

ORTEGA JORGE Y ARITA HÉCTOR T. ESTRUCTURA SOCIAL Y MOVIMIENTOS DE LOS MURCIÉLAGOS ZAPOTEROS (*ARTIBEUS JAMAICENSIS*) EN UN AMBIENTE POLIGÍNICO, CAP. 32: 363-374. En: SÁNCHEZ-CORDERO V. y MEDELLÍN R.A. (Eds.) *CONTRIBUCIONES MASTOZOOLÓGICAS EN HOMENAJE A BERNARDO VILLA*, 500 p. Instituto de Biología e Instituto de Ecología, UNAM, México, 2004. ISBN 967-3422-44-9.

## 32. ESTRUCTURA SOCIAL Y MOVIMIENTOS DE LOS MURCIÉLAGOS ZAPOTEROS (*ARTIBEUS JAMAICENSIS*) EN UN AMBIENTE POLIGÍNICO

JORGE ORTEGA<sup>1,2</sup> Y HÉCTOR T. ARITA<sup>3</sup>

<sup>1</sup>University of Maryland, Biology Psychology Building

<sup>2</sup>Molecular Genetics Laboratory, National Zoological Park,

<sup>3</sup>Instituto de Ecología, UNAM

### Resumen

Se estudiaron la estructura social y las visitas y salidas que realizan los murciélagos zapoteros (*Artibeus jamaicensis*) en dos cuevas de Yucatán. La estructura social está definida por dos tipos de agregaciones, los grupos dispersos que tienen poca cohesión y que están formados en su mayoría por individuos juveniles y algunos cuantos adultos, y los grupos de harén que están conformados por hembras adultas y uno o dos machos. Estos grupos de harén fueron estables durante todo el ciclo anual y mostraron poco recambio de sus miembros a lo largo del estudio de dos años. El tamaño de los grupos de harén varió de 4 a 18 hembras, con uno o dos machos asociados a ellos. Los machos fueron clasificados como dominantes y subordinados cuando se encontraban dentro de los grupos de harén y como satélites cuando estaban la mayor parte del tiempo en los grupos dispersos. Los movimientos dentro de los grupos de harén están dados principalmente por las hembras y éstos son mucho más frecuentes durante la etapa reproductiva. Los machos asociados presentaron una mayor fidelidad al sitio de percha, mostrando menos movimientos que las hembras.

**Palabras clave:** *Artibeus jamaicensis*, cuevas, estructura social, grupos de harén, Yucatán.

### Abstract

We studied patterns of social structure and movements performed by Jamaican fruit-eating bats, *Artibeus jamaicensis*, in two caves of Yucatan, Mexico. Two different kinds of groups are described, loose groups composed of juveniles and a few adults, which had low stability; and cohesive harem groups formed by adult females and one or two adult males. Harems ranged between 4 and 18 females and showed high stability, being present in the same roosting sites for the whole duration of this two-year study. Adult males roosting with the harem groups were categorized as associated to the groups when they spent extended periods of time with the harem or satellites, when they roosted among the loose groups. Movements of females between harems were frequent, but temporary and restricted to the breeding season. In contrast, associated males showed higher fidelity to the roosting site, and moved less between groups.

**Key words:** *Artibeus jamaicensis*, caves, harems, social structure, Yucatan.

## Introducción

El origen, mantenimiento y funcionamiento de los sistemas de apareamiento poligínico son algunos de los tópicos más sobresalientes en la ecología conductual de mamíferos y con mayor potencial de estudio (Clutton-Brock 1989). Como en muchos vertebrados, la descripción del sistema de apareamiento necesariamente tiene que involucrar aspectos como patrones de dimorfismo sexual, coerción y cortejo de las hembras, el número de parejas en la época reproductiva, cuidados parentales y competencia por la pareja (Emlen y Oring 1977). El entendimiento de estos aspectos ayuda a comprender el rol de los diferentes sexos en el sistema. Se ha considerado que en los mamíferos el rol de los machos consiste en acaparar el mayor número posible de hembras para tener un mayor éxito reproductivo y no involucrarse profundamente en los cuidados parentales. Por el contrario, las hembras tienen pocas parejas en la época reproductiva y se concentran en la crianza y sobrevivencia de las crías (Clutton-Brock 1989). Estas diferencias en los papeles que juegan los dos sexos, permite que el sistema de apareamiento más común en los mamíferos sea la poliginia; es decir, que un macho copule con varias hembras en una misma temporada reproductiva (Orians 1969; Osfeld 1987; Clutton-Brock 1989).

Los murciélagos presentan una gran variedad de sistemas de apareamiento que van desde la monogamia en especies carnívoras (Vehrencamp *et al.* 1977) hasta la poliginia en especies frugívoras (McCracken y Bradbury 1977; Kunz *et al.* 1983).

El murciélago zapotero (*Artibeus jamaicensis*) es considerado como una especie típicamente poligínica en la mayoría de los hábitats en donde se encuentra (Kunz 1982). Se han registrado grupos de harén de varias hembras y un macho, perchando en las cavidades de disolución de los techos de las cuevas, donde los sitios de percha no representan un recurso que hay que defender, constituyendo un sistema poligínico por defensa de las hembras (Kunz *et al.* 1983). En otros casos, la especie percha en pequeños grupos de harén (< 5 hembras y un macho) dentro de los huecos de los árboles, siendo éstos el territorio a defender por los machos (Morrison 1978). La escasa disponibilidad de los huecos de los árboles y su facilidad para ser defendidos, dan como resultado un sistema de apareamiento del tipo poligínico por defensa de los recursos en donde el

macho guarda una alta fidelidad al sitio de percha (Morrison 1979).

La estructura de grupos de harén ha sido documentada para los murciélagos zapoteros de las cuevas de Yucatán (Arita 1996; Arita y Vargas 1995). Las condiciones ambientales constantes en las cuevas, así como los factores ambientales externos, fomentan la residencia permanente de las especies y promueve relaciones a largo plazo entre los diferentes miembros. De igual forma es factible encontrar interacciones sociales complejas que son promovidas por la estabilidad del sitio y que están basadas en fuerzas de selección familiar (Wilkinson 1987). El objetivo del trabajo fue el de describir la estructura social de *Artibeus jamaicensis* en dos cuevas del sur de Yucatán, detallando algunos aspectos de su dinámica de grupo e identificando los diferentes papeles que juegan los murciélagos dentro de las colonias.

## Materiales y Métodos

### Área de estudio

El estudio se realizó en la porción sur del Estado de Yucatán, donde el terreno cárstico es predominante y favorece el desarrollo de numerosas cuevas que son utilizadas por al menos 17 especies de murciélagos (Arita 1996; Arita y Vargas 1995). El murciélago zapotero (*A. jamaicensis*) es una de las especies más abundantes en la zona y la segunda especie con mayor distribución en el estado, habiéndose registrado agregaciones que van desde unos cuantos individuos hasta colonias de > 500 murciélagos (Arita 1996; Arita y Vargas 1995).

Los trabajos de campo se realizaron de enero de 1996 a marzo de 1998 en las cuevas de Akil (20°14' N, 89°22' W) y de los Murciélagos (20°09' N, 89°13' W), situadas en las inmediaciones del poblado de Tekax, en la Sierrita de Ticul, forman parte del complejo cárstico de la península, con condiciones microclimáticas y fisiográficas muy similares (Arita 1996) y con una distancia entre ellas no mayor a los 30 km (Ortega y Arita 1999).

La vegetación original circundante de las cuevas era bosque tropical caducifolio (Rzendowski 1978), pero éste ha sido reemplazado por vegetación secundaria y terrenos de cultivo en los que destacan maíz, papaya, calabaza, mango y varias hortalizas (Arita y Vargas 1995; Flores 1999). Ambas cuevas

presentan una gran cantidad de cámaras que están habitadas por diversas especies de murciélagos, tales como *Peropteryx macrotis*, *Mormoops megalophylla*, *Pteronotus davyi*, *P. parnellii*, *Glossophaga soricina*, *Carollia perspicillata*, *Mimon bennettii*, *Desmodus rotundus* y *Natalus stramineus* (Arita y Vargas 1995).

Los grupos de *A. jamaicensis* están localizados en las primeras cámaras de ambas cuevas y cercanas a la entrada (< 100 m). Estas cámaras presentan una temperatura anual promedio de 27.4 °C ( $\pm$  2.34 °C), y una humedad relativa muy alta y constante (> 90%, Arita 1996). Los techos de éstas cámaras presentan cavidades de disolución en donde es frecuente encontrar perchando a los murciélagos zapoteros (*A. jamaicensis*), aunque también es posible encontrar esta especie perchando en las paredes y techos de las cámaras. En la cámara de la cueva de los Murciélagos, que esta al final de un corredor de aproximadamente 80 m de longitud, mide 20  $\times$  30 m, con altura promedio de 5 m, se estimó una población de 250 murciélagos zapoteros (Ortega y Arita 1999). Mientras en la cueva de Akil, en una cámara situada a un costado de la entrada con dimensiones de 10  $\times$  10 m y altura promedio de 2.5 m, los murciélagos zapoteros formaron una población estimada por arriba de los 200 individuos (Ortega y Arita 1999).

## Métodos

Los murciélagos que perchan dentro de las cavidades de disolución fueron capturados utilizando trampas de cubo de 0.5 m de diámetro por 0.7 m de profundidad (Kunz *et al.* 1996). Los individuos que perchan en los techos y paredes de las cuevas fueron capturados con redes de mano o redes de niebla colocadas dentro de las cámaras. Todos los murciélagos fueron marcados con un anillo en el antebrazo derecho, el cual denominaba el grupo y con dos anillos en el brazo izquierdo los cuales denominaban un código binario (Avinet, Inc., XB tamaño/4.0 mm diámetro) para su identificación visual. El código de colores indicaba la cavidad de disolución en el que había sido capturado (ant. derecho) y un número que iba desde el 00 hasta el 99 para cada grupo (ant. izquierdo). Para los individuos que perchaban afuera de las cavidades de disolución, se utilizó el código de color café oscuro en el antebrazo derecho el cual denominaba que no había sido capturado afuera de los grupos y dos anillos en el

antebrazo izquierdo que denominaban un código binario que iba del 00 hasta el 99 para definir su identidad individual. Los anillos de plástico no tuvieron un efecto apreciable sobre el comportamiento de los animales después de varios meses de observación, pero fue necesario remarcar a los individuos cada seis meses debido al desgaste de los anillos causado por las mordidas de los propios animales.

A cada individuo se le tomaron los datos morfométricos estándar utilizando para ello un dinamómetro tipo pesola para medir la masa corporal con una precisión de 0.01 g y un calibrador electrónico tipo vernier para medir la longitud total, longitud del antebrazo y longitud de la pata con una precisión de 0.01 mm. Se registraron las condiciones reproductivas para los machos, que podían ser testículos abdominales o testículos escrotados, y para las hembras, que podían ser preñadas, lactando o nulípara. Además, se determinaron las categorías de edad, que fueron: individuos juveniles cuando las epífisis del ala no estaban completamente osificadas y con un promedio del antebrazo de 35.29 mm ( $\pm$  1.6), e individuos adultos cuando presentaban un tamaño promedio de antebrazo de 55.43 mm ( $\pm$  2.5) y las epífisis de las alas completamente osificadas, esto con base en previas observaciones. Una vez marcados, medidos y categorizados por sexo y edad, los animales fueron liberados en su sitio de captura.

La temporada de apareamiento fue de marzo a agosto, donde más del 80% de las hembras presentaban algún signo reproductivo. De septiembre a febrero se consideró como temporada de no apareamiento, debido a que pocas hembras se encontraban lactando o preñadas.

Asimismo, se consideró que las hembras entraban en estro después del parto y durante la época de lactancia, debido a que esta actividad fisiológica ha sido reportada con anterioridad para la especie en condiciones similares a las de este estudio (Fleming 1971; Fleming *et al.*, 1972, Wilson *et al.*, 1991).

Las observaciones que se hicieron a los grupos fueron del tipo focal, es decir, concentradas en un grupo particular durante seis horas de estudio intensivo. Estas observaciones se realizaron durante 15 días cada mes durante dos años para cada uno de los grupos de harén, las sesiones de observación fueron de 07:00-09:00, 10:00-12:00 y 13:00-15:00 h, dando un total de 6 h/grupo por mes. Las observaciones fueron realizadas teniendo a la mano binoculares, lámparas de cabeza, cronómetro de mano y

una hoja con el código de identidad de los miembros del grupo en observación. Las cuevas fueron iluminadas con luces difusas, colocadas en el piso y nunca enfocadas directamente a los murciélagos para evitar perturbaciones sobre sus actividades normales.

El tamaño de los grupos fue determinado contando de forma directa el número de individuos que permanecían en la cavidad de disolución. Los murciélagos fueron considerados como miembros permanentes del grupo cuando duraban dentro de la cavidad de disolución por lo menos tres de las seis horas totales de observación. En caso contrario, los murciélagos fueron considerados como visitantes ocasionales al grupo. Cada mes se determinó la membresía de cada grupo y se comparó con la del mes anterior para establecer la tasa de recambio de los miembros y la estabilidad de los grupos. Se documentó si los nuevos miembros provenían de otros grupos de harén o del pool de individuos que perchaban en el techo y las paredes de las cámaras. Las crías recién nacidas fueron consideradas como miembros permanentes de los grupos hasta que aprendían a volar y abandonaban el sitio de percha. Cuando alcanzaban esta etapa de desarrollo, se les capturaba, se determinaba su sexo y se les marcaba para establecer sus movimientos en los subsecuentes meses.

Los machos adultos fueron catalogados dependiendo de la relación que guardaban con los grupos de harén. Los machos localizados en un radio menor de 15 cm a los grupos de hembras fueron considerados como dominantes. Los machos que perchaban en las paredes y techo de la cámara, alejados de los grupos, fueron considerados como satélites. En algunas ocasiones se encontró un tercer tipo de macho que permanecía dentro de los grupos de harén pero que no desplegaba actividades de defensa. Estos individuos fueron llamados machos secundarios del grupo (Ortega y Arita 1999, 2000). Cada mes la posición y estatus de los machos adultos fue determinada para estimar la estabilidad de las jerarquías entre machos adultos.

La dinámica de los grupos fue analizada documentando la actividad de los murciélagos en las cavidades de disolución. Los murciélagos fueron considerados en reposo cuando no presentaban movimientos evidentes y parecían descansar dentro de la cavidad de disolución. Por otro lado, se les consideró como activos cuando desplegaban actividades de limpieza, vuelos cortos a otros sitios de la cámara, o interacciones agonísticas.

Los movimientos dentro de los grupos incluían las visitas de individuos a los grupos y la salida de un miembro permanente a otro lado de la cámara. Fue cronometrado el tiempo de permanencia del visitante y la ausencia del miembro permanente. Las vistas fueron definidas cuando un murciélago entraba al sitio de percha del grupo focal y permanecía al menos 20 min con el grupo, si estaba menos tiempo la actividad no era considerada como visita sino simplemente como un acercamiento al grupo focal. Se determinaba la identidad y procedencia del visitante utilizando los códigos de colores de los anillos. Las salidas ocurrían cuando un miembro permanente abandonaba el sitio de percha por un periodo mayor 20 min, si ocurría en menos tiempo entonces era considerado como ausencia temporal del grupo focal. En este caso solamente se anotaba su ausencia y no se establecía hacia dónde se dirigía debido a que esto ocasionaba perder de vista el grupo focal. En ambos casos, salidas y visitas, el tiempo considerado de 20 min fue establecido con base en el tiempo promedio que tarda un grupo en reconstituirse después de una disrupción como puede ser alumbramiento o algún sonido en la cueva.

## Resultados

Fueron capturados y marcados cerca del 75% de los individuos de murciélagos zapoteros en cada cueva y mostraron dos tipos de agregaciones diferentes. La mayoría de estos murciélagos (68%) formaron parte de las colonias que perchaban en las paredes y techo de las cámaras, sin mostrar una agregación definida y fueron denominados como grupos dispersos. Los individuos pertenecientes a estas agregaciones fueron en su mayoría juveniles (67%), seguidos por proporciones similares de machos y hembras adultas (33% de cada sexo, prueba binomial de dos colas, 54 machos, 60 hembras,  $P = 0.90$ ). El otro tipo de agrupación que incluyó al restante 32% de los murciélagos, se localizó dentro de las cavidades de disolución formando grupos compactos de individuos. Estos grupos estaban conformados en su mayoría por hembras (82%) y algunos cuantos machos adultos (18%), por lo que se les denominó agrupaciones del tipo harén por el sesgo hacia las hembras (prueba binomial de dos colas, 22 machos, 101 hembras,  $P < 0.001$ ).

Todos los individuos de los grupos de harén fueron capturados para determinar la composición de

las agrupaciones. La cueva de Akil tenía ocho grupos de harén, mientras que, la cueva de los Murciélagos incluía 12. El tamaño de los grupos de harén varió de 4 a 18 individuos (9.7 hembras por grupo  $\pm 0.08 ES$ ,  $n = 24$  meses  $\times$  20 grupos). La mayoría de los grupos (80%) contenía  $< 14$  hembras y un solo macho adulto asociado, el 20% restante contenía  $> 15$  hembras y dos machos asociados.

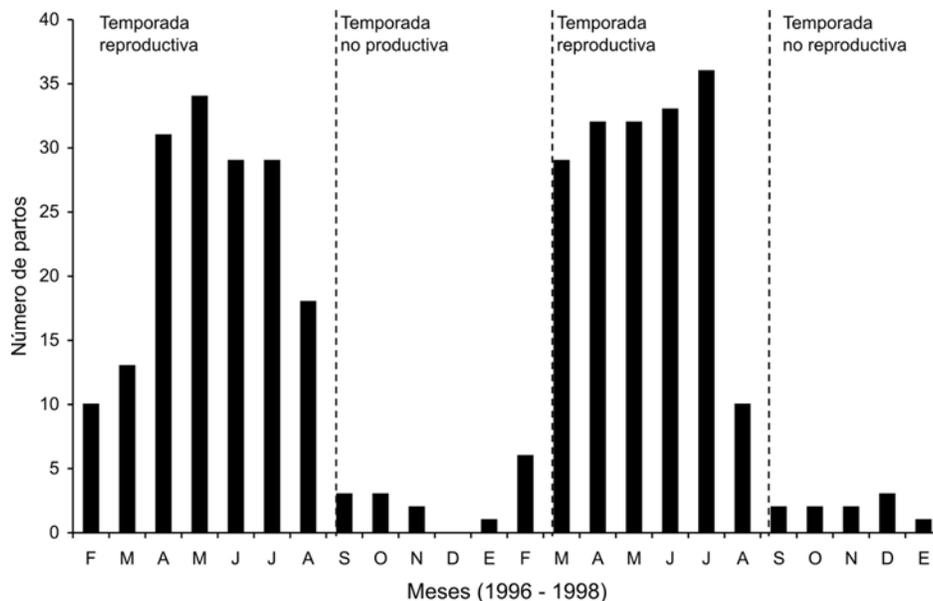
La composición de los grupos de harén mostró poca variabilidad estacional, ya que los 20 grupos de harén mostraron números similares de individuos a lo largo de los 24 meses del estudio. El promedio de individuos por grupo fue comparado entre la temporada reproductiva y no reproductiva, no se encontraron diferencias estadísticas significativas entre ellos (Prueba de  $t$  pareada,  $t = 0.68$ ,  $g.l. = 19$ ,  $P = 0.5$ ). Estos números fueron similares aún considerando que en la temporada reproductiva las crías formaban parte de los grupos de harén. Las crías fueron consideradas miembros de los grupos de harén por un periodo máximo de 2½ semanas después de su nacimiento, ya que después abandonaban las cavidades de disolución y se integraban a los grupos dispersos de las paredes y techo de las cuevas.

La tasa de recambio de hembras en los grupos de harén fue baja. Durante el periodo de estudio, 22 hembras juveniles y 9 adultas que pertenecían a las

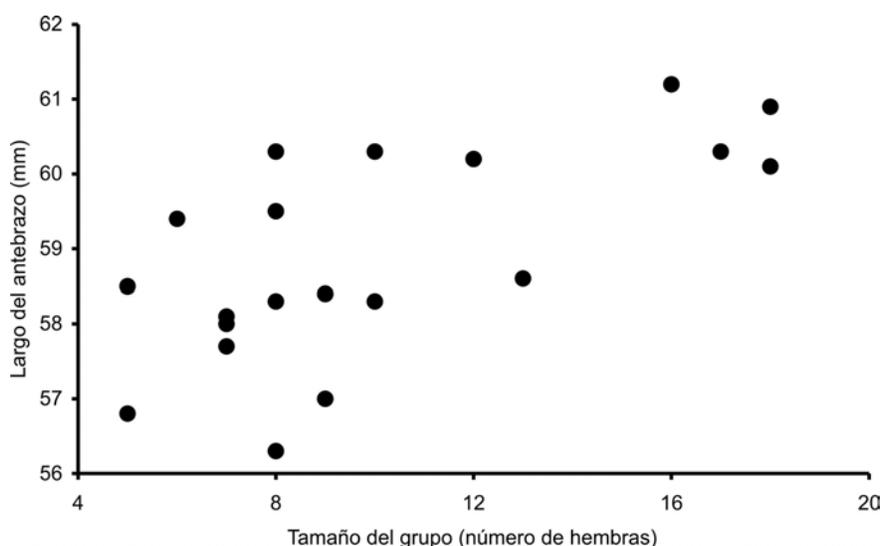
agregaciones dispersas se integraron a los grupos de harén de las cavidades de disolución, es decir, cerca del 20% de los individuos de los grupos dispersos se integraron a los grupos de harén. La cuarta parte de las hembras de los grupos de harén cambiaron de manera permanente de un grupo a otro. El 10% de las hembras cambiaron de los grupos de harén a los grupos dispersos.

Los machos adultos mostraron poco cambio en su estatus. Los machos que fueron clasificados como asociados a los grupos (dominantes y subordinados) permanecieron los dos años del estudio integrados a los grupos más grandes de harén y no cambiaron de estatus jerárquico. Por su parte, la gran mayoría de los machos satélites percharon todo el tiempo en los grupos dispersos, y sólo dos de ellos se convirtieron en machos dominantes cuando se integraron a grupos de harén recién formados durante la época reproductiva del segundo año de estudio.

Los grupos de harén fueron cohesivos y constantes durante todo el estudio. Durante los 24 meses de estudio, se observó una sola desintegración de un grupo y la formación de dos nuevos harenes. Estos dos grupos, que se formaron en la cueva de los Murciélagos, estuvieron constituidos por tres y cuatro hembras adultas y un solo macho asociado a cada grupo. El 78% de las hembras de estos nuevos



**Fig. 1.** Actividad reproductiva de las hembras del murciélago zapotero (*Artibeus jamaicensis*) en dos cuevas de al sur de Yucatán, México. Los meses corresponden con los dos años del presente estudio, de febrero de 1996 a enero de 1998.



**Fig. 2.** Largo del antebrazo de los machos asociados a los grupos de harén del murciélago zapotero (*Artibeus jamaicensis*) en dos cuevas de al sur de Yucatán, México, en función del tamaño (número de hembras) de cada grupo.

grupos provenían de los grupos dispersos y el 22% restante de otros grupos de harén ya existentes. Los machos dominantes de ambos grupos provenían de los grupos dispersos dentro de la cámara. En la cueva de Akil se registró la desintegración de un grupo de harén para finales de la primera temporada reproductiva (Agosto 1997). Este era un grupo de tamaño mediano que contenía seis hembras, cuatro de las cuales se reintegraron a otros grupos de harén y dos se unieron a los grupos dispersos. El macho dominante de este grupo no fue observado nunca más dentro de la cueva, ocurriendo la disolución después de que el macho desapareciera.

Las hembras mostraron sincronía reproductiva en el nacimiento de las crías, el cual ocurrió desde finales de marzo y principios de abril hasta finales de julio y principios de agosto (Fig. 1). El 75% de los nacimientos ocurrió en este periodo, mientras que el 25% restante se presentó de septiembre a febrero. La proporción sexual de las crías fue de 1:1 (prueba binomial de dos colas, cueva de los Murciélagos 19 machos, 22 hembras,  $P = 0.76$ ; cueva de Akil, 19 machos, 19 hembras,  $P = 1.0$ ).

La sincronía reproductiva de las hembras influyó en la actividad reproductiva de los machos. Entre los machos dominantes, los individuos más grandes controlaron los grupos de harén más grandes (análisis de correlación de Pearson entre el nú-

mero de hembras y el tamaño del antebrazo de los machos dominantes,  $r = 0.66$ ,  $n = 20$ ,  $P < 0.001$ ; Fig. 2). En los meses previos al pico de partos de las hembras, febrero-marzo, la mayoría de los machos dominantes y subordinados mostraron testículos escrotados (90%), mientras que sólo el 50% de los satélites mostraron esta condición reproductiva. Durante el periodo de sincronía reproductiva, el 80% de los machos satélites mostraron testículos escrotados y los dominantes y subordinados conservaron el porcentaje previamente observado. Las cópulas de los machos dominantes dentro de los grupos de harén fueron frecuentes durante la sincronía reproductiva de las hembras y escasas durante el periodo de no-apareamiento (análisis de correlación de Pearson entre partos y cópulas observadas en machos dominantes,  $r = 0.86$ ,  $n = 20$ ,  $P < 0.001$ ). No se observaron cópulas por parte de los machos subordinados durante el estudio, por lo que no se puede hacer una aseveración con respecto a su estatus reproductivo. Ocasionalmente se observaron cópulas por parte de los machos satélites, pero debido a que la actividad en los grupos dispersos no fue estudiada en forma focal, no fue posible documentar de manera sistemática estas cópulas.

Las hembras de los grupos de harén mostraron una distribución de tamaños uniforme (Fig. 3). El promedio del largo del antebrazo de las hembras

adultas de los grupos de harén fue de 56.44 mm ( $\pm 2.45 DS$ ,  $n = 120$  hembras). El promedio del largo del antebrazo de las hembras adultas de los grupos dispersos fue de 54.87 mm ( $\pm 2.68 DS$ ,  $n = 60$  hembras) el cual no fue diferente estadísticamente al mostrado por las hembras de los grupos de harén (prueba de  $t$ ,  $t = 0.53$ ,  $P = 0.5$ ).

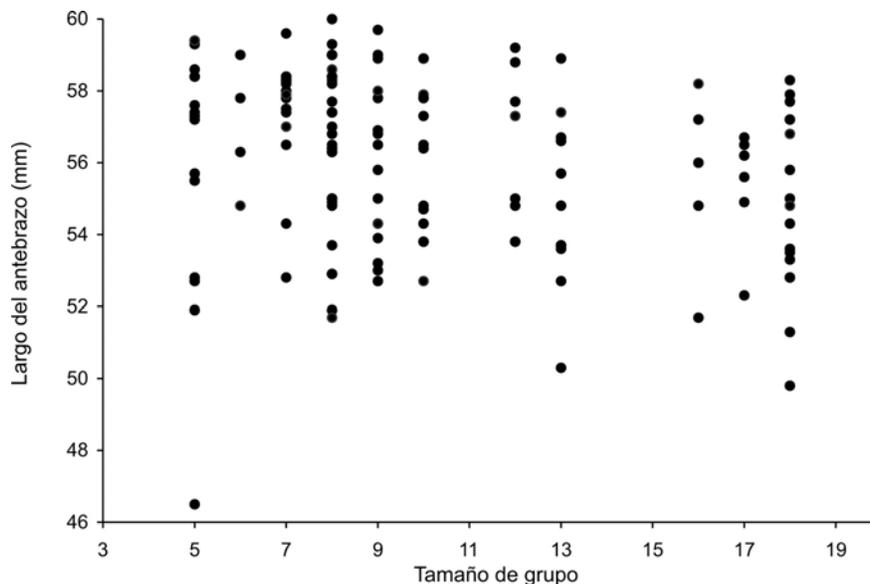
Los machos adultos variaron en tamaño en función de su estatus dentro de los grupos. El 35% de los machos observados fueron considerados dominantes debido a que permanecieron en un radio no mayor de 15 cm con respecto a los grupos de harén. Estos machos mostraron gran fidelidad al grupo y permanecieron dentro de las cavidades de disolución un promedio de 6 h de observación ( $\pm 1.20 DS$ ,  $n = 20$  machos). El promedio del largo de su antebrazo fue de  $59.72 \pm 1.42 DS$ . Los machos considerados como subordinados fueron el 7% del total de los machos capturados, permanecieron un promedio de 5 h de observación ( $\pm 0.80 DS$ ,  $n = 4$  machos) dentro de la cavidad de disolución junto al grupo de hembras y registraron un promedio de largo de antebrazo de  $59.04 \pm 0.48 DS$ . Los machos satélites (58% del total de machos capturados) nunca fueron miembros permanentes de los grupos de harén, percharon siempre con los grupos difusos en las paredes y techo de las cuevas y mostraron el lar-

go promedio de antebrazo más pequeño, que fue de 58.96 ( $\pm 2.27 ES$ ,  $n = 62$  machos).

Gran parte del tiempo (66%) los murciélagos de los grupos de harén reposaron sin realizar alguna actividad particular dentro de la cavidad de disolución. El resto del tiempo (34%), los machos lo dividen en actividades de limpieza, vocalizaciones, aleteos y visitas a otros grupos de harén. Las visitas a otros grupos fueron de corta duración (5 a 10 minutos) y consistieron en trepar al domo de la cavidad utilizando los dedos y las garras de los pies. El visitante típicamente permaneció dentro del grupo compacto de hembras que perchan al fondo de la cavidad de disolución, sin realizar ninguna otra actividad aparente.

El tiempo de reposo de las hembras varió dependiendo de su sincronía reproductiva. Durante la época de apareamiento se observó una menor frecuencia de movimientos por parte de las hembras que durante la época de no apareamiento (prueba de  $t$  pareada,  $t = 10.42$ ,  $g.l. = 11$ ,  $P < 0.01$ ).

Las visitas fueron realizadas de manera disimilar entre los integrantes de los diferentes tipos de grupos. Los miembros de los grupos de harén realizaron una mayor frecuencia de visitas a otros grupos de harén que las realizadas por los miembros de los grupos dispersos (194.65 visitas por miembros de



**Fig. 3.** Longitud del antebrazo de las hembras que constituyen los grupos de harén del murciélago zapotero (*Artibeus jamaicensis*) en dos cuevas al sur de Yucatán, México, en función del tamaño del respectivo harén. Cada punto representa una hembra y cada columna de puntos puede representar uno o más grupos del tamaño correspondiente

un harén  $\pm 5.23$  ES, 105.40 visitas por miembros de los grupos dispersos  $\pm 5.87$  ES,  $n = 20$  grupos,  $t = 13.38$ ,  $g.l. = 19$ ,  $P < 0.001$ ).

También se documentaron diferencias en la frecuencia de visitas realizadas por machos y por hembras. Las hembras realizaron con mayor frecuencia visitas a los grupos de harén que los machos adultos (186.7 visitas por hembras  $\pm 6.09$  ES, 46.1, visitas por machos  $\pm 3.33$  ES,  $n = 20$  grupos,  $t = 16.95$ ,  $g.l. = 19$ ,  $P < 0.001$ ). Estas visitas fueron más frecuentes durante la época de no apareamiento que cuando las hembras se encontraban criando (110.50 visitas en la época de apareamiento  $\pm 5.0$  ES, 153.75 visitas en la época de no apareamiento  $\pm 3.11$  ES,  $n = 20$  grupos,  $t = 7.26$ ,  $g.l. = 19$ ,  $P < 0.001$ ).

Las salidas de los miembros de los grupos de harén tuvieron lugar en las orillas de la cavidad de disolución y la ausencia de los miembros duraba aproximadamente de 15 a 20 minutos, aunque ocasionalmente podía durar más tiempo. La mayoría de las salidas fueron realizadas por las hembras de los grupos, en comparación con los machos que mostraron una mayor fidelidad al sitio de percha (52.05 salidas por hembras  $\pm 6.67$  ES, 9.80 salidas por machos  $\pm 1.47$  ES,  $n = 20$  grupos,  $t = 7.26$ ,  $g.l. = 19$ ,  $P < 0.001$ ).

La frecuencia de salidas varió dependiendo de la época del año. Las salidas de la cavidad de disolución por parte de las hembras fueron más frecuentes durante la época de no apareamiento comparada con la de apareamiento (16.45 salidas en la época de apareamiento  $\pm 2.36$  ES, 59.20 salidas en la época de no apareamiento  $\pm 6.82$  ES,  $n = 20$  grupos,  $t = 8.82$ ,  $g.l. = 19$ ,  $P < 0.001$ ).

## Discusión

La estructura social de *A. jamaicensis* está definida por dos tipos de grupos que difieren en estabilidad y composición. Los grupos de harén están compuestos básicamente por hembras (4 a 18 murciélagos) y algunos cuantos machos (uno o dos dominantes y subordinados) mostrando poca tasa de recambio entre ellos. Por el contrario, los grupos dispersos están compuestos en su mayoría por juveniles y algunos machos y hembras adultas, los cuales no muestran una cohesión de grupo y son difíciles de seguir. Patrones similares de estructura social se han reportado para los murciélagos zapoteros en otras regiones, pero aparentemente existe variación geo-

gráfica determinada por el tipo de refugio utilizado por la especie. En las cuevas de Puerto Rico se ha visto que *A. jamaicensis* forma grupos de harén estables, además de que los juveniles forman grupos con cierto grado de cohesión y de fácil identificación (Kunz *et al.* 1983; Wilkinson 1987). Por el contrario, cuando el murciélago zapotero percha dentro de huecos de árboles forma grupos de harén pequeños, de 5 a 8 hembras y un solo macho, los cuales tienen una tasa moderada de recambio de sus miembros (Morrison 1979). Cuando los murciélagos zapoteros modifican las hojas de las plantas para refugiarse en ellas, forman grupos de harén efímeros de pocos individuos (tres a cinco hembras y uno o dos machos) que cambian continuamente de composición (Kunz y McCracken 1995).

Se ha registrado que las especies poligínicas de murciélagos que habitan dentro de las cuevas tienden a formar grupos más estables que los que se refugian en sitios efímeros. Algunas especies cavernícolas prácticamente no cambian en la composición de sus miembros por largos periodos de tiempo (*e. g.*, *Phyllostomus hastatus*; Boughman 1997; McCracken y Bradbury 1977, 1981; Wilkinson y Boughman 1998). Otras especies forman grupos de harén que solamente se constituyen en las épocas de apareamiento (*e. g.*, *Peropteryx macrotis*, *Saccopteryx bilineata*; Bradbury y Emmons 1974; Bradbury y Vehrencamp 1976), o grupos de harén inestables de tamaño intermedio que presentan un alto recambio de miembros (*e. g.*, *Artibeus jamaicensis*; Kunz *et al.* 1983; Ortega y Arita 1999; *Carollia perspicillata*; Porter 1979; Williams 1986; *Desmodus rotundus*; Park 1991; Wilkinson 1985). Por el contrario, cuando los murciélagos perchan en sitios efímeros, el tamaño de sus grupos puede ser desde pequeño o moderado (*e. g.*, *Artibeus jamaicensis*; Morrison 1979, Morrison y Handley, 1991; *Cynopterus sphinx*; Storz *et al.* 2000a y b; *Noctilio leporinus*; Brooke 1997) hasta muy grande (*e. g.*, *Ectophylla alba*; Brooke 1987), dependiendo de la masa corporal de los individuos y de su comportamiento social.

Los grupos de harén dentro de las cuevas grandes muestran gran estabilidad debido al alto número de perchas disponibles (Kunz *et al.* 1983). Dentro de las cuevas estudiadas se detectaron cavidades de disolución ocupadas y desocupadas, pero muchas de estas últimas mostraban signos de haber sido ocupadas en el pasado, presentando conspicuas manchas negras causadas por el excremento de los

murciélagos. La ausencia de diferencias microclimáticas y fisiográficas entre las cavidades dentro de nuestras cuevas indica que el sitio de percha no es un recurso limitante para la especie y que los murciélagos se mueven libremente de un sitio a otro. Condiciones similares de “exceso” de recurso y sitio de percha fueron encontradas en cuevas de Puerto Rico (Kunz *et al.* 1983).

En un sistema poligínico de defensa del recurso, los machos tienden a defender territorios que presentan diferencias en cuanto a su calidad y que resultan atractivos para las hembras. La estructura mostrada por *A. jamaicensis* dentro de las cuevas y la conducta de los machos asociados sugieren fuertemente un sistema poligínico por defensa de las hembras (Ortega y Arita 2000). En las cuevas de Yucatán la defensa de las cavidades de disolución como territorios, es en teoría factible, pero la ausencia de diferencias entre las distintas cavidades y la gran disponibilidad de ellas disminuye considerablemente los posibles beneficios para un macho que intentara la defensa de territorios. El sistema de apareamiento por defensa de las hembras está condicionado al alto grado de asociación entre las hembras que forman un grupo (harén), lo cual promueve el monopolio por parte de los machos (Clutton-Brock 1988; Emlen y Oring 1977).

Nosotros documentamos una proporción sexual de nacimientos de 1:1, proporción que se mantiene entre los individuos que se refugian en los grupos dispersos. Esto sugiere que las oportunidades de reproducción de los machos adultos están sesgadas y dependen fuertemente de su habilidad para controlar los grupos de hembras y mantener alejados a otros machos. En los grupos dispersos se encontró una alta proporción de individuos juveniles o sexualmente inmaduros que no constituyen competencia para los adultos para monopolizar a las hembras. Sin embargo, la observación de cópulas por parte de los machos satélites muestra que la reproducción no está limitada a los miembros de los grupos de harén, ya que la intrusión de machos satélites a los grupos de harén es frecuente produciéndose, en teoría, cópulas furtivas (Clutton-Brock 1988). Sin embargo, durante la época de sincronía reproductiva de las hembras, la entrada de machos extraños a los grupos de harén está fuertemente limitada por el incremento de agresiones por parte del macho dominante (Ortega y Arita 2000). Nuestra observación indica que son los machos domi-

nantes los que realizan un número más alto de cópulas y los que, por lo tanto, podrían producir un número más alto de descendientes.

Se documentaron dos categorías de machos asociados a los grupos de harén. Entre los murciélagos en ambientes poligínicos, lo típico es que los grupos de harén estén resguardados por un solo macho dominante (*Myotis adversus*; Dwyer 1970; *P. bastatus*; Kunz *et al.* 1998; *Pipistrellus nanus*; O’Shea 1980; *D. rotundus*; Park 1991), aunque en algunos casos también se ha reportado la presencia de un segundo macho asociado al grupo (*e.g.*, *P. bastatus*; Kunz *et al.* 1998). Los machos dominantes y los asociados tienden a ser más grandes en tamaño, que los machos que se refugian fuera de las cavidades de disolución (satélites), sugiriendo que los machos de mayor tamaño acaparen a las hembras, como se ha reportado para una gran variedad de vertebrados (Archer 1988).

El estatus jerárquico de los machos casi no cambió durante los dos años que duró el estudio. En algunos murciélagos, el estatus de los machos cambia con las temporadas reproductivas, como en los grupos de harén de *C. perspicillata* que son monopolizados por los machos en la época de apareamiento (Fleming 1988; Williams 1986), o en los grupos de harén de *Cynopterus sphinx* en donde cambian de macho dominante en cada cohorte de nacimientos (Storz *et al.* 2001). Por el contrario, los grupos de harén de otros murciélagos conservan el macho dominante por largos periodos de tiempo, como en *P. bastatus*, en donde el macho retiene su posición por al menos tres años (McCracken y Bradbury 1981). Los grupos de *A. jamaicensis* muestran un cambio en su estructura social más bien bajo, observado principalmente en la formación de dos nuevos grupos y en la desintegración de uno de ellos en el transcurso de los dos años de estudio.

El murciélago zapotero destina gran parte del tiempo dentro de las cuevas a descansar. Los tiempos de actividad registrados para la especie son similares a los de otras especies de murciélagos (*Myotis lucifugus*; Burnett y August 1981; *Pipistrellus subflavus*; Winchell y Kunz 1996). Durante los periodos de actividad, las visitas que se realizan entre grupos de harén del murciélago zapotero son importantes para sus miembros. Nuestros resultados muestran que las hembras realizaron con mayor frecuencia visitas que los machos pertenecientes a harenes, probablemente porque los machos pueden

incurrir en costos más elevados al alejarse de su sitio de refugio. Potencialmente, abandonar el sitio de percha puede ocasionar para un macho dominante que otro macho se introduzca en los grupos de harén, especialmente cuando las hembras se encuentran receptivas. Se ha reportado que la defensa de un grupo de harén tiene altos costos energéticos, debido a que el macho debe estar continuamente alerta y desplegando actividades de patrullaje y defensa (Balasingh *et al.* 1995). Los machos de murciélago zapotero presentan actividades de patrullaje en los grupos de harén y realizan despliegues de defensa que incluyen vocalizaciones, aleteos e inclusive interacciones agonísticas (Ortega y Arita 2000).

Para una hembra perteneciente a un harén, visitar otros grupos no significa un costo en términos reproductivos porque no intenta copular con otros machos, aún así, las hembras mostraron menos movimientos durante la época de apareamiento que en el resto del año. La reducción en el número de movimientos desplegados por las hembras en la época reproductiva se ha reportado para varias especies de murciélagos (*e.g.*, *M. lucifugus*; Humphrey 1975; *Tadarida brasiliensis*; McCracken y Gustin 1991). La explicación radica en que las hembras requieren invertir tiempo en la alimentación y cuidado de las crías, que muchas veces involucra su transportación y que, debido al rápido crecimiento de las crías, el costo de transportarlas se vuelve cada vez mayor para la madre (Fenton 1969). En nuestro sistema, una vez que las crías aprenden a volar, la frecuencia de movimientos de las hembras entre grupos se incrementa de nuevo.

El presente trabajo muestra algunos aspectos de la estructura social y la dinámica de los grupos de *A. jamaicensis* en el ambiente poligínico propiciado por el ambiente de las cuevas de Yucatán. En este capítulo, se describen algunos de los componentes que definen a los sistemas de apareamiento en pero es obvio que aún se requieren estudios más detallados para comprender en su totalidad el sistema. Queda poco claro el factor que determina por qué las hembras se agrupan en las cavidades de disolución y qué ventajas le confiere a ellas este agrupamiento. Es probable que se agrupen bajo un componente de selección de grupo en donde las crías son protegidas y criadas en conjunto. Esta es una práctica común en algunas especies de murciélagos, como *T. brasiliensis*, en donde las madres alimentan a sus crías en grandes grupos de maternidad, en donde ocasionalmen-

te pueden alimentar a más de una cría (McCracken y Gustin 1991). Otros factores que pueden promover la agrupación de las hembras pueden ser estrategias contra depredadores (August 1985) o la formación de grupos de forrajeo como los que se han reportado para otras especies (Handley *et al.* 1991; Wilkinson y Boughman 1998). En nuestro sistema, se ha demostrado con experimentos de remoción que, en los harenes con dos machos, ambos obtienen beneficios por la relación entre ellos, pues la remoción de uno de ellos afecta sensiblemente el patrón conductual del otro, con posibles costos energéticos y reproductivos (Ortega y Arita, *en prensa*). En cualquier caso, sólo a través de análisis genéticos de parentesco se podrá establecer con claridad el rol familiar en la estructura de los grupos y la contribución relativa de la selección de parentesco en la formación de grupos de harén. Una vez dilucidados estos componentes, podrá tenerse una visión más detallada de las interacciones entre los individuos involucrados en la compleja organización social de los murciélagos zapoteros.

## Agradecimientos

Agradecemos a Rodrigo Medellín y Víctor Sánchez-Cordero la invitación a participar en este libro. Rosario Franco y Jesús Maldonado hicieron valiosos comentarios al texto. El apoyo financiero fue proveído por la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) y por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT). El primer autor fue además financiado por una beca del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT 93710).

## Literatura citada

- ARCHER, J. 1988. *The behavioural biology of aggression*. Cambridge University Press, New York.
- ARITA, H.T. 1996. The conservation of cave-roosting bats in Yucatan, Mexico. *Biological Conservation* 76:177-185.
- ARITA, H.T., y J.A. VARGAS. 1995. Natural history, interspecific associations, and incidence of the cave bats of Yucatan, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 40:29-37.
- AUGUST, P. V. 1985. Acoustical properties of the distress calls of *Artibeus jamaicensis* and *Phyllostomus hastatus* (Chiroptera: Phyllostomidae). *The Southwestern Naturalist* 30:371-375.

- BALASINGH, J., J. KOILRAJ, Y T.H. KUNZ. 1995. Tent construction by the short-nosed fruit bat *Cynopterus sphinx* (Chiroptera: Pteropodidae) in southern India. *Ethology* 100:210-229.
- BOUGHMAN, J.W. 1997. Greater spear-nosed bats give group distinctive calls. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 40:61-70.
- BRADBURY, J.W., Y L. EMMONS. 1974. Social organization of some Trinidad bats. I. Emballonuridae. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 36:137-183.
- \_\_\_\_\_, Y S.L. VEHRENCAMP. 1976. Social organization and foraging in emballonurid bats. I. Field studies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1:337-381.
- BROOKE, A.P. 1987. Tent selection, roosting ecology and social organization of the tent-making bat, *Ectophylla alba* in Costa Rica. *Journal of Zoology (London)* 221:11-19.
- \_\_\_\_\_. 1997. Social organization and foraging behaviour of the fishing bat, *Noctilio leporinus* (Chiroptera: Noctilionidae). *Ethology* 103 421-436.
- BURNETT, C.D., Y P.V. AUGUST. 1981. Time and energy budgets for day roosting in a maternity colony of *Myotis lucifugus*. *Journal of Mammalogy* 62:758-766.
- CLUTTON-BROCK, T.H. 1988. Reproductive success. Pp. 472-486. In: *Reproductive Success* (T.H. Clutton-Brock, ed.). The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- \_\_\_\_\_. 1989. Mammalian mating systems. *Proceedings of the Royal Society of London B* 236:339-372.
- DWYER, P.D. 1970. Social organization of the bat *Myotis adversus*. *Science* 168:1006-1008.
- EMLÉN, S.T., Y L.W. ORING. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197:215-223.
- FENTON, M.B. 1969. The carrying of young by females of three species of bats. *Canadian Journal of Zoology* 47:158-159.
- FLEMING, T.H. 1971. *Artibeus jamaicensis*: delayed embryonic development in a Neotropical bat. *Science* 171:402-404.
- \_\_\_\_\_. 1988. *The short-tailed fruit bat*. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- \_\_\_\_\_, E.T. HOOPER, Y D.E. WILSON. 1972. Three Central American bat communities: structure, reproductive cycles, and movement patterns. *Ecology* 53:555-569.
- FLORES MARTÍNEZ, J.J. 1999. *El hábito alimentario del murciélago zapotero (Artibeus jamaicensis)* en Yucatán. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., 64 p.
- HANDLEY, C.O., JR., A.L. GARDNER, Y D.E. WILSON. 1991. Food habits. Pp. 141-146. 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.). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 511:1-173.
- HUMPHREY, S.R. 1975. Nursery roosts and community diversity of Nearctic bats. *Journal of Mammalogy* 56:321-346.
- KUNZ, T.H. 1982. Roosting ecology of bats. Pp. 1-56. In: *Ecology of bats* (T. H. Kunz, ed.). Plenum Publishing Corporation, New York.
- \_\_\_\_\_, P.V. AUGUST, Y C.D. BURNETT. 1983. Harem social organization in cave roosting *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Biotropica* 15:133-138.
- \_\_\_\_\_, Y G.F. MCCRACKEN. 1995. Tents and harems: apparent defense of foliage roost by tent-making bats. *Journal of Tropical Ecology* 11:1-17.
- \_\_\_\_\_, D.W. THOMAS, G.C. RICHARDS, C.R. TIDEMANN, E.D. PIERSON, Y P.A. RACEY. 1996. Observational techniques for bats. Pp. 105-114. In *Measuring and monitoring biological diversity* (D.E. Wilson, F.R. Cole, J.D. Nichols, R. Rudran, y M.S. Foster, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- \_\_\_\_\_, S.K. ROBSON, Y K.A. NAGY. 1998. Economics of harem maintenance in the greater spear-nosed bat, *Phyllostomus hastatus*. *Journal of Mammalogy* 79:631-642.
- MCCRACKEN, G.F., Y J.W. BRADBURY. 1977. Paternity and genetic heterogeneity in the polygynous bat, *Phyllostomus hastatus*. *Science* 198:303-306.
- \_\_\_\_\_. 1981. Social organization and kinship in the polygynous bat, *Phyllostomus hastatus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 8:11-34.
- \_\_\_\_\_, Y M.K. GUSTIN. 1991. Nursing behavior in Mexican free-tailed bat maternity colonies. *Ethology* 89:305-321.
- MORRISON, D.W. 1978. Foraging ecology and energetics of the frugivorous bat *Artibeus jamaicensis*. *Ecology* 59:716-723.
- \_\_\_\_\_. 1979. Apparent male defense of tree hollows in the fruit bat, *Artibeus jamaicensis*. *Journal of Mammalogy*, 60:11-15.
- \_\_\_\_\_, Y C.O. HANDLEY, JR. 1991. Roosting behavior. Pp. 131-163. 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.). *Smithsonian Contributions to Zoology* 511:1-173.
- ORIAN, G.H. 1969. On the evolution of mating systems in birds and mammals. *American Naturalist* 103:589-603.
- ORTEGA, J., Y H.T. ARITA. 1999. Structure and social dynamics of harem groups in *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy* 80:1173-1185.
- \_\_\_\_\_. 2000. Defensive behavior of females by dominant males of *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Ethology* 106:395-407.
- \_\_\_\_\_. *En prensa*. Subordinate males in the harem groups of *Artibeus jamaicensis*: satellites or sneaks? *Ethology*.
- O'SHEA, T.J. 1980. Roosting social organization and the annual cycle of a Kenya population of the bat *Pipistrellus nanus*. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 53:171-195.
- OSFELD, R.S. 1987. On the distinction between female defense and resource defense polygyny. *Oikos* 48:238-240.
- PARK, S.R. 1991. Development of social structure in a captive colony of the common vampire, *Desmodus rotundus*. *Ethology*, 89:335-341.
- PORTER, F.L. 1979. Social behavior in the leaf-nosed bat, *Carollia perspicillata*. I. Social organization. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 49:406-417.
- RZEDOWSKI, J. 1978. *Vegetación de México*. Editorial Limusa, México.
- STORZ, J.F., J. BALASINGH, P.T. NATHAN, K. EMMANUEL, Y T.H. KUNZ. 2000a. Dispersion and site fidelity in a tent-roosting population of the short-nosed fruit bat (*Cynopterus sphinx*) in southern India. *Journal of Tropical Ecology*. 16:117-131.

- \_\_\_\_\_, H.R. BHAT, Y T.H. KUNZ. 2000b. Social structure of a polygynous tent-making bat, *Cynopterus sphinx* (Megachiroptera). *Journal of Zoology (London)* 251:151-165.
- \_\_\_\_\_. 2001. Genetic consequences of polygyny and social structure in an Indian fruit bat, *Cynopterus sphinx*. II. Variance in male mating success and effective population size. *Evolution* 55:1224-1232.
- VEHRENCAMP, S.L., STILES, F.G., Y J.W. BRADBURY. 1977. Observations on the foraging behavior and avian prey of the Neotropical carnivorous bat *Vampyrus spectrum*. *Journal of Mammalogy* 58:469-478.
- WILKINSON, G.S. 1985. The social organization of the common vampire bat. II. Mating system, genetics, structure and relatedness. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 17:123-134.
- \_\_\_\_\_. 1987. Altruism and co-operation in bats. Pp. 299-323. *In: Recent advances in the study of bats* (M.B. Fenton, P.A. Racey, AND J.M.V. Rayner, eds.). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- \_\_\_\_\_, Y J. W. BOUGHMAN. 1998. Social calls coordinate foraging in greater spear-nosed bats. *Animal Behaviour* 55:337-350.
- WILLIAMS, C.F. 1986. Social organization of the bat *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Ethology* 71:265—282.
- WILSON, D.E., C.O. HANDLEY, JR., Y A.L. GARDNER. 1991. Reproduction on Barro Colorado Island. Pp. 43-52. *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.). *Smithsonian Contributions to Zoology* 511:1—173.
- WINCHELL, J.M., Y T.H. KUNZ. 1996. Time-activity budgets of day-roosting eastern pipistrelle bats (*Pipistrellus subflavus*). *Canadian Journal of Zoology* 74:431-441.