



**UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA**

---

**Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias**

**Biología reproductiva de  
murciélagos frugívoros y su  
relación con el ambiente en un  
bosque de pino-encino con  
actividad antrópica del occidente de  
México**

**Tesis**

**que para obtener el grado de**

**Maestra en Ciencias en Biosistemática y  
Manejo de Recursos Naturales y  
Agrícolas**

**Presenta**

**Eréndira Jacqueline Sedano Quirarte**

**Zapopan, Jalisco**

**Noviembre de 2019**



# UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

## **Biología reproductiva de murciélagos frugívoros y su relación con el ambiente en un bosque de pino-encino con actividad antrópica del occidente de México**

**Tesis  
que para obtener el grado de**

**Maestra en Ciencias en Biosistemática y Manejo de Recursos  
Naturales y Agrícolas**

**Presenta  
Eréndira Jacqueline Sedano Quirarte**

**DIRECTOR**

Dr. Miguel Ángel Macías Rodríguez

**CODIRECTORA**

Dra. Silvia Socorro Zalapa Hernández

**ASESORES**

Dr. Francisco Javier Padilla Ramírez

Dr. José Luis Navarrete Heredia

Dr. Miguel Ángel Muñiz Castro

Zapopan, Jalisco

Noviembre de 2019



# UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias


## BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE MURCIÉLAGOS FRUGÍVOROS Y SU RELACIÓN CON EL AMBIENTE EN UN BOSQUE DE PINO-ENCINO CON ACTIVIDAD ANTRÓPICA DEL OCCIDENTE DE MÉXICO

Por


**ERÉNDIRA JACQUELINE SEDANO QUIRARTE**

Maestría en Ciencias en Biosistemática y Manejo de Recursos  
Naturales y Agrícolas

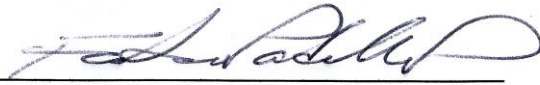
Aprobado por:

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Miguel Ángel Macías Rodríguez  
Director de Tesis e integrante del jurado


12/NOVIEMBRE/2019  
Fecha

  
\_\_\_\_\_  
Dra. Silvia Socorro Zalapa Hernández  
Codirectora de Tesis e integrante del jurado


12 nov 2019  
Fecha

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Francisco Javier Padilla Ramírez  
Asesor del Comité Particular e integrante del jurado

12/NOV/19  
Fecha

  
\_\_\_\_\_  
Dr. José Luis Navarrete Heredia  
Asesor del Comité Particular e integrante del jurado

12 nov 2019  
Fecha

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Miguel Ángel Muñiz Castro  
Sinodal e integrante del jurado

12/nov./2019  
Fecha

## **DEDICATORIA**

A mi familia por su incondicional apoyo. A mi Mamá por enseñarme a nunca desistir y que con disciplina y esfuerzo todo es posible. A mi Papá que, gracias a todas esas salidas a la Sierra de Quila, naciera ese gusto por trabajar con los animales y se cultivara ese aprecio por la naturaleza. A mi hermana, amiga inseparable de toda la vida.

A todos los seres queridos que se fueron de manera física, pero se encuentran siempre conmigo.

A todas esas personas que dedican su existencia al conocimiento de ese vulnerable y fascinante mundo vivo, a costa de poner en riesgo su seguridad.

A todos los que no pierden la esperanza de que este mundo vivo puede ser salvado.

## **AGRADECIMIENTOS**

A mi Codirectora la Dra. Silvia Zalapa y al Dr. Sergio Guerrero, quienes me brindaron sus conocimientos, su tiempo, apoyo y me permitieron entrar al mundo de estos fascinantes organismos. A mi Director de tesis el Dr. Miguel Ángel Macías Rodríguez y mis asesores el Dr. Francisco Javier Padilla Ramírez y el Dr. José Luis Navarrete Heredia, por su asesoramiento y consejos para mejorar esta tesis, así como a mi sinodal el Dr. Miguel Ángel Muñiz Castro, por su apoyo en la culminación de esta tesis.

A CONACYT por su apoyo económico durante estos dos años de Maestría, el cual fui beneficiaria; con número (CVU/Becario) 855506/632485.

A los dueños de los predios de la zona de estudio, por permitirnos realizar la colecta y por acompañarnos en cada muestreo. A Doña Luz quien siempre nos esperaba con una taza de café y nos acompañaba con una plática amena; a los hermanos, Don Miguel y Don Lorenzo quiénes, con sus pláticas conocíamos cada vez más sobre el folklor local y por siempre prender una fogata para mitigar el frío. A Doña Quica por consentirnos con su comida y apreciar nuestra presencia.

A mis compañeros del CEZUG en especial a Uriel, Ale, Daphne, Roge, Jorge y Andrea que, con su ínfima paciencia y apoyo, me ayudaron y acompañaron en todas esas inolvidables salidas al campo.

A mis compañeros, profesores, a nuestra coordinadora y al personal administrativo del posgrado BIMARENA.

Al profesor M.V.Z. Alberto Ramos Mora por su apoyo en la etapa de laboratorio y su amistad.

Al Biol. Esteban Alberto Suárez Muro por su ayuda en la identificación del material botánico colectado.

Al Dr. Raúl Andrés Perezgrovas Garza, por su asesoría y amistad.

A mis amistades y familiares quienes encuentran en mí una manera de platicar y conocer a ese mundo vivo.

A todos ellos muchas gracias.

	<b>ÍNDICE</b>	<b>Pag.</b>
RESUMEN .....		xi
ABSTRACT .....		xii
INTRODUCCIÓN.....		1
Marco Teórico .....		3
Ciclo estral .....		3
Ciclicidad anual.....		4
Características del epitelio vaginal.....		6
Identificación de la etapa del ciclo estral .....		7
Reproducción en murciélagos .....		9
ANTECEDENTES .....		10
Ciclo estral .....		10
Asociación de la reproducción con factores ambientales.....		14
HIPÓTESIS .....		16
OBJETIVOS .....		17
General .....		17
Particulares .....		17
MATERIAL Y MÉTODOS .....		18
Área de estudio.....		18
Captura de murciélagos .....		20
Caracterización reproductiva y estado reproductivo .....		20
Caracterización reproductiva externa.....		20
Caracterización reproductiva citológica.....		21
Toma de citologías .....		21
Estructura de la vegetación .....		21
Análisis de laboratorio .....		22
Lectura de laminillas .....		22
Análisis de Datos.....		23
Esfuerzo de muestreo .....		23
Parámetros reproductivos.....		23
Temporadas climáticas .....		24
Vegetación.....		25
RESULTADOS .....		26

Muestreo de murciélagos .....	26
Esfuerzo de muestreo .....	26
Riqueza y Abundancia .....	27
Proporción de sexos .....	28
Condición reproductiva de las hembras .....	29
Caracterización de la etapa del ciclo estral.....	31
Cópula .....	38
Identificación de las etapas estrales por condición reproductiva y etapa de crecimiento .....	39
Identificación del patrón reproductivo .....	41
Relación de la reproducción con las variables ambientales .....	53
Precipitación.....	54
Temperatura .....	54
Horas luz .....	55
Vegetación.....	57
Reproducción y vegetación .....	59
DISCUSIÓN.....	60
CONCLUSIONES.....	73
LITERATURA CITADA.....	75

## ÍNDICE DE CUADROS

<b>Cuadro 1.</b> Etapas y tipos celulares más representativos en el ciclo estral de diversas especies de murciélagos. ....	12
<b>Cuadro 2.</b> Esfuerzo de muestreo ( $m^2rh$ ), por sitio de muestreo, temporada climática y total general.....	26
<b>Cuadro 3.</b> Riqueza y abundancia de murciélagos frugívoros, por sitio de muestreo.. .....	27
<b>Cuadro 4.</b> Abundancia y riqueza de murciélagos del gremio frugívoro por sitio de muestreo y temporada climática. ....	28
<b>Cuadro 5.</b> Proporción sexual de machos y hembras ( $\sigma^{\text{♂}}$ : $\text{♀}$ ) a nivel gremio y especie, general y por sitio de muestreo.....	28
<b>Cuadro 6.</b> Número de hembras por condición reproductiva en las hembras de diversas....	29
<b>Cuadro 7.</b> Abundancia de hembras inactivas a través de los meses y las temporadas climáticas. ....	30
<b>Cuadro 8.</b> Abundancia de hembras gestantes a través de los meses y las temporadas climáticas. ....	30
<b>Cuadro 9.</b> Abundancia de hembras lactantes a través de los meses y las temporadas climáticas. ....	31
<b>Cuadro 10.</b> Número de hembras de murciélagos del gremio frugívoro en las diferentes etapas del ciclo estral, a través del periodo de muestreo. ....	32
<b>Cuadro 11.</b> Rango de porcentaje de los principales tipos células en cada etapa del ciclo estral. ....	34
<b>Cuadro 12.</b> Número de hembras Evidencia de cópulas por especie y etapa de crecimiento. ....	38
<b>Cuadro 13.</b> Porcentaje de las diferentes etapas del ciclo estral en inactivas, gestantes y lactantes del gremio frugívoro .....	39
<b>Cuadro 14.</b> Porcentaje de las diferentes etapas del ciclo estral en juveniles, subadultas y adultas del gremio frugívoro.....	40
<b>Cuadro 15.</b> Patrón reproductivo que presentaron las especies del gremio frugívoro.....	41



<b>Cuadro 16.</b> Número de hembras con evidencia de cópula y estro en <i>Artibeus jamaicensis</i> a través de los meses y las temporadas climáticas..	42
<b>Cuadro 17.</b> Número de hembras gestantes, lactantes y juveniles, en <i>Artibeus jamaicensis</i> a través de los meses y las temporadas climáticas.	42
<b>Cuadro 18.</b> Número de hembras lactantes en estro postparto, en <i>Artibeus jamaicensis</i> a través de los meses y las temporadas climáticas.	43
<b>Cuadro 19.</b> Número de hembras con evidencia de cópula y estro en <i>Artibeus lituratus</i> a través de los meses y las temporadas climáticas.	44
<b>Cuadro 20.</b> Número de hembras lactantes y juveniles, en <i>Artibeus lituratus</i> a través de los meses y las temporadas climáticas..	44
<b>Cuadro 21.</b> Número de hembras lactantes con estro postparto, en <i>Artibeus lituratus</i> a través de los meses y las temporadas climáticas	45
<b>Cuadro 22.</b> Número de hembras con evidencia de cópula y estro en <i>Chiroderma salvini</i> a través de los meses y las temporadas climáticas	46
<b>Cuadro 23.</b> Número de hembras gestante y juveniles, en <i>Chiroderma salvini</i> a través de los meses y las temporadas climáticas	46
<b>Cuadro 24.</b> Número de Hembras con evidencia de cópula y estro en <i>Dermanura tolteca</i> a través de los meses y las temporadas climáticas.	47
<b>Cuadro 25.</b> Número de hembras gestantes, lactantes y juveniles, en <i>Dermanura tolteca</i> a través de los meses y las temporadas climáticas.	48
<b>Cuadro 26.</b> Número de hembras lactantes con estro postparto, en <i>Dermanura tolteca</i> a través de los meses y las temporadas climáticas	48
<b>Cuadro 27.</b> Número de hembras con evidencia de cópula y estro en <i>Sturnira hondurensis</i> a través de los meses y las temporadas climáticas	49
<b>Cuadro 28.</b> Número de hembras gestantes, lactantes y juveniles, en <i>Sturnira hondurensis</i> a través de los meses y las temporadas climáticas.	50
<b>Cuadro 29.</b> Número de hembras lactantes con estro postparto, en <i>Sturnira hondurensis</i> a través de los meses y las temporadas climáticas.	50
<b>Cuadro 30.</b> Número de hembras con evidencia de cópula y estro en <i>Sturnira parvidens</i> a través de los meses y las temporadas climáticas.	51

<b>Cuadro 31.</b> Número de hembras gestantes, lactantes y juveniles, en <i>Sturnira parvidens</i> a través de los meses y las temporadas climáticas. ....	52
<b>Cuadro 32.</b> Número de hembras lactantes con estro postparto, en <i>Sturnira parvidens</i> a través de los meses y las temporadas climáticas .....	52
<b>Cuadro 33.</b> Promedio de precipitación, temperatura máxima y mínima mensuales en el zona de muestro.....	53
<b>Cuadro 34.</b> Promedio de horas luz natural mensuales en la zona de muestreo.....	54
<b>Cuadro 35.</b> Valores estructurales (dominancia, densidad, frecuencia) absoluta (ABS) y relativa (REL) e índice de Valor Forestal (IVF) en los tres sitios de muestreo.	58

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Ubicación de los tres sitios de muestreo en el área de estudio. ....	19
<b>Figura 2.</b> Etapa de proestro en una hembra de <i>Artibeus lituratus</i> . ....	35
<b>Figura 3.</b> Etapa estro en una hembra de <i>Dermanura tolteca</i> .....	35
<b>Figura 4.</b> Etapa de diestro en una hembra de <i>Chiroderma salvini</i> . ....	36
<b>Figura 5.</b> Células espumosas (CE) presentes en un frotis vaginal de una hembra de <i>Centurio senex</i> en etapa de diestro.....	36
<b>Figura 6.</b> Anestro gestacional en una hembra de <i>Sturnira parvidens</i> .....	37
<b>Figura 7.</b> Etapa de anestro fisiológico en una hembra de <i>Sturnira parvidens</i> .....	37

## RESUMEN

La evaluación reproductiva de los murciélagos es de vital importancia para conocer entre diversos aspectos su salud poblacional, por lo que es necesario utilizar técnicas de apoyo que complementen su caracterización reproductiva. En el presente estudio se evaluó la biología reproductiva de murciélagos frugívoros y su relación con el ambiente en un bosque de pino-encino con actividad antrópica. La caracterización reproductiva de las hembras se realizó de manera externa y citológica; en esta última se creó una propuesta de para la caracterización de cada etapa del ciclo estral, igualmente para la identificación de su patrón reproductivo anual; así también se realizaron correlaciones de las etapas reproductivas con factores climáticos y de vegetación. Las especies más abundantes fueron *Artibeus jamaicensis*, *A. lituratus*, *Chiroderma salvini*, *Dermanura tolteca*, *Sturnira hondurensis* y *S. parvidens*. Se identificaron cuatro etapas del ciclo estral: proestro, estro, diestro y anestro que se dividió en anestro gestacional y fisiológico. El tipo de patrón reproductivo predominante fue poliéstrico estacional bimodal con presencia de estro postparto. Las hembras en estro y lactantes con o sin estro postparto fueron las que presentaron una mayor relación con los factores ambientales, principalmente la precipitación y temperatura media mínima así también con la vegetación.

**Palabras clave:** Chiroptera, reproducción, estro postparto, patrón reproductivo, ciclo estral.

## ABSTRACT

The reproductive assessment of bats has vital importance to acknowledge, among others, diverse aspects of its population's health; this is why it is necessary to use support techniques that complement the reproductive characterization. The present investigation evaluated the reproductive biology of frugivorous bats and their relationship with the environment within a pine-oak forest under anthropic activity. The reproductive characterization of female bats was undertaken utilizing both external and cytological methods; the latter ended up with a proposal for the characterization of each stage of the oestrus cycle, for the identification of their annual reproductive pattern, and also to correlate the reproductive stages with climatic and botanical factors. The most abundant bats species were: *Artibeus jamaicensis*, *A. lituratus*, *Chiroderma salvini*, *Dermanura tolteca*, *Sturnira hondurensis* and *S. parvidens*. Four stages of the oestrus cycle were identified: proestrus, oestrus, dioestrus and anoestrus, this one divided in gestational and physiological anoestrus. The type of predominant reproductive pattern was bimodal seasonal polyestric, with occurrence of postpartum oestrus. Female bats in oestrus and lactating, with or without postpartum oestrus were the ones presenting a greater relationship with the environmental factors, mainly rainfall and average minimum temperature, as well as with the vegetation.

**Key Words:** Chiroptera, reproduction, postpartum oestrus, reproductive pattern, oestrous cycle.

## INTRODUCCIÓN

La biología reproductiva, es la rama de la biología que estudia diversos aspectos reproductivos de un organismo, como el sistema reproductor, los eventos reproductivos y sus mecanismos que los controlan (Rasweiler y Badwaik, 2000). Entre los eventos reproductivos se encuentran la gestación, lactancia, ciclos reproductivos y ciclo estral.

La ciclicidad de la reproducción en murciélagos puede ser de manera continua a través del año como pasa en murciélagos tropicales o bien un periodo reproductor cada año como lo manifiestan los murciélagos de climas templados en el continente europeo (Balmori, 1999). Son diversos los factores que influyen en que la reproducción se manifieste de manera continua asociada a una temporada en específico, o solo una vez al año; entre ellos están el fotoperiodo, la temperatura, humedad, disponibilidad de recursos, entre otros (Heideman, 2000). También factores como el estrés, enfermedades y mala nutrición pueden influir negativamente en su reproducción y producir ausencia de su ciclicidad reproductiva (Senger, 2003).

Acerca de sus patrones reproductivos por lo menos se tienen registro de diez diferentes (Happold y Happold 1990). El conocimiento del tipo de ciclicidad se torna difícil en organismos de vida libre, ya que no es posible realizar un seguimiento diario del mismo. El tipo de ciclicidad reproductiva en murciélagos frugívoros, nombrado también patrón reproductivo, tradicionalmente se estima con la información reproductiva por medio de caracteres externos como lo son la gestación y lactancia a través del año (Fleming, 1971; Wilson, 1979; Ortega y Castro-Arellano, 2001; Duarte y Talamoni, 2009; Sánchez-Moreno *et al.*, 2010; Sánchez-Hernández *et al.*, 2016), como evidencia de una temporada de estro previa, por lo que es necesario para facilitar la labor de identificación del patrón reproductivo anual, identificar la época de estro.

En este tipo de estudios reproductivos las hembras que no presentan características externas de preñez y lactancia, como la presencia palpable del feto o liberación de leche, se caracterizan como inactivas, excluyéndolas de los estudios sobre el conocimiento de sus patrones reproductivos, aun cuando es posible se encuentre en una fase reproductiva no identificable mediante caracteres externos. Mediante la evaluación de los distintos tipos

celulares del epitelio vaginal es posible determinar las etapas del ciclo estral (de Argüero, 2014), para ello, es necesario la implementación de la citología vaginal exfoliativa. Es una técnica práctica y sencilla que sirve para estimar la etapa del ciclo estral en la hembra, debido a que las variaciones de estrógenos producen cambios en la proporción y morfología de las células epiteliales vaginales (Thrall y Olson, 2003; de Argüero, 2014). Esta técnica se implementa en la clínica para la identificación de patologías infecciosas y neoplásicas, determinar el momento fértil de la hembra y poder proceder a la inseminación artificial, identificar si se produjeron copulas, predecir la fecha de parto, detectar celos silenciosos, entre otros (Cowell *et al.*, 2009).

Por otra parte, tradicionalmente en estudios reproductivos de murciélagos la manifestación de la reproducción en hembras juveniles y subadultas no se evalúa, debido a su estatus de organismos inmaduros. Es importante resaltar que, aunque se trate de organismos no adultos es posible que ya hayan atravesado la pubertad y con ello el comienzo de su reproducción periódica (Senger, 2003). Factores como la edad, peso, estado nutricional, enfermedades y estación del año pueden influir en la manifestación de la pubertad (Hyttel *et al.*, 2009). Este es un primer trabajo de reproducción en murciélagos en los que se incluye la evaluación de la etapa estral en juveniles y subadultos.

La presente investigación es un acercamiento al estudio de la reproducción de murciélagos frugívoros en zonas con actividad antrópica, en donde se utiliza además de los estándares tradicionales (gestantes y lactantes) la caracterización de su ciclo estral mediante el uso de técnicas de reproducción asistida como lo es la citología vaginal exfoliativa, en todas las hembras independientemente de su condición reproductiva como su edad. Este es el primer estudio donde se utilizan para la identificación del patrón reproductivo, múltiples parámetros entre ellos la manifestación del estro y estro postparto a través del año, igualmente para la caracterización del ciclo estral se plantea la creación de una propuesta donde se utilicen múltiples parámetros además del tipo celular más abundante; así también se buscó evaluar si existe relación de su reproducción con factores climáticos y de vegetación.

## ***Marco Teórico***

### **Ciclo estral**

El ciclo estral es el periodo de tiempo comprendido entre dos etapas de estro, conocida también como etapa de celo (Guáqueta, 2009; Rippe, 2009), dentro de este periodo de tiempo ocurren en la hembra una serie de procesos fisiológicos de carácter reproductivo. Si la preñez no ocurre, el ciclo continuará y se manifestará nuevamente otro ciclo; pero si existe preñez, no se presentará otro periodo de estro hasta posterior al parto, involución uterina y lactancia (Rippe, 2009). Aspectos como la gestación, lactancia, presencia de la cría, mala nutrición, patologías, estación del año, así como estrés, pueden hacer que el ciclo estral se detenga o se altere (Senger, 2003).

Se divide principalmente en dos fases: la fase folicular y la fase lútea, cada una mediada por una hormona principal. En la fase folicular que consta por las etapas de proestro y estro, el ovario comienza con el reclutamiento y crecimiento de los folículos ováricos, la hormona dominante durante esta fase es el estradiol (E2); mientras en la fase lútea que consta por las etapas de metaestro y diestro, comprende desde la ovulación hasta la regresión del cuerpo lúteo, la hormona dominante durante esta fase es la progesterona (P4), producida por el cuerpo lúteo (Rippe, 2009; Senger, 2003).

El proestro es la etapa previa al estro, es el periodo de transición entre la dominancia de la progesterona al estradiol, la actividad folicular se ve aumentada, igualmente los niveles de estrógenos. El estro es la etapa de receptibilidad sexual de la hembra, en donde se produce la copula, misma que ocurre anterior a la ovulación. El Metaestro es la etapa entre la ovulación y la formación e identificación del cuerpo lúteo como entidad bien determinada (Feldman y Nelson, 2000), periodo de transición entre el estradiol a la dominancia de la progesterona, suele durar un aproximado de 2 a 5 días para que la producción de progesterona se normalice (Senger, 2003), hormona producida por el cuerpo lúteo como entidad bien determinada (Feldman, y Nelson, 2000). El diestro es la etapa de ciclo estral en donde las concentraciones de progesterona son altas, culmina con la luteólisis del cuerpo lúteo. Es en esta etapa donde por acción de la progesterona se prepara el útero para la recepción del embrión, su duración dependerá del tiempo que se mantenga funcional el cuerpo lúteo (Senger, 2003).



El anestro es una etapa del ciclo estral que algunas especies manifiestan de manera natural y estacional dentro de su ciclo estral, o bajo condiciones patológicas. Esta etapa se caracteriza por la ausencia de ciclicidad reproductiva y puede ser causado por diferentes factores como insuficiencias hormonales, factores nutricionales, patológicos, estrés, entre otros; en donde la actividad ovárica se encuentra inactiva y no se encuentran folículos en crecimiento o la presencia de un cuerpo lúteo funcional. En el anestro gestacional la ciclicidad se detiene por las acciones inhibitorias que sufre la hormona liberadora de gonadotrofinas (GnRH) por acción de la progesterona producida por el cuerpo lúteo y la placenta. Este tipo de anestro suele continuar por algún tiempo después del parto, para favorecer la recuperación e involución del útero, periodo denominado puerperio, mecanismo que ayuda a evitar infecciones postparto (Hyttel *et al.*, 2009). El anestro de la lactancia, la succión de leche por parte de la cría puede producir y prolongar el anestro postparto (Senger, 2003). Algunas especies no presentan este periodo de anestro postparto y contrariamente incrementan su potencial reproductivo y manifiestan lo que se conoce como estro postparto; se pueden identificar externamente como hembras que se encuentran gestantes mientras se encuentran amamantando (Rasweiler y Badwaik, 2000).

El anestro estacional es una condición que presentan algunas especies, evita tener crías en épocas del año donde la supervivencia de estas sería difícil. La supervivencia de los embriones en etapas tempranas de desarrollo aun sin implantarse suele ser menor en épocas del año donde la humedad y temperatura son elevadas, debido a que estos factores aumentan la temperatura corporal de la hembra gestante y puede producirle estrés calórico y como resultado la pérdida del embrión, por lo que algunas especies conciben a sus crías en épocas donde la temperatura del ambiente es moderada; las especies estacionales normalmente tienen a sus crías en la temporada con mayor disponibilidad de recursos (Senger, 2003).

### **Ciclicidad anual**

El ciclo estral se nombra acorde a su manifestación anual, puede presentarse solamente una vez al año, patrón conocido como monoéstrico ya sea estacional o no estacional, como el que manifiestan algunos canidos: perro (*Canis lupus familiaris*); lobo mexicano (*Canis lupus*

*bailey*), lobo rojo (*Canis rufus*), lobo de crin (*Chrysocyon brachyurus*) y licaón, *Lycaon pictus*) (AZA, 2012). De manera continua a través de los meses, patrón conocido como poliéstrico continuo, que manifiestan la vaca (*Bos primigenius taurus*), la cerda (*Sus scrofa domestica*) y roedores; o bien los ciclos estrales que se manifiestan en una temporada en específico, patrón conocido como poliéstrico estacional; algunas especies como el caballo (*Equus ferus caballus*) sus ciclos estrales se manifiestan en la temporada del año con más horas luz, contrariamente el ciclo estral de los ovinos se encuentra asociado a las temporadas del año con menos horas luz (Senger, 2003).

Los tipos de ciclo estral anual o patrón reproductivo que se han descrito en los murciélagos son muy diversos. Happold y Happold (1990) identificaron diversos patrones, tanto monoéstricos como poliéstricos con diversas variaciones entre ellos. En los patrones de tipo monoéstrico se encuentra el monoéstrico estacional restringido, las hembras tienen una cría en estrecha relación a una temporada climática específica. El monoéstrico estacional extendido, es similar a excepción que presentan menos sincronía en los nacimientos mientras que en el monoéstrico no estacional presentan nula sincronía. En los patrones de tipo poliéstrico, se encuentran los de tipo poliéstrico estacional bimodal, en este las hembras tienen dos gestaciones durante el año, cada nacimiento está relacionado a una temporada climática específica, las hembras presentan sincronía en los periodos de gestación y lactancia, puede haber o no presencia de estro postparto en el primer nacimiento. Los de tipo poliéstrico bimodal continuo con estro postparto, cada hembra presenta dos gestaciones anuales, que son seguidas por estro postparto, los nacimientos no necesariamente coinciden con las estaciones climáticas. Los de tipo poliéstrico estacional multimodal con estro postparto, las hembras tienen tres o más periodos de gestación al año, con estro postparto en todos los nacimientos a excepción del último nacimiento que es seguido por un periodo de inactividad hasta el próximo año, existe sincronía entre las hembras. En el poliéstrico multimodal continuo con estro postparto las hembras tienen tres o más periodos de gestación al año con estro postparto posterior a cada nacimiento, existe sincronía entre las hembras y los nacimientos no están asociados a una estación. En el poliéstrico multimodal continuo sin estro postparto las hembras también presentan tres preñeces o más por año, los nacimientos no están limitados a una temporada en particular, no hay periodo extendido de inactividad reproductiva. En el poliéstrico no estacional las hembras tienen dos periodos de gestación o más durante el año,

no presentan sincronía reproductiva y las crías no nacen en una temporada climática en específico.

### **Características del epitelio vaginal**

El epitelio vaginal está compuesto principalmente por un epitelio estratificado plano no queratinizado (de Agüero, 2014), las células que lo conforman manifiestan diversas etapas de la muerte celular. Las células más saludables son de forma circular, conforme avanza el proceso de muerte celular su citoplasma se va tornando de mayor tamaño y de bordes más irregulares, igualmente el núcleo que se va tornando de menor tamaño, picnótico hasta desaparecer por completo (Feldman y Nelson, 2000).

Las células profundas o de reserva, así como las basales, son como su nombre lo indica, las más profundas del epitelio vaginal, su presencia en los frotis es poco frecuente y suelen visualizarse en casos de atrofia (de Agüero, 2014). Las células parabasales son de las células más sanas del epitelio, son las células numerosas más pequeñas encontradas en los frotis, su núcleo es grande y contienen poca cantidad de citoplasma el cual es de forma circular (Feldman y Nelson, 2000). Las células intermedias pueden presentar diversos tamaños, las más chicas son del doble de tamaño que las parabasales mientras que las mayores son tan grandes como las superficiales, si bien sus núcleos son de apariencia sana, pero de menor tamaño que el de las parabasales, su citoplasma refleja el proceso de muerte celular, tornándose de mayor tamaño y de bordes poligonales. Las células intermedias que presentan características citoplasmáticas similares a las superficiales se les conoce como células superficiales intermedias, su morfología proporciona evidencia de estrógenos circulantes en sangre (Feldman, y Nelson *op. cit.*). Las células superficiales son las más cercanas a la luz del epitelio y las de mayor tamaño, presentan citoplasma amplio y de bordes angulosos; se dividen en superficiales nucleadas, estas presentan un núcleo picnótico y las células superficiales anucleadas conocidas también como escamas anucleares, queratinizadas, o cornificadas, no presentan núcleo o solo la estela de mismo, son el proceso final de la muerte celular de las células del epitelio vaginal que comenzó con células parabasales (de Agüero, 2014; Feldman y Nelson, *op. cit.*).

## **Identificación de la etapa del ciclo estral**

En el frotis vaginal se pueden encontrar tanto células del epitelio vaginal, como del cervical, así como células de otro tipo como endometriales, eritrocitos, neutrófilos, leucocitos, espermatozoides entre otras. La identificación de la etapa del ciclo estral se realiza mediante la evaluación cuantitativa y cualitativa de las células vaginales. En caninos, felinos y roedores domésticos cuyas características citológicas vaginales han sido ampliamente estudiadas y han servido como modelos biológicos para evaluar el ciclo estral, se han descrito diversos cambios celulares para cada etapa.

En la perra (*Canis lupus familiaris*) se identifican cuatro etapas: proestro, estro, diestro y anestro. Durante el proestro los estrógenos tienen efectos sobre la pared vaginal, que causan la multiplicación de las capas celulares, misma que se engrosa, como mecanismo para proteger y evitar daños durante la cópula; las capas celulares que se encuentran cerca del lumen vaginal se ven más lejos del aporte sanguíneo por lo que causa la muerte de gran número de ellas (Feldman y Nelson, 2000). El proestro se divide en tres etapas: temprano, medio y tardío. Durante el proestro temprano, cuando las concentraciones son bajas pero ascendentes, se encuentran predominantes las células intermedias y parabasales, se encuentran presentes neutrófilos y bacterias en el frotis. En el proestro medio y las concentraciones de estradiol son mayores que en el proestro temprano, se observa una hiperplasia de las células epiteliales vaginales. En el proestro tardío las células superficiales cornificadas son las predominantes (Kustritz, 2005). En la etapa de estro, las células superficiales nucleadas y anucleadas son las abundantes, en ocasiones llegan a representar del 80 al 100 % de las células presentes en el frotis. Durante la etapa de diestro las células intermedias y parabasales incrementan en número mientras que las superficiales nucleadas y anucleadas disminuyen. Se observan neutrófilos en cantidades variables, así como células del “metaestro” llamadas así a las células parabasales e intermedias que presentan un neutrófilo dentro de su citoplasma y células espumosas, que son células que presentan vacuolas dentro de su citoplasma. En la etapa de anestro las células parabasales e intermedias son las más numerosas (Cowell *et al.*, 2009).

En la gata (*Felis silvestris catus*) se describen 5 etapas: proestro, estro, interestro, diestro y anestro. El proestro se caracteriza por el predominio de las células superficiales y la baja presencia de parabasales, no se encuentran eritrocitos ni neutrófilos. En el estro las células superficiales son las más abundantes (40-60 %), seguidas de las intermedias (40-10 %) y por último las parabasales (<10%). Durante el interestro las células más abundantes son las superficiales nucleadas e intermedias igualmente en el diestro. Durante el anestro las células más representativas son las células intermedias (40-70 %) superficiales nucleadas (30-40 %) y parabasales (<10%) (Kustritz, 2005, 2012).

En la rata (*Rattus norvegicus*) se identifican cuatro etapas: proestro, estro, metaestro y diestro. Durante la etapa de proestro las células predominantes son las intermedias de forma circular. En el estro las más abundantes son las superficiales anucleadas o queratinizadas de bordes irregulares, en el metaestro se encuentra una combinación de células queratinizadas y leucocitos, en la etapa de diestro se encuentran pocas células, solamente células de tipo queratinizadas y gran cantidad de infiltración de leucocitos (McLean *et al.*, 2012).

En murciélagos se han registrado diferencias en el grado de queratinización, algunos ejemplos son *Pteropus* spp, cuyo epitelio vaginal no refleja de manera directa los efectos de estrógenos, ya que siempre se encuentra cornificado aun en la gestación (Martin y Bernard, 2000). Caso contrario es *Corynorhinus rafinesquii* cuyo epitelio muestra poca queratinización (Pearson, 1952), mientras que en *Rinolophus capensis* los cambios en la cornificación parece no estar relacionados con la actividad ovárica (Bernard, 1985). En murciélagos de la familia Phyllostomidae las características celulares parecen presentar relación con la actividad estrogénica, y se han podido identificar diversas etapas de su ciclo estral (de Bonilla y Romero 1988; Elizalde-Arellano *et al.*, 2009; Vela-Vargas *et al.*, 2016; Castillo-Navarro *et al.*, 2017). Aun con las variaciones sobre la queratinización del epitelio vaginal en algunas especies, la citología vaginal exfoliativa es considerada una herramienta útil para evaluar el ciclo estral en murciélagos, particularmente las especies no hibernantes (Racey, 1988).

## Reproducción en murciélagos

Existen aproximadamente 1411 especies de murciélagos en el mundo (ASM Mammal Diversity Database). Considerados segundos después de los roedores en número de especies, se les puede encontrar en diversidad de hábitats, ambientes y en casi todos los continentes a excepción de la Antártida. No es de sorprender que sean unos organismos con gran adaptabilidad y diversidad en sus características reproductivas (Rasweiler y Badwaik, 2000) entre las distintas familias y especies, se les considera como las que manifiestan la mayor diversidad de las adaptaciones reproductivas entre los mamíferos (Balmori, 1999). La anatomía reproductiva de las hembras presenta diversas variaciones entre familias y especies, principalmente en la morfología uterina, que puede ser del tipo doble en algunos miembros de la familia Pteropodidae y Noctilionidae (Hood, 1989); largo bicorne en Emballonuridae (Matthews, 1941), corto bicorne en Mormopidae (Hood y Smith, 1983); simple en Phyllostomidae (Rasweiler, 1974) entre otros. Algunas especies con útero simple como *Carollia perspicillata* y *Glossophaga soricina* presentan un verdadero proceso menstrual similar al humano (de Bonilla y Romero, 1988a); otros mecanismos reproductivos descritos en murciélagos son la ovulación retardada (Pearson *et al.*, 1952), ovulación inducida tras la cópula (Balmori, 1999), gestación retardada (Mutete, 1967; Fleming 1971a; Bleier, 1975), almacenamiento prolongado de espermatozoides en el tracto femenino (Krishna y Dominic, 1978; Mōri, y Uchida, 1980), y estro postparto (Fleming *et al.*, 1972; Gannon y Willing, 1992; de Bonilla y Romero, 1988b).

## ANTECEDENTES

### Ciclo estral

El ciclo estral en quirópteros se ha descrito con variaciones de sus etapas, por ejemplo, en varias especies de murciélagos del neotrópico como *Artibeus lituratus*, *A. planirostris*, *Carollia castanea*, *C. perspicillata*, *Dermanura phaeotis* y *Glossophaga soricina* se describieron cuatro etapas: proestro, estro, metaestro y anestro (Vela-Vargas *et al.*, 2016); en *Dhipylla ecaudata* las fases descritas fueron proestro, estro, metaestro y diestro (Elizalde-Arellano *et al.*, 2009). Perez-Pabón (2007) identificó las etapas de proestro, estro y anestro en especies como *A. jamaicensis*, *A. lituratus*, *C. perspicillata*, *D. phaeotis*, *Glossophaga soricina*, *Sturnira ludovici*, *Vampyressa pusilla*; por su parte Castillo-Navarro *et al.* (2017) para *A. jamaicensis* y *A. lituratus* describieron cuatro etapas, el proestro, estro, metaestro y diestro. En el caso de *C. perspicillata* se describen cuatro etapas: proestro, estro, postestro o metaestro y diestro (de Bonilla y Romero, 1988b).

Algunos murciélagos, específicamente *C. perspicillata* y *G. soricina* poseen características anatómicas reproductivas similares a las humanas: como un útero simple, ovulación espontánea, una implantación embrionaria invasiva y una placentación del tipo hemocorial (discoidal) (Rasweiler y de Bonilla, 1992; Rasweiler y Badwaik, 2000) además estas dos especies presentan menstruación verdadera la cual sincronizan con la ovulación (de Bonilla y Romero, 1988a) estas características han convertido principalmente a *C. perspicillata* en un modelo biológico para estudios reproductivos y embrionarios (Cretekos *et al.*, 2005). Rasweiler y de Bonilla (1992), encontraron que las hembras preovulatorias de *C. perspicillata* presentaron un verdadero proceso menstrual con evidencia de secciones necróticas y desprendimientos de tejido y sangrado, el endometrio no presentó arteriolas espirales como en el humano, pero si presencia de granulocitos parecidos a los encontrados en otras especies que menstrúan como los son los primates catarrinos; mencionan además, que la menstruación posiblemente les provea de un mecanismo para eliminar de manera rápida el endometrio, en caso de no presentarse gestación o pérdida repentina del embrión y reestablecer de manera más rápida su reproducción.

Son pocos los trabajos en murciélagos que describen las características celulares de las etapas del ciclo estral, los cuales se ha realizado en especies de la familia Phyllostomidae, por ejemplo: en *Carollia perspicillata* la fase de proestro se caracterizó por presentar células nucleadas con escasa presencia de leucocitos, el estro tuvo marcada presencia de células de gran tamaño, con bordes rugosos y núcleos vacuolados o ausentes y en algunos frotis se observaron espermatozoides. En la fase de postestro/metaestro fue definida por la presencia de células naviculares con presencia de algunos neutrófilos, la etapa de diestro se observaron mayor cantidad de células pequeñas con un abundante número de leucocitos (de Bonilla y Romero, 1988b). En *Diphylla ecaudata* la etapa de proestro se encontraron células intermedias y superficiales nucleadas y anucleadas en pequeñas cantidades y en pequeños grupos. La etapa de estro fue caracterizada por una mayor presencia de superficiales nucleadas y anucleadas y cantidades variables de espermatozoides. La fase de metaestro presentó numerosas células intermedias aisladas o en grupos mayores a 20 células, y presencia de células basales y leucocitos con poca cantidad de superficiales. En el diestro predominaron las intermedias y superficiales nucleadas y en menor cantidad células basales y leucocitos (Elizalde-Arellano *et al.*, 2008). En diversas especies de murciélagos del neotrópico como *Artibeus lituratus*, *A. planirostris*, *C. castanea*, *C. perspicillata*, *Dermanura phaeotis* y *Glossophaga soricina* la etapa del ciclo estral se identificó conforme al tipo celular más abundante, en el proestro fueron las superficiales nucleadas, en el estro las superficiales anucleadas, en el metaestro las intermedias y en el anestro las parabasales (Vela-Vargas *et al.*, 2016). En el caso de *A. jamaicensis* y *A. lituratus*, en la fase de proestro no observó una dominancia por un tipo celular, más las intermedias y las superficiales fueron los tipos celulares más abundantes. En la fase de estro las células superficiales nucleadas y anucleadas fueron más abundantes con una variable proporción de leucocitos polimorfonucleares. La fase de metaestro estuvo marcada por la presencia de células parabasales, intermedias y superficiales con dominancia de células cornificadas y polimorfonucleares. En la fase de diestro, observaron un incremento de las células parabasales y baja presencia de superficiales (Castillo-Navarro *et al.*, 2017).

Sin embargo, a pesar de ser pocos los trabajos y especies en las que se describe el ciclo estral con características celulares, estas no coinciden entre los diferentes trabajos (Cuadro 1).



**Cuadro 1.** Etapas y tipos celulares más representativos en el ciclo estral de diversas especies de murciélagos.

<b>Autores/Etapa</b>	<b>Proestro</b>	<b>Estro</b>	<b>Metaestro</b>	<b>Diestro</b>	<b>Anestro</b>
de Bonilla y Romero, 1988b	Cel. Nucleadas y leucocitos escasos o ausentes	Cel. grandes, de bordes rugosos, o anucleadas espermatozoides	Cel. Naviculares y leucocitos	Cel. muy pequeñas, muchos leucocitos	-
Elizalde-Arellano <i>et al.</i> , 2008	Intermedias y superficiales	Superficiales y espermatozoides	Todos los tipos celulares.	Intermedias y superficiales	-
Vela-Vargas <i>et al.</i> , 2016	Superficiales nucleadas	Superficiales anucleadas	Intermedias	-	Parabasaes
Castillo-Navarro <i>et al.</i> , 2017	Intermedias y superficiales nucleadas	Superficiales nucleadas y anucleadas, leucocitos	Tres tipos celulares similares, ligera dominancia de células cornificadas, leucocitos	Parabasaes y Superficiales.	-

Por otro lado, la citología vaginal se usó para detectar la presencia de estro postparto en *C. perspicillata* (De Bonilla y Romero, 1988b), en los frotis de hembras recién paridas o lactantes. El estro postparto también se ha registrado en *A. jamaicensis* (Fleming *et al.*, 1972) *A. lituratus* y *S. parvidens* (Taddei, 1976) mediante caracteres externos, este se identifica mediante la captura de una hembra en condición de gestante y también con características externas de las hembras lactantes.

Así mismo Vela-Vargas *et al.* (2016) señalan que caracterizar reproductivamente a las hembras solamente mediante evaluación de los caracteres externos se pueden catalogar erróneamente a hembras que se encuentren en alguna etapa reproductiva del ciclo estral. Encontraron que de las 309 hembras caracterizadas externamente como inactivas el 95% se encontraba en estro, y solamente el 5% se encontraban en anestro o verdaderamente inactivas. En otro trabajo con *Natalus tumidirostris* el 58% de las hembras catalogadas como inactivas

se encontraba en el proestro, el 35% en metaestro y solamente el 7% se encontraban en anestro fisiológico (Rueda-Ardila y Pérez-Torres, 2016).

El patrón reproductivo de la mayoría de las especies de murciélagos se ha asignado a través de evidencias de preñez y lactancia, en algunos casos se identifican más de uno para una misma especie. Los patrones reproductivos que se han escrito en murciélagos frugívoros principalmente son: poliéstrico estacional bimodal con estro postparto en *Atibeus jamaicensis* (Fleming, *et al.*, 1972), *A. lituratus*, *Sturnira parvidens* (Taddei, 1976) y *Carollia perspicillata* (De Bonilla y Romero 1988a); poliéstrico estacional bimodal sin registro de estro postparto en *A. lituratus* (Ramírez-Pulido y Armella, 1993), *A. jamaicensis*, *A. glaucus*, *A. obscurus*, *C. perspicillata*, *S. parvidens*, *Uroderma bilobatum*, *Vampyressa pusilla* (Patiño-Rico, 2007), *Dermanura phaeotis* (León-Martínez, 2004), *D. watsoni*, *Carollia castanea*, *Chiroderma trinitatum*, y *Vampyrops helleri* (Fleming *et al.*, 1972); poliéstrico bimodal en *Centurio senex* (Santos-Moreno *et al.*, 2010); poliéstrico continuo y poliéstrico continuo con estro postparto en *S. parvidens* (Sánchez-Hernández *et al.*, 1986, Godoy *et al.*, 2014); poliéstrico no estacional para *A. lituratus* (Patiño-Rico, 2007); monoéstrico estacional en *A. amplus* y *S. parvidens* (Ruiz-Ramoni *et al.*, 2016).

En murciélagos frugívoros de la familia Phyllostomidae el estro postparto se ha identificado principalmente mediante evaluación de caracteres externos en *A. jamaicensis* (Fleming *et al.*, 1972) *A. lituratus* (Tamsitt y Valdivieso, 1963); *C. perspicillata* (Willing, 1985); *Chiroderma doriae* (Taddei, 1976); *Stenoderma rufum* (Gannon y Willing, 1992); *S. liliium* (Taddei, 1976) *U. bilobatum* (Fleming *et al.*, 1972) *Platyrrhinus lineatus* (Willing, 1985). En *C. perspicillata* se utilizó la citología vaginal exfoliativa para identificar el estro postparto en una colonia en cautiverio (de Bonilla y Romero, 1988b).

## Asociación de la reproducción con factores ambientales

Debido al alto costo energético que implica para la hembra la gestación y la lactancia, diversas especies han sincronizado estos periodos a la estación de lluvias (Heideman, 2000). León-Martínez (2004) describe los patrones reproductivos de *Dermanura phaeotis* y *Artibeus intermedius* en los petenes del noroeste de la Península de Yucatán; el patrón reproductivo de *D. phaeotis* fue poliéstrico estacional bimodal, con una mayor abundancia de hembras reproductivas en la estación lluviosa, contrario *A. intermedius* presentó una mayor cantidad de hembras gestantes y lactantes durante la estación seca, con un patrón reproductivo poliéstrico estacional. En un estudio realizado por Ruiz-Ramoni *et al.* (2016) en Venezuela, *A. amplus* presentó el patrón monoéstrico estacional, en estrecha sincronización al patrón de lluvias unimodal. Otras especies con reportes de sincronización de su reproducción con las temporadas de mayor precipitación son: *A. jamaicensis*, *Carollia perpicillata* (Willing, 1985), *A. glaucus*, *A. obscurus*, *Sturnira parvidens*, *Uroderma bilobatum* y *Vampyressa pusilla* (Patiño-Rico, 2007). En su estudio Patiño-Rico (2007), describe a *A. lituratus* con el patrón reproductivo de poliéstrico no estacional, con periodos de lactancia en la época de lluvias y presencia de juveniles durante todo el año. La asociación de la reproducción de los murciélagos principalmente la lactancia durante las épocas de lluvias está relacionada también con la alta disponibilidad de frutos (Dinerstein, 1986; Vela-Vargas, 2013), en su estudio León-Martínez (2004), encontró una mayor presencia de hembras reproductivas durante la estación lluviosa, comenta que durante la época de lluvias en la región algunas especies arbóreas como chicozapote (*Manilkara sapota*) se encontraban fructificando.

El fotoperiodo (horas luz) es un mecanismo regulador muy conocido en muchos mamíferos. Está asociado directamente a la reproducción de organismos de zonas templadas también para algunos mamíferos en los subtrópicos y latitudes más altas en los trópicos. Este mecanismo esta mediado por la glándula pineal. Esta glándula secreta grandes cantidades de melatonina, hormona que proporciona una señal fisiológica para la noche y su duración (Bartness *et al.*, 1993). En los mamíferos reproductores fotosensibles, la melatonina actúa de manera directa o indirecta en la liberación de GnRH. Este mecanismo es poco conocido en murciélagos, en un estudio realizado por Beasley y Zucker (1984) para estudiar la influencia del fotoperiodo sobre su reproducción, capturaron diversos ejemplares machos de *Antrozous*

*pallidus* y los sometieron a periodos de luz largos y cortos (14 y 10 horas, respectivamente). En periodos de luz cortos se anticiparon los eventos reproductivos un mes antes que en los murciélagos con fotoperiodo largo.

La temperatura juega también un rol muy importante en la reproducción de los murciélagos. Mecanismos como la ovulación o el apareamiento suelen presentarse durante la temporada de mayor temperatura, mientras que ésta disminuye en la temporada fría, también en bajas temperaturas en algunas especies el desarrollo embrionario puede ralentizarse o detenerse, mecanismo conocido como gestación retardada (Heideman, 2000). Racey (1973) encontró que las hembras gestantes de *Pipistrellus pipistrellus* en bajas temperaturas aumentaba el periodo de gestación hasta 14 días, mientras que bajo temperaturas altas (30 y 35 °C) el periodo de gestación disminuía. Por su parte, Rasweiler y Badwaik (1997), en su estudio, durante su primer año de cautividad, las hembras de *Carollia perspicillata* manifestaron un rango de gestación de entre 105 a 178 días, con una media de  $145 \pm 19$  días, mencionan también que el estrés más que la edad, pueden desencadenar la gestación retardada, situaciones como falta de alimento entre otras, las hembras pueden utilizar esta habilidad adaptativa para evitar la pérdida de la cría. Otras especies con reportes de gestación retardada son *Eidolon helvum* que presenta 3 meses de diapausa, para asegurar que lo nacimientos se produzcan en la época de lluvias (Mutete, 1967); se reportó que *Miniopterus schreibersii*, presentó una diapausa de 2 a 3 meses, mientras que *Miniopterus australis* presentó una de 5 meses (Richardson, 1977); en *Macrotus californicus* la implantación ocurre en octubre en noviembre y el parto en junio (Bleier, 1975); en *Artibeus jamaicensis*, los embriones concebidos durante julio y agosto, entran en un periodo de diapausa, las crías nacen en marzo o abril, con un periodo de gestación aproximado de 7 meses; tres meses más que el periodo de gestación normal (Fleming, 1971).

## **HIPÓTESIS**

El ciclo estral así como el patrón reproductivo anual en hembras de murciélagos frugívoros, está asociado a la estacionalidad climática.

La abundancia de hembras preñadas y lactantes es mayor en el sitio de mayor riqueza de especies de árboles frutales, independiente de la complejidad estructural o grado de perturbación antrópica en el área de estudio.

## **OBJETIVOS**

### **General**

Describir la biología reproductiva de murciélagos frugívoros y su relación con el ambiente, en un bosque de pino-encino con actividad antrópica del occidente de México.

### **Particulares**

- 1.- Caracterizar el ciclo estral de murciélagos frugívoros en un bosque de pino-encino con actividad antrópica del occidente de México.
- 2.- Identificar las etapas del ciclo estral presentes, por condición reproductiva y etapa de crecimiento.
- 3.- Identificar el patrón reproductivo de murciélagos frugívoros en un bosque de pino-encino con actividad antrópica del occidente de México.
- 4.- Relacionar el ciclo estral con la variación en la temperatura, precipitación y horas luz a través de las temporadas climáticas.
- 5.- Relacionar la abundancia de hembras preñadas y lactantes con la composición y estructura de la vegetación.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### Área de estudio

El trabajo se realizó en el municipio de Talpa de Allende, ubicado en la parte occidental de Jalisco, el cual forma parte del Eje Volcánico Transversal y la Sierra Madre del Sur, este se localiza entre las coordenadas 20°05'00" a 20°30'55" de latitud norte y -104°42'30" a -105°13'25" longitud oeste (INEGI, 2017) (Figura 1). Presenta altitudes que van de los 1,160 a los 1,800 m (Vázquez-García *et al.*, 2000). El clima se clasifica como húmedo en invierno y otoño, en primavera seco semicálido sin estación invernal definida, y en verano cálido con lluvias intensas (A)Ca(W<sub>1</sub>) (i'). La temperatura media anual es de 21.3°C, la máxima es de 38.5°C, y la mínima es de -2.5°C (INEGI, 2017). La precipitación media anual es de 1029.7 mm, mayor durante el verano, que abarca de junio a septiembre. Los tipos de vegetación predominantes son: selva baja caducifolia, bosque de pino, bosque de encino, bosque de pino-encino y bosque mesófilo de montaña (INEGI, 1974; 1975), donde se encuentra un bosque maduro de arce (*Acer skutchii*) con algunos géneros como *Podocarpus*, *Abies*, *Carpinus*, *Juglans*, *Alnus*, *Magnolia*, *Matudaea*, *Tilia*, *Ostrya* y *Cyathea* (Vázquez-García *et al.*, 2000). En el área de estudio también encontramos zonas modificadas utilizadas principalmente para la agricultura y ganadería.

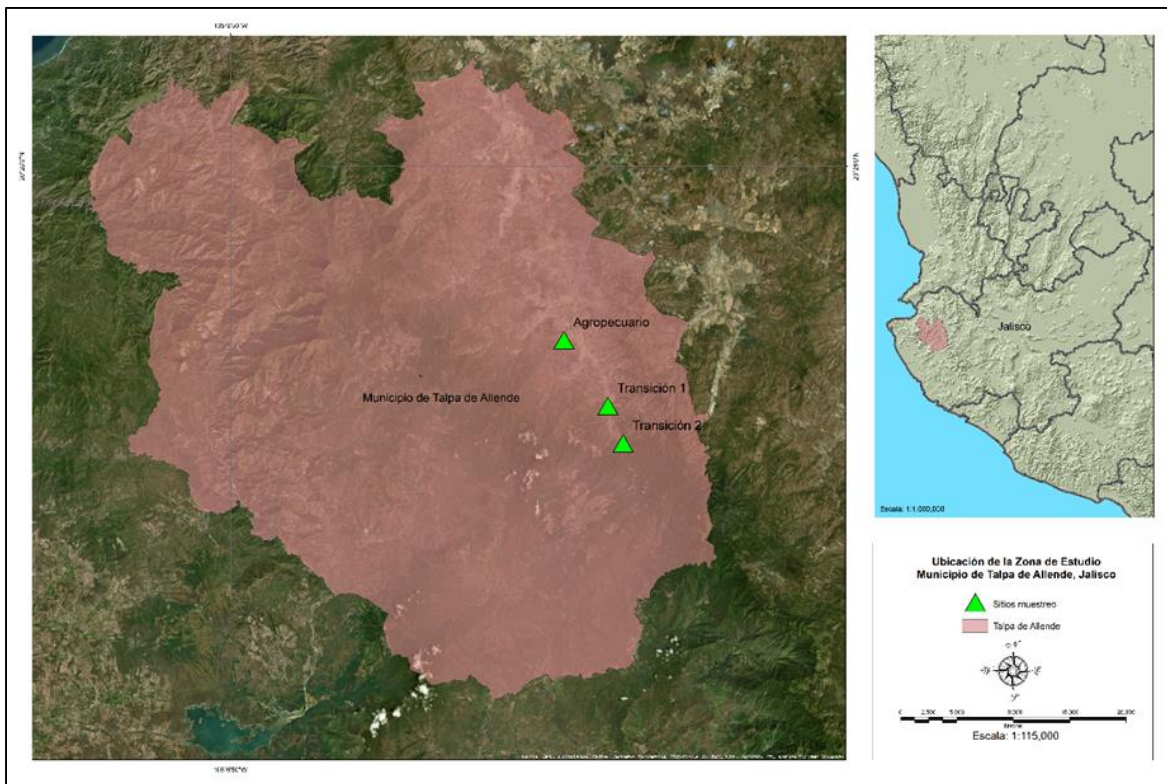
El trabajo de campo se llevó a cabo en tres sitios con diferente grado de actividad antrópica (Figura 1).

Sitio 1. Agropecuario. Se encuentra ubicado a 6.10 km al norte de la población de Talpa de Allende, entre las coordenadas geográficas: 20°32'75"N y -104°83'32"O, a una altitud de 1,197 m. El principal tipo de vegetación es bosque de pino y manchones de vegetación secundaria. Presenta áreas destinadas a la producción agrícola de maíz (*Zea mays*) y ganadería extensiva, con presencia de ganado bovino en la zona, pastizal inducido y un huerto de guayaba (*Psidium guajava*).

Sitio 2. Transición 1 (agropecuario-bosque de pino). Ubicado a 11.38 km al noroeste de la población de Talpa de Allende, entre las coordenadas geográficas: 20°27'84"N y -104°79'35"O, a una altitud de 1224 m. Es un área de recreación conocida localmente como

“El Sinaí”, cuenta con varias fuentes artificiales de agua, así como un río natural permanente que fluye aledaño al sitio. El principal tipo de vegetación es transición entre bosque de galería y vegetación secundaria, cuenta con varias especies de árboles frutales introducidas como plátano (*Musa paradisiaca*), guayaba (*Psidium guajava*), café (*Coffea arabica*), mora (*Morus nigra*), lima (*Citrus aurantifolia*), entre otras.

Sitio 3. Transición 2 (agropecuario-bosque de pino). Ubicado a 15.76 km al noroeste de la población de Talpa de Allende, entre las coordenadas: 20°24'56''N y -104°78'06''O, a una altitud de 1346 m. El principal tipo de vegetación es transición de bosque de pino con bosque de galería, además de estar presente un huerto familiar destinado a la producción local de guayaba (*Psidium guajava*) y otros árboles frutales introducidos como arrayán (*Psidium sartorianum*), zapote blanco (*Casimiroa edulis*), pomarosa (*Syzygium jambos*) entre otras.



**Figura 1.** Ubicación del municipio de Talpa de Allende y localización de los tres sitios de muestreo en el área de estudio.



## **Captura de murciélagos**

Se realizaron muestreos mensuales de noviembre 2017 a diciembre 2018. Los muestreos consistieron en tres noches consecutivas, una noche por sitio por mes, evitando los periodos de mayor intensidad lunar. En cada sitio se colocaron 10 redes de niebla de 12 x 3 m, se arreglaron en dos líneas de 5 redes en cada sitio, tratando de cubrir la mayor área continua. Se ubicaron cerca de zonas de forrajeo o paso. Se activaron a partir del ocaso y durante cinco horas continuas, las redes se revisaron cada 30 minutos. Los murciélagos se retiraron de las redes utilizando guantes de carnaza y de nitrilo o látex, se colocaron en bolsas de manta individuales para su posterior evaluación. La información registrada se tomó con base a la metodología previamente descrita para el estudio de murciélagos (Sánchez-Hernández *et al.*, 2016; Zalapa *et al.*, 2016). A los murciélagos capturados se les tomaron los datos convencionales: medida de antebrazo en milímetros (mm), peso en gramos (g), sexo mediante evaluación de los caracteres sexuales externos y edad juvenil (epífisis no osificada), subadulto (epífisis parcialmente osificadas) y adulto (epífisis osificadas). Se determinaron a nivel especie, basándose en literatura especializada (Hall, 1981; Reid, 2009; Álvarez *et al.*, 1994; Medellín *et al.*, 2008).

Algunos ejemplares fueron colectados y depositados en la colección de vertebrados del Centro de estudios en Zoología (CEZUG) de la Universidad de Guadalajara, para la confirmación de especies.

## **Caracterización reproductiva y estado reproductivo**

Posteriormente a la toma de datos convencionales, se caracterizó el estado reproductivo de las hembras mediante dos métodos: caracterización reproductiva externa y caracterización citológica.

### **Caracterización reproductiva externa**

Con la caracterización externa las hembras fueron consideradas como: a) preñadas, si mediante palpación abdominal era detectable la presencia del feto; b) lactantes, si presentaron alopecia alrededor de los pezones y liberación de leche mediante presión suave y c) inactivas, si no presentaron signos externos de preñez ni lactancia (Racey, 1988).

## **Caracterización reproductiva citológica**

### **Toma de citologías**

Una vez tomados los datos convencionales y la determinación taxonómica, se tomaron muestras de exudado vaginal a todas las hembras capturadas (independiente de su edad y estado reproductivo asignado por caracteres externos). Para ello se obtuvieron las muestras del exudado vaginal mediante la técnica de citología vaginal descrita por Vela-Vargas *et al.* (2016), con una micropipeta de 0.5 a 10  $\mu$ l, se tomaron de 1.5 a 2  $\mu$ l de agua bidestilada para murciélagos de tamaño medio a grande, y 1 a 1.5  $\mu$ l en murciélagos pequeños; con ayuda de la micropipeta se depositó el agua bidestilada dentro de la vagina evitando dañar al animal. Después de 5 a 10 segundos se aspiró la suspensión con las células vaginales con la misma micropipeta (se cuidó de cambiar la puntilla por individuo). Para elaborar los frotis respectivos se utilizaron la suspensión con las células vaginales obtenidas; se extendieron en un portaobjetos debidamente rotulado con el número de identificación de campo de cada individuo capturado. El frotis se dejó secar a temperatura ambiente dentro de una caja de madera para evitar la humedad y contaminación exterior. Posteriormente a su secado la muestra se fijó con alcohol etílico al 96% y nuevamente se dejaron secar para su posterior tinción y evaluación microscópica.

### **Estructura de la vegetación**

Para evaluar la composición y estructura de la vegetación, en cada sitio de muestreo se delimitaron cuatro cuadrantes de 250 m<sup>2</sup> en cada uno de los sitios de muestreo, paralelos a las líneas de redes. En cada cuadrante o parcela se cuantificaron las especies arbóreas que tenían más de 5 cm de diámetro, se les midió el diámetro a la altura del pecho (DAP) y la altura total en metros (m), a partir de estos datos se obtuvieron los parámetros ecológicos de densidad, densidad relativa, frecuencia, frecuencia relativa, cobertura, y cobertura relativa. Se calcularon los valores relativos y el valor de importancia ecológica de las especies (Zarco-Espinoza *et al.*, 2010).

Dentro de cada parcela se tomaron muestras botánicas de aquellos individuos que no fueron identificados en campo para su posterior determinación taxonómica. Las muestras fueron herborizadas de acuerdo a la metodología de Lot y Chiang (1986). Los ejemplares botánicos fueron determinados por especialistas y depositados en el Herbario Luz Ma. Villareal (IBUG) de la Universidad de Guadalajara.

## **Análisis de laboratorio**

### **Lectura de laminillas**

Para evaluar las proporciones y características celulares, las laminillas con los frotis vaginales previamente rotuladas y dispuestas en cajas de portaobjetos fueron transportadas al Laboratorio de Reproducción Animal Aplicada (LABREPA) del CUCBA donde se tiñeron y se evaluó el patrón celular. Para su tinción se utilizó una tinción policromática de tipo Romanowsky (HEMOCROM-FIX<sup>®</sup>) con características similares a la tinción de Diff Quick<sup>®</sup> compuesta por una solución fijadora anhídrida (solución N°1) una solución colorante, a base de Eosina amarillenta ajustada a 6.4 de pH (solución N°2) y una solución amortiguadora, a base de azul de metileno, azules y giemsa ajustada a 6.4 de pH (solución N°3). El portaobjetos se sumergió de 10 a 15 segundos en cada una de las soluciones (N°1, N°2 y N°3), con cuidado de escurrir el excedente entre cambio de tinción. Posteriormente fueron enjuagados con agua bidestilada y se dejaron secar al aire. Los frotis fueron evaluados mediante microscopia óptica de campo claro con el objetivo de 10x y 40x. Con ayuda de un contador manual de células sanguíneas se contaron un mínimo de 100 células epiteliales en 5 campos del frotis con el objetivo de 40x. Se tomaron fotografías con una cámara réflex, marca Nikon D3400<sup>®</sup>.

## **Análisis de Datos**

### **Esfuerzo de muestreo**

Para obtener el esfuerzo de muestreo se multiplicó el área total de cada red ( $m^2$ ) por el número de redes utilizadas ( $r$ ) por las horas de trabajo ( $h$ ), para obtener una unidad de  $m^2rh$  por noche, para así sumar las noches correspondientes para cada mes, sitio de trabajo y/o temporada climática (Chávez y Ceballos 2001). Se aplicaron estadísticas básicas no paramétricas (Kruskal Wallis) y un análisis Post Hoc (U de Mann-Whitney) con un intervalo de confianza del 95 y 90%, 0.05 y 0.10 respectivamente. Se utilizó el paquete estadístico Past<sup>®</sup> v1.89.

### **Parámetros reproductivos**

Para conocer si las abundancias de las hembras por condición reproductiva (inactiva, gestante y lactante) eran diferentes entre las estaciones climáticas, se usó la prueba de Kruskal Wallis y un análisis Post Hoc (U de Mann-Whitney) con un intervalo de confianza del 95 y 90%, 0.05 y 0.10 respectivamente. Se utilizó el paquete estadístico Past<sup>®</sup> v1.89.

A partir de los frotis vaginales se identificó la etapa del ciclo estral (proestro, estro, diestro y anestro), para ello se consideraron 6 aspectos: 1) el tipo celular predominante con significancia estadística (Vela-Vargas *et al.*, 2016); 2) segundo tipo celular más abundante; 3) características morfológicas principales de los tipos celulares más abundantes; 4) presencia de otros tipos celulares, principalmente espermatozoides, neutrófilos, bacterias, entre otras, se consideró el porcentaje del frotis con estos elementos; 5) organización de las células epiteliales vaginales; y 6) características del fondo (Feldman y Nelson, 2000; Lacruz y Fariña, 2003; Kustritz, 2005, 2012; Elizalde-Arellano *et al.*, 2008; Cowell *et al.*, 2009; Clemente *et al.*, 2013; De Argüero, 2014; Silva *et al.*, 2017).

Para determinar el tipo celular más representativo de cada etapa del ciclo estral se aplicaron estadísticas básicas no paramétricas (Kruskal Wallis) y un análisis Post Hoc (U de Mann-Whitney), con un intervalo de confianza del 95 y 90%, 0.05 y 0.10 respectivamente. Se utilizó el paquete estadístico Past<sup>®</sup> v1.89.

Para identificar el estro postparto se utilizaron las citologías de las hembras lactantes. Se consideró que presentaban estro postparto aquellas hembras que en condición de lactancia presentaban las características celulares de la fase folicular (hiperplasia celular, células superficiales, escamas celulares) (Felmand y Nelson, 2000). Así también aquellas hembras gestantes que externamente también se encontraron en condición de lactantes.

La cópula se identificó mediante la presencia de espermatozoides en los frotis de las hembras (Castillo-Návarro *et al.*, 2017) en cualquier etapa de crecimiento (juvenil, subadulta, adulta).

Para la identificación del patrón reproductivo se tomó en cuenta la condición reproductiva de las hembras adultas (gestantes y lactantes), la presencia de juveniles, las hembras en etapa de estro, las evidencias de cópula, y las hembras lactantes en estro postparto a través de los meses y las temporadas climáticas.

Para definir si el patrón reproductivo era de naturaleza monoéstrica o poliéstrica se utilizó el número de hembras determinadas en la etapa de estro, así como la presencia de cópulas, a través de los meses y las temporadas climáticas. Para evaluar si el patrón era poliéstrico, ya sea estacional o no estacional se tomó en cuenta la manifestación del estro y si estaba relacionado a una temporada climática en específico, así también para los periodos de gestación y lactancia. Si el estro se presentó en diversos meses y picos tanto mayores como menores, se definió como poliéstrico y si solo se limitaba a un pico principal sin picos menores se definió como monoéstrico. Para definir si el patrón reproductivo fue amodal, unimodal, bimodal o multimodal, se siguió el modelo propuesto por Durant *et al.* (2013), para ello se identificaron los picos de preñez y de lactancia. Los patrones reproductivos para cada especie se expresaron mediante gráficas de frecuencia y estadísticas básicas, y se relacionaron con los datos de precipitación mensual y temporadas climáticas.

### **Temporadas climáticas**

Para definir las temporadas climáticas de la zona de estudio, los meses de muestreo se agruparon con base al promedio mensual de precipitación y temperatura media máxima y mínima (Velleryd, 2011; Jiménez, 2015), los datos fueron obtenidos de la base de datos

climáticos en línea de la CONAGUA y de la compañía AccuWeather®. Mediante la agrupación de los meses con base a las variables ambientales antes mencionadas la temporada seca-fría correspondió a los meses de noviembre, diciembre, enero y febrero; seca-cálida marzo, abril y mayo; y húmeda-cálida a los meses de junio, julio, agosto, septiembre y octubre. Para evaluar si existió relación entre las etapas reproductivas (gestantes, lactantes, inactivas) y del ciclo estral (proestro, estro, diestro y anestro) con las variables climáticas (horas luz, precipitación, temperatura media mínima y máxima mensual) anual y por temporada climática se utilizó el coeficiente de correlación de Pearson ( $r$ ). Se consideró la correlación positiva si  $r > 0$  o en negativa si  $r < 0$ . Se utilizó el paquete estadístico SPSS® versión 2015. La correlación se consideró significativa al nivel 0.01 y significativa al nivel 0.05. Los análisis de correlación sólo se realizaron en las especies con más de 25 capturas totales. Se realizaron las correlaciones a nivel gremio trófico y por especie, así como a escala anual (de noviembre 2017 a diciembre del 2018) y por temporada climática (seca-fría 2017-2018, seca-cálida 2018, húmeda-cálida 2018 y seca-fría 2018). Para evitar una sobreestimación de los resultados, las especies de murciélagos con una sola captura se omitieron del análisis de correlación.

## **Vegetación**

Para la evaluación de la vegetación se calcularon los parámetros ecológicos de densidad, densidad relativa, frecuencia, frecuencia relativa, dominancia, dominancia relativa y valor de importancia ecológica, calculados de acuerdo a Mueller-Dombois y Ellenberg (1974).

Para evaluar si hubo relación de las hembras gestantes, lactantes y estro con las variables de vegetación se tomaron como variables de vegetación la abundancia, riqueza y altura en metros de las especies del estrato arbóreo, se realizaron correlaciones a nivel gremio. Se utilizó el coeficiente de correlación de Pearson ( $r$ ). Se consideró la correlación positiva si  $r > 0$  o en negativa si  $r < 0$ . Se utilizó el paquete estadístico SPSS® versión 2015. La correlación se consideró significativa al nivel 0.01 y significativa al nivel 0.05.

## RESULTADOS

### Muestreo de murciélagos

#### Esfuerzo de muestreo

En total se alcanzó un esfuerzo de muestreo de 14 meses y 29 noches con un total de 70,200 m<sup>2</sup>rh. Por sitio de muestreo, el mayor fue transición 2 con 25,220 m<sup>2</sup>rh, seguido de transición 1 con 23,400 m<sup>2</sup>rh y agropecuario con 21,600 m<sup>2</sup>rh. El esfuerzo de muestreo no fue significativamente diferente en los sitios de muestreo ( $H = 0.298$ ,  $P = 0.8488$ ,  $GL = 2$ ). Por temporada climática la mayor fue la húmeda-cálida 2018 con 27,000 m<sup>2</sup>rh, seguida de seca-fría 2017-2018, con 18,000 m<sup>2</sup>rh, seca-cálida 2018, con 14,400 m<sup>2</sup>rh, y seca-fría 2018 con 10,800 m<sup>2</sup>rh (Cuadro 2). El esfuerzo de muestreo a través de las temporadas climáticas presento diferencias significativas ( $H = 9.167$ ,  $P = 0.017$ ,  $GL = 3$ ). La temporada climática seca-fría 2018 fue significativamente diferente a un nivel de significancia de 0.10, al resto de las demás temporadas climáticas ( $P < 0.10$ ).

*Cuadro 2.* Esfuerzo de muestreo (m<sup>2</sup>rh), por sitio de muestreo, temporada climática y total general. AGR: Agropecuario; TRAN1: Transición 1; TRAN2: Transición 2.

<b>TEMPORADA/ SITIOS</b>	<b>AGR</b>	<b>TRAN1</b>	<b>TRAN2</b>	<b>TOTAL</b>
<b>Seca fría 2017-2018</b>	5,400	5,400	7,200	18,000
<b>Seca-cálida 2018</b>	5,400	5,400	5,400	16,200
<b>Húmeda-cálida 2018</b>	7,200	9,000	9,000	25,200
<b>Seca-fría 2018</b>	3,600	3,600	3,600	10,800
<b>TOTAL</b>	<b>21,600</b>	<b>23,400</b>	<b>25,200</b>	<b>70,200</b>

### Riqueza y Abundancia

Se capturó un total de 848 murciélagos frugívoros correspondientes a seis géneros y nueve especies (Cuadro 3). La especie más abundante fue *Dermanura tolteca* (198) seguida de *Sturnira parvidens* (177), *S. hondurensis* (175), *Artibeus lituratus* (134), *A. jamaicensis* (103), *Chiroderma salvini* (52), mientras que las especies con menos capturas fueron *Centurio senex* (7), y *D. phaeotis* y *Echistenes harti* con una sola captura, un macho y hembra respectivamente.

Respecto al número de especies por sitio, el sitio Transición 1 fue el que presentó una mayor riqueza con ocho especies, seguido de Agropecuario y Transición 2 con siete especies cada una. El sitio con mayor abundancia fue Transición 2 con 390 organismos, seguido por el Transición 1 con 267 y por último Agropecuario con 191 (Cuadro 3). La temporada climática con mayor riqueza fue la húmeda-cálida 2018 con nueve especies, seguida de seca-cálida 2018 con siete especies, seca-fría 2017-2018 con cinco especies y finalmente la seca-fría 2018 con cuatro especies capturadas. La temporada con mayor abundancia fue la temporada húmeda-cálida con 509, seguida de la seca-fría 2017-2018 con 182, seca-cálida con 84 y seca-fría 2018 con 73 capturas (Cuadro 4).

**Cuadro 3.** Riqueza y abundancia de murciélagos frugívoros, por sitio de muestreo. AGR = Agropecuario; TRAN1: Transición 1; TRAN2: Transición 2.

<b>ESPECIE/SITIO</b>	<b>AGR</b>	<b>TRAN1</b>	<b>TRAN2</b>	<b>TOTAL</b>
<i>Dermanura tolteca</i>	28	14	44	198
<i>Sturnira parvidens</i>	66	60	52	177
<i>Sturnira hondurensis</i>	28	41	107	175
<i>Artibeus lituratus</i>	38	38	58	134
<i>Artibeus jamaicensis</i>	4	57	42	103
<i>Chiroderma salvini</i>	9	12	31	52
<i>Centurio senex</i>	0	4	3	7
<i>Dermanura phaeotis</i>	0	1	0	1
<i>Echistenes harti</i>	1	0	0	1
<b>Riqueza</b>	7	8	7	9
<b>Abundancia</b>	191	267	390	848



**Cuadro 4.** Abundancia y riqueza de murciélagos del gremio frugívoro por sitio de muestreo y temporada climática. R: riqueza; A: abundancia; SF: seca-fría; SC: seca-cálida; HC: húmeda-cálida; AGR: Agropecuario; TRAN1: Transición 1; TRAN2: Transición 2.

TEMPORADA/ SITIO	AGR		TRAN1		TRAN2		Total R	Total A
	R	A	R	A	R	A		
<b>SF 2017-2018</b>	5	28	6	73	5	81	5	182
<b>SC 2018</b>	4	7	7	41	6	36	7	84
<b>HC 2018</b>	7	131	8	138	7	240	9	509
<b>SF 2018</b>	3	25	2	15	3	33	4	73
<b>Total</b>	7	181	8	267	7	390	9	848

### Proporción de sexos

De los 848 individuos capturados 441 fueron hembras y 406 machos. A nivel global la proporción de sexos fue de 1:1 en todas las especies, sin embargo, por sitio la tendencia varió algunas sesgadas a las hembras y otras a los machos (Cuadro 5).

**Cuadro 5.** Proporción sexual de machos y hembras (♂: ♀) a nivel gremio y especie, general y por sitio de muestreo. AGR: Agropecuario; TRAN1: Transición 1; TRAN2: Transición 2.

ESPECIE/SITIO	AGR	TRAN1	TRAN2	GENERAL
<i>Artibeus jamaicensis</i>	1:3	1:2	1:1	1:1
<i>Artibeus lituratus</i>	1:1	1:1	1:1	1:1
<i>Chiroderma salvini</i>	1:2	2:1	2:1	1:1
<i>Dermanura tolteca</i>	1:2	3:1	1:1	1:1
<i>Sturnira hondurensis</i>	1:1	1:1	1:1	1:1
<i>Sturnira parvidens</i>	1:2	2:1	1:2	1:1
<b>GREMIO</b>	1:2	1:1	1:1	1:1

### Condición reproductiva de las hembras

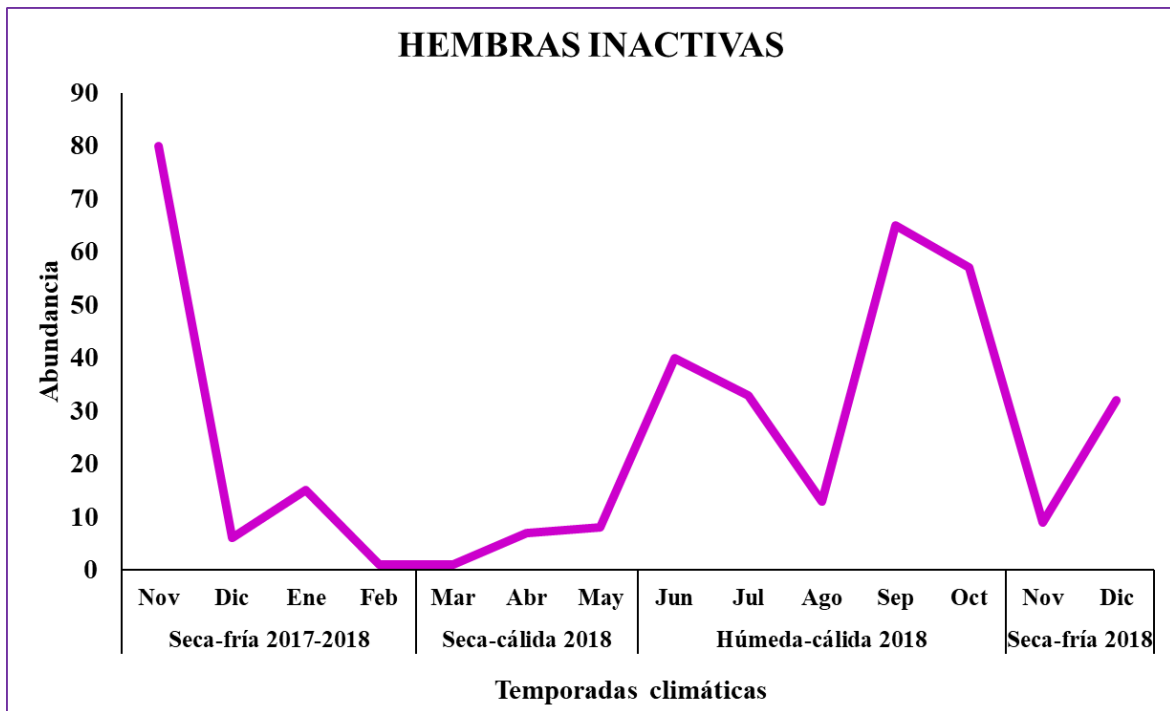
De las 441 hembras capturadas, mediante caracteres externos se identificaron 29 gestantes, 45 lactantes y 367 inactivas (Cuadro 6). Las hembras inactivas se presentaron en la mayoría de los meses y estaciones a excepción del mes de marzo, los mayores picos se presentaron en la estación de húmeda-cálida 2018 y seca-fría 2017-2018 (Cuadro 7). Se presentaron dos picos de hembras gestantes uno en la temporada seca-cálida 2018 y otro en húmeda-cálida 2018 (Cuadro 8); y tres de lactantes uno en seca-cálida 2018 y dos en húmeda-cálida 2018 (Cuadro 9).

A través de las temporadas climáticas las hembras inactivas fueron significativamente diferentes ( $H = 8.744$ ,  $P = 0.032$ ,  $GL = 3$ ). La temporada climática seca-cálida 2018 fue significativa del resto ( $P < 0.10$ ). Las hembras gestantes también fueron significativamente diferentes a través de las temporadas climáticas ( $H = 8.628$ ,  $P = 0.020$ ,  $GL = 3$ ).

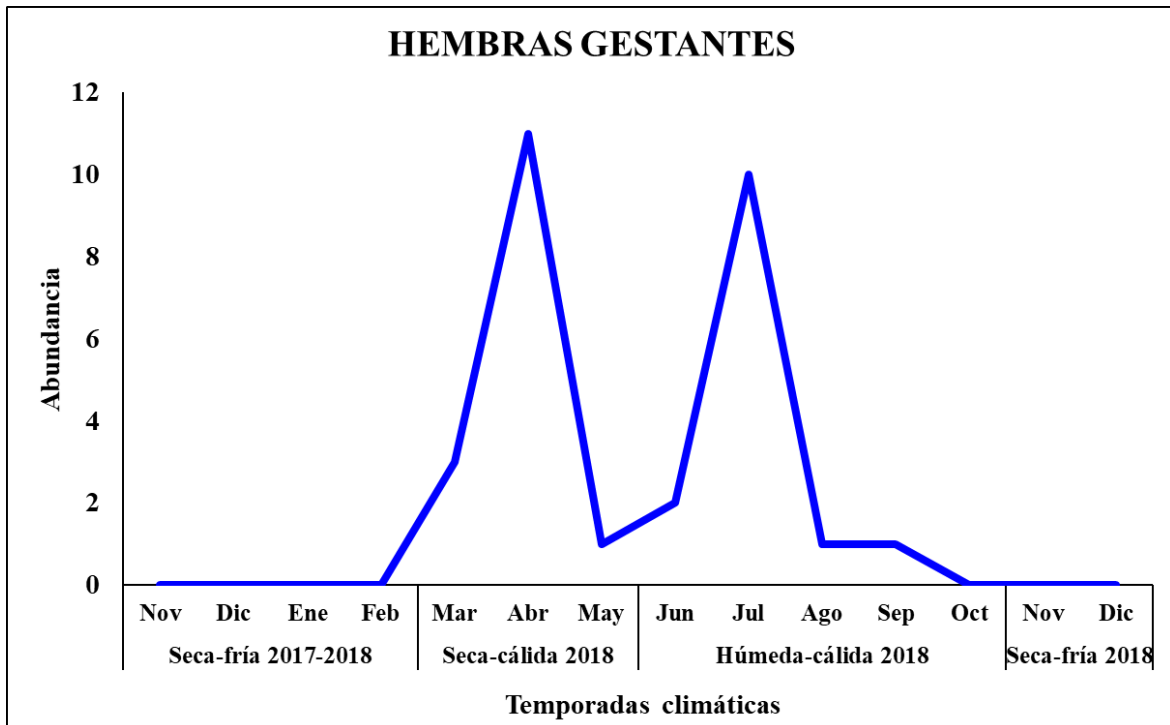
Por su parte las hembras lactantes presentaron diferencias significativas a través de las temporadas climáticas ( $H = 8.538$ ,  $P = 0.025$ ,  $GL = 3$ ). En las temporadas climáticas seca-fría 2017-2018, seca-cálida 2018 y húmeda-cálida 2018 se presentaron diferencias significativas ( $P < 0.10$ )

**Cuadro 6.** Número de hembras por condición reproductiva en las hembras de diversas especies de murciélagos del gremio frugívoro.

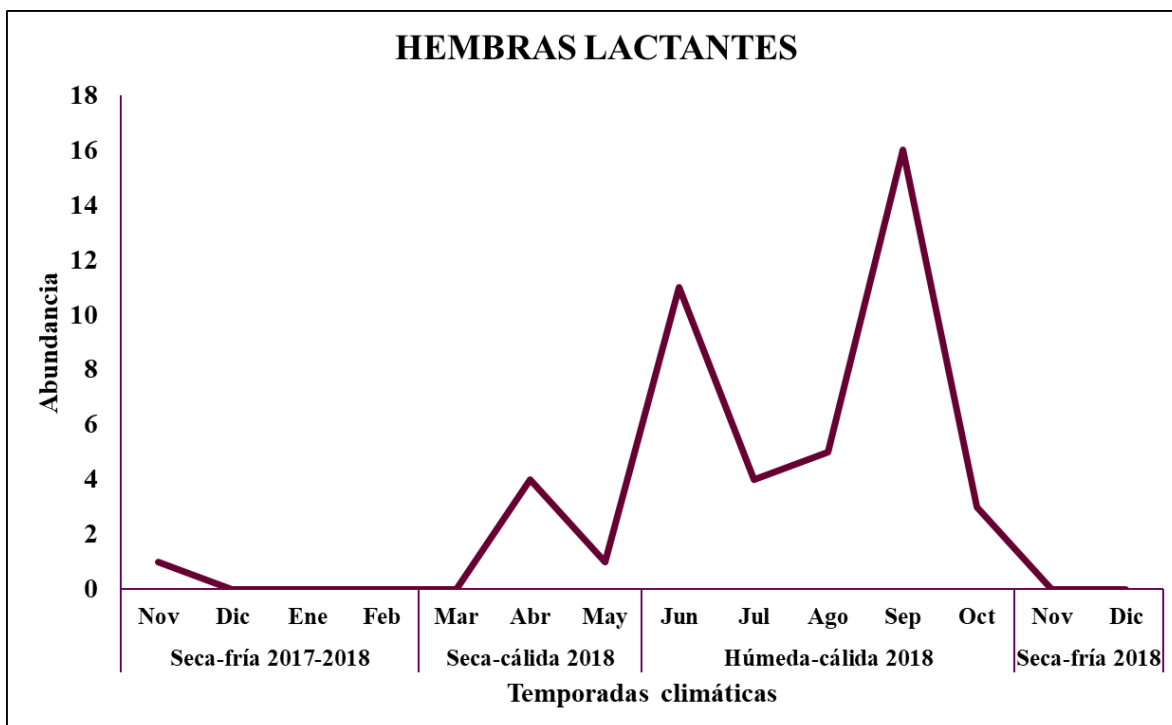
ESPECIE/CONDICIÓN	GESTANTE	LACTANTE	INACTIVA	TOTAL
<i>Sturnira parvidens</i>	5	12	86	103
<i>Sturnira hondurensis</i>	8	9	74	91
<i>Dermanura tolteca</i>	2	10	75	87
<i>Artibeus lituratus</i>	0	7	65	72
<i>Artibeus jamaicensis</i>	10	6	42	58
<i>Centurio senex</i>	0	0	6	6
<i>Chiroderma salvini</i>	4	0	19	23
<i>Echistenes harti</i>	0	1	0	1
<b>TOTAL</b>	<b>29</b>	<b>45</b>	<b>367</b>	<b>441</b>



**Cuadro 7.** Abundancia de hembras inactivas ( $n = 367$ ) a través de los meses y las temporadas climáticas.



**Cuadro 8.** Abundancia de hembras gestantes ( $n = 29$ ) a través de los meses y las temporadas climáticas.



**Cuadro 9.** Abundancia de hembras lactantes ( $n = 45$ ) a través de los meses y las temporadas climáticas.

### Caracterización de la etapa del ciclo estral

Se evaluaron los frotis vaginales de un total de 422 hembras de seis géneros y ocho especies: *Sturnira parvidens* (94), *S. hondurensis* (89), *D. tolteca* (84), *A. lituratus* (70), *A. jamaicensis* (56), *C. senex* (5) y *E. harti* (1). Se identificaron cuatro etapas del ciclo estral: proestro (160 hembras, siete especies), estro (174 hembras, ocho especies), diestro (54 hembras, siete especies) y anestro con dos tipos: gestacional (28 hembras, cinco especies) y fisiológico (cuatro hembras, tres especies) (Cuadro 10).

**Cuadro 10.** Número de hembras de murciélagos del gremio frugívoro en las diferentes etapas del ciclo estral, a través del periodo de muestreo.

ESPECIE/ETAPAS	Proestro	Estro	Diestro	Anestro	
				Fisiológico	Gestacional
<i>Artibeus jamaicensis</i>	15	24	7	0	10
<i>Artibeus lituratus</i>	31	31	6	0	0
<i>Centurio senex</i>	1	1	3	0	0
<i>Chiroderma salvini</i>	9	7	3	1	3
<i>Dermanura tolteca</i>	31	42	8	0	3
<i>Echistenes harti</i>	0	1	0	0	0
<i>Sturnira hondurensis</i>	35	34	13	2	7
<i>Sturnira parvidens</i>	38	33	13	3	5
<b>Total</b>	<b>160</b>	<b>174</b>	<b>54</b>	<b>6</b>	<b>28</b>

Las características obtenidas para cada etapa del ciclo estral, conforme a los parámetros previamente establecidos, se presentan a continuación:

**Proestro:** Caracterizada por: 1) Predominio de células intermedias, con un rango de porcentaje de 14.87 % a 98.26 % (Cuadro 11), fueron significativamente diferentes del resto de tipos celulares ( $H = 434.7$ ,  $P = 0.000$ ,  $GL = 159$ ); 2) el segundo tipo celular más abundante fueron las células superficiales nucleadas con un rango de porcentaje de 0 a 67.76%; 3) Las células intermedias y células superficiales nucleadas presentaron un tamaño promedio de 45  $\mu\text{m}$ , su citoplasma fue semitransparente y con bordes celulares citoplasmáticos poligonales; 4) presencia ocasional de bacterias en la superficie de las células, esta característica se presentó en 10% de las muestras en esta etapa, además de presentarse ocasionalmente neutrófilos sin presentar neutrofilia (5% de las muestras) y “células del metaestro”; 5) las células estaban distribuidas en conglomerados de 10 y 15 células aproximadamente; 6) el fondo presentó apariencia “sucia” con detritus celulares y con presencia de bacterias. (Figura 2).

**Estro:** Caracterizada por: 1) Predominio de células superficiales anucleadas, con un rango de porcentaje de 56.81 % a 100 % (Cuadro 11), fueron significativamente diferentes del resto de los tipos celulares ( $H = 427.9$ ,  $P < 0.05$ ,  $GL = 173$ ); 2) el segundo tipo celular más abundante fueron las células intermedias con un rango de porcentaje de 0 a 99.02%; 3)

las células superficiales anucleadas e intermedias presentaron un tamaño promedio de 50  $\mu\text{m}$ , su citoplasma fue semitransparente y con bordes celulares citoplasmáticos poligonales; 4) presencia ocasional de espermatozoides (Figura 3) con un tamaño promedio de 64.85  $\mu\text{m}$ , en 30% de los frotis y en cantidades variables, ya sea en aglomerados, completos o solo fragmentos de ellos y bacterias adheridas a las células además de escasa presencia de neutrófilos (dos frotis); 5) células distribuidas de manera individual sin formar aglomerados o en su caso en aglomerados pequeños de menos de cinco células; 6) fondo con apariencia semilimpia con presencia de bacterias y moco que cristaliza en forma de helecho en 4% de los frotis.

**Diestro:** Caracterizada por: 1) Predominio de células intermedias, con un rango de porcentaje de 17.79 % a 96.15 % (Cuadro 11), fueron significativamente diferentes del resto de los tipos celulares ( $H = 115.40$ ,  $P < 0.05$ ,  $GL = 53$ ); 2) el segundo tipo celular más abundante fueron las células parabasales con un rango de porcentaje de 0 a 50%; 3) células intermedias de diversos tamaños (30-50  $\mu\text{m}$ ), el tamaño más abundante fue el de 38  $\mu\text{m}$ , con citoplasma celular semicircular o plegado (navicular). La presencia de plegamiento celular (células naviculares) en los frotis varió de 10 a 40%, hasta el 80 - 100% en al menos 10 frotis. 4) En esta etapa fue común la presencia de gran cantidad de neutrófilos (neutrofilia) (50% de los frotis) (Figura 4), dispuestos en forma aislada, en aglomerados, o adherido a las células o dentro de su citoplasma, estas últimas conocidas como “células del metaestro”; presencia de células intermedias con vacuolas dentro de su citoplasma (células espumosas; Figura 5); 5) las células dispuestas en conglomerados de más de 20 células, principalmente las intermedias; 6) el fondo presentó apariencia ligeramente sucia con presencia de detritus, bacterias y núcleos desnudos.

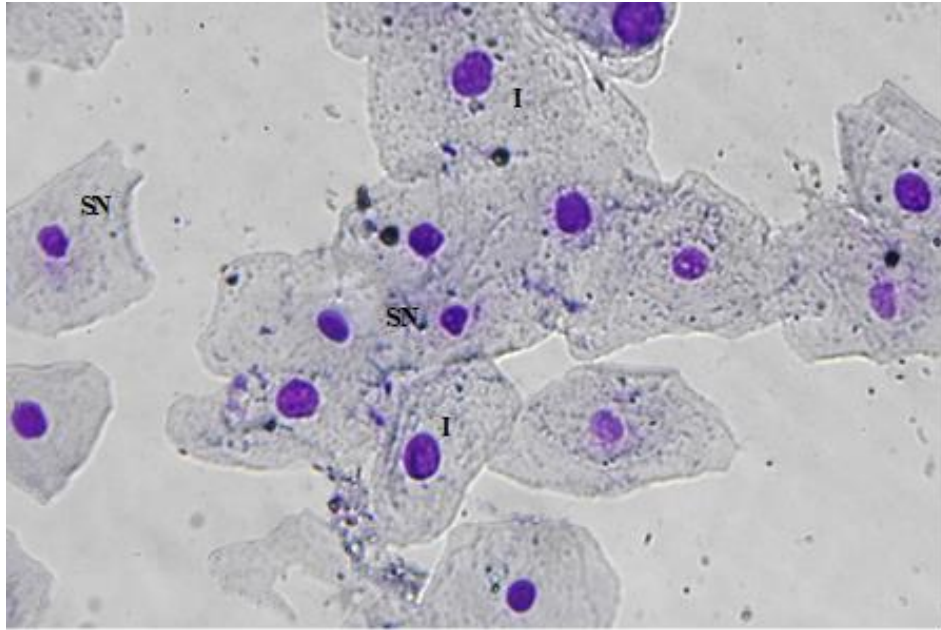
**Anestro gestacional:** Esta categoría se les asignó a las hembras con evidente estado de gestación. Caracterizada por: 1) Predominio de las células intermedias, con un rango de porcentaje de 3.84 % a 98.27 % (Cuadro 11), fueron significativamente diferentes del resto de los tipos celulares ( $H = 34.73$ ,  $P < 0.05$ ,  $GL = 27$ ); 2) El segundo tipo celular más abundante fueron las células superficiales anucleadas con un rango de porcentaje de 0 % a 78.63 %; 3) células intermedias de 40-50  $\mu\text{m}$  de tamaño, con bordes celulares citoplasmáticos semicirculares y poligonales o plegados (naviculares) (Figura 6), células con vacuolas en su

citoplasma, presencia de células intermedias multinucleadas o con núcleos de tamaño anormal; 4) marcada neutrofilia (60%), con presencia de “células del metaestro”, células con bacterias adheridas y núcleos desnudos; 5) las células se encontraron dispuestas en conglomerados de entre 10 y 25 células; 6) el fondo fue de apariencia sucia con presencia de bacterias, detritus y núcleos desnudos.

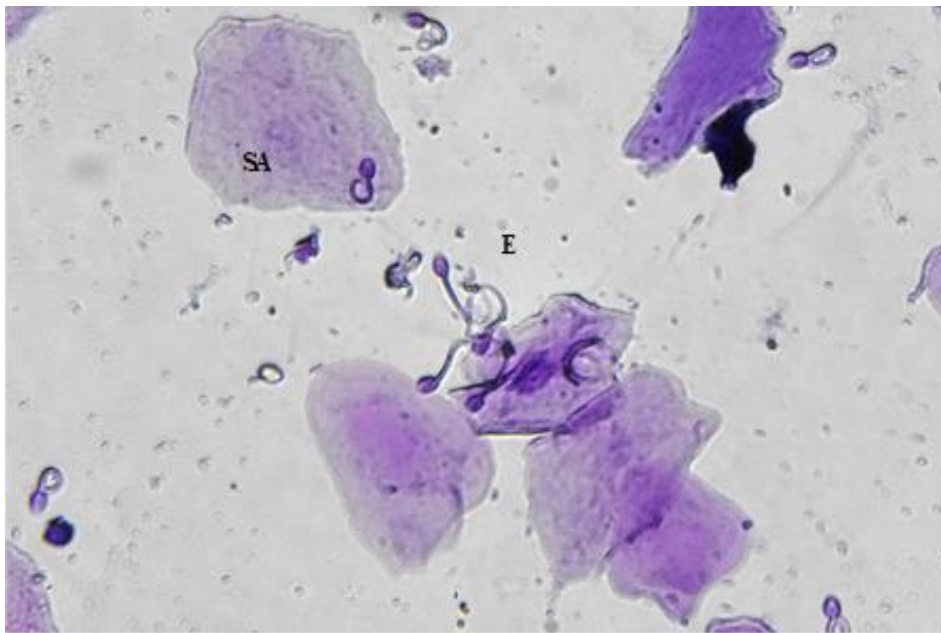
**Anestro fisiológico:** Esta categoría se les designó a las hembras no caracterizadas como gestantes, ya sea inactivas o lactantes que presentaron esta etapa del ciclo estral. Se caracterizó por: 1) Predominio de las células parabasales (Figura 7), con un rango de porcentaje de 47.05 % a 57.63 % (Cuadro 11), fueron significativamente diferentes del resto de los tipos celulares ( $H = 19.5$ ,  $P < 0.05$  GL = 5); 2) el segundo tipo celular más abundante fueron las células intermedias con un rango de porcentaje de 25 a 40.97%; 3) intermedias con un tamaño promedio de 30  $\mu\text{m}$  y bordes celulares citoplasmáticos semicirculares; 4) no hubo presencia de otros tipos celulares como espermatozoides, neutrófilos o bacterias; 5) la pocas células en el frotis se encontraban organizadas de manera individual o en conglomerados de 5 a 20 células; 6) el fondo presentó apariencia limpia con presencia de detritus.

**Cuadro 11.** Rango de porcentaje de los principales tipos células en cada etapa del ciclo estral. PROE = Proestro; ESTR: estro; DIEST: diestro; ANGE: anestro gestacional; ANFI: anestro fisiológico.

Rango de porcentajes (%)								
TIPOS	Parabasales		Intermedias		Sup. nucleadas		Sup. anucleadas	
ETAPA/RANGO	Min	Max	Min	Max	Min	Max	Min	Max
<b>PROE</b>	0	43	14.87	98.26	0	67.76	0	40.49
<b>ESTR</b>	0	20.37	0	99.02	0	56.81	0	100
<b>DIEST</b>	0	50	17.79	96.15	0	37.28	0	37.70
<b>ANGE</b>	0	73.14	3.84	98.27	0	54.90	0	78.63
<b>ANFI</b>	47.05	57.63	25	40.97	0.69	14	0.69	12

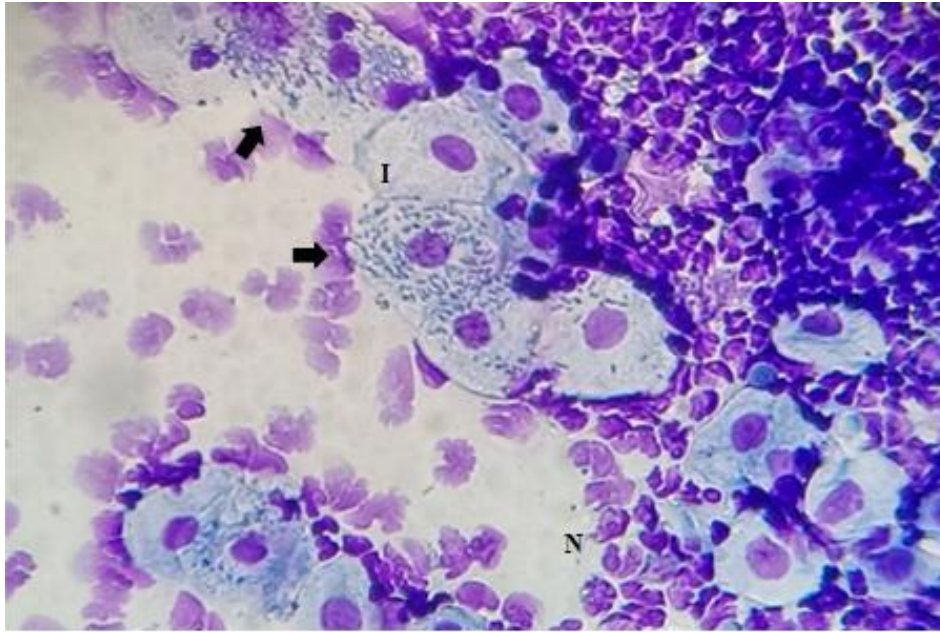


**Figura 2.** Etapa de proestro en una hembra de *Artibeus lituratus*, se muestran células de tipo superficial nucleadas (SN), nótese los núcleos picnóticos y células intermedias de apariencia superficial (I). Magnificación 40X.

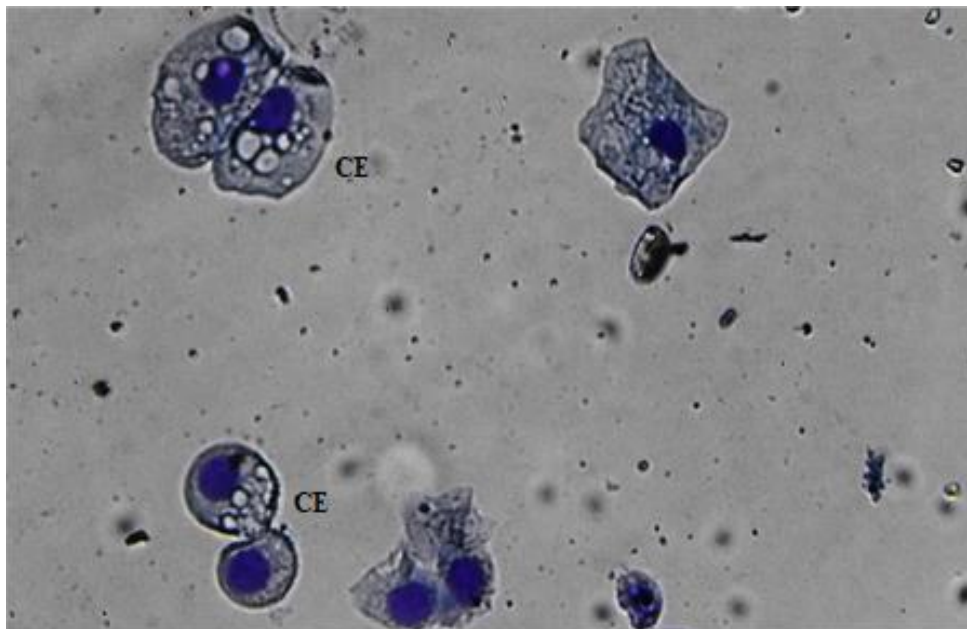


**Figura 3.** Etapa estro en una hembra de *Dermanura tolteca*, hay presencia de células superficiales anucleadas con bordes poligonales (SA), se pueden observar espermatozoides (E). Magnificación 40X.

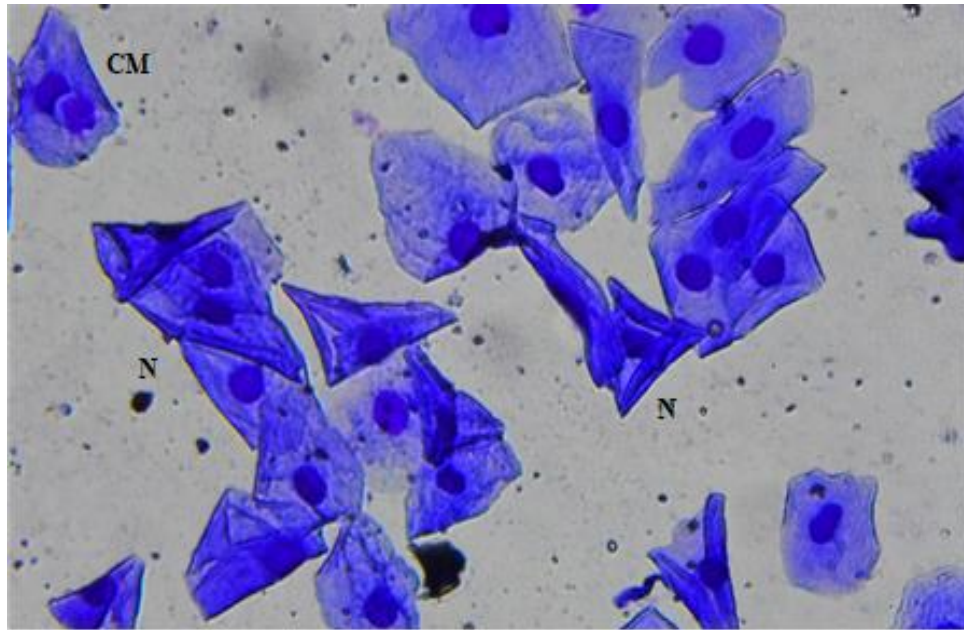




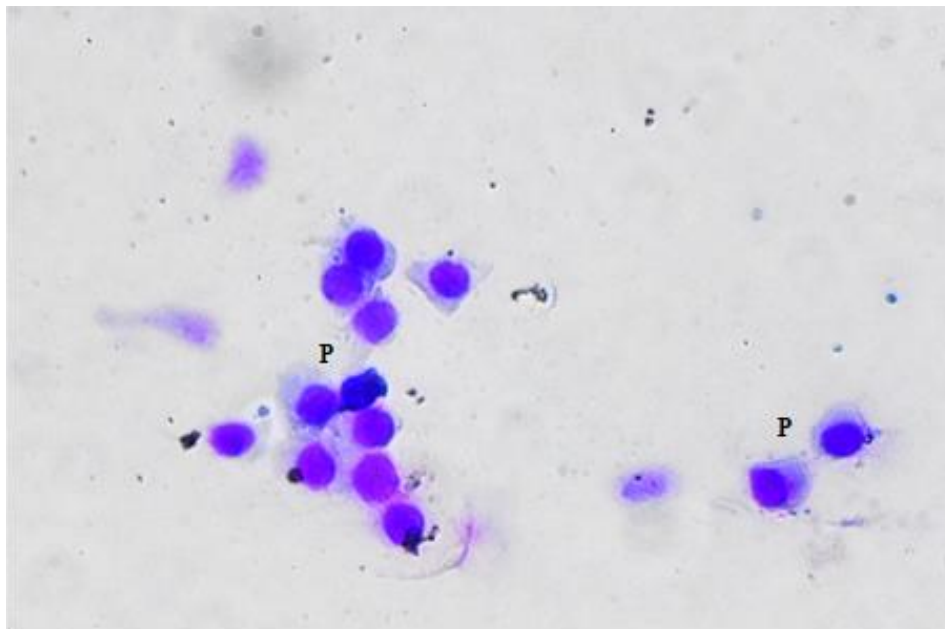
**Figura 4.** Etapa de diestro en una hembra de *Chiroderma salvini*, se muestran en mayoría células intermedias con bordes semicirculares (I), bacterias adheridas a su superficie (flecha) y una marcada infiltración de neutrófilos (N). Magnificación 40X.



**Figura 5.** Células espumosas (CE) presentes en un frotis vaginal de una hembra de *Centurio senex* en etapa de diestro. Magnificación 40X.



**Figura 6.** Anestro gestacional en una hembra de *Sturnira parvidens*, se muestran células intermedias en su mayoría naviculares (N), se puede observar una “células del metaestro” (CM). Magnificación 40X.



**Figura 7.** Etapa de anestro fisiológico en una hembra de *Sturnira parvidens*, células principalmente parabasales (P). Magnificación 40X.

## Cópula

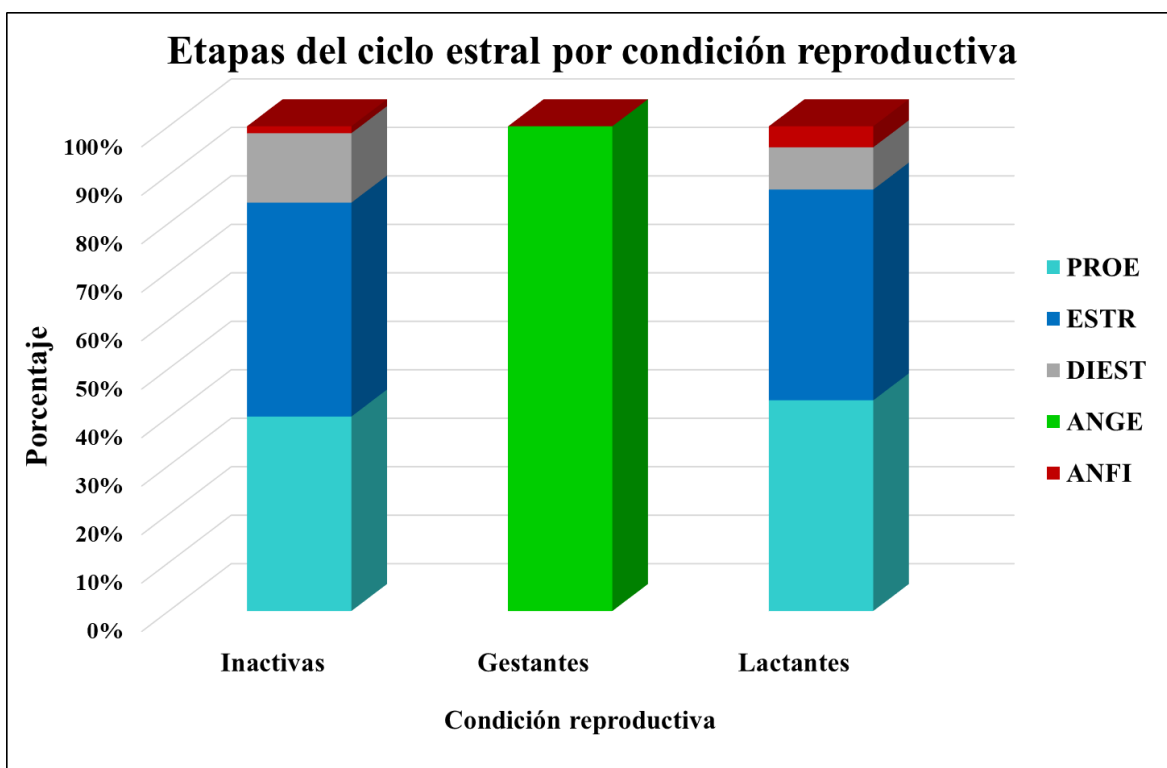
Se identificó la cópula en 47 hembras de cinco especies: en *A. jamaicensis* (10), *A. lituratus* (8), *D. tolteca* (13), *S. hondurensis* (7), *S. parvidens* (5) y *C. salvini* (4). Referente a su estado reproductivo 5 eran hembras lactantes y 42 inactivas. Respecto a la etapa de crecimiento, 41 fueron hembras adultas, 2 subadultas y 4 juveniles.

**Cuadro 12.** Número de hembras con evidencia de cópulas por especie y etapa de crecimiento.

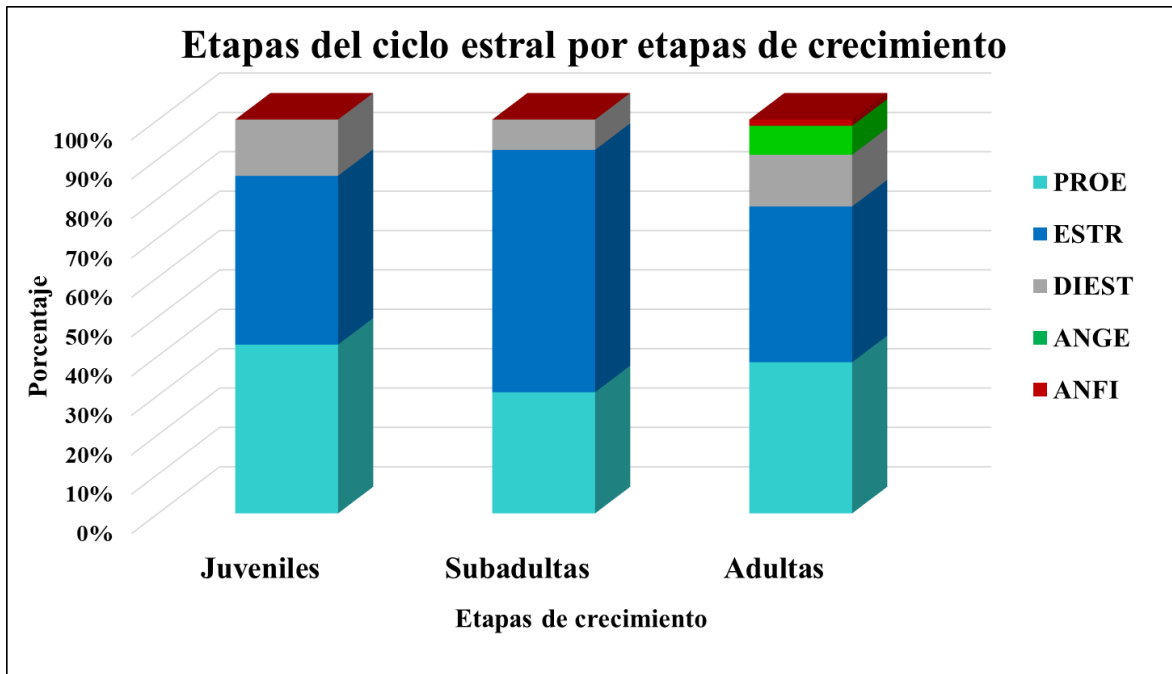
<b>ESPECIE/ETAPA</b>	<b>ADULTA</b>	<b>SUBADULTA</b>	<b>JUVENIL</b>	<b>Total general</b>
<i>Artibeus jamaicensis</i>	7	1	2	10
<i>Artibeus lituratus</i>	8	0	0	8
<i>Chiroderma salvini</i>	4	0	0	4
<i>Dermanura tolteca</i>	13	0	0	13
<i>Sturnira hondurensis</i>	6	1	0	7
<i>Sturnira parvidens</i>	3	0	2	5
	41	2	4	47

## Identificación de las etapas estrales por condición reproductiva y etapa de crecimiento

A nivel gremio frugívoro, de las 349 hembras inactivas, se encontraron en proestro el 40.11% ( $n = 140$ ), estro 44.12% ( $n = 154$ ), diestro 14.32% ( $n = 51$ ) y anestro fisiológico 1.43% ( $n = 4$ ). En las hembras gestantes el 100% se catalogó en anestro gestacional ( $n = 28$ ). En el caso de las 45 hembras lactantes, se encontraron en proestro el 43.47% ( $n = 20$ ), estro el 43.47% ( $n = 20$ ), diestro 8.72% ( $n = 4$ ) y anestro fisiológico 4.34% ( $n = 2$ ) (Cuadro 13). Respecto a su etapa de crecimiento, de las 14 juveniles, se encontraron en proestro el 42.85% ( $n = 6$ ), estro 42.85% ( $n = 6$ ), diestro 14.28% ( $n = 2$ ). De las 26 subadultas, se encontraron en proestro el 30.76% ( $n = 8$ ), estro 61.53% ( $n = 16$ ) y diestro 7.69% ( $n = 2$ ). De las 382 hembras adultas, presentaron la etapa de proestro el 38.21% ( $n = 146$ ), estro 39.37% ( $n = 152$ ), diestro 13.08% ( $n = 50$ ), anestro gestacional 7.32% ( $n = 28$ ) y anestro fisiológico 1.57% ( $n = 6$ ) (Cuadro 14).



**Cuadro 13.** Porcentaje de las diferentes etapas del ciclo estral, proestro (PROE), estro (ESTR), diestro (DIEST), anestro fisiológico (ANFI) y anestro gestacional (ANGE) en inactivas, gestantes y lactantes del gremio frugívoro.



**Cuadro 14.** Porcentaje de las diferentes etapas del ciclo estral, proestro (PROE), estrus (ESTR), diestro (DIEST), anestro fisiológico (ANFI) y anestro gestacional (ANGE) en juveniles, subadultas y adultas del gremio frugívoro.

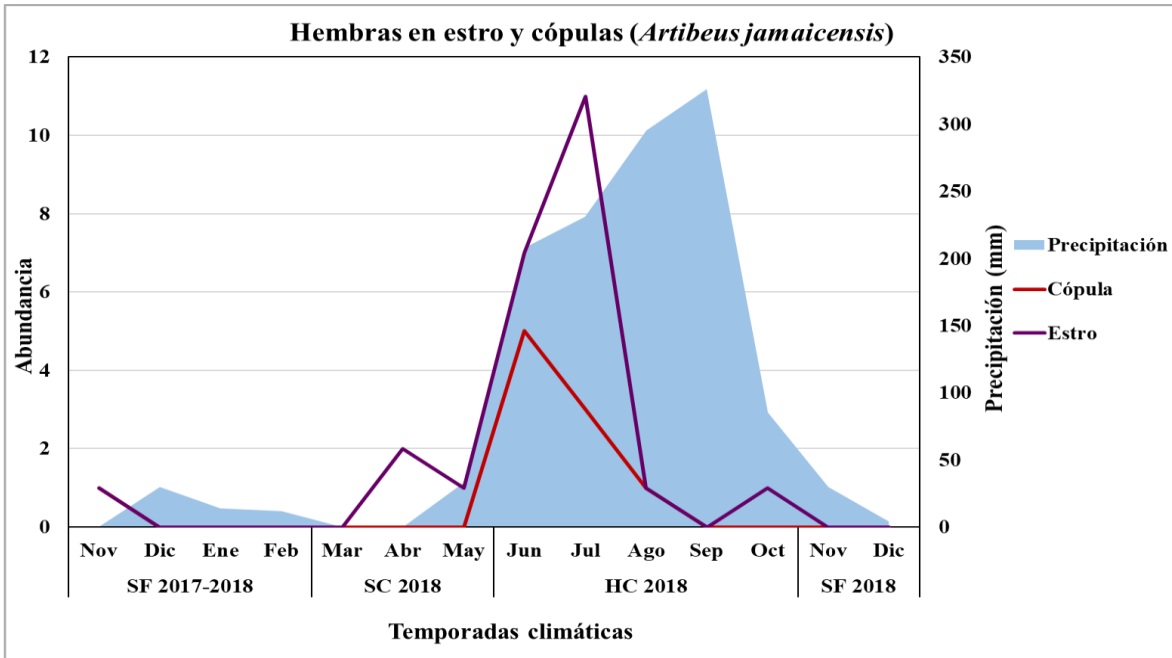
## Identificación del patrón reproductivo

El patrón reproductivo de las especies evaluadas se identificó como poliéstrico estacional bimodal, con presencia de estro postparto en la mayoría de las especies, a excepción de *Chiroderma salvini* por la ausencia de capturas de hembras lactantes (Cuadro 15).

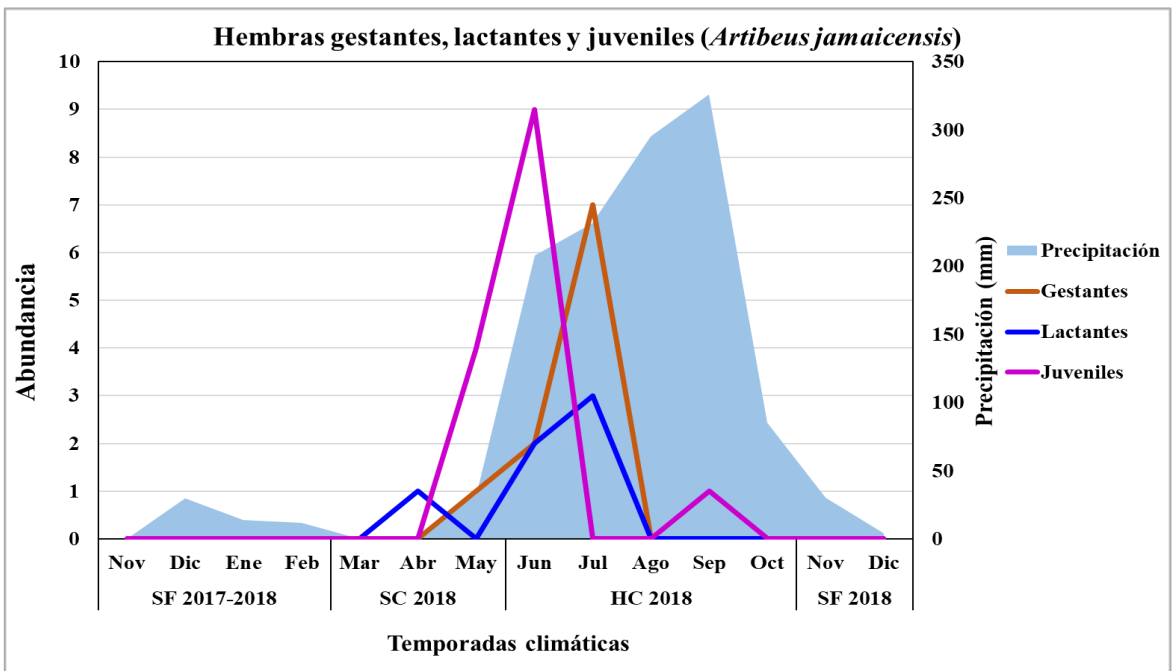
**Cuadro 15.** Patrón reproductivo que presentaron las especies evaluadas del gremio frugívoro.

ESPECIE	PATRÓN REPRODUCTIVO
<i>Artibeus jamaicensis</i>	Poliéstrico estacional bimodal con estro postparto
<i>Artibeus lituratus</i>	Poliéstrico estacional bimodal con estro postparto
<i>Chiroderma salvini</i>	Poliéstrico estacional bimodal
<i>Dermanura tolteca</i>	Poliéstrico estacional bimodal con estro postparto
<i>Sturnira hondurensis</i>	Poliéstrico estacional bimodal con estro postparto
<i>Sturnira parvidens</i>	Poliéstrico estacional bimodal con estro postparto

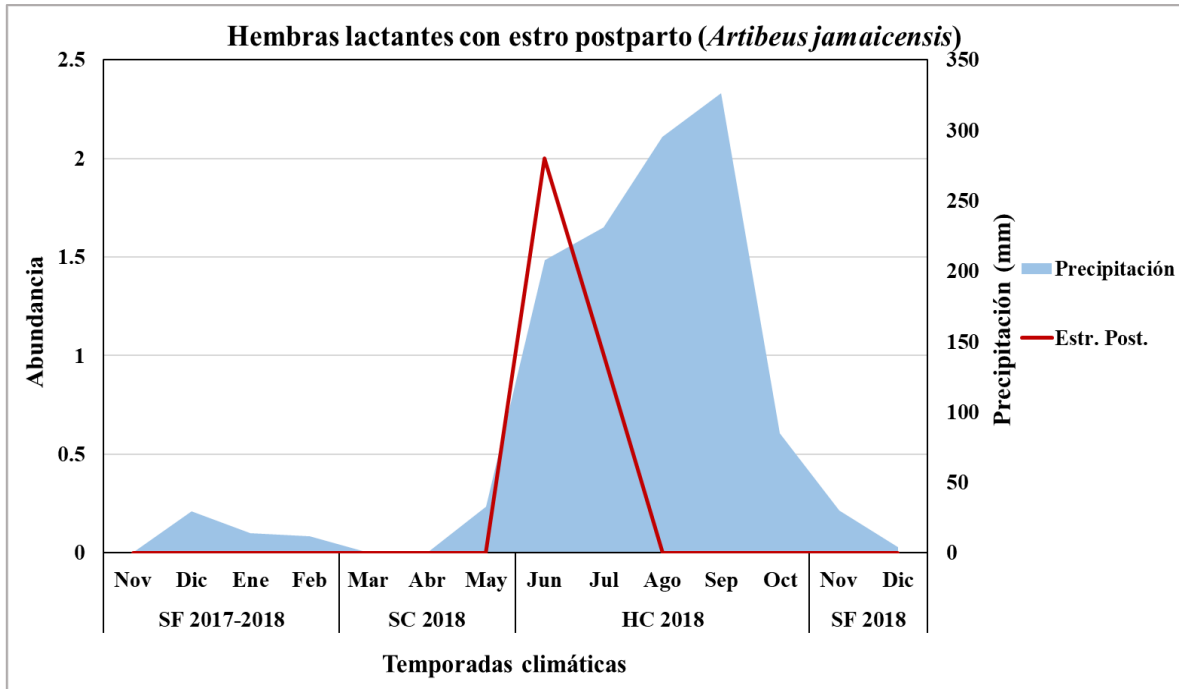
En *Artibeus jamaicensis* se capturaron 103 individuos, 57 hembras y 46 machos. Diez gestantes, seis lactantes, seis juveniles, 24 en estro, tres en estro postparto y 10 con evidencia de cópula. Se registraron varios picos de hembras en estro, en dos temporadas climáticas, el pico mayor se registró en la temporada climática de húmeda-cálida ( $n = 17$ ), las cópulas estuvieron presentes en los meses de junio hasta agosto (Cuadro 16). Se registró un periodo de gestación comprendido desde los meses de mayo a julio. Se observaron dos periodos de lactancia, anterior y posterior al periodo de gestación (Cuadro 17). Los juveniles se presentaron entre los dos periodos de lactancia. El estro postparto se registró durante el segundo periodo de lactancia (Cuadro 18).



**Cuadro 16.** Número de hembras con evidencia de cópula ( $n = 10$ ) y estro ( $n = 24$ ) en *Artibeus jamaicensis* a través de los meses y las temporadas climáticas. SF: seca-fría; SC: seca-cálida; HC: húmeda cálida.



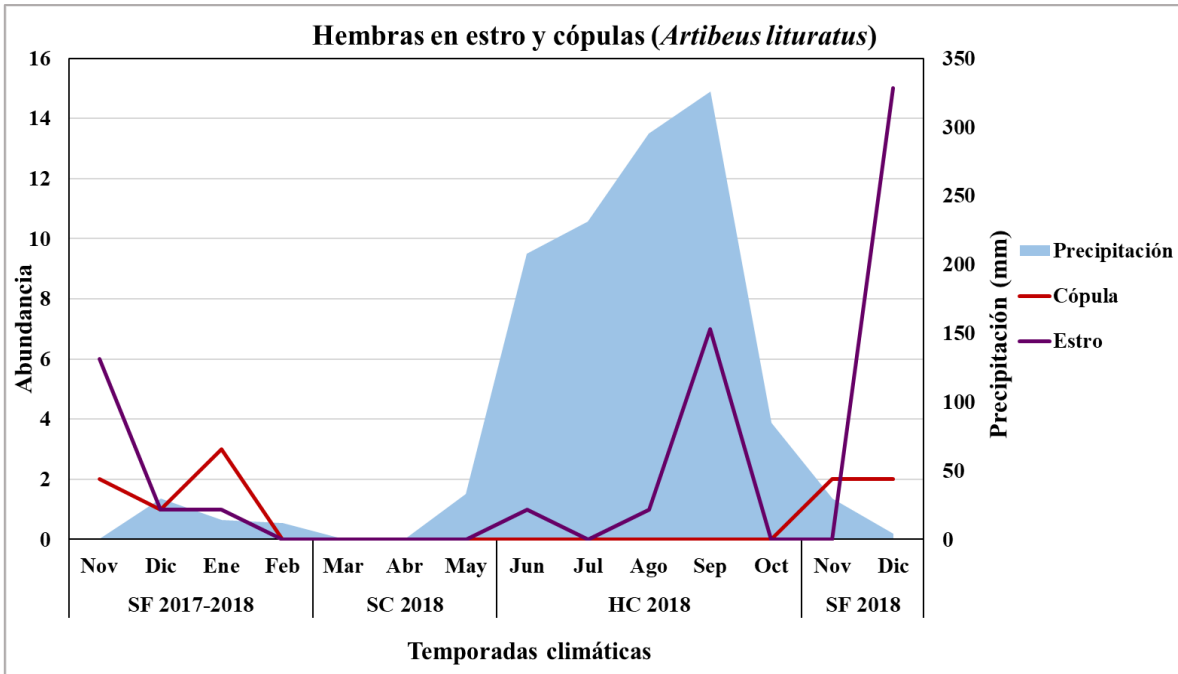
**Cuadro 17.** Número de hembras gestantes ( $n = 10$ ), lactantes ( $n = 6$ ) y juveniles ( $n = 6$ ), en *Artibeus jamaicensis* a través de los meses y las temporadas climáticas. SF: seca-fría; SC: seca-cálida; HC: húmeda cálida.



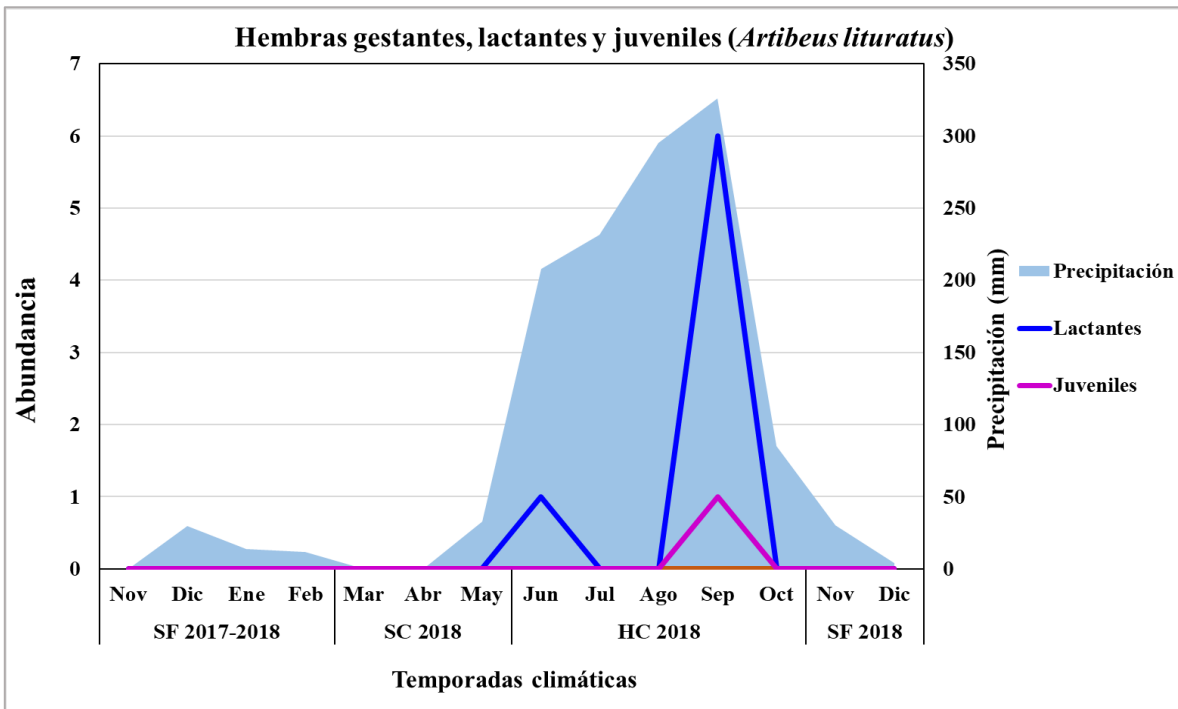
**Cuadro 18.** Número de hembras lactantes en estro postparto ( $n = 3$ ), en *Artibeus jamaicensis* a través de los meses y las temporadas climáticas. Estr. Post.: Estro postparto; SF: seca-fría; SC: seca-cálida; HC: húmeda cálida.

En *Artibeus lituratus* se capturaron 134 individuos, 72 hembras y 62 machos, siete lactantes, un juvenil, 32 en estro, cinco en estro postparto y diez con evidencia de cópula. Se registraron varios picos de estro en dos temporadas climáticas (húmeda-cálida y seca-fría), el pico mayor se presentó en la temporada seca-fría ( $n = 23$ ) durante el mes de diciembre. Las cópulas se presentaron en la temporada seca-fría (Cuadro 19). No hubo captura de hembras gestantes; se capturó un juvenil durante el mes de septiembre. Se registraron dos periodos de lactancia, uno en el mes de junio el otro en el mes de septiembre, meses correspondientes a la temporada de húmeda-cálida (Cuadro 20). Las hembras en estro postparto se presentaron durante los dos periodos de lactancia (Cuadro 21).

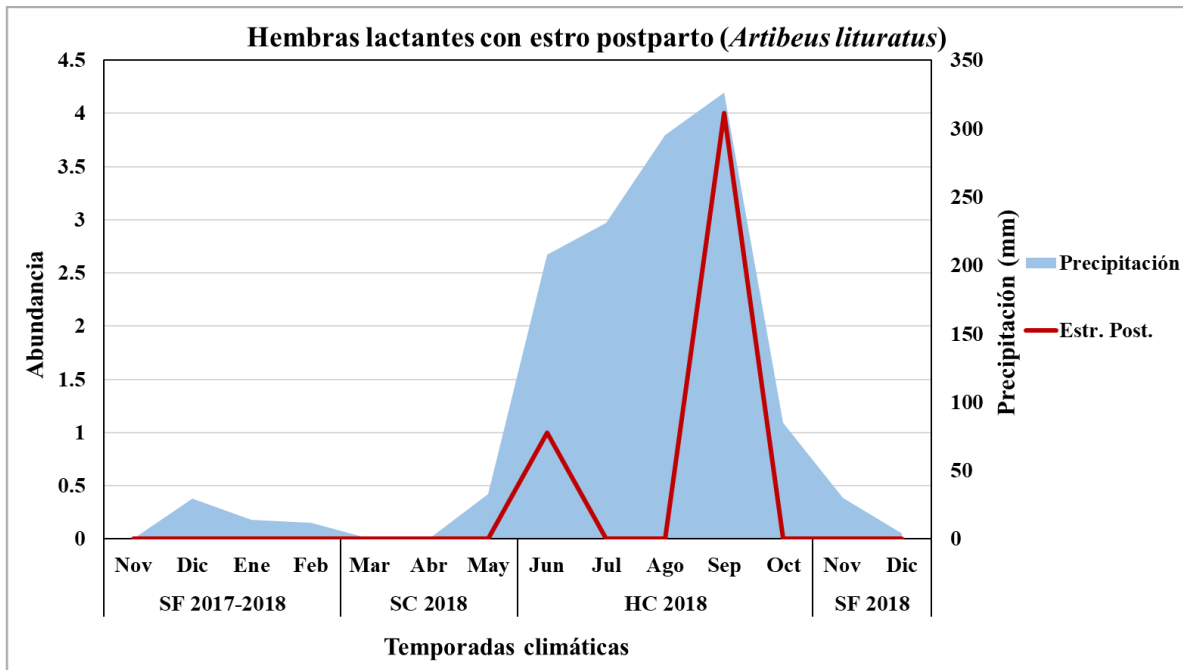




**Cuadro 19.** Número de hembras con evidencia de cópula ( $n = 10$ ) y estro ( $n = 32$ ) en *Artibeus lituratus* a través de los meses y las temporadas climáticas. SF: seca-fría; SC: seca-cálida; HC: húmeda cálida.

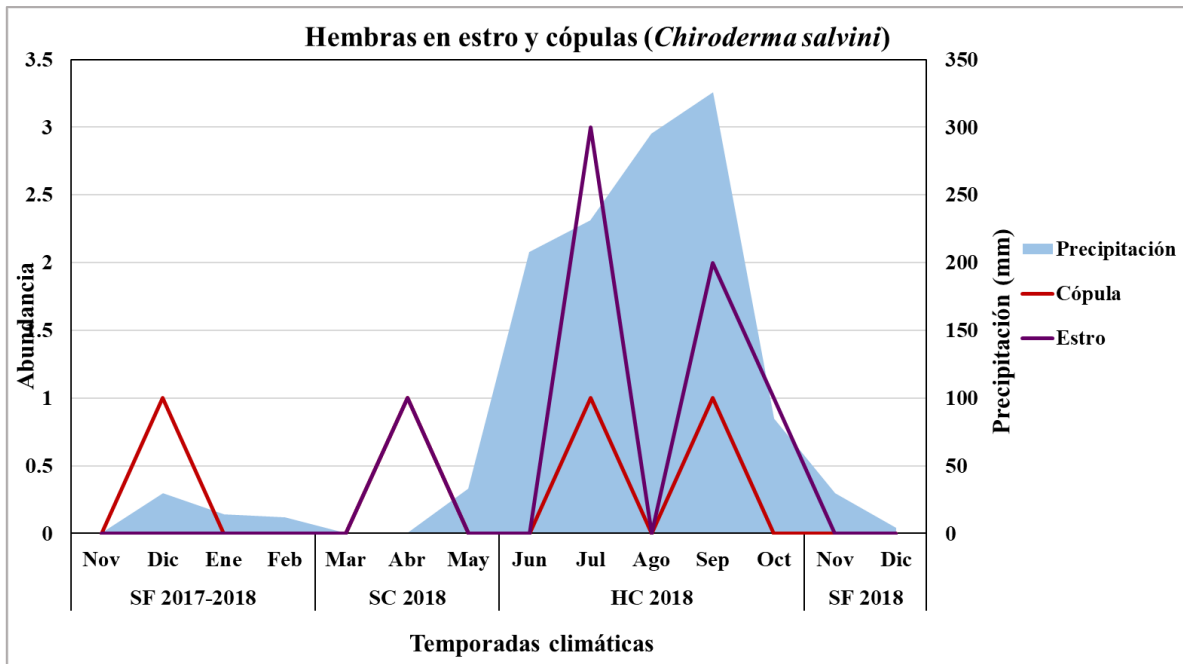


**Cuadro 20.** Número de hembras lactantes ( $n = 7$ ) y juveniles ( $n = 1$ ), en *Artibeus lituratus* a través de los meses y las temporadas climáticas. SF: seca-fría; SC: seca-cálida; HC: húmeda cálida.

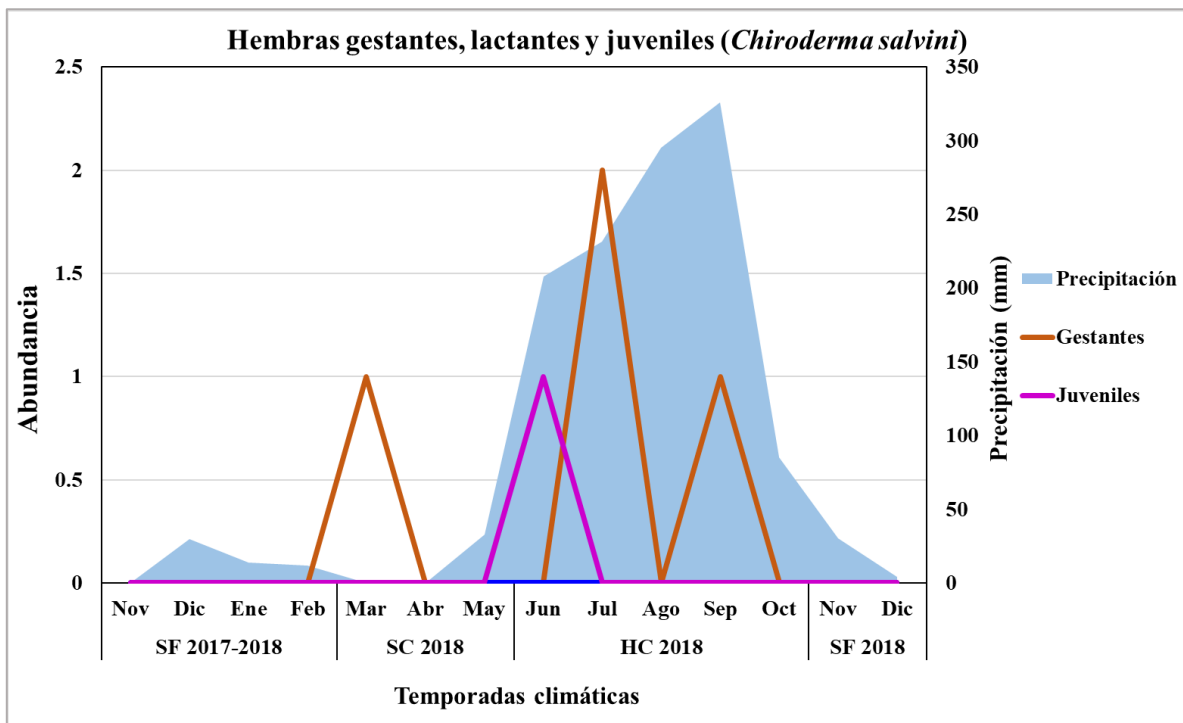


**Cuadro 21.** Número de hembras lactantes con estro postparto ( $n = 5$ ), en *Artibeus lituratus* a través de los meses y las temporadas climáticas. Estr. Post.: Estro postparto; SF: seca-fría; SC: seca-cálida; HC: húmeda cálida.

En *Chiroderma salvini* se capturaron 52 individuos, 22 hembras y 30 machos. Tres gestantes, un juvenil, seis en estro y tres con evidencia de cópula. Se registraron tres picos de hembras en etapa de estro, dos de ellos en la temporada de húmeda-cálida, el pico mayor se manifestó durante el mes de julio. Hubo presencia de cópulas en las tres estaciones climáticas y los tres picos de estro registrados (Cuadro 22). Hubo tres pequeños picos de gestación, uno en la temporada de seca-cálida, los dos restantes en la temporada de lluvias. No se registraron capturas de hembras lactantes en esta especie. Se capturó un juvenil a inicios de la temporada de lluvias (Cuadro 23). No hubo captura de hembras lactantes para identificar el estro postparto de la manera citológica.

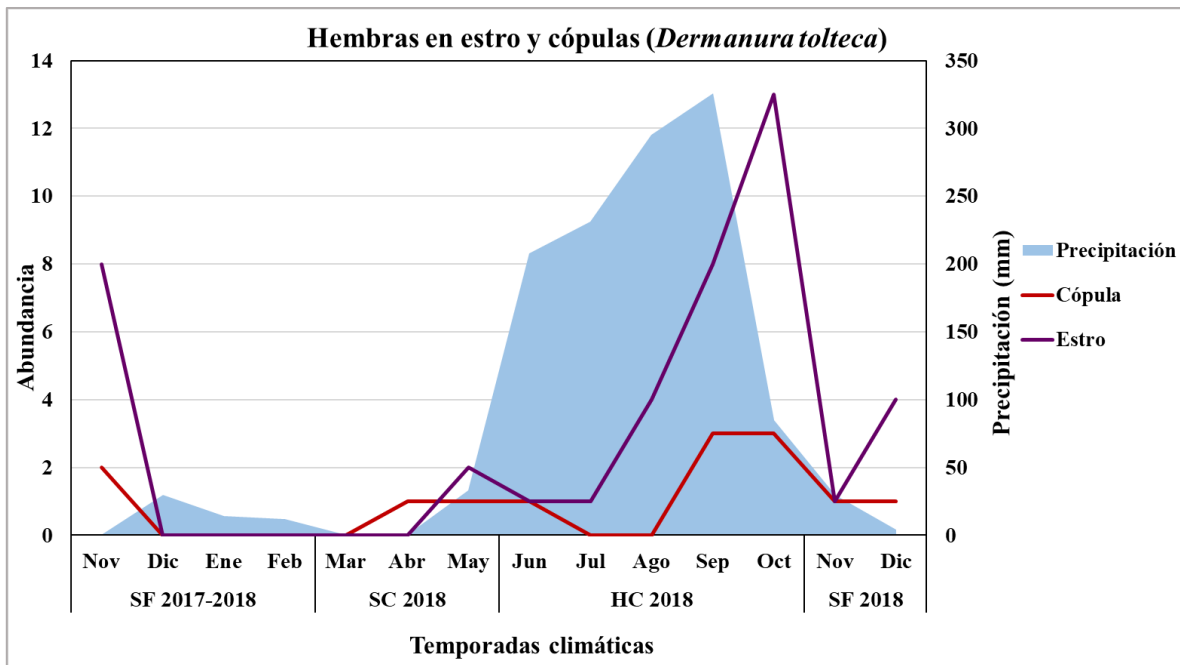


**Cuadro 22.** Número de hembras con evidencia de cópula ( $n = 3$ ) y estro ( $n = 6$ ) en *Chiroderma salvini* a través de los meses y las temporadas climáticas. SF: seca-fría; SC: seca-cálida; HC: húmeda cálida.

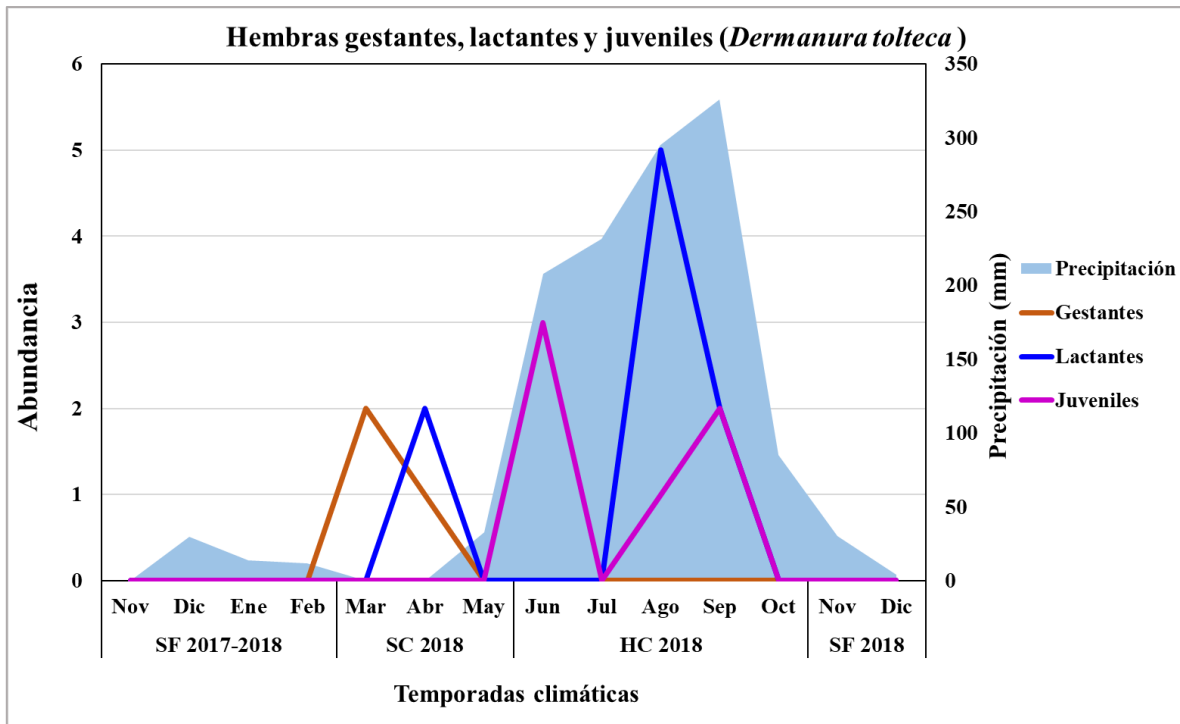


**Cuadro 23.** Número de hembras gestantes ( $n = 3$ ) y juveniles ( $n = 1$ ), en *Chiroderma salvini* a través de los meses y las temporadas climáticas. SF: seca-fría; SC: seca-cálida; HC: húmeda cálida.

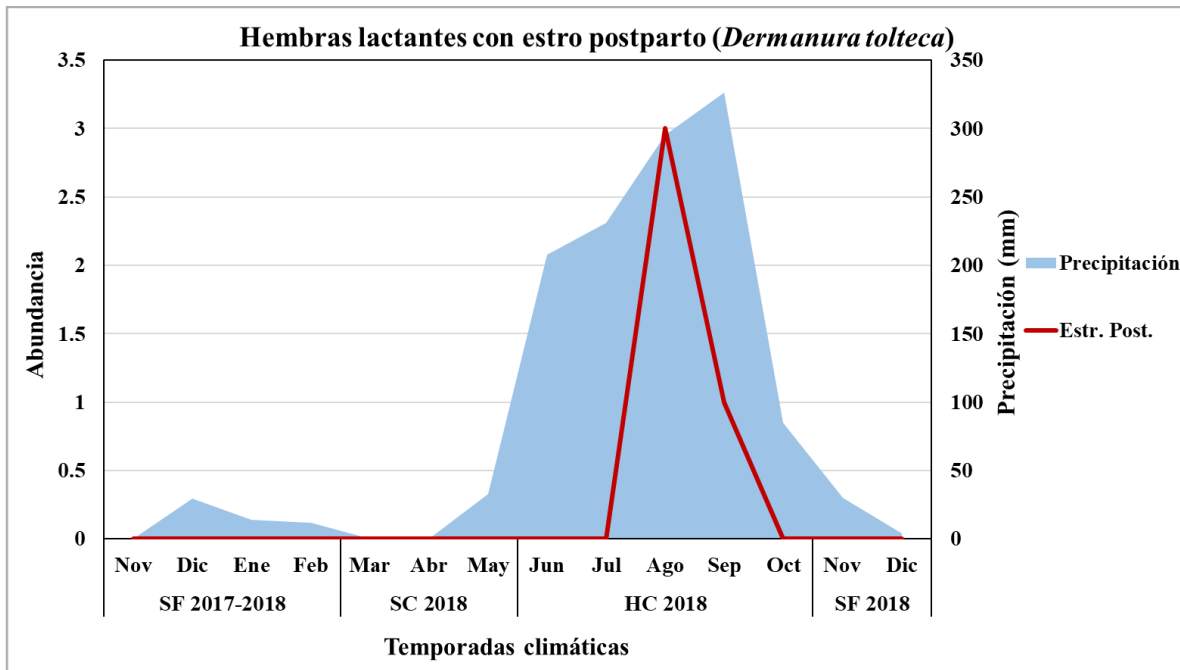
En *Dermanura tolteca* se capturaron 198 individuos, 86 hembras y 112 machos. Tres gestantes, nueve lactantes, seis juveniles, 42 en estro, cuatro en estro postparto y 13 con evidencia de cópula. Se registraron diversos picos de hembras en estro a través de las estaciones a excepción de la estación seca-cálida. Se presentó un pico mayor en la estación de húmeda-cálida, correspondiente a los meses de julio a octubre. Las cópulas se presentaron desde marzo hasta diciembre con una mayor cantidad de hembras con evidencia de cópula ( $n = 13$ ) en la estación de húmeda-cálida (Cuadro 24). Se registró un periodo de gestación, durante la temporada seca-cálida. Se observaron dos periodos de lactancia, uno seguido del periodo de gestación durante la temporada seca, el otro en la temporada de lluvias, solamente hubo registro de un juvenil, durante el mes de septiembre (Cuadro 25). Las hembras en estro postparto se registraron en septiembre y octubre (Cuadro 26).



**Cuadro 24.** Número de Hembras con evidencia de cópula ( $n = 13$ ) y estro ( $n = 42$ ) en *Dermanura tolteca* a través de los meses y las temporadas climáticas. SF: seca-fría; SC: seca-cálida; HC: húmeda cálida.

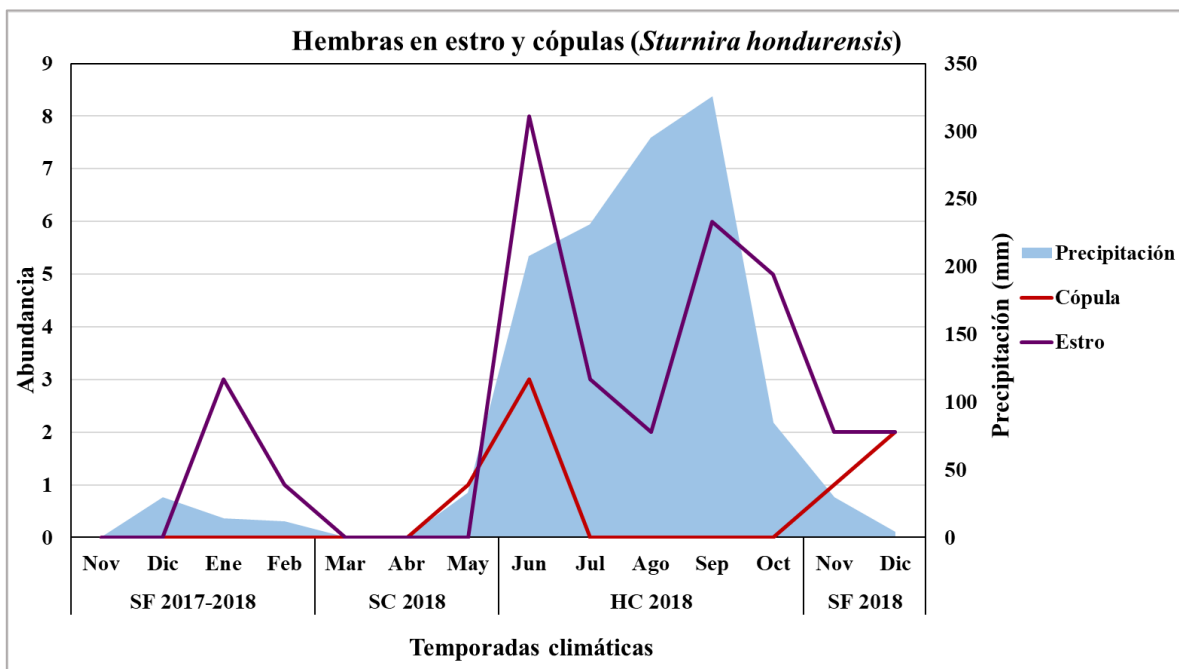


**Cuadro 25.** Número de hembras gestantes ( $n = 3$ ), lactantes ( $n = 9$ ) y juveniles ( $n = 6$ ), en *Dermanura tolteca* a través de los meses y las temporadas climáticas. SF: seca-fría; SC: seca-cálida; HC: húmeda cálida.

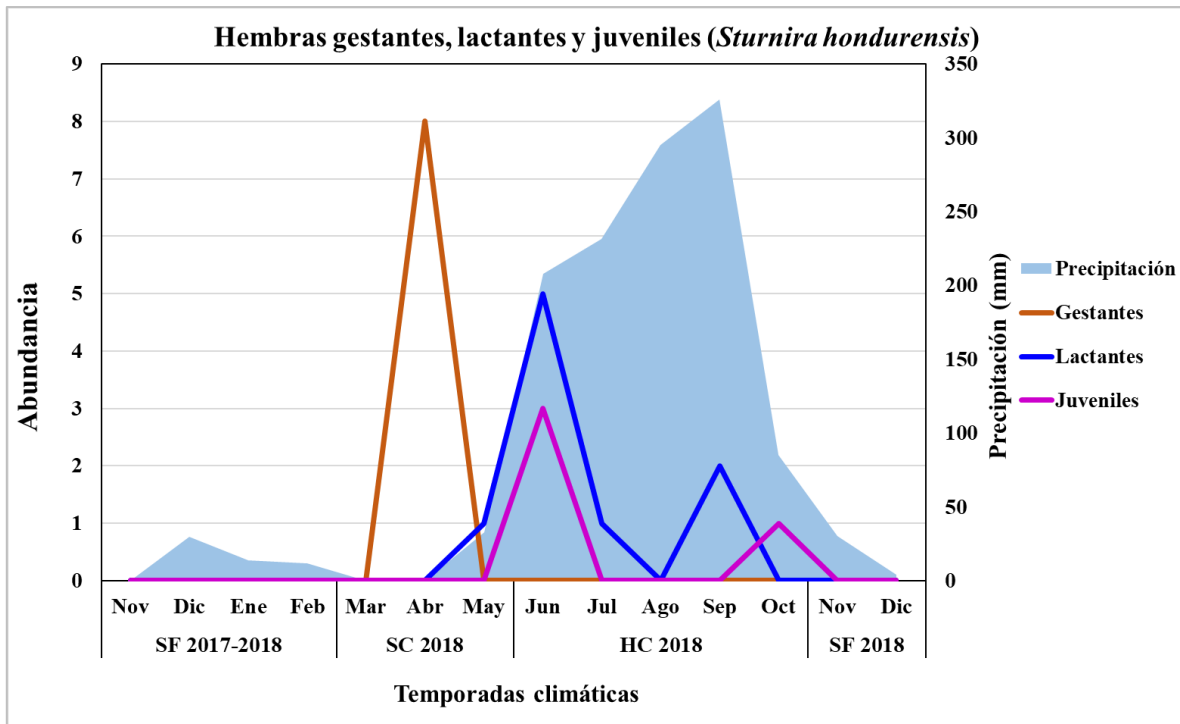


**Cuadro 26.** Número de hembras lactantes con estrógeno postparto ( $n = 4$ ), en *Dermanura tolteca* a través de los meses y las temporadas climáticas. Estr. Post.: Estrógeno postparto; SF: seca-fría; SC: seca-cálida; HC: húmeda cálida.

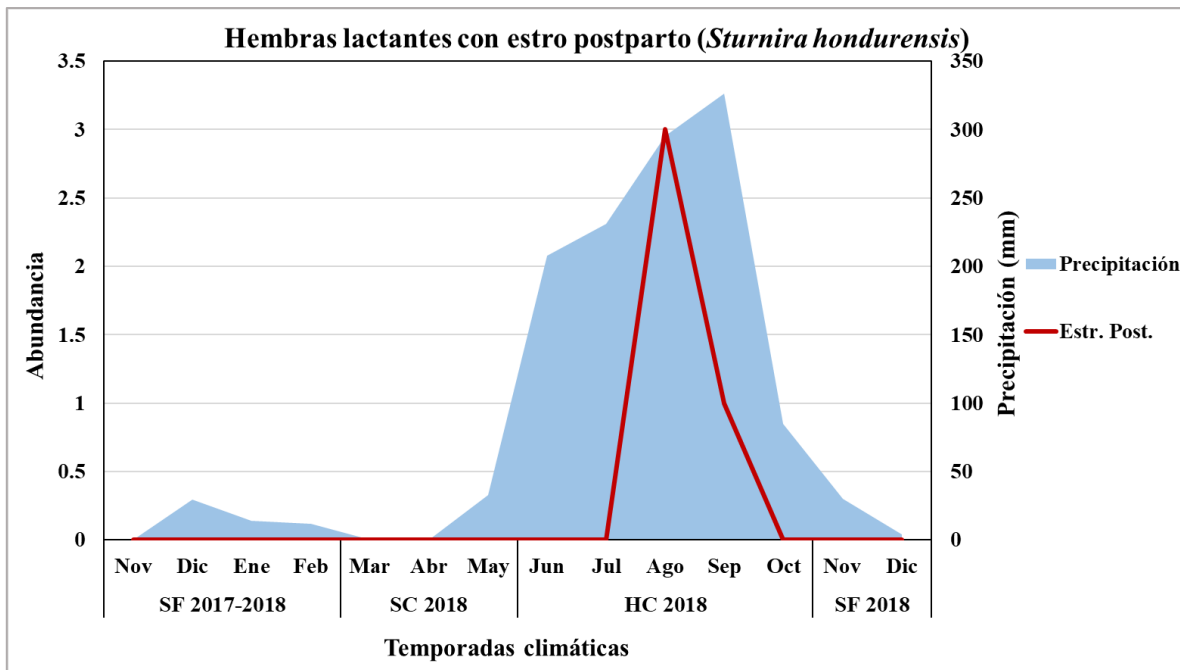
En *Sturnira hondurensis* se capturaron 175 individuos, 91 hembras y 84 machos. Ocho gestantes, nueve lactantes, cuatro juveniles, 32 en estro, cuatro en estro postparto y siete con evidencia de cópula. Hubo presencia de varios picos de estro, uno en la temporada seca-fría ( $n = 8$ ) en enero y dos en la temporada de húmeda-cálida ( $n = 19$ ) en los meses de junio, septiembre y octubre, con evidencia de copulas en los meses de junio y diciembre (Cuadro 27). Se observó un periodo de gestación durante la temporada seca-cálida. Posterior al periodo de gestación hubo dos picos de lactancia en la temporada húmeda-cálida. La presencia de juveniles coincidió con los periodos de lactancia (Cuadro 28). Las hembras en estro postparto ( $n = 4$ ) se registraron en la temporada de húmeda-cálida, durante los meses de junio y septiembre (Cuadro 29).



**Cuadro 27.** Número de hembras con evidencia de cópula ( $n = 7$ ) y estro ( $n = 32$ ) en *Sturnira hondurensis* a través de los meses y las temporadas climáticas. SF: seca-fría; SC: seca-cálida; HC: húmeda cálida.

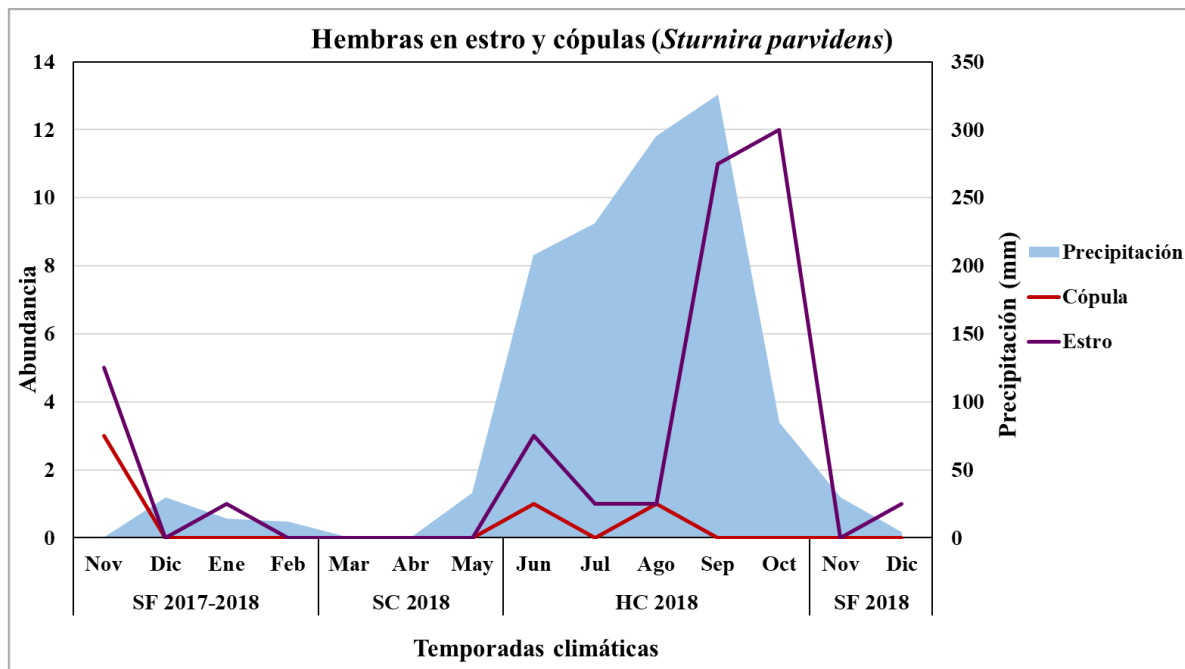


**Cuadro 28.** Número de hembras gestantes ( $n = 8$ ), lactantes ( $n = 9$ ) y juveniles ( $n = 4$ ), en *Sturnira hondurensis* a través de los meses y las temporadas climáticas. SF: seca-fría; SC: seca-cálida; HC: húmeda cálida.



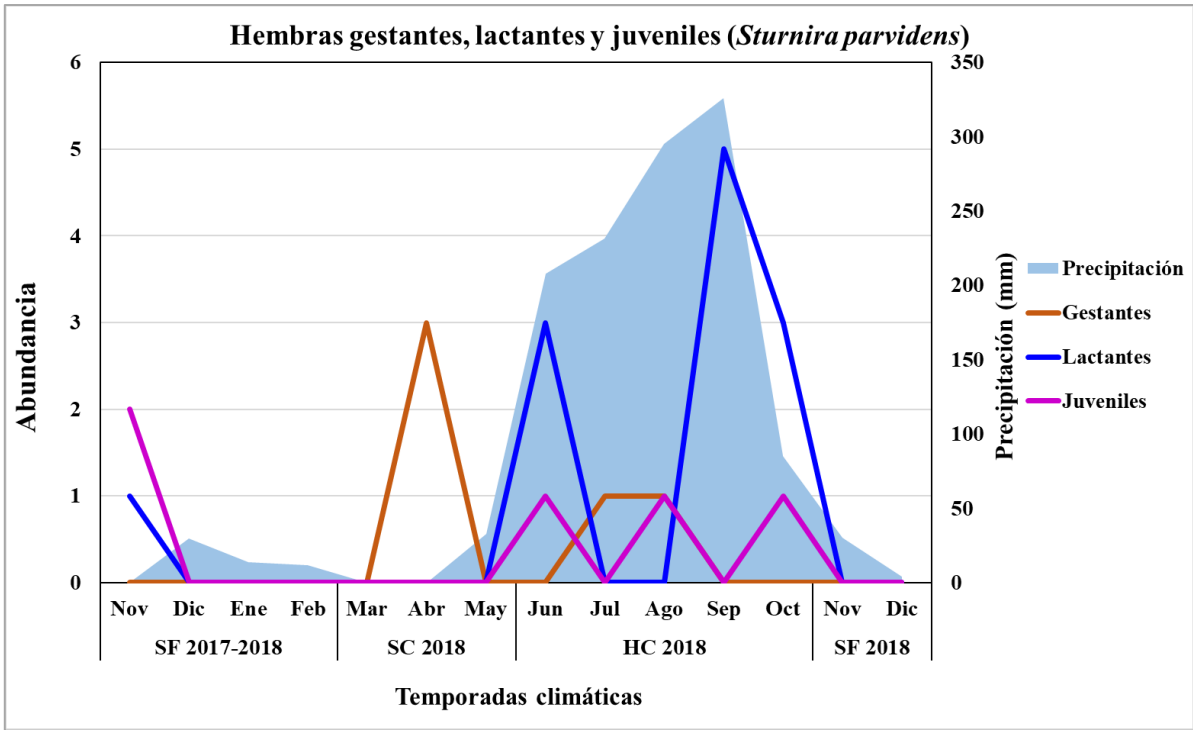
**Cuadro 29.** Número de hembras lactantes con estrógeno postparto ( $n = 3$ ), en *Sturnira hondurensis* a través de los meses y las temporadas climáticas. Estr. Post.: Estrógeno postparto; SF: seca-fría; SC: seca-cálida; HC: húmeda cálida.

En *Sturnira parvidens* se capturaron 177 individuos, 103 hembras y 74 machos. Cinco gestantes, 12 lactantes, cinco juveniles, 35 en estro, tres en estro postparto y cinco con evidencia de cópula. Se registraron varios picos de hembras en estro en dos estaciones climáticas. El mayor en la temporada de lluvias ( $n = 25$ ) en los meses de septiembre y octubre, el menor en la temporada seca-fría ( $n = 7$ ) en noviembre, con evidencia de cópulas en los meses de junio agosto y noviembre (Cuadro 30). Se observaron dos periodos de gestación seguidos de un periodo de lactancia cada uno, uno en la temporada de cálida-seca y el otro en la temporada húmeda-cálida. La presencia de individuos juveniles coincidió con los periodos de lactancia (Cuadro 31). Hubo evidencia de estro postparto en tres hembras lactantes, durante la temporada de lluvias (Cuadro 32).

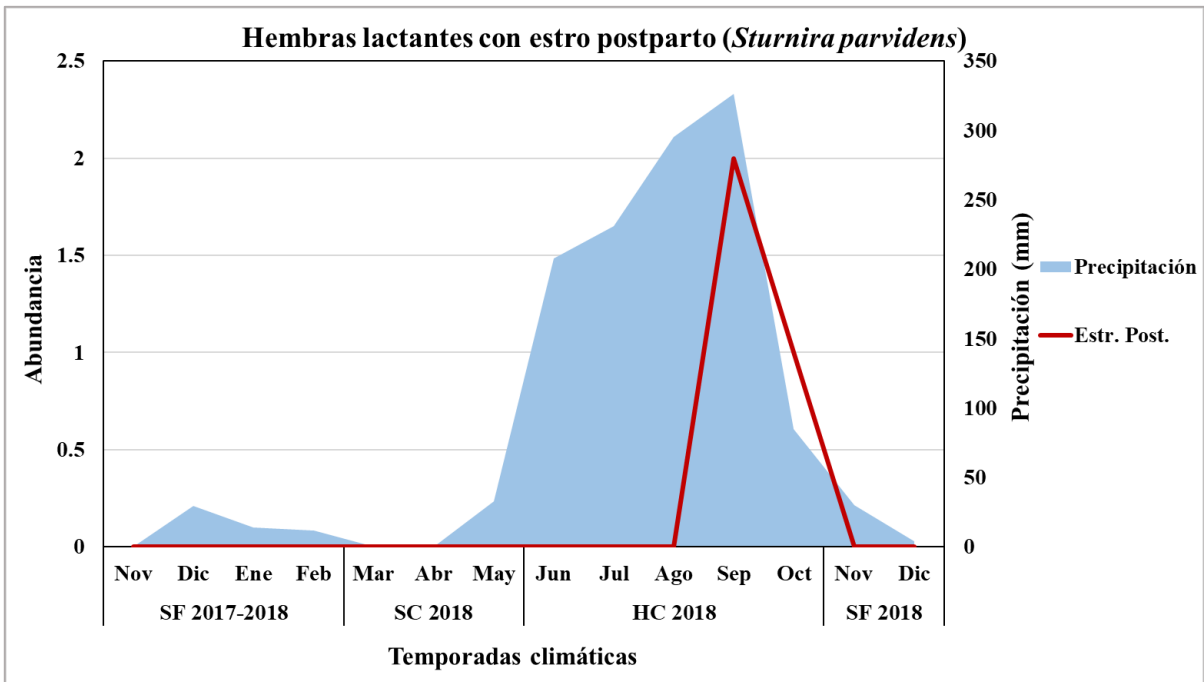


**Cuadro 30.** Número de hembras con evidencia de cópula ( $n = 5$ ) y estro ( $n = 35$ ) en *Sturnira parvidens* a través de los meses y las temporadas climáticas. SF: seca-fría; SC: seca-cálida; HC: húmeda cálida.





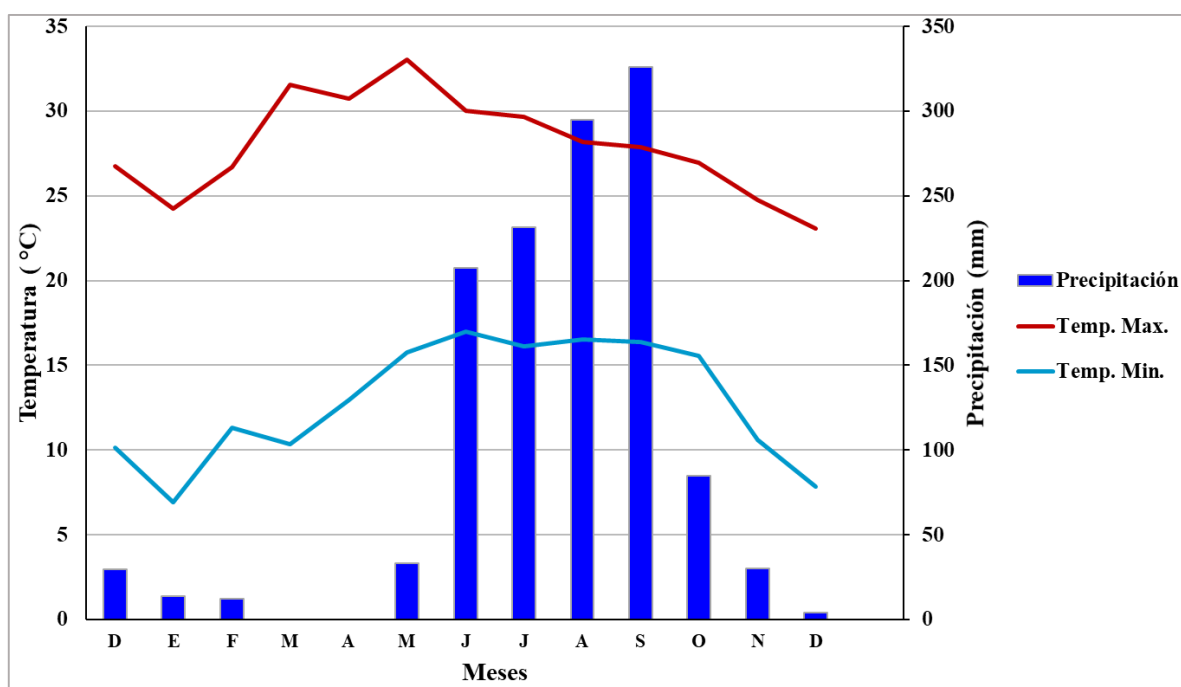
**Cuadro 31.** Número de hembras gestantes ( $n = 5$ ), lactantes ( $n = 12$ ) y juveniles ( $n = 5$ ), en *Sturnira parvidens* a través de los meses y las temporadas climáticas. SF: seca-fría; SC: seca-cálida; HC: húmeda cálida.



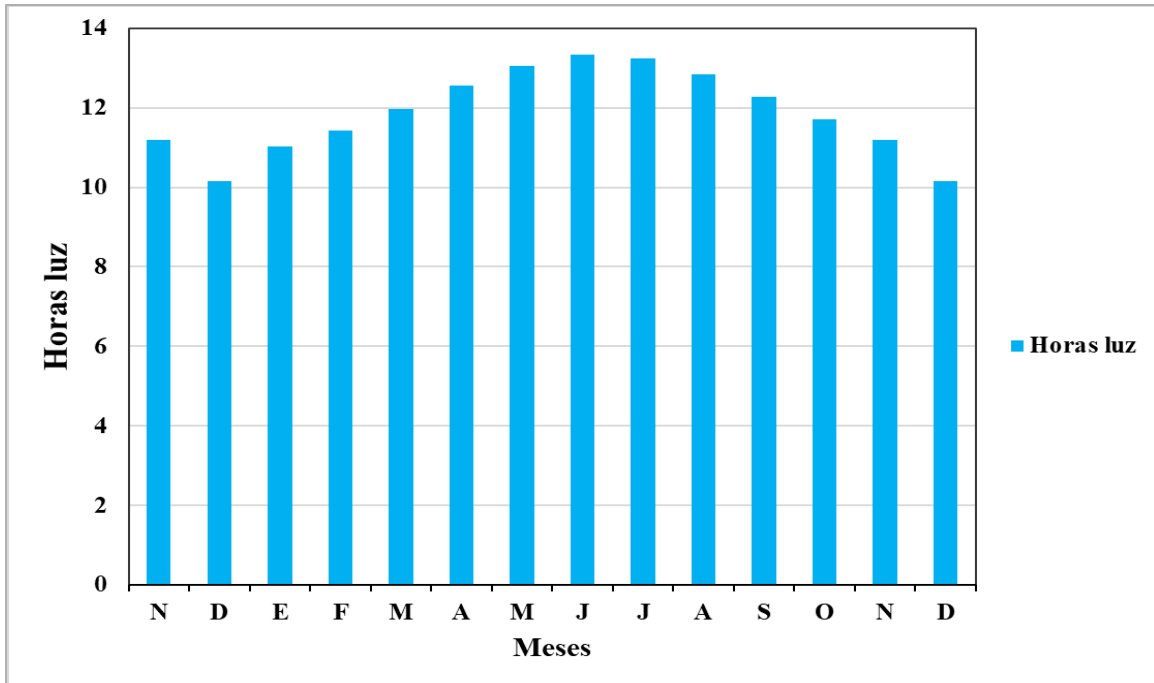
**Cuadro 32.** Número de hembras lactantes con estro postparto ( $n = 3$ ), en *Sturnira parvidens* a través de los meses y las temporadas climáticas. Estr. Post.: Estro postparto; SF: seca-fría; SC: seca-cálida; HC: húmeda cálida.

## Relación de la reproducción con las variables ambientales

Durante el periodo de muestreo los meses con mayor precipitación fueron junio, julio, agosto, septiembre y octubre, mismos que comprendieron a la temporada climática húmeda-cálida 2018, los meses con menor precipitación fueron marzo, abril y diciembre de 2018. El mes con mayor precipitación fue septiembre con 326 mm. La temperatura media máxima mensual fue mayor en los meses de marzo, abril y mayo. El mes más cálido fue mayo con una temperatura media máxima de 33.06°C; mientras que los meses que registraron una temperatura media mínima menor fueron noviembre, diciembre, enero y febrero (Cuadro 33). Respecto a las horas luz naturales, junio fue el mes con una mayor cantidad, con un promedio de 13.33 h mientras que diciembre fue el que presentó menos con 10.16 h, meses correspondientes al solsticio de verano e invierno respectivamente (Cuadro 34).



**Cuadro 33.** Promedio de precipitación, temperatura máxima y mínima mensuales en el zona de muestro.



**Cuadro 34.** Promedio de horas luz natural mensuales en la zona de muestreo.

### Precipitación

El análisis de correlación a nivel gremio frugívoro, se encontró una relación alta y significativa de las hembras lactantes ( $P = 0.001$ ,  $r = 0.824$ ) y lactantes con estro postparto ( $P = 0.000$ ,  $r = 0.833$ ) y media y significativa de hembras en etapa de estro ( $P = 0.040$ ,  $r = 0.555$ ) con la precipitación.

A nivel especie, *S. parvidens* en diestro ( $P = 0.049$ ,  $r = 0.535$ ), *S. hondurensis* inactivas ( $P = 0.039$ ,  $r = 0.557$ ) y en estro ( $P = 0.033$ ,  $r = 0.615$ ), así como *D. tolteca* lactantes ( $P = 0.030$ ,  $r = 0.578$ ) presentaron una correlación media y significativa con la precipitación.

### Temperatura

Anual y por gremio trófico se encontró una correlación media y significativa de las hembras lactantes ( $P = 0.007$ ,  $r = 0.686$ ) y lactantes con estro postparto ( $P = 0.002$ ,  $r = 0.604$ ) con la temperatura media mínima.

A nivel especie, se encontró una correlación media y significativa de *S. hondurensis* lactantes ( $P = 0.041$ ,  $r = 0.552$ ), en proestro ( $P = 0.032$ ,  $r = 0.574$ ) y diestro ( $P = 0.048$ ,  $r = 0.537$ ) con la temperatura media mínima.

### **Horas luz**

Anual y por gremio frugívoro se encontró una correlación media y significativa de las hembras lactantes ( $P = 0.047$ ,  $r = 0.539$ ) y una relación media y significativa en las lactantes con estro postparto ( $P = 0.022$ ,  $r = 0.433$ ) con las horas luz.

A nivel especie *S. hondurensis* lactantes presentaron una correlación media y significativa ( $P = 0.047$ ,  $r = 0.539$ ) con las horas luz.

### **Correlación a través de las temporadas climáticas**

Los meses que comprendieron las temporadas climáticas fueron: seca-fría noviembre, diciembre 2017 y enero, febrero 2018; la temporada seca-cálida 2018 marzo, abril y mayo, la húmeda-cálida 2018, junio, julio, agosto, septiembre y octubre y la seca-fría 2018 los meses de noviembre y diciembre.

A través de las temporadas climáticas por gremio frugívoro, las hembras gestantes presentaron una relación positiva y significativa con las horas luz ( $P = 0.012$ ,  $r = 0.988$ ), por su parte las hembras lactantes ( $P = 0.009$ ,  $r = 0.991$ ), en estro ( $P = 0.016$ ,  $r = 0.984$ ) y lactantes con estro postparto ( $P = 0.001$ ,  $r = 0.999$ ) presentaron una relación significativa y positiva con la precipitación.

A nivel especie las hembras en diestro de *Artibeus jamaicensis* ( $P = 0.044$ ,  $r = 0.956$ ) presentaron una relación significativa y positiva con las horas luz.

*A. jamaicensis* en proestro ( $P = 0.013$ ,  $r = 0.987$ ) y diestro ( $P = 0.012$ ,  $r = 0.988$ ), *Dermanura tolteca* lactantes ( $P = 0.032$ ,  $r = 0.968$ ), presentaron una relación significativa y positiva con la temperatura media mínima que fue menor en la temporada climática seca-fría 2018. Mientras que *D. tolteca* en diestro ( $P = 0.030$ ,  $r = -0.970$ ) presentaron una relación significativa y negativa con la temperatura media máxima.

Las hembras lactantes de diversas especies como *A. lituratus* ( $P = 0.001$ ,  $r = 0.999$ ), *Sturnira hondurensis* ( $P = 0.009$ ,  $r = 0.991$ ) y *S. parvidens* ( $P = 0.006$ ,  $r = 0.994$ ), así como *A. jamaicensis* gestantes ( $P = 0.007$ ,  $r = 0.993$ ), y *Sturnira hondurensis* en diestro ( $P = 0.006$ ,  $r = 0.994$ ) y anestro fisiológico ( $P = 0.001$ ,  $r = 0.999$ ) presentaron una relación significativa y positiva, mientras que *A. jamaicensis* en estro ( $P = 0.012$ ,  $r = 0.988$ ) lactantes ( $P = 0.022$ ,  $r = 0.978$ ), *S. hondurensis* estro ( $P = 0.014$ ,  $r = 0.986$ ), *S. parvidens* en estro ( $P = 0.033$ ,  $r = 0.967$ ), *D. tolteca* lactantes ( $P = 0.045$ ,  $r = 0.955$ ) y en estro ( $P = 0.026$ ,  $r = 0.974$ ), presentaron una relación significativa con la precipitación.

## Vegetación

Referente a la vegetación se registraron un total de 215 ejemplares arbóreos, correspondientes a 29 géneros y 31 especies. El sitio con mayor abundancia fue el sitio Transición 1 con 119 ejemplares, seguido de Transición 2 con 77, y Agropecuario con 19 individuos. El sitio con mayor riqueza fue Transición 1 con 24 especies seguidas de Transición 2 con 10 especies y Agropecuario con dos. Las especies con el mayor valor de importancia forestal fueron guayaba (*Psidium guajava*) con un valor de 271.84 en Agropecuario y 200.56 en el Transición 2, mientras en Transición 1 fue Sangre de drago (*Croton draco*) con un valor de importancia de 145.24 (Cuadro 35).

Agropecuario presentó una abundancia de 19 ejemplares y una riqueza de 2 especies. La especie con el mayor valor de importancia forestal (IVF) fue *Psidium guajava* con 200.56. También se encontró como vegetación aleña *Ficus cotinifolia*, *Phytolacca icosandra*, *Amaranthus spinosus*, *Sida* sp., *Stevia rebaudiana*, *Physalis* sp., y *Solanum* sp.

Transición 1 presentó una abundancia de 119 organismos y una riqueza de 24 especies. Las especies con mayor IVF fueron *Croton draco* con 145.24, *Lippia umbellata* con 18.55, *Juglans regia* con 16.88 y *Cestrum nocturnum* con 16.08. Se encontró presente como vegetación aleña *Prunus serotina*, *Psidium guajava*, *Coffea arabica*, *Salvia officinalis*, *Asterohyptis* sp., *Oplismenus* sp., *Mimosa púdica*, *Stevia rebaudiana* y *Leonotis nepetifolia*.

Transición 2 presentó una abundancia de 77 organismos y una riqueza de 10 especies. Las especies con mayor IVF fueron *Psidium guajava* con 200.56, *Pouteria sapota* con 18.93, *Saurauia serrata* con 16.69 y *Tibouchina scabriuscula* con 15.29. Se encontró presente como vegetación aleña *Carica papaya*, *Siparuna thecaphora*, *Agave* sp., *Prunus serotina*, *Coffea arabica*, *Ficus cotinifolia* y *Croton draco*.

**Cuadro 35.** Valores estructurales (dominancia, densidad, frecuencia) absoluta (ABS) y relativa (REL) e índice de Valor Forestal (IVF) en los tres sitios de muestreo. AGR: Agropecuario; TRAN1: Transición 1; TRAN2: Transición 2.

Sitio	Especie	Dominancia		Densidad		Frecuencia		IVF
		ABS	REL	ABS	REL	ABS	REL	
AGR								
1	<i>Psidium guajava</i> L.	55.83	97.10	0.01	94.73	1	80	271.84
2	<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Wild.	1.66	2.80	0.00	5.26	0.25	20	28.15
TRAN1								
1	<i>Croton draco</i> Schltld.	7808.47	92.11	0.05	42.01	1	11.11	145.24
2	<i>Lippia umbellata</i> Cav.	104.63	1.23	0.014	11.75	0.5	5.55	18.55
3	<i>Juglans regia</i> L.	83.46	0.98	0.009	7.56	0.75	8.33	16.88
4	<i>Cestrum nocturnum</i> L.	16.28	0.19	0.009	7.56	0.75	8.33	16.08
5	<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.	3.01	0.03	0.004	3.36	0.5	5.55	8.95
6	<i>Salix taxifolia</i> Kunth.	150.67	1.77	0.004	3.36	0.25	2.77	7.91
7	<i>Bocconia arborea</i> S.Watson	108.68	1.28	0.004	3.36	0.25	2.77	7.42
8	<i>Inga eriocarpa</i> Benth.	4.65	0.05	0.002	1.68	0.5	5.55	7.29
9	<i>Piper</i> sp.	4.18	0.04	0.002	1.68	0.5	5.55	7.28
10	<i>Ficus cotinifolia</i> Kunth	1.45	0.01	0.002	1.68	0.5	5.55	7.25
11	<i>Salix humboldtiana</i> Willd.	121.92	1.43	0.002	1.68	0.25	2.77	5.89
12	<i>Inga</i> sp.	0.28	0.00	0.003	2.52	0.25	2.77	5.30
13	<i>Chamaedorea elegans</i> Mart.	22.16	0.26	0.002	1.68	0.25	2.77	4.71
14	<i>Quercus insignis</i> M.Martens y Galeotti	5.15	0.06	0.002	1.68	0.25	2.77	4.51
15	<i>Salix babylonica</i> L.	20.86	0.24	0.001	0.84	0.25	2.77	3.86
16	<i>Alnus jorullensis</i> Kunth	14.95	0.17	0.001	0.84	0.25	2.77	3.79
17	<i>Melia azedarach</i> L.	3.21	0.03	0.001	0.84	0.25	2.77	3.65
18	Urticaceae	1.73	0.02	0.001	0.84	0.25	2.77	3.63
19	<i>Saurauia serrata</i> DC.	0.57	0.00	0.001	0.84	0.25	2.77	3.62
20	<i>Psidium guajava</i> L.	0.25	0.00	0.001	0.84	0.25	2.77	3.62
21	<i>Casimiroa edulis</i> La Llave y Lex	0.078	0.00	0.001	0.84	0.25	2.77	3.61
22	Enredadera	0.09	0.00	0.001	0.84	0.25	2.77	3.61
23	Viguiera	0.03	0.00	0.001	0.84	0.25	2.77	3.61
24	<i>Celtis caudata</i> Planch.	0.13	0.00	0.001	0.84	0.25	2.77	3.61
TRAN2								
1	<i>Psidium guajava</i> L.	13493.97	96.62	0.06	78.94	1	25	200.56
2	<i>Pouteria sapota</i> (Jacq.) H.E.Moore y Stearn	347.32	2.48	0.003	3.94	0.5	12.5	18.93
3	<i>Saurauia serrata</i> DC.	33.97	0.24	0.003	3.94	0.5	12.5	16.69
4	<i>Tibouchina scabriuscula</i> (Schltld.) Cogn.	22.16	0.15	0.002	2.63	0.5	12.5	15.29
5	<i>Persea americana</i> Mill.	27.75	0.19	0.002	2.63	0.25	6.25	9.08
6	<i>Luma apiculata</i> (DC.) Burret	2.12	0.01	0.002	2.63	0.25	6.25	8.89
7	<i>Syzygium jambos</i> (L.) Alston	35.29	0.25	0.001	1.31	0.25	6.25	7.81
8	<i>Tacote blanco</i>	0.70	0.00	0.001	1.31	0.25	6.25	7.57
9	<i>Juglans regia</i> L.	1.96	0.01	0.001	1.31	0.25	6.25	7.57
10	<i>Citrus aurantifolia</i> (Christm.) Swingle	0.53	0.00	0.001	1.31	0.25	6.25	7.56

## Reproducción y vegetación

A nivel gremio frugívoro las hembras en estro fueron más abundantes en los sitios con mayor cantidad de árboles de *Psidium guajava* ( $P = 0.017$ ,  $r = 1.000$ ), mientras que las hembras en proestro en los sitios donde los árboles que *Psidium guajava* eran más altos ( $P = 0.050$ ,  $r = 0.997$ ). Las hembras gestantes presentaron una relación alta, pero no significativa a los sitios de mayor abundancia ( $P = 0.21$ ,  $r = 0.946$ ) y riqueza de especies ( $P = 0.305$ ,  $r = 0.887$ ), contrariamente las hembras lactantes se presentaron mayormente en los sitios con menor abundancia y especies arbóreas, las cuales presentaron una relación alta negativa pero no significativa con la abundancia ( $P = 0.392$ ,  $r = -0.816$ ) y la riqueza ( $P = 0.297$ ,  $r = -0.893$ ). Por su parte las hembras lactantes con estro postparto, similar a las lactantes, presentaron una relación alta, negativa y significativa con la riqueza ( $P = 0.03$ ,  $r = -0.998$ ) y alta negativa, pero no significativa con la abundancia ( $P = 0.131$ ,  $r = -0.978$ ).

A nivel especie, *Artibeus jamaicensis* en estro y lactantes tuvieron mayor presencia en los sitios con una mayor riqueza de especies arbóreas ( $P = 0.037$ ,  $r = 0.998$ ), y mayor abundancia de la vegetación ( $P = 0.059$ ,  $r = 0.996$ ). Mientras que *D. tolteca* en proestro tuvieron mayor presencia en los sitios en donde la altura de *Psidium guajava* fue mayor ( $P = 0.019$ ,  $r = 1.000$ ).



## DISCUSIÓN

Este es uno de los pocos trabajos que evalúan la biología reproductiva de murciélagos en México y América, reportamos la biología de reproductiva de 8 especies, de éstas, en 6 se aportan datos de su ciclo estral por primera vez; entre ellas *Centurio senex* y *Echistenes harti*, especies cuyas capturas en estudios son escasas y cualquier dato reproductivo es de gran importancia. También es uno de los primeros trabajos donde se obtuvo la información de la biología reproductiva de murciélagos frugívoros en ambientes antropizados mediante la implementación de dos técnicas de evaluación: la caracterización reproductiva externa y caracterización reproductiva citológica en todas las hembras; independientemente de su condición reproductiva y edad, de las cuales se pudo obtener la caracterización de la etapa del ciclo estral, donde se identificó cada etapa; no solamente por el tipo celular más abundante; se identificó evidencia de copulas en diversas hembras incluyendo juveniles, se identificó mediante una nueva metodología el patrón reproductivo en diversas especies, entre ellas *Chiroderma salvini*, *Dermanura tolteca*, *Sturnira hondurensis* y *S. parvidens*, especies cuya información reproductiva es escasa, así también se obtuvieron datos sobre la relación de la reproducción con los factores climáticos y de vegetación.

La determinación de la etapa del ciclo conforme a un solo parámetro puede ser confusa, en la fase de anestro gestacional, diestro y proestro las células intermedias fueron el tipo celular más representativo, si se identificara la etapa solamente basándose en el porcentaje celular más abundante habría una alta posibilidad de estimación errónea entre estas tres etapas, por lo que es importante evaluar además los demás tipos celulares en el frotis, así como la morfología de las células y las características del fondo, como se realizó en el presente trabajo.

Referente a las etapas del ciclo estral identificadas, proestro, estro, diestro y anestro fueron diferentes a las registradas por algunos autores que identifican la etapa de metaestro dentro de su ciclo (Elizalde-Arellano *et al.*, 2009; Vela-Vargas *et al.*, 2016; Castillo-Navarro *et al.*, 2017), en el presente estudio se remitió a no caracterizarla debido a que la etapa de metaestro conforma el periodo de formación del cuerpo lúteo (Hyttel *et al.*, 2009) como unidad bien delimitada (Feldman y Nelson, 2000) por lo que es necesario realizar un seguimiento hormonal para la identificación específica de esta etapa. Por otro lado las etapas

identificadas fueron similares a lo registrado en murciélagos frugívoros (Pérez-Pabón, 2007; Vela-Vargas *et al.*, 2016; Castillo-Navarro *et al.*, 2017) y en caninos como la perra (*Canis lupus familiaris*), a excepción de que en esta última la etapa de proestro, se caracteriza por presentar infiltración de glóbulos rojos, (Feldman y Nelson 2000; Kustritz, 2005, 2012) en las citologías realizadas no se observaron células de este tipo, en murciélagos no están registradas los eritrocitos durante el proestro (Pérez-Pabón, 2007; Vela-Vargas *et al.*, 2016; Castillo-Navarro *et al.* 2017), aunque si existe registro de especies que presentan menstruación, tal es el caso *Carollia perspicillata* (De Bonilla y Romero, 1988b) que sincronizan el periodo de ovulación con la menstruación. También las etapas caracterizadas mostraron ser similares a las registradas en felinos (Kustritz, 2005) especie poliéstrica estacional; a excepción de que en ella se identifica una etapa extra, conocida como interestro; debido a que la ovulación en felinos es inducida; aunque para el murciélago zorro volador de la india (*Pteropus giganteus*) se ha registrado este tipo de ovulación. La etapa de anestro fue diferente ya que en la gata hay abundancia de células intermedias y superficiales (Kustritz, 2012) a diferencia de las parabasales que fueron las más representativas.

En el proestro, las células más abundantes fueron las intermedias; a diferencia de lo descrito en varias especies de murciélagos frugívoros del neotrópico como *A. lituratus*, *A. planirostris*, *Carollia castanea*, *C. perspicillata*, *Dermanura phaeotis* y *Glossophaga soricina* (Vela-Vargas *et al.*, 2016), cuya célula más abundante para esta etapa fue la superficial nucleada, por su parte fue similar a los registrado por Castillo-Navarro *et al.* (2017) cuyas células más abundantes fueron las intermedias y superficiales nucleadas. Cabe mencionar que en el presente estudio las superficiales nucleadas fueron las segundas células más abundantes. La morfología registrada de las células intermedias fue similar a las células superficiales; aunque presentaban un núcleo vesiculado con apariencia relativamente sana, su citoplasma era plano, con bordes poligonales y angulosos. Conocidas también como células superficiales-intermedias por poseer características morfológicas de ambos tipos celulares, son el reflejo de un efecto creciente, más no en su máxima expresión, de estrógenos circulantes en sangre y en manifiesto en el epitelio vaginal (Feldman, y Nelson, 2000). Posiblemente las hembras caracterizadas bajo esta etapa se encontraban en la fase intermedia del proestro, que se caracteriza por presentar menor cantidad de parabasales e intermedias pequeñas, e incremento de superficiales-intermedias, así como de superficiales (Feldman, y

Nelson *op. cit.*), por otro lado, las descritas por Vela-Vargas *et al.* (2016) probablemente se encontraban en el proestro tardío.

En la etapa de estro las células predominantes fueron las superficiales anucleadas, igualmente para los demás estudios en murciélagos (Bonilla y Romero, 1988a; Pérez-Pavón, 2007; Elizalde-Arellano *et al.*, 2009; Vela-Vargas *et al.*, 2016; Castillo-Navarro *et al.*, 2017; Stukenholtz *et al.*, 2018), este tipo de células son el reflejo completo de los estrógenos sobre el epitelio vaginal (Feldman y Nelson, 2000). Se encontraron también espermatozoides, evidencia de receptibilidad sexual característico de esta etapa (Hyttel *et al.*, 2009). Esta etapa fue similar a la reportada para otras especies entre ellas en felinos como la gata y caninos como la perra, en esta última se caracteriza por contener exclusivamente células superficiales con núcleo picnótico o casi o en su totalidad de células anucleadas e intermedias de tamaño grande (Cowell *et al.*, 2009). Cabe mencionar que identificar la etapa de estro no es indicativo de detectar la ovulación, debido a que la ovulación suele presentarse aproximadamente dos días después del pico mayor de hormona luteinizante (LH) y los altos niveles de queratinización suelen variar de seis días antes hasta tres posterior al pico de LH (Cowell *op. cit.*).

Durante la etapa de estro los elevados niveles circulantes de estrógenos estimulan la producción de moco producidos por diversas partes del tracto reproductivo, como el oviducto, cerviz, vagina entre otros (Guáqueta, 2009). La presencia de moco vaginal en murciélagos se ha reportado en *Artibeus jamaicensis* y *A. lituratus* (Castillo Navarro *et al.*, 2017), el cual estuvo asociado a la presencia de leucocitos presentes en hembras en estro y metaestro. Por nuestra parte, la presencia de moco en los frotis estuvo asociada exclusivamente a la etapa de estro. En el murciélago grande de herradura japonés (*Rhinolophus ferrumequinum nippon*) el tapón vaginal es expulsado justo antes de la ovulación o después, durante la temporada reproductiva en primavera (Oh *et al.*, 1983).

La etapa de diestro difirió de la registra por Castillo-Navarro *et al.* (2017) quienes registraron mayor cantidad de células parabasales y superficiales en menor cantidad. Por su parte fue similar a la descrita en caninos, etapa que se caracteriza por presentar una combinación de células parabasales e intermedias, es común la infiltración de neutrófilos, células del metaestro, y espumosas (Feldman y Nelson, 2000). En roedores la etapa de diestro

también muestra infiltración de leucocitos, pero la cantidad de células es casi nula y suelen observarse solamente células queratinizadas (McLean *et al.*, 2012).

Identificar una etapa lútea del ciclo estral en un organismo (metaestro, diestro), solamente por medio de la citología vaginal no es indicativo de gestación ni de que se encuentre un embrión en desarrollo. Para indicar que un organismo se encuentra en gestación temprana es necesario el uso en conjunto de otras técnicas que midan niveles séricos de hormonas (Cheryl *et al.*, 1992; Schwarzenberge, 2007). En el anestro gestacional, existen pocos trabajos que describan las características celulares de las hembras gestantes en murciélagos frugívoros. En su estudio Stukenholtz *et al.* (2018) encontraron que las células intermedias fueron el tipo celular más abundante en las hembras gestantes así como variaciones principalmente en las superficiales y parabasales; las células superficiales fueron menos abundantes y las parabasales fueron en aumento desde la gestación temprana a la tardía. La mayoría de trabajos de citología vaginales en murciélagos se han realizado en hembras adultas caracterizadas como inactivas (Peréz-Pavón, 2007; Elizalde-Arellano *et al.*, 2009; Vela-Vargas *et al.*, 2016; Castillo-Navarro *et al.*, 2017). Cabe destacar que no se identificó la gestación con la citología, se realizó la citología vaginal en hembras que con previa caracterización externa se catalogaron como gestantes. La citología vaginal es una técnica que mediante la evaluación de las proporciones y morfología de las células del epitelio vaginal y se identifica de manera indirecta la presencia de estrógenos circulantes en el organismo (Thrall y Olson, 2003). Esta técnica no diagnostica ovulación ni gestaciones (Cowell *et al.*, 2009). Las características citológicas de las hembras gestantes fueron similares a la citología de la gestación del segundo y tercer trimestre en humanos donde se describe que es común el predominio de células intermedias, naviculares y frotis citolíticos (núcleos desnudos y bacterias) (Sáenz y Fernández, 2003). Durante la gestación en la gata las células más representativas son las intermedias y parabasales (Herron, 1977). A diferencia de los murciélagos gestantes evaluados, donde la infiltración de leucocitos (neutrófilos) fue abundante en esta etapa, en felinos como el guepardo (*Axionyx jubatus*) la disminución y poca presencia de leucocitos fue una señal asociada a la concepción y preñez (Cheryl *et al.*, 1992). Las células con características nucleares diferentes encontradas exclusivamente en los frotis de las gestantes podrían tratarse de células de “Arias Stella”, registradas en humanos

como células con núcleos atípicos y voluminosos presentes en la gestación (Sáenz y Fernández, 2003).

El anestro fisiológico fue similar al reportado en *Artibeus lituratus*, *A. planirostris*, *Carollia castanea*, *C. perspicillata*, *Dermanura phaeotis* y *Glossophaga soricina* (Pérez-Pabón, 2007; Vela-Vargas *et al.*, 2016) y en la perra (Feldman y Nelson, 2000). Los bajos niveles de estrógeno hacen que las células del epitelio vaginal no se hipertrofien o proliferen (Cowell, 2009; Feldman y Nelson, *op. cit.*).

Acerca de la etapa del ciclo estral presentada por condición reproductiva y etapa de crecimiento más del 80% de las hembras consideradas externamente como inactivas se encontraban dentro de una etapa de la fase folicular del ciclo estral (proestro y estro), esto quiere decir que se encontraban ya sea en la fase de desarrollo folicular, posiblemente con folículos preovulatorios, o en la etapa de receptibilidad sexual (Senger, 2003; Rippe, 2009). Solamente unas pocas hembras se encontraban en anestro fisiológico verdadero, lo que evidencia la importancia de utilizar la evaluación externa y citológica en la caracterización reproductiva de los murciélagos en campo para así evitar una caracterización errónea (Vela-Vargas *et al.*, 2016).

En ninguno de los frotis de las hembras en anestro gestacional se encontraron rastro de copula, debido a que los altos niveles de progesterona inhiben la producción de GnRH; aunque se ha reportado con baja incidencia que vacas y ovejas pueden desplegar conductas de estro durante la preñez (Senger, 2003).

En las hembras lactantes, similar a las hembras caracterizadas externamente como inactivas se encontraban reproductivas, el 43.47% se encontraban en la etapa de crecimiento y maduración folicular (proestro) mientras que mismo porcentaje de ellas se encontraba en la etapa de receptibilidad sexual (estro); menos del diez por ciento se encontraban en la etapa de diestro y solamente 4.34 % presentaron estar en el anestro de la lactancia, contrariamente a los registrado por Pérez Pavón (2007), en donde las hembras lactantes se encontraban en anestro.

Para las hembras juveniles la etapa de proestro y estro fueron las más representativas, esto evidencia que se encontraban en la fase folicular del ciclo estral, algunas presentaban

evidencia de cópula por lo que se encontraba en la fase de receptibilidad sexual (estro). Igualmente, para las hembras subadultas; posiblemente se trate de organismos que habían alcanzado la pubertad, etapa que se caracteriza por el comienzo de una actividad ovárica cíclica y regular, capaces de producir gametos maduros, más aún no han alcanzado la madurez física y sexual (Senger, 2003).

En las hembras adultas la gran mayoría (77.48 %) se encontraban en la fase folicular del ciclo estral. Solamente en esta etapa de crecimiento se presentaron las etapas de anestro gestacional y fisiológico. Es difícil saber con precisión la causa por el cual esas hembras externamente inactivas presentaron anestro fisiológico; una causa podría ser la estacionalidad, otro podría ser la ausencia de ciclicidad por edad avanzada (Senger, 2003; Hyttel *et al.*, 2009). La menopausia en humanos está caracterizada por presentar frotis atróficos con claro predominio de células parabasales (Sáenz y Fernández, 2003) como los frotis presentados por las hembras en anestro fisiológico. Determinar la edad avanzada en murciélagos es considerablemente difícil, aunque puede ser de ayuda la evaluación de la cronología dentaria ya que la dentición puede ofrecer información de un organismo entre ellos la aproximación de la edad, por el desgaste que se produce con años de uso, o puede estar afectada también por otros aspectos como heridas de tipo mecánico (Cardona y Álvarez, 2010). Relacionar el anestro fisiológico con el desgaste de la dentición podría ser un aspecto interesante a evaluar ya que un organismo con dentadura gastada compromete su alimentación y por ende su salud general.

El patrón reproductivo registrado para las especies de murciélagos estudiadas fue poliéstrico estacional bimodal con presencia de estro postparto, similar a los descritos para murciélagos de este gremio (Fleming, 1971a, b, 1972; Wilson, 1979; Rosas, 2006; Patiño-Rico, 2007; Sánchez-Moreno *et al.*, 2010; Durant *et al.*, 2013; Castillo-Navarro *et al.*, 2017). A diferencia de otros estudios la poliestría del patrón reproductivo se definió con la manifestación anual del estro principalmente, se pudo constatar que, si bien a través de la mayoría de los meses hubo hembras en etapa de estro, la temporada con mayor precipitación fue la que manifestó mayor cantidad de hembras en estro, el estro postparto se identificó de manera citológica para tener una aproximación más certera.

La identificación del estro postparto mediante evaluación de la citología vaginal de las hembras lactantes resultó un método efectivo y no letal. En todas las especies donde hubo captura de hembras en etapa de lactancia, hubo presencia de estro postparto, algunas inclusive con evidencia de copula en los frotis. Es posible que las especies que presentaron estro postparto durante el segundo pico de lactancia presenten gestación retardada; en murciélagos frugívoros solamente ha sido identificada en *Artibeus jamaicensis* (Fleming, 1971a) o que presenten otro pico de nacimientos no registrado.

El patrón reproductivo que se registró en *A. jamaicensis* fue poliéstrico bimodal con presencia de estro postparto; este tipo de patrón también ha sido descrito por diversos autores (Ortega y Castro-Arellano, 2001; Sánchez-Hernández, 2016; Castillo-Navarro *et al.*, 2017) mientras que otros lo describen sin presencia de estro postparto (Fleming, 1971; Patiño-Rico, 2007) o como poliéstrico continuo (Sánchez-Hernández *et al.*, 1990; Pérez-Pabón, 2007). La gestación se registró a finales de la temporada seca e inicios de la húmeda, similar a lo registrado por Castillo-Navarro *et al.* (2017) quienes encontraron los periodos de gestación durante la temporada de lluvias y secas. En Costa Rica, Fleming (1972) registró el primer periodo de gestación de *A. jamaicensis* en la segunda mitad de la estación seca, el otro en la mitad de la temporada lluviosa. La presencia de juveniles se registró a inicios de la temporada seca-cálida inicios de la húmeda-cálida, se registraron dos periodos de lactancia uno en la temporada seca-cálida el otro a inicios de la temporada húmeda-cálida como lo registrado en murciélagos del gremio frugívoro, en donde cada pico de lactancia y de crías está asociado a la disponibilidad frutal, se menciona además que durante la estación seca las hembras pueden suplementar su dieta al complementarla con insectos (Rosas, 2006). El estro, las cópulas y las hembras en estro postparto se registraron durante la temporada de lluvias que comprendió los meses de junio a octubre, posiblemente las hembras incluyendo lactantes que quedaron gestantes durante este periodo reproductivo hayan manifestado un periodo de gestación retardada para que las crías nazcan hasta la próxima temporada de gestación en la temporada de secas entre marzo y abril. La gestación retardada ya se registró en esta especie (Fleming, 1971a) en donde se describe una diapausa de 2.5 meses, se menciona que otras especies del género *Artibeus* posiblemente también lo manifiesten.

En *Artibeus lituratus* el patrón que manifestó fue poliéstrico estacional bimodal con presencia de estro postparto, este tipo de patrón ha sido descrito en las poblaciones de Centro América (Fleming, 1972) y para Colombia (Castillo-Navarro *et al.*, 2017), en México, para el estado de Colima (Sánchez Hernández *et al.*, 2016). Otros patrones con el que ha sido descrito son el poliéstrico continuo (Sánchez-Hernández *et al.*, 2016; Sánchez-Hernández y Romero-Almaraz, 1995) y el monoéstrico estacional (Duarte y Talamoni, 2009). En este último las hembras gestantes se manifestaron a finales de la temporada seca y los partos a través de toda la temporada de lluvias, los machos se encontraron reproductivos a través de todo el año, mencionan además que esto podría sugerir la poliestría de su patrón reproductivo (Duarte y Talamoni, *op. cit.*). Por nuestra parte, las hembras en estro se manifestaron a finales de la temporada de lluvia y durante toda la temporada fría. No hubo capturas de hembras gestantes ni juveniles, más si de lactantes, donde se registraron dos periodos de lactancia; uno en la época seca otro en la época lluviosa. La gestación en *A. lituratus* tiene una duración aproximada de 106.45 días (Jones, 2009), el periodo entre el último estro y el próximo periodo de lactancia registrado fue de ocho meses, lo que podría sugerir gestación retardada como lo identificado en *A. jamaicensis* (Fleming, 1971a).

Debido a las pocas capturas de *Centurio senex*, no fue posible la identificar su patrón reproductivo; este ha sido sugerido como poliéstrico bimodal (Villa-Ramírez, 1967; Wilson, 1979; Sánchez-Moreno *et al.*, 2010). Sánchez-Hernández *et al.* (2016) obtuvieron hembras gestantes en enero y lactantes en abril. En este trabajo todas las hembras capturadas fueron hembras externamente inactivas de las cuales una hembra se encontraba en estro en junio.

El patrón reproductivo de *Chiroderma salvini* fue poliéstrico estacional bimodal no fue posible identificar el estro postparto. La poca información existente sobre su reproducción la sugieren como una especie poliéstrica (Wilson, 1979). Sánchez-Hernández *et al.* (2016) registraron en Colima hembras gestantes durante el mes de enero y una hembra lactante en abril; mientras en Jalisco Watkins *et al.* (1972), registraron gestantes durante el mes de abril y junio y las lactantes solamente en junio. Por nuestra parte, las gestantes se encontraron durante la época seca en el mes de marzo y la época lluviosa durante los meses de julio y septiembre; no hubo capturas de hembras lactantes para evaluar la presencia de



estro postparto; mientras que las hembras en estro y las cópulas se registraron principalmente en la temporada de lluvias.

En *Dermanura tolteca* se registró el patrón de poliéstrico estacional bimodal con presencia de estro postparto. Su patrón reproductivo ha sido descrito como poliéstrico continuo con presencia de estro postparto, donde las hembras tienen tres nacimientos al año (Sánchez-Hernández *et al.*, 2016). Wilson (1979), registró hembras gestantes desde enero hasta octubre; aunque esto puede ser ocasionado por la reproducción asincrónica de las mismas hembras. García-García *et al.* (2010), lo describen como una especie poliéstrica bimodal, con dos periodos de gestación entre abril a junio y agosto a septiembre. Otros trabajos también la registran como poliéstrica bimodal (Fleming, 1972; Iñiguez-Dávalos, 1993). Por nuestra parte las hembras en estro, así como las copulas se presentaron en la mayoría de los meses principalmente los meses de agosto a octubre; las gestantes en los meses de marzo a abril y las lactantes en abril y junio a octubre similar a los registrado por García-García *et al.* (2010).

Hubo pocos datos reproductivos de *Echistenes harti* (una captura), para identificar el patrón reproductivo anual, mas con la información del ejemplar capturado se puede tener un acercamiento al tipo de patrón que presenta. El organismo capturado fue una hembra lactante capturada durante la temporada de lluvias (septiembre) la cual citológicamente se encontraba en estro postparto. Por su estado de lactancia se infiere que anteriormente había estado en un periodo de celo y gestación y por su condición de hembra en estro existen altas probabilidades de quedar gestante; con esto se evidencian por lo menos dos estros uno en la época seca otro en la lluviosa, lo que la sugiere como especie poliéstrica estacional bimodal con presencia de estro postparto. El estro postparto en *Echistenes harti* estaba reportado solamente con características externas, Sánchez-Hernández *et al.* (2016) que reportaron la captura de un ejemplar hembras durante el mes de abril, en etapa de lactancia y gestante.

En *Sturnira hondurensis* el patrón reproductivo fue poliéstrico estacional bimodal con presencia de estro postparto. Wilson (1979) también lo describe como una especie poliéstrica bimodal. En el estado de Colima Sánchez-Hernández *et al.* (2016), obtuvieron capturas de hembras lactantes en abril y agosto lo que sugiere un patrón poliéstrico bimodal. En nuestro caso las hembras lactantes se encontraron en los meses de mayo a junio y en septiembre.

En *Sturnira parvidens* el patrón reproductivo fue poliéstrico estacional bimodal con presencia de estro postparto. Sánchez-Hernández *et al.* (2016) lo describen como poliéstrico continuo con tres periodos de gestación al año, en donde las hembras gestantes se encontraron en enero y abril y las lactantes durante la mayoría del año (enero, abril, mayo, julio, agosto, septiembre, noviembre) con presencia externa de estro postparto en el mes de enero. Por nuestra parte en las hembras gestantes se encontraron dos periodos de gestación en abril y julio -agosto. El estro postparto se registró en septiembre y octubre.

Todas las especies evaluadas presentaron un patrón reproductivo estacional; esta estacionalidad sugiere que los murciélagos adaptan su reproducción a las temporadas más favorables para ellos y su descendencia. Fleming *et al.* (1972) para murciélagos frugívoros registraron un patrón poliéstrico estacional, en donde un periodo de nacimiento ocurre en la mitad de la época seca que el caracteriza por ser la época de floración; el otro en la estación lluviosa, en donde la fructificación es mayor.

Aunque en algunas especies no se registró la segunda gestación, el primer pico de gestación ocurrió durante la estación seca, y el segundo en la estación lluviosa; mientras que los dos picos de lactancia se registraron durante la estación con mayor precipitación, similar al patrón reproductivo que manifiestan los murciélagos en zonas tropicales (Racey, 1982).

Para *Sturnira lilium* y *S. erythromos*, Autino y Barquez (1993) presentaron un patrón monoéstrico en su área de estudio cuya vegetación principal era bosque montano. Cuando la estacionalidad de una zona es muy marcada, tal es el caso de las zonas templadas, el apareamiento tiene lugar en otoño e invierno, y los nacimientos a finales de la primavera e inicios del verano principalmente en murciélagos hibernantes (Kunz *et al.*, 2009). La temporada climática donde hubo mayor relación de su reproducción fue la que presentó mayor precipitación. Esta ha sido una de las variables ambientales más relacionada al patrón reproductivo de los murciélagos frugívoros principalmente en gestantes y lactantes (Fleming, 1971, 1972; Wilson, 1979; Racey, 1982; León Martínez, 2004; Patiño-Rico, 2007; Ruíz-Ramoni *et al.*, 2016). Contrariamente a Castillo Navarro *et al.* (2017) en *Artibeus jamaicensis* las hembras gestantes presentaron una relación negativa con la precipitación mientras que las hembras lactantes no presentaron relación con esta variable.

La relación de las hembras en etapa estro así como las hembras lactantes con estro postparto con la precipitación mensual, puede ser indicativo de que el estro, además de la lactancia y gestación es también una etapa que demanda un adecuado ambiente con disponibilidad de recursos; principalmente las hembras lactantes con estro postparto; ya que además de desplegar nuevamente un celo, posiblemente días o semana después del parto (Senger, 2003) cuando el puerperio aún no ha concluido; debe producir la leche con la que alimentará a su cría, gasto energético demandante para su organismo.

Autino y Barquez, (1993), en su estudio en Tucumán Argentina a aproximadamente a 2000 m de altitud, las hembras de *Sturnira lilium* y *S. erythromos* presentaron un patrón monoéstrico, diferente al poliéstrico estacional bimodal descrito en regiones con menor altitud y menos australes; comentan que la misma coexistencia de las dos especies produjo desplazamientos de la segunda durante la época de parto, mencionan que no pueden asociar el tipo de patrón solamente a la disponibilidad de alimento el cual es coincidentemente más abundante durante estas épocas, aconsejan se deben abordar otros factores como la temperatura ambiente. En el presente estudio hubo una alta relación de las lactantes con y sin estro postparto así también hembras en estro y en diestro con la temperatura mínima; posiblemente para evitar estrés calórico y con ello disminuir problemas en la implantación del embrión (Senger, 2003), en caso de que se encontraran posteriormente en un estadio temprano de gestación.

El fotoperiodo es otro factor que influye en la manifestación del estro en mamíferos (Hyttel *et al.*, 2009; Senger, *op. cit.*). En este estudio las hembras en proestro y estro presentaron una relación positiva con el fotoperiodo así también las hembras gestantes.

Las especies lactantes sin y con estro postparto presentaron relación con los sitios con menor riqueza y abundancia vegetal, podría deberse a que en el sitio Agropecuario la vegetación estuvo constituida casi en su totalidad por *Psidium guayaba*, también fue más abundante en el sitio Transición 2 cuya vegetación estaba constituida por *Psidium guayaba* y otros frutales como *Pouteria sapota*, *Psidium sartorianum*, *Persea americana*, *Syzygium jambos*; registradas dentro de la alimentación de diversas especies de murciélagos frugívoros entre ellas *A. lituratus*, *A. jamaicensis* y *Sturnira hondurensis*, (Galetti y Morellato, 1994; Sanchez-Hernandez, 1984; Sanchez-Hernandez *et al.*, 2016). En la hembra lactante aumentan

las necesidades nutrimentales principalmente por la pérdida de nutrientes que sufre por el calostro y posteriormente por la producción de leche que vienen de las reservas de la madre durante el embarazo y su alimentación (Latham, 2002). Santos *et al.* (2001), sugieren que la dieta para murciélagos en cautiverio debe de contener un 70.18 % de carbohidratos, 12.60 % de proteína, 5.94 % de lípidos, 4.96 % de fibra y 6.29 de cenizas. En su estudio Nelson *et al.* (2000) mencionan que las frutas nativas poseen valores nutrimentales mayores, cerca del diez veces más hierro y cinco veces más de calcio que los frutos de la agricultura. Una dieta basada en la combinación de especies nativas fue más nutritiva para *Pteropus samoensis* a una exclusiva con frutos de cultivos. La guayaba es una fruta con alto contenido de antioxidantes (Fisher *et al.*, 2012), fibra dietética vitamina A, complejo B, C, fósforo, calcio hierro y potasio (Batista *et al.*, 2012; Coronado, 2014; McCook-Russell *et al.*, 2014), posiblemente las hembras en este estudio encuentren en las guayabas un complemento a sus requerimientos nutricionales. Melo *et al.* (2012) evaluaron las reservas de energía corporales (glucosa plasmática, glucógeno, lípidos y proteína hepática y muscular) de *A. lituratus* en áreas con diferente perturbación humana, encontraron que sus reservas eran significativamente menores en organismos colectados en zonas con alto disturbio humano.

En condiciones físicas extremas, entre ellas procesos patológicos, hambruna prolongada pueden provocar abortos, e inhibir la fisiología reproductiva de los organismos (Tuttle y Stevenson, 1982). En el área de estudio la mayoría de las hembras se encontraron reproductivas y pocas en anestro fisiológico, lo que puede ser un reflejo de que por el momento su reproducción no ha sido comprometida por factores entre ellos los de tipo antropogénicos. Es necesario conservar las zonas naturales para que los murciélagos puedan alimentarse de frutos nativos y no aumente la dependencia a los cultivos introducidos, y que la producción de los mismos esté basada en la sustentabilidad del entorno. Si la deforestación en la zona continua y los cultivos se convierten en comerciales de gran escala puede ser perjudicial para la salud en general y reproductiva de los murciélagos. La disminución de los recursos nativos puede tener como consecuencia que los murciélagos se alimenten de las plantaciones introducidas; disminuya su ingesta de nutrientes y reservas de energía, lo que puede comprometer su salud en general, su reproducción y con ello el crecimiento de sus poblaciones. Así como incrementar la exposición a agroquímicos y el conflicto humano-animal.

Conocer la biología reproductiva de los murciélagos frugívoros en áreas antropizadas en combinación de técnicas de caracterización reproductiva brindó una mayor certeza al conocimiento de su estatus reproductivo, que es de gran importancia para conocer y hacer un diagnóstico sobre el estatus de sus poblaciones.

## CONCLUSIONES

- ✿ Se caracterizó la etapa del ciclo estral que presentaron las hembras de murciélagos frugívoros evaluadas, y se identificaron cuatro etapas: proestro, estro, diestro y anestro (fisiológico y gestacional). La citología vaginal exfoliativa resultó una técnica no invasiva y accesible para evaluar las etapas del ciclo estral, así como para evidenciar copulas y estro postparto.
- ✿ Se identificó la etapa del ciclo estral que manifestaron las hembras; tanto las hembras juveniles, subadultas y adultas, así como las lactantes e inactivas, se encontraron principalmente en proestro y estro.
- ✿ En el área de estudio las hembras de murciélagos frugívoros se encontraron principalmente en proestro y estro y pocas en anestro fisiológico, reflejo de que por el momento la reproducción en la zona no ha sido comprometida por factores entre ellos de tipo antropogénico.
- ✿ Las hembras de murciélagos frugívoros evaluadas presentaron sincronía en el tipo de patrón reproductivo, el cual fue poliéstrico estacional bimodal con presencia de estro postparto en especies como *Sturnira hondurensis* y *S. parvidens*; se infiere el mismo patrón para *Echistenes harti* a excepción de *Chiroderma salvini* que no pudo identificarse el estro postparto por ausencia de capturas de hembras lactantes.
- ✿ En todas las especies con capturas de hembras lactantes, hubo registro de estro postparto, en donde se pudo registrar en especies con pocos datos reproductivos como *Dermanura tolteca*, *Echistenes harti*, *Sturnira hondurensis* y *S. parvidens*.
- ✿ La temporada climática con mayor relación de la reproducción fue la que presentó mayor precipitación. Las variables ambientales con mayor relación de la reproducción fueron la precipitación y la temperatura media mínima, y la condición reproductiva que presentó mayor relación con las variables ambientales

principalmente la precipitación y temperatura media mínima fueron las hembras lactantes con y sin estro postparto.

- ✿ Las hembras en estro y lactantes sin y con presencia de estro postparto presentaron mayor relación con la abundancia de guayabos (*Psidium guayaba*). Las hembras gestantes presentaron una relación alta en los sitios con mayor abundancia y riqueza de especies.

## LITERATURA CITADA

- Álvarez, T., Álvarez-Castañeda, S.T., y López-Vidal, J.C. 1994. *Claves para Murciélagos Mexicanos*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. y Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. Instituto Politécnico Nacional. 69 pp.
- Alvis-Gordo, J.F. 2009. Análisis estructural de un bosque natural localizado en zona rural del municipio de Popayán. *Facultad de Ciencias Agropecuarias*, 7(1): 115-122.
- Asa, C.S., Junge, R.E., Bircher, J.S., Noble, G.A., Sarri, K.J., and Plotka, E.D. 1992. Assessing reproductive cycles and pregnancy in cheetahs (*Acinonyx jubatus*) by vaginal cytology. *Zoo Biology*, 11(3): 139-151.
- ASM Mammal Diversity Database. Recuperado de <https://mammaldiversity.org/#Y2hpcm9wdGVyYSZnbG9iYWxfc2VhcmNoPXRydWUmbG9vc2U9dHJ1ZQ>. Última visita octubre de 2019.
- Bartness, T.J., Powers, J.B., Hastings, M.H., Bittman, E.L., and Goldman, B.D. 1993. The timed infusion paradigm for melatonin delivery: What has it taught us about the melatonin signal, its reception, and the photoperiodic control of seasonal responses? *Journal of Pineal Research*, 15(4): 161–190.
- Batista, P.F., M.A.C., de Lima, D.C.G., da Trindade, A.L.S., Araújo and Alves., R.E. 2012. Chemical characterization of guava fruit produced in submiddle of São Francisco Valley, Brazil. Pp: 53-54 In: *Abstracts 3rd International Symposium on Guava and other Myrtaceae*. Petrolina, PE, Brasil.
- Beasley, L.J., and Zucker, I. 1984. Photoperiod influences the annual reproductive cycle of the male pallid bat (*Antrozous pallidus*). *Journal of Reproduction and Fertility*, 70(2): 567–573.
- Bernard, R.T.F. 1985. Reproduction in the Cape horseshoe bat (*Rhinolophus capensis*) from South Africa. *South African Journal of Zoology*, 20(3): 129–135.
- Bleier, WJ. 1975. Early embryology and implantation in the California leaf-nosed bat, *Macrotus californicus*. *The Anatomical Record*, 182(2): 237-254.



- Castillo-Navarro, Y., Serrano-Cardozo, V.H., y Ramírez-Pinilla, M.P. 2017. Biología reproductiva de *Artibeus lituratus* y *Artibeus jamaicensis* (Phyllostomidae: Stenodermatinae) en un área urbana en Colombia. *Mastozoología neotropical*, 24(1): 69-84.
- Cardona, J., y Álvarez, J. 2010. Estimación de la edad de los caballos basado en el examen dentario. *Revista Udeca Actualidad and Divulgacion Científica*, 13(1): 29-39.
- Chávez, C., y Ceballos., G. 2001. Diversidad y abundancia de murciélagos en selvas secas de estacionalidad contrastante en el oeste de México. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 5(1): 27-44.
- Coronado, A.P. 2014. Maduración y comportamiento poscosecha de la guayaba (*Psidium guajava* L.). Una revisión. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas*, 8(2): 314-327.
- Cowell, R.L., Tyler, R.D., Meinkoth, J. H., y DeNicola, D.B. 2009. *Diagnóstico citológico y hematológico: del perro y el gato*. Madrid, España: Elsevier. 474 pp.
- Davis, R. 1969. Growth and development of young pallid bats, *Antrozous pallidus*. *Journal of Mammalogy*, 50(4): 729-736.
- de Bonilla, H.O., y Romero, G.T. 1988a. Ciclo reproductivo del murciélago *Carollia perspicillata* en el campo. *Acta Biológica Colombiana*, 1(4): 49-61.
- de Bonilla, H.O., y Romero, G.T. 1988b. Presencia de estro post-parto en el murciélago frugívoro *Carollia perspicillata*. *Acta Biológica Colombiana*, 1(4): 63-74.
- de Argüero, B. 2014. *Atlas de citopatología veterinaria*. Buenos Aires, Argentina: Inter-Médica. 492 pp.
- Dinerstein, E. 1986. Reproductive ecology of fruit bats and the seasonality of fruit production in a Costa Rican cloud forest. *Biotropica*, 18(4): 307-318.
- Durant, K.A., Hall, R.W., Cisneros, L.M., Hyland, R.M., and Willig, M. R. 2013. Reproductive phenologies of phyllostomid bats in Costa Rica. *Journal of Mammalogy*, 94(6): 1438-1448.

- Elizalde-Arellano, C., López-Vidal, J.C., Uría-Galicia, E., Rosales, H.M., Arroyo-Cabrales, J., y Medellín, R.A. 2008. Citología vaginal y ciclo estral de *Diphylla ecaudata*. Pp: 253-269 En: Monterrubio, L., Espinoza, C., y Ortega, E. (Eds). *Avances en el estudio de los mamíferos de México II*. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México: Asociación Mexicana de Mastozoología.
- Enciclopedia of life (EOL). En: <https://eol.org/pages/327359/data>. Última vista en agosto de 2019.
- Fischer, G., Melgarejo, L.M., y Miranda, D. 2012. Guayaba (*P. guajava* L.). Pp: 526-549. En: Fischer, G. (ed.). 2012. *Manual para el cultivo de frutales en el trópico*. Bogotá, Colombia: Produmedios,
- Fleming, T.H. 1971. *Artibeus jamaicensis*: delayed embryonic development in a neotropical bat. *Science* 171(3969): 402–404.
- Fleming, T.H., Hooper, E.T. and Wilson, D.E. 1972. Three Central American bat communities: structure, reproductive cycles, and movements. *Ecology*, 53(1): 555–569.
- Galetti, M., and Morellato, L.P.C. 1994. Diet of the large fruit-eating bat *Artibeus lituratus* in a forest fragment in Brasil. *Mammalia*, 58(4): 661-664.
- Gannon, M.R. and Willig, M.R. 1992. Bat reproduction in the Luquillo Experimental Forest of Puerto Rico. *The Southwestern Naturalist*, 37(4): 414–419.
- García-García, J.L., Santos-Moreno, A., and Rodríguez-Alamilla, A. 2010. Population dynamics of the bat *Dermanura tolteca* (Chiroptera: Phyllostomidae) in a tropical forest in Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 58(4): 1323-1334.
- Godoy, M.S.M., Carvalho, W.D., and Esbérard, C.E.L. 2014. Reproductive biology of the bat *Sturnira lilium* (Chiroptera, Phyllostomidae) in the Atlantic Forest of Rio de Janeiro, southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 74(4): 913-922.
- Grupo Asesor de Taxón de Cánidos de la AZA. 2012. *Manual para cuidado de grandes cánidos (Canidae)*. Asociación de Zoológicos y Acuarios, Silver Spring, MD. 169 pp.

- Guáqueta, H. 2009. Ciclo Estral: Fisiología básica y estrategias para mejorar la detección de celos. *Revista de la Facultad de Medicina Veterinaria y de Zootecnia*, 56(3): 163-183.
- Hall, E.R. 1981. *The mammals of North America*. John Wiley and Sons, New York. 1175 pp.
- Happold, D.C.D. and Happold, M. 1990. Reproductive strategies of bats from Africa. *Journal of Zoology*, 222(4): 557–583.
- Heideman, P.D. 2000. Environmental Regulation of Reproduction. Pp: 469-495 In: Crichton, E.G., and Krutzsch, P.H. (Eds.). *Reproductive biology of bats*. Academic Press.
- Hernández, C.S., Osorio, M.T.C., y Tapia, C.B.C. 1986. Patrón reproductivo de *Sturnira lilium parvidens* (Chiroptera: Phyllostomidae) en la Costa Central del Pacífico de México. *The Southwestern Naturalist* 31(3): 331-340.
- Herron, M.A. 1977. Feline vaginal cytologic examination. *Feline practice*, 7(2): 36-39.
- Hood, C.S. and Smith, J.D. 1983. Histomorphology of the female reproductive tract in phyllostomid bats. *Occasional Papers The Museum, Texas Tech University* 86: 1–38.
- Hood, C.S. 1989. Comparative morphology and evolution of the female reproductive tract in macroglossine bats (Mammalia, Chiroptera). *Journal of Morphology* 199: 207–221.
- Hyttel, P., Sinowatz, F., Vejlsted, M., and Betteridge, K. 2009. *Essentials of domestic animal embryology*. Elsevier Health Sciences.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI), 1974. Carta de uso de suelo, F-13-D-71, escala 1: 50,000, CETENAL, México.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI), 1975. Carta de uso de suelo F-13-D-81, escala 1: 50,000, CETENAL, México.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI), 2017 <http://www.inegi.org.mx>
- Iñiguez-Dávalos, L.I. 1993. Patrones Ecológicos en la comunidad de murciélagos de la Sierra de Manantlán. Pp: 355-370. En: R.A. Medellín y G. Ceballos (eds.). *Avances en el estudio de los mamíferos de México*. Asociación Mexicana de mastozoología A.C. México.

- Jiménez, V.U.A. 2015. *Variación del ensamble de murciélagos en tres sitios del bosque la primavera, Jalisco, México*. (Tesis de pregrado). Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, México.
- Jones, K.E., Bielby, J., Cardillo, M., Fritz, A.S., O'Dell, J., Orme, C.D.L., Safi, K., Sechrest, W., Boakes, E.H., Carbone, C., Connolly, C., Michael, J.C, Foster, J.K., Grenyer, R., Habib M., Plaster C.A., Price S.A., Rigby, E.A., Rist, J., Teacher A., Bininda-Emonds, O.R.P., Gittleman, J.L., Mace G.M., and Purvis, A. 2009. Pantheria: a species-level database of life history, ecology, and geography of extant and recently extinct mammals. *Ecology*, 90:2648.
- Krishna, A., and Dominic, C.J. 1978. Storage of spermatozoa in the female genital tract of the vespertilionid bat, *Scotophilus heathi*. *Reproduction*, 54(2): 319-321.
- Lacruz, C., y Fariña, J. 2003. Citología ginecológica: de Papanicolaou a Bethesda. *Citología de los cambios celulares benignos*. (1ª. Ed.) Editorial Complutense, SA, Madrid. Pp: 37-60.
- Latham, M.C. 2002. *Nutrición durante períodos específicos del ciclo vital: embarazo, lactancia, infancia, niñez y vejez*. Roma, Italia: Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, FAO. Disponible en: <http://www.fao.org/docrep/006/w0073s/w0073s0a.htm#bm10>. Ultima consulta octubre de 2019.
- León Martínez P.N. 2004. Estudio preliminar de los patrones reproductivos de *Dermanura Phaeotis* y *Artibeus intermedius* (Chiroptera: Phyllostomidae) en petenes del noreste de la Península de Yucatán, México (Tesis de Licenciatura). Mérida, Yucatán, México. Universidad Autónoma de Yucatán.
- Macswiney, G.M.C. 2010. Murciélagos. Pp: 275-276. En: Duran, R. y Méndez, M. (Eds). *Biodiversidad y desarrollo humano en Yucatán*. Mérida Yucatán: CICI, PPD-FMAM, CONABIO, SEDUMA.
- Matthews, L.H. 1941. Notes on the genitalia and reproduction of some African bats. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 111(B): 289–346.

- McCook-Russell, K.P., Nair, M.G., Facey, P.C., and Bowen-Forbes, C.S. 2012. Nutritional and nutraceutical comparison of Jamaican *Psidium cattleianum* (strawberry guava) and *Psidium guajava* (common guava) fruits. *Food Chemistry*, 134(2): 1069-1073.
- McLean, A.C., Valenzuela, N., Fai, S., and Bennett, S.A. 2012. Performing vaginal lavage, crystal violet staining, and vaginal cytological evaluation for mouse estrous cycle staging identification. *Journal of Visualized Experiments*, 15(67): e4389. <http://dx.doi.org/10.3791/4389>.
- Medellín, R.A., Arita, H.T., y Sánchez, O. 2008. *Identificación de los murciélagos de México. Clave de campo*. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Instituto de Ecología, UNAM. 80 pp.
- Mōri, T., and Uchida, T.A. 1980. Sperm storage in the reproductive tract of the female Japanese long-fingered bat, *Miniopterus schreibersii fuliginosus*. *Reproduction*, 58(2): 429-433.
- Mutere, F.A. 1967. The breeding biology of equatorial vertebrates: reproduction in the fruit bat, *Eidolon helvum*, at latitude 0° 20' N. *Journal of Zoology*, 153(2): 153-161.
- Mueller-Dombois and Ellemberg, D. 1974. *Aim and methods of vegetation ecology*. New York: John Wiley and Sons.
- Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO). *Nutrición durante períodos específicos del ciclo vital: embarazo, lactancia, infancia, niñez y vejez*. En: <http://www.fao.org/3/w0073s/w0073s0a.htm>. Última visita: agosto de 2019.
- Patiño-Rico, J.J. 2007. Patrones reproductivos y estructura sexual de una comunidad de quirópteros en el municipio de Zipacón (Cundinamarca, Colombia). (Tesis de licenciatura). Bogotá Colombia. Universidad Militar Nueva Granada.
- Racey, P. 1982. Ecology of Bat Reproduction. Pp: 57-93 In: Kunz, T. (ed). *Ecology of Bats*. Boston University. New York.
- Racey, P.A. 1988. Reproductive assessment in bats. Pp: 31-43 In: Kunz, T.H. (Ed.) *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Smithsonian Institution Press.

- Racey, P.A. and Tam, W.H. 1974. Reproduction in male *Pipistrellus pipistrellus* (Mammalia: Chiroptera). *Journal of Zoology*, 172(1): 101–122.
- Ramírez-Pulido, J., Armella, M.A., and Castro-Campillo, A. 1993. Reproductive patterns of three neotropical bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in Guerrero, México. *The Southwestern Naturalist*, 38(1): 24-29.
- Rasweiler, J.J. 1974. Reproduction in the long-tongued bat, *Glossophaga soricina*. II. Implantation and early embryonic development. *The American Journal of Anatomy* 139(1): 1–36.
- Rasweiler, J.J. and Badwaik, N.K. 1996. Improved procedures for maintaining and breeding the short-tailed fruit bat (*Carollia perspicillata*) in a laboratory setting. *Laboratory Animals*, 30(2): 171–181.
- Rasweiler, J., and Badwaik, N.K. 1997. Delayed development in the short-tailed fruit bat, *Carollia perspicillata*. *Reproduction*, 109(1): 7-20.
- Rasweiler, J., and Badwaik, N.K. 2000. Anatomy and physiology of the female reproductive tract. Pp: 157-219, In: Crichton, E.G., and Krutzsch, P.H. (Eds.). *Reproductive biology of bats*. Academic Press.
- Reid, F.A. 2009. *A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico*. 2nd edition. New York: Oxford University Press. 345 pp.
- Richardson, E.G. 1977. The biology and evolution of the reproductive cycle of *Miniopterus schreibersii* and *M. australis* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Journal of Zoology*, 183(3): 353-375.
- Rippe, C.A. 2009. El ciclo estral. *Dairy Cattle Reproduction Conference*. Minneapolis, M.N. Pp: 111-116.
- Ruiz-Corral, A., Flores-López, H.E., Regalado-Ruvalcaba, J.R. y Ramírez-Ojeda, G. 2012. Estadísticas climáticas normales del estado de Jalisco. INFIFAP-CIRPAC. Campo Experimental Centro Altos de Jalisco. Tepatitlán de Morelos, Jalisco, México. 350 pp.

- Ruiz-Ramoni, D., Ramoni-Perazzi, P., and Munoz-Romo, M. 2017. Reproductive pattern of the large fruit-eating bat, *Artibeus amplus* (Chiroptera: Phyllostomidae) in the Venezuelan Andes. *Journal of Tropical Biology and Conservation*, 65(1): 335-344.
- Rosas, S. 2006. Variación temporal en la dieta de una comunidad de quirópteros en la finca La Calleja, Vereda Cartagenita, Municipio de Zipacon (Cundinamarca), Colombia. Tesis de pregrado Universidad Militar Nueva Granada, Facultad de Ciencias.
- Sánchez-Hernández, C., y Romero-Almaraz, M.D.L. 1995. *Murciélagos de Tabasco y Campeche: una propuesta para su conservación*. México D.F: Universidad Nacional Autónoma de México. Pp: 101- 128.
- Sánchez-Hernández, C.M.L. Romero-Almaraz, G.D. Schnell, M.L. Kennedy, T.L. Best, R.D. Owen, and González-Pérez S.B. 2016. *Bats of Colima, México* (animal natural History series). University of Oklahoma Press. 340 pp.
- Santos, P., Rivera, I., y Rojas, A. 2001. Contenido nutrimental del alimento proporcionado a murciélagos (Phyllostomidae) en cautiverio. *Investigación Universitaria Multidisciplinaria: Revista de Investigación de la Universidad Simón Bolívar*, 3(2): 12-17.
- Santos-Moreno, A., García-García, J.L., y Rodríguez-Alamilla, A. 2010. Ecología y reproducción del murciélago *Centurio senex* (Chiroptera: Phyllostomidae) en Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81(3): 847-852.
- Senger P.L. 2003. *Pathways to pregnancy and parturition*. Pullman WA: Current Conceptions, Inc. 368 pp.
- Silva, A.R., Moreira, N., Pereira, A.F., Peixoto, G.C., Maia, K.M., Campos, L.B., and Borges, A.A. 2017. *Estrus Cycle Monitoring in Wild Mammals: Challenges and Perspectives*, Theriogenology, Rita Payan Carreira, IntechOpen, DOI: 10.5772/intechopen.69444. Available from: <https://www.intechopen.com/books/theriogenology/estrus-cycle-monitoring-in-wild-mammals-challenges-and-perspectives>

- Schwarzenberger, F.S. 2007. The many uses of non-invasive faecal steroid monitoring in zoo and wildlife species. *International Zoo Yearbook*, 41(1): 52-74.
- Taddei, V.A. 1976. The reproduction of some Phyllostomidae (Chiroptera) from the Northwestern region of the State of Sao Paulo. *Boletim de Zoologia*, 1(1): 313–330.
- Tamsitt, J.R. and Valdivieso, D. 1963. Reproductive cycle of the big fruit-eating bat, *Artibeus lituratus*. Olfers. *Nature*, 198: 104.
- Tuttle, M.D. and Stevenson, D. 1982. Growth and survival of bats. Pp: 105–150. In: (Thomas H. Kunz, ed.), *Ecology of Bats*. Plenum Press, New York.
- Vázquez-García, J.A., Y.L. Vargas-Rodríguez y Aragón F. 2000. Descubrimiento de un bosque de *Acer-Podocarpus-Abies* en el municipio de Talpa de Allende, Jalisco, México. *Ibugana*, 7(1-3): 159-183.
- Vela-Vargas, I.M., Pérez-Pabón, L., Larraín, P. and Pérez-Torres, J. 2016. Vaginal smears: a key source of information on the estrous cycle of neotropical bats. *Mastozoología neotropical*, 23(1): 139-145.
- Velleryd, Z.C.A. 2011. *Ensamble de murciélagos y su relación con el hábitat en dos tipos de vegetación en Puerto Vallarta, Jalisco*. (Tesis de pregrado). Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, México.
- Villa-Ramírez, B. 1967. *Los murciélagos de México*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 491 pp.
- Watkins, L.C., Jones Jr, J.K., and Genoways, H.H. 1972. Bats of Jalisco México. *Special Publications, The museum, Texas Tech University* 1: 1-44.
- Wayne, W.D. 2002. *Bioestadística. Bases para el análisis de las ciencias de la salud*. México: Limusa.
- Willig, M.R. 1985. Reproductive patterns of bats from caatingas and cerrado biomes in northeast Brazil. *Journal of Mammalogy*, 66(4): 668-681.



- Wilson, D.E. 1979. Reproductive patterns. Pp: 1-441 In: R.J. Baker, J.K. Jones, Jr., y D.C. Carter (Eds.) *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae, Part III*. Special Publications, The Museum Texas.
- Zalapa, S.S., Guerrero, S., de Lourdes Romero-Almaraz, M., y Sánchez-Hernández, C. 2016. Coloración atípica en murciélagos: frecuencia y fenotipos en Norte y Centroamérica e islas del Caribe y nuevos casos para México y Costa Rica. *Revista mexicana de biodiversidad*, 87(2): 474-482.