

Actividad reproductiva anual y dieta de machos de *Myotis albescens* (Chiroptera:
Vespertilionidae) en el municipio de Santa Bárbara, Santander

Valentina Padilla Muñoz

Trabajo de grado para optar al título de Bióloga

Directora

Martha Patricia Ramírez Pinilla

Doctora en Ciencias Biológicas

Codirector

Víctor Hugo Serrano Cardozo

Doctor en Ciencias Biológicas

Universidad Industrial de Santander

Facultad de Ciencias

Escuela de Biología Bucaramanga

2026

Dedicatoria

A mis padres, Miguel Edinson Padilla Jiménez y Patricia Muñoz Padilla, por su apoyo incondicional y por creer siempre en mí, incluso cuando yo no creía en mí misma.

A mis hermanos, David Josué Padilla y Mateo Rueda Muñoz: a Mateo, porque, aunque la distancia nos separa, nunca me dejó sola y siempre llenó de risas mis días; y a David Josué, por darme razones para continuar y nunca rendirme.

A Diego, por su compañía y amor, por estar presente en mis alegrías y en mis luchas, por ser la luz de mi vida. Como en nuestra historia favorita “*Frodo no hubiera podido sin Sam*”.

A mi abuelito, Jaime Muñoz Sarmiento, por sus palabras de aliento.

A los *M. albescens*, por haberme permitido culminar mi formación profesional y por despertar en mí un asombro cada vez mayor por la vida.

A mi peludita, Zoe, porque, sin saberlo, cada vez que se acercaba a mí en las noches me reconfortaba enormemente.

Agradecimientos

A Dios por iluminar el camino.

A mi directora, Martha Patricia Ramírez Pinilla, y a mi codirector, Víctor Hugo Serrano Cardozo, por su acompañamiento y orientación a lo largo de este proceso.

A la Universidad Industrial de Santander, mi alma mater, por haberme acogido y brindado el espacio para formarme.

A todos mis compañeros de laboratorio, por reír conmigo, por ser un apoyo constante, por darme fuerzas y compartir tanto las frustraciones como las alegrías.

A mis queridas amigas, Briyid Celeny Ordóñez Guarín y María Angélica Vargas Moreno, por acompañarme en mis alegrías, mis tristezas y por recorrer conmigo, paso a paso, el camino universitario.

A la profesora Yamile, por acogerme con calidez en su hogar y permitirme estudiar los seres que allí habitaban. Al profesor Víctor, por haber sido siempre un gran apoyo y darme ánimo cuando más lo necesité.

A todos, gracias.

Tabla de Contenido

	Pág.
Introducción	11
1. Objetivos	15
1.1 <i>Objetivo General</i>	15
1.2 <i>Objetivos Específicos</i>	15
2. Competencias	16
3. Metodología	17
3.1. Área de estudio.....	17
3.2. Captura de individuos.....	17
3.3. Actividad reproductiva.....	19
3.4. Contenido estomacal	20
3.5. Análisis de datos	21
4. Resultados	23
4.1 Actividad reproductiva.....	23
4.2 Actividad reproductiva en relación con la precipitación.....	24
4.3 Dieta	31
4.4 Caracterización de las presas	31
4.5 Índice de importancia relativa (IRI).....	31
4.6 Variación en la composición en la dieta entre temporadas.	32
4.7 Variación del volumen estomacal por temporadas.....	32

5. Discusión.....	37
5.1 Actividad reproductiva anual	37
5.2 Actividad reproductiva en relación con la precipitación.....	39
5.3 Dieta	40
6. Conclusiones	43
Referencias Bibliográficas.....	44
Apéndices	51

Lista de Tablas

	Pág.
Tabla 1. <i>Composición dietaria a nivel taxonómico de orden, índice de importancia relativa (IRI) de ítems consumidos por Myotis albescens</i>	34

Lista de Figuras

	Pág.
Figura 1. <i>Volumen testicular por temporadas</i>	26
Figura 2. <i>Volumen testicular a lo largo de los meses</i>	27
Figura 3. <i>Caracteres morfológicos externos</i>	28
Figura 4. <i>Histología testicular de húmedo 1 y seco 1</i>	29
Figura 5. <i>Histología testicular húmedo 2 y seco 2</i>	30
Figura 6. <i>Composición dietaria de <i>Myotis albescens</i> a nivel de orden durante las temporadas húmeda y seca</i>	33
Figura 7. <i>Modelo de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) basado en la matriz de similitud de Bray-Curtis, construido a partir de los ítems ingeridos por machos de <i>Myotis albescens</i> en temporadas húmeda y seca</i>	35
Figura 8. <i>Volumen estomacal por temporada</i>	36

Lista de Apéndices

pág.

Apéndice A. *Ítems no entomológicos encontrados en el contenido estomacal de Myotis albescens.*

..... 51

Resumen

Título: Actividad reproductiva anual y dieta de machos de *Myotis albescens* (Chiroptera: Vespertilionidae) en el municipio de Santa Bárbara, Santander*

Autor: Valentina Padilla Muñoz**

Palabras Clave: *Myotis albescens*, actividad reproductiva, dieta, Santa Bárbara.

Descripción:

En la zona rural del municipio de Santa Bárbara, Santander se encuentra una población de murciélagos insectívoros de *Myotis albescens* cuya ecología reproductiva y alimenticia ha sido poco estudiada, a pesar de la importancia de estos aspectos para entender su dinámica poblacional y su papel en el ecosistema. La ausencia de hembras en la colonia sugiere un patrón de segregación sexual local. Con el fin de aportar información sobre la reproducción y la dieta en el tiempo y entre estaciones climáticas, se analizó una colonia de machos mediante el examen de caracteres externos y cortes histológicos de gónadas, complementados con el análisis del contenido estomacal. Los resultados muestran que la espermatogénesis final se restringe a la segunda mitad del año (julio–noviembre), mientras que la dieta mantuvo una composición similar entre estaciones, dominada por Lepidoptera y contribución de Diptera e Hymenoptera, aunque con un mayor volumen de consumo durante la temporada húmeda, lo que podría reflejar una mayor oferta ambiental. Estos hallazgos proporcionan información de base sobre la ecología reproductiva y trófica de los machos de *M. albescens* en esta localidad, y sugieren la necesidad de estudios adicionales que permitan localizar la colonia de las hembras y profundizar en la relación entre la reproducción, la dieta y la estacionalidad local.

* Trabajo de Grado

** Facultad de Ciencias. Escuela de Biología. Directora: Martha Patricia Ramírez Pinilla, PhD
Codirector: Víctor Hugo Serrano Cardozo, PhD

Abstract

Title: Annual reproductive activity and diet of male *Myotis albescens* (Chiroptera: Vespertilionidae) in the municipality of Santa Bárbara, Santander*

Author(s): Valentina Padilla Muñoz**

Key Words: *Myotis albescens*, reproductive activity, diet, Santa Bárbara

Description: In the rural area of the municipality of Santa Bárbara, Santander, there is a population of insectivorous bats of *Myotis albescens*, for which the reproductive and feeding ecology has been little studied, despite the importance of these aspects for understanding their population dynamics and their role in the ecosystem. The absence of females in the colony suggests a pattern of local sexual segregation. In order to provide information on reproduction and diet over time and across climatic seasons, we analyzed a male colony through the examination of external traits and histological sections of gonads, complemented with stomach content analysis. The results show that final spermatogenesis was restricted to the second half of the year (July–November), while the diet maintained a similar composition between seasons, dominated by Lepidoptera with contributions of Diptera and Hymenoptera, although with a greater volume of consumption during the rainy season, which may reflect increased resource availability. These findings provide baseline information on the reproductive and trophic ecology of male *M. albescens* in this locality, and suggest the need for further studies to locate the female colony and to deepen the understanding of the relationship among reproduction, diet, and local seasonality.

* Degree Work

** Science Faculty. Department of Biology. Directora: Martha Patricia Ramírez Pinilla, PhD
Codirector: Víctor Hugo Serrano Cardozo, PhD

Introducción

En Colombia, los Chiroptera representan el orden con mayor diversidad de especies, con 217 especies registradas (Ramírez-Chaves et al., 2021). Estas cumplen con servicios ecosistémicos esenciales ya que contribuyen a la regeneración de las plantas a través de la polinización y la dispersión de semillas, asimismo, los murciélagos insectívoros actúan como agentes de control de artrópodos por medio de la depredación, provocando una reducción de plagas de insectos en paisajes agrícolas, y mitigando la herbívora en bosques tropicales (Kalka & Kalko, 2006; Kalko et al., 2008).

A pesar de la importancia ecológica de los murciélagos insectívoros, existe un déficit de información relacionada con aspectos fundamentales de su biología, como la dieta y actividad reproductiva. Los estudios realizados con redes de niebla en el Neotrópico han aumentado sustancialmente el conocimiento sobre los murciélagos filostómidos (Kalko et al., 2008), sin embargo, se carece de mucha de la información sobre los murciélagos insectívoros, debido a la dificultad que implica muestrear estas especies, dado que su especialización en la ecolocalización les permite maniobrar hábilmente obstáculos como las redes de niebla (Kalko et al., 2008). Por otro lado, se ha observado correlación significativa entre el régimen de precipitación y la disponibilidad de alimentos, la cual, a su vez puede tener relación con la actividad reproductiva en murciélagos insectívoros (Racey & Entwistle, 2000).

Myotis albescens es una especie de murciélago insectívoro de la familia Vespertilionidae, posee una amplia distribución en Centro y Suramérica, se encuentra desde el sur de México hasta Argentina, ocupando una variedad de hábitats que incluyen áreas de tierras bajas, asociaciones de arbustos espinosos, bosques tropicales húmedos, y espacios abiertos como patios pastizales y terrenos de cultivo (Braun et al., 2009; Gardner et al., 1970; Handley Jr, 1978). Esta especie tiende

a habitar a altitudes inferiores a 500 msnm, aunque su rango altitudinal va hasta los 1800 msnm (Braun et al., 2009). Su dieta se basa en insectos voladores de los órdenes Coleoptera, Diptera, Lepidoptera, Hemiptera, Homeoptera, Neuroptera y Trichoptera según lo que se ha observado en estudios del contenido estomacal que se han realizado en el Costa Rica y Panamá (Braun et al., 2009; Whitaker et al., 1994); además, se describió el contenido estomacal de un individuo de Bolivia que contenía restos de Arachnida (Aguirre et al., 2003). Asimismo, en un estudio realizado en Argentina para evaluar la dieta de varias especies del género *Myotis*, se encontró que la dieta de *M. albescens* se componía en mayor proporción de Lepidoptera, mientras que otros órdenes como Coleoptera y Homoptera constituían una proporción menor en su dieta (Gamboa Alurralde & Díaz, 2019). Por lo tanto, relacionado con su amplia distribución geográfica, la dieta en esta especie puede variar dependiendo de la localidad de estudio.

Por otra parte, *M. albescens* presenta características particulares en su reproducción, como se muestra en un estudio de Paraguay: las hembras exhiben un patrón poliestral estacional bimodal, es decir, con dos periodos reproductivos a lo largo del año, asociados a las estaciones húmeda y seca (Myers, 1977; Racey & Entwistle, 2000). En cuanto a los machos, puede observarse un periodo prolongado de espermatogénesis, que inicia en otoño (abril–mayo) y se extiende durante el invierno y la primavera hasta inicios del verano (diciembre), interrumpiéndose solo en los meses más cálidos del verano austral (enero–marzo). Esta fase prolongada (de aproximadamente ocho a nueve meses) asegura la disponibilidad de espermatozoides durante las cópulas de mayo y julio, cuando ocurre la ovulación y fertilización diferida en las hembras, y respalda la posibilidad de varios ciclos de gestación y lactancia en el mismo año (Myers, 1977). Este patrón no se limita a Paraguay: estudios en Perú muestran hembras preñadas y lactantes tanto en la Amazonía como en la vertiente andina (Ascorra et al., 1996, 1996; Graham, 1987), mientras que en Argentina y

Bolivia se han registrado hembras lactantes en primavera-verano (Anderson, 1997; Barquez, 1988; Braun et al., 2009; Mares et al., 1995) y en Brasil se han documentado colonias con machos escrotales y hembras grávidas desde octubre, al inicio de la estación lluviosa (Garbino et al., 2021). En conjunto, estas evidencias indican que la reproducción de *M. albescens* ha sido estudiada en varias regiones de Sudamérica, y que, aunque el ciclo muestra variaciones locales, en general se mantiene la característica de múltiples periodos reproductivos sincronizados con la estacionalidad. No obstante, para la región del flanco occidental de la Cordillera Oriental de Colombia no se conoce literatura sobre estudios de la actividad reproductiva de machos y hembras, ni de la dieta de esta especie.

Para abordar esta brecha en el conocimiento, se realizó una revisión de la abundancia en colecciones, proporción de sexos y localidades de colecta de esta especie en la Colección Mastozoológica de la Universidad Industrial de Santander. Los especímenes examinados eran abundantes en el municipio de Santa Bárbara, Santander, donde se identificó una colonia de esta especie. Curiosamente, los especímenes recolectados consistían exclusivamente de machos. Con el fin de localizar a las hembras, se llevó a cabo una búsqueda en refugios y dormideros de murciélagos aledaños a la zona de estudio; no obstante, no se encontraron rastros de colonias femeninas de *M. albescens*.

Por consiguiente, este estudio pretende conocer aspectos de la actividad reproductiva y dieta de una colonia de machos del Municipio de Santa Bárbara, y su posible relación con el régimen de precipitación en la región. Se ha evidenciado que la dieta de los machos varía entre estaciones, debido a una mayor disponibilidad de recursos durante la época húmeda (Gamboa Alurralde & Díaz, 2019; Nardone et al., 2015; Racey & Entwistle, 2000; Senior et al., 2005). Asimismo, como se ha documentado en otras especies de murciélagos tropicales se han observado

espermatozoides en los túbulos seminíferos a lo largo de todo el año (Araújo et al., 2013; Racey & Entwistle, 2000; Silva-Duarte et al., 2023). Por lo tanto, hipotetizamos que nuestra colonia de machos tiene una dieta que varía entre las estaciones de precipitación pluvial alta y baja y que los machos tienen una espermatogénesis prolongada y continua en el año, independiente de las estaciones derivadas de la precipitación.

1. Objetivos

1.1 *Objetivo General*

- Describir la actividad reproductiva y la dieta anual de los machos de *Myotis albescens* en el municipio de Santa Bárbara, Santander.

1.2 *Objetivos Específicos*

- Determinar la condición reproductiva de machos a partir de caracteres morfológicos externos e histología testicular.
- Identificar los principales ítems alimenticios que componen la dieta de *M. albescens*.
- Establecer si la actividad reproductiva y dieta de los machos se relaciona con variaciones estacionales de la precipitación.

2. Competencias

- Aprende la anatomía externa e interna de *Myotis albescens* y describe caracteres asociados a la actividad reproductiva de los ejemplares.
- Aprende a manipular y preparar organismos vivos y sus tejidos desde el momento de su captura, transporte, eutanización, disección y obtención de órganos reproductivos con el fin de asimilar su correcta manipulación.
- Desarrolla habilidades en histotecnica para la realización de cortes histológicos testiculares, incluyendo la preparación de la muestra, uso del micrótopo, técnicas de tinción diferencial, montaje de micropreparados.
- Analiza y describe estructuras reproductivas relacionadas a la espermatogénesis a través del análisis histológico.
- Analiza y describe el contenido estomacal del murciélago insectívoro *Myotis albescens*, para ello adquiere destreza en el uso de claves taxonómicas y métodos para la identificación morfológica de Artropoda en los contenidos digestivos.
- Analiza los datos cualitativos y cuantitativos registrados y emplea paquetes estadísticos para poner a prueba las hipótesis derivadas de los objetivos planteados.
- Escribe un informe final coherente y de excelente calidad.

3. Metodología

3.1. Área de estudio

El objeto de estudio fue una colonia de machos de *Myotis albescens* en un bosque andino ubicado en la vereda Esparta en el norte del municipio de Santa Bárbara, Santander, en el flanco occidental de la Cordillera Oriental en Colombia (7° 00' 59.4" N - 72° 53' 51.1" W & 7° 02' 26.8" N 72° - 52' 56.6" W). En el área de estudio, *Myotis albescens* fue registrado a 2360 m s. n. m., una altitud superior al rango comúnmente reportado para la especie, que suele encontrarse mayormente por debajo de los 1700 m (Braun et al., 2009; Pavé et al., 2022; Tirira, 2017). El área presenta un régimen de lluvias bimodal, con dos periodos de lluvias altas, de abril a mayo y de septiembre a noviembre, y dos periodos de lluvias bajas, uno de diciembre a marzo, y otro de junio a agosto. El área de estudio, durante el tiempo de muestreo tuvo una precipitación anual aproximada de 1573 mm, y una temperatura media de 15 C° (CHELSA, 2024).

3.2. Captura de individuos

Teniendo en cuenta que los murciélagos insectívoros aprovechan las edificaciones para refugiarse durante el día, para su captura se instalaron de una a dos redes de niebla (12 x 2,6 m) sobre el techo de una vivienda donde se evidencia un refugio de una colonia de machos de *M. albescens*. Con el fin de aumentar la probabilidad de captura, se desplegaron además dos redes de niebla alrededor de la vivienda, desde las 17:00 hasta las 6:00 h del siguiente día, durante dos días al mes en un período de 14 meses (desde septiembre del 2023 a noviembre del 2024). La identificación taxonómica de la especie se realizó mediante la clave de identificación de murciélagos (Díaz et al., 2016).

Cada individuo capturado fue sexado y se identificó su estado de desarrollo (juvenil o adulto) mediante la observación de la fusión de las epífisis metacarpales (Stoner, 2001). Asimismo, se evaluó la condición reproductiva de los individuos mediante caracteres morfológicos externos como la posición de los testículos abdominal (no reproductivo) o escrotal (reproductivo) (Barboza-Márquez & Aguirre, 2010; Santos-Moreno et al., 2010; Torres-Flores et al., 2012). Algunos de los individuos fueron fotografiados para mostrar estas características externas. Se registró la masa corporal con un dinamómetro (Pesola® de 100 g \pm 0,5 g) y las medidas estándar con un calibrador (\pm 0,1 mm) [Longitud total (LT), longitud de la cola (LC), longitud de la oreja (LO), longitud de la pata (LP) y la longitud del antebrazo (LA)] (Díaz et al., 2016). Algunos de los machos capturados fueron seleccionados según el orden de captura o en el caso de que se encontraran escrotales para ser eutanizados mediante una inyección de 1 mL de roxicáina al 2% directamente en el corazón, con el fin de estudiar los caracteres gonadales y la dieta, procurando obtener un número significativo por mes de captura. Para el análisis de la actividad reproductiva se colectaron cuatro o más individuos por mes y, para el análisis de la dieta, se consideraron únicamente los individuos capturados durante la madrugada para asegurar que se habían alimentado durante la noche. Este procedimiento se llevó a cabo siguiendo estrictamente los protocolos éticos y de bienestar animal establecidos para la eutanización de murciélagos (Canadian Council on Animal Care, 2018).

Los individuos colectados se procesaron y almacenaron como material seco (pieles y cráneos) en la Colección de Mastozoología del Museo de Historia Natural de la Universidad Industrial de Santander (UIS-MHN-M: 2220-3, 2234-49, 2314-63, 2371-2, 2424-52). Por último, los machos no eutanizados fueron marcados con una perforadora metálica de en el mesopatagio del ala izquierda para reconocer recapturas a lo largo del muestreo; posteriormente, fueron liberados en el mismo sitio de la captura.

3.3. Actividad reproductiva

En los cuerpos de los individuos colectados se hizo una disección ventral utilizando un bisturí quirúrgico con el propósito de extraer sus tractos reproductivos y digestivo. Los testículos y el epidídimo fueron fotografiados con un estereoscopio portátil. Luego, fueron medidos sobre las fotografías con el programa Image J (Schneider et al., 2012).

Las estructuras reproductivas obtenidas fueron fijadas en una solución de Bouin durante 24 horas y luego se almacenaron en etanol al 70% en tubos de Eppendorf. Posteriormente, en el laboratorio, se sometieron a un proceso de deshidratación gradual en etanol (70% al 96% OH), se aclararon en xilol y se incluyeron en parafina histológica (Paraplast®). Se realizaron cortes histológicos de 5 µm de grosor utilizando un micrótopo rotatorio Lipshaw®. Estos cortes fueron teñidos con hematoxilina-eosina y se realizaron fotografías utilizando una cámara Canon EOS® integrada en el microscopio Nikon H-550S®.

Se realizó la categorización del estado reproductivo de los machos de acuerdo con el estado de la espermatogénesis por observación de los cortes histológicos a nivel testicular y la presencia o no de espermatozoides en los túbulos seminíferos y en el epidídimo. Para ello se siguió el ciclo del epitelio seminífero descrito para *Sturnira lilum* establecidos por Morais et al. (2013). Se considera un individuo como reproductivo cuando se observan claramente espermatozoides en el lumen del epidídimo y de los túbulos seminíferos.

3.4. Contenido estomacal

Para evaluar la dieta, se tuvieron solamente en cuenta los individuos de *Myotis albescens* capturados en las redes alrededor de las 4:00 a 6:00 de la madrugada, dado que se esperaba que en estas horas tuvieran el contenido estomacal. El tracto digestivo de cada individuo fue fijado durante 24 horas en formol amortiguado al 10% y almacenado en tubos eppendorf individuales marcados en etanol al 70%.

Se examinaron los estómagos de los murciélagos colectados, disponiendo cada estómago y su contenido en papel de filtro, registrando su masa (con una balanza analítica - Precisa Instruments A6, precisión ± 0.001 g) y volumen (mediante desplazamiento de agua en una jeringa volumétrica Precision Care 5ml). Se separaron las presas encontradas bajo un estereoscopio Nikon eclipse E200®, se cuantificaron e identificaron hasta el nivel taxonómico más bajo posible, utilizando la clave taxonómica de Borror & White (1970). Los elementos altamente digeridos se categorizaron como material no identificado. Se estableció el número de presas que representaron elementos de insectos, basados en el número de fragmentos de partes de quitina para diferentes órdenes (Coleoptera, Heteroptera), alas (en el caso de Diptera, Himenoptera, Lepidoptera), piezas bucales (en su mayoría Himenoptera o Diptera), y otros órganos conservados (patas, clipeo, mandíbulas, entre otros) (Silva-Duarte et al., 2023). Para determinar el número de presas que pertenecieron a un espécimen en particular, se aplicó la regla de suma de diferentes partes de quitina a nivel de individuo (Orlowski & Karg, 2013), por ejemplo, una cabeza y tres patas representaron un individuo, un élitro o un ala y una cabeza también fueron considerados un individuo.

3.5. Análisis de datos

Con respecto a las variables climáticas, se tuvo en cuenta la precipitación de la zona de estudio durante el tiempo del muestreo. Los meses que estuvieron por encima de la media de la precipitación anual correspondieron con la temporada húmeda, mientras que aquellos que estuvieron por debajo de la media fueron considerados meses secos. Se determinaron cuatro estaciones para el análisis de la actividad reproductiva: Temporada seca 1 (diciembre, enero, febrero, marzo), temporada seca 2 (junio, julio, agosto); temporada húmeda 1 (abril, mayo) y temporada húmeda 2 (septiembre, octubre y noviembre). En cambio, para el análisis de la dieta solo se distinguieron dos estaciones (seca y húmeda), debido al número reducido de muestras, que impidió una asignación equilibrada a las cuatro categorías establecidas para la actividad reproductiva. Esta información fue adquirida a través de un conjunto de datos climáticos globales del (CHELSA, 2024).

Para determinar si existió alguna relación entre la actividad reproductiva testicular y la precipitación, se calculó el volumen de los testículos utilizando la fórmula del elipsoide:

$$V = \frac{4}{3}\pi abc$$

Donde: a, b y c son las longitudes de los semiejes del elipsoide (ancho, largo, alto) (Gualdrón-Durán et al., 2019). Posteriormente, se emplearon dos enfoques estadísticos principales para evaluar la variación del volumen testicular a lo largo del año. Primero, se ajustó un modelo aditivo generalizado (GAM) utilizando la función `gam()` del paquete `mgcv` (Wood, 2017) en R, con una base suavizada cíclica. Este modelo permitió evaluar cambios no lineales en el volumen testicular a lo largo del tiempo. Se verificaron los supuestos del modelo y se reportaron los valores de R^2 ajustado, la significancia del suavizado y la complejidad del modelo (edf).

Adicionalmente, se realizó un análisis de covarianza (ANCOVA), con el volumen testicular como variable dependiente, el mes como factor principal, y el peso de los individuos como covariable. Este análisis se aplicó tanto para las estaciones climáticas como para los meses individuales con datos disponibles (enero, marzo, abril, mayo, junio, julio, agosto, septiembre, octubre y noviembre).

Para comparar las medias entre los meses, se aplicó una prueba de comparaciones múltiples de Duncan, seleccionada por su mayor sensibilidad y por generar agrupaciones más realistas en contextos biológicos donde los cambios pueden ser graduales y no abruptos. En contraste, para las estaciones climáticas, se empleó la prueba de Tukey HSD, la cual ofrece un control más estricto del error tipo I, siendo adecuada dado que el número de grupos es menor y más definido. Todos los análisis estadísticos fueron realizados en el lenguaje R, versión 4.5.0 (R Core Team, 2025).

En cuanto a la dieta, el porcentaje que cada presa ocupó en el estómago de un individuo se calculó mediante el método de Whitaker et al. (1994), hallando el porcentaje numérico ($N\% = N_i / N_t \times 100$), el volumétrico ($V\% = V_i / V_t \times 100$) y la frecuencia de ocurrencia ($F\% = F_i / F_t \times 100$). El valor aproximado del peso y el volumen de cada presa consumida se obtuvo sacando el porcentaje de volumen que esta ocupó dentro de cada estómago. Adicionalmente, se realizó un análisis de escala multidimensional no métrica (nMDS) para evaluar y representar gráficamente las diferencias en la dieta de los murciélagos entre las estaciones húmeda y seca (Silva-Duarte et al., 2023), utilizando el software Past v 4.08 (Hammer et al., 2001). La relación entre las estaciones climáticas (seco y húmedo) y la dieta se evaluó mediante un análisis de covarianza (ANCOVA), determinándose si había diferencias significativas entre el volumen ajustado del estómago respecto al peso de los individuos, entre las estaciones húmeda y seca. Este análisis se realizó en lenguaje R versión 4.5.0 (R Core Team, 2025).

4. Resultados

Se analizaron los tractos reproductivos de 88 machos de *M. albescens*, de los cuales 85 fueron clasificados como adultos y tres como juveniles. De los individuos capturados, 22 presentaban contenido estomacal, mientras que los 66 restantes se encontraban con el estómago vacío. En cuanto a la distribución por temporada, 51 murciélagos fueron colectados durante los meses correspondientes a las temporadas húmedas (H1 y H2) y 37 durante las temporadas secas (S1 y S2).

4.1 Actividad reproductiva

Aunque solo 10 de los machos capturados presentaron testículos escrotales (todos correspondientes a la temporada húmeda 2), la mayoría de los ejemplares mostró una posición testicular abdominal. El análisis histológico confirmó que los individuos escrotales estaban en condición reproductiva, con túbulos seminíferos en los estadios 7 y 8 del ciclo del epitelio seminífero. Sin embargo, también se registraron machos con testículos abdominales de la temporada húmeda 2 y seca 2 que presentaban actividad reproductiva, lo que indica que la posición testicular no se relacionó de manera consistente con el estado reproductivo (Figura 3). El análisis histológico gonadal reveló que los machos no estuvieron reproductivos todo el año, sólo se observaron espermatozoides en los epidídimos de los individuos que fueron colectados en los meses correspondientes a la temporada seca 2 (julio y agosto) y en aquellos colectados en la temporada húmeda 2 (septiembre octubre y noviembre). En estos casos, los túbulos seminíferos se encontraron en estados 7 y 8 del ciclo del epitelio seminífero: en el estado 7 se evidencian espermátidas alargadas agrupadas en el borde del lumen tubular y en el estado 8 se evidencian espermatozoides en el borde del lumen tubular listos para ser liberados (Figura 5).

Por el contrario, durante la temporada seca 1 y húmeda 1, y el mes de junio de la temporada seca 2, la histología testicular mostró que los individuos no se encontraban reproductivos. En estos, aunque la espermatogénesis es activa, los túbulos seminíferos se hallaban mayoritariamente en los estados 1 y 2 en menor medida; en el estado 1 se observan espermatogonias tipo A en división y espermatogonias tipo B en proceso de diferenciación, en el estado 2, los espermatoцитos primarios se observan en fase cigoteno (Figura 4).

4.2 Actividad reproductiva en relación con la precipitación

El ANCOVA para evaluar el efecto de las temporadas sobre el volumen testicular, considerando el peso corporal como covariable indicó que el volumen testicular presentó diferencias significativas entre temporadas ($F_{(3, 79)} = 4.923$, $p = 0.0035$), mientras que el peso corporal no tuvo un efecto significativo sobre el volumen testicular ($F_{(1, 79)} = 0.051$, $p = 0.82$). Estos resultados sugieren que las variaciones observadas en el volumen testicular entre temporadas no se deben a diferencias en el peso de los individuos, sino que representan cambios asociados a su ciclo reproductivo (Figura 1).

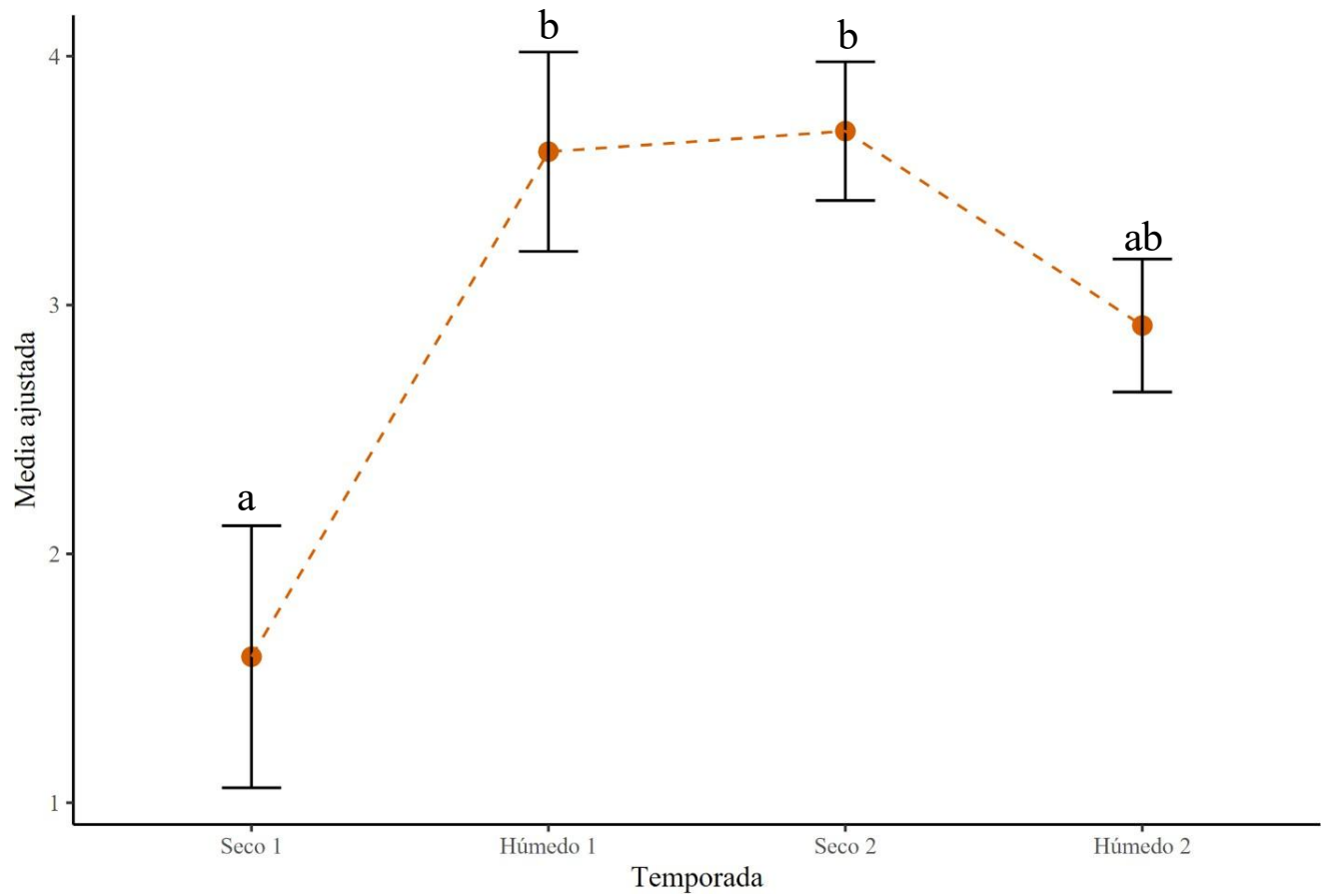
Posteriormente, se realizaron comparaciones múltiples *post-hoc* para identificar qué temporadas difieren entre sí. Los resultados mostraron que el volumen testicular fue significativamente mayor en las temporadas Húmedo 1 ($p = 0.014$) y Seco 2 ($p = 0.003$) en comparación con Seco 1. No se encontraron diferencias significativas entre Húmedo 2 y las demás temporadas ($p > 0.05$).

Por otro lado, para evaluar la variación mensual del volumen testicular, se ajustó un modelo aditivo generalizado (GAM) con una curva suavizada cíclica ($bs = "cc"$) en función del mes. El efecto de los meses fue significativo ($F = 1.24$, $p = 0.003$), con una complejidad moderada de la curva ($edf = 2.36$), que indica una variación no lineal pero suave del volumen testicular a lo largo

del año. El modelo explicó aproximadamente el 11.9% de la variación del volumen (R^2 ajustado = 0.119). No se detectaron problemas en los residuos ni evidencia de sobreajuste, y el número de bases seleccionadas fue adecuado (k-index = 1.09, $p = 0.78$). La curva ajustada reveló un incremento gradual del volumen testicular desde marzo al inicio de la temporada húmeda 1, alcanzando un máximo entre julio y septiembre, seguido de un descenso hacia los valores mínimos entre diciembre y febrero (Figura 2).

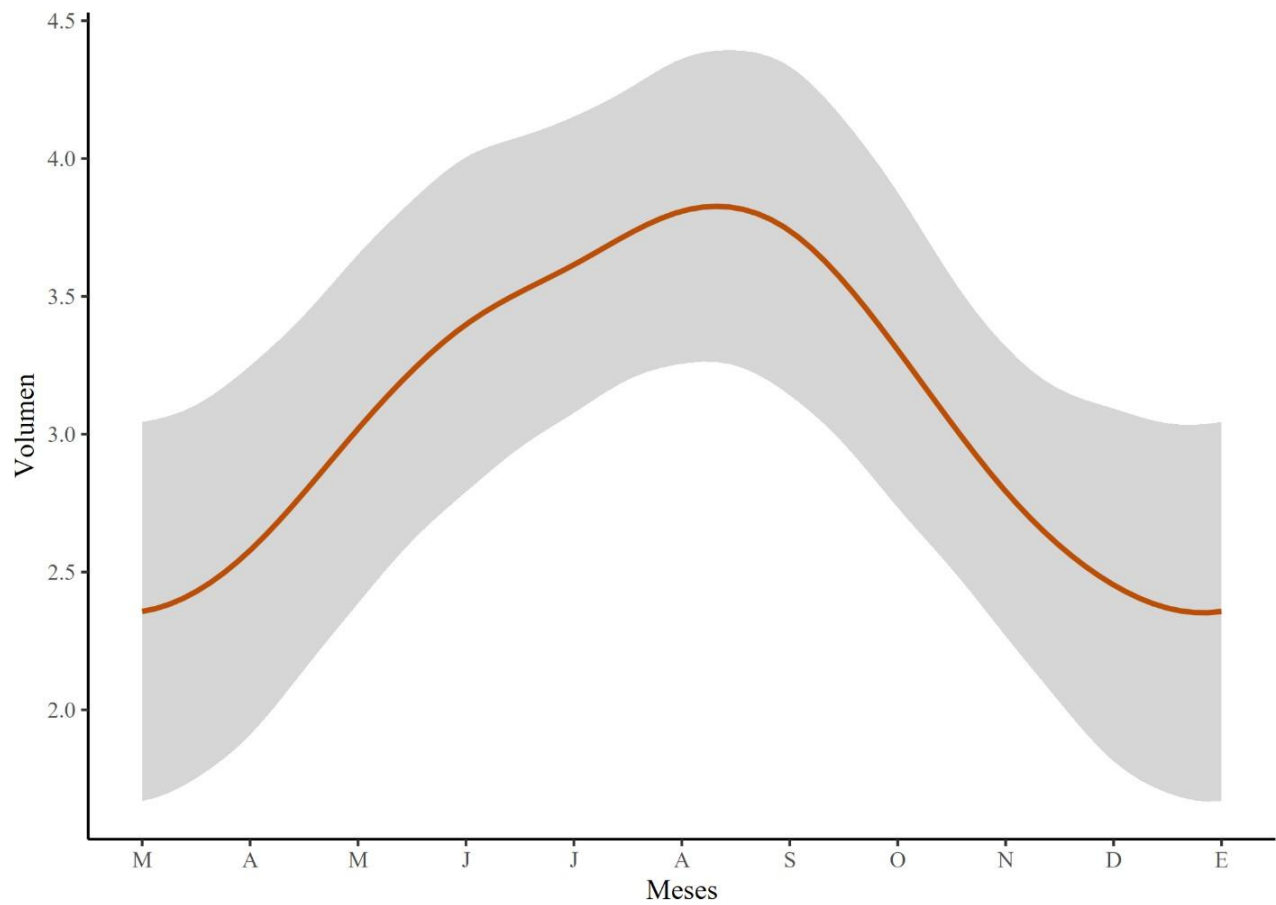
Para validar estadísticamente estas diferencias mensuales, se realizó un análisis de covarianza (ANCOVA) considerando el peso corporal como covariable. Se encontró un efecto significativo de los meses sobre el volumen testicular ($F_{(10,72)} = 2.745$, $p = 0.006$), mientras que el peso no presentó efecto significativo ($p = 0.896$).

Figura 1.
Volumen testicular por temporadas

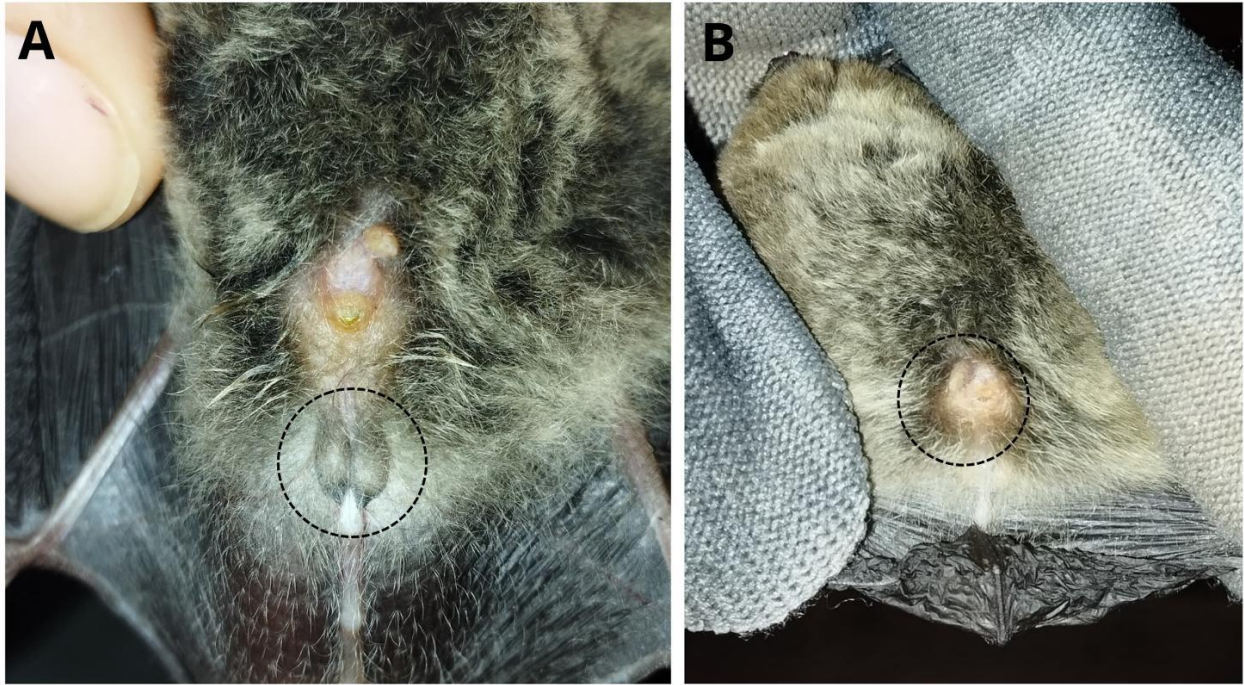


Nota. Medias ajustadas de volumen testicular (\pm error estándar) por temporada, obtenidas a partir del modelo de ANCOVA controlando por peso corporal, ($p = 0.0035$).

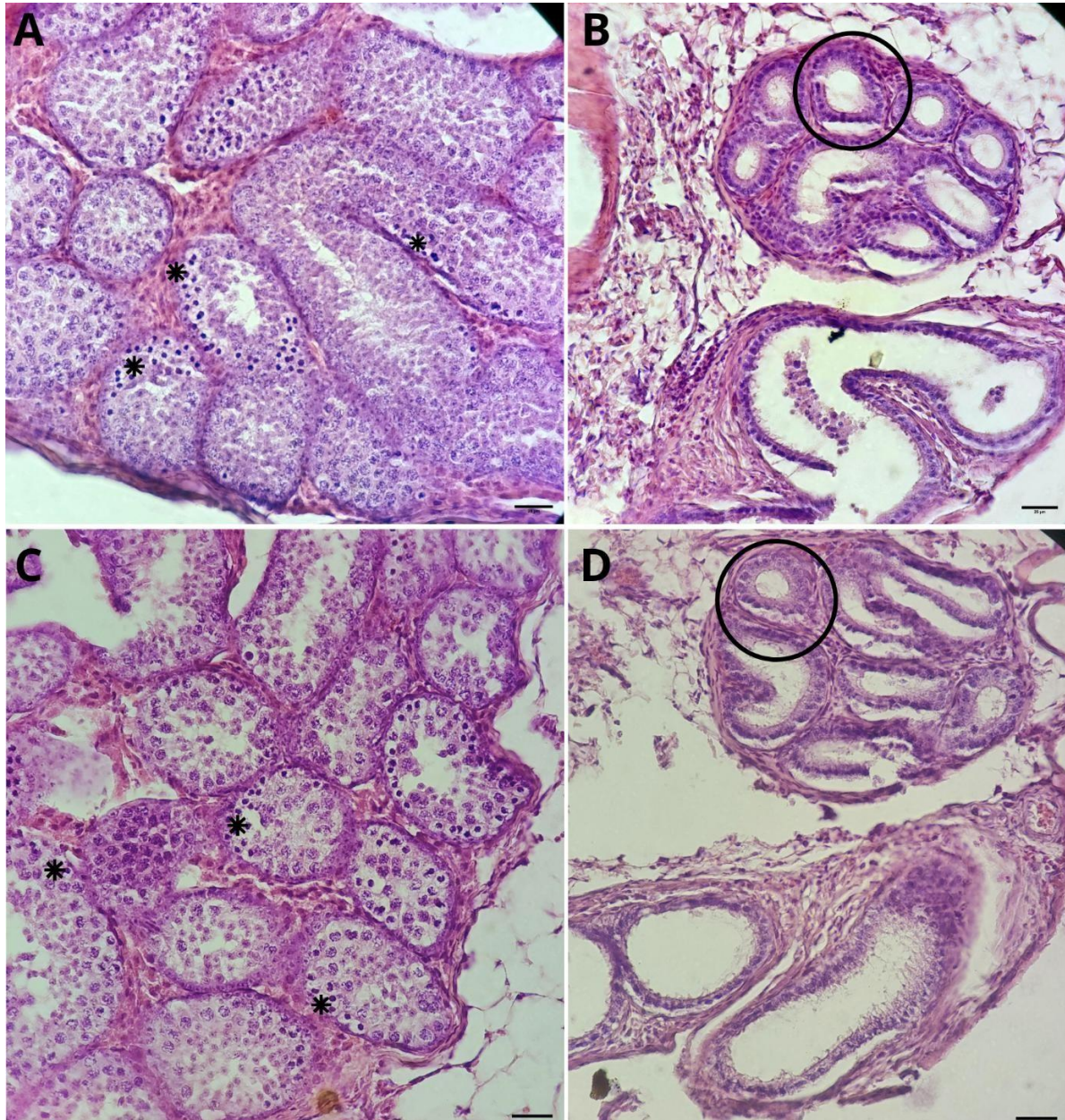
Figura 2.
Volumen testicular a lo largo de los meses



Nota. Curva ajustada del modelo GAM para el volumen testicular a lo largo de los meses. La línea roja representa el suavizado cíclico y la banda gris corresponde al intervalo de confianza del 95%.

Figura 3.*Caracteres morfológicos externos*

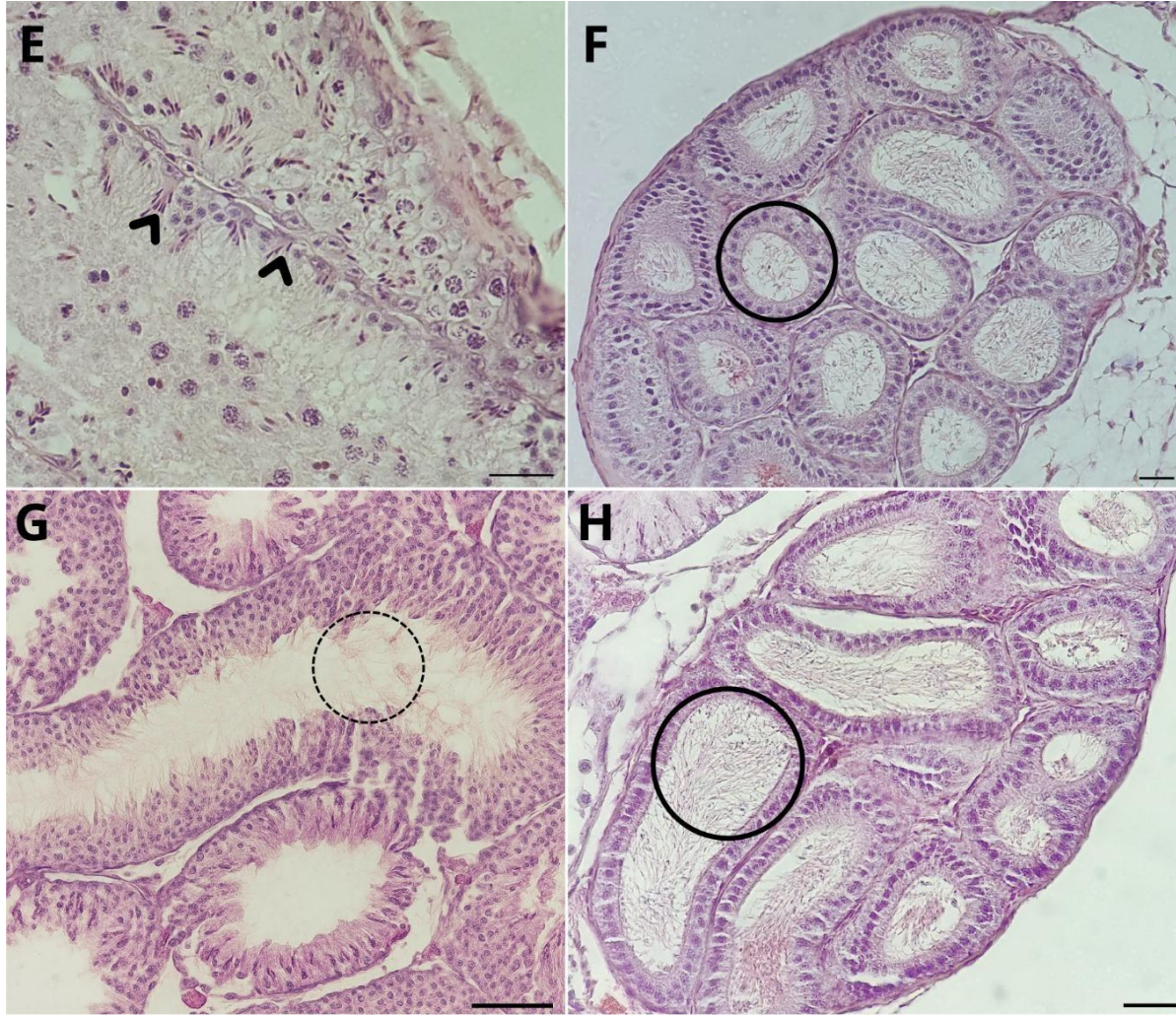
Nota. Morfología testicular externa de *Myotis albescens*, Los círculos punteados señalan la morfología testicular. Macho con testículos escrotales (A), correspondiente a la temporada húmeda 2 y un macho con testículos abdominales (B).

Figura 4.*Histología testicular de húmedo 1 y seco 1.*

Nota. Secciones transversales histológicas de túbulos seminíferos de *Myotis albescens* durante la temporada húmeda 1 (A–B) y seca 1 (C–D) (tinción H–E, barra = 15 μ m). En ambas temporadas se observan túbulos seminíferos en etapas tempranas del ciclo (1–2), caracterizadas por la presencia de espermatogonias tipo A y B (asteriscos) y espermatocitos primarios en profase. No

se evidencian espermátides, ni espermatozoides al borde luminal, ni en el lumen del epidídimo (círculo), lo que indica condición no reproductiva.

Figura 5.
Histología testicular húmedo 2 y seco 2.



Nota. Secciones transversales histológicas de túbulos seminíferos y epidídimos de *Myotis albescens* durante la temporada H2, (E–F) y seca 2 (G–H) (tinción H–E, barra = 15 μ m). En estas temporadas se observan túbulos seminíferos en etapas avanzadas del ciclo (7–8). En temporada húmeda 2 se observa un epitelio germinal bajo con espermátidas alargadas dispuestas en el borde del lumen (flechas) y células germinales sueltas hacia el lumen tubular, lo que indica un recambio del epitelio espermático. En los epidídimos se distinguen espermatozoides libres en el lumen

(círculo), lo que indica condición reproductiva activa. En la temporada S2 se evidencia un epitelio espermático amplio con espermátidas elongadas junto con abundantes colas de espermatozoides en el lumen de los túbulos (círculo punteado).

4.3 Dieta

Se analizaron 22 estómagos de machos de *Myotis albescens*; 21 presentaron presas identificables a nivel de orden (UIS-MHN-M-2239 se excluyó de los análisis de composición). Se reconocieron cinco órdenes: Lepidoptera, Diptera, Hymenoptera, Coleoptera y Plecoptera. La distribución por temporada fue Húmeda = 14 y Seca = 7 estómagos.

4.4 Caracterización de las presas

Se identificaron cinco categorías de presas a nivel de orden en el contenido estomacal de *Myotis albescens*: Lepidoptera, Diptera, Hymenoptera, Coleoptera y Plecoptera. Considerando el número mínimo de presas (MNI) total, la mayor representación correspondió a Lepidoptera (28%), seguida por Diptera (22%) y Hymenoptera (19%); Coleoptera y Plecoptera aportaron proporciones menores (7% y 2%, respectivamente). Adicionalmente, se encontraron ítems no entomológicos, que no fueron considerados como parte de la dieta por corresponder a elementos probablemente ingeridos de manera accidental. Los ítems no identificados constituyeron 22% del total de restos observados y se consignaron de manera descriptiva; no fueron incorporados en los análisis de composición, ni en los índices de importancia (IRI) ni en el NMDS. Este patrón numérico parece ser coherente con una dieta dominada por insectos voladores nocturnos (principalmente Lepidoptera y Diptera) y con una contribución secundaria de Hymenoptera (Figura 6).

4.5 Índice de importancia relativa (IRI)

De acuerdo con el Índice de Importancia Relativa, la mayor contribución a la dieta la aportó Lepidoptera (%IRI = 40.9), seguida por Diptera (27.8), Hymenoptera (16.2) y Coleoptera (5.6).

Por su parte, Plecoptera presentó un consumo anecdótico (≈ 0.1 del %IRI). En conjunto, Lepidoptera + Diptera concentraron cerca del 69% de la importancia relativa (Tabla 1).

4.6 Variación en la composición en la dieta entre temporadas.

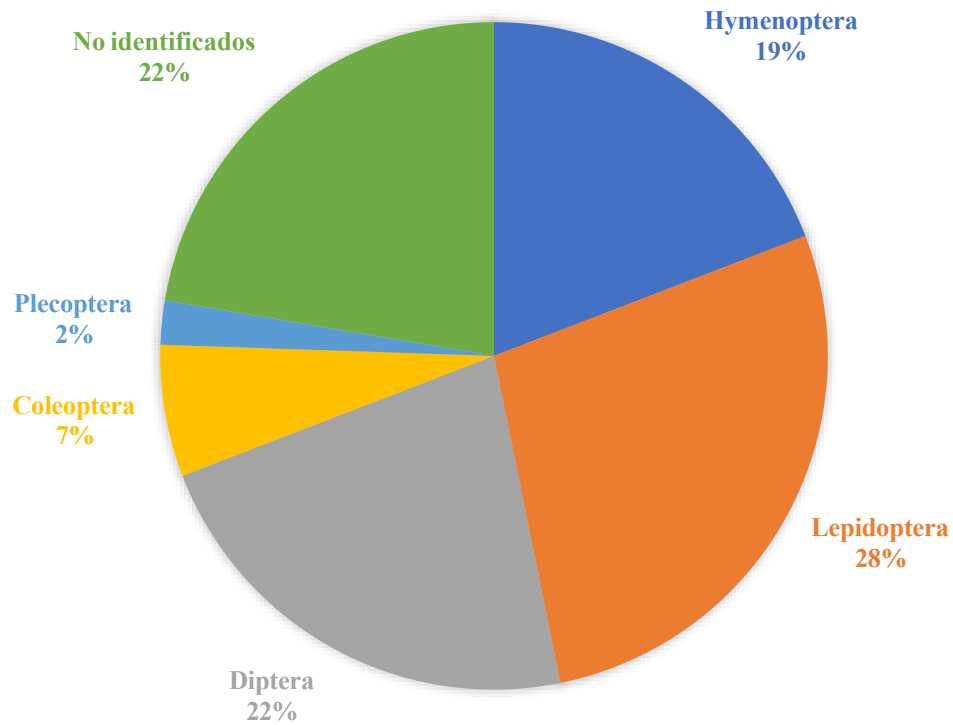
El NMDS (Bray–Curtis, 2D) evidenció separación leve entre Húmeda y Seca (Figura 8), con solapamiento entre grupos; el stress fue 0.171, considerado aceptable. La prueba ANOSIM (una vía; factor = Temporada) indicó que no hubo diferencias significativas en la composición de la dieta entre temporadas ($R = 0.126$ y $p = 0.102$, Figura 7).

4.7 Variación del volumen estomacal por temporadas

Para contrastar el volumen total ingerido entre temporadas controlando el peso corporal, se aplicó ANCOVA (Volumen \sim Temporada + Peso). La interacción Temporada \times Peso no fue significativa ($p = 0.257$). En el modelo aditivo (tipo II) se observó un efecto marginal de Temporada ($F_{(1,18)}=3.11$; $p=0.095$; $\eta^2_p=0.09$) y de Peso ($F_{(1,18)}=3.99$; $p=0.061$; $\eta^2_p=0.18$). Las medias ajustadas mostraron mayor volumen en las temporadas Húmeda respecto a las Secas (Figura 8).

Figura 6.

Composición dietaria de Myotis albescens a nivel de orden durante las temporadas húmeda y seca.



Nota. Los porcentajes corresponden al número mínimo de individuos (MNI) identificados en cada categoría. Lepidoptera y Diptera fueron los órdenes más representados, seguidos por Hymenoptera, Coleoptera y Plecoptera.

Tabla 1.

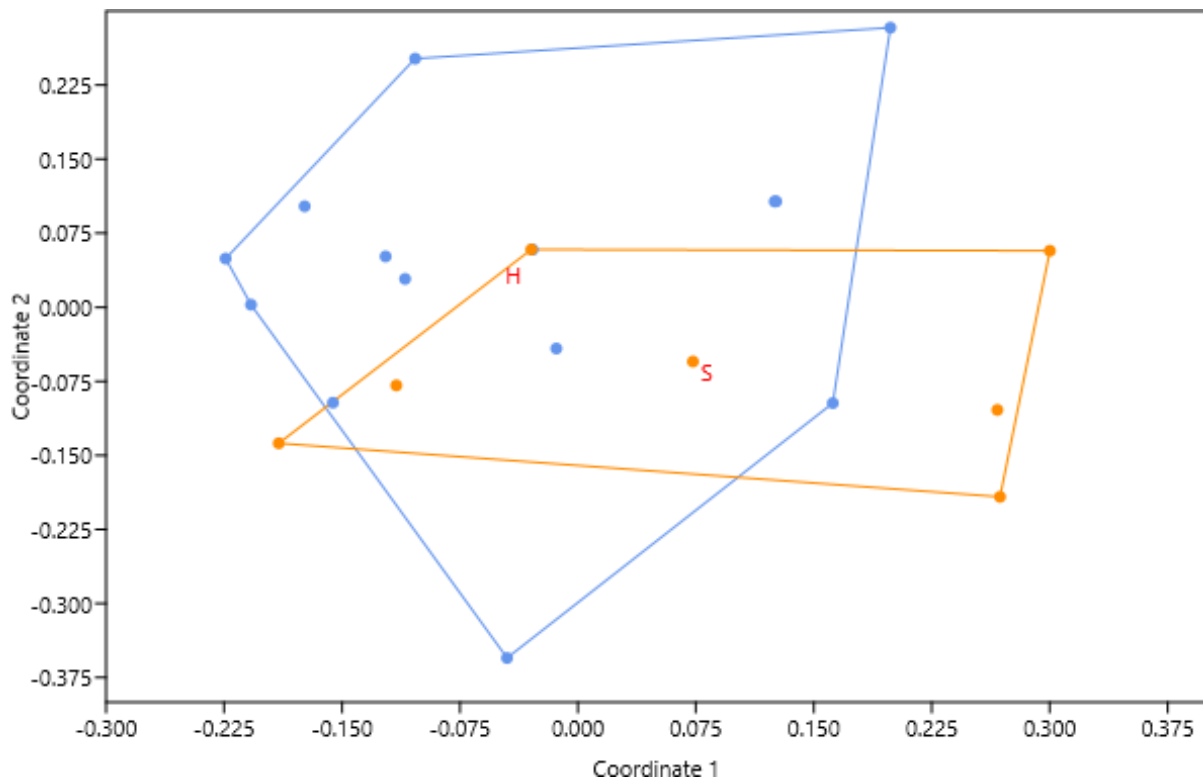
Composición dietaria a nivel taxonómico de orden, índice de importancia relativa (IRI) de ítems consumidos por Myotis albescens

Ítems de presas	N	%N	%V	%F	IRI	%IRI
Ordenes	MNI	%N	%F	%V	IRI	%IRI
Lepidoptera	49	41.176	95.238	40.222	7752.23	40.9*
Diptera	31	26.05	95.238	29.285	5270.033	27.8*
Hymenoptera	21	17.647	85.714	18.248	3076.758	16.2*
Coleoptera	16	13.445	42.857	11.252	1058.464	5.6
Plecoptera	2	1.681	4.762	0.993	12.73	0.07

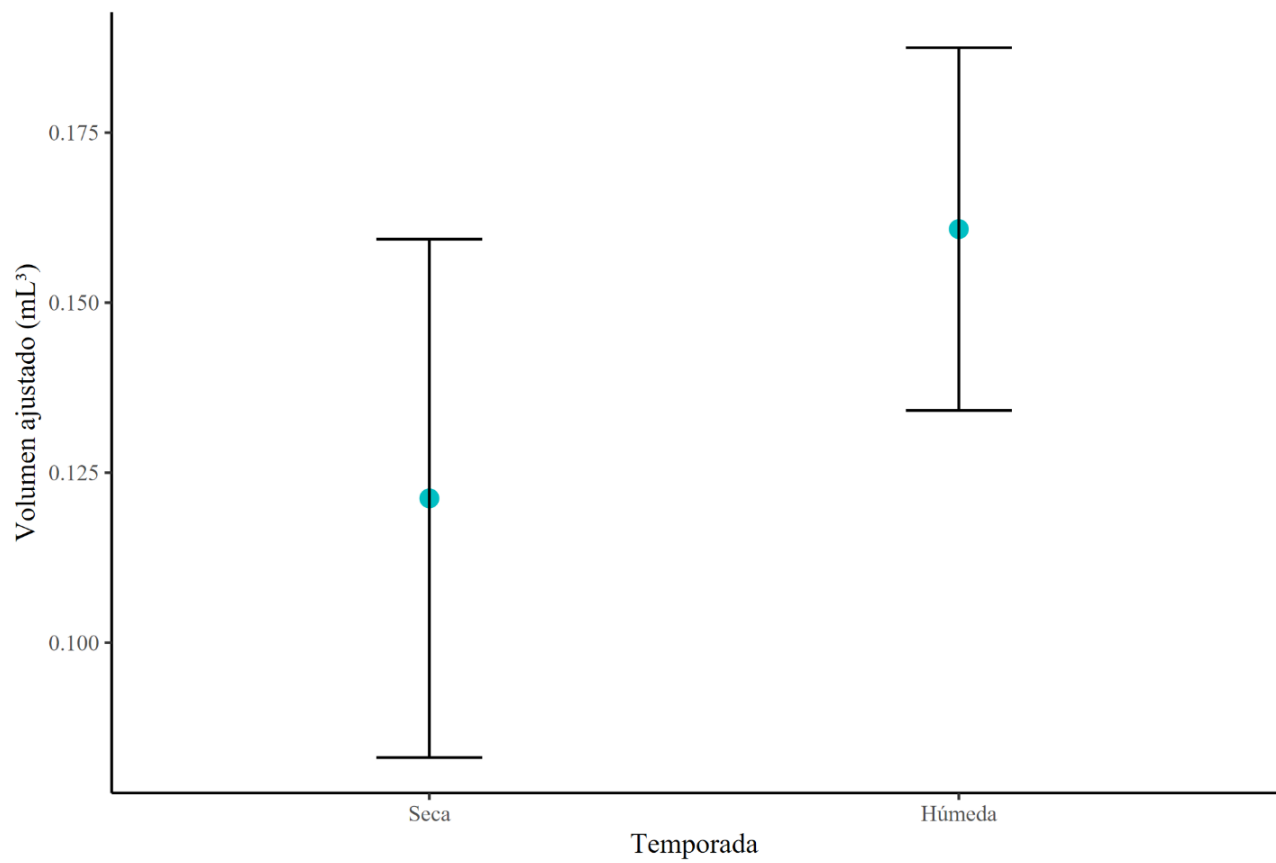
Nota. Composición de la dieta de *Myotis albescens* a nivel de orden, expresada en número de presas (N), porcentaje numérico (%N), porcentaje volumétrico (%V), frecuencia de ocurrencia (%F), índice de importancia relativa (IRI) y porcentaje de IRI (%IRI), el * indica los ítems de presas con mayor contribución en la dieta de *M. albescens*.

Figura 7.

Modelo de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) basado en la matriz de similitud de Bray-Curtis, construido a partir de los ítems ingeridos por machos de Myotis albescens en temporadas húmeda y seca.



Nota. Cada punto representa el contenido estomacal de un individuo, los círculos azules corresponden a la temporada húmeda y los puntos naranjas a la temporada seca; los grupos muestran solapamiento, lo que indica ausencia de diferencias significativas entre temporadas (ANOSIM, $p > 0.05$).

Figura 8.*Volumen estomacal por temporada.*

Nota. Medias ajustadas de volumen estomacal (\pm error estándar) por temporada, obtenidas a partir del modelo de ANCOVA controlando por peso corporal. El volumen fue mayor en la temporada Húmeda, aunque la diferencia no fue significativa ($p = 0.095$).

5. Discusión

5.1 Actividad reproductiva anual

Los machos de *Myotis albescens* en Santa Bárbara muestran actividad espermatogénica con producción activa de espermatozoides a partir de la segunda mitad del año cubriendo dos de las estaciones reconocidas (S2 y H2; julio–noviembre). La no producción espermática en S1 y H1 indica que la actividad reproductiva de los machos no se ajusta al patrón definido por la precipitación del área de estudio, sino una actividad marcada al final de la estación seca y la lluviosa del segundo semestre del año. En contraste, en las hembras de *M. albescens* de otras localidades se ha documentado un patrón poliestral estacional bimodal, con dos periodos reproductivos anuales asociados a las estaciones húmeda y seca (Myers, 1977; Wilson & Findley, 1971). Estos eventos se caracterizan por ovulación sincronizada y, en ocasiones, por fertilización diferida, lo que asegura la producción de dos camadas en un mismo año (Racey & Entwistle, 2000). Comparativamente, estudios en especies congénicas como *Myotis nigricans* y *M. levis* han mostrado que las hembras suelen presentar ciclos reproductivos más definidos (ya sean monoestrales o poliestrales estacionales), mientras que los machos tienden a mantener una espermatogénesis continua durante todo el año (Beguelini et al., 2014; Farias et al., 2014, 2020). Estos antecedentes sugieren que en *M. albescens* podrían existir diferencias sexuales en la forma en que factores ambientales modulan la reproducción, lo que haría relevante evaluar la posible sincronía entre ambos sexos como un aspecto clave para la eficiencia reproductiva. Asimismo el patrón observado para nuestra área de estudio podría guardar relación con la hipótesis de que los murciélagos ajustan su reproducción a aumentos de disponibilidad de presas (Racey & Entwistle, 2000), asunto que se debe evaluar. Finalmente, no puede descartarse que en contextos de mayor

altitud se produzcan variaciones en la ecología de la especie, dado que la temperatura y la estacionalidad podrían influir en la fisiología y en los ciclos reproductivos de estos murciélagos.

En el Neotrópico se han documentado para el caso de la actividad reproductiva de las hembras patrones de monoestría, poliestría estacional, e incluso variación interanual e interregional dentro de una misma especie (Fleming et al., 1972; Racey & Entwistle, 2000; Zortúa, 2003). Para *Myotis*, varios trabajos muestran ciclos estacionales en machos con regresión y reactivación testicular (Beguelini et al., 2014; Farias et al., 2015) y, en otros machos de murciélagos vespertiliónidos y molósidos dos picos anuales de actividad gonadal separados por fases de quiescencia (Soares et al., 2020). Para *M. albescens*, estudios en Paraguay reportan poliestría estacional en hembras, con al menos dos periodos reproductivos anuales sincronizados con la temporada de lluvias, que aseguran nacimientos en momentos de mayor abundancia de insectos; además, se ha sugerido la posibilidad de un tercer ciclo bajo condiciones favorables y la ocurrencia de almacenamiento espermático como mecanismos de ajuste a la estacionalidad ambiental (Myers, 1977).

En síntesis, nuestros datos no confirman una monoestría estricta ni continuidad anual; sugieren más bien una actividad reproductiva masculina discontinua quizás adaptada a las condiciones locales. En particular, el hallazgo de la población a 2360 m s. n. m., una altitud mayor a la reportada para la especie (por debajo de 1.700 m, Braun et al., 2009; Tirira, 2017) sugiere que factores ambientales como la temperatura y la estacionalidad podrían influir en la sincronización reproductiva. Asimismo, el hecho de que la espermatogénesis final se observe únicamente en S2 y H2, y no en la primera mitad del año, indica que el ciclo en esta colonia difiere de lo documentado en Paraguay, donde las hembras muestran poliestría estacional bimodal (Myers, 1977), lo que hace plausible pensar en una adaptación local a la disponibilidad de recursos y a las condiciones

climáticas, asunto que también se debe evaluar (Beguelini et al., 2014; Farias et al., 2015; Fleming et al., 1972; Myers, 1977; Racey & Entwistle, 2000; Soares et al., 2020).

5.2 Actividad reproductiva en relación con la precipitación

¿Por qué no hay producción de espermatozoides en la primera temporada húmeda? Si se asocia con la disponibilidad de recursos, durante las temporadas húmedas se tendría mayor contenido/volumen estomacal ya que se ha visto que la disponibilidad de insectos no solo aumenta en la temporada de lluvias, sino que además puede mostrar disponibilidad modulada por microclima, altitud y matriz de paisaje (Anu et al., 2009). Así, se han documentado picos de actividad de forrajeo y patrones bimodales en murciélagos insectívoros que reflejan picos de abundancia de insectos, lo que puede sostener costos espermatogénicos en tramos tardíos del ciclo anual (Esbérard & Bergallo, 2010). Nuestros datos encajarían con ese escenario: si los insectos presa aumentan en la primera estación húmeda, cuando el volumen testicular progresivamente aumenta, tendría sentido que la producción/maduración espermática final se inicie al final de la estación seca de mitad de año y culmine en la segunda estación húmeda, cuando los volúmenes testiculares bajan quizás por la actividad reproductiva intensa previa y posiblemente cópulas de esta fase del año. La temporada seca subsiguiente (diciembre a febrero) se caracteriza por un mínimo volumen testicular y testículos con túbulos seminíferos en mitosis de las espermatogonias, y por tanto, reiniciando la espermatogénesis.

Se puede hipotetizar que hay factores poblacionales involucrados en este tipo de ciclo reproductivo anual ya que trabajamos con una colonia de solo machos. Se sabe que especies que muestran segregación sexual fuera de la época de apareamiento se congregan solamente en periodos puntuales para cópula, lo que requiere que los machos sincronicen su actividad espermatogénica con ventanas de encuentro a escala regional (Kerth, 2008; Parsons et al., 2003;

Senior et al., 2005). Si además existiera almacenamiento espermático (femenino y/o epididimario masculino), la ventana efectiva de fertilización puede extenderse más allá del instante de producción testicular (Holt, 2016; Racey & Entwistle, 2000).

Para *Myotis*, se ha descrito espermatogénesis prolongada y almacenamiento epididimario (Farias et al., 2015), y para *M. albescens* se ha propuesto poliestría estacional en hembras (Myers, 1977). Todo ello guarda relación con nuestros hallazgos: producción espermática en S2 y H2, es decir, un modelo local (no actividad reproductiva en el primer semestre del año y actividad en el segundo), compatible con la plasticidad reproductiva documentada para murciélagos neotropicales (Beguelini et al., 2014; Racey & Entwistle, 2000; Soares et al., 2020; Zortúa, 2003).

Se combinó la información aportada por la morfología externa (posición testicular) e histología del epitelio seminífero, un enfoque estándar para asignar estados reproductivos (Morais et al., 2013). La posición escrotal por sí sola no determinó actividad espermatogénica, pero podría ser indicadora de comportamientos copulatorios. Las principales limitaciones para poder hacer esta asociación fueron el tamaño muestral mensual y la ausencia de hembras. Futuros trabajos deberían incluir muestreos de disponibilidad de presas y localización de la colonia de hembras y juveniles para comprobar si la actividad reproductiva de los machos encontrada en este estudio se traduce en una asociación efectiva de la dieta y la actividad reproductiva y de cópulas y nacimientos a escala regional como ha sido observado en otros trabajos (Kerth, 2008; Racey & Entwistle, 2000).

5.3 Dieta

Los análisis del contenido estomacal confirmaron que *M. albescens* consumió presas de diferentes órdenes de insectos (al menos seis), entre los cuales predominaron Lepidoptera, Diptera e Hymenoptera, además de fragmentos de Coleoptera. Este espectro alimenticio refleja el

aprovechamiento de diversos grupos de presas disponibles en su ambiente (Aguirre et al., 2003; Gamboa Alurralde & Díaz, 2019). De hecho, estudios previos han mostrado que otras especies del género *Myotis* también consumen una amplia variedad de artrópodos; por ejemplo, en las Yungas de Argentina *M. albescens* y sus congéneres incorporan insectos de nueve órdenes en su dieta, con predominio de Lepidoptera y Diptera (Gamboa Alurralde & Díaz, 2019). En nuestro estudio, la ausencia de diferencias significativas en la composición dietaria entre la temporada húmeda y la seca sugiere que *M. albescens* mantiene un espectro de presas relativamente constante a lo largo del año. Esto no implica necesariamente ausencia de especialización, ya que, aunque se registró consumo de varios órdenes, la mayor parte del volumen y la frecuencia de presas se concentró en unos pocos ítems dominantes, principalmente Lepidoptera y Diptera. En otras palabras, los mismos grupos principales estuvieron presentes en ambas estaciones, lo que evidencia cierta flexibilidad para aprovechar los recursos disponibles sin cambios marcados en la composición. Con base en lo anterior, sería pertinente analizar si este patrón se explica porque varias de las presas identificadas mantienen poblaciones estables a lo largo del año, o si presentan fluctuaciones en abundancia.

Aunque la composición de la dieta no varió significativamente entre temporadas, sí encontraron diferencias en la cantidad de alimento consumido. El volumen estomacal (ajustado por el peso corporal) fue mayor en la temporada húmeda que en la seca, lo que indica que durante la época de lluvias los murciélagos ingieren más biomasa de presas. Esto es congruente con la mayor abundancia de insectos típicamente registrada en los meses lluviosos en ecosistemas tropicales (Gamboa Alurralde & Díaz, 2019; Krutzsch, 2002; Racey & Entwistle, 2000), y sugiere que *M. albescens* aprovecha la bonanza de recursos alimenticios incrementando su consumo. Por el contrario, en la estación seca el menor volumen estomacal sugiere una reducción en la ingesta, posiblemente reflejando escasez de presas. Diversos autores han señalado que en los murciélagos

insectívoros la selección de presas está fuertemente determinada por la disponibilidad más que por el contenido nutritivo de las mismas (Aguirre et al., 2003).

En el caso de *M. albescens*, su dieta variada y oportunista concuerda con esa idea, además, su morfología y capacidades (vuelo ágil y de pequeño tamaño) le permiten capturar presas de vuelo lento o mediano y de cuerpo blando o moderadamente duro (Aguirre et al., 2003), lo que explica la alta proporción de Lepidoptera y Diptera en su dieta, ya que estos insectos nocturnos son comunes y relativamente fáciles de capturar. En cambio, la proporción de insectos de exoesqueleto más rígido, como muchos coleópteros, fue menor, lo cual es consistente con estudios que indican que los murciélagos pequeños tienden a evitar presas excesivamente duras debido a sus limitaciones en la fuerza de mordida (Aguirre et al., 2003).

6. Conclusiones

El estudio encontró que la colonia de machos de *Myotis albescens* en Santa Bárbara muestra una producción espermática limitada a la segunda mitad del año (S2 y H2; julio–noviembre), sin evidencias de espermatogénesis continua. La composición de la dieta fue estable entre temporadas a nivel de orden, con Lepidoptera como grupo dominante y aportes de Diptera e Hymenoptera, sin embargo, se observó una tendencia a un mayor consumo por volumen durante la temporada húmeda, lo cual podría reflejar una mayor disponibilidad y oferta ambiental.

Referencias Bibliográficas

Aguirre, L. F., Herrel, A., Van Damme, R., & Matthysen, E. (2003). The implications of food hardness for diet in bats. *Functional Ecology*, *17*(2), 201-212. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2003.00721.x>

Anderson, S. (1997). *Mammals of Bolivia: Taxonomy and Distribution* (Vol. 231). Bulletin of the American Museum of Natural History.

Anu, A., Sabu, T. K., & Vineesh, P. (2009). Seasonality of Litter Insects and Relationship with Rainfall in a Wet Evergreen Forest in South Western Ghats. *Journal of Insect Science*, *9*(46), 1-10. <https://doi.org/10.1673/031.009.4601>

Araújo, R. A., Amaro, B. D., Talamoni, S. A., & Godinho, H. P. (2013). Seasonal reproduction of yellowish myotis, *Myotis levis* (Chiroptera: Vespertilionidae), from a Neotropical highland. *Journal of Morphology*, *274*(11), 1230-1238. <https://doi.org/10.1002/jmor.20175>

Ascorra, C. F., Solari, S., & Wilson, D. E. (1996). Diversidad y ecología de los quirópteros en Pakitza. En D. E. Wilson & A. Sandoval (Eds.), *Manu: La biodiversidad del sureste del Perú* (pp. 593-612). Smithsonian Institution Press. <https://repository.si.edu/handle/10088/4631>

Barboza-Márquez, 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.

Barquez, R. M. (1988). Notes on identity, distribution, and ecology of some Argentine bats. *Journal of Mammalogy*, *69*(4), 873-876. <https://doi.org/10.2307/1381653>

Beguelini, M. R., Góes, R. M., Taboga, S. R., & Morielle-Versute, E. (2014). Two periods of total testicular regression are peculiar events of the annual reproductive cycle of the black

Myotis bat, *Myotis nigricans* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Reproduction, Fertility and Development*, 26(6), 834-846.

Borror, D. J., & White, R. E. (1970). *A Field Guide to Insects: America North of Mexico* (Vol. 19). Houghton Mifflin Harcourt.

Braun, J. K., Layman, Q. D., & Mares, M. A. (2009). *Myotis albescens* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Mammalian Species*, 846, 1-9. <https://doi.org/10.1644/846.1>

Canadian Council on Animal Care. (2018). *CCAC guidelines on: Euthanasia of animals used in science*. <https://ccac.ca/Documents/Standards/Guidelines/Euthanasia.pdf>

CHELSEA. (2024). *Chelsea climate climatologies at high resolution for the earth's land surface areas*. <https://chelsea-climate.org/>

Díaz, M. M., Solari, S., Aguirre, L. F., Aguiar, L. M. S., & Barquez, R. M. (2016). *Clave de identificación de los murciélagos de Sudamérica—Chave de identificação dos morcegos da América do Sul*.

Esbérard, C. E. L., & Bergallo, H. G. (2010). Foraging activity of the free-tailed bat *Molossus molossus* (Chiroptera; Molossidae) in southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 70(4), 1011-1014.

Farias, A. A., De Assis, M. F., & Santos, F. R. (2020). Male reproductive cycle of the bat *Myotis levis* in southern Brazil: Histological and morphometric analyses. *Mammalia*, 84(1), 14-25. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2018-0136>

Farias, A. A., Santos, F. R., & De Assis, M. F. (2014). Reproductive cycle of the bat *Myotis levis* (Chiroptera: Vespertilionidae) in Southern Brazil. *Acta Theriologica*, 59(4), 531-542. <https://doi.org/10.1007/s13364-014-0187-2>

Farias, T. O., Notini, A. A., Talamoni, S. A., & Godinho, H. P. (2015). Testis Morphometry and Stages of the Seminiferous Epithelium Cycle in an Epididymal Sperm-storing Neotropical Vespertilionid, *Myotis levis* (Chiroptera). *Anatomia, Histologia, Embryologia*, 44(5), 361-369. <https://doi.org/10.1111/ahe.12148>

Fleming, T. H., Hooper, E. T., & Wilson, D. E. (1972). Three Central American Bat Communities: Structure, Reproductive Cycles, and Movement Patterns. *Ecology*, 53(4), 555-569. <https://doi.org/10.2307/1934771>

Gamboa Alurralde, S., & Díaz, M. M. (2019). Feeding habits of four species of *Myotis* (Mammalia, Chiroptera) from Argentina. *Mammal Research*, 64, 511-518. <https://doi.org/10.1007/s13364-019-00431-8>

Garbino, G. S. T., Pereira, V. J. A., Pagotto, T., Prist, P. R., & Abra, F. D. (2021). Notes on an artificial roost of *Myotis albescens* (Chiroptera: Vespertilionidae) in southeastern Brazil. *Oecologia Australis*, 25(4), 855-861. <https://doi.org/10.4257/oeco.2021.2504.06>

Gardner, A. L., LaVal, R. K., & Wilson, D. E. (1970). The distributional status of some Costa Rican bats. *Journal of Mammalogy*, 51(4), 712-729.

Graham, G. L. (1987). Seasonality of reproduction in Peruvian bats. *Studies in Neotropical Mammalogy: Essays in Honor of Philip Hershkovitz*, 39, 173-186.

Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 9.

Handley Jr, C. O. (1978). Mammals of the Smithsonian Venezuelan project. *Brigham Young University Science Bulletin, Biological Series*, 20(5), 1-89.

Holt, W. V. (2016). Sperm storage in the female reproductive tract across vertebrates. *Journal of Animal Science and Biotechnology*, 7, 21.

Kalka, M., & Kalko, E. K. V. (2006). Gleaning bats as underestimated predators of herbivorous insects: Diet of *Micronycteris microtis* (Phyllostomidae) in Panama. *Journal of Tropical Ecology*, 22(1), 1-10.

Kalko, E. K. V., Estrada-Villegas, S., Schmidt, M., Wegmann, M., & Meyer, C. F. J. (2008). Flying high—Assessing the use of the aerosphere by bats. *Integrative and Comparative Biology*, 48(1), 60-73. <https://doi.org/10.1093/icb/icn030>

Kerth, G. (2008). Causes and consequences of sociality in bats. *BioScience*, 58(8), 737-746.

Krutzsch, P. H. (2002). Reproductive biology of male Mexican free-tailed bats (*Tadarida brasiliensis mexicana*). *Journal of Mammalogy*, 83(2), 489-500. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2002\)083<0489:RBOMMF>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2002)083<0489:RBOMMF>2.0.CO;2)

Mares, M. A., Barquez, R. M., & Braun, J. K. (1995). Distribution and ecology of some Argentine bats (Mammalia). *Annals of Carnegie Museum*, 64(3), 219-237. <https://doi.org/10.5962/p.226638>

Morais, D. B., de Paula, T. A. R., Barros, M. S., Balarini, M. K., de Freitas, M. B. D., & da Matta, S. L. P. (2013). Stages and duration of the seminiferous epithelium cycle in the bat *Sturnira lilium*. *Journal of Anatomy*, 222(3), 372-379. <https://doi.org/10.1111/joa.12016>

Myers, P. (1977). *Patterns of reproduction of four species of vespertilionid bats in Paraguay* (Vol. 107). University of California Press.

Nardone, V., Cistrone, L., Di Salvo, I., Ariano, A., Migliozi, A., Allegrini, C., & Russo, D. (2015). How to be a male at different elevations: Ecology of intra-sexual segregation in the trawling bat *Myotis daubentonii*. *PLoS ONE*, 10(7), e0134573. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0134573>

Orlowski, G., & Karg, J. (2013). Diet breadth and overlap in three sympatric aerial insectivorous birds at the same location. *Bird Study*, *60*, 475-483. <https://doi.org/10.1080/00063657.2013.839622>

Parsons, K. N., Jones, G., Davidson-Watts, I., & Greenaway, F. (2003). Swarming of bats at underground sites in Britain—Implications for conservation. *Biological Conservation*, *111*(1), 63-70. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(02\)00250-1](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(02)00250-1)

Pavé, R., Barquez, R. M., & Díaz, M. M. (2022). Bats (Chiroptera: Mammalia) from Formosa Province, Argentina. *Check List*, *18*(2), 515-536. <https://doi.org/10.15560/18.2.515>

Racey, P. A., & Entwistle, A. C. (2000). Life-history and reproductive strategies of bats. En E. G. Crichton & P. H. Krutzsch (Eds.), *Reproductive Biology of Bats* (pp. 363-414). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-012195670-7/50010-2>

Ramírez-Chaves, H. E., Suárez-Castro, A. F., Morales-Martínez, D. M., Rodríguez-Posada, M. E., Zurc, D., Concha-Osbahr, D. C., & Zárrate-Charry, D. (2021). *Mamíferos de Colombia (v1.12)*. <https://doi.org/10.15472/k11whs>

Santos-Moreno, A., García-García, J., & Rodríguez-Alamilla, A. (2010). Ecología y reproducción del murciélago *Centurio senex* (Chiroptera: Phyllostomidae) en Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, *81*(3), 847-852.

Schneider, C. A., Rasband, W. S., & Eliceiri, K. W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, *9*(7), 671-675. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>

Senior, P., Butlin, R. K., & Altringham, J. D. (2005). Sex and segregation in temperate bats. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *272*(1580), 2467-2473. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3237>

Silva-Duarte, L., Herrera-Sarmiento, M. M., Serrano-Cardozo, V. H., & Ramírez-Pinilla, M. P. (2023). Reproductive activity and diet of an urban population of Pallas' free-tailed bats *Molossus molossus* (Molossidae). *Acta Chiropterologica*, 25(2), 237-250. <https://doi.org/10.3161/15081109ACC2023.25.2.004>

Soares, E. M., Ferraz, J. F., Oliveira, R. S., Dias, L. I. S., Morielle-Versute, E., Taboga, S. R., Souza, C. C., & Beguelini, M. R. (2020). Annual reproductive cycle of males of the bat *Molossus molossus*: Seasonal bimodal polyestry, testicular regression, and some aspects of the hormonal control. *Theriogenology*, 158, 297-308. <https://doi.org/10.1016/j.theriogenology.2020.09.025>

Stoner, K. E. (2001). Differential habitat use and reproductive patterns of frugivorous bats in tropical dry forest of northwestern Costa Rica. *Canadian Journal of Zoology*, 79(9), 1626-1633. <https://doi.org/10.1139/z01-105>

Tirira, D. G. (2017). *Guía de campo de los mamíferos del Ecuador* (2.^a ed.). Fundación Mamíferos y Conservación / Pontificia Universidad Católica del Ecuador.

Torres-Flores, J. W., López-Wilchis, R., & Soto-Castruita, A. (2012). Population dynamics, roost selection and reproductive patterns of some cave bats from western Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 60(3), 1369-1389.

Whitaker, J. O., Shalmon, B., & Kunz, T. H. (1994). Food and feeding habits of insectivorous bats from Israel. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 59(2), 74-81.

Wilson, D. E., & Findley, J. S. (1971). Reproductive cycle of *Myotis albescens* in Mexico and Central America. *Journal of Mammalogy*, 52(3), 519-527. <https://doi.org/10.2307/1378575>

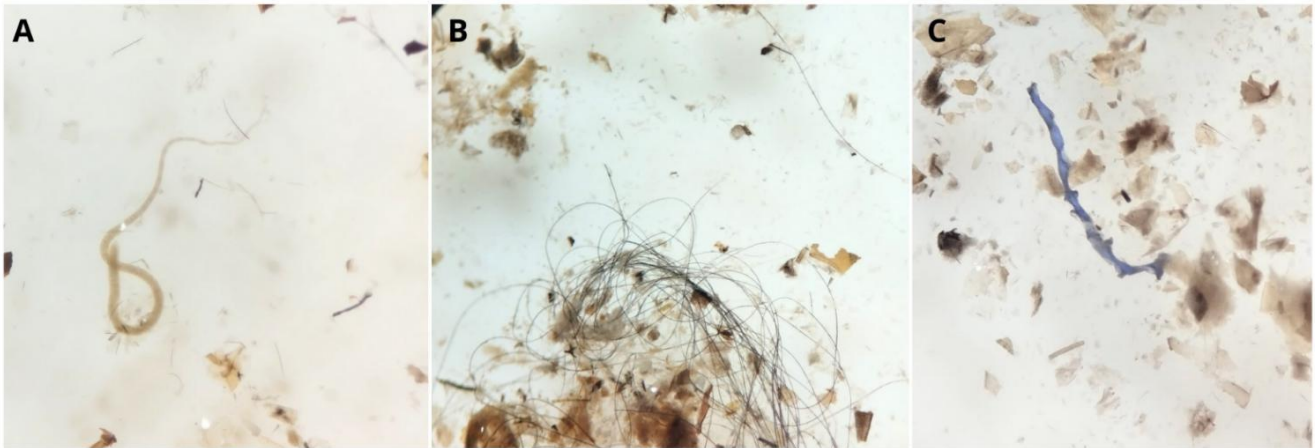
Wood, S. N. (2017). *Generalized Additive Models: An Introduction with R* (2.^a ed.). Chapman and Hall/CRC. <https://doi.org/10.1201/9781315370279>

Zortéa, M. (2003). Reproductive patterns and feeding habits in three species of Glossophaginae (Phyllostomidae) and a review of reproduction in Neotropical bats. *Revista Brasileira de Zoologia*, 20(1), 91-120.

Apéndices

Apéndice A.

Ítems no entomológicos encontrados en el contenido estomacal de Myotis albescens.



Nota. (A) Nemátodo. (B) Restos de pelo. (C) Fragmento de plástico. Estos registros corresponden a elementos extraños en la dieta, que probablemente reflejan ingestión accidental o procesos asociados al ambiente donde forrajea los individuos.