

# CONDUCTAS DE APAREAMIENTO Y AGRESIÓN ENTRE MACHOS EN UNA COLONIA DE *Nyctinomops* *laticaudatus* (CHIROPTERA: MOLOSSIDAE) EN MÉXICO

---

**Jorge Ortega y José L. Martínez-Rodríguez**

Laboratorio de Ictiología y Limnología, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Posgrado Químico-biológicas, Instituto Politécnico Nacional, Antiguo Casco de Sto. Tomás, Plan de Ayala esq. Prol. Carpio, D.F., 11304, México [Correspondencia: Jorge Ortega <[artibeus2@aol.com](mailto:artibeus2@aol.com)>].

**RESUMEN:** En la zona arqueológica de Uxmal, Yucatán, México, se estudiaron grupos mixtos (machos y hembras) de *Nyctinomops laticaudatus* que perchan en cavidades. Se estudió la conducta agonística intrasexual desplegada por los machos adultos; se encontró que los machos residentes desplegaban una mayor cantidad de actividades agonísticas comparadas con los machos temporales a un sitio de percha y los subadultos. La agresión fue más frecuente conforme aumentaba el número de murciélagos en el sitio de percha, y durante la época de cópula comparada con la época de no cópula. Las hembras no mostraron una preferencia sexual hacia los machos que presentaban actividad agonística. Conducta de guardia también fue observada por parte de los machos hacia las hembras. Los rechazos por parte de las hembras fueron comunes antes de la ovulación, pero raros durante el período de ovulación. La tasa de cópula fue similar para todos los machos.

**ABSTRACT: Breeding and aggressive behavior among males in a colony of *Nyctinomops laticaudatus* (Chiroptera: Molossidae) in Mexico.** In the archeological site of Uxmal, Yucatan, Mexico, *Nyctinomops laticaudatus* roosts in mix groups (males and females) of bats. We studied intrasexual male aggression in relation with the position of the bats in the groups; permanent males had the higher number of aggressive behaviours toward temporary and subadult males. Aggressive behaviour was more common when bats were further packed on the roosting site, and was significant higher during the breeding season compared with the non-breeding season. Females do not have a sexual preference correlated with the agonistic behaviour displayed by the males. Mate guarding was observed a few days before female acceded to copulate. Rejections by females were more common during the guarding period than during the receptive period. Copulation rate was similar for resident and temporary males.

**Palabras clave.** Adultos. Cópula. No cópula. Subadultos. Uxmal.

**Key words.** Adults. Copulation. Non-copulation. Subadults. Uxmal.

## INTRODUCCIÓN

La agresión entre machos es una conducta común en los sistemas sociales de mamíferos, que depende especialmente de la disponibilidad de las hembras y de su distribución (Clutton-Brock, 1989). Los murciélagos, en particular, exhiben una gran variedad de sistemas de apareamiento que van desde la monogamia hasta la poliginia, en donde el control por las hembras es muy variado (Bradbury, 1977; Kunz et al., 1983; McCracken y Wilkinson, 2000; Ortega y Arita, 2002). En un sistema de apareamiento poligínico típico, los machos dominantes monopolizan a las hembras durante una temporada reproductiva (Ortega y Arita, 2000; Kerth, 2008), pero el monopolizar a las hembras en un ambiente donde se tiene más de una pareja en época reproductiva no es redituable en cuestiones de demanda energética (Kerth, 2008). El método como algunos machos alcanzan éxito de cópulas en sistemas de apareamiento poligínico ha sido relativamente bien estudiado (Kunz et al., 1983; Ortega y Arita, 2000; Muñoz-Romo et al., 2008); sin embargo, al comparar este fenómeno en sistemas de tipo promiscuo, la literatura es escasa al respecto. Los encuentros entre machos adultos están frecuentemente relacionados con la distribución espacial de las hembras, y la finalidad última es la de realizar el mayor número de cópulas posibles. Cuando los machos adultos logran monopolizar a las hembras esto se debe primordialmente a que presentan actividades agonísticas muy competitivas (Ralls, 1977; Ortega y Arita, 2000; Kerth, 2008), las cuales se traducen en una tendencia sesgada hacia este tipo de machos en cuestiones de paternidad de las crías (McCracken y Bradbury, 1981; Storz et al., 2001; Heckel y von Helversen, 2002; Ortega et al., 2003; Wilkinson y McCracken, 2003).

La frecuencia de agresiones por parte de los machos se puede correlacionar con el número de hembras receptoras en el sistema y la distribución espacial de éstas. Las hembras con actividad sexual del tipo monoéstrico son monopolizadas durante un corto periodo de tiempo al año (e.g. *Phyllostomus hastatus*—McCracken y Bradbury, 1981; *Artibeus jamaicensis*—Or-

tega y Arita, 2000; *Cynopterus sphinx*—Storz et al., 2001), mientras que las hembras con patrones sexuales de tipo poliéstrico son usualmente menos defendibles y el sistema de apareamiento es menos selectivo en cuanto a pareja (e.g. *Desmodus rotundus*—Wilkinson, 1985; *Myotis lucifugus*—Wai-Ping y Fenton, 1988). Existe entonces una correlación entre la frecuencia de agresividad por parte de los machos con la disponibilidad sexual por parte de las hembras. En sistemas de apareamiento poligínicos, los machos presentan competencias directas para poder monopolizar a las hembras receptoras (Clutton-Brock, 1989; Ortega y Maldonado, 2006), mientras que en sistemas de apareamiento promiscuos, las hembras no se congregan en territorios y pueden llegar a presentar diferentes compañeros sexuales durante el año, sin que afecte la forma de defensa o monopolización por los machos (McCracken y Wilkinson, 2000; Popa-Lisseanu et al., 2008).

La distribución espacial y sistema de apareamiento de *Nyctinomops laticaudatus* ha sido descrita como un sistema social del tipo promiscuo para las colonias de las ruinas mayas de Uxmal, con arreglos sexuales mixtos de individuos adultos en pequeños agrupamientos no mayores a los 40 individuos (Ortega et al., en prensa). Los sistemas de apareamiento del tipo promiscuo son muy comunes en los murciélagos de la familia Molossidae (e.g. *Tadarida brasiliensis*—McCracken y Gustin, 1991; Keeley y Keeley, 2004; *Mops condylurus*—Bouchard, 2001; *Mormopterus planiceps*—Kruttsch y Crichton, 2005; *Molossus pretiosus*—Nogueira et al., 2008), y la membrecía está limitada por el tamaño del espacio físico más que por una competencia directa por el mismo (Russo et al., 2005). Los miembros de los grupos de *N. laticaudatus* de Uxmal han sido clasificados como residentes permanentes o temporales de una cavidad (Ortega et al., en prensa). Para los individuos que son temporales, los movimientos entre los diferentes sitios de percha pueden ser una estrategia que permita diagnosticar el estatus receptor de las hembras y así poder ganar algunas cópulas. Esta acción provoca en algunas ocasiones encuentros agonísticos directos entre los machos residentes con los

machos temporales. Una forma en que los machos puedan saber la receptividad de las hembras es mediante el olfateo (Bouchard, 2001; Keeley y Keeley, 2004; Nielsen et al., 2006). La actividad de olfateo ha sido observada para esta especie, especialmente cuando un individuo temporal se acerca a un nuevo sitio de percha (Ortega et al., en prensa).

Por otro lado, las hembras *N. laticaudatus* son estacionalmente monoéstricas y esto influye en el sistema de apareamiento en Uxmal. Sin embargo, a la fecha no se ha reportado una estructura social basada en la disposición espacial de algún sexo en particular (Ortega et al., en prensa). El hecho de que una hembra se encuentre ovulando, puede promover los encuentros agonísticos entre los machos y, potencialmente, que la frecuencia de machos temporales en los grupos se incremente. En este caso, si los machos reconocen la actividad sexual de las hembras, se esperaría que se incrementaran las conductas de defensa y obtención de hembras (e.g. agonísticas, visitas, guardias, etc.), y estas conductas podrían ser comparadas en cantidad cuando las hembras no se encuentran receptivas sexualmente.

En nuestro estudio registramos las actividades agonísticas por parte de machos adultos y sus tácticas para lograr el acceso a las hembras en un sistema de apareamiento del tipo promiscuo para *Nyctinomops laticaudatus*. Para ello se han planteado diferentes hipótesis: 1) los machos de *N. laticaudatus* defenderán a las hembras contra otros posibles competidores (machos adultos y subadultos); para probarlo se describirán los patrones de agresión desplegados por los machos y se puntualizará hacia quién van dirigidos mayormente; 2) la defensa agonística será más evidente cuando la mayoría de las hembras se encuentren receptivas comparado con temporadas en donde las hembras no son receptivas; para probarlo compararemos las frecuencias agonísticas presentadas en temporadas diferenciadas (reproductiva versus no reproductiva); 3) los machos tendrán actividades conductuales particulares cuando las hembras se encuentren receptivas, para probarlo se describirán las tácticas realizadas por los machos cuando se aproximan a las hembras receptivas y se registrará la frecuencia

de estas actividades en las dos temporadas mencionadas con anterioridad; 4) la última hipótesis considera que las hembras pueden diferenciar entre los diferentes machos como compañeros sexuales, por lo cual vamos a medir características físicas de los machos que fueron elegidos como compañeros sexuales y compararlos con aquellos que no tuvieron éxito de cópula. Muchas de las medidas tomadas en este trabajo ayudarán a entender el sistema de apareamiento promiscuo de la especie, con un especial énfasis en cómo los machos manejan la situación durante la época de reproducción.

## MATERIALES Y METODOS

### Área de estudio

Los datos fueron tomados en cuatro periodos diferentes que fueron entre abril del 2006 y agosto de 2007. El sitio de estudio es la zona arqueológica de Uxmal, Yucatán, México (20° 21' N, 89° 46' O). Los murciélagos están localizados en el interior de uno de los edificios del complejo arqueológico (El Palacio del Gobernador), donde el sitio de percha de los animales son cavidades que se encuentran distribuidas a los largo de todo el recinto, en la parte superior de las paredes y en grandes cantidades dentro de las seis cámaras que componen el edificio (Malaga y Villa-R., 1956). Las condiciones de las cavidades son de semipenumbra, con temperaturas constantes de 28 °C, y humedad relativa mayor al 80%. La dimensión de cada cavidad es de aproximadamente 30 x 30 cm (largo x ancho) con una profundidad de 70 cm. En cada cavidad se han reportado grupos de hasta 40 individuos en proporciones sexuales mixtas, con un rango de individuos de 23 a 40 (Ortega et al., en prensa).

### Metodología

Los machos fueron marcados con una combinación única de anillos de colores (Avinet, Inc., Dryden, NY; XB tamaño/4.0 mm de diámetro) que permitió la identificación individual (antebrazo derecho para el sexo/cavidad, antebrazo izquierdo para el código individual). Los subadultos, fueron clasificados por la osificación incompleta de la epífisis de los huesos largos de las alas, además fueron dejados sin anillos para no lastimarlos. En cada cavidad, los machos fueron clasificados como residentes si durante el 80% de observación seguían siendo miembros de esa cavidad; o como temporales si habían migrado de otra cavidad o grupo. Los machos temporales, usual-

mente pertenecían a otra cavidad como residentes, pero durante nuestro periodo de observación habían abandonado su cavidad original y se encontraban dentro de la cavidad bajo observación.

La temporada reproductiva para las hembras de *N. laticaudatus* en la península de Yucatán coincide con la época de lluvias (Jones et al., 1973; Avila-Flores et al., 2002). La reproducción y la preñez ocurren desde principios de abril y hasta finales de junio, pero la ovulación ocurre generalmente dos o tres semanas antes de la temporada de lluvias (abril-mayo; Silva Taboada, 1979). Después de la ovulación, las hembras se vuelven menos receptivas a estar en cercano contacto con los machos. Las hembras adultas fueron reconocidas porque se les colocó un código de anillos en los antebrazos (antebrazo izquierdo para el sexo/cavidad, antebrazo derecho para el código).

Durante cuatro periodos de observación (15 días x periodo, abril 2006/ octubre 2006/ abril 2007/ agosto 2007), dos observadores se colocaron durante dos horas por cavidad para realizar observaciones conductuales, utilizando una luz difusa y no directa hacia los animales. Para identificar a los machos en las cavidades, se contabilizaba cada día la cantidad de machos presentes en las cavidades y se correlacionaba con su tiempo de permanencia. Las interacciones agonísticas o de dominancia entre las tres clases de machos (residentes, temporales y subadultos), fueron tomadas siguiendo el protocolo de De Waal (1987). Las interacciones que no eran muy evidentes fueron excluidas de los análisis, como por ejemplo ataques no claros o respuestas del agredido no muy contundente. Se establecieron dos protocolos de observación: uno para las conductas de ataque-defensa, y otro para las conductas de cópula. Para realizar comparaciones en las observaciones entre los diferentes machos, éstos se clasificaron jerárquicamente de acuerdo al número de interacciones agonísticas desplegadas. Al finalizar este análisis se tenía una lista que incluía desde los machos con mayor número de despliegues agonísticos hasta el de menor número de encuentros agonísticos. El tiempo total que le tomó al competidor en salir de la pelea fue sumado para cada una de las veces que ocurría y dividido por el tiempo total de observación para obtener un promedio de la interacción agonística por tiempo/por competidor. Pruebas pareadas de *t*-Student fueron utilizadas para comparar el porcentaje de agresión normalizada hecha por cada uno de los machos contendientes. La tasa de agresión de todas las observaciones hechas en todas las cavidades fue analizada durante los cuatro periodos para comparar

las frecuencias, sobre todo considerando las épocas reproductivas con las no reproductivas. Además se realizaron análisis de varianza para comparar las tasas de agresión y de huida de los machos.

La conducta de apareamiento fue considerada cuando se observaba una cópula entre una hembra de una cavidad local y cualquiera de los machos. La identidad de los participantes era tomada para posteriormente analizarla en frecuencias. Se consideró un éxito de apareamiento cuando la hembra no rechazaba al macho y ocurría una cópula completa. Las hembras de cada cavidad en observación fueron seguidas durante los dos periodos de reproducción, reportando la conducta de acercamiento por parte de los machos, el número de rechazos y el número de cópulas.

## RESULTADOS

Se siguieron en total 23 grupos localizados en 23 cavidades diferentes; aunque se observó que 66 cavidades estaban ocupadas, no se pudieron seguir todas debido al limitado número de anillos disponibles. En total se marcaron 73 machos adultos, 24 machos subadultos y 51 hembras. Los grupos permanecieron ocupando las cavidades durante todo el periodo de observación. El número de machos residentes observado fue de 42, y fue muy variable por cavidad observada (media-desvío estándar [DS]= $8 \pm 1.7$ ). El número de machos temporales registrados por cavidad fue de 31 (media-DS= $12 \pm 3.5$ ; **Fig. 1**).

### Conducta agonística

Se registraron 79 conductas agonísticas entre los machos residentes, temporales y en algunas ocasiones con los subadultos. Los residentes tuvieron el más alto número de interacciones agonísticas comparado con los otros dos tipos de machos (ANOVA de una vía,  $P=0.033$ ,  $F=5.29$ ; **Fig. 2**). La conducta de fuga durante cualquier encuentro agonístico fue más común en los machos subadultos que en los temporales (media $\pm$ ES, subadultos [ $n=24$ ] = $7.92 \pm 0.29$ , machos temporales = $2.41 \pm 1.33$ ,  $t=4.93$ ,  $P=0.001$ ). En 11 casos los machos subadultos escapaban de un encuentro directo con el macho residente, mientras que los machos temporales eran más propensos a pelear con los residentes, y en seis ocasiones registramos

que el macho atacado ignoraba completamente la agresión. Se observó que los machos subadultos empezaron la agresión en siete de los encuentros observados, pero la mayoría de las veces realizaban huidas de las cavidades al momento de una agresión. Agresiones dirigidas hacia las hembras adultas o subadultas no fueron observadas en ninguna cavidad.

La conducta agonística se registró con mayor frecuencia cuando los animales estaban en mayor contacto en la cavidad. En algunos días de observación, los murciélagos tendían a agruparse en mayor número. Se observó una correlación positiva entre el número de machos por cavidad y la cantidad de conductas agonísticas (Correlación de Spearman,  $r=0.67$ ;  $P<0.05$ ). La distancia promedio ( $\pm$ ES) entre individuos fue de  $10.0\pm 1.5$  cm aproximadamente en días donde los individuos no estaban muy compactos.

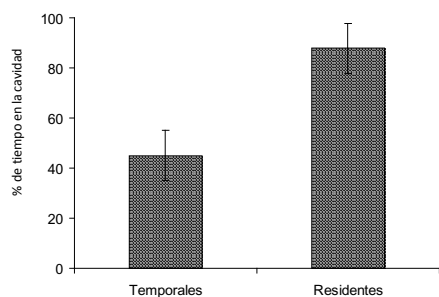
La frecuencia de las conductas agonísticas fue diferente durante la época reproductiva comparada con la época no reproductiva (47 agresiones durante la época reproductiva (encuentros/mes)  $\pm 0.54$  SE, 24 agresiones durante la época no reproductiva (encuentros/mes)  $\pm 0.29$  SE,  $t=6.52$ ,  $df=25$ ,  $P=0.001$ ). Del total de las interacciones agonísticas, el 72% ocurrieron durante la época de apareamiento y el 28% restante se registró durante la época de no apareamiento. Las hembras aceptaban de igual forma a cualquier macho sin importar si eran o no los más agresivos (Wilcoxon test:

$T=-0.17$ ,  $P=0.29$ , media de las cópulas para machos más agresivos ( $n=18$  cópula/temporada)  $\pm SE=3.2\pm 0.52$ ; media de las cópulas para machos menos agresivos ( $n=16$  cópula/temporada)  $\pm SE=2.9\pm 0.31$ ).

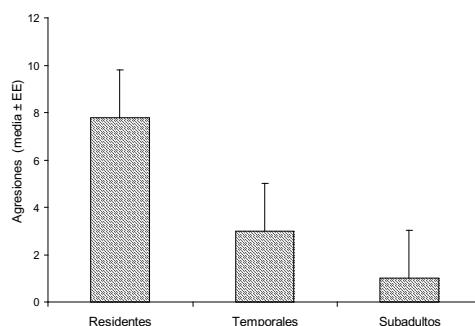
### Conducta de apareamiento

Se observaron 34 cópulas en el 86% de las observaciones; los machos que pretendían a las hembras comenzaban el ritual haciendo círculos alrededor de las hembras. Después de esta actividad, los machos olfateaban a las hembras y frotaban la espalda de las mismas con las glándulas del cuello. En 23% de las observaciones las hembras rechazaban al macho y se separaban de él; mientras que el 77% de los machos eran aceptados por las hembras y la cópula tenía lugar.

La conducta de resguardo consistió en pasar el mayor tiempo posible con la pareja potencial, ya sea siguiendo a la hembra o aproximándose a cada momento. Esta conducta fue desplegada por machos adultos y subadultos con una media de periodo de resguardo de  $1.17\pm 0.30$  horas. Existe una diferencia en las frecuencias de conducta de resguardo presentada por los machos temporales, subadultos y los machos residentes (ANOVA de una vía,  $P=0.041$ ,  $F=7.62$ ). Los machos temporales y residentes presentaban una conducta de resguardo de la hembra 3.7 más frecuente que los machos subadultos, y el intento de cópula también fue más frecuente. Los machos que desplegaron un mayor número



**Fig. 1.** Media  $\pm$  desvío estándar del número de machos clasificados como residentes y temporales de acuerdo al tiempo que pasan dentro de la cavidad de observación.



**Fig. 2.** Conductas agonísticas desplegadas por las tres categorías de machos (residentes, temporales y subadultos). Valores se muestran como media  $\pm$  error estándar.



de conductas agonísticas no correlacionaron con una mayor actividad de resguardo de la hembra, comparados con los machos de poca actividad agonística (media $\pm$ SE resguardo/machos más agresivos (n=42)=3.7 $\pm$ 0.75, guardia/machos poco agresivos (n=31)=3.4 $\pm$ 0.28, t=4.27, df=32, P=1.23). Uno o dos días antes de que las hembras estuvieran completamente receptivas, el macho intentaba tener actividad de guardia, pero las hembras huían del sitio de percha, mientras que cuando las hembras parecían completamente receptivas, permanecían al lado del macho (media $\pm$ SE huida/periodo de guardia =7.13 $\pm$ 1.23; huida/periodo de recepción =3.18 $\pm$ 0.79, t=7.4, df=18, P=0.04). Los machos subadultos intentaron tener actividad de guardia de las hembras, pero éstas usualmente los rechazaban. Ninguno de los machos subadultos fue observado en cópula.

La conducta de apareamiento usualmente tomaba lugar dentro de la cavidad, observándose que los machos residentes intentaban copular primero que los machos temporales. Sin embargo, una comparación pareada del número de cópulas observadas por los dos tipos de machos no muestra una diferencia significativa (Wilcoxon test: T=35, n=19, P=0.42). Se encontró que los machos que copulaban primero con una hembra receptiva no necesariamente eran los machos que habían desplegado el mayor número de encuentros agonísticos (Wilcoxon test: T=-0.39, P=0.63, machos más agresivos [n=18 cópulas/machos agresivos] $\pm$ SE=2.45 $\pm$ 0.62; machos poco agresivos [n=16 cópulas/machos poco agresivos] $\pm$ SE=3.7 $\pm$ 0.21). En algunos casos se pudo observar más de una hembra receptiva por cavidad y de igual forma se pudo observar que tanto machos residentes como temporales copulaban en la misma cavidad al mismo tiempo. Al momento de la cópula ningún macho trato de separar a la pareja, y de igual forma las hembras permanecía en la cavidad una vez que la cópula terminaba.

El número de hembras presentes en la cavidad no cambio significativamente durante las épocas reproductiva y no reproductiva (media $\pm$ SE=43 $\pm$ 2.48 hembras en la época reproductiva; media $\pm$ SE=45 $\pm$ 1.19 hembras en la época no reproductiva; Wilcoxon test:

T=-0.19, P=0.39). El tiempo que pasan los machos (residentes y temporales) cerca de las hembras sí varió durante la época reproductiva con respecto de la época no reproductiva (34 $\pm$ 2.30 SE, machos cerca de las hembras en época reproductiva; 7 machos cerca de las hembras durante la época no reproductiva $\pm$ 1.62 SE, t=3.19, df=42, P=0.034). Dentro de las cavidades se observaron grupos mixtos de individuos durante ambas temporadas, sin que se mostrara una estructura social particular (Ortega et al., en prensa), pero se observaron más parejas durante una época del año, aunque este evento no pudo ser bien registrado.

## DISCUSION

La conducta agonística ha sido estudiada en murciélagos con sistemas de apareamiento poliginico, pero en sistemas promiscuos rara vez se ha reportado. El tipo de agresión desplegada por los machos de *N. laticaudatus* es similar a la presentada por otros murciélagos (*Carollia perspicillata*—Porter, 1978; *Phyllostomus hastatus*—McCracken y Bradbury, 1981; *Artibeus jamaicensis*—Ortega y Arita, 2000). La agresión consistió típicamente en vocalizaciones, aleteos con los antebrazos, los cuales son conductas típicas de conducta de defensa.

La agresión observada en este estudio varió en intensidad y frecuencia entre machos. De acuerdo con nuestra hipótesis, los machos adultos y subadultos presentaron distintas frecuencias de despliegues agonísticos. Los machos residentes fueron más agresivos que los temporales y que los subadultos. Interacciones agonísticas entre machos residentes fue rara vez observada, y la mayoría de los encuentros eran entre individuos que arribaban al sitio de percha y los residentes. No observamos que al momento de cambiar una hembra de sitio de percha fuera detenida por alguno de los machos, lo cual indica que éstos solo tienen despliegues agonísticos dirigidos hacia otros posibles competidores. Los cambios de residencia entre sitios de percha ha sido reportado en un estudio previo (Ortega et al., en prensa). Por el contrario en sistemas de apareamiento de tipo poliginico, los machos protegen directamente a hembras receptivas, y en ocasiones

tratan de reclutarlas en sus propios territorios (Porter, 1979; Ortega y Arita, 2002); en este sistema de tipo promiscuo estas actividades no fueron observadas. Las agresiones dirigidas hacia hembras adultas no fueron observadas, ni tampoco conducta de reclutamiento por parte de los machos, por lo que potencialmente una paternidad sesgada hacia algunos machos puede ser poco probable (Nunn, 1999; Wolff y MacDonald, 2004).

Los individuos residentes en las cavidades no mostraron fidelidad al sitio de percha y tampoco inspeccionaron a los murciélagos que cambiaban de un sitio a otro. La fidelidad al sitio de percha es acorde con un sistema de defensa de territorio o de hembras, pero esto no se encontró en nuestro sistema descrito. Una alta fidelidad a sitios de percha es común en machos defendiendo territorios o grupos de hembras (Ortega y Arita, 2000; Muñoz-Romo et al., 2008), pero la falta de fidelidad a un sitio o grupo se debe posiblemente al sistema de apareamiento de tipo promiscuo. Las hembras en sistemas de apareamiento promiscuos cambian de sitios de percha continuamente sin guardar fidelidad a un lugar, y en muchos casos abandonan el sitio de forma permanente (Bradbury y Emmons, 1974; Brooke, 1997; Metheny et al., 2008). Las inspecciones de individuos que llegan y salen del sitio de percha es frecuente en sistemas territoriales de tipo poligínico (Porter, 1978; Park, 1991; Ortega y Arita, 2000), pero esta actividad nunca fue registrada en las cavidades de percha de *N. laticaudatus*, debido principalmente a que los movimientos de los murciélagos fue muy frecuente.

Los machos residentes desplegaron una gran cantidad de actividades agonísticas durante la época de apareamiento. Nuestros resultados prueban que los machos fueron muy activos durante las épocas de reproducción por lo que el estado reproductivo de las hembras influye en el comportamiento de los machos. Los machos de *N. laticaudatus* desplegaron un mayor número de actividades durante los dos picos de observación de época reproductiva. En muchas especies de murciélagos, los machos defienden de forma muy activa a las hembras receptivas durante cortos periodos de

tiempo (e. g. *C. perspicillata*—Porter, 1978; *P. hastatus*—McCracken y Bradbury, 1981; *A. jamaicensis*—Ortega et al., 2003). Sin embargo, estudios genéticos de paternidad han demostrado la efectividad de la defensa de las hembras, y en muchos casos han evidenciado actividades alternas desplegadas por machos que no tienen acceso directo a las hembras (Porter y McCracken, 1983; Ortega et al., 2003; Dechmann et al., 2005).

La teoría de defensa de las hembras predice que los machos más agresivos tienden a lograr el mayor número de cópulas. Nuestra hipótesis postula que se podría observar algún sesgo en las cópulas registradas por parte de los machos. Los machos de *N. laticaudatus* no muestran un control total de las hembras, y la reproducción es compartida entre machos de diferentes sitios de percha, llegándose a registrar más de una cópula en la misma cavidad. Es necesario realizar análisis de paternidad para poder determinar el alcance del éxito reproductivo de los machos en las diferentes cavidades.

Los machos de murciélagos que perchan en grupos múltiples pueden obtener la paternidad de las crías mediante el uso de diversas tácticas (e.g. competencia directa, coerción, coaliciones, etc.; Clutton Brock, 1989). Los resultados de nuestra hipótesis confirman que los machos intentan acercarse a las hembras para obtener cópulas, pero no se observaron diversas actividades para acercarse a las hembras. En nuestras observaciones únicamente pudimos registrar encuentros directos entre machos; en *Tadarida brasiliensis* se han reportado conductas pre-copulatorias como vocalizaciones, marcaje de territorio, etc., cosa que en nuestro sistema no fue reportado (French y Lollar, 1998). Para el caso de *A. jamaicensis* (Phyllostomidae) se han registrado coaliciones entre machos para poder obtener la mayoría de las cópulas de un grupo de harén (Ortega y Arita, 2002). Sin embargo, esta actividad no fue reportada en nuestro sistema, al igual que no se registró una actividad de persecución directa por parte de los machos hacia las hembras.

La conducta de guardia fue observada tanto por machos residentes como machos temporales. Durante el periodo de pre-ovulación, las hembras tienden a evitar el contacto directo

con los machos y usualmente huyen del sitio. El rechazo por parte de las hembras hacia los machos subadultos ha sido ampliamente reportado en otras sociedades de mamíferos, pero esta actividad es reportada por primera vez en una sociedad de murciélagos (Parker, 1974; Ahnesjö et al., 1992; Eberle y Kappeler, 2004).

## CONCLUSIONES

Nuestros resultados muestran que *N. laticaudatus* en la zona arqueológica de Uxmal muestra un sistema de apareamiento de tipo promiscuo. Los machos despliegan actividades conductuales del tipo agonístico, y es más frecuente cuando las hembras se encuentran receptivas. Las agresiones de los machos están completamente dirigidas hacia posibles competidores, pero al parecer no hay un sesgo por algún tipo de macho para apoderarse de las hembras. Los machos subadultos también son agredidos, pero usualmente no participan en los combates directos. Nuestros resultados apoyan la hipótesis de que el sistema de apareamiento es de tipo promiscuo con un arreglo sexual mixto de individuos en una misma cavidad. Son necesarios más estudios para identificar el rol de los individuos en cada sitio de percha y estudios genéticos para clarificar el éxito reproductivo de los individuos.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos el trabajo de campo y de laboratorio prestado por R. Cruz, E. Vázquez, S. Castañeda-Rico, D. Navarrete, B. Hernández, G. Rodríguez-Tapia, F. Villalobos, A. Rizo-Aguilar, J. A. Guerrero, y G. Castellanos. Se trabajó en la zona arqueológica de Uxmal bajo la supervisión del Centro INAH Yucatán, con el consenso de M. F. Sodi Miranda y Arq. José Huchim. Agradecemos a dos revisores anónimos que apoyaron con comentarios el manuscrito.

## LITERATURA CITADA

AHNESJÖ I, A VINCENT, R ALATALO, W HALLIDAYT y WJ SUTHERLAND. 1992. The role of females in influencing mating patterns. *Behavioral Ecology* 4:187-189.

AVILA-FLORES R, JJ FLORES-MARTÍNEZ y J. ORTEGA. 2002. *Nyctinomops laticaudatus*. *Mammalian Species* 697:1-6.

BOUCHARD S. 2001. Sex discrimination and roostmate recognition by olfactory cues in the African bats, *Mops condylurus* and *Chaerephon pumilus* (Chiroptera: Molossidae). *Journal of Zoology* 254:109-117.

BRADBURY JW. 1977. Social organization and communication. Pp. 1-72, *en*: *Biology of Bats*, Volume III (WA Wimsatt, ed.). Academic Press, New York.

BRADBURY JW y L. EMMONS. 1974. Social organization of some Trinidad bats. I. Emballonuridae. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 36:137-183.

BROOKE AP. 1997. Social organization and foraging behaviour of the fishing bat, *Noctilio leporinus* (Chiroptera: Noctilionidae). *Ethology* 103:421-436.

CLUTTON-BROCK TH. 1989. Mammalian mating systems. *Proceedings of the Royal Society London B Biological Sciences* 236:339-372.

DE WAAL F. 1987. Dynamics of social relationships. Pp. 112-116, *en*: *Primate social relationships* (RA Hinde, ed.). Blackwell, Oxford.

DECHMANN DKK, EKV KALKO, B KÖNIG y G KERTH. 2005. Mating system of a Neotropical roost making bat: the white-throated round-eared bat, *Lophostoma silvicolum*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 58:316-325.

EBERLE M y PM KAPPELER. 2004. Selected polyandry: female choice and inter-sexual conflict in a small nocturnal solitary primate (*Microcebus murinus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 57:91-100.

FRENCH B y A LOLLAR. 1998. Observations on the reproductive behavior of captive *Tadarida brasiliensis mexicana* (Chiroptera: Molossidae). *The Southwestern Naturalist* 43:484-490.

HECKEL G y O VON HELVERSEN. 2002. Male tactics and reproductive success in the harem polygynous bat *Saccopteryx bilineata*. *Behavioral Ecology* 13:750-756.

JONES JK JR., JD SMITH y HH GENOWAYS. 1973. Annotated checklist of mammals of the Yucatan Peninsula, Mexico. I Chiroptera. *Occasional Papers of the Museum Texas Tech University* 13:1-31.

KEELEY ATH y BW KEELEY. 2004. The mating system of *Tadarida brasiliensis* (Chiroptera: Molossidae) in a large highway bridge colony. *Journal of Mammalogy* 85:113-119.

KERTH G. 2008. Causes and consequences of sociability on bats. *Bioscience* 58:737-746.

KRUTZSCH PH y EG CRICHTON. 2005. Reproductive biology of the male little mastiff bat, *Mormopterus planiceps* (Chiroptera: Molossidae), in Southeast Australia. *American Journal of Anatomy* 178:352-368.

KUNZ TH, PV AUGUST y CD BURNETT. 1983. Harem social organization in cave roosting *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Biotropica* 15:133-138.

MALAGA A y B VILLA-R. 1956. Algunas notas acerca de la distribución de los murciélagos de América del Norte relacionados con el problema de la rabia. *Anales Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* 27:529-569.

MCCRACKEN GF y GS WILKINSON. 2000. Bat mating systems. Pp. 321-362, *en*: *Reproductive biology of bats* (EG Crichton y PH Krutzsch, eds.). Academic Press, London.

MCCRACKEN GF y JB BRADBURY. 1981. Social organization and kinship in the polygynous bat, *Phyllostomus hastatus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 8:11-34.



- MCCRACKEN GF y MK GUSTIN. 1991. Nursing behaviour in Mexican free-tailed bat maternity colonies. *Ethology* 89:305-321.
- METHENY JD, MC KALKOUNIS-RUEPELL, CKR WILLIS, KA KOLAR y MR BRIGHAM. 2008. Genetic relationships between roost-mates in a fission-fusion society of tree-roosting big brown bats (*Eptesicus fuscus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62:1043-1051.
- MUÑOZ-ROMO M, EA HERRERA y TH KUNZ. 2008. Roosting behaviour and group stability of the big fruit-eating bat *Artibeus lituratus* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Mammalian Biology* 73:214-221.
- NIELSEN LT, DK EATON, DW WRIGHT y B SCHMIDT-FRENCH. 2006. Characteristic odors of *Tadarida brasiliensis mexicana* Chiroptera: Molossidae. *Journal of Cave and Karst Studies* 68:27-31.
- NOGUERIA MR, A POL, LR MONTEIRO y AL PERACCHI. 2008. First record of Miller's mastiff bat, *Molossus pretiosus* (Mammalia: Chiroptera), from the Brazilian Caatinga. *Chiroptera Neotropical* 14:346-353.
- NUNN CL. 1999. The evolution of exaggerated sexual swelling in primates and the graded-signal hypothesis. *Animal Behaviour* 58:229-246.
- ORTEGA J y HT ARITA. 2000. Defence of females by dominant males of *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Ethology* 106:395-407.
- ORTEGA J y HT ARITA. 2002. Subordinate males in harem groups of Jamaican fruit-eating bats (*Artibeus jamaicensis*): satellites or sneaks? *Ethology* 108:1077-1091.
- ORTEGA J y JE MALDONADO. 2006. Female interactions in harem groups of *Artibeus jamaicensis*. *Acta Chiropterologica* 8:485-495.
- ORTEGA J, JE MALDONADO, GS WILKINSON, HT ARITA y RC FLEISCHER. 2003. Male dominance, paternity, and relatedness in the Jamaican fruit-eating bat (*Artibeus jamaicensis*). *Molecular Ecology* 12:2409-2415.
- ORTEGA J, B HERNÁNDEZ-CHÁVEZ, A RIZO-AGUILAR y JA GUERRERO. En prensa. Estructura espacial y composición temporal en una colonia de *Nyctinomops laticadatus* (Chiroptera: Molossidae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*
- PARK SR. 1991. Development of social structure in a captive colony of the common vampire, *Desmodus rotundus*. *Ethology* 89:335-341.
- PARKER GA. 1974. Courtship persistence and female-guarding as male time investment strategies. *Behaviour* 48:157-184.
- POPA-LISSEANU AG, O BONTADINA F, MORA y C IBÁÑEZ. 2008. Highly structured fission-fusion societies in an aerial-hawking, carnivorous bat. *Animal Behaviour* 75:471-482.
- PORTER FL. 1978. Roosting patterns and social behaviour in captive *Carollia perspicillata*. *Journal of Mammalogy* 59:627-630.
- PORTER FL. 1979. Social behaviour in the leaf-nosed bat, *Carollia perspicillata*. I. Social organization. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 49:406-417.
- PORTER FL y GF MCCRACKEN. 1983. Social behaviour and allozyme variation in a captive colony of *Carollia perspicillata*. *Journal of Mammalogy* 64:295-298.
- RALLS K. 1977. Sexual dimorphism in mammals: avian models and unanswered questions. *American Naturalist* 111:917-938.
- RUSSO D, L CISTRONE y G JONES. 2005. Spatial and temporal patterns of roost use by tree-dwelling barbastelle bats *Barbastella barbastellus*. *Ecography* 28:769-776.
- SILVA TABOADA G. 1979. Los murciélagos de Cuba. Editorial Academia.
- STORZ JF, HR BHAT y TH KUNZ. 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.
- WAI-PING B y MB FENTON. 1988. Nonselective mating in little brown bats (*Myotis lucifugus*). *Journal of Mammalogy* 69:641-645.
- WILKINSON GS. 1985. The social organization of the common vampire bat. II. Mating system, genetics, structure and relatedness. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 17:123-134.
- WILKINSON GS y GF MCCRACKEN. 2003. Bats and balls: sexual selection and sperm competition in the Chiroptera. Pp. 128-155, en: *Bat ecology* (TH Kunz y MB Fenton, eds.). University of Chicago Press, Chicago.
- WOLFF JO y DW MACDONALD. 2004. Promiscuous females protect their offspring. *Trends Ecology & Evolution* 19:127-134.