

ACTIVIDAD REPRODUCTIVA EN ESPECIES DE LOS GÉNEROS
Carollia y *Sturnira* (CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE)
EN LA SERRANÍA DE LOS YARIGÜES

JESSICA TATIANA CALDERÓN-PATIÑO

UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA
BUCARAMANGA

2014

ACTIVIDAD REPRODUCTIVA EN ESPECIES DE LOS GÉNEROS
Carollia y *Sturnira* (CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE)
EN LA SERRANÍA DE LOS YARIGUÍES

JESSICA TATIANA CALDERÓN-PATIÑO

Informe Pasantía de Investigación para optar al título de Bióloga

TUTORES

Martha Patricia Ramírez Pinilla

PhD Ciencias Biológicas

Víctor Hugo Serrano Cardozo

PhD Ciencias Biológicas

UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER

FACULTAD DE CIENCIAS

ESCUELA DE BIOLOGÍA

BUCARAMANGA

2014

AGRADECIMIENTOS

A mi familia por brindarme el apoyo necesario para salir adelante en cada situación.

A mis compañeros de carrera por el conocimiento y la amistad forjados durante nuestro periodo de estudio.

A Catalina y Oscar por su apoyo y acompañamiento durante este proceso.

A Julián, Sindy y Andrés por regalarme tanto conocimiento como acompañamiento en campo.

A mis profesores, especialmente a Martha Patricia y Víctor Hugo, por forjar en mí el espíritu de investigación y dedicación necesarias en mi vida profesional.

A la familia Ramírez y a don Luis en la Serranía porque sin su valiosa colaboración este trabajo no sería posible.

CONTENIDO

	Pág.
INTRODUCCIÓN	12
1. MARCO TEÓRICO	14
2. OBJETIVO GENERAL.....	17
2.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	17
2.2 COMPETENCIAS DESARROLLADAS	17
3. MATERIALES Y MÉTODOS.....	18
3.1 TRABAJO DE CAMPO	18
3.2 TRABAJO DE LABORATORIO.....	19
3.3 ANÁLISIS DE DATOS	20
4. RESULTADOS.....	21
4.1 CAPTURAS DE MURCIÉLAGOS	21
4.2 ESTADO REPRODUCTIVO POR CARACTERES EXTERNOS.....	22
4.3 CITOLOGÍAS VAGINALES	29
5. DISCUSIÓN	30
6. CONCLUSIONES	36
BIBLIOGRAFÍA	37
ANEXOS.....	43

LISTA DE TABLAS

Pág.

Tabla 1. Coeficiente de correlación de Spearman, entre precipitación y hembras preñadas y lactantes.....	25
---	----

LISTA DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1. Proporción de sexos en las especies estudiadas.	22
Figura 2. Abundancia relativa de cada estado reproductivo de las hembras de <i>Carollia brevicauda</i> (A) y <i>Carollia perspicillata</i> (B).	23
Figura 3. Abundancia relativa de cada estado reproductivo de las hembras de <i>Sturnira lilium</i> (A) y <i>Sturnira ludovici</i> (B).	24
Figura 4. Variación temporal de la abundancia estimada (media de individuos/1000m ² h) de hembras preñadas, lactantes y poslactantes de <i>Carollia brevicauda</i> (A) y <i>Carollia perspicillata</i> (B), durante las cuatro estaciones de lluvia anual.	26
Figura 5. Variación temporal de la abundancia estimada (media de individuos/1000m ² h) de hembras preñadas, lactantes y poslactantes de <i>Sturnira lilium</i> (A) y <i>Sturnira ludovici</i> (B), durante las cuatro estaciones de lluvia anual.	27
Figura 6. Variación temporal de la abundancia estimada (media de individuos/1000m ² h) de machos testiculados y no testiculados de <i>Carollia brevicauda</i> (C. bre) y <i>Carollia perspicillata</i> (C. per), durante las cuatro estaciones de lluvia anual.	28
Figura 7. Variación temporal de la abundancia estimada (media de individuos/1000m ² h) de machos testiculados y no testiculados de <i>Sturnira lilium</i> (S. lil) y <i>Sturnira ludovici</i> (S.lud), durante las cuatro estaciones de lluvia anual.	28

LISTA DE ANEXOS

	Pág.
Anexo A. Fotografías de los caracteres reproductivos en machos.	43
Anexo B. Fotografías de los caracteres reproductivos en hembras.....	43
Anexo C. Esfuerzo de muestreo y números de capturas por mes para cada categoría en las cuatro especies estudiadas.	46
Anexo D. Fotografías de las especies estudiadas.	48
Anexo E. Fotografías de los espermatozoides presentes en las muestras de citologías vaginales.....	50

TÍTULO: ACTIVIDAD REPRODUCTIVA EN ESPECIES DE LOS GÉNEROS *Carollia* y *Sturnira* (CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE) EN LA SERRANÍA DE LOS YARIGUÍES*

AUTOR: Jessica Tatiana Calderón Patiño**

PALABRAS CLAVES: Murciélagos, frugívoros, reproducción, estro.

La actividad reproductiva de cuatro especies de murciélagos frugívoros, *Carollia brevicauda*, *C. perspicillata*, *Sturnira liliium*, y *S. ludovici* fue estudiada en las inmediaciones del Parque Nacional Natural Serranía de los Yariguíes, situado en la Cordillera Oriental de Colombia. Los murciélagos fueron capturados con redes de niebla entre marzo de 2012 y diciembre de 2013 durante periodos húmedos y secos; la condición reproductiva de machos y hembras fue determinada por caracteres externos, adicionalmente se empleó la citología vaginal para evidenciar receptividad. El esfuerzo de muestreo de 64050 m²h permitió la captura de 496 individuos de la familia Phyllostomidae, *C. brevicauda* fue la más abundante (23,93%), seguida de *S. ludovici* (16,43%), *S. liliium* (13,59%) y *C. perspicillata* (11,76%). Para las cuatro especies estudiadas se capturaron machos reproductivos en los periodos húmedos y secos. Un patrón de poliestría estacional con dos picos reproductivos se registró para *C. brevicauda*, con hembras preñadas durante los periodos secos y lactantes en los húmedos, la lactancia estuvo correlacionada significativamente con la precipitación. *C. perspicillata* parece presentar un patrón poliéstrico bimodal estacional, el primer pico de la lactancia coincidiendo con el primer periodo húmedo y el segundo extendiéndose desde el segundo periodo húmedo hasta el siguiente seco. Se sugiere un patrón de poliestría estacional con dos picos reproductivos para *S. liliium*, debido a las hembras preñadas capturadas en los dos periodos secos. *S. ludovici* también parece presentar un patrón poliéstrico bimodal estacional con dos picos de lactancia, sin embargo hace falta información para poder afirmarlo. Las citologías vaginales permitieron evidenciar la cópula en las especies del género *Sturnira* spp., lo cual demostró un estro posparto al encontrar hembras receptivas lactantes.

* Pasantía de Investigación.

** Facultad de Ciencias. Escuela de Biología. Tutora: Martha Patricia Ramírez Pinilla. Co-tutor: Víctor Hugo Serrano Cardozo.

TITLE: REPRODUCTIVE ACTIVITY IN SPECIES OF THE GENUSES *Carollia* y *Sturnira* (CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE) IN LA SERRANÍA DE LOS YARIGUÍES*

AUTHOR: Jessica Tatiana Calderón Patiño**

KEY WORDS: Bats, frugivorous, reproduction, estrus

The reproductive activity of four frugivorous bats species, *Carollia brevicauda*, *C. perspicillata*, *Sturnira lilium*, y *S. ludovici* were studied in the vicinity of the Parque Nacional Natural Serranía de los Yariguíes, located in the Cordillera Oriental, Colombia. The bats were captured with mist nets between March 2012 and December 2013 during wet and dry periods; reproductive conditions of males and females were determined by external characters; in addition vaginal cytology was used to demonstrate copulation. Sampling effort of 64050 m²h allow capturing a total of 496 specimens of the Phyllostomidae family, *C. brevicauda* was the most abundant species (23.96%), followed by *S. ludovici* (16.43%), *S. lilium* (13.59%) and *C. perspicillata* (11.76%). In the four species reproductive males were captured in wet and dry periods. A seasonal polyestry pattern with two reproductive peaks was recorded for *C. brevicauda*, with pregnant females in the dry periods and lactating females in the wet periods, lactation was significantly correlated with precipitation. *C. perspicillata* also seemed to show a seasonal bimodal polyestry pattern, the first lactation peak during the first wet period and the second peak in the second wet period and early dry period. We suggest a seasonal polyestry pattern with two reproductive peaks for *S. lilium*, because of the captured pregnant females in the dry periods. *S. ludovici* also seemed to show a seasonal bimodal polyestry pattern with two lactation peaks, but more research is needed to confirm it. Vaginal cytology allowed establish copulation in the species of the genus *Sturnira* spp. wich show a postparturition estrus, because sperm was found in the vagina of lactating females.

* Research Internship

** Faculty of Sciences, Biology Program. Tutors: Martha Patricia Ramírez Pinilla. Víctor Hugo Serrano Cardozo.

INTRODUCCIÓN

Colombia es el segundo país más rico en especies de murciélagos del mundo, estos constituyen el orden más diverso de mamíferos con 198 especies y representan el 40,4% de la riqueza total del país (Solari *et al.*, 2013). La dieta en quirópteros es muy variada, presentando grupos de insectívoros, frugívoros, nectarívoros, sanguívoros, carnívoros, piscívoros y omnívoros (Neuweiler, 2000), de esta manera son considerados un grupo clave para muchos procesos ecosistémicos, pues son dispersores de semillas, polinizadores y controladores de poblaciones de insectos (Gardner, 2007).

A pesar de su importancia en la dinámica de los ecosistemas tropicales, la información de la ecología reproductiva en frugívoros neotropicales es escasa (Montiel *et al.*, 2011). Sin embargo se conoce que las poblaciones de murciélagos en el Neotrópico pueden presentar cuatro patrones reproductivos básicos: monoestría estacional, políestría estacional, poliestría bimodal estacional y poliestría no estacional (Estrada & Coates-Estrada, 2001; Fleming *et al.*, 1972). La actividad reproductiva de los murciélagos refleja ajustes ecofisiológicos de estos mamíferos voladores para mantener poblaciones viables a lo largo de su distribución geográfica (Racey, 1982). Como la reproducción y particularmente la lactancia es costosa energéticamente, la disponibilidad de alimento es un factor importante que determina la habilidad de las hembras de asignar energía para la reproducción (Loudon & Racey, 1987). En el Neotrópico se ha encontrado que la lluvia es una variable climática que influye notoriamente en los ciclos reproductivos de los quirópteros, por su efecto en la fenología de los frutos e insectos que éstos consumen (Racey, 1982).

El presente estudio pretende contribuir al conocimiento de la actividad reproductiva de las especies más abundantes de los géneros *Carollia* y *Sturnira* en las inmediaciones del PNN (Parque Nacional Natural) Serranía de los Yariguíes, determinando el estado reproductivo de machos y hembras y el estado de receptividad (hembras) durante temporadas de lluvia y sequía, así como establecer si existe relación entre la actividad reproductiva y dichas condiciones climáticas. Este estudio está enmarcado en un proyecto que adicionalmente pretende evaluar la estructura trófica y la diversidad funcional de los murciélagos filostómidos presentes en la zona en relación con el uso del suelo, y determinar la variación espacio-temporal de la lluvia de semillas dispersada por dichos murciélagos.

1. MARCO TEÓRICO

Los murciélagos tienen un alto grado de diversidad en sus hábitos reproductivos (Altringham, 2001; Krutzsch, 1979; Racey, 1982). La mayoría de especies en que se ha estudiado el patrón reproductivo son de zonas templadas y presentan un patrón monoestral (Krutzsch, 2009; Wang *et al.*, 2008); en estas especies el apareamiento ocurre en otoño y el estro se extiende durante el invierno, así la gestación inicia en primavera y los partos ocurren en el verano (Altringham, 2001).

Las poblaciones neotropicales presentan cuatro patrones reproductivos básicos: monoestría estacional, poliestría bimodal estacional, poliestría estacional y poliestría no-estacional (Estrada & Coates-Estrada, 2001; Fleming *et al.*, 1972). La monoestría estacional se caracteriza por un solo pico de preñez seguido por un pico de lactancia; no se encuentran individuos preñados y lactantes simultáneamente, además de un largo periodo con individuos inactivos reproductivamente (Willig, 1985). La poliestría bimodal estacional se caracteriza por una distribución bimodal en la preñez con una distribución retrasada de la lactancia, durante el segundo pico de preñez, los individuos pueden estar simultáneamente preñados y lactantes, siendo un indicador de bimodalidad; además si no todas las poblaciones están sincronizadas, los dos picos de preñez no son claros (Willig, 1985). La bimodalidad no necesariamente significa que en la población las mismas hembras se reproducen dos veces al año, el mismo patrón puede resultar cuando diferentes hembras se reproducen en diferentes momentos del año (Tschapka, 2005). La poliestría estacional se caracteriza por múltiples picos (tres o más) de preñez y lactancia y en la poliestría no estacional, no se distinguen picos de preñez y lactancia, sino que en cada mes se pueden observar individuos preñados, lactantes y con las dos condiciones simultánea (Willig, 1985).

En ambientes neotropicales, como en Costa Rica y Panamá, las poblaciones del género *Sturnira* presentan un patrón poliestro bimodal (Fleming *et al.*, 1972). Asimismo en Brasil los miembros de la sub-familia Caroliinae presentan una actividad reproductiva poliéstrica bimodal (Bernard, 2002) y en selvas nubladas de los Andes Venezolanos *Carollia brevicauda* y especies del género *Sturnira* spp. también presentan un patrón de poliestría bimodal. Por otro lado, la poliestría con dos o más ciclos reproductivos, parece ser el patrón más común en frugívoros de Centro América, en estas especies en las que las hembras son poliéstricas, la actividad reproductiva de los machos parece estar correlacionada con los periodos de receptibilidad de las hembras (Fleming *et al.*, 1972), mientras que en especies con monoestría estacional es posible que todos los individuos de la población tengan una sincronía sexual (Krutzsch, 1979).

Existe evidencia de que la reproducción en las poblaciones tropicales puede estar fuertemente influenciada por el régimen de lluvia y la disponibilidad de alimento (Estrada & Coates-Estrada, 2001). Si bien la fructificación coincide generalmente con la época lluviosa (van Schaik *et al.*, 1993), la floración generalmente ocurre durante la época seca anterior; sin embargo se presentan casos de floración durante las lluvias (van Schaik *et al.*, 1993). La mayoría de nacimientos en frugívoros se dan en la época húmeda, mientras que en los nectarívoros se presentan en la seca (floración), aunque algunas especies de nectarívoros pueden modificar el patrón, producto de la complementación dietaria con insectos y frutos (Tschapka, 2005).

Para los trópicos la lluvia es una variable climática que afecta los ciclos reproductivos en murciélagos, por su efecto en la fenología de las plantas y la disponibilidad de insectos que los murciélagos consumen (Racey, 1982; Heideman, 1988). En este sentido, es importante determinar la actividad

reproductiva de los murciélagos en diferentes escenarios geográficos con el fin de identificar la relación existente entre las condiciones climáticas y la actividad reproductiva. Por ello, en el presente estudio se pretende determinar la actividad reproductiva de los individuos pertenecientes a las especies de murciélagos frugívoros más abundantes en inmediaciones del PNN Serranía de los Yarigués.

Usualmente el estado reproductivo de hembras en murciélagos se ha determinado mediante caracterización morfológica, palpación o disección (Chaverri & Kunz, 2006; Fleming *et al.*, 1972, Heideman & Utzurum, 2003; Tschapka, 2005); adicionalmente, se ha empleado la citología vaginal para evidenciar la cópula por presencia de espermatozoides en especies de zonas templadas como *Molossus ater* (Rasweiler, 1991) y *Myotis ricketti* (Wang *et al.*, 2008) y de zonas tropicales como *Glossophaga soricina* (Rasweiler, 1972) y *Carollia perspicillata* (Rasweiler & Badwaik, 1997).

Particularmente en Colombia la citología vaginal ha sido útil para comprobar la cópula (Bonilla & Rasweiler, 1974; Rasweiler & Bonilla, 1992) y para determinar las etapas del ciclo estral de hembras en cautiverio de *Carollia perspicillata* (Bonilla & Turriago, 1988).

Las etapas de ciclo estral se han establecido utilizando la citología vaginal en muchas especies de mamíferos, como el zorro del desierto (*Vulpes zerda*) (Valdespino *et al.*, 2002), especies de cuy (*Cavia porcellus*) (Stockard & Papanicolau, 1971) (*Cavia aperea*, *Galea musteloides*) (Touma *et al.*, 2001) el ratón (Caligioni, 2009), la rata (Hubscher *et al.*, 2005; Ji *et al.*, 2008; Yener *et al.*, 2007), el castor (*Myocastor coypus*) (Felipe *et al.*, 2001), el coyote (*Canis latrans*) (Carlson & Gese, 2008), y la cabra enana africana (Leight *et al.*, 2010).

2. OBJETIVO GENERAL

Establecer la actividad reproductiva de las especies más abundantes de los géneros *Carollia* y *Sturnira* presentes en una franja de bosque andino de la Serranía de los Yariguíes, y si presenta relación con las temporadas de lluvia.

2.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Determinar el estado reproductivo de machos y hembras y el estado de receptividad (hembras) durante temporadas de lluvia y sequía,
- Establecer si existe relación entre la actividad reproductiva y dichas condiciones climáticas.

2.2 COMPETENCIAS DESARROLLADAS

- Emplea eficazmente los dispositivos de captura utilizados en el estudio de murciélagos.
- Identifica correctamente los especímenes capturados.
- Determina la edad de los individuos capturados.
- Reconoce los estados reproductivos externos en machos y hembras.
- Utiliza la técnica de citología vaginal como herramienta para establecer la receptividad en hembras.
- Relaciona los estados reproductivos de los caracteres externos en hembras con las estaciones climáticas.
- Escribe un informe final de calidad que represente los resultados de su trabajo

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 TRABAJO DE CAMPO

La captura de murciélagos se realizó en inmediaciones del Parque Nacional Natural Serranía de los Yariguíes, en el sector Manchurrias (73°26'29.21"O, 6°40'53.82"N) ubicado en el Municipio del Carmen de Chucurí, Departamento de Santander: los sitios de muestreo comprendieron rangos altitudinales entre 1797 y 1995 metros. La zona de vida de Hölldridge para esta área corresponde al Bosque muy húmedo premontano, (Ayala, 2011). La Serranía presenta un régimen bimodal de lluvias, con períodos de lluvias bajas de diciembre a febrero y de junio a agosto, y de lluvias altas de marzo a mayo y de septiembre a noviembre; el mismo régimen se presenta para brillo solar y humedad relativa (Díaz, 2008).

Se utilizaron para la captura entre 6 y 8 redes de niebla (12x2.5m) que se abrieron entre las 18:00 y 24:00 horas durante 59 noches entre marzo de 2012 y diciembre de 2013, abarcando temporadas secas y lluviosas. A cada murciélago capturado se le registró la identidad taxonómica, sexo, edad (juvenil o adulto) y estado reproductivo. La identificación de especie de cada individuo se realizó según Muñoz-Arango, (2001), Gardner, (2007) y Simmons & Voss (1998). Para reconocer recapturas durante los meses de estudio, cada murciélago fue marcado perforando su ala derecha con una combinación numérica (Bonaccorso & Smythe, 1972). La edad se determinó por la fusión de las epífisis metacarpales: en los juveniles las articulaciones de las falanges no están osificadas y en los adultos la osificación es completa (Ruiz *et al.*, 1997; Brunet-Rossinni & Wilkinson, 2009).

El estado reproductivo en machos adultos se determinó por la posición testicular, si estaban escrotales (reproductivos) o abdominales (no reproductivos) (Barboza-Marquez & Aguirre, 2010) (Ver fotografías en anexo A). Las hembras adultas se consideraron como no reproductivas si tenían el abdomen no distendido y pezones no evidentes, o reproductivas si eran gestantes, lactantes o poslactantes (Zortéa, 2003) (Ver fotografías en anexo B). Se examinó el desarrollo de las glándulas mamarias; las hembras lactantes generalmente tienen glándulas mamarias más grandes, presentan alopecia alrededor del pezón y secretan leche durante la palpación (Estrada & Coates-Estrada, 2001, Zortéa, 2003); las hembras poslactantes tienen alopecia alrededor del pezón pero no secretan leche (Chaverri & Vonhof, 2011; Ruiz *et al.*, 1997; Zortéa, 2003). El abdomen fue palpado para determinar la presencia de embrión (aunque embriones muy pequeños pudieron pasar desapercibidos) (Estrada & Coates-Estrada, 2001; Fleming *et al.*, 1972).

Para la determinación de la receptividad a las hembras se les realizó una citología vaginal mediante un lavado con una micropipeta Accumax Pro (0.5-10 μ l), se introdujo una pequeña cantidad (4-6 μ l) de solución salina al 10% en el conducto vaginal, se recogió y depositó la muestra en una lámina portaobjetos, se dejó secar a temperatura ambiente, luego se fijó agregando una gota de etanol al 80% dejando secar una vez más a temperatura ambiente. Como este trabajo se realizó con poblaciones naturales y es difícil asegurar el acceso continuo a las hembras, con esta técnica no se pudieron establecer las fases del ciclo estral (estro, metestro, diestro y proestro).

3.2 TRABAJO DE LABORATORIO

En el Laboratorio de Biología Reproductiva de Vertebrados las muestras citológicas se tiñeron con eosina durante 4 minutos, se lavó con agua destilada el

exceso de colorante, se añadió una gota de etanol 70%, luego se cubrieron las láminas con azul de metileno 10% por 40 segundos y finalmente se lavó con agua destilada. Las muestras se observaron usando un microscopio (Nikon Eclipse 55i) y se tomaron registros fotográficos con una cámara Canon EOS Rebel XS. Para determinar la condición de receptividad en hembras se indagó por la presencia de espermatozoides en la muestra.

3.3 ANÁLISIS DE DATOS

La proporción de sexos se representó gráficamente y para evaluar las diferencias significativas en relación con la proporción 1:1 se empleó una prueba binomial con una proporción 0,50 para cada sexo, utilizando el software SPSS versión 20 (SPSS IBM, NY, U.S.A.). Por medio de gráficos se determinó si la actividad reproductiva evaluada mediante caracteres externos en machos y hembras de las cuatro especies de frugívoros se relacionó con las temporadas de lluvia y sequía. El esfuerzo de muestreo por salida se calculó según Straube & Bianconi (2002) y fue diferente durante las salidas (Anexo C). Por lo anterior y debido al pequeño tamaño de la muestra, se transformaron los valores observados de cada categoría reproductiva al mes, en individuos capturados (por categoría) por cada 1000m²h, siguiendo a Montiel *et al.* (2011) y se realizaron las gráficas por especie durante las cuatro estaciones climáticas. Además, para evaluar la correlación entre las hembras preñadas y lactantes de cada especie con la precipitación se usó el coeficiente de correlación de Spearman, con el software STATISTICA 7.0 (StatSoft, 2004).

4. RESULTADOS

4.1 CAPTURAS DE MURCIÉLAGOS

El esfuerzo total de muestreo fue de 64050 m²h (59 noches) y se capturaron en total 492 individuos de la familia Phyllostomidae, la especie más abundante fue *Carollia brevicauda* representando el 23,93 % de los individuos (n = 118), *Sturnira ludovici* 16,43 % (n = 81), *Sturnira lilium* el 13,59 % (n = 67) y, *Carollia perspicillata* el 11,76 % (n = 58) (Fotografías en Anexo D).

Durante el estudio se presentaron siete recapturas, el mayor intervalo de tiempo entre recapturas fue de tres meses para un macho de *C. brevicauda*. El mes con más capturas fue septiembre de 2013, pero en general hubo más capturas de estas especies en la época húmeda.

En tres de las especies estudiadas se encontró una proporción de sexos similar *Carollia brevicauda* (proporción de machos contra hembras 0,96:1), *Sturnira lilium* (1:0,97), *Sturnira ludovici* (1:0,92) y en *Carollia perspicillata* se encontraron más hembras que machos (0,38:1), con diferencias significativas basados en la prueba binomial de 0,5 y P = 0,001 (Figura 1).

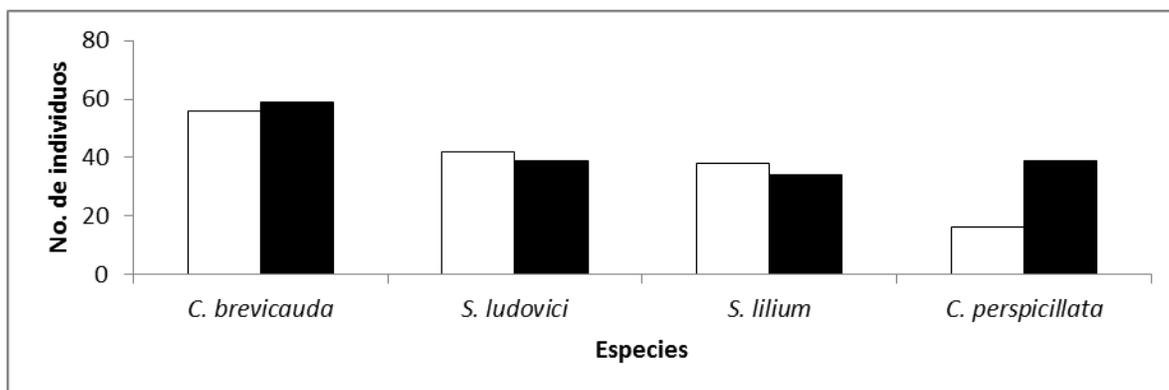


Figura 1. Proporción de sexos en las especies estudiadas. Las barras blancas representan las hembras y las negras los machos.

4.2 ESTADO REPRODUCTIVO POR CARACTERES EXTERNOS

La proporción de hembras reproductivas (preñadas, lactantes y poslactantes) registrada durante todos los meses de muestreo fue 30% para *Carollia brevicauda*, 15% para *Carollia perspicillata*, 47,1% para *Sturnira liliium* y 28,9% para *Sturnira ludovici*. En el caso de machos reproductivos, las proporciones fueron 26,3%; 25%; 65,6%, 23,8% para las cuatro especies, respectivamente.

En las figuras 2 y 3 se muestran los porcentajes de cada estado reproductivo en hembras de los géneros *Carollia* y *Sturnira* durante todos los meses de muestreo; se capturaron hembras reproductivas de *C. brevicauda* en todos los meses de estudio, exceptuando septiembre y diciembre de 2013; en *C. perspicillata* se encontraron hembras reproductivas sólo en cuatro meses; en cuanto a *S. liliium* y *S. ludovici*, se capturaron hembras reproductivas en cinco y seis meses, respectivamente. Se encontraron pocos individuos jóvenes, en julio: un macho de *C. brevicauda*, una hembra de *C. perspicillata* y otra de *S. ludovici*; en noviembre una hembra de *C. perspicillata* y en septiembre un macho de *S. liliium*.

■ Preñada ■ Lactante ■ Poslactante □ No reproductiva

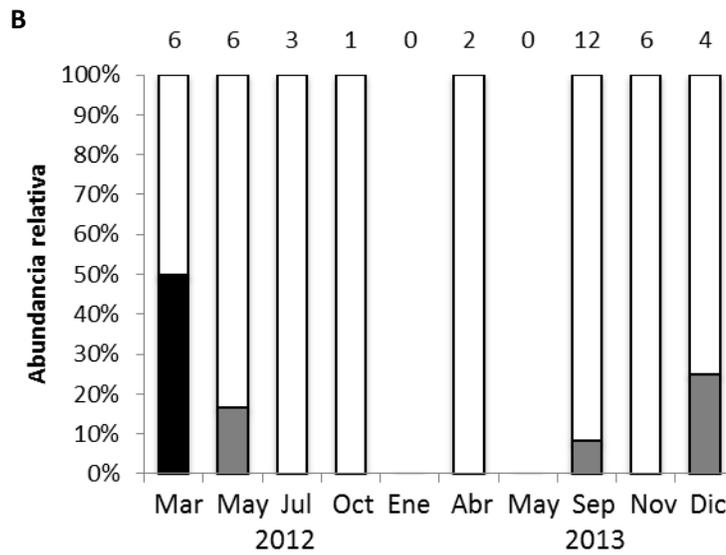
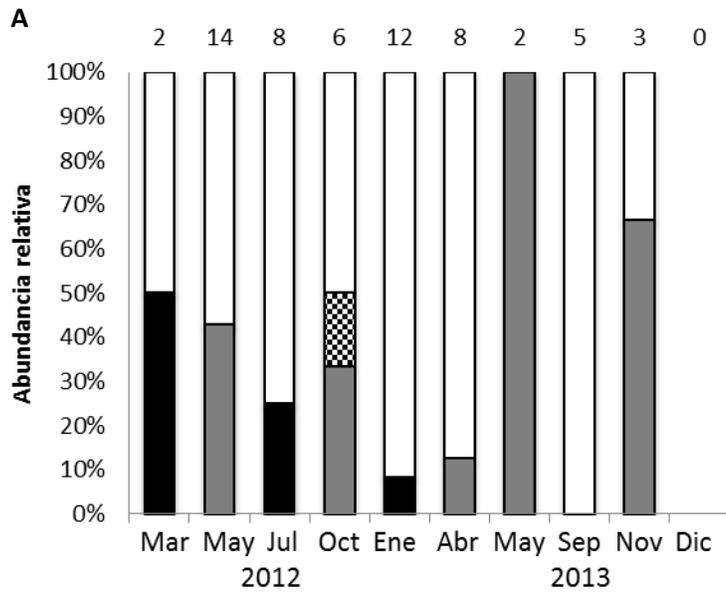


Figura 2. Abundancia relativa de cada estado reproductivo de las hembras de *Carollia brevicauda* (A) y *Carollia perspicillata* (B). Los números sobre cada barra corresponden al total de hembras capturadas en ese mes.

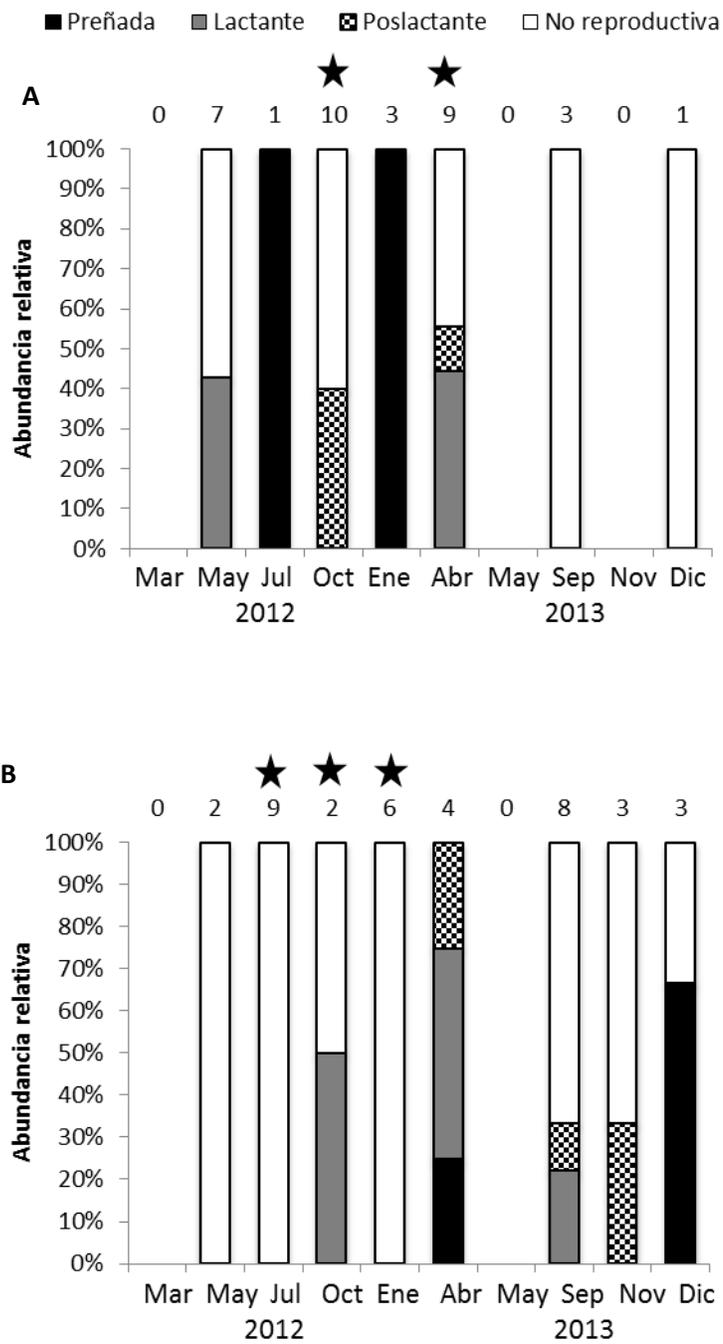


Figura 3. Abundancia relativa de cada estado reproductivo de las hembras de *Sturnira lilium* (A) y *Sturnira ludovici* (B). Los números sobre cada mes corresponden al total de hembras capturadas en ese mes, las estrellas indican los meses con capturas de hembras receptivas.

Después de realizar la transformación de los datos con el esfuerzo de muestreo en cada mes y agrupar los datos para cada estación de lluvia, se pudo evidenciar que en *C. brevicauda* las capturas de hembras preñadas se dieron en las dos estaciones secas, las de hembras lactantes en las dos estaciones húmedas y poslactantes en la segunda estación de lluvia (Figura 4); para *C. perspicillata* se observó algo similar, aunque no se capturaron hembras preñadas en la segunda estación seca y en la primera se capturaron preñadas y lactantes (Figura 4). En *S. liliium* las hembras preñadas se capturaron en las estaciones secas y las lactantes y poslactantes en las húmedas (Figura 5); para *S. ludovici* se evidenció algo similar aunque no hubo capturas de hembras preñadas en la segunda época seca pero sí en la primera húmeda (Figura 5).

Aunque para las cuatro especies parece haber una relación entre las capturas de hembras preñadas y las bajas precipitaciones y las capturas de hembras lactantes y las altas precipitaciones, sólo se encontró una correlación directa y significativa entre las capturas de hembras lactantes y las altas precipitaciones en *C. brevicauda* (Tabla 1).

Tabla 1. Coeficiente de correlación de Spearman, entre precipitación y hembras preñadas y lactantes.
Se resaltan las correlaciones significativas con $p < 0,05$. N = 10 meses.

Espece	Precipitación con	R Spearman	Probabilidad
<i>Carollia brevicauda</i>	Preñez	-0,608627	0,061860
	Lactancia	0,874622	0,000927
<i>Carollia perspicillata</i>	Preñez	-0,291013	0,414637
	Lactancia	0,076205	0,834266
<i>Sturnira liliium</i>	Preñez	-0,546608	0,102060
	Lactancia	0,264628	0,459989
<i>Sturnira ludovici</i>	Preñez	-0,373082	0,288307
	Lactancia	0,150278	0,678590

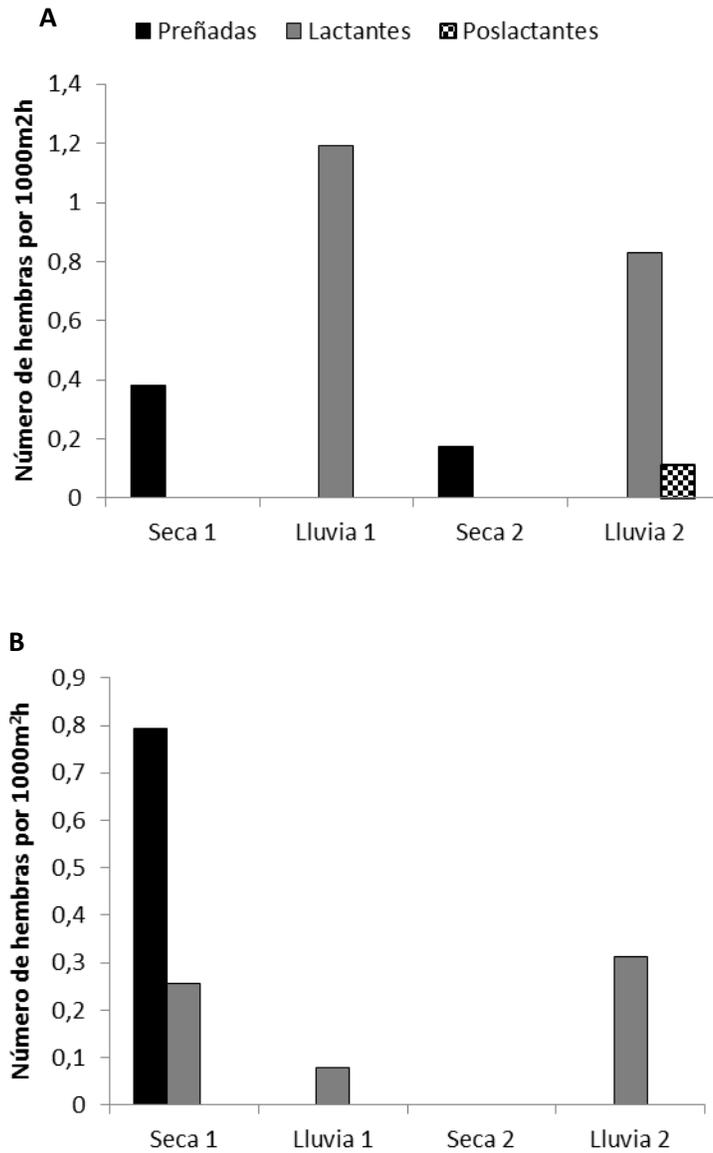


Figura 4. Variación temporal de la abundancia estimada (media de individuos/1000m²h) de hembras preñadas, lactantes y poslactantes de *Carollia brevicauda* (A) y *Carollia perspicillata* (B), durante las cuatro estaciones de lluvia anual.

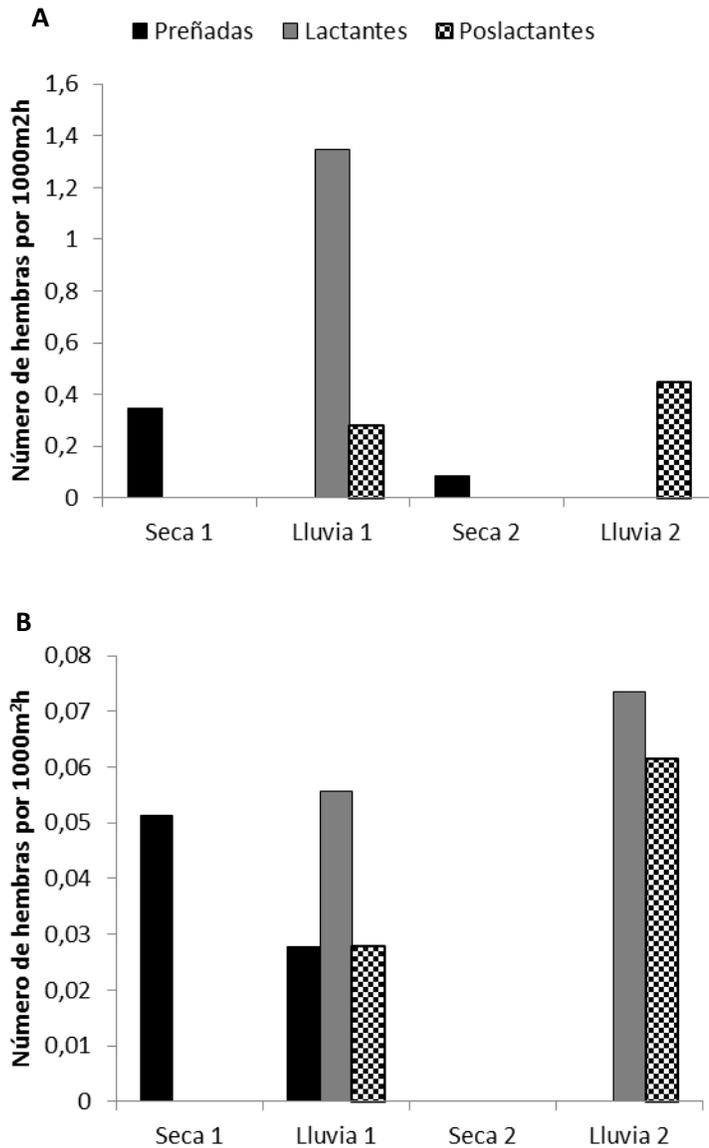


Figura 5. Variación temporal de la abundancia estimada (media de individuos/1000m²h) de hembras preñadas, lactantes y poslactantes de *Sturnira lilium* (A) y *Sturnira ludovici* (B), durante las cuatro estaciones de lluvia anual.

Para las cuatro especies estudiadas hubo capturas de machos testiculados y no testiculados durante las épocas húmeda y seca, sin embargo los machos no reproductivos fueron más abundantes (Figuras 6 y 7).

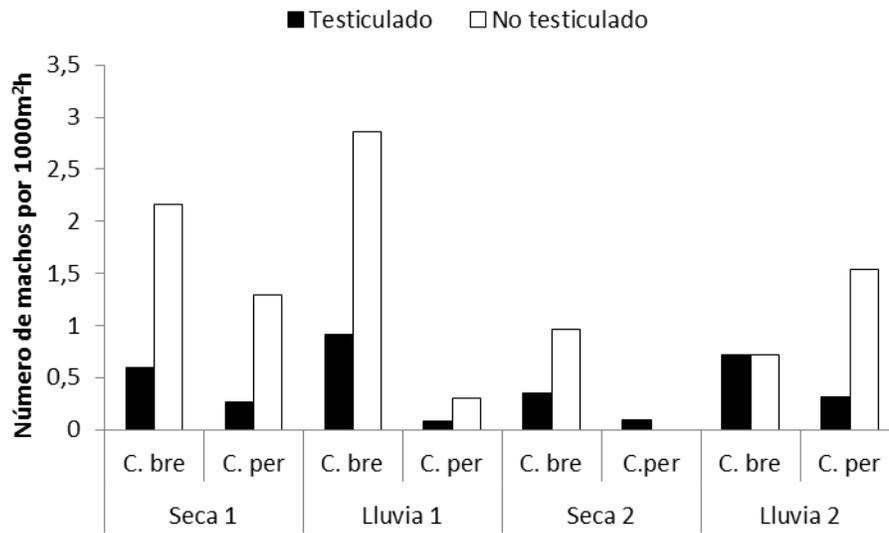


Figura 6. Variación temporal de la abundancia estimada (media de individuos/1000m²h) de machos testiculados y no testiculados de *Carollia brevicauda* (C. bre) y *Carollia perspicillata* (C. per), durante las cuatro estaciones de lluvia anual.

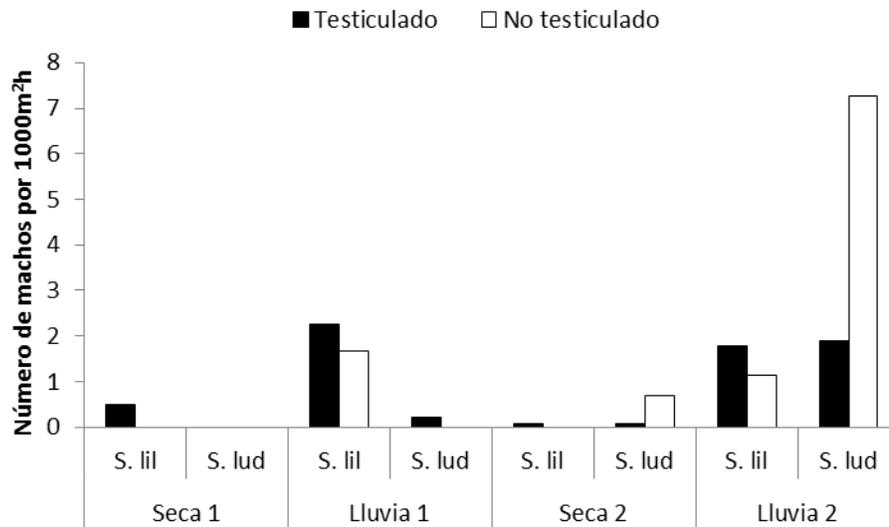


Figura 7. Variación temporal de la abundancia estimada (media de individuos/1000m²h) de machos testiculados y no testiculados de *Sturnira lilium* (S. lil) y *Sturnira ludovici* (S. lud), durante las cuatro estaciones de lluvia anual.

4.3 CITOLOGÍAS VAGINALES

Las citologías vaginales permitieron determinar la receptividad de algunas hembras por la presencia de espermatozoides (Ver fotografías en Anexo E). En la figura 3 se pueden observar los meses en que se hicieron estos hallazgos: para *S. liliium* en octubre (2012) se capturaron tres poslactantes y dos no reproductivas, y en abril (2013) una lactante; para *S. ludovici* una no reproductiva en julio (2012), una lactante y una no reproductiva capturadas en octubre (2012), y otra no reproductiva en enero (2013).

5. DISCUSIÓN

Las bajas tasas de captura de *C. perspicillata* en comparación con *C. brevicauda* se pueden atribuir a los límites altitudinales que tienen estas dos especies. Para la Cordillera Central, Muñoz-Arango (1990) encontró que *C. perspicillata* es abundante por debajo de los 1700 m y va siendo reemplazada por *C. brevicauda* al aumentar la altitud. Es posible que esta situación se esté dando de manera similar en la Cordillera Oriental; Ortegón-Martínez & Pérez-Torres (2007) encontraron que en una hacienda cafetera ubicada en el municipio de Los Santos, Santander a 1650 m de altitud *C. brevicauda* fue más abundante que *C. perspicillata*, de la misma manera que en la zona de este estudio. Adicionalmente, estos autores encontraron mayor proporción de individuos de *S. lilium* que de *S. ludovici*, contrario a nuestros resultados que muestran poca diferencia en las tasas de capturas, esto puede ser resultado también de los rangos de distribución altitudinal de las especies para Colombia de 0-1900 m y 870-2880 m respectivamente (Solari *et al.*, 2013); tal vez la ligera diferencia en las proporciones, menor para *S. lilium*, se deba a que la zona de estudio se encuentra en los límites altitudinales de su distribución.

La proporción de sexos para *C. brevicauda* fue muy similar a lo observado por Estrada & Coates-Estrada (2001); quienes encontraron para esta especie una proporción de 1:1 en un bosque fragmentado de México. La proporción de machos y hembras encontrada para *C. perspicillata* (mayor número de hembras) se podría explicar por su comportamiento social; se ha observado que esta especie forma grupos sociales en harems, Rasweiler (1975) sugiere grupos entre uno y tres machos y más de 20 hembras y Fleming (1988) grupos de un macho y de dos a diez hembras. Por lo tanto, es muy probable encontrar en las capturas una

proporción menor de machos que de hembras, como la proporción (0,6:1) encontrada por Muñoz (1990).

Aunque el sistema de apareamiento común para el orden es el harem (McCracken & Wilkinson, 2000), se han reportado proporciones de sexo diferentes para el género *Sturnira*, como lo encontrado por Muñoz (1990) que registró una proporción 1:0,6 de *S. liliium* para la Cordillera Central de Colombia, y en este estudio con proporciones similares en las dos especies como lo obtenido por Estrada & Coates-Estrada (2001) en México en *S. liliium*

En el presente estudio para *C. brevicauda* se capturaron hembras lactantes en las dos estaciones lluviosas y hembras preñadas en las dos secas, en selvas nubladas de los Andes Venezolanos Molinari & Soriano (2014) encontraron que la especie presenta un patrón de poliestría bimodal atribuido a la estacionalidad de la fructificación, resultado del régimen de precipitaciones, y en el estudio realizado por Estrada & Coates-Estrada (2001) en México se registró un patrón de poliestría no estacional con hembras preñadas y lactantes durante todo el año, aunque el porcentaje de lactantes fue mayor en los meses de lluvia (de junio a octubre).

Barboza-Marquez & Aguirre (2010) describen un patrón poliéstrico bimodal para *C. perspicillata* en un bosque montano de Bolivia. Para Colombia y en un grupo mantenido en cautiverio, Bonilla & Turriago (1988) describen asimismo dos picos de nacimientos por año, durante febrero y marzo, y en agosto y septiembre. En este estudio y a pesar del bajo número de individuos capturados, para la población de la Serranía de los Yariguíes de esta especie se podrían igualmente inferir dos picos reproductivos: un primer pico entre marzo y mayo (hembras preñadas encontradas en marzo y lactantes de mayo), y un segundo evento entre

septiembre y diciembre (hembras lactantes) y por lo tanto sugerir que también se presenta un patrón poliéstrico bimodal relacionado con el patrón estacional de lluvias de la zona.

En *S. liliium* por las hembras preñadas encontradas en julio y enero, dos meses de precipitaciones bajas y las poslactantes de octubre y abril, meses de lluvias, se podría sugerir que en la región esta especie presenta un patrón de poliestría bimodal, en el que la gestación se da en los meses más secos y la lactancia en los lluviosos (mayo y abril), pero hacen falta más datos para poder confirmarlo.

Dinerstein (1986) en un bosque nuboso de Costa Rica encontró un patrón poliéstrico bimodal en *S. ludovici*, en el que la lactancia coincidió con los dos picos de precipitación de la zona, aunque el primer pico de lactancia se dio un poco antes que el de lluvia. En el estudio de Molinari & Soriano (2014) en Venezuela describen también un patrón de poliestría bimodal para esta especie con un comportamiento como el de *C. brevicauda*. En la zona trabajada de la Serranía en este estudio el primer pico de lactancia (abril) también se da un poco antes del pico máximo de precipitación (mayo) y el segundo se da entre septiembre y octubre, coincidiendo con el segundo pico de precipitación.

En *C. perspicillata*, con individuos en cautiverio, la citología vaginal se ha empleado para evidenciar la cópula y para identificar las fases del ciclo estral (Bonilla & Turriago, 1988). Sin embargo en este estudio no se encontraron hembras receptivas de *C. perspicillata*, pero teniendo en cuenta los picos de lactancia y el tiempo de gestación de cinco meses (Bonilla & Turriago, 1986) se esperaría encontrarlas en los meses de abril a junio y en diciembre.

Aunque la morfología del epitelio vaginal y la proporción de los tipos celulares permiten identificar las fases del ciclo estral en mamíferos (Caligioni, 2009; Carlson & Gese, 2008; Hubscher *et al.*, 2005; Ji *et al.*, 2008; Leight *et al.*, 2010; Touma *et al.*, 2001; Valdespino *et al.*, 2002; Yener *et al.*, 2007), en este caso no se pudo determinar las etapas del ciclo estral pues se trabajó con poblaciones naturales, y para poder hacerlo se debe tener acceso continuo a las hembras y contar con muestras de un ciclo reproductivo como mínimo; porque la duración y características celulares de cada fase cambian en las diferentes especies de mamíferos (Valdespino com. pers.). Sin embargo, en murciélagos del género *Pteropus spp* (África, Asia y Oceanía) las células del epitelio vaginal están cornificadas siempre (Martin & Bernard, 2000). Aun así, la citología vaginal es de gran importancia, pues en la mayoría de estudios en los que sólo se tienen en cuenta los caracteres externos, una hembra que normalmente es catalogada como inactiva o no reproductiva puede estar receptiva sexualmente, es el caso de cuatro hembras de *S. liliium*, y tres de *S. ludovici* en la zona de estudio. Además permite evidenciar el estro posparto al capturar hembras receptivas en estado de lactancia, como lo encontrado en las dos especies mencionadas anteriormente.

Para describir el patrón reproductivo de una especie se debería tener en cuenta la actividad reproductiva tanto de hembras como de machos, pero en algunos estudios (Barboza-Marquez & Aguirre, 2010; Montiel *et al.*, 2011), como en este, la abundancia de machos reproductivos (con testículos escrotales) no presenta variaciones marcadas o una relación con los estados reproductivos de las hembras que permitan inferir el comportamiento reproductivo dentro de las poblaciones. En otros trabajos no tienen en cuenta a los machos para establecer la actividad reproductiva de las especies (Autino & Barquez, 1994; Bernard, 2002; Chaverri & Kunz, 2006; Dinerstein, 1986; Estrada & Coates-Estrada, 2001; Mena & Castro., 2002). Esto puede ser el resultado de una falta de conocimiento de la anatomía reproductiva de los machos, pues no en todas las especies los machos

presentan testículos migratorios (Krutzsch, 2000) y por tanto no se puede generalizar y afirmar que presentar testículos escrotales es una característica de actividad reproductiva. Por lo tanto la categorización que se hace en este trabajo entre machos reproductivos y no reproductivos debe revisarse y contrastarse con análisis histológicos gonadales. La tendencia general, sin embargo, es que los machos reproductivos son un recurso permanente y disponible para las hembras. Otra característica que también se podría utilizar (previo análisis histológico para la especie) es el tamaño testicular, como es el caso de *Artibeus jamaicensis* (un filostómido frugívoro), pues según las observaciones de Handley *et al.* (1991) los machos adultos presentan testículos espermátogénicos más grandes cuando las hembras están receptivas en el estro posparto.

La proporción de hembras adultas que no presentaron algún carácter reproductivo fue alta, aún en los meses en que se esperaba y se encontraron otras hembras con dichos caracteres. Este no es el único trabajo en el que se ha encontrado esta situación (Montiel *et al.*, 2011; García-García *et al.*, 2010). Una explicación podría ser el hecho de que existe una imposibilidad de detectar la preñez en estados tempranos (Fleming *et al.*, 1972) de modo que muchas hembras descritas acá como no reproductivas podrían estar en la preñez inicial y ser entonces parte del grupo de hembras reproductivas de la población. También podría ser resultado de la metodología de captura, pues no se realizó cerca de cuevas o refugios en uso.

El patrón de dos picos reproductivos por año ha sido atribuido a la existencia de un estro posparto en los murciélagos filostómidos del nuevo mundo, de modo que las hembras se aparean nuevamente poco tiempo después del parto (Badwaik & Rasweiler, 2000), como se comprueba en este estudio para el género *Sturnira* y en otros (Rasweiler & Badwaik, 1997) para *Carollia*. Este patrón se ha visto como una estrategia de varias especies tropicales para incrementar el número de

descendientes por año de uno a dos por hembra, dependiendo de su capacidad reproductiva (Tschapka, 2005).

Aunque en el neotrópico la disponibilidad de alimento parece ser constante (Ricklefs & Wikelski, 2002), el patrón bimodal de lluvias de la zona puede estar influyendo en la fructificación de las principales plantas que estos murciélagos consumen. Además, se sabe que existe una estrecha relación género-género a nivel poblacional entre *Carollia-Piper* y *Sturnira-Solanum* (Mello *et al*, 2011); por tanto sería interesante establecer los patrones de fructificación de las especies encontradas en la dieta de estos murciélagos y determinar si existe una asociación entre la fructificación y la precipitación, y si ésta es la que permite la bimodalidad en la reproducción en la zona de estudio.

6. CONCLUSIONES

- *Carollia brevicauda* presenta un patrón de poliestría estacional con dos picos reproductivos en el año, la preñez se registró en los periodos secos y la lactancia en los húmedos, la cual estuvo correlacionada significativamente con la precipitación.
- *Carollia perspicillata* parece presentar un patrón poliéstrico bimodal estacional, con un primer pico de preñez y lactancia de marzo a mayo y el segundo pico de lactancia extendiéndose de septiembre a diciembre.
- *Sturnira liliium* presenta dos picos de preñez en los períodos secos y la lactancia en los húmedos, por tanto se sugiere que tiene un patrón de poliestría bimodal estacional, que parece estar correlacionado con la precipitación.
- *Sturnira ludovici* parece presentar un patrón poliéstrico bimodal estacional, con dos picos de lactancia, el primero en abril y el segundo de septiembre a octubre, pero hacen falta más datos para comprobarlo.
- Los machos de las cuatro especies estudiadas presentaron testículos escrotales en los cuatro periodos climáticos, y por tanto no se puede establecer una relación entre la actividad reproductiva de machos (determinada por esa característica) y la precipitación.
- Las citologías vaginales permitieron evidenciar la cópula en especies del género *Sturnira* spp, y esto posparto al encontrar hembras receptivas lactantes.

BIBLIOGRAFÍA

- Altringham, J. D. (2011). *Bats: From evolution to conservation*. New York: Oxford University Press.
- Autino, A. G., & Barquez, R. M. (1994). Patrones reproductivos y alimenticios de dos especies simpátricas del género *Sturnira* (Chiroptera, Phyllostomidae). *Mastozoología Neotropical*, 1(1), 73-80.
- Ayala, L. M. (2011). Caracterización estructural y estimación de biomasa aérea de las principales coberturas boscosas en el Parque Nacional Natural Serranía de los Yariguíes. Trabajo de grado para optar al título de Bióloga. Universidad Industrial de Santander, Colombia.
- Badwaik, N. K., & Rasweiler, J. J. (2000). Pregnancy. En: Crichton, E. G., & Krutzsch, P. H. (Eds.), *Reproductive Biology of Bats* (pp. 221-281). London: Academic Press.
- Barboza-Marquez, K. & Aguirre, L. F. (2010). Patrones reproductivos del Murciélago Frugívoro de cola corta (*Carollia perspicillata*) relacionados con la fenología de *Piper* en un bosque montano de Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación*, 27(1), 43-52.
- Bernard, E. (2002). Diet, activity and reproduction of bat species (Mammalia, Chiroptera) in Central Amazonia, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 19(1), 173–188.
- Bonaccorso, F. J. & Smythe, N. (1972). Punch-Marking Bats: An alternative to banding. *Journal of mammalogy*, 53(2), 389-390.
- Bonilla, H. de, & Rasweiler, J. J. (1974). Breeding activity, preimplantation development, and oviduct histology of the short-tailed fruit bat, *Carollia*, in captivity. *The Anatomical Record*, 179(3), 385-403.
- Bonilla, H. de, & Turriago-Romero, G. (1986). Reproducción y comportamiento de una colonia de murciélagos *Carollia perspicillata* en cautividad. *Acta Biológica Colombiana*, 1(2), 99–110.
- Bonilla, H. de, & Turriago-Romero, G. (1988). Presencia de estro post-parto en el murciélago frugívoro *Carollia perspicillata*. *Acta Biológica Colombiana*, 1(4), 63–74.

- Brunet-Rossini, A. K., Wilkinson, G. S. (2009). Methods for Age Estimation and the Study of Senescence in Bats. En: Kunz, T. & Parsons, S. (Eds), *Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats* (pp. 315-323).
- Caligioni, C. S. (2009). Assessing reproductive status/stages in mice. *Current Protocols in Neuroscience*, 48:A.4I.1(July), A.4I.8.
- Carlson, D. A., & Gese, E. M. (2008). Reproductive biology of the coyote (*Canis latrans*): integration of mating behavior , reproductive hormones , and vaginal cytology. *Journal of Mammalogy*, 89(3), 654–664.
- Chaverri, G., & Kunz, T. H. (2006). Reproductive biology and postnatal development in the tent-making bat *Artibeus watsoni* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Zoology*, 270(4), 650–656.
- Chaverri, G., & Vonhof, M. (2011). Reproduction and Growth in a Neotropical Insectivorous Bat. *Acta Chiropterologica*, 13(1), 147-155.
- Díaz, M.C. (2008). Plan de Manejo Parque Nacional Natural Serranía de los Yariguíes. Unidad de parques nacionales naturales – patrimonio natural fondo biodiversidad y áreas protegidas.
- Dinerstein, E. (1986). Reproductive Ecology of Fruit Bats and the Seasonality of Fruit Production in a Costa Rican Cloud Forest. *Biotropica*, 18(4), 307–318.
- Estrada, A., & Coates-Estrada, R. (2001). Species composition and reproductive phenology of bats in a tropical landscape at Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 17(5), 627–646.
- Felipe, A. E., Cabodevila, J., & Callejas, S. (2001). Characterization of the estrous cycle of the *Myocastor coypus* (coypu) by means of exfoliative colpocytology. *Mastozoología Neotropical/ Journal of Neotropical Mammalogy*, 8(2), 129-137.
- Fenton, M. B., Acharya, L., Audet, D., Hickey, B. C., Merriman, C., Obrist, M. K., & Syme, D. M. (1992). Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the neotropics. *Biotropica*, 24(3), 440-446.
- Fleming, T. H., Hooper, E. T., & Wilson, D. E. (1972). Three Central American Bat Communities : Structure , Reproductive Cycles , and Movement Patterns. *Ecology*, 53(4), 556–569.
- Fleming, T. H. (1988). *The Short-Tailed Fruit Bat: A Study in Plant-Animal Interactions*. Chicago: The University of Chicago Press.

- García-García, J. L., Santos-Moreno, A., & Rodríguez-Alamilla, A. (2010). Population dynamics of the bat *Dermanura tolteca* (Chiroptera: Phyllostomidae) in a tropical forest in Mexico. *Revista de biología tropical*, 58(4), 1323-1334.
- Gardner, A. L. (Ed.). (2007). *Mammals of South America: Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats* (pp. 269). Chicago: The University of Chicago Press.
- Handley, C. O., Jr, Wilson, D. E., & Gardner, A. L. (1991). Demography and natural history of the common Fruit bat, *Artibeus jamaicensis* on Barro Colorado Island, Panama. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 511(1), 1-173.
- Heideman, P. D. (1988). Timing of reproduction in the fruit bat *Haplonycteris fischeri* (Pteropodidae): Geographic variation and delayed development. *Journal of Zoology London*, 215, 557-595.
- Heideman, P. D., & Utzurrum, R. C. B. (2003). Seasonality and synchrony of reproduction in three species of nectarivorous Philippines bats. *BMC Ecology*, 3(11).
- Hubscher, C. H., Brooks, D. L., & Johnson, J. R. (2005). A quantitative method for assessing stages of the rat estrous cycle. *Biotechnic & Histochemistry: Official Publication of the Biological Stain Commission*, 80(2), 79–87.
- Ji, Y., Tang, B., & Traub, R. J. (2008). The visceromotor response to colorectal distention fluctuates with the estrous cycle in rats. *Neuroscience*, 154(4), 1562–1567.
- Krutzsch, P. H. (1979). Male reproductive patterns in nonhibernating bats. *Journal of Reproduction and Fertility*, 56(1), 333–344.
- Krutzsch, P. H. (2000). Anatomy, Physiology and Cyclicity of the Male Tract. En: Crichton, E. G., & Krutzsch, P. H. (Eds.), *Reproductive Biology of Bats* (pp. 92-137). London: Academic Press.
- Krutzsch, P. H. (2009). The Reproductive Biology of the Cave Myotis (*Myotis velifer*). *Acta Chiropterologica*, 11(1), 89–104.
- Leigh, O., Raheem, A. K., & Oluwadamilare, O. J. A. (2010). Improving the Reproductive Efficiency of the Goat: Vaginal Cytology and Vulvar Biometry as Predictors of Synchronized Estrus / Breeding Time in West African Dwarf Goat. *International Journal of Morphology*, 28(3), 923–928

- Loudon, A. S. I., & Racey, P. A. (1987). Reproductive energetics in mammals: the proceedings of a symposium held at the Zoological Society of London on 10th and 11th April 1986 (No. 57). *Oxford University Press, USA*.
- Martin, L., & Bernard, R.T.F. (2000). Endocrine Regulation of Reproduction in Bats: the Role of Circulating Gonadal Hormones. En: Crichton, E. G., & Krutzsch, P. H. (Eds.), *Reproductive Biology of Bats* (pp. 27-58). London: Academic Press.
- McCracken, G. F., & Wilkinson, G. S. (2000). Bat Mating Systems. En: Crichton, E. G., & Krutzsch, P. H. (Eds.), *Reproductive Biology of Bats* (pp. 321-357). London: Academic Press.
- Mello, M.A.R., Marquitti, F.M.D., Guimarães Jr, P.R., Kalko, E.K.V., Jordano, P., & de Aguiar, M.A.M. (2011). The missing part of seed dispersal networks: structure and robustness of bat-fruit interactions. *PLoS One*, 6(2), e17395.
- Mena, J. L., & Castro, M. W. de. (2002). Diversidad y patrones reproductivos en quirópteros en un área urbana de Lima, Perú. *Ecología Aplicada*, 1(1), 1–8.
- Molinari, J., & Soriano, P. J. (2014). Breeding and age-structure seasonality in *Carollia brevicauda* and other frugivorous bats (Phyllostomidae) in cloud forest in the Venezuelan Andes. *Therya*, 5(1), 81-109.
- Montiel, S., Estrada, A., & León, P. (2011). Reproductive Seasonality of Fruit-Eating Bats in Northwestern Yucatan, Mexico. *Acta Chiropterologica*, 13(1), 139–145.
- Muñoz-Arango, J. (1990). Diversidad y hábitos alimenticios de murciélagos en transectos altitudinales a través de la Cordillera Central de los Andes de Colombia. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 25(1), 1-17.
- Muñoz-Arango, J. (2001). *Murciélagos de Colombia: Sistemática, distribución, descripción, historia natural y ecología*. Antioquia: Universidad de Antioquia.
- Neuweiler, G. (2000). *The biology of bats*. New York: Oxford University Press.
- Ortegón-Martínez, D., & Pérez-Torres, J. (2007). Estructura y composición del ensamblaje de murciélagos (Chiroptera) asociado a un cafetal con sombrío en la mesa de los santos (Santander) Colombia. *Actualidades Biológicas*, 29(87), 221–234.
- Racey, P. A. (1982). Ecology of bat reproduction. En: T.H. Kunz (Ed.) *Ecology of bats*, (pp. 57-104). New York: Plenum Press.

- Rasweiler, J. J. (1972). Reproduction in the long-tongued bat, *Glossophaga soricina*. *Journal of Reproduction and Fertility*, 31, 249–262
- Rasweiler, J. J. (1975). Maintaining and breeding neotropical frugivorous, nectarivorous and pollenivorous bats. *International Zoo Yearbook*, 15(1), 18-30.
- Rasweiler, J. J. (1991). Spontaneous decidual reactions and menstruation in the black mastiff bat, *Molossus ater*. *The American Journal of Anatomy*, 191(1), 1–22.
- Rasweiler, J. J., & Bonilla, H. de. (1992). Menstruation in short-tailed fruit bats (*Carollia* spp.). *Journal of Reproduction and Fertility*, 95, 231–248.
- Rasweiler, J. J., & Badwaik, N. K. (1997). Delayed development in the short-tailed fruit bat, *Carollia perspicillata*. *Journal of Reproduction and Fertility*, 109, 7–20
- Ricklefs, R.E., & Wikelski, M. (2002). The physiology/life-history nexus. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(10), 462-468.
- Ruiz, A., Soriano, P. J., Cavellier, J., & Cadena, A. (1997). Relaciones mutualísticas entre el murciélago *Glossophaga longirostris* y las Cactáceas columnares de la zona árida de la Tatacoa, Colombia. *Biotropica*, 29(4), 469–479.
- Simmons, N. B. & Voss, R. S. (1998). The Mammals of Paracou, French Guiana: a Neotropical lowland rainforest fauna. Part 1, Bats. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 237, 1-219.
- Solari, S., Muñoz-Saba, Y., Rodríguez-Maecha, J. V., Defler, T. R., Ramírez-Chaves, & Trujillo, F. (2013). Riqueza, endemismo y conservación de los mamíferos de Colombia. *Mastozoología Neotropical*, 20(2), 301-365.
- StatSoft, Inc. (2004). STATISTICA (data analysis software system), version 7. www.statsoft.com.
- Stockard, C. R., & Papanicolaou, G. N. (1917). The existence of a typical oestrous cycle in the guinea-pig—with a study of its histological and physiological changes. *American Journal of Anatomy*, 22(2), 225-283.
- Straube, F. C. & Bianconi, G. V. (2002). Sobre a grandeza e a unidade utilizada para estimar esforço de captura com utilização de redes de neblina. *Chiroptera Neotropical*, 8(1-2), 150-152.

- Touma, C., Palme, R., & Sachser, N. (2001). Different types of oestrous cycle in two closely related South American rodents (*Cavia aperea* and *Galea musteloides*) with different social and mating systems. *Reproduction*, 121(5), 791-801.
- Tschapka, M. (2005). Reproduction of the Bat *Glossophaga commissarisi* (Phyllostomidae : Glossophaginae) in the Costa Rican Rain Forest During Frugivorous and Nectarivorous Periods. *Biotropica*, 37(3), 409–415.
- Valdespino, C., Asa, C. S., & Bauman, J. E. (2002). Estrous Cycles, Copulation, and Pregnancy in the Fennec Fox (*Vulpes Zerda*). *Journal of Mammalogy*, 83(1), 99–109.
- van Schaik, C.P., Terborgh, J.W., & Wright, J., (1993). The Phenology of Tropical Forests: Adaptative Significance and Consequences for Primary Consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24, 353-377.
- Wang, Z., Liang, B., Racey, P. A., Wang, Y.-L., & Zhang, S.-Y. (2008). Sperm Storage, Delayed Ovulation, and Menstruation of the Female , Rickett s Big-Footed Bat (*Myotis ricketti*). *Zoological Studies*, 47(2), 215–221.
- Willig, M. R. (1985). Reproductive patterns of bats from Caatingas and Cerrado biomes in Northeast Brazil. *Journal of Mammalogy*, 66(4), 668–681.
- Yener, T., Turkkani Tunc, A., Aslan, H., Aytan, H., & Cantug Caliskan, A. (2007). Determination of oestrous cycle of the rats by direct examination: how reliable? *Anatomia, Histologia, Embryologia*, 36(1), 75–77.
- Zortéa, M. (2003). Reproductive patterns and feeding habits of three nectarivorous bats (Phyllostomidae: Glossophaginae) from the Brazilian Cerrado. *Brazilian Journal of Biology*, 63(1), 159–68.

ANEXOS

Anexo A. Fotografías de los caracteres reproductivos en machos.

Macho testiculado (reproductivo) de *Sturnira ludovici* (izquierda). Acercamiento de los testículos escrotales (derecha). (Foto: Sindy Celis)

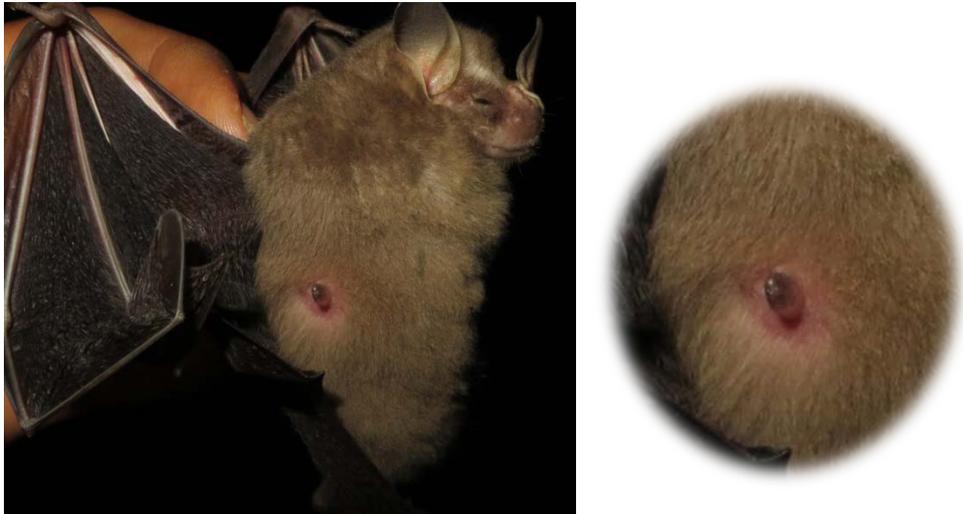


Macho no testiculado (no reproductivo) de *Dermanura bogotensis* (izquierda). Acercamiento de los testículos abdominales (no evidentes) (derecha). (Foto: Sindy Celis)



Anexo B. Fotografías de los caracteres reproductivos en hembras.

Hembra lactante de *Dermanura bogotensis* (izquierda). Acercamiento de la mama, el pezón es grande y alrededor no hay pelo (derecha). (Foto: Sindy Celis)



Hembra poslactante de *D. bogotensis* (izquierda). Acercamiento de la mama, el pezón es grande y ya puede tener pelo alrededor (derecha). (Foto: Sindy Celis)



Hembra preñada de *Sturnira ludovici*, el abdomen es voluminoso. (Foto: Sindy Celis)



Hembra inactiva (no reproductiva) de *Sturnira lilium*, el abdomen se ve distendido y las pezones no son evidentes. (Foto: Sindy Celis)



Anexo C. Esfuerzo de muestreo y números de capturas por mes para cada categoría en las cuatro especies estudiadas.

Esfuerzo de muestreo (m²h) y número de capturas (por sexo y condición reproductiva) por mes (comenzando en marzo de 2012 y finalizando en enero de 2014) para *Carollia brevicauda* y *Carollia perspicillata*.

Parámetro	Meses										Total
	Mar	May	Jul	Oct	Ene	Abr	May	Sep	Nov	Dic	
Esfuerzo muestreo	3780	12600	11400	9000	8700	3600	4560	3210	3300	3900	64050
<i>Carollia brevicauda</i>											
Hembras preñadas	1	0	2	0	1	0	0	0	0	0	4
Hembras lactantes	0	6	0	2	0	1	2	0	2	0	13
Hembras postlactantes	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
Hembras no reproductivas	1	8	6	3	11	7	0	5	1	0	42
Hembras juveniles	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total hembras	2	14	8	12	12	8	2	5	3	0	60
Macho testiculado	0	1	4	1	3	3	0	0	2	1	15
Macho no testiculado	2	2	11	1	12	5	6	0	2	1	42
Macho juvenil	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Total machos	2	3	16	2	15	8	6	0	4	2	58
Total individuos	4	17	24	8	27	16	8	5	7	2	118
<i>Carollia perspicillata</i>											
Hembras preñadas	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
Hembras lactantes	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	3
Hembras postlactantes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hembras no reproductivas	3	5	3	1	0	2	0	11	6	3	34
Hembras juveniles	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	2
Total hembras	6	6	4	1	0	2	0	12	7	4	42
Macho testiculado	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	4
Macho no testiculado	1	1	0	0	0	0	1	3	2	4	12
Macho juvenil	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total machos	2	2	1	0	0	0	1	4	2	4	16
Total individuos	8	8	5	1	0	2	1	16	9	8	58

Esfuerzo de muestreo (m²h) y número de capturas (por sexo y condición reproductiva) por mes (comenzando en marzo de 2012 y finalizando en enero de 2014) para *Sturnira lilium* y *Sturnira ludovici*.

Párametro	Meses										Total
	Mar	May	Jul	Oct	Ene	Abr	May	Sep	Nov	Dic	
Esfuerzo muestreo	3780	12600	11400	9000	8700	3600	4560	3210	3300	3900	64050
<i>Sturnira lilium</i>											
Hembras preñadas	0	0	1	0	3	0	0	0	0	0	4
Hembras lactantes	0	3	0	0	0	4	0	0	0	0	7
Hembras postlactantes	0	0	0	4	0	1	0	0	0	0	5
Hembras no reproductivas	0	4	0	6	0	4	0	3	0	1	18
Hembras juveniles	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total hembras	0	7	1	10	3	9	0	3	0	1	34
Macho testiculado	0	2	1	2	2	6	2	5	0	1	21
Macho no testiculado	0	0	0	2	0	6	0	2	1	0	11
Macho juvenil	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Total machos	0	2	1	4	2	12	2	8	1	1	33
Total individuos	0	9	2	14	5	21	2	11	1	2	67
<i>Sturnira ludovici</i>											
Hembras preñadas	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	3
Hembras lactantes	0	0	0	1	0	2	0	2	0	0	5
Hembras postlactantes	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	3
Hembras no reproductivas	0	2	9	1	6	0	0	6	2	1	27
Hembras juveniles	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Total hembras	0	2	10	2	6	4	0	9	3	3	39
Macho testiculado	0	0	1	3	0	0	1	5	0	0	10
Macho no testiculado	0	0	8	1	0	0	0	22	1	0	32
Macho juvenil	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total machos	0	0	9	4	0	0	1	27	1	0	42
Total individuos	0	2	19	6	6	4	1	36	4	3	81

Anexo D. Fotografías de las especies estudiadas.

Carollia brevicauda (Foto: Julián Lozano)



Carollia perspicillata (Foto: Sindy Celis)



Sturnira liliium (Foto: Sindy Celis)

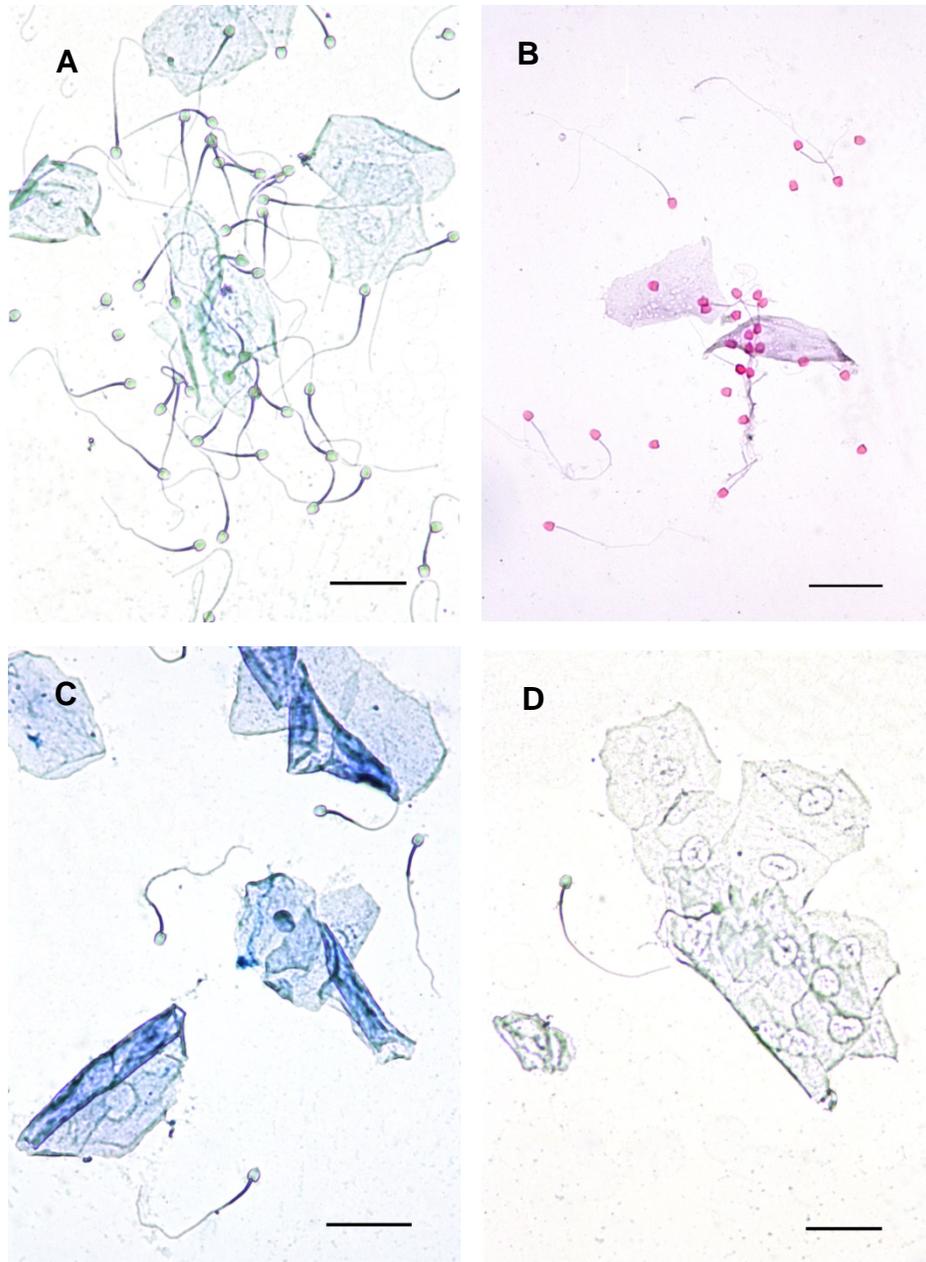


Sturnira ludovici (Foto: Julián Lozano)



Anexo E. Fotografías de los espermatozoides presentes en las muestras de citologías vaginales.

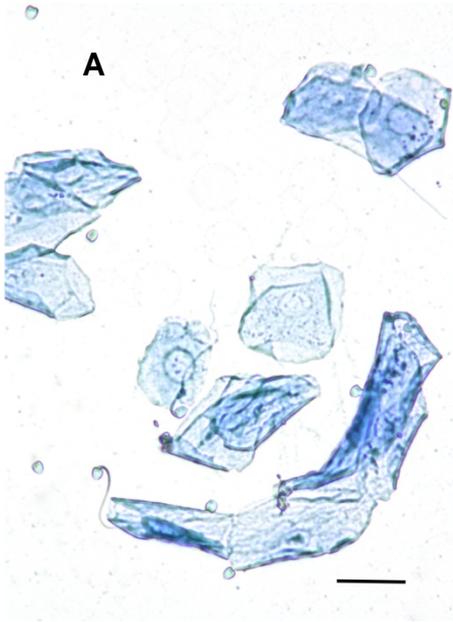
Muestras de citologías vaginales con espermatozoides de hembras no reproductivas (A, B) y poslactantes (C, D) de *Sturnira lilium*. Barra de escala 33 μ m



Muestras de citologías vaginales con espermatozoides de hembras no reproductiva (A) y lactante (B) de *Sturnira ludovici*. Barra de escala 33 μ m



A



B