

**ANÁLISIS DE LA ESTRATIFICACIÓN VERTICAL DEL ENSAMBLAJE DE  
MURCIÉLAGOS DE UN FRAGMENTO DE BOSQUE SECO TROPICAL  
(CÓRDOBA, COLOMBIA), A PARTIR DE LA HETEROGENEIDAD  
DEL HÁBITAT Y LA ECOMORFOLOGÍA ALAR.**

MARÍA HELENA OLAYA RODRÍGUEZ.

PONTIFICIA UNIVERSIDAD JAVERIANA.

FACULTAD DE CIENCIAS.

CARRERA DE BIOLOGÍA.

Bogotá.

Diciembre de 2009.

**ANÁLISIS DE LA ESTRATIFICACIÓN VERTICAL DEL ENSAMBLAJE DE  
MURCIÉLAGOS DE UN FRAGMENTO DE BOSQUE SECO TROPICAL  
(CÓRDOBA, COLOMBIA), A PARTIR DE LA HETEROGENEIDAD  
DEL HÁBITAT Y LA ECOMORFOLOGÍA ALAR.**

MARÍA HELENA OLAYA RODRÍGUEZ.

**TRABAJO DE GRADO**

**Presentado como requisito parcial**

**para optar por el título de**

**BIÓLOGA**

Jairo Pérez Torres, Ph. D.

Director.

María Cecilia Londoño Murcia, Ph. D.

Par académico.

PONTIFICIA UNIVERSIDAD JAVERIANA.

FACULTAD DE CIENCIAS.

CARRERA DE BIOLOGÍA.

Bogotá.

Diciembre de 2009.

## **NOTA DE ADVERTENCIA**

### **Artículo 23 de la Resolución N° 13 de julio de 1946**

"La Universidad no se hace responsable por los conceptos emitidos por sus alumnos en sus tesis de grado. Solo velará porque no se publique nada contrario al dogma y a la moral católica y porque los trabajos de grado no contengan ataques personales contra persona alguna, antes bien se vea en ellas el anhelo de buscar la Verdad y la Justicia".

*A mi mamá,  
la persona que más amo y admiro en el mundo.*

## **Agradecimientos**

A mi director Jairo Pérez Torres, por todas sus enseñanzas, su confianza y su apoyo durante estos años.

A María Cecilia Londoño por brindarme su ayuda cuando se lo pedí y por sus valiosos aportes para la realización de este trabajo.

A Paul Betancour por abrirnos las puertas de la Hacienda Betancí de una forma tan hospitalaria.

A Ricardo Escobar y a Miguel por toda su colaboración y por compartir sus conocimientos durante la fase de campo. Sin su ayuda no hubiera logrado sacar adelante esta etapa del trabajo.

A todos los trabajadores de la Hacienda Betancí que nos colaboraron y nos acompañaron durante la fase de campo.

A Jesús Ballesteros y su familia por su hospitalidad y toda su ayuda en Montería.

Al Herbario y al Laboratorio de Fisiología Vegetal de la Pontificia Universidad Javeriana por toda su colaboración en la realización de este trabajo.

A mi mamá por todo su apoyo, su amor, su fuerza y su fe en mí. Gracias a ti soy lo que soy hoy.

A mi abuelita Sara, mi hermano, Jenny y mis sobrinos, por ser la mejor familia del mundo.

A Santiago por todo su amor, su compañía y por no dejarme desfallecer nunca. Gracias por dejarme compartir mi mundo de la biología contigo y por creer en mí. Te amo infinitamente.

A Laura Perlaza y Camila Durán por todos estos años de amistad y especialmente por su alegría y su compañía en campo. Me siento afortunada de haber compartido con ustedes esta experiencia y de poder contar con ustedes como colegas y amigas en el futuro.

A Laura Pinillos por compartir conmigo esta experiencia y hacerla tan divertida cuando el cansancio hacía sus estragos.

A Adriá López Baucell, Sandy Ballesteros, Elkin León y María Torres por toda su colaboración y su compañía en campo. También quiero agradecerle a Fernanda Cantillo, que aunque fue ayudarme a la ranita Camila, me dio innumerables momentos de alegría en campo.

A Juan David Leongómez, por su amistad incondicional y por toda la ayuda que me brindo para la realización de este trabajo.

A todos mis compañeros del Laboratorio de Ecología Funcional por su apoyo y su colaboración en la realización de este trabajo.

## TABLA DE CONTENIDO

<b>1. INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>1</b>
<b>2. REVISIÓN DE LITERATURA.....</b>	<b>3</b>
<b>2.1 Heterogeneidad espacial.....</b>	<b>3</b>
<b>2.2 Estratificación vertical. ....</b>	<b>6</b>
<b>2.3 Ecomorfología alar y ensamblaje de murciélagos. ....</b>	<b>8</b>
<b>3. MATERIALES Y MÉTODOS.....</b>	<b>11</b>
<b>3.1 Diseño de la investigación. ....</b>	<b>11</b>
<b>3.2 Área de estudio.....</b>	<b>12</b>
<b>3.3 Fase de campo. ....</b>	<b>14</b>
<b>3.4 Fase de laboratorio y análisis estadístico.....</b>	<b>18</b>
<b>3.4.1 Ensamblaje de murciélagos.....</b>	<b>18</b>
<b>3.4.2 Variables de heterogeneidad del hábitat.....</b>	<b>19</b>
<b>3.4.3 Estratificación vertical del ensamblaje de murciélagos. ....</b>	<b>20</b>
<b>3.4.4 Ecomorfología. ....</b>	<b>20</b>
<b>4. RESULTADOS.....</b>	<b>20</b>
<b>4.2 Heterogeneidad del hábitat.....</b>	<b>29</b>
<b>4.3 Estratificación vertical del ensamblaje de murciélagos. ....</b>	<b>31</b>
<b>4.4 Ecomorfología y estratificación vertical. ....</b>	<b>33</b>
<b>5. DISCUSIÓN.....</b>	<b>36</b>
<b>5.1 Ensamblaje de murciélagos. ....</b>	<b>36</b>
<b>5.2 Diferencias en las variables de heterogeneidad del hábitat y el éxito de captura de los dos estratos del bosque.....</b>	<b>39</b>
<b>5.3 Estratificación vertical de las especies de murciélagos. ....</b>	<b>42</b>
<b>5.4 Estratificación vertical y ecomorfología alar. ....</b>	<b>46</b>
<b>5.5 Implicaciones para la conservación. ....</b>	<b>48</b>
<b>6. CONCLUSIONES.....</b>	<b>49</b>
<b>7. RECOMENDACIONES.....</b>	<b>51</b>
<b>8. REFERENCIAS. ....</b>	<b>52</b>

9. ANEXOS.....66

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Definición de las medidas empleadas para describir la morfología alar de los murciélagos. ....	<b>10</b>
<b>Figura 2.</b> Murciélagos con diferentes formas de ala en un diagrama de segundos y terceros componentes principales de morfología alar (identificada como medidas de carga alar y aspecto de radio).....	<b>11</b>
<b>Figura 3.</b> Mapa geográfico del área de estudio .....	<b>13</b>
<b>Figura 4.</b> Técnica de cuerda simple.....	<b>14</b>
<b>Figura 5.</b> Ubicación de las redes de niebla en cada una de las cinco estaciones donde se muestreó el ensamblaje de murciélagos del bosque Guacharacal en la Hacienda Betancí durante el mes de Septiembre del 2009.....	<b>16</b>
<b>Figura 6.</b> Técnica para calcar el ala derecha de los individuos capturados.....	<b>17</b>
<b>Figura 7.</b> Éxito de captura ( <i>E</i> ) en la Altura Disponible para Forrajeo (ADF) y el sotobosque del bosque Guacharacal en la Hacienda Betancí, muestreado durante el mes de Septiembre de 2009.	<b>21</b>
<b>Figura 8.</b> Distribución de las abundancias de las especies presentes en el ensamblaje de murciélagos del bosque Guacharacal en la Hacienda Betancí, muestreado durante el mes de Septiembre de 2009. ....	<b>23</b>
<b>Figura 9.</b> Distribución de las abundancias de las especies presentes en los grupos de murciélagos de la a) ADF y b) sotobosque del bosque Guacharacal en la Hacienda Betancí, muestreado durante el mes de Septiembre de 2009 .....	<b>23</b>
<b>Figura 10.</b> Intervalos de confianza del 95% (Bootstrap, 1000 iteraciones) de a) índice de equidad de Shannon ( <i>J'</i> ) y b) índice de dominancia de Simpson ( <i>D</i> ) para los murciélagos de la ADF y el sotobosque del bosque Guacharacal en la Hacienda Betancí, muestreado durante el mes de Septiembre de 2009... ..	<b>24</b>
<b>Figura 11.</b> Curva de acumulación de especies con estimadores paramétricos para el bosque Guacharacal en la Hacienda Betancí durante el mes de Septiembre de 2009. ....	<b>25</b>
<b>Figura 12.</b> Curva de acumulación de especies de murciélagos con estimadores paramétricos para a) la ADF y b) el sotobosque del bosque Guacharacal en la Hacienda Betancí durante el mes de Septiembre de 2009. ....	<b>26</b>



**Figura 13.** Curva de acumulación de especies con estimadores no paramétricos para el bosque Guacharacal en la Hacienda Betancí durante el mes de Septiembre de 2009.....27

**Figura 14.** Curva de acumulación de especies con estimadores no paramétricos para la ADF (a) y el sotobosque (b) del bosque Guacharacal en la Hacienda Betancí durante el mes de Septiembre de 2009. ....28

**Figura 15.** Curva de acumulación de especies para los dos estratos con respecto al número de individuos capturados en el bosque Guacharacal en la Hacienda Betancí durante el mes de Septiembre de 2009. ....29

**Figura 16.** Número de muestras colectadas de 23 familias botánicas en los dos estratos del bosque Guacharacal en la Hacienda Betancí durante el mes de Septiembre de 2009.....30

**Figura 17.** Promedios con intervalos del confianza al 95% de a) número de especies, b) número de individuos de plantas, c) porcentaje de cobertura y d) número de contactos con ramas entre los dos estratos del bosque muestreados. ....31

**Figura 18.** Número de capturas durante las 16 noches de muestreo de la especie a) *Artibeus jamaicensis* b) *Carollia brevicauda* y c) *Uroderma bilobatum* en la ADF y el sotobosque del bosque Guacharacal en la Hacienda Betancí, durante el mes de Septiembre de 2009.....33

**Figura 19.** Correlaciones entre los promedios de los índices ecomorfológicos y con los valores del índice de preferencia a la parte superior del bosque (CP). ....35

## LISTA DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Cronograma de trabajo durante el muestreo de murciélagos. ....	<b>16</b>
<b>Tabla 2.</b> Esfuerzo de muestreo y éxito de captura realizado en la Hacienda Betancí durante el mes de Septiembre de 2009. ....	<b>21</b>
<b>Tabla 3.</b> Número de individuos capturados en total y en cada estrato del bosque para las diferentes especies encontradas en el bosque Guacharacal de la Hacienda Betancí durante el mes de Septiembre de 2009. ....	<b>22</b>
<b>Tabla 4.</b> Valores para los índices de riqueza específica $\alpha$ de Fisher, Equidad de Shannon ( $J'$ ) y Dominancia de Simpson ( $D$ ) en los dos estratos del bosque muestreado en la Hacienda Betancí en el mes de Septiembre de 2009. ....	<b>24</b>
<b>Tabla 5.</b> Estimadores de riqueza y representatividad del muestreo para el bosque Guacharacal en la Hacienda Betancí en el mes de Septiembre de 2009. ....	<b>27</b>
<b>Tabla 6.</b> Estimadores de riqueza no paramétricos y representatividad del muestreo para los dos estratos del bosque Guacharacal en la Hacienda Betancí en el mes de Septiembre de 2009. ....	<b>27</b>
<b>Tabla 7.</b> Frecuencias de captura (# de individuos capturados en 100 horas-red) e índice de preferencia al estrato superior del bosque (CP) para cada una de las especies que conforman el ensamblaje de murciélagos del bosque Guacharacal en la Hacienda Betancí, muestreado durante el mes de Septiembre en 2009. ....	<b>32</b>

## ANEXOS

<b>Anexo 1.</b> Formato de datos para procesar murciélagos del Laboratorio de Ecología Funcional. .	<b>66</b>
<b>Anexo 2.</b> Lista de plantas encontradas en el bosque Guacharacal en la Hacienda Betancí. ....	<b>67</b>
<b>Anexo 3.</b> Índices ecomorfolcógicos alares. ....	<b>69</b>
<b>Anexo 4.</b> Correlaciones entre los índices de ecomorfología alar y con el índice de preferencia al estrato superior del bosque (CP) .....	<b>74</b>

## RESUMEN

La alta heterogeneidad de los bosques tropicales es sin duda una de las principales causas de su gran diversidad. Una prueba de esto son las especies del orden Chiroptera, las cuales son un componente importante dentro de estos ecosistemas, ya que cumplen diferentes papeles funcionales y prestan servicios ambientales como la dispersión de semillas, la polinización y el control de insectos plaga. Esto es especialmente importante en ambientes altamente fragmentados como el bosque seco tropical, por lo que es preciso generar información sobre la estructuración de sus ensamblajes en estos ambientes. Este trabajo analiza la estratificación vertical del ensamblaje de murciélagos en un fragmento de bosque seco tropical en el departamento de Córdoba, Colombia, a partir de la heterogeneidad del hábitat y la ecomorfología alar, para así evaluar cómo las características ambientales y la morfología de los individuos interactúan para dar lugar a los comportamientos ecológicos de estas especies. Para esto se realizó un muestreo de 16 noches en época de lluvia durante el mes de Septiembre del 2009 mediante la utilización de redes elevadas y de piso. Se capturaron 170 individuos pertenecientes a 14 especies. De estas capturas, 110 fueron a la Altura Disponible para Forrajeo (ADF) (entre los 5.4 y los 8.4 m de altura) y 60 en el sotobosque (entre los 0 y los 3 m de altura). Sin embargo, se obtuvo un mayor número de especies en éste último (10 especies) que en la ADF (8 especies). Al haber capturado ejemplares de cuatro especies exclusivamente en el ADF, se pudo afirmar que la combinación de redes elevadas con redes de piso permite realizar un inventario más completo de las especies que componen el ensamblaje. Adicionalmente se observó que las especies *Artibeus lituratus* y *Uroderma bilobatum* presentan mayor preferencia por volar a la ADF, donde encuentran un espacio con menor complejidad de la vegetación. Esto se relaciona con sus hábitos alimentarios, su estrategia de forrajeo y su morfología alar. Por su parte, *Carollia brevicauda* no presentó preferencia por ningún estrato del bosque. La baja abundancia de las demás especies no permitió hacer inferencias sobre su preferencia por algún estrato, sin embargo, las características en su morfología alar dejaron ver que podría llegar a existir una relación entre la forma de sus alas y el estrato del bosque por el cual forrajean, de acuerdo al grado de complejidad que presenten. Un alto grado en la estructura de la vegetación de los bosques es esencial para que existan estos estratos, los cuales influyen en gran medida la organización de los ensamblajes de murciélagos.

## ABSTRACT

The high heterogeneity of the tropical forests is one of the main causes of its vast diversity. Examples of this are the species of the Chiroptera order, which are a major component of these ecosystems, given different functional roles they play and the several environmental tasks -such as seed dispersion, pollination and control of insect plagues- they fulfil. This is especially important in highly fragmented environments as the dry tropical forest, which makes the production of information related to the structural configuration of the assemblages of these environments a necessary task. This work analyses the vertical stratification of the bat assemblage in a fragment of dry tropical forest in the department of Córdoba, Colombia, on the basis of the habitat heterogeneity and the wing ecomorphology, to then evaluate how the environmental characteristics and individual morphology interact to define the ecological behaviour of these species. To do this, a 16-night sampling during the rainy season in September 2009 was performed, using elevated and ground mist nets. 170 bats from 14 different species were captured. Of these captures, 110 were done at the Available Height for Foraging (AHF) (between 5.4 and 8.4 m) of the forest and 60 at the understory (between 0 and 3 m). However, a larger number of species was captured at the understory (10 species) compared to the AHF (8 species). The fact that individuals of four species were captured exclusively at the AHF made possible to assure that the combination of high and ground nets allows to create a more complete inventory of the species that configure the assemblage. Additionally, it was observed that *Artibeus lituratus* and *Uroderma bilobatum* species prefer to flight at the AHF, where a less complex area, in terms of vegetation, can be found. This is related to their feeding behaviour, their foraging strategy and their wing morphology. *Carollia brevicauda*, on the other hand, did not show a preference for any forest stratum. The low abundance of the remaining species did not allow to infer any conclusions about their preference for a forest stratum. However, the morphological wing characteristics suggested that a relationship between the wing shape and the forest stratum in which they forage could exist, according to the complexity level of the latter. A high degree in the structural configuration of the forests is essential for the existence of these stratum, which largely influence the organisation of the bat assemblages.

## 1. INTRODUCCIÓN.

Los miembros del orden Chiroptera constituyen del 40 al 50% de las especies de mamíferos en los bosques tropicales (Fleming *et al.* 1972), siendo uno de los grupos que más aporta a la diversidad de mamíferos en estos ecosistemas. Con aproximadamente 9 familias, 64 géneros y 178 especies, Colombia cuenta con el segundo lugar en diversidad de murciélagos, después de Indonesia (220 especies) (Alberico *et al.* 2000). Este alto número de especies de murciélagos se atribuye generalmente a la alta variedad de recursos que consumen, al gran número de técnicas de forrajeo y a las estructuras de percha que utilizan (Patterson *et al.* 2003). Estas tres características se relacionan en gran medida con el alto grado de heterogeneidad que presentan los bosques del Neotrópico, ya que esta característica se reconoce como uno de los principales factores promotores de la diversidad de especies (MacArthur & MacArthur 1961, Kalko & Handley 2001). Esto se debe principalmente a que el aumento en la heterogeneidad de un bosque conlleva a que más especies se acomoden en un mayor número de hábitats mediante la segregación vertical (MacArthur *et al.* 1962 y Wiens 1974), a que exista un mayor número de substratos que soporten más fuentes de alimento (Wilson 1974) y a que se den un mayor número de adaptaciones en el tamaño corporal y la morfología gracias a las diferentes configuraciones espaciales de la vegetación (Shoener 1986).

Sin embargo, pese a que se han realizado algunos estudios sobre la estratificación vertical en murciélagos del Neotrópico (e. g. Handley 1967, Bonaccorso 1979, Brosset & Charles-Dominique 1990, Ascorra *et al.* 1996, Bernard 1997, Simmons & Voss 1998, Bernard 2001 y Kalko & Handley 2001), la influencia de la estructura del hábitat en el mantenimiento de la diversidad de especies de murciélagos ha sido pobremente entendida (Hodgkinson *et al.* 2004). En este sentido, los factores que controlan la estructura del ensamblaje de murciélagos en una región cualquiera son pobremente conocidos (Bernard *et al.* 2001), ya que si bien la estructuración de la fauna local de murciélagos puede estar dada por factores locales como la disponibilidad de sitios de refugio, alimento y por el grado de disturbio, existen otros elementos, como la morfología alar de las especies de murciélagos, que no han sido explorados como causa de la estructuración de los ensamblajes en el plano vertical de los bosques. Estas características podrían estar dando razón de cómo se mantiene la diversidad de especies de murciélagos en los bosques tropicales desde el punto de vista de la estratificación vertical, un aspecto de la ecología

de este orden que podría ayudar a la planeación de estrategias de conservación para las especies de murciélagos.

En regiones como el bosque seco tropical, esto cobra gran importancia, ya que se ha estimado que menos del 2% de la cobertura original persiste en Colombia (Gast *et al.* 1997 y Díaz 2006) por la continua deforestación que produce paisajes abiertos y muy fragmentados dominados por la agricultura y pastos para el ganado (Kelm *et al.* 2007). Debido a que el bosque seco es un ecosistema tan amenazado, es preciso analizar la forma en que los ensamblajes de murciélagos están ocupando los hábitats que les proveen los fragmentos de bosque, junto con las variables que podrían estar influenciándola. De esta forma se podría evaluar cómo se está manteniendo la diversidad de murciélagos en este tipo de ecosistemas. Dado el gran número de murciélagos que componen los ensamblajes y los papeles esenciales que desempeñan en los ecosistemas tropicales al dispersar semillas, polinizar flores y controlar insectos plaga (Findley 1993 y Fleming 1993) un mejor entendimiento de los factores que contribuyen a su diversidad es crucial (Kalko & Handley 2001).

Para esto, este trabajo pretende hacer un análisis de la estratificación vertical de un ensamblaje de murciélagos de un fragmento de bosque seco tropical en el departamento de Córdoba (Colombia), a partir de la relación que se observe entre la heterogeneidad del hábitat y la ecomorfología alar de los murciélagos capturados. Esto permitirá aproximarse al entendimiento de los procesos mediante los cuales se estructuran los ensamblajes de murciélagos, los factores que están manteniendo la diversidad de especies en los bosques tropicales y, adicionalmente, permitirá hacer un inventario más completo de las especies que conforman el ensamblaje de murciélagos estudiado. De acuerdo a la teoría aerodinámica del vuelo (Norberg & Rayner 1987), surge la hipótesis que la morfología del ala determina el hábitat donde un murciélago puede forrajear (Selaya 2007). Por ejemplo, alas largas y puntiagudas permiten un vuelo rápido y ágil en espacios abiertos, como la altura disponible para forrajear (ADF), mientras que alas cortas y anchas están mejor adaptadas para un vuelo lento y maniobrable en ambientes con abundantes obstáculos (Kalko 1997), como es el caso del sotobosque.

El objetivo de este trabajo fue analizar la estratificación vertical del ensamblaje de murciélagos a partir del grado de heterogeneidad determinado para cada uno de los estratos del bosque y de las características morfológicas que presenten las especies.

## **2. REVISIÓN DE LITERATURA.**

### **2.1 Heterogeneidad espacial.**

El estudio de MacArthur & MacArthur (1961) que buscaba explicar las variaciones de la diversidad de las especies de aves en diferentes tipos de hábitat dio a conocer la teoría de la heterogeneidad espacial. Ésta propone que el incremento en el número de hábitats (descritos en términos de perfiles de densidad del follaje a diferentes alturas) conlleva a un incremento en la diversidad de especies dentro de un ambiente gracias a la existencia de un mayor número de nichos “convexos”, los cuales se definen como la presencia de sitios de alimentación en una ruta natural entre dos sitios de alimentación lejanos. Este tipo de nichos permite entonces una mayor especialización y por tanto un incremento en la eficiencia sin que se produzcan pérdidas de tiempo o energía (MacArthur & MacArthur 1961).

A partir de esta teoría, los ecólogos empezaron a enfocar su trabajo en el papel que cumple la heterogeneidad espacial en la formación de los microhábitats que regulan la diversidad de las comunidades, como fue el caso de Pianka (1966), Rosenzweig & Winakur (1969), Karr & Roth (1971), Murdoch y colaboradores (1972) y Wiens (1973, 1974). Ellos lograron relacionar varias mediciones de la complejidad del hábitat en el plano vertical con la diversidad de especies, tratando de hacer una interpretación biológica valedera de estas correlaciones, siguiendo la teoría de la heterogeneidad espacial (Roth 1976).

Sin embargo, la teoría no es concebida exclusivamente desde las variables que se puedan presentar en el plano vertical de los hábitats, ya que hacia 1962, MacArthur y colaboradores reconocen la importancia de “la variabilidad dentro de un área determinada” en términos de las agregaciones de la vegetación (variabilidad horizontal en los tipos de perfiles de vegetación en un hábitat) como un factor esencial que afecta la diversidad de especies.

En el estudio de Roth (1976) el concepto de heterogeneidad se refiere a la variabilidad espacial de cualquier recurso o característica crítica para la existencia de un taxón en un hábitat.



Específicamente en el estudio de este autor se tomó como característica crítica la configuración de la vegetación.

Siguiendo a MacArthur y colaboradores (1962), Roth (1976) afirmó que una especie debe estar presente en un hábitat si su(s) tipo(s) de parche(s) (cierta configuración de la vegetación) está(n) presente(s), si otros recursos en ese hábitat son adecuados, si la presión competitiva por parte de otras especies para todo o parte de ese tipo de parche es baja, y si el hábitat puede ser enriquecido por colonizadores. En este sentido, existen dos alternativas para que especies adicionales se acomoden en un área: (1) si la superposición no incrementa proporcionalmente con la riqueza de especies, se puede asumir que el hábitat presenta parches adicionales y que por tanto el hábitat es más heterogéneo en un plano horizontal (MacArthur 1968). (2) Si la superposición incrementa proporcionalmente con la riqueza de las especies, se puede asumir que el incremento en la heterogeneidad no ofrece parches adicionales que permitan que las especies se segreguen horizontalmente. Más bien, las especies están estratificadas verticalmente en el hábitat, o se superponen en el mismo estrato y están segregadas ecológicamente en otras formas, es decir, están usando capas verticales u otros recursos como el alimento en una forma amplia (MacArthur 1968).

La principal conclusión que se obtuvo del trabajo de Roth (1976) fue que la alternativa 1 se mantiene, al menos, en la progresión de pastizales a arbustos. Esto es, que especies adicionales son acomodadas principalmente por un incremento en el número de parches. Sin embargo, la alternativa 2 parece volverse más importante en estados tardíos de arbustos y especialmente en bosques. Al parecer, en hábitats donde hay una mayor dimensión en el plano vertical, las especies adicionales son acomodadas por otros medios distintos al incremento en el número de parches. Así, el aumento o la adición de capas de vegetación a diferentes alturas tiene tres efectos sobre la diversidad de las especies: (1) provee una ampliación en el espacio del hábitat en el que especies adicionales pueden ser acomodadas mediante la segregación vertical (MacArthur *et al.* 1962 y Wiens 1974); (2) brinda nuevos substratos que soportan más fuentes de alimento (Wilson 1974); y (3) la variedad de parches (o perfiles) en el plano horizontal también se debe incrementar con la adición de capas de vegetación. Por ejemplo, si a un pastizal con tres alturas o densidades de pastos se le adiciona una capa arbustiva, se crea un nuevo hábitat con seis posibles perfiles (arbusto o no arbusto sobre los tres tipos de pastos) (Roth 1976).

Estos resultados permiten esperar una mayor diversidad de especies en zonas arbustivas que en pastizales, puesto que el hábitat presenta un mayor número de parches, debido a la presencia de más estratos verticales de vegetación (Roth 1976).

A partir de estos trabajos, la heterogeneidad espacial adquiere un papel central en el entendimiento de las dinámicas y los procesos que dan lugar a la distribución de las especies, dejando ver que existen patrones en la forma como se segregan las comunidades dentro de un ambiente particular (May & MacArthur 1972, Pickett & Cadenasso 1995). La teoría de la heterogeneidad espacial empieza a tener un gran valor dentro de las investigaciones por la información ecológica que provee (Dutilleul 1993 y Pickett & Cadenasso 1995). En particular, se dice que es funcional por sus interacciones con la diversidad genética (Bell & Lechowicz 1991), con las dinámicas de poblaciones (Cantrell & Cosner 1991) y con la repartición del hábitat dentro de las comunidades (Weider 1984). Se reconoce que la alta heterogeneidad interfiere con la competencia (Powell & Rucherson 1985) y por tanto permite que se mantenga una mayor diversidad de especies (Pringle 1990); es una influencia además sobre el impacto de la depredación (Gilinsky 1984) y del parasitismo (Nachman 1981), incrementa la estabilidad poblacional (Lodge *et al.* 1988) y ayuda a mantener el polimorfismo genético intraespecífico (Lechowicz & Bell 1991).

Estos efectos de la heterogeneidad espacial empiezan a evidenciar que la escala a la que se manifiesta varía ampliamente, desde la condición de microhábitat a la de macrohábitat (Dutilleul 1993). En esta última, la ecología del paisaje considera a la teoría de la heterogeneidad espacial como un factor causal central en los sistemas ecológicos, puesto que sus causas y efectos tienen un gran impacto sobre funciones importantes, que van desde la estructura de las poblaciones y la composición de las comunidades hasta los procesos de los ecosistemas (Pickett & Cadenasso 1995).

Sin embargo, todavía existe la necesidad de completar las explicaciones tradicionales dentro de los parches que conforman la matriz de un paisaje, para empezar a identificar los mecanismos que dan lugar a los patrones espaciales y los procesos ecológicos (Pickett & Cadenasso 1995). Esto muestra cómo varios procesos a diferentes escalas interactúan para dar forma a los eventos

ecológicos, y expone la existencia de patrones o regularidades que poseen un gran potencial explicativo (Pickett & Cadenasso 1995).

## **2.2 Estratificación vertical.**

Una forma de evaluar el efecto de la heterogeneidad espacial sobre las especies animales a escala de microhábitat puede ser mediante el estudio de la estratificación vertical. De acuerdo a Adams (1941) “algunos animales son comúnmente encontrados en el suelo, otros en las hierbas, y otros en diferentes niveles dentro de los arbustos y de los árboles. Esto se denomina estratificación. Esta concepción de la distribución de los animales presume que ciertas especies son peculiares para un estrato o son encontradas allí en un número mucho más grande que en el resto de estratos”.

Los trabajos de Sanders & Shelford (1922), Weaver & Clements (1929) y Adams (1941) proponen que la causa de esta organización de las comunidades en el plano vertical podía deberse a las variaciones en los factores ambientales, tales como la temperatura y la evaporación. Adicionalmente, el trabajo de Alle (1926a) en el bosque tropical de Panamá propone que “en el bosque húmedo tropical, como en otras tantas formaciones, el ambiente inmediato de la mayoría de animales es creado por las plantas. Ciertamente los animales pueden ejercer una influencia considerable en la vida de las plantas, como por ejemplo las hormigas cortadoras de hojas o las termitas, pero el efecto recíproco es sin duda mucho mayor”.

Se empezaron entonces a abordar varios criterios para estudiar la estratificación vertical de las especies animales. En el caso de las aves, los ornitólogos realizaron varias investigaciones sobre la estratificación en relación a la evasión de predadores (Dunlavy 1935), al alimento (Colquhoun & Morley 1943, Hartley 1953, Slud 1960, Pielowski 1961, Harrison 1962), al mantenimiento del territorio (Kendeigh 1947), a los sitios de nidación (Turcek 1951), a las adaptaciones morfológicas (Dilger 1956), a los patrones sociales (Moynihan 1962) y a la diversidad de especies en bosques tropicales (MacArthur *et al.* 1962, MacArthur 1964, MacArthur *et al.* 1966, y Recher 1969). En el caso de los mamíferos, los primeros trabajos fueron el de Harrison (1962), que relacionó la distribución de mamíferos y aves con sus hábitos alimentarios dentro de un bosque tropical, y el de Handley (1967), que reportó por primera vez la estratificación vertical en murciélagos, en la Amazonía de Brasil. Todos estos criterios para abordar el tema de la

estratificación fueron explicados principalmente desde el punto de vista de la organización y estructura de la vegetación. Esto llevó a que la estratificación empezara a ser descrita como la distribución relativa de las especies en relación a la distribución vertical del follaje (Pearson 1971). Los trabajos de Pearson (1971), González-Ortega & Morales-Pérez (1998) y Lentijo & Kattan (2005) llevaron a cabo las investigaciones para explicar las relaciones entre la presencia de las especies en ciertos estratos y su densidad foliar. Los resultados de las observaciones de las aves durante el día llevaron a la conclusión que existe una correlación directamente proporcional entre la densidad relativa del follaje y la densidad de las aves en todos los niveles (Pearson 1971, González-Ortega & Morales-Pérez 1998 y Lentijo & Kattan 2005). Esto podría estar siendo explicado porque en los bosques tropicales los frutos son más abundantes en el dosel (arriba de los 16 m) y el sotobosque, y escasos entre los 4 y 12 m (Schaefer *et al.* 2002).

Sin embargo, el trabajo en campo con redes de niebla por parte de González-Ortega & Morales-Pérez (1998) evidenció que existe una correlación inversa entre la densidad foliar y la riqueza de aves, posiblemente porque a la altura del subdosel (entre 4 y 12 m), donde los frutos pequeños están prácticamente ausentes y la vegetación no posee una alta densidad, se presenta la ruta de forrajeo para un gran número de especies de aves, especialmente las de mayor tamaño (Schaefer *et al.* 2002). Estas especies del subdosel estarían forrajeando en un estrato más amplio que las especies del dosel y el sotobosque (Walther 2002).

Los trabajos de Francis (1994) y Zubais (1994), en el bosque tropical de Malasia, encontraron que la misma situación se presentaba con los murciélagos del viejo mundo (Megachiroptera). Los resultados del trabajo mostraron que la tasa de captura en el subdosel era 100 veces mayor que al nivel del sotobosque y del dosel.

Los estudios en los bosques tropicales de Centro y Suramérica mostraron que el muestreo mediante redes de niebla en el dosel y en el sotobosque permitía realizar una correcta estimación de las abundancias y la diversidad de especies de murciélagos en estos ecosistemas, y que además, la comparación entre ambos estratos dejaba ver la ocurrencia de la estratificación vertical de las especies de microchiropteros (Bernard 2001 y Kalko & Handley 2001).

En los últimos estudios que se conocen sobre estratificación en murciélagos, realizados en los bosques tropicales de África occidental (Henry *et al.* 2004) y Malasia (Hodgkison *et al.* 2004), se

encontraron los mismos resultados que ya han sido mencionados. Complementariamente, en el estudio de Henry y colaboradores (2004) se encontró que ciertas especies preferían el dosel, otras preferían el sotobosque y unas especies oportunistas se movían en ambos estratos.

Esta distribución de las especies de murciélagos, tanto en el viejo como en el nuevo mundo, podría estar siendo explicada también por otra variable, además de la distribución de los frutos en los bosques tropicales. Esta variable es la altura disponible para forrajeo (ADF), que fue descrita por Pérez-Torres (2004) como “la amplitud de espacio que existe entre el borde superior del sotobosque y el borde inferior de las copas de los árboles. Por este espacio es por donde los murciélagos se desplazan por el interior del bosque en busca de su alimento y sitios de descanso.”

La presencia de este espacio libre dentro de los bosques para el desplazamiento de los murciélagos ayuda a que estos minimicen el gasto energético que implica maniobrar entre vegetación densa (Norberg 1994 y Altringham 1996), y desde ahí tienen fácil acceso a los recursos del sotobosque y del dosel (Pérez-Torres 2004).

El estudio de Pérez-Torres (2004), realizado en la falla occidental de la Sábana de Bogotá (Cundinamarca), muestra que la ADF es una variable de gran importancia a la hora de explicar las diferencias en la riqueza de los ensamblajes de murciélagos entre bosques continuos y fragmentos de bosque. Esto se debe a que cuando la ADF supera los 3 m, la probabilidad de capturar los murciélagos frugívoros es dos veces mayor que cuando dicha altura es menor (Pérez-Torres 2004).

### **2.3 Ecomorfología alar y ensamblaje de murciélagos.**

La presencia de determinadas especies en un bosque tropical también puede estar siendo explicada por el tipo de morfología alar que presenta, puesto que, dependiendo del diseño de sus alas, una especie podrá desplazarse por un estrato del bosque con mayor eficiencia. En este sentido, la ecomorfología se convierte en una herramienta de gran importancia para analizar la conformación de los ensamblajes de murciélagos.

La morfología ecológica, frecuentemente abreviada como ecomorfología, es el estudio de la relación entre la morfología del organismo y su comportamiento ecológico (Aguirre 1994, Aguirre *et al.* 2002, Findley 1993, Selaya 2001 y Wainwright 1994). Dicha interconexión

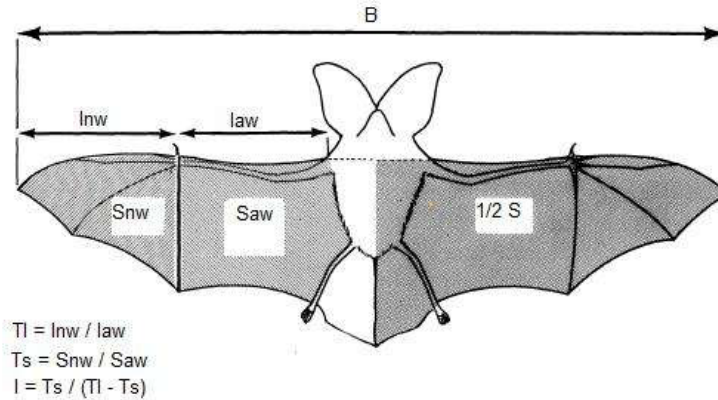
fundamenta los patrones naturales en la distribución de especies, la diversificación filogenética y la especialización morfológica (Selaya 2007). En términos generales, los análisis ecomorfológicos permiten establecer la causa y naturaleza de la relación entre la morfología (estructura de un animal) y la ecología (interacciones con su ambiente), dando por entendido que la morfología dicta los límites del desempeño de un individuo, restringiendo su repertorio de comportamiento (Casinos & Gasc 2002, Swartz *et al.* 2003, Wainwright 1994 y Zweers 2003).

En el caso de los murciélagos, el vuelo ha sido la adaptación más estudiada a nivel ecomorfológico, ya que gracias a él, este grupo de mamíferos ha podido explotar diversos recursos y utilizar diferentes tipos de ambientes, lo cual ha permitido la posibilidad de que accedan a más y diferentes ítems alimenticios (Selaya 2007), características que explican la alta abundancia y diversidad dentro de este grupo.

La forma del ala en los murciélagos es el resultado de varias demandas de vuelo que responden a presiones selectivas, debido a que el vuelo requiere una inversión alta de energía (Altringham 1996, Norberg & Rayner 1987 y Norberg 1994). Una forma de ala óptima, es decir que maximice la entrada de energía neta o que minimice el tiempo de forrajeo, es probablemente una combinación de diferentes factores, tales como el comportamiento del vuelo, el hábitat que explota y el tipo de dieta que presente una determinada especie (Kalko 1997 y Norberg 1994). La morfología del ala determina el hábitat donde un murciélago puede forrajear (Selaya 2007). Por ejemplo, alas largas y puntiagudas permiten un vuelo rápido y ágil en espacios abiertos, mientras que alas cortas y anchas están mejor adaptadas para un vuelo lento y maniobrable en ambientes con abundantes obstáculos (Kalko 1997).

En el caso de los bosques tropicales, los ensamblajes, entendidos como aquel grupo de organismos relacionado filogenéticamente dentro de un área física particular (Fauth *et al.* 1996 y Magurran 2004) gozan de una gran variedad de hábitats de alimentación (McNab 1982), lo cual se ha relacionado fuertemente con el hecho de que los murciélagos del trópico presenten mayores tamaños y una amplia gama de variaciones en sus morfologías (Norberg & Rayner 1987).

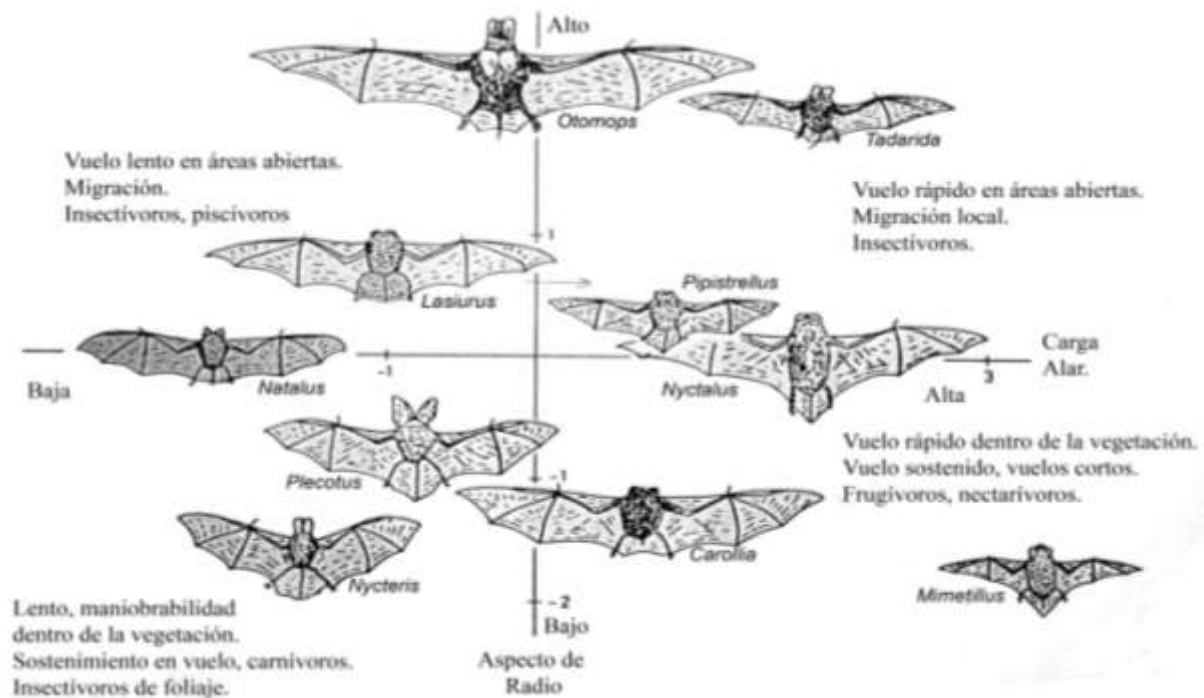
Para evaluar estas relaciones, es preciso comprender primero la forma en que se analiza la morfología alar de las especies de murciélagos de acuerdo a la teoría mecánica del vuelo, propuesta por Norberg & Rayner (1987) (Figura 1).



**Figura 1.** Definición de las medidas empleadas para describir la morfología alar de los murciélagos. B (m): envergadura; S (m<sup>2</sup>): área alar; A (B<sup>2</sup> / S): aspecto de radio; WL (M (Kg)×g (9.81 m s<sup>-2</sup>)/S): carga alar; TI (Inw [radio de la long. mano-ala] / law [long del brazo-ala]): radio de longitud del extremo; Ts (Snw [radio del área de la mano-ala o chiropatagio] / Saw [área del brazo-ala o plagiopatagio + propatagio]): radio de área del extremo; e I: índice de forma (Norberg & Rayner 1987).

Las medidas básicas que se utilizan para estudiar la morfología alar son el peso del individuo, el largo del antebrazo, el largo total y el cálculo del largo de los dígitos, resultado de la sumatoria del metacarpo y las falanges (Selaya 2007). A partir de estas medidas, compartidas y expresadas en términos de la teoría aerodinámica y comportamiento de vuelo, se obtienen los índices ecomorfológicos (Smith & Starret 1979). De estos índices, los más importantes son el aspecto de radio o índice de la relación del aspecto, que expresa el ancho del ala relativo al cuerpo; índice de la forma de la punta (Tip Index), que está relacionado con la maniobrabilidad y carga alar, que está relacionado con la velocidad de vuelo (Findley & Wilson 1982 y Selaya 2001). En el caso del índice de la forma de la punta, valores mayores a uno hacen referencia a alas con puntas redondeadas; valores iguales a uno se refieren a alas con puntas triangulares y valores menores a uno corresponden a alas con puntas más agudas (Norberg 1994).

De acuerdo a estas medidas que determinan el diseño del ala y al tipo de vuelo con relación al comportamiento, Norberg (1987) ha diferenciado cuatro grupos basados en el estudio de Norberg y Rayner (1987) (Figura 2).



**Figura 2.** Murciélagos con diferentes formas de ala en un diagrama de segundos y terceros componentes principales de morfología alar (identificada como medidas de carga alar y aspecto de radio) (Norberg 1987).

La relación entre las características de la morfología alar de los murciélagos y los tipos de hábitat por los que se desplazan (de acuerdo a la densidad de la vegetación y a la complejidad estructural del hábitat) han llevado a pensar que es posible predecir la presencia de ciertas especies en determinadas zonas o estratos dentro de los bosques (Norberg & Rayner 1987).

Un ejemplo de esto es el estudio de Hodgkinson y colaboradores (2004) que relacionó la estratificación vertical de las especies de murciélagos con su morfología. Su trabajo soporta la hipótesis que aún pequeñas diferencias en la morfología alar son ecológicamente importantes para la estratificación vertical en murciélagos, reconociendo a la heterogeneidad del hábitat como un factor clave para el incremento de especies de este orden.

### 3. MATERIALES Y MÉTODOS.

#### 3.1 Diseño de la investigación.

Esta investigación es comparativa y correlacional. Por una parte se observaron las diferencias en los valores de las variables de heterogeneidad en la ADF y en el sotobosque. Así mismo se



determinó si existía una diferencia entre la frecuencia de captura y la abundancia de individuos por especie entre los dos estratos del bosque estudiados. Por otra parte se relacionó la morfología alar de las especies de murciélagos con su preferencia por alguno de los dos estratos del bosque y sus variables de heterogeneidad.

El factor de diseño fue la altura (estrato) dentro del bosque, con dos niveles: sotobosque (los primeros metros de altura del bosque) y la zona intermedia o Altura Disponible para Forrajeo (ADF), entre el límite superior del bosque y el límite inferior del dosel (Pérez-Torres 2004).

Se estableció una ruta de aproximadamente 325 m en un fragmento de bosque (15 ha), que inició a 50 m del borde del fragmento para controlar el efecto de borde como factor alineado (Brown & Hutchings 1997, Carvalho & Vasconcelos 1999, Didham 1997, Laurence *et al.* 1998 y Lewis 1998). Sobre esta ruta se ubicaron cinco estaciones y en cada una de estas se colocaron una red en la ADF y otra en el sotobosque. Cada una de esas redes fue la unidad de muestreo. En este sentido, cada unidad de muestreo tuvo cinco repeticiones por cada nivel del factor de diseño. La unidad de respuesta fue por una parte el grupo de murciélagos por estrato, para el caso de las medidas de los murciélagos, y por otra parte el espacio delimitado por el estrato en cada punto de muestreo para las variables de heterogeneidad.

### **3.2 Área de estudio.**

El fragmento de bosque muestreado se ubica en el departamento de Córdoba, municipio Buenavista, corregimiento Mejoresquina, Hacienda Betancí, bosque Guacharacal entre las coordenadas 8°10'54.60", 8°10'48.19" N y 75°33'0.00", 75°32'57.17" W, con un área de aproximadamente 15 ha (Figura 3).

Esta área de estudio fue escogida porque hace parte de las Reservas de la Sociedad Civil que entran dentro del proyecto titulado “Estudio de la composición de la fauna silvestre asociada a la Reservas Naturales de la Sociedad Civil, en el Departamento de Córdoba – Colombia” del profesor Jesús Ballesteros de la Universidad de Córdoba. Este proyecto cuenta con todos los permisos de colecta requeridos y adicionalmente provee la logística para acceder al lugar de muestreo. Adicionalmente, el bosque Guacharacal fue escogido porque presenta las formaciones vegetales más antiguas y conservadas de la Hacienda, y por tanto, permitía identificar claramente los estratos del bosque.

Otra razón por la que se decidió trabajar en esta zona es porque hace parte del 70% de las tierras de este departamento que son de relieve plano y corresponde a los valles y llanuras de inundación de los ríos Sinú y San Jorge, lo cual es vital para determinar si realmente el ensamblaje de murciélagos se está estratificando verticalmente. El resto del territorio es de topografía montañosa, ondulada y corresponde a las serranías de Abibe, San Jerónimo y Ayapel (Ballesteros *et al.*, 2006).

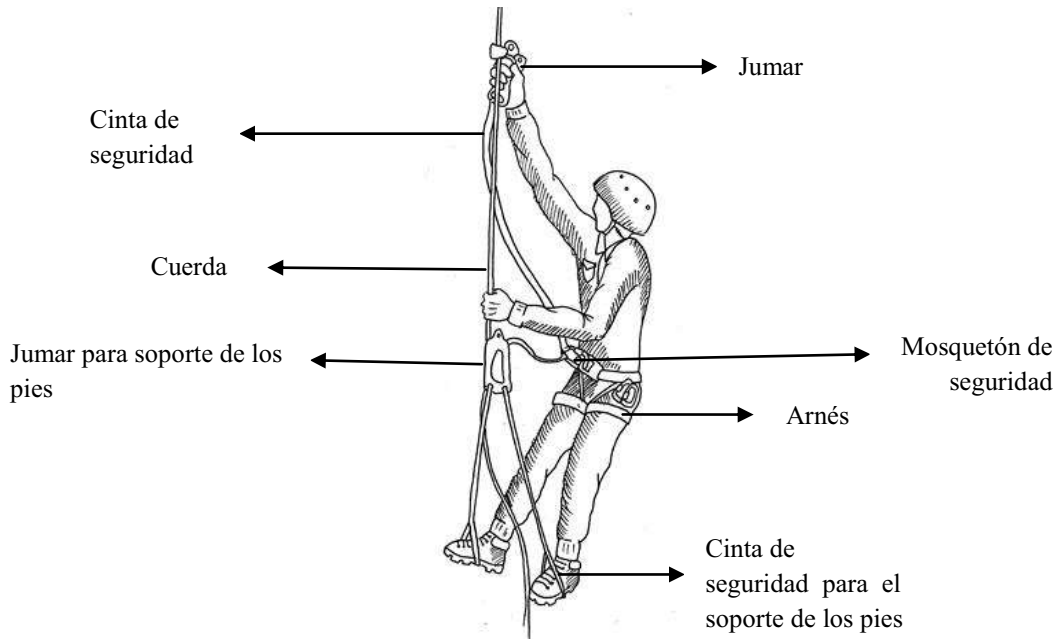
La temperatura promedio anual es de 27-28°C para la mayor parte del departamento. La humedad relativa es mayor al 80% durante casi todo el año, presenta variaciones temporales entre el periodo seco (82%) y el periodo lluvioso (85%). La precipitación promedio para el departamento está entre 1300 mm hasta los 3000-4000 mm. El régimen de precipitación es unimodal con una temporada lluviosa entre los meses de mayo y noviembre, el resto de los meses es generalmente seco (Ballesteros *et al.* 2006).



**Figura 3.** Mapa geográfico del área de estudio.

### 3.3 Fase de campo.

En una salida preliminar que se realizó del 21 al 28 de Julio del 2009, se hizo un reconocimiento de los fragmentos de bosque para elegir el sitio de estudio. Luego de esto, se ubicaron los árboles donde iban a ser colocadas las cinco estaciones para las redes de niebla. Los criterios para seleccionar los árboles eran que tuvieran una altura entre 12 y 15 m y que presentaran horquetas en buen estado para poder realizar los ascensos. Una vez seleccionado y marcados los árboles con cinta flagging, se inició la instalación de las estaciones. Para esto, siguiendo la técnica de cuerda simple propuesta por Perry (1978) se empleó una cauchera para alcanzar las ramas más altas de los árboles con una cuerda plástica que determinaría la línea por la que se colocaría la cuerda estática. Por esta cuerda se realizó el ascenso a la parte más alta del bosque, con la ayuda de un arnés Petzl que se conectaba a la cuerda mediante un mosquetón de seguridad. Este mosquetón a su vez se conectaba con una cinta de seguridad atada a un ascendedor o jumar que se ligaba a la cuerda. Para el apoyo de los pies se empleó otro jumar al cual se ataron dos cintas de seguridad para cada pie (Figura 4).

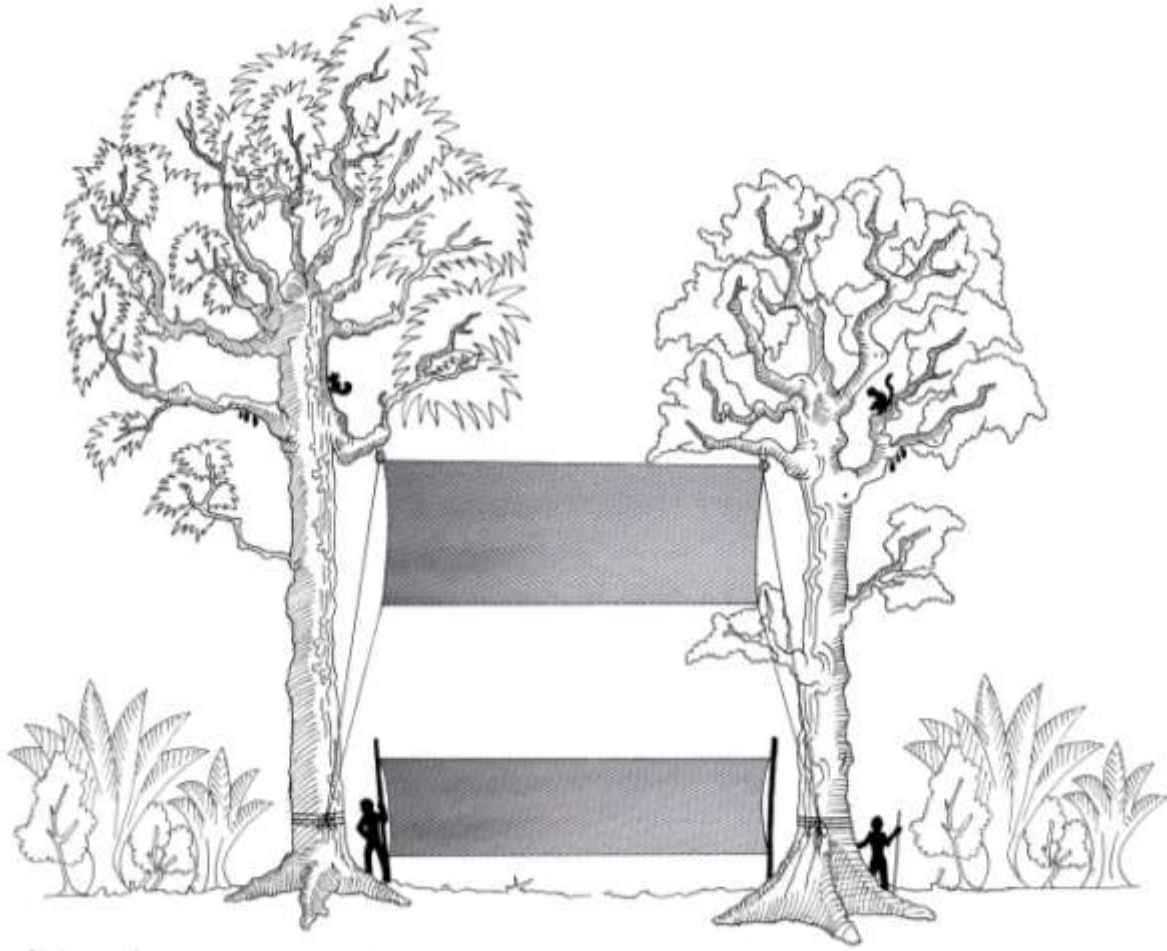


**Figura 4.** Técnica de cuerda simple basada en Perry (1978).

Como equipo de protección se usó un casco de seguridad y gafas. Una vez arriba del árbol, se amarraba una polea a una de las ramas con alambre dulce. Por esta polea se pasaba una cuerda de cortina que iba hasta el suelo. Este procedimiento se repitió para todos los árboles.

Adicionalmente, durante esta fase se realizó una colecta de material vegetal de todas las plantas que se observaron en una parcela de 10 x 10 m en cada una de las estaciones, para hacer posteriormente una caracterización del hábitat. Para esto se tomaba una parte de la planta con unas tijeras de jardinería, que preferiblemente presentara flores y/o frutos, y se rociaban con alcohol al 90% para luego ser prensadas en hojas de papel periódico con dos cartones y cuerda plástica.

La siguiente salida de campo se realizó del 4 de Septiembre al 4 de Octubre. En esta salida se hizo el muestreo del ensamblaje de murciélagos del sitio de estudio. Para esto se amarraron las redes de niebla a las cuerdas de cortina que pasaban por las poleas. En este punto se delimitaron las alturas de los dos estratos del bosque en los que se realizó el muestreo: se colocaron cinco redes elevadas de 6 x 3 m (ADF) que estuvieron en promedio entre los 5.4 y los 8.4 m de altura, mientras que como redes de piso (sotobosque) se colocaron tres redes de 6 x 3 m y dos de 12 x 3 m (que se contaron como dos redes de 6 x 3 m cada una para calcular el esfuerzo de muestreo) que estuvieron entre los 0 y los 3 m de altura (Figura 5). Estas redes se abrieron desde las 18:00 h hasta las 06:00 h y la frecuencia de monitoreo fue de cada hora. Las redes se abrieron dos noches y la siguiente noche fue de descanso. Este patrón se siguió hasta la mitad del tiempo de la salida, cuando se descanso durante un bloque de tres noches. Así se obtuvieron 16 noches de muestreo en total (Tabla 1).



**Figura 5.** Ubicación de las redes de niebla en cada una de las cinco estaciones donde se muestreó el ensamblaje de murciélagos del bosque Guacharacal en la Hacienda Betancí durante el mes de Septiembre del 2009.

**Tabla 1.** Cronograma de trabajo durante el muestreo de murciélagos.

Ciclo/Noche	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1														
2														

Noche de muestreo

Noche de descanso

Una vez liberado el murciélago de la red éste era depositado en una bolsa de tela. De cada murciélago capturado se registraron sus medidas, sexo, peso y condición reproductiva, ya que esta información hace parte del protocolo de capturas de murciélagos del Laboratorio de Ecología

Funcional. De igual forma se identificaron los individuos empleando las claves taxonómicas de Fernández *et al* (1988), Linares (1998) y Timm & LaVal (1998). También se tomaron datos del estrato donde se encontraba la red y número de la estación. Toda esta información fue guardada en una base de datos electrónica que se está implementando en el Laboratorio de Ecología Funcional y además en la libreta de campo (Anexo 1).

Adicionalmente para obtener las medidas de morfología alar se colocaron los individuos sobre una hoja de papel milimetrado para allí dibujar la silueta de una de sus alas (Figura 6).



**Figura 6.** Técnica para calcar una de las alas de los individuos capturados.

Se realizó una colección de referencia o voucher que incluye una pareja de cada especie capturada, la cual fue depositada en la colección de mamíferos del Museo Javeriano de Historia Natural. Los individuos que no fueron colectados se marcaron con una numeración consecutiva con una tatuadora en la membrana alar y posteriormente fueron liberados, esto para las posibles recapturas durante el muestreo.

Durante esta fase también se tomaron las medidas de heterogeneidad de cada estrato. Para esto se empleó un densitómetro tubular, sobre el cual se colocó un acetato con una cuadrícula de 2 x 3 cm (los 24 cuadros corresponden al 100% de cobertura). La medida se tomó en cada estrato hacia los cuatro puntos cardinales. También se extendió una vara medidora de ocho metros en el plano vertical en cada estrato, para contar el número de contactos con ramas en cada vértice de la parcela de 10 x 10 m que se demarcó alrededor de cada estación.

### **3.4 Fase de laboratorio y análisis estadístico.**

#### **3.4.1 Ensamblaje de murciélagos.**

Debido a que varios ejemplares de la familia Phyllostomidae no pudieron ser determinados hasta especie en campo, se tuvo que emplear un estereoscopio para observar características craneales que permitieron su identificación hasta especie. Esto permitió hacer una lista de especies que componen el ensamblaje de murciélagos del área de estudio.

Se calculó el esfuerzo de muestreo (horas  $\times$  redes totales/noches) para posteriormente hallar el valor del éxito de captura, el cual tuvo en cuenta el número de individuos capturados respecto al esfuerzo de muestreo (individuos  $\times$  noches/horas  $\times$  redes totales). Este valor también se utilizó como un indicador de la abundancia relativa en el área de muestreo (Pérez-Torres 2004). Estos valores también se hallaron para los dos grupos de murciélagos capturados en los estratos del bosque.

Con el fin de visualizar los patrones de riqueza y la abundancia de cada especie en el ensamblaje, se realizó una gráfica de distribución de abundancias. La abundancia está representada en escala logarítmica para que la gráfica quede más clara al poder acomodar en la misma gráfica aquellas especies que son muy distintas en su abundancia (Magurran 2004).

Para la medición de la riqueza específica se utilizó el índice de riqueza específica alfa ( $\alpha$ ) de Fisher, el cual puede calcular el número de especies que una comunidad va a presentar de tener algún número determinado de individuos. Adicionalmente, el valor de este índice no depende del tamaño de la muestra (Magurran 2004).

Adicionalmente, para analizar la equidad y dominancia del ensamblaje y entre los grupos de murciélagos de los dos estratos del bosque, se emplearon los índices no paramétricos de Simpson ( $D$ ) y equidad de Shannon ( $J'$ ). El primero es uno de los índices más significativos y robustos que se encuentran disponibles y su valor da la probabilidad de que dos individuos tomados aleatoriamente de una comunidad sean de la misma especie, de tal forma que a medida que aumenta su valor disminuye la diversidad. Se basa en la varianza de las abundancias de las especies y es menos sensible a la riqueza de especies, lo cual lo hace un índice intuitivamente de dominancia (Magurran 2004).

Por su parte, la equidad ( $H'/\ln S$ ) proviene del índice de diversidad de Shannon ( $H'$ ) que es la medida más utilizada por tradición. Mide el grado promedio de incertidumbre en predecir a que especie pertenecerá un individuo escogido al azar de una muestra (Peet 1974, Baev & Penev 1995 y Magurran 2004). Asume que los individuos son seleccionados al azar y que todas las especies están representadas en la muestra (Magurran 2004).

Por último, para obtener una estimación de la riqueza y representatividad del muestreo para el área de estudio se realizaron curvas de acumulación de especies, tanto para todo el ensamblaje como para cada grupo de murciélagos por estrato, tomando el número de noches como la unidad de muestreo. Para eliminar el efecto del orden en el que se adicionaron las muestras, esta fue aleatorizada 1000 veces empleando el programa EstimateS 8.0.0.

Dentro de las curvas de acumulación existen estimadores paramétricos y no paramétricos. Estos se diferencian principalmente en que los últimos no se basan en el parámetro de un modelo de abundancia, si no que su desempeño depende de la distribución subyacente en el muestreo (Magurran 2004). En el caso de los estimadores paramétricos, se evaluó el ajuste de la curva generada a los modelos de Clench y Dependencia Lineal mediante el programa Statistica 7.0 (Soberón & Llorente 1993). Entre los estimadores no paramétricos se escogieron Jackknife y Bootstrap para el ensamblaje de murciélagos, y el estimador Chao para las curvas por estrato ya que estos estimadores (Chao 1 y 2, ACE e ICE) asumen homogeneidad entre los hábitat, por lo que son inapropiados para estimaciones que consideren diferentes tipos de hábitat (Magurran 2004).

### **3.4.2 Variables de heterogeneidad del hábitat.**

El material vegetal colectado en campo fue identificado en el Herbario de la Pontificia Universidad Javeriana, con lo cual se determinó el número de especies de plantas por estrato en cada estación. Este dato, al igual que el número de individuos y el promedio del número de contactos de ramas por estrato en cada estación, fue analizado mediante una prueba *t*-pareada. Adicionalmente, los promedios de porcentaje de cobertura vegetal por estrato en cada estación fueron analizados mediante una prueba de Wilcoxon (puesto que la variable no presentaba una distribución aproximadamente normal ni homogeneidad de varianzas). Las pruebas estadísticas y



las gráficas de los datos fueron realizadas mediante el programa PASW<sup>®</sup> Statistics, Versión 17.0 (SPSS Inc. 2009).

### **3.4.3 Estratificación vertical del ensamblaje de murciélagos.**

Para determinar la preferencia a la parte superior del bosque para cada una de las especies de murciélagos se halló su frecuencia de captura ( $C_i$ =individuos capturados en 100 horas-red) (Bernard 2001 y Kalko & Handley 2001), con la cual se calculó posteriormente el índice de preferencia a la parte superior del bosque ( $CP=(C_{iADF} \times 100)/(C_{iADF} + C_{iSot})$ ) (Henry *et al.* 2004), el cual se expresa en porcentaje, siendo 0 para especies que solamente fueron capturadas en el sotobosque y 100 para las especies capturadas exclusivamente en la parte superior del bosque (Henry *et al.* 2004).

Adicionalmente, para las especies más abundantes que presentaron capturas tanto en el ADF como en el sotobosque durante las 16 noches de muestreo se realizó una prueba *t*-pareada mediante el programa PASW<sup>®</sup> Statistics, Versión 17.0 (SPSS Inc. 2009).

### **3.4.4 Ecomorfología.**

Las siluetas de las alas calcadas en campo para cada murciélago capturado fueron recortadas. Para hallar el área alar (*S*), el radio del área de la mano-ala (*S<sub>nw</sub>*) y del área del brazo-ala (*S<sub>aw</sub>*) se empleó el medidor de área LI-COR (modelo LI-3100) del laboratorio de Fisiología Vegetal de la Pontificia Universidad Javeriana.

Posteriormente se creó una tabla de los índices ecomorfológicos (*M*, *A*, *WL* y *I*) de cada individuo capturado para cada especie (Anexo 3). Se analizó la relación entre estos índices y de cada uno de ellos con el valor de *CP* para las seis especies que presentaron más de dos individuos mediante una correlación *r* de Pearson. Las gráficas de estas correlaciones se hicieron con los promedios de cada índice para cada especie. Tanto la prueba estadística como las gráficas de estas correlaciones fueron realizadas en el programa PASW<sup>®</sup> Statistics, Versión 17.0 (SPSS Inc. 2009).

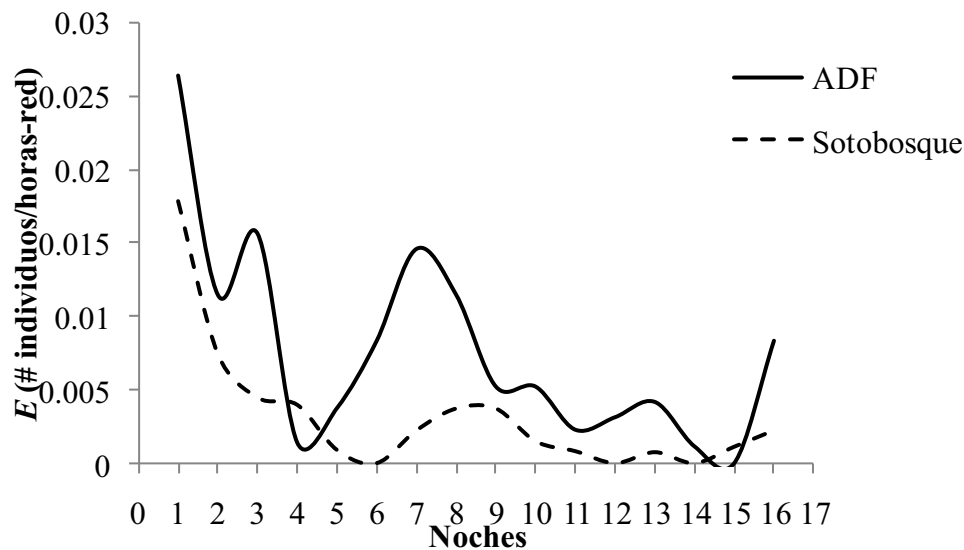
## **4. RESULTADOS.**

Durante el muestreo se capturaron en total 170 individuos. El esfuerzo de captura fue de 2136 horas/red, y el éxito de captura (*E*) fue de 0.0796 individuos/horas-red. Al comparar el éxito de

captura en la ADF y en el sotobosque, se observó que en el estrato superior se presentó un mayor éxito de captura (0.1236 individuos/horas-red) que en el estrato inferior (0.0481 individuos/horas-red) (Figura 7) ( $t=4.24$ ,  $p<0.05$ ), aunque el esfuerzo de muestreo fue mayor en el sotobosque (1246 horas/red) que en el ADF (890 horas/red) (Tabla 2).

**Tabla 2.** Esfuerzo de muestreo y éxito de captura realizado en la Hacienda Betancí durante el mes de Septiembre de 2009.

	Noches	Horas	Redes totales	Individuos capturados	Esfuerzo de muestreo (horas/red)	Éxito de captura (individuos/horas-red)
Total	16	178	192	170	2136	0.0796
ADF	16	178	80	110	890	0.1235
Sotobosque	16	178	112	60	1246	0.0481



**Figura 7.** Éxito de captura ( $E$ ) en la Altura Disponible para Forrajeo (ADF) y el sotobosque del bosque Guacharacal en la Hacienda Betancí, muestreado durante el mes de Septiembre de 2009.

La familia Phyllostomidae fue la mejor representada durante el muestreo, con siete especies de la subfamilia Stenodermatinae, tres especies de la subfamilia Phyllostominae y tres especies de la subfamilia Carrollinae. Solamente se capturó un individuo de la familia Vespertilionidae. En total, 14 especies fueron representadas durante el muestreo, ocho de ellas estuvieron presentes en la ADF y diez en el sotobosque. El muestreo estuvo fuertemente dominado por murciélagos

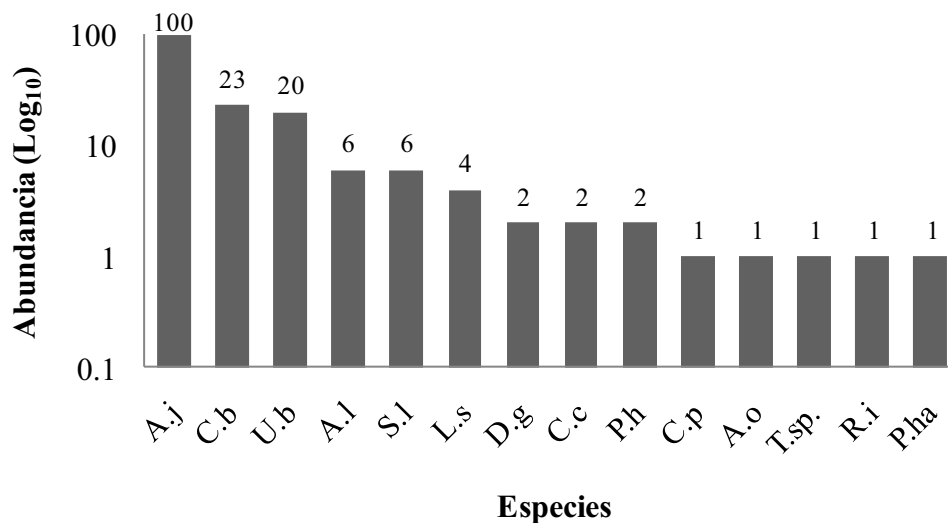
frugívoros con 10 especies (*Artibeus jamaicensis*, *Artibeus lituratus*, *Artibeus obscurus*, *Carollia brevicauda*, *Carollia castanea*, *Carollia perspicillata*, *Sturnira lilium*, *Uroderma bilobatum*, *Platyrrhinus helleri* y *Dermanura glauca*), dos especies de insectívoros (*Lophostoma silvicolium* y *Rogheessa io*) y dos especies que se consideran omnívoras (*Trachops* sp. y *Phyllostomus hastatus*) (Tabla 3).

**Tabla 3.** Número de individuos capturados en total y en cada estrato del bosque para las diferentes especies encontradas en el bosque Guacharacal de la Hacienda Betancí durante el mes de Septiembre de 2009.

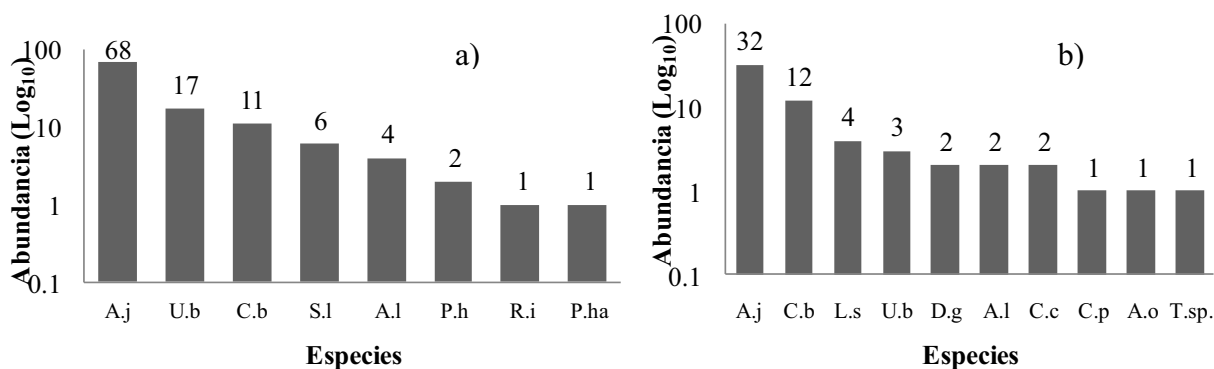
Familia	Subfamilia	Especie	Número de individuos		
			Total	ADF	Sotobosque
Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Artibeus jamaicensis</i> (Leach, 1921)	100	68	32
		<i>Artibeus lituratus</i> (Olfers, 1818)	6	4	2
		<i>Artibeus obscurus</i> (Schinz, 1821)	1	0	1
		<i>Uroderma bilobatum</i> (Peters, 1866)	20	17	3
		<i>Sturnira lilium</i> (Geoffroy, 1810)	6	6	0
		<i>Dermanura glauca</i> (Thomas, 1893)	2	0	2
		<i>Platyrrhinus helleri</i> (Peters, 1866)	2	2	0
		<i>Lophostoma silvicolium</i> (d'Orbigny, 1836)	4	0	4
	Phyllostominae	<i>Phyllostomus hastatus</i> (Pallas, 1767)	1	1	0
		<i>Trachops</i> sp.	1	0	1
	Carollinae	<i>Carollia brevicauda</i> (Schinz, 1821)	23	11	12
		<i>Carollia castanea</i> (Allen, 1890)	2	0	2
		<i>Carollia perspicillata</i> (Linnaeus, 1758)	1	0	1
	Vespertilionidae	Vespertilioninae	<i>Rhogeessa io</i> (Thomas, 1903)	1	1
Total ind.			170	110	60
Riqueza			14	8	10

Al observar de distribución de abundancias se observó que las especies dominantes fueron *Artibeus jamaicensis* ( $n=100$ ), *Carollia brevicauda* ( $n=23$ ) y *Uroderma bilobatum* ( $n=20$ ), mientras que las especies que presentaron una baja representatividad fueron *Artibeus lituratus* ( $n=6$ ), *Sturnira lilium* ( $n=6$ ), *Lophostoma silvicolium* ( $n=4$ ), *Dermanura glauca* ( $n=2$ ), *Carollia castanea* ( $n=2$ ), *Platyrrhinus helleri* ( $n=2$ ), *Artibeus obscurus* ( $n=1$ ), *Phyllostomus hastatus* ( $n=1$ ), *Trachops* sp. ( $n=1$ ), *Carollia perspicillata* ( $n=1$ ) y *Rhogeessa io* ( $n=1$ ) (Figura 8).

En el caso de la distribución de abundancias en cada estrato, se observa que tanto en el ADF como el sotobosque, la especie dominante sigue siendo *Artibeus jamaicensis* ( $n=68$  y  $n=32$ , respectivamente) (Figura 9).



**Figura 8.** Distribución de las abundancias de las especies presentes en el ensamblaje de murciélagos del bosque Guacharacal en la Hacienda Betancí, muestreado durante el mes de Septiembre de 2009. (A.j=*Artibeus jamaicensis*, C.b=*Carollia brevicauda*, U.b= *Uroderma bilobatum*, A.l=*Artibeus lituratus*, S.l=*Sturnira lilium*, L.s=*Lophostoma silvicolium*, D.g=*Dermanura glauca*, C.c=*Carollia castanea*, P.he=*Platyrrhinus helleri*, C.p=*Carollia perspicillata*, A.o=*Artibeus obscurus*, T.sp.=*Trachops* sp., R.i=*Rhogeessa io*, P.ha=*Phyllotomus hastatus*).



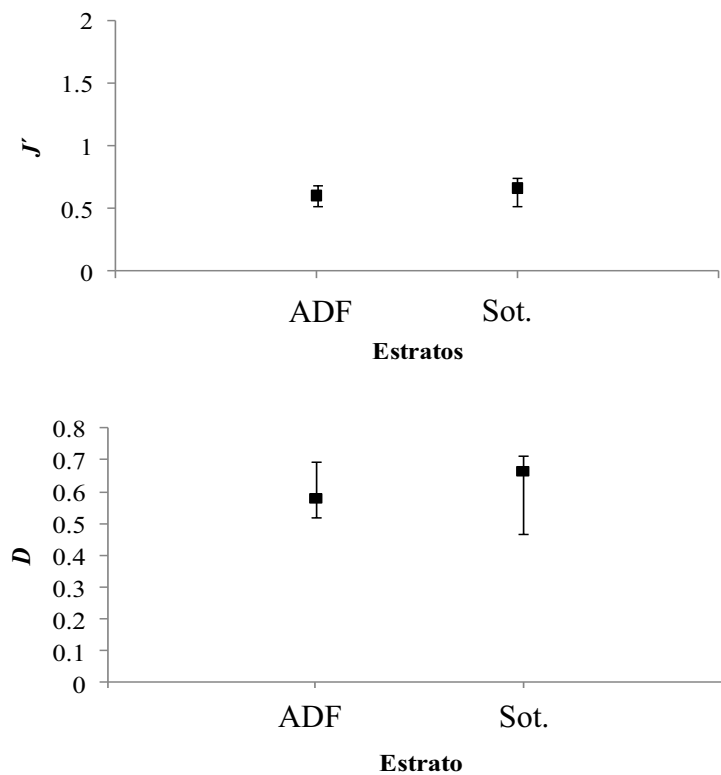
**Figura 9.** Distribución de las abundancias de las especies presentes en los grupos de murciélagos de la a) ADF y b) sotobosque del bosque Guacharacal en la Hacienda Betancí, muestreado durante el mes de Septiembre de 2009. (Las abreviaturas de las especies son las mismas que en la Figura 8).

Para todo el ensamblaje de murciélagos se obtuvieron valores de riqueza específica, mediante el índice  $\alpha$  de Fisher (3.62), de equidad ( $J'$ =0.56) y de dominancia ( $D$ =0.38). Se presentaron mayores valores para la riqueza específica y la equidad de Shannon en el estrato inferior,

mientras que el valor de la dominancia fue mayor en la ADF (Tabla 4). Para comparar los valores de equidad y dominancia entre los dos estratos del bosque, se calcularon los intervalos de confianza del 95% mediante técnicas de remuestreo (1000 iteraciones). Tanto los valores de equidad como de dominancia fueron estadísticamente indistinguibles entre la ADF y el sotobosque (Figura 10 y 11).

**Tabla 4.** Valores para los índices de riqueza específica  $\alpha$  de Fisher, Equidad de Shannon ( $J'$ ) y Dominancia de Simpson ( $D$ ) en los dos estratos del bosque muestreado en la Hacienda Betancí en el mes de Septiembre de 2009.

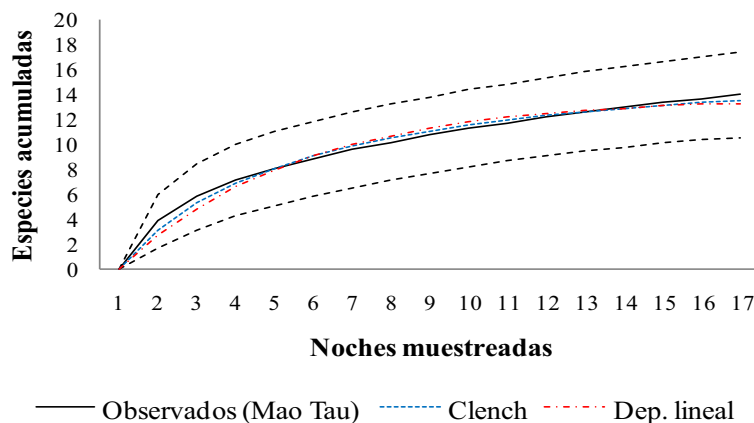
<b>Estrato</b>	<b><math>\alpha</math> de Williams</b>	<b><math>J'</math></b>	<b><math>D</math></b>
Total	3.62	0.56	0.38
ADF	1.98	0.6	0.41
Sotobosque	3.43	0.66	0.32



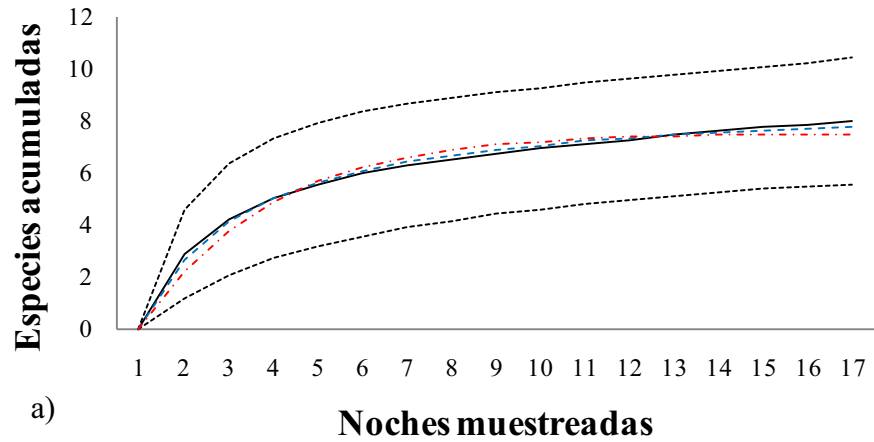
**Figura 10.** Intervalos de confianza del 95% (Bootstrap, 1000 iteraciones) de a) índice de equidad de Shannon ( $J'$ ) y b) índice de dominancia de Simpson ( $D$ ) para los murciélagos de la ADF y el sotobosque del bosque Guacharacal en la Hacienda Betancí, muestreado durante el mes de Septiembre de 2009. ADF=altura disponible para forrajeo, Sot.= sotobosque.

Al realizar la curva de acumulación de especies se observó que el ajuste para el modelo de Clench fue muy significativo ( $R^2=0.99$ ), pero el cálculo de los parámetros ( $a/b$ ) mostró que se esperaban 17 especies, siendo que durante el muestreo solo se observaron 14 especies, para lo cual se determinó que el muestreo tuvo una representatividad del 80%. Por otra parte, el ajuste para el modelo de Dependencia Lineal fue menor ( $R^2=0.97$ ), y el cálculo de los parámetros ( $a/b$ ) mostró que se esperaban 14 especies, para lo cual se determinó que el muestreo tuvo una representatividad del 100% (Figura 11).

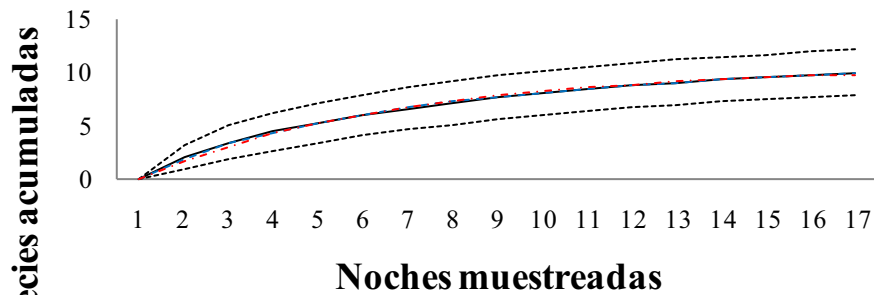
Adicionalmente, al realizar las curvas de acumulación de especies por estrato, se observó que el ajuste para el modelo de Clench fue muy significativo tanto en la ADF ( $R^2=0.99$ ) como en el sotobosque ( $R^2=0.999$ ), pero el cálculo de los parámetros ( $a/b$ ) mostró que en la ADF se esperaban 9 especies y en sotobosque 14, siendo que durante el muestreo solo se observaron 8 y 10 especies, respectivamente, para lo cual se determinó que el muestreo en la ADF tuvo una representatividad del 90% y en sotobosque tuvo una representatividad del 71%. Por su parte, el ajuste para el modelo de Dependencia Lineal fue menos significativo tanto en la ADF ( $R^2=0.94$ ) como en el sotobosque ( $R^2=0.994$ ) y el cálculo de los parámetros ( $a/b$ ) mostró que en la ADF se esperaban 7 especies y en sotobosque 11, siendo que durante el muestreo se observaron 8 y 10 especies, respectivamente, para lo cual se determinó que el muestreo en la ADF tuvo una representatividad del 106% y en el sotobosque tuvo una representatividad del 95% (Figura 12).



**Figura 11.** Curva de acumulación de especies con estimadores paramétricos para el bosque Guacharacal en la Hacienda Betancí durante el mes de Septiembre de 2009. Las líneas negras punteadas representan los intervalos de confianza del 95%.



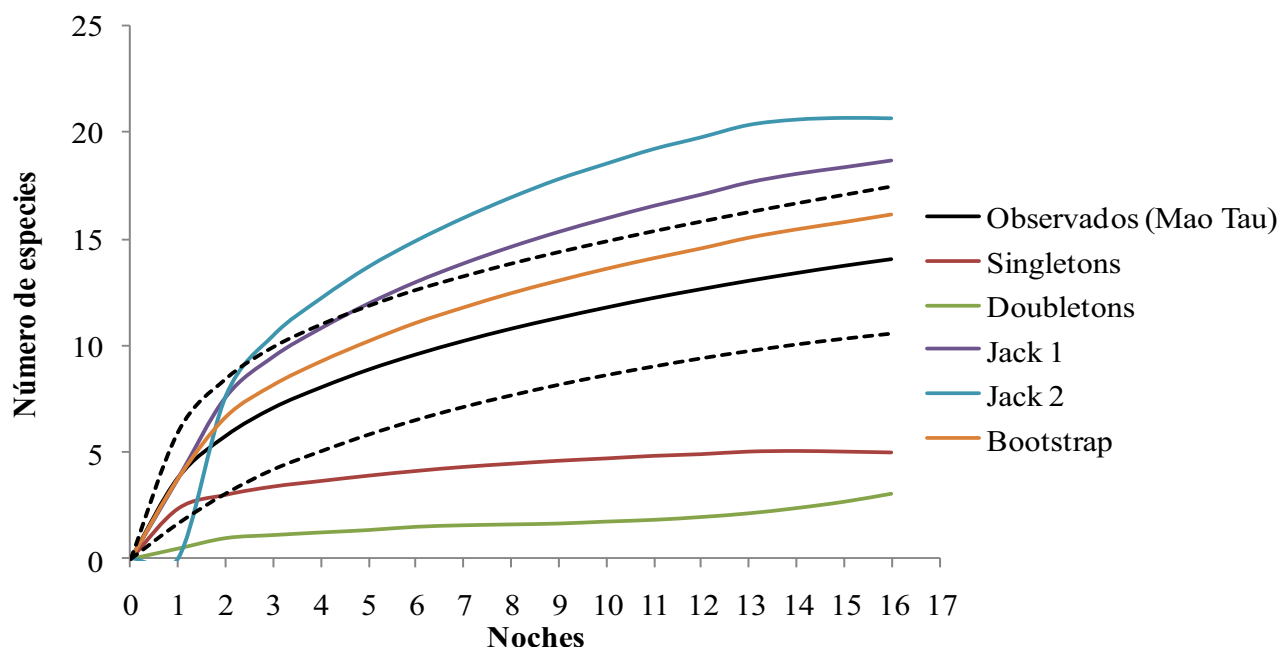
— Observados (Mao Tau) - - - Clench - . . . Dep. lineal



— Observados (Mao Tau) - - - Clench - . . . Dep. lineal

**Figura 12.** Curva de acumulación de especies de murciélagos con estimadores paramétricos para a) la ADF y b) el sotobosque del bosque Guacharacal en la Hacienda Betanci durante el mes de Septiembre de 2009. Las líneas negras punteadas representan los intervalos de confianza del 95%.

Para el caso de los estimadores de riqueza no paramétricos, ninguno alcanzó una asíntota, ni para el nesamblaje en general, no para cada estrato del bosque. Tanto el número de especies encontradas 2 veces (doubletons) como el número de especies nuevas (singletons) aumentan (Figura 13). El único estimador que estuvo entre los intervalos de confianza al 95% junto con los datos observados (Mao Tau) fue el de Bootstrap para todos los casos (Figura 13 y 14).



**Figura 13.** Curva de acumulación de especies con estimadores no paramétricos para el bosque Guacharacal en la Hacienda Betancí durante el mes de Septiembre de 2009. Las líneas punteadas corresponden a los intervalos de confianza del 95%.

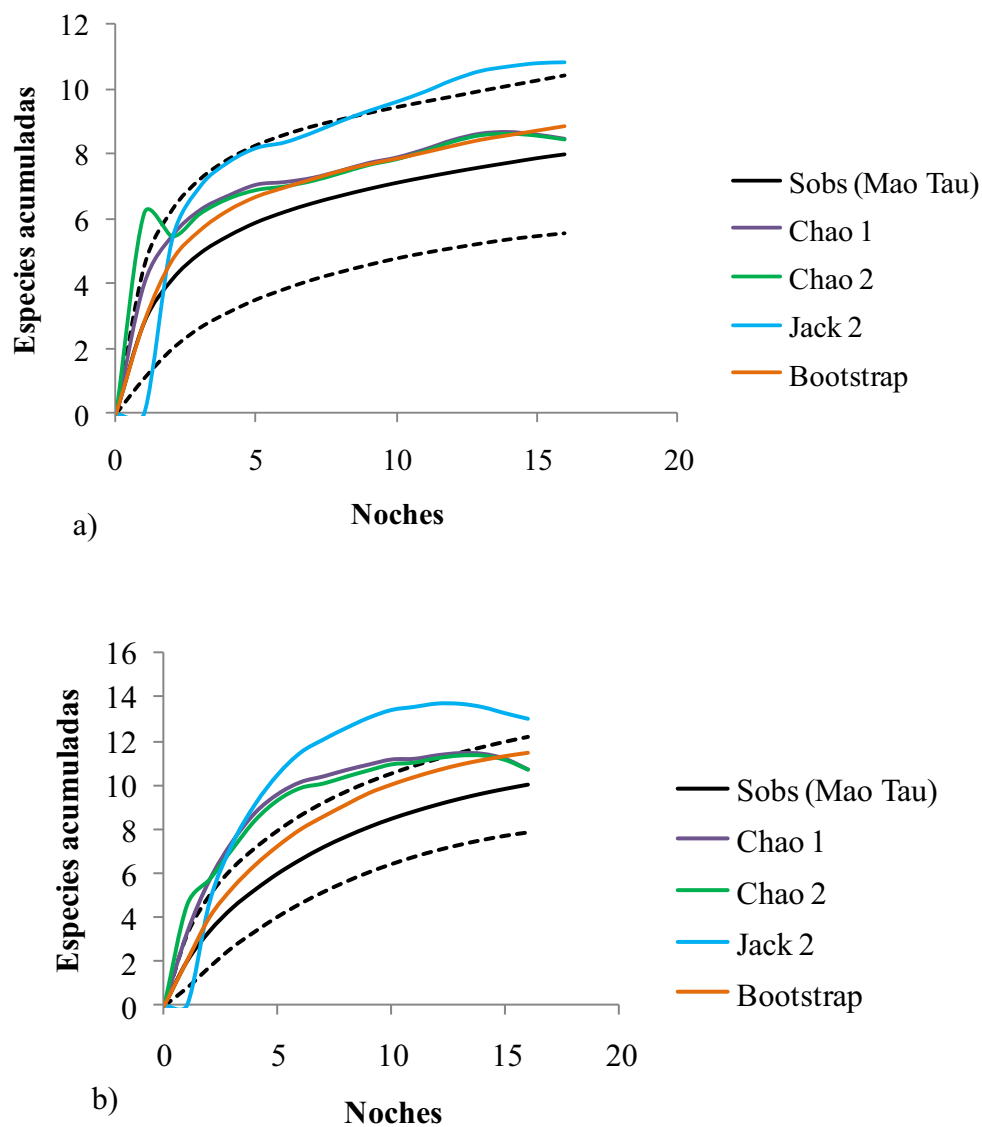
**Tabla 5.** Estimadores de riqueza no paramétricos y representatividad del muestreo para el bosque Guacharacal en la Hacienda Betancí en el mes de Septiembre de 2009.

<b>Estimadores</b>	<b>Riqueza</b>	<b>% Representatividad</b>
Observada	14	
Jackknife 1	18.69	74.91
Jackknife 2	20.61	67.93
Bootstrap	16.15	86.69

**Tabla 6.** Estimadores de riqueza y representatividad del muestreo para los dos estratos del bosque Guacharacal en la Hacienda Betancí en el mes de Septiembre de 2009.

<b>Estimadores</b>	<b>ADF</b>		<b>Sotobosque</b>	
	<b>Riqueza</b>	<b>% Representatividad</b>	<b>Riqueza</b>	<b>% Representatividad</b>
Observada	8		10	
Chao 1	8.5	94.12	10.75	93.02
Chao 2	8.47	94.45	10.7	93.46
Jackknife 2	10.81	74.01	12.99	76.98
Botstrap	8.83	90.60	11.47	87.18

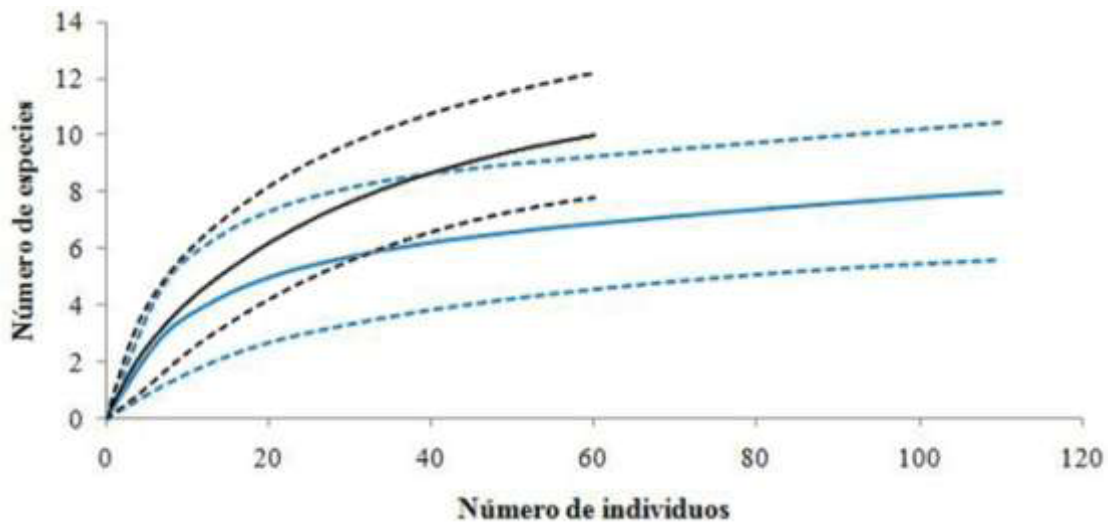




**Figura 14.** Curva de acumulación de especies con estimadores no paramétricos para la ADF (a) y el sotobosque (b) del bosque Guacharacal en la Hacienda Betancí durante el mes de Septiembre de 2009. Las líneas punteadas a los intervalos de confianza al 95%.

Las curvas de acumulación de especies para los dos estratos del bosque no alcanzaron la asíntota. El número de individuos acumulados es diferente, siendo este mayor en la ADF (Figura 15). El sotobosque presentó una mayor riqueza. El número de especies estimadas y la representatividad del muestreo fueron diferentes bajo los distintos estimadores. Dado que las muestras vienen de ambientes homogéneos y que se cuenta con datos de abundancias por especie, el estimador más

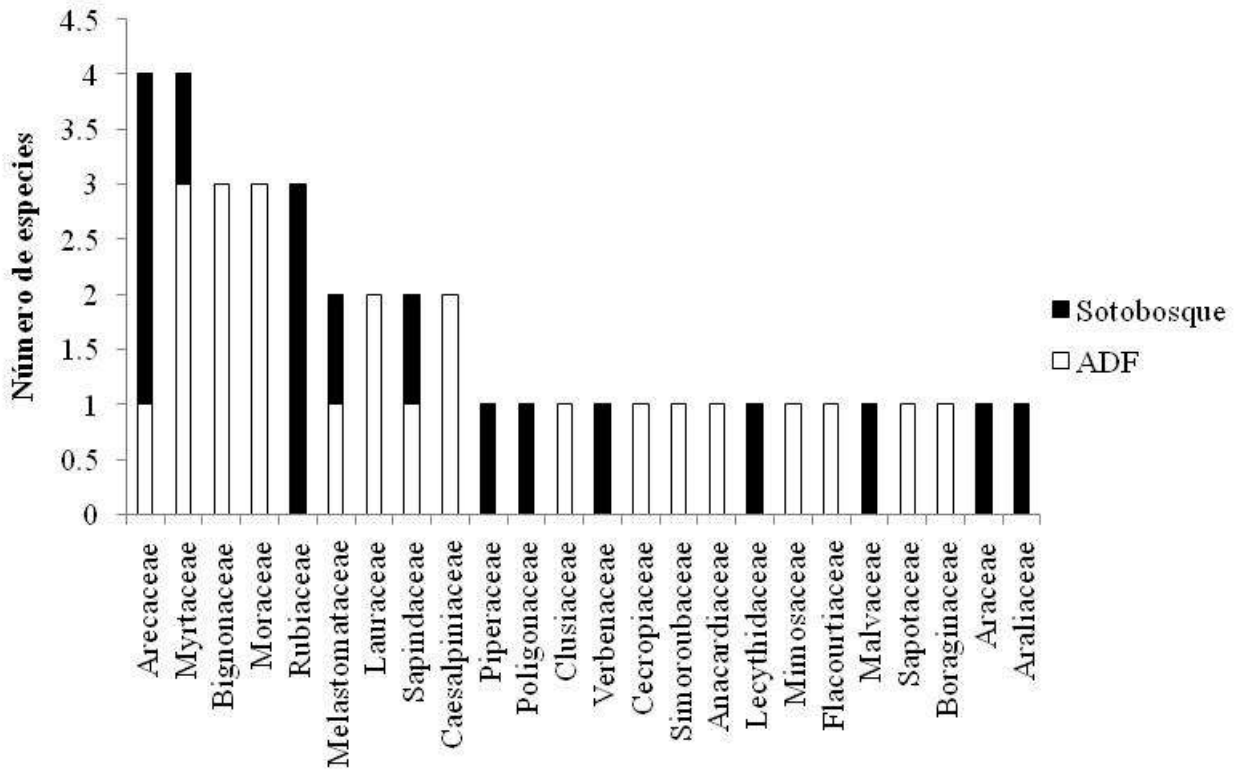
acertado fue el Chao 1, el cual predice valores muy semejantes a los encontrados y en los dos casos el porcentaje de representatividad supera el 70%. (Tabla 6).



**Figura 15.** Curva de acumulación de especies para los dos estratos con respecto al número de individuos capturados en el bosque Guacharacal en la Hacienda Betancí durante el mes de Septiembre de 2009. ADF(→), sotobosque (↔). Las líneas punteadas corresponden a los intervalos de confianza del 95%.

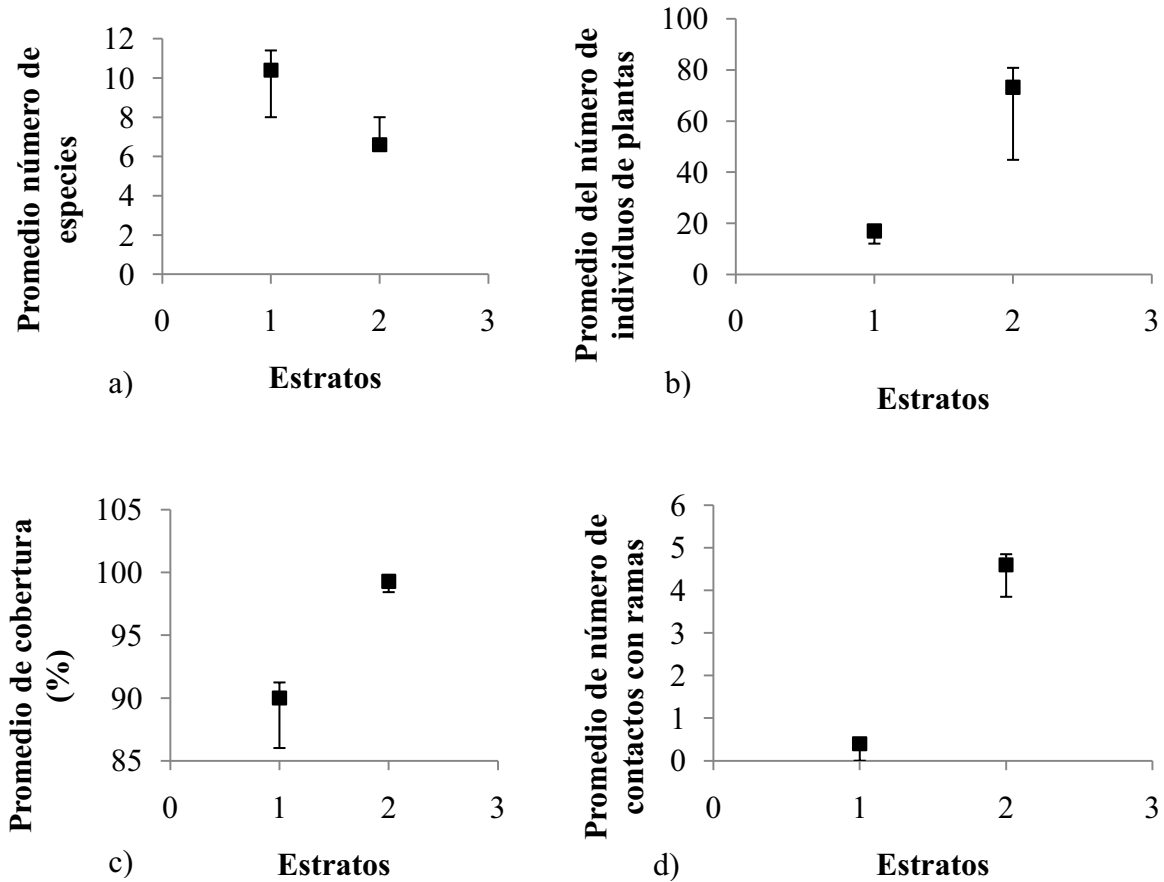
#### 4.2 Heterogeneidad del hábitat.

Se colectaron muestras de 23 familias botánicas, de las cuales se identificaron 19 géneros y 9 especies (Anexo 2). Las familias Arecaceae y Myrtaceae fueron las mejores representadas con cuatro especies; adicionalmente, la primera familia fue la más representada en el sotobosque junto con la familia Rubiaceae con tres especies, mientras que la segunda fue la más representada en la ADF junto con las familias Bignonaceae y Moraceae también con tres especies cada una (Figura 16).



**Figura 16.** Número de muestras colectadas de 23 familias botánicas en los dos estratos del bosque Guacharacal en la Hacienda Betancí durante el mes de Septiembre de 2009.

En general, el número de especies de plantas colectadas para cada estación tuvo una diferencia no significativa ( $p > 0.05$ ). Sin embargo, el número de individuos de plantas fue significativamente mayor para cada estación en el sotobosque ( $M=73.2$ ,  $SE=16.53$ ) que en la ADF ( $M=17$ ,  $SE=2.43$ );  $t_4=-3.51$ ,  $p < 0.05$ ,  $r=0.77$ , al igual que porcentaje de cobertura (sotobosque:  $M=99.26$ ) (ADF:  $M=89.97$ );  $T=0.00$ ,  $p < 0.05$ ,  $r=-0.64$  y que el número de contactos con ramas (sotobosque:  $M=4.6$ ,  $SE=0.39$ ) (ADF:  $M=0.4$ ,  $SE=0.40$ );  $t_4=-8.69$ ,  $p < 0.001$ ,  $r=0.97$ . Esto muestra que aunque hay un mayor número de especies de plantas en la ADF, el sotobosque presenta un mayor grado de heterogeneidad, ya que un mayor número de individuos de plantas, de porcentaje de cobertura y de número de contactos con ramas representan la existencia de un mayor número de capas de follaje con respecto a la ADF (Figura 17).



**Figura 17.** Promedios con intervalos del confianza al 95% de a) número de especies, b) número de individuos de plantas, c) porcentaje de cobertura y d) número de contactos con ramas entre los dos estratos del bosque muestreados. ADF=altura disponible para forrajeo, Sot.= sotobosque.

### 4.3 Estratificación vertical del ensamblaje de murciélagos.

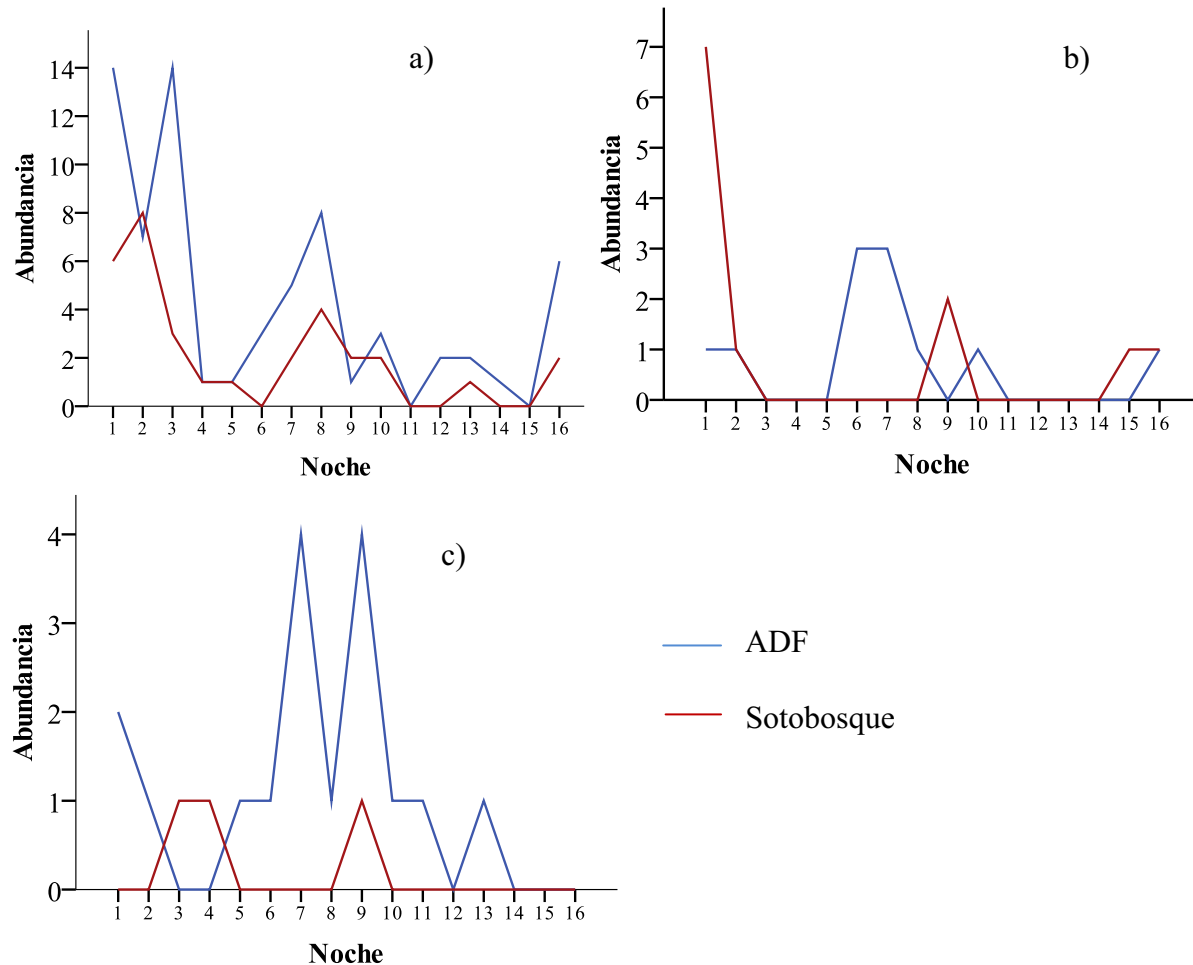
Las especies que se capturaron en ambos estratos y que presentaron mayor preferencia por la ADF fueron *Uroderma bilobatum* (CP=89%), *Artibeus jamaicensis* (CP=75%) y *A. lituratus* (CP=74%). La especie *Carollia brevicauda*, que también fue capturada en ambos estratos, presentó un valor de preferencia a la ADF de 56 %, lo cual indica que no tiene una preferencia marcada por ninguno de los dos estratos. Adicionalmente, se observó que *Sturnira lilium*, *Platyrrhinus helleri*, *Rhogeessa io* y *Phyllostomus hastatus* presentaron un 100% de preferencia por la ADF porque solamente fueron capturadas en este estrato. Finalmente, *Lophostoma silvicolum*, *Dermanura glauca*, *Carollia castanea*, *Carollia perspicillata*, *Artibeus obscura* y

*Trachops* sp. presentaron un 0% de preferencia a la ADF puesto que fueron capturados exclusivamente en el sotobosque (Tabla 7).

**Tabla 7.** Frecuencias de captura (# de individuos capturados en 100 horas-red) e índice de preferencia al estrato superior del bosque (CP) para cada una de las especies que conforman el ensamblaje de murciélagos del bosque Guacharacal en la Hacienda Betancí, muestreado durante el mes de Septiembre en 2009. ADF=altura disponible para forrajeo, Sot.= sotobosque.

Especie	Frecuencia de captura		CP (%)
	ADF	Sot.	
<i>Artibeus jamaicensis</i>	7.64	2.57	75
<i>Carollia brevicauda</i>	1.24	0.96	56
<i>Uroderma bilobatum</i>	1.91	0.24	89
<i>Artibeus lituratus</i>	0.45	0.16	74
<i>Lophostoma silvicolium</i>	0.00	0.32	0
<i>Sturnira lilium</i>	0.28	0.00	100
<i>Dermanura glauca</i>	0.00	0.16	0
<i>Carollia castanea</i>	0.00	0.16	0
<i>Platyrrhinus helleri</i>	0.22	0.00	100
<i>Carollia perspicillata</i>	0.00	0.08	0
<i>Artibeus obscura</i>	0.00	0.08	0
<i>Trachops</i> sp.	0.00	0.08	0
<i>Rhogeessa io</i>	0.11	0.00	100
<i>Phyllotomus hastatus</i>	0.11	0.00	100

Estos resultados se comprobaron mediante una prueba *t* para dos muestras relacionadas en las tres especies que presentaron mayor abundancia. El número de capturas de individuos de la especie *Artibeus jamaicensis*, tendió a ser significativamente mayor cada noche en la ADF que en el sotobosque ( $T=6.0$ ,  $p<0.05$ ,  $r=0.57$ ). Este mismo resultado se obtuvo para *Uroderma bilobatum* ( $t_{15}=2.67$ ,  $p<0.05$ ,  $r=0.57$ ). Por su parte, el número de capturas de individuos de la especie *Carollia brevicauda*, no presentó una diferencia significativa por noche en la ADF con respecto al sotobosque ( $t_{15}=-0.12$ ,  $p>0.05$ ,  $r=0.03$ ). Aunque los resultados sugieren que esta especie forrajea por ambos estratos, dado que el tamaño del efecto es muy pequeño, no es posible hacer conclusiones acerca de la preferencia por un estrato de *Carollia brevicauda* (Figuras 18).



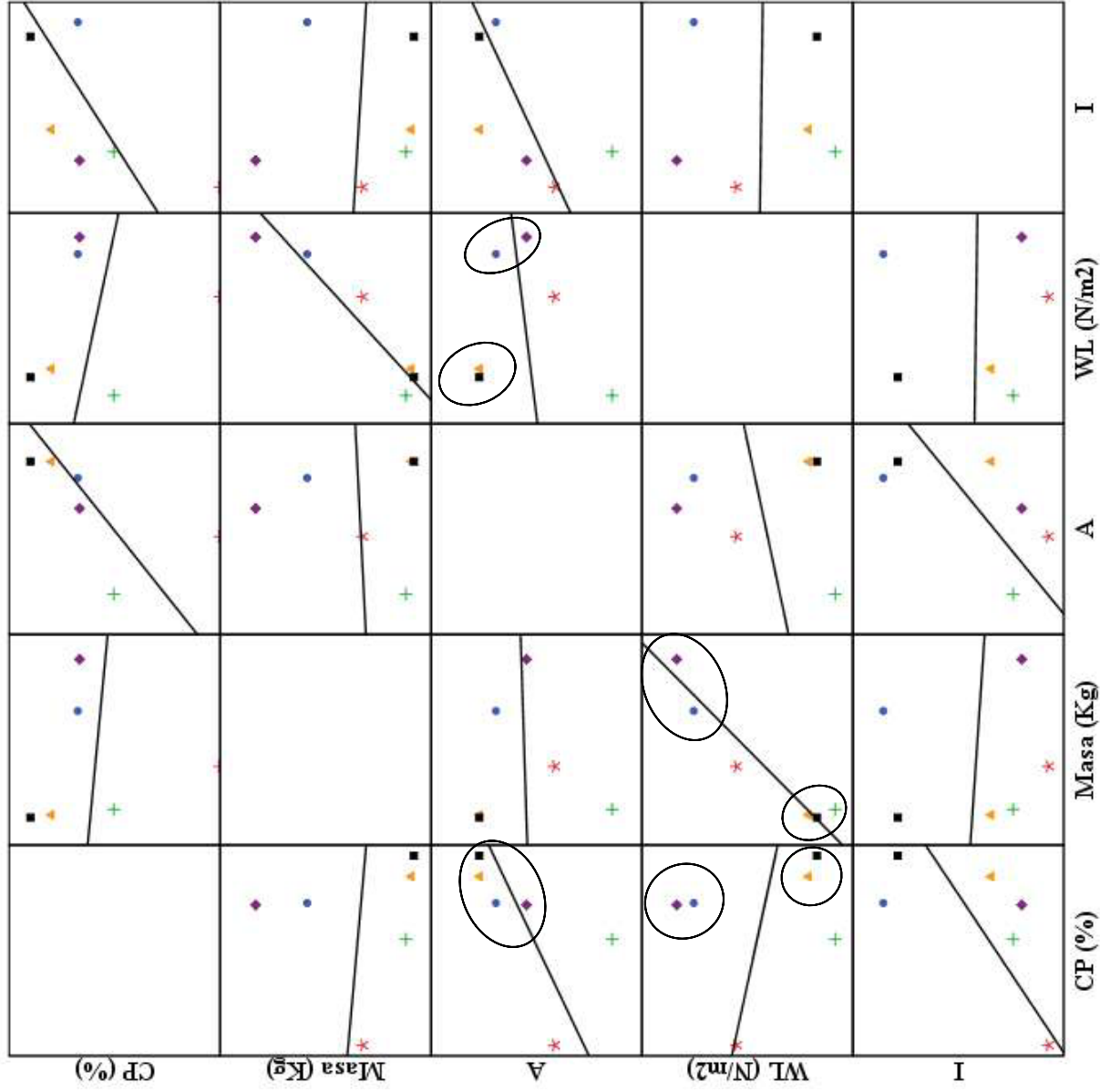
**Figura 18.** Número de capturas durante las 16 noches de muestreo de la especie a) *Artibeus jamaicensis* b) *Carollia brevicauda* y c) *Uroderma bilobatum* en la ADF y el sotobosque del bosque Guacahracal en la Hacienda Betancí, durante el mes de Septiembre de 2009.

#### 4.4 Ecomorfología y estratificación vertical.

Dentro del análisis estadístico que se realizó para los índices ecomorfológicos de las 6 especies que presentaron más de dos individuos capturados (*Artibeus jamaicensis*, *Carollia brevicauda*, *Uroderma bilobatum*, *Artibeus lituratus*, *Sturnira lilium* y *Lophostoma silvicolum*), se observó que hay una correlación significativa entre la carga alar y el aspecto de radio ( $r= 0.27$ ,  $p$  (two-tailed)  $<0.01$ ), entre la carga alar y la masa ( $r= 0.80$ ,  $p$  (two-tailed)  $<0.01$ ), entre la carga alar y el índice de punta ( $r= 0.19$ ,  $p$  (two-tailed)  $<0.05$ ) y entre el aspecto de radio y el índice de punta ( $r= 0.30$ ,  $p$  (two-tailed)  $<0.01$ ) (Figura 19). Para el resto de correlaciones no hubo un valor significativo ( $p$  (two-tailed)  $>0.05$ ).

Adicionalmente, al correlacionar cada uno de los índices ecomorfológicos de cada una de estas especies con el valor del CP, se observó una relación significativa entre el aspecto de radio y el valor del CP ( $r= 0.18$ ,  $p$  (two-tailed)  $<0.05$ ) (Figura 19), mientras que para el resto de índices ecomorfológicos no se observó una correlación significativa ( $p$  (two-tailed)  $>0.05$ ) (Anexo 4).

- Especie**
- *A. jamaicensis*
  - + *C. brevicauda*
  - ▲ *U. bilobatum*
  - ◆ *A. lituratus*
  - *S. lilium*
  - \* *L. sivicolum*
  - Línea de ajuste



**Figura 19.** Correlaciones entre los promedios de los índices ecomorfológicos y con los valores del índice de preferencia a la parte superior del bosque (CP) de las especies *Artibeus jamaicensis*, *Carollia brevicauda*, *Uroderma bilobatum*, *Artibeus lituratus*, *Sturnira lilium* y *Lophostoma sivicolum*. I= índice de punta; M= masa; A= aspecto de radio; WL=carga alar.



## 5. DISCUSIÓN.

### 5.1 Ensamblaje de murciélagos.

Los ajustes de la curva de acumulación de especies a la ecuación de Clench ( $R^2=0.99$ ) y al modelo de dependencia lineal ( $R^2=0.97$ ) permiten asumir que el muestreo realizado durante el mes de Septiembre del año 2009 proporciona una representación plausible de la composición de especies del ensamblaje de murciélagos presentes en el bosque Guacharacal de la Hacienda Betancí.

En el caso del análisis de la curva de acumulación de especies con los estimadores paramétricos, se observó que el modelo de dependencia lineal expresó una sobreestimación de la representatividad para el caso de la ADF (Figura 12 a), probablemente por efecto de la estructura matemática de la ecuación. Por esta razón se decidió seguir la representatividad que expresa la ecuación de Clech, además porque para este modelo se presentó un mayor ajuste en todos los casos. En el caso de los estimadores no paramétricos (Jackknife 1, Jackknife 2 y Bootstrap) se observó que la curva del estimador de Bootstrap fue la única que entró dentro de los intervalos de confianza al 95% en todos los casos. En este sentido, se asumió que la representatividad del muestreo estuvo entre el 80 (de acuerdo a los parámetros de la ecuación de Clench) y el 87% (de acuerdo al estimador de Bootstrap).

En el caso de la ADF, se tuvo una representatividad entre el 90 (Clench) y el 91% (Bootstrap) (Figura 13 a). Para el sotobosque, se obtuvo una representatividad entre el 71 (Clench) y el 87% (Bootstrap) (Figura 13 b).

El hecho de que ninguna de las curvas de acumulación de especies con respecto al número de individuos de cada estrato del bosque haya entrado en los intervalos de confianza al 95% del otro, podría estar sugiriendo que las riquezas no son similares, sin embargo, al solaparse los intervalos de los dos estratos, no se puede afirmar que exista una diferencia (Figura 14).

A pesar de que el valor de riqueza específica  $\alpha$  de Fisher fue mayor en el sotobosque (3.43) que en la ADF (1.98), los índices de equidad de Shannon y de dominancia de Simpson no fueron significativamente diferentes entre los dos estratos del bosque (Figura 10). Esto se debe probablemente a un efecto de compensación de estos índices. Al disminuir el número de especies

en el ADF, aumentó equitativamente el número de individuos por especie. Esto hizo que la medida del grado de incertidumbre de predecir si una especie pertenece o no a determinada especie disminuyera proporcionalmente y por esto se obtuvieron valores similares en los índices. Este aspecto es importante, ya que si se compara la diversidad entre el ADF y el sotobosque, el efecto es indetectable, cuando en realidad si se presentó una reducción en la riqueza específica entre los dos estratos (Pérez-Torres 2004).

La especie dominante dentro del ensamblaje fue *Artibeus jamaicensis*, ya que fue la especie más abundante, representando el 59% de la muestra. Luego de esta especie, las mayores capturas se obtuvieron para *Carollia brevicauda* y *Uroderma bilobatum*. Su presencia en el ensamblaje puede atribuirse a la disponibilidad de recursos alimentarios y de percha que les está ofreciendo el bosque. En el primer caso, la presencia de especies de plantas del género *Ficus*, *Piper* y *Cecropia* en el interior del fragmento de bosque seco tropical, puede ser esencial, ya que estas especies de murciélagos se especializan en consumir sus frutos. En el caso de las plantas del género *Piper*, se pueden encontrar en sitios donde hay procesos de deforestación, remplazando a las especies de plantas tolerantes a la sombra luego de procesos de pérdida de cobertura arbórea (Estrada *et al.* 1993 y Schulze *et al.* 2000). Por su parte, las plantas del género *Ficus* y *Cecropia* son especies de árboles características de bosques maduros (Schulze *et al.* 2000).

En el caso de la disponibilidad de percha, la presencia de tres especies de palmas (Arecaceae) en el sotobosque (*Astrocaryum malybo*, *Bactris minor* y *Sabal mauritiformis*), proporcionan un mayor rango de sitios de percha, ya que se conoce que de las 17 especies de murciélagos neotropicales que utilizan tiendas, por lo menos 12 ocupan palmas (Rodríguez-Herrera *et al.* 2007). Para el caso específico de *Artibeus jamaicensis*, y *Uroderma bilobatum*, la presencia de la palma (Arecaceae) *Sabal mauritiformis* en el sotobosque puede ser un fundamental, ya que se ha registrado que estas especies utilizan esta especie de palma como tienda con arquitectura de sombrilla (Rodríguez-Herrera *et al.* 2007).

La presencia de especies de la subfamilia Phyllostominae en menores abundancias que las especies anteriormente mencionadas es importante, ya que especies como *Lophostoma silvicolum* y de los géneros *Trachops* y *Phyllotomus* son consideradas indicadores del buen estado de los hábitats. Lo anterior se atribuye a que la subfamilia Phyllostominae posee gran cantidad de

especies con una amplia variedad de hábitos alimentarios (Medellín *et al.* 2000 y Bergallo *et al.* 2003). En el caso de *Lophostoma silvicolum* y *Trachops* sp., pueden estar presentes en este bosque debido a que la alta densidad de la vegetación en el sotobosque contribuye con la diversidad de insectos del follaje (Wilson 1974 y Roth 1976), los cuales son el componente principal en la dieta de estas dos especies (Fleming *et al.* 1972, Gardner 1977, Bonaccorso 1979, Pine & Anderson 1979, Whitaker & Findley 1980, Humphrey *et al.* 1983 y Belwood 1989).

Se debe resaltar la ausencia de murciélagos nectarívoros y hematófagos del ensamblaje de murciélagos, ya que el estudio se realizó en una finca ganadera, donde los habitantes han reportado la presencia de esta especie por mordeduras observadas en el ganado. Para el caso de los nectarívoros, esto pudo haber ocurrido porque durante el tiempo de muestreo no se observaron flores en el área de estudio que pudieran ofrecer néctar o polen a estas especies y además, según los habitantes de la Hacienda, la época de floración se presenta por el mes de Marzo. En comparación a este estudio, los trabajos de Calonge (2009) y Vela (2009), realizados en el departamento de Córdoba durante la época seca entre los meses de Enero y Marzo, reportó la especie *Glossophaga soricina* y *Desmodus rotundus*. En el caso de la segunda especie se presentó en una baja abundancia a pesar de que los estudios también fueron realizados en una finca ganadera, donde generalmente se encuentra esta especie asociada. Para este estudio, la ausencia de *Desmodus rotundus* en el ensamblaje puede estar indicando que la especie no está utilizando el bosque Guacharacal como sitio de percha y forrajeo, o que los individuos evadieron las redes. Es algo positivo no contar con capturas de individuos de esta especie en el ensamblaje, ya que se le pudo comunicar a varias de las personas que viven en la hacienda que los murciélagos capturados en el bosque Guacharacal no son los que propician el ataque al ganado mostrándoles así que no todas las especies de murciélagos son perjudiciales para la ganadería.

Adicionalmente, la baja abundancia de especies insectívoras, como *Rhogeessa io*, puede atribuirse a su habilidad para evitar o volar por encima de las redes de niebla, gracias a su desarrollado sistema de ecolocalización, por lo cual su probabilidad de captura es muy baja en los estudios con redes de niebla (Kalko & Handley 2001 y Bergallo *et al.* 2003).

Las 14 especies de murciélagos registradas para este estudio equivalen al 29% de las especies reportadas para el departamento de Córdoba por Alberico y colaboradores (2000) y Ballesteros y

colaboradores (2006). Un 71% de las especies capturadas en este trabajo fueron frugívoras, lo cual concuerda parcialmente con el trabajo de Ballesteros y colaboradores (2007), realizado en el departamento de Córdoba, donde también predominaron los frugívoros con un 46% de las capturas.

Debido a que cuatro especies (*Sturnira lilium*, *Platyrrhinus helleri*, *Rhogeessa io*, y *Phyllotomus hastatus*) fueron capturadas exclusivamente en las redes elevadas, es importante resaltar que la combinación de redes de piso con redes elevadas incrementa la efectividad de los inventarios locales, lo cual podría dar mayor precisión en los estudios de estructura y composición de los ensamblajes de murciélagos (e.g., Bonaccorso 1979, Bernard 2001 y Kalko & Handley 2001).

## **5.2 Diferencias en las variables de heterogeneidad del hábitat y el éxito de captura de los dos estratos del bosque.**

Los bosques tropicales son posiblemente las comunidades vegetales más complejas de la Tierra y su heterogeneidad se debe principalmente a la gran variedad de formas y tamaños de sus árboles, resultado de la lucha evolutiva por la luz y el agua. Al contrario de los que ocurre en los bosques de altas latitudes conformadas por pocas especies, las selvas tropicales no forman agrupaciones densas monoespecíficas, sino que normalmente los árboles de diferentes especies se encuentran entremezclados y otras formas subordinadas, como los bejucos y las epífitas, los usan de soporte para poder captar algo de luz o, como en el caso de las hierbas y los arbustos del sotobosque, se desarrollan utilizando la poca luz que deja libre la vegetación prominente (Díaz 2006).

Es así como en los bosques tropicales, a pesar de su alta densidad en la vegetación, se pueden diferenciar entre tres y cinco niveles entre los cero y los 35 m, para el caso de los bosques primarios (zona emergente, dosel principal, subdosel, sotobosque y zona basal). Sin embargo, debido al alto grado de intervención humana en la mayoría de bosques secos para la extracción de maderas y leña para obtener terrenos de pastoreo, en dichos bosques no es posible discriminar sino tres, o a lo sumo cuatro niveles de vegetación entre los cero y los 15 m (Díaz 2006). Adicionalmente, mientras que la mayoría de bosques húmedos tropicales presentan tres o más estratos dentro el dosel, la mayoría de bosques secos tropicales solo presentan uno o dos (Murphy & Lugo 1986). Sin embargo, generalmente la cobertura de la parte inferior del bosque es

inversamente proporcional a la cobertura del dosel y es, por tanto, típicamente mayor en bosques secos que en bosques húmedos (Murphy & Lugo 1986).

Para este estudio, las redes de niebla que se colocaron para el muestreo del ensamblaje de murciélagos abarcaron solamente dos estratos del bosque. Se tomó como el estrato inferior el sotobosque, compuesto generalmente por arbustos de bajo porte, muchos de ellos brinzales (árboles jóvenes con una talla de hasta un metro y medio) de las mismas especies que forman los estratos superiores. Por su parte, la parte superior del bosque que fue muestreada por las redes de niebla fue el subdosel, que presenta árboles jóvenes entre cuatro y ocho metros de altura que más tarde harán parte del dosel (Díaz 2006). Este estrato se denominó altura disponible para forrajeo (ADF) ya que, de acuerdo a la definición de Pérez-Torres (2004), corresponde al espacio que existe entre el borde superior del sotobosque y el borde inferior de las copas de los árboles, donde a simple vista se identificaba una menor complejidad estructural, haciéndolo un espacio ideal para que los murciélagos forrajearan por este espacio en busca de alimento y refugio.

La diferenciación de estos dos estratos se dio principalmente en términos del número de individuos de plantas, del porcentaje de cobertura y del número de contacto de ramas con la vara medidora de ocho metros, ya que la zona del subdosel o ADF presentó un valor significativamente menor para estas variables con respecto al sotobosque. Aunque no hubo una diferencia significativa en el número de especies de plantas entre los dos estratos, se pudo observar que este número fue mayor en el estrato superior, lo cual concuerda con los resultados del estudio dirigido por Rangel-Ch (2005) en el bosque seco tropical del departamento de Córdoba, el cual afirma que la forma de crecimiento dominante en estos bosques son los árboles, en este caso de las familias Mimosaceae, Flacourtiaceae, Moraceae, Sapindaceae y Boraginaceae, seguidos de los arbustos y las hierbas de las familias Rubiaceae, Piperaceae y Verbenaceae. En este sentido, el mayor número de especies de árboles en el estrato superior del bosque podría estar aportando más a la complejidad del estrato inferior con la presencia de sus troncos que a la heterogeneidad de la ADF, donde el aporte de capas de follaje para el incremento de la heterogeneidad en esta área fue menor. Estas características hacen que el sotobosque se pueda considerar un estrato con un mayor grado de heterogeneidad, ya que reflejan la presencia de un mayor número de capas de follaje (McArthur & McArthur 1961).

Estas diferencias en las variables de heterogeneidad entre los dos estratos del bosque, podrían estar explicando las diferencias en el éxito de captura durante las 16 noches de muestreo, ya que el éxito de captura fue significativamente mayor en la ADF que en el sotobosque (Figura 7). Esto concuerda con varios estudios sobre estratificación vertical en aves y murciélagos, donde los estratos con menor densidad del follaje (niveles medios o subdosel) tuvieron mayores registros de capturas (Francis 1994, Zubais 1994 y Gonzáles-Ortega & Morales-Pérez 1998). Sin embargo, hay que resaltar que este resultado se vio fuertemente influenciado por el alto número de individuos capturados de las especies *Artibeus jamaicensis* y *Uroderma bilobatum*, las cuales se conoce se alimentan principalmente de plantas del género *Ficus* y *Cecropia* (Estrada-Villegas *et al.* 2007, López & Vaughan 2007 y Gonzalves da Silva *et al.* 2008). Estas plantas se encontraron mayormente en el estrato superior del bosque durante la colecta botánica. Adicionalmente, la utilización de la altura disponible para forrajeo (ADF) por estas especies consumidoras de frutos del dosel, es especialmente importante, ya que puede representar una disminución en el gasto energético al desplazarse no en medio de la vegetación que conforma las copas si no por debajo de éstas (Pérez-Torres 2004).

Las otras seis especies (*Carollia brevicauda*, *Sturnira lilium*, *Artibeus lituratus*, *Platyrrhinus helleri*, *Rhoheessa io* y *Phyllostomus hastatus*) presentaron un aporte mucho menor en el número de individuos capturados (Figura 9).

Cabe resaltar que de 14 especies registradas para el ensamblaje de murciélagos muestreado, 9 son especies frugívoras. Los resultados del trabajo de Pérez-Torres (2004) muestran que la existencia del área disponible para forrajeo en los bosques tiene una gran importancia sobre la riqueza de especies de los murciélagos frugívoros, ya que disminuciones en el espacio de la ADF y aumentos en la superficie de los troncos en los fragmentos de bosque se relaciona con una disminución en la riqueza de especies y abundancia de las mismas. La disminución de la actividad de murciélagos frugívoros en ambientes con alta complejidad espacial se puede deber a que el vuelo y forrajeo se vuelven más costosos para los murciélagos, por lo que la presencia de la ADF es esencial para la presencia de más especies de murciélagos frugívoros (Aldridge & Rautenbach 1987, Norberg & Rayner 1987, Norberg 1994 y Altringham 1996).

### 5.3 Estratificación vertical de las especies de murciélagos.

Al igual que en varios trabajos sobre estratificación vertical en microchiropteros (Bernard 2001, Kalko & Handley 2001 y Rodríguez 2007) el factor principal que al parecer determina la estratificación vertical de los murciélagos es la altura a la cual se encuentra su alimento, sus estrategias de forrajeo y la disponibilidad de sitios de percha (Law 1996, Wunder & Carey 1996 y Kalko & Handley 2001). En este sentido, los resultados sobre la estratificación de la mayoría de los murciélagos capturados concuerdan con los resultados de estos trabajos.

La especie *Artibeus jamaicensis* ha sido registrada como una especie oportunista por Bernard (2001) y por Kalko y Handley (2001), en donde la diferencias en la abundancia entre el estrato superior y el estrato inferior del bosque no es marcada. Esto se debe a que su principal alimento son los frutos de las plantas del género *Ficus* (Calonge 2009), aunque también se ha registrado que esta especie puede llegar a preferir plantas del género *Cecropia* (Estrada-Villegas *et al.* 2007, López & Vaughan 2007 y Gonzalves da Silva *et al.* 2008), las cuales se presentan mayormente en el estrato superior del bosque. Sin embargo, esta especie también se caracteriza por comerse estos frutos en sitios de percha ubicados en el sotobosque, lo cual le puede resultar muy ventajoso a la hora de evadir predadores (Bonaccorso 1979 y Handley *et al.* 1991). Volar por el estrato inferior del bosque también podría facilitarles la detección de señales olfatorias de las frutas maduras, ya que hay mayor humedad, menor turbulencia en el aire y un mayor número de frutas maduras que han caído en el suelo (Kalko *et al.* 1996 y Schnitzler & Kalko 1998). Adicionalmente, como ya se había mencionado, la presencia de la palma (Arecaceae) *Sabal mauritiformis* en el sotobosque puede ser un indicio de que *Artibeus jamaicensis* la esté utilizando como tienda (Rodríguez-Herrera *et al.* 2007). Sin embargo, los resultados de este estudio muestran una marcada preferencia (75%) por el estrato superior del bosque para la especie *Artibeus jamaicensis*, así como una diferencia significativa en la abundancia por noches entre los dos estratos (Figura 18 a), posiblemente porque en la época de lluvias varias plantas presentan su periodo de fructificación y porque las estaciones de la redes de niebla se colocaron cerca de árboles de gran porte (12 – 15 m de altura) que en su mayoría pertenecían a género *Ficus*. Esto posiblemente haya influenciado en la alta abundancia que se obtuvo de esta especie, tanto en el ensamblaje en general como en la ADF. A esto se le suma que la ADF representa un espacio abierto para poder forrajear de forma más eficiente para alcanzar los frutos de las copas de estos árboles. Esto es

especialmente importante en especies frugívoras nómadas, como *Artibeus jamaicensis*, *Artibeus lituratus* y *Uroderma bilobatum*, para quienes se ha registrado que pueden volar largas distancias para conseguir el alimento que consumen (Morrison 1978).

Las especies que han sido ampliamente reconocidas como frugívoros del dosel y que dentro de los trabajos de Bernard (2001) y Kalko & Handley (2001) en estratificación vertical se han clasificado como especialistas del dosel, son *Uroderma bilobatum*, *Artibeus lituratus* y *Platyrrhinus helleri*. El alimento principal para estas tres especies son frutos de las plantas del género *Ficus* (Gardner 1977, Bonaccorso 1979, Handley *et al.* 1991, Kalko *et al.* 1996, Calonge 2009), las cuales se presentaban en el estrato superior del bosque. Aunque solamente se capturaron seis individuos de *Artibeus lituratus* y dos de *Platyrrhinus helleri* y esto no permitió establecer mediante un análisis estadístico su preferencia por un estrato, estas especies mostraron un gran valor en el índice de preferencia por el estrato superior del bosque (73% y 100% respectivamente), lo cual concuerda con los resultados de Bernard (2001) y Kalko & Handley (2001), quienes atribuyen este hecho también a que los sitios donde se perchan para comer los frutos están en el subdosel (Handley *et al.* 1991). Por su parte, la especie *Uroderma bilobatum* si tuvo una abundancia suficiente para determinar que si existe una preferencia por el estrato ADF (Figura 18 c), y además fue la especie que mostró el segundo valor más alto en el índice de preferencia por el estrato superior del bosque (89%), ya que comparte los mismos hábitos en su alimentación con *Artibeus lituratus* y *Platyrrhinus helleri*. Las capturas ocasionales de *Uroderma bilobatum* en el sotobosque se pueden atribuir a la presencia de la palma (Arecaceae) *Sabal mauritiformis*, la cual es usada por estos murciélagos como tienda durante el día (Rodríguez-Herrera *et al.* 2007).

La última especie frugívora que presentó el mayor valor de preferencia por el estrato superior del bosque (100%) fue *Sturnira lilium*, de la cual se capturaron seis individuos exclusivamente en las redes de la ADF. En el estudio realizado por Calonge (2009) en remanentes de bosque seco tropical en el departamento de Córdoba, se encontró que esta especie consume frutos de plantas de los géneros *Piper*, *Solanum* y *Cecropia*. Sin embargo, la ausencia de plantas del género *Solanum* en la colecta botánica podría estar indicando que esta especie se esté alimentando de frutos de *Piper* y *Cecropia*, especies que se encuentran en el sotobosque y en la parte superior del bosque, respectivamente. Adicionalmente se podría proponer que esta especie se encontró



exclusivamente forrajeando por la ADF debido a los reportes de Willig (1983), quien sugirió que *Sturnira lilium* podría evadir la competencia con *Carollia perspicillata* (un frugívoro del mismo tamaño que también consume *Piper*) por el consumo de los mismos frutos, lo que cual permitiría pensar que *Sturnira lilium* preferiría consumir frutos de *Cecropia*, y por tanto se encuentre forrajeando por el estrato superior del bosque.

Para *Phyllostomus hastatus* y *Rhogeessa io* solamente se capturaron un individuo de cada especie, lo cual no permitió hacer inferencias sobre su preferencia por un estrato del bosque. Sus requerimientos nutricionales generalmente son a partir de insectos. En el trabajo de Calonge (2009) se describe que la dieta de *Phyllostomus hastatus* se compone de insectos y polen, sin embargo, en varios trabajos esta especie se ha descrito como omnívora por consumir no solo insectos y polen, si no frutos (*Piper* y *Cecropia*, entre otros) y algunos pequeños vertebrados (Gardner 1977 y Emmons & Feer 1997).

Las tres especies del género *Carollia* que fueron capturadas son consideradas especialistas del sotobosque (Bernard 2001 y Kalko & Handley 2001) debido a que son especies que se reconocen por su importante papel como dispersoras de *Piper* en trabajos como los de Thies y Kalko (2004), Estrada-Villegas y colaboradores (2007), López y Vaughan (2007), Golzaves da Silva y colaboradores (2008) y actualmente en el trabajo de Calonge (2009) realizado también en el departamento de Córdoba. Esto podría estar explicando la captura de dos individuos de *Carollia castanea* y de un individuo de *Carollia perspicillata* en el sotobosque, sin embargo sus abundancias fueron muy bajas para hacer conclusiones significativas sobre la preferencia por un estrato. En el caso de *Carollia brevicauda*, donde su abundancia permitió realizar un análisis estadístico, se encontró que no presentó una diferencia significativa en su abundancia por noche entre los dos estratos (Figura 18 b), lo cual concuerda con su valor del índice de preferencia al estrato superior del bosque (56%), dejando ver que esta especie no presenta preferencia por ningún estrato. Las razones por las cuales se capturaron un número similar de individuos arriba y abajo, puede estar relacionado con el hecho de que, además de alimentarse de *Piper*, para esta especie también se ha reportado el consumo de plantas del género *Vismia* (Bonaccorso 1979, Charles-Dominique 1986 y Fleming 1988), la cual fue encontrada en la ADF durante la colecta botánica. Aunque la mayoría del ciclo vital de los individuos de estas especies ocurre en el

sotobosque, se ha registrado que ocasionalmente se alimentan de frutos del dosel (Bonaccorso 1979 y Kalko *et al.* 1996).

De las cuatro especies que se capturaron en ambos estratos del bosque, ninguna presentó un valor alto del índice de preferencia al estrato superior, sino que en su mayoría (tres de cuatro especies) mostraron preferencia por el dosel. Esto le atribuye al espacio de la altura disponible para forrajeo (ADF) una gran importancia, ya que fue el único estrato por el cual las especies frugívoras, capturadas en ambos estratos, presentaron altos valores en el índice de preferencia al estrato superior (CP).

Las especies *Lophostoma silvicolum*, *Dermanura glauca*, *Artibeus obscurus* y *Trachops* sp. presentaron muy bajas abundancias y por tanto no fue posible hacer un análisis estadístico sobre su preferencia por un estrato del bosque. Estas cuatro especies fueron capturadas exclusivamente en el sotobosque. Las dos primeras especies se conocen por sus hábitos como insectívoros del follaje, por lo que han sido catalogados como especialistas del sotobosque (Bernard 2001 y Kalko & Handley 2001). Adicionalmente, se conoce que tanto *Lophostoma silvicolum* como *Trachops* sp. tienen sitios de percha en termiteros, en troncos y en ramas que se encuentran principalmente en el sotobosque (Handley 1976, Bonaccorso 1979 y Kalko *et al.* 1996).

Las dos únicas especies que presentaron una diferencia significativa en su abundancia durante las noches de muestreo entre los dos estratos del bosque fueron *Artibeus jamaicensis* y *Uroderma bilobatum*, las cuales pueden ser calificadas como especies que prefieren el estrato superior del bosque.

Los resultados permiten concordar con las conclusiones de Kalko & Handley (2001), quienes afirman que las bajas tasas de captura de varias especies, los diferentes esfuerzos de captura y configuraciones de las redes que se emplean en los estudios sobre estratificación vertical en murciélagos y las variaciones en la ubicación de las redes en el estrato superior del bosque (en doseles abiertos o cerrados) hacen que la clasificación de especies de dosel y de sotobosque sea todavía prematura. Además, esta clasificación no implica que todas las especies estén limitadas a un estrato específico dentro del bosque, sino que las especies pueden estar usando todos los estratos. Un ejemplo de esto son precisamente *Artibeus jamaicensis* y *Uroderma bilobatum*, junto con *Carollia brevicauda* y *Artibeus lituratus*.

Estos resultados no solamente pueden estar afectados por factores ecológicos como la dieta, el comportamiento de forrajeo y la selección de sitios de percha por parte de cada especie, sino también por la ubicación de las redes, el esfuerzo de muestreo, la época del año y el clima. Estos factores deben ser tomados en cuenta a la hora de interpretar los resultados de este tipo de estudios con redes de niebla, ya que varían bastante entre los trabajos de estratificación vertical de murciélagos (Kalko & Handley 2001).

#### **5.4 Estratificación vertical y ecomorfología alar.**

Existe una correlación significativa entre la masa de los individuos y su carga alar (WL), ya que este índice ecomorfológico relaciona la masa corporal con el tamaño de las alas. En este sentido, la carga alar varía con el tamaño de murciélagos geoméricamente similares, y por tal alometría, los murciélagos de mayor tamaño corporal presentan mayor carga alar con respecto a los de menor tamaño (Norberg & Rayner 1987, Norberg 1994). En este sentido, se puede observar cómo los murciélagos de tamaños similares se agrupan en la Figura 19: los de menor tamaño corporal (entre 0.01 y 0.02 Kg) *Uroderma bilobatum*, *Carollia brevicauda* y *Sturnira lilium* que así mismo presentan los menores valores de carga alar (entre 11 y 12 N m<sup>-2</sup>); *Lophostoma silvicolum* que presenta un valor medio en su tamaño corporal (0.03 Kg) y su carga alar (15 N m<sup>-2</sup>); y los murciélagos de mayor tamaño (entre 0.04 y 0.06 Kg) y mayor carga alar (17 N m<sup>-2</sup>), *Artibeus jamaicensis* y *Artibeus lituratus*.

Para cuantificar el tamaño y la forma de las alas de las especies de murciélagos se emplean los valores de la carga alar, el aspecto de radio (A) y el índice de la forma de la punta (I) (Norberg & Rayner 1987 y Norberg 1994). En general, se sabe que para las especies de Phyllostomidos las puntas de las alas son más redondeadas (con un valor mayor que 1) que el promedio con las demás familias de chiropteros. En cuanto a su carga alar y aspecto de radio, puede presentar una amplia variación en sus valores, por lo cual es más adecuado estudiar estos parámetros en cada subfamilia (Norberg & Rayner 1987).

Los miembros de la subfamilia Phyllostominae presentan alas similares a los Vespertilionidos en forma y tamaño, especialmente en el caso de los insectívoros como *Lophostoma silvicolum*, los cuales al presentar membrana interfemoral, reducen su carga alar con respecto al resto de phyllostomidos, pero incrementan su maniobrabilidad para capturar especies dentro de la

vegetación. Adicionalmente potencian su habilidad para cargar con presas de gran tamaño durante el vuelo. Para la especie *Lophostoma silvicolum*, al ser una especie insectívora de follaje, además de estas características, presenta un menor valor del índice de forma de la punta (1.7) y del aspecto de radio (7.9) con respecto a los Phyllostomidos de mayor tamaño (*Artibeus jamaicensis* y *Artibeus lituratus*). Esto le confiere puntas que tienden a ser menos redondeadas, lo cual también incrementa su maniobrabilidad. Con estas características, los miembros de esta subfamilia con bajos valores en el aspecto de radio realizan vuelos lentos y maniobrables dentro de la vegetación (Norberg & Rayner 1987).

En el caso de la subfamilia Carrollinae, las especies se caracterizan por presentar alas con puntas más redondeadas y menores valores de aspecto de radio que otros Phyllostomidos. La especie *Carollia brevicauda* presenta estas características en sus valores del índice de forma de la punta (1.8) y de aspecto de radio (7.3), lo cual, junto con su valor de carga alar, los caracteriza por realizar vuelos rápidos en distancias cortas dentro de la vegetación (Norberg & Rayner 1987). Las especies de esta subfamilia difieren de las especies del género *Artibeus* (las cuales presentan alas similares a las del género *Carollia* pero son de mayor tamaño) al alimentarse en estratos inferiores del bosque de un rango más amplio de frutos (Bonaccorso 1979).

Por su parte, la familia Stenodermatinae es la subfamilia más diversa morfológicamente dentro de los phyllostomidos (Norberg & Rayner 1987). El índice de forma de la punta tiende a ser mayor, lo cual concuerda con los valores encontrados en *Artibeus lituratus* (1.8), *Uroderma bilobatum* (1.9), *Sturnira lilium* (2.2) y *Artibeus jamaicensis* (2.3). El aspecto de radio es bajo en comparación al resto de familias de chiropteros y el valor de la carga alar es un poco mayor al promedio que presenta la familia, variando por debajo del promedio en *Uroderma bilobatum* hasta los valores altos de *Stenoderma rufum* (Norberg & Rayner 1987). En general, al ser la mayoría especies frugívoras, se caracterizan por presentar alas cortas (debido a que la mayoría de especies presentan una reducida o ausente membrana interfemoral, lo cual incrementa el valor de la carga alar) que les permiten realizar vuelos rápidos con un consumo moderado de energía. Esto es especialmente importante para algunos frugívoros que realizan largos vuelos entre los sitios donde consiguen el alimento y sus perchas, como en el caso de frugívoros nómadas como *Uroderma bilobatum*, *Artibeus jamaicensis* y *Artibeus lituratus*. Para estas especies, que vuelan muchas veces con frutos que corresponden al 40% de su peso corporal, es importante compensar

con valores bajos en su aspecto de radio (8.7, 8.5 y 8.2, respectivamente), que además les permiten reducir la velocidad del vuelo dentro de la vegetación (Norberg & Rayner 1987). Cabe resaltar que estas especies son reconocidas por consumir frutos del dosel, lo cual podría relacionarse con su mayor valor en el aspecto de radio con respecto a las especies de sotobosque *Carollia brevicauda* y *Lophostoma silvicolum*.

Con estos resultados se puede observar la significativa correlación que se halló entre el valor del aspecto de radio y el valor del índice de preferencia al estrato superior del bosque. Lo que se observa es que las especies que prefieren la ADF presentan un valor mayor en el aspecto de radio de sus alas (alas delgadas), lo cual se relaciona con vuelos que tienden a realizarse en espacios más abiertos, mientras que las especies con menor preferencia por el dosel presentan un menor aspecto de radio (alas anchas), lo cual se relaciona con vuelos dentro de la vegetación (Norberg & Rayner 1987 y Norberg 1994).

No se presentó una correlación entre la masa de los individuos y el valor del índice de preferencia al estrato superior del bosque (CP), ya que, como se observó durante el muestreo en campo, tanto especies de gran tamaño (*Artibeus lituratus* y *Artibeus jamaicensis*) como especies pequeñas (*Uroderma bilobatum* y *Sturnira lilium*) fueron capturadas con mayor frecuencia en el ADF. Al estar fuertemente correlacionado el valor de la masa corporal con el de la carga alar, se observa que tampoco hay correlación entre ésta última y el valor de CP, por lo que se puede concluir que para este estudio, el tamaño corporal y la longitud de las alas no afectan de forma significativa la preferencia por un estrato del bosque (Figura 19).

### **5.5 Implicaciones para la conservación.**

Los resultados de este estudio coinciden con los de otros estudios como los de Bonaccorso (1979), Brosset & Charles-Dominique (1990), Simmons & Voss (1998), Cosson y colaboradores (1999), Bernard (2001) y Kalko & Handley (2001), en los que el uso intenso de todos los estratos del bosque, desde el suelo hasta el dosel por parte de los murciélagos, sugiere que la integridad y la complejidad de los bosques son factores importantes sobre la composición, abundancia, y probablemente también sobre la función de los ensamblajes de murciélagos (Kalko & Handley 2001).

Esto es especialmente importante para los murciélagos frugívoros, los cuales han mostrado ser especialmente sensibles a la estructura de la vegetación en el estudio de Pérez-Torres (2004), ya que sus resultados sugieren que la reducción en la altura disponible para forrajeo (ADF) conlleva a una reducción en la riqueza de especies frugívoras. En este sentido, los murciélagos frugívoros son los más vulnerables a la extinción local como resultado de las variaciones estructurales de la vegetación (Pérez-Torres 2004). Para el caso de este estudio, el muestreo con redes de niebla elevadas entre los 5 y los 8 m de altura, implicó un mayor éxito de captura en este estrato. Adicionalmente, las diferencias significativas en las abundancias entre el sotobosque y la ADF para las especies *Artibeus jamaicensis* y *Uroderma bilobatum* permitió identificar su preferencia por el estrato superior del bosque, gracias a la presencia de la ADF, el cual les permite desplazarse por el bosque mediante vuelos económicos y eficientes.

Por esta razón, se considera que la conservación de los fragmentos de bosques nativos es especialmente importante por el grado de estructura de la vegetación que ofrece para promover y mantener la biodiversidad, y en este caso específico, porque los bosques maduros y conservados proporcionan estratos con diferentes grados de heterogeneidad para que los ensamblajes de murciélagos se estructuren.

Si se tiene en cuenta que los murciélagos frugívoros son dispersores efectivos de muchas especies de plantas (Fleming & Sosa 1994), la disminución o pérdida en estas especies en fragmentos de bosque podría alterar los procesos de dispersión de semillas (van der Pijil 1957, Morrison 1980, Thomas *et al.* 1988, Howe & Smallwood 1982, Whitmore 1997 y Medellín & Gaona 1999). Esto afectaría los procesos de regeneración natural de estas áreas y se podría alterar la estructura demográfica y genética de las plantas que dependen de alguna manera de los murciélagos para su reproducción (Pérez-Torres 2004), como es el caso de las plantas del género *Ficus* y *Cecropia*, las cuales pueden estar siendo dispersadas por *Artibeus jamaicensis* y *Uroderma bilobatum*, gracias a la existencia de la ADF, el cual les provee un espacio para forrajear por el bosque en busca de alimento y refugio.

## **6. CONCLUSIONES.**

Se registraron en total 14 especies de murciélagos: 9 frugívoros de la familia Phyllostomidae (*Artibeus jamaicensis*, *Artibeus lituratus*, *Artibeus obscurus*, *Carollia brevicauda*, *Carollia*

*castanea*, *Carollia perspicillata*, *Dermanura glauca*, *Sturnira lilim* y *Platyrrhinus helleri*), 2 insectívoros del follaje de la misma familia (*Lophostoma silvicolum* y *Trachops* sp.), un omnívoro (*Phyllostomus hastatus*) y un insectívoro de la familia Vespertilionidae (*Rhogeessa io*).

El éxito de captura fue significativamente mayor en la ADF que en el sotobosque.

Aunque se presentó un valor mayor de la riqueza específica en el sotobosque, los valores de equidad y de dominancia en estos fueron similares a los de la ADF debido a que al disminuir el número de especies en el ADF también cambio equitativamente el número de individuos (Pérez-Torres 2004).

Cuatro especies (*Sturnira lilim*, *Platyrrhinus helleri*, *Rhogeessa io*, y *Phyllostomus hastatus*) fueron capturadas exclusivamente en las redes elevadas, por lo que cabe resaltar la importancia de combinar redes de piso con redes elevadas para incrementar la efectividad de los inventarios locales, aumentando la precisión para estudios de estructura y composición de los ensamblajes.

Se presentaron diferencias significativas en las variables de heterogeneidad para los dos estratos del bosque, en términos del número de individuos de especies de plantas, porcentaje de cobertura y número de contactos con ramas. Esto permitió afirmar que el estrato inferior del bosque presentaba mayor heterogeneidad del hábitat.

Las especies *Artibeus jamaicensis* y *Uroderma bilobatum* mostraron una preferencia significativa por el ADF, mientras que *Carollia brevicauda* no evidenció preferencia por ningún estrato pues su abundancia fue similar en ambos estratos. Esto se puede deber probablemente a sus hábitos alimentarios, de percha y de forrajeo.

Existe una correlación significativa entre el aspecto de radio de los individuos de cada especie (que presentara más de 2 individuos) y su índice de preferencia al estrato superior del bosque (CP), de lo cual se infiera que especies que presenten un mayor aspecto de radio (alas que tienden a ser más delgadas) se caracterizan por volar por zonas con menor heterogeneidad como la ADF.

Los hábitos alimentarios, en conjunto con los hábitos de percha, de forrajeo y la morfología alar son conocimientos esenciales para entender la organización de los ensamblajes de murciélagos en

los bosques tropicales, incluso pueden llegar a tener un gran poder predictivo por lo que su investigación es muy importante para el aporte en la creación de estrategias de conservación, especialmente en áreas tan fragmentadas como el bosque seco tropical.

## **7. RECOMENDACIONES.**

Evaluar la dieta de las especies de murciélagos presentes en el bosque Guacharacal de la Hacienda Betancí para complementar el análisis de la estratificación vertical del ensamblaje de murciélagos.

Realizar un trabajo similar a este pero en época seca, utilizando las mismas estaciones y tratando de aplicar el mismo esfuerzo de muestreo para determinar si existen diferencias en la estratificación del ensamblaje de murciélagos.

Construir plataformas o aplicar técnicas que permitan acceder más fácilmente al dosel de los bosques.

Continuar con los esfuerzos por conservar los fragmentos de bosque seco tropical en la Hacienda Betancí, puesto que sus características estructurales, como es el gran número de especies de árboles, son esenciales para mantener hábitats heterogéneos que ayudan al mantenimiento de la diversidad de murciélagos.



## 8. REFERENCIAS.

Adams, R. H. 1941. Stratification, diurnal and seasonal migration of animals in a deciduous forest. *Ecological Monographs* 11: 190-227.

Aguirre, L. F. 1994. Estructura y ecología de las comunidades de murciélagos de la sabana de Espiritu (Beni, Bolivia). Tesis de licenciatura, Universidad Mayor de San Andrés. La Paz. 192 p.

Aguirre, F. L., Herrel, A., Van Damme, R. & Mathysen, E. 2002. Ecomorphological analysis of trophic niche partitioning in a tropical savanna bat community. *Proceedings of the royal society* 296: 1271-1278.

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

Aldridge, H. D. J. N. & Rautenbach, I. L. 1987. Morphology, echolocation and resource partitioning in insectivorous bats. *Journal of Animal Ecology* 56:763-778.

Alle, W. C. 1926. Measurement of environmental factors in the Tropical Rain Forest of Panama. *Ecology* 7:273-303.

Alle, W. C. 1926a. Distribution of animals in a Tropical Rain-Forest with relation to environmental factors. *Ecology* 7(4): 445-468.

Altringham, J. D. 1996. *Bats: Biology and behaviour*. Oxford University Press, Oxford. 262 p.

Ascorra, C., Solari, S. & Wilson, D. E. 1996. Diversidad y ecología de los quiropteros en Pakitza. Pp. 593-612 en: Wilson, D. E. & Sandoval, A. (Eds). *The biodiversity of Southeastern Peru*. Editorial Horizonte, Lima.

Ballesteros, J., Fernández, C. & Dueñas, P. 2006. Introducción a la biodiversidad faunística del departamento de Córdoba, Colombia. Facultad de Ciencias básicas e Ingenierías, Universidad de Córdoba, Colombia. Informe técnico.

- Ballesteros, J., Racero, J. & Núñez, M. 2007. Diversidad de murciélagos en cuatro localidades de la zona costanera del departamento de Córdoba Colombia. *Rev.MVZ Córdoba* 12(2): 1013-1019.
- Bell, G. & Lechiwics, M. J. 1991. The ecology and genetics of fitness in forest plants. I. environmental heterogeneity by explant trials. *Journal of ecology* 79: 663-685.
- Belwood, J. J. 1989. Foraging behavior, prey selection and echolocation in phyllostomine bats. Pp. 601-605 en: Nachtigall, P. E. (Ed.). *Animal sonar: processes and performance*. Plenum Press, New York.
- Bergallo, H., Esbérard, C., Ribeiro-Mello, M., lins, V., Mangolin, R., Melo, G. & Baptista, M. 2003. Bat species richness in atlantic forest. What is the minimum sampling effort? *Biotropica* 35(2): 278-288.
- Bernard, E. 1997. Vertical stratification of bat communities in tree fall gaps in primary forest of Central Amazonia. Pp. 1–80. Tesis de MSc, Brazilian National Institute for Research in the Amazon – INPA, Manaus.
- Bernard, E. 2001. Vertical Stratification of Bat Communities in Primary Forests of Central Amazon, Brazil. *Journal of tropical ecology* 17(1): 115-126.
- Bernard, E. 2001. Vertical Stratification of Bat Communities in Primary Forests of Central Amazon, Brazil. *Journal of tropical ecology* 17(1): 115-126.
- Bonaccorso, F. J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences* 4: 359–408.
- Brosset, A. & Charles-Dominique, P. 1990. The bats from French Guiana: a taxonomic, faunistic and ecological approach. *Mammalia* 54: 509–560.
- Calonge, B. H. 2009. Dieta y estrucutra trófica del ensamblaje de murciélagos en un sistema de ganadería extensiva en remanentes de bosque seco tropical en Córdoba (Colombia). Pontificia Universidad Javeriana. Facultad de Ciencias. Carrera de Biología. Bogotá. 101 p.
- Cantrell, R. S. & Cosner, C. 1991. The effects of spatial heterogeneity in population dynamics. *Journal of mathematical biology* 29: 315-338.

Casinos, A. & Gasc, J. P. 2002. Constraints, size and shape. Pp. 325-335 en: Aerts, P., D'Août, K., Herrel, A. & Van Damme, R. (Eds.). Topics in functional and ecological vertebrate morphology. Shaker publishing. Netherlands.

Charles-Dominique, P. 1991. Feeding strategy and activity budget of the frugivorous bat *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae) in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 7:243-256.

Colquhoun, M. K. & Morley, A. 1943. Vertical zonation in woodland bird communities. *Journal of animal ecology* 12: 75-81.

Cosson, J. F., Pons, J. M., & Masson, D. 1999. Effects of forest fragmentation on frugivorous and nectarivorous bats in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 15: 515–534.

Díaz, J. M. 2006. Bosque Seco Tropical Colombia. Primera edición. I/M Editores. Santiago de Cali, Colombia. 204 p.

Dilger, W. C. 1956. Adaptive modifications and ecological isolating mechanisms in the thrush genera *Catharus* and *Hylocichla*. *Wilson Bulletin* 68:171-199.

Dunlavy, J. C. 1935. Studies on the phyto-vertical distribution of birds. *The Auk* 52:425-431.

Dutilleul, P. 1993. Spatial heterogeneity and the design of ecological field experiments. *Ecology* 74(6): 1646-1658.

Emmons, L. H. & Feer, F. 1997. Neotropical rainforest mammals: a field guide. University of Chicago Press, Illinois.

Erwin, T. L. 1988. The tropical forest canopy: the heart of biotic diversity. Pp. 123-129 en: Wilson, E.O. (Ed). *Biodiversity*. National Academy Press, Washington, D. C.

Estrada, A., Coates-Estrada, R. & Merit, D. 1993. Bat species richness and abundase on tropical rain forest fragments and in agricultural hábitats at los Tuxtlas, Mexico. *Ecography* 16: 309-646.

- Estrada-Villegas, S. Pérez-Torres, J. & Stevenson, P. 2007. Dispersión de semillas por murciélagos en un borde de bosque montano. Sociedad Venezolana de Ecología. *Ecotropicos* 20(1):1-14.
- Fauht, J., Bernardo, J., Camara, M., Resetarits, W., Van Buskirk, J. & McCollum, A. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: A conceptual approach. *The American Naturalist* 147(2): 282-286.
- Fernández, A., Guerrero, R., Lord, R., Ochoa, J. & Ulloa, G. 1988. Mamíferos de Venezuela: Lista y claves para su identificación. 1ra. Edición. ASOVEM. Caracas, Venezuela. 185 p.
- Findley, J. S. 1993. *Bats: a community perspective*. Cambridge University Press, Cambridge. 167 p.
- Findley, J. S. & Wilson, D. E. 1982. Ecological significance of Chiropteran morphology. Pp. 243-260 en: Kunz, T. H. (Ed.). *Ecology of bats*. Plenum publishing corporation press. New York.
- Fleming, T. H., Hooper, E. T. & Wilson, D. E. 1972. Three Central American bat communities: structure, reproductive cycle, and movements patterns. *Ecology* 53:555-569.
- Fleming, T. H. 1986. The structure of Neotropical bat communities: a preliminary analysis. *Revista Chilena de Historia Natural* 59: 135–150.
- Fleming, T. H. 1993. Plant-visiting bats. *American Scientist* 81:460-467.
- Francis, C. M. 1994. Vertical stratification of fruit bats (Pteropodidae) in lowland dipterocarp rain forest in Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 10:523-530.
- Gardner, A. L. 1977. Feeding habits. Pp. 293-350, en: Baker, R. J., Jones, J. K, Jr. & Carter, D. C. (Eds.) *Biology of bats of the New World family Phyllostomidae, Part II*. Special publications of Museum Texas Tech University 13: 1-364.
- Gast, F., Escobar-Sarria, F., Repizzo, A., Alvarez, M., Mendoza-Cifuentes, H. & Villarreal-Leal, H. F. 1997. El bosque seco tropical (Bs-T) en Colombia. Villa de Leyva (Boyacá), Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

- Geiger, R. 1965. *The Climate Near the Ground*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Gilinsky, E. 1984. The role of fish predation and spatial heterogeneity in determining structure. *Ecology* 65: 455-468.
- González-Ortega, M. A. A & Morales-Pérez, J. E. 1998. Distribución vertical de la avifauna en un bosque templado de Zinacantan, Chiapas, Mexico. *Acta zoologica Mexicana* 75: 125-142.
- Gonzalves da Silva, A., Gaona, O. & Medellín, R. 2008. Diet and trophic structure in a community of fruit-eating bats in lacandon forest. *Journal of Mammalogy* 89 (1): 43-49.
- Handley, C. O. 1967. Bats of the canopy of an Amazonian forest. *Atas do Simposio sobre Biota Amazonica*. 5:211-215.
- Handley, C. O., Jr. 1976. Mammals of the Smithsonian Venezuelan project. *Brigham Young University Science Bulletin, Biological Series* 20:1-89.
- Handley, C. O. Jr., Wilson, D. E. & Gardner A. L. 1991. Demography and natural history of the Common Fruit Bat, *Artibeus jamaicensis*, on Barro Colorado Island, Panamá. *Smithsonian Contributions to Zoology* 511: 173 p.
- Harrison, J. L. 1962. The Distribution of feeding habits among animals in a Tropical Rain Forest. *The Journal of Animal Ecology* 31 (1): 53-63.
- Hartley, P. H. T. 1953. An ecological study of the feeding habits of the English titmice. *Journal of Animal Ecology* 22:261-288.
- Henry, M., Barrière, P., Gautier-Hion, A. & Colyn, M. 2004. Species composition, abundance and vertical stratification of a bat community (Megachiroptera: Pteropodidae) in a west African rain forest. *Journal of tropical ecology* 20: 21-29.
- Hodgkison, R., Balding, S. T., Zubaid, A. & Kunz, T. H. 2004. Habitat structure, wing morphology, and the vertical stratification of Malaysian fruit bats (Megachiroptera: Pteropodidae). *Journal of Tropical Ecology* 20:667-673.

- Howe, H. F. & Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematic* 13: 201-228.
- Hubbell, S. P. 1979. Tree dispersion, abundance and diversity in tropical dry forest. *Science* 203: 1299-1309.
- Humphrey, S. R., Bonaccorso, F. J. & Zinn, T. L. 1983. Guild structure of surface-gleaning ats in Panama. *Ecology* 64: 284-294.
- Kalko, E. K. V., Handley, C. O. & Handley, D. 1996a. Organization, diversity, and long-term dynamics of a Neotropical bat community. Pp. 503–553 en: Cody, M. & Smallwood, J. (Eds). *Long-term studies in vertebrate communities*. Academic Press, Los Angeles.
- Kalko, E. K. V. 1997. Diversity in tropical bats. Pp. 13-43 en: Ulrich, H (Ed.). *Tropical biodiversity and systematic*. Bonn: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander König.
- Kalko, E. K. V., & Handley Jr, C. O. 2001. Neotropical bats in the canopy: diversity, community structure, and implications for conservation. *Plant ecology* 153: 319-333.
- Karr, J. R. & Roth, R. R. 1971. Vegetation structure and avian diversity in several new world areas. *American Naturalist* 105: 423-435.
- Kelm, D. H. & Helversen, O. V. 2007. How to budget metabolic energy - torpor in a small Neotropical mammal. *Journal of Comparative Physiology, B: Biochemical, Systematic, and Environmental Physiology* 177(6): 667-677.
- Kendeigh, S. C. 1947. Bird population studies in the coniferous forest biome during a spruce budworm outbreak. Ontario Department of Lands and Forests, *Biology Bulletin* 1: 1-100.
- Law, B. S. 1996. The ecology of bats in south-east Australian forests and potential impacts of forestry practices: a review. *Pacific Conservation Biology* 2: 363–374.
- Lechowicz, M. J. & Bell, G. 1991. The ecology and genetics of fitness in forest plants. II. Microspatial heterogeneity of the edaphic environment. *Journal of ecology* 79: 687-696.

- Lentijo, G. M. & Kattan, G. H. 2005. Estratificación vertical de las aves en una plantación monoespecífica y en bosque nativo en la cordillera central de Colombia. *Ornitología Colombiana* 3:51-61.
- Linares, O. 1998. Mamíferos de Venezuela. Primera Edición. Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela. Venezuela. 348-590 p.
- Lodge, D. M., Barko, J. W., Strayer, D., Melack, J. M., Mittelbach, G. G., Howarth, R. W., Menge, B. & Titus, J. E. 1988. Spatial heterogeneity and habitat interactions in lake communities. Pp. 181-208 en S. R. Carpenter (Ed.). *Complex interactions in lake communities*. Springer-Verlag. New York, USA.
- Londoño-Murcia, M. C. 2006. Estructura y composición del ensamblaje de chiropteros en bosque y áreas abiertas de la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán, Oaxaca, México. Trabajo de posgrado (Maestra en ciencias biológicas). Universidad Nacional Autónoma de México. 98 p.
- Lopez, J. & Vaughan, C. 2007. Food niche overlap among neotropical frugivorous bats in Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 55 (1): 301-313.
- MacArthur, R. H. & MacArthur, J. W. 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42: 594-598.
- MacArthur, R. H., MacArthur, J. W. & Preer, J. 1962. On bird species diversity. II. Prediction of bird census from habitat measurements. *American Naturalist* 96: 167-174.
- MacArthur, R. H. 1964. Environmental factors affecting bird species diversity. *American Naturalist* 98: 387-397.
- MacArthur, R. H., Recher, H. & Cody, M. 1966. On the relation between habitat selection and species diversity. *American Naturalist* 100: 319-332.
- MacArthur, R. H. 1968. The theory of the niche. Pp. 159-176 en R. C. Lewontin (Ed.). *Population biology and evolution*. Syracuse university press. Syracuse, New York.
- McNab, B. K. 1971. The structure of tropical bat faunas. *Ecology* 52: 353-358.

- McNab, B. K. 1982. Evolutionary alternatives in the physiological ecology of bats. Pp. 151-200 en T. H. Kunz (Ed.). Ecology of bats. Plenum press. New York.
- Magurran, A. E. 2004. Ecological diversity and its measurement. 1a edición. Princeton University Press. New York. USA. 218 p.
- May, R. M. & MacArthur, R. H. 1972. Niche overlap as a function of environmental variability. Proceedings of the National Academy of Sciences 69(5): 1109-1113.
- Medellín, R. & Gaona, O. 1999. Seed dispersal by bats and birds in forest disturbed habitats in Chiapas, Mexico. Biotropica 31: 478-485.
- Medellin, R.A., Equihua, M. & Amin, M.A. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in Neotropical rainforests. Conservation Biology 14: 1666-1675.
- Meyer, C. F. J., Fründ, J., Pineda, W. & Kalko, E. K. V. 2008. Ecological correlates of vulnerability to fragmentation in Neotropical bats. Journal of applied ecology 45: 381-391.
- Moreno, C. E. 2000. Mnuual de métodos para medir la Biodiversidad. Primera edición. Estado de Hidalgo. Mexico. 62 p.
- Morrison, D. 1978. Foraging ecology and energetics of the frivorous bat *Artibeus jamaicensis*. Ecology 59(4): 716-723.
- Morrison, D. W. 1980. Efficiency of food utilization by fruit bats. Oecologia 45: 270-273.
- Moynihan, M. 1962, The organization and probable evolution of some mixed species flocks of neotropical birds. Smithsonian Miscellaneous Collections 143 (7).
- Murdoch, W. W., Evans, F. C. & Peterson, C. H. 1972. Diversity and pattern in plants and insects. Ecology 53: 819-829.
- Murphy, P. G. & Lugo, A. E. 1986. Ecology of tropical dry forest. Annual Review of Ecology and Systematics 17: 67-88.
- Nachman, G. 1981. A simulation-model of spatial heterogeneity and non-random searchin an insect host-parasitoid system. Journal of animal ecology 50: 27-47.



Norberg, U. M. 1987. Wing form and flight mode in bats. Pp. 43-56 en: Fenton, M. B., Racey, P. A. & Rayner, J. M. V. (Eds.). Recent advances in the study of bats. Cambridge University Press. Cambridge.

Norberg, U. M. & Rayner, J. M. V. 1987. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia: Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B, Biological Sciences 316:335-427.

Norberg, U. M. 1994. Wing design, flight performance and hábitat use in bats. Pp. 205-239 en: Wainwright, P. C & Reilly, S. M (Eds.). Ecological morphology. The University of Chicago Press. Chicago.

Ortegón-Martínez, D. & Pérez-Torres, J. 2007. Estructura y composición del ensamblaje de murciélagos (Chiroptera) asociado a un cafetal con sombrío en la mesa de los santos (Santander) Colombia. Actualidades biológicas 29(87): 215-228.

Parker, G.G. (1995). Structure and microclimate of forest canopies. Pp. 73-106 en M.D. Lowman & N.M. Nadkarni (Eds.). Forest Canopies. Academic Press, San Diego.

Parker, G. G. & Smith, A. P. 1992. Access to the upper forest canopy with a large tower crane. BioScience 42:664-670.

Patterson, B. D., Willig, M. R. & Stevens, R. D. 2003. Trophic strategies, niche partitioning, and patterns of ecological organization. Pp. 536-579 en: Kunz, T. H. & Fenton, M. B. (Eds.). Bat ecology. The University of Chicago Press. Chicago.

Pearson, D.L. 1971. Vertical stratification in a tropical dry forest. Condor 73:46-55.

Pérez-Torres, J. 2004. Dinámica del ensamblaje de murciélagos en respuesta a la fragmentación en Bosques Nublados: Un modelo de ecuaciones. Tesis de doctorado en ciencias biológicas. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá, D.C. 291 p.

Perry, D. R. 1984. The canopy of the tropical rainforest. Scientific American 251:138-146.

Pianka, E. R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: A review of concepts. *American Naturalist* 100: 33-43.

Pickett, S. T. A. & Cadenasso, M. L. 1995. Landscape ecology: spatial heterogeneity in ecological systems. *Science* 269:331-334.

Pielowski, Z. 1961. Wber die Vertikalverteilung der Vogel in einem Pineto-Quercetum Biotop. *Ekol. Polska A* 9:1-23.

Pine, R. H. & Anderson, J. E. 1979. Notes of stomach contents in *Trachops cirrhosus* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Mammalis* 43:568-570.

Piñero, D., Sarukhán, J. & González, E. 1977. Estudios demográficos en plantas *Astrokaryum mexicanum*. Estructura de las poblaciones. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 37: 69-118.

Powell, T. & Rucherson, P. J. 1985. Temporal variation, spatial heterogeneity, and competition for resources in plankton systems: a theoretical model. *American Naturalist* 125: 431-464.

Pringle, C. M. 1990. Nutrient spatial heterogeneity. Effects on community structure, physiognomy, and diversity of stream algae. *Ecology* 71: 905-920.

Rangel-CH, J. O. 2005. Proyecto: Recuperación de la vegetación relictual de áreas prioritarias de la zona de vida BS-T en el departamento de Córdoba. Primera Fase. Corporación autónoma regional de los valles del Sinú y San Jorge-CVS. Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia. Informa técnico. 255 p.

Recher, H. 1969. Bird species diversity and hábitat diversity in Australia and North America. *American Naturalists* 103: 75-80.

Rodríguez-Herrera, B., Medellín, R. A. & Timm, R. M. 2007. Murciélagos neotropicales que acampan en hojas. Primera edición. Editorial INBio. Santo Domingo de Heredia, Puerto Rico 178 p.

Roth, R. R. 1976. Spatial heterogeneity and bird species diversity. *Ecology* 57: 773-782.

Rosenzweig, M. L. & Winakur, J. 1969. Population ecology of desert rodent communities: habitats and environmental complexity. *Ecology* 50: 558-572.

Rzedowsky, J. 1988. *Vegetación de México*. Ed. Limusa. México 283- 302 p.

Sanders, N. J. & Shelford, V. E. 1922. A quantitative and seasonal study of a pine-dune animal community. *Ecology* 3: 306-321.

Schaefer, H. M., Schmidt, V. & Wesenberg, J. 2002. Vertical stratification and caloric content of the standing fruit crop in a tropical lowland forest. *Biotropica* 34(2): 244-253.

Schnitzler, H. -U. & Kalko, E. K. V. 1998. How echolocating bats search for food. Pp. 183–196 en: Kunz, T. H. & Racey, P. A. (Eds). *Bats: phylogeny, morphology, echolocation, and conservation biology*. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

Schoener, T.W. 1986. Resource partitioning. Pp.91–126 en Kikkawa, J. & Anderson, D. J. (Eds). *Community ecology: pattern and process*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Schulze, M., Seavy, N. & Whitacre, D. 2000. A Comparison of the Phyllostomid Bat Assemblages in Undisturbed Neotropical Forest and in Forest Fragments of a Slashand-Burn Farming Mosaic in Peten, Guatemala. *Biotropica* 32(1): 174-184.

Selaya, A. 2001. Estructura de la comunidad de murciélagos en tres tipos de bosque en el Valle del Sacta (Chapare-Bolivia). Tesis de Licenciatura. Universidad Mayor de San Simon. Cochabamba. 139 p.

Selaya, A. 2007. La importancia de estudios de ecomorfología en la investigación y conservación de murciélagos. Pp. 14-21 en: Aguirre, L. F (Ed.). *Historia natural, distribución y conservación de los murciélagos de Bolivia*. Editorial: Centro de ecología y difusión Simón I. Patiño. Santa Cruz, Bolivia.

Shaw, D. C. 2004. Vertical Organization of Canopy Biota. Pp. 73-101 en M. D. Lowman & H. B. Rinker (Eds.). *Forest canopies*. 2ª edición. Elsevier academic press. San Diego, California.

Simmons, N. B. & Voss, R. S. 1998. The mammals of Paracou, French Guiana: a Neotropical lowland rain forest fauna. Part 1. Bats. *Bulletin American Museum Natural History* 237: 1–219.

Slud, P. 1960. The birds of Finca "La Selva," Costa Rica: a tropical wet forest locality. *Bulletin American Museum Natural History* 121:53-148.

Smith, J. & Starret, A. 1979. Morphometric analysis of chiropteran wings. Pp. 229-317 en: Baker, R. J., Jones Jr., J. K & Carter, D. C. (Eds.). *Biology of bats of the New World, Family Phyllostomidae. PART III. Special publications, The Museum. Texas Tech University.*

Soberon, J. & Lorente-Busquets, J. 1993. The use of especies accumulation functions for prediction of especies richness. *Conservation Biology* 7: 480-488.

Swartz, S. M., Freeman, P. M & Stockwell, E. F. 2003. Ecomorphology of bats: comparative and experimental approaches relating structural design to ecology. Pp. 257-300 en: Kunz, T. H & Fenton, M. B (Eds.). *Bat ecology. The University of Chicago Press. Chicago.*

Thies, W. & Kalko, E. 2004. Phenology of neotropical pepper plants (Piperaceae) and their association with their main dispersers, two short-tailed fruit bats, *Carollia perspicillata* and *C. castanea* (Phyllostomidae). *OIKOS* 104: 362–376.

Thomas, D., Cloutier, D., Provencher, M. & Houle, C. 1988. The shape of bird-and bat-generated seed shadows around a tropical fruting tree. *Biotropica* 20: 347-348.

Timm, R.M. & LaVal, R.K. 1998. A fiel key to the bats of Costa Rica. *Ocassional Publication Series, University of Kansas Center of Latin American Studies* 22:1-30.

Turcek, F. J. 1951. O stratifikacii vtace j populacie lesnh biocenoz typu Querceto-Carpinetum na juznom Slovensku. *Sylvia (Prague)* 13:71-86.

Van der Pijil, L. 1957. The dispersal of plants by bats (Chiropterochory). *Acta botánica Nearlandica* 6: 291-315.

Vela, I. M. 2009. Estructura y composición del ensamblaje de murciélagos en remanentes de bosque seco tropical asociados a un sistema de ganadería extensiva en la finca "El Refugio" (Córdoba-Colombia). Pontificia Universidad Javeriana. Facultad de Ciencias. Carrera de Biología. Bogotá. 84 p.

- Wainwright, P. C. 1994. Functional morphology as a tool in ecological research. Pp. 42-59 en: Wainwright, P. C. & Reilly, S. M. (Eds.). Ecological morphology: Integrative organismal biology. The University of Chicago Press, Chicago.
- Walther, B. A. 2002. Grounded ground birds and surfing canopy birds: the use of vertical niches observed in Neotropical birds and tested with simulation models. *The Auk* 119(3): 658-675.
- Weaver, J. E., Clements, F. E. 1938. Plant ecology. New York. 582 p.
- Weider, L. J. 1984. Spatial heterogeneity of *Daphnia* genotypes. Vertical migration and habitat partitioning. *Limnology and oceanography* 29: 225-235.
- Whitaker, J. O., Jr. & Findley, J. S. 1980. Foods eaten by some bats of Costa Rica and Panama. *Journal of Mammalogy* 61: 540-544.
- Whitmore, T. C. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance and species loss. Pp. 3-12 en: Lawrence, W. F. & Bierregaard, Jr., R. O. (Eds.). tropical forest remnants: Ecology, management and conservation of fragmented communities. 1<sup>st</sup> edition. University of Chicago press. Chicago, U.S.A.
- Wiens, J. A. 1974. Habitat heterogeneity and avian community structure in north American grasslands. *American Naturalist* 43: 237-270.
- Willig, M. R. 1983. Composition, microgeographic variation, and sexual dimorphism in Caatingas and Cerrado bat communities from Northeast Brazil. *Bulletin Carnegie Museum of natural History* 23: 1-131.
- Willson, M. F. 1974. Avian community organization and habitat structure. *Ecology* 55: 1017-1029.
- Wunder, L. & Carey, A. B. 1996. Use of the forest canopy by bats. *Northwest Science* 70: 79-85.
- Zubaid, A. 1994. Vertical stratification of pteropodid bats in a Malaysian lowland rainforest. *Mammalia* 58:309-311.

Zweers, G. 2003. Reassessing some selected methods in animal morphology. Pp. 337-352 en:  
Aerts, P., D'Aoút, K., Herrel, A & Van Damme, R (Eds.). Topics in functional and ecological  
vertebrate morphology. Shaker publishing. Netherlands.

## 9. ANEXOS.

**Anexo 1.** Formato de datos para procesar murciélagos del Laboratorio de Ecología Funcional.

Día \_\_\_ Mes \_\_\_ Año \_\_\_ Hora \_\_\_ Bolsa # \_\_\_ Tatuaje # \_\_\_ No. Red \_\_\_

Colecta: SI \_\_\_ NO \_\_\_ Recaptura: SI \_\_\_ NO \_\_\_

Departamento \_\_\_ Municipio \_\_\_ Vereda \_\_\_

Género \_\_\_ Especie \_\_\_

LT \_\_\_ LC \_\_\_ LPs.u \_\_\_ Lp c.u \_\_\_ LA \_\_\_ Calcáneo \_\_\_

LO \_\_\_ Env \_\_\_ HN \_\_\_ Tr \_\_\_ Pólux c.u \_\_\_ Pólux s.u \_\_\_

2DF1 \_\_\_ 2DF2 \_\_\_ 2DF3 \_\_\_

3DF1 \_\_\_ 3DF2 \_\_\_ 3DF3 \_\_\_

4DF1 \_\_\_ 4DF2 \_\_\_ 4DF3 \_\_\_

5DF1 \_\_\_ 5DF2 \_\_\_ 5DF3 \_\_\_

Peso neto \_\_\_

Sexo: M \_\_\_ F \_\_\_ Edad: Infantil \_\_\_ Juvenil \_\_\_ Subadulto \_\_\_ Adulto \_\_\_

Altura de la red \_\_\_ Altura en la red \_\_\_ Código red \_\_\_ Hábitat (estrato) \_\_\_

LT: Longitud total; LC: Longitud cola; LP s.u: Longitud pata sin uña; LP c.u: Longitud pata con uña; LA: Longitud del antebrazo; LO: Longitud de la oreja; Env: Envergadura; HN: Hoja nasal; Tr: Trago; nDFn: dedo n falange n.

**Anexo 2.** Lista de plantas encontradas en el bosque Guacharacal en la Hacienda Betancí.

Muestra	Familia	Género	Especie	Nombre común	Estrato
HOR001	Rubiaceae	<i>Palicourea</i>	sp.	Majagua	Sotobosque
HOR001b	Rubiaceae	<i>Palicourea</i>	sp.	Majagua	Sotobosque
HOR002	Melastomataceae	<i>Clidemia</i>	sp.	Pomo	ADF
HOR003	Poligonaceae			Hubero	Sotobosque
HOR004	Myrtaceae	<i>Eugenia</i>	<i>principium</i>	Raiján blanco	ADF
HOR005	Myrtaceae			Raiján rojo	ADF
HOR006	Clusiaceae	<i>Vismia</i>	sp.	Lacre	ADF
HOR007	Verbenaceae			Orín de perro	Sotobosque
HOR008	Bignonaceae	<i>Jacaranda</i>	sp.	Escubillo	ADF
HOR009	Cecropiaceae	<i>Cecropia</i>	sp.	Guarumo	ADF
HOR010	Piperaceae	<i>Piper</i>	sp.		Sotobosque
HOR011	Araceae			Chitua	Sotobosque
HOR012	Melastomataceae			Pata de garza	Sotobosque
HOR013	Lauraceae			Cabro	ADF
HOR014	Araraceae	<i>Bactris</i>	<i>minor</i>	Palma de corozo	Sotobosque
HOR015	Myrtaceae			Cachicarnero blanco	ADF
HOR016	Moraceae			Cachicarnero rojo	ADF
HOR017	Sapindaceae			Engaña mujeres	ADF
HOR018	Moraceae	<i>Ficus</i>	<i>magdalenica</i>	Cope/caucho	ADF
HOR019	Lauraceae	<i>Aniba</i>	sp.	Comino/laurel	ADF
HOR020	Caesalpiniaceae			Algarrobo	ADF
HOR021	Arecaceae	<i>Attalea</i>	<i>butyracea</i>	Palma de vino	ADF
HOR022	Bignonaceae			Cañaguata	ADF
HOR023	Arecaceae	<i>Astrocaryum</i>	<i>malybo</i>	Palma Lanceta	Sotobosque
HOR024	Myrtaceae	<i>Eugenia</i>	sp.	Vara de lion	Sotobosque
HOR025	Boraginaceae	<i>Cordia</i>	sp.	Vara blanca	ADF
HOR026	Simoroubaceae	<i>Simaba</i>	<i>cedron</i>	Cedron	ADF
HOR027	Anacardiaceae	<i>Spondias</i>	<i>mombin</i>	Jobo	ADF



Continuación Anexo 2.

HOR028	Sapindaceae			Vejuco verga de mulo	Sotobosque
HOR029	Caesalpinaceae			Cañañolo	ADF
HOR030	Lecythidaceae	<i>Eschweilera</i>	sp.	Carreto	Sotobosque
HOR031	Araliaceae	<i>Dendropanax</i>	sp.	Memebrillo	Sotobosque
HOR032	Mimosaceae			Tambolero	ADF
HOR034	Moraceae			Congo	ADF
HOR035	Flacourtiaceae	<i>Cacearia</i>	sp.	Vara de piedra	ADF
HOR036	Bignonaceae			Calenturo	ADF
HOR037	Arecaceae	<i>Sabal</i>	<i>mauritiformis</i>	Palma amarga	Sotobosque
HOR038	Malvaceae	<i>Sterculia</i>	<i>apetala</i>	Camajón	Sotobosque
HOR039	Rubiaceae			Toroncoyo	Sotobosque
HOR040	Sapotaceae			Maria angola	ADF

**Anexo 3.** Índices ecomorfológicos alares. HOR: número de campo. B (m): envergadura; S (m<sup>2</sup>): área alar; A (B<sup>2</sup> / S): aspecto de radio; M (kg): masa corporal; g (9.81 m s<sup>-2</sup>): aceleración gravitacional; WL (M×g/S): carga alar; TI: radio de longitud del extremo; Ts: radio de área del extremo; I: índice de forma de la punta. A.j=*Artibeus lituratus*, C.b=*Carollia brevicauda*, U.b=*Uroderma bilobatum*, A.l=*Artibeus lituratus*, S.l=*Sturnira lilium* y L.s=*Lophostoma silvicolum*.

Especie	HOR	M (Kg)	B (m)	S (m <sup>2</sup> )	A	WL (N m <sup>-2</sup> )	TI	Ts	I
A.j	1	0.0380	0.488	0.0202	11.8	18.4	1.96	1.78	9.81
	6	0.0470	0.420	0.0278	6.4	16.6	2.05	1.33	1.85
	11	0.0380	0.460	0.0224	9.5	16.7	1.75	1.18	2.07
	14	0.0415	0.480	0.0211	10.9	19.3	2.02	1.67	4.78
	15	0.0440	0.486	0.0203	11.6	21.2	2.35	1.13	0.92
	16	0.0470	0.508	0.0235	11.0	19.6	1.60	1.27	3.90
	24	0.0340	0.420	0.0219	8.1	15.2	1.71	0.93	1.18
	25	0.0428	0.482	0.0249	9.3	16.8	1.61	1.12	2.28
	26	0.0440	0.490	0.0229	10.5	18.9	1.65	1.26	3.22
	27	0.0415	0.460	0.0250	8.5	16.3	1.78	0.90	1.02
	28	0.0400	0.440	0.0213	9.1	18.4	1.46	1.09	2.94
	29	0.0390	0.450	0.0190	10.7	20.1	2.06	1.50	2.67
	32	0.0375	0.380	0.0207	7.0	17.8	1.79	1.06	1.45
	33	0.0360	0.390	0.0185	8.2	19.1	1.74	1.17	2.03
	35	0.0380	0.468	0.0249	8.8	15.0	1.55	1.30	5.10
	36	0.0420	0.450	0.0222	9.1	18.5	1.41	1.09	3.40
	39	0.0405	0.520	0.0243	11.1	16.3	1.83	1.44	3.73
	40	0.0400	0.518	0.0278	9.6	14.1	2.26	1.13	0.99
	41	0.0440	0.464	0.0262	8.2	16.5	1.59	1.15	2.60
	42	0.0410	0.444	0.0245	8.0	16.4	1.54	1.06	2.18
	43	0.0450	0.400	0.0220	7.3	20.0	1.42	1.31	11.77
	44	0.0420	0.560	0.0245	12.8	16.8	1.60	1.14	2.51
	45	0.0380	0.440	0.0271	7.2	13.8	1.68	1.07	1.76
	46	0.0470	0.506	0.0192	13.3	24.0	2.40	1.73	2.56
	47	0.0430	0.420	0.0263	6.7	16.1	1.40	0.95	2.10
	48	0.0430	0.450	0.0249	8.1	17.0	1.59	1.12	2.37
	50	0.0400	0.412	0.0210	8.1	18.7	1.83	1.08	1.45
53	0.0420	0.440	0.0301	6.4	13.7	1.48	0.93	1.69	

Continuación Anexo 3.

56	0.0400	0.488	0.0253	9.4	15.5	1.12	0.82	2.76
57	0.0400	0.440	0.0262	7.4	15.0	1.93	1.13	1.42
58	0.0440	0.520	0.0251	10.8	17.2	1.65	0.99	1.49
59	0.0400	0.444	0.0230	8.6	17.1	1.53	1.09	2.46
60	0.0490	0.506	0.0287	8.9	16.8	1.46	0.79	1.16
61	0.0410	0.466	0.0286	7.6	14.1	1.73	0.89	1.06
62	0.0490	0.440	0.0254	7.6	18.9	1.82	1.06	1.38
63	0.0320	0.460	0.0247	8.6	12.7	1.62	1.01	1.65
64	0.0420	0.500	0.0226	11.1	18.2	1.50	1.27	5.48
65	0.0400	0.424	0.0279	6.4	14.0	1.49	0.86	1.37
66	0.0470	0.516	0.0258	10.3	17.8	1.29	0.78	1.54
67	0.0430	0.450	0.0254	8.0	16.6	1.75	0.88	1.01
68	0.0550	0.480	0.0276	8.3	19.5	1.82	0.92	1.02
69	0.0430	0.474	0.0238	9.5	17.7	1.87	1.20	1.80
70	0.0440	0.444	0.0262	7.5	16.5	1.67	0.94	1.27
71	0.0380	0.450	0.0226	8.9	16.5	2.06	1.31	1.75
72	0.0440	0.450	0.0270	7.5	16.0	1.81	0.99	1.21
74	0.0400	0.430	0.0268	6.9	14.6	1.78	0.91	1.06
77	0.0450	0.460	0.0279	7.6	15.8	1.73	1.02	1.42
78	0.0500	0.440	0.0237	8.2	20.7	2.27	1.38	1.56
82	0.0450	0.480	0.0263	8.8	16.8	1.63	1.28	3.63
83	0.0380	0.480	0.0266	8.7	14.0	1.97	1.26	1.76
85	0.0450	0.420	0.0257	6.9	17.2	1.72	1.12	1.86
87	0.0360	0.494	0.0259	9.4	13.6	1.44	0.96	2.02
89	0.0420	0.477	0.0263	8.7	15.7	1.59	0.96	1.52
90	0.0330	0.460	0.0264	8.0	12.3	1.48	0.76	1.07
93	0.0360	0.424	0.0232	7.7	15.2	1.56	1.05	2.04
98	0.0410	0.460	0.0299	7.1	13.5	1.72	0.93	1.17
99	0.0440	0.458	0.0276	7.6	15.6	1.57	1.16	2.87
100	0.0470	0.350	0.0269	4.6	17.1	1.68	1.07	1.74
101	0.0515	0.500	0.0322	7.8	15.7	1.68	0.98	1.41
106	0.0390	0.480	0.0247	9.3	15.5	1.54	1.37	8.03
111	0.0460	0.480	0.0300	7.7	15.0	1.58	1.03	1.87
112	0.0460	0.444	0.0253	7.8	17.8	1.61	0.99	1.61
115	0.0410	0.480	0.0304	7.6	13.2	1.55	0.88	1.33
116	0.0465	0.436	0.0239	8.0	19.1	1.66	1.00	1.51
117	0.0440	0.460	0.0273	7.7	15.8	1.54	1.09	2.39

Continuación Anexo 3.

	118	0.0405	0.470	0.0262	8.4	15.2	1.65	1.11	2.05
	119	0.0405	0.506	0.0267	9.6	14.9	1.77	1.14	1.82
	120	0.0455	0.344	0.0218	5.4	20.5	2.10	1.35	1.82
	121	0.0410	0.356	0.0271	4.7	14.8	1.75	1.10	1.71
	123	0.0500	0.510	0.0300	8.7	16.3	1.59	1.00	1.71
	124	0.0460	0.460	0.0288	7.3	15.6	1.96	1.13	1.34
	125	0.0355	0.482	0.0230	10.1	15.1	1.53	1.03	2.08
	126	0.0380	0.436	0.0249	7.6	15.0	1.70	1.22	2.55
	136	0.0490	0.516	0.0210	12.7	22.9	2.07	1.40	2.10
	138	0.0520	0.432	0.0231	8.1	22.1	2.78	1.17	0.73
	140	0.0440	0.386	0.0261	5.7	16.5	1.95	0.97	0.99
	142	0.0470	0.458	0.0277	7.6	16.7	1.61	0.99	1.61
	143	0.0490	0.460	0.0255	8.3	18.9	1.77	1.09	1.60
	145	0.0390	0.240	0.0215	2.7	17.8	2.47	1.31	1.13
	146	0.0480	0.480	0.0287	8.0	16.4	1.51	1.15	3.18
	152	0.0450	0.502	0.0237	10.6	18.6	1.78	1.41	3.91
	155	0.0380	0.494	0.0278	8.8	13.4	1.41	0.90	1.74
	156	0.0425	0.480	0.0273	8.4	15.3	1.84	1.10	1.48
	158	0.0380	0.502	0.0269	9.4	13.8	1.68	1.05	1.65
	160	0.0415	0.470	0.0233	9.5	17.5	1.75	1.19	2.11
	161	0.0400	0.460	0.0242	8.7	16.2	1.65	0.97	1.43
	164	0.0490	0.490	0.0294	8.2	16.3	1.74	1.06	1.57
	165	0.0415	0.508	0.0255	10.1	15.9	1.56	1.09	2.35
	166	0.0445	0.518	0.0284	9.5	15.4	1.70	1.07	1.70
	168	0.0480	0.496	0.0267	9.2	17.7	1.69	1.28	3.17
	169	0.0410	0.516	0.0259	10.3	15.5	1.69	1.27	3.08
<b>Promedio</b>		<b>0.0426</b>	<b>0.4603</b>	<b>0.0253</b>	<b>8.5391</b>	<b>16.7053</b>	<b>1.73</b>	<b>1.12</b>	<b>2.27</b>
C.b	2	0.0200	0.320	0.0156	6.5	12.5	1.73	1.12	1.73
	5	0.0115	0.288	0.0121	6.8	9.3	1.57	1.04	1.57
	12	0.0120	0.330	0.0146	7.5	8.1	2.29	1.50	2.29
	18	0.0107	0.360	0.0134	9.7	7.8	2.15	1.54	2.15
	20	0.0260	0.320	0.0133	7.7	19.2	1.91	1.51	1.91
	21	0.0170	0.340	0.0143	8.1	11.7	1.69	1.41	1.69
	30	0.0180	0.290	0.0131	6.4	13.4	1.93	1.47	1.93
	38	0.0200	0.370	0.0160	8.5	12.2	1.78	1.32	1.78
	55	0.0170	0.346	0.0163	7.4	10.2	1.68	1.09	1.68
	92	0.0180	0.350	0.0176	7.0	10.0	1.61	0.93	1.61
	94	0.0190	0.306	0.0153	6.1	12.2	1.96	0.94	1.96

Continuación Anexo 3.

	95	0.0190	0.226	0.0181	2.8	10.3	1.70	1.09	1.70
	102	0.0160	0.350	0.0171	7.2	9.2	1.52	0.98	1.52
	109	0.0160	0.372	0.0166	8.4	9.5	1.68	1.12	1.68
	113	0.0155	0.328	0.0142	7.6	10.7	1.60	1.10	1.60
	114	0.0140	0.344	0.0163	7.2	8.4	1.56	1.19	1.56
	133	0.0170	0.344	0.0159	7.4	10.5	1.70	1.03	1.70
	139	0.0160	0.320	0.0125	8.2	12.6	2.46	1.15	2.46
	144	0.0180	0.240	0.0153	3.8	11.5	1.66	1.32	1.66
	159	0.0160	0.368	0.0151	9.0	10.4	1.63	1.16	1.63
	163	0.0155	0.396	0.0180	8.7	8.5	1.75	1.35	1.75
	167	0.0120	0.360	0.0146	8.9	8.1	3.26	1.79	3.26
Promedio		0.0166	0.3304	0.0152	7.3119	10.7432	1.86	1.23	1.86
U.b	8	0.0210	0.300	0.0094	9.6	22.0	1.24	0.07	1.92
	37	0.0200	0.320	0.0130	7.9	15.1	1.01	0.08	2.00
	49	0.0120	0.340	0.0114	10.1	10.3	1.09	0.07	2.00
	73	0.0150	0.290	0.0140	6.0	10.5	1.12	0.09	1.85
	81	0.0155	0.360	0.0130	10.0	11.7	1.01	0.08	1.44
	86	0.0155	0.350	0.0111	11.1	13.7	1.12	0.08	1.53
	96	0.0140	0.330	0.0157	7.0	8.8	0.92	0.08	1.07
	103	0.0145	0.330	0.0134	8.1	10.6	1.01	0.08	1.81
	104	0.0150	0.340	0.0134	8.6	11.0	1.14	0.08	1.87
	105	0.0140	0.340	0.0127	9.1	10.8	1.03	0.08	1.70
	110	0.0150	0.340	0.0140	8.3	10.5	1.41	0.10	1.32
	129	0.0150	0.314	0.0117	8.4	12.6	1.35	0.08	2.27
	130	0.0160	0.340	0.0124	9.4	12.7	1.22	0.08	2.56
	131	0.0150	0.286	0.0132	6.2	11.1	1.07	0.08	1.48
	132	0.0120	0.326	0.0130	8.2	9.1	0.97	0.08	1.33
	134	0.0160	0.316	0.0140	7.1	11.2	1.06	0.08	1.58
	135	0.0120	0.316	0.0103	9.7	11.4	1.46	0.08	4.81
141	0.0150	0.350	0.0126	9.7	11.7	1.15	0.08	2.07	
148	0.0150	0.370	0.0134	10.2	11.0	1.20	0.08	2.43	
157	0.0160	0.360	0.0136	9.5	11.5	1.02	0.09	1.53	
Promedio		0.0152	0.3309	0.0128	8.7111	11.8710	1.13	0.08	1.93
A.1	22	0.0610	0.530	0.0279	10.1	21.5	2.49	1.64	1.93
	84	0.0460	0.480	0.0276	8.4	16.4	1.84	1.22	1.95
	108	0.0580	0.488	0.0354	6.7	16.1	1.91	1.10	1.34
	147	0.0650	0.470	0.0351	6.3	18.2	1.80	1.05	1.41
	170	0.0510	0.566	0.0333	9.6	15.0	1.59	1.14	2.52

Continuación Anexo 3.

Promedio		0.0562	0.5068	0.0318	8.2167	17.4229	1.93	1.23	1.8326
S.1	91	0.0130	0.273	0.0132	5.6	9.7	1.70	1.06	1.68
	122	0.0160	0.324	0.0121	8.7	13.0	1.84	1.29	2.36
	150	0.0140	0.350	0.0121	10.1	11.4	1.93	1.39	2.61
	153	0.0150	0.356	0.0122	10.4	12.1	1.75	1.21	2.25
Promedio		0.0145	0.3258	0.0124	8.7131	11.5149	1.80	1.24	2.2247
L.s	19	0.0340	0.360	0.0164	7.9	20.4	1.37	0.94	2.20
	54	0.0250	0.378	0.0202	7.1	12.1	1.51	0.83	1.23
	149	0.0250	0.420	0.0201	8.8	12.2	1.35	0.87	1.82
Promedio		0.0280	0.3860	0.0189	7.9207	14.9067	1.41	0.88	1.7484

**Anexo 4.** Correlaciones entre los índices de ecomorfología alar y con el índice de preferencia al estrato superior del bosque (CP). A= aspecto de radio, WL=carga alar, I= índice de forma de la punta, M= masa.

		I	CP (%)	M (Kg)	A	WL (N/m)
I	Correlación Pearson	1	.052	.066	.297**	.190*
	Sig. (2-tailed)		.533	.431	.000	.022
	N	145	145	145	145	145
CP (%)	Correlación Pearson	.052	1	.042	.184*	.071
	Sig. (2-tailed)	.533		.619	.027	.393
	N	145	145	145	145	145
M (Kg)	Correlación Pearson	.066	.042	1	.094	.804**
	Sig. (2-tailed)	.431	.619		.262	.000
	N	145	145	145	145	145
A	Correlación Pearson	.297**	.184*	.094	1	.270**
	Sig. (2-tailed)	.000	.027	.262		.001
	N	145	145	145	145	145
WL (N/m <sup>2</sup> )	Correlación Pearson	.190*	.071	.804**	.270**	1
	Sig. (2-tailed)	.022	.393	.000	.001	
	N	145	145	145	145	145

\*\* . Correlación es significativa al nivel 0.01 (2-tailed).

\* . Correlación es significativa al nivel 0.05 (2-tailed).