



**UNIVERSIDAD CENTRAL DE
VENEZUELA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA**

“Composición y estructura de un ensamble de murciélagos (Chiroptera) en un bosque de tierras bajas de la Hacienda Guáquira, estado Yaracuy, Venezuela”

TRABAJO ESPECIAL DE GRADO

Presentado ante la ilustre Universidad Central de Venezuela, por la bachiller Grecia Carolina De La Cruz Melo Torres como requisito parcial para optar al título de Licenciado en Biología.

Tutor: Dr. César Molina

Caracas, Venezuela
Mayo 2014



UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA



ACTA VEREDICTO

Quienes suscriben, miembros del jurado designado por el Consejo de Escuela de Biología para evaluar el Trabajo Especial de Grado de la Br. Grecia Carolina De La Cruz Melo Torres, C.I. 17.856.981, titulado “*Composición y estructura de un ensamble de murciélagos (Chiroptera) en un bosque de tierras bajas de la Hacienda Guáquira, estado Yaracuy, Venezuela*”, nos hemos reunido hoy, 23 de mayo de 2014 a las 10:00 am., en la sala de conferencias Leandro Aristeguieta, para atender a la defensa pública de este trabajo, después de la cual consideramos que amerita la nota de diecinueve (19) puntos. Certificamos así que este Trabajo Especial de Grado cumple con los requisitos exigidos por la Universidad Central de Venezuela para optar por el título de Licenciada en Biología, Mención en Ecología.

Mercedes Salazar

Dr. Mercedes Salazar
C.I. 4.770.266

Carmen Ferreira Manóvas

Lic. Carmen Ferreira
C.I. 4.359.157

César Molina

Dr. César Molina
C.I. 5.074.769
(Tutor)

ÍNDICE

<i>Contenido</i>	
ÍNDICE DE TABLAS	v
ÍNDICE DE FIGURAS	vi
DEDICATORIA	ix
AGRADECIMIENTOS	x
RESUMEN	xi
INTRODUCCIÓN	1
ANTECEDENTES	6
OBJETIVO GENERAL	9
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	9
METODOLOGÍA	10
<i>Área de estudio</i>	10
<i>Ubicación geográfica</i>	10
<i>Clima</i>	10
<i>Vegetación</i>	12
<i>Localidades de muestreo</i>	13
<i>Trabajo de campo</i>	16
<i>Trabajo de laboratorio</i>	20
<i>Análisis de datos</i>	20
<i>Esfuerzo de captura y éxito de captura</i>	20
<i>Curva acumulativa de especies</i>	20
<i>Caracterización taxonómica del ensamble</i>	21
<i>Caracterización de la estructura del ensamble</i>	21
<i>Análisis funcional</i>	23
<i>Gremios tróficos</i>	23
<i>Estratos de búsqueda de alimento</i>	24
<i>Tamaño corporal</i>	24
<i>Comparaciones dentro y entre ensambles</i>	26
RESULTADOS	29
<i>Ensamble de quirópteros de la Hacienda Guáquira</i>	29
<i>Esfuerzo y éxito de captura</i>	29
<i>Curva acumulativa de especies</i>	29
<i>Caracterización taxonómica</i>	32
<i>Caracterización de la estructura del ensamble</i>	32

<i>Estructura trófica del ensamble</i>	36
<i>Estratos de búsqueda de alimento</i>	37
<i>Tamaño corporal</i>	38
<i>Comparación con otros ensambles de la Cordillera de la Costa</i>	42
<i>Esfuerzo de muestreo</i>	42
<i>Composición taxonómica</i>	43
<i>Diversidad y equidad</i>	44
<i>Estructura trófica</i>	48
<i>Estratos de búsqueda</i>	51
DISCUSIÓN.....	54
<i>Riqueza</i>	54
<i>Esfuerzo de muestreo y curvas de acumulación de especies</i>	54
<i>Composición taxonómica</i>	55
<i>Patrones de abundancia</i>	56
<i>Diversidad</i>	58
<i>Estructura trófica del ensamble</i>	60
<i>Estratos de búsqueda de alimento</i>	62
<i>Tamaño corporal y morfología alar</i>	64
CONCLUSIONES	67
RECOMENDACIONES	69
BIBLIOGRAFÍA	70
Apéndice I. Modelo de planilla de campo.....	78
Apéndice II. Registro fotográfico de los murciélagos capturados en la Hacienda Guáquira (Fotos de Grecia C. De La Cruz Melo T., excepto las fotos de <i>Trinycteris nicefori</i> y <i>Micronycteris megalotis</i> que fueron tomadas por César Molina.	79

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Esfuerzo y éxito de captura de murciélagos en las cuatro localidades muestreadas en la Hacienda Guáquira, durante los meses de mayo, agosto, septiembre, noviembre y diciembre de 2013.	29
Tabla 2. Listado de familias, subfamilias y especies de Murciélagos registrados en la Hacienda Guáquira (Donde N° ind: Número de individuos y AR: Abundancia relativa = <i>Individuos × nochemallas × horas</i>).....	33
Tabla 3. Comparación del tamaño del antebrazo por gremio trófico (IASD= insectívoro aéreo sobre dosel, IABD= insectívoro aéreo bajo dosel, y INFO= insectívoro de follaje) entre pares usando la prueba a posteriori de Mann-Whitney para un grado de significación de 0,05.....	41
Tabla 4. Comparación del peso por gremio trófico (IASD= insectívoro aéreo sobre dosel, IABD= insectívoro aéreo bajo dosel, y INFO= insectívoro de follaje) entre pares usando la prueba a posteriori de Mann-Whitney para un grado de significación de 0,05.	41
Tabla 5. Esfuerzo de muestreo y número de especies registrados en cinco localidades de la Cordillera de la Costa, en los cuales se usó cómo técnica de captura redes de neblina. ¹ Este trabajo, Hacienda Guáquira; ² Delgado y col. (2011), Parque Nacional Yurubí; ³ Fernández- Badillo y Ulloa (1990), Parque Nacional Henri Pittier; ⁴ Salazar (1984) y ⁵ Ochoa y col. (1995), Parque Nacional Guatopo.....	42
Tabla 6. Composición taxonómica en cuatro localidades de la Cordillera de Costa. ¹ Este trabajo y Machado (2007), Hacienda Guáquira; ² Delgado y col. (2011), Parque Nacional Yurubí; ³ Fernández- Badillo y Ulloa (1990) y Ochoa (2000), Parque Nacional Henri Pittier; ⁴ Salazar (1984), Ochoa y col. (1995) y Ochoa (2000), Parque Nacional Guatopo.	43
Tabla 7. Análisis de similitud para cuatro localidades de la Cordillera de Costa mediante el índice de Jaccard. ¹ Este trabajo y Machado (2007), Hacienda Guáquira; ² Delgado y col. (2011), Parque Nacional Yurubí; ³ Fernández- Badillo y Ulloa (1990) y Ochoa (2000), Parque Nacional Henri Pittier; ⁴ Salazar (1984), Ochoa y col. (1995) y Ochoa (2000), Parque Nacional Guatopo.	43
Tabla 8. Listado de familias, subfamilias y especies de murciélagos registrados en cuatro localidades de la Cordillera de Costa.	45
Tabla 9. Riqueza expresada en porcentaje por categoría tróficas en la Hacienda Guáquira (Este estudio; Machado, 2007); Parque Nacional Yurubí (Delgado- Jaramillo y col., 2011), P. N. Henri Pittier (Fernández-Badillo y Ulloa, 1990; Ochoa, 2000); P.N. Guatopo (Salazar, 1984: Ochoa y col., 1995; Ochoa, 2000).	48

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Mapa hidrográfico y de relieve de la Hacienda Guáquira, ubicada en el municipio San Felipe, estado Yaracuy, Venezuela. La línea rosada gruesa representa los límites de la hacienda, la cual limita por el norte con el poblado La Marroquina y el Rio Yaracuy, y por el suroeste con el poblado de El Aguatal.....11
- Figura 2.** Diagrama climático de Gaussien de la Estación Ecológica Guáquira (100 msnm). Las líneas punteadas muestran las temperaturas máximas y mínimas mensuales, la línea continua muestra la temperatura media mensual (Lotzak, 2007).12
- Figura 3.** Localidades muestreadas en la Hacienda Guáquira, estado Yaracuy, Venezuela. De derecha a izquierda están ubicadas las quebradas La Estación, La Herrera, La Guáquira y Colorado.13
- Figura 4.** Quebrada La Estación. El primer sitio de muestreo (A) se ubicó a partir de los 10°17'42,1"N; 68°39'412,5"O hasta 10°17'43,8" N; 68°38'11,6" O, en un rango altitudinal de 127 a 141 m.; el segundo sitio de muestreo (B) se ubicó a partir de los 10°17'33,5"N; 68°38'46,5"O hasta los 10°17'34,4"N; 68°38'47,1"O y en el intervalo altitudinal de 200 a 226 m.14
- Figura 5.** Ubicación de mallas de neblina en la quebrada La Guáquira, las cuales están cruzando la quebrada (A y B) y el interior del bosque (C). Las mallas se colocaron en las siguientes coordenadas: A) 10°17'54"N; 68°39'46,2"O, a 115 m de altitud; B) 10°17'55,4" N; 68°39'43,7"O, a 109 m de altitud; C) 10°17'54,2" N; 68°39'44,5'O', y a 118 metros de altitud14
- Figura 6.** Quebrada La Herrera, ubicación de mallas en el interior del bosque y cruzando la quebrada para los dos sitios de muestreos. El primer sitio de muestreo (A,B) se ubicó a partir de los 10°17'3,5"N; 68°39'419,5"O hasta 10°17'56,1"N; 68°39'5,3"O, en un rango altitudinal de 110 a 124 m. El segundo sitio de muestreo (B) se ubicó a partir de los 10°16'49,1"N; 68°39'10,7"O hasta los 10°16'53,2"N; 68°39'11,7"O, en el intervalo altitudinal de 140 a 188 m15
- Figura 7.** Ubicación de mallas de neblina en la quebrada Colorado, las cuales están cruzando la quebrada (A) y el interior del bosque (B). La malla de la quebrada (A) fue colocada en la siguiente coordenada 10°28'91,24" N; 68°65,2'60,6"O, a 115 m de altitud; y las del interior del bosque (B) se ubicaron desde los 10°17'11,4" N; 68°39'20,2"O hasta los 10°17'6,6" N, 68°39'19", en un intervalo altitudinal de 120 a 138 m.16
- Figura 8.** Malla de neblina utilizada para la captura de murciélagos en la Hacienda Guáquira.17
- Figura 9.** Perchas improvisadas, para el posterior procesamiento de los murciélagos en campo ...17
- Figura 10.** Corte del pelaje dorsal en los murciélagos capturados.....19
- Figura 11.** Preservación del material recolectado en campo para su posterior identificación en laboratorio.19

Figura 12. Mapa que representa los tres Parques Nacionales (Yurubí, Henri Pittier y Guatopo) con que se comparó el ensamble de murciélagos de la Hacienda Guáquira (Google Earth consultado: 03/04/2014)	27
Figura 13. Curva de acumulación de especies observada y curvas para los estimadores no paramétricos de máxima riqueza Chao 2, Jacknife 1 y Jacknife 2, para el ensamble de quirópteros de la Hacienda Guáquira.	30
Figura 14. Curva de acumulación de especies de murciélagos de la Hacienda Guáquira, para las 4 localidades muestreadas, A) La Estación , B) La Herrera, C) La Guáquira, y D) Colorado. Las líneas de datos de color rosado corresponden a la riqueza observada, mientras que las líneas restantes corresponden a los índices de máxima diversidad Chao 2 (azul), Jacknife 1 (morado) y Jacknife 2 (verde).....	31
Figura 15. Curva de riqueza- abundancia relativa de las especies de quirópteros registrados en la Hacienda Guáquira.....	34
Figura 16. Curva- rango abundancia relativa (individuos/horas-red) de las especies de quirópteros para cada una de las localidades muestreadas en la Hacienda Guáquira.....	35
Figura 17. Riqueza y abundancia total expresada en porcentaje de las categorías tróficas propuestas por Ochoa (2000) y Ochoa y col. (2005) en la Hacienda Guáquira.	37
Figura 18. Abundancia total, expresada en porcentaje de los estratos de búsqueda de alimento según Ochoa (2000) y Norberg y Rayner (1987), en la Hacienda Guáquira.....	38
Figura 19. Regresión para longitud del antebrazo con respecto a la longitud del cuerpo con su respectiva ecuación y coeficiente de determinación (R^2).....	39
Figura 20. Regresión del peso corporal con respecto la longitud corporal con su respectiva ecuación y coeficiente de determinación (R^2).	39
Figura 21. Promedio y desviación estándar de la longitud del antebrazo (mm) por gremio trófico.	40
Figura 22. Promedio y desviación estándar del peso (g) por gremio trófico.	41
Figura 23. Regresión entre el esfuerzo de muestreo y la riqueza de especies para localidades de la Cordillera de la Costa, en los cuales se usó como técnica de captura redes de neblina.	42
Figura 24. Dendograma correspondiente a cuatro localidades de murciélagos presentes en bosques de tierras bajas de la Cordillera de Costa, en donde la distancia es medida con el índice de similitud de Jaccard.	44
Figura 25. Curva de riqueza - abundancia relativa de las especies de quirópteros registrados en la Hacienda Guáquira, P.N Yurubí (Delgado-Jaramillo, 2011) y el P. N. Guatopo (Salazar, 1984)...	47

Figura 26. Riqueza expresada en porcentaje de las categorías tróficas propuestas por Ochoa (2000) y Ochoa y col. (2005) en la Hacienda Guáquira (Este estudio; Machado, 2007) y Parque Nacional Yurubí (Delgado- Jaramillo y col., 2011).	49
Figura 27. Riqueza expresada en porcentaje de las categorías tróficas propuestas por Ochoa (2000) y Ochoa y col. (2005) en la Hacienda Guáquira (Este estudio; Machado, 2007) y Parque Nacional Guatopo (Salazar, 1984; Ochoa y col., 1995).....	50
Figura 28. Riqueza expresada en porcentaje de las categorías tróficas propuestas por Ochoa (2000) y Ochoa y col. (2005) en la Hacienda Guáquira (Este estudio y Machado, 2007) y Parque Nacional Henri Pittier (Fernández- Badillo y Ulloa, 1990).	51
Figura 29. Riqueza de especies expresada en porcentaje de los estratos de búsqueda de alimento según Ochoa (2000) y Norberg y Rayner (1987), en la Hacienda Guáquira (Este estudio; Machado, 2007) y Parque Nacional Yurubí (Delgado- Jaramillo y col., 2011).	52
Figura 30. Riqueza de especies expresada en porcentaje de los estratos de búsqueda de alimento según Ochoa (2000) y Norberg y Rayner (1987), en la Hacienda Guáquira (Este estudio; Machado, 2007) y Parque Nacional Guatopo (Salazar, 1984, Ochoa, 1995; Ochoa, 2000).....	52
Figura 31. Riqueza de especies expresada en porcentaje de los estratos de búsqueda de alimento según Ochoa (2000) y Norberg y Rayner (1987), en la Hacienda Guáquira (Este estudio; Machado, 2007) y Parque Nacional Henri Pittier (Fernández- Badillo y Ulloa, 1990).	53

A mis padres Jesús De La Cruz Melo Hurtado y María Fatima Torres Arrescurrenaga, quienes con su amor, esfuerzo y perseverancia moldearon mi personalidad y me guiaron hasta esta meta.

*Este logro es de ustedes.
Simplemente los amo.*

AGRADECIMIENTOS

Gracias a todas aquellas personas que de una u otra forma hicieron posible la realización de este Trabajo Especial de Grado.

A mis padres por haber financiado este proyecto y por todo el apoyo incondicional que me brindaron, y porque me han dado el regalo más valioso que se puede dar que es la educación.

A mi tío Norman Torres Arrescurrenaga quién siempre tuvo el tiempo y habilidad necesaria para enviarme desde Perú los equipos necesarios para la elaboración de este proyecto.

Al Doctor Carlos Rivero Blanco director de la Estación Ecológica Guáquira, por haberme brindado la oportunidad de realizar este trabajo en los bosques de la hacienda y recibirnos en la Estación Ecológica Guáquira durante el tiempo de muestreo. Debo agradecer especialmente al Sr. Orlando Escalante (Encargado de la estación) por su valiosa colaboración y grata compañía en los días de trabajo.

Al Doctor César Molina, tutor de este trabajo, por su valiosa colaboración, orientación, correcciones, paciencia y consejos que me ayudaron a mejorar y a crecer tanto académicamente como en lo personal. Gracias por dedicarme este tiempo.

A la Doctora Mercedes Salazar, quien me ayudo en la identificación y siempre me apoyo, enseñó, asesoró, y aconsejo incondicionalmente, sin usted esto no hubiera sido posible, Gracias.

A la profesora Carmen Ferreira, quién con sus recomendaciones, correcciones y presencia contribuyó enormemente a enriquecer este trabajo.

Al profesor Salvador Boher por su constante presencia y la valiosa colaboración que me brindo incondicionalmente.

A la profesora Estrella Villamizar quien siempre me acogió en su laboratorio para trabajar en este proyecto, Gracias.

A las personas que me acompañaron y ayudaron en las salidas de campo: Juan Vicente Hernández, Juan Carlos Amilibia, Jaema Molina, José Luis Viera, y las chicas del área de marina María Gabriela Moreno y Beatriz Álvarez quienes se aventuraron en el mundo de los murciélagos solo por ayudarme y acompañarme.

A mi hermana Yngrid por ser una persona espectacular que viajó cada vez que pudo a Yaracuy, solo por ayudarme con el transporte. Simplemente gracias por el amor y apoyo incondicional que siempre me brindas. Te amo.

A Kruzka Márquez y Astrid Castro, por su amistad y apoyo incondicional, y por siempre tratar de centrarme en mis objetivos, evitando que me dispersara.

Gracias a todos aquellos, que de una u otra forma fueron participes en cincelar mi persona y que paso por alto.

RESUMEN

En Venezuela los quirópteros representa el grupo de mamíferos con mayor riqueza, sin embargo, su estudio se ha centrado principalmente en elaboración de listados de especies con sus abundancia, siendo poco abordado la caracterización del ensamble en términos de riqueza y diversidad, así como de sus aspectos funcionales a través del uso de gremios tróficos y la utilización del espacio. Con el objetivo de determinar la composición y estructura del ensamble de murciélagos asociados a un bosque de tierras bajas de la Hacienda Guáquira, se realizaron cinco muestreos (5 noches c/u) en época de lluvia, empleando redes de neblina ubicadas en el interior del bosque y cruzando las quebradas La Guáquira, La Herrera, La Estación y Colorado, en el período comprendido de 18:00 a 24:00 horas. Cada individuo se le realizó la identificación taxonómica y se le determinó sexo, edad y condición reproductiva. Con un esfuerzo de captura de 491,46 horas/red, se capturaron 561 individuos, distribuidos en 34 especies, 25 géneros y 6 familias. La familia más diversa y abundante fue Phyllostomidae (26 especies - 544 individuos) representando el 76,47% de los taxa registrados, seguida por Emballonuridae, Molossidae, Vespertilionidae Noctilionidae y Mormoopidae. Las especies más representativas fueron: *Carollia perspicillata*, *Artibeus planirostris*, *Uroderma bilobatum*, *A. lituratus*, *C. brevicauda* y *Desmodus rotundus*.

Se registraron 13 gremios tróficos, siendo los más representativos los frugívoros de dosel (FRDO), insectívoros de follaje (INFO), insectívoros aéreos bajo dosel (IABD) y frugívoros de sotobosque (FRSO). La riqueza de gremios tróficos en esta localidad fue mayor que la reportada en los parques nacionales Yurubí, Guatopo y Henri Pittier.

La estructura del ensamble en términos de estratos de búsqueda de alimento se caracterizó por una mayor riqueza y abundancia ubicada en el dosel del bosque (ADO), seguida del grupo que se alimenta sobre el follaje (F) y el sotobosque (AS). Las categorías de uso del espacio presentes en la Guáquira son similares a las reportadas en el P. N. Yurubí, pero diferentes a la de los parques nacionales Henri Pittier y Guatopo. Con respecto al primer parque, las diferencias vienen dadas porque en la Hacienda Guáquira hay una menor proporción de especies que buscan alimento bajo dosel (ABD) y sobre dosel (ASD) del bosque; y en el P. N. Henri Pittier, las diferencias se deben a que en el área de estudio hay una mayor proporción de especies que se alimentan sobre el follaje y menor proporción sobre el dosel.

Al comparar la talla corporal (longitud del antebrazo y peso) por gremio trófico, se obtuvo: que los frugívoros de dosel poseen mayor talla corporal que los frugívoros de sotobosque; los insectívoros aéreos sobre cuerpos de agua (IACA) son de mayor talla corporal que IASD, IABD e INFO; los insectívoros de follaje (INFO) son más grandes que los insectívoros aéreo bajo dosel y poseen mayor longitud del antebrazo que los insectívoros aéreo sobre dosel (IASD). Los insectívoros aéreos sobre dosel son de mayor peso corporal que los insectívoros bajo dosel.

Los resultados obtenidos indican un buen estado de conservación del área, debido a la alta proporción de especies indicadoras de calidad del hábitat, diversidad de estrategias tróficas y estratificación espacial registrada.

INTRODUCCIÓN

El orden Chiroptera constituye el segundo orden de mamíferos más diverso en el mundo, con más de 18 familias, 202 géneros y con aproximadamente 1120 especies descritas formalmente, que representan el 22% de los mamíferos vivientes (Simmons, 2005), mostrando gran éxito adaptativo y una amplia distribución geográfica, excepto en las regiones polares y algunas islas oceánicas (Vaughan, 1988; Linares 1998; Nowak, 1994; Gardner, 2007). El orden está dividido en dos subórdenes: Yinpterochiroptera y Yangochiroptera. En donde el suborden Yinpterochiroptera incluye a la familia Pteropodidae (zorros voladores), Rhinolophidae (murciélagos de herradura), Megadermatidae (falsos vampiros), Rhinopomatidae (murciélagos cola de ratón) y Craseonycteridae (murciélagos hocico de cerdo). El otro suborden, Yangochiroptera, está conformado por 13 familias (Jones y col., 2002; Teeling y col., 2005; Teeling, 2009; Torres y Guevara, 2010), con una gran diversidad, tanto en número de especies, como en la mayoría de los aspectos de su biología, morfología, alimentación y comportamiento (Altringham, 2001). Gran parte del éxito del grupo radica en su capacidad para volar, la cual es única entre los mamíferos, además de sus hábitos nocturnos, habilidad en la búsqueda de alimento y al hecho de que tienen pocos depredadores naturales (búhos, halcones, serpientes, arañas y escolopendras (Nyffeler y Knörnschild, 2013), con respecto a otros grupos de mamíferos.

Los quirópteros son un grupo influyente en los procesos ecológicos que ocurren en los ecosistemas (Willig y Gannon, 1996), y pueden representar hasta el 50% de las especies de mamíferos que los conforman (Handley, 1976; Eisenberg, 1989; Voss y Emmons, 1996).

En la región Neotropical son el segundo orden de mamíferos con mayor riqueza con aproximadamente 220 especies registradas (Medellín y col., 2000; Simmons, 2005). Sin embargo, en Venezuela este grupo presenta la mayor riqueza de mamíferos, conformado por 9 familias y 66 géneros que agrupan a 165 especies, lo cual representa el 42,3% de la mastofauna nacional (Sánchez y Lew, 2012), riqueza que se ha relacionado con la gran variedad de relieves, climas, tipo de vegetación e historia geológica que poseen las diferentes áreas geográficas que hay en el país.

En los ecosistemas tropicales presentes en el país, la diversidad de ensamblajes¹ de quirópteros, y la variedad de sus interacciones no se manifiestan de la misma forma. En estos

¹ Ensamble se entiende en este contexto como un conjunto de especies que están relacionadas filogenéticamente y que interactúan en un espacio y tiempo determinado (Fauth y col., 1996).

² Para el análisis de datos se consideraron los datos obtenidos en la salida preliminar que se realizó en la quebrada

ecosistemas, los bosques tropicales presentan mayor diversidad que los bosques nublados o las regiones xerofíticas (Soriano y col., 1999; Ochoa, 2000; Soriano, 2000; Soriano y Ruiz, 2006; Delgado-Jaramillo y col., 2011), lo cual se ha relacionado a diversos factores ecológicos y ambientales, entre ellos la heterogeneidad espacial, homogeneidad en las condiciones climáticas, productividad del ecosistema y la abundancia de fuentes alimentarias (Fleming, 1986; Nowak, 1994; Patterson y col., 1996, Kalko, 1998; Soriano, 2000; Willig y col., 2007; Flores- Saldaña, 2008). Dentro de los bosques tropicales, los bosques de tierras bajas representan los ecosistemas con mayor riqueza de especies (Simmons y Voss, 1998) y complejidad, debido al elevado número de interacciones entre plantas y animales (Torres, 2005), siendo estos uno de los reservorios más importantes de diversidad biológica del planeta (Flores- Saldaña, 2008).

Los quirópteros en su mayoría se alimentan de insectos, pero otros se han especializado en comer frutos, polen, néctar, pequeños vertebrados y sangre. Esta diversidad trófica está relacionada con la capacidad que tiene este grupo para explotar diferentes tipos de recursos y ambientes. Por lo que el empleo de categorías funcionales, como son los gremios tróficos (conjunto de especies que explotan el mismo recurso de una forma similar), permiten hacer interpretaciones ecológicas, de la estructura y funcionamiento de una comunidad o ensamble, (Kalko, 1998; Ochoa, 2000; Soriano, 2000; Giannini y Kalko, 2004; Ochoa y col., 2005; Lou y Yurrita, 2005).

Para caracterizar funcionalmente ensambles de murciélagos, hay que considerar los gremios tróficos, y los patrones de uso del espacio, así como variaciones en la talla corporal y forma de las alas, parámetros necesarios para interpretar la riqueza de especies que caracterizan a los bosques de tierras bajas (Soriano, 2000).

Los murciélagos presentan diferentes estrategias y hábitos alimentarios, y variaciones en la morfología alar y en el comportamiento de búsqueda de alimento, lo cual está relacionado directamente con las características del alimento consumido (tipo, tamaño, cantidad y calidad de los nutrientes y comportamiento de las presas), su disponibilidad temporal y espacial dentro de los hábitats (sotobosque, sobre o bajo dosel, áreas abiertas) (Norberg y Rayner, 1987; Pineda, 2007).

Los frugívoros e insectívoros, son los gremios más representativos en términos del número de especies que contienen (Norberg y Rayner, 1987). Los frugívoros son generalmente murciélagos de grandes tallas corporales y alas largas que les permiten transportar grandes cargas (Norberg y Rayner, 1987). Estos se alimentan de frutas en diferentes estratos del bosque y presentan dos estrategias: a) nómadas, que se alimentan de frutos con producción masiva, pero estacional; y b)

sedentarios, que se alimentan de frutos que están disponibles durante todo el año en sus áreas de alimentación (Sosa y Soriano, 1993; Soriano y Ruiz, 2006).

La mayoría de las especies de murciélagos insectívoros son de pequeño tamaño corporal y de alas cortas, lo cual permite una alta maniobrabilidad (Norberg y Rayner, 1987; Aldridge y Rautenbach, 1987). Estos utilizan diferentes estratos del bosque para capturar a sus presas, por ejemplo, algunas especies capturan a sus presas en vuelo y sobre el dosel del bosque mientras que otras especies buscan sus presas en la vegetación densa o sobre el suelo y hojas (Norberg y Rayner, 1987; Aldridge y Rautenbach, 1987; Fenton, 1990). Sin embargo, algunas especies de insectívoros (Familia Phyllostomidae) presentan tallas corporales mayores y se alimentan en áreas abiertas, pero tienen alas angostas y largas (Norberg y Rayner, 1987).

Los murciélagos carnívoros y piscívoros, aunque en su mayoría son de mayor tamaño y de alas más largas que les permiten transportar grandes cargas de alimento, capturan sus presas de forma similar a la mostrada por los insectívoros (Norberg y Rayner, 1987; Aldridge y Rautenbach, 1987). En el caso de los piscívoros, suelen arrastrar sus patas sobre la lámina de agua para capturar a sus presas durante un vuelo lento, generalmente en áreas abiertas (Norberg y Rayner, 1987; Linares, 1998); y los carnívoros cazan a sus presas sobre el suelo o entre el follaje, y algunas veces desde perchas (Norberg y Rayner, 1987).

Los murciélagos hematófagos son de tamaño mediano y alas relativamente grandes que les permiten mantener un vuelo relativamente rápido, ya sea para vuelos cortos con alta maniobrabilidad entre la vegetación, como es el caso *Diphylla ecaudata* o para mantener vuelos largos al ras del suelo (Walker, 1964; Norberg y Rayner, 1987; Linares, 1998).

A diferencia de los murciélagos frugívoros, los nectarívoros son de tamaño relativamente pequeño con alas largas y anchas que le permiten tener un vuelo estacionario y sostenido (Norberg y Rayner, 1987; Pineda, 2007). Además como la disponibilidad de recurso no es constante, algunos ajustan su dieta y comportamiento, de acuerdo a la disponibilidad estacional de néctar y polen, como es el caso de *Glossophaga soricina* que son murciélagos de tamaño pequeño corporal y alas largas y estrechas que se alimentan de los recursos que están disponibles durante todo el año (Norberg y Rayner, 1987; Pineda 2007). En contraste, con otras especies que se desplazan largas distancias en búsqueda de recursos, como ocurre con algunas especies del género *Leptonycteris* (Norberg y Rayner, 1987; Nassar y col., 2003; Stoner y col., 2003), las cuales presentan mayor talla corporal con alas largas y puntiagudas, que le permiten una mayor maniobrabilidad (Pineda, 2007).

En términos generales, cada una de estas conductas impone distintos requerimientos sobre la morfología, selección de hábitat y comportamiento asociado a la alimentación (Norberg y Rayner, 1987).

La riqueza y abundancia local, así como la variedad de estrategias en la explotación de diferentes recursos y ambientes, son parámetros que han permitido considerar algunas especies de murciélagos como potenciales indicadores de calidad del hábitat o de la pérdida o degradación de los mismos (Fenton y col., 1992; Medellín y col., 2000; Ochoa, 2000; Pérez- Torres y Ahumada, 2004; Giannini y Kalko, 2004; Mena, 2010). Un ejemplo de ello, son los murciélagos de la subfamilia Phyllostominae (Phyllostomidae), en especial las especies del género *Miconycteris*, *Lonchorina* y *Glyphonycteris* que suelen ser sensibles a las perturbaciones de hábitat, debido a su dieta especializada (insectívoros de follaje y carnívoros) y a que desarrollan la mayor parte de su actividad en el interior del bosque estratificado, por lo que están asociados a bosques maduros (Medellín y col., 2000; Jiménez- Ortega y Mantilla- Meluk, 2008; Ávila- Cabadilla y col., 2014). Por consiguiente, es importante conocer las asociaciones de murciélagos con características estructurales y funcionales de hábitats perturbados o no perturbados, ya que nos permitirían evaluar, a través de la presencia o ausencia de estas especies indicadoras, si un hábitat particular ha sufrido o no cambios como resultado de la actividad humana.

Es importante señalar que así como se han documentado especies indicadoras de calidad de hábitat, también se han señalado especies indicadoras de ambientes perturbado o en proceso de recuperación, ejemplo de ello son *Carollia perspicillata*, *Artibeus planirostris*, *A. lituratus* (Medellín y col., 2000; Jiménez- Ortega y Mantilla- Meluk, 2008; Ávila- Cabadilla y col., 2014).

Los murciélagos tienen gran influencia sobre los procesos ecológicos que se dan en ambientes tropicales, producto de sus elevados números poblacionales, la diversidad de hábitos alimenticios y a la forma en que explotan los recursos, así como su interacción con una gran variedad de organismos. Son componentes integrales en muchas redes alimentarias (Fenton y col., 1992; Fleming, 1991.b; Sosa y Soriano, 1993; Ochoa 2000; Faria y col., 2006; Castro-Arellano y col., 2007; Molinari y col., 2012). Se destacan como eficientes polinizadores y dispersores de semillas de múltiples especies de plantas, reguladores de poblaciones de insectos potencialmente perjudiciales a otras especies y al hombre, y depredadores de pequeños vertebrados e invertebrados.

En los bosques tropicales más del 50% de las plantas son dispersadas por animales frugívoros, siendo los murciélagos los encargados de diseminar y polinizar más de 500 especies de

plantas (Heithaus y col., 1975). Ellos dispersan de dos a cinco veces más semillas que las aves y son responsables de iniciar el proceso de regeneración de zonas intervenidas (Fleming y Sisa, 1994; Galindo-González, 1998; Ballesteros y col., 2007; Salas, 2008).

Los murciélagos frugívoros y nectarívoros tienen un rol primordial en el mantenimiento y funcionalidad de procesos ecológicos claves, debido a que establecen relaciones mutualistas con especies vegetales (Fleming, 1986), siendo los principales dispersores de una gran variedad de semillas y se encargan de polinizar una amplia variedad de flores, como por ejemplo las especies de cactáceas de regiones áridas, son polinizadas casi exclusivamente por especies pertenecientes a la subfamilia Glossophaginae (Familia Phyllostomidae) como *Leptonycteris curasoae* y *Glossophaga longirostris* (Sosa y Soriano, 1993, Soriano y col, 2000, Naranjo y Soriano 2003; Nassar y col., 2003; Stoner y col., 2003); lo que los convierte en facilitadores del crecimiento demográfico de muchas especies de plantas (Sosa y Soriano 1993; Castro- Arellano y col., 2007; Ceballos y col., 1997; Soriano, 2000).

Finalmente, podemos señalar que el estudio de diversos ensambles de murciélagos en bosques tropicales nos da herramientas que nos permiten indagar sobre los factores ecológicos que modulan y determinan la composición y estructura de estos ensambles. Ambos tópicos son de especial relevancia en las tierras bajas al norte de Venezuela, donde los sistemas están siendo cada vez más intervenidos (Oria y Machado, 2012).

ANTECEDENTES

En Venezuela, el orden Chiroptera representa uno de los grupos de mamíferos que más se ha estudiado, abarcando diferentes enfoques que van desde estudios taxonómicos (descripciones de especies, listados taxonómicos, entre otros) hasta los ecológicos (estructura de ensambles en términos riqueza y composición de los gremios tróficos, relaciones mutualistas plantas-murciélagos, entre otros), pero muchos de ellos se han centrado en inventarios, utilizando como principal técnica mallas de neblina. En estos trabajos se obtuvieron listados taxonómicos de la región norte del país (Parque Nacional Guatopo, Parque Nacional Henri Pittier, Parque Nacional Yacambú, Refugio de Fauna silvestre de Cuare y Parque Nacional El Ávila) (Handley, 1976; Eisemberg y col, 1979; Fernández-Badillo y Ulloa, 1990; Rivas y Salcedo, 2005); en la Cuenca del Río Guárico (estados Aragua, Carabobo y Guárico: Bisbal y Naveda, 2009) y en la Sierra de Aroa (estado Yaracuy: García y col., 2012).

Sin embargo, es importante señalar que estos estudios no evaluaban completamente el ensamble de murciélagos, ya que existen algunas especies que generalmente no son capturadas con esta técnica estándar. Por lo que Ochoa y col. (2000), implementaron el uso de técnicas acústicas que permiten detectar murciélagos insectívoros de dosel y otras especies de difícil captura con mallas. De esta forma, fue posible complementar el listado de especies de los Parques Nacionales Guatopo, Henri Pittier, Yacambú y del Refugio de Fauna Silvestre de Cuare.

A pesar de que las listas de especies son necesarias y representan una primera aproximación al estudio de ensambles de murciélagos, es primordial realizar estudios enfocados en la composición de especies, abundancia y estructura funcional de los ensambles asociados a ambientes boscosos de la Cordillera de la Costa, Amazonas, Bolívar, en las tierras bajas del estado Delta Amacuro y Guyana, y en algunas localidades muy particulares de la región de los llanos (Handley, 1976; Fernández-Badillo y Ulloa, 1990; Ochoa y col., 1995; Ochoa, 2000; Ochoa y col., 2005; García, 2010). Estos estudios permiten dar una mejor interpretación de los atributos de las comunidades o ensambles de murciélagos del país.

Caracterizar comunidades mediante grupos funcionales, como son los gremios tróficos, permite inferir que factores ambientales pueden estar influyendo sobre la estructura de un determinado ensamble, además permiten estudios comparativos entre dos o más comunidades que se encuentran en distintos ambientes, independientemente del método y del esfuerzo de captura realizado en ellos (Simmons y Voss, 1998; Ochoa, 2000; Soriano, 2000; Ochoa y col., 2005; Soriano y Ruiz, 2006; Morateli y col., 2010). Entre los estudios de este tipo realizados en el país

destacan los trabajos de Willing y Mares (1989), en el que los autores relacionaron las zonas fitogeográficas del país con las listas de especies elaborada por Handley (1976) y con los gremios tróficos.

Salazar (1984) y Ochoa y col. (1995) caracterizaron de forma detallada el ensamble de murciélagos del Parque Nacional Guatopo, en cuanto a su composición y estructura trófica.

Bisbal (1998) y González y col. (2008), realizaron los primeros estudios de quirópteros en la región oriental del país, enfocándose en la composición y estructura del ensamble de murciélagos en seis localidades al noreste de la región.

García (2010), estudió la composición y estructura de un ensamble de quirópteros asociado a los bosques ribereños en el suroeste del estado Anzoátegui, con lo cual llenó un vacío de información en la región de los llanos venezolanos.

Otros trabajos se han realizado en ecosistemas xerofíticos, de baja complejidad ambiental y escasa disponibilidad de alimento y refugio, destacando que los ensambles asociados a estos ecosistemas están conformados principalmente por insectívoros y nectarívoros (Soriano, 2000; Soriano y Ruiz 2006).

Los estudios realizados sobre ensambles asociados a gradientes altitudinales realizados en el Parque Nacional Yurubí (Yaracuy), en los Andes (Táchira, Mérida y Trujillo) y Guayana Venezolana (Bolívar), han sugerido una disminución de la riqueza de especies con la altura, como consecuencia de la simplicidad estructural y del reemplazo de especies a medida que asciendo en el gradiente altitudinal, producto de los requerimientos de dieta y la capacidad de termorregulación de cada especie (Soriano y col., 1999; Ochoa, 2000; Soriano, 2000; Delgado-Jaramillo y col., 2011).

En la actualidad algunos trabajos de ensambles de murciélagos en ecosistema y bosques tropicales, tanto de Venezuela como de Centro y Sur América, se han centrado en localidades que presentan destrucción acelerada, provocada por el hombre, lo cual impacta de forma negativa la riqueza y diversidad de los quirópteros (Almansa y Martínez, 1984; Fenton y col., 1992; Faria y col., 2006; Flores- Saldaña, 2008; Moya y col., 2008). Ejemplo de esto son los trabajos realizados por Ochoa (2000) quien evaluó el efecto de la extracción de madera en un bosque de tierras bajas de la Guayana Venezolana; y Oria y Machado (2012), quienes estudiaron el ensamble de murciélagos en un ambiente intervenido de la Sierra de Aroa (estado Yaracuy, Venezuela).

Otro enfoque que permite caracterizar ensambles de quirópteros son aquellos que han incluido las tallas corporales, estratos de búsqueda alimento y gremios tróficos (Ibañez, 1981; Aldridge y Rautenbach, 1987; Norberg y Rayner, 1987; Fleming, 1991a), destacando los trabajos

realizados por: Ibañez (1981), quien estudio la biología y ecología de murciélagos en el hato “El Frío”, estado Apure, encontrando mayor proporción de especies insectívoras que los reportado para selvas húmedas tropicales; y por Soriano (2000), quien evaluó la estructura funcional (gremios tróficos, talla corporal) en selvas húmedas tropicales y selvas nubladas andinas, demostrando que el ensamble de murciélagos de las selvas nubladas tiene mayor simplicidad taxonómica y funcional que las comunidades que habitan selvas húmedas de tierras bajas, lo cual parece estar relacionado con la disminución de los recursos y la capacidad de termorregulación de cada especie, ya e que en las selvas de baja altitud dominan los insectívoros y en las selvas nubladas destacan los frugívoros.

Aunque además de los estudios mencionado anteriormente, se han realizado diversos tipos de estudios con diferentes enfoques en varias bioregiones del país, que permitieron evaluar asociaciones quirópteros-cuevas, patrones reproductivos, dieta y relaciones mutualistas con plantas (Salazar, 1984; Sosa y Soriano 1993; Ceballos y col., 1997; Soriano, 2000). Podemos señalar que existen diversos aspectos de la estructura y funcionamiento de los ensambles que son desconocidos, lo cual dificulta la capacidad de predecir como afectarían algunos cambios de origen antrópico a estos ensambles y por consiguiente dificultaría la elaboración de planes de manejo y conservación (Fenton, 1992). Este carencia es más notable para los bosques de tierras bajas, en donde son pocos los estudios que se han realizado, tanto en el país como en el Neotrópico (Pérez- Torres y Ahumada, 2004).

En este sentido, este trabajo aporta información sobre la ecología de los murciélagos que habitan en la Hacienda Guáquira ubicada en el macizo de Nirgua, estado Yaracuy. Para ello se estudió la composición y estructura del ensamble de quirópteros en un bosque de tierras baja, no perturbado por actividades antropicas, considerando la riqueza de especies, la abundancia relativa, los gremios tróficos, la estructura de tallas y uso del espacio.

OBJETIVO GENERAL

Evaluar la composición y estructura del ensamble de murciélagos asociado a un bosque húmedo tropical de tierras bajas en la Hacienda Guáquira, Macizo de Nirgua, estado Yaracuy, Venezuela.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Determinar la composición taxonómica del ensamble de murciélagos.
2. Determinar la diversidad y abundancia relativa del ensamble de murciélagos.
3. Determinar la estructura del ensamble de murciélagos en términos riqueza y composición de los gremios tróficos, tamaños corporales, así como de los estratos de búsqueda de alimento.
4. Comparar las características de este ensamble de quirópteros con otros ensambles evaluados en la Cordillera de la Costa.

METODOLOGÍA

Área de estudio

Ubicación geográfica

La Hacienda Guáquira (Figura 1) se encuentra situada en el complejo montañoso del Macizo de Nirgua, que está dentro del área bajo régimen de administración especial denominada Zona Protectora del Macizo de Nirgua, la cual se ubica en la parte más occidental de la Cordillera de la Costa junto a las elevaciones de la Sierra de Aroa y la Serranía de María Lionza. La Hacienda Guáquira está ubicada en el municipio San Felipe del estado Yaracuy y tiene una superficie de 2500 hectáreas que están distribuidas a lo largo de los márgenes del río Yaracuy extendiéndose hasta la vertiente Noroccidental del Cerro Zapatero. La topografía varía entre los 100 metros en los márgenes del río Yaracuy hasta los 1400 m en la cumbre del cerro Zapatero (Runemarck y col., 2005).

En el cerro Zapatero nacen 5 quebradas que pasan por la Hacienda Guáquira: Quebrada Sonadora, Quebrada Corregidor, Quebrada Colorado, Quebrada La Herrera, Quebrada La Estación y Quebrada Lindero. Esta última forma parte del límite noreste de la hacienda y desemboca directamente en el río Yaracuy. Las primeras cinco quebradas desembocan en la Quebrada Guáquira, la cual recorre toda la parte plana de la Hacienda y desemboca en el río Yaracuy.

Clima

La precipitación media anual en la Hacienda Guáquira es de 1022 mm; mientras que la temperatura media mensual se mantiene casi constante, con un promedio anual de 25,7°C durante todo el año, siendo la temperatura máxima 32°C y la mínima 19 °C (Figura 2) (Lotzkat, 2007). La mayor parte del año se caracteriza por una larga estación de lluvia que va desde el mes de abril hasta noviembre y una corta estación seca entre febrero y abril (Figura 2).

La humedad relativa fluctúa diariamente ente 67 y 100% de humedad, alcanzándose los menores valores de humedad alrededor del mediodía y los mayores valores alrededor de las 6:00 am.

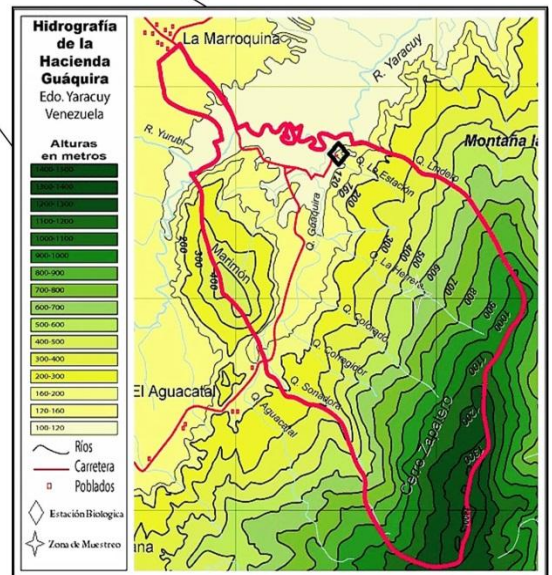
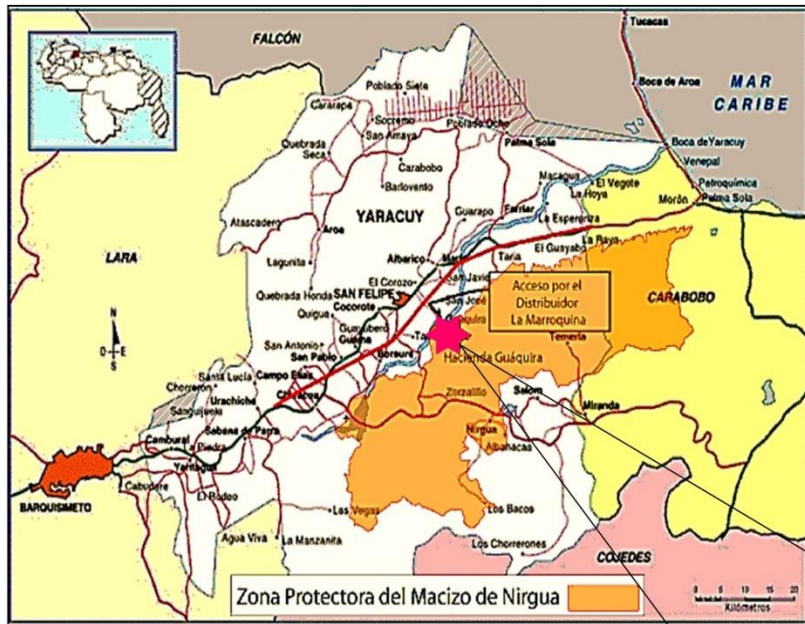


Figura 1. Mapa hidrográfico y de relieve de la Hacienda Guáquira, ubicada en el municipio San Felipe, estado Yaracuy, Venezuela. La línea rosada gruesa representa los límites de la hacienda, la cual limita por el norte con el poblado La Marroquina y el Rio Yaracuy, y por el suroeste con el poblado de El Aguatal (<http://www.mucubaji.com/guaquira> Consulta 09/08/2012)).

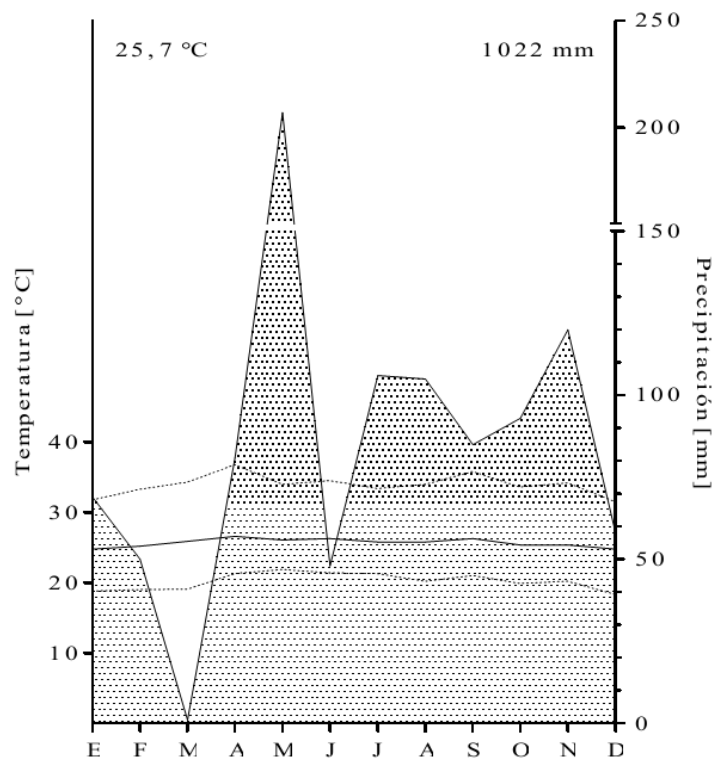


Figura 2. Diagrama climático de Gausson de la Estación Ecológica Guáquira (100 msnm). Las líneas punteadas muestran las temperaturas máximas y mínimas mensuales, la línea continua muestra la temperatura media mensual (Lotzak, 2007).

Vegetación

La vegetación de la Hacienda Guáquira está conformada principalmente por un bosque húmedo tropical siempreverde o bosque ombrófilo de tierras bajas, los cuales son reemplazado aproximadamente a unos 900 m de altura por el bosque nublado, el cual presenta una gran riqueza de palmas (*Dictyocaryum fuscum*), helechos arborescentes y plantas epífitas (musgos, helechos, orquídeas, bromelias y aráceas) (Lotzkat, 2007). Además de algunas especies endémicas de las Familias Rubiaceae, Melastomataceae y Hypericaceae (Meier, 2000; 2005).

La vegetación del bosque húmedo tropical (0 a 900 m de altitud), está caracterizada por presentar cuatro estratos arbóreos. El primero de los estratos, el herbáceo (0-3 m), es algo denso y se encuentra conformado por especies monocotiledóneas y dicotiledóneas terrestres y trepadoras. Entre las monocotiledóneas, se encuentran especies de las familias Orquidaceae, Poaceae, Heliconiaceae, y especies de Pteridophyta, Arecaceae, Piperaceae y Marcgraviaceae (Casanova, 2009). El estrato medio (3-13 m) está dominado por las especies arbóreas *Gustavia augusta* y *Brownea coccinea*, con una codominancia de individuos jóvenes de *Pouteria trilocularis*. El estrato

superior (13-20 m) está dominado por *Pouteria trilocularis* y *Pseudopiptadenia pittieri*. El último estrato es el emergente y está caracterizado por poseer individuos, que alcanzan alturas superiores a los 20 metros con un predominio de *Pseudopiptadenia pittieri* y *Pouteria trilocularis* (Casanova, 2009).

Gran parte de la vegetación del bosque húmedo tropical de tierras bajas de la hacienda ha sido sustituida por cultivos de arroz, maíz y pasto para el ganado (Lotzkat, 2007), con algunos parches de cacao (*Theobroma cacao*).

Localidades de muestreo

Las localidades de muestreo se ubicaron entre los 108 y 300 m de altitud, en hábitats no perturbados en el interior del bosque y en las quebradas La Estación, La Herrera, La Guáquira y Colorado (Figura 3).

Por localidad se ubicaron entre tres y dos sitios de muestreo con diferentes altitud a excepción de Colorado, en donde se muestreo un único sitio. Los rangos altitudinales por localidad son los siguientes: La Estación de 118 a 226 m de altitud (Figura 4); La Guáquira de 108 a 118 m (Figura 5); La Herrera de 123 a 188 m de altitud (Figura 6); y por último Colorado de 128 a 138 m (Figura 7).

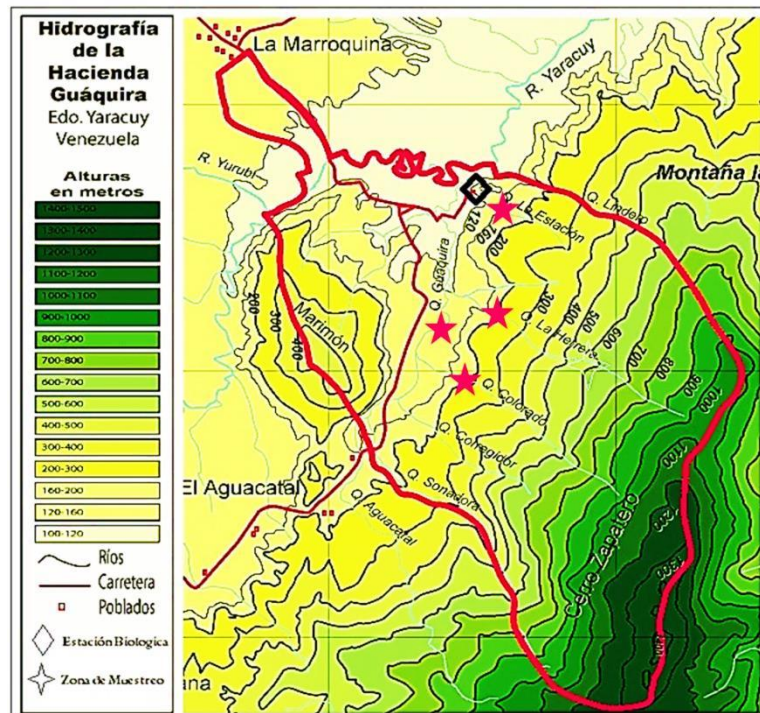


Figura 3. Localidades muestreadas en la Hacienda Guáquira, estado Yaracuy, Venezuela. De derecha a izquierda están ubicadas las quebradas La Estación, La Herrera, La Guáquira y Colorado.

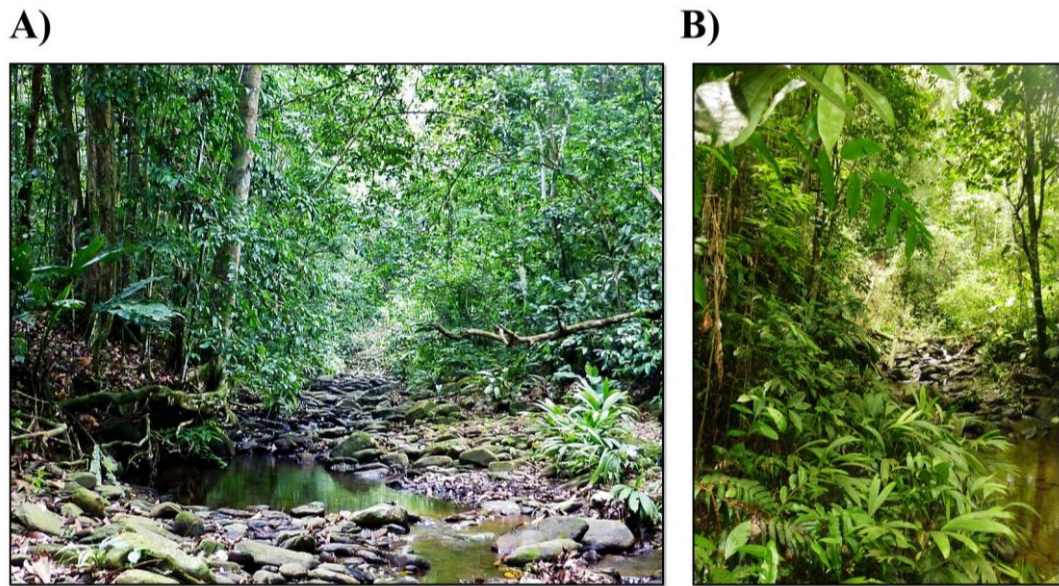


Figura 4. Quebrada La Estación. El primer sitio de muestreo (A) se ubicó a partir de los 10°17'42,1"N; 68°39'412,5"O hasta 10°17'43,8" N; 68°38'11,6" O, en un rango altitudinal de 127 a 141 m.; el segundo sitio de muestreo (B) se ubicó a partir de los 10°17'33,5"N; 68°38'46,5"O hasta los 10°17'34,4"N; 68°38'47,1"O y en el intervalo altitudinal de 200 a 226 m. (Fotos: De La Cruz Melo Torres, G.)

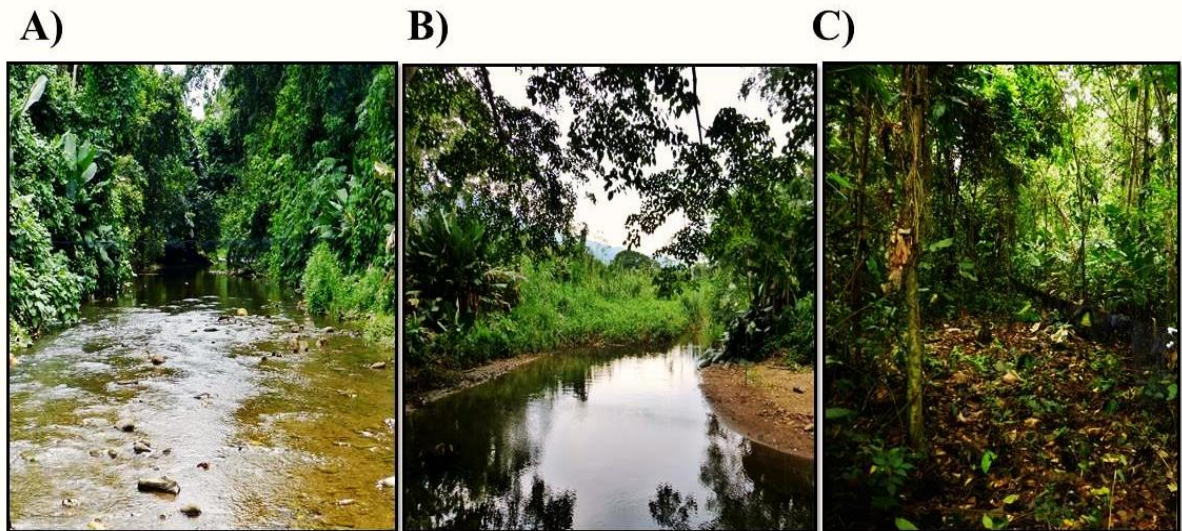


Figura 5. Ubicación de mallas de neblina en la quebrada La Guáquira, las cuales están cruzando la quebrada (A y B) y el interior del bosque (C). Las mallas se colocaron en las siguientes coordenadas: A) 10°17'54"N; 68°39'46,2"O, a 115 m de altitud; B) 10°17'55,4" N; 68°39'43,7"O, a 109 m de altitud; C) 10°17'54,2" N; 68°39'44,5"O, y a 118 metros de altitud (Fotos: De La Cruz Melo Torres, G.)

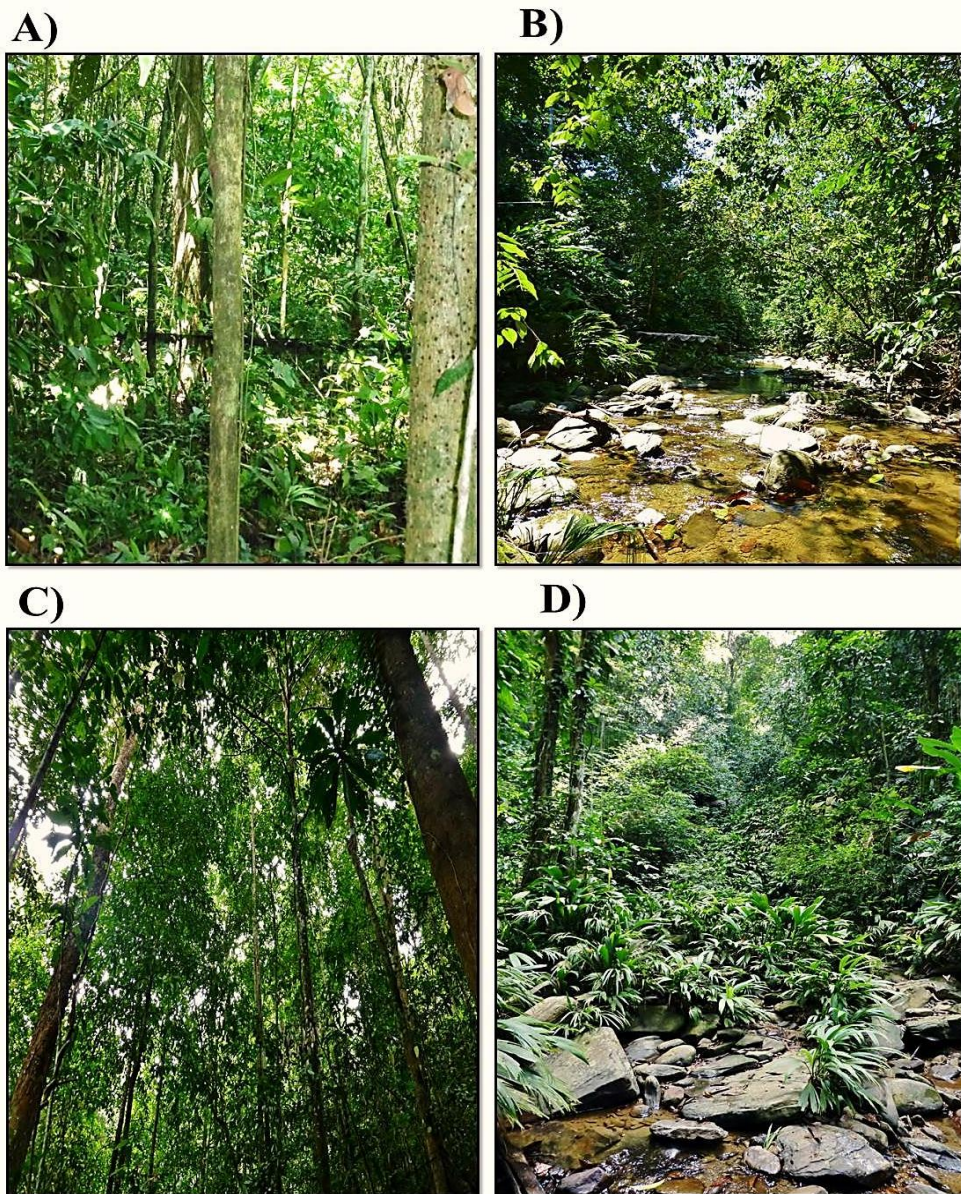


Figura 6. Quebrada La Herrera, ubicación de mallas en el interior del bosque y cruzando la quebrada para los dos sitios de muestreos. El primer sitio de muestreo (A,B) se ubicó a partir de los $10^{\circ}17'3,5''\text{N}$; $68^{\circ}39'419,5''\text{O}$ hasta $10^{\circ}17'56,1''\text{N}$; $68^{\circ}39'5,3''\text{O}$, en un rango altitudinal de 110 a 124 m. El segundo sitio de muestreo (B) se ubicó a partir de los $10^{\circ}16'49,1''\text{N}$; $68^{\circ}39'10,7''\text{O}$ hasta los $10^{\circ}16'53,2''\text{N}$; $68^{\circ}39'11,7''\text{O}$, en el intervalo altitudinal de 140 a 188 m (Fotos: De La Cruz Melo Torres, G).

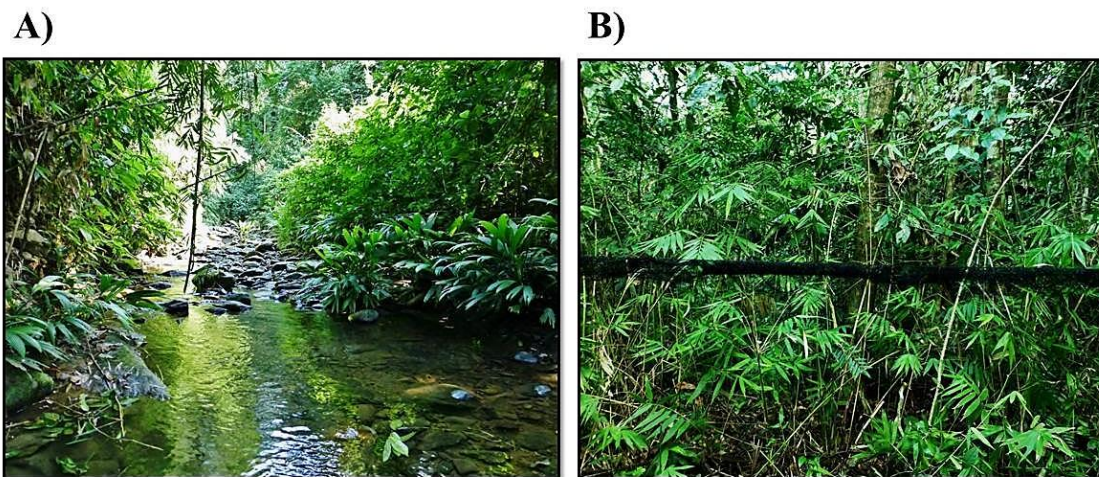


Figura 7 . Ubicación de mallas de neblina en la quebrada Colorado, las cuales están cruzando la quebrada (A) y el interior del bosque (B). La malla de la quebrada (A) fue colocada en la siguiente coordenada 10°28'91,24" N; 68°65,2'60,6"O, a 115 m de altitud; y las del interior del bosque (B) se ubicaron desde los 10°17'11,4" N; 68°39'20,2"O hasta los 10°17'6,6" N, 68°39'19", en un intervalo altitudinal de 120 a 138 m (Fotos: De La Cruz Melo Torres, G).

Trabajo de campo

Se realizaron cinco salidas de campo programadas, durante la estación de lluvia. Estas salidas se realizaron durante la fase de luna nueva, con la finalidad de evitar la disminución de captura, dado que los murciélagos reaccionan negativamente al aumento de la iluminación nocturna (fobia lunar), disminuyendo el uso de espacios abiertos o sus períodos de actividad (Pérez-Torres y Ahumada, 2004; Siles y col., 2002; Esberard, 2007; Flores- Saldaña, 2008).

La captura de murciélagos se realizó durante cinco noches consecutivas en las localidades seleccionadas previamente. Para ello se utilizaron redes de neblina, confeccionadas en nylon de color negro, de 12 metros de largo por 2,5 metros de ancho y una apertura de la malla de 22 mm (Kunz y Kurta, 1988) (Figura 8). En cada noche de muestreo se colocaron de tres a cuatro redes de neblina, dos o tres en el interior del bosque y una cruzando la quebrada, las cuales se cambiaron al tercer día de sitio dentro de la localidad de muestreo, a los fines de abarcar mayor superficie de muestreo y disminuir la perturbación de las poblaciones de quirópteros. Las redes generalmente se activaron desde las 18:00 hasta las 24:00 horas, ya que este período ha sido registrado como el de mayor actividad de los murciélagos (Salazar, 1984; Ochoa, 2005). Sin embargo, el período de activación de las redes vario de acuerdo a las condiciones climáticas. Estas redes se revisaron durante las tres primeras horas cada 15 minutos, y luego cada 20 minutos (Salazar, 1984).



Figura 8. Red de neblina utilizada para la captura de murciélagos en la Hacienda Guáquira (Foto: De La Cruz Melo Torres, G).

Para todos los individuos capturados se registraron en una planilla de campo el lugar del muestreo, la hora, ubicación de la malla y la identificación taxonómica del individuo, de acuerdo a la clave de Linares (1986, 1998), Fernández- Badillo y col. (1988) y Gardner (2007), y utilizando el catálogo de Machado (2007) (Apéndice I). En los casos en los que hubo duda sobre la identidad taxonómica de algunos de los ejemplares capturados en campo, se recolectaron y sacrificaron para su posterior identificación en el laboratorio.

Cada uno de los individuos capturados fue manipulado con guantes y se colocaron en bolsas de tela de 20 cm de ancho y 30 cm de profundidad (Kunz y Kurta, 1988; Handley y col., 1991), que se colgaron en perchas improvisadas (Figura 9), para determinar *a posteriori* los siguientes datos:



Figura 9. Perchas improvisadas, para el posterior procesamiento de los murciélagos en campo (Foto: Hernández, J. V).

- * Sexo (hembra o macho).
- * Edad, para lo cual se establecieron dos categorías: adulto y sub-adulto, de acuerdo al grado de osificación de las falanges epifisarias, características del pelo y longitud del antebrazo (Salazar, 1984; Anthony, 1988; Handley y col., 1991). El grado de osificación de las falanges se determinó observando a contra luz y con una lupa (Torres, 2005).
- * Condición reproductiva, se determinó de acuerdo a características sexuales como son la posición de los testículos: escrotal o abdominal en el caso de los machos, y en el caso de las hembras se determinó si es virgen o no, dada la condición de la vagina: cerrada o abierta, si está preñada, mediante la palpación del vientre o lactante por la presencia de leche en las glándulas mamarias (Racey, 1988; Torres, 2005).

Posteriormente, se evaluaron las siguientes medidas:

- * Medidas corporales: a) longitud total, distancia desde la punta de la nariz hasta la última vertebra de la cola; b) longitud corporal, distancia desde la punta de la nariz hasta la base de la cola; y c) longitud del antebrazo, distancia entre la parte más externa del codo hasta la parte más externa del carpo manteniendo el ala plegada (Salazar, 1984; Handley, 1988; Simmons y Voss, 1998).
- * Adicionalmente, a los ejemplares sacrificados se les tomaron las siguientes medidas: d) longitud de la oreja, distancia desde la escotadura en la base de la oreja hasta la parte más distal de la misma, sin incluir los pelos; e) longitud de la cola, distancia desde la base de la cola hasta la punta de la misma; f) longitud del pie, distancia desde el lado posterior del talón hasta la punta del dedo más largo (incluyendo la uña) (Salazar, 1984; Handley, 1988 Simmons y Voss, 1998); g) longitud del calcáneo, distancia desde la base del calcáneo hasta la punta de la misma. Todas las medidas serán tomadas con un vernier de 0,01 mm de precisión
- * Peso corporal, el cual fue registrado con un dinamómetro de 60 y 100 gramos y 0,5 gramos de precisión.

Antes de liberar a los ejemplares se les corto parte del pelaje dorsal para marcarlos, con el objeto de no considerar las capturas de los animales marcado y no sobreestimar la abundancia de

las especies presentes en las localidades de muestreo (Vela- Vargas y Pérez- Torres, 2012; Delgado- Jaramillo y col., 2011) (Figura 10).



Figura 10. Corte del pelaje dorsal en los murciélagos capturados (Fotos de izquierda a derecha: Amilibia, J. C.; De La Cruz Melo Torres, G).

Algunos individuos de cada especie se recolectaron, con la finalidad de realizar una colección de referencia que se depositará en el Museo de Biología de la Universidad de Central de Venezuela (MBUCV). Los ejemplares fueron fotografiados (Apéndice II) y preservados en líquido, para ello se procedió a fijar el material en formol al 10% y posteriormente se preservó en alcohol etílico al 70% con la boca abierta, con el objeto de observar la dentición durante el proceso de identificación (Salazar, 1984) (Figura 11).



Figura 11. Preservación del material recolectado en campo para su posterior identificación en laboratorio (Fotos de izquierda a derecha: Amilibia, J. C.; De La Cruz Melo G.).

Trabajo de laboratorio

Aquellos casos en que la identificación taxonómica de algunos ejemplares no se pudo realizar con certeza en el campo, se verificaron en el laboratorio utilizando las claves de Linares (1986, 1998), Laval y col. (2002) y Gardner (2007), y contrastando con ejemplares de referencia depositados en las colecciones de mamíferos del museo: Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela (MBUCV), Museo de Historia Natural la Salle, Caracas (MHNLS) y del Museo de la Estación Biológica Rancho Grande (EBRG).

Análisis de datos²

Esfuerzo de captura y éxito de captura

El esfuerzo de muestreo se evaluó usando el número de horas de malla trabajados durante los muestreos (horas/malla), mientras que para el éxito de captura se trabajó con el número de individuos capturados por unidad de esfuerzo (individuos/horas/malla).

Curva acumulativa de especies

A los fines de evaluar cuán completo o representativo fue el muestreo empleado se realizaron curvas de acumulación de especies, tomando como unidad de esfuerzo, el esfuerzo de captura, que toma en cuenta tanto el número de horas dedicadas al muestreo como la cantidad de mallas utilizadas. Para eliminar la influencia del orden en que se adicionaron las muestras, las mismas fueron colocadas al azar (1000 veces) utilizando el programa estadístico EstimateS, versión 9.1.0 (Cowell, 2013). Adicionalmente, este procedimiento suaviza la curva al repetir el reordenamiento de las muestras (Pérez-Torres y Ahumada, 2004; Vela- Vargas y Pérez- Torres, 2012).

Con la finalidad de evaluar cuantitativamente la representatividad de los muestreos se usaran tres estimadores no paramétricos de máxima diversidad:

² Para el análisis de datos se consideraron los datos obtenidos en la salida preliminar que se realizó en la quebrada La Estación y tuvo una duración de dos noches con un esfuerzo de muestreo de 7,17 horas/red y se capturaron un total de 21 individuos pertenecientes a ocho especies.

- a) Chao 2, estima el número de especies esperadas considerando la relación entre el número de especies con una sola muestra (únicas) y las que aparecen en dos muestras (González-Oreja y col., 2010; Moreno, 2001).

$$Chao_2 = S + \frac{L^2}{2M}$$

- b) Jacknife 1, se basa en el número de especies que están representadas por un único individuo en las muestras (Moreno, 2001).

$$Jack\ 1 = S + L \frac{m - 1}{m}$$

- c) Jacknife 2, se basa tanto en el número de especies que están representadas por un solo individuo, como por las especies que lo están por dos individuos (Moreno, 2001).

$$Jack\ 2 = S + \frac{L(2m - 3)}{m} - \frac{M(m - 2)^2}{m(m - 1)}$$

Donde para cada uno de los estimadores S representa el número de especies, L el número de especies que ocurren solamente en una muestra (especies “únicas”), M es el número de especies que ocurren en exactamente dos muestras y m representa el número de muestras.

Caracterización taxonómica del ensamble

Para la descripción del ensamble de murciélagos del bosque húmedo tropical se realizó una lista de la composición taxonómica del ensamble basado en el número de especies pertenecientes a cada Familia y Género, para ello se usó los datos recolectados en los muestreos realizados.

Caracterización de la estructura del ensamble

La estructura del ensamble fue analizada de acuerdo a su riqueza y diversidad, donde se trabajó con la riqueza específica, la cual fue expresada como el número de especies (S) (Magurran, 1988).

Paralelamente, se calculó la abundancia relativa de cada especie, para ello se utilizó el índice éxito de captura E (individuos-noche/ horas- malla) como un indicador de la abundancia relativa, la cual expresa la relación del número de individuos capturados por especie (N) durante las noches del muestreo (n) entre el número de mallas que se utilizaron (M) por el tiempo total del muestreo expresado en horas (h) (Pérez-Torres y Ahumada, 2004).

$$E = \frac{N \times n}{M \times h}$$

Con los datos de riqueza y abundancia relativa se evaluó la diversidad alfa (α) del ensamble, con el índice de Shannon - Wiener (H'), el cual refleja la heterogeneidad de una comunidad o ensamble basándose en qué tan uniformes en términos de su abundancia están representadas las especies muestreadas. El cálculo de este índice asume que las muestras son obtenidas al azar de una muestra infinitamente grande de la población de individuos presentes en la comunidad y que todas las especies que conforman la comunidad están representadas en la muestra (Poole, 1974; Magurran, 1988). El índice se calcula mediante la siguiente ecuación:

$$H' = \sum p_i \times \ln(p_i)$$

En donde p_i representa la abundancia relativa, es decir el número de individuos de la especie i por el número total de individuos de la muestra.

Partiendo del índice de Shannon-Wiener (H') se calculó la equidad del ensamble a los fines de evaluar cuan homogéneas son las abundancias de las especies en la muestra, utilizando el índice de Pielou (J), el cual mide la proporción de diversidad observada en relación con la máxima diversidad esperada. Este índice toma valores entre 0 y 1, siendo 1 cuando todas las especies son igualmente abundantes (Magurran, 1988). Se calcula con la siguiente ecuación:

$$J = \frac{H'}{H_{max}}$$

Donde H_{max} es la máxima diversidad para el número de especies en la muestra, y se mide como el logaritmo del número total de especies (S).

Análisis funcional

Otro enfoque para analizar la estructura del ensamble es del tipo funcional y se usó para ello a los gremios tróficos, tamaño y peso corporal, así como el uso del espacio como variables que permiten visualizar la repartición del recurso (McNab, 1971; Aldridg y Rautenbach, 1987).

Gremios tróficos

Para el análisis y clasificación de la estructura gremial trófica, se utilizaron las categorías propuestas por Ochoa (2000) y Ochoa y col. (2005), las cuales relacionan las preferencias alimentarias de cada especie con el uso de los principales estratos de vegetación. Las categorías son:

- * Carnívoro (CARN) o Carnívoro del sotobosque (CASO).
- * Frugívoro del dosel (FRDO).
- * Frugívoro del sotobosque (FRSO).
- * Hematófago (HEMA).
- * Insectívoro aéreo bajo dosel (IABD).
- * Insectívoro aéreo sobre cuerpos de agua (IACA).
- * Insectívoro aéreo sobre dosel (IASD).
- * Insectívoro- carnívoro del sotobosque (INCA).
- * Insectívoro de follaje (INFO).
- * Nectarívoro- omnívoro (NEOM).
- * Nectarívoro- polínívoro (NEPO).
- * Omnívoro (OMNI).
- * Piscívoro insectívoro (PIIN).

Luego de categorizar los gremios tróficos, se procedió a calcular el porcentaje del total de las especies pertenecientes a cada gremio, lo que permitió establecer cuál o cuáles son los grupos tróficos más importantes en el ensamble estudiado, para ello se consideró el número de especies que conforman cada gremio, según la siguiente fórmula:

$$\% \text{ del gremio trófico } \chi = \frac{\text{Número de especies pertenecientes al gremio trófico } \chi}{N^{\circ} \text{ total de especies}} \times 100$$

Estratos de búsqueda de alimento

Se caracterizó el uso de los estratos de búsqueda del alimento del ensamble de quirópteros, utilizando las categorías propuestas por Ochoa (2000) con categorías adicionales basadas en el trabajo de Norberg y Rayner (1987). Las categorías resultantes son: aéreos sobre dosel (ASD), aéreo de dosel (ADO), aéreos bajo dosel (ABD), aéreo entre follaje (F), aéreos de sotobosque (AS), aéreos sobre lámina de agua (ASLA) y terrestres (T).

Cada especie se ubicó en una de las categorías de estrato de búsqueda de alimento antes señaladas y se calculó el porcentaje del total de las especies ubicadas en cada una de las categorías, según la siguiente fórmula:

$$\% \text{ de especies del estrato de búsqueda de alimento } \chi = \frac{N^{\circ} \text{ de especies pertenecientes a la categoría estrato de búsqueda de alimento } \chi}{N^{\circ} \text{ total de especies}} \times 100$$

Tamaño corporal

Por último, se evaluó la estructura de tamaño corporal del ensamble de murciélagos utilizando categorías (intervalos) de tamaño y peso corporal. Esto se realizó con la finalidad de determinar si hay una segregación del tamaño y peso corporal en el uso del espacio y de los recursos tróficos dentro de los gremios tróficos (Fleming, 1991.a; Soriano, 2000).

A los fines de evaluar si la longitud del antebrazo y el peso representan el tamaño corporal de una especie se realizaron regresiones simples entre la longitud corporal (mm) & longitud del antebrazo (mm) y longitud corporal (mm) & peso (g), la cual viene dada por la siguiente ecuación:

$$y_i = \alpha + \beta x_i$$

Donde y_i representa los valores de la variable longitud del antebrazo o peso, α el valor de y_i cuando x_i es igual a cero, β es el coeficiente de regresión, y x_i representa los valores de la variable longitud corporal.

El grado de asociación entre las variables viene dado por el coeficiente de correlación r Pearson, el cual oscila entre +1 y -1, en donde un valor de uno indica relación directa y positiva; un valor de -1 indica relación lineal directa y negativa; un valor próximo a 0 indica que no existe asociación lineal entre las variables.

$$r = \frac{\sum_i (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{\sqrt{\sum_i (x_i - \bar{x})^2} \sqrt{\sum_i (y_i - \bar{y})^2}}$$

Con la finalidad de determinar si la asociación es estadísticamente significativa, los valores obtenidos se contrastaron mediante una prueba t de dos colas, la cual pone a prueba la hipótesis nula que plantea que el coeficiente de correlación es igual a cero. El estadístico t viene dado por:

$$t = r \sqrt{\frac{n - 2}{1 - r^2}}$$

Si el valor calculado de t excede el valor crítico para un determinado nivel de confianza, se rechaza la hipótesis nula ($H_0: r = 0$), por lo que las variables están correlacionadas (Zar, 1999; Quinn y Keough, 2002).

Luego se contrastan las medias de la longitud del antebrazo (mm) y el peso (g) dentro de cada gremio trófico, mediante la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis, la cual pone a prueba la hipótesis nula (la media de la longitud del antebrazo o del peso son semejantes en las muestras a comparar). El estadístico viene dado por:

$$H = \frac{12}{N(N + 1)} \sum_{i=1}^k \frac{R_i^2}{n_i} - 3(N + 1)$$

Donde n_i es el número de observaciones en el grupo i , $N = \sum_{i=1}^k n_i$ (número total de observaciones en los k grupos), R_i es la suma de las filas en las n_i observaciones en el grupo i (Zar, 1999). Si el valor calculado de H excede el valor crítico para un determinado nivel de confianza, se rechaza la hipótesis nula, por lo que al menos una de las medias de las muestras independientes es distinta (Zar, 1999).

Si la hipótesis nula es rechazada, se realiza la prueba *a posteriori* de comparación de pares U de Mann-Whitney, que nos permite evaluar que grupos difieren entre sí y cuyo estadístico viene dado por la siguiente ecuación:

$$U = n_1 n_2 \frac{n_1 (n_1 + 1)}{2} - R_1$$

Donde, si el valor calculado de U excede el valor crítico para un determinado nivel de confianza, se rechaza la hipótesis nula, por lo que las medias de dos muestras independientes son iguales (Zar, 1999). n_1 y n_2 representan el número de observaciones en la muestra 1 y 2, respectivamente, y R_1 es la suma de rangos en la muestra 1.

Comparaciones dentro y entre ensambles

Con los datos obtenidos en este estudio se hicieron comparaciones entre las localidades de muestreo y posteriormente con otras localidades de la Cordillera de la Costa. Entre localidades de muestreo se comparó de manera gráfica las eficiencias de captura, curvas de acumulación de especies, así como los estimadores de máxima diversidad.

Los valores de los índices de diversidad de Shannon-Wiener entre localidades se contrastaron mediante la prueba t (Poole, 1974), la cual pone a prueba la hipótesis nula (la diversidad de las localidades muestreadas son iguales). Este estadístico t viene dado por:

$$t = \frac{H_1 + H_2}{\sqrt{\text{var}(H_1) + \text{var}(H_2)}}$$

y su varianza es:

$$\text{var}(H_i) = \frac{\sum p_i (\ln p_i)^2 - [\sum (p_i \ln p_i)]^2}{N} + \frac{S - 1}{2N^2}$$

Si el valor calculado de t excede el valor crítico para un determinado nivel de confianza, se rechaza la hipótesis nula ($H_0: H_1 = H_2$), por lo que la diversidad de las muestras es diferente (Poole, 1974; Salazar, 1984).

Adicionalmente, se comparó el esfuerzo de muestreo, riqueza, diversidad, composición taxonómica, estructura gremial y de tamaño corporal, así como el uso del espacio con los resultados de otros trabajos realizados en bosques asociados a la Cordillera de la Costa (Parque Nacional Guatopo, P. N. Yurubí, P. N. Henri Pittier) (Figura 12). Para el esfuerzo de muestreo se

tomaron en cuenta únicamente las especies capturadas con redes de neblina en los trabajos realizados por Ochoa y col. (1995), Salazar (1984), Fernández-Badillo y Ulloa (1990) y Delgado-Jaramillo y col. (2011).

Posteriormente, se complementó el listado de especies de la Hacienda Guáquira con las especies registrados por Machado (2007a) a los fines de comparar con los ensambles evaluados en bosques asociados a la Cordillera de la Costa, independientemente de la técnica de captura, con la finalidad de hacer comparaciones de la composición taxonómica, estructura gremial y uso del espacio.

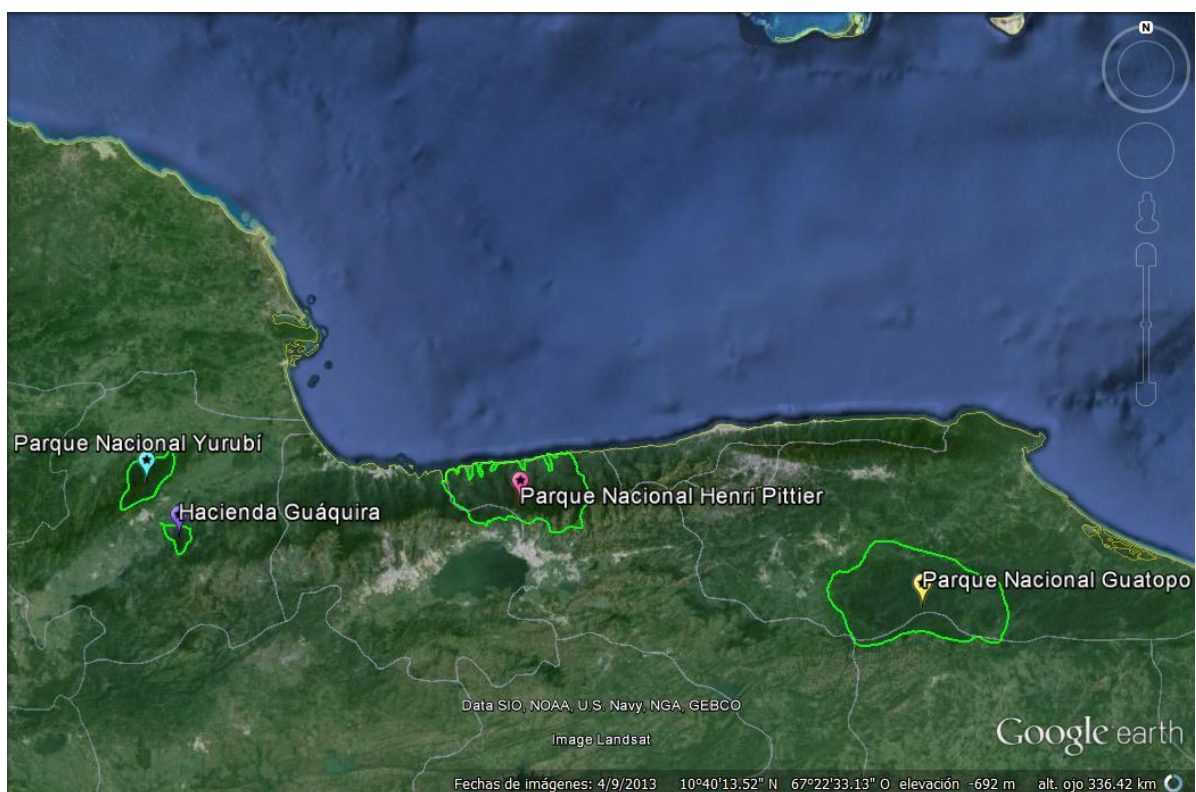


Figura 12. Mapa que representa los tres Parques Nacionales (Yurubí, Henri Pittier y Guatopo) con que se comparó el ensamble de murciélagos de la Hacienda Guáquira (Google Earth consultado: 03/04/2014)

Para determinar qué tan similar es la composición taxonómica del ensamble de quirópteros de la Hacienda Guáquira con otras localidades de la Cordillera de la Costa se realizó un análisis de similitud usando el índice de Jaccard, el cual es un índice binario que toma en cuenta la presencia y ausencia de cada especie en cada uno de los ensambles (Moreno, 2001), y viene dado por la siguiente fórmula:

$$I_j = \frac{c}{(a + b - c)}$$

Donde a es el número de especies presentes en la localidad A, b es el número de especies presentes en la localidad B; y c es el número de especies presentes en ambas localidades, A y B.

Seguidamente, con el índice de Jaccar se realizó un análisis de Cluster, que es una técnica multivariada que agrupa elementos (o variables) tratando de lograr la máxima homogeneidad posible en cada grupo y la mayor diferencia entre grupos (Hammer, 2013), por lo que agrupara a los ensambles de acuerdo al grado de similitud que presenten en su composición taxonómica.

La estructura en términos funcionales (gremios, tamaños y estratos de uso del espacio) de los diferentes ensambles de quirópteros de la Cordillera de la Costa se contrastaron mediante la prueba Chi-cuadrado (Zar 1999) bajo la hipótesis de homogeneidad de proporciones. Este estadístico viene dado por la ecuación:

$$X^2 = \sum_{i=1}^n \frac{(O - E)^2}{E}$$

Donde, E representa las frecuencias esperadas y O las frecuencias observadas. Si el valor calculado excede el valor crítico para un determinado nivel de confianza, se rechaza la hipótesis nula (Zar, 1999).

Si la hipótesis nula es rechazada, se realizan pruebas *a posteriori*, en la cual se evalúan los residuos estandarizados, con la finalidad de determinar qué valor (es) observado (es) difieren significativamente de lo(s) esperados (s), y cuyo estadístico viene dado por la siguiente ecuación:

$$Z = \frac{(O - E)}{\sqrt{E}}$$

De esta forma, categorías con valores residuales mayores a +1,96 o -1,96 indican cual categoría ha contribuido en mayor proporción al rechazo de la hipótesis nula, por lo que el valor observado difiere de lo esperado por azar (Quinn y Keough, 2002).

RESULTADOS

Ensamble de quirópteros de la Hacienda Guáquira

Esfuerzo y éxito de captura

En 27 noches de muestreo, el esfuerzo de captura fue de 491,46 horas/red, con un éxito de captura de 1,14 individuos/horas-red y 0,07 especies/horas-red. Los valores del esfuerzo y éxito de captura variaron en cada una de las localidades muestreadas, siendo La Estación donde se registró el mayor valor de esfuerzo de captura (180,00 horas/red) dado que se muestreo en dos sitios (Figura 4), seguido por La Herrera con 133,00 horas/red, La Guáquira con 107,46 horas/red y por último el sitio denominado Colorado en el cual se realizó un esfuerzo de 71,00 horas/red (Tabla 1).

En cuanto al éxito de captura La Guáquira fue la que registró el valor más alto (2,08 individuos/horas-red), seguido por La Estación (1,31 individuos/horas-red), Colorado (0,61 individuos/horas-red) y La Herrera (0,44 individuos/horas-red) (Tabla 1).

Tabla 1. Esfuerzo y éxito de captura de murciélagos en las cuatro localidades muestreadas en la Hacienda Guáquira, durante los meses de mayo, agosto, septiembre, noviembre y diciembre de 2013.

	<i>Total</i>	<i>La Estación</i>	<i>La Herrera</i>	<i>La Guáquira</i>	<i>Colorado</i>
Nº de Noches de muestreo	27	12	6	6	3
Horas de muestreo	157,90	60,00	44,33	35,82	17,75
Mallas por noche	13	3	3	3	4
Esfuerzo de muestreo (Horas/red)	491,46	180,00	133,00	107,46	71,00
Número de Individuos	561	236	59	223	43
Número de Especies registradas	34	23	14	18	13
Éxito de captura (Ind/hora-red)	1,14	1,31	0,44	2,08	0,61
Éxito de captura (Sp./hora-red)	0,07	0,13	0,11	0,17	0,18

Curva acumulativa de especies

La curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de captura y los estimadores no paramétricos empleados (Chao 2, Jackknife 1 y Jackknife 2), para la Hacienda Guáquira, se

muestran en la Figura 13. En ella se observa que el esfuerzo de captura empleado (491,46 horas/red) no ha sido suficiente para alcanzar la saturación de especies. El número de especies registradas (34 spp.) difiere de los valores predichos por los estimadores de máxima riqueza: Jacknife 2 (49,98 spp.), Jacknife 1 (44,98 spp.) y Chao 2 (40,86 spp.).

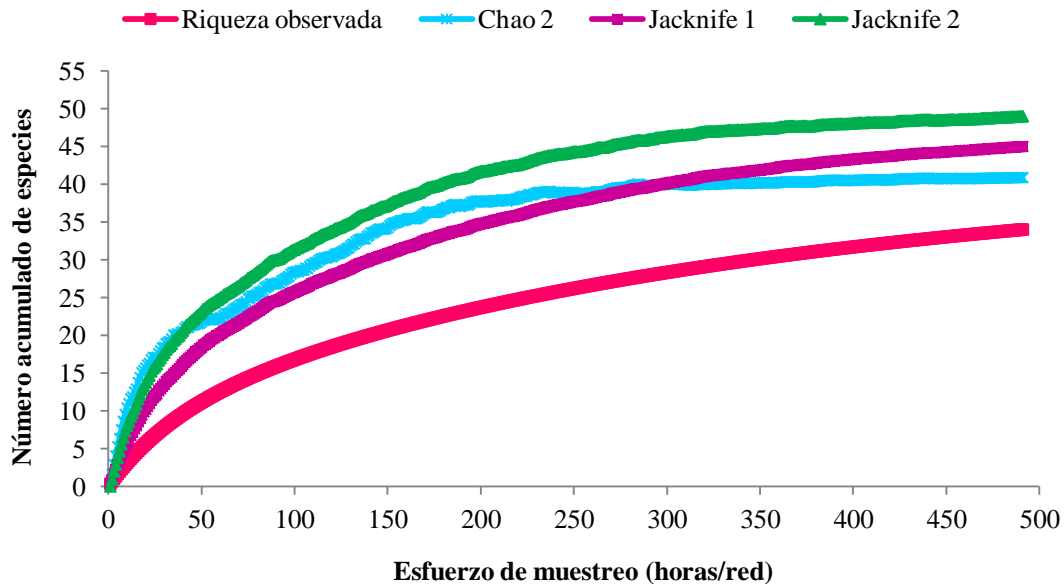


Figura 13. Curva de acumulación de especies observada y curvas para los estimadores no paramétricos de máxima riqueza Chao 2, Jacknife 1 y Jacknife 2, para el ensamble de quirópteros de la Hacienda Guáquira.

Para cada una de las localidades muestreadas, las curvas de acumulación de especies indican que en ningún caso se alcanzó la asíntota, por lo que el esfuerzo empleado no fue suficiente para registrar a todas las especies que conforman el ensamble, de allí que la riqueza observada difiera del valor predicho por los estimadores de máxima riqueza (Figura 14).

En La Estación y en La Guáquira se registró la mayor riqueza observada con 23 y 18 especies respectivamente, siendo la riqueza estimada para La Estación de 34,19 spp. (Chao 2), 32,94 spp. (Jacknife 1) y 39,88 spp. (Jacknife 2); y para la Guáquira de 26,92 spp. (Chao 2 y Jacknife 1) y 32,83 spp. (Jacknife 2). La Herrera y Colorado registraron la menor riqueza con 14 y 13 especies respectivamente, con una riqueza estimada de 36,33 spp. (Chao 2), 23,92 spp. (Jacknife 1) y 32,8 spp. (Jacknife 2) en La Herrera; y de 20,89 spp. (Chao 2 y Jacknife 1) y 24,83 spp. (Jacknife 2) en Colorado.

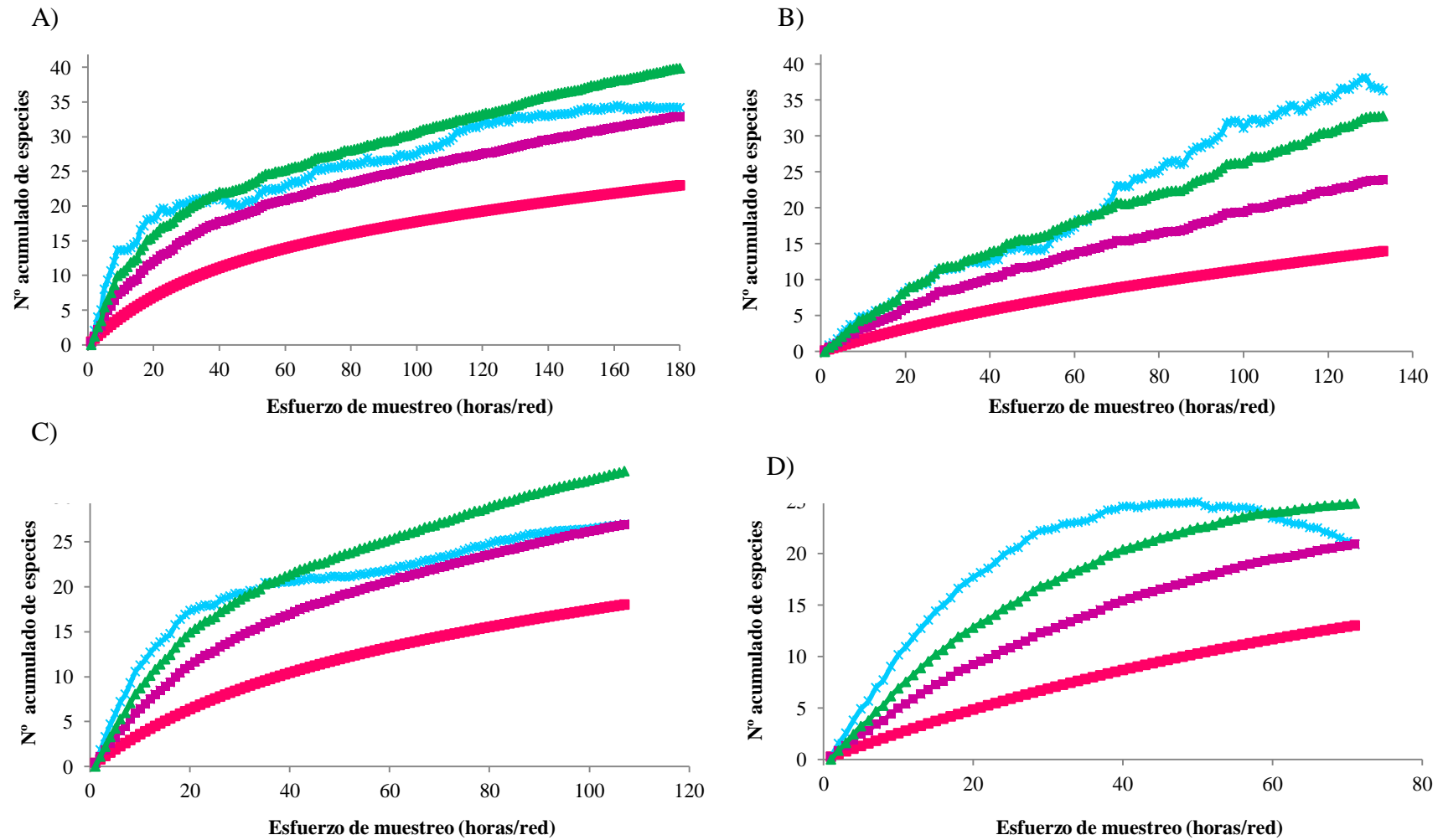


Figura 14. Curva de acumulación de especies de murciélagos de la Hacienda Guáquira, para las 4 localidades muestreadas, A) La Estación , B) La Herrera, C) La Guáquira, y D) Colorado. Las líneas de datos de color rosado corresponden a la riqueza observada, mientras que las líneas restantes corresponden a los índices de máxima diversidad Chao 2 (azul), Jackknife 1 (morado) y Jackknife 2 (verde).

Caracterización taxonómica

Se registraron un total de 34 especies que representan el 43,04 y 20,61% de las especies registradas para el estado Yaracuy y Venezuela respectivamente (Linares, 1998; Delgado-Jaramillo y col., 2011; Oria y Machado, 2012; Sánchez y Lew, 2012). La quiropteroфаuna presente en las localidades muestreadas en la Hacienda Guáquira se encuentran agrupadas en 25 géneros, 9 subfamilias y 6 familias, de las cuales la familia Phyllostomidae (20 géneros y 27 especies) fue la más representativa con el 76,47% de los taxa inventariados, seguida por Emballonuridae, Vespertilionidae y Molossidae con el 5,88% cada una, y Noctilionidae y Mormoopidae cada una con un 2,94% (Tabla 2).

Caracterización de la estructura del ensamble

Se capturó un total de 559 individuos (sin incluir las recapturas), distribuidos en 34 especies, siendo la familia Phyllostomidae la más representativa con 544 individuos que representan el 97,31% de las capturas realizadas, el 2,68% restante agrupa a las familias Noctilionidae y Molossidae con 4 individuos cada una, Emballonuridae y Vespertilionidae con 3 individuos cada una, y Mormoopidae con un individuo.

El índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') del ensamble fue de 2,19 y el índice de equidad de Pielou (J') fue de 0,62, indicando que no todos los individuos están distribuidos homogéneamente entre las especies. Siendo las especies dominantes *Carollia perspicillata* con una abundancia relativa de 9,98 ind/horas-red (180 individuos) que representa el 32,20% del total de las capturas, *Artibeus planirostris* con 6,10 ind/hora-red (111 individuos - 19,86%), y *Uroderma bilobatum* con 5,52 ind/horas-red (95 individuos - 16,99%), seguida por *Artibeus lituratus* con 1,70 ind/horas-red (31 individuos - 5,55%), *Carollia brevicauda* con 1,59 ind/horas-red (29 individuos - 5,19%), *Desmodus rotundus* 1,48 ind/horas-red (27 individuos - 4,83%), *Platyrrhinus helleri* 0,71 ind/horas-red (13 individuos - 2,33%), *Sturnira lilium* con 0,66 ind/horas-red (12 individuos - 2,15%), *Lonchorhina aurita* con 0,49 ind/horas-red (9 individuos - 1,61%), *Glossophaga soricina* con 0,33 ind/horas-red (6 individuos - 1,07%), *Noctilio albiventris* y *Tonatia saurophila* con 0,22 ind/horas-red (4 individuos - 0,22%) cada una, y *Molossus bondae*, *Trachops cirrhosus*, *Micronycteris hirsuta* y *Lophostoma silvicolum* con 0,16 ind/horas-red (3 individuos - 0,54%) cada una. Las 17 especies restantes, pueden ser consideradas especies raras, debido a que presentaron

valores de abundancias relativas bajos, variando entre 0,05 y 0,11 ind/horas-red, lo cual implica 1 o 2 individuos respectivamente (Figura 15).

Tabla 2. Listado de familias, subfamilias y especies de Murciélagos registrados en la Hacienda Guáquira (Donde N° ind.: Número de individuos y AR: Abundancia relativa= $\left(\frac{\text{Individuos} \times \text{noche}}{\text{mallas} \times \text{horas}}\right)$).

Familia Subfamilia Especie	Acrónimo	TOTAL		La Estación		La Guáquira		La Herrera		Colorado	
		Ind.	AR	Ind.	AR	Ind.	AR	Ind.	AR	Ind.	AR
Emballonuridae											
Emballonurinae											
<i>Saccopteryx bilineata</i>	<i>S. bili</i>	1	0,05	1	0,07						
<i>Saccopteryx leptura</i>	<i>S. lep</i>	2	0,11	1	0,07	1	0,06				
Noctilionidae											
<i>Noctilio albiventris</i>	<i>N. albi</i>	4	0,22			4	0,22				
Molossidae											
Molossinae											
<i>Cynomops greenhalli</i>	<i>C. green</i>	1	0,05			1	0,06				
<i>Molossus bondae</i>	<i>M. bond</i>	3	0,16			3	0,17				
Phyllostomidae											
Desmodontinae											
<i>Desmodus rotundus</i>	<i>D. rotun</i>	27	1,48	24	1,60	1	0,06	2	0,09		
Glossophaginae											
<i>Anoura geoffroyi</i>	<i>A. geof</i>	1	0,05	1	0,07						
<i>Glossophaga soricina</i>	<i>G. sori</i>	6	0,33			3	0,17	1	0,05	2	0,06
<i>Glossophaga sp.</i>	<i>Gloss</i>	1	0,05							1	0,03
Phyllostominae											
<i>Chrotopterus auritus</i>	<i>C. auri</i>	2	0,11	2	0,13						
<i>Lonchorhina aurita</i>	<i>L. auri</i>	9	0,49	5	0,33			1	0,09	2	0,06
<i>Lophostoma silvicolum</i>	<i>L. silvi</i>	3	0,16	1	0,07			1	0,05	1	0,03
<i>Micronycteris hirsuta</i>	<i>M. hirs</i>	3	0,16	2	0,13			1	0,05		
<i>Micronycteris megalotis</i>	<i>M. mega</i>	2	0,11	1	0,07			1	0,05		
<i>Mimon crenulatum</i>	<i>M. crenu</i>	2	0,11	1	0,07	1	0,06				
<i>Macrophyllum macrophyllum</i>	<i>M. macro</i>	1	0,05			1	0,06				
<i>Phyllostomus hastatus</i>	<i>P. hasta</i>	1	0,05	1	0,07						
<i>Tonatia saurophila</i>	<i>T. sauro</i>	4	0,22	4	0,27						
<i>Trinycteris nicefori</i>	<i>T. nice</i>	2	0,11	1	0,07			1	0,05		
<i>Trachops cirrhosus</i>	<i>T. cirr</i>	3	0,16	1	0,07			1	0,05	1	0,03
Carolliinae											
<i>Carollia brevicauda</i>	<i>C. pers</i>	29	1,59	8	0,53	4	0,22	12	0,54	5	0,14
<i>Carollia perspicillata</i>	<i>C. brevi</i>	180	10,00	114	7,60	21	1,17	29	1,31	17	0,48
Stenodermatinae											
<i>Artibeus planirostris</i>	<i>A. plani</i>	111	6,10	21	1,40	82	4,58	1	0,05	7	0,20
<i>Artibeus lituratus</i>	<i>A. litu</i>	31	1,70	8	0,53	21	1,17	1	0,05	1	0,03
<i>Artibeus bogotensis</i>	<i>A. pha</i>	3	0,16			1	0,06	1	1,31	1	0,03
<i>Artibeus gnomus</i>	<i>A. bogo</i>	1	0,05							1	0,03
<i>Artibeus phaeotis</i>	<i>A. gno</i>	1	0,05							1	0,03
<i>Platyrrhinus helleri</i>	<i>P. helle</i>	13	0,71	8	0,53	2	0,11	6	0,27		
<i>Sturmira lilium</i>	<i>S. lili</i>	12	0,66	9	0,60	3	0,17				
<i>Uroderma bilobatum</i>	<i>U. bilo</i>	95	5,22	20	1,33	72	4,02			3	0,08
<i>Vampyressa thyo</i>	<i>V. thyo</i>	1	0,05	1	0,07						
Vespertilionidae											
Myotinae											
<i>Myotis nigricans</i>	<i>M. nigri</i>	1	0,05			1	0,06				
<i>Myotis riparius</i>	<i>M. ripa</i>	2	0,11	2	0,13						
Mormoopidae											
<i>Pteronotus personatus</i>	<i>P. pers</i>	1	0,05			1	0,06				
TOTAL		559	30,82	237	15,8	223	12,45	59	3,97	43	1,21

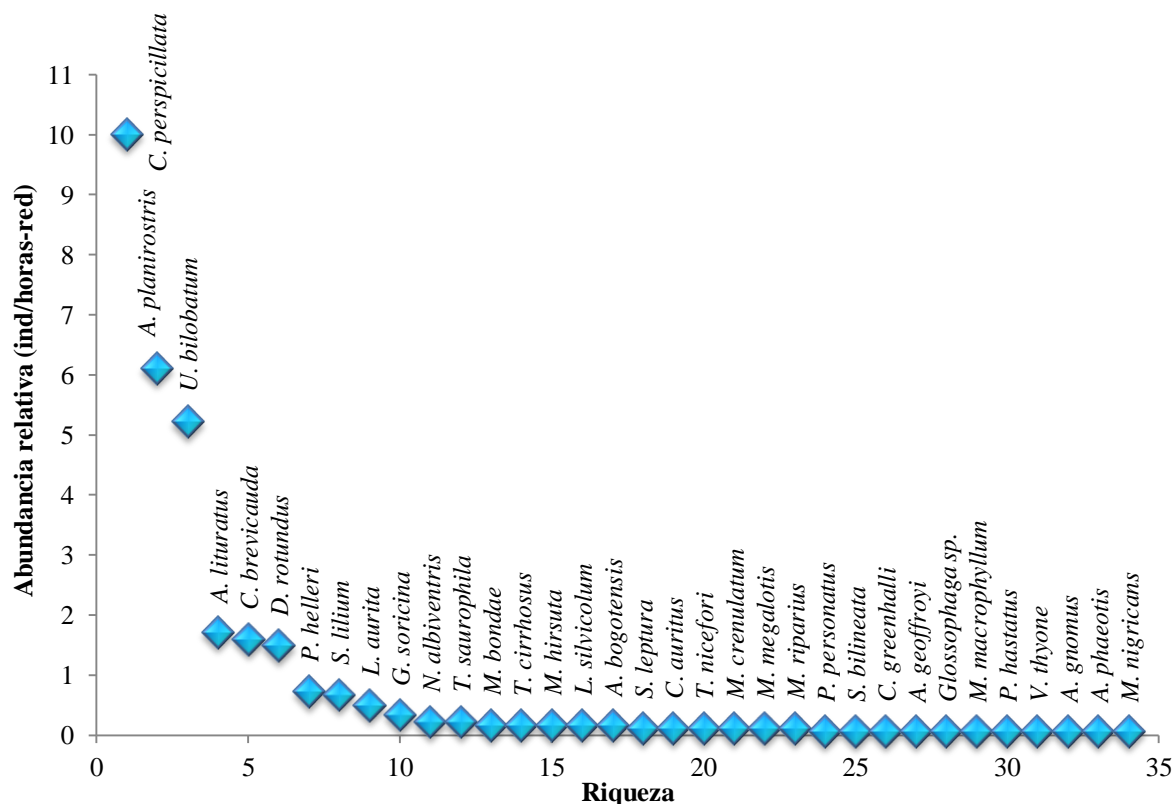


Figura 15. Curva de riqueza- abundancia relativa de las especies de quirópteros registradas en la Hacienda Guáquira.

Entre localidades se registraron diferencias en los valores de diversidad y equidad, siendo el valor máximo de diversidad ($H' = 1,99$; $J' = 0,78$) en Colorado con una riqueza de 13 especies, seguidos por La Herrera ($H' = 1,76$; $J' = 0,67$) con 14 especies, La Estación ($H' = 1,75$; $J' = 0,63$) con 23 especies y por último La Guáquira ($H' = 1,73$, $J' = 0,60$) con 18 especies. La máxima diversidad registrada en Colorado, se debe a que los individuos se distribuyen de forma más homogénea, en donde el 67% de los individuos registrados pertenecen a tres especies (*Carollia perspicillata*, *Artibeus planirostris* y *Carollia brevicauda*), mientras que el 33% de los individuos registrados se distribuyen en las 10 especies restantes (Figura 16). Patrón similar se observó en la Herrera, en donde el 78% de los individuos capturados, se agruparon en tres especies (*Carollia perspicillata*, *Carollia brevicauda* y *Platyrrhinus helleri*) y el 22% de los individuos restantes se distribuyen en otras 11 especies. En cuanto a la Estación, aunque fue la que tuvo la mayor riqueza específica, los valores de diversidad y equidad no fueron los mayores, lo cual se debe a que los individuos no se distribuyen de forma homogénea, dado que el 76,17% de los individuos pertenecen a solo cuatro especies (*Carollia perspicillata*, *Uroderma bilobatum*, *Desmodus rotundus*, *Artibeus planirostris*).

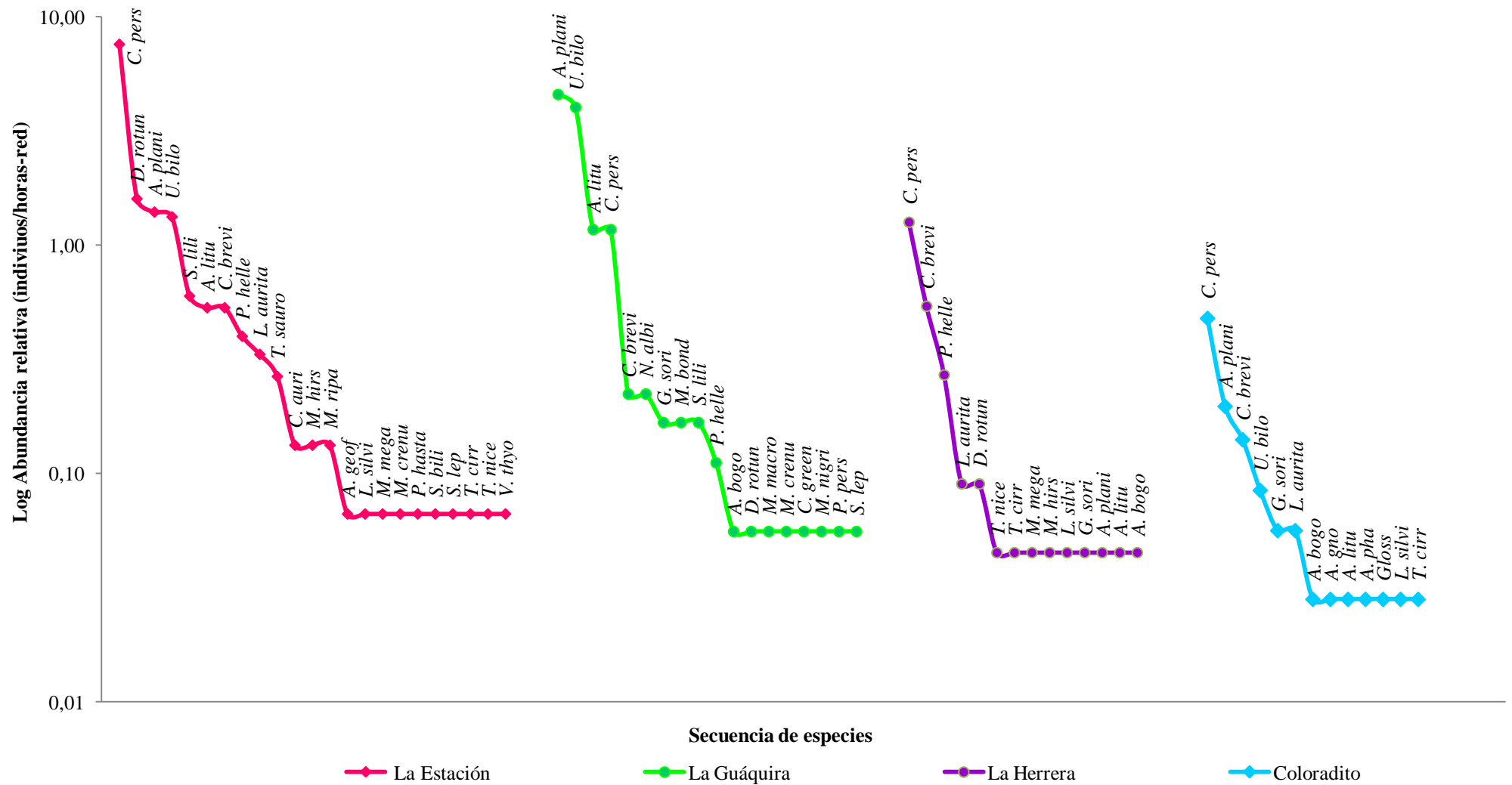


Figura 16. Curva- rango abundancia relativa (individuos/horas-red) de las especies de quirópteros para cada una de las localidades muestreadas en la Hacienda Guáquira (Ver acrónimos en Tabla 2).

y el 23,83% de los individuos capturados representaron a 19 especies. En cambio, en La Guáquira, la equidad y la diversidad es menor, dado que el 69,05% de los individuos pertenecen a dos especies (*Artibeus planirostris* y *Uroderma bilobatum*) y el 30,94% restante de individuos agrupa a 16 especies (Figura 16), lo que determina una menor homogeneidad en la distribución de los individuos.

Al comparar los índices de diversidad Shannon-Wiener entre las localidades muestreadas, se observaron diferencias significativas en la diversidad entre las La Estación & La Guáquira ($t = 1,9407$; $p = 0,0415$). Esto se debe a que en La Estación, los individuos se distribuyen de forma más homogénea entre las especies que en La Guáquira. En cuanto a la comparación de los valores de diversidad restante entre localidades La Estación & La Herrera ($t = 1,3822$; $p = 0,0896$), La Estación & Colorado ($t = 0,3817$; $p = 0,7038$), La Guáquira & La Herrera ($t = 0,497$; $p = 0,6204$), La Guáquira & Colorado ($t = 0,8628$; $p = 0,1658$), La Herrera & Colorado ($t = 1,0654$; $p = 0,2377$) no observamos diferencias estadísticamente significativas entre ellas en cuanto a su diversidad.

Estructura trófica del ensamble

La estructura del ensamble de quirópteros en función de los gremios tróficos, muestra diferencias en el uso del recurso trófico, siendo dominantes, los insectívoros y frugívoros con un 50% (17 especies) y 32,35% (11 especies) de las especies respectivamente; mientras que el 17,65% restante de las especies estuvieron representados por los nectarívoros-omnívoros (dos especies cada uno), y los hematófagos, omnívoros, nectarívoros-polinívoros, insectívoros-carnívoros y carnívoros (una especie cada uno).

De acuerdo a las categorías propuestas por Ochoa (2000) y Ochoa y col. (2005), se agruparon a las especies registradas en doce gremios tróficos-espaciales, siendo los frugívoros de dosel (FRDO) el gremio dominante (8 especies- 23,53%); seguido por insectívoros aéreos de follaje (INFO) (7 especies - 20,59%); insectívoros aéreo bajo dosel (IABD) (6 especies- 17,65%); frugívoros de sotobosque (FRSO) (3 especies - 8,82%); y nectarívoro - omnívoro (NEOM) e insectívoro aéreo sobre dosel (IASD) con dos especies cada uno (5,88%). Los seis gremios restantes estuvieron representados por una especie cada uno (2,94%) (Figura 17).

Aunque los gremios insectívoros de follaje, aéreos sobre dosel y aéreos bajo dosel (*Saccopteryx leptura*, *Saccopteryx bilineata*, *Lonchorhina aurita*, *Lophostoma silvicolium*, *Micronycteris megalotis*, *Micronycteris hirsuta*, *Tonatia saurophila*, *Trinycteris nicefori*, *Mimon crenulatum*, *Macrophyllum macrophyllum*, *Molossus bondae*, *Cynomops greenhalli*, *Pteronotus*

personatus, *Myotis nigricans* y *Myotis riparius*) abarcan el mayor número de especies, cuando se relaciona con el número de individuos, estos solamente representan el 6,62% de las capturas, siendo los frugívoros, tanto de dosel como de sotobosque, los gremios que ocupan un mayor peso (84,97% de los individuos capturados), con una dominancia de *Carollia perspicillata*; seguido de los nectarívoros - omnívoros, nectarívoros - polinívoros, insectívoros aéreos sobre cuerpos o láminas de agua y omnívoros (*Glossophaga soricina*, *Anoura geoffroyi*, *Noctilio albiventris*, *Phyllostomus hastatus*) que representan el 2,33% de las capturas. Por su parte, los insectívoros - carnívoros y carnívoros (*Trachops cirrhosus* y *Chrotopterus auritus*) conformaron el 0,89% de los individuos capturados y por último los hematófagos (*Desmodus rotundus*) representaron el 4,83% del total de individuos capturados (Figura 17).

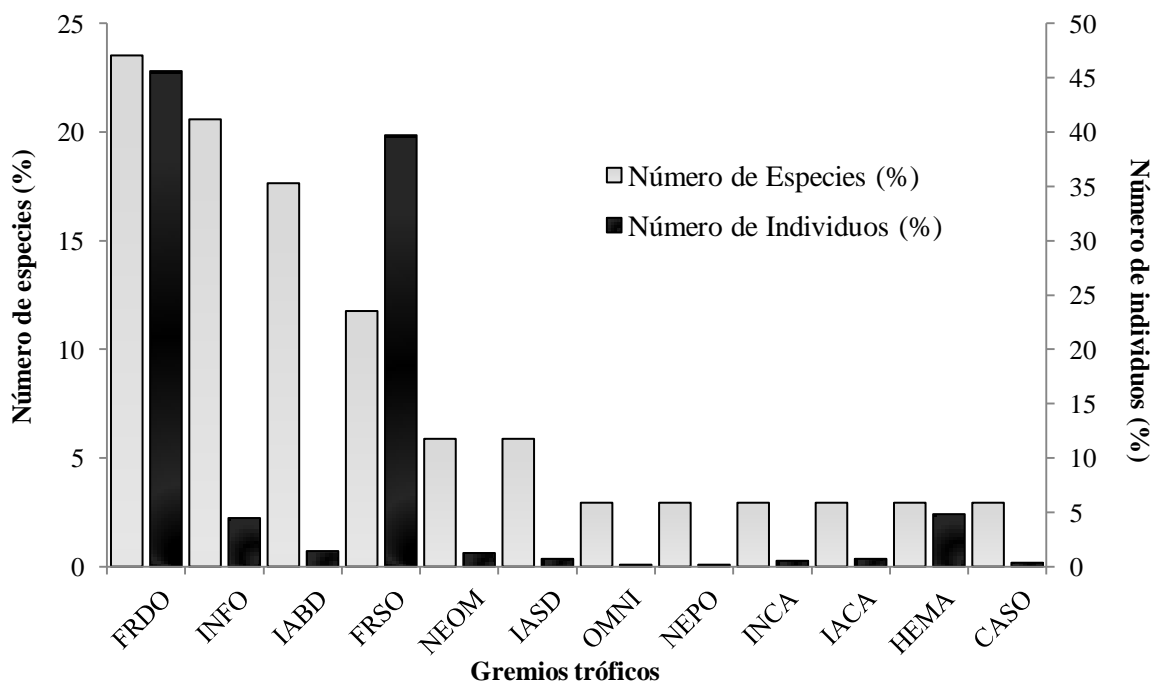


Figura 17. Riqueza y abundancia total expresada en porcentaje de las categorías tróficas propuestas por Ochoa (2000) y Ochoa y col. (2005) en la Hacienda Guáquira (FRDO= frugívoro de dosel, FRSO= frugívoro de sotobosque, INFO= insectívoro entre follaje, IASD= insectívoro aéreo sobre dosel, IABD= insectívoro bajo dosel, INCA= insectívoro - carnívoro, IACA= insectívoro sobre cuerpos o láminas de agua, NEPO= nectarívoro - polinívoro, NEOM= nectarívoro - omnívoro, OMNI= omnívoro, CASO= carnívoro, y HEMA= hematófago).

Estratos de búsqueda de alimento

En cuanto a los estratos de búsqueda de alimento, las especies identificadas se agruparon en siete categorías (Tabla 8), siendo dominante la categoría aéreos de dosel (ADO) con 26,47% (9 especies), seguido por aéreos de sotobosque (AS) con 23,53% (8 especies), aéreos entre el follaje

(F) y bajo dosel (ABD) con 20,59% (7 especies) y 17,65% (6 especies) respectivamente. Las categorías restantes estuvieron representadas por una (aéreo sobre lámina de agua (ASLA) y terrestre (T)) y dos especies (aéreo sobre dosel (ASD)) (Figura 16).

En cuanto al número de individuos por estrato, las categorías dominantes fueron aéreas de dosel (46,42%) y aéreas de sotobosque (41,41%) lo cual coincide con el patrón observado con respecto al número de especie; seguido por las categorías terrestres (4,83%) y follaje (4,47%). Las tres categorías restantes (aéreo bajo dosel, sobre dosel y sobre láminas de agua) representan el 2,86% de los individuos capturados (Figura 18).

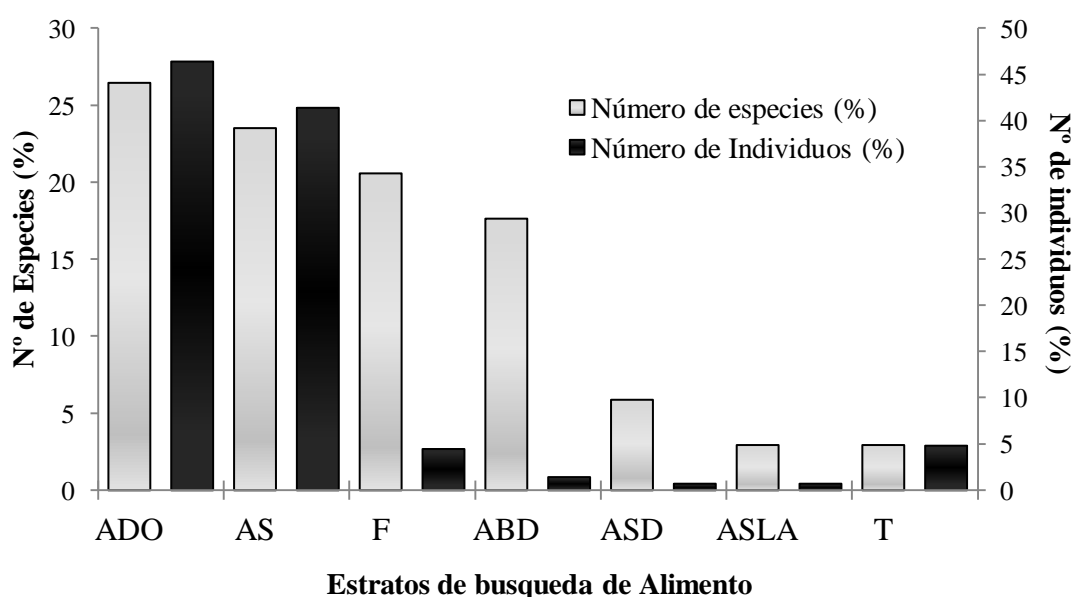


Figura 18. Abundancia total, expresada en porcentaje de los estratos de búsqueda de alimento según Ochoa (2000) y Norberg y Rayner (1987), en la Hacienda Guáquira. (F= aéreo entre el follaje, ADO= aéreo de dosel, AS= aéreo de sotobosque, ASD= aéreo sobre de dosel, ABD= aéreo bajo dosel, ASLA= aéreo sobre lámina de agua, y T= terrestre).

Tamaño corporal

En las regresión realizadas para la longitud corporal & longitud del antebrazo y longitud corporal & peso corporal se obtuvo como resultado que en ambos casos estas variables están relacionadas positivamente ($r=0,92$; $t= 55,32$; $p=1,89 E-222$; $N=551$ y $r=0,91$; $t=49,46$; $p=4,84 E-200$; $N=528$; respectivamente), por lo que existe un buen ajuste por regresión, ya que 84,81% de la variación del tamaño corporal depende de la longitud del antebrazo y el 82,25% de la variación

del tamaño corporal depende del peso (Figura 19 y 20), razón por la cual se usará en los siguientes análisis longitud del antebrazo y peso en lugar de la longitud corporal.

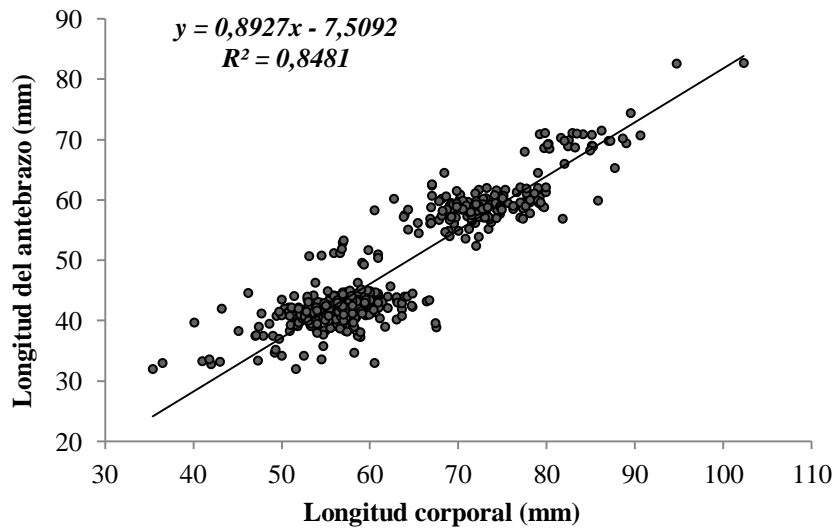


Figura 19. Regresión para longitud del antebrazo con respecto a la longitud del cuerpo con su respectiva ecuación y coeficiente de determinación (R^2).

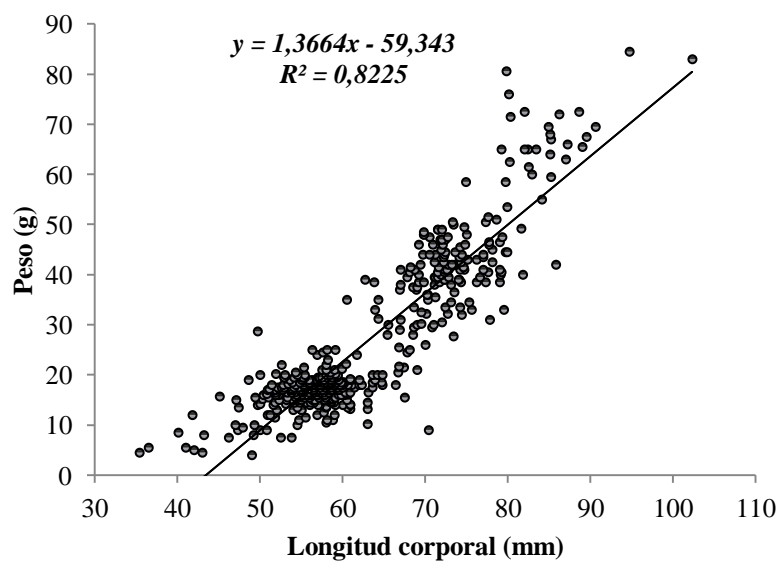


Figura 20. Regresión del peso corporal con respecto la longitud corporal con su respectiva ecuación y coeficiente de determinación (R^2).

Para evaluar la estructura de tallas corporal del ensamble, se procedió a promediar las medidas de longitud del antebrazo (mm) y peso (g) de aquellos gremios tróficos que estuvieran representados por dos o más individuos, con la finalidad de determinar si hay segregación corporal asociada al uso del recurso trófico y los estratos de búsqueda de alimento.

Dentro del gremio de los insectívoros se pueden observar diferencias en la longitud del antebrazo y peso (Figura 21 y 22), las cuales son estadísticamente significativas (irespectivamente). Las pruebas *a posteriori* muestran que los insectívoros aéreos sobre cuerpos de agua (IACA) poseen mayor longitud del antebrazo y peso que: a) los insectívoros aéreos sobre dosel (IASD) ($p=0,0304$; $p=0,0294$ respectivamente), b) insectívoros aéreos bajo dosel (IABD) ($p=0,0085$; $p=0,0081$), c) insectívoros de follaje (INFO) ($p=0,0017$; $p=0,0116$).

Los insectívoros de follaje (INFO) poseen mayores valores en las dos variables estudiadas (longitud del antebrazo y peso) que los insectívoros aéreo bajo dosel (IABD) ($p=0,0023$; $p=2,53E-04$ respectivamente), y mayor longitud del antebrazo que los insectívoros aéreo sobre dosel (IASD) ($p=0,0209$; $p=0,6187$) (Tabla 3 y 4).

Los insectívoros aéreos sobre dosel (IASD) mostraron similar longitud del antebrazo y mayor peso que los insectívoros bajo dosel (IABD) ($p=0,082$; $p=1,0000$ respectivamente) (Tabla 3 y 4).

Con respecto a los frugívoros se pueden observar diferencias en la longitud del antebrazo y peso (Figura 21 y 22), las cuales son estadísticamente significativas ($U=9601,5$; $p=3,60E-34$; $U=10421$; $p=6,95E-28$; respectivamente) (Figura 21 y 22), y se deben a que los frugívoros de dosel (FRDO) poseen mayor longitud del antebrazo y peso que los frugívoros de sotobosque (FRSO).

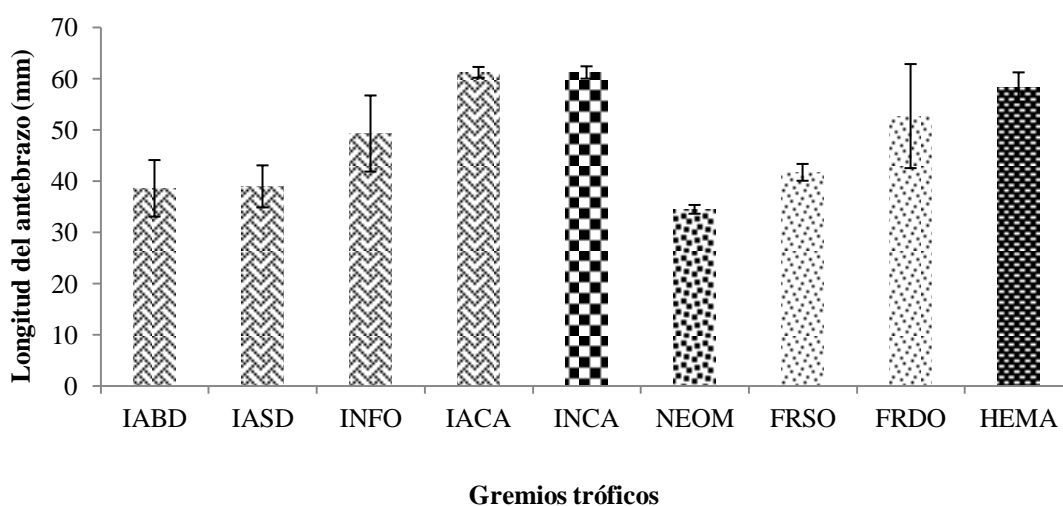


Figura 21. Promedio y desviación estándar de la longitud del antebrazo (mm) por gremio trófico (IABD= insectívoro aéreo bajo dosel, IASD= insectívoro aéreo sobre dosel, INFO= insectívoros de follaje, IACA= insectívoro aéreo sobre cuerpos de agua, INCA= insectívoro - carnívoro, NEOM= nectarívoro - polínívoro, FRSO= frugívoro de sotobosque, FRDO= frugívoro de dosel, y HEMA= hematófago).

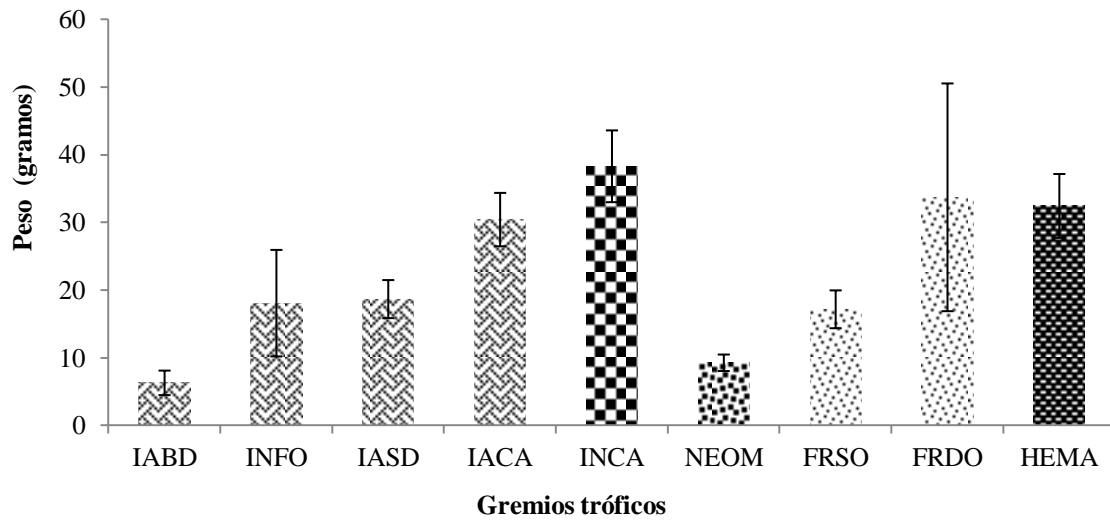


Figura 22. Promedio y desviación estándar del peso (g) por gremio trófico (IABD= insectívoro aéreo bajo dosel, IASD= insectívoro aéreo sobre dosel, INFO= insectívoros de follaje, IACA= insectívoro aéreo sobre cuerpos de agua, INCA= insectívoro - carnívoro, NEOM= nectarívoro - polinívoro, FRSO= frugívoro de sotobosque, FRDO= frugívoro de dosel, y HEMA= hematófago).

Tabla 3. Comparación del tamaño del antebrazo por gremio trófico (IASD= insectívoro aéreo sobre dosel, IABD= insectívoro aéreo bajo dosel, y INFO= insectívoro de follaje) entre pares usando la prueba *a posteriori* de Mann-Whitney para un grado de significación de 0,05.

	IACA	IASD	IABD	INFO
IACA	-	0,0304	0,0085	0,0017
IASD		-	1,0000	0,0209
IABD			-	0,0023
INFO				-

Tabla 4. Comparación del peso por gremio trófico (IASD= insectívoro aéreo sobre dosel, IABD= insectívoro aéreo bajo dosel, y INFO= insectívoro de follaje) entre pares usando la prueba *a posteriori* de Mann-Whitney para un grado de significación de 0,05.

	IACA	IASD	IABD	INFO
IACA	-	0,0294	0,0081	0,0116
IASD		-	0,0082	0,6187
IABD			-	2,53E-04
INFO				-

Comparación con otros ensambles de la Cordillera de la Costa

Esfuerzo de muestreo

En los ensambles de murciélagos presentes en la Cordillera de la Costa se puede observar que el mayor esfuerzo de captura se realizó en el Parque Nacional Guatopo (1872 horas/red), seguido del P.N. Yurubí (800 horas/red), este trabajo (491,46 horas/red) y por último el P. N. Guatopo en el trabajo realizado por Ochoa y col. (1995) (Tabla 5). En cuanto al P. N. Henri Pittier, aunque no se especificó el esfuerzo empleado, este parque ha sido muestreado por 20 años (Fernández- Badillo y Ulloa, 1990).

Se puede observar que no existe relación significativa entre el esfuerzo de muestreo y la riqueza de especies ($r = -0,47$; $t = -0,74$; $p = 0,53$) como era de esperarse, por el contrario, hay una tendencia negativa, aunque no significativa (Figura 23).

Tabla 5. Esfuerzo de muestreo y número de especies registrados en cinco localidades de la Cordillera de la Costa, en los cuales se usó como única técnica de captura redes de neblina. ¹Este trabajo, Hacienda Guáquira; ²Delgado y col. (2011), Parque Nacional Yurubí; ³Fernández- Badillo y Ulloa (1990), Parque Nacional Henri Pittier; ⁴Salazar (1984) y ⁵Ochoa y col. (1995), Parque Nacional Guatopo.

	Esfuerzo de Muestreo (Horas/red)	Número de Especies
<i>Hacienda Guáquira</i> ¹	491,46	34
<i>Parque Nacional Yurubí</i> ²	800	43
<i>Parque Nacional Henri Pittier</i> ³	No específico	36
<i>Parque Nacional Guatopo</i> ⁴	1872	32
<i>Parque Nacional Guatopo</i> ⁵	156	38

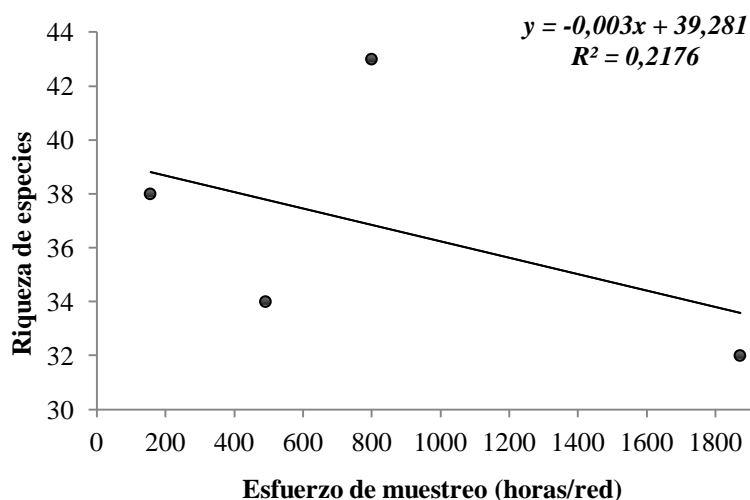


Figura 23. Regresión entre el esfuerzo de muestreo y la riqueza de especies para localidades de la Cordillera de la Costa, en los cuales se usó como técnica de captura redes de neblina.

Composición taxonómica

Al comparar el ensamble de murciélagos evaluado en este estudio con otros trabajos realizados en la Cordillera de la Costa, observamos que el Parque Nacional Guatopo representa la localidad con mayor riqueza con 75 especies y 36 géneros, seguido por el P. N. Yurubí (56 especies - 36 géneros), Henri Pittier (44 especies - 25 géneros) y por último la Hacienda Guáquira (43 especies - 27 géneros) (Tabla 6). Aunque, la Hacienda Guáquira no representa la localidad con el mayor número de especies, en cuanto al número de familias presenta junto con el P. N. Yurubí el mayor número de ellas (6), siendo estas Emballonuridae, Phyllostomidae, Mormoopidae, Molossidae, Noctilionidae y Vespertilionidae (Tabla 6 y 8).

Tabla 6. Composición taxonómica en cuatro localidades de la Cordillera de Costa. ¹Este trabajo y Machado (2007), Hacienda Guáquira; ² Delgado y col. (2011), Parque Nacional Yurubí; ³Fernández- Badillo y Ulloa (1990) y Ochoa (2000), Parque Nacional Henri Pittier; ⁴Salazar (1984), Ochoa y col. (1995), Ochoa (2000), Ochoa y col. (2000), Parque Nacional Guatopo.

<i>Localidad</i>	<i>Familias</i>	<i>Subfamilias</i>	<i>Géneros</i>	<i>Especies</i>
<i>Hacienda Guáquira¹</i>	6	9	27	43
<i>Parque Nacional Yurubí²</i>	6	9	36	56
<i>Parque Nacional Henri Pittier³</i>	5	9	25	44
<i>Parque Nacional Guatopo⁴</i>	5	9	36	75

La composición taxonómica del ensamble de quirópteros presente en la Hacienda Guáquira se asemeja en un 45,6% al Parque Nacional Yurubí, seguido por el Parque Nacional Guatopo (37,2%) y por último el Parque Nacional Henri Pittier (19,2%) (Tabla 7).

Tabla 7. Análisis de similitud para cuatro localidades de la Cordillera de Costa mediante el índice de Jaccard. ¹Este trabajo y Machado (2007), Hacienda Guáquira; ² Delgado y col. (2011), Parque Nacional Yurubí; ³Fernández- Badillo y Ulloa (1990) y Ochoa (2000), Parque Nacional Henri Pittier; ⁴Salazar (1984), Ochoa y col. (1995) y Ochoa (2000), Parque Nacional Guatopo.

	<i>Hacienda Guáquira</i>	<i>PN Yurubí</i>	<i>PN Guatopo</i>	<i>PN Henri Pittier</i>
<i>Hacienda Guáquira¹</i>	1	0,456	0,372	0,192
<i>PN Yurubí²</i>		1	0,489	0,266
<i>PN Guatopo³</i>			1	0,417
<i>PN Henri Pittier⁴</i>				1

El análisis de agrupamiento nos muestra que los ensambles del P. N. Guatopo y Yurubí, son más similares entre sí conformando un conjunto al que se le asocia la Hacienda Guáquira. El P. N. Henri Pittier representa la localidad con mayor disimilitud (Tabla 7 y Figura 23).

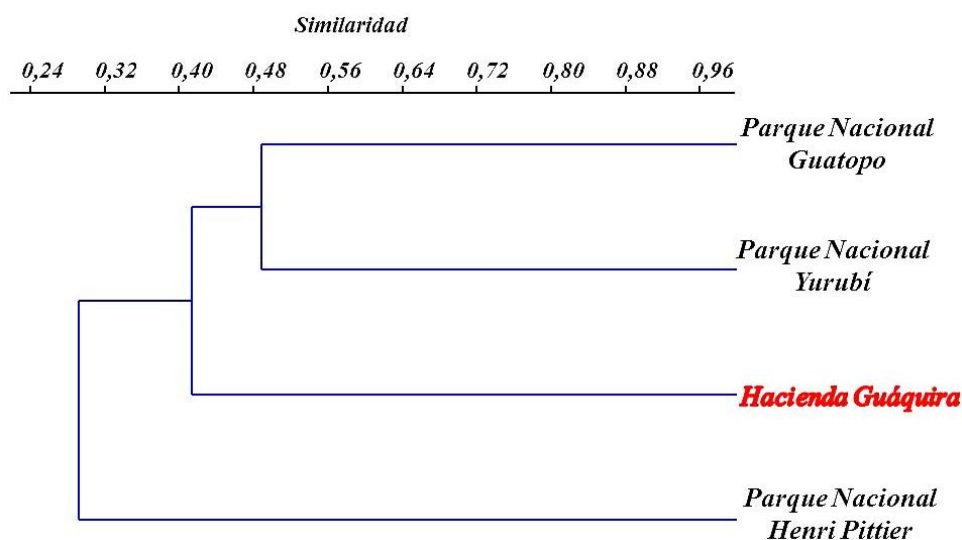


Figura 24. Dendrograma correspondiente a cuatro localidades de murciélagos presentes en bosques de tierras bajas de la Cordillera de Costa, en donde la distancia es medida con el índice de similitud de Jaccard.

Diversidad y equidad

Solo se tienen datos de la diversidad y equidad del ensamble del P. N. Guatopo (Salazar, 1984) y del P. N. Yurubí (Delgado-Jaramillo, 2011). En dichas localidades se registraron diferencias en los valores de diversidad y equidad, siendo mayor en el P. N. Yurubí ($H' = 2,54$; $J' = 0,67$) en comparación con la Hacienda Guáquira ($H' = 2,19$; $J' = 0,62$), y los valores de la Guáquira mayores a los reportados para el P. N. Guatopo ($H' = 1,85$; $J' = 0,53$).

La alta diversidad y equidad registrada en el área de estudio y en el P. N. Yurubí, se debe a que los individuos se distribuyen de una forma más homogénea entre las especies (mayor equitatividad), siendo tres especies las más abundantes, tanto para el P. N. Yurubí (*Carollia perspicillata*, *Artibeus lituratus* y *Sturnira lilium*), como para la Hacienda Guáquira (*Carollia perspicillata*, *Artibeus planirostris* y *Uroderma bilobatum*). En contraste con el P. N. Guatopo donde dos especies (*Carollia perspicillata* y *Artibeus planirostris*) representaron el 67,52% de los individuos (Figura 25).

Las diferencias registradas en los valores de diversidad resultaron ser estadísticamente significativas entre la Hacienda Guáquira & P. N. Yurubí ($t = -4,89$; $p = 1,13E-06$) y la Hacienda Guáquira & P. N. Guatopo ($t = -6,44$; $p = 1,91E-07$).

Tabla 8. Listado de familias, subfamilias y especies de murciélagos registrados en cuatro localidades de la Cordillera de Costa.

Familia	Subfamilia	Especie	Gremio trófico	EBA	Hacienda Guáquira ¹	PN Yurubí ²	PN Henri Pittier ³	PN Guatopo ⁴
Emballonuridae								
Emballonurinae								
		<i>Diclidurus albus</i>	IASD	ASD			X	X
		<i>Peropteryx kappleri</i>	IABD	\$ABD		X	X	X
		<i>Peropteryx macrotis</i>	IABD	ABD			X	
		<i>Saccopteryx bilineata</i>	IABD	ABD	X	X	X	X
		<i>Saccopteryx canescens</i>	IABD	ABD	X	X	X	X
		<i>Saccopteryx leptura</i>	IABD	ABD	X*	X	X	X
Noctilionidae								
		<i>Noctilio albiventris</i>	IACA	ASLA	X			
		<i>Noctilio leporinus</i>	PIIN	ASLA	X*			
Mormoopidae								
		<i>Pteronotus parnellii</i>	IABD	ABD		X	X	X
		<i>Pteronotus personatus</i>	IABD	ABD	X	X		
		<i>Pteronotus davyi</i>	IABD	ABD				X
Phyllostomidae								
Desmodontinae								
		<i>Desmodus rotundus</i>	HEMA	T	X	X		X
		<i>Diphylla ecaudata</i>	HEMA	T		X		
Glossophaginae								
		<i>Anoura caudifer</i>	NEPO	AS/AD		X	X	X
		<i>Anoura cultrata</i>	NEPO	AS/AD				X
		<i>Anoura geoffroyi</i>	NEPO	AS/AD	X	X		X
		<i>Choeroniscus goodmani</i>	NEPO	AS/AD		X		
		<i>Glossophaga soricina</i>	NEOM	AS/AD	X	X	X	X
		<i>Glossophaga sp.</i>	NEOM	AS/AD	X			
Phyllostominae								
		<i>Chrotopterus auritus</i>	CASO	AS	X	X		X
		<i>Glyphonycteris sylvestris</i>	INFO	F		X		
		<i>Lamproncycteris brachyotis</i>	INFO	F		X		
		<i>Lonchorhina aurita</i>	INFO	F	X	X	X	
		<i>Lophostoma brasiliense</i>	INFO	F	X*	X		X
		<i>Lophostoma silvicolum</i>	INFO	F	X	X		
		<i>Micronycteris hirsute</i>	INFO	F	X	X		X
		<i>Micronycteris megalotis</i>	INFO	F	X	X		X
		<i>Micronycteris microtis</i>	INFO	F		X		X
		<i>Micronycteris schmidtorum</i>	INFO	F		X		
		<i>Mimon crenulatum</i>	INFO	F	X	X		
		<i>Macrophyllum macrophyllum</i>	IABD	ABD	X			X
		<i>Phyllostomus discolor</i>	OMNI	AS/AD	X*	X		X
		<i>Phyllostomus elongatus</i>	OMNI	AS/AD				X
		<i>Phyllostomus hastatus</i>	OMNI	AS/AD	X	X	X	X
		<i>Phyllostomus latifolius</i>	OMNI	AS/AD				
		<i>Phylloiderma stenops</i>	OMNI	AS/AD		X		X
		<i>Tonatia saurophila</i>	INFO	F	X	X		X
		<i>Trinycteris nicefori</i>	INFO	F	X			X
		<i>Trachops cirrhosus</i>	INCA	AS	X	X		X
		<i>Vampyrum spectrum</i>	CASO	AS				X
Carollinae								
		<i>Carollia brevicauda</i>	FRSO	AS	X	X	X	X
		<i>Carollia perspicillata</i>	FRSO	AS	X	X	X	X
Stenodermatinae								
		<i>Ametrida centurio</i>	FRDO	AD		X		X
		<i>Artibeus planisrostris</i>	FRDO	AD	X	X	X	X
		<i>Artibeus lituratus</i>	FRDO	AD	X	X	X	X
		<i>Artibeus bogotensis</i>	FRDO	AD	X	X		
		<i>Artibeus cinereus</i>	FRDO	AD			X	X
		<i>Artibeus gnomus</i>	FRDO	AD	X			
		<i>Artibeus phaeotis</i>	FRDO	AD	X			X

Tabla 8. Continuación...

Familia	Subfamilia	Gremio trófico	EBA	Hacienda Guáquira ¹	PN Yurubí ²	PN Henri Pittier ³	PN Guatopo ⁴
	<i>Artibeus concolor</i>	FRDO	AD	X*			
	<i>Chiroderma salvini</i>	FRDO	AD		X		X
	<i>Chiroderma trinitatum</i>	FRDO	AD		X		X
	<i>Chiroderma villosum</i>	FRDO	AD		X		X
	<i>Enchisthenes hartii</i>	FRDO	AD		X		X
	<i>Platyrrhinus brachycephalus</i>	FRDO	AD		X		X
	<i>Platyrrhinus helleri</i>	FRDO	AD	X	X	X	X
	<i>Platyrrhinus umbratus</i>	FRDO	AD			X	
	<i>Platyrrhinus vittatus</i>	FRDO	AD			X	X
	<i>Sturnira bidens</i>	FRSO	AS			X	X
	<i>Sturnira erythromos</i>	FRSO	AS			X	X
	<i>Sturnira lilium</i>	FRSO	AS	X	X	X	X
	<i>Sturnira ludovici</i>	FRSO	AS				X
	<i>Sturnira sorianoi</i>	FRSO	AS			X	X
	<i>Sturnira tildae</i>	FRSO	AS			X	X
	<i>Sphaeronycteris toxophyllum</i>	FRDO	AD	X*	X	X	X
	<i>Uroderma bilobatum</i>	FRDO	AD	X	X		X
	<i>Vampyroides caraccioli</i>	FRDO	AD				X
	<i>Vampyressa thuyone</i>	FRDO	AD	X			X
Vespertilionidae							
Myotinae							
	<i>Myotis keaysi</i>	IABD	ABD		X	X	X
	<i>Myotis nesopolus</i>	IABD	ABD			X	X
	<i>Myotis nigricans</i>	IABD	ABD	X	X		X
	<i>Myotis riparius</i>	IABD	ABD	X			
Vespertilioninae							
	<i>Eptesicus andinus</i>	IABD	ABD			X	
	<i>Eptesicus brasiliensis</i>	IABD	ABD		X	X	X
	<i>Eptesicus chiroquinus</i>	IABD	ABD			X	X
	<i>Eptesicus diminutus</i>	IABD	ABD	X*			X
	<i>Eptesicus furinalis</i>	IABD	ABD		X	X	X
	<i>Lasiurus blossevillii</i>	IABD	ABD				X
	<i>Lasiurus cinereus</i>	IABD	ABD			X	X
	<i>Lasiurus ega</i>	IACA	ASLA		X		
	<i>Rhogeessa io</i>	IABD	ABD		X	X	X
	<i>Rhogeessa minutilla</i>	IABD	ABD				X
Molossidae							
Molossinae							
	<i>Cynomops greenhalli</i>	IASD	ASD	X	X	X	X
	<i>Cynomops parvus</i>	IASD	ASD				X
	<i>Eumops auripendulus</i>	IASD	ASD		X		X
	<i>Eumops dabbenei</i>	IASD	ASD			X	X
	<i>Eumops glaucinus</i>	IASD	ASD		X		X
	<i>Eumops hansae</i>	IASD	ASD				X
	<i>Eumops maurus</i>	IASD	ASD			X	
	<i>Molossops neglectus</i>	IASD	ASD			X	
	<i>Molossus bondae</i>	IASD	ASD	X		X	X
	<i>Molossus coibensis</i>	IASD	ASD			X	X
	<i>Molossus molossus</i>	IASD	ASD	X*	X	X	X
	<i>Molossus pretiosus</i>	IASD	ASD		X	X	
	<i>Molossus rufus</i>	IASD	ASD		X		X
	<i>Nyctinomops laticaudatus</i>	IASD	ASD			X	
	<i>Nyctinomops macrotis</i>	IASD	ASD			X	
	<i>Promops nasutus</i>	IASD	ASD			X	X
	<i>Tadarida brasiliensis</i>	IASD	ASD			X	X
TOTAL				43	56	46	75

Abreviaturas: Gremios tróficos: FRDO= frugívoro de dosel, FRSO= frugívoro de sotobosque, INFO= insectívoro entre follaje, IASD= insectívoro aéreo sobre dosel, IABD= insectívoro bajo dosel, INCA= insectívoro-carnívoro, IACA= insectívoro sobre cuerpos o láminas de agua, NEPO= nectarívoro - polínívoro, NEOM= nectarívoro-omnívoro, OMNI= omnívoro, CASO= carnívoro, y HEMA= hematófago, PIIN= piscívoro- insectívoro. Estratos de búsqueda de alimento (EBA): F= aéreo entre el follaje, ADO= aéreo de dosel, AS= aéreo de sotobosque, ASD= aéreo sobre de dosel, ABD= aéreo bajo dosel, ASLA= aéreo sobre lámina de agua, y T= terrestre., ¹Este trabajo y Machado (2007), Hacienda Guáquira, ²Delgado y col. (2011), Parque Nacional Yurubí; ³Fernández- Badillo y Ulloa (1990), Parque Nacional Henri Pittier; ⁴Salazar (1984) y Ochoa (2000), Parque Nacional Guatopo. X* especies registradas por Machado (2007).

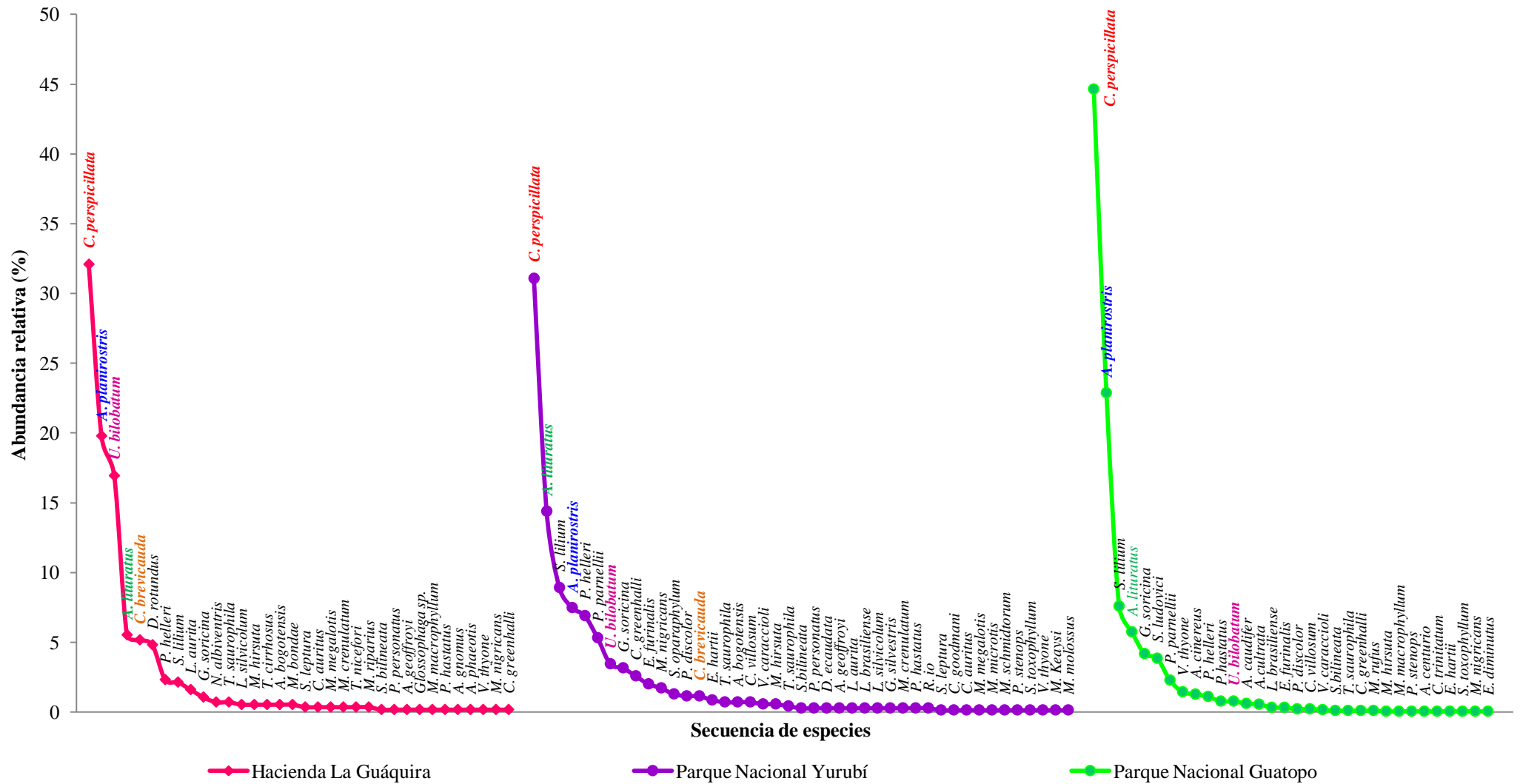


Figura 25. Curva de riqueza - abundancia relativa de las especies de quirópteros registrados en la Hacienda Guáquira, P.N Yurubí (Delgado-Jaramillo, 2011) y el P. N. Guatopo (Salazar, 1984).

Estructura trófica

La estructura por gremios tróficos de quirópteros en la Hacienda Guáquira está constituida principalmente por especies de hábitos insectívoros (51,16%) y frugívoros (30,23%), siendo este patrón similar al presente en otras localidades de la Cordillera de la Costa: P. N. Yurubí (53,57%-26,79%), P. N. Henri Pittier (57,78%- 33,33%); y el P. N. Guatopo (50%- 32,89%) (Tablas 8 y 9). Sin embargo, el área de estudio presentó el mayor número de categorías tróficas (9 gremios), seguido por el P. N. Yurubí y Guatopo (8 gremios) en los que no se registraron especies con hábitos piscívoro- insectívoro. Por último el P.N. Henri Pittier (5 gremios), donde no se reportaron especies pertenecientes a los gremios: hematófago, insectívoro-carnívoro, nectarívoro-omnívoro y piscívoro-insectívoro (Tabla 9).

Tabla 9. Riqueza expresada en porcentaje por categoría tróficas en la Hacienda Guáquira (Este estudio; Machado, 2007); Parque Nacional Yurubí (Delgado- Jaramillo y col., 2011), P. N. Henri Pittier (Fernández-Badillo y Ulloa, 1990; Ochoa, 2000); P.N. Guatopo (Salazar, 1984; Ochoa y col., 1995; Ochoa, 2000).

<i>Gremios</i>	<i>Hacienda Guáquira</i>	<i>P. N. Yurubí</i>	<i>P. N. Henri Pittier</i>	<i>P. N. Guatopo</i>
<i>Insectívoros (IABD, IASD, INFO, IACA)</i>	51,16	53,57	57,78	50,00
<i>Frugívoros (FRSO y FRDO)</i>	30,23	26,79	33,33	32,89
<i>Omnívoro</i>	4,65	5,36	2,22	5,26
<i>Hematófago</i>	2,33	3,57	-	1,32
<i>Insectívoro- carnívoro</i>	2,33	1,79	-	1,32
<i>Carnívoro</i>	2,33	1,79	-	2,63
<i>Nectarívoro- omnívoro</i>	2,33	1,79	2,22	1,32
<i>Nectarívoro- Polínívoro</i>	2,33	5,36	2,22	3,95
<i>Piscívoro- insectívoro</i>	2,33	-	-	-

Abreviaturas: FRDO= frugívoro de dosel, FRSO= frugívoro de sotobosque, INFO= insectívoro entre follaje, IASD= insectívoro aéreo sobre dosel, IABD= insectívoro bajo dosel, INCA= insectívoro - carnívoro, IACA= insectívoro sobre cuerpos o láminas de agua.

Al comparar la importancia de los gremios tróficos en términos del número de especies que los conforman entre la Hacienda Guáquira y el Parque Nacional Yurubí, no se observaron diferencias estadísticamente significativas ($X^2=5,11$; $p= 0,954$). Sin embargo, aunque no hay diferencias estadísticamente significativas, se observaron diferencias en los gremios insectívoros aéreos sobre dosel (IASD), nectarívoros - polínívoros (NEPO) y piscívoros - insectívoros (PIIN) (Figura 26).

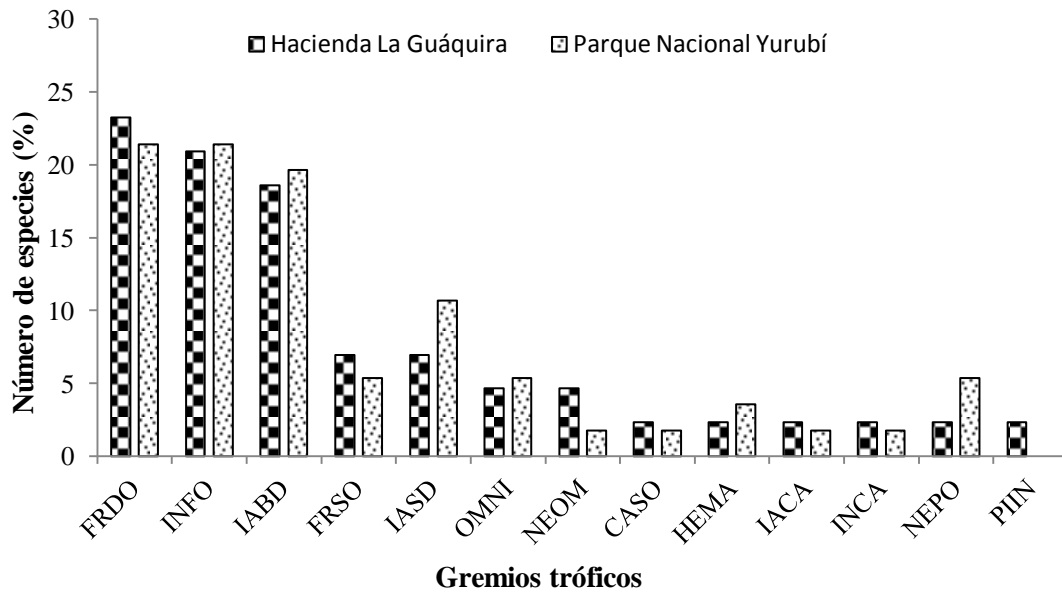


Figura 26. Riqueza expresada en porcentaje de las categorías tróficas propuestas por Ochoa (2000) y Ochoa y col. (2005) en la Hacienda Guáquira (Este estudio; Machado, 2007) y Parque Nacional Yurubí (Delgado-Jaramillo y col., 2011) (FRDO= frugívoro de dosel, FRSO= frugívoro de sotobosque, INFO= insectívoro entre follaje, IASD= insectívoro aéreo sobre dosel, IABD= insectívoro bajo dosel, INCA= insectívoro - carnívoro, IACA= insectívoro sobre cuerpos o láminas de agua, NEPO= nectarívoro- polinívoro, NEOM= nectarívoro- omnívoro, OMNI= omnívoro, CASO= carnívoro, y HEMA= hematófago, PIIN= piscívoro- insectívoro).

La comparación de la estructura trófica de la Hacienda Guáquira con Parque Nacional Guatopo (Figura 27) y con el Parque Nacional Henri Pittier (Figura 28) mostró que hay diferencias significativamente entre ellas ($X^2 = 21,60$; $p = 0,042$; $X^2 = 76,23$; $p = 2,15E 11$ respectivamente).

Las diferencias específicas, según los residuos estandarizados entre la Hacienda Guáquira y el P. N. Guatopo vienen dadas por las desigualdades de los gremios insectívoros aéreos bajo dosel (IABD; $Z = -2,12$; $p < 0,05$) e insectívoros sobre dosel (IASD; $Z = -2,77$; $p < 0,05$). Sin embargo, aunque no de manera estadísticamente significativa, los gremios frugívoros de dosel (FRDO; $Z = -1,70$; $p > 0,05$) y frugívoros de sotobosque (FRSO; $Z = -1,77$; $p > 0,05$) aportan a la diferencia global (Figura 27).

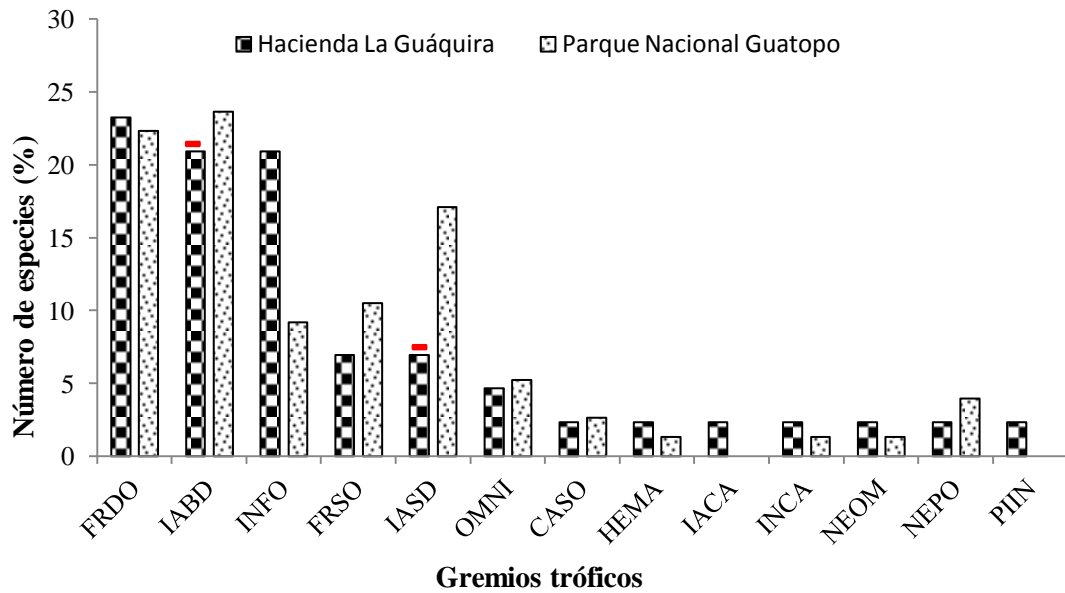


Figura 27. Riqueza expresada en porcentaje de las categorías tróficas propuestas por Ochoa (2000) y Ochoa y col. (2005) en la Hacienda Guáquira (Este estudio; Machado, 2007) y Parque Nacional Guatopo (Salazar, 1984; Ochoa y col., 1995) (FRDO= frugívoro de dosel, FRSO= frugívoro de sotobosque, INFO= insectívoro entre follaje, IASD= insectívoro aéreo sobre dosel, IABD= insectívoro bajo dosel, INCA= insectívoro - carnívoro, IACA= insectívoro sobre cuerpos o láminas de agua, NEPO= nectarívoro - polinívoro, NEOM= nectarívoro- omnívoro, OMNI= omnívoro, CASO= carnívoro, y HEMA= hematófago, PIIN= piscívoro-insectívoro; + ó -: signo de los residuos estandarizados, en donde el valor observado fue mayor o menor que lo esperado respectivamente, bajo la hipótesis de homogeneidad de proporciones).

Para la comparación con el P. N. Henri Pittier, las diferencias significativas en las proporciones se debe a las diferentes proporciones de los insectívoros de follaje (INFO; $Z= 8$; $p < 0,05$) y los insectívoros aéreos sobre dosel (IASD: $Z= -2,77$; $p < 0,05$) contribuyeron en mayor proporción a dicha diferencia (Figura 28). Sin embargo, en esta figura se pueden apreciar algunas diferencias, que aunque no significativas, estaban cercanas al valor de 0,05: frugívoros de sotobosque (FRSO; $Z= -1,70$; $p > 0,05$) y frugívoros de dosel (FRDO; $Z= -1,77$; $p > 0,05$).

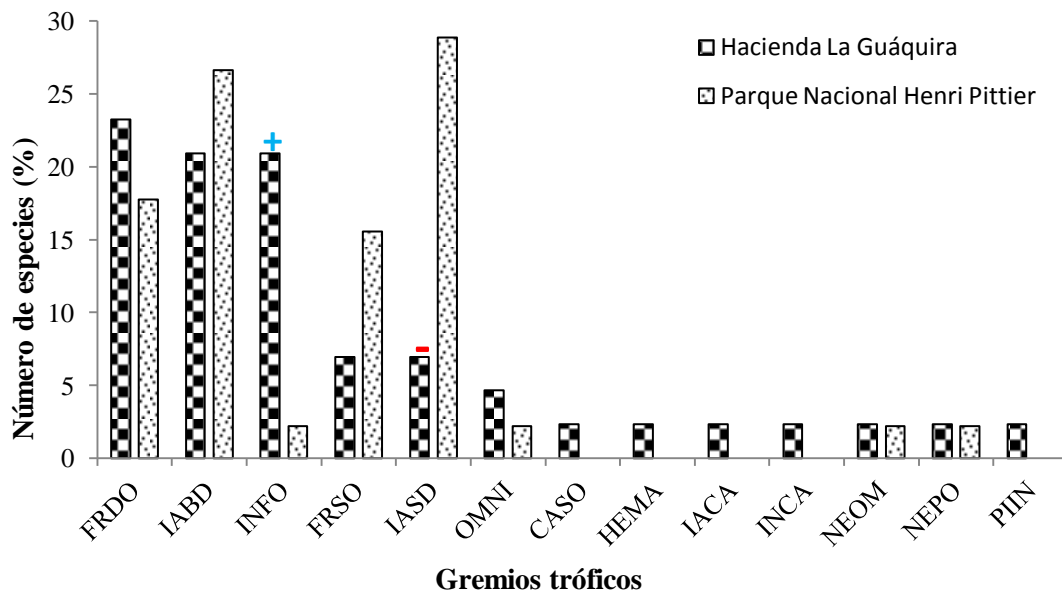


Figura 28. Riqueza expresada en porcentaje de las categorías tróficas propuestas por Ochoa (2000) y Ochoa y col. (2005) en la Hacienda Guáquira (Este estudio y Machado, 2007) y Parque Nacional Henri Pittier (Fernández- Badillo y Ulloa, 1990) (FRDO= frugívoro de dosel, FRSO= frugívoro de sotobosque, INFO= insectívoro entre follaje, IASD= insectívoro aéreo sobre dosel, IABD= insectívoro bajo dosel, INCA= insectívoro - carnívoro, IACA= insectívoro sobre cuerpos o láminas de agua, NEPO= nectarívoro - polínívoro, NEOM= nectarívoro- omnívoro, OMNI= omnívoro, CASO= carnívoro, y HEMA= hematófago, PIIN= piscívoro - insectívoro; + ó - : signo de los residuos estandarizados, en donde el valor observado fue mayor o menor que lo esperado respectivamente, bajo la hipótesis de homogeneidad de proporciones).

Estratos de búsqueda

Al comparar los estratos de búsqueda de alimento de este estudio con el ensamble de murciélagos del P. N. Yurubí no se registraron diferencias significativas ($X^2 = 5,43$; $p = 0,542$) (Figura 29).

Pero si se registraron diferencias significativas entre el ensamble presente en la Hacienda Guáquira con Parque Nacional Guatopo ($X^2 = 19,98$; $p = 3,18E-03$) y con el Parque Nacional Henri Pittier ($X^2 = 132,76$; $p = 3,38E-26$).

Las diferencias entre la Hacienda Guáquira y el P. N. Guatopo vienen dadas por las categorías gremiales que contribuyeron significativamente a las diferencias: aéreo bajo dosel (ABD; $Z = -2,36$; $p < 0,05$), aéreo sobre dosel (ASD; $Z = -2,77$; $p < 0,05$). Aunque se observaron diferencias entre los estratos aéreo de dosel (ADO; $Z = -1,85$; $p > 0,05$) y aéreo de sotobosque (AS; $Z = -1,81$; $p > 0,05$), pero estas no son estadísticamente significativas (Figura 30).

En la comparación con el P. N. Henri Pittier las diferencias están dadas principalmente por la categoría aéreo sobre follaje (F; $Z = 10,50$; $p < 0,05$), aéreo sobre dosel (ASD; $Z = -2,77$; $p <$

0,05). Aunque se pueden observar diferencias entre aéreos bajo dosel (ABD; $Z = -1,15$; $p > 0,05$) y aéreo de sotobosque (AS; $Z = -1,20$; $p > 0,05$), estas no son estadísticamente significativas (Figura 31).

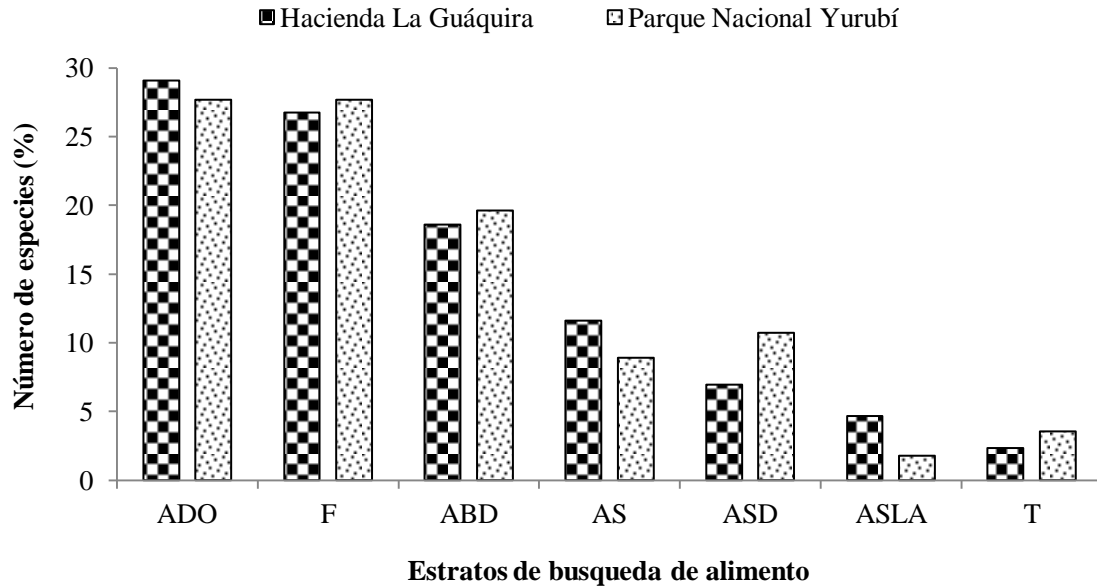


Figura 29. Riqueza de especies expresada en porcentaje de los estratos de búsqueda de alimento según Ochoa (2000) y Norberg y Rayner (1987), en la Hacienda Guáquira (Este estudio; Machado, 2007) y Parque Nacional Yurubí (Delgado- Jaramillo y col., 2011). (F= aéreo entre el follaje, ADO= aéreo de dosel, AS= aéreo de sotobosque, ASD= aéreo sobre de dosel, ABD= aéreo bajo dosel, ASLA= aéreo sobre lámina de agua, y T= terrestre).

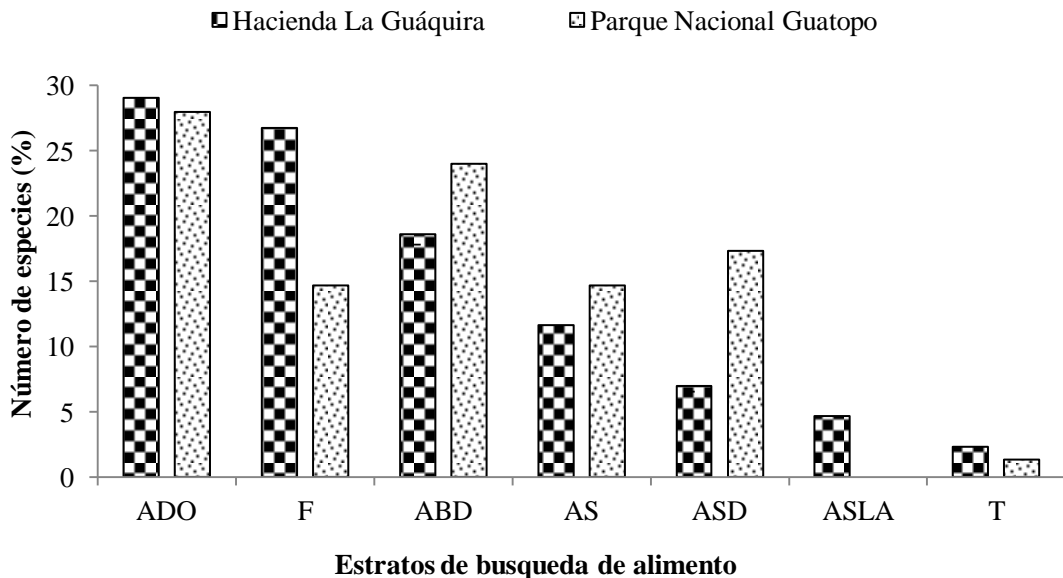


Figura 30. Riqueza de especies expresada en porcentaje de los estratos de búsqueda de alimento según Ochoa (2000) y Norberg y Rayner (1987), en la Hacienda Guáquira (Este estudio; Machado, 2007) y Parque Nacional Guatopo (Salazar, 1984, Ochoa, 1995; Ochoa, 2000). (F= aéreo entre el follaje, ADO= aéreo de dosel, AS= aéreo de sotobosque, ASD= aéreo sobre de dosel, ABD= aéreo bajo dosel, ASLA= aéreo sobre lámina de agua, y T= terrestre ; + ó -: signo de los residuos estandarizados, cuyo valor observado es menor que el esperado, bajo la hipótesis de homogeneidad de proporciones).

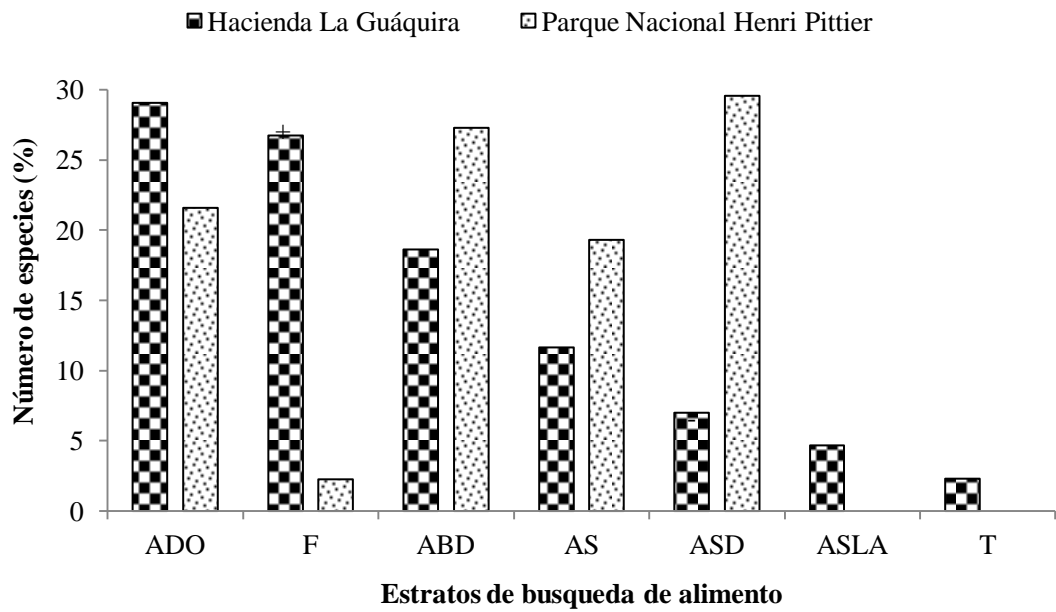


Figura 31. Riqueza de especies expresada en porcentaje de los estratos de búsqueda de alimento según Ochoa (2000) y Norberg y Rayner (1987), en la Hacienda Guáquira (Este estudio; Machado, 2007) y Parque Nacional Henri Pittier (Fernández- Badillo y Ulloa, 1990). (F= aéreo entre el follaje, ADO= aéreo de dosel, AS= aéreo de sotobosque, ASD= aéreo sobre de dosel, ABD= aéreo bajo dosel, ASLA= aéreo sobre lámina de agua, y T= terrestre; + ó - = signo de los residuos estandarizados, en donde el valor observado fue mayor o menor que lo esperado respectivamente, bajo la hipótesis de homogeneidad de proporciones).

DISCUSIÓN

Riqueza

De las 165 especies presentes en Venezuela (Sánchez y Lew, 2012), en este estudio se registraron 34 especies, lo cual representa el 20,61% de la riqueza taxonómica señalada para el país y el 34,34% del valor conocido para la Cordillera Central de la Costa (Linares, 1988).

Sin embargo, en el trabajo realizado por Machado (2007a) se reportaron 36 especies para el área de estudio, permitiéndonos adicionar al sitio de trabajo nueve (9) especies adicionales (*Saccopteryx canescens*, *Molossus molossus*, *Noctilio leporinus*, *Lophostoma brasiliense*, *Micronycteris minuta*, *Phyllostomus discolor*, *Artibeus concolor*, *Sphaeronycteris toxophyllum*, *Eptesicus diminutus*) para los bosques de tierras bajas, lo cual eleva el número de especies registradas hasta la fecha a un total de 43 especies.

La riqueza específica que resultó de este estudio es mayor a la registrada con la misma técnica de captura (redes de neblina) en el P. N. Guatopo (Salazar, 1984) y el sector Papelón de la Sierra de Aroa (Oria y Machado, 2012) y menor a la riqueza registrada por Machado (2007b) en la misma localidad. Sin embargo, los resultados de este estudio muestran menor riqueza específica que otras localidades muestreadas durante varios años, como el P.N. Guatopo (Salazar, 1984; Ochoa y col., 1995) y P. N Henri Pittier (Fernández- Badillo y Ulloa, 1990), y aquellas que utilizaron varias técnicas de muestreo como es el caso del P.N Yurubí y Henri Pittier (Fernández- Badillo y Ulloa, 1990; Delgado- Jaramillo y col., 2011) (Tabla 6).

Esfuerzo de muestreo y curvas de acumulación de especies

Los resultados obtenidos indican que con el esfuerzo empleado no se logró alcanzar una asíntota (plateau) en la curva de acumulación de especies registradas (Figura 13), lo cual implica que hay que aumentar el esfuerzo de captura para alcanzar el valor real de la riqueza de especies del sitio de estudio, situación que se corrobora con los valores de riqueza observada que están por debajo de los valores predichos por los estimadores de máxima riqueza usados en este estudio (Figura 13).

A este respecto, es interesante señalar que de los estimadores utilizados, Jackknife 1 ha sido considerado como el estimador más adecuado para organismos móviles (Brose y col., 2003; Estrada- Villegas y col., 2010; Cowell y col., 2012), además de ser uno de los menos sesgado y de mayor precisión (Brose y col., 2003). En nuestro caso, este estimador predijo que con el esfuerzo de captura aplicado se registró el 75,56% de las especies de murciélagos que potencialmente

pueden habitar los bosques de tierras bajas de la Hacienda Guáquira. Este porcentaje es una buena representación del ensamble estudiado.

Segregando por localidad muestreada (La Estación, La Herrera, La Guáquira y Colorado) (Figura 14) es notable que en ninguna de las localidades por separado el esfuerzo de muestreo fue suficiente para alcanzar una asíntota y los valores del estimador Jackknife1 fueron relativamente altos con respecto a los valores observados, lo cual indica que muchas especies no se registraron y por tanto se hace necesario aumentar los esfuerzos de muestreo por localidad y de ser posible utilizar técnicas de captura o registro complementarias a las redes de neblina, técnica que aunque permite la captura de murciélagos con relativa facilidad con un esfuerzo de captura estandarizado, tiene un sesgo hacia la captura de murciélagos filostómidos (familia mejor representada en este estudio), grupo que habita y busca su alimento en el sotobosque; y subestima a las especies de murciélagos insectívoros aéreos que forrajean en el dosel del bosque, principalmente representantes de las familias Emballonuridae, Molossidae, Mormoopidae y Vespertilionidae (familias poco representadas en este estudio), y que por tanto son poco interceptados con redes de neblina al nivel del sotobosque (Fleming y col., 1972; Fleming, 1986; Kalko y col., 1996; Soriano y Ruíz, 2006; Ballesteros y col., 2007; Esberard, 2007; Flores-Saldaña, 2008). De allí que para completar el inventario de especies de murciélagos de este ensamble se hace necesario complementar el uso de las redes de neblina con otras técnicas (métodos acústicos, búsqueda de refugios, y redes de neblina colocadas en el dosel) (Kunz y col., 2009), como fue aplicado en los estudios de los parques nacionales Yurubí, Guatopo y Henri Pittier.

Composición taxonómica

La familia Phyllostomidae endémica del nuevo mundo y asociada a ambientes boscosos (Fenton y col., 1992), fue la mejor representada en este estudio, tanto en riqueza como en abundancia, representando el 97,31% de la captura total. Esta alta representatividad es un patrón recurrente en los bosques de tierras bajas neotropicales (Salazar, 1984; Fernández-Badillo y Ulloa, 1990; Handley y col., 1991; Ochoa y col., 1995; Simmons y Voss, 1998; Ochoa, 2000; Hice y col., 2004; Delgado-Jaramillo, 2011). En cuanto a las familias Emballonuridae, Molossidae, Vespertilionidae, Noctilionidae y Mormoopidae, la baja representatividad registrada de estas familias se puede deber al tipo de técnica de captura empleado, y en el caso particular de Noctilionidae y Mormoopidae al hecho que estas familias contienen la menor riqueza, con 2 y 6 especies, respectivamente (Sanchez y Lew, 2012).

La Hacienda Guáquira mostró mayor similitud en su composición taxonómica con el P. N. Yurubí, lo que puede relacionarse al hecho que presenta similares condiciones climáticas y vegetación (Casanova, 2007; Delgado- Jaramillo, 2011), debido a su proximidad geográfica (Figura 12). En contraste, presenta una mayor disimilitud con el P.N. Guatopo y P. N. Henri Pittier, lo cual puede relacionarse a un conjunto de factores tales como la distancia geográfica y las diferencias en la diversidad de plantas (Guatopo: 400 especies (Yerena, 1985) y Henri Pittier: 189 especies (Cuyagua (99) y La Trilla (91) (Alvarado y Ponce, 2002; Leython y Ruiz Zapata, 2006), condición que potencialmente deriva en una mayor abundancia de fuentes alimentarias y de refugios potenciales asociados a árboles de gran porte (ejemplo: *Ceiba pentrada*, *Pseudobombax septenatum*, entre otros) (Tamsitt, 1965; Fleming y col., 1972; Rohde, 1978; McCoy y Connor, 1980; Muñoz, 1990; Rosenzweig, 1992; Stoner, 2005; Flores- Saldaña, 2008), que son más abundantes en los parques nacionales que en la Hacienda Guáquira (Guáquira: 168 especies de plantas) (Casanova, 2009).

También, hay que tener presente que estos parques nacionales se ha muestreado por varios años, en diferentes tipos de hábitats y con diferentes técnicas (Salazar, 1984; Ochoa y col., 1995; Fernández- Badillo y Ulloa, 1990) y por tanto la comparación de manera directa implica incluir sesgos producidos por estas condiciones heterogéneas.

Patrones de abundancia

El patrón de abundancia de las especies de murciélagos del ensamble asociados al bosque de tierras bajas en la Hacienda Guáquira, se caracterizó por presentar un conjunto pequeño de especies abundantes y muchas especies poco frecuentes o raras. Este patrón de jota invertido es similar a lo registrado en otras localidades del neotrópico (Fleming y col., 1972; Simmons y Voss, 1988; Lim y Endgstrom, 2001; Estrada- Villegas y col., 2010), y en el P. N. Guatopo y Yurubí (Salazar, 1984; Delgado- Jaramillo, 2011). La fracción dominante del ensamble (84,62% del total de especies registradas) está conformada por seis especies de filostómidos cuyas abundancias variaron entre 27-180 individuos (*Carollia perspicillata*, *Artibeus planirostris*, *Uroderma bilobatum*, *Artibeus lituratus*, *Carollia brevicauda* y *Desmodus rotundus*), seguido de un grupo conformado por diez especies con valores intermedios de abundancia (3-13 ind.) y 17 especies con baja abundancia (1-2 ind.) (Figura 15 y Tabla 2). Este patrón de jota invertida de los bosques de tierras bajas de la Guáquira como una totalidad, fue similar a lo observado en cada una de las estaciones de muestreo (Figura 16).

La especie dominante del ensamble fue *C. perspicillata* (Subfamilia Carollinae) (32,20%), incluso dominó en las localidades de La Estación, La Herrera y Colorado (Figura 16). Este hecho es una característica recurrente en diferentes localidades neotropicales (Simmons y Voss, 1998; Ochoa, 2000; Hice y col., 2004; Delgado-Jaramillo, 2011). Esta especie es considerada generalista y parece adaptarse a cambios en el hábitat (pérdida de hábitat) incrementando su abundancia (Hice y col., 2004), por lo que su dominancia se asocia a localidades con perturbación intermedia y a bosques secundarios en procesos de regeneración (Salazar, 1984; Cloutier y Thomas, 1992; Sánchez-Palomino y col., 1996; Medellín y col., 2000; Willig y col., 2007; Flores-Saldaña, 2008; Vargas-Espinoza y col., 2008; Vleut y col., 2013). Sin embargo, esta especie también habita y es abundante en ambientes no perturbados antrópicamente (Simmons y Voss, 1998; Hice y col., 2004), y esta principalmente asociada a la presencia de especies pioneras del género *Piper* (Piperaceae) que colonizan las playas y orillas de ríos (Simmons y Voss, 1998; Vleut y col., 2013). Esta última situación se puede aplicar a los sitios de muestreo de este estudio, donde hay presencia de especies pertenecientes a este género asociadas a las quebradas estudiadas, las cuales no presentan signos de perturbación antrópica (Casanova, 2009). Los pocos cambios observados en la vegetación del sitio de estudio, son claros en el dosel del bosque producto de la caída natural de árboles y pequeñas perturbaciones producidas por el aumento del caudal de las quebradas durante la época de lluvia.

A. planirostris y *U. bilobatum* (Subfamilia Stenodermatinae) representan las especies dominantes en la estación de muestreo La Guáquira (Figura 16), y ha sido documentado en otros bosques tropicales como es el caso de Belém, Brazil (Kalho y Handley, 2001). Estas especies habitan tanto en bosques primarios como secundarios y su abundancia, parece estar asociada a la abundancia de recursos alimentarios, en particular de higos (*Ficus*: Moraceae) (Kalko y Handley, 2001; Weber y col., 2011; Vleut y col., 2013) y a la disponibilidad de refugios, particularmente abundantes para la especie *U. bilobatum*, en donde la presencia de hojas de heliconias, palmas y plátanos, les permite construir tiendas que utilizan como refugio (Kunz y col., 1994). *Desmodus rotundus*, aunque fue la sexta especie con mayor abundancia, y fue la más representativa en la quebrada La Estación, en la localidades restantes fue rara e incluso no está representada en Colorado (Figura 13). La relativamente alta abundancia de *D. rotundus* en la quebrada de La Estación (5,19% de los individuos) (Figura 12), puede explicarse por el posible uso del cauce de esta quebrada como corredor natural para su desplazamiento (Chávez y Ceballos, 2001 y Page, 2009) hacia los sitios donde hay ganado vacuno, adyacentes a esta localidad.

La presencia de un elevado número de especies raras es un aspecto resaltante registrado en ensamblajes de murciélagos de bosques tropicales (Salazar, 1984; Simmons y Voss, 1998; Ochoa, 2000; Hice y col., 2004; Delgado-Jaramillo, 2011). Si, consideramos especies raras aquellas que están representadas por 1 ó 2 individuos, tenemos que el 50% de las especies en nuestro estudio son raras, y están representadas por especies de la Subfamilia Sternodermatinae (*Artibeus* sp. (*Dermura* sp.) y *Vampyressa thylene*); Glossophaginae (*Anoura geoffroyi* y *Glossophaga* sp.); y Phyllostominae (*Chrotopterus auritus*, *Phyllostomus hastatus*, *Macrophyllum macrophyllum*, *Micronycteris megalotis*, *Mimon crenulatum* y *Trinycteris nicefori*) de la Familia Phyllostomidae y especies de las Familias Vespertilionidae, Emballonuridae y Molossidae (Tabla 2). Los registros irregulares de estas especies se puede deber a diferentes factores ecológicos y metodológicos a considerar, en particular al hecho de que son especies con dieta y comportamiento especializado, presentes en hábitats específicos, resaltando los murciélagos de la subfamilia Phyllostominae (Phyllostomidae) (Castro-Luna y col, 2007). Ejemplo de ello es *Chrotopterus auritus*, murciélago predador ubicado en el tope de la cadena trófica, por lo que su baja abundancia, se puede explicar por su requerimiento de áreas extensas para forrajear con grandes rangos de movimiento (Medellín, 1988, Emmons y Feer, 1999). Otro ejemplo de la misma subfamilia es *Macrophyllum macrophyllum* que busca alimento en la superficie de cuerpos de agua tranquilas (Pineda 2007).

En cuanto a los factores metodológicos, hay especies que parecieran ser raras debido al sesgo producido por el tipo de técnica utilizada para la captura. Por ejemplo, las especies de pequeño tamaño del genero *Artibeus* (*Dermura*) buscan su alimento sobre el dosel del bosque, de allí que por lo general, están fuera del alcance de las mallas de neblinas colocadas en el sotobosque (Rivas-Rojas, 2005 y Flores-Saldaña, 2008). Por su parte *Saccopteryx bilineata*, *S. leptura* (Emballonuridae); *Noctilio albiventris* (Noctilionidae); *Pteronotus personatus* (Mormoopidae); *Myotis riparius* y *M. nigricans* (Vespertilionidae) son un conjunto de especies que buscan su alimento (insectos) en espacios abiertos, claros y/o bordes del bosque y sobre el dosel, motivo por el cual es poco probable que sean capturados en redes de neblina, además de ser reconocido que los insectívoros aéreos son capaces de detectar y evitar las redes de neblina (Simmons y Voss, 1998).

Diversidad

La diversidad y equidad registrada varía en cada una de las localidades de muestreo, siendo mayor en Colorado, seguida por La Herrera, La Estación y La Guáquira. Esto puede relacionarse con la consideración que los ensamblajes de murciélagos neotropicales son altamente dinámicos y

están en constante cambio, ajustándose a los recursos disponibles en el ambiente (Flores-Saldaña, 2008). Sin embargo, solo se encontraron diferencias significativas entre La Estación y La Guáquira, lo cual parece estar relacionado con diferencias en el hábitat, ya que La Guáquira, es una quebrada con mayor ancho y caudal, en donde desembocan las quebradas La Estación, La Herrera y Colorado; adicionalmente el área aledaña a esta quebrada en el sitio de muestreo, existe un área abierta, que permitió la captura de *Cynomops greenhalli*, *Molossus bondae*, *Pteronotus personatus*, *Myotis nigricans* y *Macrophyllum macrophyllum*.

La relativa mayor diversidad registrada en la Hacienda Guáquira y el P. N. Yurubí con respecto al P. N. Guatopo, se debe a que en la Guáquira y el P. N. Yurubí la dominancia viene dada por tres especies que representan el 69,05% (*C. perspicillata*, *A. planirostris* y *U. bilobatum*) y el 53,62% (*C. perspicillata*, *A. lituratus* y *Sturnira lilium*) de los individuos registrados, respectivamente. En contraste con el P. N. Guatopo, en donde solo hay dos especies dominantes (67,53% de los individuos registrados pertenecen a *C. perspicillata* y *A. planirostris*) (Figura 24). Es importante señalar que a pesar de que en las tres localidades *C. perspicillata* representa la especie más abundante, se observaron diferencias en las abundancias de las restantes especies, siendo para la Hacienda Guáquira y P. N. Guatopo, que *A. planirostris* es la segunda especie con mayor abundancia en contraste con lo reportado para el P.N Yurubí (cuarta especie).

En la Hacienda Guáquira *U. bilobatum* representa la tercera especie más abundante con el 16,99% de las capturas, a diferencia del P.N Yurubí y Guatopo, en donde represento la séptima (3,76%) y décimo segunda (0,79%) especie con mayor abundancia. La abundancia de *A. lituratus* vario en cada una de las localidades (Guáquira: 5,55%; Yurubí: 14,18%; y Guatopo: 5,75%) (Figura 24).

Finalmente en la Hacienda la Guáquira se registraron muchas especies que no han sido reportadas, ni en los bosques de tierras bajas del P. N. Yurubí (*Noctilio albiventris*, *Desmodus rotundus*, *Glossophaga sp*, *Macrophyllum macrophyllum*, *Trinycteris nicefori*, *Trachops cirrhosus*, *Artibeus gnomus*, *A. phaeotis*, *Myotis ripariu*, *M. bondae*), ni en el P. N. Guatopo (*N. albiventris*, *Carollia brevicauda*, *D. rotundus*, *Lonchorhina aurita*, *Lophostoma silvicolium*, *T. cirrhosus*, *Chrotopterus auritus*, *Micronycteris megalotis*, *Mimon crenulatum*, *T. nicefori*, *Anoura geoffroyi*, *Glossophaga sp.*, *A. bogotensis*, *A. gnomus*, *A. phaeotis*, *Pteronotus personatus*, *M. riparius*, *Molossus bondae* y *Saccopteryx leptura*).

Las diferencias registradas entre el área de estudio, con respecto al P. N. Yurubí y Guatopo, pueden deberse a diferencias en la distribución y disponibilidad de recursos en el espacio

y el tiempo, a la diversidad y abundancia de alimento, y a la complejidad estructural diferencial del hábitat presente ambos sitios, factores que han sido invocados para explicar diferencias en la abundancia y diversidad de murciélagos en los trópicos (Fleming, 1991a), e influyen en las estrategias de búsqueda de alimento y el comportamiento reproductivo (Fenton, 1990).

Estructura trófica del ensamble

En términos funcionales, la estructura del ensamble de murciélagos del área de estudio es similar a la reportada en bosques de tierras bajas de las Guayanas y Brasil (Simmons y Voss, 1998; Ochoa 2000; Castro-Arellano y col., 2007) en donde la diversidad trófica, es mayor que en ensamble asociados a ambientes áridos y montanos (Salazar, 1984; Ochoa y col, 1995; Ochoa, 2000; Willig y col, 2003; Ochoa y col, 2005; Soriano y Ruíz, 2006). Esta estructura del ensamble de murciélagos de tierras bajas se caracteriza por una alta representatividad de especies insectívoras y frugívoras (Figura 15), producto de la relativamente alta disponibilidad de hábitats y recursos alimenticios (Fleming, 1986). En los bosques de tierras bajas la biomasa total anual de frutos e insectos es alta con relación a otros recursos (por ejemplo: néctar). De esta manera, la abundancia de especies frugívoras e insectívoras es mayor, a la de nectarívoros (Hill y Smith, 1984; Kalko y Handley, 2001; Flores-Saldaña; 2008; Vargas-Espinoza y col., 2008).

Los murciélagos insectívoros representaron la categoría trófica con mayor riqueza en la Hacienda Guáquira (21 especies registradas), lo que representa el 36,21% de las especies conocidas para la Cordillera de Costa (Linares, 1998). Dentro de este gremio los insectívoros de follaje representaron el 20,59% de especies registradas en el área de estudio, lo cual coincide con lo reportado en otros bosques neotropicales, en donde la proporción de especies insectívoras de follaje es del 16 al 26% del total de las especies registradas (Simmons y Voss, 1998), lo cual corrobora lo señalado por varios autores en lo que se refiere al incremento en la frecuencia de aparición de este grupo taxonómico en ambientes boscosos prístinos en virtud de sus hábitos alimentarios y uso de refugios particulares (Fenton y col., 1992; Medellín y col., 2000; Ochoa 2000; Ochoa y Soriano, 2001).

Los insectívoros aéreos bajo dosel (Emballorunidae, Vespertilionidae y Mormoopidae) representan 18,60% de las especies registradas, en general su riqueza es alta y la abundancia de las especies que conforman este gremio es baja (Figura 17). Este patrón ha sido documentado por varios autores (Ochoa, 2000, Ochoa y col, 2005; Soriano y Ruíz, 2006; Vargas-Espinoza y col., 2008), que señalan que estas especies se alimentan de presas que se encuentran en los estratos

superiores del bosque no perturbado con alta riqueza de insectos, donde se produce un sesgo en la captura de individuos al utilizar redes de neblina de sotobosque.

En cuanto a las categorías tróficas restantes que conforman el gremio de los insectívoros, como son los insectívoros aéreos sobre dosel (Molossidae) y los insectívoros aéreo sobre cuerpos de agua (Noctilionidae), la baja representatividad de estos gremios puede ser un sesgo debido a la metodología aplicada (redes de neblina), ya que para capturar ejemplares de la familia Molossidae, se requiere colocar redes sobre el dosel del bosque o el uso de métodos acústicos para su registro. Adicionalmente, se ha reportado que los murciélagos insectívoros aéreos sobre dosel son capaces de detectar y evitar las redes de neblina (Simmons y Voss, 1998; Vargas-Espinoza y col., 2008). En el caso de Noctilionidae, se requiere muestrear hábitats específicos, debido a que tiende alimentarse sobre cuerpos de agua en áreas abiertas, donde aprovechan cursos de aguas tranquilas para forrajear y obtener alimento (Vargas-Espinoza y col., 2008).

Los murciélagos frugívoros, representan el segundo grupo trófico más importante en el área de estudio con el 30,24% de las especies registradas, el mismo está conformado por los gremios frugívoros de dosel y de sotobosque. La representación de especies frugívoras en términos de abundancia es variable, ya que existen especies abundantes, comunes y raras, patrón que concuerda con lo reportado en otros bosques neotropicales (Kalko, 1998).

Dentro de los frugívoros los asociados al dosel, representan el gremio dominante del ensamble con el 23,26% de las especies registradas (Subfamilia Sternodermatinae) y los frugívoros de sotobosque 6,98% (Subfamilia Carollinae), indicando que en el área hay una alta disponibilidad de recursos alimentarios (168 especies de plantas en 5.000m²) y de refugios (cavidad de árboles, termiteros y presencia de hojas de heliconias, palmas y plátanos) para este conjunto de especies que componen estos gremios.

Los nectarívoros conforman el 4,65% de las especies (Subfamilia Glossophaginae) y su baja representatividad coincide con lo registrado por Simmons y Voss (1998) en los bosques de tierras bajas de Paracou en la Guyana Francesa. Fenton y col. (1992) y Ochoa (2000) plantean que la baja proporción de nectarívoros es característica de bosques primarios, mientras que la probabilidad de encuentro de representantes este gremio incrementa en bosques secundarios.

Los gremios tróficos restantes (omnívoros, carnívoros, insectívoros-carnívoros, piscívoro-insectívoros y hematófagos) estuvieron representados con una riqueza relativamente baja (2,43% - 4,65%), lo cual coincide con lo reportado en otros bosques de tierras del neotropico (Simmons y Voss, 1998, Ochoa y col., 1995).

La baja representatividad de estos gremios se debe a que son depredadores topos o especialistas extremos (Flores-Saldaña, 2008), aunado al hecho que son los gremios con menor riqueza de especies (omnívoros (5 especies), hematófagos (3), carnívoros (2), insectívoros-carnívoros e insectívoros-piscívoros (1 especie cada uno)) (Ochoa, 2000; Ochoa y col., 2005).

En general, la distribución de abundancia por gremios tróficos encontrada en el área de estudio concuerda con los patrones reportados por otros autores en bosques de tierras bajas de la Guayana (Simmons y Voss, 1998; Ochoa, 2000), en donde la estructura del ensamble se caracteriza por una mayor abundancia de murciélagos frugívoros de sotobosque (*C. perspicillata*), seguido por frugívoros de dosel (dominancia de *Artibeus*), insectívoros de follaje (por ejemplo: *Lonchorhina aurita*, *Micronycteris hirsuta*, *M. megalotis* *Tonatia saurophila*), insectívoros de estratos medios (como *Pteronotus*), depredadores y omnívoros subfamilia Phyllostominae (por ejemplo, *Chrotopterus auritus*, y *Phyllostomus hastatus*).

El patrón de distribución gremial, en cuanto a la riqueza de especies encontrado en la Hacienda Guáquira, es mayor al presente en otras localidades de la Cordillera de la Costa, lo cual sugiere que en esta localidad hay una alta complejidad estructural, definida por la presencia de bosques primarios continuos y estructuralmente diversificados, lo cual genera una alta disponibilidad y una adecuada distribución temporal de los recursos (Graham, 1990; Kalko y col., 1996; Soriano y col., 1999; Ochoa, 2000; Ochoa y col., 2005; Delgado- Jaramillo y col, 2011).

Aunque el patrón de composición por gremios de la Guáquira es similar al reportado en el P. N. Yurubí (Figura 25), hay algunas diferencias como la presencia de insectívoros aéreos sobre dosel en el P. N. Yurubi, que se pueden atribuir al uso de tres técnicas de muestreo (redes de neblina, trampas arpa y métodos acústicos). En contraste, el P. N. Guatopo y P. N. Henri Pittier, mostraron mayor simplicidad gremial, siendo las principales diferencias la mayor representatividad de especies insectívoras que vuelan sobre el dosel y bajo dosel bosque, que se debe a que en ambas localidades se ha realizado un mayor esfuerzo de muestreo, y además se ha incrementado el listado de especies con el uso de métodos acústicos, lo que permitió el registro de especies de hábitos insectívoros (Salazar, 1984; Ochoa y col., 1995; Fernández- Badillo y Ulloa, 1990; Ochoa y col., 2000).

Estratos de búsqueda de alimento

En términos espaciales, los resultados muestran que el ensamble estudiado en la Guáquira está estratificado espacialmente, con un conjunto de especies que utilizan el espacio vertical, que va

desde el sotobosque hasta el dosel del bosque (sotobosque (8 especies), follaje (7), bajo dosel (6) y el dosel (9)) (Figura 18). Además, el dosel y el sotobosque albergan una fracción importante de la biomasa animal (87,84% individuos) que depende de los recursos provenientes de la vegetación, ya sea para alimentarse o por refugio.

La distribución de especies en el estrato vertical del ensamble estudiado es similar a la reportada en el P. N. Yurubí (Figura 28), lo cual se ajusta a lo esperado en aquellos ecosistemas donde la productividad primaria se concentra en los estratos superiores (Ochoa y col., 1995).

Sin embargo, en la mayoría de los casos, la estratificación espacial que muestran los ensambles responde a un conjunto de variables ecológicas que van desde la heterogeneidad estructural en términos verticales que caracteriza a la vegetación, los patrones de productividad en conjunción con la estacionalidad climática y la probabilidad de acceder a recursos claves como son las fuentes de alimento y refugios (Ochoa y col., 1995). Factores que podrían explicar la diferencia del ensamble trabajado en este estudio con aquellos presentes en el P. N. Henri Pittier y Guatopo, siendo las principales diferencias para el primero el bajo número de especies que buscan alimento en el follaje y el alto número de especies que buscan alimento sobre el dosel del bosque. En el caso de P.N Guatopo las diferencias están dadas por la elevada representatividad de especies que utilizan los estratos bajo y sobre dosel del bosque.

La baja representatividad de especies que buscan recursos en el follaje, se puede deber a que en ambos parques (Henri Pittier y Guatopo) se muestrearon claros de bosque o bosques secundarios en proceso de recuperación (Salazar, 1984; Fernández-Badillo y Ulloa, 1990; Ochoa y col., 1995), afectando negativamente a las especies que buscan recursos en este estrato del bosque. Las especies que usan este estrato pertenecen a la subfamilia Phyllostominae, cuyas presas solo toleran bosques no perturbados (ambientes primarios) (Ochoa, 2000), y además dependen de la presencia de perchas para la captura de sus presas (Fenton, 1990; Fenton y col., 1992; Ochoa, 2000).

Los murciélagos que buscan recursos sobre el dosel de bosque, constituido por insectívoros (la mayoría de la familia Molossidae) se desplazan y capturan a sus presas principalmente en los estratos superiores, lo cual dificulta la cuantificación y registro de estas especies, con técnicas convencionales (redes de neblina). Sin embargo, se ha documentado que su captura con técnicas convencionales se ve favorecida en que aquellos sectores donde hay presencia de grandes claros (Ochoa y col., 1995; Oria y Machado, 2012). Dichos claros facilitan su desplazamiento en la captura de insectos.

En cuanto a la alta representatividad de especies que utilizan el estrato bajo el dosel, se puede deber a que el P.N. Guatopo, ha sido muestreada por un mayor periodo de tiempo por Salazar (1984) y Ochoa y col. (1995), quienes trabajaron en el área desde marzo de 1981 hasta febrero 1982, y entre octubre 1992 y noviembre de 1993, respectivamente. Adicionalmente, se ha complementado el listado de especies de esta área con material de museo (Ochoa y col., 1995) y con el uso de técnicas acústicas (Ochoa y col., 2000). De esta forma se ha registrado un elevado número de especies insectívoras que se desplazan en búsqueda de recursos debajo el dosel del bosque.

Tamaño corporal y morfología alar

Nuestros resultados indican que el uso diferenciado del espacio de búsqueda de alimento disponible está relacionado con el tamaño y peso corporal de los murciélagos. Es decir, dentro de cada categoría trófica se observa que hay una repartición de recursos, producto de la segregación del uso del espacio y por ende de los recursos tróficos (Fleming, 1991.a; Soriano, 2000; Lou y Yurrita, 2005; Denzinger y Schnitzler, 2013).

Dentro del gremio de los insectívoros se puede observar que los murciélagos que buscan alimento sobre cuerpos de agua (*Noctilio albiventris*) se diferencian de las especies insectívoras aéreas sobre dosel, bajo dosel y de follaje, debido a que los insectívoros aéreos sobre cuerpos de agua, presentan un mayor tamaño corporal y alas estrechas, largas con puntas redondeadas, lo cual les permite un vuelo lento, alto grado de maniobrabilidad y mayor rendimiento al volar largas distancias para buscar su alimento sobre la superficies de los cuerpos de agua (Norberg y Rayner, 1987; Pineda 2007; Denzinger y Schnitzler, 2013).

Otro gremio que se diferenció del resto de los insectívoros, son los que buscan recursos alimentarios que usan como sustrato el follaje (Subfamilia Phyllostominae). Estos murciélagos presentan una gran longitud del antebrazo, tamaño corporal relativamente mediano (Figura 19) y alas largas con puntas muy redondas, lo que le permiten un vuelo lento, fácil despegue, así como alcanzar una rápida aceleración y una alta maniobrabilidad (Aldrich y Rautenbanch 1987; Norberg y Rayner, 1987; Denzinger y Schnitzler, 2013), requisitos necesarios para buscar, localizar y capturar a sus presas entre el follaje del bosque, en donde frecuentemente deben evitar tropezar con obstáculos (Pineda, 2007).

Aunque, no se encontraron diferencias significativas en el tamaño corporal entre los insectívoros aéreos sobre dosel e insectívoros aéreos bajo dosel. Los primeros (Molossidae), son de

tamaño corporal relativamente grande y pesados en relación a su tamaño. Tienen alas estrechas, con puntas alargadas y puntiagudas, lo que les permite tener un vuelo rápido y buena aceleración (baja maniobrabilidad) con costos en energía reducidos (Denzinger y Schnitzler, 2013; Norberg y Rainer, 1987).

Por su parte, los insectívoros aéreos bajo dosel (*Saccopteryx* (Emballonuridae), *Pteronotus* (Mormoopidae), *Myotis* (Vespertilioninae) y *Macrophyllum macrophyllum* (Phyllostomidae)) presentan longitud del antebrazo similar a los insectívoros aéreos sobre dosel, pero se diferencian en que tienen pesos corporales comparativamente menores (Figura 21 y 22). Este grupo se caracteriza por capturar presas en vuelo y a corta distancia, ya sea en áreas abiertas, quebradas en aéreas boscosas o cerca del bosque, presentando vuelo lento con alta maniobrabilidad, sólo posible si son pequeños y de relativo poco peso, con alas largas, con puntas de longitud media a corta y redondeadas, que les permite tener un vuelo continuo durante largos periodos de tiempo a un bajo costo energético (Norberg y Rainer, 1987).

Con respecto al gremio de los frugívoros, aquellos que buscan su alimento en el dosel tienen una mayor talla corporal que los frugívoros del sotobosque (Figura 21 y 22). Estas diferencias obedecen al hecho de que los frugívoros del dosel (Sternodermatinae: *A. lituratus* y *A. planirostris*) (Smith y Starrett, 1979) son de tamaño grande, con alas muy amplias (gran dactilopatagio) y puntas grandes lo que les permite reducir la velocidad de vuelo entre la vegetación. Adicionalmente, son ágiles y de vuelo rápido con poco gasto energético, lo que le permite cubrir un área mayor en búsqueda de alimento y por ende, permitiéndoles aprovechar recursos estacionales en distintas localidades (nómadas) (Norberg y Rainer, 1987; Pineda, 2007).

Por su parte, los frugívoros del sotobosque (Carollinae: *C. perspicillata*, *C. brevicauda* y Sternodermatinae: *Sturnira lilium*), presentan tallas corporales pequeñas, con alas cortas, amplias y puntas muy redondeadas, lo cual hace posible que tengan un vuelo relativamente rápido dentro del bosque, pero con poca resistencia, baja maniobrabilidad y agilidad, condiciones que no les permiten transportar frutos pesados, ni volar largas distancias (sedentarias) (Norberg y Rainer, 1987; Pineda, 2007).

Los murciélagos nectarívoros (Subfamilia Glossophaginae: *Glossophaga*, *Anoura*), son de pequeño tamaño y se han especializado en alimentarse de néctar, presentando poca variación morfológica interespecífica (Norberg y Rainer, 1987). Por ejemplo, las especies de *Glossophaga*, son de tamaño y peso pequeño, alas algo estrechas, largas con puntas grandes y redondeadas, lo cual hace posible un vuelo rápido, pero poco sostenido en el tiempo y baja maniobrabilidad

(Norberg y Rainer, 1987). Características que les permiten aprovechar recursos distanciados espacialmente en su área de residencia, sin contar que pueden ajustar su dieta de acuerdo a la disponibilidad de recursos (Heithaus y col., 1975). Mientras que las especies del género *Anoura*, de mayor tamaño corporal, alas largas, anchas con puntas grandes y redondeadas, tienen vuelo lento, sostenido con fácil despegue, alta maniobrabilidad y agilidad, pero a un alto costo energético (Pineda, 2007), por lo que Tschapka (2004) considera que estas especies no son residentes (migratorias) y se alimentan de especies de plantas con néctar de alto contenido energético.

El murciélago hematófago *Desmodus rotundus* presenta una talla corporal media, con alas relativamente largas, con puntas cortas y ligeramente redondeadas, características que les permite tener un vuelo rápido, pero poco maniobrable, al ras del suelo y un fácil despegue desde el suelo (Pineda, 2007). Esto se debe a que no tienen que ser ágiles en el vuelo, sino en la locomoción terrestre a los fines de alimentarse de la sangre de mamíferos de talla mediana y grande (Greenhall y col., 1983).

Trachops cirrhosus es un murciélago insectívoro-carnívoro de talla corporal media y gran longitud del antebrazo, alas larga y anchas, con puntas redondeadas condiciones que le permiten tener vuelo lento, pero con alta maniobrabilidad, características importantes para la búsqueda, localización y captura de sus presas (anfibios) en el sotobosque denso, ya sea sobre troncos de árboles caídos, en el suelo o sobre superficies de agua (Norberg y Rainer, 1987).

La capacidad que tienen murciélagos de explotar diferentes nichos, según nuestros resultados indican que la partición del recurso espacial del hábitat para la búsqueda de alimento, se relaciona estrechamente con el tamaño corporal, peso y morfología del ala de los murciélagos (Fenton, 1990). Aunque no trabajadas en este estudio, características como el comportamiento y las llamadas de ecolocalización pueden variar de acuerdo a la estrategia usada para la búsqueda de alimento (Aldrich y Rautenbach, 1987; Norberg y Rainer, 1987; Denzinger y Schnitzler, 2013), así como la disponibilidad de refugios y morfología, asociada con la especialización trófica y a la adaptabilidad a diferentes tipos de alimentos, ya que hay especies generalistas que pueden consumir tanto frutos suaves como frutos duros (Dumont , 1999; Lim y Engstrom, 2001; Dumont, 2007).

CONCLUSIONES

En el área de estudio se registraron un total de 561 individuos, pertenecientes a 6 familias, 8 subfamilias, 25 géneros y 34 especies, siendo la familia Phyllostomidae la más diversa (74,91%) y abundante (97,31%) de los individuos capturados.

El patrón de abundancia registrado en este estudio es característico de los ensambles de murciélagos en bosques neotropicales, el cual se caracteriza por la presencia de pocas especies dominantes que para el área de estudio fueron: *Carollia perspicillata*, *Artibeus planirostris*, *Uroderma bilobatum*, *Artibeus lituratus*, *Carollia brevicauda*, pertenecientes a la Familia Phyllostomidae, seguido por un grupo de especies (12) consideradas comunes y un elevado número de especies raras (17).

La dominancia de *Carollia perspicillata* y *Artibeus planirostris* está estrechamente relacionada con la presencia de plantas pioneras del género *Piper* (Piperaceae) y *Ficus* (Moraceae) por lo que puede ser dominante tanto en bosques intervenidos antropicamente como en bosques con alto grado de conservación.

Las localidades muestreadas en la Hacienda Guáquira parecen conformar un único ensamble, a pesar de que se reportaron diferencias en riqueza, abundancia relativa e índices de diversidad (Shannon- Wiener) entre las localidades, siendo estas diferencias significativas solo entre los sitios de muestreo La Estación y La Guáquira.

El ensamble está conformado por 12 gremios tróficos y 7 categorías de estratos de búsqueda de alimento. Los gremios tróficos más representativos en cuanto número de especie son los frugívoros de dosel, seguidos de los insectívoros de follaje e insectívoros aéreos bajo dosel, mientras que en términos de abundancia los frugívoros de dosel y de sotobosque fueron los más representativos.

En términos de los estratos de búsqueda de alimento, el ensamble está conformado 7 categorías de estratos de búsqueda de alimento. Donde la mayor riqueza se registró en el dosel del bosque, seguido por el sotobosque y follaje, mientras que en términos de abundancia los estratos más representativos fueron el dosel (46,42%) y el sotobosque (41,41%).

La estructura de tallas corporales por categoría trófica del ensamble mostró diferencias dentro del grupo de los insectívoros, diferenciándose los insectívoros aéreos sobre cuerpos de agua e insectívoros de follaje de las categorías restantes, lo cual se debe principalmente a que son de mayor tamaño y peso que los insectívoros aéreos sobre dosel y bajo dosel. En cuanto a los

insectívoros aéreos sobre dosel y bajo dosel presentaron diferencias significativas con respecto al peso.

Los frugívoros de dosel (Sternodermatinae: *Artibeus*) son de mayor talla corporal que los que habitan en sotobosque que pertenecen a la Subfamilia Carollinae y una especie de la Subfamilia Sternodermatinae (*Sturnira lilium*), los cuales son de pequeña talla corporal.

La alta proporción de especies de la subfamilia Phyllostomiane, (11 spp), aunada a la alta diversidad de estrategias tróficas y estratificación espacial registrada en este ensamble indican que el bosque se encuentra en buenas condiciones de conservación, por lo que representa un importante reservorio biodiversidad en los bosques de tierras al norte del país que cada vez están siendo más intervenidos por el hombre.

El ensamble de quirópteros presentes en la Hacienda Guáquira es similar en composición taxonómica, estructura trófica y en estratos de búsqueda de alimento al presenten en el P. N. Yurubí, lo cual se puede deber a que están próximos geográficamente, lo cual nos puede indicar que están bajo los mismo factores ecológicos e históricos. En cuanto al P.N. Guatopo y P.N. Henri Pittier la composición taxonómica, gremios tróficos y estratos de búsqueda de alimento, difiere de la registrada en el Hacienda Guáquira, esto en primera instancia parece ser causado por el mayor esfuerzo de muestreo empleado (varios años) y al uso de técnicas de registro acústico que permitió obtener mayor número de especies insectívoras sobre y bajo dosel.

RECOMENDACIONES

- 1) Utilizar más de una técnica de muestreo para identificar aquellas especies de murciélagos que se desplazan en los estratos superiores del bosque (como por ejemplo, técnicas acústicas, búsqueda de refugios y mallas a nivel de dosel), a fin de tener un registro más completo de las especies que componen el ensamble de murciélagos en los bosques de tierras bajas de la Hacienda Guáquira, Macizo de Nirgua, estado Yaracuy.
- 2) Realizar muestreos que abarquen la estación de lluvia y sequía, con la finalidad de determinar si existen cambios en la composición y estructura del ensamble de murciélagos del área de estudio y establecer correlaciones con los cambios ambientales que ocurren durante la estación de lluvia.
- 3) Realizar muestreos en diferentes pisos altitudinales, a fin de establecer cambios en la composición y estructura del ensamble de murciélagos presente en la Reserva Ecológica Guáquira y de esta forma tener ampliar el registro de las especies presentes en el área.

BIBLIOGRAFÍA

- Aldridge, H., Rautenbach, I. 1987. Morphology, Echolocation and Resource Partitioning in Insectivorous bats. *J. Anim. Ecol.* **56** (3):763-778.
- Almansa, J., Martínez, L. 1984. Estructura de una comunidad de quirópteros Neotropicales. *Hist. Nat.* **5**(4): 33- 48.
- Altringham, J. D. 2001. Bats: Biology and Behavior. Oxford University Press, New York.
- Anthony, E. L. P. 1988. Age determination in bats. Págs. 47-58. En: T.H. Kunz (ed), Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., E.U.A
- Alvarado, H., Ponce, M. 2002. Composición florística de una selva estacional de los alrededores de Cuyagua, Parque Nacional Henri Pittier, estado Aragua, Venezuela. *Ernstia* **12**(1): 43-71.
- Avila-Cabadilla, L., Stoner, K., Nassar, J., Espírito-Santo, M., Alvarez- Añorve, M., Aranaguren, C., Henri, M. y colaboradores. 2014. Phyllostomid bat occurrence in successional stages of Neotropical dry forests. *PLoS ONE.* **9**(1): e84572.
- Ballesteros, J., Racero, J., Núñez, M. 2007. Diversidad de murciélagos en cuatro localidades de la zona costanera del departamento de Córdoba-Colombia. *Rev. MVZ* **12**:1013-1019.
- Bisbal, F. 1998. Mamíferos de la península de Paria, estado Sucre y sus relaciones biogeográficas. *Interciencia* **23**:176-181.
- Bisbal, F., Naveda, A. 2009. Mamíferos de la Cuenca del río Guárico, estado Aragua, Carabobo y Guárico, Venezuela. *Mem. Fund. La Salle de Cienc. Nat.* **172**: 69- 89.
- Brose, U., Martinez, N. D., Williams, R. J., 2003. Estimating species richness: sensitivity to sample coverage and insensitivity to spatial patterns. *Ecol.* **84**(9): 2364-2377.
- Casanova, N. 2009. Estructura física y biológica del componente arbóreo de la comunidad de plantas de un bosque húmedo premontano, de la Reserva Ecológica Guáquira, en el Macizo de Nirgua, Edo. Yaracuy, Venezuela. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.
- Castro- Arellano, I., Presley, S., Saldanha, L., Willig, M., Wunderle, J. 2007. Effects of reduced impact logging, on bat biodiversity in terra firme forest of lowland Amazonia. *Bio. Conservat.* **138**: 269-285.
- Castro-Luna A. A., Sosa, V. J., Castillo-Campos, G. 2007. Quantifying phyllostomid bats at different taxonomic levels as ecological indicators in a disturbed tropical forest. *Acta Chiropterol.* **9**: 219-228
- Chávez, C., Ceballos, G. 2001. Diversidad y abundancia de murciélagos en selvas secas de estacionalidad contrastante en el oeste de México. *Rev. Mex Masto* **5**(2): 7-44
- Cloutier, D., Thomas, D. W. 1992. *Carollia perspicillata*. *Mammalian Species.* **417**: 1-9.
- Ceballos, G., Fleming, T. H., Chávez, C., Nassar, J. 1997. Population dynamics of *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Jalisco, Mexico. *J Mammal.* **78**: 1220- 1230. Cowell, R. 2013. EstimateS: Estadistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9.1.0. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates/index.html> (Consulta: 15 de septiembre 2013).
- Colwell, R., Chao, A., Gotelli, N. J., Lin, S., Mao, C. X., Chazdon, R. L., Longino, J. T. 2012. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation, and comparison of assemblages. *J. Plant Ecol.* **5**: 3-21.

- Delgado-Jaramillo, M.; Machado, M.; García, F., Ochoa, J. 2011. Murciélagos (Chiroptera: Mammalia) del Parque Nacional Yurubí, Venezuela: listado taxonómico y estudio comunitario. *Rev. Biol. Trop.* **59**(4): 1757-1776.
- Denzinger, A., Schnitzler, H-U. 2013. Bat guilds, a concept to classify the highly diverse foraging and echolocation behaviors of microchiropteran bats. *Front. Physiol.* **4**: 164. doi: 10.3389/fphys.2013.00164
- Dumont, E. R. 1999. The effect of food hardness on feeding behaviour in frugivorous bats (Phyllostomidae): an experimental study. *J Zool.* **248**:219–29.
- Dumont, E. R. 2007. Feeding mechanisms in bats: variation within the constraints of flight. *Integr. Comp. Biol.* **47**:137–146.
- Eisenberg J. 1989. Mammals of the Neotropics: The Northern Neotropics. Vol 1. University Chicago Press, Chicago.
- Emmons L. H., Feer, F. 1999. Mamíferos de los bosques húmedos de América tropical: Guía de campo. Editorial FAN (Fundación Amigos de la Naturaleza), Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.
- Esberard, C. 2007. Influência do ciclo lunar na captura de morcegos Phyllostomidae. *Ser. Zool* **97**: 81-85.
- Estrada-Villegas, S., Pérez-Torres, J., Stevenson, P. R., 2010. Ensamblaje de murciélagos en un bosque subandino colombiano y análisis sobre la dieta de algunas especies. *Masto. Neotropical.* **17** (1): 31-41.
- Faria, D., Laps, R., Baumgarten, J., Cetra, M. 2006. Bat and bird assemblage from forests and shade cacao plantations in two contrasting landscapes in the Atlantic forest of southern Bahia, Brazil. *Biodivers. Conserv* **15**: 587-612.
- Fauth, J. E, Bernardo, J., Camara, M., Resetarits, W. J., Van Buskirk, J., McCollum, S. A. 1996. Simplifying the Jargon of Community Ecology: A Conceptual Approach. *Am. Nat.* **147**: 282- 286.
- Fenton, M. 1990. The foraging behavior and ecology of animal- eating bats. *Canadian. J Zoo.* **68**: 411- 422.
- Fenton, M. 1992. Bats. Facts on File, New York, E.U.A.
- Fenton, M., Acharya, L., Audet, M. D., Hickey, B. C., Merriman, C., Obrist, M. K., Syme, D. M., Adkins, B. 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the neotropics. *Biotropica* **24**: 440- 446.
- Fernández-Badillo, A., R. Guerrero, R., L. Rexford., J. Ochoa, Ulloa, G. 1988. Mamíferos de Venezuela. Lista y claves para su identificación. Museo del Instituto de Zoología Agrícola (MIZA-UCV). Facultad de Agronomía. UCV. Venezuela.
- Fernández-Badillo, A., Ulloa, G. 1990. Fauna del Parque Nacional Henri Pittier, Venezuela: composición y diversidad de la mastofauna. *Acta Cient. Venez.* **41**: 50- 63.
- Fleming, T. H. 1986. The structure of neotropical bat communities: a preliminary analysis. *Rev. Chil. Hist. Nat.* **59**: 135-150.
- Fleming, T. H. 1991a. The Relationship between Body Size, Diet, and Habitat Use in Frugivorous Bats, Genus *Carollia* (Phyllostomidae). *J. Mamm.* **72**(3):493-501.
- Fleming, T. H. 1991b. Fruiting and plant-frugivore mutualism: The evolutionary threatened the ecological play. En: Plant Animals interactions. Wiley Press. New York, E.U.A.
- Fleming, T. H., Hooper, E. T., Wilson, D., 1972. Three Central American bat communities: structure, reproductive cycles and movement patterns. *Ecol.* **53** (4): 555-569.

- Fleming, T., Sisa V. 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *J. Mamm.* **75**: 845-851.
- Flores- Saldaña, M. 2008. Estructura de las comunidades de murciélagos en un gradiente ambiental en la Reserva de la Biosfera y Tierra comunitaria de Origen Pilón Lajas, Bolivia. *Masto. Neotropical* **15**(2): 309- 322.
- Galindo-González, J.1998. Dispersión de semillas por murciélagos: su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical. *Act Zool Mex* **73**:57-74.
- García, F., Aular, L., Camargo, E., Mujica, Y. 2012. Murciélagos de la Sierra de Aroa, estado Yaracuy, Venezuela *Mem. Fund. La Salle de Cienc. Nat.* **173-174**: 135-154.
- García, M. 2010. Dieta de las especies y composición de la comunidad de murciélagos en el bosque ribereño del Bloque de Producción Petrocedeño-PDVSA, en el sector sur-oriental del estado Anzoátegui. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.
- Gardner, A. 2007. Mammals of South America, Volume 1. The University of Chicago Press. Chicago, E.U.A.
- Giannini, N, Kalko, E. 2004. Trophic structure in a large assemblaje of phyllostomid bats in Panama. *Oikos* **105**: 209-220.
- González- Oreja, J., de la Fuente- Díaz- Ordaz, A., Hernández- Santín, L., Buzo- Franco, D., Bonache- Regidor, C. 2010. Evaluación de estimadores no paramétricos de la riqueza de especies. Un ejemplo con aves en áreas verdes de la ciudad de Puebla, México. *Animal Bio and Conservation* **33**: 31- 46.
- González, L. A; Prieto, A., Velásquez, J. 2008. Estudio preliminar de la estructura comunitaria de los murciélagos en localidades del noroeste de Venezuela. *Agrobiología*. **20**: 269-276.
- Graham, L. 1990. Bats versus birds: Comparisons among Peruvian volant vertebrate faunas along an elevational gradient. *J. Biogeogr.* **17**: 657–668.
- Greenhall, A. M., Joermann, G., Schmidt, G. 1983. *Desmodus rotundus*. *Mammalian Species*. **202**:1-6
- Handley, C. 1976. Mammals of the Smithsonian Venezuelan Project. Sci. Bull. Ser. Brigham Young Univ. **20**: 1- 41.
- Handley, C. 1988. Specimen preparation. Págs. 437- 457. en: T.H. Kunz (ed), Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., E.U.A.
- Handley, C., Wilson, D., Gardner, A. 1991. Demography and natural history of the common fruit bat, *Artibeus planirostris* on Barro Colorado Island, Panamá. *Smith inst press*. **511**: 1-173.
- Hammer, O. 2013. Programa estadístico Past. Versión 3.0. Natural History Museum. University of Oslo., Noruega
- Heithaus, E., Fleming, T., Opler, P.1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology*. **56**: 841-854
- Hice, C.L., Velazco, P. M., Willig, M. R. 2004. Bats of the Reserva Nacional Allpahuayo-Mishana, northeastern Peru, with notes on community structure. *Acta Chiropterol.* **6**:319–334.
- Ibañez, C. J. 1981. Biología y ecología de los murciélagos del Hato “El Frío”, Apure, Venezuela. Doñana, *Acta Vertebrata* **8**:1-271.
- Jiménez-Ortega, A., Mantilla-Meluk, H. 2008. Papel de la tala selectiva en la conservación de bosques neotropicales y la utilidad de murciélagos como bioindicadores de disturbio. *Revista Institucional Universidad Tecnológica del Chocó*. **27** (1): 100- 108.

- Jones, K. E., Purvis, A., MacLarnon, A., Binida-Emmons O. R. P., Simmons, N.B. 2002. A phylogenetic supertree of the bats (Mammalia: Chiroptera). *Biol. Rev.* **77**: 223- 259.
- Kalko, E. 1998. Organization and diversity of tropical bat communities through space and time. *Zoology* **101**: 281- 297.
- Kalko, E., Handley, C., Handley, D. 1996. Organization, diversity, and long-term dynamics of a Neotropical bat community. Págs. 503-553. En: M. Cody y J. Smallwood (eds), Long-term studies of vertebrate communities. Academic, New York, E.U.A
- Kalko, E., Handley, C., 2001. Neotropical bats in the canopy: diversity, community structure, and implications for conservation. *Plant Ecology*. **153**: 319-333.
- Kunz, T. H., Fujita, M. S., Brooke, A. P., McCracken, G. F. 1994. Convergence in tent architecture and tent-making behavior among Neotropical and palaeotropical bats. *J. Mamm. Evol.* **2**: 57-78.
- Kunz, T.H, Kurta, A. 1988. Capture methods and holding devices. Págs. 1- 29. En: T.H. Kunz (ed), Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., E.U.A.
- Kunz, T.H, Hodgkison, R., Weise, C. D. 2009. Methods of capturing and handling bats. Págs. 3- 35. En: T.H. Kunz y A. Pearson (eds.), Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats. The Johns Hopkins University Press. Segunda edición, Baltimore, E.U.A
- La Val, R .K., Rodríguez, H. B. 2002. Murciélagos de Costa Rica. San José: Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio). Costa Rica.
- Leython, S., Ruiz Zapata, T. 2006. Caracterización florística y estructural de un bosque estacional en el sector la Trilla, Parque Nacional Henri Pittier, estado Aragua, Venezuela. *Acta Bot. Venez.* **29**(2): 1- 12.
- Lim, B. K., Engstrom, M. D. 2001. Bat community structure at Iwokrama Fores, Guyana. *J. Trop. Ecol.***17**: 647-665.
- Linares, O. 1986. Murciélagos de Venezuela. Cuadernos Lagoven. Caracas, Venezuela.
- Linares, O. 1998. Mamíferos de Venezuela. Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela. Caracas, Venezuela.
- Lotzkat, S. 2007. Taxonomía y zoogeografía de la herpetofauna del Macizo de Nirgua, Venezuela. Tesis de Grado en el Departamento de Ciencias Biológicas Johann Wolfgang Goethe-Universität Frankfurt am Main.
- Lou, S., Yurrita, C. 2005. Análisis de nicho alimentario en la comunidad de murciélagos frugívoros de Yaxhá, Petén, Guatemala. *Act. Zool. Mex.* **21**: 83- 94.
- Machado, M. 2007 a. Murciélagos de Guáquira. <http://www.guaquira.net/index.php/2011-04-19-08-41-50/2012-07-18-00-51-24/mamiferos> [consulta 28 de febrero de 2013].
- Machado, M. 2007 b. Murciélagos del extremo occidental del Macizo de Nirgua, estado Yaracuy Venezuela. Libro de Resúmenes del VII Congreso Venezolano de Ecología. La sociedad es parte del ecosistema. Ciudad Guayana, Venezuela.
- Magurran, A. 1988. Ecological diversity and its measurement. First edition. Princeton University Press, New York, E.U.A.
- McCoy, E.D., Connor, E. F. 1980. Latitudinal gradients in the species diversity of North American mammals. *Evolution*. **34**:193-203.

- McNab, B. K. 1971. The structure of tropical bat faunas. *Ecology*. **52**: 352-358
- Medellín, R.A. 1988. Prey of *Chrotopterus auritus*, with notes on feeding behavior. *J. Mammal.* **69**(4): 841-844
- Medellín, R.A., Miguel, E., Handley, A. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in neotropical rainforests. *Conserv. Biol.* **14**: 1666-1675.
- Meier, W. 2000. Los bosques nublados del Cerro La Chapa al norte de Nirgua, Estado Yaracuy. Presentación en el XIV Congreso Venezolano de Botánica, Caracas, Venezuela.
- Meier, W. 2005. Relaciones fitogeográficas del Cerro La Chapa y los alrededores (estado Yaracuy, Cordillera de la Costa de Venezuela). Presentación en el XVI Congreso Venezolano de Botánica, Maturín, Venezuela.
- Mena, J. 2010. Respuestas de los murciélagos a la fragmentación del bosque en Pozuzo, Perú. *Rev. Perú. Biol.* **17**(3): 277-284.
- Molinari, J., Nassar, J., García- Rawlins, A., Márquez, R. 2012. Singularidad biológica e importancia socioeconómica de los murciélagos cavernícolas de la Península de Paraguaná, Venezuela, con propuestas para su conservación. *Rev. Ecol. Lat. Am.* **17** (3): 1- 40.
- Morateli, R., Dias, D., Bonvicino, C. R. 2010. Estrutura e análise zoogeográfica de uma taxocenose de morcegos no norte do Estado do Amazonas, Brasil. *Chir. Neotropical.* **16**(1): 661– 671
- Moreno, C. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M & Manuales y Tesis. SEA, Zaragoza, España.
- Moya, I., Montaña-Centellas, F., Aguirre, L, Tordoya, J., Martínez, J., Galarza, M. 2008. Variación temporal de la quiropterofauna en un bosque de yungas en Bolivia. *Mast. Neotro.* **15**: 349-357.
- Muñoz, A. J. 1990. Diversidad y hábitos alimenticios de murciélagos en transeptos altitudinales a través de la Cordillera Centras de los Andes en Colombia. *Stud. Neotrp. Fauna Environ.* **25**: 1-17.
- Naranjo, M. E., Soriano, P. 2003. Effect of ingestion by bats and birds on seed germination of *Stenocereus griseus* and *Subpilocereus repandus* (Cactaceae). *J. Trop. Ecol.* **19**:19–25.
- Nassar, J. M., Beck, H., Sternberg, L., Fleming, T. H. 2003. Dependence on cacti and agaves in nectar feeding bats from Venezuela arid zones. *J. Mammal.* **84**: 106- 116.
- Norberg, U., Rayner, J. 1987. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **316**: 335-427.
- Nowak, R. 1994. Walker's Bats of the World. The Johns Hopkins University Press. London, Inglaterra..
- Nyffeler, M., Knörnschild, M. 2013. Bat predation by spiders. *Plos ONE.* **8**(3): e58120.
- Ochoa, J. 2000. Efectos de la extracción de la madera sobre la diversidad de mamíferos pequeños en bosques de tierras bajas de la Guayana Venezolana. *Biotropica* **32**: 146-164.
- Ochoa, J., Aguilera, M., Soriano, P. 1995. Los mamíferos del Parque Nacional Guatopo (Venezuela): Lista actualizada y estudio comunitario. *Act. Cient. Venez.* **46**: 174-187.
- Ochoa, J., O'Farrell M., Miller, B. 2000. Contribution of acoustic methods to the study of insectivorous bat diversity in protected areas from northern Venezuela. *Acta Chiropterol.* **2** (2): 171- 183.
- Ochoa, J., Bevilacqua, M., García, F. 2005. Evaluación ecológica rápida de mamíferos de cinco localidades del Delta del Orinoco, Venezuela. *Interciencia* **30**: 466-475.

- Oria, F., Machado, M. 2012. Comunidades de murciélagos en ambientes intervenidos del sector Papelón de La Sierra de Aroa, Estado Yaracuy, Venezuela. *Mem. Fund. La Salle de Cienc. Nat.* **173-174**: 119-133.
- Page, R. 2009. Foraging flexibility in the frog-eating bat, *Trachops cirrhosus*. Tesis doctoral. The University of Texas at Austin. Texas, U.S.A.
- Patterson, B.D., Pacheco, V., Solari, S. 1996. Distribution of bats along a elevational gradient in the Andes of south-eastern Peru. *J. Zool. Lon.* **240**: 637-658.
- Pérez-Torres, J., Ahumada, J. 2004. Murciélagos en bosques alto-andinos, fragmentados y continuos en el sector occidental de la sabana de Bogotá (Colombia). *Universitas Scientiarum* **9**: 33-46.
- Pineda, W. 2007. Morfología funcional del ala en 41 especies de murciélagos filostómidos (Chiroptera: Phyllostomidae) y su relación con hábitos alimentarios, estrategias de forrajeo y tipo de bosque. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología. Facultad de Ciencias, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
- Poole, R. 1974. An Introduction to Quantitative Ecology. McGraw-Hill. United States of America.
- Quinn, G. P. y Keough, M. J. 2002. Experimental Design and Data Analysis for Biologist. Cambridge University Press.
- Racey, P. A. 1988. Reproductive assessment in bats. Págs. 31- 45. En: T.H. Kunz (ed), Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., E.U.A.
- Rivas-Rojas, E. 2005. Diversity bats of dry forest and cocoa Plantation. *Lyonia*. **8**: 29-39.
- Rivas, B. y Salcedo, M. 2005. Lista actualizada de los mamíferos del Parque Nacional El Ávila, Venezuela. *Mem. Fund. La Salle de Cienc. Nat.* **164**: 29-56.
- Rohde, K. 1978. Latitudinal gradients in species diversity and their causes. I. A review of the hypotheses explaining the gradients. *Biol.Zbl.* **97**:393-403
- Rosenzweig, M. L. 1992. Species diversity gradients: we know more less than we thought. *J. Mammal.* **73**: 715-730
- Runemarck, A., Perera, F., Carrero, J. C., Camacho Agüero, L. A., Medina, R., Jiménez, R., Hernández, V., De Los Llanos, V., Urrutia, V. 2005. Proyecto para el establecimiento de la Reserva Natural La Guáquira en el Cerro Zapatero, Estado Yaracuy. Departamento de Estudios Ambientales, Universidad Simón Bolívar, Sartenejas.
- Salas, J. 2008. Murciélagos del bosque protector Cerro Blanco (Guayas, Ecuador). *Chir. Neotropical.* **14**: 398-402.
- Salazar, M. 1984. Estructura de una comunidad de murciélagos en un ecosistema de bosque húmedo premontano. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.
- Sánchez-Palomino, P., Rivas, M., Cadena, A. 1996. Diversidad biológica de una comunidad de quirópteros y su relación con la estructura del hábitat de bosque de galería, Serranía de la Macarena, Colombia. *Caldasia*. **18 (3)**: 343-353.
- Sánchez H., Lew, D. 2012. Lista actualizada y comentada de los mamíferos de Venezuela. *Mem. Fund. La Salle de Cienc. Nat.* 2012: 173-238.
- Siles, L., Rocha, N., Selaya, A., Acosta, L. 2002. Estructura de la comunidad, monitoreo y conservación de los murciélagos del PN-AMNI Kaa Iya del Chaco, Bolivia. Memorias: Plan de Manejo de Fauna Silvestre en Amazonía y Latinoamérica. La Paz, Bolivia.

- Simmons, N. 2005. Order Chiroptera. En: Wilson, D. y D. Reeder (eds). *Mammals Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference. Third edition.* The Johns Hopkins University Press. Baltimore, E.U.A.
- Simmons, N., Voss, R. 1998. The mammals of Paracou, French Guiana: A Neotropical lowland rainforest Fauna. Part 1. Bats. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* **237**: 1- 219.
- Soriano, P. 2000. Functional structure of bat communities in tropical rainforest and andean cloud forest. *Ecotrópicos*. **13**:1-20.
- Soriano, P., Díaz, A., Ochoa, J., Aguilera M. 1999. Biogeographic analysis of the mammal communities in the venezuelan Andes. *Interciencia* **24**: 17-25.
- Soriano, P., Ruiz, A., Nassar, J. 2000. Notas sobre la distribución e importancia ecológica de los murciélagos entre *Leptonycteris curasoae* y *Glossophaga longirostris* en zonas áridas andinas. *Ecotropicos*. **13** (2): 91- 95.
- Soriano, P., Ruiz, A. 2006. A functional comparison between bat assemblages of Andean arid enclaves. *Ecotrópicos*, **19**:1-12.
- Sosa, M., Soriano, P. 1993. Solapamiento de dieta entre *Leptonycteris curasoae* y *Glossophaga longirostris* (Mammalia: Chiroptera). *Rev. Bio. Trop.* **41**:529-532.
- Stoner, K. 2005. Phyllostomids bat community structure and abundance in two contrasting Tropical Dry Forests. *Biotropica*. **37**: 591-599
- Stoner, K., Salazar, K. A.O., Fernández, R. C. R., Quesada, M. 2003. Population dynamics, reproduction, and diet of lesser long- nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in Jalisco, Mexico: implications for conservation. *Biodivers. Conserv.* **12**: 357-373.
- Tschapka, M. 2004. Energy density patterns of nectar resources permit coexistence within a guild of Neotropical flower visiting bats. *J. Zool.* **263**: 7-21.
- Tamsitt, J. R. 1965. Aspects of altitudinal distribution of Chiropterans in the Eastern Cordillera of Colombia. *Am. Zool* **5**:1-492
- Teeling, E. C., Springer, M. S., Madsen, O., Bates, P., O'brien, S. J. y Murphy, W. J. 2005. A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. *Science*. **307**: 580- 584.
- Teeling, E. C. 2009. Bats (Chiroptera). Págs. 499- 503. En: S. B. Hedges y S. Kumar (eds), *The Timetree of life.* Oxford University Press, New York, E.U.A.
- Torres, J. 2005. Estructura de una comunidad tropical de murciélagos presente en la cueva “El Salitre”, Colima, México. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, D.F., México.
- Torres, J., Guevara, L. 2010. Perspectivas sobre el origen y la filogenia de los murciélagos. *ContactoS*. **5**: 5-9.
- Vargas- Espinoza, A., Aguirre, L. F., Galarza, M. I., Gareca, E. 2008. Ensamble de murciélagos en sitios con diferente grado de perturbación en un bosque montano del parque nacional carrasco, Bolivia. *Mastro. Neotro.* **15** (2): 297-308.
- Vaughan, T. 1988. *Mamíferos.* Tercera Edición. Editorial Interamericana, S.A. D.F., México.
- Vela-Vargas, M., Pérez-Torres, J. 2012. Murciélagos asociados a remanentes de bosque seco tropical en un sistema de ganadería extensiva (Colombia). *Chir. Neotropical* **18**: 1089- 1100.

- Vleut, I., Levy-Tacher, S. I., de Boer, W. F., Galindo-González, J., Vazquez, L-B. 2013. Tropical Secondary Forest Management Influences Frugivorous Bat Composition, Abundance and Fruit Consumption in Chiapas, Mexico. *PLoS ONE* **8(10)**: e77584. doi:10.1371/journal.pone.0077584
- Voss, R. S., Emmons, L. H. 1996. Mammalian diversity in Neotropical lowland rainforests: a preliminary assessment. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* **230**:3-115.
- Walker, E. P. 1964. Mammals of the world. Volume 1. Johns Hopkins University Press, Baltimore, E.U.A
- Weber, M. M., Steindorff de Arruda, J., Oliveira Azambuja, B., Camilotti, V. L., Cáceres, N. C. 2011. Resources partitioning in a fruit bat community of the southern Atlantic Forest, Brazil. *Mamm.* **75(3)**: 217–225.
- Willig, M., Gannon, M. 1996. Mammals. Pp. 399– 432 En: D. P. Reagan y R. B. Waide (eds.), *The Food Web of a Tropical Rain Forest*. University of Chicago Press, Chicago, E.U.A.
- Willing, M., Mares, M. 1989. A comparison of bat assemblages from phytogeographic zones of Venezuela. Págs. 59- 67. En: D. W Morris, Z. Abramsky, B. J. Fox y M. R. Willig (eds), *Patterns in the Structure of Mammalian Communities*. *Spec. Publ. Mus., Texas Tech Univ.* E.U.A
- Willig, M., Patterson, B. D., Stevens, R. D. 2003. Patterns of range size, richness, and body size. Págs. 580– 621, En: T. H. Kunz y M. B. Fenton (eds.), *Bat ecology*, University of Chicago Press, Chicago, E.U.A.
- Willig, M., Presley, S., Bloch, J., Hice, P., Yanoviak, S., Díaz, M., Arias, C. Pacheco, L., Weaver, S. 2007. Phyllostomid bats of lowlands Amazonia: effects of habitats alteration on abundance. *Biotropica* **39**: 737-746.
- Yerena, E. 1985. Caracterización y análisis de los recursos naturales del Parque Nacional Guatopo: Zonificación y bases para el plan de manejo biológico. Tesis de Licenciatura. Universidad Simón Bolívar. Caracas, Venezuela.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall. New Jersey, E.U.A.

Apéndice I. Modelo de planilla de campo.

Fecha:

Localidad:

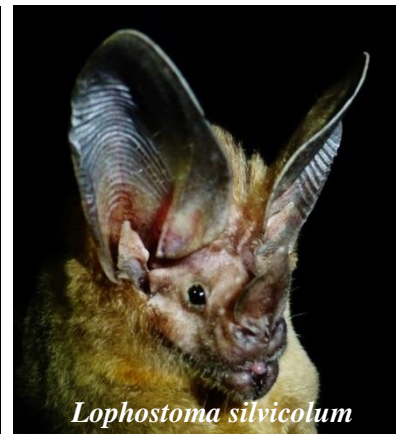
Hora de Inicio:

Hora final:

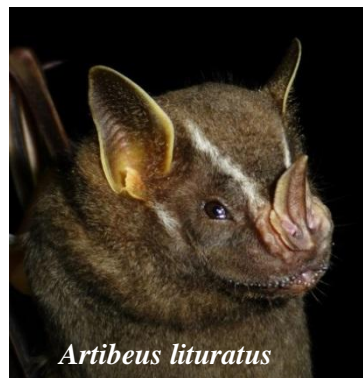
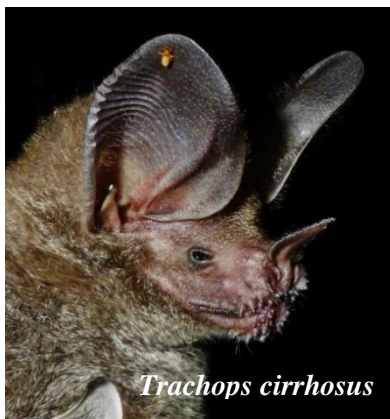
<i>Hora</i>	<i>Especie</i>	<i>Malla de Captura</i>	<i>LT</i>	<i>LC</i>	<i>LP</i>	<i>LO</i>	<i>LA</i>	<i>L cal</i>	<i>Peso</i>	<i>Sexo</i>	<i>Edad</i>	<i>Posición testicular</i>	<i>Condición vaginal</i>	<i>Preñez</i>	<i>Lac.</i>

- Leyenda:
- LT: longitud total del cuerpo
 - LC: longitud de la cola
 - LP: longitud de la pata
 - LO: longitud de la oreja
 - LA: longitud del antebrazo
 - Lac: lactante

Apéndice II. Registro fotográfico de los murciélagos capturados en la Hacienda Guáquira (Fotos de Grecia C. De La Cruz Melo T., excepto las fotos de *Trinycteris nicefori* y *Micronycteris megalotis* que fueron tomadas por César Molina.



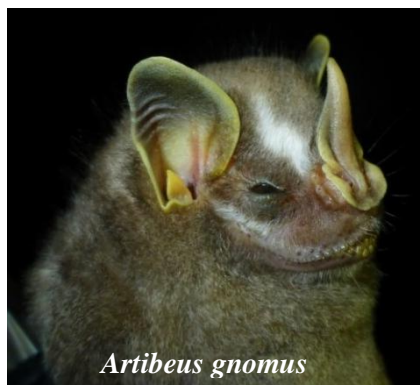
Apéndice II. Continuación...



Apéndice II. Continuación...



Artibeus gnomus



Artibeus gnomus



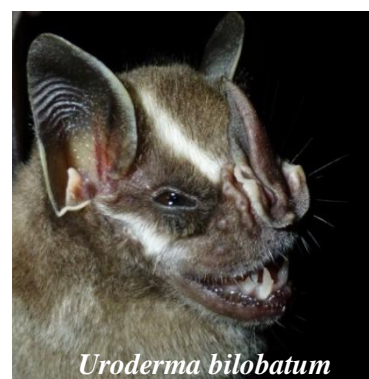
Artibeus phaeotis



Platyrrhinus helleri



Sturnira lilium



Uroderma bilobatum



Vampyressa thyone



Myotis nigricans



Myotis riparius



Pteronotus personatus