estas regiones los eventos reproductivos varían de especie a especie, presentándose patrones monoestros o poliestros, bimodales o estacionales y sincrónicos o asincrónicos (Wilson, 1979; Tuttle y Stevenson, 1982).

La duración de la gestación en los murciélagos varía ampliamente a nivel intra e interespecífico con un rango de 40 a 205 días (Barclay y Harder, 2003). En *Plecotus townsendii*, por ejemplo, se han reportado tiempos de gestación de 56 a 100 días, con variación entre colonias y entre años en la misma colonia, lo que se atribuyó a diferencias en la temperatura ambiental (Pearson *et al.*, 1952). Por otra parte, se considera que las especies tropicales tienen periodos de gestación más largos que las especies templadas, debido a que las especies tropicales no necesitan

prepararse para la hibernación o la migración a diferencia de las especies templadas (Barclay y Harder, 2003).

En general, los murciélagos tienen una cría por camada, excepto los miembros de las familias Vespertilionidae y Antrozoidae, que tienen hasta cuatro o cinco crías, aunque se han reportado algunos nacimientos múltiples en otras familias (Barclay y Harder, 2003), principalmente en las especies que habitan en zonas templadas, en donde además, el periodo de partos es altamente sincrónico (Tuttle y Stevenson, 1982).

Los murciélagos alcanzan la madurez sexual a una edad temprana, pero hay variaciones entre las especies, entre sexos y ocasionalmente entre individuos del mismo sexo (Tuttle y Stevenson, 1982). Por ejemplo, las hembras de *Pipistrellus mimus* se reproducen a los dos meses de edad (Isaac y Marimuthu, 1996); en contraste, *Rhinolophus ferrumequinum* madura hasta los tres años (Barclay y Harder, 2003). Los machos generalmente alcanzan la madurez sexual después de las hembras, las cuales en algunas especies se reproducen en el primer año de su vida. Las hembras de *Macrotus californicus* alcanzan la madurez entre los 3 y los 4 meses de edad, mientras que los machos maduran entre los 8 y los 11 meses de edad (Tuttle y Stevenson, 1982).

En general los murciélagos tienen vida larga y algunos individuos de especies como *Plecotus auritus*, *Myotis lucifugus*, *Rhinolophus ferrumequinum*, entre otros, viven por lo menos 30 años en vida libre (Lehmann *et al.*, 1992; Davis y Hitchcock, 1995; Barclay y Harder, 2003). La tasa de mortalidad depende de varios factores, uno de ellos es el esfuerzo reproductivo, del que se ha observado (en la familia Vespertilionidae) que las especies que producen más de una cría por año, viven menos que las que producen una sola cría. Otro factor es la región geográfica, los murciélagos de regiones templadas tienen la longevidad más alta en comparación con las especies tropicales (Barclay y Harder, 2003).

ANTECEDENTES

Tamaño al nacimiento

El tamaño y el estado de desarrollo de las crías de los murciélagos al nacimiento son afectados por el tamaño, la edad, el estado nutricional y hormonal de la madre, por la duración de la gestación, por el tamaño de la camada (Everitt, 1968) y por factores abióticos como la temperatura ambiental y de los refugios (Allen *et al.*, 2010).

Las crías pesan al nacimiento en promedio 23% de la masa corporal de las madres, aunque esta proporción varía entre especies. Por ejemplo, en *Nyctalus lasiopterus* pesan alrededor del 11% del adulto, mientras que en otras especies como *Megaderma lyra* alcanzan el 35% (Rajan y Marimuthu, 1999), y hasta el 50% en *Myotis grisescens* (Tuttle, 1976) y en *Pipistrellus subflavus* (Barclay y Harder, 2003). En *Myotis lucifugus* se encontró que la proporción de la masa corporal puede variar de 25 a 32%, respecto de las madres en la misma colonia (Smith, 1956). En *Tadarida brasiliensis* se han reportado variaciones significativas en el tamaño del antebrazo al nacimiento entre individuos de diferente refugio: la longitud fue de 18.0 mm en los individuos que habitaban un puente con temperatura de 33.4°C y de 17.8 mm en los individuos de una cueva con temperatura de 31.4°C. También hubo diferencias entre años en el mismo refugio, con una longitud promedio del antebrazo de 17.9 mm en 2005 y de 17.2 mm en 2006 (Allen *et al.*, 2010).

Se ha citado que dentro del orden Chiroptera, las crías de las familias Emballonuridae, Phyllostomidae y Rhinolophidae son de las más grandes en relación al tamaño materno (Davis, 1944; Kurta y Kunz, 1987). En *Peropteryx kappleri* el tamaño de las crías al nacimiento representó 32% del peso materno y 44% del antebrazo de las madres (Giral *et al.*, 1991) y en

Taphozous georgianus las crías representaron 24 y 51% del peso y la longitud del antebrazo de las madres, respectivamente (Jolly, 1990).

Crecimiento y desarrollo postnatal

El patrón de crecimiento es una característica adaptativa que está sujeta a la selección natural al optimizar las probabilidades de supervivencia y de reproducción (Burnett y Kunz, 1982). El crecimiento postnatal en animales con cuidado parental, se define como el periodo de tiempo desde que nace la cría hasta que desarrolla las características sensitivas y locomotoras necesarias para independizarse de la madre (Baptista *et al.*, 2000). Este periodo es importante porque un buen inicio en la vida de un organismo puede aumentar la esperanza de vida en la edad adulta (Altringham, 1996). Además, las variaciones en el desarrollo producen variaciones fenotípicas entre los adultos y afectan la demografía de las poblaciones a través del tiempo (Adams y Pedersen, 2000). Los estudios de crecimiento postnatal en quirópteros incluyen solamente 5% de las especies y la mayoría de éstos se enfocan principalmente a las familias Vespertilionidae y Molossidae (Kunz *et al.*, 2009).

Los factores que afectan el crecimiento de los murciélagos antes del vuelo pueden clasificarse en bióticos y abióticos. Algunos de los factores bióticos que afectan la tasa de crecimiento son la edad, el estado nutricional y hormonal de la madre, el sexo de la cría, el tamaño de la colonia, el tamaño de la camada y la conducta social, así como el cuidado parental y las interacciones entre la madre y la cría (Tuttle y Stevenson, 1982; Altringham, 1996; Hoying y Kunz, 1998; Kunz y Hood, 2000; Hood *et al.*, 2002; Allen *et al.*, 2010).

Dentro de los factores bióticos que afectan el crecimiento en los murciélagos está el estado materno, que es un reflejo de la disponibilidad de alimento y de las condiciones climáticas. En *Pipistrellus subflavus* la tasa de crecimiento varió entre años con condiciones climáticas

distintas y diferente disponibilidad de alimento para las hembras en lactancia, que tuvieron tasas de crecimiento menores cuando la temperatura, la precipitación y la disponibilidad de insectos fueron más bajas (Hoying y Kunz, 1998).

El dimorfismo sexual que existe en varias especies de quirópteros puede presentarse desde el nacimiento o desarrollarse durante el crecimiento. Si al nacimiento no hay dimorfismo sexual, la tasa de crecimiento puede ser distinta entre los individuos de cada sexo, o bien, el periodo de crecimiento se prolonga más en uno de los sexos, lo que le permite alcanzar un tamaño mayor (Kunz y Hood, 2000). En pocas especies se ha encontrado dimorfismo sexual desde el nacimiento, como en *Phyllostomus hastatus* en donde los machos son más grandes que las hembras (16.50 vs 15.09 g, Stern y Kunz, 1998). Por el contrario, en *Nycticeius humeralis*, *Antrozous pallidus*, *Eptesicus fuscus* y *Rhinolophus hipposideros* la tasa de crecimiento es distinta entre sexos, siendo mayor en el sexo de mayor tamaño en la edad adulta (Jones, 1967; Davis, 1969; Kunz, 1974; Reiter, 2004). Por otra parte, en *Pteropus poliocephalus* (Megachiroptera) la tasa de crecimiento es similar en machos y hembras, pero en los machos el periodo de crecimiento se extiende más y alcanzan la madurez sexual cuando tienen 76% del tamaño adulto, mientras que las hembras maduran con el 71% del tamaño adulto (Welbergen, 2010).

El tamaño de la camada también puede influir en la tasa de crecimiento como ocurre en *Nyctalus lasiopterus* y *Eptesicus fuscus*, en donde las crías de camadas de dos individuos crecieron más lento que las crías de camadas de un solo individuo (Maeda, 1972; Holroyd, 1993 *In: Kunz et al.*, 2009).

Asimismo, se ha observado una relación negativa entre la tasa de crecimiento del peso y la masa asintótica en los murciélagos con una relación mayor en las especies frugívoras ($R^2=0.70$) que en las insectívoras ($R^2=0.52$; Kunz y Stern, 1995). Posiblemente esto se debe a que los

murciélagos frugívoros tienen una disponibilidad de alimento relativamente constante, mientras que los insectívoros presentan más variación en la calidad y cantidad de alimento y por lo tanto exhiben más variación en las tasas de crecimiento (Kunz y Hood, 2000). Además, los murciélagos frugívoros presentan las tasas de crecimiento más bajas (constante de crecimiento $k=0.007\text{--}0.06\text{ días}^{-1}$) junto con el murciélago vampiro *Desmodus rotundus* ($k=0.01$), en comparación con los insectívoros ($k=0.04\text{--}0.25$), posiblemente como consecuencia de las limitaciones impuestas por las condiciones ambientales, sociales y otros factores (Kunz y Stern, 1995).

Dentro de los factores abióticos que afectan el crecimiento en los murciélagos, está la temperatura del refugio y las condiciones climáticas de la región (Tuttle y Stevenson, 1982). En *Tadarida brasiliensis* la tasa de crecimiento fue distinta en dos refugios en el mismo año (0.89 vs 0.76 mm/día en el antebrazo y 0.35 vs 0.29 g/día en el peso), así como entre años dentro de un mismo refugio (0.89 vs 0.88 mm/día en el antebrazo y 0.35 vs 0.33 g/día en el peso). Las diferencias se atribuyeron a que hubo dos años de sequía con anterioridad, lo que pudo disminuir la cantidad de insectos disponibles para la alimentación de las hembras (Allen *et al.*, 2010). De forma similar, en *Eptesicus fuscus* se reportaron tasas de crecimiento mayores cuando la temperatura ambiental fue mayor; de menos de 1.0 mm/día cuando la temperatura varió de 20–21°C a más de 1.0 mm/día cuando osciló entre 22–23°C (Hood *et al.*, 2002). Por otra parte, se ha encontrado que los murciélagos de zonas templadas tienen tasas de crecimiento mayores que las de las especies tropicales. Esta característica se asocia a presiones de selección que favorecen el crecimiento rápido en climas fríos debido a que las especies templadas necesitan prepararse para la hibernación o para la migración (Kunz y Stern, 1995).

El tiempo del primer vuelo varía dentro y entre las especies. Para *Myotis lucifugus* se ha reportado que en San Miguel, Nuevo México, las crías inician el vuelo entre los 14 y 15 días de

edad (O'Farrell y Studier, 1973), mientras que en Massachusetts lo inician entre 21–30 días de edad (Burnett y Kunz, 1982). Las crías de *Myotis velifer* realizan vuelos cortos dentro de los refugios en la primera semana de edad, y a la tercera semana realizan vuelos más largos (Kunz, 1973). *Peropteryx kappleri* inicia vuelos de 2 m antes de los 20 días, y al mes el vuelo es como el de los adultos (Giral *et al.*, 1991).

Se ha observado que en los quirópteros existe un periodo de estrés cuando los jóvenes inician los primeros vuelos hasta completar el destete (Tuttle y Stevenson, 1982). El estrés causa un decremento en el peso de las crías, debido al costo que conlleva el aprendizaje en la búsqueda de alimento. Este descenso en el peso se ha observado en *Nyctalus lasiopterus* (Maeda, 1972), *Pipistrellus subflavus* (Hoying y Kunz, 1998), *Myotis velifer* (Kunz, 1973), *Myotis lucifugus* (Baptista *et al.*, 2000), *Myotis macrodactylus* (Liu *et al.*, 2009) y *Tadarida brasiliensis* (Kunz y Robson, 1995).

Para la familia Emballonuridae se han realizado estudios sobre crecimiento postnatal para tres especies: *Peropteryx kappleri* (Giral *et al.*, 1991), *Taphozous longimanus* (Krishna y Dominic, 1983) y *T. georgianus* (Jolly, 1990). En *P. kappleri* la tasa de crecimiento fue mayor en el primer mes de vida (0.50 mm/día en el antebrazo y 0.15 g/día en el peso); al cuarto día de edad mostraron conductas de despliegue de las alas y volaron menos de un metro; a los 40 días el vuelo fue similar al de los adultos; y después de los 60 días varios jóvenes de ambos sexos abandonaron los refugios. Además, se encontró dimorfismo sexual en el peso y la longitud del antebrazo desde el nacimiento hasta la edad adulta, con valores mayores en las hembras (Giral *et al.*, 1991). Por otra parte, en *T. georgianus* la tasa de crecimiento durante el primer mes de vida fue de 0.68 mm/día en el antebrazo y 0.26 g/día en el peso, y se observó que las hembras no cargan a las crías después de que éstas alcanzan el 50% del peso materno. Esto ocurre alrededor

del mes de edad, tiempo en el que las crías son capaces de realizar vuelos independientes (Jolly, 1990).

Para *Balantiopteryx plicata* se han realizado estudios de dinámica poblacional y se han descrito algunas observaciones sobre el desarrollo de las crías. Las crías de esta especie son relativamente precoces al nacimiento (Salinas-Ramos, 2007), realizan sus primeros vuelos durante la segunda semana de vida (López-Forment, 1979; Salinas-Ramos, 2007), y el destete ocurre al primer mes, tiempo en el cual alcanzan casi el tamaño adulto y los huesos están completamente osificados (Salinas-Ramos, 2007). Los jóvenes, ya destetados, se dispersan de los refugios entre el segundo y el tercer mes de vida (Bradbury y Vehrencamp, 1976).

Otras especies de las que se ha estudiado el crecimiento postnatal en México son *Leptonycteris yerbabuena* en Chiapas (Martínez-Coronel *et al.*, 2004) y *Macrotus waterhousii* en Guerrero (Martínez-Chapital, 2013).

JUSTIFICACIÓN

Los estudios acerca de historias de vida y de los factores que las afectan son importantes, porque junto con datos demográficos y de conducta aportan información útil para la planeación de estrategias de conservación de las especies. A pesar de esta importancia, el crecimiento postnatal en los murciélagos ha recibido poca atención, sobre todo en especies con distribución tropical. Específicamente para *Balantiopteryx plicata* no se ha estudiado, por lo que se plantearon los siguientes objetivos:

OBJETIVOS

Objetivo general

Analizar el desarrollo ontogenético y el crecimiento postnatal de las crías de *Balantiopteryx plicata* (Chiroptera: Emballonuridae) en refugios artificiales del oeste de México.

Objetivos particulares

- 1) Analizar la proporción de sexos al nacimiento y en la edad adulta en cada uno de los refugios y entre años.
- 2) Analizar las diferencias en tamaño, peso y condición corporal de las crías entre sexos, entre refugios y entre años y su relación con la condición corporal materna.
- 3) Obtener la tasa de crecimiento postnatal de distintas variables como la masa corporal y las longitudes del antebrazo, del cuarto metacarpo, de las falanges, del espacio intersticial metacarpo-falange del cuarto dígito, de la tibia y de la pata.
- 4) Conocer cómo cambia el crecimiento del antebrazo y el peso en función del tamaño y la edad de los individuos.
- 5) Analizar las diferencias en la tasa de crecimiento entre sexos, entre refugios y entre años, y su relación con la condición corporal materna.
- 6) Describir el desarrollo ontogenético de algunas características morfológicas de las crías como el pelo, el vuelo y la dentición.

HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

- 1) Se espera que la proporción de sexos al nacimiento en *B. plicata* sea de 1:1, como se ha reportado en varias especies de murciélagos insectívoros (Milligan y Brigham, 1993; Hoying y Kunz, 1998; Loucks y Caire, 2007) y que esta proporción varíe en la edad adulta, como se ha reportado en trabajos previos (García-Feria, 2007; Morales-Ortiz, 2009).
- 2) Si como ocurre en algunas especies, el sexo de los individuos influye en el tamaño al nacimiento y en la tasa de crecimiento (Everitt, 1968; Stern y Kunz, 1998) y, como existe dimorfismo sexual en *B. plicata* en la edad adulta (López-Forment, 1979), se espera que las hembras sean más grandes desde el nacimiento o que crezcan más rápido que los machos.
- 3) La condición corporal materna afecta el tamaño y la tasa de crecimiento de las crías (Everitt, 1968; Stern y Kunz, 1998), por lo que se espera que las crías provenientes de madres en buena condición nazcan con un tamaño mayor, con mejor condición corporal y crezcan más rápido que las crías de madres en mala condición.
- 4) Se sabe que los factores ambientales afectan el tamaño al nacimiento y el crecimiento de los murciélagos (Altringham, 1996), por lo que si estas condiciones difieren entre los dos años de estudio, se espera que el tamaño al nacimiento y la tasa de crecimiento sean distintos, siendo mayores en el año con mayor precipitación, debido a que aumentaría la disponibilidad de insectos para las hembras en lactancia y para los jóvenes destetados.
- 5) El patrón de crecimiento postnatal, como componente de la historia de vida, refleja la historia evolutiva de las especies y por lo tanto, las similitudes filogenéticas. Por lo que se espera que *B. plicata* tenga una tasa de crecimiento similar a la que tienen especies

relacionadas filogenéticamente como *Peropteryx kappleri* (otro embalonúrido tropical), que tiene una tasa de crecimiento de 0.5 mm/día en el antebrazo y 0.15 g/día en el peso, durante el primer mes de vida (Giral *et al.*, 1991); en comparación con las especies de la familia Vespertilionidae, que tienen tasas de crecimiento de 0.71–1.56 mm/día en el antebrazo y de 0.27–0.43 g/día en el peso (Pearson *et al.*, 1952; Dwyer, 1963; Kunz, 1973; Kunz, 1974; Burnett y Kunz, 1982, Koehler y Barclay, 2000; Sharifi, 2004).

- 6) Si el patrón de crecimiento postnatal varía de acuerdo con las presiones selectivas del ambiente (Gadgil y Bossert, 1970); se espera que el patrón de crecimiento de *B. plicata* sea similar a otras especies insectívoras tropicales y por lo tanto que se ajuste al modelo logístico como se ha encontrado en *T. longimanus* (Krishna y Dominic, 1983), *T. georgianus* (Jolly, 1990), *Hipposideros terasensis* (Cheng y Lee, 2002), *H. cineraceus* (Jin *et al.*, 2010), *H. larvatus* (Lin *et al.*, 2010) e *H. pomona* (Jin *et al.*, 2011).

MATERIAL Y MÉTODO

Especie de estudio

Características generales. *Balantiopteryx plicata* es un murciélago pequeño que pertenece a la familia Emballonuridae. Tiene un antebrazo igual o mayor a 38 mm y el peso en los adultos varía de 6.1–7.1 g, siendo significativamente mayor en las hembras (en promedio 6.5 g vs 5.5 g; López-Forment, 1979). Su pelaje varía en color desde gris claro a café canela y las membranas alares tienen el borde blanco desde la base del talón hasta el cuarto dígito. Los machos tienen un saco glandular en la mitad de la membrana antebraquial con la abertura dirigida hacia el cuerpo (Bradbury y Vehrencamp, 1976). Sus medidas externas en promedio son: longitud total, 66.6 mm; longitud de la cola, 16.2 mm; longitud de la pata, 8.3 mm; longitud de la oreja, 14.7 mm y longitud del antebrazo, 41.2 mm (López-Forment, 1979). Su cráneo tiene dos lóbulos sobre la maxila. La fórmula dental del adulto es: 1/3, 1/1, 2/2, 3/3 x 2= 32. Los incisivos superiores son unicúspides, presentan una diastema entre los incisivos y los caninos, los incisivos inferiores son trilobados, los premolares son pequeños y los molares tienen la corona en forma de *W* (Arroyo-Cabrales y Jones, 1988).

Distribución. Se encuentra en el oeste de México, desde el sur de Baja California y Sonora, y se continúa por el centro y sur de México hasta Costa Rica (Hall, 1981; figura 1), en un rango altitudinal desde el nivel del mar hasta más de 1500 m (López-Forment, 1979). Puede compartir su refugio con *Pteronotus parnellii*, *Macrotus waterhousii*, *Glossophaga soricina*, *Artibeus hirsutus*, *A. jamaicensis* y *Desmodus rotundus*, entre otros (Arroyo-Cabrales y Jones, 1988).

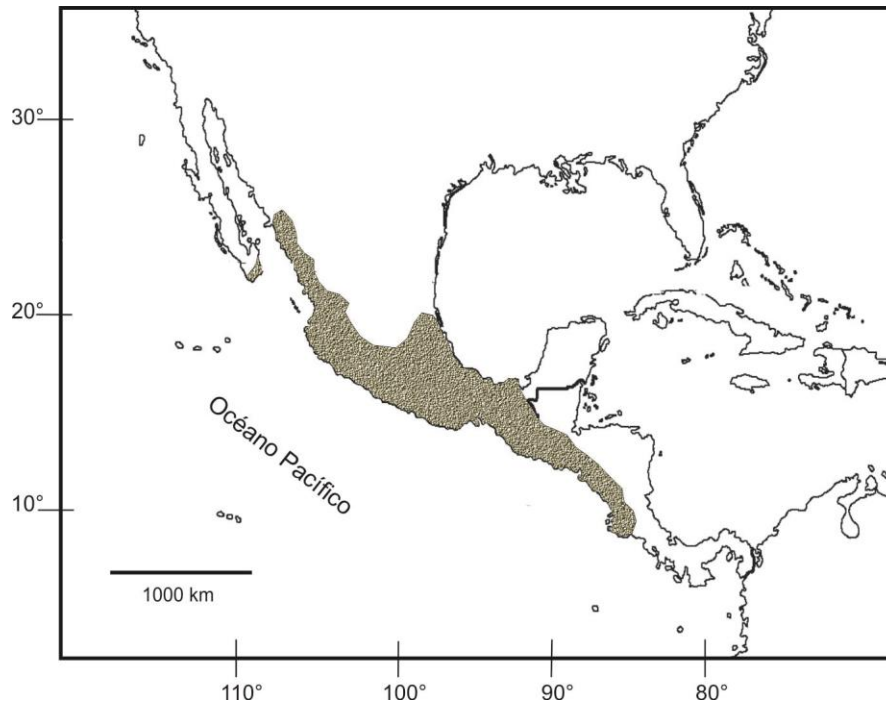


Figura 1. Distribución de *Balantiopteryx plicata* (modificado de Hall, 1981).

Ecología. Prefiere regiones áridas y semiáridas con estacionalidad marcada. Se refugia en cuevas, minas, cavidades y construcciones hechas por el hombre, pero frecuentemente cerca de ríos, lagos u otras fuentes de agua. El tamaño de las colonias varía de refugio a refugio, así como entre regiones y a través del tiempo, desde pocos individuos hasta cerca de 2000 (López-Forment, 1979). Es insectívoro aéreo (Wilson, 1973) y consume insectos de 8 a 9 mm de longitud, principalmente de los órdenes Hymenoptera, Coleoptera y Hemiptera (Sil-Berra, 2010). Es depredado por *Tyto alba* (lechuza común), *Spilogale pygmaea* (zorrillo pigmeo), *Falco* sp. (halcón), *Nasua narica* (coatí) y por gatos domésticos (López-Forment, 1979).

Reproducción y ontogenia. Su patrón de reproducción es monoestro estacional asincrónico (Bradbury y Vehrencamp, 1976). Los apareamientos ocurren desde mediados de enero hasta mediados de febrero y los nacimientos de junio a agosto, aunque hay variaciones entre regiones y entre refugios. Por ejemplo, López-Forment (1979) reportó nacimientos en Guerrero de

principios de junio a mediados de julio; y en Chamela, Jalisco, se han reportado nacimientos de inicios de julio a mediados de agosto (García-Feria, 2007; Morales-Ortiz, 2009). Las hembras tienen una cría por nacimiento con características precoces y con peso de aproximadamente 2 g, que representa una tercera parte de la masa corporal de la madre (López-Forment, 1979). En la primera semana las crías son cargadas por la madre. El primer vuelo ocurre a las dos semanas (López-Forment, 1979; Salinas-Ramos, 2007) y el destete entre un mes (Salinas-Ramos, 2007) y nueve semanas (López-Forment, 1979). Las hembras se reproducen en su primer año (Bradbury y Vehrencamp, 1976; López-Forment, 1979; Romero-Almaraz *et al.*, 2006; García-Feria, 2007; Morales-Ortiz, 2009), sin embargo algunas pueden tardar hasta 18 meses en alcanzar la madurez sexual (Romero-Almaraz *et al.*, 2006).

La proporción de sexos en los refugios varía de acuerdo con la etapa reproductiva. Se ha observado un sesgo significativo hacia los machos en la mayor parte del año, pero disminuye conforme se acerca el periodo de nacimientos, a partir de junio y hasta agosto (García-Feria, 2007; Morales-Ortiz, 2009). Esto es debido a la segregación de los machos para evitar competir por espacio en el refugio con las hembras en lactancia.

Área de estudio

El trabajo se realizó en seis refugios artificiales (construidos por el hombre) ubicados en el municipio de La Huerta, ejido La Fortuna, en la costa sur del estado de Jalisco (figura 2). El área se encuentra en la región fisiográfica denominada Región Montañosa y Declives del Pacífico, en la Subprovincia de las Sierras de las Costas de Jalisco y Colima, dentro de la provincia de la Sierra Madre del Sur (Cotler *et al.*, 2002).

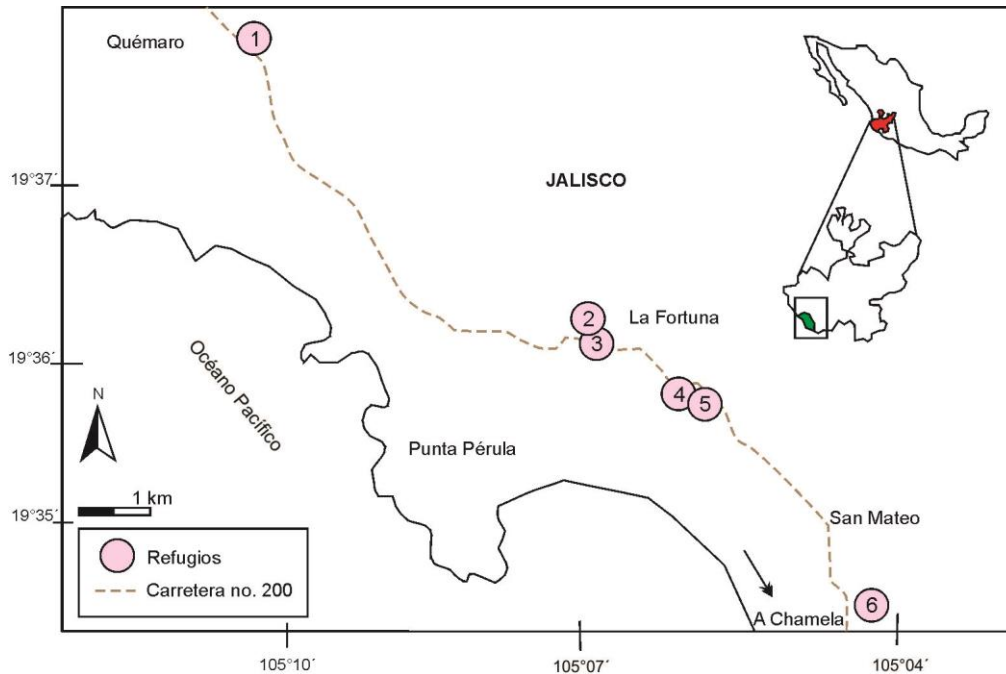


Figura 2. Localización de los refugios estudiados de *B. plicata*.

Hidrología. El río más cercano es San Nicolás, que se ubica al norte de la población de Quémaro, y en las cercanías se encuentra el estero de Pérula y el arroyo Chamela (Noguera *et al.*, 2002).

Clima. Es del tipo A(C)w, que corresponde a un semicálido con lluvias en verano. La temperatura media anual es de 24.6° (19.5–30°C). La precipitación promedio anual es de 788 mm (400–1300 mm) con el pico máximo de julio a octubre y el periodo de sequía desde noviembre hasta mayo (García-Oliva *et al.*, 2002; Rzendowski, 1978).

Vegetación. Los tipos de vegetación dominantes son la selva baja caducifolia, la selva mediana subperennifolia, la selva mediana subcaducifolia, el matorral mediano espinoso y áreas destinadas para la agricultura y pastoreo. La familia más abundante es la de las leguminosas como *Guapira macrocarpa* (alejo), *Piranhea mexicana* (guayabillo), *Plumeria rubra*

(cacalosúchil o palo de oído), *Lonchocarpus eriocarinalis* (cuero de indio), y *Bursera instabilis* (copal), entre otras. La altura promedio de los árboles es de 5.6 m (Durán *et al.*, 2002).

Descripción de los refugios

Refugio 1. Puente ubicado en el km 83 de la carretera 200 Barra de Navidad-Puerto Vallarta, en las cercanías del poblado Quémaro, a 106 m snm, a 19°38'39.01"N y 105°10'14.48"W. Las dimensiones aproximadas son 3.0 m de ancho, 15.0 m de largo y 2.5 m de altura. Los murciélagos se encuentran en las partes más oscuras de las paredes y el techo.

Refugio 2. Casa abandonada en el ejido La Fortuna, en el km 75.2 de la carretera 200 Barra de Navidad-Puerto Vallarta, a 18 m snm, a 19°36'25.09"N, 105°07'18.39"W, y una distancia aproximada de 30 m hacia el noreste del refugio 3. Las puertas y ventanas no tienen protección, el techo es de tejas y cuenta con varios cuartos. En el 2011 los murciélagos se refugiaron en el cuarto de menor tamaño que mide 1.2 m de ancho, 2.5 m de largo y 3.0 m de altura. En el 2012 se trasladaron a otro cuarto de dimensiones aproximadas a 4.0 m de ancho, por 4.0 m de largo y 3.0 m de altura. Esto se debió a que los huracanes que se presentaron en octubre de 2011 y en mayo de 2012 destruyeron y descubrieron parte del techo del cuarto donde se habían refugiado los murciélagos por varios años (Morales-Ortiz, 2009; García-Feria, 2007).

Refugio 3. Alcantarilla, localizada en el kilómetro 75.2 por debajo de la carretera 200 Barra de Navidad-Puerto Vallarta, en el ejido La Fortuna, a 19°36'24.19"N, 105°07'17.66"W. Sus dimensiones son de 2.0 m de ancho, 15.0 m de largo y 1.5 m de altura. Los murciélagos ocupan las partes centrales y más oscuras de la alcantarilla.

Refugio 4. Casa abandonada en el ejido La Fortuna a 19°36'23"N, 105°07'18"W. Tiene acceso a dos cuartos ventilados y en penumbra en los que se almacenan objetos domésticos. El cuarto más grande mide 3.0 m de ancho, 4.0 m de largo y 3.0 m de altura y el techo es de tejas. En el extremo norte hay un cuarto independiente en donde también se refugian los murciélagos, de 2.0 m de ancho, 2.5 m de largo y 2.2 m de altura.

Refugio 5. Casa en construcción en el ejido La Fortuna a 19°35'51.10"N, 105°06'26.16"W. Cuenta con varios cuartos y los murciélagos se refugian en el más oscuro que mide 2.8 m de ancho, 3.7 m de largo y 2.8 m de altura. Tiene una ventana y una puerta sin protección.

Refugio 6. Se ubica en el poblado de San Mateo, municipio La Huerta. Es una construcción abandonada a 20 m N del km 68 de la carretera 200 Barra de Navidad-Puerto Vallarta a 19°34'17.39"N, 105°05'8.74"W. Los murciélagos se encontraron en el cuarto más oscuro de aproximadamente 4.0 m de ancho, 4.0 m de largo y 3.0 m de altura.

Trabajo de campo

Los refugios se visitaron en un intervalo de cuatro a seis días del 19 de julio al 3 de agosto de 2011 y del 5 al 26 de julio de 2012. Para la captura de los murciélagos se taparon las entradas con cortinas de tela y se emplearon redes entomológicas. Los individuos capturados se colocaron inicialmente en arpillas de plástico y, tan pronto como fue posible, se cambiaron a bolsas de manta de manera individual para que las crías no se desprendieran de las madres. Los machos adultos se contaron y se liberaron sin marcar para reducir la perturbación en las colonias. De las crías, se registraron las siguientes medidas somáticas con un calibrador digital (Mitutoyo NTD-6) de precisión de ± 0.01 mm (figura 3):

Longitud del antebrazo (AB). Se midió desde la articulación externa de la muñeca hasta la parte posterior del codo.

Longitud del cuarto metacarpo (MET4). Se midió desde la articulación externa de la muñeca hasta la parte interna de la primera falange.

Longitud de la 1ª y 2ª falange del cuarto dígito (F1 y F2). Se midió cada una de las falanges, de epífisis a epífisis.

Longitud del espacio intersticial (EI). Se midió el cartílago a contraluz desde el final del cuarto metacarpo al inicio de la primera falange y se clasificó su estado en las siguientes fases:

1ª fase: El EI es transparente, continuo y aumenta en longitud (Gap 1).

2ª fase: El EI aún es transparente, pero comienza a disminuir gradualmente en longitud (Gap 2).

3ª fase: El cartílago comienza a osificarse y por lo tanto se observan dos espacios que van disminuyendo de tamaño (Gap 2 y 3).

4ª fase: Cuando la osificación es casi completa y se observa sólo un espacio que corresponde al cartílago del metacarpo, el cual va disminuyendo en longitud (Gap 2).

Longitud de la tibia derecha. Se midió desde la parte externa de la rodilla (articulación femorotibial) hasta el borde de la epífisis distal (sin incluir el tarso).

Longitud de la pata derecha. Se midió desde el borde del talón (calcáneo) hasta la punta de la uña del dedo más largo.

Masa corporal. Se registró el peso con una báscula digital (Acculab PP-401) con precisión de ± 0.1 g.

También se registraron las siguientes observaciones:

Estado de las orejas. Plegadas hacia la cabeza o erectas.

Estado de los ojos. Abiertos o cerrados.

Pelo. Se registró la presencia o ausencia del pelo y su distribución en la cabeza, en el vientre y en el dorso.

Edad relativa. Se clasificó a los individuos en las siguientes categorías de edad:

- 1) Neonatos, cuando presentaban cordón umbilical y peso de alrededor de 2 g.
- 2) Crías, cuando el espacio intersticial (EI) se encontraba en la fase 2 de crecimiento.
- 3) Jóvenes, cuando el EI estaba en la fase 3 de crecimiento.
- 4) Subadultos, cuando el EI se encontraba en la fase 4.
- 5) Adultos, cuando la osificación del cartílago era completa.

Vuelo. Se observó en el momento de capturar o de liberar a las crías, si estas eran cargadas por la madre o si en algún momento las soltaban. Cuando las soltaban se trató de que se juntaran nuevamente. En ocasiones las madres dejaban a las crías en la pared del refugio y volaban y las crías podían permanecer ahí o volar tratando de seguir a su madre. En ese caso se anotó si las crías podían volar o no y la distancia aproximada de vuelo.

A cada individuo se le asignó un número progresivo. Se marcaron con anillos de plástico o de metal (Alloy Split Rings 2.9 mm, Porzana Ltd) y todos los individuos se regresaron a sus refugios. Finalmente, se observó el número, tamaño y forma de los dientes de 19 crías muertas de diferentes edades, 16 del 2011 y 3 del 2012. Cada una se observó a través de un microscopio

estereoscópico (Olympus SZ-ST), con el objetivo de determinar el desarrollo de los dientes deciduos y su sustitución por los permanentes.

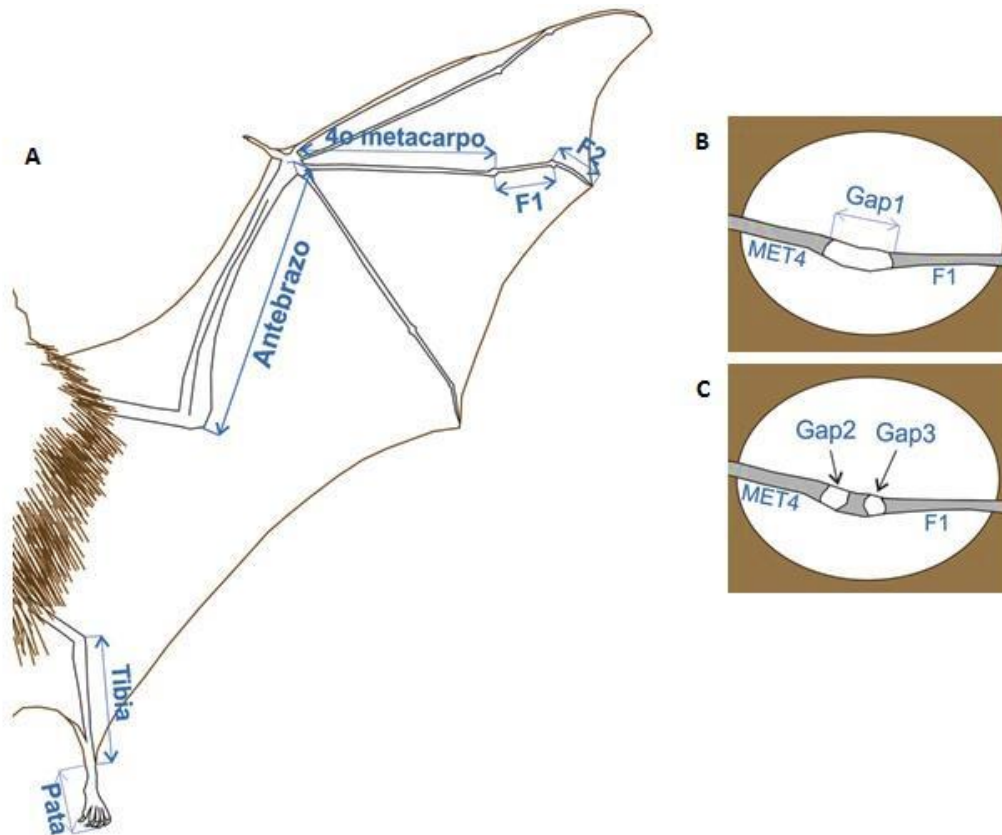


Figura 3. A. Medidas registradas de *Balantiopteryx plicata*, representadas en el ala derecha; F1= primera falange, F2= segunda falange. B. En los neonatos y crías, el cartílago entre el metacarpo y la primera falange no está osificado (gap 1). C. En los jóvenes se observa la osificación que divide al cartílago en dos espacios (gap 2 y gap 3); MET4= cuarto metacarpo.

Análisis estadístico

Tamaño de la población y proporción de sexos. Se clasificó a los individuos capturados en dos categorías: (1) individuos inmaduros, que incluyó a los neonatos, crías, jóvenes y subadultos, y (2) adultos. Se evaluó la proporción de sexos mediante una prueba de ji cuadrada de independencia (X^2) para las dos categorías y para el total de la población, por refugio y por año.

Se excluyó del análisis a los adultos de los refugios 1 y 3 del 2011 debido a que en este año solo se capturó a las hembras y no se realizó un conteo de los machos en esos refugios.

Tamaño al nacimiento. A las crías con cordón umbilical o cicatriz reciente (de color rojizo) se les asignó un día de edad. Para ampliar el tamaño de muestra de las crías con cordón umbilical, se incluyó a aquellas sin cordón, pero con una longitud del antebrazo igual o menor a una desviación estándar del promedio de la longitud del antebrazo de las crías con cordón umbilical (Hoying y Kunz, 1998; Kunz *et al.*, 2009), que además contaran con las características morfológicas semejantes a los recién nacidos. De cada medida se calcularon los parámetros estadísticos básicos como la media (\bar{x}), el valor mínimo y el máximo, la desviación estándar (*D. E.*) y el coeficiente de variación (*C. V.*).

Las diferencias en el tamaño y en el peso al nacimiento entre refugios, se analizaron mediante una prueba de *U-Mann Whitney* únicamente con los datos de los refugios 1 y 2 del 2012 (por tener tamaños de muestra mayores que los otros refugios, $n= 16$ y 6 , respectivamente).

Diferencias en el tamaño y peso entre sexos y entre años. Se realizó una prueba de ANOVA de dos vías para comparar el efecto del sexo y del año sobre las variables de tamaño y peso en cada categoría de edad (neonatos, crías, jóvenes y adultos) y se evaluó la interacción entre estos efectos. Para este análisis se descartaron los datos de las hembras preñadas y se emplearon solamente los de las hembras lactantes e inactivas. Posteriormente se realizó la prueba *post-hoc LSD* de *Fisher* (que se emplea para grupos con tamaño de muestra distintos y varianzas similares) para determinar en qué categorías de edad se encontraron las diferencias.

Índice de condición corporal (ICC). Se realizó un análisis de componentes principales (ACP) con el logaritmo natural (ln) de la longitud del antebrazo, del metacarpo, de la primera falange y de la tibia, de las hembras adultas lactantes y de los neonatos de ambos años (cuadro 1). La segunda falange y la pata se excluyeron del análisis porque mostraban una baja correlación con el resto de las variables. Posteriormente, se llevó a cabo una regresión lineal entre el ln del peso y los valores del primer componente principal (CP1, figura 4), obteniendo los residuos. Los residuos (ICC) positivos indicaron buena condición corporal, mientras que los negativos indicaron mala condición (Green, 2001; Schulte-Hostedde *et al.*, 2001).

Diferencias en el ICC. Se aplicó una prueba *t-Student* para analizar las diferencias en la condición corporal entre años, tanto en las hembras lactantes como en los neonatos, y una prueba de *U-Mann Whitney* para analizar las diferencias en el ICC de los neonatos entre los refugios 1 y 2 del 2012, porque el tamaño de las muestras lo permitió (n= 16 y 6, respectivamente).

Para analizar la influencia del ICC materno sobre los neonatos, se realizaron tres regresiones lineales de esta variable *vs* (1) el ICC de las crías, (2) el ln-peso de los neonatos, (3) y el CP1 (tamaño) de las crías.

Tasa de crecimiento. Para obtener la tasa de crecimiento por individuo se empleó la ecuación propuesta por McOuat y Andrews (1995):

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

en donde $\frac{dL}{dt}$ es la tasa de crecimiento, L es la longitud en la captura (1) y recaptura (2), y t es la fecha de captura (1) y recaptura (2), respectivamente. De los individuos recapturados en más de

dos ocasiones, se eligió al azar una de ellas para evitar pseudoréplicas. Del total de individuos recapturados se calculó el promedio de las tasas individuales.

Para analizar el cambio en la longitud del antebrazo respecto al peso y al espacio intersticial, se realizaron regresiones lineales y se calculó el coeficiente de correlación (r) y el de determinación (R^2); en el caso del espacio intersticial se realizó una regresión por cada fase de crecimiento del espacio.

Modelos de crecimiento. Se realizaron estimaciones no lineales con la tasa de crecimiento ($\frac{dL}{dt}$) y la longitud promedio del antebrazo de todas las crías con los datos de machos y hembras juntos debido a que no se encontraron diferencias en el tamaño o peso al nacimiento entre los sexos, en ninguno de los dos años. Se evaluó el ajuste de los datos, empleando el algoritmo Levenberg-Marquardt (Levenberg, 1944; Marquardt, 1963), a los modelos descritos por las siguientes ecuaciones:

	Ecuación diferencial	Solución	Punto de inflexión
Gompertz:	$\frac{dL}{dt} = kL_t \ln\left(\frac{A}{L_t}\right)$	$L_t = Ae^{-be^{-kt}}$	$I = 0.368A$
Logístico:	$\frac{dL}{dt} = kL_t \left(1 - \frac{L_t}{A}\right)$	$L_t = \frac{A}{(1+be^{-kt})}$	$I = 0.5A$
Von Bertalanffy:	$\frac{dL}{dt} = k(A - L_t)$	$L_t = A(1 - e^{-k(t-t_0)})$	$I = 0.296A$

en donde A es la longitud asintótica; k es la tasa instantánea de crecimiento o parámetro de curvatura; L es la talla a un determinado tiempo (t); b es un parámetro que depende de la proporción entre el tamaño inicial y el asintótico y se obtiene mediante la fórmula $b = \ln\left(\frac{A}{L_0}\right)$. El valor t_0 , en el modelo de Von Bertalanffy, es un parámetro de condición inicial que siempre es

negativo y refleja la posición del origen del tiempo o teóricamente cuando el individuo presenta una longitud igual a cero y se calcula con la inversa de la función original $t_0 = t - \frac{1}{k} \ln \left(1 - \frac{L_0}{A} \right)$. El valor I es el punto de inflexión o el valor de L cuando ocurre la tasa máxima de crecimiento. Se seleccionó el modelo con el promedio de la suma de cuadrados del error (MS_{error}) menor y el mayor coeficiente de determinación (R^2).

Se generó una curva aumentando en 40% el valor de k del modelo seleccionado para el antebrazo y se compararon ambas curvas con los datos de individuos de edad conocida. Se siguió este proceso porque se ha citado que el método de muestras transversales (o en inglés, *cross-sectional samples*) subestima la tasa de crecimiento del antebrazo en 40% y del peso en 30%, en comparación con el método de capturas de individuos de edad conocida (muestras longitudinales; Baptista *et al.*, 2000).

El peso no mostró un patrón claro con su tasa de crecimiento, por lo que se empleó la edad calculada, mediante la función integral del modelo de Gompertz para el antebrazo y se graficó *vs* el peso. Finalmente, se evaluó el ajuste de la curva generada a los tres modelos de crecimiento mediante la integral de la función diferencial.

Diferencias en la tasa de crecimiento. Se obtuvieron los residuos del modelo con el mayor ajuste para el antebrazo con el fin de analizar la relación de la tasa de crecimiento con el ICC materno y evaluar las diferencias entre sexos, años y entre refugios. Los residuos indican tasas de crecimiento independientes de la talla.

La regresión lineal entre los residuos y el ICC materno de ambos años no tuvo una relación significativa, por lo que no fue posible realizar un ANCOVA. Se aplicaron pruebas *t-Student* para analizar posibles diferencias en los residuos, entre sexos y entre años.

Se realizó un ANOVA de una vía para analizar las diferencias en la tasa de crecimiento entre los refugios 1, 2 y 5 de ambos años (por tener tamaños de muestra mayores, $n= 35, 10$ y 10 respectivamente, en comparación con los refugios 3 y 4 y porque no se encontraron diferencias entre los años). Finalmente, al encontrarse diferencias entre estos refugios, se realizó la prueba *post-hoc LSD* de *Fisher* para identificar en que refugios se encontraban las diferencias.

Patrón de nacimientos. Con la edad estimada y de acuerdo a la fecha de captura, se estimó la fecha de nacimiento de cada una de las crías y se obtuvo el patrón de nacimientos de ambos años. Finalmente, se obtuvo el número de machos y de hembras nacidos por día y se realizó una regresión polinomial con el porcentaje de nacimientos de machos con el fin de evaluar posibles diferencias en la proporción de sexos durante todo el periodo de nacimientos.

Todos los análisis se llevaron a cabo en *Statistica* versión 7.0 (*StatSoft*, 2004) con un grado de significancia menor a 0.05 y se revisó que todos los supuestos de cada prueba se cumplieran.

RESULTADOS

Tamaño de las colonias

En el 2011 se capturaron 374 murciélagos, de los cuales 162 fueron machos (104 adultos y 58 crías) y 212 hembras (154 adultas y 58 crías). De estos se recapturó a 99 individuos diferentes (64 adultos y 35 crías; cuadro 1). Se capturaron 116 individuos inmaduros, de los que 81 se capturaron sólo una vez y se recapturó a 35 (30.17%); 28 dos veces y 7 tres veces, para un total de 42 recapturas.

En el 2012 se capturaron 311 murciélagos, de los cuales 150 fueron machos (106 adultos y 44 crías) y 161 hembras (131 adultas y 30 crías). Del total se recapturó a 105 individuos diferentes (70 adultos y 35 crías; cuadro 1). Se capturaron 74 individuos inmaduros, de los que se recapturó a 35 (47.30%); 14, dos veces; 17, tres veces y 4, cuatro veces, para un total de 60 recapturas.

El tamaño de las colonias varió de 31 hasta 94 individuos, con un promedio de 62 en julio de 2011; y de 35 hasta 129 individuos, con un promedio de 78 en julio de 2012. El refugio 1 tuvo las colonias más grandes en ambos años, con más de 71 individuos en 2011 y con 129 en 2012. En el refugio 2 se registraron 61 individuos en 2011 y 96 en 2012. El refugio 3 tuvo 31 individuos en 2011 y ninguno en 2012; sólo se observaron alrededor de cinco individuos del género *Glossophaga* en este último año. El refugio 4 tuvo 94 individuos en 2011 y 51 en 2012. En el refugio 5 se encontraron 55 individuos en 2011 y 35 en 2012. Finalmente, en el refugio 6 se encontraron 62 individuos y ninguno en 2012, debido a que estas instalaciones se limpiaron lo que obligó a los murciélagos a abandonar el refugio.

Cuadro 1. Número de individuos capturados y recapturados por refugio de *Balantiopteryx plicata*, durante los dos periodos de estudio.

Año / Refugio	Neonatos		Crías		Jóvenes		Subadultos		Adultos		Total	
	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H
2011												
1	–	1 (0)	1 (1)	1 (0)	17 (5)	16 (8)				35 (12)	18 (6)	53 (20)
2	2 (0)	–	7 (4)	5 (1)	–	1 (1)			31 (2)	16 (7)	40 (6)	21 (9)
3	1 (0)	–	3 (1)	–	3 (0)	6 (1)				17 (3)	7 (1)	24 (4)
4	2 (1)	–	4 (1)	3 (0)	2 (1)	2 (1)	1 (0)		55 (13)	25 (14)	63 (16)	31 (15)
5	2 (1)	1 (0)	3 (1)	9 (6)	1 (0)	2 (1)			8 (1)	29 (12)	14 (3)	41 (19)
6	2 (0)	–	3 (0)	6 (0)	5 (0)	4 (0)			10 (0)	32 (0)	20 (0)	42 (0)
Total	9 (2)	2 (0)	21 (8)	24 (7)	28 (6)	31 (12)	1 (0)		104 (16)	154 (48)	162 (32)	212 (67)
2012												
1	7 (5)	8 (5)	18 (5)	10 (1)	5 (4)	4 (3)			18 (0)	59 (29)	48 (14)	81 (38)
2	3 (0)	4 (1)	5 (2)	1 (1)	–	1(0)			43 (2)	39 (17)	51 (4)	45 (19)
3	–	–	–	–	–	–			–	–	–	–
4	2 (2)	1 (1)	1 (1)	–	–	–			29 (2)	18 (10)	32 (5)	19 (11)
5	1 (1)	–	2 (2)	1 (1)	–	–			16 (3)	15 (7)	19 (6)	16 (8)
6	–	–	–	–	–	–			–	–	–	–
Total	13 (8)	13 (7)	26 (10)	12 (3)	5 (4)	5 (3)			106 (7)	131 (63)	150 (29)	161 (76)

M= machos, H= hembras. Los números entre paréntesis representan las recapturas.

Cuadro 2. Proporción de sexos en los individuos inmaduros (neonatos, crías, jóvenes y subadultos) y en los adultos de *Balantiopteryx plicata*.

Año / Refugio	Inmaduros				Adultos				Total			
	M	H	M:H	P	M	H	M:H	P	M	H	M:H	P
2011												
1	18	18	1:1	1.000	–	35	–	–	18	53	–	–
2	9	6	1:0.67	0.439	31	16	1:0.52	0.029*	40	21	1:0.53	0.015*
3	7	6	1:0.86	0.781	–	17	–	–	7	24	1:3.43	–
4	8	6	1:0.75	0.593	55	25	1:0.45	0.008*	63	31	1:0.49	0.001*
5	6	12	1:2	0.157	8	29	1:3.63	0.001*	14	41	1:2.93	0.000*
6	10	10	1:1	1.000	10	32	1:3.2	0.001*	20	42	1:2.10	0.005*
Total	58	58	1:1	1.000	104	154	1:1.48	0.002*	162	212	1:1.31	0.010*
2012												
1	30	22	1:0.73	0.267	18	59	1:3.28	0.000*	48	81	1:1.69	0.004*
2	8	6	1:0.88	0.593	43	39	1:0.91	0.659	51	45	1:0.88	0.540
3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
4	3	1	1:0.33	0.317	29	18	1:0.62	0.109	32	19	1:0.59	0.069
5	3	1	1:0.33	0.317	16	15	1:0.94	0.858	19	16	1:0.84	0.612
6	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Total	44	30	1:0.68	0.104	106	131	1:1.24	0.104	150	161	1:1.07	0.533

M= machos, H= hembras, M:H= proporción de machos por cada hembra, P= significancia correspondiente al valor de X^2 . El asterisco (*) indica diferencias significativas.

Proporción de sexos

La proporción de sexos general en 2011 fue de 1:1.3 machos/hembras y las diferencias fueron significativas ($X^2= 6.68$, $P= 0.010$). Mientras que la proporción en los adultos varió entre refugios, en los refugios 2 y 4 la proporción estuvo sesgada hacia machos ($X^2= 4.79$ y 11.25 , $P= 0.015$ y 0.001 , respectivamente), y en los refugios 5 y 6 hacia hembras ($X^2= 11.92$ y 11.52 , $P< 0.0001$ y $P= 0.005$, respectivamente). Por otra parte, considerando a los individuos inmaduros, la proporción de sexos no fue diferente de 1:1 en todos los refugios (cuadro 2).

En 2012, la proporción de sexos general fue de 1:1.07, sin diferencias significativas. La proporción en los adultos estuvo sesgada hacia hembras en el refugio 1 ($X^2= 21.83$, $P= 0.004$), mientras que en el resto de los refugios no fue distinta de 1:1. La proporción de sexos en los individuos inmaduros fue de 1:0.68 ($X^2= 2.65$, $P= 0.104$) y no difirió de 1:1 en ningún refugio (cuadro 2).

Tamaño al nacimiento

En 2011 se capturaron tres neonatos machos con un tamaño promedio del antebrazo de 22.74 mm (20.98–23.93 mm, $D. E.= 1.56$). Al incluir a las crías con el tamaño del antebrazo igual o menor a una desviación estándar del promedio, la muestra aumentó a 11 neonatos y el tamaño promedio del antebrazo fue de 22.71 mm (20.98–23.94, $D. E.= 1.04$), del metacarpo 14.60 mm (13.53–15.87, $D. E.= 0.93$), de la pata 7.81 mm (5.98–8.82, $D. E.= 0.77$) y el peso promedio fue de 2.48 g (1.90–3.50, $D. E.= 0.41$). El mayor coeficiente de variación se obtuvo en el peso ($C. V.= 0.16$). La longitud del antebrazo al nacimiento representó en promedio 53.19% del de las madres, el metacarpo 46.41%, la pata 89.77% y el peso 34.10% (cuadro 3).

En el 2012 se capturaron 17 neonatos (10 machos y 7 hembras) con tamaño promedio del antebrazo de 20.59 mm (17.07–22.17, $D. E.= 1.30$). Al incluir a las crías con la longitud del

antebrazo igual o menor a una desviación estándar del promedio, la muestra aumentó a 26 neonatos (13 machos y 13 hembras) resultando un promedio del antebrazo de 20.60 mm (17.07–22.17, *D. E.*= 1.18), del cuarto metacarpo 13.35 mm (11.76–14.97, *D. E.*= 0.73), de la pata 6.77 mm (5.43–8.36, *D. E.*= 0.69) y el peso promedio fue de 2.14 g (1.6–2.4, *D. E.*= 0.20). El mayor coeficiente de variación se encontró en el espacio intersticial (*C. V.*= 0.15). El antebrazo representó 48.47%, el metacarpo 43.62%, la pata 83.99% y el peso 30.01% del de las madres (cuadro 3). No hubo diferencias significativas en la longitud del antebrazo ($U= 32.00, P> 0.05$) ni en el peso ($U= 43.5, P> 0.05$) entre los refugios 1 y 2 del 2012.

Diferencias en el tamaño y peso entre sexos y entre años

La prueba de ANOVA demostró que hubo diferencias significativas en el tamaño y el peso de *B. plicata* entre sexos ($F= 3.34$; g. l.= 7, 404; $P< 0.05$) y entre años ($F= 28.52$; g. l.= 7, 404; $P< 0.05$), que las diferencias entre sexos no son iguales entre las categorías de edad ($F= 1.67$; g. l.= 21, 1160.60; $P< 0.05$) y que las diferencias entre años dependen también de la edad ($F= 5.25$; g. l.= 21, 1160.60; $P< 0.05$), pero no del sexo ($F= 0.36$; g. l.= 7, 404; $P> 0.05$; cuadro 4).

Neonatos. De los 11 neonatos del 2011, nueve fueron machos y dos hembras. La longitud promedio del antebrazo en los machos fue 22.79 mm y de las hembras 22.38 mm, y el peso promedio de 2.38 g y de 2.95 g, respectivamente. En 2012, se capturaron 26 neonatos, 13 machos y 13 hembras, la longitud promedio del antebrazo en los machos fue de 20.71 mm y de las hembras de 20.50 mm, mientras que el peso promedio fue 2.09 g y 2.19 g, respectivamente (cuadro 5).

Cuadro 3. Tamaño al nacimiento de *Balantiopteryx plicata* y su proporción con respecto al tamaño de la madre.

Variable (mm, g)	\bar{x}	Min	Max	D. E.	C. V.	\bar{x}_m	%
2011 (n= 11)							
AB	22.71	20.98	23.94	1.04	0.05	42.70	53.19
MET4	14.60	13.53	15.87	0.93	0.06	31.46	46.41
F1	4.94	4.34	5.32	0.36	0.07	9.47	52.16
F2	4.46	3.50	5.40	0.50	0.11	7.50	59.47
Gap1	2.62	2.08	2.98	0.28	0.11	—	—
Tibia	10.66	9.85	11.08	0.45	0.04	18.82	56.64
Pata	7.81	5.98	8.82	0.77	0.10	8.70	89.77
Peso	2.48	1.90	3.50	0.41	0.16	7.28	34.10
ICC	0.019	-0.22	0.15	0.10	5.26	—	—
2012 (n= 26)							
AB	20.60	17.07	22.17	1.18	0.06	42.50	48.47
MET4	13.35	11.76	14.97	0.73	0.05	30.95	43.62
F1	4.26	3.58	5.07	0.43	0.10	9.05	47.07
F2	3.76	2.96	4.43	0.38	0.10	7.40	50.81
Gap1	2.20	1.2	2.71	0.34	0.15	—	—
Tibia	9.39	7.43	10.8	0.78	0.08	18.65	50.34
Pata	6.77	5.43	8.36	0.69	0.11	8.06	83.99
Peso	2.14	1.6	2.4	0.20	0.09	7.13	30.01
ICC	-0.007	-0.22	0.13	0.10	14.26	—	—

D. E.= desviación estándar, C. V.= coeficiente de variación, \bar{x}_m = tamaño promedio de las madres, %= proporción del tamaño de las crías respecto al tamaño de las madres, AB= antebrazo, MET4= cuarto metacarpo, F1= primera falange, F2= segunda falange, ICC= índice de condición corporal.

La prueba *LSD* de Fisher indicó que al nacimiento no hubo diferencias significativas entre los sexos en ninguna de las variables de tamaño ni en el peso, en ninguno de los dos años de estudio. Por lo contrario, sí se encontraron diferencias significativas entre los años,

principalmente en los machos, en las longitudes del antebrazo, de la primera falange, de la tibia y de la pata ($P < 0.05$; cuadro 5).

Crías. En 2011 se capturaron 45 crías, 21 machos y 24 hembras. La longitud promedio del antebrazo en los machos fue 27.62 mm y de las hembras 29.57, mientras que el peso fue de 3.01 g en los machos y 3.23 g en las hembras. En 2012 se capturaron 38 crías, 26 machos y 12 hembras. La longitud promedio del antebrazo de los machos fue 25.40 mm y de las hembras 24.76 mm, mientras que el peso fue de 2.66 g en los machos y 2.60 g en las hembras (cuadro 5).

La prueba *LSD* de Fisher indicó que en las crías del 2011 ya se empezaron a observar diferencias significativas entre los sexos en algunas variables de tamaño como el antebrazo, la primera falange y la tibia ($P < 0.05$). Asimismo, las crías del 2011 fueron de mayor tamaño que las crías del 2012 ($P < 0.05$; cuadro 5).

Cuadro 4. Prueba de ANOVA para las variables de tamaño y peso entre los sexos, entre los años y entre cada categoría de edad de *B. plicata*.

Efecto	Lambda Wilks	<i>F</i>	<i>g. l.</i>	<i>Error</i>	<i>P</i>
Intercepto	0.0059	9730.31	7	404.00	0.000
Año	0.6693	28.52	7	404.00	0.000
Edad	0.0590	92.78	21	1160.62	0.000
Sexo	0.9453	3.34	7	404.00	0.002
Año*edad	0.7706	5.25	21	1160.62	0.000
Año*sexo	0.9938	0.36	7	404.00	0.924
Edad*sexo	0.9183	1.67	21	1160.62	0.030
Año*edad*sexo	0.9248	1.53	21	1160.62	0.060

Jóvenes. En 2011 se capturaron 59 jóvenes, 28 machos y 31 hembras. La longitud promedio del antebrazo de los machos fue de 34.04 mm y de las hembras 34.59 mm y el peso promedio fue de 2.94 g y de 3.14 g, respectivamente. En el 2012 se capturaron 10 jóvenes, 5 machos y 5 hembras. La longitud promedio del antebrazo de los machos fue de 26.82 mm y de las hembras 31.23 mm, mientras que el peso fue de 2.94 g en los machos y de 3.14 g en las hembras (cuadro 5).

La prueba *LSD* de Fisher indicó que en los jóvenes del 2012 se encontró dimorfismo sexual en el antebrazo y en la primera falange del cuarto dígito ($P < 0.05$). Por otra parte, al igual que los neonatos y las crías, los jóvenes del 2011 fueron de mayor tamaño que los jóvenes del 2012 ($P < 0.05$; cuadro 5).

Adultos. La longitud promedio del antebrazo de 33 machos adultos del 2011 fue de 41.47 mm y de 136 hembras en lactancia de 42.78 mm, mientras que el peso fue de 6.57 g y de 7.27 g, respectivamente. Del 2012, la longitud promedio del antebrazo de 14 machos fue de 41.13 mm y de 83 hembras en lactancia de 42.55 mm, y el peso fue de 6.81 g en los machos y de 7.20 g en las hembras (cuadro 5).

La prueba *LSD* de Fisher indicó que en los adultos existe dimorfismo sexual marcado principalmente en el antebrazo, en la primera falange y en la tibia. El metacarpo, la primera falange y el peso, aunque fueron mayores en las hembras en ambos años, sólo en el 2011 las diferencias fueron significativas. En cambio, la longitud de la pata mostró diferencias significativas sólo en el 2012. Por otra parte, las diferencias entre los dos años fueron significativas sólo en el metacarpo de las hembras y en la primera falange y la pata de ambos sexos, presentando en el 2012 longitudes más pequeñas ($P < 0.05$; cuadro 5).

Cuadro 5. Tamaño y peso entre machos y hembras de *B. plicata* en 2011 y 2012 y valor de significancia (*P*) de la prueba *post-hoc* LSD de Fisher.

Año/variable	Neonatos			Crías			Jóvenes			Adultos		
	M	H	<i>P</i>	M	H	<i>P</i>	M	H	<i>P</i>	M	H	<i>P</i>
2011												
AB	22.79	22.38	0.754	27.62	29.57	0.000	34.04	34.59	0.199	41.47	42.78	0.000
MET4	14.82	13.68	0.694	18.10	18.96	0.351	22.26	22.69	0.655	30.38	32.05	0.022
F1	4.97	4.84	0.782	5.62	6.06	0.021	7.40	7.43	0.854	8.95	9.47	0.000
F2	4.40	4.73	0.630	5.39	5.39	0.983	6.08	6.32	0.287	6.84	7.60	0.000
Tibia	10.76	10.20	0.506	11.92	12.91	0.002	15.42	15.15	0.339	17.78	18.75	0.000
Pata	7.74	8.18	0.383	7.67	8.00	0.078	8.34	8.41	0.693	8.47	8.66	0.139
Peso	2.38	2.95	0.443	3.01	3.23	0.430	3.88	3.95	0.789	6.57	7.27	0.000
2012												
AB	20.71	20.50	0.742	25.40	24.76	0.264	26.82	31.23	0.000	41.13	42.55	0.004
MET4	13.25	13.44	0.896	15.85	15.84	0.991	17.64	20.46	0.234	29.98	30.85	0.495
F1	4.34	4.18	0.509	4.99	5.11	0.581	5.37	6.17	0.039	8.40	9.21	0.000
F2	3.80	3.71	0.803	4.43	4.35	0.793	4.24	5.31	0.050	6.91	7.38	0.112
Tibia	9.23	9.55	0.450	11.13	11.21	0.836	11.80	13.07	0.063	17.70	18.73	0.012
Pata	6.57	6.97	0.113	7.17	7.28	0.630	6.71	6.80	0.840	7.47	8.00	0.005
Peso	2.09	2.19	0.789	2.66	2.60	0.843	2.94	3.14	0.740	6.81	7.20	0.279
<i>P</i> (entre años)												
AB	0.004	0.135		0.000	0.000		0.000	0.000		0.433	0.414	
MET4	0.332	0.935		0.066	0.019		0.011	0.215		0.770	0.026	
F1	0.018	0.158		0.000	0.000		0.000	0.000		0.028	0.004	
F2	0.104	0.121		0.000	0.001		0.000	0.015		0.726	0.085	
Tibia	0.001	0.424		0.017	0.000		0.000	0.000		0.878	0.873	
Pata	0.000	0.013		0.010	0.001		0.000	0.000		0.000	0.000	
Peso	0.491	0.296		0.222	0.058		0.043	0.081		0.387	0.610	

M= machos, H= hembras, AB= antebrazo, MET4= cuarto metacarpo, F1= primera falange, F2= segunda falange.

Índice de condición corporal

El ACP mostró una relación lineal positiva entre el ln del antebrazo, del metacarpo, de la primera falange y de la tibia. En los neonatos, el CP1 explicó el 75.88% de la variabilidad de los datos, mientras que el CP2 el 12.95%, el porcentaje acumulado entre estos dos fue de 95.72%; por lo que se emplearon ambos componentes para los análisis posteriores. El CP1 se correlacionó significativamente con todas las variables, por lo que se empleó solamente este componente para los análisis posteriores como variable de tamaño de los neonatos. En las hembras lactantes se presentó mayor variabilidad en comparación con los neonatos, el CP1 explicó el 51.13% de la variabilidad y el CP2 el 20.56%; el porcentaje acumulado entre estos dos componentes fue 71.69%; sin embargo el CP1, al igual que en los neonatos, se correlacionó fuertemente con todas las variables (cuadro 6).

La relación lineal entre el ln-peso vs el CP1 fue significativa tanto en los neonatos ($n= 36$; $R^2= 0.218$, $P < 0.05$) como en las hembras lactantes ($n= 88$; $R^2= 0.054$, $P < 0.05$; figura 4). Los residuos de estas correlaciones representaron el índice de condición corporal (ICC).

El ICC de las hembras en lactancia no varió de manera importante entre los dos años ($t= 0.40$, $P > 0.05$) y no tuvo relación con el ICC de los neonatos ($R^2= 0.105$, $P > 0.05$), con el peso ($R^2= 0.120$, $P > 0.05$) y tampoco con el tamaño (CP1) de los recién nacidos ($R^2= 0.012$, $P > 0.05$). Asimismo no se encontraron diferencias en el ICC de los neonatos entre los refugios 1 y 2 del 2012 ($U= 38.00$, $P > 0.05$).

Cuadro 6. Matriz de correlaciones de los componentes principales con los ln de las variables de tamaño de los neonatos y de las hembras en lactancia, y matriz de eigenvalores de los componentes principales de *Balantiopteryx plicata*.

	Neonatos (n= 37)				Hembras lactantes (n= 88)			
	CP1	CP2	CP3	CP4	CP1	CP2	CP3	CP4
Ln-AB	-0.94	-0.07	-0.02	0.35	-0.82	0.21	0.07	0.52
Ln-MET	-0.89	0.11	0.42	-0.11	-0.67	-0.37	-0.64	-0.09
Ln-F1	-0.83	0.48	-0.27	-0.10	-0.71	0.60	0.05	-0.38
Ln-TIB	-0.82	-0.52	-0.16	-0.17	-0.65	-0.54	0.52	-0.15
Eigenvalores	3.04	0.52	0.28	0.17	2.05	0.82	0.68	0.45
% total	75.88	12.95	6.89	4.28	51.13	20.56	17.02	11.29
% acumulado	75.88	88.83	95.72	100.00	51.13	71.69	88.71	100.0

Ln= logaritmo natural, AB= antebrazo, MET= cuarto metacarpo, F1= primera falange, TIB= tibia.

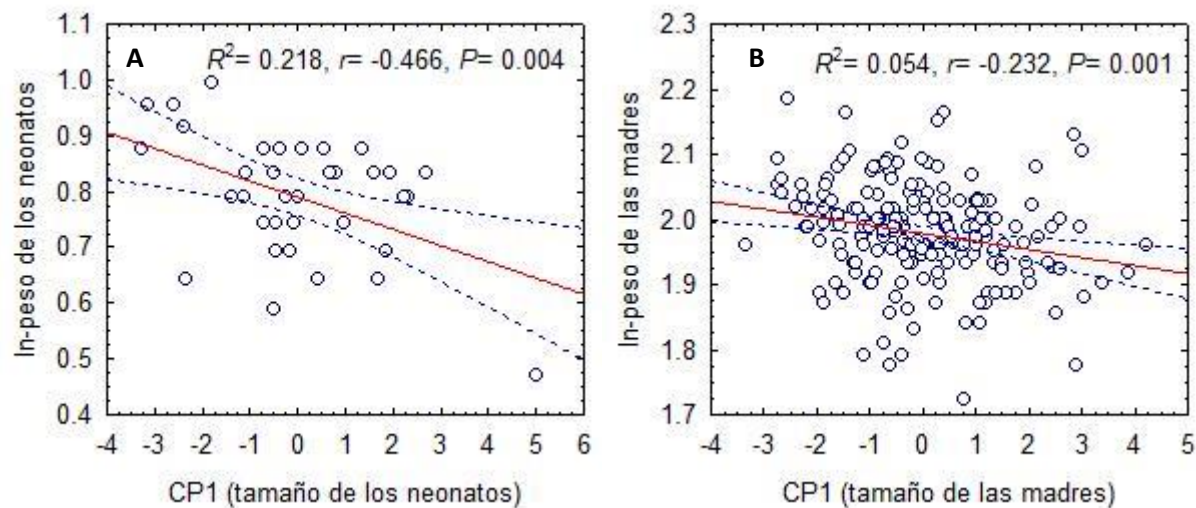


Figura 4. Relación entre el tamaño (CP1) y el peso (A) de los neonatos y (B) de las hembras lactantes de *Balantiopteryx plicata*, para establecer su índice de condición corporal. Los residuos positivos indican buena condición, mientras que los negativos indican mala condición; n= 36 y 88, respectivamente.

Crecimiento postnatal

Tasa de crecimiento promedio. Durante el 2011, el peso se incrementó en promedio 0.145 g/día y el antebrazo 0.386 mm/día (cuadro 7). La relación lineal entre estas variables fue altamente significativa ($R^2= 0.587$, $P< 0.05$, figura 5A). El espacio intersticial aumentó en la primera fase 0.074 mm/día; en la segunda fase, cuando el antebrazo alcanzó aproximadamente 26 mm, el EI disminuyó -0.118 mm/día; y en la tercera fase, cuando el cartílago comenzó a osificar, se observaron dos espacios, el espacio superior (Gap2) disminuyó -0.081 y el inferior (Gap3) -0.023 mm/día (figura 6A). Para el mismo año, la tasa promedio de crecimiento del antebrazo de 15 hembras fue 0.355 mm/día y de 15 machos fue 0.417 mm/día, mientras que el peso se incrementó en promedio 0.159 g/día en 9 hembras y 0.135 g/día en 12 machos (cuadro 7).

En el 2012, el peso se incrementó 0.091 g/día y el antebrazo 0.563 mm/día (cuadro 7). La relación lineal entre estas variables también fue significativa ($R^2= 0.717$, $P< 0.05$, figura 5B). El espacio intersticial aumentó en los primeros días 0.057 mm/día, cuando el antebrazo alcanzó en promedio 23.5 mm, el EI disminuyó -0.065 mm/día y, una vez que la epífisis comenzó a osificar, ambos espacios disminuyeron a -0.044 y -0.017 mm/día, el superior y el inferior, respectivamente (figura 6B). Por otra parte, en 20 hembras la longitud del antebrazo se incrementó en promedio 0.615 mm/día y, en 36 machos, 0.532 mm/día; mientras que el peso se incrementó 0.111 g/día en 20 hembras y 0.080 g/día en 34 machos (cuadro 7).

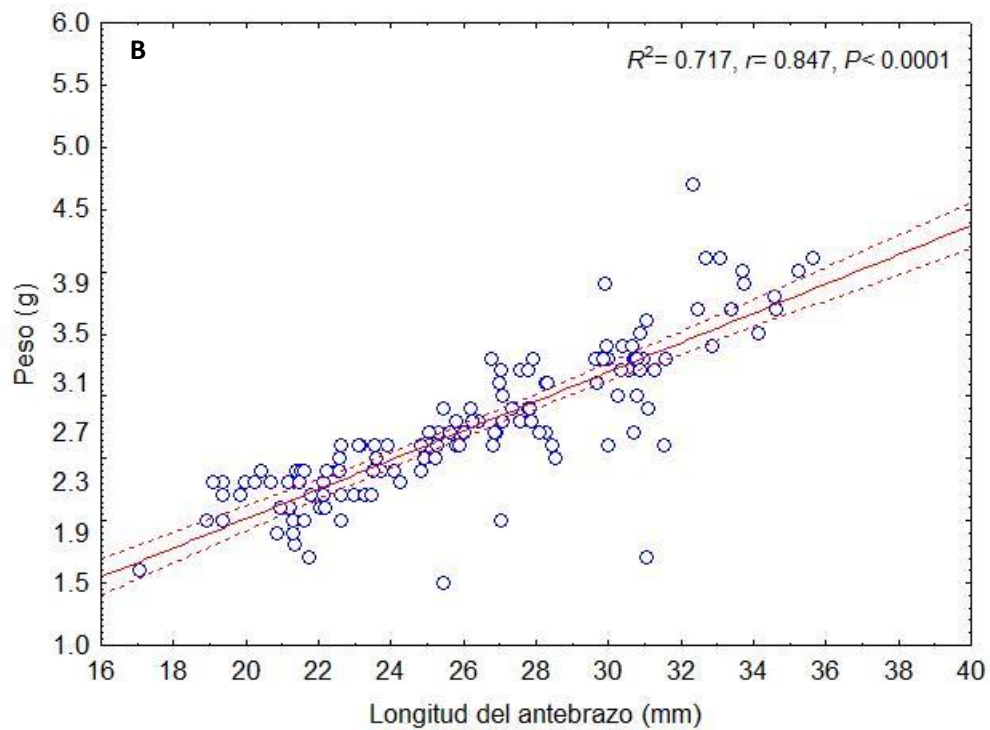
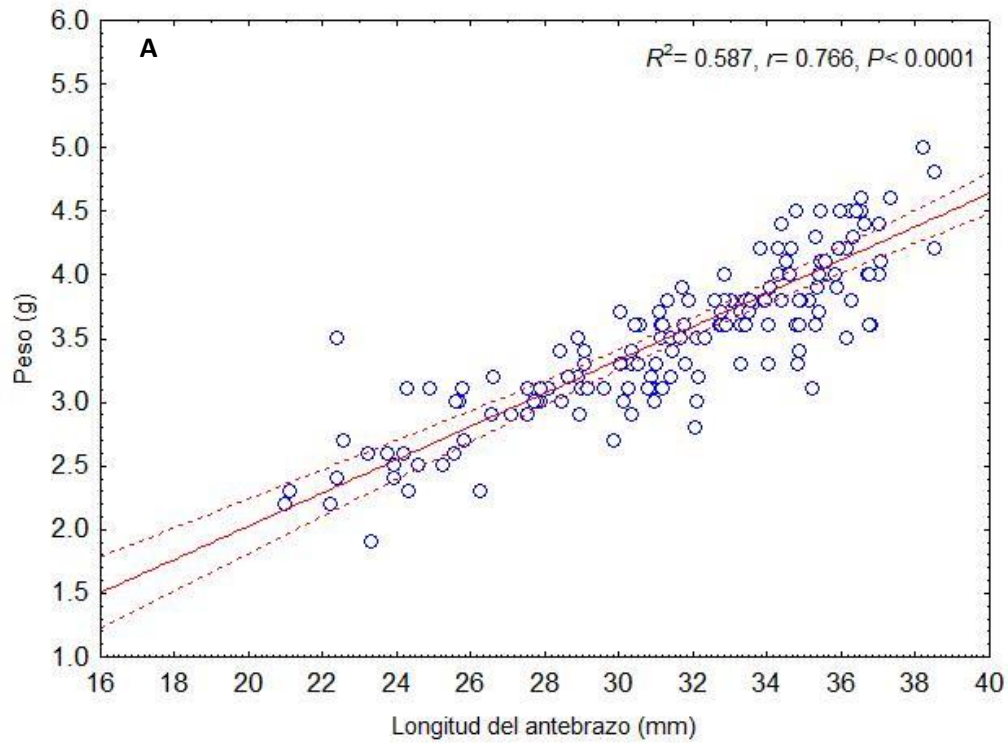


Figura 5. Regresión lineal entre la longitud del antebrazo y el peso en los neonatos, crías, jóvenes y subadultos de *Balantiopteryx plicata* del (A) 2011 y (B) 2012.

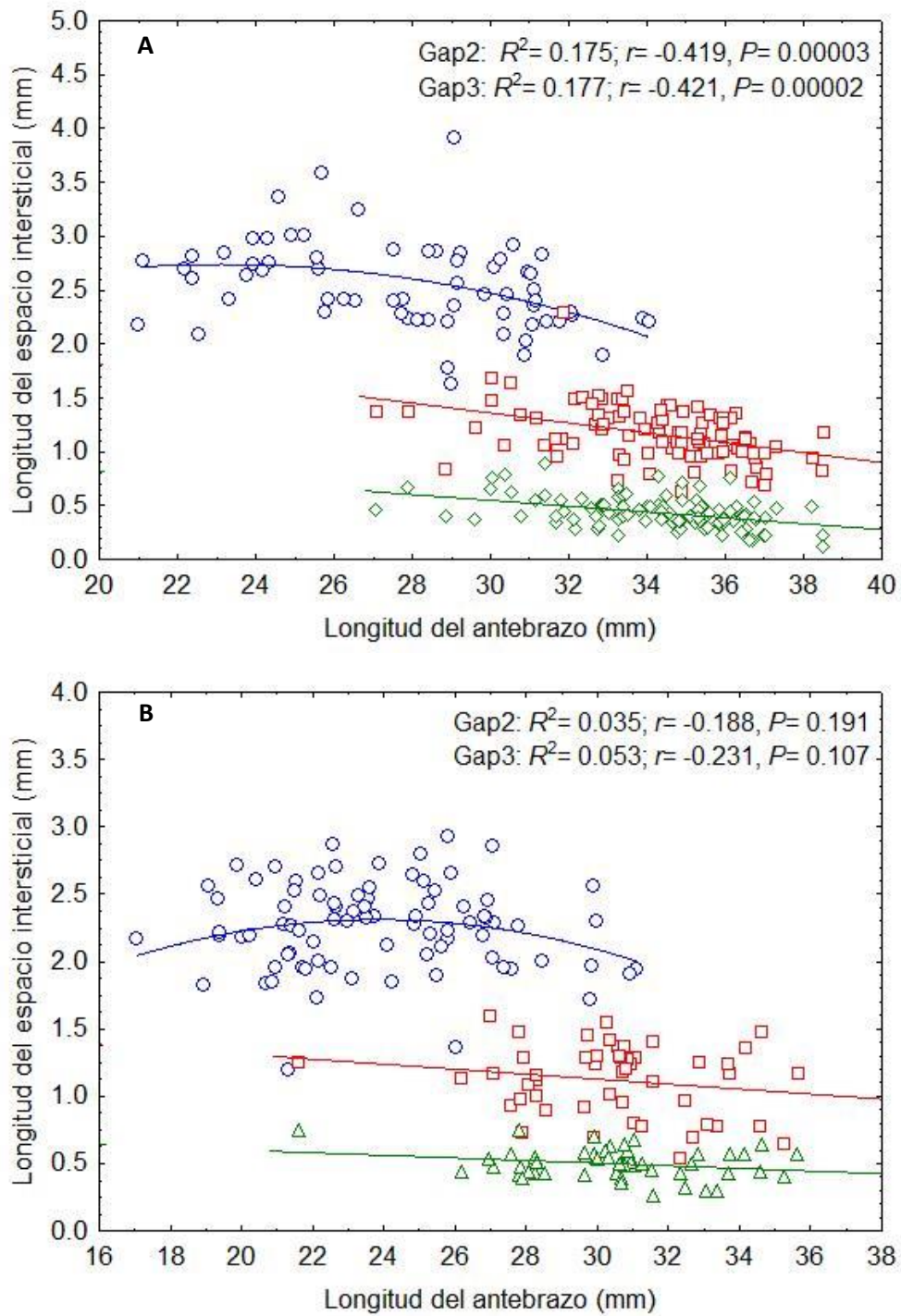


Figura 6. Relación entre la longitud del antebrazo y la longitud del espacio intersticial total (Gap 1, círculos), superior (Gap 2, cuadros) e inferior (Gap 3, triángulos), del cuarto metacarpo-primerá falange de *Balantiopteryx plicata*, en (A) 2011 y (B) 2012.

Cuadro 7. Tasa promedio de crecimiento postnatal de las crías de *Balantiopteryx plicata*.

Variable (mm/día)	2011			2012			\bar{X}
	M	H	\bar{x}	M	H	\bar{x}	
AB	0.417	0.355	0.386	0.532	0.615	0.563	0.475
MET4	0.256	0.214	0.235	0.389	0.415	0.398	0.316
F1	0.107	0.157	0.135	0.162	0.149	0.157	0.146
F2	0.115	0.064	0.087	0.145	0.114	0.133	0.110
EI							
Gap1: Fase 1	–	0.074	0.074	0.077	0.068	0.057	0.065
Gap1: Fase 2	-0.110	-0.155	-0.118	-0.068	-0.062	-0.065	-0.092
Gap2	-0.071	-0.085	-0.081	-0.047	-0.039	-0.044	-0.063
Gap3	-0.023	-0.024	-0.023	-0.018	-0.014	-0.017	-0.020
Tibia	0.309	0.207	0.258	0.255	0.289	0.268	0.263
Pata	0.180	0.072	0.128	0.153	0.102	0.135	0.132
Peso (g/día)	0.135	0.159	0.145	0.080	0.111	0.091	0.118

AB= antebrazo, MET4= cuarto metacarpo, F1= primera falange, F2= segunda falange, EI= espacio intersticial, M= machos, H= hembras.

Modelos de crecimiento. La tasa de crecimiento del antebrazo disminuyó con el aumento de su longitud. El modelo que se ajustó mejor a estos datos fue el de Gompertz ($R^2= 0.432$, $P < 0.05$; figura 7), con parámetros $A= 38.24\text{--}43.32$ y $L_0= 21.23$ mm (cuadro 8). El modelo logístico sobreestimó el tamaño al nacimiento (24.35 mm) y subestimó el tamaño asintótico (37.59–41.30 mm), mientras que el modelo de Von Bertalanffy sobreestimó el tamaño máximo asintótico (39.20–47.19 mm; figura 8).

La curva de crecimiento del antebrazo generada con el valor de k original (0.053 días⁻¹) mostró un patrón similar a los datos de individuos de edad conocida en comparación con la curva generada con el valor de k aumentado en 40% (0.074 días⁻¹). Esto indica que el método empleado, *cross-sectional samples*, no subestimó la tasa de crecimiento del antebrazo (figura 9) y por lo tanto, la tasa de crecimiento promedio fue de 0.64 mm/día durante los primeros 10 días y

de 0.47 mm/día durante el primer mes de vida. El tamaño mínimo asintótico (38.24 mm) se alcanzó a los 44 días y la ecuación que describió el crecimiento del antebrazo fue $L_t = 40.78e^{-0.634e^{-0.053t}}$, donde L_t es la longitud del antebrazo a una edad determinada (t).

La curva del peso vs la edad estimada se ajustó mejor al modelo de Von Bertalanffy ($R^2=0.858$, $P<0.05$). El peso al nacimiento es similar en los tres modelos y el peso asintótico fue mayor en el modelo de Von Bertalanffy ($A= 5.34$ g; cuadro 8), abarcando también una variación mayor del tamaño adulto y alcanzándose, el mínimo, a los 45 días. La tasa promedio de crecimiento de acuerdo a este modelo fue de 0.09 g/día durante los primeros 10 días y de 0.07 g/día durante el primer mes, con la ecuación $P_t = 5.34(1 - e^{-0.030(t-(-17.75))})$, donde P_t es el peso a una edad determinada (t).

Cuadro 8. Parámetros de crecimiento estimados para el antebrazo y el peso de *Balantiopteryx plicata* para tres modelos.

Modelo	Parámetros				Bondad de ajuste	
	k (días ⁻¹)	A (mm, g)	I (mm, g)	L_0 (mm, g)	MS_{error}	R^2
AB (n= 66)						
Gompertz	0.053 (0.042–0.064)	40.78 (38.24–43.32)	15.00	21.23	0.0300	0.6569
Logístico	0.070 (0.059–0.081)	39.43 (37.59–41.30)	19.71	24.35	0.0302	0.6542
Bertalanffy	0.036 (0.026–0.046)	43.19 (39.20–47.19)	12.78	21.23	0.0303	0.6537
Peso (n= 189)						
Gompertz	0.049 (0.036–0.061)	4.90 (4.43–5.37)	1.80	2.23	0.0750	0.9260
Logístico	0.068 (0.055–0.080)	4.67 (4.34–5.01)	2.34	2.23	0.0753	0.9257
Bertalanffy	0.030 (0.018–0.042)	5.34 (4.54–6.14)	1.58	2.21	0.0749	0.9261

AB= antebrazo, K = constante de crecimiento, A = longitud o peso asintótico, I = punto de inflexión, L_0 = longitud o peso al nacimiento, MS_{error} = promedio de la suma de cuadrados del error, R^2 = coeficiente de determinación. Los números entre paréntesis corresponden al intervalo de confianza de 95%.

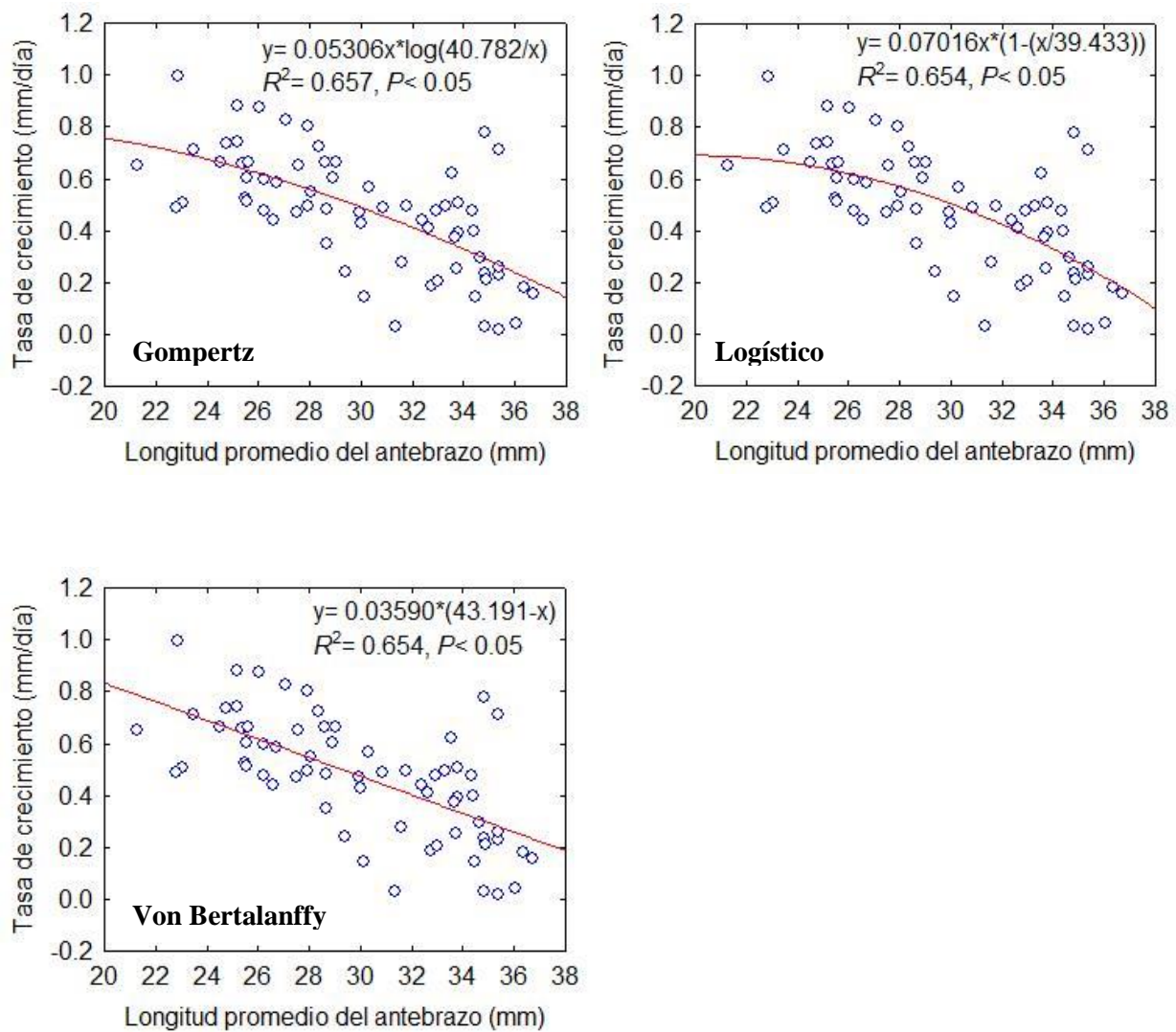


Figura 7. Estimación de los parámetros de crecimiento postnatal del antebrazo de *Balantiopteryx plicata*, de acuerdo a los tres modelos: Gompertz, logístico y de Von Bertalanffy; n= 66.

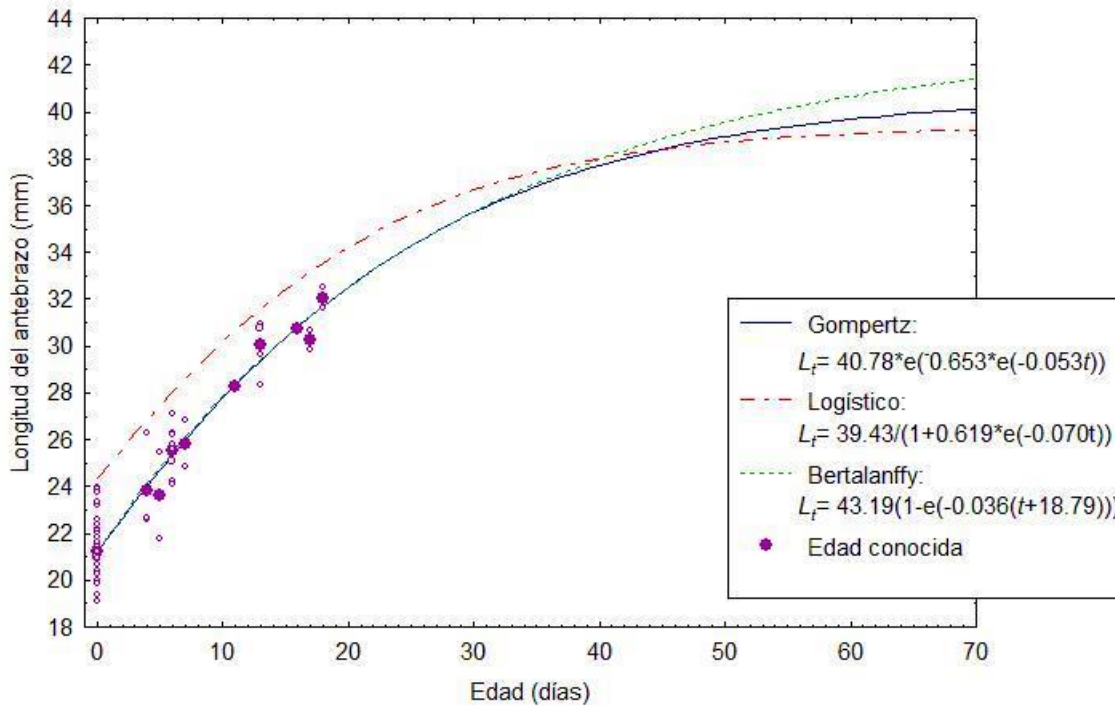


Figura 8. Curvas de crecimiento teóricas de *Balantiopteryx plicata* obtenidas a partir de los parámetros estimados en los tres modelos. Los círculos vacíos representan los datos de los individuos de edad conocida y los círculos negros su media.

Diferencias en la tasa de crecimiento. Los residuos (tasa de crecimiento del antebrazo independiente de la talla) del ajuste al modelo de Gompertz no tuvieron relación con el ICC materno ($R^2 = 0.004$, $P > 0.05$), ni fueron distintos entre sexos ($t = 0.36$, $P > 0.05$; figura 11A), ni entre años ($t = 0.02$, $P > 0.05$; figura 11B). En cambio, las diferencias entre los refugios 1, 2 y 5 sí fueron significativas ($F = 6.64$, $P < 0.05$). La prueba *LSD* de Fisher indicó que en el refugio 2 hubo tasas de crecimiento mayores ($\bar{x} = 0.1649$) en comparación con los refugios 1 y 5, en donde fueron similares ($\bar{x} = -0.027$ y -0.051 , respectivamente; figura 12).

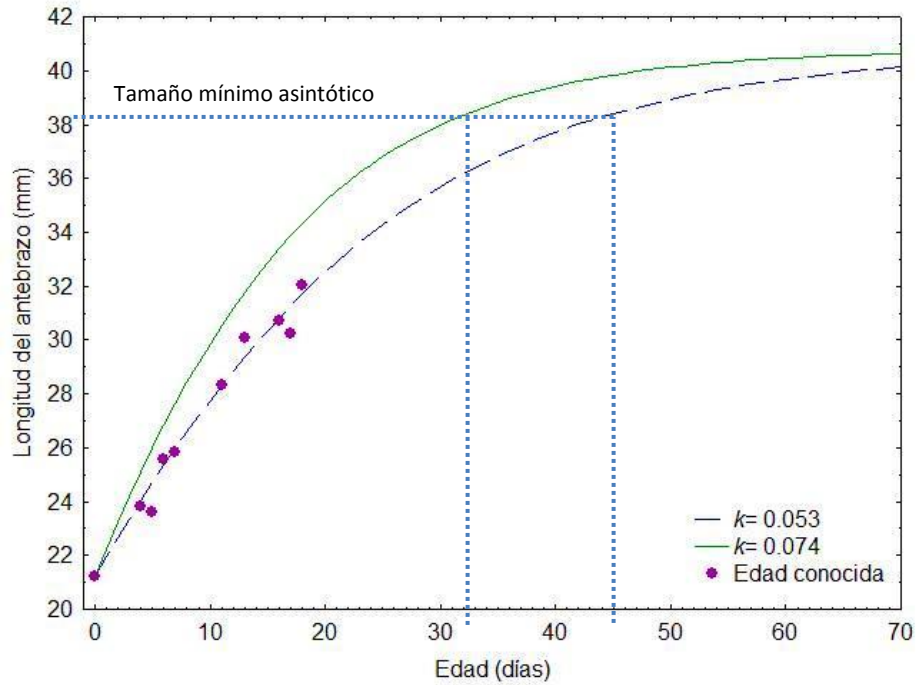


Figura 9. Comparación entre las curvas de crecimiento de *Balantiopteryx plicata*, de acuerdo al modelo de Gompertz, con el valor de k generado en el ajuste (línea discontinua) y con k aumentado en 40% (línea continua). Los círculos representan el promedio del tamaño de diferentes individuos de edad conocida.

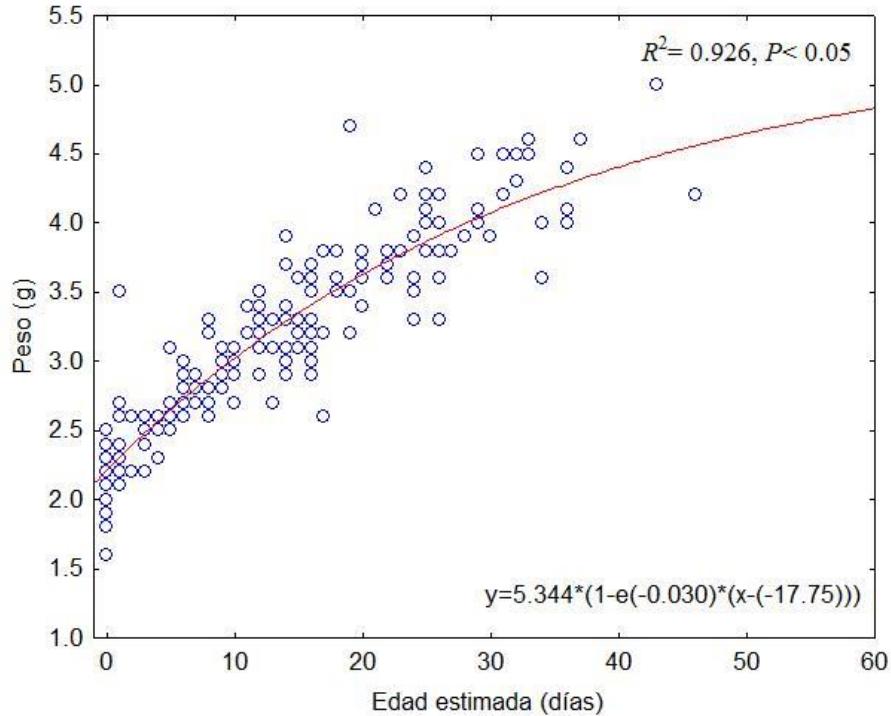


Figura 10. Curva de crecimiento del peso de *Balantiopteryx plicata*, de acuerdo al modelo de Von Bertalanffy ($n=190$).

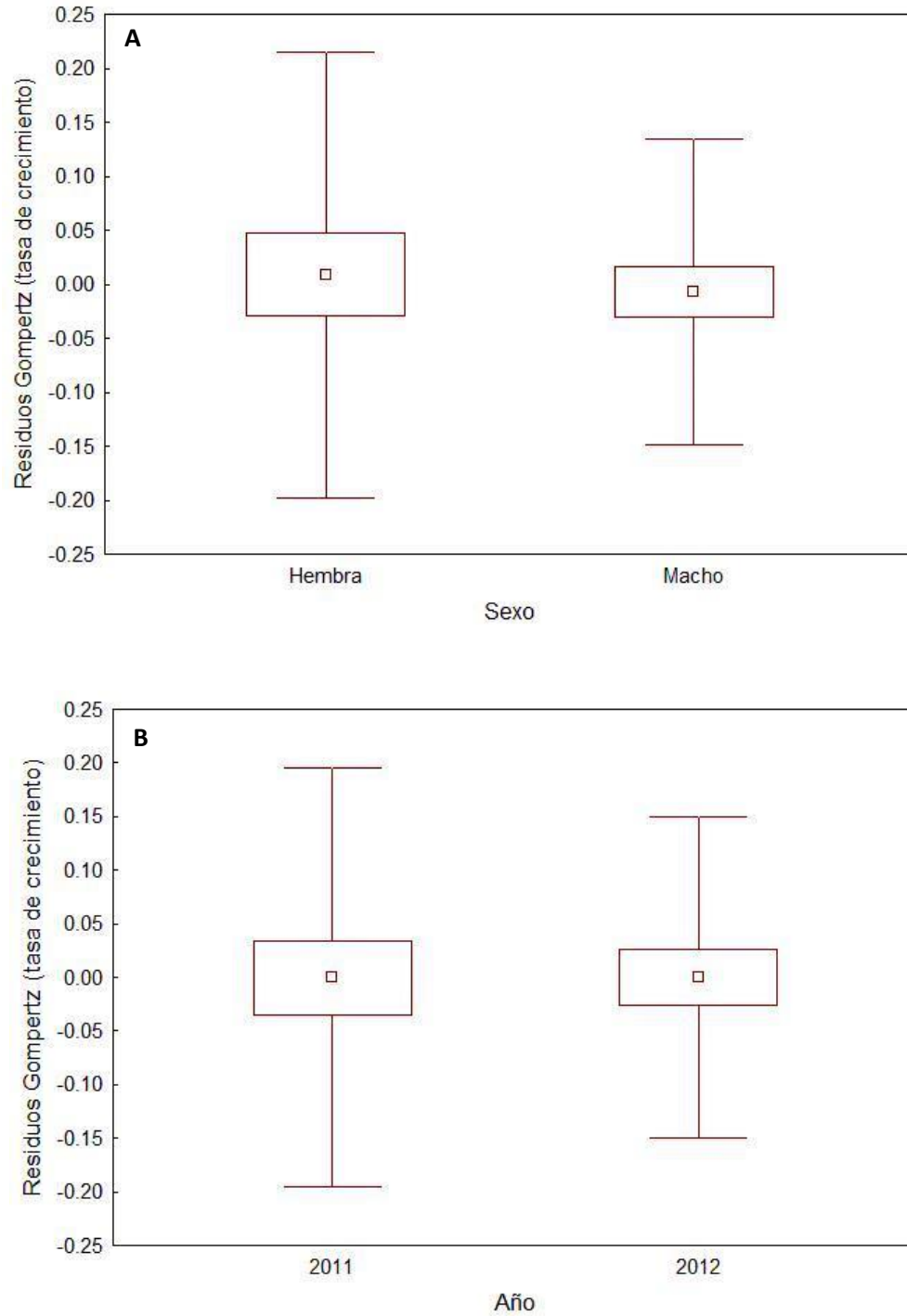


Figura 11. Diferencias en la tasa de crecimiento independiente de la talla de *Balantiopteryx plicata*, para el antebrazo (residuos), (A) entre sexos (n= 29 y 37) y (B) entre años (n= 32 y 34). Los cuadros centrales pequeños representan la media, los cuadros grandes la media más el error estándar y las líneas verticales la media más la desviación estándar.

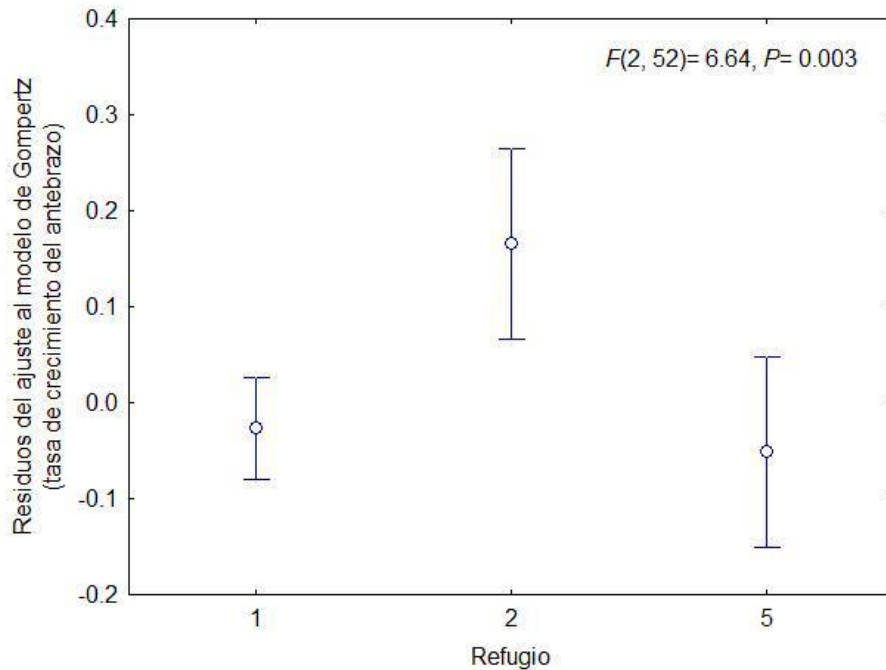


Figura 12. Diferencias en la tasa de crecimiento independiente de la talla entre los refugios 1, 2 y 5 de ambos años. Las barras verticales indican el intervalo de confianza del 95%.

Desarrollo postnatal

Características morfológicas. Desde el nacimiento hasta la semana de edad aproximadamente, siempre se capturó a las crías junto con sus madres. Los neonatos de *B. plicata* nacen con pelo corto y escaso en la cabeza y en el dorso, de color gris claro; el vientre es desnudo; los ojos están abiertos, aunque no totalmente; y las orejas se encuentran plegadas hacia la cabeza.

A partir de los cinco días de edad el pelo de la cabeza y del dorso es más largo y de un gris más oscuro, la parte superior del vientre ya tiene pelo, aunque muy corto y esparcido, a esta edad algunas crías muestran conducta de “flapping” o despliegue de las alas. A la edad aproximada de siete días, el pelo en el dorso es más largo y cubre casi por completo el vientre, aunque aún es corto. A esta edad las crías pueden desplazarse en vuelos muy cortos parecidos a saltos. A partir de los 11 días de edad los cambios se dan principalmente en tamaño, color y longitud del pelo, y las crías son capaces de realizar vuelos cortos de no más de 3 m. A partir de

los 16 días, las crías son capaces de mantener vuelos sostenidos de más de tres metros y a los 21 días realizan vuelos similares al de los adultos (cuadro 9).

Cabe señalar, que en 2012 se capturaron seis hembras en lactancia que habían nacido en julio de 2011, por lo que algunas hembras de *B. plicata* pueden maduran sexualmente desde los siete u ocho meses de edad.

Dentición. En *B. plicata* el número total de dientes deciduos es de 14 piezas de acuerdo a las observaciones de tres neonatos, uno del 2011 y dos del 2012; de un individuo de un día del 2011; de uno de tres días del 2011; y de dos de cinco días de edad, uno del 2011 y otro del 2012. La fórmula dental decidua puede expresarse como: $i2/3, c1/0, pm1/0 \times 2 = 14$ piezas. Los dos incisivos superiores, el canino y el premolar superior son unicúspides, en forma de gancho y curvados hacia el interior de la boca, todos de tamaño similar. Los incisivos inferiores son trilobados. En la mandíbula inferior se observaron los premolares y los molares permanentes aún por debajo de la encía.

Se observó variación entre individuos en el número de dientes deciduos. Los neonatos tenían únicamente los dos incisivos superiores y el canino superior. El individuo de un día de edad tenía aparte de los incisivos superiores, uno inferior. El de tres días tenía los dos incisivos superiores, el inferior y fue el único en el que se observó un premolar superior, mientras que los individuos de cinco días tenían los dos incisivos superiores y uno o tres inferiores, y sólo uno tenía el canino superior.

A partir de los seis días se observó el inicio de muda de los dientes deciduos por los permanentes. El primer diente permanente que se observó fue el canino inferior en una cría de seis días de edad del 2011. Después se observaron los incisivos inferiores, en dos crías de seis y siete días de edad del 2011, aunque en un cría del 2011 de ocho días sólo se observaron dos

incisivos inferiores deciduos. Hasta los 12 días de edad no se observaron premolares ni molares permanentes. Una cría del 2011 sólo tenía los dos incisivos superiores y dos inferiores deciduos, el canino superior deciduo y el inferior permanente.

A partir de los 14 días de edad, en jóvenes del 2011, se observó la presencia de premolares y molares permanentes con una variación en los premolares superiores de uno (n= 3; 14, 18 y 21 días de edad) o dos (n= 3; dos de 16 días y uno 29), mientras que los inferiores y los molares tanto inferiores como superiores ya estaban presentes. Los incisivos superiores aún eran los deciduos, sólo en un espécimen de 16 días se observó el permanente y uno de 29 días no tenía ninguno. Los inferiores ya eran los permanentes y se observó una variación en su número de cero a tres piezas. La fórmula dental en los individuos adultos, una hembra y un macho, fue: $I1/3, C1/1, PM 2/2, M 3/3 \times 2 = 32$ piezas (cuadro 9).

Cuadro 9. Características generales de las crías de *Balantiopteryx plicata* a diferentes edades.

AB (mm)	Edad* (días)	TC* (mm/día)	Cartílago MET4-F1	Pelaje	Vuelo	Dentición (n= 19)
17-24	0-4	0.694	Sin osificación. Gap 1 aumenta en longitud.	Vientre sin pelo. Dorso con pelo gris claro y corto.	Sin vuelo.	Decidua, con variación: i2/1-3, c1/0, pm0-1/0 x 2= 10-14
24-26	5-6	0.654	Sin osificación. Gap 1 disminuye en longitud.	Pelo corto en la parte superior del vientre.	Conducta de despliegue de alas "flapping".	pm ausente. C ₁ comienza a erupcionar.
26-28	7-10	0.592	Comienza a osificarse. Se observan gap 2 y gap 3.	Vientre cubierto con pelo corto.	Vuelos muy cortos, parecidos a saltos.	Sin c, pm ni m.
28-31	11-15	0.509	Aumento de osificación. Disminución en longitud de gap 2 y 3.	Pelo más largo y más oscuro.	Vuelos cortos de menos de 3 m, erráticos.	Presencia de C. PM y M comienzan a erupcionar.
31-33	16-20	0.422	Continúa disminución de gap 2 y 3.	Pelo de color gris oscuro.	Vuelos continuos de más de 3 m.	Pueden estar aún los i superiores o ya con el I ¹ y/o los inferiores y puede faltar el PM ² .
33-36	21-30	0.309	Continúa disminución de gap 2 y 3. En algunas crías, el gap 3 está completamente osificado, sólo se observa el gap 2.	Pelo comienza tomar el color de los adultos.	Vuelos continuos, similares a los de los adultos.	Igual a la categoría anterior.
38-45	adultos	-	Completamente osificado.	Pelo de color café canela.	Continuo	Permanente: I1/3, C1/1, PM2/2, M3/3 x2= 32

AB= longitud del antebrazo, TC= tasa de crecimiento del antebrazo, i= incisivos deciduos, c= caninos deciduos, pm= premolares deciduos, I= incisivos permanentes, C= caninos permanentes, PM= premolares permanentes y M= molares permanentes, subíndice= inferior, superíndice= superior. *la edad y la tasa de crecimiento se estimaron a partir del modelo de Gompertz.

Patrón de nacimientos

De acuerdo al modelo de Gompertz, las edades máximas de jóvenes capturados fueron 43 y 46 días en 2011, y 21 y 24 días en 2012. Los nacimientos ocurrieron desde el 12 de junio en 2011 y desde el 26 de junio en 2012. El número máximo de nacimientos ocurrió el 9 de julio en 2011 y el 13 de julio en 2012. Los últimos nacimientos registrados corresponden al 29 de julio en 2011, con tres nacimientos, y al 25 de julio en 2012, con uno (figura 13); sin embargo todavía se capturaron 1 y 2 hembras preñadas el 2 de agosto de 2011 y el 26 de julio de 2012, respectivamente, por lo que probablemente el periodo de nacimientos terminó, en ambos años, a principios de agosto.

En cuanto a los sexos, se encontró que al inicio del periodo de partos en 2011 nacieron más hembras (100–60%) que machos (0–40%), y al final, el número de machos nacidos se incrementó de manera significativa (40–100%; $P < 0.05$). En cambio, en 2012 la proporción de machos y de hembras nacidos se mantuvo constante a lo largo del periodo de partos (alrededor del 50%; $P > 0.05$; figura 14).

Condiciones climáticas en la región de estudio

De acuerdo con los datos de los años 2010 a 2012, proporcionados por la Estación Meteorológica Chamela, la estación más cercana al área de estudio (14 km), la mayor precipitación se presentó en 2011 con un total de 1214.74 mm; seguido por 2010, con 1131.93 mm; y 2012, con 962.50 mm. En 2010 se presentaron lluvias en enero y febrero, y después de junio a octubre, con el máximo en septiembre. En 2011, llovió de junio a octubre, con el máximo en julio, mientras que en 2012, llovió en febrero, y después de mayo a diciembre, con el máximo en agosto. La temperatura promedio mínima en 2010 fue 20.02°C (16.03–24.25°C) y la máxima 31.97°C (29.52–33.83°C). En 2011 la temperatura mínima fue 20.02°C (14.58–23.87°C) y la

máxima 32.34°C (30.71–34.77°C), mientras que en 2012 la temperatura promedio mínima fue 20.12°C (16.33–23.03°C) y la máxima 32.25°C (29.34–34.35°C; figura 15). La temperatura máxima ocurrió a finales de junio y principios de julio en 2010 y 2012, mientras que en 2011 se presentó al inicio del mismo mes. Por otra parte, la temperatura mínima ocurrió en diciembre, en 2010; en enero, en 2011; y en abril, en 2012.

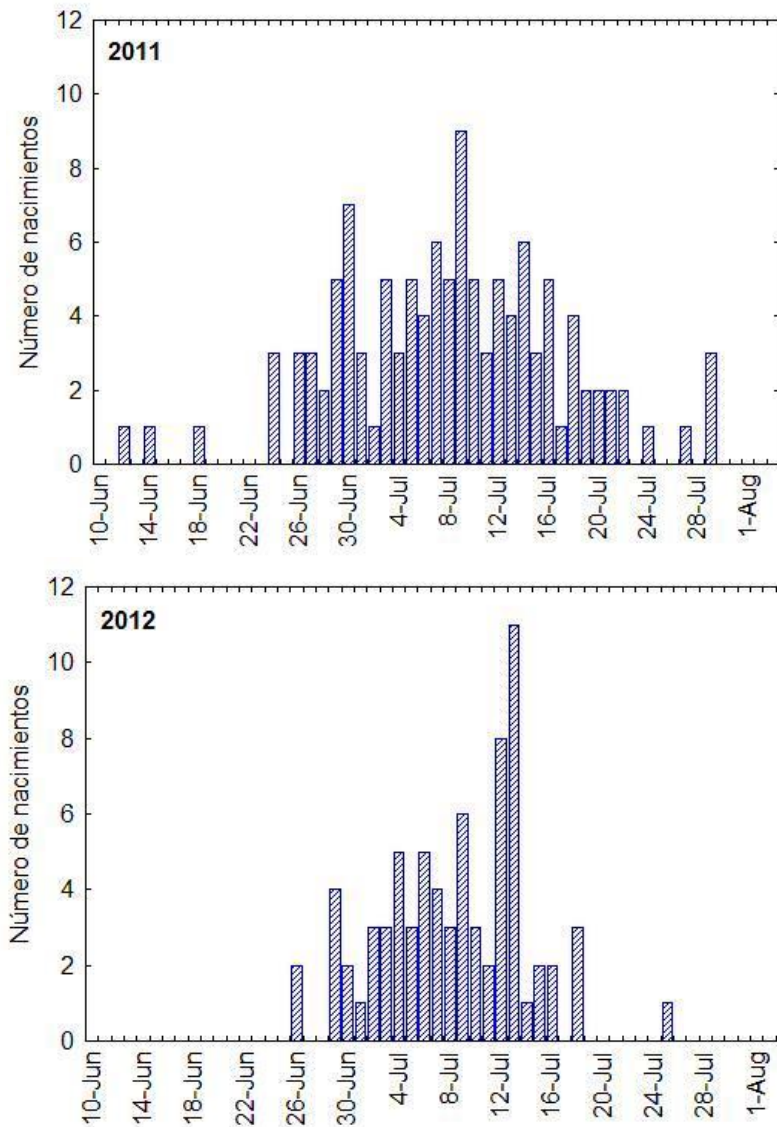


Figura 13. Número de nacimientos calculados de *Balantiopteryx plicata*, en 2011 y 2012.

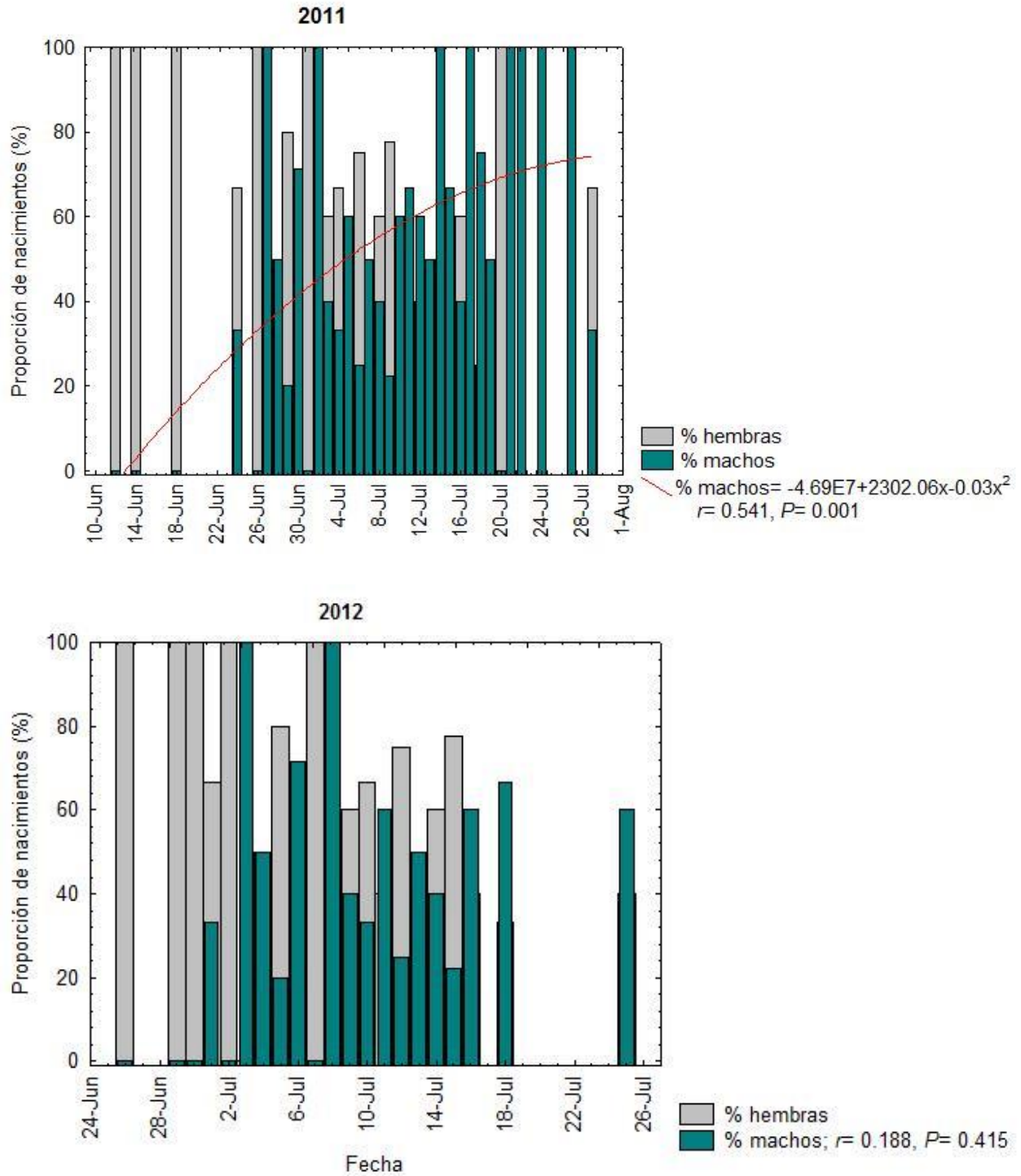


Figura 14. Variación en el porcentaje de machos de *B. plicata*, de acuerdo a la fecha de nacimiento en 2011 y 2012.

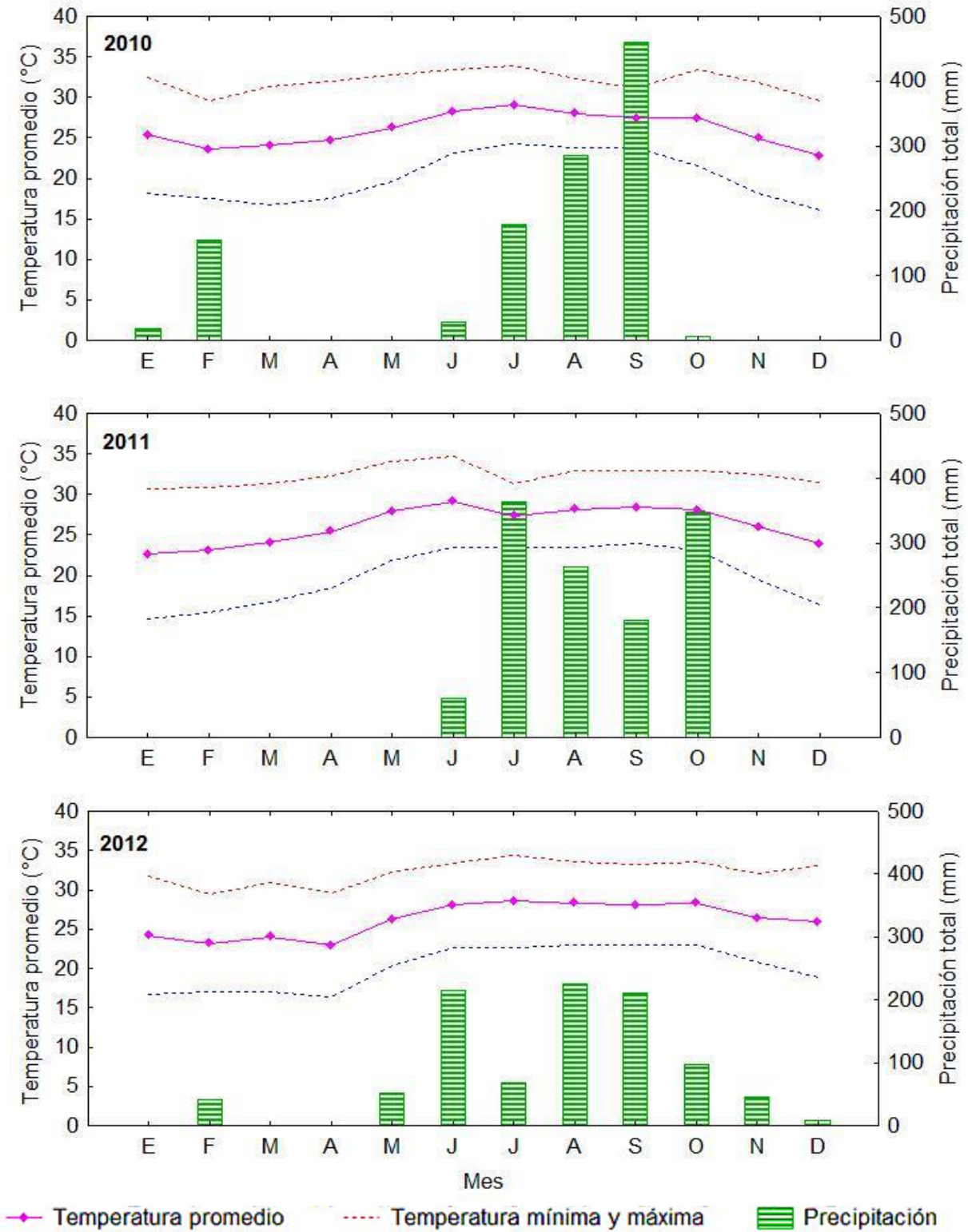


Figura 15. Descripción del clima del área de estudio. Temperatura promedio, mínima y máxima mensual y precipitación total mensual, en la Estación de Biología Chamela, Jalisco, durante 2010–2012.

DISCUSIÓN

Tamaño de las colonias

Todas las colonias se consideraron como una sola población porque se observó un recambio de individuos entre los refugios más cercanos en un mismo año y entre los refugios más alejados de un año al otro. Los tamaños de las colonias (31 a 129 individuos) fueron similares a lo citado por Bradbury y Vehrencamp (1976) quienes reportaron que *B. plicata* alcanzó de 50 a 200 individuos en Costa Rica, mientras que López-Forment (1979) reportó en Guerrero una gran variación de 5 a 2000, con un promedio de 25 individuos por colonia.

A diferencia de lo reportado por López-Forment (1979), los individuos estudiados en este trabajo nunca abandonaron por completo sus refugios después de haber sido capturados y marcados, lo que podría indicar que se realizó un buen manejo de los murciélagos, de forma que no se estresaron y los pocos individuos que abandonaban un refugio se encontraron al día siguiente en el refugio más cercano.

Proporción de sexos

Individuos inmaduros. La proporción de sexos en los individuos inmaduros no fue distinta de 1:1 en ambos años y en todos los refugios, de forma similar a lo reportado en un túnel ubicado en el km 78 de la carretera Barra de Navidad-Puerto Vallarta, para julio de 2004 (Morales-Ortiz, 2009). Sin embargo, fue distinto a lo reportado en dos refugios de la misma región para 2002 y 2003, en donde se encontró en agosto de 2002, un sesgo de 100% de machos en las crías de un refugio y, en otro refugio, una proporción de 1:0.20 en crías, 1:0.30 en jóvenes y 1:0.15 en subadultos, favoreciendo en todos los casos a los machos. En julio de 2003 se encontró una proporción de 1:0.029 y de 1:0.50 machos/hembras en las crías de dos refugios (García-Feria,

2007), uno de ellos correspondió al refugio 3 de este estudio. Sin embargo, en el estudio citado la proporción de sexos al nacimiento no abarcó todo el periodo de partos.

La proporción de sexos 1:1 en neonatos se ha reportado para otras especies de murciélagos insectívoros como *Myotis velifer* (Loucks y Caire, 2007), *M. lucifugus* (Smith, 1957), *M. yumanensis* (Milligan y Brigham, 1993), *M. austroriparius* (Rice, 1957), *Pipistrellus subflavus* (Hoying y Kunz, 1998), *Eptesicus fuscus* (Mills *et al.*, 1975), *Tadarida brasiliensis* (Kunz y Robson, 1995), *Rhinolophus hipposideros* (Reiter, 2004), *Hipposideros terasensis* (Cheng y Lee, 2002) y, en especies frugívoras y nectarívoras como *Artibeus watsoni* (Chaverri y Kunz, 2006) y *Leptonycteris yerbabuena* (Martínez-Coronel *et al.*, 2004). En *M. lucifugus*, la proporción de los neonatos fue de 1:1, pero hubo un descenso en el número de machos jóvenes en los refugios desde el inicio hasta el final del periodo de partos, con proporciones de 1:1.2 machos/hembras a principios de julio y de 0.2:1 a finales de agosto; lo que se atribuyó al abandono de los refugios por parte de los machos jóvenes (Smith, 1957).

Por otra parte, se encontró que en *B. plicata* al inicio del periodo de partos en 2011 nacieron un mayor número de hembras, mientras que en 2012 la proporción de sexos al nacimiento se mantuvo constante y los partos comenzaron más tarde en comparación con 2011. Un patrón similar se encontró en *E. fuscus*, en donde el número de machos recién nacidos aumentó de 40 a 54% conforme avanzó el periodo de partos, además de que la supervivencia fue mayor en las crías que nacieron antes, es decir en las hembras. Este patrón estuvo más marcado en los años en los cuales el periodo de partos comenzó más temprano y en los cuales hubo mayor precipitación. Esto sugiere una respuesta por parte de las hembras adultas a las diferentes condiciones ambientales entre años, principalmente hacia la precipitación (Barclay, 2012).

Lo anterior podría indicar que en *B. plicata* el nacimiento más temprano de hembras en años con mayor precipitación podría generar beneficios en la adecuación. Por ejemplo, las

hembras nacidas al inicio del periodo de partos dispondrían de más tiempo para terminar su desarrollo y su destete coincidiría con el periodo de mayor abundancia y disponibilidad de alimento. De este modo podrían tener mayores probabilidades de supervivencia en comparación con las que nacen al final del periodo de partos. Por otra parte, podrían alcanzar la madurez sexual en ese año y tener su primera cría en el próximo periodo reproductor, a los 10 u 11 meses de edad. En este trabajo se capturaron a seis hembras que nacieron en 2011 y que en 2012 tuvieron crías; sin embargo, las fechas de nacimiento calculadas para las hembras abarcan del 24 de junio al 29 de julio, en casi todo el periodo de partos. Se necesitan más estudios para comprobar las hipótesis anteriores, principalmente sobre la supervivencia en las crías.

Adultos. La proporción de sexos en los adultos estuvo sesgada hacia las hembras en tres de los cinco refugios, mientras que en dos refugios la proporción estuvo sesgada hacia los machos. Se ha reportado que la proporción de los adultos varía entre refugios y a lo largo del año. En Guerrero, el número de machos de una colonia disminuyó conforme avanzó el año, se encontraron en números mayores en el periodo de cópulas (enero a marzo) y menores en la lactancia y el destete de los jóvenes (julio a octubre); aunque en julio la proporción todavía favoreció a los machos en algunos refugios (López-Forment, 1979). Sin embargo, también se han encontrado refugios casi exclusivos de machos en Guerrero (López-Forment, 1979) y Costa Rica (Bradbury y Vehrencamp, 1976).

Existen dos posibilidades para explicar el sesgo hacia los machos en algunos refugios del presente estudio (refugios 1 y 2). La primera es que en julio los machos todavía no abandonaban los refugios por completo, sino que esperaron a que se acercara el tiempo del destete de los jóvenes para evitar competir con ellos. Para comprobarlo habría sido necesario realizar otro muestreo durante septiembre u octubre y analizar la proporción en esos meses. La segunda

posibilidad es que se tratara de refugios preferidos por los machos. Esta hipótesis podría ser apoyada porque en 2012 estos refugios también tuvieron una mayor cantidad de machos (1:0.91 y 1:0.62), aunque estadísticamente las diferencias con la cantidad de hembras no fueron significativas. Aunado a esto, en julio de 2003 también hubo un sesgo hacia los machos de 1:0.65 en uno de estos refugios (refugio 2; García-Feria, 2007).

Tamaño al nacimiento

El peso al nacimiento de las crías de *B. plicata* representó en promedio 32.1% del peso materno y la longitud del antebrazo 51.0%, durante los dos años de estudio. Se ha citado que en el suborden Microchiroptera las crías de los embalonúridos, filóstomidos y rinolófidos son las más grandes con relación al tamaño materno (Davis, 1944; Kurta y Kunz, 1987), lo que se confirma con este trabajo (cuadro 10).

El tamaño grande al nacimiento y periodos de crecimiento cortos pueden proporcionar un buen inicio en la vida de los individuos y aumentar el éxito reproductivo para las poblaciones. Un tamaño grande al nacimiento confiere varias ventajas, como una menor pérdida de calor en los jóvenes cuando las madres salen a forrajear; también puede implicar un estado avanzado de madurez neuromuscular que puede disminuir la mortalidad, debida a depredación o accidentes y mayor resistencia ante condiciones climáticas adversas que reduzcan la disponibilidad de alimento para las madres. En contraparte, las hembras pueden tener desventajas, porque durante la gestación la carga alar aumenta considerablemente y disminuye la capacidad de maniobrar, por lo que puede aumentar el riesgo de sufrir depredación, o bien, disminuir el éxito de forrajeo y por lo tanto la ingesta de alimento (Kurta y Kunz, 1987). Asimismo, podría ser que el destete ocurriera más temprano o que el crecimiento fuera más lento que en especies con neonatos más pequeños con relación al tamaño materno, para evitar que la madre cargara una masa elevada.

Diferencias en el tamaño al nacimiento entre refugios. El tamaño y peso al nacimiento entre los refugios 1 y 2 del 2012 no variaron de forma significativa. Aunque no se registraron las condiciones microclimáticas de los refugios, la falta de variación podría indicar que las hembras estuvieron en condiciones similares durante el periodo de gestación. Para *T. brasiliensis* se reportaron diferencias en el tamaño de los neonatos de un túnel y una cueva, con una proporción de 5 a 10% más en el túnel, lo que se atribuyó a que la temperatura fue más alta en 2°C en el túnel (Allen *et al.*, 2010).

Relación de tamaño, peso e ICC madre-neonato. En este estudio no se encontró relación entre el tamaño, el peso y el ICC de los neonatos *vs* el ICC de la madre. Lo que indica que la condición de la madre no determina la condición o el tamaño de las crías. Esto es similar a lo reportado en *A. jamaicensis*, en donde la masa de los neonatos no tuvo relación con la masa materna (Taft y Handley, 1991). Este patrón es contrario a lo reportado para *Phyllostomus hastatus*, en donde la masa corporal de los neonatos se correlacionó positivamente con la masa materna (Stern y Kunz, 1998). Por otra parte, en *E. fuscus* se observó que las madres más jóvenes y las de mayor edad tuvieron crías más pequeñas en comparación con las madres de edad intermedia (Hood *et al.*, 2002); en este estudio no se consideró la edad de la madre, por lo que se propone que se analice esta relación en futuros estudios.

La falta de relación entre el peso, el tamaño y el ICC de las crías *vs* el ICC de las madres podría indicar que las madres, independientemente de su condición corporal, invierten lo mismo en el cuidado y mantenimiento prenatal de sus crías, o que el peso de las hembras en lactancia y el peso de las crías varía mucho (5.1–9.4 g y 1.6–3.5 g, respectivamente). Esto depende no sólo de la edad, sino de si la madre había amamantado a su cría o no, y de cuánto se había alimentado

la cría, lo que sin duda contribuyó a la variación encontrada en el ICC de los neonatos y las madres.

Diferencias en el tamaño y el peso entre años. En *Balantiopteryx plicata* el tamaño al nacimiento fue mayor en 2011 en comparación con 2012. Estas diferencias podrían deberse a variaciones ambientales entre los dos años, como son la temperatura y la precipitación, así como a la presencia de disturbios naturales.

De acuerdo con los datos de la Estación Meteorológica de Chamela, durante el periodo de gestación (marzo a julio), la temperatura promedio y la precipitación total fueron mayores en el 2011 en comparación con 2012 (29.30 vs 28.57°C y 424.2 vs 375.66 mm, respectivamente), lo que pudo aumentar la disponibilidad de recursos para las hembras preñadas en ese año. Por otra parte, de acuerdo con el Sistema Meteorológico Nacional (SMN), las costas de Jalisco fueron afectadas en octubre de 2011 por el huracán Jova (categoría 2 en escala Saffir-Simpson) y, en mayo de 2012, por el huracán Bud (categoría 1), que alcanzaron vientos de hasta 160 y 130 km/hr, respectivamente.

Los huracanes provocan cambios en la estructura, abundancia y composición de la flora y la fauna de las regiones afectadas (Walker *et al.*, 1991; Waide, 1991; Sánchez y Islebe, 1999). La presencia de huracanes en octubre de 2011 y en mayo de 2012 en el sitio de estudio, sin duda generó condiciones distintas durante el periodo de gestación entre los dos años, a nivel regional como dentro de los refugios. Se ha comprobado que la abundancia de los insectos, recurso alimentario de *B. plicata*, disminuye tras el paso de huracanes (Willig y Camilo, 1991; Beuzelin *et al.*, 2009; Schowalter, 2012), por lo que la disponibilidad de presas para las hembras preñadas pudo haber disminuido durante el paso del huracán en 2012; por otra parte, cabe señalar que los refugios 2 y 4 fueron afectados por estos eventos y que parte del techo en ambas construcciones

fue destruido, cambiando las condiciones microclimáticas de los refugios y dejándolos con una mayor iluminación y ventilación en 2012. Estos factores pudieron provocar que los neonatos del 2012 fueran más pequeños que los del 2011 y que el inicio de los nacimientos se retrasara con respecto a 2011.

En otras especies se ha encontrado una relación entre el tamaño al nacimiento y las condiciones climáticas de los refugios o de la región. En *T. brasiliensis* las crías fueron más grandes al nacimiento (antebrazo 2.0 mm mayor) en un puente cuya temperatura fue 2°C más alta que la de una cueva de la misma área en Texas (Allen *et al.*, 2010). En *L. yerbabuena* los neonatos fueron de mayor tamaño y de mayor peso en 2001, año con mayores temperaturas, en comparación con 1998 en Tuxtla Gutiérrez, Chiapas (49.26% del antebrazo y 26.90% del peso en relación al tamaño materno, y 47.60% y 20.58%, respectivamente; Martínez-Coronel *et al.*, 2004). En *Rhinolophus ferrumequinum* las crías fueron más pequeñas en 1982, año con temperaturas menores y precipitación mayor, en comparación con 1981 en Bulgaria (Dietz *et al.*, 2007). Finalmente en *P. subflavus* los neonatos tuvieron un antebrazo 4.2 mm y un peso 0.37 g mayores en 1981, año con mayor precipitación durante el periodo de gestación, en comparación con 1982 en Massachusetts (Hoying y Kunz, 1998).

Dimorfismo sexual

Balantiopteryx plicata tuvo dimorfismo sexual en la edad adulta para seis de las variables registradas, siendo las hembras más grandes en tamaño y en peso, como había se había reportado para Costa Rica y Guerrero (Bradbury y Vehrencamp, 1976; López-Forment, 1979). No se encontró dimorfismo en los neonatos, pero sí en el antebrazo, primera falange y en la tibia de las crías (con 10 días de edad en promedio) del 2011, y en el antebrazo y primera falange de los jóvenes (con 12 días de edad en promedio) del 2012. Lo anterior es contrario a *Peropteryx*

kappleri, en donde las hembras son más grandes que los machos desde el nacimiento hasta la edad adulta (Giral *et al.*, 1991).

Los mamíferos con dimorfismo sexual en la edad adulta no necesariamente lo presentan en las etapas juveniles (Derocher *et al.*, 2005). Esto indica que la inversión materna antes del parto es igual independientemente del sexo de la cría y que el dimorfismo sexual surge por la inversión diferencial después del parto (Lee y Moss, 1986; Boyd y McCann, 1989) o a través de diferencias en la tasa de crecimiento o de la duración del periodo de crecimiento (Cheverud *et al.*, 1992; Badyaev, 2002). Como se citó, en *B. plicata* las diferencias en la longitud del antebrazo no se manifestaron en los neonatos pero sí en las crías, lo que indicaría que la tasa de crecimiento es distinta entre los sexos; aunque el análisis de los residuos del ajuste al modelo de Gompertz no mostró diferencias significativas en la tasa de crecimiento del antebrazo.

El dimorfismo sexual puede favorecerse por mecanismos genéticos, por una mayor inversión maternal en el cuidado hacia las hembras después del parto o por ambas; puede acrecentarse durante la edad de subadulto o de adulto a través del uso diferencial del nicho; y mantenerse a través de la selección sexual (Derocher *et al.*, 2005). El dimorfismo sexual en *B. plicata* podría sugerir el sistema de apareamiento que presenta esta especie, porque se ha observado que en especies con dimorfismo existe cierto grado de promiscuidad, como poligamia o poliandria (Derocher *et al.*, 2005). El sistema de apareamiento de *B. plicata* no se ha determinado, sin embargo se ha sugerido que puede ser polígamo como en *Saccopteryx bilineata* (Bradbury y Vehrencamp, 1976).

El tamaño más grande de las hembras en comparación con los machos podría generar beneficios principalmente para soportar el tamaño y el peso de las crías desde el nacimiento (50.83% del AB y 32.06% del peso materno) hasta el destete (alrededor del 87% del AB y 59% del peso materno), asegurando un mejor cuidado materno y, por lo tanto, mayores probabilidades

de supervivencia de las crías. Se necesitarían más estudios sobre éxito reproductivo en hembras de distinto tamaño y de la supervivencia de sus crías para comprobar esta hipótesis.

Crecimiento postnatal

Balantiopteryx plicata presentó una de las tasas de crecimiento más bajas dentro del orden Chiroptera (0.64 mm/día en el antebrazo y 0.09 g/día en el peso), lo que es similar a otros embalonúridos como *P. kappleri* (0.50 mm/día en el antebrazo y 0.15 g/día; Giral *et al.*, 1991) y *Taphozous georgianus* (0.68 mm/día en el antebrazo y 0.26 g/día; Jolly, 1990). Una tasa de crecimiento lenta en la familia Emballonuridae puede explicarse por su distribución tropical, en donde la abundancia de alimento es más o menos homogénea a lo largo del año y las crías disponen del tiempo necesario para crecer. Las características climáticas del área de estudio de este trabajo, en donde el periodo de lluvias puede extenderse hasta octubre, permiten que las crías de *B. plicata* tengan tiempo suficiente para crecer y ser destetadas en el periodo de abundancia de recursos. Las especies con distribución en zonas templadas, como es el caso de la mayoría de los vespertiliónidos, necesitan llegar a la edad de subadulto o adulto antes de que las condiciones climáticas cambien (Kunz *et al.*, 2009), por lo que presentan tasas de crecimiento mayores, de 1.27 mm/día (0.61–1.65) en el antebrazo y de 0.35 g (0.05–0.9; cuadro 10) en el peso.

Asimismo, el crecimiento relativamente lento de *B. plicata* podría ser resultado también de que esta especie no forma colonias tan grandes como *T. brasiliensis* (Allen *et al.*, 2010) y *M. lucifugus* (Krochmal y Sparks, 2007), cuyos números alcanzan de cientos a miles de individuos y en donde las crías permanecen generalmente en el centro de las agregaciones, en donde se genera más calor y por lo tanto una tasa de crecimiento mayor.

Es importante recordar que los resultados de este trabajo corresponden a una región pequeña del área de distribución de *B. plicata*, por lo que sería interesante realizar estudios en

otros puntos de su distribución para evaluar la variación en la tasa de crecimiento debido, por ejemplo, a la latitud y a otros factores ambientales.

Modelos de crecimiento. El ajuste a los datos del antebrazo de *B. plicata* fue mayor para el modelo de Gompertz, contrario a otras especies de murciélagos (cuadro 10). Sin embargo, es difícil comparar los parámetros de crecimiento entre las especies porque varios de los estudios previos se han limitado a obtener los parámetros de crecimiento del modelo logístico, sin evaluar el ajuste a otros modelos. Este procedimiento asume que como existe un buen ajuste en algunas especies como *T. brasiliensis* (Kunz y Robson, 1995) y *P. hastatus* (Stern y Kunz, 1998) el ajuste para otras especies también debe ser bueno (Kunz y Stern, 1995). Se propone que, para trabajos futuros, se evalúe el ajuste a más de un modelo y se comparen con los datos disponibles.

El modelo de Gompertz supone un crecimiento rápido en los primeros días de vida seguido por una disminución exponencial de la tasa de crecimiento con el aumento de la edad. De acuerdo con este modelo la tasa de crecimiento postnatal del antebrazo fue, promediando los dos años, de 0.64 mm/día durante los primeros 10 días y de 0.47 mm/día hasta alcanzar el primer mes; con $k= 0.053 \text{ días}^{-1}$, $A= 40.78 \text{ mm}$ y $L_0= 21.23 \text{ mm}$. Otra especie en la que se ha reportado un mejor ajuste a este modelo de crecimiento es *R. hipposideros*, en donde tanto el modelo de Gompertz como el logístico describieron mejor el crecimiento del antebrazo (Reiter, 2004; cuadro 10).

La falta de relación entre el peso de las crías y la tasa de crecimiento de *B. plicata*, puede deberse a que las crías se capturaron junto con sus madres y posiblemente la cantidad de leche consumida por cada una de las crías fueron distintas, lo que resultó en una gran variación en el peso. Sin embargo, después de estimar la edad por medio del antebrazo con el modelo de Gompertz, el modelo de Von Bertalanffy se ajustó mejor a los datos del peso y la tasa promedio

fue de 0.09 g/día durante los primeros 10 días. Este modelo supone un aumento del peso proporcional a la edad, en las edades más tempranas, seguido por una disminución lineal con la edad, antes de llegar a la asíntota; y se ha reportado en otras especies como *Plecotus auritus* ($k=0.057$; McLean y Speakman, 2000) y *R. hipposideros* (Reiter, 2004; cuadro 10).

Cuadro 10. Tamaño relativo al nacimiento, tasa, modelo y constante de crecimiento de 46 especies de murciélagos.

Familia / Especie	Clima	Dieta	% al nacimiento		TC postnatal		Modelo, <i>k</i>		Fuente
			AB	Peso	AB (mm/día)	Peso (g/día)	AB	Peso	
Megachiroptera									
Pteropodidae									
<i>Pteropus poliocephalus</i>	Tr	F			0.72	0.11		L, 0.024	52, 30
<i>Rousettus leschenaulti</i>	Tr	F		14	0.60	0.30			12
Microchiroptera									
Emballonuridae									
			46	24	0.61	0.17			
<i>Balantiopteryx plicata</i>	Tr	I	51	32	0.64	0.09	G, 0.053	B, 0.030	Este estudio
<i>Peropteryx kappleri</i>	Tr	I	44	25	0.50	0.15			15
<i>Taphozous georgianus</i>	Tr	I	51	24	0.68	0.26		L, 0.051	20
<i>Taphozous longimanus</i>	Tr	I		12				L, 0.069	26
<i>Taphozous nudiventris</i>	Tr	I	34						1
<i>Taphozous philippinensis</i>	Tr	I	48	29					33
Molossidae									
<i>T. brasiliensis cynocephala</i>	Te	I	37	15	0.73	0.45			41
<i>Tadarida brasiliensis mexicana</i>	Te	I	43	25, 20	0.98	0.38	L, 0.089	L, 0.168	32, 47
Noctilionidae									
<i>Noctilio albiventris</i>	Tr	P			0.90	0.50		L, 0.057	4
Vespertilionidae									
			37	25	1.27	0.35			
<i>Antrozous pallidus</i>	Te	I	32, 31	17	1.15, 1.39	0.22		L, 0.096	9, 3, 30
<i>Corynorhinus rafinesquei</i>	Te	I			1.20				42
<i>Eptesicus fuscus</i>	Te	I	36, 38	16, 30, 25	1.46, 1.10	0.35, 0.26		L, 0.147	5, 29, 10
<i>Eptesicus serotinus</i>	Te	I	39	21	1.5	0.55		L, 0.040	22
<i>Lasiurus cinereus</i>	Te	I		16	1.30		L, 0.083		24

Cuadro 10. (continuación)

Familia / Especie	Clima	Dieta	% al nacimiento		TC postnatal		Modelo, <i>k</i>		Fuente
			AB	Peso	AB (mm/día)	Peso (g/día)	AB	Peso	
Vespertilionidae									
<i>Miniopterus schreibersii</i>	Te	I		23	0.71	0.27		L,0.074	11
<i>Myotis blythii</i>	Te	I			1.44	0.43			46
<i>Myotis grisescens</i>	Te	I		58		0.25			50, 51
<i>Myotis lucifugus</i>	Te	I	45, 40	22, 29	1.59, 1.44	0.22		L, 0.224	31, 2, 41, 27
<i>Myotis macrodactylus</i>	Te	I	38	40	1.20	0.32	L, 0.140	L, 0.180	35
<i>Myotis myotis</i>	Te	I	38	27	1.60	0.90		L, 0.150	25 In 49
<i>Myotis septentrionalis</i>	Te	I			1.56	0.33			27
<i>Myotis thysanodes</i>	Te	I	35	27	1.31	0.24			40
<i>Myotis velifer</i>	Te	I	34	27	1.21	0.40		L, 0.167	28, 30
<i>Nyctalus lasiopterus</i>	Te	I	36	20	1.65	0.75		L, 0.122	36
<i>Nycticeius humeralis</i>	Te	I	43	24	0.61	0.05			21
<i>Pipistrellus mimus</i>	Te	I	28	17	0.74	0.12		L, 0.110	17
<i>Pipistrellus subflavus</i>	Te	I	39	24			L, 0.120	L, 0.134	16
<i>Plecotus auritus</i>	Te	I	36	21			L, 0.152	B, 0.057 L, 0.250	39, 30
<i>Plecotus towsendii</i>	Te	I	38		1.20				42
Phyllostomidae									
			51	26	0.83	0.25			
<i>Artibeus jamaicensis</i>	Tr	F	55	26	0.91	0.43	L, 0.080	L, 0.034	49
<i>Artibeus watsoni</i>	Tr	F	57	32	0.91	0.15			6
<i>Carollia perspicillata</i>	Tr	F	58	27, 28	0.65, 0.78	0.23	L, 0.010	L, 0.063	8, 23 In 49
<i>Desmodus rotundus</i>	Tr	H	43	23		0.12		L, 0.011	45 In 49
<i>Leptonycteris yerbabuenae</i>	Tr	F	48	24	0.88	0.31	L, 0.085	L, 0.050	38
<i>Macrotus waterhousii</i>	Tr	I	55	34			B, 0.032		37
<i>Phyllostomus hastatus</i>	Tr	O	41	16			L, 0.070	L, 0.062	48, 30

Cuadro 10. (continuación)

Familia / Especie	Clima	Dieta	% al nacimiento		TC postnatal		Modelo, <i>k</i>		Fuente
			AB	Peso	AB (mm/día)	Peso (g/día)	AB	Peso	
Megadermatidae									
<i>Megaderma lyra</i>	Tr	O	55	34					43
Hipposideridae									
<i>Hipposideros cineraceus</i>	Tr	I	42	36	1.57	0.49			18
<i>Hipposideros larvatus</i>	Tr	I	43	24	1.66	0.4	L, 0.130	L, 0.120	35
<i>Hipposideros pomona</i>	Tr	I	44	40	1.08	0.14	L, 0.110	L, 0.120	19
<i>Hipposideros terasensis</i>	Tr	I	40	24	2.74	1.34	L, 0.096	L, 0.114	7
Rhinolophidae									
<i>Rhinolophus cornutus</i>	Te	I	42	44	1.40	0.23			14
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	Te	I			4.44	0.44		L, 0.125	13, 30
<i>Rhinolophus hipposideros</i>	Te	I			1.5	0.16	L, 0.151 G, ¿?	L, 0.147 B, ¿?	44

Tr= tropical, Te= templado, I= insectívoro, F= frugívoro, O= omnívoro, P= piscívoro, C= carnívoro, H= hematófago, TC= tasa de crecimiento, AB= antebrazo, *k*= constante de crecimiento, L= logístico, G= Gompertz, B= Bertalanffy, ¿?= no se proporcionan los datos. Los valores que se proporcionan en las familias Emballonuridae, Vespertilionidae y Phyllostomidae corresponden al promedio de las especies citadas. Fuente: 1. Al-Robaee, 1968; 2. Baptista *et al.*, 2000; 3. Bassett, 1984; 4. Brown *et al.*, 1983; 5. Burnett y Kunz, 1982; 6. Chaverri y Kunz, 2006; 7. Cheng y Lee, 2002; 8. Cosson *et al.*, 1993; 9. Davis, 1969; 10. Davis *et al.*, 1968; 11. Dwyer, 1963; 12. Elangovan *et al.*, 2002; 13. Funakoshi y Fukue, 2001; 14. Funakoshi *et al.*, 2010; 15. Giral *et al.*, 1991; 16. Hoying y Kunz, 1998; 17. Isaac y Marimuthu, 1996; 18. Jin *et al.*, 2010; 19. Jin *et al.*, 2011; 20. Jolly, 1990; 21. Jones, 1967; 22. Kleiman, 1969; 23. Kleiman y Davis, 1979; 24. Koehler y Barclay, 2000; 25. Krátky, 1970; 26. Krishna y Dominic, 1983; 27. Krochmal y Sparks, 2007; 28. Kunz, 1973; 29. Kunz, 1974; 30. Kunz y Stern, 1995; 31. Kunz y Anthony, 1982; 32. Kunz y Robson, 1995; 34. Kurta y Kunz, 1987; 35. Lin *et al.*, 2010; 36. Liu *et al.*, 2009; 37. Maeda, 1972; 38. Martínez-Chapital, 2013; 39. Martínez-Coronel *et al.*, 2004; 40. McLean y Speakman, 2000; 41. O'Farrell y Studier, 1973; 42. Pagels y Jones, 1974; 43. Pearson *et al.*, 1952; 44. Rajan y Marimuthu, 1999; 45. Reiter, 2004; 45. Schmidt y Manske, 1973; 46. Sharifi, 2004; 47. Short, 1961; 48. Stern y Kunz, 1998; 49. Taft y Handley, 1991; 50. Tuttle, 1975; 51. Tuttle, 1976; 52. Welbergen, 2010.

Relaciones ICC materno-tasa de crecimiento. La tasa de crecimiento independiente de la talla (residuos del ajuste al modelo de Gompertz) no mostró relación con el ICC materno. Posiblemente las madres, independientemente de su condición corporal, realizan un cuidado postnatal similar, de forma que las crías crecen a velocidades similares. Otra posibilidad es que el ICC como se consideró en este estudio, podría estar sesgado por las variaciones en el peso mencionadas antes; por lo que se propone para estudios futuros considerar otros factores maternos. Por ejemplo, en *E. fuscus* se analizó la relación entre la tasa de crecimiento y la edad de la madre, y se observó que las crías nacidas de madres con más jóvenes ganaron peso más lentamente que las de madres de mayor edad (Hood *et al.*, 2002).

Diferencias en la tasa de crecimiento entre sexos. No se encontraron diferencias significativas en la tasa de crecimiento (residuos del ajuste al modelo de Gompertz) del antebrazo entre machos y hembras. Sin embargo, el análisis de tamaño y peso entre las categorías de edad mediante el análisis de varianza sí mostró dimorfismo en las crías del 2011 y en los jóvenes del 2012, indicando posibles diferencias en la tasa de crecimiento entre los sexos. Si lo anterior es cierto, los resultados son similares a otras especies como *E. fuscus* (Hood *et al.*, 2002; Kunz, 1974) y *P. hastatus* (Stern y Kunz, 1998), en las cuales las hembras crecieron más rápido que los machos y son más grandes en la edad adulta.

Otro patrón por el cual se ha observado que surge el dimorfismo sexual es la duración del periodo de crecimiento, en donde el sexo de mayor tamaño continúa creciendo por un periodo más prolongado, como ocurre en *Pteropus poliocephalus*, en donde los machos son más grandes en la edad adulta y el periodo de crecimiento tiene una mayor duración, alcanzando la madurez sexual a una talla mayor que las hembras (76 vs 71% del peso materno; Welbergen, 2010).

Diferencias en la tasa de crecimiento entre refugios. El refugio 2 presentó tasas de crecimiento (residuos) mayores en comparación con los refugios 1 y 5 en ambos años, lo que podría indicar condiciones físicas distintas entre los refugios, de forma similar a *T. brasiliensis* en donde se reportaron tasas de crecimiento mayores en un puente con una temperatura 2°C mayor que en una cueva (Allen *et al.*, 2010). Otro factor que puede generar diferencias en la tasa de crecimiento es el tamaño de la colonia, e. g. en *Rhinolophus cornutus* las crías crecieron más lento en las colonias más grandes, lo que se relacionó con que las hembras tardaban más tiempo en encontrar a sus crías al regresar de forrajear (Funakoshi *et al.*, 2010). En nuestro caso, la colonia del refugio 2 fue menor que la del refugio 1, con una diferencia mínima de 10 individuos en 2011 y de 33 en 2012, pero fue mayor que la del refugio 5, con una diferencia de 6, en 2011, y de 61 individuos, en 2012; por lo que las diferencias en la tasa de crecimiento no se deben al tamaño de la colonia.

Diferencias en la tasa de crecimiento entre años. La tasa de crecimiento del antebrazo de *B. plicata* no presentó diferencias significativas entre los dos años de estudio, a pesar de que sí hubo diferencias en el tamaño al nacimiento, lo que sugiere que los factores que intervienen en el tamaño al nacimiento no afectan la velocidad de crecimiento. Posiblemente hasta que nacen las crías se define su velocidad de crecimiento, que depende de las condiciones que se presenten durante este periodo dentro de los refugios y del grado de protección (por ejemplo de alimentación y limpieza) que reciban de las madres.

Durante junio (último mes de la gestación) y julio (mes de lactancia) la temperatura promedio fue similar en ambos años (28.25°C en 2011; 28.28°C en 2012), pero la precipitación durante los dos meses fue mayor en 2011 (212.10 mm) que en 2012 (141.48 mm). Sin embargo, la mayor precipitación ocurrió en julio en 2011 (364.0 mm) y en junio en 2012 (215.65 mm). Lo

anterior pudo igualar la disponibilidad de insectos para las hembras en lactancia de julio a agosto en ambos años y generar tasas de crecimiento similares en las crías.

En otras especies se han reportado diferencias en la tasa de crecimiento entre años con diferentes condiciones climáticas o entre estaciones de un mismo año. En *P. kappleri* las crías que nacieron en la estación de lluvias crecieron más rápido que las que nacieron en el periodo de sequía (Giral *et al.*, 1991); en *R. hipposideros* la tasa de crecimiento fue menor en el año con temperaturas menores (Reiter, 2004) y en *E. fuscus* el peso se incrementó más rápido en el año con temperaturas mayores durante el mes de lactancia ($F= 14.4$, $P < 0.001$; Hood *et al.*, 2002).

Desarrollo postnatal

Características morfológicas y vuelo. *Balantiopteryx plicata* nació con los ojos casi abiertos, el dorso con pelo corto y el vientre desnudo, estas características permiten clasificar a las crías como precoces en comparación con especies de la familia Vespertilionidae, las cuales nacen completamente desnudas y con los ojos cerrados. El desarrollo, en general, de *B. plicata* fue similar al de *P. kappleri*, sin embargo, *B. plicata* alcanzó el tamaño mínimo adulto a los 45 días, mientras que *P. kappleri* lo alcanzó a los 55 días (Giral *et al.*, 1991).

El desarrollo del vuelo fue gradual, primero se observó el despliegue de las alas alrededor del cuarto día, seguido de vuelos cortos (aproximadamente tres metros) dentro de los refugios en la segunda semana de edad, para finalmente, lograr el vuelo sostenido a larga distancia al mes de edad. La edad a la que *B. plicata* inicia a volar es similar a *P. kappleri*, que inicia sus vuelos antes de los 20 días (Giral *et al.*, 1991), también es similar a especies de la familia Vespertilionidae como *Myotis velifer* y *M. lucifugus*, que los inician entre la primera y segunda semana de edad (O'Farrel y Studier, 1973; Burnett y Kunz, 1982). Sin embargo el tamaño relativo de inicio de los vuelos (alrededor del 73% del tamaño materno) es menor, incluso, al

reportado en otras especies tropicales como *Macrotus waterhousii* (84% del tamaño materno; Martínez-Chapital, 2013). Lo que puede indicar un desarrollo neuromuscular temprano en *B. plicata* a pesar de su tasa de crecimiento lenta. Por otra parte, y contrario a lo reportado en otras especies (Maeda, 1972; Kunz, 1973; Kunz y Robson, 1995; Hoying y Kunz, 1998; Baptista *et al.*, 2000; Liu *et al.*, 2009), en *B. plicata* no se observó un descenso en el peso durante el inicio de los primeros vuelos.

Dentición. *Balantiopteryx plicata* muestra variación en el número y orden de reemplazo de los dientes deciduos, como se ha reportado en otras especies del orden Chiroptera (Stegeman, 1956); el número total de dientes deciduos fue de 14 en crías de hasta cinco días de edad y representa el mínimo reportado para murciélagos, al igual que *T. brasiliensis cynocephala* (Pagels y Jones, 1974). El número máximo de dientes deciduos en murciélagos es de 22 y se presenta en varias especies de la familia Vespertilionidae (Matthews, 1950; Reeder, 1953; Jones, 1967; Fenton, 1970); por otra parte, en *D. rotundus* (Miller, 1896) y *Diphylla ecaudata* (Birney y Timm, 1975) se reportan un total de 18 dientes deciduos, aunque se señala que pueden ser 20 como en la mayoría de los filostómidos (Phillips, 1971; Taft y Handley, 1991). Se requieren estudios al respecto en otros embalonúridos para identificar posibles variaciones entre especies, géneros y familias.

A diferencia de otras especies, *B. plicata* cuenta con incisivos superiores deciduos unicúspides, contrario por ejemplo a *Myotis lucifugus* (Fenton, 1970), *M. vivesi* (Reeder, 1953), *Nyctalus leisleri* (Matthews, 1950) y *Pipistrellus nanus* (Dorst, 2009), en donde los incisivos superiores e inferiores son trilobados.

La función principal de los dientes deciduos en las crías de los murciélagos por su forma de gancho es la de sostenerse de la teta de la madre, aunque se ha reportado que las crías de

algunas especies pueden absorber los dientes deciduos antes del nacimiento o incluso jamás presentar dentición decidua. En *Hipposideros ruber* y *Triaenops persicus* la dentición permanente está por debajo de la encía en los embriones, y los caninos permanentes ya brotaron en los neonatos, por lo que cumplen la función de los deciduos (Hermanson *et al.*, 1982). Las características de la ontogenia dental son importantes para analizar la filogenia en los murciélagos (Adams y Pedersen, 2000) por lo que se requiere más información al respecto para la mayoría de las especies de este grupo.

Patrón de nacimientos

De acuerdo con las edades calculadas con el modelo de Gompertz, los partos ocurrieron de mediados de junio en 2011, y de finales del mismo mes, en 2012, hasta principios de agosto en ambos años; lo que coincide con lo que se ha observado en trabajos previos para la misma región, en donde se han reportado hembras lactantes, crías y jóvenes en julio, agosto y septiembre (García-Feria, 2007; Salinas-Ramos, 2007; Morales-Ortiz, 2009). El inicio de los nacimientos concuerda con lo reportado por López-Forment (1979) para Guerrero y por Bradbury y Vehrencamp (1974) para Costa Rica, por lo que no hay diferencias en el inicio de los partos debido a las variaciones latitudinales. Sin embargo, en este estudio la duración del periodo de nacimientos fue de cinco semanas, que es mayor a lo reportado para Guerrero, en donde los nacimientos comenzaron la última semana de junio y terminaron la segunda semana de julio, durando sólo tres semanas, aunque el periodo de partos en Guerrero podría no estar bien determinado porque se señala la posibilidad de que hubiera otros refugios que no se estudiaron en la región (López-Forment, 1979).

En *Balantiopteryx plicata* el tiempo de partos coincide con la temperatura máxima (en 2011 en junio y en 2012 en julio) y el destete de los jóvenes con el periodo de mayor

precipitación (generalmente de agosto a septiembre), es decir con el tiempo de mayor abundancia de insectos. Esto ocurre en otros embalonúridos como *S. bilineata* y *S. leptura* (Bradbury y Vehrencamp, 1974), y en otras especies tropicales como *M. waterhoussii* (Martínez-Chapital, 2013).

CONCLUSIONES

Este trabajo proporciona información relevante sobre variaciones en algunos parámetros de historia de vida de *Balantiopteryx plicata* debido a factores bióticos, como el sexo y la condición materna, y abióticos, como los refugios y las condiciones climáticas.

La proporción de sexos en *B. plicata* varió entre edades, entre refugios y entre años. Al nacimiento, la proporción fue de 1:1. En la edad adulta, dependiendo de los refugios, la proporción estuvo sesgada hacia uno u otro sexo.

La condición corporal materna no afectó el tamaño, peso ni el ICC de los neonatos; lo que sugiere una inversión maternal similar durante el periodo de gestación independientemente del estado físico de las madres. Los neonatos, crías y jóvenes del 2011 fueron más grandes que los del 2012, lo que podría atribuirse a diferencias en las condiciones ambientales entre los años y a la presencia de disturbios naturales. El tamaño de los neonatos con relación al tamaño materno fue en promedio de 32.1% en el peso y 51.0% en la longitud del antebrazo; tamaño mayor en comparación con especies de la familia Vespertilionidae.

No se encontró dimorfismo sexual en los neonatos, pero sí en las crías del 2011 y en los jóvenes del 2012, siendo las hembras más grandes, lo que puede indicar diferencias en la tasa de crecimiento entre los sexos. En los adultos, las hembras fueron más grandes que los machos en ambos años.

El modelo de Gompertz explicó mejor el patrón de crecimiento del antebrazo de *B. plicata* y el de Von Bertalanffy el del peso. La tasa promedio de crecimiento fue de 0.64 mm/día en el antebrazo y de 0.09 g/día en el peso durante los primeros 10 días; lo que es similar a otras especies de la familia Emballonuridae y es menor a las de especies de la familia Vespertilionidae.

La tasa de crecimiento del antebrazo no tuvo relación con la condición corporal materna (ICC), lo que indica una inversión maternal similar independientemente del estado corporal de las madres; y no varió entre los dos años, lo que sugiere que los factores que afectan el tamaño al nacimiento no afectan de la misma forma la tasa de crecimiento.

En cuanto al desarrollo, los neonatos fueron precoces en comparación con otras especies insectívoras porque presentaron pelo en el dorso y los ojos abiertos. Los primeros vuelos ocurrieron en la segunda semana de edad dentro de los refugios y al mes el vuelo fue similar al de los adultos. La fórmula dental decidua fue $i2/3, c1/0, pm1/0 \times 2 = 14$.

Los nacimientos ocurrieron de mediados de junio a principios de agosto, e iniciaron cuando se presentaron las temperaturas máximas ambientales y el inicio de las lluvias; el destete, por otra parte, ocurrió durante el periodo de mayor precipitación, cuando probablemente hubo mayor abundancia de insectos. Se observó variación en el inicio del periodo de nacimientos entre años.

Se sugiere realizar más estudios al respecto en otros puntos de la distribución de *B. plicata*, para registrar variaciones debido a otros factores, entre ellos la latitud; así como en otras especies de la familia Emballonuridae.

LITERATURA CITADA

- Adams, R. A. y S. C. Pedersen. 2000. Ontogeny, functional ecology, and evolution of bats. Cambridge University Press. United Kingdom. 398 p.
- Allen, L. C., C. S. Richardson, G. F. McCracken y T. H. Kunz. 2010. Birth size and postnatal growth in cave- and bridge-roosting Brazilian free-tailed bats. *Journal of Zoology* 280: 8-16.
- Al-Robaae, K. 1968. Notes on the biology of the tomb bat *Taphozous nudiventris magnus* v, Wettstein 1913, in Iraq. *Saugetierk. Mitt.* 6-21.
- Altringham, J. D. 1996. Bats, biology and behaviour. Oxford University Press. Oxford. 262 p.
- Arroyo-Cabrales, J. y J. K. Jones Jr. 1988. *Balantiopteryx plicata*. *Mammalian Species* 301: 1-4.
- Badyaev, A. V. 2002. Growing apart: an ontogenetic perspective on the evolution of sexual dimorphism. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 369-378.
- Baptista, T. L., C. S. Richardson y T. H. Kunz. 2000. Postnatal growth and age estimation in free-ranging bats: a comparison of longitudinal and cross-sectional sampling methods. *Journal of Mammalogy* 81: 709-718.
- Barclay, R. M. R. 2012. Variable variation: annual and seasonal changes in offspring sex ratio in a bat. *PLoS ONE* 7(5): e36344. doi:10.1371/journal.pone.0036344.
- Barclay, R. M. R. y L. D. Harder. 2003. Life histories of bats: life in the slow lane. *In: Bat Ecology*. T. H. Kunz and M. B. Fenton (eds.). The University of Chicago Press. Chicago. pp. 209-248.
- Bassett, J. E. 1984. Litter size and postnatal growth rate in the Pallid Bat, *Antrozous pallidus* *Journal of Mammalogy* 65: 317-319.

- Beuzelin, J. M., T. E. Reagan, W. Akbar, H. J. Cormier, J. W. Flanagan, D. C. Blouin. 2009. Impact of Hurricane Rita storm surge on sugarcane borer (Lepidoptera: Crambidae) management in Louisiana. *Journal of Economic Entomology* 102: 1054-1061.
- Birney, E. C. y R. M. Timm. 1975. Dental ontogeny and adaptation in *Diphylla ecaudata*. *Journal of Mammalogy* 56: 204-207.
- Boyd, I. L. y T. S. McCann. 1989. Pre-natal investment in reproduction by female Antarctic fur seals. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 24: 377-385.
- Bradbury, J. W. y S. L. Vehrencamp. 1976. Social organization and foraging in emballonurid bats. I. Field Studies. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 1: 337-381.
- Brown, P. E., T. W. Brown y A. D. Grinnell. 1983. Echolocation, development, and vocal communication in the Lesser Bulldog Bat, *Noctilio albiventris*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 13: 287-298.
- Burnett, C. D. y T. H. Kunz. 1982. Growth rates and age-estimation in *Eptesicus fuscus* and comparison with *Myotis lucifugus*. *Journal of Mammalogy* 63: 33-41.
- Chaverri, G., y T. H. Kunz. 2006. Reproductive biology and postnatal development in the tent-making bat *Artibeus watsoni* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Zoology (London)* 270: 650-656.
- Cheng, H. C. y L. L. Lee. 2002. Postnatal growth, age estimation, and sexual maturity in the Formosan Leaf-Nosed Bat (*Hipposideros terasensis*). *Journal of Mammalogy* 83: 785-793.
- Cheverud, J. M., P. Wilson y W. P. J. Dittus. 1992. Primate population studies at Polonnaruwa, 3. Somatometric growth in a natural population of toque macaques (*Macaca sinica*). *Journal of Human Evolution* 23: 51-77.

- Cosson, J. F., F. Rodolphe y M. Pascal. 1993. Détermination de l'âge individuel, croissance post-natale et ontogenèse précoce de *Carollia perspicillata* (L., 1758) (Chiroptera, Phyllostomidae). *Mammalia* 57: 565-578.
- Cotler, H., E. Duran y C. Siebe. 2002. Caracterización morfo-edafológica y calidad de sitio de un bosque tropical caducifolio. *In: Historia Natural de Chamela*. Noguera, F. A., J. Vega, A. García-Aldrete y M. Quesada (eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. 568 p.
- Davis, R. 1969. Growth and development of Young Pallid Bats, *Antrozous pallidus*. *Journal of Mammalogy* 50: 729-736.
- Davis, W. D. 1944. Notes on Mexican mammals. *Journal of Mammalogy* 25: 370-403.
- Davis, W. H. y H. B. Hitchcock. 1995. A new longevity record for the bat *Myotis lucifugus*. *Bat Research News* 36: 6.
- Davis, W. H., R. W. Barbour y M. D. Hassell. 1968. Colonial behavior of *Eptesicus fuscus*. *Journal of Mammalogy* 49: 44-50.
- Derocher, A. E., M. Andersen y O. Wiig. 2005. Sexual dimorphism of polar bears. *Journal of Mammalogy* 86: 895-901.
- Dietz, C., I. Dietz y B. M. Siens. 2007. Growth of horseshoe bats (Chiroptera: Rhinolophidae) in temperate continental conditions and the influence of climate. *Mammalian Biology* 72: 129-144.
- Dorst, J. 2009. Remarques sur la dentition de lait des chiropteres. *Mammalia* 13: 45-48.
- Durán, E., P. Balvanera, E. Lott, G. Segura, A. Pérez J., A. Isaías y M. Franco. 2002. Estructura, composición y dinámica de la vegetación. *In: Historia Natural de Chamela*. Noguera, F. A., J. Vega, A. García-Aldrete y M. Quesada (eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. 568 p.

- Dwyer, P. D. 1963. The breeding biology of *Miniopterus schreibersi blepotis* (Temminck) (Chiroptera) in north-eastern New South Wales. *Australian Journal of Zoology* 11: 40-219.
- Eick, G. N., D. S. Jacobs y C. A. Matthee. 2005. A nuclear DNA phylogenetic perspective on the evolution of echolocation and historical biogeography of extant bats (Chiroptera). *Molecular Biology and Evolution* 22: 1869–1886.
- Elangovan, V., H. Raghuram, E. Y. Satya P. y G. Marimuthu. 2002. Postnatal growth, age estimation and development of foraging behaviour in the fulvous fruit bat *Rousettus leschenaulti*. *Journal of Bioscience* 27: 695-702.
- Everitt, G. C. 1968. Prenatal development of uniparous animals, with particular reference to the influence of maternal nutrition in sheep. *In: Growth and development of mammals*. G. A. Lodge y G. E. Lamming (eds.). Plenum Press, New York. 527 p.
- Fenton, M. B. 1970. The deciduous dentition and its replacement in *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Canadian Journal of Zoology* 48: 817-820.
- Funakoshi, K. y Y. Fukue. 2001. Prenatal and postnatal growth in the Greater Horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum*, in the Kyushu District, Japan. *Mammalian Science* 41: 171-186.
- Funakoshi, K., E. Nomura y M. Matsukubo. 2010. Postnatal growth and vocalization development of the Lesser Horseshoe bat, *Rhinolophus cornutus*, in the Kyushu District, Japan. *Mammal Study* 35: 65-78.
- Gadgil, M. y W. H. Bossert. 1970. Life historical consequences of natural selection. *The American Naturalist* 104: 1-24.

- García-Feria, Y. 2007. Dinámica poblacional de *Balantiopteryx plicata* Peters, 1867 (Chiroptera: Emballonuridae) en tres refugios diurnos de la región de Chamela, Jalisco. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. 68 p.
- García-Oliva, F., A. Camou y J. M. Mass. 2002. El clima de la región central de la costa del Pacífico Mexicano. *In*: Historia Natural de Chamela. Noguera, F. A., J. Vega, A. García-Aldrete y M. Quesada (eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. 568 p.
- Giral, G. E., M. S. Alberico y L. M. Alvaré. 1991. Reproduction and social organization in *Peropteryx kappleri* (Chiroptera, Emballonuridae) in Colombia. *Bonner Zoologische Beitrage* 42: 225-236.
- Green, A. J. 2001. Mass/length residuals: measures of body condition or generators of spurious results? *Ecology* 82: 1473-1483.
- Hall, E. R. 1981. The mammals of North America. Second ed. John Wiley and Sons, New York 1: 1-600.
- Hermanson, J. W., C. A. Woods y K. M. Howell. 1982. Ontogeny in the Old World Leaf-Nosed Bats (Rhinolophidae, Hipposiderinae). *Journal of Mammalogy* 63: 527-529.
- Holroyd, S. L. 1993. Influences of some extrinsic and intrinsic factors on reproduction by big brown bats (*Eptesicus fuscus*) in southeastern Alberta. Tesis de Maestría, University of Calgary, Alberta, Canada. 126 p.
- Hood, W. R., J. Bloss y T. H. Kunz. 2002. Intrinsic and extrinsic sources of variation in size at birth and rates of postnatal growth in the big brown bat *Eptesicus fuscus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Journal of Zoology (London)* 258: 355-363.

- Hoying, K. M. y Kunz, T. H. 1998. Variation in size at birth and post-natal growth in the insectivorous bat *Pipistrellus subflavus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Journal of Zoology* (London) 245: 15–27.
- Hutcheon, J. M. y J. A. W. Kirsch. 2006. A moveable face: deconstructing the Microchiroptera and a new classification of extant bats. *Acta Chiropterologica* 8: 1-10.
- Isaac, S. S. y G. Marimuthu. 1996. Postnatal growth and age estimation in the Indian pygmy bat *Pipistrellus mimus*. *Journal of Mammalogy* 77: 199-204.
- Jin, L., A. Lin, K. Sun, Y. Liu y J. Feng. 2010. Postnatal growth and age estimation in the ashy leaf-nosed bat, *Hipposideros cineraceus*. *Acta Chiropterologica* 12: 155-160.
- Jin, L., A. Lin, K. Sun, Y. Liu y J. Feng. 2011. Postnatal development of morphological features and vocalization in the pomona leaf-nosed bat *Hipposideros pomona*. *Acta Theriologica* 56: 13-22.
- Jolly, S. 1990. The biology of the Common Sheath-Tail bat, *Taphozous georgianus* (Chiroptera, Emballonuridae), in Central Queensland. *Australian Journal of Zoology* 38: 65-77.
- Jones, C. 1967. Growth, development, and wing loading in the Evening Bat, *Nycticeius humeralis* (Rafinesque). *Journal of Mammalogy* 48: 1-19.
- Kleiman, D. G. 1969. Maternal care, growth rate, and development in the Noctule (*Nyctalus noctula*), Pipistrelle (*Pipistrellus pipistrellus*), and Serotine (*Eptesicus serotinus*) bats. *Journal of Zoology* (London) 157: 187-211.
- Kleiman, D. G., y T. M. Davis. 1979. Ontogeny and maternal care. In R. J. Baker, J. K. Jones, Jr. y D. C. Carter (eds.) *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae, Part III*. Special Publications of The Museum, Texas Tech University 16: 387-402.
- Koehler, C. E. y M. R. Barclay. 2000. Post-natal growth and breeding biology of the Hoary Bat (*Lasiurus cinereus*). *Journal of Mammalogy* 81: 234-244.

- Krátký, J. 1970. Postnatale Entwicklung des Grossmausohrs, *Myotis myotis* (Borkhausen, 1797). Vestnik Ceskoslovenska Spolecnost Zoologická 34: 202-218.
- Krishna, A. y C. J. Dominic. 1983. Growth of young and sexual maturity in three species of Indian bats. Journal of Animal Morphology and Physiology 30: 162-168.
- Krochmal, A. R. y D. W. Sparks. 2007. Timing of birth and estimation of age of juvenile *Myotis septentrionalis* and *Myotis lucifugus* in West-Central Indiana. Journal of Mammalogy 88: 649-656.
- Kunz, T. H. 1973. Population studies of the cave bat (*Myotis velifer*): Reproduction, growth, and development. Occasional Papers of the Museum of Natural History. The University of Kansas. 15: 1-43.
- Kunz, T. H. 1974. Reproduction, growth, and mortality of the vespertilionid bat, *Eptesicus fuscus*, in Kansas. Journal of Mammalogy 55: 1-13.
- Kunz, T. H. y A. A. Stern. 1995. Maternal investment and post-natal growth in bats. Zoological Symposium 67: 1-16.
- Kunz, T. H. y E. L. P. Anthony. 1982. Age estimation and post-natal growth in the bat *Myotis lucifugus*. Journal of Mammalogy 63: 23-32.
- Kunz, T. H. y S. K. Robson. 1995. Postnatal growth and development in the Mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis mexicana*): birth size, growth rates and age estimation. Journal of Mammalogy 76: 769-783.
- Kunz, T. H. y W. R. Hood. 2000. Parental care and postnatal growth in the Chiroptera. In: Reproductive Biology of Bats. E. G. Crichton y P. H. Krutzsch (eds.) Academic Press. Pp 415-468.

- Kunz, T. H., R. Adams y W. R. Hood. 2009. Methods for assessing size at birth and postnatal growth and development in bats. *In: Ecological and Behavioral Methods for study of Bats*. T. H. Kunz (ed.) Smithsonian Institution Press. Washington, D. C. pp. 273-314.
- Kurta, A. y T. H. Kunz. 1987. Size of bats at birth and maternal investment during pregnancy. *Symposium of the Zoological Society of London* 57: 79-106.
- Lee, P. C. y C. J. Moss. 1986. Early maternal investment in male and female African elephant calves. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 18: 353-361.
- Lehmann, J., L. Jenni y L. Maumary, L. 1992. A new longevity record for the long-eared bat (*Plecotus auritus*, Chiroptera). *Mammalia* 56: 316-318.
- Levenberg, K. 1944. A method for the solution of certain problems in least squares. *Quarterly of Applied Mathematics* 2: 164-168.
- Lin, A., L. Jin, Y. Liu, K. Sun y J. Feng. 2010. Postnatal growth and age estimation in Horsfield's Leaf-Nosed bat *Hipposideros larvatus*. *Zoological Studies* 49: 789-796.
- Liu, Y., L-R. Jin, W. Metzner y J. Feng. 2009. Postnatal growth and age estimation in big-footed Myotis, *Myotis macrodactylus*. *Acta Chiropterologica* 11: 105-111.
- López-Forment, C. W. 1979. Algunos aspectos ecológicos del murciélago *Balantiopteryx plicata plicata* Peters, 1967 (Chiroptera: Emballonuridae) en México. *Anales del Instituto de Biología, Serie Zoología* 50: 673-699.
- Loucks, L. S. y W. Caire. 2007. Sex ratio variation of *Myotis velifer* (Chiroptera: Vespertilionidae) in Oklahoma. *Southwestern Naturalist* 52: 67-74.
- Maeda, K. 1972. Growth and development of large noctule, *Nyctalus lasiopterus* Schreber. *Mammalia* 36: 269-278.
- Marquardt, D. 1963. An algorithm for least-squares estimation of nonlinear parameters. *SIAM Journal on Applied Mathematics* 11: 431-441.

- Martínez-Chapital, S. T. 2013. Biología reproductiva y crecimiento postnatal de *Macrotus waterhousii* (Chiroptera: Phyllostomidae) en la región de Mezcala, Guerrero. Tesis de Maestría, Instituto de Biología, UNAM. México. 68 pp.
- Martínez-Coronel, M., A. X. Hernández-Cruz, C. Mudespacher-Ziehl y S. Gaona. 2004. Desarrollo y crecimiento postnatal de *Leptonycteris curasoe* (Phyllostomidae: Glossophaginae) de Chiapas, México. In: C. Campillo A. y J. Ortega (eds.) Homenaje a la trayectoria Mastozoológica de José Ramírez Pulido. UAM-I, México. 248 pp.
- Matthews, L. H. 1950. La dentition du lait chez *Nyctalus leisleri* (Kuhl.). *Mammalia* 14: 11-13.
- McLean, J. A. y J. R. Speakman. 2000. Morphological changes during postnatal growth and reproduction in the brown long-eared bat *Plecotus auritus*: implications for wing loading and predicted flight performance. *Journal of Natural History* 34: 773-791.
- McOuat, T. P. y P. T. Andrews 1995. The influence of climate on the growth rate of *Rhinolophus ferrumequinum* in West Wales. *Myotis* 32: 69-79.
- Miller, G. S. 1896. Note on the milk dentition of *Desmodus*. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 10: 113-114.
- Milligan, B. N., y R. M. Brigham. 1993. Sex ratio variation in the Yuma bat (*Myotis yumanensis*). *Canadian Journal of Zoology* 71: 937-940.
- Mills, R. S., G. W. Barrett y M. P. Farrell. 1975. Population dynamics of the Big Brown Bat (*Eptesicus fuscus*) in Southwestern Ohio. *Journal of Mammalogy* 56: 591-604.
- Morales-Ortiz, A. 2009. Dinámica poblacional del murciélago *Balantiopteryx plicata* (Chiroptera: Emballonuridae) en un canal de riego, en el occidente de México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F. 56 p.
- Neuweiler, G. 2000. *The Biology of Bats*. Oxford University Press, New York. 310 p.

- Noguera, F. A., J. H. Vega R., A. N. García A. y M. Quesada A. 2002. Historia Natural de Chamela. Instituto de Biología, UNAM. 568 p.
- O'Farrell, M. J. y E. H. Studier. 1973. Reproduction, growth, and development in *Myotis thysanodes* and *Myotis lucifigus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Ecology* 54: 18-30.
- Pagels, J. F. y C. Jones. 1974. Growth and development of the Free-tailed bat, *Tadarida brasiliensis cynocephala* (Le Conté). *The Southwestern Naturalist* 19: 267-276.
- Pearson, O. P., M. R. Koford y A. K. Pearson. 1952. Reproduction of the lump-nosed bat (*Corynorhinus rafinesquei*) in California. *Journal of Mammalogy* 33: 273-320.
- Phillips, C. J. 1971. The dentition of glossophagine bats: development, morphological characteristics, variation, pathology, and evolution. Miscellaneous publication, Museum of Natural History, University of Kansas 54: 1-138.
- Rajan, E. y G. Marimuthu. 1999. Postnatal growth and age estimation in the Indian false vampire bat (*Megaderma lyra*). *Journal of Zoology* 248: 529-534.
- Reeder, W. G. 1953. The deciduous dentition of the fish-eating bat, *Pizonyx vivesi*. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan* 545: 1-5.
- Reiter, G. 2004. Postnatal growth and reproductive biology of *Rhinolophus hipposideros* (Chiroptera: Rhinolophidae). *Journal of Zoology* 262: 231-241.
- Rice, D. W. 1957. Life History and ecology of *Myotis austroriparius* in Florida. *Journal of Mammalogy* 38: 15-32.
- Romero-Almaraz, M. L., Aguilar-Setién y C. Sánchez-Hernández. 2006. Murciélagos benéficos y vampiros: características, importancia, rabia, control y conservacion. AGT ed., S. A. México. 213 p.
- Rzendowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México, 432 p.

- Salinas-Ramos, V. B. 2007. Variación del tamaño de las crías del murciélago *Balantiopteryx plicata* (Chiroptera: Emballonuridae) en la región occidental de México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F. 58 p.
- Sánchez S., O. y G. A. Islebe. 1999. Hurricane Gilbert and structural changes in a tropical forest in south-eastern Mexico. *Global Ecology and Biogeography* 8: 29-38.
- Schmidt, U. y U. Manske. 1973. Die Jugendentwicklung der Vampirfledermause (*Desmodus rotundus*). *Zeitschrift für Säugetierkunde* 38: 14-33.
- Schowalter, T. D. 2012. Insect responses to major landscape-level disturbance. *Annual Review of Entomology* 57: 1-20.
- Schulte-Hostedde, A. I., J.S. Millar y G. J. Hickling. 2001. Evaluating body condition in small mammals. *Canadian Journal of Zoology* 79: 1021-1029.
- Sharifi, M. 2004. Postnatal growth in *Myotis blythii* (Chiroptera, Vespertilionidae). *Mammalia* 68: 283-289.
- Short, H. L. 1961. Growth and development of Mexican Free-tailed bats. *The Southwestern Naturalist* 6: 156-163.
- Sil-Berra, L. M. 2010. Análisis de la dieta de los murciélagos insectívoros del Parque Nacional Grutas de Cacahuamilpa, Guerrero, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. 86 pp.
- Smith, E. 1956. Pregnancy in the little brown bat. *American Journal of Physiology* 185:61-64.
- Smith, E. 1957. Experimental study of factors affecting sex ratios in the Little Brown bat. *Journal of Mammalogy* 38: 32-39.
- StatSoft Inc. 2004. STATISTICA para Windows. Versión 7.0. StatSoft Inc. Tulsa, Oklahoma.
- Stearns, S. C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford. 249 p.
- Stegeman, L. C. 1956. Tooth development and wear in *Myotis*. *Journal of Mammalogy* 37: 58-63.

- Stern, A. A. y T. H. Kunz. 1998. Intraspecific variation in postnatal growth in the greater spear-nosed bat. *Journal of Mammalogy* 79: 755-763.
- Taft, L. K. y C. O. Handley Jr. 1991. Reproduction in a captive colony. Pp 19-42. *In: Demography and natural history of the common fruit bat, *Artibeus jamaicensis* on Barro Colorado Island, Panama.* C. O. Handley Jr, D. E. Wilson y A. L. Gardner (eds.) Washington: Smithsonian Institution Press.
- Teeling, E. C, M. S. Springer, O. Madsen, P. Bates, S. J. O'Brien y W. J. Murphy. 2005. A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. *Science* 307: 580-584.
- Tuttle, M. D. 1975. Population ecology of the gray bat (*Myotis grisescens*), factors influencing early growth and development. *Occasional Papers, Museum of Natural History, University of Kansas* 36: 1-24.
- Tuttle, M. D. 1976. Population ecology of the gray bat (*Myotis grisescens*): factors influencing growth and survival of newly volant young. *Ecology* 57: 587-595.
- Tuttle, M. D. y D. Stevenson. 1982. Growth and survival of bats. *In: Ecology of bats.* T. H. Kunz (ed.). Plenum Press, New York. 425 p.
- Waide, R. B. 1991. Summary of the response of animal populations to hurricanes in the Caribbean. *Biotropica* 23: 508-512.
- Walker, L. R., D. J. Lodge, N. V. L. Brokaw y R. B. Waide. 1991. An introduction to hurricanes in the Caribbean. *Biotropica* 23: 313-316.
- Welbergen, J. A. 2010. Growth, bimaturation, and sexual size dimorphism in wild gray-headed flying foxes (*Pteropus poliocephalus*). *Journal of Mammalogy* 91: 38-47.
- Willig, M. R. y G. R. Camilo. 1991. The effect of hurricane Hugo on six invertebrate species in the Luquillo experimental forest of Puerto Rico. *Biotropica* 23: 455-461.

Wilson D. y D. M. Reeder. 2005. Mammal Species of the World. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland. 2,142 pp.

Wilson, D. E. 1973. Bat faunas: a trophic comparison. *Systematic Zoology* 22: 14-29.

Wilson, D. E. 1979. Reproductive patterns. *In: Biology of Bats of the New World Family Phyllostomatidae. Part III.* R. J. Baker, J. K. Jones Jr. y D. C. Carter (eds.). Special Publications, The Museum, Texas Tech University, pp.317-378.