

00343



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
FACULTAD DE CIENCIAS

“PATRON REPRODUCTIVO Y DISPONIBILIDAD DE  
ALIMENTO DE *Artibeus jamaicensis*, *A. intermedius* Y *A*  
*Liturgatus* (CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE) EN EL ESTADO  
DE PUEBLA, MEXICO

T E S I S  
QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
MAESTRO(A) EN CIENCIAS (BIOLOGIA ANIMAL)  
P R E S E N T A :  
BIOL. ELSA GONZALEZ CRUZ

DIRECTOR(A) DE TESIS: DOCTOR JOSE RAMIREZ PULIDO



MEXICO, D. F.

MARZO, 2004.



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

ESTA TESIS NO SALL  
DE LA BIBLIOTECA

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

PATRÓN REPRODUCTIVO Y DISPONIBILIDAD DE ALIMENTO DE *Artibeus jamaicensis*, *A. intermedius* Y *A. lituratus* (CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE) EN EL ESTADO DE PUEBLA, MÉXICO.

Nombre: Biol. Elsa González Cruz

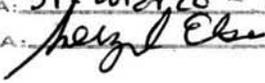
Director de tesis: Dr. José Ramírez Pulido

Marzo de 2004

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Elsa González Cruz

FECHA: 31/ marzo - 2004

FIRMA: 

## DEDICATORIA

A mis padres Graciela y Luis por su paciencia y comprensión.

A mis hermanos y hermanas por su apoyo.

A mis sobrinos por su compañía y su alegría.

A mi amiga Patty por ser cómplice en mis locuras.

A Luis Juárez por brindarme su amistad y acompañarme en mis salidas a campo.

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Doctor José Ramírez Pulido, curador de la Colección de Mamíferos de la Universidad Autónoma Metropolitana por la oportunidad brindada para integrarme al laboratorio de la Mastozoología, así como por su asesoría durante la realización de este trabajo.

A los miembros de mi comité, Doctor Víctor Sánchez Cordero y Maestra en Ciencias Livia León por sus comentarios durante y al final de la presente tesis. Así como a mis sinodales Doctor Fernando Cervantes y Maestra Yolanda Hortelano por la revisión de la tesis y por sus valiosos comentarios que permitieron enriquecer el trabajo.

Este trabajo fue parcialmente financiado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT Nos. 400200-5R29117N y 2002-COI-39619-Q).

# ÍNDICE

	Página
<b>RESUMEN</b>	2
<b>I. INTRODUCCIÓN</b>	3
1. Diagnósis de los taxa	6
1.1. <i>Artibeus jamaicensis</i>	7
1.2. <i>Artibeus lituratus</i>	9
1.3. <i>Artibeus intermedius</i>	10
<b>II. OBJETIVOS</b>	11
<b>III. ZONA DE ESTUDIO</b>	12
a). Vegetación	12
b). Clima	12
<b>IV. MATERIAL Y MÉTODO</b>	13
<b>V. RESULTADOS</b>	
1.1. ABUNDANCIA RELATIVA	17
1.2. VARIACIÓN TEMPORAL	18
2. VEGETACIÓN	21
3. ABUNDANCIA Y DISPONIBILIDAD DE ALIMENTO	24
4. PATRÓN REPRODUCTIVO	27
<b>VI. DISCUSIÓN</b>	
1. <i>Artibeus jamaicensis</i>	36
2. <i>Artibeus lituratus</i>	41
3. <i>Artibeus intermedius</i>	45
<b>VII. CONCLUSIÓN</b>	46
<b>VIII. LITERATURA CITADA</b>	48

## RESUMEN

Para determinar el patrón reproductivo de *A. jamaicensis*, *A. lituratus* y *A. intermedius* en relación con el tipo y disponibilidad de alimento, se realizó trabajo de campo en el suroeste del estado de Puebla, en el poblado de Tlancualpicán, Municipio de Chiautla de Tapia, 1000 m. La vegetación de la zona corresponde a un bosque tropical caducifolio. Para el estudio se emplearon 6,912 m<sup>2</sup> de red durante un periodo de dos años aproximadamente y se efectuaron visitas mensuales de tres días de duración cada una de ellas.

El estado reproductivo en las hembras se hizo por el método de palpación externa del vientre y por el desarrollo de las glándulas mamarias. Además, se realizaron disecciones para examinar el útero y corroborar la preñez. En los machos sólo se observó la posición de los testículos. La vegetación se identificó por observaciones directas de campo para conocer la fenología y poder determinar los recursos consumidos por los murciélagos. También se recolectaron las heces que se obtuvieron durante la manipulación de los animales.

*Artibeus jamaicensis* se alimenta principalmente de frutos de *Ficus* sp., durante todo el año, mientras que *A. lituratus* y *A. intermedius* consumen fundamentalmente mango (*Mangifera indica*) y aguacate (*Persea americana*) en los primeros meses del año, pero a partir de julio se alimentan de guayaba (*Psidium guayaba*), ciruela (*Spondias purpurea*), ciruela-mango (*Spondias mombi*) y zapote (*Diospyros ebanester*).

La reproducción de *Artibeus jamaicensis* y *A. intermedius* corresponde al tipo de poliestría bimodal. El primer periodo coincide con la época de floración y fructificación de las especies vegetales base de su alimentación. En el segundo período, el pico de reproducción de *A. jamaicensis* se relaciona con la parte media de la época de lluvias, que es cuando los frutos del higo se

encuentran en mayor abundancia. Al término de esta etapa, se presenta la de *A. intermedius*, la cual al parecer guarda estrecha relación con la parte final de la época de lluvias, que es cuando maduran la ciruela, la guayaba y el zapote. *A. lituratus* presenta un patrón de reproducción poliéstrico trimodal que coincide con la disponibilidad de alimento. El primer pico se presenta en la época de sequía, cuando son abundantes los frutos de mango, el segundo corresponde con el inicio de lluvias, época en la que abundan los frutos de guayaba y ciruela y el tercero, con el término de la época de lluvias y coincide con la abundancia de frutos de zapote.

## I. INTRODUCCIÓN

Los murciélagos neotropicales han desarrollado diversos patrones reproductivos que se clasifican en: a) Poliestro continuo, cuando las especies se reproducen en cualquier época del año. Las hembras se caracterizan por tener varios partos durante el año y por lo general, tienen una cría por parto, sin que se establezca un número máximo de nacimientos. b) Poliestro bimodal, las especies presentan dos picos de nacimientos en el año, el primero ocurre en la mitad de la época seca y el segundo en la mitad de la temporada de lluvias, en cada caso nace una cría por parto. c) Monoestro estacional, la presentan aquellas especies que tiene un periodo de reproducción anual, sincronizado con la época de mayor abundancia de alimento y coincide con la temporada de lluvias (Fleming et al, 1972; Wilson, 1979; Willig, 1985; Kunz, 1987).

La mayoría de las investigaciones realizadas caracterizan a los murciélagos por su dieta y tamaño, a tributos que dan idea de sus relaciones ecológicas y establecen que la dinámica reproductiva y poblacional de los murciélagos tropicales y de zonas templadas son altamente estacionales. Los cambios estacionales guardan estrecha relación con la disponibilidad y calidad de recursos alimenticios que determinan la estacionalidad de la

reproducción de los murciélagos tropicales. (Bonaccorso y Humphrey, 1984; Dinerstein, 1986; Fleming et al, 1972).

Se ha observado que los patrones reproductivos de los murciélagos guardan estrecha relación con la estabilidad y las características estacionales de las comunidades naturales (Wilson, 1979). Estos patrones entre otras causas, son el resultado evolutivo de la competencia, la cual produce un sistema complejo que permite la coexistencia de varias especies con los mismos requerimientos (Dirzo y Harper, 1982). Estas interacciones pueden determinar situaciones donde los murciélagos están influenciados por la estructura de las comunidades vegetales (Fleming et al; 1972) y al mismo tiempo, las plantas influyen en el ciclo biológico de los murciélagos (Bonaccorso y Humphrey, 1984).

En áreas donde las actividades humanas han reducido la diversidad vegetal, los recursos son escasos, la separación de nichos puede ser cerrada y las relaciones de las poblaciones podrían ser más complejas. Este tipo de sitios representan buenos modelos para estudiar las adaptaciones de las poblaciones en ambientes transformados (Ramírez-Pulido et al, 1993).

Probablemente la diversidad de alimento disponible es más importante que la abundancia y se ha observado que la proporción de hembras lactantes está relacionada con la producción de frutos. Por esta razón, es importante analizar la abundancia relativa de frutos y presencia de flores como criterio fenológico cuantitativo (Ramírez-Pulido et al, 1993).

Por otra parte, la abundancia estacional de los murciélagos muestra un marcado incremento relacionado con el periodo de lluvias. Este patrón se ha explicado por una mayor disponibilidad de alimentos en la temporada de lluvias, lo que permite a las hembras cubrir los costos energéticos de la gestación y la lactancia (Fleming et al, 1972; Bonaccorso y Humphery, 1984; Krutzch y Crichton, 1985; Dinerstein, 1986).

Los recursos vegetales como primer nivel de una red trófica, se ven afectados directamente en sus patrones fenológicos por las variaciones anuales de las condiciones climáticas. Los organismos que se alimentan de plantas presentan fluctuaciones estacionales y su abundancia responde a los cambios del recurso alimentario y no directamente por el clima; de ahí que se ha propuesto que cada nivel trófico funciona como amortiguador del impacto climático en la abundancia de los organismos del siguiente nivel (Faaborg y Terborgh, 1980).

A esto hay que agregar que las diferencias en contenido energético y nutricional entre los frutos y los insectos consumidos, establece diferencias en la disponibilidad anual de alimento. De acuerdo con este principio, la abundancia de los quirópteros frugívoros será influenciada directamente por los cambios estacionales, más que en los insectívoros, ya que estos últimos cuentan con una fuente permanente de alta calidad energética (Faaborg y Terborgh, 1980).

En el caso de los frugívoros, es evidente que aún carecemos de información completa y detallada acerca del uso de los recursos alimenticios por las especies de este estudio. Se ha determinado que varias especies de *Artibeus* se pueden alimentar de una gran variedad de frutos, pero lo más frecuente es observar en las heces las semillas de *Ficus* sp., de ahí que sean tratados como especialistas en este género (Villa-R., 1967; Morrison, 1980, Taddei, 1976; Fernández, 1982 in M. Zortúa y Chiarello, 1994).

Este trabajo se enfoca en el estudio de una zona en particular, en donde la vegetación nativa ha sufrido grandes cambios por la introducción de frutales, se analizan algunos aspectos fenológicos de la vegetación como períodos de floración, fructificación, maduración y período de lluvias.

En relación con las especies objeto de estudio, se ha observado que *A. jamaicensis* se distribuye en todos los tipos de vegetación del estado de Puebla. En dicho estado se tienen registros de dos subespecies *A.*

*jamaicensis yucatanicus* y *A. jamaicensis triomylus* y es ésta última la que se encuentra en la zona de estudio. *A. lituratus* presenta una distribución restringida a la selva alta perennifolia y a la selva baja caducifolia. En algunas zonas del estado y en algunas localidades se encuentra en simpatria con *A. intermedius* cuya distribución abarca todo el Estado de Puebla.

El hecho de que *A. jamaicensis*, *A. intermedius* y *A. lituratus* comparten algunas preferencias alimenticias, se plantea la posibilidad de que exista competencia interespecífica (Heithaus et al, 1975). De ahí que el objetivo se centra en el análisis del patrón reproductivo de estas especies en relación con el tipo y disponibilidad de alimento.

## 1. DIAGNOSIS DE LOS TAXA

Davis (1970; 1984) y Hall (1981), distinguen las tres especies de murciélagos filostómidos mencionados con base en el tamaño, coloración y por la presencia y grado de desarrollo de los procesos postorbitales.

Las diferencias morfológicas entre *A. jamaicensis* y *A. lituratus* se han reconocido desde hace tiempo (Herskovitz, 1949; Davis, 1970; Koopman, 1978) con base en el tamaño corporal (75 vs. 78 mm, respectivamente), la longitud del antebrazo (65.5 vs. 67.7 mm, respectivamente), el color del pelaje (más oscuro en *A. lituratus*), por un par de líneas blancas faciales (ausentes o tenues en *A. jamaicensis*), por el desarrollo del proceso postorbital (muy desarrollado en *A. lituratus*) y por la anchura de la lámina rostral (más amplia en *A. lituratus*).

También se ha observado que la fórmula dentaria de *A. lituratus* sólo incluye dos molares maxilares, mientras que en *A. jamaicensis* algunas subespecies (*A. j. triomylus*) presentan un tercer molar superior, aunque Herskovitz (1949) considera que es un carácter irrelevante para distinguir entre estas especies.

Aunque Goodwin (1969) reconoce la validez de *A. intermedius*, la subordina como una subespecie de *A. lituratus* y por ende, ambos taxa son relacionados como coespecíficos por otros autores (Tuttle, 1970; Jones y Carter, 1976; Koopman, 1978; Hall, 1981). Davis (1984) retoma el problema y concluye que *A. l. intermedius* se debe considerar como una especie monotípica y por lo tanto, las poblaciones de los murciélagos grandes de México referidas a *A. lituratus*, corresponden *A. l. palmarum* Allen y Chapman, 1897.

De acuerdo con Davis (1984), *A. lituratus* es una especie de mayor talla que *A. intermedius*, especialmente la longitud del antebrazo (67.7 vs. 65.5 mm en promedio) y la longitud total del cráneo (30.5 vs 29.3 mm). Además, la primera presenta una coloración más oscura y uniforme, así como una máscara facial más evidente. Una característica observada por Davis (1984) es la piel firmemente adherida al músculo en la región pectoral en *A. lituratus*.

### **1.1 *Artibeus jamaicensis***

La especie es politípica y se distribuye a lo largo de ambas vertientes en México y desde Sudamérica llega a través de Centroamérica. En México su distribución se extiende desde Sinaloa en la vertiente del Pacífico y de Ciudad Mante, Tamaulipas por la del Golfo de México (Hall, 1981). Davis (1970) la registra desde el nivel del mar hasta los 1878 m, mientras que en el Estado de Puebla, el rango varía desde los 200 a los 2350 m. En este estado se le encuentra prácticamente en todas las asociaciones vegetales, en la selva baja caducifolia, en la selva alta perennifolia, en el bosque de pino-encino y en la vegetación xerófila, a lo largo de la Sierra Madre Oriental y en la Sierra Madre del Sur y en algunas localidades particulares del Eje Volcánico Transversal (Fig. 1).

De acuerdo con Davis (1970), *A. jamaicensis triomylus* tiene una coloración parda más pálida que la de *A. j yucatanicus* y presenta tres molares maxilares en lugar de dos. Además, *A. j triomylus* es endémica de la vertiente del Pacífico de México y habita las pendientes relativamente secas (Davis, 1970; Hall, 1981), características observadas en los individuos de ambas subespecies de Puebla.

*Artibeus jamaicensis* se alimenta principalmente de higos (*Ficus* sp.). Se refugia en árboles, aunque también es posible encontrarlo en cuevas (Tuttle, 1990; Vázquez-Yanes *et al.*, 1975) y generalmente forma pequeños grupos. Es un murciélago poligino que forma harenes (Ortega y Arita, 1999) y en Costa Rica se ha observado que los machos adultos defienden sus refugios contra la invasión de otros machos. Cada harem se integra de 4 a 11 hembras adultas, las cuales pueden incluir a sus críos. Los machos solos y las hembras inmaduras se refugian en pequeños grupos entre el follaje. Tanto las hembras inmaduras como los machos solos cambian constantemente de refugio pero generalmente se les encuentra cerca de los árboles de donde obtienen su alimento, a diferencia de los machos que cuentan con un harem (Findley, 1993).

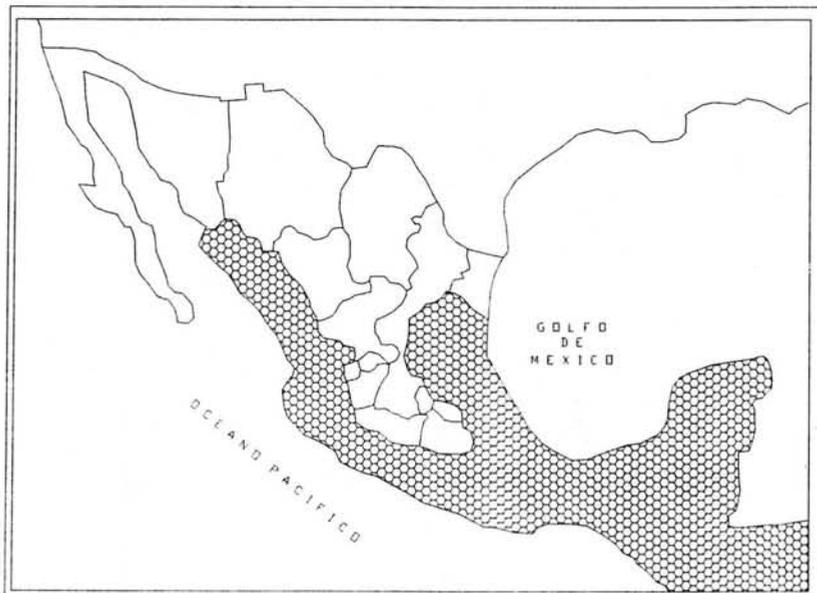


Figura 1. Distribución geográfica de *Artibeus jamaicensis* (Hall, 1981).

## 1.2. *Artibeus lituratus*

La especie está representada en México por *A. l. palmarum* (Jones *et al.*, 1988), la distribución de la subespecie en México queda restringida a las zonas de bosque tropical y subtropical, desde el nivel del mar hasta los 1100 m de altitud, se distribuye desde el norte de Veracruz por la costa del Atlántico hasta Centroamérica (Davis, 1984, Fig. 2). A la especie se le ha recolectado en huertos, en arroyos bordeados por árboles frutales, en bosque tropical deciduo y en bosque de encino (Jones *et al.*; 1972; Webb *et al.*; 1981).

Su dieta esta compuesta básicamente de frutos aunque también puede consumir eventualmente néctar, polen, hojas e insectos (Gardner 1977). Se han realizado varios estudios de esta especie en sitios no perturbados y relativamente pocos sobre áreas semi-naturales o urbanas.

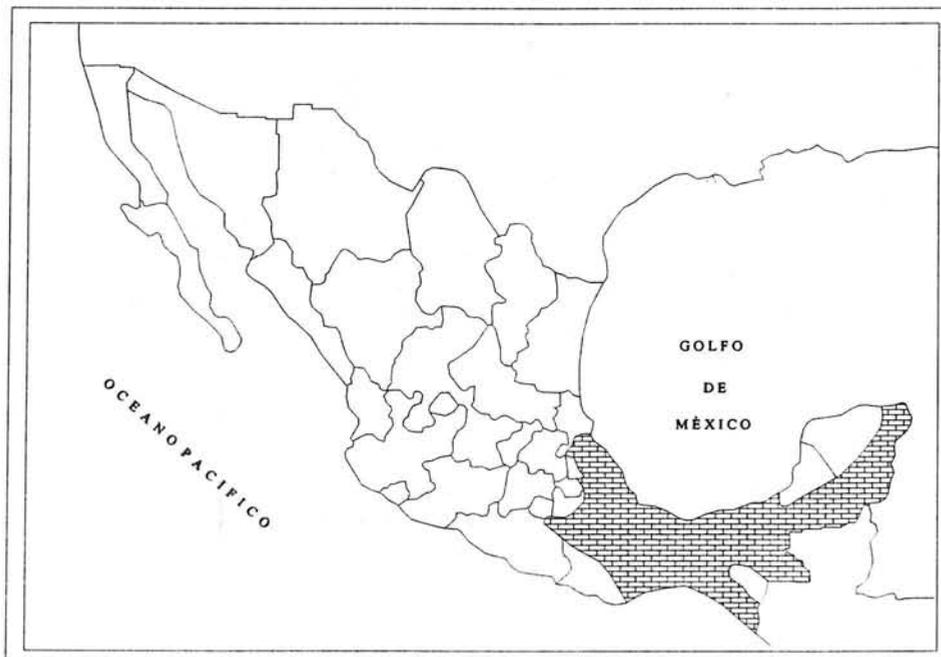


Figura 2. Distribución geográfica de *Artibeus lituratus* (Hall, 1981).

### 1.3 *Artibeus intermedius*

Su distribución general en México se extiende desde Sinaloa y Tamaulipas, en México y hasta Centro y Sudamérica, principalmente en las zonas de vegetación tropical y subtropical más secas, con un rango de altitud que va desde el nivel del mar hasta cerca de los 1800 m (Davis, 1984, Fig. 3). Los organismos de esta especie descansan principalmente en grupos, aunque también se les puede encontrar solitarios, se les localiza en las partes más densas y oscuras de los árboles o palmeras (Sánchez-Hernández y Gaviño, 1988).

En Puebla esta especie, sigue básicamente el mismo patrón de distribución que la de *A. jamaicensis*. La biología de *A. intermedius* es la menos conocida, entre otras causas, porque se consideró por muchos años como una subespecie de *A. lituratus*, aunque en general, se le considera de hábitos frugívoros como las otras especies del género.

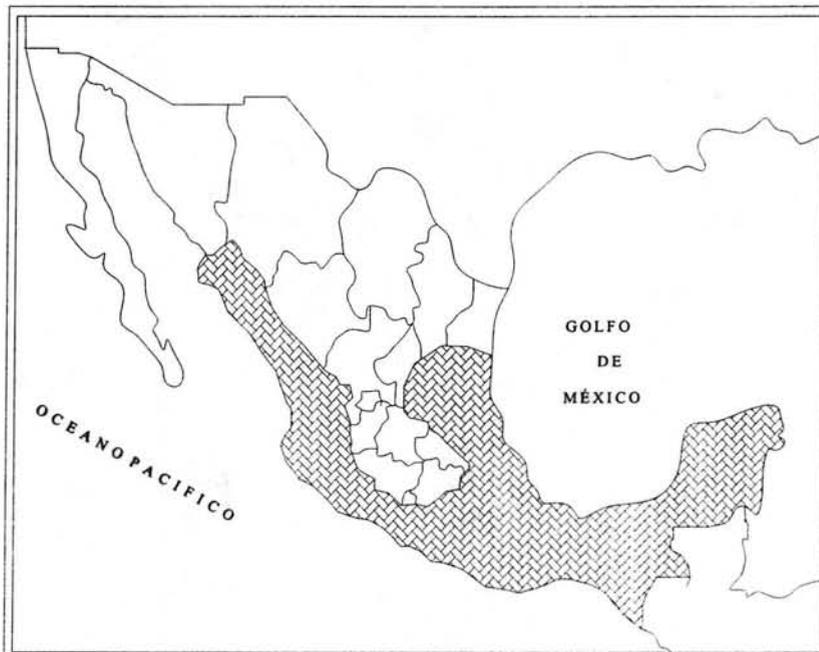


Figura 3. Distribución geográfica de *Artibeus intermedius* (Hall, 1981).

## II. OBJETIVOS

1. El objetivo general de este trabajo es determinar el patrón reproductivo de *A. jamaicensis*, *A. lituratus* y *A. intermedius* en relación con el tipo y disponibilidad de alimento en el suroeste del Estado de Puebla.
2. Los objetivos particulares que se proponen se enlistan como sigue:
  1. Determinar la fenología (floración, fructificación y maduración) de las principales especies vegetales consumidas por estos murciélagos.
  2. Identificar el tipo y disponibilidad de alimento.
  3. Determinar los patrones de reproducción de los murciélagos

## HIPOTESIS

Si la reproducción es un fenómeno influenciado por los cambios estacionales, es de esperar que en los murciélagos tropicales sea poliestra, con fuerte traslape en el patrón general, con marcadas diferencias en la preferencia alimenticia para evitar la competencia interespecífica.

En el caso de dos especies morfológicamente similares y con requerimientos nutricionales también similares, una será dominante.

### III. ZONA DE ESTUDIO

El trabajo de campo se realizó en el poblado de Tlancualpicán, 1000 m, Municipio de Chiautla de Tapia, en el estado de Puebla, con coordenadas geográficas 18° 25' 01" N y 98° 42' 15" W (Fig. 4). Esta localidad se ubica en la parte más sureña del estado de Puebla, en la zona limítrofe de los estados de Guerrero, Oaxaca y Morelos. Región que corresponde a la Cuenca del Balsas (INEGI, 1981) y que por la complejidad de la zona en relación con el clima y la vegetación, se le considera como de transición.

#### a) Vegetación

La vegetación natural corresponde a selva baja caducifolia con géneros de bursera, cactáceas y leguminosas como grupos dominantes. En las áreas alteradas se encuentran huertos de frutales con aguacate, mango y zapote, entre otros. También se encuentran árboles de copal (*Bursera* sp.), tepehuaje (*Lysiloma* sp.), casahuate (*Ipomoea* sp.), amapola (*Pseudobombax palmeri*), colorín (*Erithryna* sp.) y pochote (*Ceiba* sp.). Dichos árboles alcanzan alturas no mayores a los 10 m y pierden su follaje durante la época seca del año (otoño) (Rzedowski, 1978).

#### b) Clima

El clima de la región corresponde al cálido subhúmedo con lluvias en verano y un porcentaje de lluvia invernal menor al 5%. Se presentan dos épocas de sequía, una larga y marcada en invierno y una corta en la estación de verano. La temperatura media anual oscila de los 22° C a los 26° C y el régimen pluvial está comprendido entre los 900 y 1 000 mm (García, 1981).



Figura 4. Localización geográfica de la zona de estudio.

#### IV: MATERIALES Y MÉTODOS

Cada noche se colocaron dos redes en dos huertos diferentes, dos en vegetación abierta cerca de los árboles de *Ficus* sp. y las otras dos en los sitios de descanso, ocasionalmente también se colocaron cerca del río. Las redes se colocaron a una altura de 3 m, en horarios constantes desde antes del ocaso, hasta las 7 horas después del mismo. Las redes se revisaron cada hora y la colocación y orientación de las mismas varió en cada noche de trabajo.

Los murciélagos capturados fueron trasladados de manera individual en bolsas de manta al campamento, para registrar las medidas convencionales de acuerdo con Hall (1981). Las medidas se obtuvieron con un

vernier marca Helios hasta 0.01 mm de aproximación. Además, se registró el peso y la localidad. Todas las medidas se consignan en mm y el peso en gramos.

El reconocimiento de la vegetación se realizó mediante observaciones de campo para identificar los estadios biológicos de las especies vegetales que son consumidas por los murciélagos. Tanto en la vegetación abierta como en los huertos frutales se realizaron observaciones de los árboles para determinar los períodos de floración, fructificación y maduración de los frutos. Con relación a la abundancia y disponibilidad de alimento sólo se hicieron estimaciones cualitativas acerca de la cantidad de frutos y en consecuencia se les clasificó como ausente y abundante.

Los murciélagos pueden consumir todo o parte del fruto y en general, las partes no consumidas quedan en el piso del sitio en donde se alimentan; por ello, durante el día se visitaron varios de esos sitios, así como también se revisaron los sitios donde fueron colocadas las redes con el propósito de recolectar heces y semillas y restos de frutos que no fueron consumidos. Con estos elementos es posible identificar la dieta de estos organismos (Thomas, 1988).

Cada individuo fue sometido a un examen escrupuloso con el fin de determinar la condición biológica, con el objeto de recabar la información pertinente para establecer los ciclos reproductivos de cada especie. En las hembras se realizaron palpaciones a nivel del bajo vientre, para identificar condiciones de preñez y dependiendo del volumen del vientre, se reconocieron los siguientes estadios: incipiente, mediana y avanzada. Cuando se tuvo duda de la condición, o para verificar el estado, se trasladaron ejemplares vivos al laboratorio, se hicieron las disecciones y observaciones al microscopio correspondientes.

Para determinar los estadios de la lactancia se observó el desarrollo de las glándulas mamarias, clasificando a las hembras como lactantes las que

presentaron alopecia alrededor del pezón y expulsión de leche como respuesta a una ligera presión y poslactantes si presentaban alopecia en el pezón, pero sin secreción de leche. De los embriones, se obtuvo la longitud total y fueron preservados en alcohol al 70%. Finalmente, cuando no presentaban ninguno de los estadios anteriores se determinaron como sexualmente inactivas.

A los machos sólo se les midió la longitud y la anchura de los testículos y además, se revisó si la posición era abdominal o si estaban escrotados.

Al término de cada sesión los murciélagos fueron liberados y bandados con anillos de metal de la U. S. Fish and Wildlife Service (*A. lituratus* y *A. intermedius*).

Todos los organismos disecados, así como los embriones y fetos están depositados en la Colección de Mamíferos de la Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa.

Adicionalmente, se revisaron los catálogos, diarios de campo y el material biológico de la Colección de Mamíferos de la Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAMI) para documentar la información de la reproducción y alimentación de las tres especies de *Artibeus*.

Para calcular la densidad de la población de cada especie en cada localidad, se utilizó el método de transectos lineales de acuerdo con la fórmula de Krebs (1999) y para ello, se tomó como premisa los 120 m de red que se colocaron cada mes.

$$(\hat{D}) = \frac{n}{2 La}$$

$\hat{D}$  = Densidad de individuos por unidad de área.

n = Número de individuos en el transecto

$L$  = Longitud total del transecto

$a$  = La mitad de la anchura del transecto

Con el propósito de mantener uniformidad en los cálculos, en todos los casos se utilizaron los valores de la densidad correspondiente.

Los cálculos estadísticos se hicieron en los programas GraphPad (Motulsky, 1999) y SYSTAT (2000).

Para comprobar los picos de preñez y de lactancia, a las curvas respectivas se les comparó con una curva polinomial de orden 6.

## V. RESULTADOS

Se realizaron 20 salidas mensuales de febrero de 1997 a octubre 1999, cada una de ellas programada con tres días de duración, para sumar 60 días de trabajo efectivo y 40 noches dando un total de 280 horas, durante ese tiempo se colocaron 6,912 m<sup>2</sup> de red de niebla. El tiempo promedio que las redes permanecieron abiertas fue de siete horas por noche y el promedio de metros red por noche fue de 172.8. Al sumar el total de metros de red por horas de cada visita obtenemos 41,462.4 metros-noche. El esfuerzo de muestreo por salida fue de 1,036.56 m de red.

### **ABUNDANCIA RELATIVA**

En los huertos de frutales se recolectaron individuos de *A. lituratus* y de *A. intermedius* junto con algunos de *Sturnira lilium* y sólo ocasionalmente de *Desmodus rotundus*. En la vegetación abierta cerca de los árboles de *Ficus* sp. y en los dos sitios de descanso de los murciélagos que se identificaron como tal, sólo se obtuvieron de *A. jamaicensis* junto con *Sturnira lilium*.

En total se capturaron 456 individuos, 233 de *A. jamaicensis* (51%), 95 machos y 138 hembras, de los cuales solo 18 de estos se encuentran depositados en la Colección de Mamíferos de la UAMI; 126 *A. lituratus* (28%) de los cuales 46 fueron machos y 80 hembras, encontrándose depositados 10 ejemplares en la UAMI y 97 de *A. intermedius* (21%), 16 machos y 81 hembras, con 11 ejemplares depositados en la UAMI.

En relación con el éxito de captura de los individuos de las tres especies se encontraron diferencias significativas (Bartlett, ANOVA de una vía,  $F = 11.42$ ,  $P = 0.0033$ ), pero la prueba de comparación múltiple de Bonferroni no definió ninguna diferencia entre los grupos ( $P > 0.05$ ); cuando la comparación se hizo con los valores de la densidad, si hubo diferencias

(Kruskal-Wallis ANOVA de una vía,  $F = 18.75$ ,  $P < 0.0001$ ) y la prueba de comparación múltiple de Newman-Keuls marcó diferencias significativas entre *A. lituratus* vs *A. jamaicensis* ( $P < 0.01$ ) y entre *A. intermedius* vs *A. jamaicensis* ( $P < 0.05$ ).

En relación a las recapturas, fueron escasas, pues sólo una hembra de *A. jamaicensis* capturada en marzo fue recapturada en abril, pero se le quitó el anillo porque estaba lastimada y se le trasladó al laboratorio para depositarla en la colección. Otra hembra de la misma especie se capturó en mayo y luego fue recapturada en junio. Un macho de *A. lituratus* capturado en abril fue recapturado en mayo. En relación a *A. intermedius* no se recapturó ningún organismo. Por lo tanto, la recaptura fue escasa, capturándose siempre organismo por vez primera.

Se observó que los individuos de las tres especies inician la actividad de forrajeo desde el ocaso, que se intensifica conforme avanza la noche, para alcanzar la máxima actividad dos horas después del ocaso y va disminuyendo conforme avanza la noche.

## 1.2. VARIACIÓN TEMPORAL

*A. jamaicensis* fue la especie más abundante durante todo el año, especie que presentó dos picos de abundancia el menor en abril y el mayor en agosto, la tendencia lo fija este mes (Fig. 5). Las hembras fueron más abundantes que los machos a lo largo del año, marcando una diferencia significativa (t pareada,  $t = 5.56$ ,  $g.l. = 11$ ,  $P = 0.0002$ , Fig. 6).

El peso de las hembras ( $n = 97$ ,  $\bar{X} = 40.2$ ) y de los machos ( $n = 96$ ,  $\bar{X} = 36.8$ ) fue significativamente diferente (t pareada,  $t = 54.92$ ,  $g.l. = 95$ ,  $P < 0.0001$ , Fig. 10).

La recolección de *A. lituratus* fue baja en los primeros meses del año y aunque así se mantuvo el resto del año, se observó un incremento importante en los meses de agosto y noviembre (Fig. 5), con claras diferencias entre ambos picos (ANOVA,  $F = 15.29$ ,  $g.l. = 18$ ,  $P < 0.001$ , Fig. 5). En todos los meses del año las hembras fueron más abundantes que los machos y como en junio y octubre no hubo presencia de machos, la diferencia entre ambos sexos aumentó y esta diferencia a lo largo del muestreo es significativa (prueba de  $t$  pareada,  $t = 4.80$ ,  $g.l. = 11$ ,  $P = 0.0006$ , Fig. 7).

El peso de la hembras ( $n = 33$ ,  $\bar{X} = 58.4$ ) y machos ( $n = 46$ ,  $\bar{X} = 54.1$ ) presentó diferencias significativas (prueba de  $t$  pareada,  $t = 33.27$ ,  $g.l. = 32$ ,  $P < 0.0001$ ; Fig. 12).

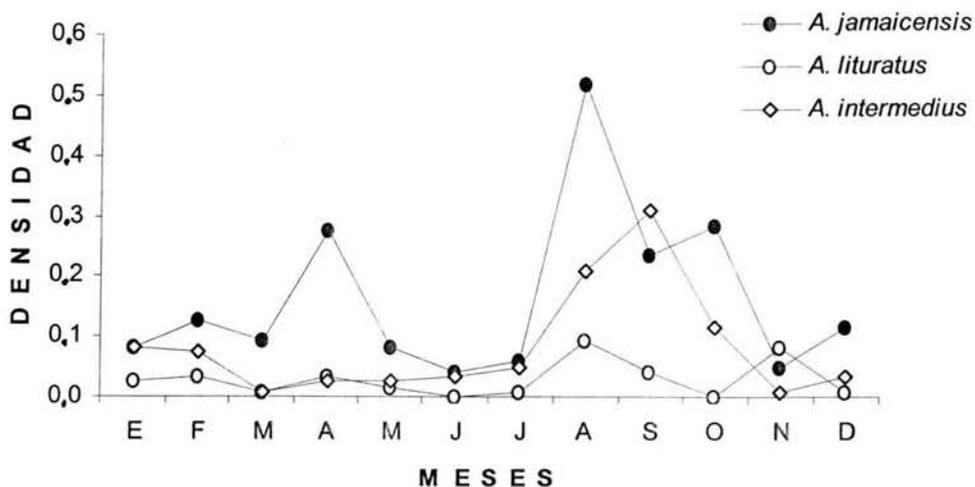
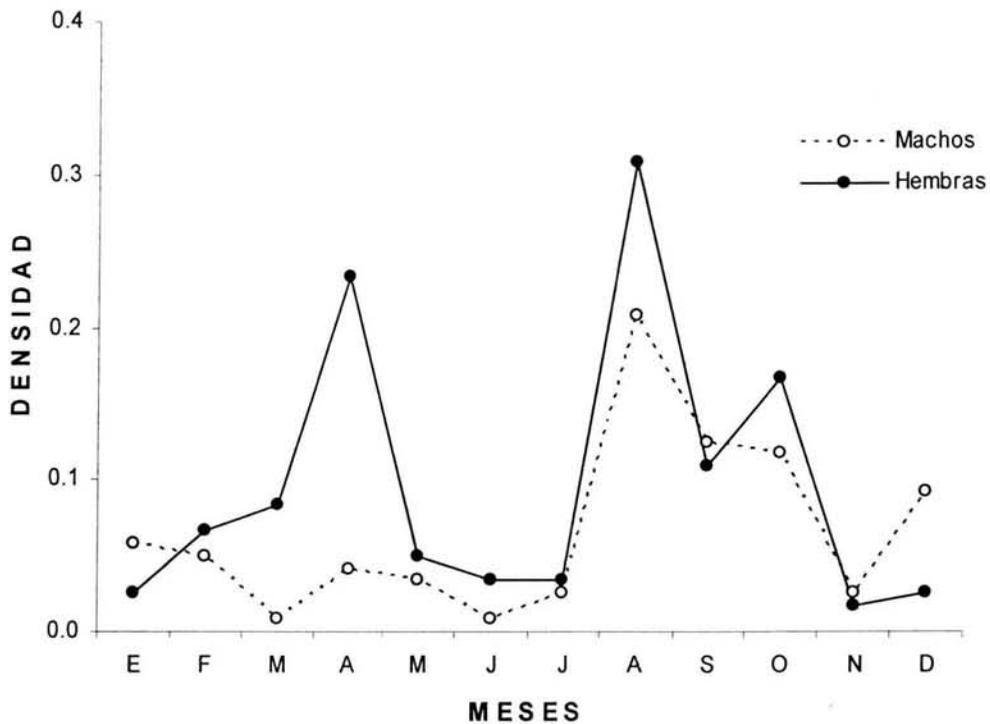
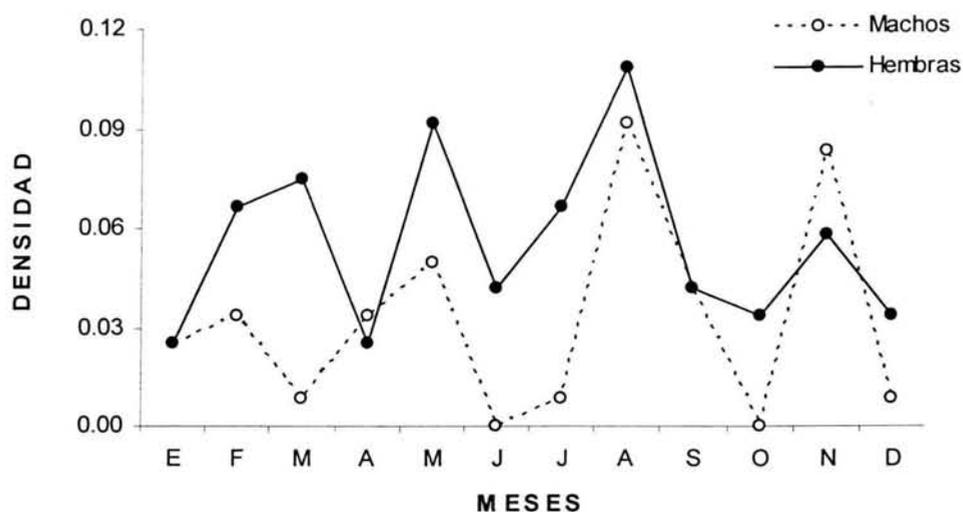


Figura 5. Densidad de individuos de las tres especies de *Artibeus* capturados a lo largo de un ciclo anual en el Estado de Puebla.



**Figura 6.** Densidad de hembras y machos de *A. jamaicensis* capturados a lo largo de un ciclo anual en el Estado de Puebla.

*A. intermedius* fue la especie con la menor representación individual a lo largo del muestreo. Los resultados demuestran que sus componentes fueron más abundante en la segunda mitad del año, época que coincide con la época de lluvias (Fig. 5) y es cuando el número de hembras y machos se incrementó notablemente; sin embargo, a diferencia de las especies anteriores, las hembras fueron más abundantes en la primera mitad del año, relación que se cambió en agosto y septiembre que es cuando los machos alcanzan los valores más altos (Fig. 8), observándose diferencias significativas (prueba de t pareada,  $t = 3.93$ ,  $g.l. = 11$ ,  $P = 0.0024$ ). En este caso al igual que los anteriores, hembras ( $\bar{X} = 55.16 \pm 4.31$ ) y machos ( $\bar{X} = 51.00 \pm 3.78$ ) presentaron diferencias significativas (prueba de t pareada,  $t = 5.20$ ,  $g.l. = 10$ ,  $P = 0.0458$ ).

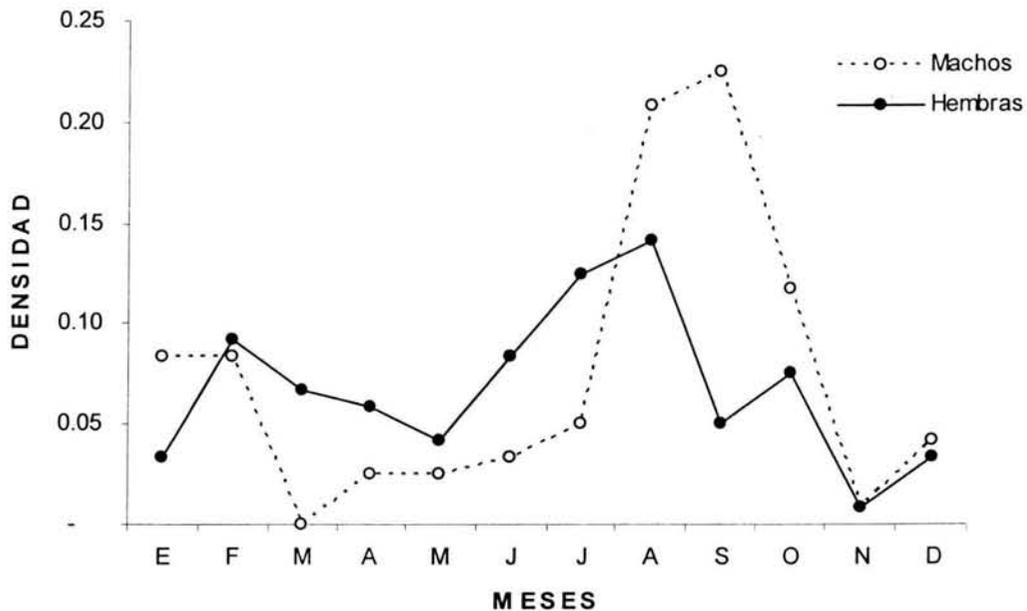


**Figura 7.** Densidad de hembras y machos de *A. lituratus* capturados a lo largo de un ciclo anual en el Estado de Puebla.

## 2. VEGETACIÓN

En los huertos se cultiva principalmente plátano (*Musa paradisiaca*), mango (*Mangifera indica*), aguacate (*Persea americana*), guayaba (*Psidium guayaba*), ciruela (*Spondias purpurea*) y ciruela-mango (*Spondias mombi*), en las orillas o entradas de los huertos existen árboles de zapote (*Diospyros ebanester*), anona (*Monstera deliciosa*) y guamúchil (*Pithecolobium dulce*).

Con respecto a los períodos de floración, fructificación y maduración, los árboles de mango y de aguacate están en floración en febrero, la fructificación se inicia en marzo, y los frutos maduros se encuentran a partir de abril. La mayor abundancia de estos frutos se da desde mediados de abril hasta mediados de mayo a partir de la cual, la cantidad de estos disminuye considerablemente para desaparecer a la mitad de junio. A pesar de que ambas especies tienen períodos similares, el mango es más abundante en abril, mientras que el aguacate lo es en mayo (Tabla 2).



**Figura 8.** Densidad de hembras y machos de *A. intermedius* capturados a lo largo de un ciclo anual en el Estado de Puebla.

El periodo de madurez de la guayaba, ciruela y ciruela mango ocurre de junio a agosto, pero sólo las dos especies de ciruela fueron las más abundantes y por la cantidad de frutos maduros fueron los de mayor consumo. En septiembre empieza a florecer el árbol de zapote, la fructificación se inicia en octubre y la mayor abundancia se observó en noviembre y diciembre, mes en el cual empieza a disminuir, acentuándose ésta en enero (Tabla 2).

En la vegetación de las áreas abiertas, es decir las especies silvestres, las dominantes son *Bursera* sp. y *Ficus* sp. Se determinaron dos especies de *Ficus* sp., el amate amarillo (*Ficus petiolaris*) y el amate prieto (*F. glaucescens*). Los árboles de *Ficus* sp. presentan tres periodos de floración, fructificación y maduración durante el año. También se encuentra el llamado "huevo de toro" (*Thevetia ovata*).

El primer período de floración en las especies de *Ficus*, se inicia en febrero, seguida de la fructificación, que sucede en marzo. En abril los frutos están en maduración, en este mes se observa su abundancia y a principios de mayo ya son pocos los que tienen frutos maduros. El segundo período abarca de julio a septiembre observándose un menor porcentaje de árboles en floración de *Ficus* sp. Finalmente el último período comprende de noviembre a enero, época en la cual aumenta considerablemente el número de frutos por árbol (Tabla 2).

**Tabla 2.** Fenología de las especies silvestres (itálicas) y de especies cultivadas (nombre común), floración (♣), fructificación (★) y maduración (☼).

ESPECIE MES	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<i>Ficus</i> sp.	☼	♣	★	☼	☼	♣	★	☼	☼	♣	★	☼
<i>Bursera</i> sp.							♣	★	☼	☼	☼	
<i>T. ovatia</i>									♣	★	☼	☼
Mango		♣	★	☼	☼	☼						
Aguacate		♣	★	☼	☼	☼						
Zapote	☼								♣	★	☼	☼
Guayaba				♣	★	☼	☼	☼				
Ciruela				♣	★	☼	☼	☼				
Ciruela-Mango				♣	★	☼	☼	☼				

Otra especie importante la constituye el ahuytle (*Bursera* sp.) que empieza a florecer en julio, fructifica en agosto y los frutos están maduros en septiembre, octubre y principios de noviembre. En estos meses el porcentaje de frutos de esta especie es considerable (Tabla 2).

La fructificación del huevo de toro (*Thevetia ovata*), se inicia en septiembre, los frutos maduros abundan en noviembre y disminuyen notablemente en diciembre (Tabla 2).

### 3. ABUNDANCIA DE ALIMENTO Y SU DISPONIBILIDAD

#### ***Artibeus jamaicensis***

*A. jamaicensis* se alimenta principalmente de los frutos de *Ficus* sp. en particular de *F. glaucescens* casi durante todo el año. En algunas ocasiones los individuos traían los frutos de estos árboles y en el cuerpo se observaron las semillas. Esto se da principalmente durante dos períodos claramente definidos, el primero de abril a junio y el segundo de agosto a octubre, en estos períodos de abundancia de frutos se observa la época de reproducción de *A. jamaicensis* (Figs. 6, 10, Tabla 3). Un tercer periodo se observó en diciembre y enero, aunque el consumo de frutos disminuye notablemente debido a que el número de árboles en fructificación es mínimo en comparación con los meses anteriores (Tabla 3).

En los meses de septiembre a noviembre, cuando los higos son escasos *A. jamaicensis* se alimentan principalmente de los frutos del ahuytle (*Bursera* sp.). En diciembre nuevamente se observaron las semillas de *Ficus* sp. cambiando su alimentación a éstos, dado que los frutos de ahuytle (*Bursera* sp.) escasean (Tabla 3).

Esta especie también se alimenta de guamúchil (*Pithecolobium dulce*) que se encuentra durante todo el año. Sin embargo, el consumo es mínimo en

comparación con las otras especies, ya que los restos observados en los sitios de descanso eran muy pocos. También llega a alimentarse de los frutos de la *T. ovatia*, principalmente en los meses de noviembre y diciembre.

*Thevetia ovata* presentó frutos maduros en octubre e inicios de noviembre, pero como no es muy abundante, se le considera de bajo consumo por los murciélagos, aunque es evidente que los frutos de las tres especies constituyen parte de su dieta alimenticia (Tabla 3).

### ***Artibeus lituratus***

*A. lituratus* se alimenta de los frutos cultivados de acuerdo al período de maduración de cada uno. De esta manera, de febrero a mayo consume mango (*Mangifera indica*) y aguacate (*Persea americana*). A pesar de que ambas especies frutales tienen períodos similares, el mango es más abundante en abril, mientras que el aguacate lo es en mayo. Las muestras de excremento de los individuos de esta especie tenían la coloración, consistencia y olor característico de los frutos mencionados.

**Tabla 3.** Abundancia relativa de los frutos silvestres que consume *A. jamaicensis* a lo largo del año. Los cuadros vacíos representan ausencia, \* (pocos) y \*\*\* (abundantes).

ESPECIE MES	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<i>Ficus</i> sp.	*	*	*	***	***	***	*	***	***	***	*	*
<i>Bursera</i> sp.								*	***	***	***	*
<i>T. ovatia</i>	*									*	***	***

De junio a octubre el número de organismos capturados fue mínimo y en los sitios de colecta de los murciélagos se identificaron restos de guayaba (*Psidium guayaba*), dátil (*Yucca valida*), ciruela (*Spondias purpurea*) y ciruela-mango (*Spondias mombi*), posiblemente también se alimenten del llamado “huevo de toro” (*Thevetia ovata*), la evidencia que tenemos son las semillas que obtuvimos durante la recolección de algunos individuos al momento de la captura.

El período de madurez de la guayaba, y las dos especies de ciruela ocurre de junio a agosto y algunos frutos de estas especies se encuentran hasta septiembre. En junio son más abundantes las guayabas y las ciruelas fueron más abundantes en agosto y por la cantidad de frutos maduros fueron los de mayor consumo. Desde noviembre y hasta mediados de febrero la alimentación se basa en el consumo de zapote (*Diospyros ebanester*) (Tabla 4).

**Tabla 4.** Abundancia de frutos cultivados consumidos por *A. lituratus* y *A. intermedius*. Los cuadros vacíos representan ausencia, \* (pocos) y \*\*\* (abundantes).

ESPECIE	MES	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
		Mango		*	*	***	*	*					
Aguacate				*	*	***	*						
Zapote	***	***	*								*	***	***
Guayaba							*	***	*	*			
Ciruela							*	*	***	***			
Ciruela-Mango							*	*	***	*			

### ***Artibeus intermedius***

*A. intermedius* fue capturado en huertos de frutales y se observó lo mismo que con la especie anterior, es decir se alimentan principalmente de aguacate (*Persea americana*) y mango (*Mangifera indica*). En los meses de julio a septiembre, esta especie fue más abundante que *A. lituratus* y aunque no tenemos evidencias acerca de su alimentación durante este tiempo, es probable que pudiera ser la misma que la de la especie anterior (Tablas 2 y 4).

## **4. PATRÓN REPRODUCTIVO**

### ***Artibeus jamaicensis***

Los resultados confirman la condición de poliestría bimodal con dos picos de preñez al año, el primero en abril y el segundo en julio, más pronunciado el primero que el segundo, pero una línea de tendencia los señala en marzo y septiembre, respectivamente. Se trata de una especie monotoca y por tanto, con una cría por parto. El periodo de gestación dura tres meses y el de la lactancia otros tres aproximadamente. Los picos de lactancia se presentaron el primero en mayo-junio y el segundo en agosto-septiembre y la curva los fija en mayo y septiembre (Tabla 9).

Por diagnóstico ocular y por palpación, no se apreciaron indicios de preñez en las hembras capturadas en enero, pero el análisis microscópico reveló la existencia de embriones de 2 mm de longitud, muestra evidente del inicio de la gestación. El peso de las hembras en esta fase reproductiva fue de 34.16 gr a sumiendo que el periodo de gestación se iniciaba en este mes. En febrero el aumento del volumen ventral era evidente y para entonces, el peso de las hembras aumentó considerablemente a 53.43 gr y por palpación, ya eran notables los signos de gestación avanzada (Fig. 9).

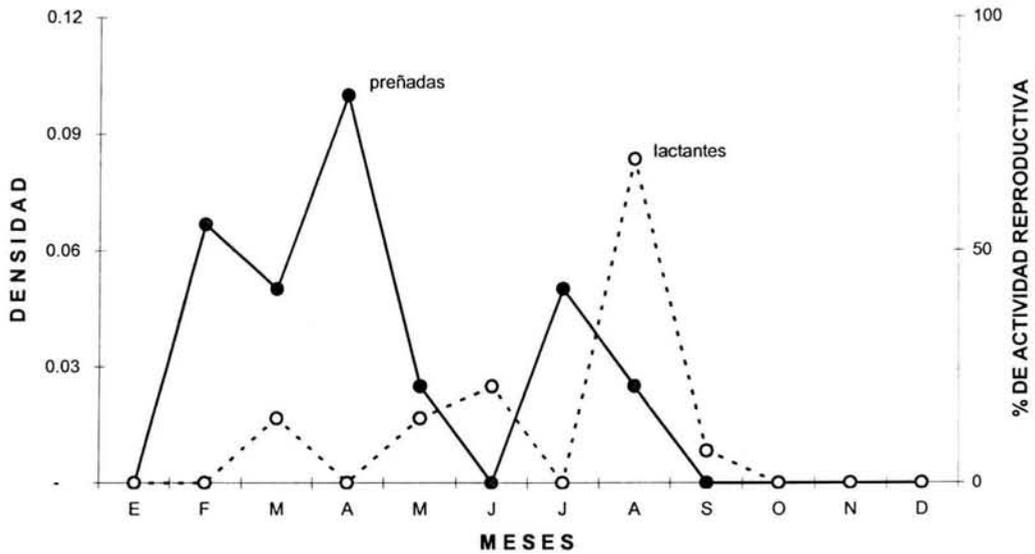
En marzo, además de hembras con muestras de preñez avanzada, también se encontraron hembras lactantes, pautas de cópula realizada probablemente en diciembre. La disección de una hembra preñada de 55.34 gr, permitió identificar un embrión de 45 mm y 12 gr, y que el peso de las hembras no preñadas o al principio de la gestación fue de 42.53 gr. En abril el 66.7 % de la muestra examinada mostró evidencias de preñez y el peso alrededor de los 43.18 gr.

En mayo el 60% de las hembras estaban preñadas, con masa corporal de 44.6 gr, pero el 40% restante eran lactantes con peso fue 39.8 gr (Fig. 9 y 10). En julio todas las hembras estaban preñadas (36.20 gr) y en agosto el 75% de ellas eran lactantes con peso de 39.20 gr (Fig. 9 y 10).

Una hembra capturada en septiembre mostraba señales de término de la lactancia, mientras que en el resto de ellas ( $n = 12$ ) no presentaban ya señales de actividad reproductiva. La masa corporal de éstas fue de 42.40 gr. Finalmente, desde octubre y hasta diciembre todas las hembras presentaron signos de inactividad reproductiva (Fig. 9). El peso corporal se mantuvo constante durante estos meses pero ligeramente mayor al de los machos (Fig. 10).

El peso de las hembras examinadas se distribuyeron en tres grupos como inactivas, lactantes y preñadas y la diferencia en el peso fue significativa (Kruskal-Wallis ANOVA,  $F = 9.11$ ,  $P < 0.05$ ) y con la prueba de comparación múltiple de Dunn mostró que entre las inactivas sexualmente y las preñadas se encontraron diferencias significativas ( $P < 0.001$ ).

Los resultados demuestran que durante la preñez el peso de las hembras en términos generales aumenta alrededor del 20%, si se parte de la base que el normal es de  $\bar{X} = 39.2 \pm 3.67$  gr. mientras que durante la gestación alcanza los  $\bar{X} = 44.4 \pm 7.13$  gr.



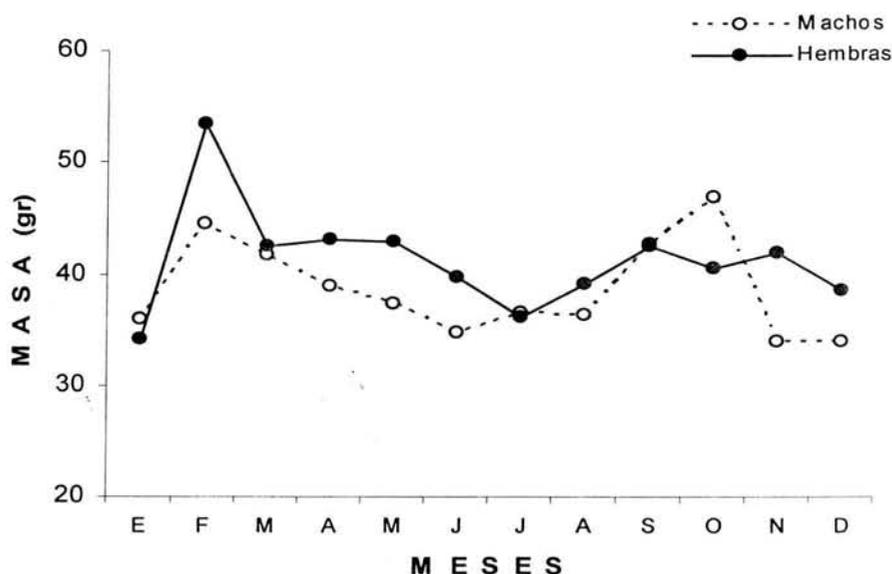
**Figura. 9.** Procesos reproductivos de gestación y lactancia en las hembras de *A. jamaicensis*.

**Machos:** En enero el 83.4 % de los machos presentaron testículos escrotados, mientras que en el 16.6 % restante eran abdominales. En los tres meses siguientes (febrero-abril), había machos con testículos escrotados, pero en la mayoría eran abdominales. Como dato importante, el peso se había incrementado a 42.52 gr. A partir de mayo y hasta diciembre, todos los machos presentaron los testículos abdominales y el peso corporal disminuyó a 37.40 gr en este mes (Fig. 10).

### ***Artibeus lituratus***

Los eventos reproductivos de gestación y lactancia en esta especie permiten distinguir un patrón poliestro con tres picos de preñez y de lactancia al año. El primero de los picos de preñez se presentó en febrero en plena época de sequía, el segundo en julio al inicio de la temporada de lluvias y el tercero en octubre, el final de la temporada de lluvias. De los tres periodos, el

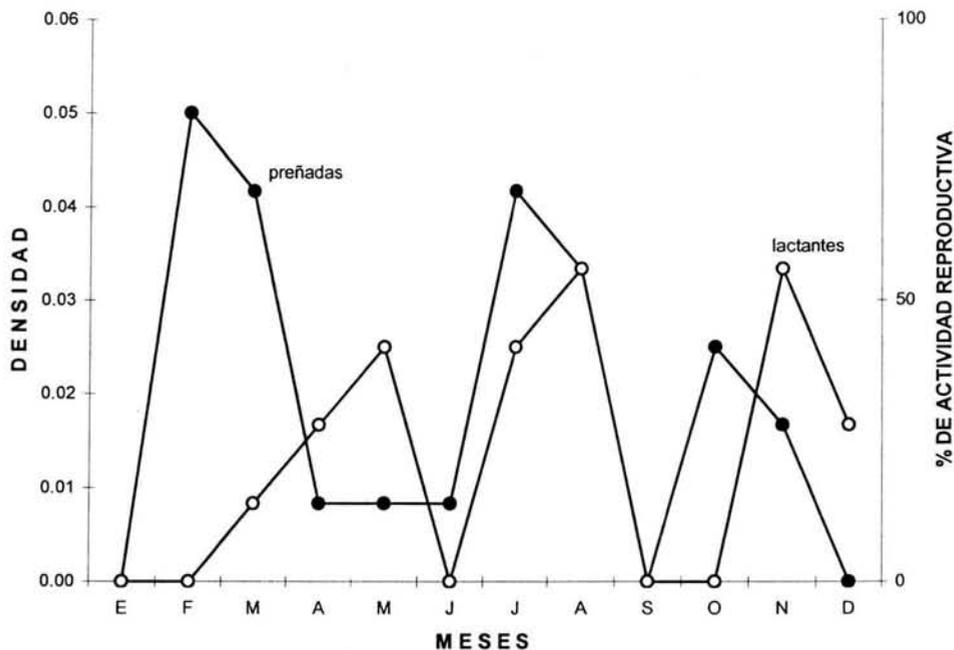
más prominente fue el primero y la curva de tendencia confirma los dos primeros, pero el último lo establece en noviembre. En relación con la lactancia, aunque con los números absolutos podrían identificarse tres picos, en mayo, agosto y noviembre, con la curva de tendencia se identifican sólo dos, el primero en mayo-junio y el segundo en octubre-noviembre. Es una especie monotoca. El periodo de gestación dura dos meses y el de la lactancia otros dos, aproximadamente (Fig. 11).



**Figura 10.** Masa corporal de hembras (no preñadas) y machos de *A. jamaicensis* a lo largo de un ciclo anual.

Hembras: Hembras preñadas y lactantes se encontraron prácticamente en todos los meses del año, excepto en diciembre que no hubo preñadas y en enero y febrero no hubo lactantes. Desde febrero y hasta abril el 100% de las hembras estaban preñadas, las de febrero pesaron  $\bar{X} = 72.28$  gr. En marzo el 62.5% de las hembras estaban preñadas, el 12.5% eran lactantes y el resto no presentaron signos de actividad sexual (Fig. 11). En este mes se sacrificaron

a dos hembras y se les extrajo un embrión a cada una con medidas de 20 x 8 mm y de 20 x 14 mm con peso de 1 y 2.4 gr, respectivamente. En este mismo mes, a las 22:00 hs se capturó una hembra con su cría adherida al pezón.



**Figura. 11.** Procesos reproductivos de gestación y lactancia en las hembras de *A. lituratus*.

En abril y mayo la mayoría eran lactantes (66.7% y 60% respectivamente) y el peso fue de  $\bar{X} = 61.00$  gr, pero también se encontraron preñadas. En junio se capturaron dos hembras una preñada y una lactante, la preñada con peso de 65 gr. En julio, el 62.5% de las hembras estaban preñadas, a una se le sacrificó y se le extrajo el feto que midió 45 x 25 mm con peso de 11.5 gr. La cría ya estaba plenamente formada pero carecía de pelo; además, su peso es casi el 20% en relación con el de la madre. Las hembras preñadas pesaron  $\bar{X} = 70.0$  (n = 5) gr. Así mismo, también el 37.5%

(n = 3) estaban lactantes. En agosto, el 44.5% de las hembras estaban preñadas, el 22.2% eran lactantes y el 33.3% no presentaron actividad sexual (Fig. 11).

En septiembre solo le colectó una hembra la cual presentaba signos de preñez inicial con un peso corporal de 56.60 gr. En octubre el 60% de las hembras estaban preñadas (n = 3) y el 40% (n = 2) eran lactantes, el peso de las preñadas fue de  $\bar{X} = 61.60$  gr (Fig. 11).

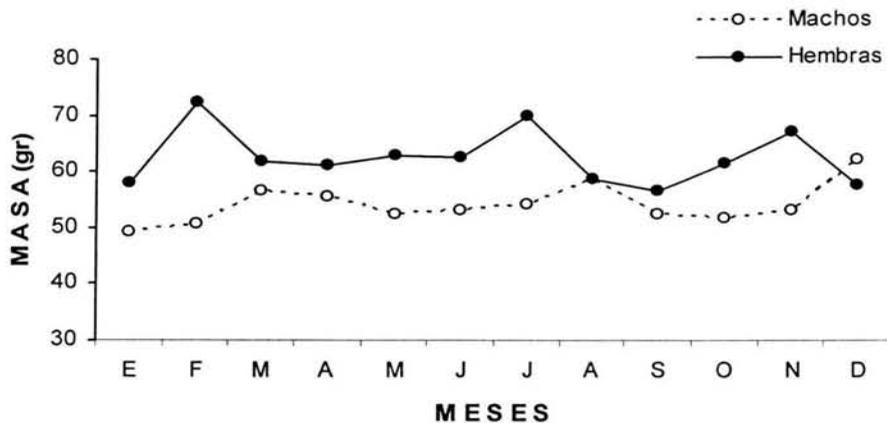
En noviembre el 57.2% eran lactantes con peso de  $\bar{X} = 66.9$  gr, el 28.7% estaban preñadas y el 14.1% no presentó evidencias de actividad sexual. En esta época del año el éxito en la captura se logró 6 hrs. después del ocaso. En diciembre no hubo hembras preñadas y en enero no las hubo de lactantes (Fig. 11 y 12).

El peso de las hembras de *A. lituratus* presentan el mismo patrón que en la especie anterior, la masa corporal aumenta gradualmente durante la gestación hasta el nacimiento, en la lactancia disminuye y es menor todavía en la época de inactividad sexual, (figura 12), así se tiene que durante los picos de la gestación el peso corporal es de  $\bar{X} = 61.0$ ,  $70.0$  y  $66.9$  gr, respectivamente, en la lactancia es de  $\bar{X} = 62$  gr. y al término de  $\bar{X} = 57.5$  gr.

El peso de las hembras examinadas se distribuyeron en tres grupos como inactivas, lactantes y preñadas y la diferencia en el peso fue significativa (Kruskal-Wallis ANOVA,  $F = 7.32$ ,  $P = 0.0256$ ) y con la prueba de comparación múltiple de Dunn mostró que entre las inactivas sexualmente y las preñadas se encontraron diferencias significativas ( $P < 0.05$ ).

Machos: De enero a marzo, los machos presentaron los testículos escrotados. En el resto de los meses capturamos individuos con los testículos abdominales. La masa corporal se mantiene constante a lo largo del año en el

rango de  $\bar{X} = 52$  gr; sin embargo, en marzo y agosto se observa un ligero incremento de 56.5 y 58.78 gr, respectivamente (Fig. 12).



**Figura 12.** Masa corporal de hembras y machos de *A. lituratus* a lo largo de un ciclo anual.

Si la comparación de la masa corporal se establece durante el ciclo reproductor, en machos y hembras se presentan tres picos de aumento de la masa corporal y las diferencias son significativas (prueba de *t* pareada,  $t = 33.27$ , *g.l.* 32,  $P < 0.0001$ , Fig. 12).

### ***Artibeus intermedius***

Esta especie al igual que *A. jamaicensis*, presenta un patrón reproductivo de tipo poliestro bimodal, el primer pico de preñez se observa en marzo-abril y el segundo en agosto-septiembre y la curva los establece en marzo y octubre, respectivamente. En la lactancia también se presentaron también dos picos el primero en abril y el segundo en agosto-septiembre y la curva los fija en marzo y septiembre, respectivamente. Es una especie monotoca, con una cría por parto. Tanto el período de gestación como el de lactancia duran dos meses cada uno aproximadamente.

Hembras: En febrero las hembras presentan signos de preñez inicial con un peso de  $\bar{X} = 61.4$  grs. El porcentaje de hembras preñadas aumenta en marzo al 71.4%, mientras que el 14.38% era lactante y el resto no presentó ningún signo de actividad reproductiva. En este mes, una de las hembras tenía un feto de 32 x 24 mm con peso de 6.22 gr. En abril, las hembras lactantes estaban con un peso corporal de  $\bar{X} = 62.2$  gr (Fig. 13 y 14).

En mayo y junio las hembras no presentaron signos de actividad sexual. En estos meses se registró el menor peso corporal del año, pesaron 47.5 y 50.0 gr, respectivamente. En julio y agosto todas las hembras presentaron signos de preñez o lactancia. En julio el 60% eran lactantes y el resto estaban preñadas. El peso de las preñadas fue  $\bar{X} = 70.0$  grs. En agosto aumenta el porcentaje de lactantes al 70.37% (Fig. 13 y 14).

En septiembre no hubo hembras preñadas, el 75% eran lactantes y el 25% restante no presentó ningún signo de actividad sexual. El peso corporal disminuyó a  $\bar{X} = 54.2$  gr. De octubre a diciembre las hembras no mostraron signos de actividad sexual (Fig. 13 y 14).

Machos: De enero a abril y en julio nuevamente los machos presentaban los testículos escrotados. El peso corporal aumenta gradualmente, en febrero es de  $\bar{X} = 52.3$  gr, y en marzo de  $\bar{X} = 55.7$  gr. En mayo, junio y de agosto a diciembre mostraban testículos abdominales. En junio se registró el menor peso corporal  $\bar{X} = 44.9$  gr (Fig. 14).

De acuerdo con la condición sexual de las hembras, el peso se clasificó en tres grupos diferentes como inactivas, lactantes y preñadas, encontrando que las diferencias son significativas (Kruskal-Wallis ANOVA,  $F = 19.19$ ,  $P < 0.0001$ ) y la prueba de comparación múltiple de Dunn mostró que existen diferencias significativas entre el peso de las inactivas y las lactantes ( $P < 0.001$ ) El peso de las hembras se clasificó en registra el incremento

normal conforme avanza la gestación y después de ésta no se pierde tanto, como se aprecia en la Fig. 14.

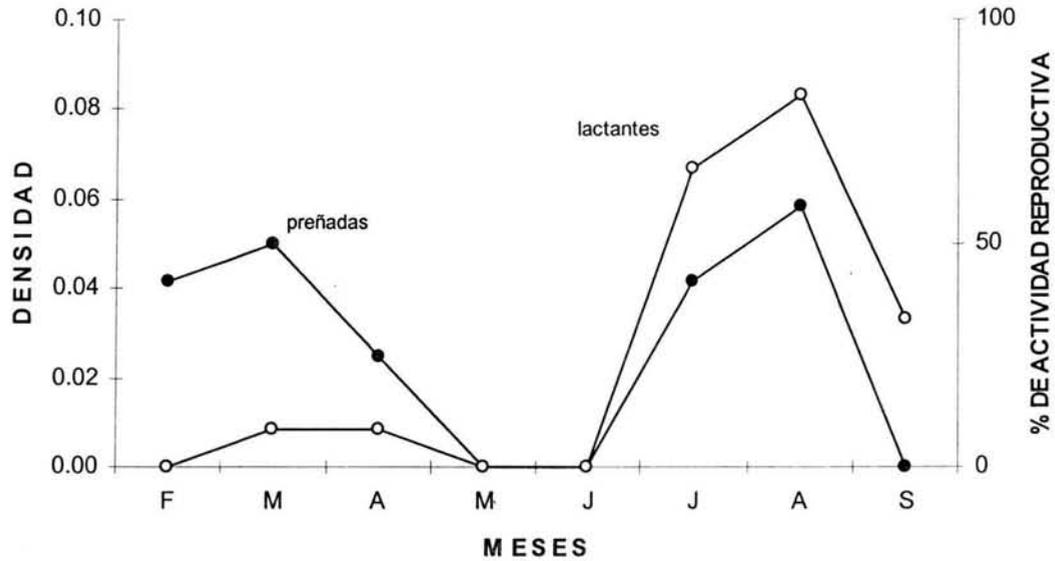


Figura. 13. Procesos reproductivos de gestación y lactancia en las hembras de *A. intermedius*.

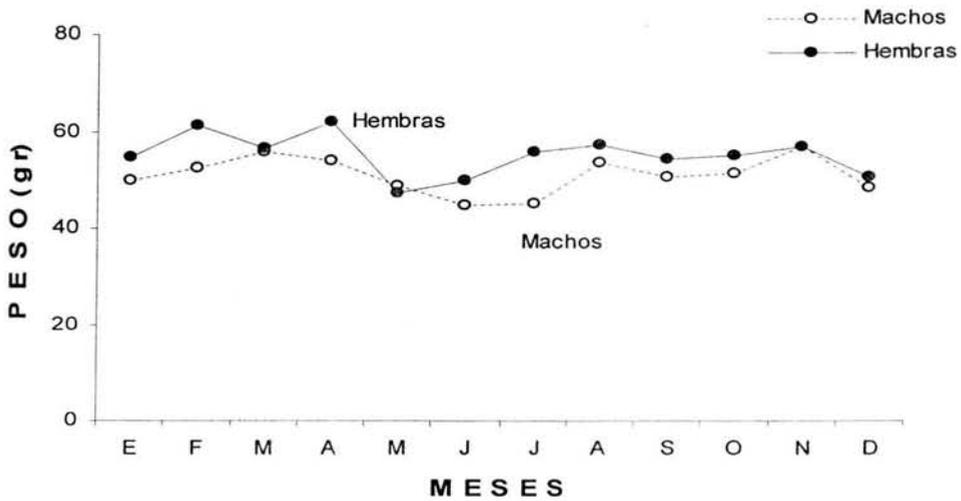


Figura. 14. Masa corporal de hembras y machos de *A. intermedius* a lo largo de un ciclo anual.

En el caso de los machos el peso se mantiene casi constante a lo largo del año, aumenta ligeramente en los meses de febrero, marzo y noviembre (Fig. 14). En esta especie al igual que en las otras las hembras no preñadas y los machos presentan dimorfismo sexual secundario significativo (prueba de t pareada,  $t = 3.93$ , *g.l.* 11,  $P < 0.0024$ ).

## VI. DISCUSIÓN

### 1. *Artibeus jamaicensis*

Se ha mencionado que muchos frutos tienen un contenido bajo en proteínas y por ello, los murciélagos podrían seleccionar otro tipo de alimento para incorporarlas o bien, al no modificar las dietas de forrajeo, tendrían la necesidad de incrementar el consumo de frutas ricas en energía para sustituirlas (Kunz y Díaz, 1995). Estudios previos han mostrado que los frutos carnosos proveen una alta concentración de azúcares y agua al que los consume en particular, los frutos de las especies del género *Ficus* tienen 40% de carbohidratos, que proporcionan 1.7 Kcal por unidad consumida (Morrison, 1980), de ahí que sea un alimento de amplio consumo por los murciélagos de esta especie. También se ha documentado que *A. jamaicensis* busca fuentes alternas de alimento durante las épocas de mayor escasez, como hojas, insectos o polen (Heithaus et al, 1975; Kunz y Diaz, 1995).

Villa-R. (1967) considera que *A. jamaicensis* es una especie estrictamente frugívora que se alimenta de *Ficus* sp. (higo), *Spondias* sp. (ciruela), zapote blanco, zapote prieto, chicozapote, pitahayas y néctar. En Puerto Rico, Kunz y Díaz (1995) encontraron que básicamente es frugívora, condición a la que se agrega el consumo de hojas de *E. poeppigiana* y que llegan a constituir una parte importante de su dieta ya que su consumo proveería los requerimientos proteínicos necesarios, además de ser una fuente importante de calcio. Aunque la folivoría quedaría limitada a los

machos adultos, en virtud de que son los que llevaban hojas al interior de los refugios.

En el estudio de Vázquez-Yáñez et al. (1975) realizado en los Tuxtlas, Veracruz, observaron que *A. jamaicensis* se alimenta principalmente de los frutos de *Cecropia obtusifolia* y *Ficus* sp., que son comunes y abundantes durante todo el año. También se alimentan de otras especies frutales como *Spondias bomin* y *Bromisum alicastrum* aunque sólo presentes durante un corto periodo de tiempo.

En Panamá y Costa Rica Fleming et al. (1972) encontraron que la dieta la constituye un 25% de insectos, 66% de frutos y un 9% de material no identificado sin diferencia entre las épocas de lluvias y de secas.

En el estudio de Flores Martínez et al (1999) en Yucatán, mencionan que *A. jamaicensis* presenta una dieta en donde predominan los frutos de *Brosimum*, *Cecropia*, *Ficus*, *Spondias*, *Solanum* y *Quararibea* y debido al amplio espectro de especies identificadas en la dieta, apoyan la propuesta de que se trata de una especie frugívora generalista.

En relación con las ideas anteriores, existen dos posiciones opuestas; Morrison (1978) considera que *A. jamaicensis* es especialista en el consumo de higos, en virtud de su preferencia por ellos; sin embargo, reconoce que a este consumo se adiciona una gran variedad de frutos y por tanto, la posición de especialista se desvanece. En contraste, Gardner (1977) y Bonaccorso (1979) consideran que es generalista, debido al consumo de insectos y no de manera accidental, sino como elemento fundamental de su dieta con lo cual, los insectos proveen los requerimientos proteínicos necesarios. Pero también (Gardner, 1977; Bonaccorso, 1979) esperarían que las hembras consumieran hojas para satisfacer su consumo proteínico especialmente durante la preñez y la lactancia épocas de mayor demanda de nutrientes. Esto se ha observado que en primates, las hembras aumentan sus requerimientos de proteína

durante la lactancia, que satisfacen con el aumento del consumo de hojas (Gautier-Hion, 1980 in Kunz y Diaz, 1995).

Para explicar lo anterior caben varias posibilidades, si el consumo de hojas se mantiene en niveles normales o bajos, los murciélagos podrían reducir el gasto energético; o bien, sin reducirlo, estarían en posibilidad de incorporar a su dieta el consumo de insectos y con esto evitar el desplazamiento a grandes distancias para la búsqueda de hojas o frutos.

En los murciélagos de Puebla se encontró que el alimento principal lo constituye *Ficus* sp.; sin embargo, cuando este recurso escasea, lo substituyen con ahuytle (*Bursera* sp.) y guamúchil (*Pithecolobium dulce*). Además, no se pudo comprobar que se alimentaran de hojas y de insectos como se ha encontrado en otras regiones (Gardner, 1977, Morrison 1978, Kunz y Diaz, 1995). Por lo tanto, se apoya la idea al considerar a *A. jamaicensis* como frugívoro especialista-temporal, con la posibilidad de modificar su dieta y variar esta condición a generalista-temporal. Como en ambos casos hay una respuesta facultativa a la disponibilidad temporal del alimento, son de mayor peso los argumentos para considerar a la especie en el nivel generalista.

*Artibeus jamaicensis* es una de las pocas especies de murciélagos frugívoros tropicales de la que se tiene más información sobre los procesos reproductivos. Se le clasifica como una especie poliestra bimodal estacional. Para Tamsitt y Mejía (1962) la reproducción ocurre con posterioridad a la época de mayor humedad (octubre-noviembre), los nacimientos se producen en el periodo de sequía de marzo a abril, aunque se tienen registros de hembras preñadas durante los meses de enero a julio y hembras lactantes en los meses de julio y octubre con inactividad en noviembre (Wilson, 1979; Jones *et al*, 1972).

Fleming (1971) encontró que esta especie tiene una cría en marzo o abril, seguido de un estro post-parto y un segundo periodo de preñez en Julio

o Agosto y la diapausa se relaciona con la escasez de alimento. En el trabajo de Heithaus *et al.* (1975) de Costa Rica se menciona que es una especie poliestra bimodal con dos picos de nacimientos que coinciden con la floración y la disponibilidad de frutas. Otros autores registran hembras preñadas en enero con nacimientos a finales de febrero y finales de marzo y un segundo pico de hembras preñadas de abril a junio con nacimientos en julio y agosto (Goodwin, 1970; Taddei, 1976; Willing, 1985; Wilson *et al.*, 1991; Ramírez-Pulido *et al.*, 1993; Genoways *et al.*, 1998).

En la revisión de Sánchez H. *et al.* (1990) se establece que en la costa occidental de México, la especie presenta cuatro ciclos reproductivos es decir, sigue un patrón poliestro continuo, con un período de gestación de 2 a 2.5 meses. Este comportamiento reproductor se debe a que forma parte de un ecosistema con numerosas alternativas alimenticias, especialmente porque tienen una fuente de alimentación constante en los frutos de las higueras (*Ficus* sp.), estas alternativas se complementan y aumentan temporalmente con los árboles frutales cultivados. Sin embargo, este comportamiento reproductor observado en esta zona podría alterarse por las condiciones de humedad imperantes.

En regiones en donde no se tiene esa gama de posibilidades alimenticias, *A. jamaicensis* presenta dos ciclos reproductivos subsecuentes, en donde el retraso en el desarrollo embrionario se presenta en uno de los dos. En esta especie la cópula y consecuente fertilización del óvulo ocurre a finales de la época seca, la gestación transcurre en aproximadamente dos o tres meses y los nacimientos coinciden con un pico en la abundancia de frutos pequeños. Después de los nacimientos se presenta un estro post-parto, por lo que en estos individuos se inicia un nuevo ciclo estral, cópula y fertilización. El blastocisto se implanta normalmente, pero entonces entra en diapausa por tres meses antes de que se reanude el desarrollo normal. Los siguientes nacimientos se ubican a finales de la época seca justo antes del pico de disponibilidad de frutos grandes. Si la diapausa no ocurre, las crías nacen cuando la abundancia de los frutos es bajo (Racey, 1982; Hill y Smith, 1988).

*Artibeus* y otros "especialistas" en *Ficus* sp. al parecer, detienen su reproducción alrededor de enero.

En este trabajo se encontró que *A. jamaicensis*, presenta dos picos de reproducción, que corresponde a la condición de poliestría bimodal estacional, con una cría por parto. El primer pico de preñez sucede en abril, aunque la presencia de hembras gestantes se observaron desde febrero, los nacimientos se producen de manera asincrónica hasta la mitad de mayo (Fig. 10). A diferencia de otras especies de murciélagos, en donde las crías al nacimiento son altricias, las crías de *A. jamaicensis*, nacen con pelo y tanto el tamaño como el peso es de aproximadamente el 30 % el de la madre.

Este período de nacimiento y por tanto de lactancia, coincide con la fructificación del *Ficus* sp (Tabla 2) y aunque las higueras producen frutos durante todo el año, la mayor producción se observó durante los meses de abril a mayo y el menos de agosto a septiembre.

El segundo pico de hembras preñadas, se da en julio y agosto, aunque este no es tan pronunciado como el primero, es decir, el número de hembras preñadas fue menor. En este caso la presencia de hembras preñadas sólo se identificaron en julio y agosto, ya que en septiembre ya no se encontraron en esta condición (Fig. 6). A partir de septiembre se inicia un período largo de inactividad sexual que coincide con la época de sequía y la cual, abarca los meses de otoño-invierno y en febrero nuevamente se les volvió a encontrar.

En relación con la lactancia, los dos picos más pronunciados corresponden a abril y mayo, aunque hembras lactantes se encontraron también en marzo. El segundo período de lactancia se presenta de agosto a septiembre, período que coincide con la época de lluvias, en donde de nuevo la maduración de frutos es abundante, por lo que existe sincronía en ambos eventos reproductivos y la abundancia de alimento. El período de lactancia dura aproximadamente dos meses, evidencia significativa para clasificar el patrón reproductivo de la especie como poliestra bimodal estacional (Fig. 6).

Los machos presentan testículos escrotados desde enero hasta abril, es decir, en invierno–primavera antes de la época de lluvias. En los meses subsecuentes de verano-otoño los testículos son abdominales. Un hecho relevante es el incremento de la masa corporal en dos épocas del año, el primer pico se observó en febrero-marzo y el otro en septiembre-octubre, la diferencia de masa corporal en relación con los registros de las otras épocas del año es significativamente diferente. Esta diferencia permite suponer que el peso juega un papel relevante para la fecundación.

## **2. *Artibeus lituratus***

Heithaus *et al.*, (1975) consideran que la dieta de *A. lituratus* en Panamá es a base de néctar, frutos e insectos como alimentos secundarios. Lo mismo sucede con los de la Selva Baja de Costa Rica (Fleming *et al.*, 1972). Por el contrario, en un estudio realizado en Brasil Willig *et al.* (1993) encontraron que la dieta estuvo formada exclusivamente por fruta, con el predominio de *Vismia* sp. (85%) y *Solanum* sp. (7%) como alimento secundario y no encontraron alguna diferencia entre la época de lluvia y la de sequía.

En un trabajo posterior, Fleming (1986) consideró que las especies de grandes de *Artibeus* en Centroamérica (*A. jamaicensis* y *A. lituratus*) son especialistas en el consumo de frutos de las familias Cecropiaceae y Moraceae, pero Galetti y Morellato (1994) en un estudio en Brasil, observaron que en los bosques semidecíduos donde la densidad de estos frutos es baja, estos murciélagos pueden ser más generalistas que en otras áreas.

Zortéa y Chiarello, (1994) también en un estudio en Brasil mencionan que la dieta varía de acuerdo con el hábitat, encontraron que a lo largo del año se alimenta principalmente de frutos de *Cecropia* sp., muy abundantes en áreas con vegetación secundaria, excepto cuando los frutos de *Eriobotrya*

*japonica* están disponibles. Los frutos cultivados de *Psidium guayaba*, *Syzygium jambos* y *Syzygium malaccense*, también forman parte importante de su dieta. En algunas ocasiones se les observó comiendo plátanos, hojas e insectos (Coleoptera, Scarabaidae). Cuando consumían insectos, los murciélagos mordían las partes blandas e ingerían los fluidos y las partes duras las desecharan. De lo anterior, se desprende que la especie muestra una dieta oportunista, alimentándose de frutos silvestres y cultivados, hojas e insectos.

Estudios en áreas suburbanas con baja dominancia de frutos de especies nativas, como la *Cecropia* sp. y *Ficus* sp., incorporan en su dieta un alto porcentaje de frutos exóticos, como *Terminalia catappa* y *Mangifera indica* entre otras (Taddei, 1976; Fernández, 1982 in M. Zortea y Chiarello, 1994).

Los resultados de Zortea y Chiarello, (1994) sugieren que la alimentación de *A. lituratus* varía en relación directa con la disponibilidad de los frutos, por lo que se refuerza que es una especie frugívora generalista con una gran capacidad de explorar, espacial y temporalmente una gran variedad de recursos alimenticios en diferentes hábitats. Esta flexibilidad ecológica es factor importante para el éxito de la especie en gran parte de la región Neotropical.

*Artibeus lituratus* es un buen agente dispersor de semillas, contribuye a la dispersión de especies de plantas de huertos y jardines dentro del bosque. Por otra parte, los frutos nativos dispersados por los murciélagos, generalmente no se establecen en los jardines entre otras razones, el hecho de ser de consumo humano las semillas son removidas (Galetti y Morellato, 1994).

Esta especie tiene un doble comportamiento, puede ser especialista o generalista de acuerdo a la zona en donde se encuentra. Nuestros resultados coinciden con la posición generalista, en virtud de que se alimenta de una gran variedad de frutos dependiendo de la presencia y de la disponibilidad de

los mismos; por otra parte, nuestras evidencias de campo apoyan la idea de que al no consumir los frutos, base de la alimentación de otras especies se evita algún tipo de competencia interespecífica (MacArthur, 1972).

El patrón reproductivo de la especie varía geográficamente de acuerdo con la latitud, esta variación es mayor en las poblaciones del sur (Wilson, 1991; Genoways, 1998). Los patrones reproductivos van desde el monoestro hasta el poliestro continuo, con actividad todo el año. Tamsitt y Valdivieso (1963) encontraron en Costa Rica que la actividad reproductiva sucede todo el año, es cíclica y sin influencia de la variación estacional. Heithaus *et al*, (1975) encontraron en Panamá, que la especie es poliestra bimodal con un período latente después del pico de nacimientos de la época de lluvias.

En Colombia la especie presentó un patrón acíclico continuo (Tamsitt, 1966). Pero también en otra población de Colombia, Thomas (1972) encontró que *A. lituratus* tiene actividad todo el año, con hembras preñadas, lactantes e inactivas en cualquier época del año, aunque fue notable la existencia de dos picos de actividad uno en diciembre y el otro en mayo. En todos los casos la condición es monotoca.

La existencia de hembras preñadas en abril, junio y julio con hembras lactantes en junio y octubre, se han documentado para el estado de Sinaloa (Jones *et al*, 1972) y para el Caribe (Wilson, 1979).

En la costa grande de Guerrero, *A. lituratus* presenta dos períodos de lactancia uno en abril y el otro en julio y las actividades reproductivas coinciden con la presencia y abundancia de los frutos del “almendro” (*Terminalia catappa*) y del “capulin” (*Muntingia calabura*) (Ramírez Pulido *et al*, 1993).

Aún cuando la especie es capaz de reproducirse durante todo el año, en el suroeste de Puebla se observó que *A. lituratus* presenta tres picos de hembras preñadas, por lo que se establece un patrón de reproducción

poliestro trimodal estacional, como respuesta a la disponibilidad constante de alimento durante todo el año en los huertos de frutales cultivados en el área de estudio.

Los picos se producen en febrero julio y octubre (Tabla 2, Fig. 11). El primero coincide con la fructificación de mango y aguacate, en la época seca del año. El segundo se da en julio ya en época de lluvias y es cuando se incrementa la cosecha de de frutos de guayaba y las dos variedades de ciruela que se producen en la región y el tercero, en noviembre que coincide con la abundancia de frutos de zapote; sin embargo, fue en éste cuando la proporción de hembras preñadas fue menor en comparación con los otros dos.

Al igual que en la preñez, las hembras lactantes se encuentran prácticamente durante todo el año y a cada pico de preñez le sigue uno de lactancia. El primero ocurre en abril-mayo el segundo en julio-agosto ya en plena época de lluvias y el tercero en octubre-diciembre. A cada pico de lactancia corresponde la abundancia de los frutos mencionados en los periodos de preñez (Fig. 11 y Tabla 4).

En el caso de los machos, de enero a mayo presentaron testículos escrotados; sin embargo, al igual que en *A. jamaicensis*, en *A. lituratus* se observaron tres picos en marzo, agosto y diciembre que es cuando la masa corporal es significativamente mayor que la de los machos de los otros meses del año. De ahí que es probable que al igual que en otras especies, la masa corporal juega un papel importante en los eventos reproductivos.

Tamsitt y Valdivieso (1965) estudiaron el ciclo reproductivo de los machos en Colombia y sus datos basados en la presencia de esperma, longitud y diámetro tubular de los testículos y diámetro del epidídimo, indican que los machos son capaces de tener actividad reproductiva en cualquier época del año y que el patrón reproductivo es acíclico sin influencia de la variación estacional, lo que explica la presencia de hembras preñadas y lactantes en cualquier época del año y prácticamente en cualquier latitud.

### 3. *Artibeus intermedius*

En relación con los hábitos alimenticios de *A. intermedius*, la información que se tiene es nula, debido a que durante mucho tiempo se le consideró como una subespecie de *A. lituratus* y por tanto, es probable que parte de la información recabada para *A. lituratus* corresponda a *A. intermedius* y viceversa en cuyo caso, podría tratarse de una especie generalista.

En la zona de estudio se determinó que su alimentación se basa en los frutos cultivados de acuerdo con la disponibilidad de los mismos en las diversas épocas del año. Aunque también se identificó que llega a consumir frutos silvestres como el higo (*Ficus sp*).

En relación con la reproducción, la información también es escasa por la misma razón del párrafo anterior. De esta manera, que Wilson (1979) y Bonaccorso (1979) mencionan que *Artibeus lituratus intermedius* presenta dos periodos de gestación, uno al inicio y el otro al final de la época de lluvias; sin embargo, tienen registros de hembras preñadas de febrero, marzo y mayo y lactantes de abril, mayo y de agosto a octubre. Otros registros de hembras preñadas de febrero, marzo y junio, con embriones de longitud que varía de 15 a 33 mm los citan Sánchez-Hernández y Gaviño (1988) y Wilson (1991). De igual manera Álvarez-Castañeda (1991) menciona que la especie se reproduce todo el año en el Estado de Morelos.

Por los antecedentes mencionados, todo hace suponer que el patrón de la especie es poliestro continuo y como de la zona de estudio se tienen pocos individuos, no es posible determinarlo con mayor precisión. Sin embargo, por la presencia de hembras preñadas en febrero, marzo, junio, julio y agosto, correspondientes a la época de sequía y a la de lluvias, en esta región es probable que siga el patrón de *A. jamaicensis* (Fig. 6); es decir, del tipo de poliestría bimodal estacional (Tabla 4).

Hembras lactantes se encontraron en marzo, abril, julio y septiembre (Fig. 13) cuando abundan los recursos alimenticios que consume *A. jamaicensis*. Al igual que las otras especies, los machos presentaron testículos escrotados de enero a abril.

Es necesario continuar y ampliar los estudios en esta especie con el objeto de determinar el patrón reproductivo en esta parte del país, como parte de la estrategia que implica la simpatria con las otras dos especies cercanamente relacionadas y por tanto, con relaciones ecológicas estrechas en donde *A. lituratus* sería la especie dominante y eso explicaría el bajo número de la muestra examinada.

## VII. CONCLUSIONES

*Artibeus jamaicensis*, *A. lituratus* y *A. intermedius* en el Estado de Puebla se separan ecológicamente evitando así la competencia interespecifica.

*A. jamaicensis* se distribuye principalmente en áreas abiertas con presencia de higos y burceras y debido a sus preferencias alimenticias, cae en la categoría de generalista. El hecho de que sea escasa en las áreas de frutales, hace pensar que este comportamiento se da para evitar competir con otras especies que son de talla y masa mayores.

*A. lituratus* y *A. intermedius* se encuentran principalmente en áreas de frutales cultivados. El primero por sus preferencias alimenticias se clasifica en la categoría de especie generalista y del segundo se tienen serias dudas pues se recolectaron pocos individuos y no es posible clasificarlos en un gremio determinado. Al parecer su patrón de alimentación es similar al de *A. lituratus*

y para evitar la competencia, es muy probable que lo hagan en tiempo diferente.

En las tres especies, el período de preñez se presenta en la época de fructificación y los nacimientos ocurren cuando maduran los frutos.

*A.jamaicensis* tiene un patrón de reproducción bimodal, con dos picos de preñez y dos de lactancia al año. El primero ocurre de febrero a abril y el segundo de julio a septiembre, tanto el período de gestación como el de lactancia es de tres meses. La lactancia coincide con la época de lluvias cuando existe una mayor abundancia y disponibilidad de frutos como el higo.

*A. lituratus* presenta tres picos de preñez y de lactancia al año. La preñez sucede de febrero-marzo, de julio-agosto y de octubre-noviembre. La lactancia en marzo, julio-agosto y noviembre, mientras que *A. intermedius* solo presenta dos picos de preñez y de lactancia al año. El primero en julio y el segundo en octubre. Estas especies se alimentan de los frutos que se cultivan en la región y que se encuentran en mayor cantidad durante la lactancia y el destete.

Tanto la preñez como la lactancia de cada una de las tres especies ocurren después de que en las otras dos se han presentado los nacimientos y el destete y la disponibilidad y abundancia de alimento es el adecuado, regulando estos periodos de reproducción.

## VIII. LITERATURA CITADA

- ALVAREZ-CASTAÑEDA S. T. y J. L. PATTON. 1999. Mamíferos del Noroeste de México. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. México. 583 pp.
- ALVAREZ-CASTAÑEDA S. T. 1991. Nuevos registros de murciélagos (Orden Chiroptera) para los Estados de México y Chiapas. An E sc Nac de Cien Biol, México, 34: 215--222.
- BONACCORSO F. J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. Bull. Florida state. Mus., Biol. Sci., 24: 359 - 408.
- BONACCORSO F. J. AND S. R. HUMPHREY, 1984. Fruit bat niche dynamics: the role in maintaining tropical forest diversity. Pp. 163-183, *in* Tropical rain-forest: The Leeds symposium.
- DAVIS, B. W. 1970. The large fruits bats (Genus *Artibeus*) of Middle America, with a review of the *Artibeus jamaicensis* complex. J. Mamm., 51: 105-122.
- DAVIS, B. W. 1984. Review of the large fruit-eating bats of the *Artibeus "lituratus"* complex (Chiroptera:Phyllostomidae) in Middle America. Ocass. Papers Mus., Texas Tech Univ., 93: 1-16.
- DINERSTEIN, E. 1986. Reproductive ecology of fruit bats and the seasonality of fruit production in a Costa Rican cloud forest. Biotropica, 18: 307 - 318.
- DIRZO R., AND J. L. HARPER, 1982. Experimental studies on slug-plant interactions. III. J. Ecol., 70 : 101-118.

- FAABORG, J. R. Y J. W. TERBORGH, 1980. Patterns of migration in the West Indies. Pp. 157 - 163 in *Migrant birds in the neotropics Ecology, behavior, distribution and conservation* (A. Keast y E. S. Morton, eds). Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- FINDLEY S. J. 1993. *Bats: a community perspective*. Cambridge University Press. U. S. A. 1ª. Ed.
- FLEMING, T. H. 1971. *Artibeus jamaicensis*: delayed embryonic development in a Neotropical bat. *Science*, 171: 402 - 404.
- FLEMING, T. H. 1986. Opportunism vs specialization: the evolution of feeding strategies in frugivorous bats. Pp. 105-118. *In: Frugivores and Seed Dispersal*. (Eds. A. Estrada and T. H. Fleming) Junk Publishers, Dordrecht.
- FLEMING, T. H. 1988. *The short - tailed fruit bat*. University of Chicago Press, Chicago, Ill, 365 pp.
- FLEMING, T. H., E. T., HOOPER, and P. E. WILSON. 1972. Three Central American bat communities: structure, reproductive cycles and movement patterns. *Ecology*, 55: 555-569.
- FLORES MARTINEZ J. J; ORTEGA J e IBARRA MARIQUEZ G. 1999. El Hábito Alimentario del Murciélago Zapotero (*Artibeus jamaicensis*) en yucatán. *Revista Mexicana de Mastozoología*. 4:23-40.
- GALETTI M. y MORELLATO P. C. 1994. Diet of the large fruit-eating bat *Artibeus lituratus* in a forest fragment in Brasil. *Mammalia*. 58(4): 661-665.

- GARCÍA, E., 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. 252 pp.
- GARDNER, A. L. 1977. Feeding habits. 293-350, *In: Biology of Bats of the New World family Phyllostomatidae, Part II.* (R. J. Baker, J. K. Jones, Jr., y D. C. Carter, eds.). Special Publication Museum Texas Tech University, 13:1-364.
- GENOWAYS H. H., J. P. CARLETON y R. J. BAKER. 1998. Bats of the Antillean Island of Grenada: A New Zoogeographic perspective. *Occas Papers, Museum Texas Tech University*, 177:1-29.
- GOODWIN, G. E. 1969. Mammals from the state of Oaxaca, Mexico, in the American Museum of Natural History. *Bull Amer. Mus. Nat. Hist.*, 141:1-269.
- GOODWIN, G. E. 1970. The ecology of Jamaican bats. *Journal of Mamm*, 51: 571 - 580.
- HALL, E. R. 1981. *The Mammals of North America*. Second edition. John Wiley and Sons, New York. vol. 1:xviii + 1-600 90; vol. 2:i + 601-1181 + 90.
- HEITHAUS, E. R., T. H. FLEMING, and P. A. OPLER. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology*, 56:841-854.
- HERSHKOVITZ, P. 1949. Mammals of northern Colombia preliminary report. No. 5: Bats (Chiroptera). *Proc. U. S. Nat. Mus.*, 99: 429-454.
- HILL J. E. y J. D. SMITH. 1988. *Bats a Natural History*. Univ Texas Press. 243pp.

INSTITUTO NACIONAL DE ESTADÍSTICA, GEOGRAFÍA E INFORMÁTICA (INEGI). 1981. Síntesis geográfica, nomenclator y anexo cartográfico del Estado de Puebla. México. 56 pp.

JONES, J. K., Jr., and D. C. CARTER. 1976. Annotated checklist, with keys to subfamilies and genera. Pp. 7-38, in Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae. Part I (R. J. Baker, J. K. Jones, Jr., and D. C. Carter, eds.) Spec. Publ. Mus., Texas Tech. Univ., 10:1-218.

JONES, J. K. Jr., CHOATE, J. R., and CADENA, A. 1972. Mammals from the Mexican state of Sinaloa, II Chiroptera. Occasional Papers, Mus Nat Hist, Univ Kansas, 6:1-29.

JONES, *et al.* 1988. Revised checklist of bats (Chiroptera) of Mexico and Central America. Occas Papers Mus., Texas Tech Univ., 120:1-34.

KOOPMAN, K. F. 1978. Zoogeography of Peruvian Bats with special emphasis on the role of the Andes. Amer. Mus. Novitates, 2651:1-33.

KREBS, C. J. 1999. Ecological Methodology. Second Edition. Addison Wesley Longman, Inc., Menlo Park, CA. 620pp.

KRUTZCH, P. H. Y E. G. CRICHTON. 1985. Observations on the reproductive cycle of female *Molossus fortis* (Chiroptera: Molossidae) in Puerto Rico. J. Zool; 203: 137 - 150.

KUNZ H. T. Y DIAZ A. C. 1995. Folivory in Fruit-eating Bats, with new Evidence from *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). Biotropica, 27: 106-120.

- MacARTHUR, R. H. 1972. Geographical ecology: patterns in the distribution of species. Harper and Row, Publishers, New York.
- MORRISON, W. D. 1978. Foraging Ecology and Energetics of the Frugivorous Bat *Artibeus jamaicensis*. *Ecology*, 59: 716 - 723
- MORRISON, R. H. 1980. Efficiency of food utilization by fruit bats. *Oecologia*. 45:270-273.
- MOTULSKY, H. J. 1999. Analyzing data with GraphPad Prisma. GraphPad Prisma Software, Inc., San Diego, CA.
- ORTEGA, J. y H. ARITA. 1999. Structure and social dynamics of harem groups in *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *J. Mamm.* 80: 1173--1185.
- RACEY, P. A. 1982. Ecology of bat reproductions. Pp. 57 - 104, *in Ecology of bats* (T. H. Kunz, ed.). Plenum Press, New York, 425 pp.
- RAMIREZ-PULIDO J, M. A. ARMELLA, Y A. CASTRO-CAMPILLO. 1993. Reproductive patterns of three neotropical bat (Chiroptera: Phyllostomidae) in Guerrero, México. *Southwestern Nat.* 38: 24 - 29.
- RZEDOWSKI J. 1978. Vegetación de México. Ed. Limusa, México. 432 pp.
- SÁNCHEZ HERNÁNDEZ C., C. B. CHÁVEZ Y A. E. ROJAS. 1990. Patrón reproductivo de *Artibeus jamaicensis triomylus* (Chiroptera: Phyllostomatidae) en la costa sur occidental de México. *Revista de Zoología. ENEPI. UNAM, México*, 2: 14 - 24.
- SÁNCHEZ HERNÁNDEZ C; y G. GAVIÑO. 1988. Registros de murciélagos para la Isla La Peña, Nayarit, México. *An. Inst. Biol., Univ. Nac. Autón. México, Ser. Zool.*, 58:939-940.

- TADDEI, V. A. 1976. The reproduction of some Phyllostomidae (Chiroptera) from the northwestern region of the state of Sao Paulo. Bolm. Zool., Univ. Sao Paulo. 1: 313 - 330.
- TAMSITT, J. R., and C. MEJIA. 1962. The reproductive status of a population of the neotropical bat, *Artibeus jamaicensis* at Providence. Caribbean J. Sci. 2: 139 - 144.
- TAMSITT J. R. and D. VALDIVIESO. 1963. Records and observations on colombian bats. J. Mamm. 44:168-180
- TAMSITT J. R. and D. VALDIVIESO. 1965. Reproduction of the female big fruit-eating bat, *Artibeus lituratus palmarum*, in Colombia. Caribb. J. Sci., 5:157-166.
- TAMSITT J. R. and D. VALDIVIESO. 1966. Taxonomic comments on *Anoura caudifer*, *Artibeus lituratus* and *Molossus molossus*. J. Mamm. 47:230-238.
- THOMAS M. E. 1988. Analysis of Diets of Plant-Visiting Bats. Pp. 211-219. in Ecological and Behavioral Methods for the study of Bats (Kunz, ed). Smithsonian Institution Press, Washington, D. C. 533 pp.
- TUTTLE M. D. 1970. Distribution and Zoogeography of Peruvian bats, with comments on natural history. Univ. Kansas. Sci. Bull., 49:45-86.
- TUTTLE M. D. 1994. America's Neighborhood Bats. University of Texas. Press E. U. 96 pp.
- VÁZQUEZ - YAÑEZ, C., OROZCO, G. F y L. TREJO. 1975. Observations on seed dispersal by bats in a tropical humid region in Veracruz, México. Biotrópica, 7: 73 - 76.

- VILLA, R. B. 1967. Los murciélagos de México. Universidad Nacional Autónoma de México, XVI+1-491.
- WEBB, R. G; A. MARTINEZ, y R. H. BAKER. 1981. Algunos anfibios, reptiles y mamíferos del Mineral del Tigre, Nayarit. An. Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Zool. 51:699-702.
- WILSON, D. E. 1979. Reproductive patterns. Pp. 317-378, *in* Biology of bats of the New World family Phyllostomidae. Part III (R. Baker, J. K. Jones, Jr; and D. C. Carter, eds.). Spec. Publ. Mus. Texas Tech Univ., 16: 1-441.
- WILSON, D. E. 1991. Mammals of the Tres Mariás Islands. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 206:214-250.
- WILLIG, M. R. 1985. Reproductive patterns of bats from Caatingas and Cerrado Biomes Northeastern Brazil. J. Mamm. 66: 668 - 681.
- WILLIG M. R., CAMILO R. G. Y NOBLE J. S. 1993. Dietary overlap in frugivorous and insectivorous bats from Edaphic Cerrado habits of Brazil. J. Mamm. 74: 117-128
- ZORTÉA M. Y G. CHIARELLO. 1994. Observations on the Big Fruit-Eating Bat, *Artibeus lituratus*, in an Urban Reserves of South-east Brazil. Mammalia. 58: 665-670.