

**PATRONES REPRODUCTIVOS Y ESTRUCTURA SEXUAL DE UNA
COMUNIDAD DE QUIRÓPTEROS EN EL MUNICIPIO DE ZIPACÓN
(CUNDINAMARCA, COLOMBIA)**

JESSICA JEAN PATIÑO RICO

**UNIVERSIDAD MILITAR NUEVA GRANADA
FACULTAD DE CIENCIAS
PROGRAMA DE BIOLOGÍA APLICADA
BOGOTÁ
2007**

Prohibida su reproducción parcial o total sin el consentimiento del autor

**PATRONES REPRODUCTIVOS Y ESTRUCTURA SEXUAL DE UNA
COMUNIDAD DE QUIRÓPTEROS EN EL MUNICIPIO DE ZIPACÓN
(CUNDINAMARCA, COLOMBIA)**

JESSICA JEAN PATIÑO RICO

Trabajo de grado como requisito parcial para optar al título de Bióloga Aplicada

Directora
Claudia Sofía Polo Urrea, Ph.D.

**UNIVERSIDAD MILITAR NUEVA GRANADA
FACULTAD DE CIENCIAS
PROGRAMA DE BIOLOGÍA APLICADA
BOGOTÁ
2007**

AGRADECIMIENTOS

Expreso mi agradecimiento a:

Claudia Sofía Polo Urrea, directora del trabajo, por su colaboración en campo como en el desarrollo teórico del presente escrito.

Los compañeros de campo Jorge Gaitán, Manuel Rodríguez, Sonia Rosas y Carolina Rubio, por su ayuda y apoyo en la toma de datos y realización de este trabajo.

Los miembros de grupo de murciélagos CHIROANDES por sus sugerencias y recomendaciones en el tema.

Mi familia por su apoyo.

TABLA DE CONTENIDO

	pág.
RESUMEN	1
1. MARCO TEÓRICO	2
1.1 SISTEMAS DE APAREAMIENTO PARA EVENTOS REPRODUCTIVOS	2
1.1.1 Grupos poliginicos un macho/varias hembras.....	5
1.1.2 Grupos varios machos/ varias hembras.....	6
1.1.3 Grupos monógamos un macho/una hembra	6
1.2 ESTRO Y OVULACIÓN	7
1.3 PROPORCIÓN SEXUAL	7
1.4 PATRONES REPRODUCTIVOS DE MURCIÉLAGOS COMO ESTRATEGIA REPRODUCTIVA	7
1.4.1 Monoestro estacional	8
1.4.2 Poliestro estacional bimodal	8
1.4.3 Poliestro reproductivo continuo	8
1.4.4 Poliestro no estacional	9
1.4.5 Variaciones climáticas relacionadas a los patrones reproductivos ..	9
1.5 ACTIVIDAD REPRODUCTIVA EN RELACIÓN A LOS GREMIOS ALIMENTARIOS	10
1.5.1 Frugivoría	10
1.5.2 Nectarivoría/Polinivoría	10
1.5.3 Animalivoría	11
1.6 ACTIVIDAD NOCTURNA	11
2. JUSTIFICACIÓN	13
3. OBJETIVOS	14

3.1	OBJETIVO GENERAL	14
3.2	OBJETIVOS ESPECÍFICOS	14
4.	MATERIALES Y MÉTODOS	15
4.1	ZONA DE ESTUDIO	15
4.2	MUESTREO Y CAPTURA DE MURCIÉLAGOS	16
4.3	DETERMINACIÓN DEL ESTADO Y CONDICIÓN REPRODUCTIVA	16
4.4	VARIABLES AMBIENTALES	17
4.5	ANÁLISIS DE INFORMACIÓN	18
4.5.1	Estructura y proporción sexual de la comunidad de murciélagos ..	18
4.5.2	Condición Reproductiva de hembras adultas dentro de la comunidad.....	19
4.5.3	Patrones reproductivos para cada especie	19
4.5.4	Actividad Nocturna de murciélagos	20
5.	RESULTADOS	21
5.1	ESTRUCTURA Y PROPORCIÓN SEXUAL DE LA COMUNIDAD DE MURCIÉLAGOS	21
5.1.1	Esfuerzo de Muestreo y Éxito de captura	21
5.1.2	Porcentaje del estado sexual de toda la comunidad de murciélagos.	21
5.1.3	Tasa sexual y proporción sexual	27
5.2	CONDICIÓN REPRODUCTIVA DE HEMBRAS ADULTAS DENTRO DE LA COMUNIDAD	28
5.3	PATRONES REPRODUCTIVOS PARA CADA ESPECIE.....	32
5.3.1	Monoestro estacional	32
5.3.2	Poliestro estacional bimodal	37
5.3.3	Poliestro no estacional	47
5.4	ACTIVIDAD NOCTURNA.....	48
5.4.1.	Actividad nocturna según gremios alimentarios.....	51

6.	DISCUSIÓN.....	55
6.1	ESTRUCTURA Y PROPORCIÓN SEXUAL DE LA COMUNIDAD DE MURCIÉLAGOS	55
6.1.1	Porcentajes de estado sexual de toda la comunidad de murciélagos	55
6.1.2	Tasa sexual y proporción sexual	56
6.2	CONDICIÓN REPRODUCTIVA DE HEMBRAS ADULTAS DENTRO DE LA COMUNIDAD	57
6.3	PATRONES REPRODUCTIVOS	57
6.4	ACTIVIDAD NOCTURNA DE MURCIÉLAGOS	59
6.4.1	Actividad nocturna según gremios alimentarios	60
7.	CONCLUSIONES	63
8.	RECOMENDACIONES	65
	BIBLIOGRAFÍA	66

LISTA DE TABLAS

	Pág.
Tabla 1. Sistemas de apareamiento en especies de murciélagos neotropicales.....	4
Tabla 2. Especies de murciélagos presentes en la zona de estudio entre enero (2005) y diciembre (2006). Se muestra la abundancia relativa de individuos, su gremio alimenticio y El contraste de chi cuadrado (χ^2) de Pearson para las especies con mayor frecuencia.....	22
Tabla 3. Proporción sexual y diferencias en relación a la proporción esperada 1:1.....	28
Tabla 4. Patrones reproductivos descritos para las diferentes especies capturadas en la finca la Calleja (Cundinamarca).....	32

LISTA DE FIGURAS

	pág.
Figura 1. Sitio de estudio en el municipio de Zipacón (Cundinamarca, Colombia).....	15
Figura 2. Promedios de temperatura y precipitación mensual de la región entre el 2005 y 2006 (Zipacón).....	17
Figura 3. Porcentaje de hembras y machos adultos en los dos estratos: sotobosque y dosel, con respecto al total de individuos de murciélagos capturados en la finca la Calleja.....	23
Figura 4. Porcentaje de juveniles en la zona de estudio, con precipitación mensual.....	24
Figura 5. Porcentaje de individuos juveniles: machos y hembras en la zona de estudio, con precipitación mensual	25
Figura 6. Porcentaje de individuos juveniles: machos y hembras en sotobosque, con precipitación mensual.....	26
Figura 7. Porcentajes para machos juveniles y hembras juveniles en el dosel, con precipitación mensual	26
Figura 8. Porcentaje de hembras lactantes y no reproductivas, confrontadas con totales de precipitación mensual	29
Figura 9. Condición reproductiva de las hembras adultas capturadas durante enero 2005 y diciembre 2006 separados por estratos sotobosque y dosel. Confrontadas con los totales de precipitación mensual.....	30
Figura 10. Condición reproductiva de hembras adultas durante el muestreo en la Finca la Calleja, comparando con juveniles y precipitación mensual para la región.....	31
Figura 11. Patrón reproductivo de 10 hembras de <i>Anoura geoffroyi</i> en la zona de estudio confrontado con totales de precipitación	33
Figura 12. Estructura sexual de la especie <i>Anoura geoffroyi</i> capturada entre enero 2005 y diciembre del 2006, en la finca la Calleja, confrontado con datos de precipitación durante los dos años de muestreo.	34
Figura 13. Patrón reproductivo para la especie <i>Anoura caudifer</i> , indicando las hembras lactantes, juveniles y machos adultos en la finca la Calleja, contrastado con valores de precipitación	34
Figura 14. Patrón reproductivo de la especie <i>Choeroniscus minor</i> con base en los adultos: machos, hembras y juveniles: machos, hembras.	35

Figura 15. Patrón reproductivo para la especie <i>Lonchophylla mordax</i> , con base a 9 individuos capturados durante los dos años de muestreo, confrontado con precipitación.....	36
Figura 16. Porcentaje de individuos juveniles en la especie <i>Lonchophylla mordax</i> y hembras lactantes, comparando con valores de precipitación	36
Figura 17. Patrón reproductivo de <i>Artibeus jamaicensis</i> confrontado con valores de precipitación para la región	37
Figura 18. Proporción sexual de individuos juveniles para la especie <i>Artibeus jamaicensis</i> durante los meses de captura (2005 – 2006).....	38
Figura 19. Patrón reproductivo para <i>Artibeus glaucus</i> para un periodo de dos años, confrontado con precipitación	39
Figura 20. Proporción de juveniles de <i>Artibeus glaucus</i> , relacionados con hembras adultas en estado de lactancia y machos adultos	39
Figura 21. Patrón reproductivo para <i>Artibeus obscurus</i> , confrontado con valores de precipitación para la región.....	40
Figura 22. Proporción de juveniles de <i>Artibeus obscurus</i> , machos y hembras, durante dos años de muestreo en el estrato del sotobosque.....	41
Figura 23. Condición reproductiva de hembras adultas de <i>Carollia perspicillata</i> , respecto a datos de precipitación mensual para la región	41
Figura 24. Patrón reproductivo de <i>Carollia perspicillata</i> con base en hembras y juveniles capturados, confrontado con precipitación para la región durante el mismo periodo de tiempo.....	42
Figura 25. Proporción de juveniles de <i>Carollia perspicillata</i> : Machos y hembras, durante dos años de muestreo (2005 y 2006), confrontando con datos de precipitación mensual para la región	42
Figura 26. Condición reproductiva de hembras adultas reproductivas y no reproductivas de <i>Sturnira lilium</i> confrontando con datos de precipitación mensual para la región de Zipacón durante dos años (2005 y 2006).....	43
Figura 27. Patrón reproductivo de <i>Sturnira lilium</i> confrontado con datos de precipitación mensual	44
Figura 28. Patrón reproductivo de poliestro bimodal para la especie <i>Vampyressa pusilla</i> respecto a datos de precipitación mensual	45
Figura 29. Patrón reproductivo de <i>Phyllostomus discolor</i> , a partir de los individuos juveniles: machos y hembras, confrontado con precipitación.....	46
Figura 30. Patrón reproductivo para la especie <i>Eptesicus brasiliensi</i> , contrastado con valores de precipitación para la región de zipacón durante el 2005 y 2006.....	46

Figura 31. Patrón reproductivo de <i>Artibeus lituratus</i> , confrontado con valores de precipitación comparando en dos estratos del bosque: sotobosque y dosel.....	48
Figura 32. Actividad nocturna de machos adultos y juveniles, hembras adultas y juveniles en el Sotobosque, en la Finca la Calleja, confrontando con temperatura °C a intervalos de 1 hora.	49
Figura 33. Actividad nocturna de machos adultos y juveniles, hembras adultas y juveniles en el Sotobosque, en la Finca la Calleja, confrontando con porcentajes de humedad relativa intervalos de 1 hora.....	49
Figura 34. Actividad nocturna de Machos adultos y juveniles , hembras adultas y juveniles en el Dosel, en la Finca la Calleja, confrontando con temperatura °C a intervalos de 1 hora.....	50
Figura 35. Actividad nocturna de Machos adultos y juveniles, hembras adultas y juveniles en el dosel, en la Finca la Calleja, confrontando con porcentajes de humedad a intervalos de 1 hora.....	50
Figura 36. Actividad nocturna de juveniles para las especies: <i>Artibeus glaucus</i> , <i>Artibeus jamaicensis</i> , <i>Artibeus lituratus</i> , <i>Artibeus obscurus</i> , <i>Carollia perspicillata</i> , <i>Sturnira lilium</i> y <i>Vampyresa pussila</i> , durante el 2005 y 2006.	51
Figura 37. Actividad nocturna de hembras adultas reproductivas para las especies: <i>Artibeus glaucus</i> , <i>Artibeus jamaicensis</i> , <i>Artibeus lituratus</i> , <i>Artibeus obscurus</i> , <i>Carollia perspicillata</i> , <i>Sturnira lilium</i> y <i>Vampyresa pussila</i> , durante el 2005 y 2006.	52
Figura 38. Actividad nocturna de juveniles para las especies: <i>Anoura geoffroyi</i> , <i>Choeroniscus minor</i> , <i>Glossophaga longirostris</i> , <i>Glossophaga soricina</i> , <i>Lonchophylla mordax</i> y <i>Lionycteris spurrelli</i> , durante el 2005 y 2006.....	53
Figura 39. Actividad nocturna de hembras adultas reproductivas para las especies: <i>Anoura geoffroyi</i> , <i>Choeroniscus minor</i> , <i>Lonchophylla mordax</i> y <i>Lionycteris spurrelli</i> , durante el 2005 y 2006.....	53
Figura 40. Actividad nocturna de juveniles para las especies: <i>Eptesicus brasiliensis</i> , <i>Myotis albescens</i> y <i>Phyllostomus discolor</i> , durante el 2005 y 2006.....	54
Figura 41. Actividad nocturna de hembras adultas para las especies: <i>Eptesicus brasiliensis</i> , <i>Myotis albescens</i> y <i>Molossus bondae</i> , durante el 2005 y 2006.....	54

RESUMEN

Los estudios sobre biología reproductiva de murciélagos tropicales en áreas no intervenidas por el hombre, indican que la mayoría se reproducen estacionalmente de acuerdo a las condiciones climáticas. El objetivo de este trabajo fue reconocer los patrones reproductivos y establecer algunas variaciones en la estructura sexual de las especies. Los murciélagos de una zona recreacional en Zipacón (Cundinamarca) fueron capturados con redes de niebla desde enero 2005 a diciembre 2006. El estado reproductivo de los individuos fue determinado por análisis externo, al igual que la condición reproductiva. Se capturó un total de 322 individuos, de 30 especies pertenecientes a las familias Phyllostomidae, Vespertilionidae y Molossidae. No se encontraron diferencias significativas en la tasa sexual de las 3 especies analizadas, entre meses. La mayoría de especies nectarívoras presentaron un patrón monoestro relacionado con las épocas de lluvia. El patrón Poliestro estacional bimodal fue confirmado para la mayoría de las especies frugívoras. Los patrones reproductivos, épocas de lactancia e independencia de juveniles en este estudio se relacionan con la precipitación de la región en Zipacón (Cundinamarca), la cual determina la dieta de los individuos. Las especies nectarívoras, frugívoras y animalívoras presentaron un patrón de actividad nocturna bimodal. Los patrones de actividad mostraron variaciones en la estructura sexual sin presentar influencia de las condiciones ambientales de temperatura y humedad relativa del lugar.

Palabras claves: Murciélagos, patrones reproductivos, proporción sexual, actividad nocturna.

1. MARCO TEÓRICO

Los murciélagos se distinguen de otros mamíferos, entre otros aspectos, por tener estrategias reproductivas diferentes; caracterizándose por una vida longeva con múltiples eventos reproductivos, tamaño pequeño de las camadas y un inicio retrasado de la madurez sexual (Gaisler, 1989).

Se presume que los ciclos reproductivos de todos los organismos están adaptados para favorecer a la descendencia que se produce en cada camada; en términos de disminución de gasto energético y aumento de reservas energéticas por parte de las hembras en periodos de lactancia (Fleming *et al.*, 1972). De esta manera los periodos reproductivos presentes en muchos murciélagos, reflejan las variaciones estacionales de las fuentes de alimento como consecuencia a la optimización en los eventos reproductivos (Crichton & Krutzsch, 2000; Kunz, 1982).

Datos generales se han registrado, acerca de los ciclos reproductivos de murciélagos tropicales y las diferentes relaciones de estos con factores medioambientales y disponibilidad de alimento (Stoner *et al.*, 2003; Stoner, 2001; Kunz, 1982; Fleming *et al.*, 1972). Citando ejemplos muy concretos, Zortéa (2003) revisa los datos sobre patrones reproductivos y hábitos alimentarios en tres especies de Glossophaginae. Racey (2000) muestra los efectos de los factores ambientales sobre la reproducción de los murciélagos. Mena y Williams (2002) presentan patrones reproductivos para dos especies de Phyllostomidae y Vespertilionidae, en un área con intervención humana en Perú. Datos reproductivos en Costa Rica para la especie *Glossophaga commissarisi* fueron obtenidos por Tschapka (2005) mostrando la relación entre reproducción y preferencias alimentarias en un bosque lluvioso.

1.1 SISTEMAS DE APAREAMIENTO PARA EVENTOS REPRODUCTIVOS

El sistema de apareamiento en la mayoría de las especies de murciélagos conocidas se cree es poligínico. Sin embargo, algunas otras especies presentan sistemas monógamos y otras poliándricos según reportan McCracken & Wilkinson (2000), donde una hembra se aparea en secuencia con diferentes machos excluyendo la paternidad de estos sistemas de apareamiento.

Además de los sistemas anteriormente mencionados, recientes estudios demuestran que los murciélagos tienen sistemas de promiscuidad y apareamiento al azar, sin tener alguna relación continua antes o después del apareamiento entre los individuos (Crichton & Krutzsch, 2000).

Bradbury (1977), ubica a las especies de murciélagos en diferentes categorías con base en la estructura de la percha, las asociaciones de apareamiento de machos y hembras, la estabilidad y estacionalidad de estas asociaciones de apareamiento, definiendo tres categorías: (1) grupos de apareamiento un macho/varias hembras, (2) grupos de apareamiento varios machos/varias hembras y (3) grupos de apareamiento de un macho/una hembra. A su vez estas categorías se subdividen en asociaciones que persisten a través del año y que ocurren solo durante la época de apareamiento con respecto a la estabilidad en la composición de los grupos (Tabla 1).

Los grupos de apareamiento que consisten de un macho con varias hembras son frecuentemente llamados harems, los cuales permiten que el macho adulto tenga la oportunidad de aparearse y reproducirse con esas hembras. Sin embargo, todos los grupos de apareamiento un macho con varias hembras no son harems, ya que pueden presentarse casos en los cuales un macho puede ser visitado por múltiples hembras apareándose un macho con varias hembras o una hembra con varios machos, exhibiendo un sistema de promiscuidad (McCracken & Wilkinson, 2000).

Tabla 1. Sistemas de apareamiento en especies de murciélagos neotropicales. Según McCracken & Wilkinson, 2000.

FAMILIA	ESPECIES	DIETA	TIPO DE REFUGIO	REFERENCIA
1. Grupos de un macho/ varias hembras				
1.1 Harems anuales conformados con hembras estables				
Phyllostomidae	<i>Phyllostomus hastatus</i>	Frutas	Cuevas	Bradbury, 1977 McCracken, 1987
1.2 Harems anuales conformados con pocas hembras estables				
Phyllostomidae	<i>Artibeus jamaicensis</i>	Frutas y hojas	Cuevas, huecos de árboles	Morrison, 1979 Kunz <i>et al.</i> , 1983 Kunz & McCracken, 1996
	<i>Carollia perspicillata</i>	Frutas	Cuevas, huecos de árboles	Williams, 1986 Fleming, 1988
	<i>Phyllostomus discolor</i>	Frutas	huecos de árboles	Bradbury, 1977 Wilkinson, 1987
1.3 Grupos estacionales un macho/varias hembras				
Phyllostomidae	<i>Uroderma bilobatum</i>	Frutas	Tiendas	Timm & Clauson, 1990 Timm & Lewis, 1991
	<i>Artibeus cinereus</i>	Frutas	Tiendas	Kunz & McCracken, 1996
	<i>Vampyressa nymphae</i>	Frutas	Tiendas	Brooke, 1987
2. Grupos vários machos/varias hembras				
2.1 Grupos vários machos/varias hembras durante el año que se aparean en la percha				
Phyllostomidae	<i>Desmodus rotundus</i>	Sanguívoro	Cuevas	Wilkinson, 1987
2.2 Grupos estacionales vários machos/varias hembras				
Molossidae	<i>Tadarida brasiliensis</i>	Insectívoro	Cuevas, edificios	Lollar, 1995
3. Grupos monógamos un macho/ una hembra				
Phyllostomidae	<i>Vampyrum spectrum</i>	Carnívoro	huecos de árboles	Vehrencamp <i>et al.</i> , 1977

1.1.1 Grupos poliginicos un macho /varias hembras. Cerca de 35 especies de murciélagos presentan este sistema de apareamiento el cual es reportado para especies neotropicales como se observa en la tabla 1, como para especies de regiones templadas.

Esta categoría comprende una diversidad de sistemas de apareamiento, por tal razón, la subdivisión de esta categoría ayuda a esclarecer y a aportar información acerca de los sistemas para las distintas especies (McCracken & Wilkinson, 2000).

- Harems conformados con hembras estables durante el año. Agregaciones altamente estables de hembras que se mantienen unidas por diferentes años han sido descritas para cinco especies de murciélagos tropicales: *Phyllostomus hastatus*, con un grupo anual estable de hembras compuesto de siete a 25 hembras (McCracken & Bradbury, 1977., citado en McCracken & Wilkinson, 2000).

Asociaciones estables por mas de dos años también se han documentado para grupos de tres a 10 hembras de *Noctilio leporinus* (Brooke, 1997), de dos a siete hembras de *Myotis bocagei* y grupos de tres a 21 hembras adultas de *Tadarida pumila* muestran un grupo anual con el 70% de estabilidad (McCracken & Wilkinson, 2000). Todas estas agrupaciones de hembras son defendidas por un único macho.

- Harems anuales conformados con pocas hembras estables. *Artibeus jamaicensis* y *Phyllostomus discolor* forman grupos de machos con 15 hembras en huecos de árboles y cuevas, de la misma manera los que se perchan en hojas modificadas tienden a agregaciones mas pequeñas entre dos a seis individuos (Kunz & McCracken, 1996; Kunz *et al.*, 1983; Morrison, 1979). *Carollia perspicillata* percha en grupos conformados por un macho con dos a 17 hembras (Williams, 1986; Fleming, 1988). Sin embargo, los aspectos reproductivos de cómo los machos se aparean con diferentes grupos de hembras no ha sido documentado para algunas de las especies con este sistema de apareamiento.

- Grupos estacionales un macho/varias hembras. En las regiones templadas *Nyctalus noctula*, *Myotis adversus* y *Pipistrellus pipistrellus*, entre otras, han sido reportadas con este patrón de apareamiento (McCracken & Wilkinson, 2000). Algunas especies neotropicales como *Ectophylla alba* presentan apareamientos en harems estacionales. Las perchas en tiendas son ocupadas durante la mayoría del año por grupos sexuales mezclados de uno a 17 murciélagos y después de que los juveniles nacen en abril, los grupos dentro de cada tienda

son conformados por las madres con crías y un único macho adulto o grupos de machos (Brooke, 1990 citado en Crichton & Kruttsch, 2000).

Estos cambios en la composición de los grupos de percha indican según Brooke (1990) un estro post-parto y un sistema de apareamiento en harem con estabilidad en la composición de los grupos de percha.

1.1.2 Grupos varios machos/varias hembras. En muchas de las especies que forman este tipo de grupo, los machos prefieren sitios de percha donde ellos puedan ser dominantes o territoriales. Estos machos pueden así acceder fácilmente a las hembras y aumentar el número de apareamientos dentro de su territorio marcando el territorio y las hembras (McCracken & Wilkinson, 2000).

- Grupos varios machos/varias hembras que durante el año se aparean en el refugio. En estas agregaciones los machos compiten por llegar al tope donde se encuentran las hembras, obteniendo el mayor éxito de apareamiento con respecto a los demás (Wilkinson, 1985 citado en McCracken & Wilkinson, 2000). Por ejemplo, Grupos de 8 a 12 hembras adultas de murciélagos vampiros (*Desmodus rotundus*), se perchan a través del año en huecos de árboles o cuevas con grupos de 2 a 10 machos adultos.

Bradbury y Vehrencamp (1976), observaron como en colonias grandes las hembras exceden en número a los machos adultos con un promedio en la tasa sexual de 1.4 hembras/macho. Sin embargo, en un muestreo de 10 meses en Costa Rica se observó solo un 23% de hembras con respecto al total de machos, mostrando la superabundancia de machos en la época seca cuando ocurre el apareamiento y posterior a la época de apareamiento el decrecimiento de estos con el desplazamiento a otros sitios.

1.1.3 Grupos monógamos un macho/ una hembra. Se han reportado cerca de 17 especies monógamas en el trópico las cuales incluyen *Saccopteryx leptura*, *Vampyrum spectrum* entre otras (McCracken & Wilkinson, 2000).

La monogamia implica que los machos pueden contribuir a la supervivencia de hembras o crías. La única evidencia para cuidado parental de machos en murciélagos viene de estudios realizados en *Vampyrum spectrum*. En esta especie el macho adulto más viejo se mantiene con el juvenil o descendencia más reciente en la percha, mientras que los otros murciélagos forrajean.

El cuidado parental por parte de los machos no contribuye en el aumento de la tasa reproductiva de las hembras. Las hipótesis sobre las ventajas de la monogamia en murciélagos son: el incremento en la supervivencia de juveniles

por el cuidado parental de machos, y la reanudación de la reproducción de las hembras mas rápidamente que como debería ser posible si ellas fueran exclusivamente la única fuente de nutrición para la descendencia durante la lactancia (McCracken & Wilkinson, 2000).

1.2 ESTRO Y OVULACIÓN

El estro es el tiempo en que las hembras aceptan al macho para el apareamiento (Racey, 1982). Las hembras de los mamíferos experimentan un ciclo de estro periódico caracterizado por una serie de cambios celulares en el útero y por diferencias en el comportamiento (Storer, 1968). Las fases sucesivas se denominan anestro (período de calma), proestro (preparación para el apareamiento), estro o "celo" (aceptación del macho) y metestro (cambios regresivos). La descarga de los óvulos del ovario suele ocurrir al final del estro o después. El estro, el embarazo y la lactancia están regulados por hormonas de la glándula pituitaria y de los ovarios; Se conoce que los factores ambientales, como la longitud del día y la temperatura, afectan a la actividad de la pituitaria (Storer, 1968). En la especie *Myotis lucifugus*, ocurre la ovulación espontánea con relación a la temperatura, inhibiéndose con un incremento en la temperatura (Kunz, 1982).

1.3 PROPORCIÓN SEXUAL

Se considera que los patrones de dispersión de las hembras están principalmente influenciados por la distribución de los recursos, mientras que los patrones de machos están principalmente influenciados por la dispersión de hembras (Bradbury & Vehrencamp, 1976). Así, los cambios estacionales en abundancia o tasas sexuales donde ocurre el movimiento de un solo sexo, permiten además de obtener evidencias indirectas del uso de hábitat diferencial, conocer la estructura sexual de la comunidad, incluyendo la presencia o ausencia de individuos en condición reproductiva y una clase de edad en particular desde la población a través del año (Stoner, 2001).

1.4 PATRONES REPRODUCTIVOS DE MURCIÉLAGOS COMO ESTRATEGIA REPRODUCTIVA

Las estrategias reproductivas en quirópteros son complejas y diversas, dependiendo de la latitud (Zonas tropicales o templadas) y el tipo de hábitat, variando a nivel de familia, genero e inclusive dentro de la misma especie (Zortea, 2003). Por ejemplo, los murciélagos se caracterizan dentro del grupo de los mamíferos del mismo tamaño por tener gestaciones largas seguidas por un corto periodo de lactancia y cuidado post-natal, invirtiendo una baja cantidad

energética por día en la gestación, comparada con los altos costos energéticos en lactancia. Esto sugiere una estrategia en la cual la inversión energética en juveniles es optimizada en relación a la abundancia estacional de alimento (Racey & Entwistle, 2000).

Según Zortéa (2003), se pueden citar cuatro patrones reproductivos básicos para murciélagos neotropicales, con base en la reproducción anual, los cuales varían según las épocas de gestación durante el año en relación a factores climáticos.

1.4.1 Monoestro estacional. Un solo pico reproductivo anual estrechamente relacionado a las condiciones ambientales.

El Monoestro estacional se caracteriza para todas las especies de murciélagos tropicales insectívoros y nectarívoros, por ejemplo *Noctilio labiales* reportada por Anderson & Wimsatt (1963), en estas especies el periodo de nacimientos ocurre entre marzo - abril y más tarde entre mayo - junio (Fleming *et al.*, 1972). *Anoura geoffroyi* muestra el mismo patrón, monoestro estacional, observándose picos de hembras preñadas durante septiembre y octubre, y los picos de nacimientos en noviembre y diciembre coincidiendo con épocas de alta precipitación (Zortéa, 2003).

1.4.2 Poliestro estacional bimodal. Dos picos reproductivos al año, sincronizados con las épocas climáticas, ninguno de los nacimientos son seguidos por un estro post-parto.

El Poliestro estacional, se presenta en especies insectívoros y frugívoros tropicales de la familia Phyllostomidae como *Artibeus jamaicensis*, *Uroderma bilobatum*, *Sturnira lilium*, *Carollia perspicillata*, y *Glossophaga soricina* (Fleming, 1971, Fleming *et al.*, 1972). Un patrón poliestro da como resultado la producción de dos camadas por año y en algunas ocasiones tres camadas (Kunz, 1982; Fleming *et al.*, 1972). En este caso, el primer periodo de nacimientos se presenta en marzo o abril, época donde ocurre la segunda estación seca y el segundo periodo de nacimientos ocurre a la mitad de la época de lluvias entre julio y agosto (Fleming *et al.*, 1972).

1.4.3 Poliestro reproductivo continuo. Con un corto periodo de inactividad, cada hembra tiene tres o más camadas al año con estro post-parto después de cada parto excepto el último, el cual es seguido por un periodo de inactividad reproductiva, hasta la siguiente época de gestación del siguiente año. Las hembras están sincronizadas y muchos picos de nacimientos caen dentro de una estación climática.

El Poliestro reproductivo continuo solo se conoce en dos especies, *Myotis nigricans* y *Desmodus rotundus*. En estas especies las hembras se observan con diferentes estados de gestación en un mismo periodo, sugiriendo que estas especies se reproducen a lo largo de todo el año (Fleming *et al.*, 1972). Zortea (2003) sugiere que este también se presenta en *Anoura caudifer*.

1.4.4 Poliestro no estacional. Actividad reproductiva a través del año, sin periodos de inactividad. Donde las hembras se encuentran en gestación durante la misma época del año, así los picos de nacimientos ocurren al mismo tiempo pero necesariamente relacionados a una estación climática (Racey & Entwistle, 2000).

1.4.5 Variaciones climáticas relacionadas a los patrones reproductivos. La estacionalidad reproductiva en quirópteros se ve determinada por variaciones en zonas tropicales y templadas. La temperatura del ambiente influye sobre el gasto energético de los murciélagos y la disponibilidad de alimento, sugiriendo que los ciclos reproductivos se inician con los cambios en el fotoperiodo (Zortea, 2003; Kunz, 1982). En zonas tropicales, los nacimientos pueden ocurrir a finales de septiembre y principios de octubre, justo antes del primer pico de lluvias para especies frugívoras e insectívoras (Kunz, 1982); o a finales de octubre y principios de noviembre.

Todas las especies de zonas templadas son insectívoras, y el clima, particularmente la temperatura, afecta directamente la disponibilidad de insectos (Racey & Entwistle, 2000). En consecuencia la actividad reproductiva de murciélagos también se ve afectada. Los partos toman lugar en la mitad del verano (julio y agosto), seguidos por el crecimiento rápido post-natal y calma reproductiva durante los meses de invierno (Racey & Entwistle, 2000). Según Barclay *et al.* (2004), la tasa reproductiva (la proporción de hembras que se reproducen en la época de gestación) se correlaciona negativamente con la latitud y cambia dependiendo a la especie.

Las hembras preñadas en los trópicos se presentan en dos épocas, las cuales están relacionadas con los picos de precipitación. De esta manera el máximo de precipitación coincide con el tiempo en que los murciélagos están lactando y los jóvenes se están volviendo independientes (Kunz, 1982). La lactancia requiere altos niveles de energía y proteína, por ejemplo para la especie nectarívora, *Leptonycteris curasoae*, el periodo de lactancia coincide con la época de florecimiento del cactus (Petit, 1997).

1.5 ACTIVIDAD REPRODUCTIVA EN RELACIÓN A LOS GREMIOS ALIMENTARIOS

Bajo condiciones donde el alimento es abundante a través del año, los animales pueden iniciar su reproducción en cualquier época. En contraste, cuando la disponibilidad de alimento varía, el éxito reproductivo de una especie refleja la capacidad de producir los juveniles en épocas donde el alimento se encuentra en mayores cantidades cubriendo su gasto energético (Racey & Entwistle, 2000).

Los murciélagos tropicales pueden ser clasificados en varios gremios alimentarios de acuerdo con el tipo de alimento, el tamaño de las partículas de alimento y del estrato donde se consigue (McNab, 1971). Las categorías alimentarias establecidas según la dieta de esta comunidad de murciélagos son la frugivoría constituida por aquellas especies que consumen básicamente frutas; Nectarivoría - Polinivoría que se alimentan de néctar y/o polen; y la animalivoría conformada principalmente por los murciélagos insectívoros, seguido de vertebrados e incluyendo la sanguivoría (Patterson *et al.*, 2003)

1.5.1 Frugivoría. Las especies frugívoras muestran una relación entre la lactancia y el pico de lluvias, reflejando cambios en la disponibilidad de alimento, ya que durante las épocas lluviosas más especies de plantas tienen frutos y la abundancia de insectos es relativamente más alta que en épocas secas (Aguirre, 2002). La mayoría de estudios se basan en la abundancia de frutos en las diferentes épocas del año. Sin embargo, más allá de determinar la abundancia de frutos, es importante determinar el estado de nutrientes o contenido de agua de los frutos que pueden variar con las épocas (Rodríguez, 2007; Rosas, 2006; Racey & Entwistle, 2000).

En algunas especies el patrón reproductivo no se relaciona muy bien con las épocas de lluvia, encontrando que el florecimiento generalmente ocurre en la época seca, aunque en algunos casos esta puede ocurrir durante las épocas de lluvia (Racey & Entwistle, 2000).

Según Fleming *et al.*, (1972) algunos murciélagos frugívoros neotropicales, producen anualmente dos crías, una al final de la época seca después de una estación de fructificación y otra a la mitad de la época de lluvias. De esta manera, el juvenil que nació en el primer periodo se independiza de la madre cuando el nivel de frutos es relativamente alto, y aquellas que nacen en el segundo periodo se vuelven independientes cuando posiblemente el nivel de alimento está disminuyendo (Kunz, 1982).

1.5.2 Nectarivoría/Polinivoría. Los patrones reproductivos de muchas especies nectarívoras obligadas, en las cuales solo el polen y el néctar hacen

parte de su dieta, reflejan las épocas de florecimiento de plantas, mostrando relación entre estos y los periodos de lluvia (Racey & Entwistle, 2000). Los partos generalmente toman lugar sobre los periodos secos y la lactancia durante los picos de lluvia (Racey, 1982). Frecuentemente las especies nectarívoras tienen una dieta facultativa, donde no solo se alimentan de polen y néctar sino que también consumen pulpa de fruta e insectos presentando una preferencia por el consumo de uno u otro ítem de acuerdo a las temporadas de lluvia o sequía, por ejemplo, *G. soricina*, *G. longirostris* y *A. geoffroyi* (Rodríguez, 2007; Rosas, 2006; Zortúa, 2003).

1.5.3 Animalivoría. En relación a las especies animalívoras conformadas principalmente por los murciélagos insectívoros (McNab, 1971), el periodo de gestación ocurre cuando hay poca abundancia de insectos. En contraste, los nacimientos, la primera lactancia y el segundo ciclo reproductivo ocurren cuando la abundancia de insectos es alta (Kunz, 1982).

En muchas de las especies insectívoras, existen algunas variaciones en el tiempo de reproducción con respecto a las épocas de precipitación. Sugiriendo especialización de dietas de diferentes grupos de insectos y patrones estacionales de salida de estos. Por ejemplo, los insectos terrestres y aéreos tienen diferentes picos de disponibilidad, el de los terrestres ocurre posterior al pico de los insectos aéreos y de esta manera los animales que se alimentan principalmente de los insectos terrestres exhiben sus periodos de reproducción mas tarde que el de los cazadores de insectos aéreos (Racey & Entwistle, 2000).

1.6 ACTIVIDAD NOCTURNA

Una variedad de patrones de actividad nocturna son encontrados en la familia Phyllostomidae, los cuales principalmente forrajean sobre vegetación o campo abierto, mostrando periodos de actividad bimodal, unimodal o con algún pico durante la noche. Algunas especies, como las frugívoras, usualmente muestran un patrón de actividad de forrajeo unimodal al inicio de la noche que refleja la variación de la disponibilidad de frutos durante esta. Los nectarívoros y animalívoros, tienen dos picos de forrajeo, reflejados por los picos de abundancia de insectos y otros animales pequeños; Ocasionalmente dentro de estas especies se puede presentar una actividad continua pero baja durante toda la noche (Weinbber *et al.*, 2006).

El tiempo de forrajeo gastado por murciélagos varia dependiendo del sexo, condición reproductiva, requerimientos energéticos, y época del año (O'Donell, 2002). En el estudio realizado para la especie *Chalinolobus tuberculatus* por O'Donell (2002) se observa que las hembras reproductivas, no reproductivas y machos adultos fueron similares en la duración y periodos de actividad,

mostrando actividad durante toda la noche, mientras que los juveniles tuvieron una actividad mas corta durante la noche que las hembras lactantes. Esto debido a que los adultos amplían su rango de hogar (home-range) y se mueven a una mayor distancia proporcionando el alimento necesario a los juveniles.

Kunz (1982), estudió los efectos de la gestación y lactancia con relación al forrajeo de murciélagos insectívoros, determinando dos periodos de actividad durante épocas secas en estos murciélagos. Mientras ocurre la lactancia muchos murciélagos retornan a los refugios durante la noche para amamantar al murciélago joven. Las hembras en gestación emergen desde sus refugios al anochecer mientras que las otras hembras están lactando, esto incrementa la disponibilidad de recursos aumentando el consumo diario de alimento en este periodo.

La demanda energética en el periodo de gestación permite que se realice un mayor forrajeo en los picos de alimento durante la noche (Kunz, 1982). De esta manera salen del refugio primero los machos juveniles, luego las hembras juveniles antes que la hembras adultas (O'Farrel & Studier, 1975; citado en Kunz, 1982).

2. JUSTIFICACIÓN

El periodo reproductivo es una fase crítica para muchos organismos vivos (Zortéa, 2003) como lo demuestran estudios en diferentes especies que han sido ampliamente documentados. Sin embargo, los periodos y estrategias reproductivas de las especies de murciélagos tropicales, considerando el gran número de estas y su valor biológico, son poco conocidas. Los estudios sobre estos mamíferos se han limitado en gran parte a la determinación de la estructura y composición de especies en regiones tropicales y templadas (Aguirre, 2002; Alberico *et al.*, 2000; Medellín *et al.*, 2000; Kalko, 1998). Con base en lo anterior, este trabajo de grado, analiza los aspectos reproductivos de quirópteros en una zona recreativa, obteniendo conocimiento en cuanto a la proporción sexual, estrategias reproductivas y actividad nocturna de acuerdo al sexo y al estado reproductivo, lo cual puede indicar patrones y comportamientos asociados a las variaciones climáticas estacionales y requerimientos alimentarios. Este trabajo de grado provee información que contribuye a determinar la importancia de factores abióticos en los comportamientos biológicos de murciélagos neotropicales; factores importantes para realizar futuros planes de manejo y conservación.

3. OBJETIVOS

3.1 OBJETIVO GENERAL

Determinar los patrones reproductivos y proporción sexual de una comunidad de murciélagos y su relación con variables climáticas y gremios alimentarios durante los años 2005 y 2006 en una zona recreativa de Zipacón, Cundinamarca.

3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Describir la estructura sexual y patrones reproductivos de las especies de la zona de estudio, con base en las condiciones climáticas durante el periodo de evaluación.
- Determinar las diferencia en las proporciones sexuales y estados reproductivos, intra e interanual en la comunidad de murciélagos.
- Obtener el periodo de lactancia, gestación y periodos reproductivos y no – reproductivos de algunas especies de quirópteros en el área de estudio.
- Establecer estrategias reproductivas para la comunidad de murciélagos con base en gremios alimentarios.
- Relacionar los periodos de actividad nocturna para toda la estructura sexual de la comunidad de murciélagos.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 ZONA DE ESTUDIO

El estudio se realizó desde enero 2005 a diciembre 2006 en la finca La Calleja, ubicada en la vereda Cartagenita, municipio de Zipacón, departamento de Cundinamarca-Colombia. Esta se encuentra localizada en la vertiente occidental de la cordillera oriental en las coordenadas geográficas; 4°,49" Norte y 74°,25" Oeste (Figura 1) y a una altura de 1500 metros de elevación. Aunque la vereda pertenece administrativamente al municipio de Zipacón, geográficamente se encuentra más cerca del municipio de Cachipay. La zona presenta un régimen pluviométrico bimodal con dos picos de precipitación, el primero entre marzo y mayo ($172,4\text{mm}^3$ - $165,7\text{mm}^3$) y el segundo entre octubre y noviembre ($203,3\text{mm}^3$ - $182,2\text{mm}^3$). Los periodos de baja precipitación están comprendidos para los meses de: diciembre-febrero ($122,3\text{mm}^3$ - $117,6\text{mm}^3$) y entre junio y principios de septiembre ($76,0\text{mm}^3$ - $129,8\text{mm}^3$). La precipitación media anual para la región es de 111.16mm^3 . La temperatura media anual en la localidad es de 18°C ($\pm 2,6^\circ\text{C}$) (CAR, 2006).

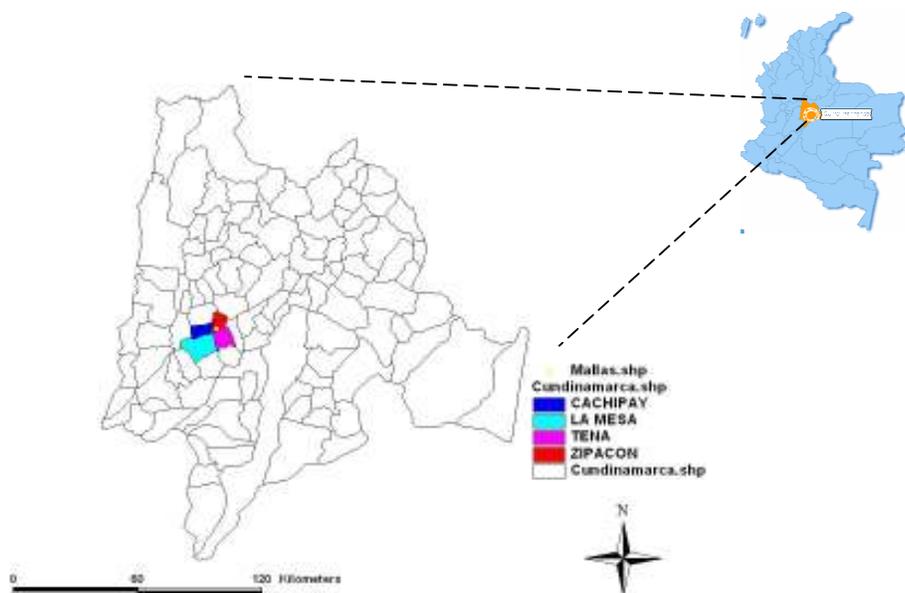


Figura 1. Sitio de estudio en el municipio de Zipacón (Cundinamarca, Colombia) mostrando los municipios más cercanos de la región: La mesa, Tena y Cachipay.

En cuanto a la composición vegetal se caracteriza por encontrarse en un ecosistema secundario de fuerte intervención antropogénica, caracterizándose por la presencia de plantas cultivadas y de sucesión. El estrato arbóreo se encuentra mezclado con las especies epifitas, siendo una condición muy acentuada y característica de la flora de la región. En el sotobosque se encuentran especies tales como: Arrayan, Palma boba, Cedrillo, Guarumo, Cordoncillo (piper), Cerezo y familias de plantas reconocidas como: Musaceae, Heliconiaceae, Araceae, Zingiberaceae, Urticaceae, Rutaceae, Clusiaceae, Solanaceae, Piperaceae, Bromeliaceae Fabaceae, Proteaceae, Moraceae (Ficus), Cecropiaceae Caricaceae, Myrtaceae (Psidium), Melastomataceae (Rodríguez, 2007). El uso de la tierra en esta zona es variado y dedicado a la agricultura, cultivos de flores, recreación y vivienda.

4.2 MUESTREO Y CAPTURA DE MURCIÉLAGOS

Se realizaron salidas de campo mensuales (enero 2005 - diciembre 2006), con una fase exploratoria comprendida entre agosto y diciembre del 2004. Cada muestreo mensual tuvo una duración promedio de 3 noches en fase de luna nueva. Para cada muestreo se utilizaron redes de niebla Avinet (CH, 38mm, 12m, 3m), las cuales se ubicaron en diferentes partes de la finca a una altura de 0-3 m. A partir de diciembre del 2005 se complementaron las redes de sotobosque con una red de dosel a una altura de 5-8 m. Las redes fueron abiertas aproximadamente desde las 18:00 hasta las 2:00 h del día siguiente y revisadas a intervalos de 10 minutos.

Para registrar la estructura y composición de la comunidad, se identificaron los individuos capturados hasta especie, con ayuda de las claves taxonómicas de: Contreras (2006), Muñoz (2001), Tirira (1999), Emmons *et al.* (1997), Eisenberg *et al.* (1989), Reid (1997) y el listado de especies de Alberico *et al.* (2000). Los datos colectados para cada especie se registraron en formatos con la siguiente información: número de individuo, peso, longitud del antebrazo, estado sexual (hembra, macho), estado reproductivo (juvenil, adulto), condición reproductiva (mamas desarrolladas o no desarrolladas), hora de captura y estrato. Descripción detallada del método para dietas y marcaje de individuos, descrito en Rodríguez (2007) y Rosas (2006). Finalmente los individuos fueron liberados en el sitio de captura respectivo.

4.3 DETERMINACIÓN DEL ESTADO Y CONDICIÓN REPRODUCTIVA

Para el análisis externo de hembras y machos se siguió el método de Kunz *et al* (2002). Se determinó el estado reproductivo juvenil y adulto, mediante observaciones de la distancia entre el ano y las estructuras reproductivas, y la osificación y la forma de fusión de epífisis meta cárpales (Wilson Standard

Methods, 1996; Anthony, 1988). La condición reproductiva de los individuos capturados se evaluó de la siguiente manera, los machos fueron clasificados como no reproductivos (cuando no eran testiculados) o reproductivos (testiculados); Las hembras como no reproductivas (abdomen normal, y pezones no visibles o mamas no desarrolladas), y reproductivas: en estado de gestación (detección de preñez por inspección abdominal y abultamiento del abdomen); lactando (pezones visibles agrandados o mamas desarrolladas) (Tschapka, 2005; Zortéa, 2003).

4.4 VARIABLES AMBIENTALES

Desde mayo del 2005 hasta el final del muestreo se tomaron los datos de temperatura y humedad relativa con un higrómetro digital (EnviroStation). Se registro la temperatura instantánea, máxima y mínima y el porcentaje de humedad relativa instantánea, máxima y mínima en intervalos de una hora desde el inicio de la apertura de redes hasta el cierre. Los datos de precipitación se obtuvieron de la estación hidrometeorológica de la CAR ubicada en La Esperanza en cercanías del área de estudio para los dos años de muestreo (Figura 2), los cuales determinaron las épocas secas - con menor precipitación - o húmedas - con mayor precipitación- para el 2005 y 2006.

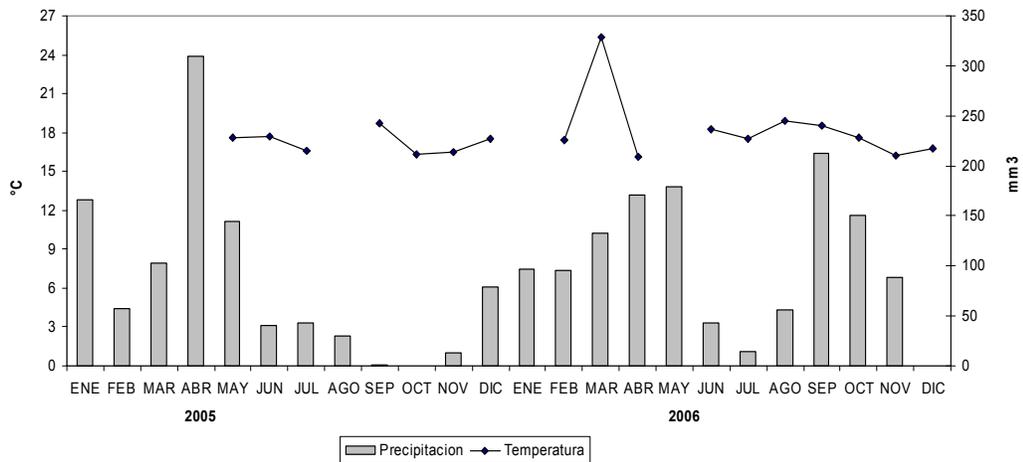


Figura 2. Promedios de temperatura mensual (Línea) de la región entre el 2005 y 2006 y precipitación mensual (Barras) de la estación la esperanza (Zipacón) (CAR, 2006).

4.5 ANÁLISIS DE INFORMACIÓN

4.5.1 Estructura y proporción sexual de la comunidad de murciélagos.

- Esfuerzo de Muestreo y éxito de captura. Dado que se realizaron muestreos no homogéneos durante los diferentes meses y en diferentes estratos, se estableció el esfuerzo de muestreo para cada estrato siguiendo la técnica de horas-mallas (Wilson Standard Methods, 1996) calculadas de la siguiente manera:

$$HM \text{ (Horas malla)} = \frac{\text{Número de horas de muestreo}}{\text{Número de redes colocadas por noche.}} \times$$

Con este número fue posible obtener el índice de éxito de captura E (individuos-noche/horas-malla) expresado como el número de murciélagos por HM (Ecuación 1) (Perez & Ahumada, 2004; Aguirre, 2002).

$$E = \frac{Nn}{HM} \quad (1)$$

Donde Nn = Número de individuos capturados por noche
H = Número de horas de muestreo por noche
M = Número de mallas totales por noche

- Porcentajes del estado sexual de toda la comunidad de murciélagos. Se obtuvieron los porcentajes de hembras y machos con respecto al éxito de captura total de individuos por mes y por cada especie. Además de los porcentajes para los dos estados sexuales de adultos y juveniles; los cuales se confrontaron con los datos de precipitación mensual para los dos años. La hipótesis planteada para la investigación fue: existe alguna relación entre los dos estados sexuales de la comunidad o de las especies de murciélagos, el mes de captura y estrato. La hipótesis fue analizada empleando el modelo estadístico chi cuadrado χ^2 (Zortéa, 2003; Zar, 1999) después de realizar tablas de contingencia empleando el programa SPSS versión 11 (Rosales, 2003).

La comparación del estado sexual de la comunidad de murciélagos presentes en la zona de estudio, incluyó todos los individuos de cada especie en el muestreo para los dos estratos, mientras que el análisis por especie se realizó para aquellas especies con un porcentaje de abundancia relativa mayor a 7%, indicando la presencia de estas en la mayoría de los meses.

- Teoría de tablas de contingencia multidimensional (Zar, 1999). Se utilizó para determinar distribuciones de frecuencia de dos o tres variables y para hallar índices estadísticos que midan la fuerza de la asociación entre las variables de forma simultánea. La primera tabla de dos dimensiones comprendió las variables de estado sexual (machos y hembras) de toda la comunidad de murciélagos y los meses de muestreo. La segunda tabla de contingencia tridimensional se realizó para las tres especies con mayor abundancia relativa como se explicó anteriormente, incluyendo como variables el estado sexual de cada especie, los meses de captura y el estrato. Para los dos casos se obtuvo finalmente el estadístico χ^2 para comprobar la hipótesis de si existía independencia o no entre el estado sexual y el mes o entre el estado sexual, el mes y el estrato por especie.
- Tasa sexual y proporción sexual. Se calcularon las tasas sexuales para cada especie teniendo en cuenta el total de machos adultos con respecto al total de hembras adultas ($\sigma/\text{♀}$) en cada mes.

El análisis estadístico empleado para evaluar las proporciones sexuales fue Chi cuadrado χ^2 (Zar, 1999) obtenido con la ayuda del software SPSS versión 11 (Rosales, 2003) y con el que se compararon la tasa sexual de las especies en relación a la proporción esperada de 1:1 (Zortéa, 2003). Se realizó el análisis de la tasa sexual para todos los meses y para sotobosque y dosel de las especies con capturas de machos y hembras adultas para más de un mes durante todo el muestreo.

Las proporciones no evaluadas de especies registradas se refieren a las especies sin captura de adultos en alguno de los meses o en todos los meses, por lo que no es posible calcular la proporción de adultos, ni realizar comparaciones.

4.5.2 Condición Reproductiva de hembras adultas dentro de la comunidad.

Se obtuvo el porcentaje de individuos correspondientes a hembras adultas con respecto al total de individuos capturados y el porcentaje de individuos correspondientes a hembras lactantes y no reproductivas con respecto al total de individuos de hembras adultas, en cada mes y por estrato. Posteriormente se realizaron comparaciones de estas condiciones con la precipitación mensual de la región entre el 2005 y 2006, mediante gráficas.

4.5.3 Patrones reproductivos para cada especie. Los patrones reproductivos para cada especie se obtuvieron mediante gráficas de frecuencia o porcentaje de individuos de hembras adultas con diferente condición reproductiva, incluyendo juveniles de los dos sexos, y comparando con datos de precipitación mensual para la región durante los dos años de muestreo 2005 y 2006. Con estos

datos se lograron identificar las épocas de presencia de hembras adultas en estado de gestación, lactantes y hembras no reproductivas, al igual que picos de nacimientos e independencia de juveniles según la época del año, permitiendo determinar los diferentes patrones reproductivos para cada especie.

El análisis de patrones reproductivos se realizó solo para las especies con mayor éxito de captura –por encima de 0.1 individuo/hm - de hembras adultas en los diferentes meses. Se considera este éxito de captura debido a que en algunas especies fue muy bajo limitándose a la captura de juveniles o juveniles y machos, impidiendo la elaboración de los patrones reproductivos los cuales indican las épocas de lactancia y no reproducción de las hembras adultas.

4.5.4 Actividad Nocturna de murciélagos. La actividad de los individuos se determinó en forma general para hembras y machos de diferente estado reproductivo en los dos estratos de captura durante la noche realizando gráficas de frecuencia para los individuos adultos y juveniles dependiendo de la hora - desde las 18:00 h hasta las 6:00 h del día siguiente según el tiempo de muestreo en todos los meses- y el estrato de captura. Posteriormente, se agruparon para el análisis dependiendo el gremio alimentario al cual pertenecían: frugívoros, nectarívoros, animalívoros. Animalivoría incluye insectivoría, sanguivoría, vertebrados y omnivoría. El análisis realizado tuvo en cuenta las especies con mayor abundancia de individuos de diferente estado sexual y reproductivo durante la noche en cada mes, permitiendo establecer los periodos de actividad para cada gremio alimentario.

La frecuencia de individuos para cada hora se calculó dividiendo el número de individuos capturados por hora sobre el número de redes trabajadas durante ese mismo periodo de tiempo; homogenizando los datos por esfuerzo de muestreo. Estas frecuencias fueron comparadas con los datos de temperatura y humedad relativa para cada hora de la noche, los cuales fueron registrados cada noche de muestreo para el sitio de estudio.

5. RESULTADOS

5.1. ESTRUCTURA Y PROPORCIÓN SEXUAL DE LA COMUNIDAD DE MURCIÉLAGOS

5.1.1 Esfuerzo de muestreo y éxito de captura. Entre los meses de enero de 2005 y diciembre de 2006 se realizaron 73 noches de muestreo, se capturaron 322 individuos y cuatro recapturas pertenecientes a 30 especies de tres familias (Tabla 2). Se obtuvo un total de 1,576 horas-malla (1,404 horas-malla en sotobosque y 172 horas-malla en dosel). El éxito de captura en sotobosque fue de 4.83 individuos/horas-malla, y en Dosel un éxito de captura de 4.58 individuos/horas-malla.

Se presentó una baja tasa de captura con una abundancia relativa menor a 1% para las especies *Anoura cultrata*, *Glossophaga longirostris*, *Artibeus cinereus*, *Platyrrhinus helleri*, *Molossus molossus*, *Phyllostomus hastatus*, *Sturnira bogotensis*, *Desmodus rotundus* y *Uroderma bilobatum* representadas por un individuo durante el muestreo, mientras que las especies con mayor número de individuos capturados de diferente estado sexual corresponden a *Anoura geoffroyi*, *Artibeus lituratus* y *Carollia perspicillata* (Tabla 2), especies con una abundancia relativa mayor a 7% de las capturas totales.

5.1.2 Porcentajes del estado sexual de toda la comunidad de murciélagos. Se observó que los machos adultos en el sotobosque fueron mas abundantes durante los meses de enero, febrero, octubre y noviembre, mientras que las hembras registraron una mayor abundancia durante los meses de marzo, abril y septiembre según los porcentajes que se muestran en la Figura 3A. En el dosel se encontraron los porcentajes mas altos de hembras adultas en los meses de marzo y julio, mientras que los mismos porcentajes para machos adultos se obtuvieron en épocas secas en los meses de agosto, noviembre y diciembre (Figura 3B).

Tabla 2. Especies de murciélagos presentes en la zona de estudio entre enero (2005) y diciembre (2006). Se muestra la abundancia (n , valores entre paréntesis indican el número de recapturas no incluidas en el análisis) y abundancia relativa de individuos, su gremio alimentario y el contraste de chi cuadrado (χ^2) de Pearson con $p = 0.05$.

FAMILIA/ SUBFAMILIA	ESPECIE	GREMIO	n	Abundancia relativa (%)	χ^2	
Phyllostomidae/ Glossophaginae	<i>Anoura caudifer</i>	Nectarívoro	5	1.5	-	
	<i>Anoura cultrata</i>	Nectarívoro	1	0.3	-	
	<i>Anoura geoffroyi</i>	Nectarívoro	24	7.4	7.896*	
	<i>Glossophaga longirostris</i>	Nectarívoro	1	0.3	-	
	<i>Glossophaga soricina</i>	Nectarívoro	3	0.9	-	
Phyllostomidae/ Lonchophyllinae	<i>Choeroniscus minor</i>	Nectarívoro	9	2.8	-	
	<i>Lionycteris spurrelli</i>	Nectarívoro	5	1.5	-	
	<i>Lonchophylla mordax</i>	Nectarívoro	9	2.8	-	
Phyllostomidae/ Stenodermatinae	<i>Artibeus cinereus</i>	Frugívoro	1	0.3	-	
	<i>Artibeus glaucus</i>	Frugívoro	13(1)	4.3	-	
	<i>Artibeus jamaicensis</i>	Frugívoro	19	5.9	-	
	<i>Artibeus lituratus</i>	Frugívoro	93 (1)	29.0	11.458**	
	<i>Artibeus obscurus</i>	Frugívoro	17	5.2	-	
	<i>Artibeus phaeotis</i>	Frugívoro	4	1.2	-	
	<i>Artibeus planirostris</i>	Frugívoro	3	0.9	-	
	<i>Chiroderma salvini</i>	Frugívoro	4	1.2	-	
	<i>Platyrrhinus helleri</i>	Frugívoro	1	0.3	-	
	<i>Platyrrhinus vittatus</i>	Frugívoro	3	0.9	-	
	<i>Uroderma bilobatum</i>	Frugívoro	2	0.6	-	
	<i>Vampyressa pusilla</i>	Frugívoro	10	3.1	-	
	Phyllostomidae/ Carollinae	<i>Carollia perspicillata</i>	Frugívoro	35 (2)	10.8	16.153***
	Vespertilionidae/ Vespertilioninae	<i>Eptesicus brasiliensis</i>	Insectívoros al vuelo	9	2.8	-
<i>Myotis albescens</i>		Insectívoros al vuelo	12	3.7	-	
Molossidae	<i>Molossus bondae</i>	Insectívoros al vuelo	9	2.8	-	
	<i>Molossus molossus</i>	Insectívoros al vuelo	3	0.9	-	
Phyllostomidae/ Phyllostominae	<i>Phyllostomus discolor</i>	Omnívoro	6	1.9	-	
	<i>Phyllostomus hastatus</i>	Frugívoro	1	0.3	-	
Phyllostomidae/ Sturnirinae	<i>Sturnira bogotensis</i>	Frugívoro	1	0.3	-	
	<i>Sturnira lilium</i>	Frugívoro	18	5.6	-	
Phyllostomidae/ Desmodontinae	<i>Desmodus rotudus</i>	Sanguívoro	1	0.3	-	
TOTAL			322	100	13.509 ²	

1. Relación entre el estado sexual y las épocas del año para las especies de más alta frecuencia (* $p \leq 0.444$, ** $p \leq 0.405$, *** $p \leq 0.064$)
2. Relación entre el estado sexual y las épocas del año para toda la comunidad de murciélagos ($p \leq 0.261$).

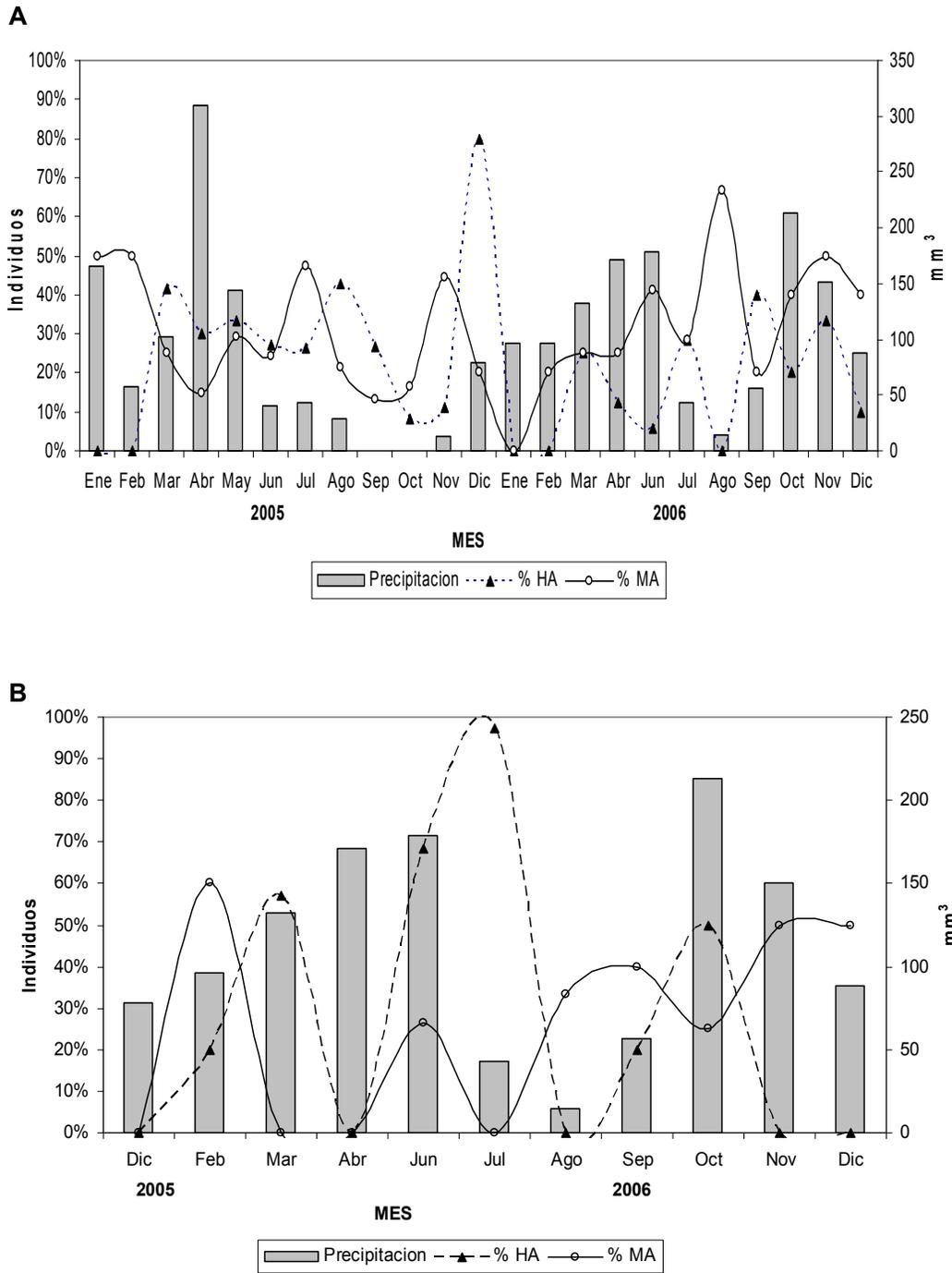


Figura 3. Porcentaje de hembras adultas (% HA, $n= 89$) y machos adultos (% MA, $n= 95$) en los dos estratos: sotobosque (A) y dosel (B), con respecto al total de individuos de murciélagos capturados en la finca la Calleja (Zipacon - Cundinamarca). Precipitación mensual (Barra) de la región entre el 2005 y 2006 (CAR, 2006).

Los juveniles reportaron un mayor número de capturas en los meses de octubre 2005, enero y febrero del 2006 (Figura 4). En las épocas de lluvia, los juveniles tendieron a tener porcentajes bajos de capturas con respecto a los adultos, lo opuesto a los periodos de sequía, en donde los juveniles son más abundantes. Por ejemplo en enero del 2006, donde se obtiene un porcentaje del 100% de juveniles y una precipitación de 100 mm³.

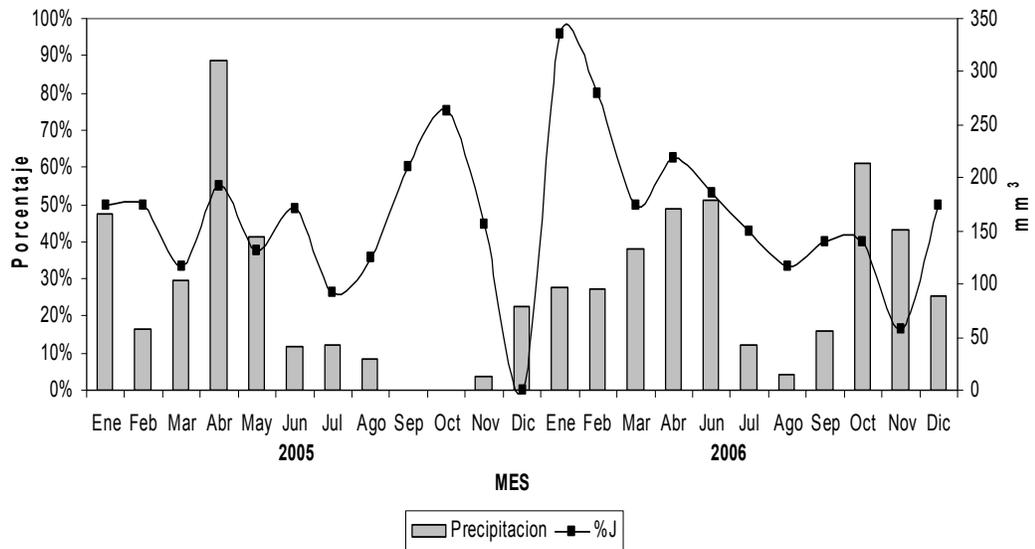


Figura 4. Porcentaje de individuos juveniles (%J, $n= 138$) en la zona de estudio, con respecto a la precipitación mensual (Barra) de la región entre el 2005 y 2006.

Los porcentajes de captura para diferente estado sexual en juveniles variaron durante el año, las hembras mostraron picos de mayor número de capturas después de que se presentaron los picos de machos. Los mayores porcentajes de hembras juveniles según el éxito de captura fue observado en abril, octubre y noviembre del 2005 y otros en febrero, abril, agosto y diciembre del 2006.

Los juveniles, sin distinción del estado sexual (machos o hembras), no presentaron relación con el patrón de precipitación a lo largo del año, tanto hembras como machos juveniles estuvieron presentes en épocas secas como en épocas lluviosas (Figura 5).

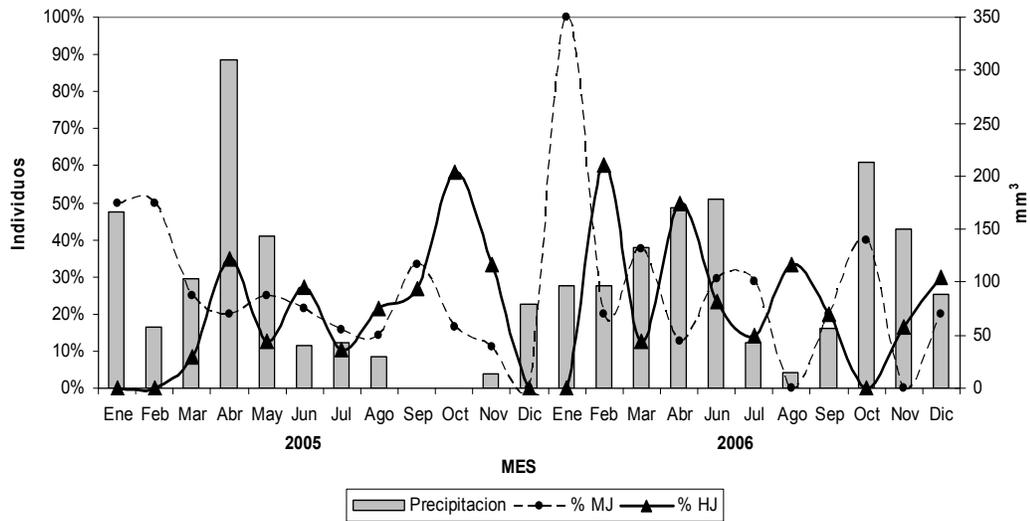


Figura 5. Porcentaje de individuos juveniles: machos (%MJ, $n= 67$) y hembras (%HJ, $n=71$) en la zona de estudio en relación al total de individuos capturados, con respecto a la precipitación mensual (Barra) de la región entre el 2005 y 2006.

En el sotobosque, machos y hembras juveniles tuvieron diferentes periodos de mayor porcentaje de individuos durante el año (Figura 6). Se observó un mayor número de machos juveniles al inicio del año 2005, durante la primera época seca del año, mientras que en el 2006 estos se pudieron observar en diferentes meses, tanto en épocas secas como en épocas húmedas. Las hembras juveniles muestran una relación con la época seca del año presentando mayores porcentajes en el éxito de captura tanto en el año 2005 como en el 2006.

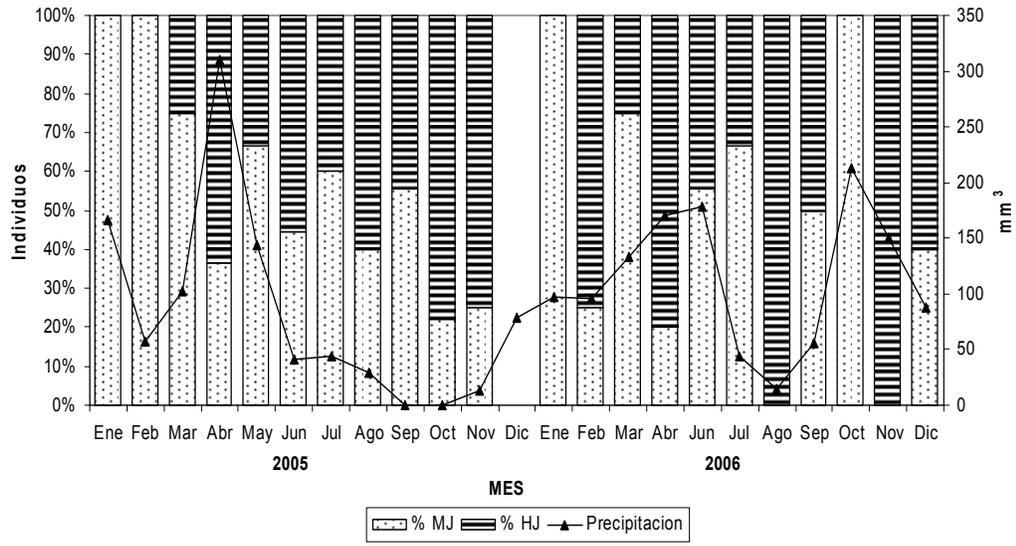


Figura 6. Porcentaje de individuos juveniles: machos (%MJ) y hembras (%HJ) en sotobosque, con respecto a la precipitación mensual (Línea) de la región entre el 2005 y 2006. La precipitación se presenta en líneas, para una mayor comprensión de la gráfica.

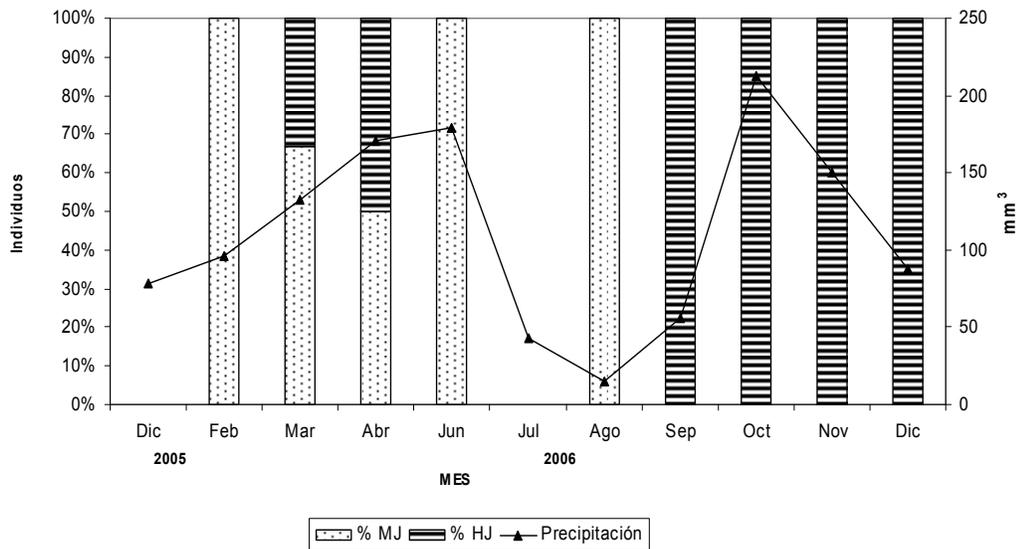


Figura 7. Porcentajes para machos juveniles (%MJ) y hembras juveniles (%HJ) en el dosel, con respecto a la precipitación mensual (Línea) de la región de 2005 y 2006.

Con respecto a la estructura sexual de la comunidad de murciélagos, hembras y machos no presentaron diferencia significativa entre el estado sexual y los meses de captura (Tabla 2). De la misma manera, el análisis para cada estrato tampoco mostró una diferencia estadísticamente significativa entre el estado sexual y los meses de captura en el sotobosque -probabilidad mayor de 0.05- ($\chi^2 = 11.468, p \leq 0.405$) y en el dosel ($\chi^2 = 12.455, p \leq 0.189$).

Al analizar las tres especies con mayor número de individuos: *Artibeus lituratus*, *Anoura geoffroyi* y *Carollia perspicillata*, no se encontró alguna relación entre el estado sexual de cada especie, el mes del año y el estrato donde fueron capturadas (Tabla 2).

5.1.3 Tasa sexual y proporción sexual. La proporción total de machos y hembras en la comunidad de murciélagos en la zona de estudio fue de 1:1, obteniendo 160 individuos hembra y 162 individuos macho para todas las especies del muestreo.

Para los meses en que las especies registraron los mayores éxitos de captura - meses de mayo y junio del 2005, marzo y julio del 2006 en el sotobosque- se obtuvo que la proporción de machos y hembras adultas fue de 1:1 ($\chi^2 = 0.500, p \leq 0.779$). Al comparar las tasas sexuales en el dosel se encuentran diferencias significativas entre meses al obtener un χ^2 de 0.667 con $p \geq 0.045$.

El análisis en conjunto para todos los meses del año no arrojó diferencias significativas en las tasas sexuales de machos adultos con respecto a las hembras adultas durante todos los meses de muestreo, independientemente del estrato ($\chi^2 = 13.846, p \leq 0.385$). Al igual que cuando se compararon las tasas sexuales entre meses para *A. lituratus* y *S. lilium*, no se obtuvieron diferencias significativas (Tabla 3).

El análisis de comparación entre las especies *A. lituratus* y *S. lilium*, no mostó diferencias, ya que para todos los meses las proporciones fueron las mismas de 1:1. Las proporciones de las especies nectarívoras *Anoura geoffroyi* y *Choeroniscus minor* fueron de 1:1. La especie frugívora *A. obscurus* presentó proporciones 1:1. En *Carollia perspicillata* la proporción fue de 2:1 y en *A. jamaicensis* de 1:2 (Tabla 3). Para la dieta animalívora, solo se obtuvieron proporciones para dos especies insectívoras al vuelo: *Molossus bondae* con una proporción de 1:1 y *Eptesicus brasiliensis* con una proporción de 2:1.

Tabla 3. Proporción sexual y diferencias en relación a la proporción esperada 1:1.

<i>ESPECIES</i>	<i>GREMIO</i>	<i>PROPORCIÓN SEXUAL (♂/♀)¹</i>	χ^2
<i>Anoura geoffroyi</i>	Nectarívoro	1:1	-
<i>Choeroniscus minor</i>	Nectarívoro	1:1	-
<i>Artibeus jamaicensis</i>	Frugívoro	1:2	-
<i>Artibeus lituratus</i>	Frugívoro	1:1	0.75*
<i>Artibeus obscurus</i>	Frugívoro	1:1	-
<i>Carollia perspicillata</i>	Frugívoro	2:1	-
<i>Sturnira lillium</i>	Frugívoro	1:1	0.333**
<i>Eptesicus brasiliensis</i>	Animalivoría	2:1	-
<i>Molossus bondae</i>	Animalivoría	1:1	-

1. La proporción sexual de cada especie se encuentra calculada en relación al total de machos adultos con respecto al total de hembras adultas, para cada mes.
2. Diferencias de la tasa sexual entre épocas del año para 2 especies: *Artibeus lituratus* y *Sturnira lillium* comparando las tasas sexuales para mas de dos meses (*p≤ 0.993, **p≤ 0.564).

5.2 CONDICIÓN REPRODUCTIVA DE HEMBRAS ADULTAS DENTRO DE LA COMUNIDAD

En los diferentes meses donde se capturaron hembras adultas se observó heterogeneidad en la condición reproductiva (Figura 8). Las hembras adultas en la zona de estudio presentaron un mayor porcentaje de éxito de captura en meses de alta precipitación sin distinción del estrato (Figura 9).

En el primer año de estudio las hembras lactantes se observaron con un porcentaje del 100% en épocas secas, mientras que para el segundo año, los porcentajes más altos de hembras lactantes se presentaron en épocas lluviosas. Sin relacionar las épocas del año con la presencia o ausencia de hembras reproductivas es posible afirmar que las hembras lactantes tuvieron los mayores porcentajes en los mismos meses; por ejemplo, en junio y julio el total de hembras adultas se encontraron lactando.

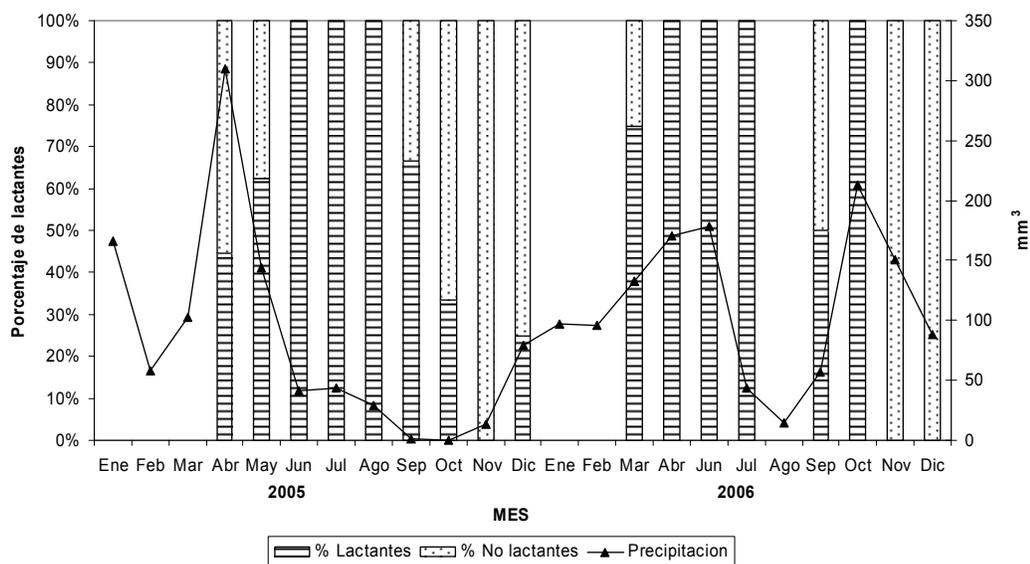


Figura 8. Porcentaje de hembras lactantes (% Lactantes, $n= 49$) y no reproductivas (% No lactantes, $n= 28$), con relación a la precipitación mensual (Línea) de la región entre el 2005 y 2006, en la finca la Calleja (Cundinamarca).

En el sotobosque, las hembras lactantes se observaron en diferentes épocas con respecto a la precipitación. Como se observa en la figura 9A, estas presentaron mayores porcentajes de captura en los meses de abril (2005), diciembre (2005), marzo (2006), julio (2006), septiembre y octubre (2006), en medio o al final de la época de lluvias.

Las hembras no reproductivas se presentaron en épocas secas al igual que en épocas húmedas. Los picos no reproductivos se observaron en abril y diciembre de 2005 y en noviembre de 2006 en medio de la primera época de lluvia y al inicio de la siguiente época de lluvia (Figura 9A).

En el dosel las hembras lactantes se observaron al inicio y al final de las épocas de lluvia, presentando dos picos reproductivos uno en el mes de marzo y el otro en el mes de julio. Los porcentajes más altos de hembras adultas no reproductivas para este estrato coincidieron cuando los picos de mayor precipitación estuvieron presentes (Figura 9B).

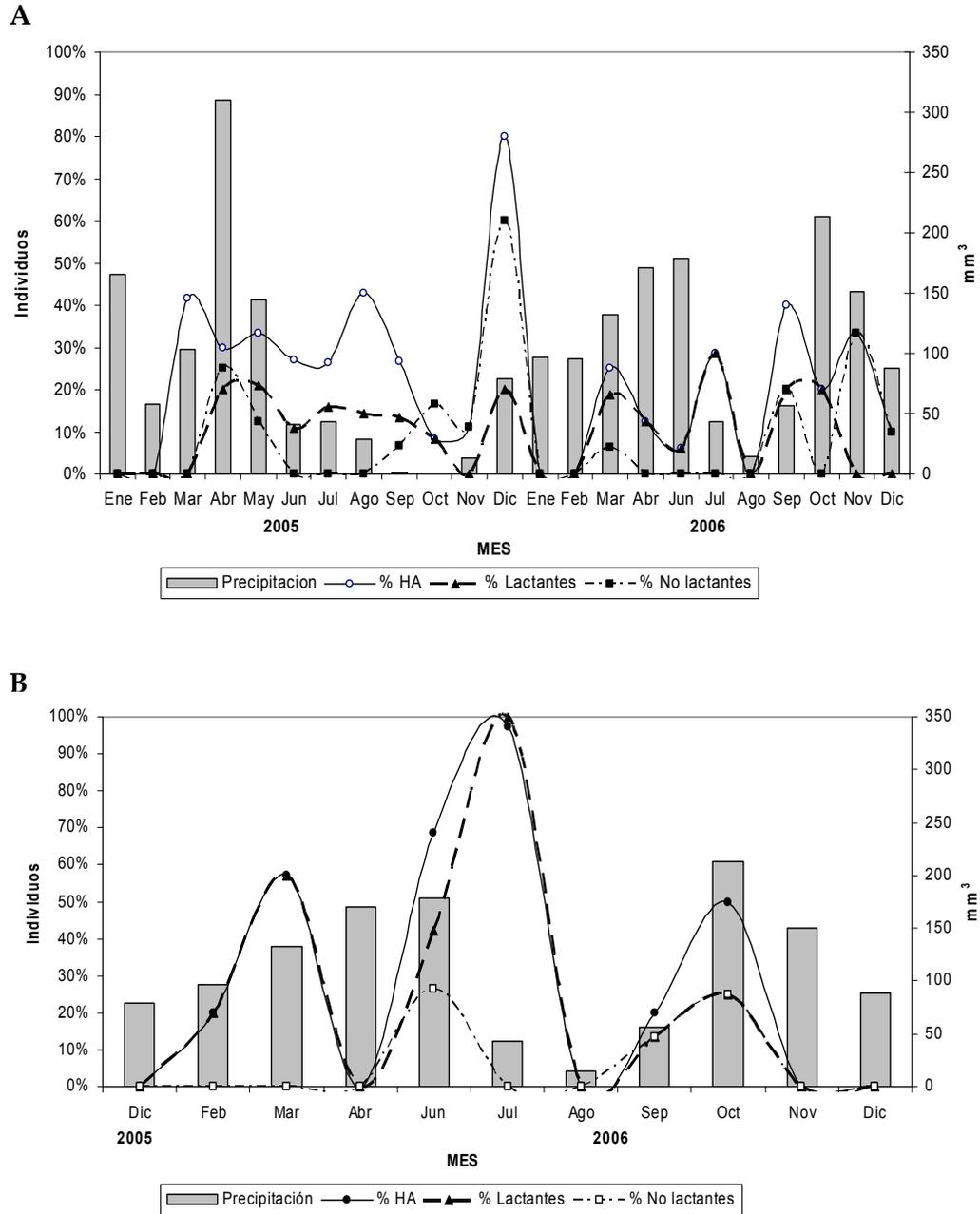


Figura 9. Condición reproductiva de las hembras adultas capturadas durante enero 2005 y diciembre 2006 separado por estratos: (A) Sotobosque y (B) Dosel. Se muestra el porcentaje de hembras adultas (%HA), porcentaje de hembras lactantes (% Lactantes) y No reproductivas (% No lactantes), confrontadas con los totales de precipitación mensual (Barras) de la región entre el 2005 y 2006.

En los juveniles se obtuvieron tres picos con mayor porcentaje de estos individuos: Enero - Febrero de 2005, Enero de 2006 y Octubre de 2006. En los meses en donde se observaron hembras lactantes, el porcentaje de individuos juveniles fue más bajo y posterior a la observación de los picos de hembras lactantes, el porcentaje de juveniles aumentó (Figura 10).

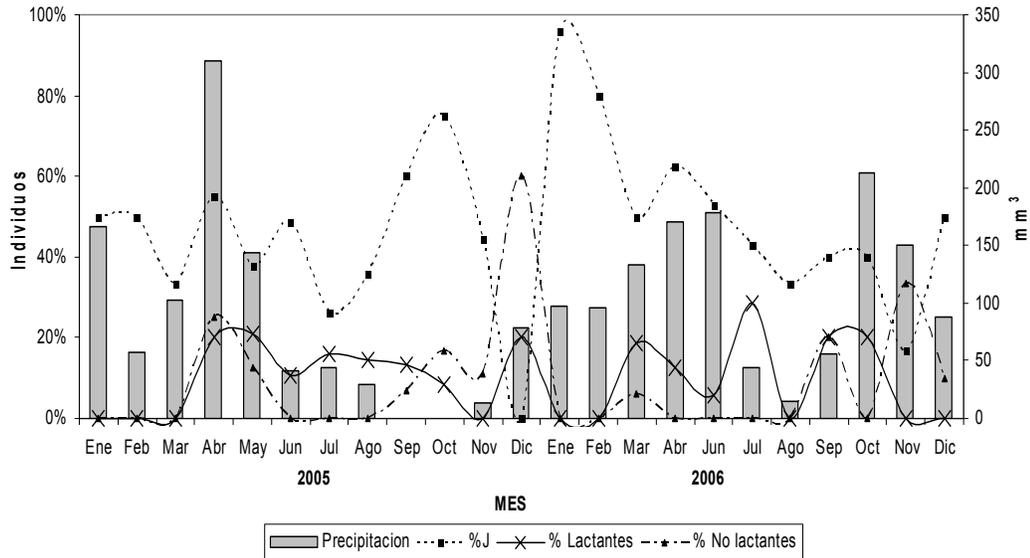


Figura 10. Condición reproductiva de hembras adultas durante el muestreo en la Finca la Calleja (Zipacón). Hembras lactantes (%Lactantes, $n= 49$), hembras no reproductivas (% No lactantes, $n= 28$), comparando con juveniles (% J, $n=138$) y precipitación mensual (Barras) para la región durante el 2005 y 2006.

Se capturaron 4 hembras en estado de gestación durante el periodo de estudio. Estas correspondieron a hembras de las especies: *Lonchophylla mordax* en septiembre del 2006 coincidiendo con el inicio de una época de lluvia y *Vampyressa pusilla*, *Artibeus obscurus* y *Carollia perspicillata*, en septiembre del 2005 y junio-julio del 2006, capturadas al final de las épocas secas.

Un total de 2 hembras con ausencia de pelaje en el pecho como indicio de periodo de lactancia en las especies *Artibeus lituratus* y *Artibeus jamaicensis* fueron registradas en el mes de febrero de 2006 en el sotobosque y julio de 2006 en el dosel respectivamente. Por otra parte solo un individuo perteneciente a la especie *Artibeus lituratus* fue capturado cargando una cría a mitad de la época de lluvia - Febrero del 2006- en el dosel.

5.3 PATRONES REPRODUCTIVOS

Analizando los datos de reproducción para cada especie dentro del muestreo, se obtuvo que la comunidad de murciélagos capturados en la finca la Calleja (Zipacón) tienen los cuatro patrones reproductivos; Monoestro estacional, Poliestro estacional bimodal, Poliestro no estacional y Periodo reproductivo continuo representado cada patrón por especies frugívoras, nectarívoras y animalívoras (Tabla 4).

Tabla 4. Patrones reproductivos descritos para las diferentes especies capturadas en la finca la Calleja (Cundinamarca).

ESPECIE	GREMIO ^a	HA/hm ^b	PATRON REPRODUCTIVO ^c
<i>Anoura caudifer</i>	N	0.037	Monoestro estacional
<i>Anoura geoffroyi</i>	N	0.106	Monoestro estacional
<i>Glossophaga soricina</i>	N	-	Poliestro estacional bimodal
<i>Choeroniscus minor</i>	N	0.013	Monoestro estacional
<i>Lionycteris spurrelli</i>	N	0.023	Poliestro estacional bimodal
<i>Lonchophylla mordax</i>	N	0.032	Monoestro estacional
<i>Artibeus glaucus</i>	F	0.009	Poliestro estacional bimodal
<i>Artibeus jamaicensis</i>	F	0.281	Poliestro estacional bimodal
<i>Artibeus lituratus</i>	F	1.568	Poliestro no estacional
<i>Artibeus obscurus</i>	F	0.053	Poliestro estacional bimodal
<i>Carollia perspicillata</i>	F	0.161	Poliestro estacional bimodal
<i>Sturnira lilium</i>	F	0.143	Poliestro estacional bimodal
<i>Vampyressa pusilla</i>	F	0.069	Poliestro estacional bimodal
<i>Eptesicus brasiliensis</i>	I	0.016	Poliestro estacional bimodal
<i>Myotis albescens</i>	I	0.091	Monoestro estacional
<i>Phyllostomus discolor</i>	O	-	Poliestro estacional bimodal

- Indica el gremio alimenticio o dieta a la que pertenece cada especie. Las dietas incluyen Nectarívoros (N), Frugívoros (F), y dentro de los animalívoros: Insectívoros al vuelo (I), Omnívoros (O) y Sanguívoros (S). Nota: A pesar de que se especifican estas dietas para las especies existen reportes de que muchas de ellas no tienen estrictamente esta dieta (Rosas, 2006).
- Total de hembras adultas (HA) por especie sobre el total de horas mallas (hm) con respecto a los meses de captura entre Enero del 2005 y Diciembre del 2006.
- Patrones reproductivos obtenidos con base a los datos observados.

5.3.1 Monoestro estacional. Se observó en las especies nectarívoras *Anoura geoffroyi*, *Anoura caudifer*, *Choeroniscus minor*, *Lonchophylla mordax*, en la especie frugívora *Artibeus phaeotis* y en la especie insectívora *Myotis albescens* (Figura 11). En la especie nectarívora, *Anoura geoffroyi* se observó un pico de lactantes

en los meses de abril y mayo coincidiendo con el pico máximo de lluvias y posiblemente con los nacimientos como se observa en la Figura 11.

Las hembras adultas de *A. geoffroyi*, fueron capturadas desde abril hasta agosto del 2005 y diciembre del año 2006. En las épocas de menor precipitación esta especie no tuvo registros de capturas (febrero, septiembre, octubre, julio, agosto) (Figura 12); Además se observa inactividad reproductiva de las hembras adultas en los meses de julio y diciembre.

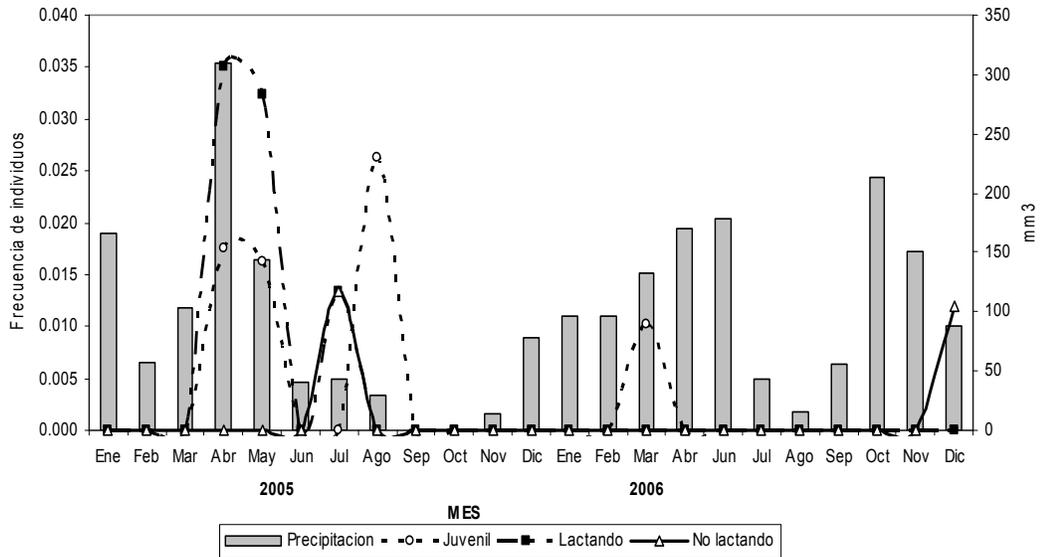


Figura 11. Patrón reproductivo de 7 hembras de *Anoura geoffroyi*, indicando las hembras lactantes ($n=5$), no lactantes ($n=2$) (No reproductivas) e individuos juveniles ($n=4$) en la zona de estudio con respecto a la precipitación (Barra) en la región entre 2005 y 2006.

En relación a la variable ambiental no se observó alguna relación para *A. geoffroyi* entre la presencia de machos (adultos, juveniles) o hembras (adultos, juveniles) y las épocas del año (secas o lluviosas) (Figura 12).

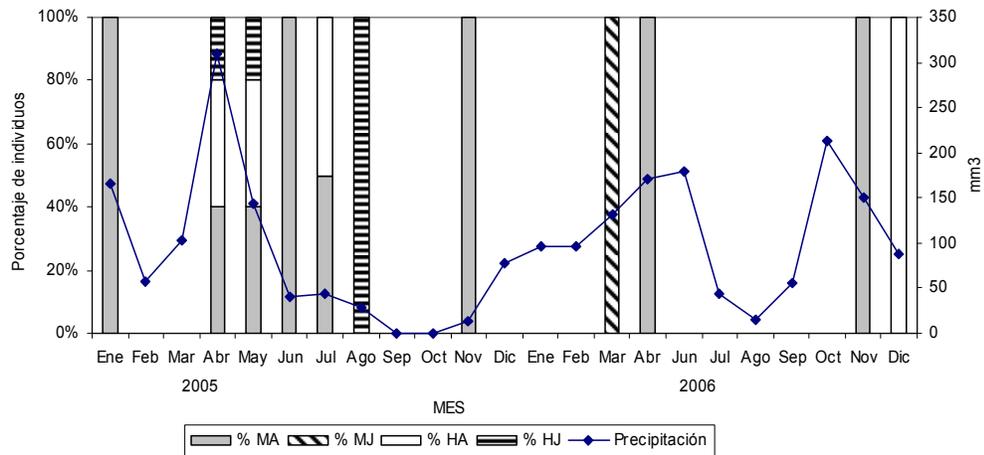


Figura 12. Estructura sexual con respecto a los 24 individuos de la especie *Anoura geoffroyi*, capturados entre enero 2005 y diciembre del 2006, en la finca la Calleja (Zipacón), con respecto a la precipitación (Línea) durante los dos años de muestreo.

Un solo pico de hembras lactantes de la especie nectarívora *Anoura caudifer* fue observado en el mes de marzo. Se observaron machos y juveniles al final del año, contrario a lo observado en las hembras no reproductivas de las cuales no se obtuvieron registros de captura (Figura 13).

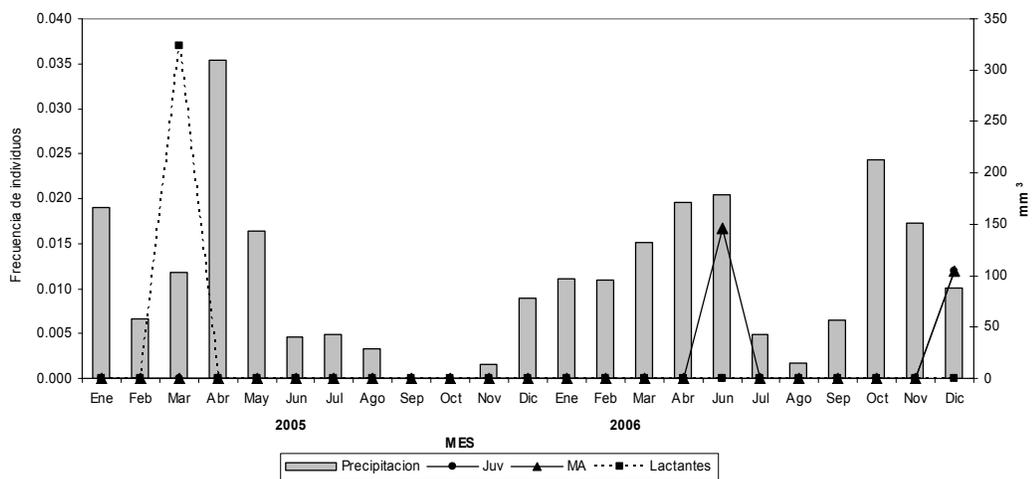


Figura 13. Patrón reproductivo para la especie *Anoura caudifer* ($n=5$), indicando las hembras lactantes (Lactantes, $n=1$), juveniles (Juv, $n=1$) y machos adultos (MA, $n=3$) en la finca la Calleja (Zipacón), relacionado con valores de precipitación (Barras) de la región durante el 2005 y 2006.

Para *Choeroniscus minor*, de dieta nectarívora, se obtuvo el mayor éxito de captura de hembras y machos juveniles en los meses de junio y julio (Figura 14). Se observó la presencia de hembras juveniles y machos adultos al final del año, la misma tendencia observada en las especies *A. caudifer* y *A. geoffroyi*. Las hembras adultas solo se presentaron en el mes de julio, mostrando un solo pico no reproductivo durante el año 2005.

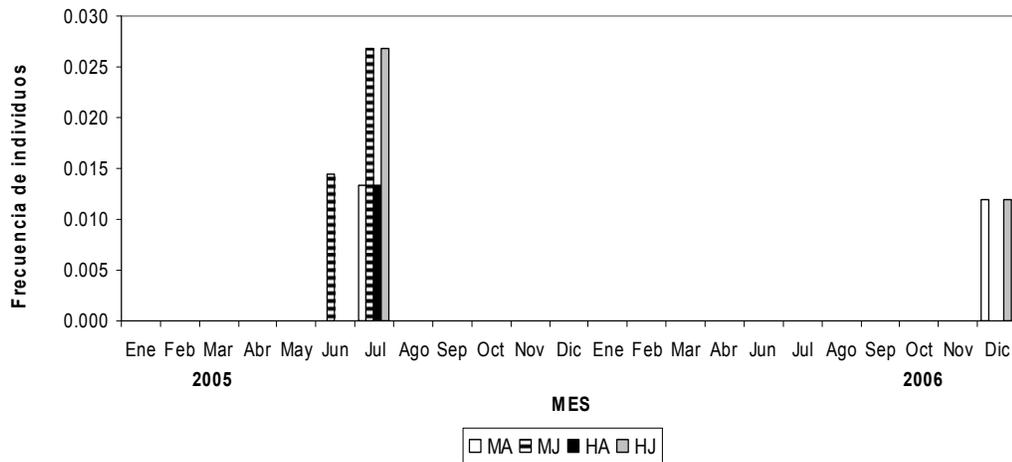


Figura 14. Patrón reproductivo de la especie *Choeroniscus minor* con base en los adultos: machos (MA, $n=2$), hembras (HA, $n=1$) y juveniles: machos (MJ, $n=3$), hembras (HJ, $n=3$), en la finca La Calleja (Zipacón -Cundinamarca).

La especie nectarívora *Lonchophylla mordax* sugiere un patrón reproductivo monoestro estacional (Figura 15) teniendo el mayor éxito de captura de individuos juveniles y hembras adultas durante las épocas secas (Figura 16). El pico reproductivo de esta especie se observó al final del año en comparación con las otras especies que exhibieron este patrón donde este pico reproductivo se observó al inicio del año coincidiendo con épocas de lluvia.

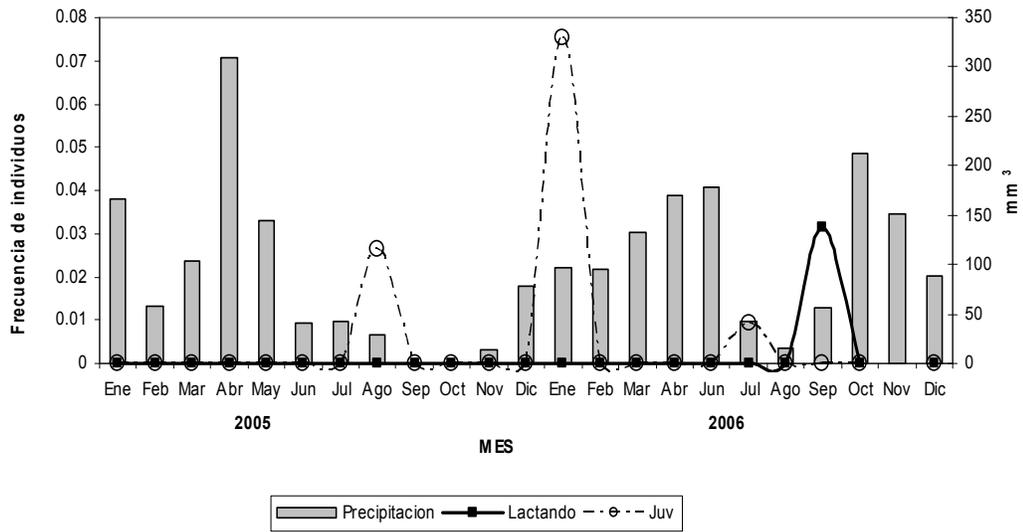


Figura 15. Patrón reproductivo para la especie *Lonchophylla mordax*, con base a 9 individuos capturados durante los dos años de muestreo. Se muestran juveniles: machos (MJ) y hembras (HJ) y adultos: machos (MA) y hembras (HA) de la especie, confrontado (Barras) con la precipitación para la región entre el 2005 y 2006.

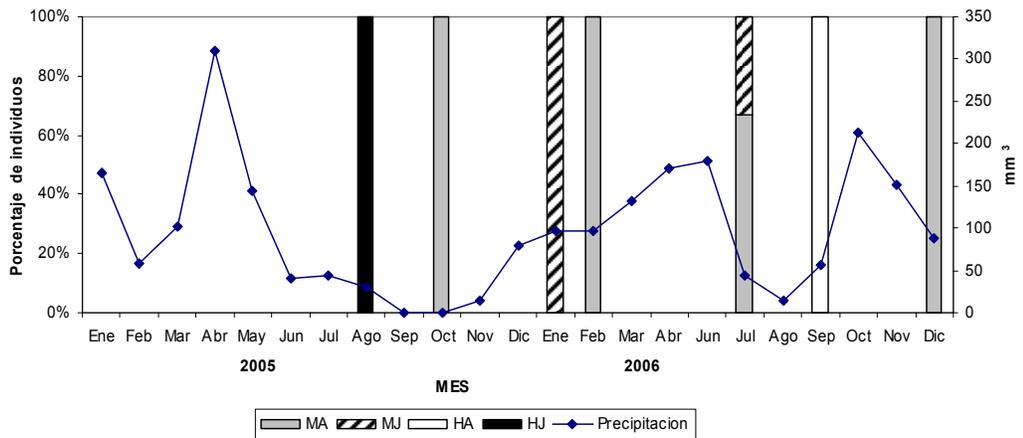


Figura 16. Porcentaje de individuos juveniles en la especie *Lonchophylla mordax* ($n=3$): machos (MJ), hembras (HJ); hembras lactantes (Lactando, $n=1$) y machos adultos ($n=5$), relacionado con valores de precipitación (Línea) para la región durante el 2005 y 2006.

La especie animalívora *Myotis albescens* mostró un patrón monoestro de hembras lactantes al final del año. Cabe notar, que las hembras adultas se capturaron en el dosel, y es posible que para el 2005 no se hayan registrado capturas de hembras adultas al no realizar muestreos en este estrato del bosque.

5.3.2 Poliestro estacional bimodal. Se observó este patrón para las especies frugívoras: *Artibeus jamaicensis*, *Artibeus glaucus*, *Artibeus obscurus*, *Carollia perspicillata*, *Sturnira lilium*, *Uroderma bilobatum*, *Vampyressa pusilla*, una especie omnívora: *Phyllostomus discolor* y una animalívora: *Eptesicus brasiliensis* en la zona de estudio.

En *Artibeus jamaicensis* se observaron juveniles en épocas secas y épocas de lluvia mientras que las hembras lactantes se presentaron en los meses secos (Figura 17). Se observa, de esta forma, que los periodos de lactancia para la especie *A. jamaicensis* toman lugar en junio – julio y octubre.

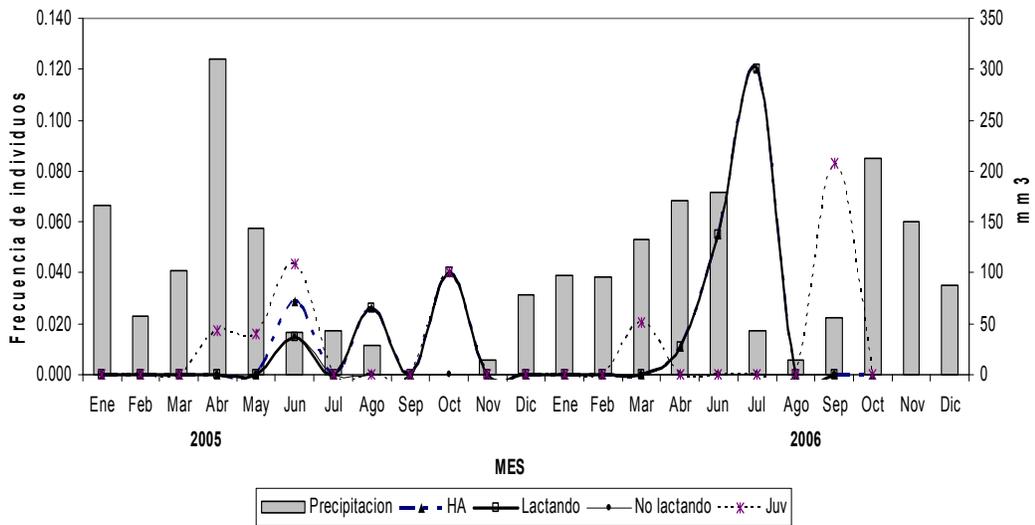


Figura 17. Patrón reproductivo de *Artibeus jamaicensis* ($n=15$) para el municipio de Zipacón (Cundinamarca): hembras adultas (HA, $n=7$), hembras lactantes (Lactando, $n=6$), hembras no reproductivas (No lactando, $n=1$) y juveniles (Juv, $n=9$), relacionado con valores de precipitación (Barras) para la región durante el 2005 y 2006.

Con respecto a la estructura sexual para juveniles en esta especie durante el año, se observó que el mayor porcentaje de individuos macho juveniles se presentaron al inicio del año (entre abril y junio), mientras que las hembras juveniles se presentaron al final del año (en junio y octubre) (figura 18).

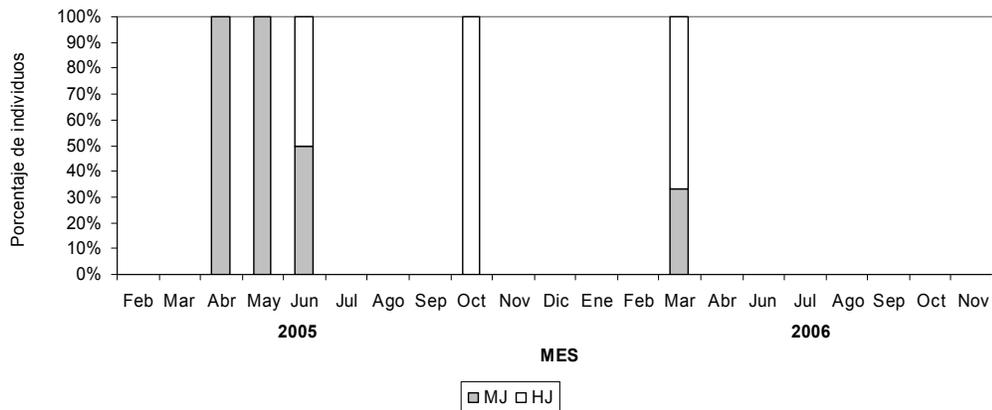


Figura 18. Proporción sexual de individuos juveniles ($n=9$) : Machos (MJ) y hembras (HJ), para la especie *Artibeus jamaicensis* durante los meses de captura (2005 - 2006).

Artibeus glaucus mostró actividad de juveniles en todo el año. Se observó mayor frecuencia de juveniles en los meses de abril, junio y septiembre de 2005, y en marzo y septiembre de 2006 (Figura 19). La actividad de hembras lactantes se presentó al final de las épocas de lluvias específicamente durante el mes de julio. Los periodos de lactancia para *A. glaucus* siguen un patrón bimodal establecido en épocas secas durante el año, siendo el primer periodo en julio (Figura 19 y 20) y el segundo posiblemente en enero y febrero. Según la presencia de juveniles se establecieron los meses de marzo-abril y septiembre-octubre como no reproductivos para esta especie frugívora. En esta especie los machos juveniles se observaron al inicio del año posiblemente como resultado del segundo periodo reproductivo; las hembras juveniles al final del año desde septiembre a noviembre.

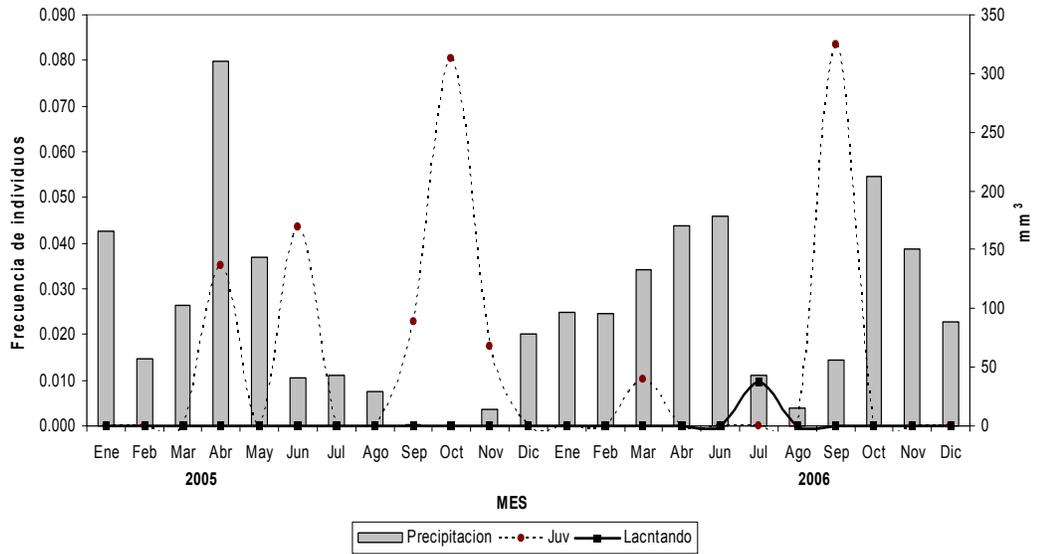


Figura 19. Patrón reproductivo para *Artibeus glaucus* ($n=12$): Individuos juveniles (Juv), y hembras adult. as en estado de lactancia (Lactando) para un periodo de dos años (2005-2006), relacionado con precipitación (Barras) para la región durante el mismo periodo de tiempo.

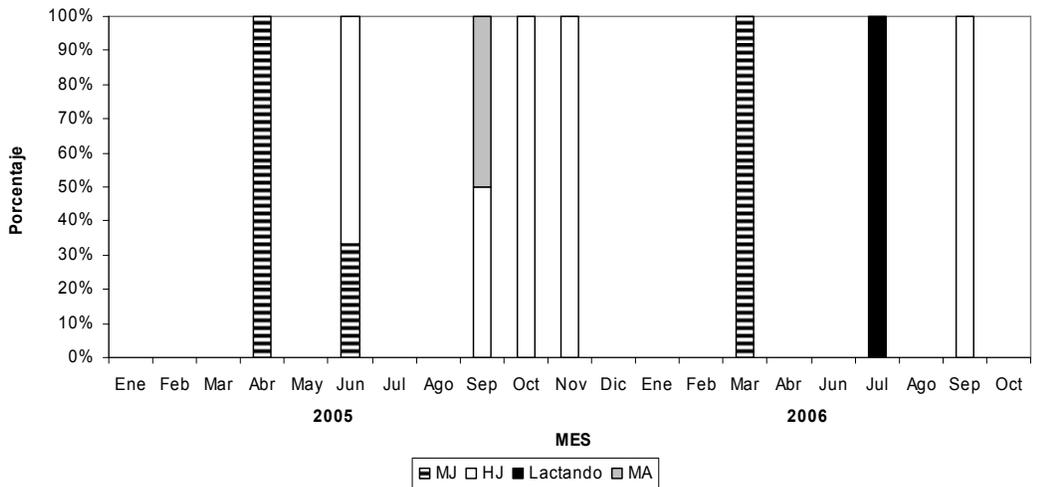


Figura 20. Proporción de juveniles de *Artibeus glaucus* ($n=11$): Machos (MJ) y hembras (HJ), relacionados con hembras adultas en estado de lactancia (Lactando) y machos adultos (MA).

Artibeus obscurus presentó hembras lactantes y no lactantes durante la época seca (junio y julio). Las hembras no reproductivas coincidieron con el primer pico de juveniles en junio del 2005. Se observó un patrón estacional bimodal en *A. obscurus* con época reproductiva durante los meses de julio - agosto y posiblemente en marzo -abril (Figura 21). La estructura sexual de juveniles de *A. obscurus* mostró diferencias en el año (Figura 21). En esta especie se reportan hembras juveniles al inicio del año con un 100% de estas en mitad de la época de lluvia (abril), mientras que los machos juveniles tuvieron porcentajes del 100% al final del año en mitad de la época seca (octubre) (Figura 22).

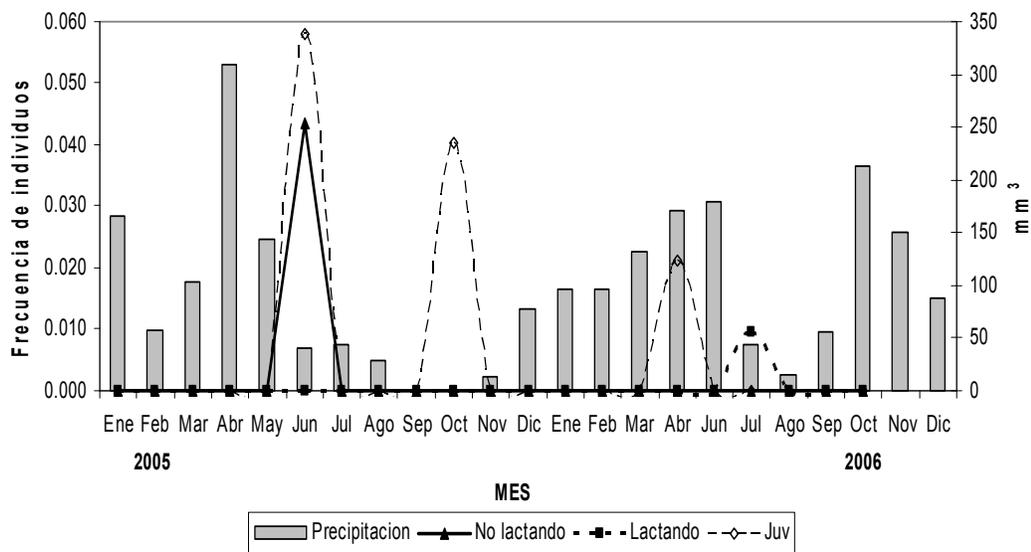


Figura 21. Patrón reproductivo para *Artibeus obscurus* ($n=17$). Individuos juveniles (Juv), y hembras adultas en estado de lactancia (Lactando) y no reproductivas (No lactando) para un periodo de dos años (2005-2006), relacionado con valores de precipitación (Barras) para la región durante el mismo periodo de tiempo.

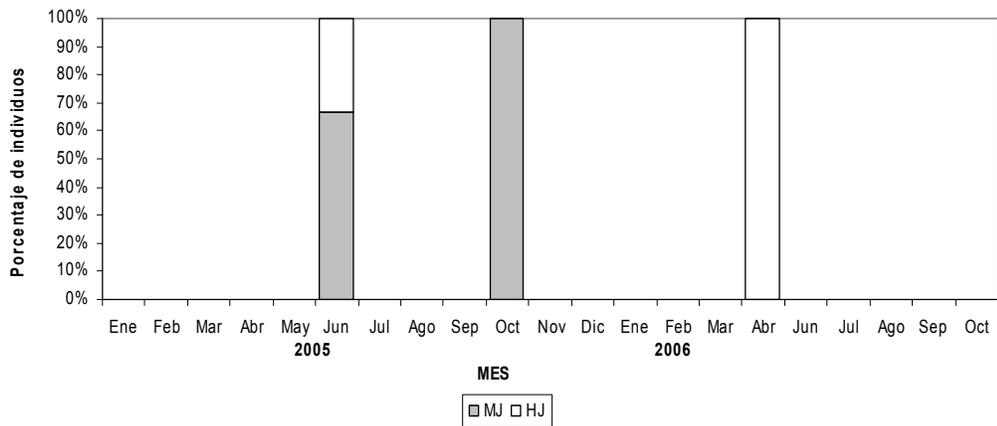


Figura 22. Individuos juveniles de *Artibeus obscurus* ($n=9$): Machos (MJ) y hembras (HJ), durante dos años de muestreo.

Carollia perspicillata, mostró un patrón poliestro bimodal con periodos reproductivos inferidos a partir de las hembras lactantes durante los meses de abril, julio y septiembre a mediados de las épocas de lluvia y sequía (Figura 23). Dos periodos reproductivos se establecieron para *C. perspicillata*, uno en la mitad de la primera época de lluvias del año y el segundo a mitad de la época seca, con la mayor abundancia de juveniles después de los periodos de lactancia (Figura 24).

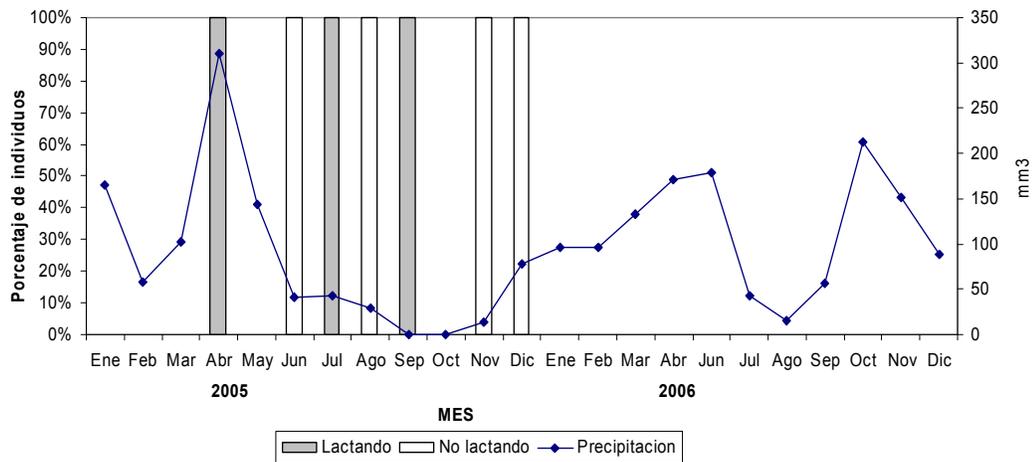


Figura 23. Condición reproductiva de hembras adultas reproductivas (Lactando) y no reproductivas (No lactando) de *Carollia perspicillata* ($n=10$), relacionado con datos de precipitación (Línea) mensual para la región de Zipacón durante dos años (2005 y 2006).

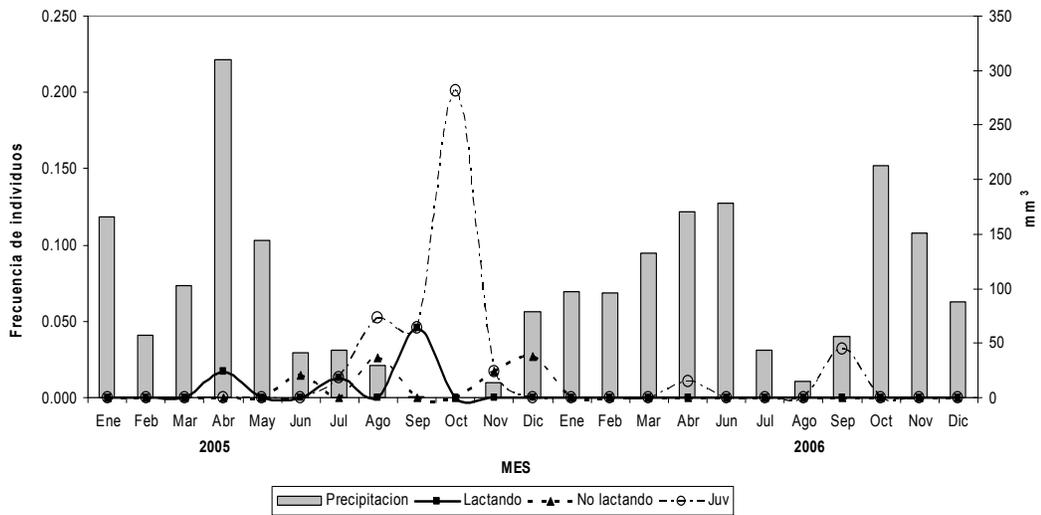


Figura 24. Patrón reproductivo de *Carollia perspicillata* con base en hembras ($n=10$) y juveniles ($n=17$) capturados durante el muestreo. Se observan los individuos juveniles (juv), y hembras adultas en estado de lactancia (Lactando) y no reproductivas (No lactando) para un periodo de dos años (2005-2006), relacionado con la precipitación (Barras) para la región durante el mismo periodo de tiempo.

Los juveniles se presentaron en la época seca y al inicio de la segunda época de lluvias observando que los porcentajes de juveniles para esta especie variaron durante el año (Figura 25). En julio-agosto de 2005 los individuos juveniles fueron en su mayoría machos, mientras que en abril, septiembre-noviembre el 100% correspondió a hembras.

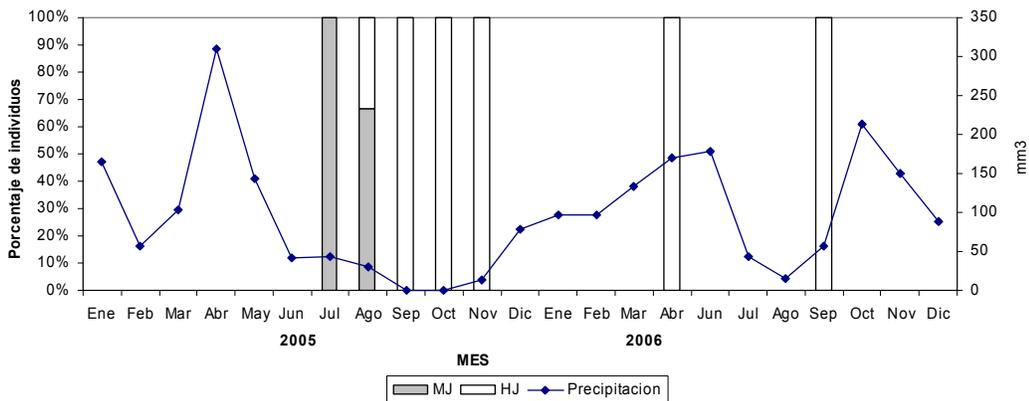


Figura 25. Proporción de juveniles de *Carollia perspicillata* ($n= 17$): Machos (MJ) y hembras (HJ), durante dos años de muestreo (2005 y 2006) relacionado con datos de precipitación (Línea) mensual para la región de Zipacón (2005 y 2006).

Sturnira lilium mostró un patrón poliestro estacional bimodal con la mayor abundancia de hembras lactantes en épocas de sequía (Figura 26 y 27). Ello permite sugerir que los dos periodos reproductivos para esta especie en los meses de julio y diciembre, mientras las hembras no reproductivas se observaron al inicio y final de las épocas de lluvia (Figura 26 y 27).

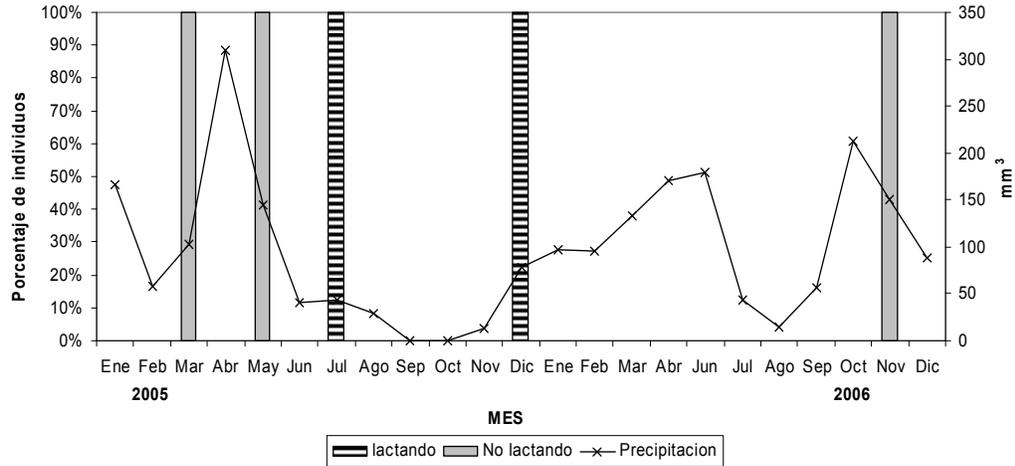


Figura 26. Condición reproductiva de hembras adultas reproductivas ($n=2$) (Lactando) y no reproductivas ($n=5$) (No lactando) de *Sturnira lilium*, relacionado con datos de precipitación (Línea) mensual para la región de Zipacón durante dos años (2005 y 2006).

Dos picos de abundancia en cuanto a los juveniles se observaron en los dos años de muestreo, el primero desde abril-junio del 2005, representado en su totalidad por hembras juveniles y el segundo en octubre del 2005 y 2006 representado por un 100% de machos juveniles. Los juveniles se presentan en una época seca y en una época húmeda al igual que las otras especies que exhiben este patrón estacional bimodal.

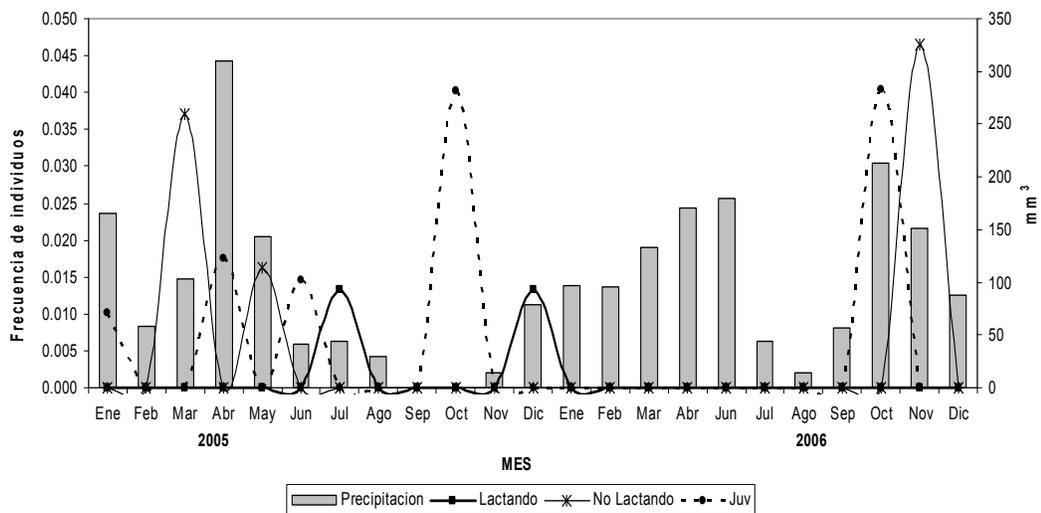


Figura 26. Patrón reproductivo de *Sturnira lilium* ($n=18$). Se observan las frecuencias de individuos juveniles (Juv) y hembras lactantes (Lactando) y no Lactantes (No lactando) durante dos años de muestreo (2005 y 2006) relacionado con datos de precipitación (Barra) mensual para la región durante el mismo tiempo.

Con base a las capturas de hembras con mamas desarrolladas de *Vampyressa pusilla* que se obtuvieron en los meses de junio y octubre, se establece para esta especie un patrón poliestro bimodal, incluyendo que el mayor número de juveniles se capturaron al inicio de la época de lluvias (Figura 28).

Para esta especie se infiere el periodo de nacimientos durante marzo-abril y agosto-septiembre observando hembras no lactantes en abril y sugiriendo que las hembras inician la gestación durante una temporada seca a mediados de febrero (primera época reproductiva) y a final de una temporada húmeda en noviembre- diciembre (segunda época reproductiva) (Figura 28).

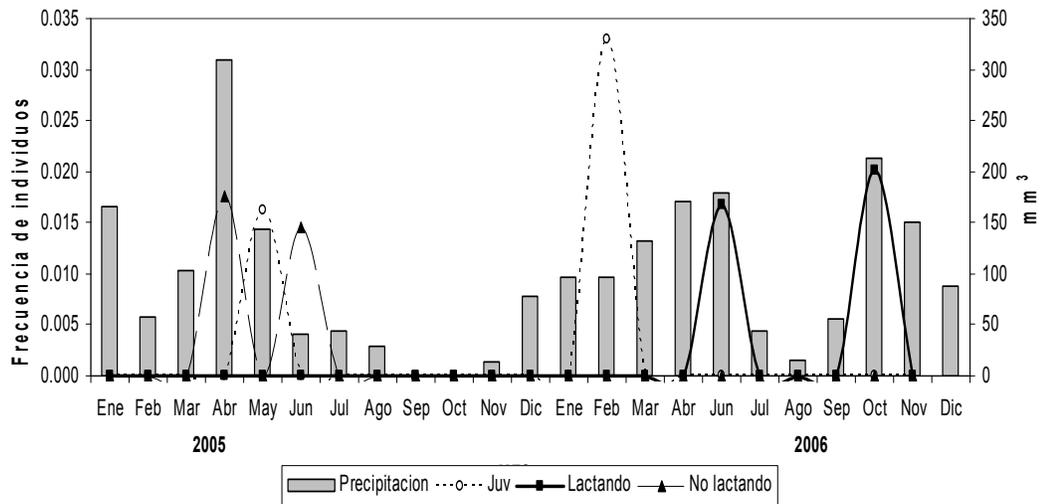


Figura 28. Patrón reproductivo de poliestro bimodal para la especie *Vampyressa pusilla* ($n=8$). En la grafica se observan las frecuencias de individuos juveniles (Juv) y hembras lactantes (Lactando) y no Lactantes (No lactando) durante dos años de muestreo (2005 y 2006) relacionado con datos de precipitación (Barra) mensual para la región de Zipacón durante el mismo periodo de tiempo.

El patrón reproductivo para *Phyllostomus discolor* se determinó con base en la presencia de juveniles a través del año (Figura 29). Se estableció así un patrón de abundancia bimodal indicando que la independencia de juveniles ocurrió en la primera mitad de la época de lluvia y durante un periodo de sequía. Las hembras juveniles para los dos años se presentaron en un 100% en el mes de noviembre y de machos en mayo.

Los periodos de lactancia al igual que los periodos de gestación para esta especie sucedieron en febrero y octubre durante épocas secas exhibiendo asincronía de hembras con diferente condición reproductiva a través del año lo cual dio como resultado un patrón poliestro bimodal estacional.

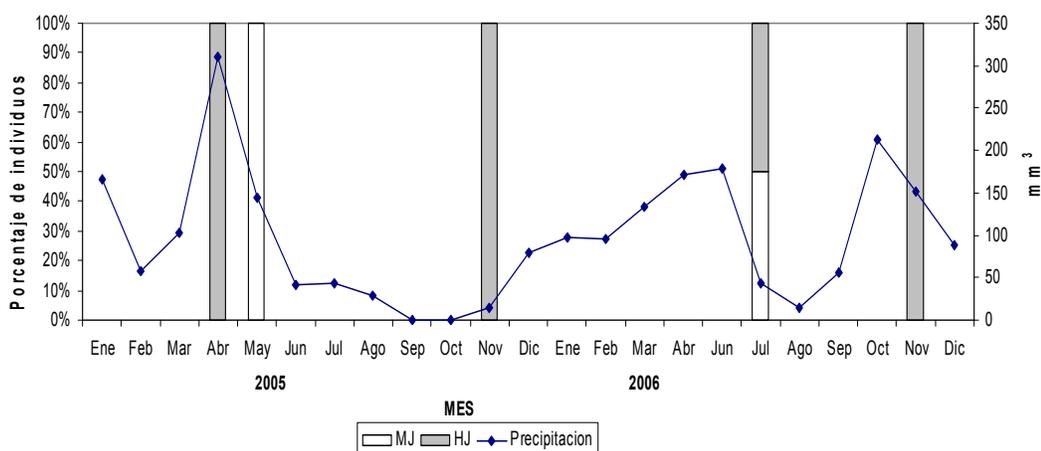


Figura 29. Patrón reproductivo de *Phyllostomus discolor* ($n=6$), a partir de los individuos juveniles: machos (MJ) y hembras (HJ), durante los dos años de muestreo (Enero, 2005 y Diciembre 2006), relacionado con valores de precipitación (Línea) para los mismos años de la región de Zipacon (Cundinamarca).

Eptesicus brasiliensis registró un patrón de poliestría estacional bimodal a través del reporte de hembras adultas no reproductivas en mayo y juveniles en enero –febrero y mayo (Figura 30).

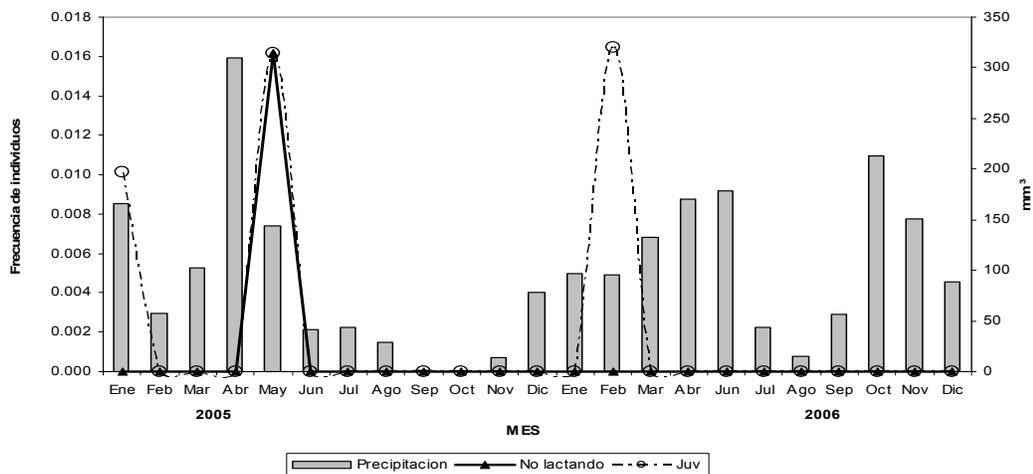
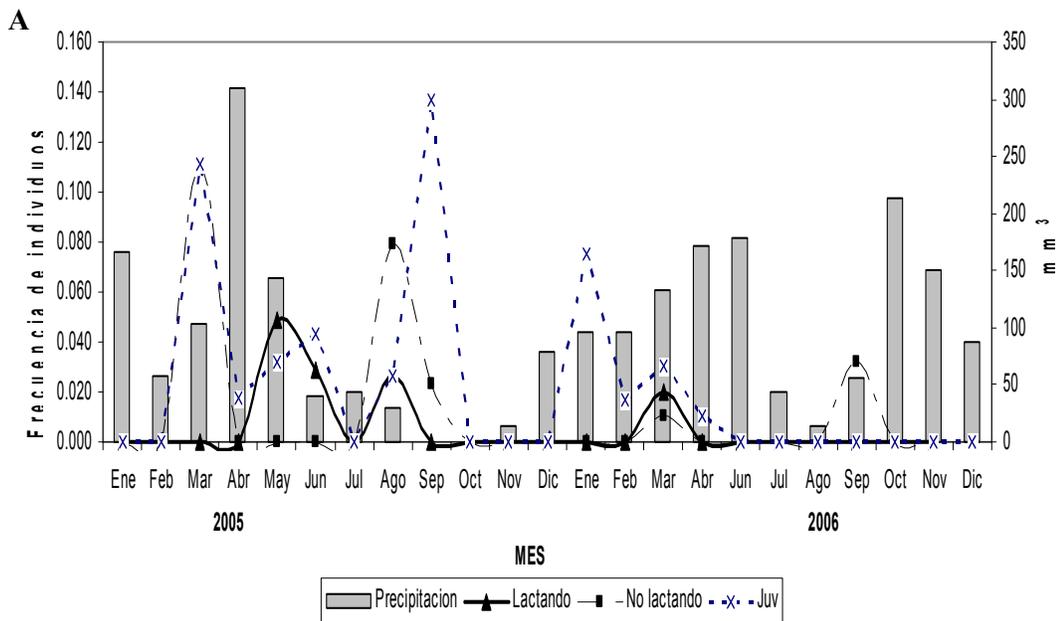


Figura 30. Patrón reproductivo para la especie *Eptesicus brasiliensis* ($n=10$). Se muestra en la grafica los machos juveniles (MJ), hembras juveniles (HJ) y hembras adultas no reproductivas (no lactantes), relacionado con valores de precipitación (Barras) para la región de zipacón durante el 2005 y 2006.

5.3.3 Poliestro no estacional. Se considera *Artibeus lituratus* la especie con este patrón reproductivo. En *A. lituratus*, aunque no se obtuvieron hembras gestantes durante el muestreo, se registraron hembras adultas con mamas desarrolladas en los meses de marzo, mayo y junio para el sotobosque (figura 31A) y febrero, marzo, junio y septiembre para el dosel (Figura 31B), coincidiendo el primer pico de hembras lactantes con épocas de lluvias y el segundo con época seca. Los juveniles de *A. lituratus* se presentaron durante todo el año, tanto en sotobosque como dosel, exceptuando los meses entre octubre y diciembre. En este mismo periodo de tiempo no se observaron hembras lactantes ni hembras no reproductivas, indicando que para esta especie el patrón reproductivo no estacional, inicia desde enero hasta septiembre con un corto periodo de inactividad reproductiva entre octubre y diciembre.

Con respecto a las diferencias entre estratos, se observó que en las épocas de máxima precipitación, la abundancia de individuos tanto de hembras lactantes como de juveniles se presentó en el dosel (figura 31 AyB).



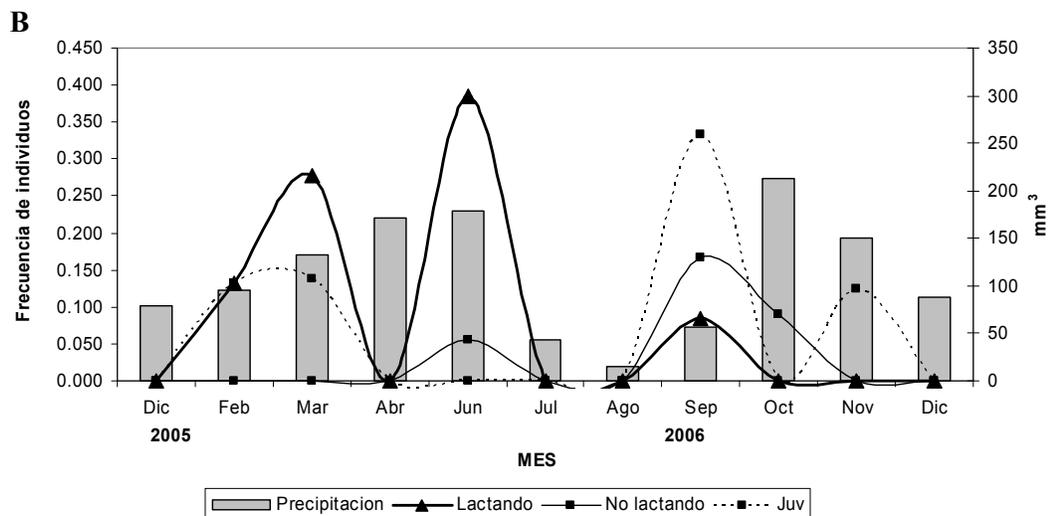


Figura 31. Patrón reproductivo de *Artibeus lituratus* ($n=69$), a partir de hembras adultas lactantes (lactando) no reproductivas (No lactando) y juveniles (Juv), durante los dos años de muestreo (Enero, 2005 y Diciembre 2006), relacionado con valores de precipitación (Barras) para los mismos años de la región de Zipacón (Cundinamarca) en dos estratos de bosque : (A) sotobosque y (B) dosel.

5.4 ACTIVIDAD NOCTURNA

Se observaron diferencias en la actividad nocturna según el estado sexual y estado reproductivo en la comunidad de murciélagos de la zona de estudio.

Los machos adultos del sotobosque presentaron una mayor actividad en las primeras horas de la noche (18:00-23:00 h). La actividad de machos adultos disminuyó al transcurrir de la noche, contrario a lo observado en la actividad de hembras adultas la cual aumentó (Figura 32). Después de las 0:00 se ve una disminución en la actividad de machos y hembras adultas.

El análisis del gráfico de actividad con relación a la temperatura y humedad relativa determinó que no existió influencia de estas condiciones ambientales en la actividad de los individuos a través de la noche. Tanto machos como hembras presentan actividad a una temperatura entre los 17 °C y 18°C (Figura 32 y 33).

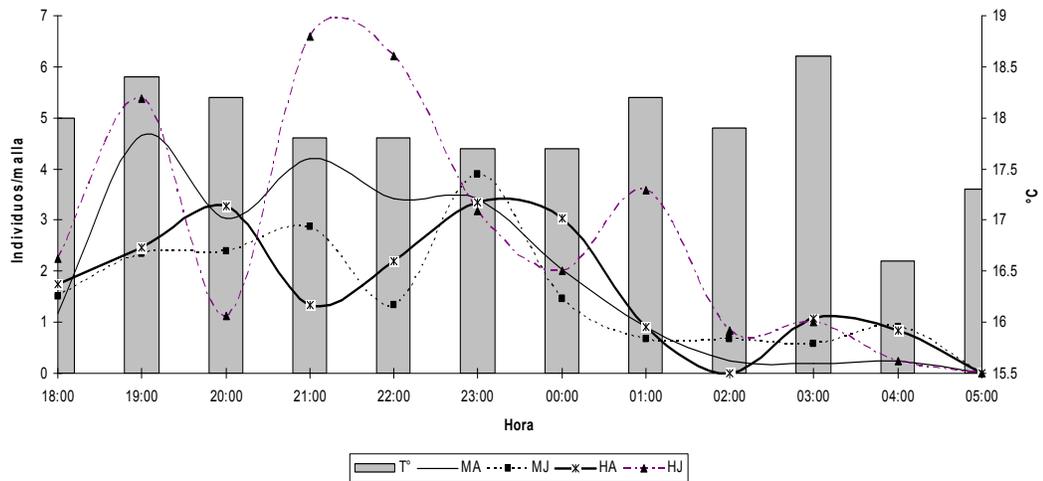


Figura 32. Actividad nocturna de Machos adultos (MA, $n=74$) y juveniles (MJ, $n=59$), hembras adultas (HA, $n=64$) y juveniles (HJ, $n=60$) en el Sotobosque, en la Finca la Calleja, relacionado con la temperatura °C (barras) a intervalos de 1 hora.

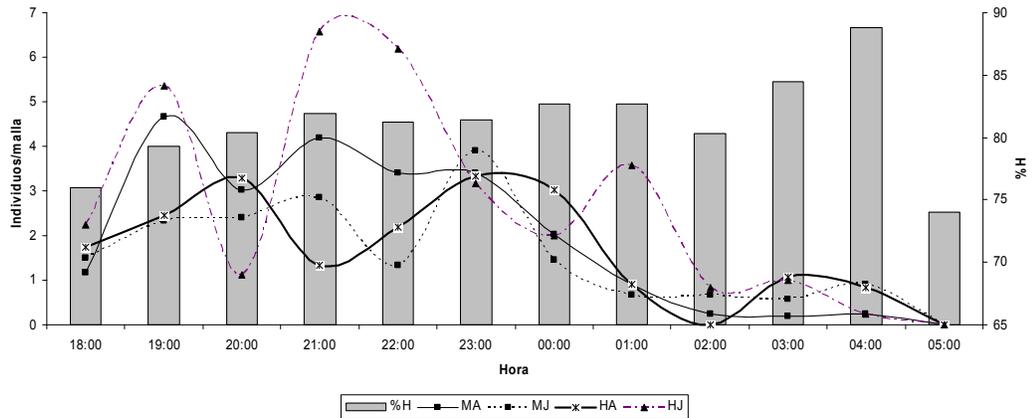


Figura 33. Actividad nocturna de Machos adultos (MA) y juveniles (MJ), hembras adultas (HA) y juveniles (HJ) en el Sotobosque, en la Finca la Calleja, relacionado con porcentajes de humedad relativa %H (barra) a intervalos de 1 hora.

Las hembras juveniles en el sotobosque durante la noche tienen tres picos de actividad el primero a las 19:00 h, el segundo entre las 21:00 y 22:00 h y el tercero a las 01:00 h. Los machos juveniles en el sotobosque tienen un pico de actividad a las 23:00 h.

En el dosel no se observó influencia de la temperatura y humedad relativa sobre la actividad de machos o hembras. Las hembras adultas tienen una mayor actividad entre las 21:00 y la 1:00 h (Figura 34 y 35). Los machos adultos mostraron mayor actividad entre las 23:00 h y 0:00 h. Hembras juveniles y machos juveniles presentaron actividad asincrónica mostrando intervalos de actividad durante toda la noche (figura 34 y 35). Esta asincronía también se observó entre los machos adultos y juveniles.

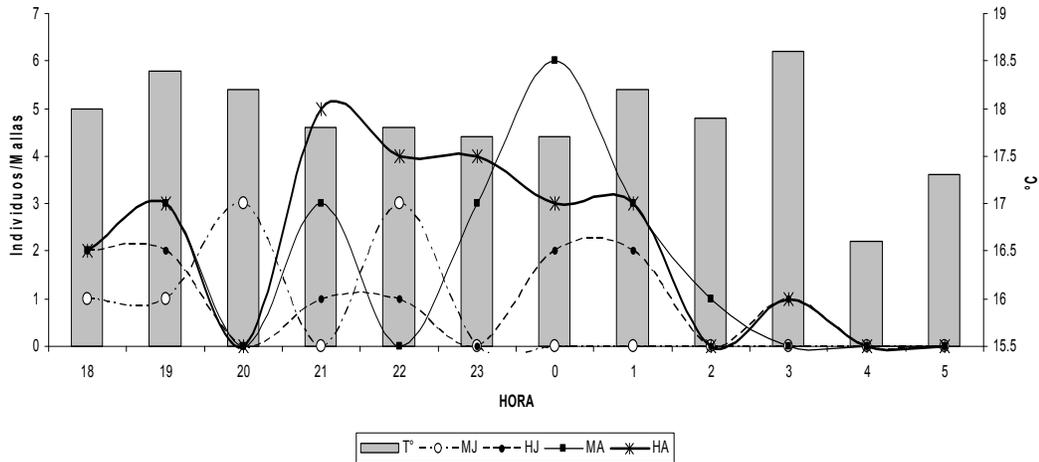


Figura 34. Actividad nocturna de Machos adultos (MA, $n=21$) y juveniles (MJ, $n=8$), hembras adultas (HA, $n=25$) y juveniles (HJ, $n=11$) en el Dosel, en la Finca la Calleja, relacionado con la temperatura °C (barras) a intervalos de 1 hora.

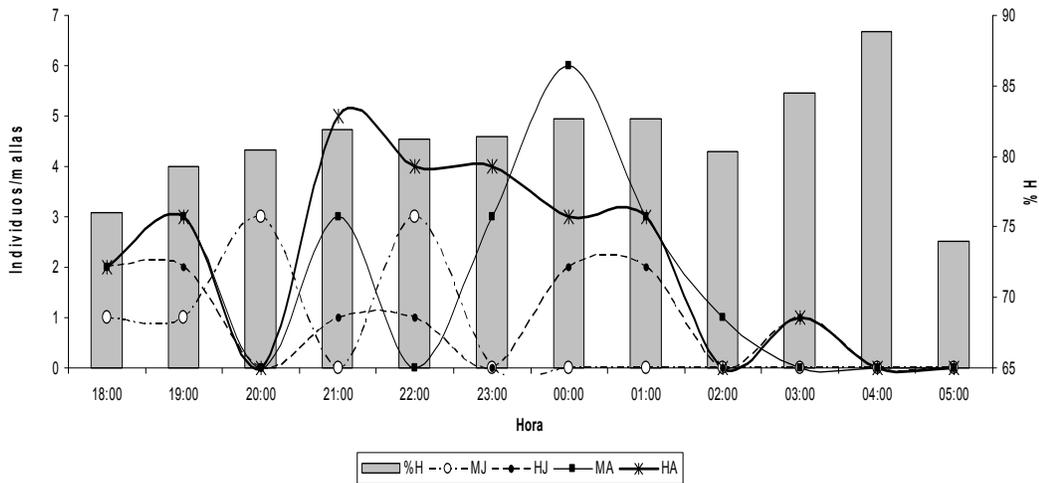


Figura 35. Actividad nocturna de Machos adultos (MA) y juveniles (MJ), hembras adultas (HA) y juveniles (HJ) en el Dosel, en la Finca la Calleja, relacionado con porcentajes de humedad relativa %H (barra) a intervalos de 1 hora.

5.4.1. Actividad nocturna según gremios alimentarios.

- **Frugivoría.** Dentro de este gremio se encuentran las especies: *Artibeus glaucus*, *Artibeus jamaicensis*, *Artibeus lituratus*, *Artibeus obscurus*, *Carollia perspicillata*, *Sturnira lilium* y *Vampyresa pussila*.

Se observó que los juveniles iniciaron la actividad a las 19:00 h (figura 36), con la particularidad de la especie frugívora *A. jamaicensis* la cual inició actividad temprano en la noche -18:00 h- comparado con las otras especies frugívoras. Los individuos de *A. lituratus* mostraron dos picos de actividad, uno entre las 19:00-20:00 h y el otro a la 01:00 h, *A. glaucus* lo presentó a las 19:00 h y 21:00 h, *A. obscurus* a las 22:00 h, y *A. jamaicensis* mostró actividad de juveniles constante durante toda la noche; *Carollia perspicillata* exhibió su pico actividad a las 21:00 h, *Sturnira lilium* a las 23:00 h y *Vampyresa pussila* a las 23:00h extendido hasta las 0:00 h.

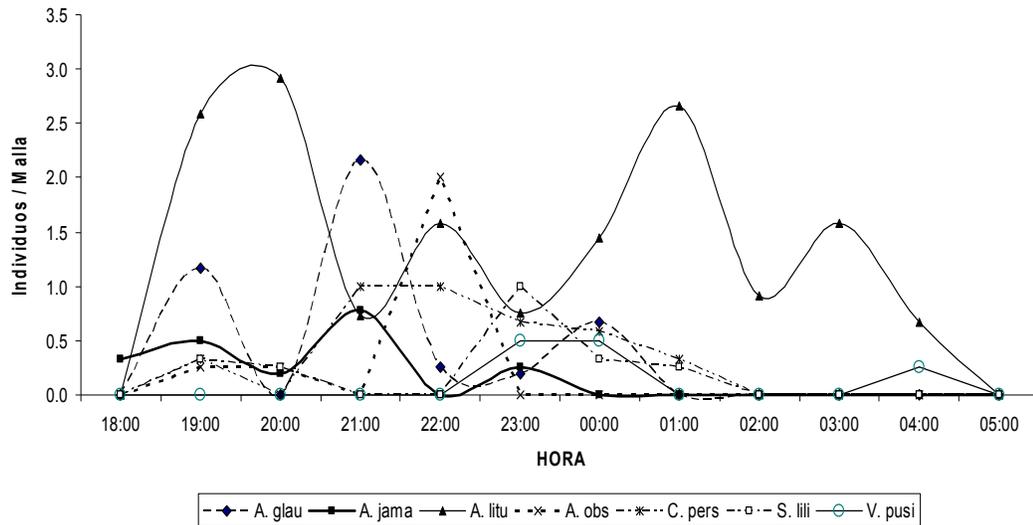


Figura 36. Actividad nocturna de juveniles para las especies: *Artibeus glaucus* (*A. glau*, $n=11$), *Artibeus jamaicensis* (*A. jama*, $n=9$), *Artibeus lituratus* (*A. litu*, $n=33$), *Artibeus obscurus* (*A. obs*, $n=9$), *Carollia perspicillata* (*C. pers*, $n=17$), *Sturnira lilium* (*S. lili*, $n=6$) y *Vampyresa pussila* (*V. pusi*, $n=4$) en la zona de Zipacón, durante el 2005 y 2006.

Las hembras adultas (Figura 37), registraron diferente actividad según la especie. *A. lituratus* presentó tres picos de actividad; a las 19:00 h, a las 21:00 h y las 23:00 h (Figura 37). *A. glaucus* tuvo su mayor actividad a las 00:00 h, *A. jamaicensis* entre las 20:00 y las 22:00 h, *C. perspicillata* a las 22:00 h, *S. lilium* al inicio de la noche y al final de la noche, y *V. pusilla* a las 19:00 h.

La mayoría de las hembras adultas de especies frugívoras tuvieron actividad a las 22:00 h, a las 00:00h y a las 03:00 h.

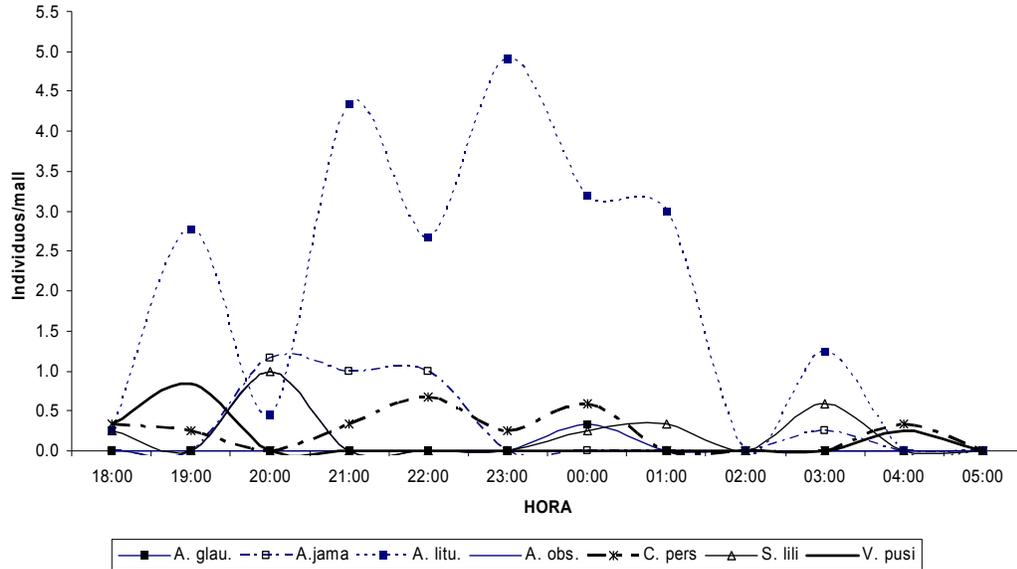


Figura 37. Actividad nocturna de hembras adultas para las especies: *Artibeus glaucus* (A.glau, n=1), *Artibeus jamaicensis* (A. jama, n=7), *Artibeus lituratus* (A. litu, n=36), *Artibeus obscurus* (A. obs, n=4), *Carollia perspicillata* (C. pers, n=10), *Sturnira liliium* (S. lili, n= 8) y *Vampyresa pussila* (V. pusi, n=4) en la zona de Zipacón, durante el 2005 y 2006.

- **Nectarivoría.** Los juveniles del gremio nectarívoro evidenciaron su rango de actividad entre las 19:00 h y las 23:00 h, a excepción de *Lionycteris spurrelli* y *Lonchophylla mordax* (figura 38).

La actividad de hembras adultas mostró picos de actividad a diferentes horas de la noche dependiendo de la especie. Las hembras de *Anoura geoffroyi* presentaron tres picos de actividad, a las 19:00 h, a las 22:00 y a las 04:00h. *Choeroniscus minor* a las 20:00h, *Lonchophylla mordax* a las 23:00 h y *Lionycteris spurrelli* a las 18:00h (figura 39).

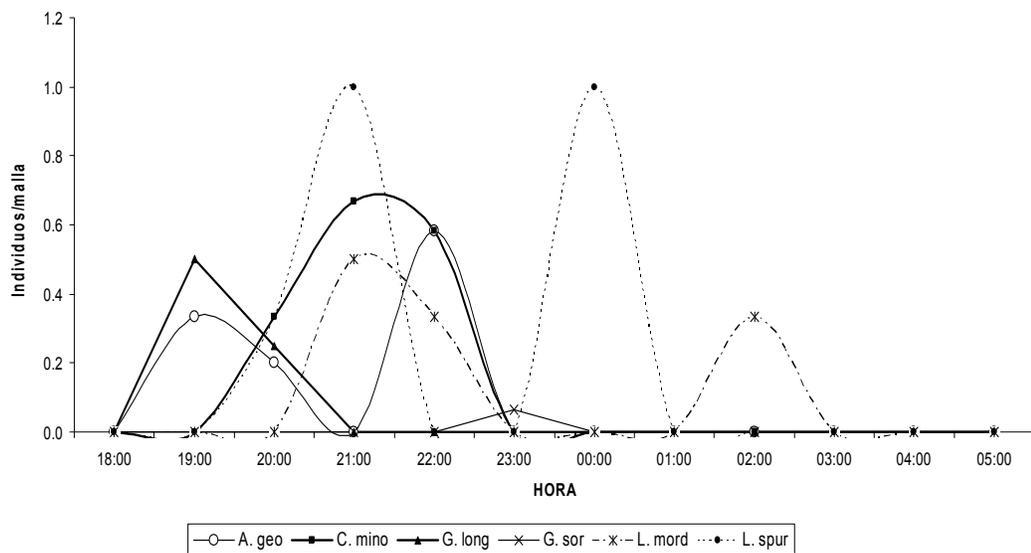


Figura 38. Actividad nocturna de juveniles para las especies: *Anoura geoffroyi* (A. geo, n=4), *Choeroniscus minor* (C. mino, n=6), *Glossophaga longirostris* (G. long, n=3), *Glossophaga soricina* (G. sor, n=3), *Lonchophylla mordax* (L. mor, n=3) y *Lionycteris spurrelli* (L. spur, n=3) en la finca La Calleja, durante el 2005 y 2006.

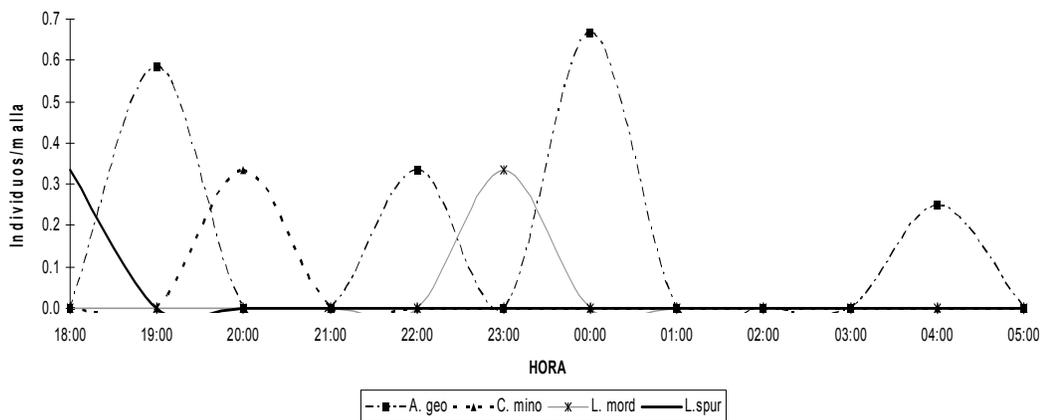


Figura 39. Actividad nocturna de hembras adultas para las especies: *Anoura geoffroyi* (A. geo, n=7), *Choeroniscus minor* (C. mino, n=1), *Lonchophylla mordax* (L. mor, n=1) y *Lionycteris spurrelli* (L. spur, n=1) en la finca la Calleja, durante el 2005 y 2006.

- **Animalivoría.** La actividad nocturna de juveniles para las especies de este gremio alimenticio se evidenciaron desde las 18:00 h hasta las 00:00 h. Los juveniles de *Eptesicus brasiliensis* y *Myotis albescens*, mostraron una actividad al inicio de la noche mientras que *Phyllostomus discolor* inició su actividad a las 19:00h exhibiendo un pico de actividad entre las 21:00h y las 22:00h (Figura 40).

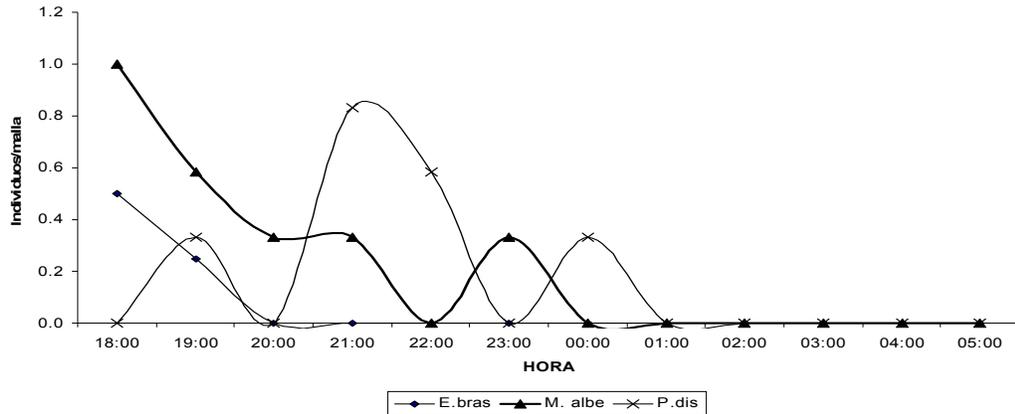


Figura 40. Actividad nocturna de juveniles para las especies: *Eptesicus brasiliensis* (*E. bras*, $n=3$), *Myotis albescens* (*M. albe*, $n=9$) y *Phyllostomus discolor* (*P. dis*, $n=6$) en la finca la Calleja, durante el 2005 y 2006.

Las hembras adultas tuvieron un pico de actividad al inicio de la noche, entre las 18:00 y 19:00h, para las especies *Eptesicus brasiliensis* y *Molossus bondae*, *Myotis albescens* presentó un pico de actividad a las 0:00h (Figura 41).

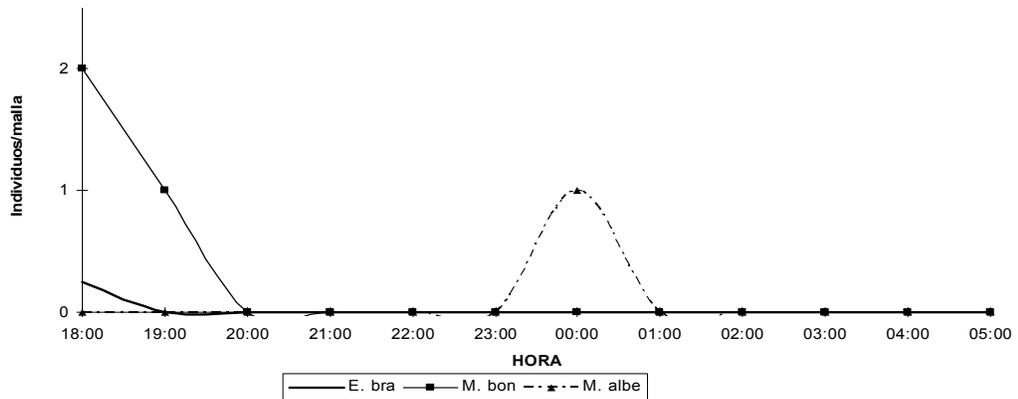


Figura 41. Actividad nocturna de hembras adultas para las especies: *Eptesicus brasiliensis* (*E. bras*, $n=1$), *Myotis albescens* (*M. albe*, $n=1$) y *Molossus bondae* (*M. bon*, $n=3$) en la finca la Calleja, durante el 2005 y 2006.

6. DISCUSIÓN

6.1 ESTRUCTURA Y PROPORCIÓN SEXUAL DE LA COMUNIDAD DE MURCIÉLAGOS

6.1.1 Porcentajes de estado sexual de toda la comunidad de murciélagos. Se observó un patrón de distribución de sexos, que se correlaciona de manera inversa donde las hembras son más abundantes en épocas de lluvia que los machos, sugiriendo que las hembras adultas son más abundantes en épocas de lluvia que los machos y estos a su vez son más abundantes en épocas secas. Lo anterior como consecuencia de la precipitación variable en el año influyente en la disponibilidad de alimento dependiendo de la época del año, como por ejemplo en las especies frugívoras las cuales se presentan constantemente durante el año, para sus eventos reproductivos es necesario tener la mayor disponibilidad de alimento cubriendo las necesidades energéticas que conllevan estos procesos (Racey, 1982).

La comparación entre estratos de los porcentajes de juveniles para los dos estados sexuales, evidenció que en el dosel para el mes de febrero (2006) el porcentaje de machos juveniles capturados fue del 100%, mientras que en el sotobosque el mayor porcentaje fue presentado por hembras juveniles con un 70%. Esto sugiere que podría existir una segregación de recursos para cada estado sexual de juveniles en las épocas del año.

Los porcentajes de juveniles más altos se presentaron en épocas secas durante los dos años de muestreo. En contraste con los adultos de diferente estado sexual, los juveniles evidencian una relación marcada con los periodos de precipitación como establece Fleming *et al.* (1972) lo que favorece los periodos de nacimientos en muchas especies Phyllostomidos hacia las épocas de mayor disponibilidad de alimento que corresponden a las épocas de lluvia. Lo anterior confirma el comportamiento de los frugívoros, quienes producen juveniles en la mitad de la época seca después de un pico de fructificación y al inicio de la época de lluvia antes del segundo pico de fructificación.

Los machos juveniles se presentan al inicio del año seguido por la actividad de hembras juveniles. Esto puede evidenciar indirectamente que para las especies presentes en la finca la Calleja (Zipacón) el principal periodo de nacimientos ocurre entre noviembre y diciembre. Posiblemente, los machos se independizan antes que las hembras, entendiendo que las hembras juveniles necesitan mayor cuidado parental para asegurar mayor supervivencia y así dar paso a la siguiente generación de individuos (McCracken & Wilkinson, 2000).

La diferencia de abundancia tanto de machos juveniles como de hembras juveniles entre estratos se puede explicar bajo el tipo de dieta que emplean las especies del género *Artibeus* y la familia Molossidae frugívora e insectívora respectivamente, siendo este recurso alimentario constante en el año (Rodríguez, 2007; Rosas, 2006; Crichton & Kruttsch, 2000; Fleming, *et al.*, 1972). Los machos juveniles utilizan el dosel para forrajear mientras las hembras juveniles utilizan el sotobosque distribuyendo los recursos disponibles de una manera eficiente en la misma época del año.

Al realizar el análisis de estructura sexual entre meses no se obtuvieron diferencias significativas debido al bajo porcentaje de hembras y machos de alguno de los dos estados reproductivos indicando que muchos individuos están presentes ocasionalmente en el área de estudio (Stoner, 2001).

6.1.2 Tasa sexual y proporción sexual. La tasa sexual para todos los adultos fue de 1:1 sugiriendo así que la mayoría de las especies en la zona de estudio posiblemente tienen un sistema de apareamiento monógamo (McCracken & Wilkinson, 2000). Ello debido a que los patrones de machos están influenciados, principalmente, por la dispersión de hembras la cual se establece por la distribución de los recursos (Bradbury & Vehrencamp, 1976).

En el dosel esta proporción de 1:1 no se presentó durante todos los meses, lo cual indica que la abundancia por parte de los machos adultos se incrementó en ciertos periodos del año. Este comportamiento se puede asociar al cambio de los recursos según el estrato, o segregación de recursos por los machos adultos en épocas donde la disponibilidad de alimento es menor.

Los nectarívoros mostraron una proporción de 1:1 indicando la posible formación de grupos monógamos un macho/una hembra para todos los meses del año. Este patrón sugiere que los machos contribuyen a la supervivencia de hembras o crías al realizar cuidado parental (McCracken & Wilkinson, 2000).

Los frugívoros presentaron variedad de proporciones (1:1, 1:2, 2:1) sugiriendo grupos monógamos para algunas especies lo que no se relaciona con los patrones en otros estudios de percha donde la mayoría de especies del género *Artibeus* presenta harems durante todo el año (Morrison, 1979 citado en McCracken & Wilkinson, 2000). Proporciones diferentes a 1:1 en especies frugívoras e insectívoras sugieren la formación de grupos poligínicos o poliándricos, indicando que un mayor número de hembras estuvieron presentes en el sitio de estudio durante las épocas secas y un mayor número de machos al inicio de las épocas lluviosas. Esto se debe aparentemente a que algunas hembras tienen las crías en el área mientras que la mayoría se distribuyen a otros sitios al inicio de la época de lluvia (Silva Tabuada, 1979 citado en Stoner, 2001; Bradbury & Vehrencamp, 1976).

La alta relación de hembras con respecto a los machos en la especie *A. jamaicensis* sugiere que el rango de los machos es más pequeño que el de las hembras. Este factor, sumado a la alta movilidad de las hembras pueden ser los responsables de la discrepancia de la tasa de captura (Zortea, 2003).

6.2 Condición Reproductiva de hembras adultas dentro de la comunidad.

Las hembras reproductivas en la zona de estudio se presentaron en épocas de lluvia mientras que las hembras no reproductivas se capturaron en épocas secas. Ello permite inferir que las hembras lactantes necesitan una mayor disponibilidad de recursos y por ello se observan principalmente en periodos de abundancia de alimento a diferencia de las hembras no reproductivas (McCracken & Wilkinson, 2000; Racey, 1982; Bradbury & Venhrencamp, 1977). En los trópicos hay mayor disponibilidad de frutos e insectos en la época de lluvias mientras que en las épocas secas ocurre el florecimiento de las plantas (Zortea, 2003; Fleming *et al.*, 1972).

Se establecen dos periodos de lactancia para las especies frugívoras presentes en la zona de estudio, uno en la época seca y el otro a la mitad de las épocas de lluvia, donde la disponibilidad de alimento es mayor. Lo anterior sugiere que las especies capturadas del gremio frugívoro pueden tener más de un ciclo reproductivo, infiriendo un patrón poliestro estacional, encontrado en murciélagos frugívoros de la familia Phyllostomidae. Este patrón se cree favorece a los juveniles los cuales se encuentran en un ambiente con recursos disponibles para sobrevivir y al mismo tiempo a las hembras lactantes, las cuales solventan el gasto energético (Weinbeer *et al.*, 2006; Zortea, 2003; Fleming *et al.*, 1972).

En las especies nectarívoras se observaron hembras gestantes al inicio de una época de lluvia, infiriendo que la lactancia ocurriría en sincronía con el florecimiento de especies de plantas de la familia Bombacaceae como lo reporta Zortea (2003). Este autor observó un único pico de nacimientos al inicio de la época de lluvia con periodos de gestación en época seca sugiriendo un solo pico reproductivo al año.

6.3 PATRONES REPRODUCTIVOS

La mayoría de los murciélagos examinados en este estudio reportaron ciclos reproductivos estacionales adaptados para que la descendencia se origine en tiempos energéticamente favorables del año; esto sugiere que los murciélagos de la zona de estudio adaptan sus estrategias reproductivas -de forma exitosa- a las condiciones del medio que en este caso indican la escasez estacional de alimento. De acuerdo con Fleming *et al.* (1972), la época seca es la principal estación de florecimiento mientras que la época seca tardía y la época inicial de lluvias, es la principal estación de fructificación. Otros estudios como el de

Stevenson (2004) muestran que la fructificación se presenta desde mitad de la época seca y ello modifica los patrones reproductivos de las especies.

En especies nectarívoras se establece un patrón reproductivo monoestro estacional, donde se infiere el periodo de nacimientos en abril y mayo, por la presencia de hembras lactantes durante este mismo periodo. Posteriormente se presentan los juveniles entre abril y agosto, independizándose de las madres en agosto. Este patrón se caracteriza por solo un pico reproductivo durante el año, las hembras gestantes y lactantes se dan en el pico de lluvias. Ello debido a que la lactancia requiere altos niveles de energía y proteína (Petit, 2004). Según Rodríguez (2007) y Rosas (2006) en la misma zona de estudio y tiempo del presente trabajo, encontraron que *Anoura geoffroyi* durante los meses de lactancia desplazó su dieta hacia la animalivoría. Zortea (2003), reportó un cambio en la dieta de *Anoura geoffroyi* exhibiendo una dieta insectívora y nectarívora dependiendo de la época del año. La dieta insectívora favorece el éxito reproductivo de la especie permitiéndole aprovechar los recursos disponibles en época de lluvias cuando los insectos son abundantes y en épocas secas se favorecen los juveniles, quienes se alimentan del néctar de las flores.

La especie insectívora *Myotis albescens* mostró de la misma manera un patrón monoestro estacional con la particularidad de que las hembras adultas se capturaron exclusivamente en el dosel lo que se cree le permitió a las hembras lactantes disponer del alimento supliendo sus necesidades energéticas y de reproducción en este estrato del bosque durante las épocas de lluvia. En esta especie aunque no se presentó alguna variación en su dieta animalívora (Rosas, 2006) sí se observó una segregación de recursos por estrato.

Las especies *Artibeus jamaicensis*, *Carollia perspicillata*, *Sturnira lilium* y *Uroderma bilobatum* presentaron un patrón poliestro estacional bimodal en el área de estudio, lo cual concuerda con que en el poliestro estacional bimodal, la reproducción se encuentra restringida a una época del año con dos picos de nacimientos que se producen en los meses energéticamente más favorables de acuerdo a lo reportado por Fleming *et al.* (1972) y Zortea (2003). Estos autores sugirieron dos picos de nacimientos, el primero en la mitad de la época seca y el segundo a la mitad de la época de lluvia. La producción de juveniles en especies frugívoras en dos épocas coincide con los picos de fructificación, lo que garantiza la disponibilidad de alimentos para sus crías. En los meses secos, donde la abundancia de hembras lactantes es alta, el consumo de frutos es complementado con consumo de insectos. En los meses de mayor precipitación la dieta de la especies de poliestro estacional fue principalmente frugívora (Rosas, 2006).

Artibeus glaucus mostró una actividad de juveniles en todo el año. La actividad de hembras lactantes se presencié al final de las épocas de lluvia, sugiriendo que su alimentación no es exclusivamente frugívora, como lo demuestra

Rodríguez (2007). Los juveniles de *Artibeus glaucus* se vuelven independientes en los meses de marzo, abril (época de lluvia) y septiembre, octubre (mitad de la época seca).

Las diferencias observadas en los porcentajes de abundancia de juveniles en especies frugívoras durante los periodos secos, indican que los machos se independizan más rápido que las hembras, por lo que no necesitan un cuidado parental exhaustivo por parte de la madre. Fleming *et al.*, 1972, compara una situación similar en Costa Rica donde las hembras alcanzan la madurez sexual y son fecundadas en época seca para dar un nacimiento posteriormente a los 2 o 3 meses de gestación. Finalmente los juveniles se vuelven independientes de la madre aproximadamente un mes después de su nacimiento.

Especies frugívoras como *Sturnira lilium*, *Vampyressa pusilla* y *Carollia perspicillata* con poliestro estacional bimodal, mostraron sincronía reproductiva favoreciendo la supervivencia de los juveniles en relación a los riesgos de predación y termorregulación al conformar grupos mas grandes de individuos. Además los mismos patrones de abundancia de hembras adultas para los mismos meses del año fueron obtenidos sugiriendo una segregación de recursos en la misma época del año (Mena & Williams, 2002; Fleming *et al.*, 1972).

En la zona de estudio, la especie *Artibeus lituratus* presenta patrón reproductivo poliestro no estacional, con periodos de inactividad reproductiva desde noviembre a enero. Los periodos de lactancia tanto en el dosel como en el sotobosque ocurren en la época de lluvias con presencia de juveniles durante todo el año. Se infiere que los nacimientos ocurren en la época de lluvias y en la época seca. Para esta especie no se conocen reportes estrictos de reproducción posiblemente debido a que esta especie no es aceptada taxonomicamente como otra especie diferente dentro del género de los *Artibeus*. Existe reporte de Muñoz (2001) en el cual ubica esta especie como poliestro estacional bimodal.

6.4 ACTIVIDAD NOCTURNA DE MURCIÉLAGOS

La baja actividad observada en la mayoría de las especies de la zona de estudio durante la noche, cuando se presentaron lluvias, es el reflejo de la baja actividad de insectos debido a que la presa no puede volar impidiendo la detección de esta por parte de los murciélagos. Ello se relaciona a lo observado en muchas especies donde la disminución en la actividad al iniciar la lluvia es consecuencia de una reducción en la disponibilidad de insectos en la noche y por interferencia en el proceso de eco localización (Entwistle *et al.*, 2004).

Durante la noche, la actividad de murciélagos se diferencia por estrato. Inicia temprano en la noche con las hembras juveniles activas en el sotobosque, cuando esta actividad disminuye, aumenta la actividad de las hembras adultas. Los machos tanto juveniles como adultos inician la actividad al mismo tiempo al comienzo de la noche. Lo contrario ocurre en el dosel, donde los machos juveniles aumentan su actividad mientras que los machos adultos la disminuyen. En este estrato, las hembras inician su actividad temprano en la noche. La anterior sincronía se debe a la segregación de recursos durante la noche para el mismo estado, sea macho o hembra, favoreciendo a los individuos que requieren mayor cantidad de energía (Entwistle *et al.*, 2004; O'Donell, 2002).

La actividad de machos adultos fue menor a la de hembras adultas coincidiendo con lo reportado por Entwistle *et al.*, (2004), donde se observa que los machos adultos son dominantes con harems estables. Ello sugiere que la energía es empleada en su mayoría en eventos reproductivos, siendo el motivo para la poca actividad de los machos.

Aunque al observar las graficas de actividad no se encontraron relaciones con la temperatura ni humedad relativa la literatura sugiere que las condiciones climáticas tienen efectos marcados sobre la actividad de murciélagos (Entwistle *et al.*, 2004) debido a que la actividad de vuelo de insectos es reducida a bajas temperaturas reduciendo la caza aérea. Consecuentemente, muchos murciélagos se vuelven inactivos a bajas temperaturas (Anthony *et al.*, 1981), lo anterior podría indicar que las condiciones climáticas no son factores claves en los patrones de actividad si no se presentan grandes variaciones en temperatura o humedad.

6.4.1 Actividad nocturna según gremios alimenticios.

- **Fugivoría.** La actividad de juveniles y adultos frugívoros evidencia un patrón asincrónico entre especies indicando que existen variaciones en el tiempo de forrajeo para cada especie y por estado sexual. Según Rodríguez (2007), hay una actividad asincrónica entre frugívoros nómadas y frugívoros sedentarios. Esto debido posiblemente a que la actividad de juveniles no se presenta por el tipo de forrajeo realizado, sino por la disponibilidad de alimento y la segregación de recursos, disminuyendo la competencia (Fleming *et al.*, 1972).

Se evidencian de esta forma picos bimodales de actividad durante la noche para las especies frugívoras dependiente de la disponibilidad de frutos por segregación de recursos (Weinbeer *et al.*, 2006). La actividad de juveniles y adultos en especies frugívoras evidencia un patrón asincrónico entre especies,

indicando que existen variaciones en el tiempo de actividad para cada especie y por estado sexual.

- **Nectarivoría.** La actividad nocturna para los nectarívoros se evidencia temprano en la noche para la mayoría de las especies analizadas, considerando que la dieta de estas especies no se basa exclusivamente en néctar-polen, sino que es complementada con el consumo de insectos.

En este gremio, las hembras adultas mostraron actividad asincrónica durante la noche al igual que los juveniles. Sin embargo, mientras que la mayoría de las especies muestran un solo pico de actividad durante la noche, *Anoura geoffroyi* muestra cuatro picos. Se podría decir que las hembras con dieta nectarívora necesitan un mayor tiempo de forrajeo debido a la demanda energética por el costo de la producción de leche (Entwistle *et al.*, 2004) y por la baja disponibilidad de alimento (O'Donnell, 2002). Los juveniles presentaron un solo pico de actividad lo que no coincide con lo reportado por la literatura bajo la hipótesis de que los juveniles gastan más tiempo forrajeando debido a su bajo éxito de caza "captura de presas" (O'Donnell, 2002). Lo anterior se cree es debido a la segregación de recursos por parte de las especies con la misma dieta. Así, la actividad es llevada a cabo temprano en la noche por parte de los juveniles de especies con dietas nectarívoras más específicas y posteriormente, por los juveniles de especies con dietas facultativas en diferentes horas de la noche.

- **Animalivoría.** En este gremio se evidenció una alta actividad de juveniles al inicio de la noche para *E. brasiliensis* y *M. albescens* indicando que la mayoría de insectos se encuentran en mayor abundancia en estas horas de la noche como lo reporta Entwistle *et al.* (2004). Lo anterior sugiere que los periodos de actividad de juveniles insectívoros durante la noche se ve afectada por la abundancia de insectos en la zona de estudio y esta corresponde a los picos de mayor abundancia de insectos entre las 18:00 h y 23:00 h (Weinbeer *et al.*, 2006). Se ha documentado en otros trabajos que las especies insectívoras presentan dos picos bien definidos, el primero de salida poco después del atardecer extendiéndose de 2 a 4 horas y el segundo de entrada pasada la medianoche hasta cerca del amanecer (Boada *et al.*, 2003), lo que concuerda con los patrones vistos para juveniles y hembras adultas presentes en la zona de estudio.

La especie omnívora *P. discolor* mostró actividad de juveniles a diferentes horas de la noche, debido posiblemente a la amplia variedad en su dieta que indicaría que esta depende de la disponibilidad del alimento y no de su actividad nocturna.

En este gremio el pico de actividad de las hembras adultas se observó al inicio de la noche al igual que los juveniles. *Myotis albescens* fue la única especie cuyo pico se observó a las 0:00 h. Esto quiere decir que la abundancia de insectos determina la actividad de toda la estructura sexual de este gremio favoreciendo el alto gasto energético de los juveniles que hasta ahora empiezan a cazar como las hembras adultas en condición reproductiva que tienen altas exigencias energéticas (Weinbeer *et al.*, 2006; Fleming *et al.*, 1972).

7. CONCLUSIONES

- Los diferentes patrones reproductivos encontrados en la comunidad de murciélagos en la zona de estudio revelan la importancia de la dieta y la precipitación para la determinación de los tiempos de reproducción.
- La influencia de variables ambientales con disponibilidad de alimento son factores claves para determinar la abundancia de hembras y machos de murciélagos durante el año, siendo el resultado de una adaptación en la dieta de las especies con respecto al hábitat.
- La mayoría de las especies presentes en la zona de estudio son estacionales de acuerdo a la estructura de edad (adultos y juveniles) y a la diferencia en la tasa sexual en diferentes épocas del año. En términos generales se observan machos juveniles y adultos en épocas secas y hembras juveniles y adultas en épocas de lluvia.
- Muchas especies frugívoras en la zona de estudio (finca la Calleja, Zipacón) exhiben un patrón poliestro estacional bimodal, sugiriendo dos periodos de nacimientos, uno en la primera mitad de la época seca y el otro a la mitad de la época húmeda. Las hembras son poliestro y frecuentemente producen dos juveniles al año.
- Las proporciones sexuales de los individuos adultos son 1:1 para el sotobosque y de 1:2 y 2:1 en dosel, sugiriendo diferentes rangos de hogar y movilidad entre los individuos adultos.
- En la finca la Calleja (Zipacón) la mayoría de los murciélagos, especialmente frugívoros, presentan hembras lactantes y no reproductivas durante la época húmeda en épocas secas, por tal razón, el parámetro ambiental más crítico para la reproducción de murciélagos recae en la estacionalidad del patrón de lluvias, la cual afecta los ciclos reproductivos a través de la disponibilidad del suplemento alimenticio.
- Los periodos de independización de juveniles se presentaron para las especies frugívoras en la mitad de la época de sequía y en la época de lluvia. Para las especies nectarívoras, los tiempos de independización ocurren una

vez al año sincronizado con las épocas de lluvia cuando se presenta el periodo de florecimiento de muchas especies vegetales.

- La reproducción bimodal dentro de la población de murciélagos no necesariamente significa que una hembra pueda reproducirse o tener crías, dos veces al año, si no que las hembras de una misma especie se reproducen una sola vez al año pero en periodos diferentes.
- Las especies con un patrón monoestro correspondieron principalmente al gremio de la nectarivoría presentando cambios en la dieta a insectivoría e influyendo para que las épocas reproductivas se presenten en períodos donde la disponibilidad de alimento es alta, patrón relacionado al periodo de alta precipitación en el año.
- Entre los patrones reproductivos se asoció el patrón no estacional para la especie *Artibeus lituratus* perteneciente al gremio de la frugivoría. Este es el primer acercamiento a la descripción de los patrones reproductivos de la especie ya que la literatura cuenta únicamente con descripciones para el género.
- Desplazamiento de la dieta en la especie *A. geoffroyi* para eventos reproductivos confirma lo descrito por Rodríguez (2007) y Rosas (2006).
- En el área de estudio hay diferencias en el patrón de actividad para cada estado sexual y estado reproductivo. La actividad de machos adultos es menor durante la noche debido a que las hembras lactantes necesitan salir por menos tiempo pero más veces a fin de conseguir el alimento necesario para suplir sus necesidades energéticas por lo que su actividad es mayor.
- Los machos juveniles utilizan el estrato del sotobosque para forrajear mientras las hembras utilizan el estrato del dosel consiguiendo mayor disponibilidad de alimento y disminuyendo la competencia entre los dos estados reproductivos.
- La actividad nocturna para cada gremio se determina principalmente por la abundancia de insectos, frutos y/o néctar durante la noche, los cuales se ven influenciados a su vez por las épocas de lluvia o de sequía, más no por las fluctuaciones de temperatura y humedad durante la noche.

8. RECOMENDACIONES

- Aumentar el esfuerzo de muestreo con redes de dosel, para determinar si existen diferencias en los patrones reproductivos entre los dos estratos del bosque.
- Utilizar métodos complementarios con la finalidad de localizar refugios que permitan identificar de una manera alternativa el estado reproductivo y sistemas de apareamiento de los miembros del ensamble.
- Confirmar el patrón reproductivo no estacional para la especie *Artibeus lituratus*, con base en la captura de hembras adultas, hembras en periodo de gestación y juveniles.
- Incluir análisis de recapturas para establecer patrones reproductivos de hembras adultas en la zona y estimar si los mismos individuos adultos capturados se reproducen en las mismas épocas del año.
- Es pertinente confirmar que la temperatura y humedad relativa no afectan la actividad de los murciélagos de esta zona realizando experimentos con una mayor fluctuación de estas variables.
- Realizar un monitoreo a largo plazo de las especies de murciélago y de los insectos presa de esas especies para obtener un ciclo de reproducción confiable en cualquier especie.

BIBLIOGRAFÍA

Anthony, E. L. P. 1988. Age determination in bats. En Kunz, T.H. (Ed.). Ecological and behavioral methods for the study of bats. pp. 47-58. Smithsonian Institution Press, London. Washington. District Columbia.

Anthony, E. L. P., Stack, M. H. & Kunz, T. H. 1981. Night roosting and the nocturnal time budget of the little brown bat, *Myotis lucifugus*: effects of reproductive status, prey density, and environmental conditions. *Ecologica* 51, 151-156.

Aguirre, L. F. 2002. dStructure of a neotropical savanna bat community. *Journal of mammology*, 83 (3): 775-784.

Alberico, M., Cadena, A., Hernández, J. & Muñoz, Y. 2000. Mamíferos (Synapsida: Theria) de Colombia. *Biota Colombiana*, 1 (1): 43-75.

Alvarez, T. & González, L. 1970. Análisis polínico del contenido gástrico de murciélagos Glossophaginae de México. *Ciencias Biológicas*. México, 18 (1-4):137 - 165.

Anderson & Wimsatt 1963. En Kunz, T.H.1982. Ecology of reproduction. Pp. 57-93 *in*: Ecology of Bats (T.H.Kunz,ed.). Plenum Press, New York.

Arita, H.T. 1997. Species composition and morphological structure of the bat fauna of Yucatan, Mexico. *Journal of animal ecology*, Vol.66. No 1 : 89-97.

Barclay, M.R. 1991. Population structure of temperate zone insectivorous bats in relation to foraging behaviour and energy demand. *The journal of animal ecology*, Vol. 60, No. 1 : 165-178.

Barclay, M.R., Ulmer, J.A., MacKenzie *et al.* 2004. Variation in the reproductive rate of bats. *Canadian journal of zoology*, 82 :688-693.

Bernard, E. & Fenton, M. B. 2002. Species diversity of bats (Mammalia: Chiroptera) in forest fragments, primary, and savannas in central Amazonia, Brazil. *Canadian journal of zoology*, 80: 1124-1140.

Boada, C., Bureno, S., Vries, T. & Tirira, D. 2003. Notas ecológicas y reproductivas del murciélago rostro de fantasma *Mormoops megalophylla* (Chiroptera: Mormoopidae) en San Antonio de Pichincha, Pichincha, Ecuador. *Mastozoología neotropical / J. Neotrop. Mammal*; 10 (1) : 21-26.

Bradbury, J.W. & Vehrencamp, S.L. 1976. Reportado en Crichton, E.G. & Krutzsch, P.H. 2000. Reproductive biology of bats. Academic Press, New York. Capitulo 8, pp. 321-353.

Bradbury, J.W. 1977. Social organization and communication. En Biology of bats. Academic Press, New York. Vol III (W.A. Wimsatt, ed.), pp. 1 - 73

Brooke, A.P. 1997. Social organization and foraging behaviour of the fishing bat, *Noctilio leporinus* (Chiroptera: Noctilionidae). *Ethnology* 103, 421-436.

C.A.R., 2006. Corporación Autónoma Regional. Precipitación total mensual desde 1993 hasta 2006. Estación la Esperanza.

Crichton, E.G. & Krutzsch, P.H. 2000. Reproductive biology of bats. Academic Press, New York.

Eisenberg, J. F., Bonner, S. J. & Reid, F. A. 1989. Mammals of the Neotropics: The Northern Neotropics, Panama, Colombia, Venezuela, Guyana, Suriname. University of Chicago Press.

Eisenberg J.F. & Redford, K.H. 1999. Mammals of the Neotropics. The Central Neotropics, Volume 3. Ecuador, Perú, Bolivia, Brasil. The University of Chicago Press.

Emmons, L. H. & Feer L. 1997. Neotropical rainforest mammals: a field guide. University of Chicago Press. 2nd edition.

Entwistle A.C, Racey P.A. & Speakman J.R. 1996. Habitat exploitation by a gleaning Bat, *Plecotus auritus*. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, Vol. 351, No. 1342.

Fleming, T. H, Hooper, E., Wilson. D. E., 1972. Three central American Bat Communities: Structure, Reproductive Cycles, and Movement Patterns. *Ecology*, Vol.53, No. 4: 555-569.

Fleming, T.H., 1971. *Artibeus jamaicensis*: delayed embryonic development in a tropical bat. *Science* 171: 402-404.

Gannon, M.R. 1993. A new Technique for Marking Bats. *Bat research News*, 34(4): 88-89.

Graham G.L. 1989. Seasonality of reproduction in Peruvian bats. In "Studies in neotropical mammalogy: Essays in honor of Philip Hershkovitz" (Bruce D. Patterson and Robert m. Timm, eds). Fieldiana zoology. 39: 173-186.

Janzen, D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. Evolution 21:620-637. In "Three central American bat communities: Structure, reproductive cycles and movement patterns". Ecology, Vol.53, No. 4: 555-569.

Kunz, T.H. 1982. Ecology of reproduction. Pp. 57- 93 in: Ecology of Bats (T.H.Kunz,ed.). Plenum Press, New York.

Krutzsch, P.H., Fleming, T.H. & Crichton E.G. 2002. Reproductive biology of male Mexican free-tailed bats (*Tadarida brasiliensis mexicana*). Journal of Mammalogy; 83(2): 489-500.

McCracken G.G. & Wilkinson G.S. 2000. Bat mating systems. In Reproductive biology of bats (E.G. Crichton & P.H. Krutzsch, ed.). Academic Press, Cambridge. pp. 321-356.

McNab, B. K. 1971. The structure of tropical bat faunas. Ecology, 52 (2): 352 - 358.

Mena J. & Williams M. 2002. Diversidad y patrones reproductivos de quirópteros en un área urbana de Lima, Perú. Ecología aplicada, vol.1: 1-8.

Medellín, R.A. 1993. Estructura y diversidad de una comunidad de murciélagos en el trópico húmedo mexicano. Pp. 333-334 En avances en el estudio de los Mamíferos de México. Publicaciones especiales (R.A. Medellín and G. Ceballos, eds). Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C., México, D.F., México.

Morrison, D. 1978. Lunar phobia in a tropical fruit bat, *Artibeus jamicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). Animal Behavior, 26: 852 - 855.

Muñoz, J. 2001. Los murciélagos de Colombia: Sistemática de distribución, descripción, historia natural y ecología. Editorial Universidad de Antioquia.

O'Donnell C. 2002. Influence of sex and reproductive status on nocturnal activity of long-tailed bats (*Chalinolobus tuberculatus*). Journal of Mammalogy. 83(3): 794-803.

Patterson, B. D., Willing, M. R. & Stevens, R. D. 2003. Trophic strategies, niche partitioning, and Patterns of ecological Organization. Bat Ecology. Edited by

Kunz, T. H., & Fenton, M. B. The University of Chicago Press, Chicago and London.

Perez, J. & Ahumada, J. 2004. Murciélagos en bosque alto-andinos, fragmentados y continuos, en el sector occidental de la sabana de Bogotá (Colombia). *Universitas Scientiarum*, vol. 9: 33-46.

Petit, S. 1997. The diet and reproductive schedules of *Leptonycteris curasoae curasoae* and *Glossophaga longirostris elongata* (Chiroptera: Glossophaginae) on Curacao. *Biotropica*, vol. 29, No.2 : 214-223.

Racey, P.A. 1982. Ecology of bat reproduction. Pp. 57-104. en *Ecology of Bats* (T.H. Kunz, ed.). Plenum Press, New York. 425 pp.

Racey, P.A. & Entwistle, A.C. 2000. Life-history and reproductive strategies of bats. In *Reproductive biology of bats* (E.G. Crichton & P.H. Krutzsch, ed.). Academic Press, Cambridge. Pg. 363-414.

Reid, F. 1997. Field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico. Oxford University Press.

Rodríguez, M. 2007. Composición, estructura y dieta de un ensamblaje de murciélagos: diferencias entre sotobosque y dosel (Zipacón, Cundinamarca). Tesis de pregrado Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología. P. Stevenson Director.

Rosales, J. C., 2003. Estadística con SPSS para Windows. Versión 11. Alfaomega grupo editor.

Rosas, S. 2006. Variación temporal en la dieta de una comunidad de quirópteros en la finca La Calleja, Vereda Cartagena, Municipio de Zipacón (Cundinamarca), Colombia. Tesis de pregrado Universidad Militar Nueva Granada, Facultad de Ciencias, Programa de Biología Aplicada. C. Polo Directora.

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 : 1626-1633.

Stoner, K. E., O. Salazar, R. C. R. Fernandez, & Quesada, M. 2003. Population dynamics, reproduction, and diet of lesser long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in Jalisco, Mexico: Implications for conservation. *Biodiversity and conservation* 12 : 357- 373.

Storer, Tracy I. 1968. Zoología general – Barcelona : Omega.

Stevenson, R.P., 2004. Phenological patterns of woody vegetation at Tinigua Park, Colombia: methodological comparisons with emphasis on fruit production. *Caldasia* 26(1) 2004: 125-150.

Tirira, D. 1999. Mamíferos del Ecuador. Publicación Especial No. 2. Museo de Zoología. Pontificia Universidad Católica del Ecuador.

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.

Weinbeer, M., Meyer, C.F. & Kalko, E.K. 2006. Activity pattern of the trawling Phyllostomidae bat, *Macrophyllum macrophyllum*, in Panama. *Biotropica* 38(1): 69-76.

Wilson, D. E., Cole, R. R., Nichols, J. D., Rudran, R. & M. Foster (eds). 1996. Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for mammals. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C.

Zar, J. H. 1999. Biostatistical analysis. Prentice Hall. 4th Edition: 156-158.

Zortéa, M. 2003. Reproductive patterns and feeding habits of three nectarivorous bats (Phyllostomidae: Glossophaginae) from the Brazilian Cerrado. *Journal of Biology*. 63(1) : 159-168.