

Patrón de reproducción del murciélago insectívoro *Pteronotus parnellii mexicanus* Miller, 1902 (Chiroptera: Mormoopidae)

David Garrido Rodríguez

Instituto de Biología, UNAM. Dirección actual: Apdo. postal 20495 Villa A. Obregón 01000, México, D. F. México.

Pablo Fuentes Servin, Marcos Gasca Boyer y Santa Juárez Vergara

Unidad de Morfología y Función. Laboratorio de Patología, FNEP-UNAM Iztacala. Los Reyes Iztacala, Edo. de México, México.

(Recibido para su publicación el 7 de junio de 1984)

Abstract: The reproductive cycle of the insectivorous bat, *Pteronotus parnellii mexicanus* in a semi-arid tropical environment in Mexico is seasonally monoestrous. Copulation takes place in January, gestation is from February to the last half of May, and young are born around the first half of June, when the rainy season has begun and flies are abundant. The embryos were found 96.2% of the time in the right horn of the bihorned uterus, so a dextral asymetry with both ovaries functional is recognized. Males are active throughout the year, but epididymal mature spermatozoa are found only in December, January and February. The accessory glands are markedly hypertrofied in December and January. Testes vary in length, but to contain mature spermatozoa, they must be at least 3 mm long during the copulation season.

La información existente acerca del patrón de reproducción de *Pteronotus parnellii mexicanus* Miller es escasa. Dada su importancia como controlador de insectos que a su vez constituyen problemas económicos en potencia (Howell y Burch, 1974; Sampedro *et al.*, 1977), se ha visto la necesidad de caracterizar su ciclo reproductivo, determinando básicamente la duración del período de gestación y su estacionalidad, los cambios histológicos que ocurren durante el año en los aparatos reproductores masculino y femenino y relacionando esto con las fluctuaciones de la temperatura y la humedad relativa del refugio y del ambiente.

Con respecto al ciclo reproductor, Wilson (1973), refiriéndose básicamente al trabajo de Fleming *et al.* (1972) en Costa Rica y Panamá, lo considera como una forma estacionalmente monoestra. Asdell (1964), menciona que se ha registrado actividad sexual en los machos durante todo el año, con cierta variación local en la longitud de los testículos. Por el contrario, en las hembras parece haber un sólo evento de reproducción al año, ocurriendo la gestación entre la segunda mitad de febrero y fines de mayo • principios de junio (Villa, 1967).

MATERIAL Y METODOS

La colonia de aproximadamente 4 000 individuos de *P. p. mexicanus* que se estudió es residente del llamado Túnel del Arco, a unos 8 km al sur (por carretera) de San Juan Chinameca, Municipio de Tlaltizapán, en el Estado de Morelos, México, a 1.025 msnm (18°34'24" N y 99°02'08" O). La vegetación circundante es bosque caducifolio según Rzedowski (1978).

La recolecta de 142 ejemplares en total, se verificó dos veces por mes, desde febrero de 1981 hasta marzo de 1982, obteniéndose en cada ocasión 5 hembras y 5 machos. Estos ejemplares fueron disecados para obtener los órganos reproductores, que se preservaron en formol al 10% (ovarios) y en Bouin (testículos). Los órganos se incluyeron en parafina y una vez cortados se tiñeron por los métodos convencionales de hematoxilina y eosina.

Además de considerar criterios macroscópicos para determinar la edad de los animales y asegurarnos que todos fueron adultos, se tomaron radiografías de las falanges del tercer y cuarto dedos del ala derecha de

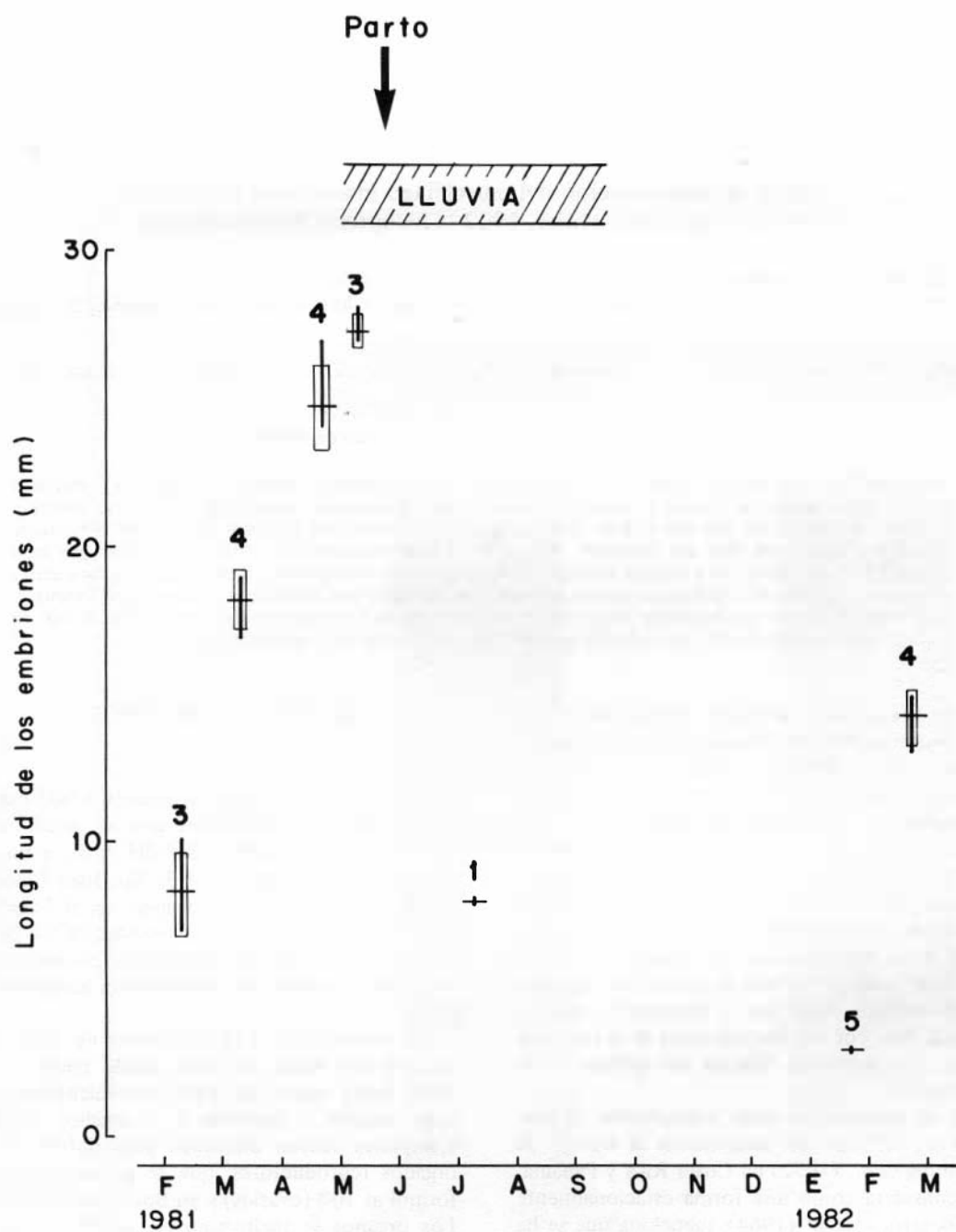


Fig. 1. Promedio, desviación estándar y mínimo y máximo de longitud de los embriones obtenidos de las hembras de *P. p. mexicanus* capturadas en el Túnel del Arco. Los números sobre las barras indican tamaño de muestra.

cada uno de ellos, a fin de confirmar la osificación de las articulaciones.

Con el objeto de obtener datos de longevidad y tener la certeza de que se trabajó con

CUADRO 1

Fases del ciclo ovárico de *P. p. mexicanus* reveladas por el estudio histológico. Los números indican casos positivos/casos estudiados

Fecha	FOLICULOS					Cuerpos Lúteos
	1os.	2os.	Graaf	Atrésicos	Rotos	
1981						
28-II	5/5	5/5	4/5	1/5	0/5	3/5
29-III	5/5	5/5	5/5	3/5	0/5	4/5
02-V	5/5	5/5	3/5	5/5	0/5	5/5
24-V	4/5	4/5	2/5	4/5	0/5	3/5
26-VII	9/9	9/9	8/9	6/9	1/9	1/9
30-VIII	5/5	4/5	4/5	5/5	0/5	0/5
04-X	1/1	1/1	1/1	1/1	0/1	0/1
07-XI	7/7	7/7	7/7	7/7	0/7	0/7
20-XI	5/5	5/5	5/5	5/5	0/5	0/5
06-XII	5/5	5/5	5/5	5/5	0/5	0/5
1982						
10-I	5/5	5/5	5/5	4/5	0/5	0/5
05-II	6/6	6/6	6/6	6/6	0/6	4/6
13-III	8/8	8/8	8/8	5/8	0/8	5/8

la misma población, se marcaron algunos murciélagos en el extremo distal del antebrazo derecho con anillos de aluminio de manufactura casera, numerados progresivamente.

Se llevó un registro de la temperatura y humedad relativa del refugio y del ambiente en cada ocasión durante la tarde de captura, entre las 17:00 y 19:00 horas y al día siguiente, entre las 10:00 y las 13:00 horas.

RESULTADOS

En hembras procedentes de una sola colonia se registraron embriones de tamaño creciente desde febrero hasta mayo (Fig. 1). Durante la segunda mitad del año se observó que el tamaño del cuerno derecho del útero es ligeramente mayor que el izquierdo, alcanzando dos o tres milímetros de longitud, sin que se haya registrado en los cortes histológicos implantación de un blastocisto. Los embriones obtenidos de los ejemplares que se capturaron el día 24 de mayo de 1981 son los de mayor tamaño (27 a 28 mm) y se encuentran totalmente formados. Así, el momento del parto se ubica en la primera quincena del mes de junio y coincide con el inicio de la época de lluvias. Además, se observó un incremento paulatino en la cantidad de grasa acumulada en la región inguinal y en el pecho de los ejemplares, haciéndose más notoria esta acumulación hacia los meses de diciembre y enero y sobre todo en las hembras.

Los cortes histológicos de ovario y útero fueron revisados a fin de obtener un índice de la presencia de las diversas fases de la ovogénesis, de cuerpos lúteos o en el caso de útero, reconocer blastocistos implantados y la formación de membranas placentarias. El Cuadro 1 muestra que en todo momento del año es posible encontrar folículos primarios, secundarios, de Graaf y atrésicos. La presencia de cuerpos lúteos (Fig. 4a) está restringida a aquellas hembras que presentan embriones, o que tienen un blastocisto implantado en el útero (Fig. 4b). Durante la segunda mitad del año, es notable la presencia de folículos desde primarios hasta atrésicos y nunca se encuentran cuerpos lúteos, lo cual concuerda con la ausencia de preñez. De un total de 26 embriones, 25 se encontraban en el cuerno derecho del útero y el otro en el lado izquierdo. De los embriones implantados en el lado derecho, en cuatro de ellos el cuerpo lúteo activo correspondió al ovario izquierdo.

Los machos estudiados muestran que la espermatogénesis es asincrónica entre individuos, como sucede en otras especies de murciélagos insectívoros (Wilson y Tyson, 1971), y es posible encontrar células en sus diversas fases durante todo el año (Cuadro 2). El tamaño de los testículos es variable (Fig. 2), sin embargo, una longitud de por lo menos 3 mm debe alcanzarse para que presenten espermatozoides morfológicamente maduros, al igual que en otras especies insectívoras (Kunz, 1973). Solamente en los meses de diciembre, enero y febrero es cuando encontramos los espermatozoides en esa condición en el epidídimo (Fig. 4c), acorde con el inicio de la gestación de las hembras en el último mes citado. De lo anterior, se infiere que los espermatozoides son capaces de fecundar sólo en esta temporada. Es también en este momento que las glándulas accesorias del macho, como son próstata, vesícula seminal, ampularia y uretral y de Cowper, que contribuyen con diversas sustancias (fructosa, ácido cítrico, ácido siálico y zinc) al eyaculado (Kruttsch, 1979), están hipertrofiadas y se presenta la máxima acumulación de grasa en las ingles, envolviendo a estos órganos. Los epidídimos aparecen fuertemente convolucionados. En los meses restantes los espermatozoides son escasos y se encuentran principalmente en los túbulos seminíferos de los testículos. Los epidídimos, ocasionalmente dilatados, solamente contienen líquido seminal y muy escasos espermatozoides (Fig. 4d).

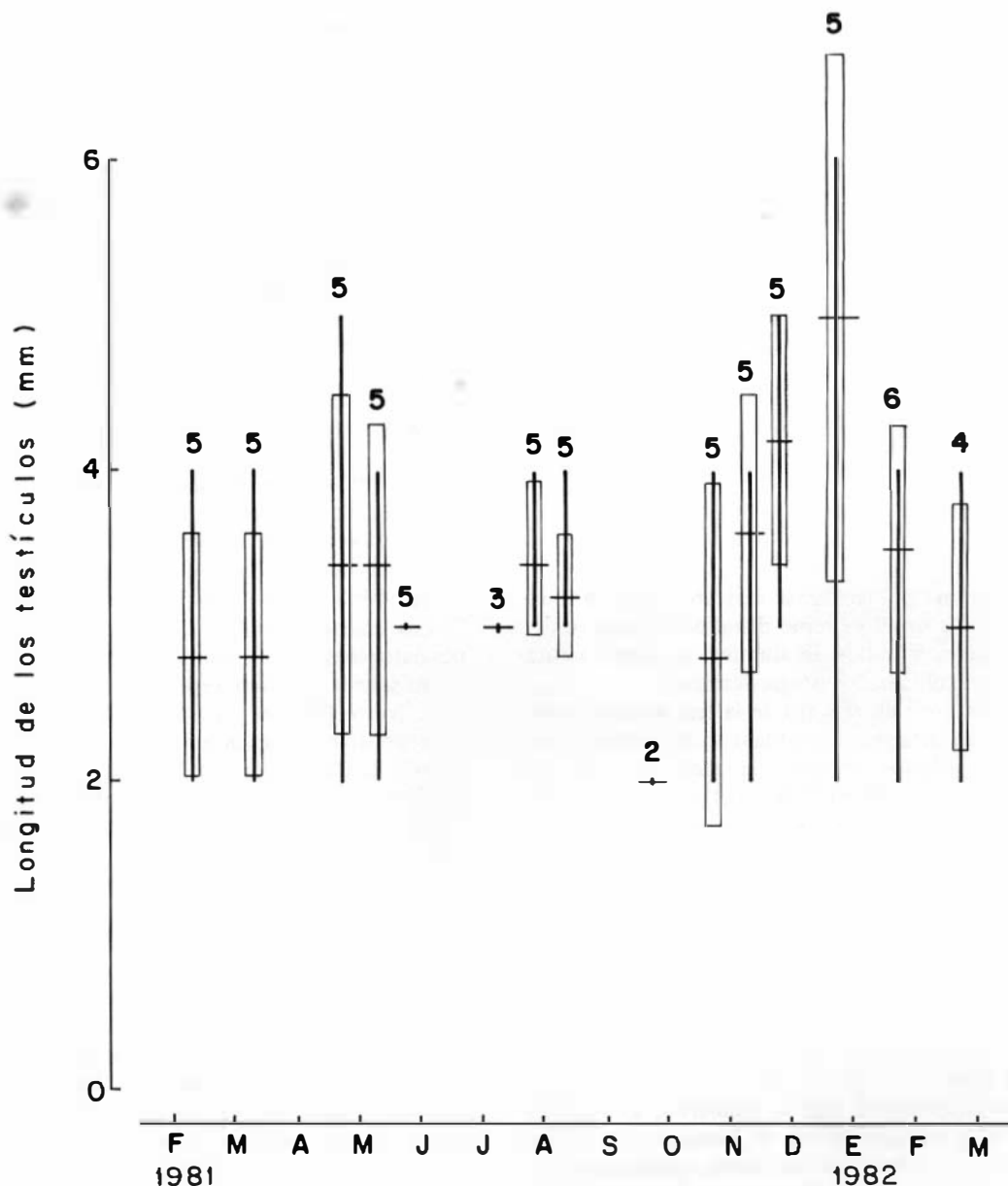


Fig. 2. Promedio, desviación estándar y mínimo y máximo de la longitud de los testículos de los machos de *P. p. mexicanus*, capturados en el Túnel del Arco. Los números sobre las barras indican tamaño de muestra.

DISCUSION

El período de reproducción de la población de *P. p. mexicanus* residente en el Túnel del Arco, se restringe a la primera mitad del año. Es desde diciembre y hasta principios de febrero

cuando los machos están en posibilidad de fecundar a las hembras. Aunque no se ha observado, se sugiere que el período más activo de copulación corresponde al mes de enero. Así la gestación transcurre en aproximadamente cuatro y medio meses: las crías nacerán en la

CUADRO 2

*Fases de la espermatogénesis de P. p. mexicanus reveladas por el estudio histológico.
Los números indican casos positivos/casos estudiados*

Fecha	Espermatogonias	Espermatocitos los.	Espermatocitos 2os.	Espermatidas	Espermatozoides testic.	Espermatozoides epidid.
1981						
28-II	5/5	5/5	4/5	3/5	0/5	3/5
29-III	3/3	3/3	3/3	1/3	0/3	1/3
						escasos
02-V	5/5	5/5	5/5	4/5	2/5	1/5
					escasos	escasos
24-V	3/3	3/3	3/3	1/3	1/3	0/3
					escasos	
08-VI	4/4	4/4	4/4	2/4	0/4	2/4
						escasos
26-VII	3/3	3/3	2/3	1/3	2/3	0/3
					escasos	
09-VIII	5/5	5/5	5/5	4/5	0/5	3/5
						escasos
30-VIII	5/5	5/5	5/5	1/5	1/5	0/5
				escasos	escasos	
04-X	2/2	2/2	1/2	1/2	1/2	0/2
					escasos	
07-XI	5/5	5/5	3/5	1/5	0/5	1/5
						escasos
20-XI	5/5	5/5	5/5	2/5	0/5	2/5
				escasos		escasos
06-XII	4/4	4/4	4/4	4/4	0/4	4/4
						escasos
1982						
10-I	4/4	4/4	4/4	4/4	1/4	3/4
05-II	6/6	6/6	6/6	5/5	0/6	4/6
13-III	4/4	4/4	4/4	4/4	2/4	2/4
				escasos		escasos

primera quincena de junio y serán destetados un mes más tarde (Bateman y Vaughan, 1974), a mediados de la época de lluvias cuando existe mayor abundancia de insectos voladores (Janzen y Schoener, 1968; Bourlière, 1973). A partir de este momento y hasta principios del año siguiente, las hembras permanecen sin copular hasta que nuevamente los machos son capaces de fecundarlas. Esta sincronía en los ciclos sexuales masculino y femenino concuerda con lo mencionado por Krutzsch (1979), quien además agrega que la hipertrofia de las glándulas accesorias del macho ocurre sólo en la época de cópula, como lo hemos observado, siendo todo ello característico de especies monoestras estacionales.

Con respecto a la acumulación de grasa en los murciélagos, McNab (1976), mencio-

na que las hembras de especies insectívoras acumulan una mayor cantidad que aquellas no insectívoras, además que el acúmulo es notable en la época de sequías.

En este caso, los embriones crecen activamente desde febrero hasta mayo, probablemente haciendo uso de la grasa de reserva acumulada por las hembras, pues estos meses corresponden a la parte más acentuada de la época seca en el Estado de Morelos. Según Migula (1969) y Studier *et al.* (1973), parecería contradictoria la presencia de la preñez en la sequía por el gasto energético que implica; no obstante, el gasto requerido en la lactancia es mayor y por eso este evento se presenta en la época de lluvias, como se ha observado.

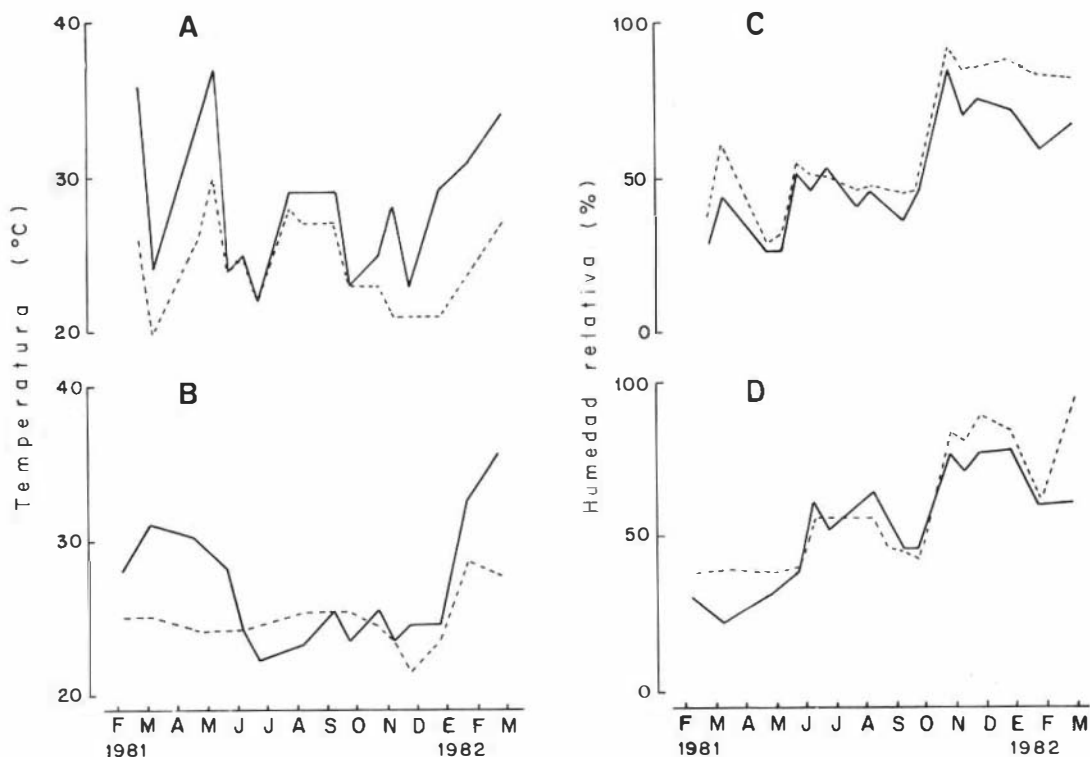


Fig. 3. Temperatura y humedad relativa registradas en el Túnel del Arco entre las 10:00 y las 13:00 horas (Gráficas A y C) y entre las 17:00 y las 19:00 horas (gráficas B y D). En todos los casos la línea discontinua representa los datos obtenidos al interior del túnel y la continua en su exterior.

Un aspecto relevante y que no ha sido tratado con profundidad en la literatura es la asimetría funcional del útero y ovarios en esta especie. Wimsatt (1979), concluye que en *P. rubiginosa* (= *P. parnellii*) solamente el ovario derecho y el cuerno del útero correspondiente son funcionales en la totalidad de los casos que estudió. El mismo autor considera la existencia de seis patrones básicos de asimetría funcional del aparato reproductor en murciélagos. De estos seis, dos son los que en particular interesan para explicar el comportamiento de *P. p. mexicanus*.

El patrón "*Myotis*" (Vespertilionidae) se caracteriza porque la ovulación se presenta en igual proporción en ambos ovarios sin alternancia definida. El cuerno derecho del útero es dominante en el 100% de los casos y sólo en él se han encontrado embriones. Este cuerno normalmente es de mayor tamaño que el izquierdo en hembras paridas y se menciona además, que el huevo originado en el ovario izquierdo siempre migra y se implanta en el

lado derecho del útero. Las especies donde se presenta esta asimetría son monoestras y viven en latitudes templadas.

Por otra parte, el patrón "*Molósido*" (Molossidae) muestra una dominancia absoluta del cuerno y ovario derechos. El ovario izquierdo es más o menos atrófico, presentando gran cantidad de tejido intersticial. En las hembras que no han parido, los cuernos del útero son simétricos. Hasta donde se sabe, la mayor parte de las especies que presentan esta asimetría son reproductoras estacionales y monoestras.

En nuestro estudio, las hembras analizadas presentaron en un 96,2% de los casos el embrión implantado en el cuerno derecho. Los cortes de ovario han revelado funcionalidad de ambos; inclusive en cuatro casos, estando el embrión en el lado derecho, el cuerpo amarillo activo pertenecía al ovario izquierdo; esto puede explicarse por la emigración del óvulo planteada por Wimsatt (1979). En el caso de las hembras capturadas el 5 de febrero de 1982,

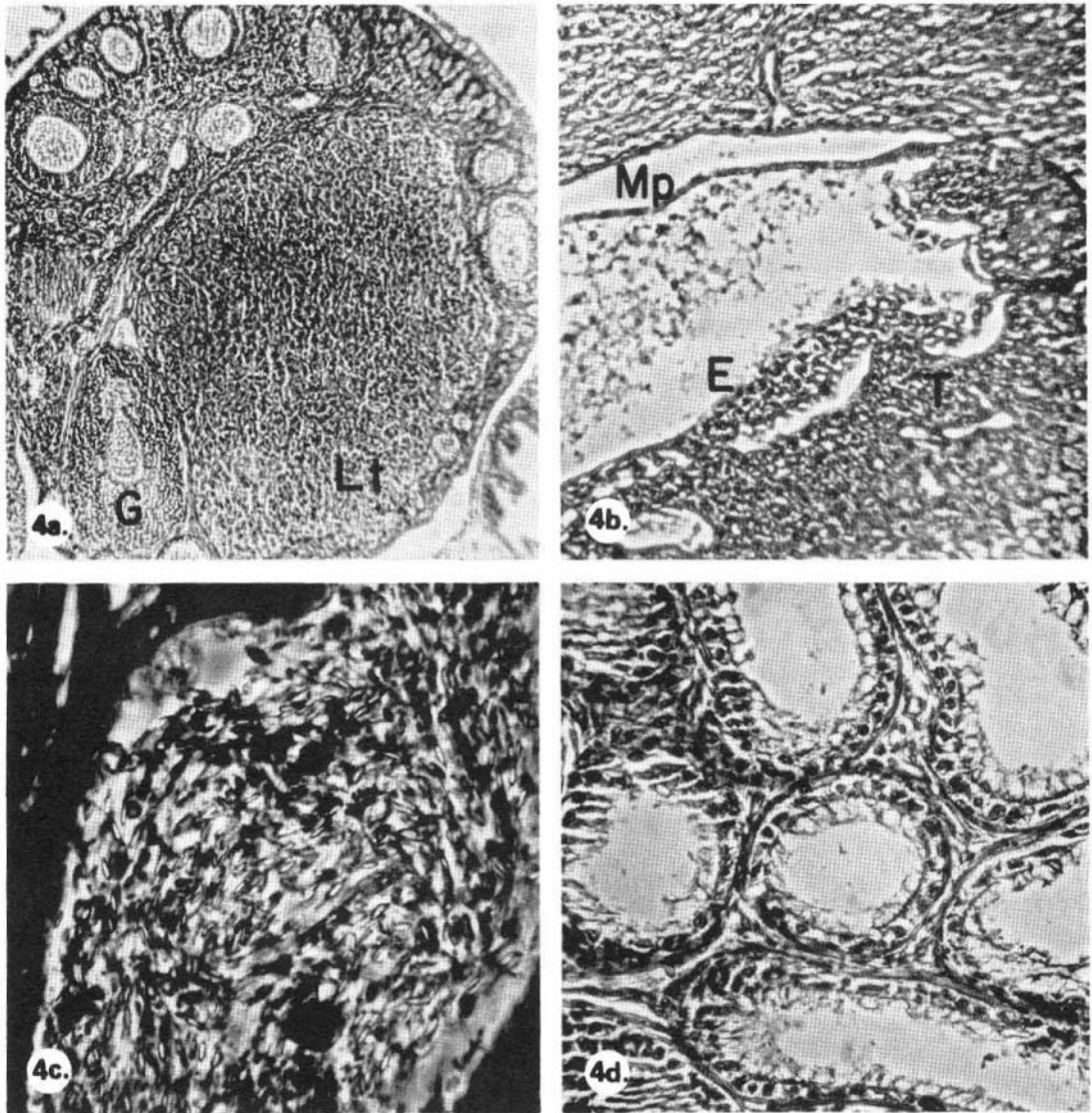


Fig. 4. a) Cuerpo lúteo (Lt) bien desarrollado ocupando casi la totalidad del ovario. Numerosos folículos primarios y secundarios proliferan en su parte periférica. En el extremo inferior izquierdo y en el superior derecho se encuentran folículos de Graaf (G). El ovario pertenecía a una hembra capturada el 5 de febrero de 1982, con el cuerno derecho del útero de 3 mm de longitud (100X. Fotografía Fco. Cid). b) Corte del cuerno derecho del útero de la membrana placentaria (Mp), el trofoblasto (T) y la proliferación del tejido endometrial (E). (125X. Fotografía Fco. Cid). c) Corte transversal del epidídimo del testículo derecho de 3 mm de longitud, de un macho capturado el 28 de febrero de 1981. Se observa gran cantidad de espermatozoides maduros a la luz del túbulo. (500 X. Fotografía Fco. Cid). d) Corte transversal del epidídimo del testículo derecho, de 4 mm de longitud, de un macho capturado el 20 de noviembre de 1981. La ausencia de espermatozoides es evidente. Este aspecto lo presentaron invariablemente los machos con testículos de 2 mm de longitud, capturados en cualquier época del año. (400X. Fotografía Fco. Cid).

no obstante que el cuerno derecho del útero medía 3 mm de longitud en todas ellas, el corte histológico reveló blastocistos bien desarrollados (Fig. 4b). El mismo cuerno en las hembras sin embriones de la segunda mitad del año se

presenta normalmente de mayor longitud que el izquierdo, variando de 2 a 3 mm. No hay atrofia del ovario izquierdo como se requiere en el patrón molósido y sólo concuerda con éste en ser especie monoestra estacional.

Aunque como dice Wimsatt (1974), el patrón "*Myotis*" se ha observado en especies monoestras de latitudes templadas, la concordancia en todos los aspectos histofisiológicos nos hace considerar a *P. p. mexicanus* como la primera especie monoestra estacional tropical en que se reconoce la asimetría diestra del aparato reproductor femenino.

Algunas características del ciclo de reproducción de esta especie parecen estar ligadas a las condiciones de temperatura y humedad relativa tanto de su refugio como del ambiente circundante.

En la Fig. 3 notamos que el interior del refugio presenta condiciones muy constantes, sobre todo durante la temporada más seca del año (de febrero a mayo) y más en la tarde que en la mañana. Esto último se explica debido a que los datos de la mañana reflejan la influencia de la madrugada bastante fría, mientras que en la tarde, al haber pasado el momento más caliente del día, que es entre las 14:00 y las 15:00 horas, las condiciones son más uniformes. Así por ejemplo, el 5 de febrero de 1982 registramos 35 °C a la sombra a las 15:00 horas; doce horas después, en la madrugada del 6 de febrero, la temperatura había descendido a 8 °C a la intemperie. Las diferencias son notables entre el interior y el exterior en ambos casos.

Con la llegada de las lluvias a finales de mayo, las diferencias de temperatura y humedad relativa interna y externa son mínimas. Contrariamente a lo que se esperaría, la mayor humedad se registra no en la época de lluvias, sino en los meses subsiguientes, de octubre a enero. Esto puede explicarse si se considera que, no obstante el mayor aporte de humedad por la lluvia en los meses de la temporada correspondiente, el tiempo de insolación es mayor y por ende la evaporación, mientras que en los meses de otoño e invierno, la humedad relativa retenida por la vegetación aún exuberante perdura debido al menor tiempo de insolación.

Dadas estas condiciones es interesante notar que las hembras desaparecieron del túnel en su totalidad alrededor del 8 de junio de 1981, retornando a él a finales del mes de julio, lo cual sugeriría la formación de una colonia de maternidad como ocurre en otras especies de murciélagos insectívoros (Brenner, 1968; Davis *et al.*, 1965; Kunz, 1973; 1974; Mills *et al.*, 1975), y como lo documentan

Bateman y Vaughan (1974), para esta misma especie en el Estado de Sinaloa, México; no obstante, ellos nunca observaron directamente la colonia de maternidad y sólo infieren su existencia a partir de que en sus capturas en campo abierto la proporción de sexos fue de un macho por cada 64 hembras.

Aunque la existencia de una colonia de maternidad eleva el porcentaje de sobrevivencia de las crías (Humphrey, 1975; Kunz, 1974), no es posible aceptar su ocurrencia sin haberla observado. En nuestro caso, los machos desaparecieron del túnel dos semanas después de que lo hicieron las hembras. Hasta el momento es preferible pensar en que no existe una colonia de maternidad, sino que el equiparamiento de las condiciones de temperatura y humedad relativa internas y externas del refugio durante la época de lluvias (Fig. 3) permite que la colonia se disperse. Reforzando este argumento se tiene que desde finales de mayo y hasta principios de agosto, la temperatura en el interior fluctuó entre 22 y 25 °C. Según las observaciones de Novick (1963) con *P. p. mexicanus* capturados cerca de Tequesquitengo, Morelos, México, difícilmente toleran temperaturas inferiores a 26.6 °C, que en nuestra opinión pueden afectar la sobrevivencia de los recién nacidos.

Cuando la colonia volvió a ocupar el túnel a fines del mes de julio, el ambiente en su interior volvió a ser más cálido y húmedo que el mínimo planteado por Novick. Durante su ausencia no fue posible localizarlos en ninguno de los demás túneles que se extienden del km 5 al km 19 del acueducto; estos túneles invariablemente estuvieron ocupados por colonias de *Balantiopteryx p. plicata* y, ocasionalmente, por vampiros *Desmodus rotundus*. Así, puede sugerirse que el Túnel del Arco reúne características específicas como refugio de *Pteronotus* durante la época de sequía, favoreciendo su reproducción, lo cual está de acuerdo con la generalización de Goodwin (1970), en el sentido de que los Chilonycterinae (= Mormoopidae), prefieren sistemas de cuevas profundos, extensos y húmedos y que típicamente se refugian en cámaras grandes, lejos de la entrada, como en este caso. La misma situación han documentado Sampedro *et al.* (1977) para *P. fuliginosus* en Cuba.

La proporción de sexos a partir de los datos de captura parece ser de 1:1; sin embargo, sólo es un dato de la muestra, aunque obtenido con

regularidad durante cada visita y consistente con lo registrado por Goodwin (1970) y Villa (1977).

De los 42 individuos que en total hemos anillado a la fecha, hemos recuperado cuatro de ellos: el primero, un macho adulto (no. 4) capturado el 9 de agosto de 1981 y vuelto a capturar el 10 de enero de 1982; una hembra (no. 32) capturada el 5 de febrero de 1982 y recapturada el 5 de febrero de 1984; finalmente, dos machos (Nos. 12 y 18), también capturados el 5 de febrero de 1982 y recuperados el 10 de agosto de 1984. Los tres últimos datos son muy interesantes si consideramos que los ejemplares hayan tenido unos dos años al capturarlos por primera vez, actualmente contarían con aproximadamente cuatro años de edad. No encontramos datos de longevidad para esta especie en la literatura.

RESUMEN

El estudio del ciclo de reproducción de *Pteronotus parnellii mexicanus* en un ambiente tropical semiseco de México, ha revelado que esta especie es monoestra estacional: la cópula ocurre en enero, la gestación transcurre desde febrero hasta fines de mayo y las crías nacen en la primera quincena de junio, cuando la temporada de lluvias ha comenzado y favorece la abundancia relativa local de insectos voladores, que son la fuente de alimento de este murciélago. Los embriones se encuentran implantados un 96,2% de las veces en el lado derecho del útero, que es bicomite, por lo que se reconoce una asimetría funcional que favorece al cuerno derecho del útero, siendo ambos ovarios funcionales. Los machos están activos todo el año, no obstante, sólo en diciembre, enero y febrero hay espermatozoides morfológicamente maduros en el epidídimo capaces de fecundar. La hipertrofia de sus glándulas accesorias es notable en diciembre y enero. La longitud de los testículos es variable, pero se requiere que midan por lo menos 3 mm durante la temporada de cópula para que presenten espermatozoides maduros en el epidídimo.

AGRADECIMIENTOS

Parte de este trabajo se realizó gracias a la Beca otorgada a uno de nosotros (D. Garrido) por el Programa de Superación del Personal

Académico de la UNAM, a través de su subcomité en el Instituto de Biología. Una primera versión fue presentada por el mismo autor como tesis para obtener el Grado de Maestro en Ciencias (Biología) de la Facultad de Ciencias de la UNAM.

Deseamos manifestar nuestro sincero reconocimiento al Dr. José Ramírez Pulido, Dr. Alfonso García Aldrete, Dr. Manuel Chavarría y a un revisor anónimo por sus comentarios y sugerencias al manuscrito. Asimismo, agradecemos el apoyo en el trabajo de campo de Josefina Morales, Miguel Iwadare, Silvia Manzanilla, Oscar Sánchez, Vinicio Sosa, Juan José Consejo y Rocío Rueda.

REFERENCIAS

- Asdell, A. S. 1964. Patterns of Mammalian Reproduction. 2d ed. Ithaca. Cornell University Press. xi. +670 p.
- Bateman, G. C. & I. A. Vaughan, 1974. Nightly activities of Mormoopid bats. *J. Mamm.*, 55: 45-65.
- Bourlière, F. 1973. The comparative ecology of rain forest mammals in Africa and Tropical America: some introductory remarks, p. 279-292. *In* B. T. Meggers, E.S. Ayensu, & W. D. Duckworth (eds.). Tropical forest ecosystems in Africa and South America. Smithsonian Institution Press.
- Brenner, F. J. 1968. A three year study of two breeding colonies of the big brown bat, *Eptesicus fuscus*. *J. Mamm.*, 49: 775-778.
- Davis, W. B., M. D. Hassell, & M. J. Harvey. 1965. Maternity colonies of the bat *Myotis l. lucifugus* in Kentucky. *Amer. Mid. Nat.*, 73: 161-165.
- Fleming, T.H., E. T. Hooper, & D. E. Wilson, 1972. Three Central American bat communities: structure, reproductive cycles, and movement patterns. *Ecology*, 53: 555-569.
- Goodwin, P. E. 1970. The ecology of Jamaican bats. *J. Mamm.*, 51: 571-579.
- Howell, D. J., & D. Burch. 1974. Food habits of some Costa Rican bats. *Rev. Biol. Trop.*, 21: 281-294.
- Humphrey, S. R., 1975. Nursery roosts and community diversity of nearctic bats. *J. Mamm.*, 56: 321-346.
- Janzen, D. H., & T. W. Schoener. 1968. Differences in insect abundance and diversity between wetter and drier sites during a tropical dry season. *Ecology*, 49: 98-110.

- Krutzsch, P. H. 1979. Male reproductive patterns in nonhibernating bats. *J. Reprod. Fert.*, 56: 333-344.
- Kunz, T. H. 1973. Population studies of the cave bat (*Myotis velifer*): reproduction, growth and development. *Occas. Pap. Mus. Nat. Hist., Univ. Kansas*, 15: 1-43.
- Kunz, T. H. 1974. Reproduction, growth and mortality of the vespertilionid bat, *Eptesicus fuscus* in Kansas. *J. Mamm.*, 55: 1-13.
- McNab, B. K. 1976. Seasonal fat reserves of bats in two tropical environments. *Ecology*, 57: 332-338.
- Migula, P. 1969. Bioenergetics of pregnancy and lactation in European common voles. *Acta Theriol.*, 14: 167-169.
- Mills, R. S., G. W. Barrett, & M. P. Farrell, 1975. Population dynamics of the big brown bat (*Eptesicus fuscus*) in Southwestern Ohio. *J. Mamm.*, 56: 591-604.
- Novick, A. 1963. Orientation in neotropical bats II. Phyllostomatidae and Desmodontidae. *J. Mamm.*, 44: 44-56.
- Rzedowski, J., 1978. La vegetación de México. Limusa, México, 432 p.
- Sampedro, J. A., O. Torres, & A. Valdés de la Osa. 1977. Observaciones ecológicas y etológicas en dos especies de murciélagos dominantes en las cuevas calientes de Cuba. *Poeyana Inst. Zool. Acad. Cienc. Cuba*, 160: 1-18.
- Studier, E. H., V. L. Lysengen, & M. J. O'Farrell, 1973. Biology of *Myotis thysanodes* and *M. lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae) II: Bioenergetics and pregnancy and lactation. *Comp. Biochem. Physiol. A Comp. Physiol.*, 44: 467-471.
- Villa, R. B. 1967. Los murciélagos de México: su importancia en la economía y la salubridad. Su clasificación sistemática. *Inst. Biol., UNAM*, xvi +491 p.
- Wilson, D. E. 1973. Reproduction in neotropical bats. *Period. Biol.*, 75: 215-217.
- Wilson, D. E., & E. L. Tyson. 1971. Spermatogenesis in some neotropical species of *Myotis*. *J. Mamm.*, 52: 420-426.
- Wimsatt, W. A. 1979. Reproductive asymmetry and unilateral pregnancy in Chiroptera. *J. Reprod. Fert.*, 56: 345-357.