UNIVERSIDAD MAYOR DE SAN SIMON

FACULTAD DE CIENCIAS Y TECNOLOGIA

CARRERA DE BIOLOGIA

ALGUNOS PATRONES DE USO POR MURCIELAGOS EN LAS CAVERNAS DEL REPECHON (PARQUE NACIONAL CARRASCO - COCHABAMBA)

TESIS DE GRADO PRESENTADA PARA OBTENER EL DIPLOMA ACADEMICO DE LICENCIATURA EN BIOLOGIA

POR: *LIZETTE KARLA SILES MENDOZA*

COCHABAMBA – BOLIVIA

Agosto, 2002

Esta tesis está dedicada a mi familia que siempre me apoyó para seguir adelante con mis estudios. A todas las personas que confiaron en mi para la realización de este trabajo y por dejarme entrar al mundo de los "murcis" y comprender por lo menos una pizca de su historia natural. . .

AGRADECIMIENTOS

A Bat Conservation International (BCI), quienes financiaron y apoyaron la realización de este trabajo.

Al Programa para la Conservación de Murciélagos de Bolivia (PCMB), por su confianza en mí para la realización de esta tesis y a través de quienes se obtuvo el financiamiento y material.

A la organización IDEA WILD por la donación de redes de niebla usadas en el trabajo de campo del presente trabajo.

Al Centro de Biodiversidad y Genética (UMSS) por el préstamo de material.

A Arturo Muñoz por su gran ayuda en préstamo y "construcción" de material, entrenamiento y colaboración excepcional en el campo, elaboración y presentación y por las fotografías. Por su paciencia, compañía e ideas maravillosas.

A mi asesor Luis Fernando Aguirre por su confianza y valiosa ayuda para la realización de esta tesis. Por el préstamo de material para la realización del trabajo de campo y facilitarme casi toda la literatura usada para este estudio. Por su contagiosa fascinación por los murciélagos.

A Rodrigo Medellín por darme algunas sugerencias muy importantes y por facilitarme literatura esencial para el desarrollo de este estudio.

A Melicio Siles por su colaboración en los análisis estadísticos y sugerencias en este campo.

A mi hermano Sergio por su colaboración y compañía en el campo, y a mi hermana Ingrid por toda su ayuda, no sólo para la realización de esta tesis, sino en todo momento y por

darme ánimos y apoyarme cuando más lo necesitaba. A mis padres por su apoyo y comprensión.

A Francisco Alvarez (Paco) por el préstamo de material y ayuda en todo lo relacionado al trabajo de campo y presentación. Por hacer de algunos de los viajes algo más emocionantes y cómodos.

Al Ing. Iván Davários, ex - director del Parque Nacional Carrasco por su apoyo y a los guardaparques del campamento Guácharos Don Pablo, Hugo y Pedro por su ayuda durante las semanas que duró el trabajo de campo.

A Peter Feinsinger, por ayudarme a comprender algunos aspectos esenciales para el desarrollo de mi trabajo y por abrirme los ojos a una mejor forma de hacer ciencia.

A mis compañeros del curso de diseños, especialmente Dora (gracias por el empujón inicial), Claudia Cortez, Rodri Soria y Chaly Zambrana, por su amistad y apoyo.

A todos los miembros del PCMB, especialmente Aideé V. por confiar en mi para la realización de este trabajo, Isabel Galarza por su apoyo y Renzo V. por el préstamo de dermestario para la identificación de muestras.

A Norka Rocha por su amistad y por enseñarme algunas cosas importantes para mi trabajo de tesis y para trabajos posteriores.

A los “murcis”, por dejarse estudiar por lo menos la mayor parte del tiempo y por dejarme conocer aspectos totalmente fascinantes sobre su biología y ecología.

FICHA RESUMEN

Se estudiaron los patrones de uso de tres cuevas por murciélagos en el Santuario de Vida Silvestre Cavernas del Repechón, para ello se exploró la relación existente entre la estructura física de las cuevas y sus condiciones abióticas (luz, temperatura ambiental y de substrato) con la composición, diversidad y abundancia de especies de murciélagos que las habitan. Se realizaron comparaciones entre cuevas y entre las épocas húmeda y seca.

Para la captura de murciélagos se usó una trampa de arpa y la abundancia se calculó por conteo directo y fotografías. Se realizaron observaciones sobre los hábitos de refugio y los sitios ocupados por las especies. Las cuevas fueron medidas, lo que permitió la elaboración de figuras que muestran su estructura y en las que se puede indicar la posición de las especies. Se tomaron datos de temperatura ambiental, de substrato y luz. También se realizaron capturas de murciélagos en los alrededores de las cuevas usando redes de neblina, para determinar las especies que no están usando las cuevas.

Se determinó que las Cavernas del Repechón presentan una diversidad de especies relativamente alta (comparando con refugios similares en el neotrópico). La composición de especies es similar en las tres cuevas estudiadas, y no existe una variación entre épocas. La abundancia varía entre épocas y se observó una variación entre cuevas, la cual no resultó estadísticamente significativa. Se observó una mayor cantidad de individuos en la cueva más compleja y menos perturbada por gente. Al parecer la presencia y posición de las especies depende más de la estructura de la cueva que de sus valores de luz o temperatura. Aunque la temperatura es un factor que debe ser más investigado y la luz posiblemente tenga un mayor efecto en la abundancia de las especies. Se observó que algunas especies de murciélagos son afines a estructuras especiales de las cuevas, *Desmodus rotundus* ocupó las cavidades de solución de la cueva C, un grupo de *Phyllostomus hastatus* se refugió en una cavidad protegida de la cueva B y la mayoría de los individuos de *Carollia perspicillata* usaron las cámaras amplias de las cuevas, colgándose de las piedras que sobresalen en el techo o pared.

Se registró la presencia de 16 especies de murciélagos en los alrededores. Todas las especies de las cuevas también fueron capturadas en los alrededores, excepto *Diphylla ecaudata*, por lo que las cuevas constituyen un sitio importante para la conservación de esta especie. Las especies más abundantes en los alrededores que no se encuentran en las cuevas son: *Artibeus jamaicensis*, *A. lituratus*, *Tonatia silvicola* y *Sturnira lilium*. Una revisión de sus hábitos de refugio indica que *A. jamaicensis* y *A. lituratus* son más afines a los refugios en palmeras, *T. silvicola* generalmente usa termiteros y se sabe muy poco sobre los hábitos de refugio de *S. lilium*, pero rara vez se la ha visto refugiándose en cuevas. La única especie de la que se tiene antecedentes de uso de cuevas como refugio es *A. jamaicensis*.

Los planes de conservación que se realicen en las Cavernas del Repechón, deberán tomar en cuenta los aspectos relacionados con los hábitos de refugio observados en este trabajo y las posibles amenazas para las especies presentes en la zona. Se plantean actividades de educación usando la información obtenida en este estudio dirigido a turistas, guardaparques y gente que vive en la zona para cambiar la mala percepción que se tiene de los murciélagos.

INDICE GENERAL

Página

DEDICATORIA..... ii
AGRADECIMIENTOS..... iii
FICHA RESUMEN..... v
INDICE GENERAL..... vi
INDICE DE CUADROS..... ix
INDICE DE FIGURAS..... x
INDICE DE ANEXOS..... xii

1. INTRODUCCION..... 1
   1.1 OBJETIVOS..... 3

2. REVISIÓN BIBLIOGRAFICA..... 4
   2.1 Características generales del Orden Chiroptera..... 4
   2.2 Ecología del refugio en murciélagos..... 6
   2.3 Evolución y hábitos de refugio..... 8
   2.4 Elección del refugio apropiado..... 9
   2.5 Fidelidad al refugio..... 12
   2.6 Adaptaciones morfológicas a los sitios de refugio..... 13
   2.7 El uso de cuevas como refugio..... 16

3. AREA DE ESTUDIO..... 19
   3.1 Situación geográfica..... 19
   3.2 Geomorfología y suelos..... 19
   3.3 Hidrología y clima..... 21
   3.4 Cobertura vegetal..... 22
   3.5 Aspectos estructurales y ecológicos de las Cavernas del Repechón..... 24
      3.5.1 Formación..... 24
      3.5.2 Antecedente histórico y los guácharos..... 24

3.5.3 Las cuevas en estudio..... 25

4. MATERIAL Y METODOS..... 27
4.1 Caracterización de las cuevas..... 27
4.2 Factores abióticos..... 28
4.3 Información biológica en las cuevas..... 29
4.3.1 Captura de murciélagos en las cuevas..... 29
4.3.2 Identificación, marcaje y preservación de individuos..... 30
4.4 Captura de murciélagos en los alrededores de las cuevas..... 31
4.5 Recopilación de información de las especies..... 32
4.6 Análisis de los datos..... 33
4.6.1 Composición de especies..... 33
4.6.2 Curvas de acumulación de especies..... 34
4.6.3 Curvas de rango abundancia..... 34
4.6.4 Abundancia relativa..... 35
4.6.5 Estructura de las cuevas y posición de las especies..... 36
4.6.6 Factores abióticos..... 37
4.6.7 Cálculo de índices..... 38

5. RESULTADOS..... 41
5.1 Composición..... 41
5.1.1 Composición de especies en las cuevas..... 41
5.1.2 Composición de especies en los alrededores..... 44
5.2 Diversidad y abundancia..... 47
5.2.1 Diversidad y abundancia en las cuevas..... 47
5.2.2 Diversidad y abundancia en los alrededores..... 54
5.3 Estructura trófica..... 57
5.4 Asociación interespecífica en las cuevas..... 59
5.5 Caracterización de las cuevas..... 60
5.5.1 Estructura de las cuevas y posición de las especies..... 60
5.5.2 Factores abióticos de las cuevas..... 66

6. DISCUSIÓN..... 70
6.1 Composición y diversidad de especies en las cuevas..... 70
6.2 Abundancia de las especies en las cuevas..... 72
6.3 Asociación interespecífica en las cuevas..... 74
6.4 Alrededores de las cuevas..... 76
6.5 Estructura y factores abióticos de las cuevas..... 80
6.6 Implicaciones para la conservación..... 82

7. CONCLUSIÓN..... 85

8. LITERATURA CITADA..... 86

INDICE DE CUADROS

Página

1. Familias de murciélagos del mundo y su distribución..... 5
2. Clasificación de grupos tróficos..... 32
3. Registro de las familias, subfamilias y especies
   en las Cavernas del Repechón..... 41
4. Permanencia en las cuevas de las especies capturadas y observadas..... 43
5. Registro de las familias, subfamilias y especies
   en los alrededores de las Cavernas del Repechón..... 44
6. Abundancia relativa de las colonias de murciélagos en las cuevas..... 51
7. Valores del índice de diversidad de Shanon y Wiener y de
   equitatividad de Pielou para los alrededores de las cuevas..... 55
8. Similitud porcentual de Renkonen entre alrededores y entre épocas..... 57
9. Especies de murciélagos correspondientes a los diferentes
   grupos tróficos..... 58
10. Valores del índice de asociación (*V*) para los pares de especies
    presentes en las cuevas..... 59
11. Resumen de los datos estructurales obtenidos para las
    tres cuevas en estudio..... 61

INDICE DE FIGURAS

Página

1. Algunos refugios usados por murciélagos..... 7
2. Vista lateral de los cráneos de *Artibeus lituratus* y *Molossops greenhalli*..... 9
3. Refugios externos usados por murciélagos..... 11
4. *Thyroptera tricolor* refugiándose en una hoja enrollada..... 14
5. Adaptaciones morfológicas a los sitios de refugio..... 15
6. Grupo compacto de la especie *Miniopterus schreibersii* refugiándose en una cueva..... 18
7. Mapa de ubicación del Santuario de Vida Silvestre Cavernas del Repechón en el Parque Nacional Carrasco. 20
8. Perfil estructural de la vegetación del Bosque Pluvial en las Cavernas del Repechón. 23
9. El guácharo o "pájaro del aceite" *Steatornis caripensis*..... 25
10. Esquema de la posición de las cuevas en el área de estudio..... 26
11. Esquema del método usado para medir las cuevas..... 28
12. Trampa de arpa utilizada para la captura de murciélagos en las cuevas..... 30
13. Composición de especies en las tres cuevas en estudio..... 42
14. Composición de especies en cuevas y alrededores..... 45
15. Composición de especies en los alrededores de las cuevas..... 45
16. Curva de acumulación de las especies de murciélagos en los alrededores de las cuevas. 46
17. Curvas de rango – abundancia en la Cueva A..... 48
18. Curvas de rango – abundancia en la Cueva B..... 49
19. Curvas de rango – abundancia en la Cueva C..... 49
20. Porcentaje de hembras y machos de *Carollia perspicillata* en las cuevas..... 52
21. Abundancia observada en porcentajes de las especies en las cuevas..... 53
22. Curvas de rango – abundancia para los alrededores de las Cuevas A y B..... 54
23. Curvas de rango – abundancia para los alrededores de la Cueva C..... 55
24. Abundancia relativa en los alrededores de las Cuevas A y B 56

25. Abundancia relativa en los alrededores de la Cueva C..... 57
26. Perfil longitudinal y posición de las especies en las cuevas..... 63
27. *Carollia perpicillata* colgándose de las piedras en la Cueva B..... 64
28. *Anoura caudifer* colgado junto a *Carollia perspicillata* en la Cueva B..... 64
29. Refugios de *Phyllostomus hastatus* en la Cueva B..... 65
30. Colonia de *Desmodus rotundus* ocupando una cavidad
de solución en la Cueva C..... 65
31. El "vampiro de piernas peludas" *Diphylla ecaudata*
colgado en la Cueva A..... 65
32. Valores promedio de los datos de temperatura de substrato,
ambiente y luz para las cuevas..... 67
33. Valores promedio de luz para las tres zonas de las cuevas..... 68
34. Valores promedio de temperatura de substrato para
las tres zonas de las cuevas..... 69

ANEXOS

Página

1. Promedios estacionales, mensuales y anuales de precipitación pluvial, Villa Tunari..... 99
   Temperaturas promedio, mensuales y anuales, Villa Tunari..... 99
2. Análisis estadístico binomial realizado en SAS..... 100
3. Sumario de especies..... 102
4. Recapturas de murciélagos en las cuevas, en las épocas húmeda y seca..... 108

1. INTRODUCCIÓN

El refugio es un elemento fundamental para los murciélagos, ya que estos pasan más de la mitad de su ciclo diario y de su tiempo de vida sujetos a las presiones selectivas del ambiente del refugio (Kunz, 1982). Por lo tanto, entender los requerimientos de refugio es crítico para comprender la historia natural de una especie dada (Humphrey, 1975). La información sobre el uso de recursos por los organismos es esencial para la ecología y conservación, ya que forma el núcleo de la teoría de competencia y la base para el manejo de poblaciones naturales (Graham, 1988). En este sentido, se encuentra disponible una mayor cantidad de información sobre recursos tróficos consumidos por murciélagos que los recursos espaciales usados por ellos (Fenton *et al*., 2001; Graham, 1988).

En los bosques del Neotrópico, los murciélagos son altamente diversos en cuanto a su ecología, y juegan un rol muy importante en mantener la diversidad de los bosques y en la regeneración de áreas perturbadas (Findley, 1993; Kalko *et al.*, 1999; Fleming, 1988). A pesar de este impacto que los murciélagos tienen sobre los ecosistemas neotropicales, se sabe muy poco sobre cómo las alteraciones del hábitat les afecta (Kalko *et al.*, 1999), especialmente en cuanto a sus refugios. La importancia relativa de los refugios como factores limitantes para los murciélagos surge como un problema importante sin resolver (Fenton, 1997), especialmente en zonas tropicales, donde los estudios sobre este tema son muy escasos (Fenton, 1997; Fenton *et al.*, 2001; Aguirre, 2002).

Entre otros beneficios, los refugios proveen sitios adecuados para el descanso, el apareamiento, el cuidado y desarrollo de las crías, el mantenimiento de interacciones sociales y la digestión del alimento, además de que ofrecen protección contra depredadores y condiciones ambientales adversas (Kunz, 1982). Debido a esto, las características del refugio son potencialmente importantes para la sobrevivencia y fecundidad de los murciélagos (Entwistle *et al.*, 1997) y la protección de los sitios usados para refugio es un componente esencial de cualquier estrategia de conservación de estos animales (Arita, 1996).

Las cuevas son el principal refugio para muchas especies de murciélagos (Arita, 1996) y la mayoría pueden ser consideradas como cavernícolas (Hill y Smith, 1984), considerando la gran variedad de otros refugios disponibles. Además de presentar todos los beneficios que presentan los refugios en general, las cuevas se caracterizan por el largo tiempo de permanencia y estabilidad que generalmente tienen estos sitios (Kunz, 1982; Lewis, 1995; Fenton, 1997, Mitchel – Jones, 1987), lo que les permite convertirse en refugios tradicionales para poblaciones residentes (Hill y Smith, 1984; Kunz, 1982; McCracken, 1989). Sin embargo, se debe tener en cuenta que generalmente las cuevas son refugios de baja disponibilidad (Lewis, 1995), y se ha visto en la zona neártica, que en condiciones locales son raras o poco abundantes y difíciles de colonizar con éxito (Humphrey, 1975).

En Bolivia no existen estudios publicados sobre cuevas usadas como refugio de murciélagos, sin embargo Arteaga (1999) realizó una evaluación de la gruta de San Pedro (cerca de la localidad de Sorata, La Paz) dirigida a realizar una estrategia de conservación de los murciélagos que se refugian en esta cueva, que es intensamente visitada por turistas. Este autor encontró que la gente local tiene conceptos errados sobre los murciélagos considerándolos molestos o perjudiciales y concluyendo que el trabajo de conservación debe ser centrado en un programa de educación y concientización acerca de la importancia ecológica de los murciélagos.

Las Cavernas del Repechón, ubicadas en el Parque Nacional Carrasco, constituyen un refugio importante para algunas especies de murciélagos. Aunque estas cuevas se encuentran dentro de un área protegida, se sabe muy poco sobre la biología y ecología de los animales que las usan (entre ellos murciélagos, aves, anfibios, reptiles y artrópodos). Por ello el Programa para la Conservación de Murciélagos de Bolivia ha visto la necesidad de realizar una evaluación general en cuanto a los patrones de uso de estas cuevas por parte de los murciélagos. De este modo, la información obtenida mediante este trabajo puede ayudar en estrategias de conservación de las cuevas, que incluyan planes de monitoreo y el componente de educación a gente que vive en los alrededores de las cuevas y a turistas que las visitan. No se debe olvidar que la preservación de las cuevas debe ser la prioridad en la conservación de especies de quirópteros (Arita, 1996).

1.1. OBJETIVOS

Objetivo General

Explorar la relación existente entre la estructura física de las Cavernas del Repechón y sus condiciones abióticas (temperatura ambiental, temperatura de substrato y luz) con la composición, diversidad y abundancia de especies de murciélagos que las habitan.

Objetivos Específicos

- Determinar la composición, diversidad y abundancia de especies presentes en las cuevas y las variaciones entre cuevas y entre las épocas húmeda y seca.

- A modo de complementar la información obtenida en el anterior punto, determinar los mismos parámetros para los alrededores de las cuevas y de este modo tener una visión general del resto de las especies presentes en la zona que no usan las cuevas como refugio.

- Caracterizar a las cuevas de acuerdo a su estructura física y a los factores abióticos de temperatura ambiental, temperatura de substrato y luz, describiendo rasgos estructurales importantes y diferencias entre cuevas.

- Determinar las características estructurales de las cuevas que son importantes en la selección de los sitios de refugio usados por murciélagos.

- Sentar las bases para estrategias de conservación y protección de los murciélagos en las Cavernas del Repechón.

2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1 Características generales del orden Chiroptera

Los murciélagos son el grupo de mamíferos más exitoso (Altringham, 1996), y son ecológicamente más diversos que cualquier grupo de mamíferos terrestres (Kalko, 1997). Pertenecen al orden Chiroptera, cuyo significado es "mano alada" (Tuttle, 1997), con lo cual se distinguen del resto de los mamíferos por su capacidad de verdadero vuelo.

El orden Chiroptera se divide en dos subórdenes claramente reconocibles: (1) el suborden Megaquiróptera, que incluye a los murciélagos que se encuentran principalmente en la región tropical del Viejo Mundo y (2) el suborden Microquiróptera, que incluye 16 familias que se encuentran ampliamente distribuidas tanto en zona templada como en la zona tropical ya sea en el Viejo o en el Nuevo Mundo (Findley, 1993; Cuadro 1). Este suborden se caracteriza por poseer un sistema muy desarrollado de ecolocalización (Neuweiler, 2000), que consiste en la producción de sonidos de alta frecuencia en la laringe (de un rango de 20 a 150 kilohertz) y la posterior recepción del eco de los mismos, cuyo análisis les permite guiarse para la búsqueda de alimento y para esquivar obstáculos (Findley, 1993).

Existen aproximadamente 4200 especies vivientes de mamíferos (Findley, 1993), y de estas aproximadamente 1001 pertenecen al orden Chiroptera; lo cual significa que las especies de murciélagos constituyen aproximadamente un cuarto de todas las especies de mamíferos (Hutson *et al.*, 2001), y están tan ampliamente distribuidos que se los encuentra en todo el mundo (Cuadro 1), excepto en los desiertos extremos (Tuttle, 1997), en las regiones polares y en algunas islas oceánicas aisladas (Hutson *et al.*, 2001). Sin embargo, la mayoría de estas especies viven en las regiones tropicales (Tuttle, 1997; Findley, 1993) donde pueden superar en número de especies a todos los otros mamíferos juntos (Tuttle, 1997). En el neotrópico pueden presentarse más de 100 especies simpátricas (Kalko, 1997; Fenton *et al.*, 2001) y el registro más alto de diversidad en un área protegida es de 86 especies de murciélagos en un área de 3600 km^2.

Cuadro 1. Familias de murciélagos del mundo y su distribución (Modificado de Findley, 1993; con datos de Emmons y Feer, 1999 y Altringham, 1996).

Orden *Superfamilia* Familia	Nº de géneros	Nº de especies	Distribución
Megachiroptera			
1. Pteropodidae	42	175	Paleotropical
Microquiroptera			
Emballonuroidea			
1. Rhinopomatidae	1	3	Viejo Mundo, desiertos
2. Emballonuridae	13	51	Pantropical
3. Craseonycteridae	1	1	Tailandia
Rhinolophoidea			
4. Rhinolophidae	10	129	Viejo Mundo
5. Nycteridae	1	12	Paleotropical
6. Megadermatidae	4	5	Paleotropical
Phyllostomoidea			
7. Phyllostomidae			
Phyllostominae	12	35	Neotropical
Glossophaginae	13	33	Neotropical
Carolliinae	2	7	Neotropical
Stenodermatinae	18	62	Neotropical
Brachyphyllinae	3	7	Antillas
Desmodontinae	3	3	Neotropical
8. Mormoopidae	2	8	Neotropical
9. Noctilionidae	1	2	Neotropical
10. Mystacinidae	1	2	Nueva Zelandia
Vespertilionoidea			
11. Natalidae	1	4	Neotropical
12. Furipteridae	2	2	Neotropical
13. Thyropteridae	1	3	Neotropical
14. Vespertilionidae	41	330	Cosmopolita
15. Myzopodidae	1	1	Madagascar
16. Molossidae	13	89	Pantropical

Un aspecto muy importante cuando se refiere a las especies de murciélagos tropicales es su ecología de la alimentación; siendo su alta diversidad alimenticia una de las características más importante de los mismos (Fenton, 1997; Altringham, 1996). La dieta de los murciélagos neotropicales incluye insectos y otros artrópodos, fruta, polen, néctar, sangre y vertebrados pequeños como ranas, lagartijas, ratones, aves, peces e incluso otros murciélagos (Kalko, 1997; McNab, 1971, Neuweiler, 2000). De este modo, los grupos

tróficos en este grupo de mamíferos incluyen murciélagos insectívoros, carnívoros, piscívoros, sanguívoros, frugívoros, omnívoros y nectarívoros (Kalko, 1997).

En vista de estos hábitos alimenticios, se considera a los murciélagos benéficos: comen enormes cantidades de insectos, polinizan muchas plantas importantes para el hombre y ayudan a regenerar el bosque dispersando semillas (Emmons y Feer, 1999; Flemming, 1988; Ríos – Aramayo *et al.,* 2000; Arteaga, 2001). Además esta alta diversidad trófica es responsable de la mayor parte de la diversidad morfológica, fisiológica y ecológica que poseen los murciélagos (Altringham, 1996). El factor que no permite a la mayoría de los murciélagos tropicales vivir en zonas templadas es la falta de recursos alimenticios (McNab, 1982; McNab, 1971; Bonaccorso, 1979). La reproducción de murciélagos, su ocurrencia y su abundancia están relacionadas con la abundancia de alimento, y es en este sentido que este recurso es realmente un factor limitante para estos animales (Findley, 1993).

Otra característica muy importante de los murciélagos es su hábito de refugiarse, teniendo las especies tropicales un rango más amplio de refugios que las especies de lugares templados (Tuttle, 1997). Los aspectos relacionados con esta característica son revisados con más detalle en el presente trabajo.

2.2 Ecología del refugio en murciélagos

Los murciélagos pasan más de la mitad de su ciclo diario en su refugio (Avila, 2000; Altringham, 1996) sujetos a las presiones selectivas del mismo (Kunz, 1982). Por lo tanto es fundamental conocer los aspectos de la ecología del refugio para un mejor entendimiento de los murciélagos (Altringham, 1996).

Es difícil formular generalizaciones sobre la ecología del refugio de los murciélagos, ya que las presiones selectivas en diferentes especies son variadas y diversas (Kunz, 1982) y esto depende enormemente del sitio que es escogido como refugio. Los sitios usados como refugio por los murciélagos tropicales son muy diversos (Tuttle, 1997; Altringham, 1996) y

van desde los más comunes como grietas, cuevas y huecos de árboles; los de influencia humana como minas abandonadas, puentes y casas; hasta los más inusuales como hojas enrolladas, palmas, lianas, las cavidades internodales del bambú, madrigueras de animales, flores, y nidos de aves, termitas y arañas (Tuttle, 1997; Hill y Smith, 1984; Fenton, 1997; Fenton *et al.*, 2000; Figura 1).

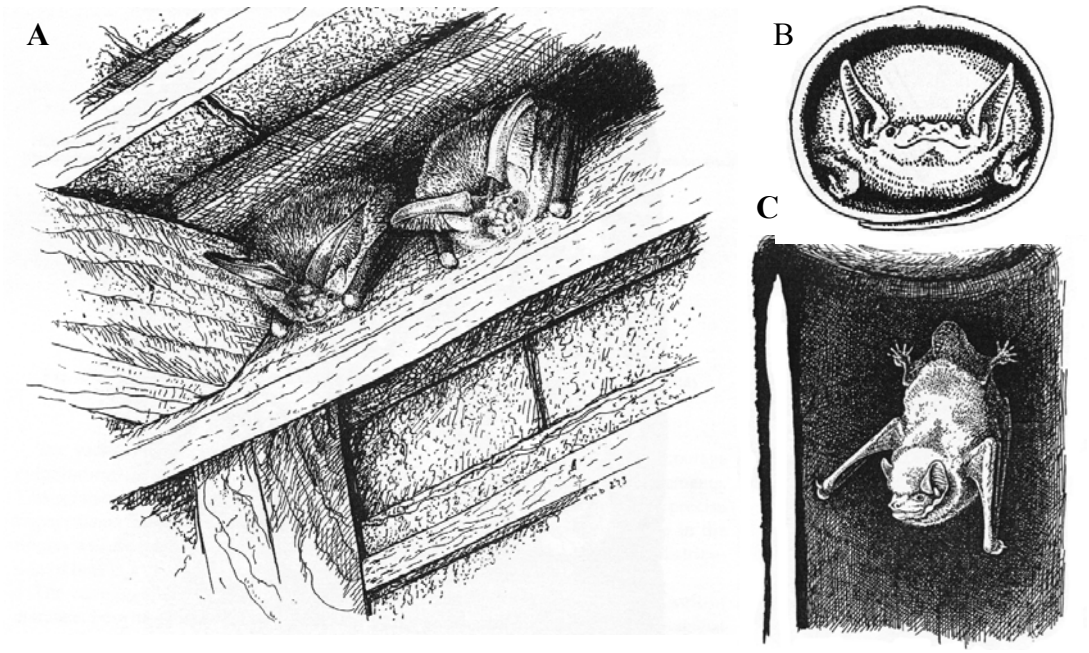


Figura 1. Algunos refugios usados por murciélagos: A) El techo de una casa usada por *Plecotus auritus*, B) *Pipistrellus nanus* en una hoja enrollada y C) *Tylonycteris pachypus* refugiándose en la cavidad internodal del bambú (Altringham, 1996).

A pesar de esta gran diversidad de sitios usados como guaridas, Altringham (1996) indica las siguientes tendencias generales en cuanto a los hábitos de refugio: primero, que los murciélagos en los trópicos usan refugios expuestos; segundo, son más comunes los murciélagos con hábitos de refugio oportunistas (adaptable, generalista) que aquellos que son especialistas y tercero, los murciélagos que usan refugios más estables son más fieles a los mismos a través de los años y generaciones.

Los hábitos de refugio de los murciélagos pueden estar influenciados por la abundancia y disponibilidad de sitios apropiados, riesgo de depredación, la distribución y abundancia de recursos alimenticios, organización social y la economía energética impuesta por el tamaño corporal y el ambiente físico (Kunz, 1982). A su vez, estos hábitos influyen en la

distribución local y global, densidad, estrategias de forrajeo y reproducción, estructura social y movimientos estacionales, e incluso la morfología y fisiología de los murciélagos (Altringham, 1996). Tomando en cuenta esto, la ecología del refugio de los murciélagos puede ser vista como una interacción compleja de adaptaciones fisiológicas, de comportamiento, de morfología y de respuesta demográfica (Kunz, 1982).

2.3 Evolución y hábitos de refugio

Los murciélagos pasan más de la mitad de su vida sujetos a las presiones selectivas del ambiente de su refugio; así que no es sorprendente que las condiciones y eventos asociados con ello han jugado un rol prominente en su ecología y evolución (Kunz, 1982).

La evolución de las alas y el vuelo han permitido a los murciélagos explotar refugios seguros contra depredadores (Altringham, 1996) y que no están disponibles para la mayoría de los otros vertebrados, como ser los techos de las cuevas, cavidades de árboles y construcciones humanas entre otros (Kunz, 1982). Aunque el vuelo tiene una influencia marcada en los hábitos de refugio de los murciélagos, la evolución de esta característica no estuvo relacionada con las presiones selectivas del ambiente de refugio (Pomeroy, 1990).

Los microquirópteros se orientan por ecolocalización y la evolución de esta característica fue sin lugar a dudas un principio determinante que llevó a la divergencia de los hábitos de refugio y también de alimentación (Kunz, 1982). Debido a su habilidad de ecolocalizar, los microquirópteros han explotado con éxito una variedad de refugios internos (cuevas, grietas de rocas, cavidades de árboles y estructuras construidas por el hombre). Los megaquirópteros se han adaptado exitosamente a una variedad de refugios externos, pero han estado casi totalmente excluidos de la mayoría de los refugios internos debido a su incapacidad de ecolocalizar (Kunz, 1982).

Neuweiler (2000) presenta dos hipótesis muy diferentes que tratan de explicar el origen de la ecolocalización: la primera está relacionada con los refugios e indica que la ecolocalización evolucionó debido a la necesidad de los murciélagos para ubicarse dentro

de las cuevas. Esta hipótesis es apoyada por el hecho de que la ecolocalización no sólo se encuentra en microquirópteros que viven en cuevas, sino también en megaquirópteros del género cavernícola *Rousettus* y también en las únicas aves cavernícolas, el vencejo (*Collocallia*), nativo de Asia, y el pájaro del aceite o guácharo (*Steatornis*), nativo de Sudamérica. La segunda hipótesis indica que la ecolocalización evolucionó para ayudar en la captura de su alimento, debido a una necesidad creciente de identificar y perseguir a insectos voladores en la obscuridad. De acuerdo con la segunda hipótesis, fue mayor la presión selectiva debido al estilo de forrajeo que aquella debido al uso de cuevas como refugios.

Además de las presiones selectivas impuestas por la ecolocalización, los hábitos de refugio han tenido una marcada influencia en la evolución de la forma del cráneo. Los murciélagos que se cuelgan en guaridas que no son grietas tienen cráneos bien redondeados; los que se refugian en grietas, incluyendo a molóssidos y vespertiliónidos, muestran un marcado aplanamiento dorsoventral en el cráneo, como se muestra en la Figura 2 (Kunz, 1982).

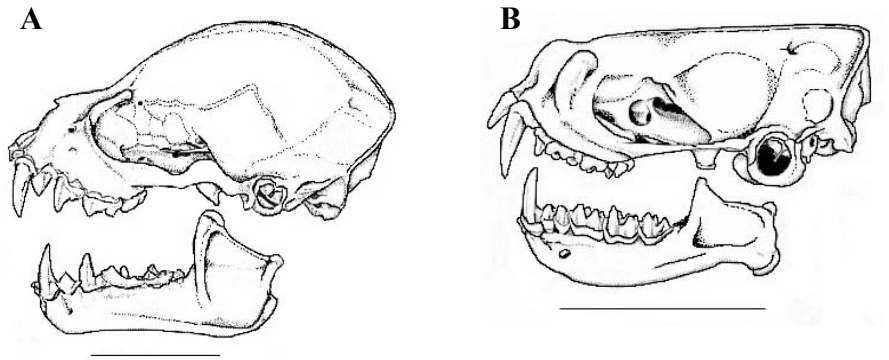


Figura 2. Vista lateral de los cráneos de A) *Artibeus lituratus* (Phyllostomidae) con un cráneo redondeado y B) *Molossops greenhalli* (Molossidae) con un marcado aplanamiento dorsoventral del cráneo. Las líneas representan la escala igual a 10 mm (Simmons y Voss, 1998).

2.4 Elección del refugio apropiado

Mediante la elección de un refugio apropiado, los murciélagos pueden obtener muchas ventajas. Altringham (1996) presenta los siguientes beneficios potenciales más importantes:

- protección del clima
- protección de depredadores
- ahorro de energía para la termoregulación
- ahorro de energía para el vuelo a los sitios de forrajeo
- aumento de oportunidades para el apareo
- mejor cuidado parental
- transferencia de información: sobre sitios de refugio y forrajeo
- evitar competencia: solo pocos vertebrados pueden usar la mayoría de los refugios usados por murciélagos

Sin embargo hay dos criterios básicos que un refugio debe tener debido a la presión que tienen los murciélagos de escapar de los depredadores y su necesidad de conservar energía durante el día: (1) debe proveer un clima diurno estable con una temperatura casi óptima o debe ser lo suficientemente fría para inducir al torpor o aletargamiento; (2) debe ser lo suficientemente seguro para excluir a los depredadores (Neuweiler, 2000).

Las características particulares del refugio son seleccionadas en función de los requerimientos de cada especie e incluso de cada individuo, y estos, al parecer, están fuertemente asociados con la optimización de varios procesos fisiológicos que requieren gasto energético (Tuttle y Stevenson, 1981). Así, los requerimientos de refugio de cada individuo varían de acuerdo a la especie, la estación del año, el sexo, el estado reproductivo y la edad (Humphrey, 1975; Stebbings, 1995). En este sentido, se ha planteado que la temperatura, la humedad y la velocidad del viento son los factores más importantes en la selección del refugio (Hill y Smith, 1984; Tuttle y Stevenson, 1981).

Desde el punto de vista de cómo los murciélagos usan un refugio, se puede hacer una clasificación en refugios diurnos y nocturnos; se ha visto que para muchas especies es necesario escoger un refugio diferente para sus actividades nocturnas ya que su refugio diurno puede estar ubicado muy lejos del área de alimentación (Kunz, 1982; Pierson *et al.*, 1995). Los refugios nocturnos incluyen lugares que son usados para ingerir la comida transportada de sitios de forrajeo cercano, como sitios de descanso, lugares de alimentación

usados por murciélagos carnívoros y sitios de apareamiento (Neuweiler, 2000; Kunz, 1982).

Tomando en cuenta las características del refugio en particular, se puede hacer una clasificación en refugios externos o expuestos y refugios internos o no expuestos (Hill y Smith, 1984). Los factores que afectan a los murciélagos que se refugian en lugares protegidos (internos) difieren marcadamente de aquellos que afectan a murciélagos que usan refugios externos. Los refugios protegidos ofrecen la ventaja de permanencia relativa, estabilidad microclimática, riesgos reducidos de depredación y protección de la luz del sol y de clima adverso. Los sitios externos ofrecen las ventajas de ser abundantes y ubicuos, aunque algunos son temporales (p.e. follaje) y sujetos a extremos ambientales (Figura 3). El número relativo de especies que usan refugios externos generalmente decrece con la distancia de la línea del ecuador, y existe una tendencia general en murciélagos que se refugian en cuevas y refugios internos a ser altamente gregarios (Kunz, 1982).

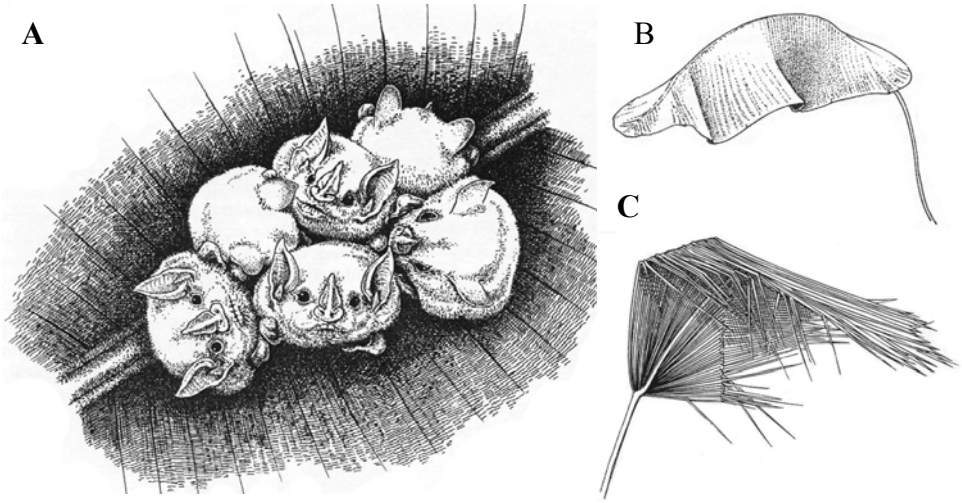


Figura 3. Refugios externos usados por murciélagos: A) *Ectophylla alba* refugiándose en una "tienda" construida de una B) hoja de *Heliconia* (Altringham, 1996) y C) Hoja de palmera de *Prichardia pacifica* modificada por *Uroderma bilobatum* para su uso (Kunz, 1982).

La importancia de la selección del refugio apropiado radica en que para muchos murciélagos la disponibilidad y capacidad física de las guaridas puede limitar el número y dispersión de individuos y esto a su vez puede influir en el tipo de organización social y

estrategia de forrajeo que se emplea. Además las condiciones que equilibran natalidad y mortalidad y aumentan la supervivencia están íntimamente ligadas a las características del refugio y son importantes para el éxito de una especie (Kunz, 1982).

2.5 Fidelidad al refugio

Los factores que afectan la fidelidad al refugio incluyen la abundancia relativa y permanencia de sitios usados como guaridas (Kunz, 1982). Por ejemplo, los murciélagos muestran poca lealtad a refugios foliares que son abundantes y temporales, pero muestran una fidelidad fuerte a sitios permanentes como cuevas, huecos de árboles y estructuras construidas por el hombre (Kunz, 1982; Lewis, 1995).

La fidelidad puede cambiar estacionalmente y puede ser afectada por el sexo, edad (Bradbury, 1977), condición reproductiva [por ejemplo Humphrey (1975) reportó una mayor fidelidad durante el periodo de maternidad] y también puede ser afectada por la organización social, como se ha visto en *Artibeus jamaicensis,* cuyos harenes son más fieles a su refugio que los grupos de solteros (Morrison, 1979; Ortega y Arita, 1999).

Aunque muchos murciélagos parecen ser leales a ciertos refugios preferidos, la mayoría establece y mantiene familiaridad con uno o más refugios alternativos (Kunz, 1982). Esto se ha comprobado para especies que cambian regularmente los sitios usados como guaridas, pero se mantienen fieles al área de refugio, por ejemplo *Noctilio albiventris* (Fenton *et al.*, 1993; Aguirre, 2002), *Thyroptera tricolor* (Findley y Wilson, 1974) *Vampyrodes caraccioli* y *Artibeus lituratus* (Morrison, 1980).

Para algunas especies la proximidad relativa y estabilidad de los recursos alimenticios parece tener una relación con la fidelidad al refugio. *Desmodus rotundus* puede usar varios refugios cuando las poblaciones presa están ampliamente distribuidas, pero cuando estas son estables y están localizadas cerca de su guarida, la fidelidad a un solo sitio parece ser alta (Kunz, 1982).

Algunos murciélagos pueden cambiar refugios frecuentemente si están sujetos a presiones severas de depredación (Kunz, 1982), y estos cambios son efectivos para evitar depredadores que son atraídos por el olor de una guarida que es usada de manera intensa (Lewis, 1995). Los movimientos frecuentes de los machos de *Artibeus jamaicensis, A. lituratus, Vampyrodes caraccioli* y otras especies que se refugian en follaje pueden reducir su vulnerabilidad a los depredadores (Morrison, 1979; Morrison, 1980). La excepción se da en especies que se confían más en su habilidad críptica (p.e. *Saccopteryx bilineata*) o en su habilidad de encontrar refugios más protegidos (Kunz, 1982).

La deslealtad aparente a los refugios puede deberse tanto a perturbación humana como a otros factores (Kunz, 1982). Cuando los murciélagos se ven perturbados, abandonan sus refugios tradicionales y buscan residencia en uno o más refugios alternativos, esto se ha comprobado para *Phyllostomus hastatus* (McCracken y Bradbury, 1981) y *Tadarida pumila* (Lewis, 1995). Sin embargo, se ha visto en otras especies que continúan siendo fieles a pesar de la perturbación causada en su refugio (p.e. *Eptesicus fuscus* en construcciones humanas; Lewis, 1995).

2.6 Adaptaciones morfológicas a los sitios de refugio

Algunas especies tienen requerimientos de refugio altamente específicos (McCracken, 1989; McNab, 1974), que incluso pueden llegar a ser obligatorios para especies fuertemente adaptadas a su guarida debido a su especialización morfológica y fisiológica (Kunz, 1982). Esto de da en el caso de *Thyroptera tricolor* (Figura 4) cuyos discos adhesivos en patas y muñecas restringe a este murciélago a refugiarse en la suave superficie interna de hojas enrolladas (Findley y Wilson, 1974). Se ha visto en otras especies de murciélagos que los casos de mayor especificidad en sus requerimientos de refugio son de carácter temporal y ocurren en poblaciones sujetas a condiciones fisiológicas muy particulares, como la hibernación y la reproducción (Avila, 2000). Es más, se ha comprobado que la mayoría de los murciélagos presentan poca especificidad en sus requerimientos de refugio, es decir que tienen hábitos oportunistas al momento de refugiarse (Avila, 2000; Altringham, 1996; Kunz, 1982) y pueden ocupar una gran diversidad de guaridas y tolerar un amplio intervalo

de condiciones (temperatura, humedad, luz, tipo de roca o material, tamaño del refugio, etc.) (Avila, 2000).

Los cambios morfológicos asociados con la evolución del vuelo han tenido un efecto profundo en los hábitos de refugio y la locomoción de los murciélagos (Kunz, 1982; Vaughan, 1970a) e imponen restricciones para la explotación de sitios usados como guaridas (Avila, 2000). Los molóssidos, por ejemplo, poseen alas angostas que les permiten alcanzar grandes velocidades en espacios abiertos y de esta forma optimizar el forrajeo, pero que al mismo tiempo dificultan el levantamiento del vuelo en espacios estrechos. Como consecuencia, estas especies requieren refugios elevados que les permitan mantener caídas verticales libres antes de poder levantar vuelo (Vaughan, 1970a).

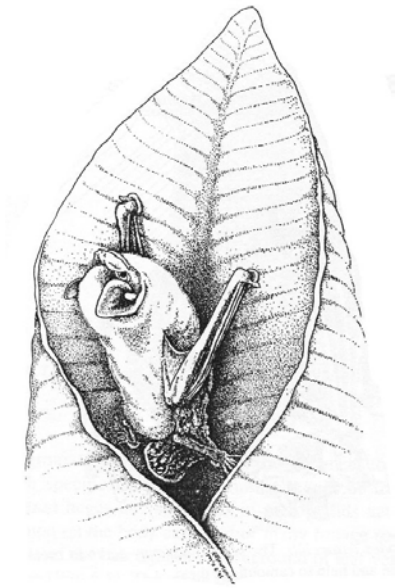


Figura 4. *Thyroptera tricolor* refugiándose en una hoja enrollada (Altringham, 1996).

Otro cambio morfológico asociado con la evolución del vuelo es el de las extremidades posteriores, que en la mayoría de los murciélagos se extienden dorsolateralmente, como si hubieran girado 90º de la posición típica de los mamíferos terrestres (Kunz, 1982), siendo esta configuración ideal para colgarse (Neuweiler, 2000). En algunas familias, incluyendo a los phyllostómidos y natálidos, esta rotación puede alcanzar los 180º, lo cual restringe severamente la locomoción cuadrúpeda (Kunz, 1982), pero permite al murciélago girar su

cuerpo y ecolocalizar en todas las direcciones cuando se encuentra colgado en su refugio (Neuweiler, 2000). La mayoría de los murciélagos han desarrollado un mecanismo que les permite colgarse en sus refugios, el cual consiste en mantener las garras de sus patas dobladas sin la necesidad de una contracción muscular (Neuweiler, 2000).

La importancia de una visión bien desarrollada para la vigilancia de depredadores es resaltada por el grado del desarrollo ocular, especialmente entre pteropódidos, phyllostómidos y emballonúridos que se refugian en exteriores (Kunz, 1982). Algunos phyllostómidos, incluyendo a *Artibeus hirsutus, A. jamaicensis, A. lituratus, A. phaeotis, A. toltecus, Centurio senex, Chiroderma salvini* y *Sturnira lilium*, tienen un dactilopatagio transparente, el cual les permite observar los movimientos en la vecindad del refugio, aunque tengan sus alas dobladas sobre sus caras en el momento de descanso (Vaughan, 1970b).

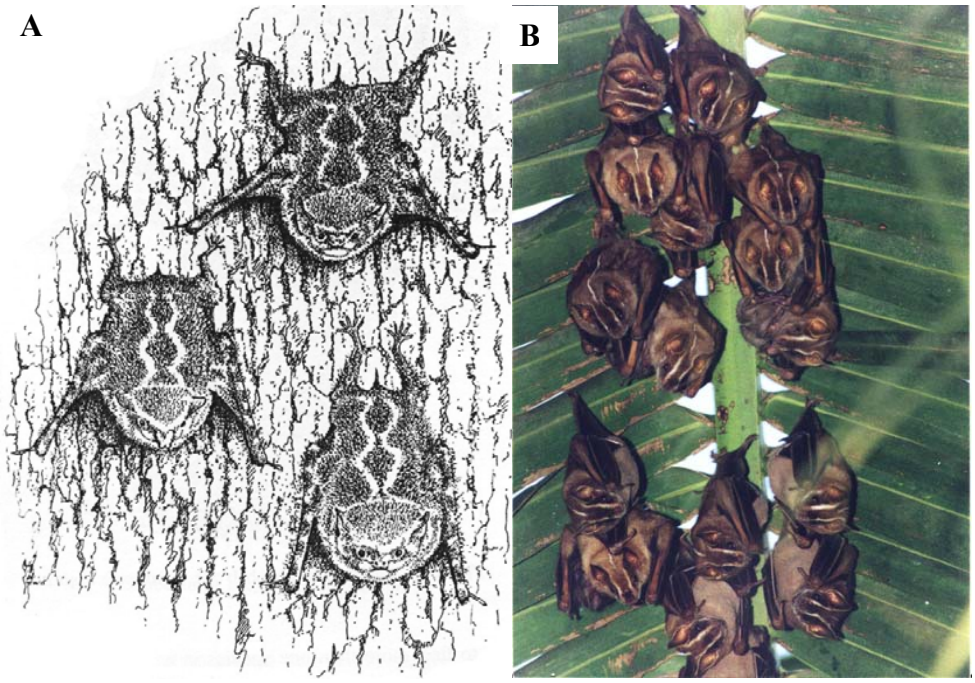


Figura 5. Adaptaciones morfológicas a los sitios de refugio: A) *Rhynchonycteris naso* con el pelo y líneas en el cuerpo que le sirven de camuflaje para refugiarse en el tronco de un árbol (Altringham, 1996) y B) *Platyrrhinus lineatus* refugiándose en una palmera, presenta líneas en el rostro para romper su contorno y poder camuflarse (Foto: L.F. Aguirre).

Otras modificaciones morfológicas para el refugio incluyen: el engrosamiento de almohadillas en pulgares y patas (en seis géneros de vespertiliónidos) lo cual les permite refugiarse dentro de las cavidades internodales del bambú (Kunz, 1982; Figura 1). El marcado aplanamiento dorsoventral del cráneo en molóssidos y vespertiliónidos, lo cual les permite ocupar pequeñas grietas (Vaughan, 1959). Algunas especies de zonas más frías que ocupan refugios externos, presentan un pelaje grueso que les proporciona un mayor aislamiento y coloraciones crípticas que disminuyen el riesgo de depredación (Shump y Shump, 1980). Los murciélagos constructores de "tiendas", a menudo presentan líneas blancas en la cara y cuerpo, presumiblemente para propósitos crípticos (Findley, 1993; Emmons y Feer, 1999; Figura 5).

2.7 El uso de cuevas como refugio

Las cuevas están presentes en todo el mundo, y las áreas con cuevas se dan en todos los continentes, excepto en Antártica. La mayoría de las cuevas se forman por la disolución de piedra caliza y rocas similares como dolomitas, yeso y mármol; pero también son comunes las cuevas formadas por la actividad de la lava (Culver, 1986).

Los murciélagos son los únicos vertebrados que han explotado las cuevas como refugio permanente, aunque hay algunas excepciones notables entre peces, anfibios y aves (Altringham, 1996; Kunz, 1982). Las cuevas proveen protección contra depredadores y clima adverso, siendo un refugio adecuado para más de la mitad de las especies de murciélagos en un área dada (Arita, 1993; Culver, 1986; Ortega y Arita, 1999).

La mayoría de las especies de murciélagos del mundo pueden ser consideradas como cavernícolas (Hill y Smith, 1984). Por ejemplo, de las 39 especies de murciélagos de Norte América y del norte de México, 18 dependen substancialmente de las cuevas como sitios de refugio. De estas, 13 usan las cuevas todo el año como refugio de reproducción y de hibernación; las restantes cinco especies usan las cuevas sólo como refugios de hibernación y usan otros refugios durante el verano (McCracken, 1989). Otro ejemplo, muestra que de las 39 especies de murciélagos latinoamericanos que se sabe que forman colonias de

cientos de individuos, 30 se refugian en cuevas. Además todas las 24 especies que se sabe que forman colonias de miles o cientos de miles, también se refugian en cuevas (Tuttle *et al.*, 2000). En el caso de México, de las 134 especies de murciélagos encontradas en este país, 60 se refugian regularmente en cuevas (Arita, 1993).

Es necesario recalcar que muchas áreas con cuevas no son apropiadas para ser usadas como refugios de murciélagos, especialmente en regiones templadas donde las corrientes frías son un factor limitante y la temperatura dentro de las cuevas es más baja (Neuweiler, 2000). En las regiones tropicales el ambiente de las cuevas es más estable y están habitadas más uniformemente que en las regiones templadas (Kunz, 1982; Altringham, 1996); en estas cuevas no sólo la temperatura es óptima, sino también presentan una humedad relativa alta (Neuweiler, 2000).

Las cuevas más comúnmente usadas son las que ofrecen un amplio rango termal combinado con complejidad estructural y elevacional (Kunz, 1982), además que presenten varias entradas y que tengan un movimiento de aire significativo (Altringham, 1996). Muchas cuevas tienen cámaras grandes y espaciosas que proveen sitios de guarida para individuos solitarios y para agregaciones grandes de una o varias especies (Hill y Smith, 1984; Kunz, 1982); una cueva grande y variada en el trópico puede ser refugio para más de diez especies viviendo juntas (Altringham, 1996).

Algunas cuevas muy grandes, además de ser un refugio seguro, tienen la capacidad de mantener poblaciones muy grandes de murciélagos. Un ejemplo de ello es *Tadarida brasiliensis mexicana*, que ha colonizado los techos amplios de las cuevas del sudoeste de Estados Unidos para usarlos como refugios de crianza de hasta 20 millones de individuos. De esta forma, esta especie ha adaptado su comportamiento, lo cual les permite usar el calor corporal acumulado para calentar toda la cueva y asegurar temperaturas óptimas para la gestación y crecimiento (Humphrey, 1975).

La presencia de grietas y cavidades en los techos y paredes de las cuevas tienen una influencia importante en la ecología y comportamiento social de los murciélagos; estos

sitios proveen lugares de refugio para una o varias especies de murciélagos, favorecen la estructuración de grupos sociales, facilitan la defensa de los refugios o grupos de hembras contra la incursión de otros murciélagos y sirven como “trampas de calor” que aumentan el ahorro de la energía metabólica (Kunz, 1982; Ortega y Arita, 1999; Figura 6).

Los factores principales que determinan la colonización de cuevas son temperatura, humedad y tamaño de la cavidad, aunque cada especie presenta requerimientos específicos (Altringham, 1996) y tiene la posibilidad de escoger diferentes temperaturas en gradientes que se presentan a lo largo de los pasajes de la cueva (Humphrey, 1975). Un aspecto que puede contribuir a la marcada selección de cuevas es el largo tiempo de permanencia que generalmente tienen estos sitios (Kunz, 1982; Lewis, 1995; Fenton, 1997), muchos de los cuales llegan a convertirse en refugios tradicionales para poblaciones residentes (Hill y Smith, 1984; Kunz, 1982; McCracken, 1989). Sin embargo, se debe tener en cuenta que generalmente las cuevas son refugios de baja disponibilidad, comparado con otras guaridas más comunes como ser follaje, huecos de árboles, grietas y construcciones humanas (Lewis, 1995).

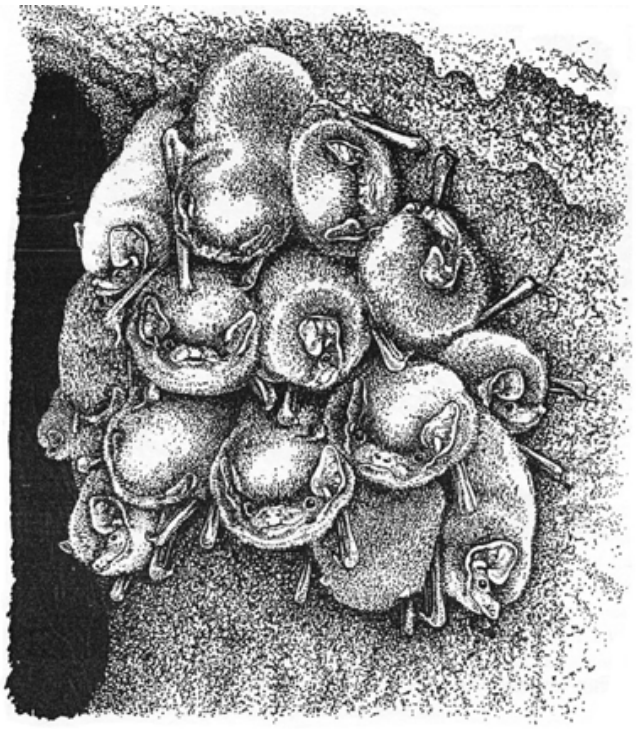


Figura 6. Grupo compacto de murciélagos de la especie *Miniopterus schreibersii* refugiándose en una cueva (Altringham, 1996).

3. ÁREA DE ESTUDIO

3.1 Situación geográfica

Este estudio fue desarrollado en las Cavernas del Repechón, las cuales se ubican al noroeste del Parque Nacional Carrasco en la Provincia Tiraque, limítrofe con la Provincia Chapare (Figura 7). Específicamente, se encuentran entre la Serranía de Callejas y la Serranía de Imajana, en las colinas que se encuentran en el sector noreste de este sitio; en la confluencia de los ríos San Mateo e Ivirizu (CGL, 2002). El campamento ubicado al frente de las cavernas tiene las siguientes coordenadas: 65º28'27'' longitud oeste, 17º03'42'' latitud sur; y una altura de 500 m.s.n.m.

3.2 Geomorfología y suelos

La geomorfología del sitio está claramente determinada por tres ámbitos: las serranías, las colinas y los valles aluviales. Los valles aluviales se presentan al norte, fuera del área de estudio, por su configuración espacial y fisiográfica dan una continuidad a los otros dos ámbitos (CGL, 2002). El ámbito de las serranías se halla en el sector sur del sitio y rodea al área de estudio. Presenta un paisaje orográfico de alto a moderadamente alto, que va desde los 2000 m.s.n.m. hasta los 700 m.s.n.m., con pendientes inclinadas a fuertemente inclinadas y disectadas por la presencia de numerosos ríos y quebradas. Geológicamente el suelo está constituido por rocas sedimentarias. La cobertura vegetal de estas serranías se caracteriza por ser un bosque natural denso de altura intermedia siempre verde (CGL, 2002).

El ámbito de las colinas se encuentra en la confluencia de los ríos San Mateo e Ivirizu. Este conjunto de pequeñas colinas con formas redondeadas y pendientes convexas, presenta un relieve del alto a bajo en dirección noreste, que van descendiendo de los 700 a los 300 m.s.n.m. Sus suelos contienen material conglomerático y areniscas. La cobertura vegetal de estas colinas se caracteriza por presentar bosque de altura intermedia siempre verde, moderadamente densa y pequeñas manchas de bosque primario en la falda de las colinas (CGL, 2002).

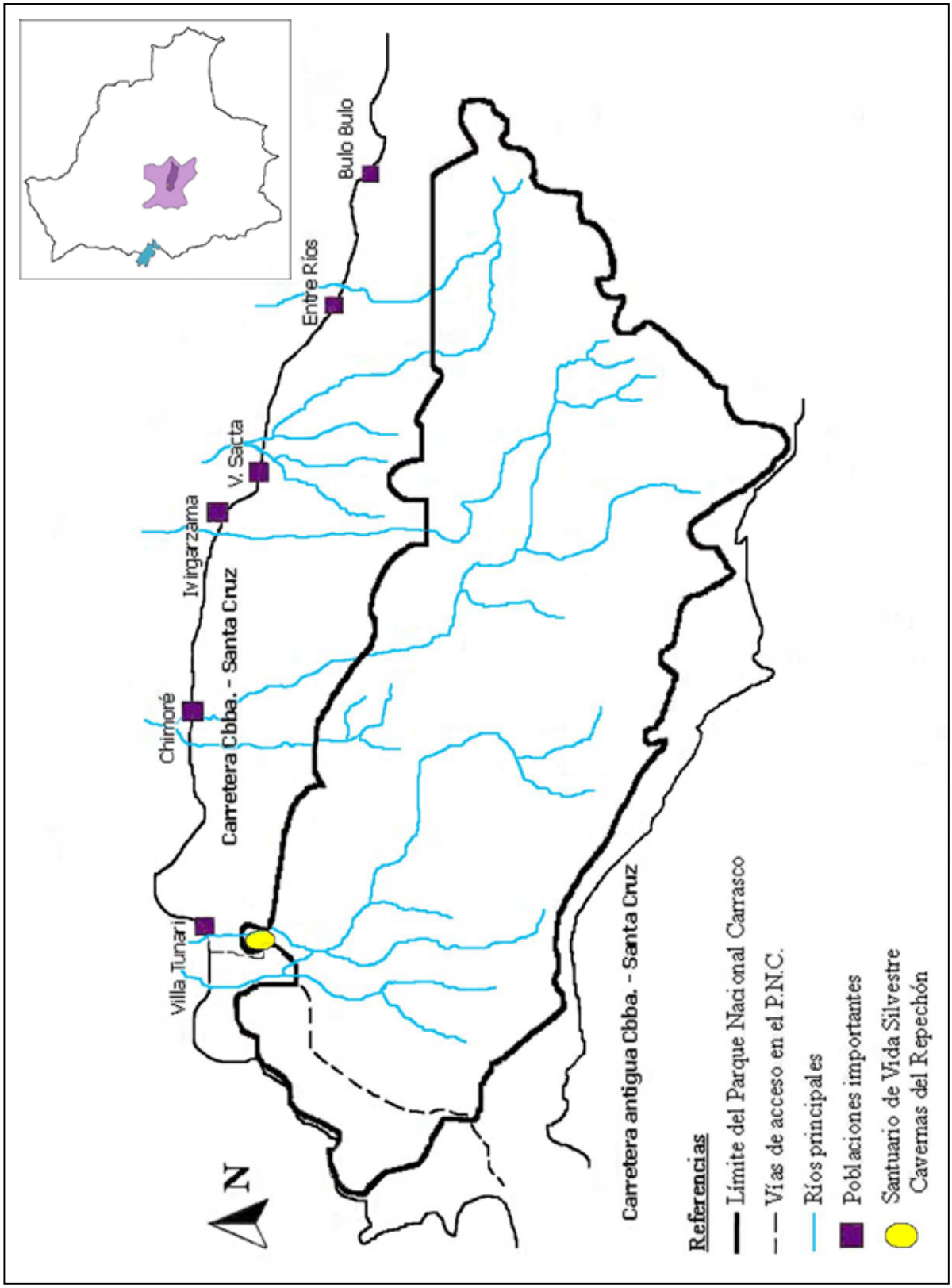


Figura 7. Mapa de ubicación del Santuario de Vida Silvestre Cavernas del Repechón en el Parque Nacional Carrasco.

La geomorfología de estas colinas destaca la presencia de grutas y cavernas ubicadas en la orilla opuesta al río San Mateo, son de dimensiones irregulares a consecuencia de la erosión hidráulica, llegando en algunos casos, a los 150 metros de profundidad y de 30 a 40 metros de altura. Estas cavernas presentan paredes de roca caliza y arenisca por cuyos pisos corren arroyos (CGL, 2002).

Los suelos del área de estudio son muy poco profundos, con una capa de material vegetal de color pardo oscuro a amarillento oscuro; franco arenosos y franco arcillosos, con alto porcentaje de grava y piedra. Presentan un índice de acidez muy elevado con un pH que oscila de 3.6 a 4 (Sandoval, 1998; CGL, 2002).

3.3 Hidrología y clima

El Parque Nacional Carrasco ha sido dividido en seis subcuencas pertenecientes a los principales ríos: San Mateo (Ichilo), San Mateo, Ichoa, Sajta, Chimoré y San Mateo (Ivirizu) (PDAR; 1993). El área de estudio se encuentra en la cuenca del Río San Mateo (Ivirizu); el cual tiene un caudal anual de 121 m^3/s (PDAR, 1993).

Navarro (1997), basándose en valores de precipitación y temperatura transformados a índices ombrotérmico y de termicidad, propone bioclimas, termotipos (pisos bioclimáticos) y ombrotipos para Bolivia. Según este autor, los ecosistemas forestales existentes en torno a Villa Tunari (que incluyen a las cavernas) se clasifican bioclimáticamente de la siguiente forma: piso bioclimático termotropical, bioclima pluvial, ombrotipo hiperhúmedo; siendo la especie característica (estenoica y por tanto bioindicadora de las condiciones ecológicas locales) *Talauma boliviana* y la especie dominante *Eschweilera coriacea.* Según Rivas Martínez (1995) las características del piso bioclimático termotropical son las siguientes: presenta una temperatura media anual de 24ºC y una precipitación anual superior a los 3500 mm.

Dentro del Parque Nacional Carrasco no se tienen estaciones climáticas para la determinación de la precipitación y temperatura, por ello se debe recurrir a estaciones

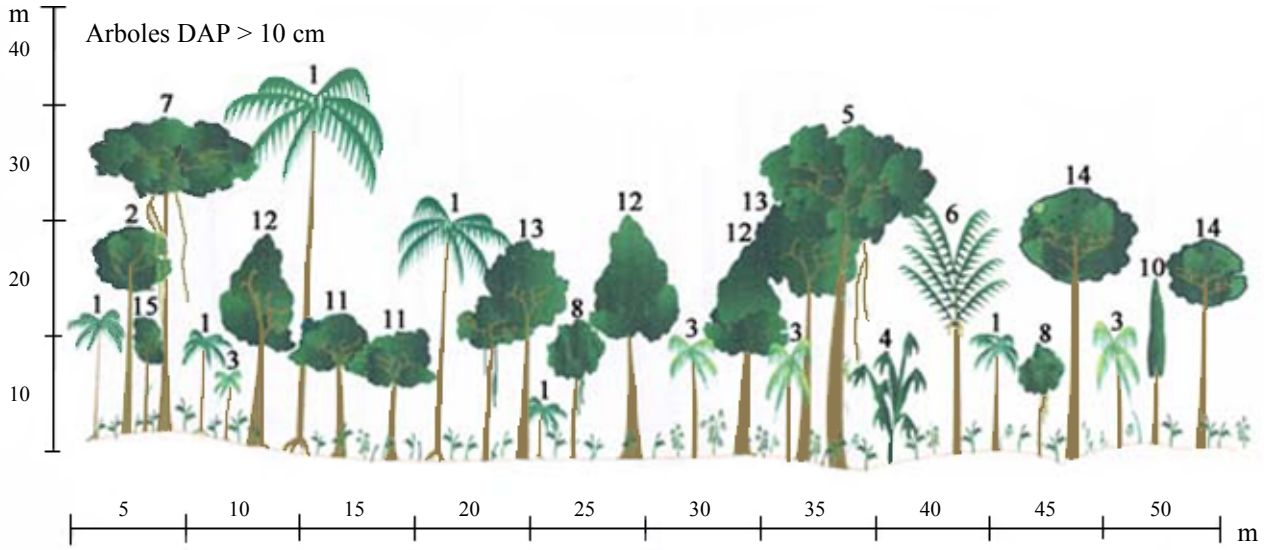
cercanas, en este caso los registros de las estaciones climáticas de Villa Tunari presentados en Sandoval (1998) se encuentran en el Anexo 1. Sin embargo, se puede deducir el promedio anual de precipitación y biotemperatura de los mapas del Parque Nacional Carrasco elaborados por la Universidad de Leicester – UK (Proyecto Darwin) presentados en Vargas (2000). Según estos mapas, los datos para las Cavernas del Repechón son: biotemperatura de 20.3 a 21.5ºC y promedio anual de precipitación 4913 a 4466 mm.

3.4 Cobertura vegetal

Los bosques del área de estudio pertenecen a la región biogeográfica Amazónica, en el sector Chapare – Alto Madidi, y se clasifican como "Bosques climatófilos", dentro de la macroserie de *Talauma boliviana* y *Eschweilera coriacea.* Son selvas (macrobosques) pluviales sempervirentes del piedemonte andino, que constituyen el límite hacia el sur de la vegetación pluvial amazónica de tierra firme en el continente (Navarro, 1997).

Sandoval (1998) y CUMAT (1985), describen la vegetación de este sector como un bosque que contiene una mayor proporción de palmeras representadas principalmente por *Astrocaryum, Iriartea, Euterpe, Geonoma, Guilielma, Chamaedorea, Socratea* y *Bactris*. Este bosque se caracteriza por ser heterogéneo en su composición con un número reducido de individuos por especie; por lo tanto la abundancia es baja para la mayoría de las especies, siendo las más abundantes *Inga sp.* y *Socratea exorrhiza.* El bosque presenta un índice de diversidad bajo y la distribución diamétrica se dirige hacia las clases inferiores, representando una distribución exponencial negativa, lo cual demuestra que el material es joven (Sandoval, 1998).

El perfil estructural levantado en el bosque (Figura 8), muestra que la estructura vertical está dividida en tres estratos y la mayoría de los árboles están distribuidos en los estratos inferior y medio. El 50% de los arboles están distribuidos en el estrato inferior, el 36% en el estrato medio y solamente el 14% se encuentran en el estrato superior con alturas que oscilan entre los 25 y 41 m. (Sandoval, 1998).



1. *Socratea exorrhiza* (Palmae)
2. *Escheweilera coriaceae* (Lecythidaceae)
3. *Iriartea deltoidea* (Palmae)
4. *Geonoma sp.* (Palmae)
5. *Ficus sp.* (Moraceae)
6. *Bactris sp.* (Palmae)
7. *Sterculia apeibophylla* (Sterculiaceae)
8. *Ochroma lagopus* (Bombacaceae)
9. *Ocotea sp.* (Lauraceae)
10. *Triplaris americana* (Polygonaceae)
11. *Cecropia sciadophylla* (Moraceae)
12. *Sapium marmierii* (Euphorbiaceae)
13. *Inga sp.* (Mimosaceae)
14. *Tapirira guianencis* (Anacardiaceae)
15. *Calophyllum brasiliensi* (Guttiferae)

Figura 8. Perfil estructural de la vegetación del Bosque Pluvial "Cavernas del Repechón" (Sandoval, 1998).

El mapa de vegetación de Areas Protegidas (Killeen *et al.*, 1993), ubica al bosque del área de estudio dentro de la vegetación antrópica, específicamente como bosques secundarios del Chapare – Villa Tunari. Sandoval (1998) en su trabajo realizado específicamente en la zona de las cavernas, concluye que este bosque se encuentra en un estado dinámico de sucesión secundaria.

El estado de conservación actual en esta zona se considera como Situación Crítica, ya que constituye uno de los tipos de vegetación más amenazados de Bolivia y quizá es el ecosistema boliviano más necesitado de urgente protección efectiva debido al avance indiscriminado y descontrolado de la colonización agrícola y la explotación maderera en las áreas donde la formación vegetacional tiene su óptimo (Navarro, 1997). Los factores que determinan el establecimiento de mosaicos de vegetación en el entorno de las cavernas son: la intervención humana sobre el bosque en otras épocas, los fenómenos naturales como el viento, las altas precipitaciones y las características geológicas (Sandoval, 1998).

3.5 Aspectos estructurales y ecológicos de las Cavernas del Repechón

3.5.1 Formación

Las Cavernas del Repechón son de roca caliza y arenisca, se formaron debido a la erosión hidráulica, y están sujetas a continuos cambios en su estructura debido a la misma (CGL, 2002). Esto se comprobó en este estudio al observar derrumbes menores a lo largo del año.

3.5.2 Antecedente histórico y los guácharos

El área de estudio presenta cinco cuevas conocidas, dos de estas están ocupadas la mayor parte del año por guácharos (*Steatornis caripensis*), un ave de tamaño mediano (Figura 9) conocida comúnmente como el "pájaro del aceite". Esta especie se caracteriza por tener hábitos frugívoros nocturnos y por ser la única ave americana con capacidad de ecolocalizar (Altringham, 1996). En el año 1942 las cuevas fueron descubiertas y años más tarde la gente del lugar capturaba las crías de los gúacharos para utilizar el aceite de sus cuerpos; estas prácticas pronto amenazaron a la población presente en las cuevas y se vio la necesidad de proteger el área (Terrazas, 1994). Siendo este el objetivo, se creo en el año 1986 el Santuario de Vida Silvestre Cavernas del Repechón (Marconi, 1992; Terrazas, 1994). En los últimos años los guácharos y las cavernas se convirtieron en un atractivo turístico, por lo que la zona se modificó para la visita de turistas con la construcción de un canastillo para cruzar el río, sendas, puentes y un área de descanso.

Las dos cuevas donde se encuentran los guácharos son estrechas (uno a tres metros de ancho aproximadamente) y muy altas (30 a 40 metros de altura). Aunque en estas cuevas se observaron ocasionalmente murciélagos, no fueron tomadas en cuenta para este estudio ya que los guácharos, debido a sus hábitos nocturnos, dificultarían mucho las capturas y observaciones. Además la presencia de murciélagos en estas cuevas no es constante y al parecer se restringe a la época en que los gúacharos migran (entre junio y julio).

Figura 9. El guácharo o "pájaro del aceite" *Steatornis caripensis* (Altringham, 1996).

3.5.3 Las cuevas en estudio

Este estudio se realizó en tres de las cinco cuevas presentes en el área, que se caracterizan por tener menos altura y estar ocupadas únicamente por murciélagos. Para el presente estudio se denominaron a las cuevas como A, B y C, siguiendo el orden con el que se comenzaron las capturas. La Figura 10 indica la posición de las cuevas en estudio con relación al río San Mateo y a las cuevas de los guácharos. Las cuevas A y B se encuentran una al lado de otra y ambas pertenecen al recorrido turístico, los guardaparques denominan a estas cuevas con el número dos. La cueva C se encuentra aproximadamente a 1 Km. de las otras dos y no pertenece al recorrido turístico.

Los alrededores de las cuevas también fueron tomados en cuenta para este estudio, en los alrededores de las cuevas A y B existe un bosque secundario con vegetación riparia debido a su cercanía al Río San Mateo. Este bosque cuenta con sendas que son usadas regularmente por los turistas que visitan las Cavernas. Los alrededores de la Cueva C consisten en plantaciones de banano y palmito principalmente. La vegetación del bosque en la zona de las cavernas fue estudiada en detalle por Sandoval (1998).

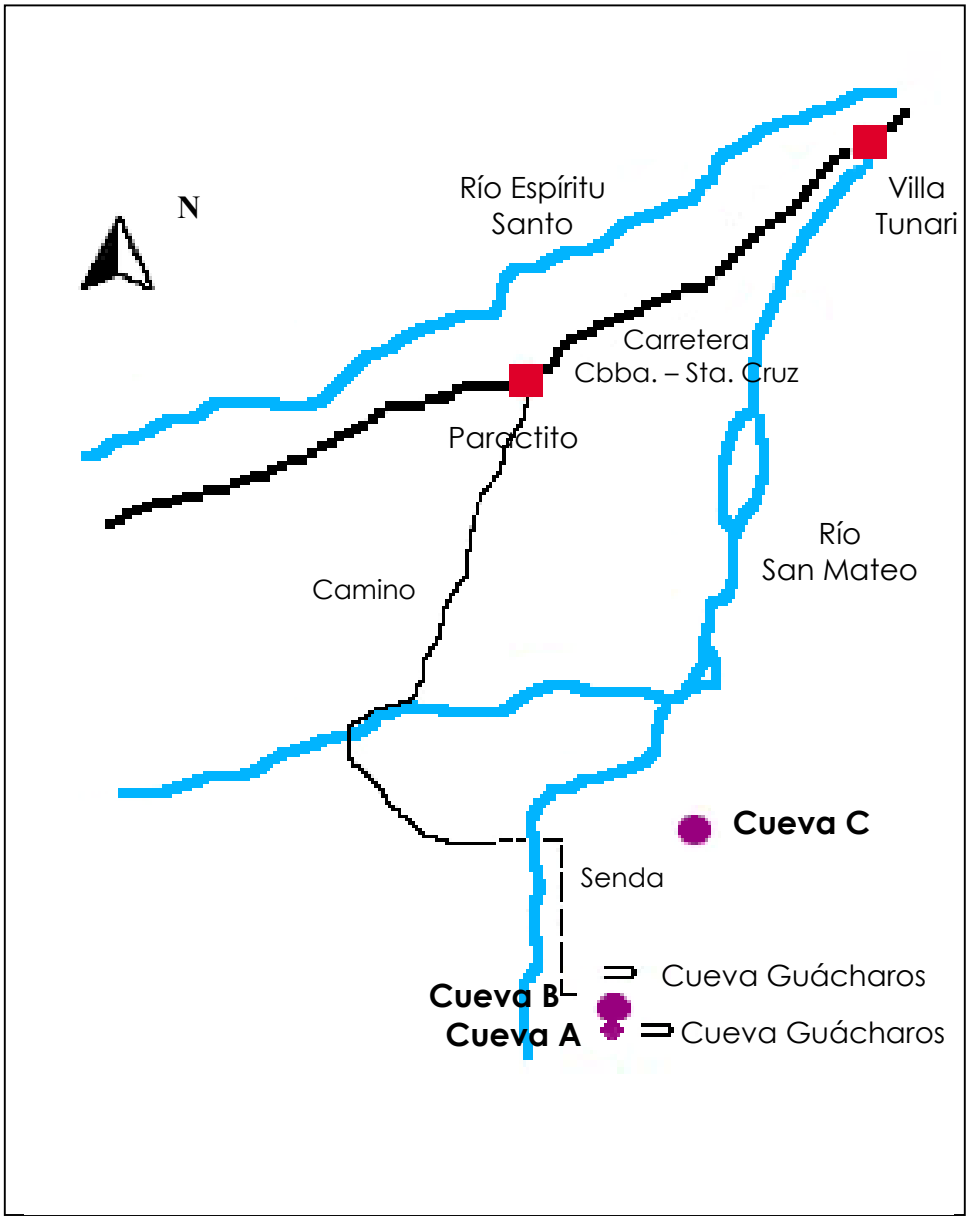


Figura 10. Esquema de la posición de las cuevas A, B y C en el área de estudio, con relación a los poblados y ríos más cercanos.

4. MATERIAL Y MÉTODOS

El trabajo de campo se realizó durante las épocas húmeda y seca (promedios de precipitación en el Anexo 1), con dos visitas al área de estudio en cada época (cuatro visitas en total). Para la planificación de estas visitas se evitaron los días con luna llena, ya que en estos días las capturas de murciélagos disminuyen debido a un fenómeno conocido como "fobia lunar" (Morrison, 1978). Cada visita consistió en tres días de muestreo para cada una de las tres cuevas (nueve días en total) y para alrededores (seis días en total), pero en algunas ocasiones se tuvo que reducir un día debido a la lluvia (en alrededores) y debido a que algunas hembras perdían a sus crías en la trampa (en cuevas). Las capturas de murciélagos se llevaron a cabo en la noche y durante el día se realizó la toma de datos para la caracterización de las cuevas y observaciones de las colonias de murciélagos en las cuevas. Las visitas se realizaron en los meses de febrero, marzo, julio y septiembre del 2001, con un viaje adicional en enero del 2002 para realizar algunas medidas de las cuevas.

4.1 Caracterización de las cuevas

Se tomaron medidas en las tres cuevas en estudio para obtener una figura de cada una. Para ello se colocó una pita al medio de la cueva que en lo posible recorra toda la longitud de la cueva sin cambiar de dirección. Esta pita, usada a modo de eje, también se colocó a cierta distancia del suelo para poder medir las irregularidades del mismo. En cada metro del eje se midió la distancia a ambos lados, al techo y al suelo. A los lados también se midió en cada metro la distancia al techo y al suelo (Figura 11). Cuando el techo era muy alto, se adherió la cinta métrica en el extremo de un tubo de 62 cm, el cual se puede hacer extensible al unir varios tubos más de la misma medida.

Usando una brújula (Swiss Recta, Mod. DO 315) se midió la orientación de las cuevas y también se utilizó para medir el cambio de dirección del eje al medir una de las cuevas (Cueva C). Todas las medidas de distancia se realizaron con un flexómetro de 50 m (Stanley) y otro de 1.50 m (Butterfly Brand).

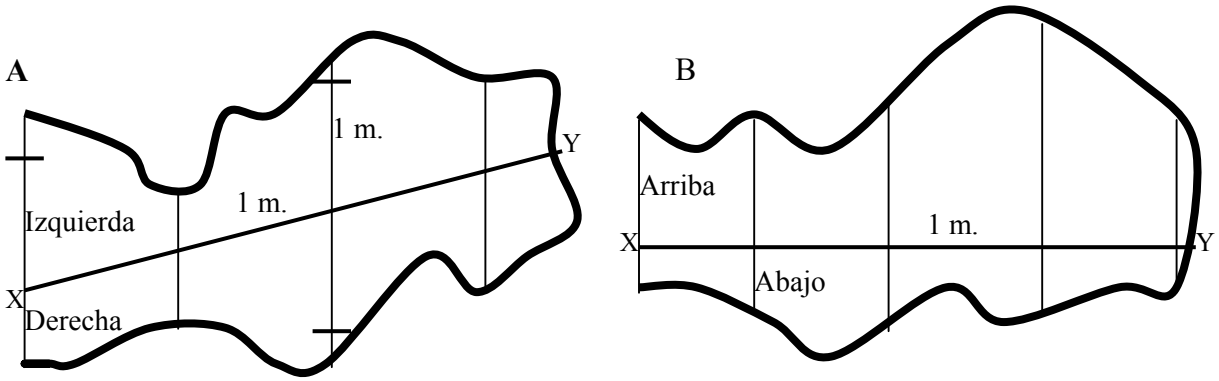


Figura 11. Esquema del método usado para medir las cuevas: A) Cueva vista de arriba, la línea que va de X a Y indica el eje principal, en cada metro se midió la distancia a los lados, las líneas cortas indican los lugares donde se midió nuevamente la distancia hacia arriba y abajo. B) Vista lateral de una cueva, la línea que va de X a Y indica el eje principal, en cada metro se midió la distancia hacia arriba y abajo.

Cabe notar que al realizar estas medidas no fue posible que en la figura de la cueva se muestren algunos refugios particularmente especiales para los murciélagos, por ello únicamente se anotó su ubicación y sus características. Estos refugios implican pequeñas cavidades en el techo, a un lado o al fondo de la cueva y estructuras en el techo formadas por la disolución de la roca, denominadas cavidades de solución.

4.2 Factores abióticos

Cada dos metros sobre el eje y a ambos lados del mismo se realizaron medidas de temperatura ambiente, temperatura del substrato y luz. Todas las medidas se tomaron en horas de la mañana, antes del medio día, para evitar mucha variabilidad entre las mismas. Usando un anemómetro (Kestrel 2000, precisión 3%) se intentó tomar medidas de velocidad del viento durante la primera visita, pero se registraron valores de 0 en las tres cuevas, por lo que este factor no fue tomado en cuenta para los análisis posteriores.

La temperatura ambiente se midió con un termómetro-higrómetro (precisión 0.1ºC). La luz se midió con un luxómetro (Extech Instruments, precisión 5%), cuya unidad de medida es el “lux”; ambos aparatos se colocaron en cada sitio por medio minuto hasta que se

estabilice la lectura tomada. Estas medidas se registraron únicamente a la altura del techo, o lo más cercano posible cuando la cueva era muy alta, colocando el aparato en el extremo de un tubo extensible de 62 cm.

La temperatura de substrato se midió con un termómetro de no – contacto marca Raytek (Mod. Raynger ST, precisión ± 1ºC). Debido a que este aparato utiliza un láser para realizar las medidas, sólo es necesario apuntar el sitio que se desea medir, de este modo no es difícil tomar medidas del techo de la cueva (sin importar su altura).

4.3 Información biológica en las cuevas

Al realizar las medidas de cada cueva se anotó la posición de los murciélagos presentes en ese momento y en lo posible la especie, subfamilia o familia a la que pertenecen. Esta información fue muy importante ya que algunas especies no fueron capturadas y su presencia sólo se conoce por la observación realizada. Para poder determinar los sitios dentro de las cuevas que son usados con más frecuencia, se anotó la ubicación de depósitos de guano en el suelo. También se tomaron fotografías de los murciélagos en el techo de las cuevas, con las cuales fue posible estimar su abundancia.

4.3.1 Captura de murciélagos en las cuevas

Con una trampa de arpa (Palmeirim y Rodrigues, 1993) de 1.20 m. de alto por 1.00 m. de ancho, colocada en la entrada de cada una de las cuevas, se capturó a los murciélagos mientras partían a su salida nocturna (Figura 12). Durante las tres últimas visitas se dejó la trampa durante toda la noche, ya que en la primera visita se capturaban individuos hasta las 2 o 3 de la madrugada. Además se observó que los individuos capturados descansaban en la trampa sin pelear entre ellos o hacerse daño. Según Kunz *et al.* (1996) si se observa que los murciélagos se hacen daño en la trampa, esta debe ser atendida constantemente y los individuos capturados removidos inmediatamente.

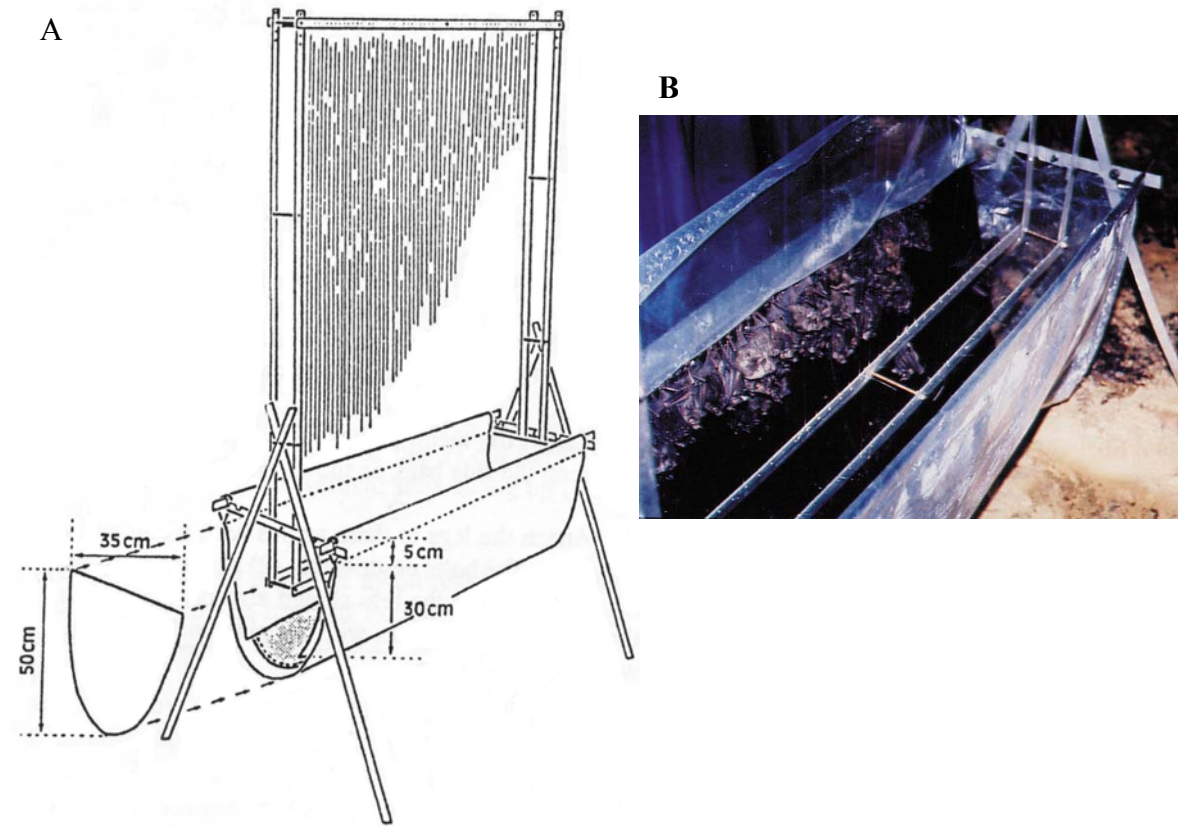


Figura 12. Trampa de arpa utilizada para la captura de murciélagos en las cuevas. **A)** Esquema de la trampa arpa (Palmeirim y Rodrigues, 1993), **B)** Individuos capturados de las cuevas A y B. (Foto: A. Muñoz).

En algunos casos se capturó individuos con la mano (usando guantes de cuero), los cuales se encontraban en el techo o en las paredes de las cuevas. Se recurrió a este método debido a que no se los capturaba con la trampa.

4.3.2 Identificación, marcaje y preservación de individuos

Para cada individuo capturado se determinó la especie con la ayuda de una lupa, usando la clave de identificación para campo de Aguirre y Anderson (1997) y las descripciones específicas de la especie de Emmons y Feer (1999). En el caso de una determinación de la especie en ese momento se anotó los siguientes datos de cada individuo: peso total del cuerpo (en gramos), largo del antebrazo (en milímetros) y sexo. Estos individuos fueron marcados con un código de tres números en el patagio del ala con un tatuador no permanente y luego fueron liberados. El código indica también la cueva donde el individuo fue capturado. Esta marca permitió registrar las recapturas, permaneciendo visible hasta

tres meses, por lo que las marcas fueron independientes para cada época. Se usó este tipo de marca sabiendo que no afecta el comportamiento de los murciélagos y no produce daño (Luis F. Aguirre, com. pers.; Bonaccorso y Smythe, 1972).

En los casos en los que no se pudo determinar la especie, el individuo fue preservado para su identificación en gabinete. La fijación se realizó ya sea por preservación húmeda usando el método indicado por Handley (1988) o por taxidermia (manteniendo piel y cráneo) para su posterior identificación en el laboratorio usando la clave de Anderson (1997). Los datos tomados para cada individuo en este caso fueron: peso total del cuerpo (en gramos), largo del antebrazo, largo cuerpo, largo de la cola, largo del pie derecho, largo de la oreja (en milímetros), sexo, método de captura y lugar de captura. Las medidas se tomaron con un calibrador (Vernier, precisión de ± 0.05 mm), con una regla (ChalimeX, precisión de ± 1mm) y una balanza de 300 g (Pesola, precisión de ± 1g). Para la identificación de los individuos colectados, las características dentarias y craneales se observaron con una lupa. Los individuos colectados serán depositados en la Colección Boliviana de Fauna (CBF) de la ciudad de La Paz.

4.4 Captura de murciélagos en los alrededores de las cuevas

Con el objeto de tener una visión general del resto de las especies presentes en el área de estudio que no usan las cuevas, se capturó a los murciélagos en un radio de 500 metros alrededor de las cuevas. Para ello se colocaron redes de neblina de 6, 9 y 12 m en senderos usados como rutas de vuelo o donde se sepa que los murciélagos van a alimentarse (Kunz *et al.*, 1996; Aguirre, 1996). Las redes se abrieron de horas 18:00 a 19:00 (dependiendo de la época), se revisaron cada 15 minutos y se cerraron alrededor de la medianoche.

Los individuos capturados fueron sometidos al mismo procedimiento indicado en el anterior punto (pesar, medir, determinar, marcar). En este caso también se colectaron los individuos con los que se tuvo dificultad para determinar la especie y se fijaron mediante la preservación húmeda o taxidermia.

4.5 Recopilación de información de las especies

Se realizó una revisión bibliográfica general de las especies encontradas en las cuevas y las especies más abundantes de los alrededores para conocer aspectos generales de su historia natural y ecología. La información más relevante de cada especie fue aquella referente a sus hábitos de refugio y sus hábitos alimenticios. La información de los hábitos de refugio de las especies encontradas en los alrededores sirvió para realizar comparaciones con las especies presentes en las cuevas. Con la información referente a los hábitos alimenticios se realizó una agrupación por grupos tróficos de las especies encontradas, esto es importante ya que es necesario saber el "tipo" de especies presentes en un sitio en términos de sus roles ecológicos (McNab, 1971). Esto se realizó usando la clasificación propuesta por Kalko (1997), que está basada en el hábitat, modo de alimentación y dieta (Cuadro 2). El hábitat es el área donde el murciélago se alimenta con relación a la proximidad de los obstáculos que tiene que evitar; el modo de alimentación significa el método y sitio, cómo y dónde los murciélagos obtienen su alimento y finalmente la dieta se refiere a categorías principales de alimento.

Cuadro 2. Clasificación de grupos tróficos basados en hábitat, modo de alimentación y dieta propuesta por Kalko (1997).

	Hábitat	**Modo de alimentación**	**Dieta**
I	Lugares abiertos	Aéreos	Insectívoros
II	Bosque denso	Aéreos	Insectívoros
III	Lugares con alta densidad de vegetación	Aéreos	Insectívoros
IV	Lugares con alta densidad de vegetación	Acechadores	Insectívoros
V	Lugares con alta densidad de vegetación	Acechadores	Carnívoros
VI	Lugares con alta densidad de vegetación	Acechadores	Piscívoros
VII	Lugares con alta densidad de vegetación	Acechadores	Sanguívoros
VIII	Lugares con alta densidad de vegetación	Acechadores	Frugívoros
IX	Lugares con alta densidad de vegetación	Acechadores	Nectarívoros
X	Lugares con alta densidad de vegetación	Acechadores	Omnívoros

4.6 Análisis de los datos

4.6.1 Composición de especies

Para tener una representación gráfica de las especies presentes en las cuevas sin tener en cuenta la abundancia de las mismas, se realizó una figura en la que cada cueva está representada por un círculo que contiene las especies presentes en ella. Los círculos se pueden superponer y mostrar claramente las especies compartidas entre cuevas y aquellas exclusivas de cada una. Este mismo método se usó para mostrar la relación entre las especies encontradas en las cuevas y aquellas capturadas en los alrededores. La ventaja de usar este método es que permite realizar comparaciones entre cuevas o entre alrededores y cuevas sin tomar en cuenta la abundancia ya que los métodos de captura son diferentes (Peter Feinsinger, com. pers.).

Los datos de presencia o ausencia de las especies capturadas y observadas en las cuevas fueron sometidos a un análisis estadístico binomial, usando los Modelos Lineales Generalizados, los cuales no suponen una distribución normal de los datos (Feinsinger, 2001). La prueba se usó para determinar efectos estadísticos de la cueva y época sobre la composición cualitativa de las especies. Este análisis se realizó en el programa SAS versión 6.11 (detalles en el Anexo 2) usando un α de rechazo de 0.05, con el siguiente modelo estadístico:

$$\eta_{ij} = \eta + \alpha_i + \beta j + \gamma_{ij}$$

Donde:

i: 1, 2, 3 cuevas

j: 1, 2 épocas

η: media general de la función de ligamiento logit (el cual relaciona el componente lineal con la distribución de probabilidades binomial).

α: efecto fijo de la iésima cueva

β: efecto fijo de la jotaésima época

γ: efecto fijo de la interacción entre la iésima cueva y la jotaésima época

4.6.2 Curvas de acumulación de especies

Para determinar si los muestreos realizados en los alrededores de las cuevas fueron representativos de las comunidades de murciélagos presentes allí, se elaboraron curvas de acumulación en base a la presencia o ausencia de especies (Moreno y Halffter, 2000). Estas curvas se realizaron con el programa EstimateS versión 5.0.1, el cual se ajustó para que aleatorice 100 veces los datos obtenidos y obtenga los valores esperados usando varios métodos (Colwell, 1999). El método usado en este estudio es el de Jack, ya que según Smith y van Belle (1984) y Krebs (1989) es el adecuado para muestras pequeñas.

4.6.3 Curvas de rango abundancia

Las curvas de rango-abundancia describen visualmente a la comunidad y son más indicativas de la diversidad que los índices comúnmente usados, ya que en un solo gráfico muestran la abundancia, diversidad y equitatividad. Otra característica positiva es que para realizar comparaciones utilizando estos gráficos, se toma en cuenta la identidad de cada especie y su secuencia. Para analizar las curvas obtenidas en este estudio, no se tomó en cuenta las "colas" de las curvas, que son las líneas horizontales que representan a las especies con un $n_i = 1$, cuya presencia o ausencia puede deberse a errores de muestreo o a otros factores desconocidos (Feinsinger, 2001). Estas curvas se utilizaron para comparar la diversidad entre cuevas y entre alrededores.

Para graficar la curva de rango – abundancia de una muestra de S especies cada una con n_i individuos, primero se calcula el valor p_i (proporción de individuos de la iésima especie = n_i / N). Luego se calcula el logaritmo en base 10 de cada valor de p_i, estos valores calculados son todos menores a 0 y van en el eje de las ordenadas (eje y). El eje de las abscisas (eje x) es el rango de las especies desde la más abundante a la menos abundante. Finalmente se identifica cada punto con el nombre de la especie que representa o con un código para ese nombre (Feinsinger, 2001). Para poder realizar las comparaciones mencionadas anteriormente, se colocó las dos curvas obtenidas para cada época en un solo gráfico.

4.6.4 Abundancia relativa

- **En las cuevas**

Las capturas realizadas con la trampa de arpa, indican un número relativo de individuos por especie presente en cada cueva (Arita y Vargas, 1995). Se evitó contar dos veces el mismo individuo mediante un código tatuado en el ala, el cual indica la cueva y un número de tres dígitos específico para cada individuo. En el caso de tener recapturas, se anotó la procedencia del individuo recapturado (Cueva A, B o C) y su número. Estos datos ayudaron a elaborar figuras para cada cueva, indicando el número de individuos recapturados y su procedencia.

Los datos sobre el sexo de los individuos capturados con la trampa de arpa se usaron para determinar la proporción entre machos y hembras de la especie más abundante en las cuevas. Para ello se aplicó la prueba estadística Chi–cuadrado (Siegel y Castellan, 1995) usando la frecuencia de individuos capturados y comparando estos datos con un modelo de proporción de sexos de 1:1 (se usó un α de rechazo igual a 0.05).

Para complementar los datos obtenidos con la trampa, fue necesario realizar observaciones de las colonias de murciélagos durante el día y contar el número de individuos por especie. Debido a ello, mediante este método solo se tomaron en cuenta las especies que pueden ser reconocidas a simple vista. En el caso de tener muchos individuos en un área pequeña, se tomaron fotos de las colonias, para el posterior conteo de individuos.

Estos datos fueron sometidos a un análisis estadístico binomial usando los Modelos Lineales Generalizados. La prueba se usó para determinar diferencias estadísticas de la abundancia de especies observadas entre cuevas y para detectar un efecto estadístico de la época sobre la abundancia observada de las especies. Este análisis se realizó en el programa SAS versión 6.11 usando un α de rechazo de 0.05, con el mismo modelo estadístico presentado anteriormente (ver pag. 33), pero en este caso no se tomó en

cuenta el efecto de interacción (detalles en el Anexo 2). Se usó un modelo aditivo, es decir que toma en cuenta el efecto fijo de cueva y época por separado, ya que no existe la cantidad de datos suficiente para realizar un modelo de interacción, el cual toma en cuenta el efecto de la interacción entre cueva y época (Melicio Siles, com. pers.).

- **En los alrededores**

La abundancia relativa fue estimada para los alrededores de las cuevas basándose en el criterio utilizado por Medellín (1993) y Aguirre (1996). Este método permite una estimación de la abundancia de los murciélagos que se basa en el esfuerzo de captura; se usa este criterio debido a que no se puede estimar el área muestreada mediante el uso de redes. Los valores de esfuerzo de captura y abundancia relativa fueron obtenidos de la siguiente manera:

- Esfuerzo de captura = metros de red x total de horas trabajadas
- Abundancia relativa = número de individuos capturados / esfuerzo de captura

4.6.5 Estructura de las cuevas y posición de las especies

Los datos tomados de cada cueva permitieron la realización de esquemas que muestran la estructura de cada una. Usando los valores máximos de altura medidos cada metro, se realizó un perfil longitudinal de cada cueva, en el cual es posible mostrar la posición de las especies observadas y los depósitos de guano.

Para facilitar el análisis de la posición de las especies, se dividió cada cueva en tres zonas y se anotó la presencia o ausencia de las especies observadas en cada zona dentro de cada cueva. Estos datos fueron sometidos al mismo análisis estadístico binomial presentado anteriormente. La prueba se usó para detectar un efecto estadístico de la zona sobre la presencia o ausencia de las especies observadas (detalles en el Anexo 2). El modelo estadístico usado es el que se presenta en la página 33, donde j: 1, 2, 3 zonas, β: efecto fijo de la jotaésima zona y γ: efecto fijo de la interacción entre la iésima cueva y la jotaésima zona.

4.6.6 Factores abióticos

Debido a la dificultad de mostrar diferencias significativas entre cuevas de los factores abióticos medidos mediante un análisis descriptivo, se recurrió a la inferencia estadística. Se realizaron las siguientes pruebas estadísticas (usando un α de rechazo de 0.05) para determinar diferencias estadísticas significativas de los factores medidos:

1. Para determinar diferencias estadísticas significativas entre cuevas según la luz, temperatura ambiente y temperatura de substrato se realizó una prueba Kruskall – Wallis (Siegel y Castellan, 1995) usando los promedios de los valores medidos cada dos metros.

2. Para determinar si existen diferencias estadísticas significativas entre temperatura ambiente y substrato dentro de cada cueva se aplicó una prueba Kolmogorov – Smirnov para dos muestras (Siegel y Castellan, 1995) usando los promedios de los valores medidos cada dos metros.

3. Cada cueva fue dividida en 3 zonas (como ya se indicó anteriormente) para determinar si existe una variación de los factores medidos dentro de cada cueva. Se realizó una prueba de Kruskall – Wallis (Siegel y Castellan, 1995) para determinar si existen diferencias estadísticas significativas entre zonas usando todos los datos tomados cada dos metros.

4.6.7 Cálculo de índices

- **Indice de Asociación Interespecífica (Arita y Vargas, 1995)**

Debido a que la interacción entre individuos de diferentes especies puede influir en el uso del recurso refugio por esos individuos (Graham, 1986; Fenton, 1983), se analizó la asociación entre las especies capturadas en las cuevas usando datos de presencia – ausencia para calcular el índice de asociación interespecífica *V* para pares de especies:

$$V = (ad - bc) / [(a + b) (c + d) (a + c) (b + d)]1/2$$

Donde:

a = Número de cuevas en las cuales ambas especies están presentes

b = Número de cuevas en las cuales está presenta la especie 1

c = Número de cuevas en las cuales está presenta la especie 2

d = Número de cuevas en las cuales ambas especies están ausentes

Los valores posibles de este índice van de – 1 que indica una segregación completa, 0 que indica que no hay asociación, hasta 1 que indica una asociación positiva perfecta. Para determinar si existe una diferencia estadística significativa de los valores de este índice entre épocas, se aplicó una prueba U o Mann – Whitney (Siegel y Castellan, 1995), con un α de rechazo de 0.05.

- **Indice de diversidad de Shanon y Wiener (Magurran, 1989)**

Se calculó el valor de este índice de diversidad para los alrededores de las cuevas. Este índice asume que los individuos fueron muestreados al azar a partir de una población indefinidamente grande y que todas las especies están representadas en la muestra. La función se calcula con la siguiente fórmula:

$$H' = - \Sigma \; p_i \ln p_i$$

Donde:

H' = Indice de diversidad de Shanon y Wiener

p_i = Proporción de individuos de la iésima especie. En una muestra el valor verdadero de p_i es desconocido, pero se estima como:

$$p_i \approx n_i / N$$

Donde n_i es el número de individuos de la especie i en la muestra y N es el número total de individuos en la muestra.

La desventaja de este índice (y otros usados comúnmente para describir la diversidad) es que se pierde una gran cantidad de información al resumir los datos obtenidos en un solo dato numérico, especialmente la información concerniente a la identidad de las especies involucradas en los cálculos (Feinsinger, 2001). Por ello estos datos son combinados con las curvas de rango – abundancia.

- **Indice de equitatividad de Pielou (Krebs, 1989)**

Para complementar el valor obtenido por el índice de Shanon y Wiener, se utilizó este índice para determinar la uniformidad con que se distribuyen los miembros dentro de la muestra:

$$E = H' / H_{max.}$$

Donde:

E = Indice de equitatividad de Pielou

H' = Indice de diversidad Shanon y Wiener

$H_{max.}$ = Logaritmo del número de especies (lnS)

- **Coeficiente de similitud de Sorensen (Magurran, 1989)**

Este índice fue utilizado para comparar el número total de especies de murciélagos de las cuevas y de los alrededores encontradas en ambas épocas. Las abundancias relativas de cada especie fueron calculadas para cada época por separado (debido al método de marcaje), por ello no es posible usar un índice de similitud cuantitativo para el análisis del total de las especies encontradas. Este índice cualitativo también es usado para comparar las especies encontradas entre cuevas y alrededores, debido a que se usaron diferentes métodos de captura y por ello no pueden ser comparados de forma cuantitativa. La función del coeficiente de similitud está dada por:

$$C_s = 2c / (a+b)$$

Donde:

C_s = índice de similitud de Sorensen

a = número de especies en la comunidad 1

b = número de especies en la comunidad 2

c = número de especies que se presentan en ambas comunidades

- **Similitud porcentual de Renkonen (Krebs, 1989)**

Se utilizó este índice para comparar las comunidades de murciélagos muestreadas en los alrededores de las cuevas de manera cuantitativa y por épocas. A pesar de su simplicidad, esta medida es uno de los mejores coeficientes cuantitativos de similitud disponibles, ya que le afecta muy poco el tamaño de la muestra y la diversidad de especies (Krebs, 1989). Para calcular esta medida de similitud, cada comunidad muestreada se estandarizó en porcentajes, de esta forma las abundancias relativas suman 100% en cada muestra. El índice es calculado de la siguiente forma:

$$PS = \Sigma \text{ mínimos } (p_{1i}, p_{2i})$$

Donde:

PS = similitud porcentual entre las muestras 1 y 2; varía de 0 (no existe similitud) a 100 (similitud completa).

p_{1i} = porcentaje de especies i en la muestra 1.

p_{2i} = porcentaje de especies i en la muestra 2.

5. RESULTADOS

5.1 Composición

5.1.1 Composición de especies en las cuevas

Las capturas con la trampa de arpa y las observaciones directas realizadas en las tres cuevas de estudio, en las épocas húmeda y seca, registraron la presencia de siete especies pertenecientes a dos familias: Phyllostomidae (6) y Vespertilionidae (1). La familia Phyllostomidae está representada por la presencia de cuatro subfamilias: Phyllostominae, Glossophaginae, Carolliinae y Desmodontinae (Cuadro 3). Se presenta un sumario de las especies en el Anexo 3.

Cuadro 3. Registro de las familias, subfamilias y especies usando diferentes métodos en las Cavernas del Repechón.

FAMILIA	SUBFAMILIA	ESPECIE	MÉTODO
Phyllostomidae	Phyllostominae	*Phyllostomus hastatus*	Trampa, observación.
	Glossophaginae	*Anoura caudifer*	Trampa, observación.
	Carolliinae	*Carollia castanea*	Trampa.
		Carollia perspicillata	Trampa, observación.
	Desmodontinae	*Desmodus rotundus*	Trampa, observación.
		Diphylla ecaudata	Captura con la mano, observación.
Vespertilionidae		*Myotis nigricans*	Trampa.

Las especies que fueron observadas o capturadas en las tres cuevas fueron *Anoura caudifer, Carollia perspicillata, Desmodus rotundus* y *Myotis nigricans.* Mientras que *Phyllostomus hastatus* solo fue capturado y observado en la Cueva B, *C. castanea* fue capturada en las cuevas A y B y *Diphylla ecaudata* fue observada en las cuevas A y C (Figura 13). Los coeficientes de similitud calculados para las cuevas, muestran valores bastante altos, por lo tanto las cuevas son bastante similares entre sí en cuanto a composición de especies total. El análisis estadístico binomial basado en la presencia o ausencia de especies, realizado

para detectar diferencias estadísticas significativas entre cuevas, resultó no significativo (x^2 = 0.1720, P = 0.9176; Anexo 2). Por lo tanto, este análisis apoya los valores altos obtenidos por el coeficiente de Sorensen.

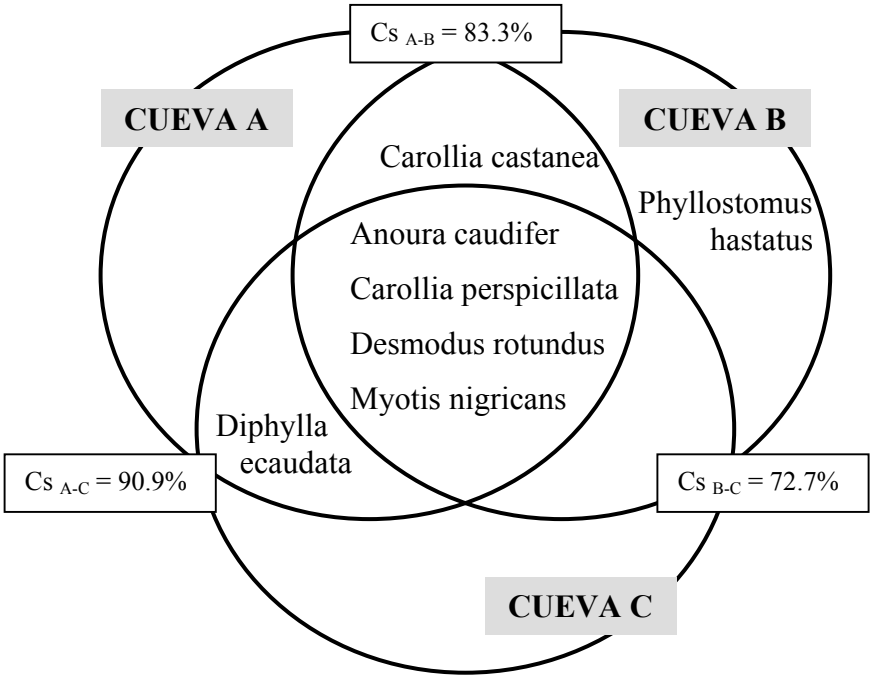


Figura 13. Composición de especies en las tres cuevas en estudio. Se tomó en cuenta los métodos de captura y observación directa. Cs = coeficiente de similitud de Sorensen.

Se debe tener en cuenta que algunas de estas especies usaron las cuevas de forma permanente durante todas las visitas realizadas, mientras que otras fueron más irregulares en el uso o permanencia en las cuevas (Cuadro 4). Las especies regulares, que siempre fueron observadas o capturadas con la trampa fueron *Carollia perspicillata, C. castanea, Anoura caudifer* y *Desmodus rotundus*.

Las otras especies fueron observadas o capturadas de manera irregular. Un ejemplo de ello fue el registro de *Phyllostomus hastatus,* del cual se observó dos grupos (± 250 individuos) durante la época húmeda, únicamente en la primera visita (febrero). En las siguientes visitas se observó la ausencia de una colonia de ese tamaño, solo fue capturado un individuo en época seca. Otro caso se dio con *Diphylla ecaudata,* del cual un individuo fue observado sólo durante tres días en la cueva A en la segunda visita en época húmeda

(marzo) y no se observó más a esta especie hasta la última visita en época seca (septiembre), también con la presencia de un solo individuo en la cueva C. *Myotis nigricans* nunca fue observado refugiándose en ninguna de las cuevas, por lo cual es difícil determinar qué tan regular es su uso de las cuevas. Esta especie fue capturada en época húmeda sólo en la Cueva B, mientras que en época seca fue capturada en las Cuevas A y C (Cuadro 4). El análisis estadístico binomial realizado para determinar el efecto de la época en la presencia o ausencia de las especies encontradas en las cuevas, detectó efectos no significativos (x^2 = 0.3765, P = 0.5395; Anexo 2), pero con una tendencia a tener una mayor presencia de especies en época húmeda.

Cuadro 4. Permanencia en las cuevas de las especies capturadas y observadas en época húmeda y seca.

ESPECIE	CUEVA A	CUEVA B	CUEVA C
Phyllostomus hastatus	Ausente	Colonia estable sólo en época húmeda. Un individuo capturado en época seca.	Ausente.
Anoura caudifer	Pocos individuos capturados en ambas épocas.	Pocos individuos capturados en ambas épocas.	Pocos individuos capturados en ambas épocas.
Carollia castanea	Pocos individuos capturados en ambas épocas.	Un individuo capturado en época húmeda, ninguno en época seca.	No fue capturado. Posiblemente presente.
Carollia perspicillata	Muchos individuos capturados, pocos observados durante el día en ambas épocas.	Colonia grande observada y capturada en ambas épocas.	Colonia muy grande observada, pocos individuos capturados en ambas épocas.
Desmodus rotundus	Sólo dos observados y un capturado en época seca. No forma colonia.	Sólo capturado uno en época seca. No forma colonia.	Ninguno capturado, pero se observó una colonia estable en ambas épocas.
Diphylla ecaudata	Un individuo observado en época húmeda por tres días.	Ausente.	Un individuo capturado con la mano en época seca.
Myotis nigricans	Un individuo capturado en época seca. Ninguno observado.	Dos individuos capturados en época húmeda. Ninguno observado.	Un individuo capturado en época seca. Ninguno observado

5.1.2 Composición de especies en los alrededores

Las capturas con redes de niebla en los alrededores de las cuevas durante las épocas húmeda y seca, registraron la presencia de 16 especies pertenecientes a dos familias: Phyllostomidae (14) y Vespertilionidae (2). La familia Phyllostomidae estuvo representada por cinco subfamilias: Phyllostominae, Stenodermatinae, Glossophaginae, Carolliinae y Desmodontinae; de las cuales Stenodermatinae fue la que presentó más especies (Cuadro 5). Se presenta un sumario de las especies en el Anexo 3.

Cuadro 5. Registro de familias, subfamilias y especies capturadas en los alrededores de las Cavernas del Repechón.

FAMILIA	SUBFAMILIA	ESPECIE
Phyllostomidae	Phyllostominae	*Tonatia silvicola* *Phyllostomus hastatus*
	Glossophaginae	*Anoura caudifer*
	Carolliinae	*Carollia castanea* *Carollia perspicillata*
	Stenodermatinae	*Artibeus jamaicensis* *Artibeus lituratus* *Artibeus glaucus* *Mesophylla macconelli* *Platyrrhinus infuscus* *Sturnira magna* *Sturnira lilium* *Vampyrodes caraccioli*
	Desmodontinae	*Desmodus rotundus*
Vespertiolionidae		*Myotis nigricans* *Eptesicus sp.*

Ambas familias capturadas en los alrededores fueron registradas también para las cuevas. De las cinco subfamilias registradas para los alrededores, sólo una no se registró para las cuevas (Stenodermatinae). Esta subfamilia presenta la mayor cantidad de especies para los alrededores. Casi todas las especies capturadas en las cuevas también fueron capturadas en los alrededores, excepto *Diphylla ecaudata* que solo fue observada y capturada en las cuevas (Figura 14). El coeficiente de similitud muestra un valor bajo entre cuevas y alrededores (52%).

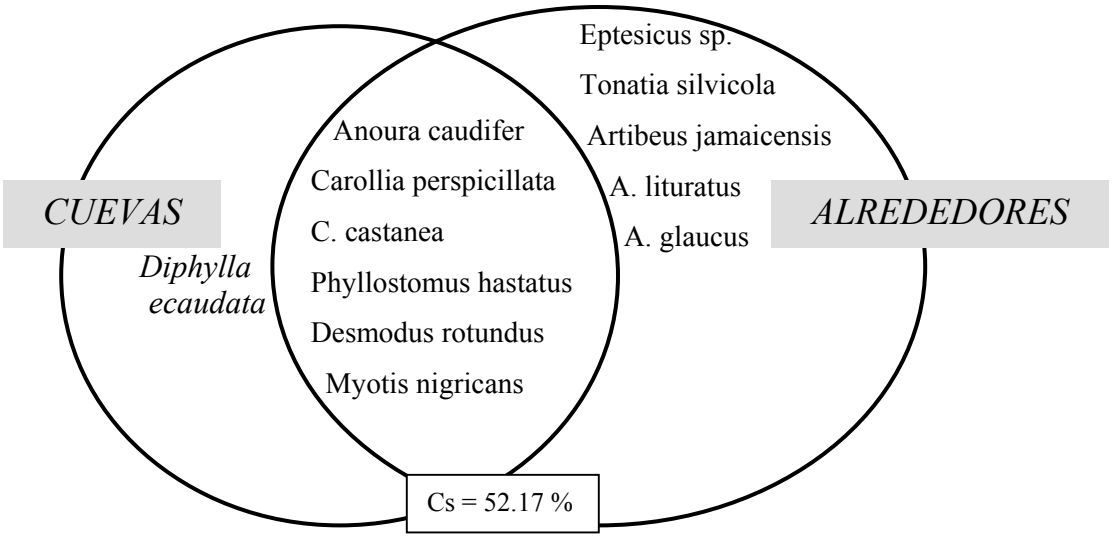


Figura 14. Composición de especies en cuevas y alrededores. Métodos para las cuevas: trampa arpa, observación directa y captura con la mano. Método para alrededores: redes de niebla. Cs = coeficiente de similitud de Sorensen.

Las diferencias en composición de especies (Figura 15) entre los alrededores se explican en parte debido a la diferencia vegetacional en los dos sitios. Los alrededores de las cuevas A y B son bosque secundario y los alrededores de la cueva C consisten en plantaciones.

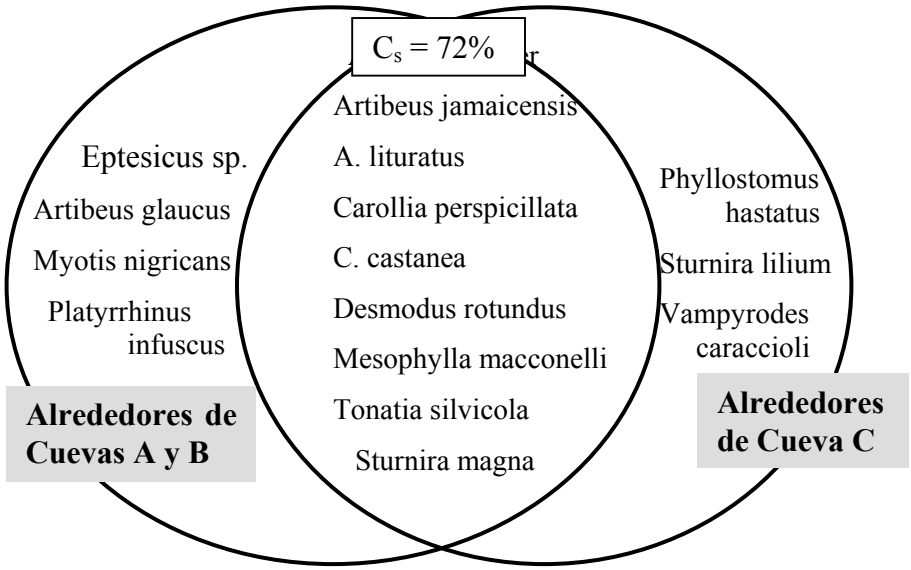


Figura 15. Composición de especies en los alrededores de las cuevas. Cs = coeficiente de similitud de Sorensen.

En los alrededores de las cuevas A y B se encontraron cuatro especies que no fueron capturadas en los alrededores de la cueva C (*A. glaucus, P. infuscus, M. nigricans y Eptesicus sp*). En los alrededores de la cueva C se capturó tres especies que no se encontraron en los alrededores de las cuevas A y B (*P. hastatus, S. lilium y V. caraccioli*; Figura 15). El coeficiente de similitud de Sorensen calculado para estos sitios, muestra un valor del 72%, por lo tanto ambos sitios son bastante similares.

La curva de acumulación de especies indica que la comunidad de murciélagos de los alrededores de las tres cuevas estuvo relativamente bien muestreada, la curva que representa a los alrededores comienza a estabilizarse a partir de la noche 15. Sin embargo, al analizar los datos por separado para ambos sitios, se puede ver que la curva que representa los alrededores de las cuevas A y B muestran un incremento en el número de especies que no llega a estabilizarse, por lo tanto en esta zona es necesario un mayor esfuerzo de captura. Al contrario de lo que sucede en los alrededores de la cueva C, donde la curva llega a estabilizarse a partir de la sexta noche (Figura 16).

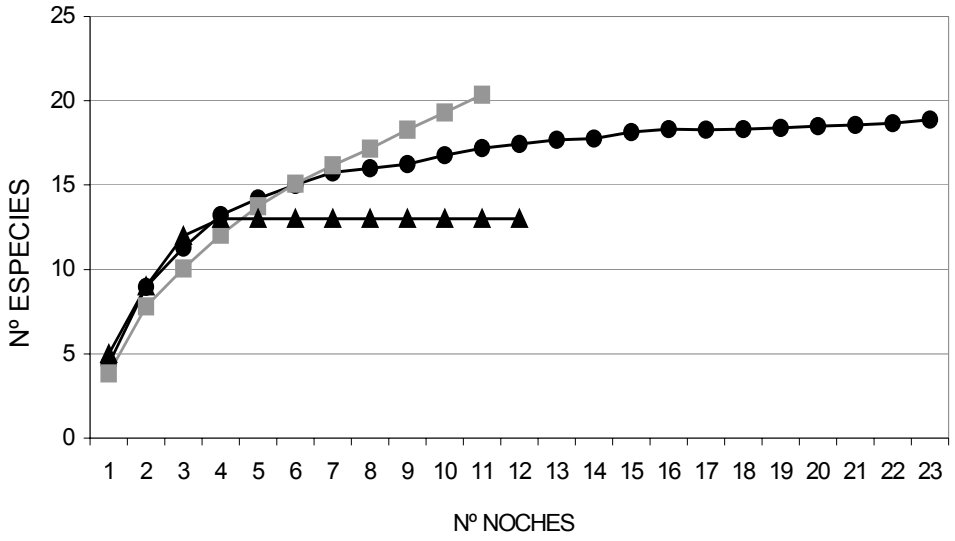


Figura 16. Curva de acumulación de las especies de murciélagos en los alrededores de las cuevas. La línea con cuadrados representa a los alrededores de las cuevas A y B, la línea con triángulos a los alrededores de la cueva C y la línea con redondos a los alrededores de las cuevas A, B y C.

5.2 Diversidad y abundancia

5.2.1 Diversidad y abundancia en las cuevas

Para realizar un análisis de la diversidad en las cuevas usando las curvas de rango – abundancia, es necesario recurrir a un solo método de captura. En este estudio, se escogió la trampa de arpa para estos análisis ya que fue altamente efectiva para atrapar la mayoría de las especies en las cuevas A y B. Aunque se debe tener en cuenta que fue menos efectiva en la cueva C (posiblemente debido a la presencia de dos entradas en esta cueva).

Se pudo comprobar que los murciélagos comparten las cuevas durante la noche (analizando los datos de recapturas; ver Anexo 4); por lo que las abundancias altas observadas de una especie capturada en la entrada de una cueva, no siempre significa que esa especie use la cueva como refugio durante el día. Por ello, el análisis de diversidad expuesto en esta sección debe ser complementado con los datos presentados sobre la composición de especies, permanencia de las especies en las cuevas (Cuadro 4) y las observaciones directas de las especies y sus abundancias (ver adelante).

Durante las 11 noches de muestreo realizadas en la Cueva A, se capturaron un total de cinco especies con la trampa de arpa, siendo las especies más abundantes en ambas épocas *Carollia perspicillata* y *Anoura caudifer* (Figura 17). En la época húmeda se capturó tres especies, una de las cuales tiene abundancia baja (*Carollia castanea*). En la época seca se registró las mismas tres especies, más otras dos y hay tres especies con abundancia baja (*C. castanea*, *Desmodus rotundus* y *Myotis nigricans*).

Los muestreos realizados en la Cueva B durante 11 noches en las épocas húmeda y seca, registraron un total de seis especies capturadas con la trampa de arpa, mostrando diferencias marcadas entre épocas (Figura 18). En la época húmeda se capturó cinco especies, siendo las más abundantes *Carollia perspicillata* y *Phyllostomus hastatus*. En la época seca se capturó cuatro especies, siendo el cambio más radical el desplazamiento de *P. hastatus* a "la cola" de la curva, lo cual indica que sólo se capturó un individuo de esta especie. La segunda especie más abundante en la época seca es *Anoura caudifer*, algo similar a lo que se describió para la Cueva A. Las especies con abundancias bajas también varían entre épocas, siendo para la época húmeda *Myotis nigricans, Anoura caudifer* y *Carollia castanea*, y cambiando totalmente en la época seca a *Desmodus rotundus* y *Phyllostomus hastatus*.

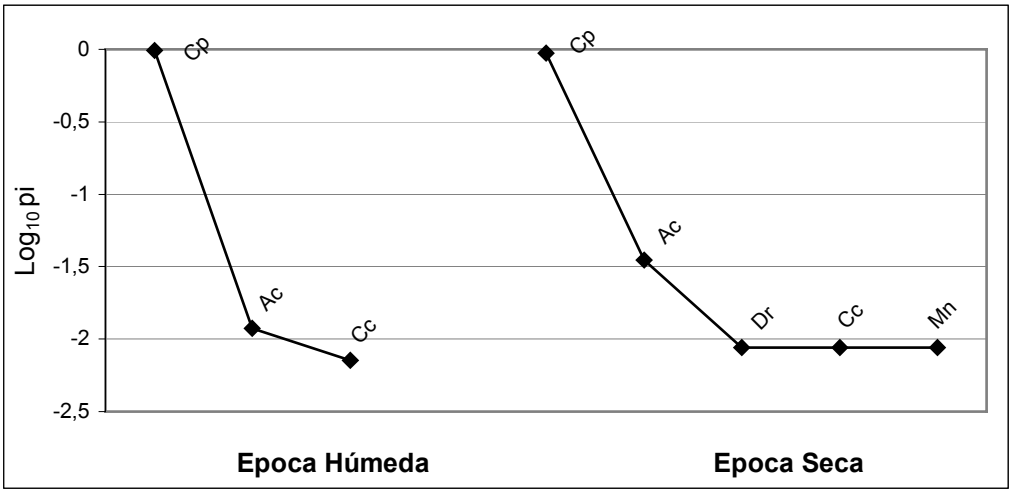


Figura 17. Curvas de rango – abundancia en la Cueva A para las épocas húmeda y seca. Cp: *Carollia perspicillata*; Ac: *Anoura caudifer*; Cc: *Carollia castanea*; Dr: *Desmodus rotundus*; Mn: *Myotis nigricans*.

La efectividad de la trampa de arpa en la cueva C fue muy baja, probablemente debido a las dos entradas que presenta, por ello las curvas de rango – abundancia (Figura 19) muestran la presencia de solo cuatro especies capturadas en ambas épocas (11 noches en total). La especie más abundante es *Carollia perspicillata*, el resto de las especies muestran abundancias bajas y pueden considerarse "la cola" de la curva. En época húmeda se tiene el registro de dos especies, mientras que en época seca los registros aumentan a cuatro especies. En la curva que representa la época seca, se tomó en cuenta a *Diphylla ecaudata*, especie representada por un solo individuo capturado con la mano.

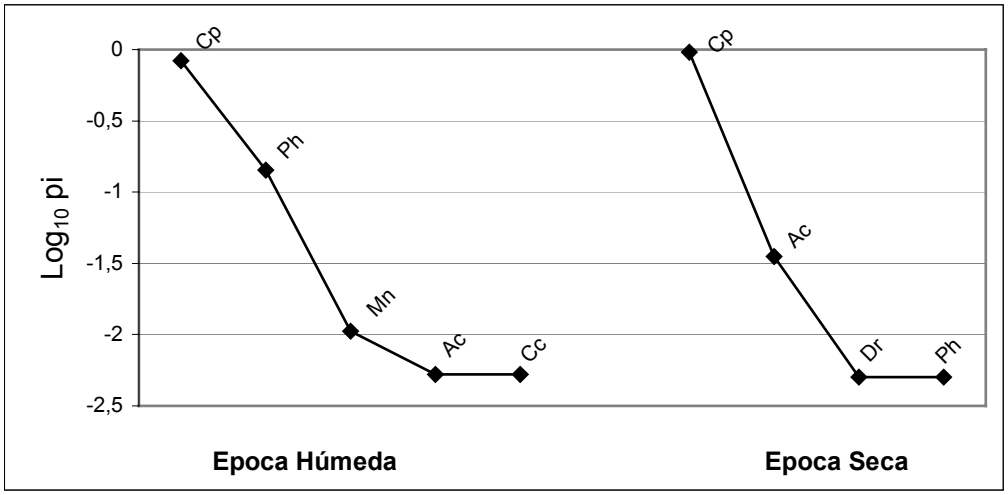


Figura 18. Curvas de rango – abundancia en la Cueva B para las épocas húmeda y seca. Cp: *Carollia perspicillata*; Ph: Phyllostomus hastatus; Ac: *Anoura caudifer*; Cc: *Carollia castanea*; Dr: *Desmodus rotundus*; Mn: *Myotis nigricans*.

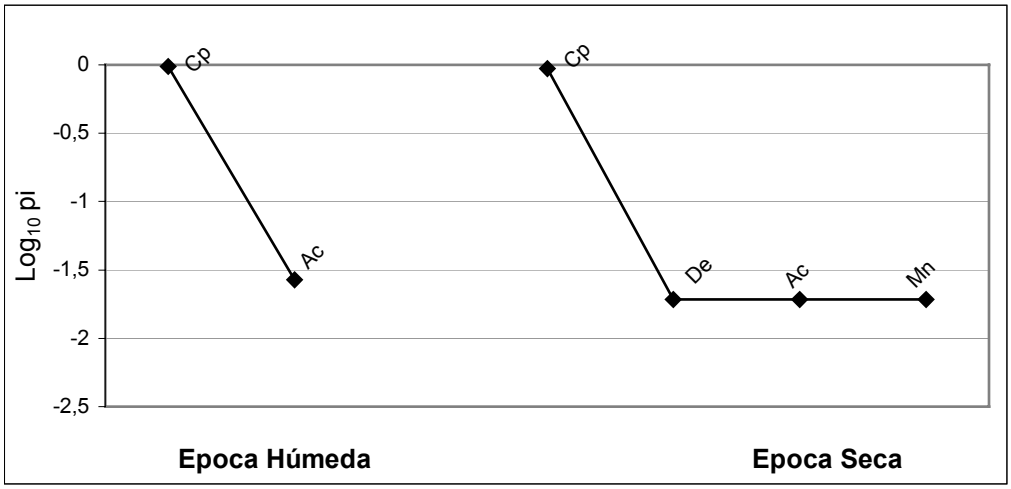


Figura 19. Curvas de rango – abundancia en la Cueva C para las épocas húmeda y seca. Cp: *Carollia perspicillata*; Ac: *Anoura caudifer*; De: *Diphylla ecaudata*; Mn: *Myotis nigricans*.

En cuanto a la equitatividad de especies en las cuevas, las curvas muestran en todos los casos una abundancia alta de *Carollia perspicillata* con relación al resto de las especies. Por ello la equitatividad es baja en las tres cuevas en ambas épocas; la curva más equitativa de todas es la que representa a la cueva B en la época húmeda, y esto se debe a la presencia de *Phyllostomus hastatus*. Por otro lado, las curvas con mayor diversidad de especies son las que representan a la Cueva B en época húmeda y a la Cueva A en la época seca; ambas curvas con un total de cinco especies. La Cueva C en época húmeda muestra una curva con la menor diversidad, con un total de dos especies.

La abundancia de cada una de las especies capturadas y observadas en las cuevas fue muy difícil determinar. Se pudo comprobar que los murciélagos comparten las cuevas durante la noche (Anexo 4), por ello los datos de abundancia obtenidos mediante la trampa no son fieles a la realidad observada durante el día en las cuevas.

Mediante observaciones directas y fotografías tomadas durante el día en las tres cuevas, fue posible estimar la abundancia relativa de las colonias de murciélagos que se refugian en el

techo de las cuevas. Sin embargo, se debe tener en cuenta que no todas las especies capturadas en las cuevas con la trampa fueron observadas directamente durante el día. En el caso de *Carollia castanea*, fue difícil diferenciarla debido a que se cuelga entre individuos de *Carollia perspicillata* y son muy similares en su aspecto. Otra especie difícil de observar directamente fue *Myotis nigricans,* ya que probablemente usa grietas en las paredes de las cuevas y nunca fue observado colgado dentro de las cuevas. También se debe tener en cuenta que, aunque se observaron algunos individuos de *Anoura caudifer*, otros pudieron no ser contados debido a que se encuentran mezclados entre *C. perspicillata*, colgados muy juntos a individuos de esta especie.

Los datos de la abundancia relativa observada en cada cueva se muestran en el Cuadro 6 y una representación en porcentajes de estos datos se muestra en la Figura 21. En la Cueva A es donde se observaron la menor cantidad de individuos durante las cuatro visitas, pero es la cueva en la que se atraparon la mayor cantidad de murciélagos. Por otro lado, en la Cueva C es donde se observaron la mayor cantidad de individuos, pero en esta cueva se atraparon muy pocos individuos. Además la Cueva C es la que presenta menor variación de las abundancias observadas entre épocas (Cuadro 6). Al observar la salida de los murciélagos al anochecer en la entrada de las cuevas A y B, se pudo ver que antes de salir completamente fuera de la cueva, los murciélagos generalmente volaban cerca de la entrada o volaban entre ambas cuevas. Por ello, es posible que la mayoría de los individuos capturados en la cueva A realmente usan la cueva B como refugio.

Cuadro 6. Abundancia relativa de las colonias de murciélagos en las cuevas. Fue calculada mediante observaciones directas realizadas durante el día y fotografías. Las especies fueron reconocidas a simple vista.

Cueva	***C.perspicillata***		***P. hastatus***		***D. rotundus***		***A. caudifer***		***D. ecaudata***	
	Hum	**Seca**	**Hum**	**Seca**	**Hum**	**Seca**	**Hum**	**Seca**	**Hum**	**Seca**
A	70	15	0	0	0	2	15	0	1	0
B	500	300	250	0	0	0	30	15	0	0
C	2000	1200	0	0	250	250	50	50	0	1

En las tres cuevas la especie más abundante en ambas épocas es *Carollia perspicillata*, aunque su abundancia se vio disminuida en época seca (Cuadro 6), por ello se analizaron los datos de proporción de sexos, para comprobar si esto también varía con la época. La Figura 20 muestra las variaciones entre hembras y machos capturados con la trampa de arpa. Las diferencias entre machos y hembras no son muy grandes en las tres cuevas durante la época húmeda y en la Cueva A en la época seca. La mayor variación se observa en las cuevas B y C en la época seca.

Se realizó una prueba Chi – cuadrado para comprobar la proporción de sexos, dando como resultado una proporción de 1:1 en las tres cuevas en época húmeda (Cueva A: x^2=3.33, 0.05<α<0.10; Cueva B: x^2=1.24, 0.20<α<0.30; Cueva C: x^2=0.44, 0.50<α<0.70). En la época seca, la Cueva B presentó una proporción de 2 hembras por 1 macho, en las otras dos cuevas la proporción permaneció 1:1 (Cueva A: x^2 = 0.23, 0.50<α<0.70; Cueva B: x^2 = 16.0, α<0.001; Cueva C: x^2 = 1.65, 0.10<α<0.20). Es posible que estas fluctuaciones se deban a actividades reproductivas, en este sentido se observó que en el mes de marzo (época húmeda) se capturaron 37 hembras cargando sus crías en las tres cuevas y en el mes de septiembre (época seca) se capturaron 24 hembras preñadas en las cuevas A y B.

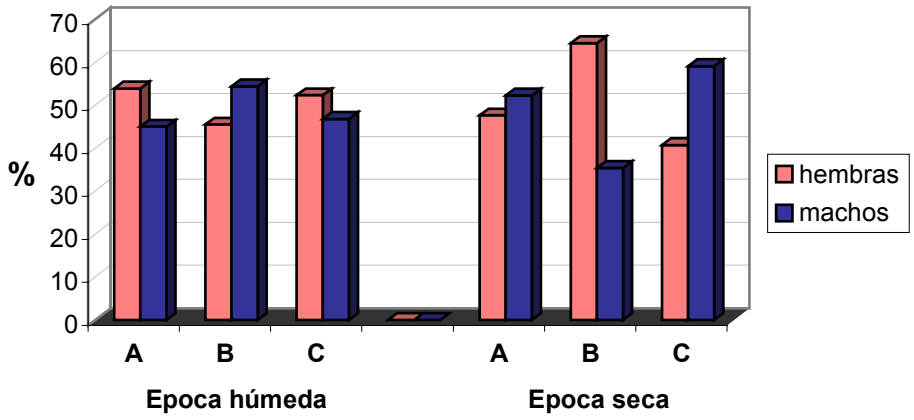


Figura 20. Porcentaje de hembras y machos de *Carollia perspicillata* capturados en las tres cuevas, en las épocas húmeda y seca.

Phyllostomus hastatus muestra una abundancia muy alta en la cueva B durante la época húmeda, ya que representa el 32% de individuos observados en esta cueva, siendo este el valor más alto después de *C. perspicillata* (Figura 21B). Los 250 individuos observados se encontraban distribuidos en dos grupos, uno de ellos ocupaba una cavidad cerca de la entrada (150 individuos) y el otro se encontraba unos metros más adentro en la pared de la cueva (100 individuos).

Los dos individuos observados de *Desmodus rotundus* en la Cueva A permanecieron en esta cueva sólo pocos días en época seca, en cambio los individuos observados en la Cueva C formaban grupos muy estables. Se observaron cuatro grupos de esta especie, los cuales son muy compactos y difíciles de contar, por ello la estimación de la abundancia se realizó usando fotografías. *Anoura caudifer* fue observado en todas las cuevas, sólo estuvo ausente en la Cueva A en época húmeda. Finalmente un individuo de *Diphylla ecaudata* fue observado en las cuevas A y C, en las épocas húmeda y seca respectivamente.

La prueba estadística binomial basada en los murciélagos observados (un total de cinco especies), muestra un efecto estadísticamente significativo de la época sobre la abundancia observada ($x^2 = 16.3308$, $P = 0.0001$), con una mayor abundancia en la época húmeda. La misma prueba estadística realizada para detectar diferencias estadísticas entre cuevas, muestra un valor no significativo ($x^2 = 4.2530$, $P = 0.1193$), por lo que las cuevas no tienen un efecto estadísticamente significativo sobre las abundancias observadas.

5.2.2 Diversidad y abundancia en alrededores

La curva de acumulación de especies indica que la comunidad muestreada en los alrededores de las cuevas A, B y C es representativa. Los datos obtenidos muestran una buena diversidad de especies, especialmente de la familia Phyllostomidae.

Las curvas de rango – abundancia para los alrededores de las cuevas en ambas épocas (Figuras 22 y 23), muestran que la especie más abundante en todos los casos es *Carollia perspicillata*. El resto de las especies capturadas difieren en abundancia según la época o el sitio. En los alrededores de las cuevas A y B, la segunda especie más abundante es *C. castanea* en época húmeda y *Anoura caudifer* en época seca; ambas especies están presentes en las cuevas A y B. Por otro lado, en los alrededores de la cueva C, el segundo género más abundante en ambas épocas es *Artibeus*.

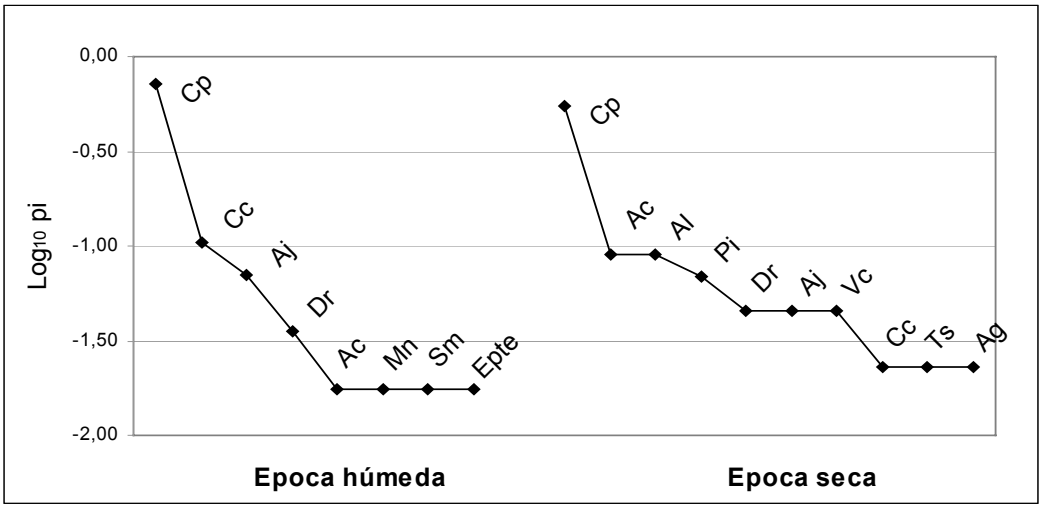


Figura 22. Curvas de rango – abundancia para los alrededores de las cuevas A y B para las épocas húmeda y seca. Cp: *Carollia perspicillata*, Cc: *C. castanea*, Aj: *Artibeus jamaicensis*, Al: *A. lituratus*, Ag: *Artibeus glaucus*, Dr: *Desmodus rotundus*, Ac: *Anoura caudifer*, Mn: *Myotis nigricans,* Sm: *Sturnira magna*, Epte: *Eptesicus sp*., Pi: *Platyrrhinus infuscus*, Vc: *Vampyrodes caraccioli*, Ts: *Tonatia silvicola*.

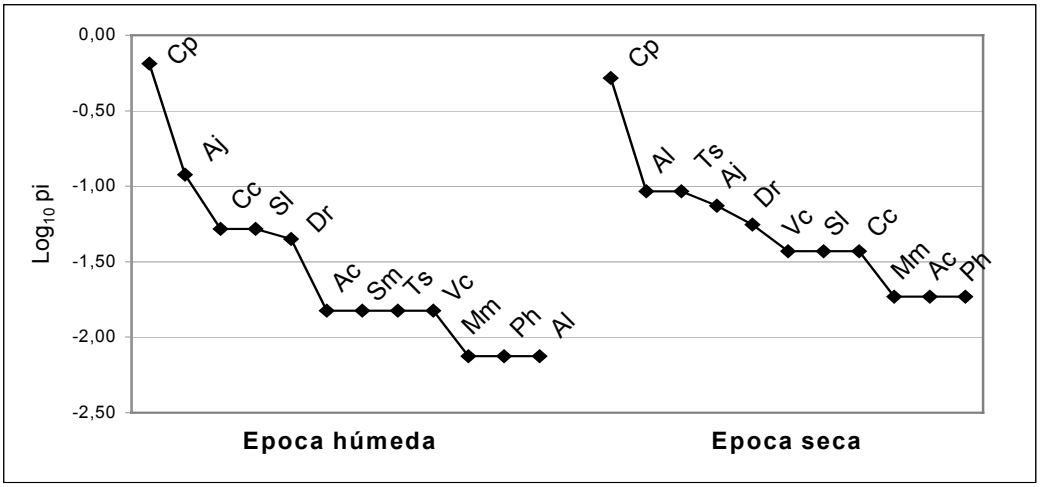


Figura 23. Curvas de rango – abundancia para los alrededores de la cueva C para las épocas húmeda y seca. Cp: *Carollia perspicillata*, Cc: *C. castanea*, Aj: *Artibeus jamaicensis*, Al: *A. lituratus*, Dr: *Desmodus rotundus*, Ac: *Anoura caudifer*, Sl: *Sturnira lilium,* Sm: *Sturnira magna*, Ts: *Tonatia silvicola*, Vc: *Vampyrodes caraccioli*, Mm: *Mesophylla macconelli*, Ph: *Phyllostomus hastatus*.

La curva que representa a los alrededores de las cuevas A y B en época húmeda (Figura 22), es la que presenta la menor diversidad y una baja equitatividad, comparando con la curva del mismo sitio en época seca y con las curvas de los alrededores de la Cueva C (Figura 23). Esto coincide con los valores de los índices de diversidad de Shanon y Wiener y de equitatividad de Pielou (Cuadro 7). La curva que representa a los alrededores de la Cueva C en época húmeda muestra que *Artibeus jamaicensis* se encuentra muy cerca de la especie más abundante, además esta curva es la que presenta la diversidad más alta. Según los valores del índice de diversidad de Shanon calculados, el sitio con mayor diversidad son los alrededores de la cueva C en época seca (Cuadro 7).

Cuadro 7. Valores del índice de diversidad de Shanon y Wiener (H') y del índice de equitatividad de Pielou (E) para los alrededores de las cuevas, en ambas épocas.

		Epoca húmeda	**Epoca seca**
Alrededores de	H'	1,06	1,63

cuevas A y B	E	0,51	0,71
Alrededores de cueva C	H'	1,34	1,72
	E	0,54	0,72

Las abundancias relativas calculadas para las especies presentes en los alrededores muestra que en la época húmeda la mayoría de las especies mostraron abundancias más altas que en la época seca. Por otro lado, la mayoría de las especies de los alrededores de la Cueva C presentan una abundancia relativa más alta que las especies registradas para los alrededores de las cuevas A y B (Figuras 24 y 25).

En los alrededores de las cuevas A y B se puede observar que algunas especies fueron registradas solo en una determinada época (tres registradas solo en época húmeda y cinco en época seca). En los alrededores de la cueva C, la mayoría de las especies fueron registradas en ambas épocas, excepto *Sturnira magna* que solo fue capturada en la época húmeda.

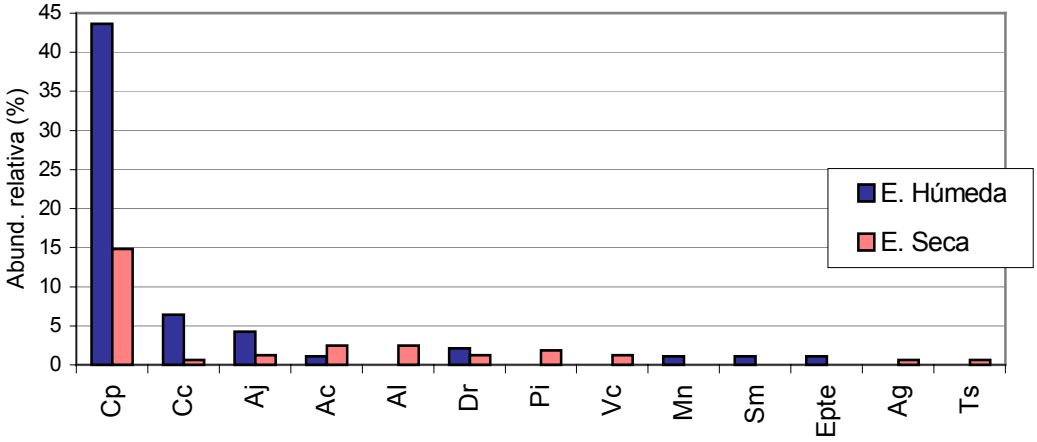


Figura 24. Abundancia relativa en los alrededores de las cuevas A y B para las épocas húmeda y seca. Cp: *Carollia perspicillata*, Cc: *C. castanea*, Ac: *Anoura caudifer*, Aj: *Artibeus jamaicensis*, Al: *A. lituratus*, Ag: *A. glaucus*, Dr: *Desmodus rotundus*, Pi: *Platyrrhinus infuscus*, Vc: *Vampyrodes caraccioli*, Mn: *Myotis nigricans*, Sm: *Sturnira magna*, Ts: *Tonatia silvicola*, Epte: *Eptesicus sp*.

Tomando en cuenta las épocas húmeda y seca, las especies más abundantes de los alrededores que no están registradas para las cuevas son *Artibeus jamaicensis*, *Sturnira lilium, A. lituratus*, y *Tonatia silvicola*. Por lo tanto, es posible que estas especies no hacen

uso de las cuevas, tanto en época húmeda como en época seca, pero están presentes en la zona en buen número.

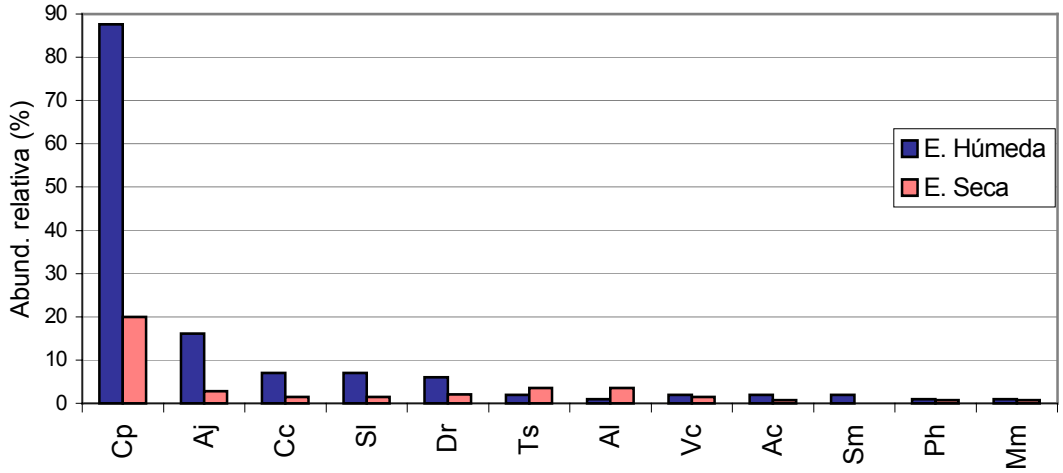


Figura 25. Abundancia relativa en los alrededores de la cueva C para las épocas húmeda y seca. Cp: *Carollia perspicillata*, Cc: *C. castanea*, Ac: *Anoura caudifer*, Aj: *Artibeus jamaicensis*, Al: *A. lituratus*, Dr: *Desmodus rotundus*, Vc: *Vampyrodes caraccioli*, Sm: *Sturnira magna*, Sl: *Sturnira lilium*, Ts: *Tonatia silvicola*, Ph: *Phyllostomus hastatus*, Mm: *Mesophylla macconelli*.

Los valores del índice de similitud porcentual (Cuadro 8) indican una similitud muy alta entre alrededores en ambas épocas, con valores por encima del 80%. Esto implica que las diferencias de composición y abundancia de especies entre alrededores que se explicaron anteriormente, sólo significan un 20%. Por otro lado, los valores de este índice entre épocas muestran un 77.9% de similitud para los alrededores de la cueva C, en cambio en los alrededores de la cueva A la similitud entre épocas sólo alcanza a un 66.6% (Cuadro 8).

Cuadro 8. Similitud porcentual de Renkonen entre alrededores y entre épocas.

	Similitud entre alrededores		**Similitud entre épocas**
E. Húmeda	83.7 %	Alrededores de A y B	66.6 %

E. Seca	80.1 %	Alrededores de C	77.9 %

5.3 Estructura trófica

De acuerdo a la clasificación dada por Kalko (1997), en las cuevas y alrededores se registraron seis grupos tróficos (Cuadro 9): (1) Insectívoros aéreos de bosque denso, (2) insectívoros acechadores de lugares con alta densidad de vegetación, (3) sanguívoros acechadores de lugares con alta densidad de vegetación, (4) frugívoros acechadores de lugares con alta densidad de vegetación, (5) nectarívoros acechadores de lugares con alta densidad de vegetación y (6) omnívoros acechadores de lugares con alta densidad de vegetación. En las cuevas se presentan cinco de estos seis grupos tróficos, lo cual significa que las especies de las cuevas representan a la mayoría de los grupos tróficos presentes en la zona. El único grupo que no está representado en las cuevas es el de insectívoros acechadores de lugares con alta densidad de vegetación, representado en los alrededores por *Tonatia silvicola*. El grupo mejor representado en toda la zona es el de los frugívoros acechadores de lugares con alta densidad de vegetación, con 12 especies de murciélagos (Stenoderminae y Carollinae).

Cuadro 9. Especies de murciélagos correspondientes a los diferentes grupos tróficos propuestos por Kalko (1997). Ver el texto para el significado de los números. (c) especies que se encuentran en las cuevas.

ESPECIES	**GRUPOS TRÓFICOS**					
	1	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**
Tonatia silvicola		+				
Phyllostomus hastatus (c)						+
Anoura caudifer (c)					+	
Carollia castanea (c)				+		
Carollia perspicillata (c)				+		

Artibeus jamaicensis				+		
Artibeus lituratus				+		
Artibeus glaucus				+		
Mesophylla macconelli				+		
Platyrrhinus infuscus				+		
Sturnira magna				+		
Sturnira lilium				+		
Vampyrodes caraccioli				+		
Desmodus rotundus (c)			+			
Diphylla ecaudata (c)			+			
Myotis nigricans (c)	+					
Eptesicus sp	+					

5.4 Asociación interespecífica en las cuevas

Los valores del índice de asociación (*V*) se obtuvieron para todos los pares posibles de las siete especies encontradas en las cuevas, dando un total de 21 combinaciones. Los valores fueron calculados para época húmeda y seca por separado (Cuadro 10).

En la época húmeda se dan 10 casos en los que la asociación interespecífica es negativa, y de estos son tres los casos en los que el valor es –1, es decir que estos pares de especies están completamente segregados. En el caso de valores nulos (en los que no existe asociación) solo se dan cinco casos y estos resultan ser la combinación de *Carollia perspicillata* con todas las especies excepto *Desmodus rotundus*. Por otro lado, se obtuvieron seis casos en los que la asociación es positiva, y de estos solo un caso muestra el valor 1, es decir que este par de especies (*Phyllostomus hastatus* y *Myotis nigricans*) tiene una asociación positiva perfecta (Cuadro 10).

Cuadro 10. Valores del índice de asociación (*V*) calculados para los pares de especies presentes en las cuevas. Los valores por encima de la franja gris pertenecen a la época húmeda y los que están debajo son de la época seca.

Especie		**Valores del índice de asociación interespecífica (*V*)**							
Phyllostomus hastatus	Epoca Húmeda	0,5	0	-0,5	-0,5	-1	1		
Myotis nigricans		0,5	0	-0,5	-0,5	-1		-1	Epoca Seca
Anoura caudifer		-0,5	0	0,5	0,5		0	0	
Desmodus rotundus		-1	-0,58	-0,5		0	0	0	
Diphylla ecaudata		0,5	0		0	0	0,5	-0,5	
Carollia perspicillata		0		0	0	0	0	0	
Carollia castanea			0	-0,5	0	0	0,5	-0,5	
		C. cast.	C. pers.	D. ecau.	D. rot.	A. caud.	M. nigr.	P.hast.	

En la época seca la mayoría de los pares de especies presentaron valores de cero, en total 15 combinaciones en las que no existe asociación. De éstas, las combinaciones de *Carollia perspicillata* con el resto de las especies muestran valores nulos. Solo dos casos presentaron valores positivos, siendo estos la combinación de *Myotis nigricans* con *Carollia castanea* y *Diphylla ecaudata*. En esta época se presentaron cuatro valores negativos, de los cuales solo uno presentó un valor de –1 que corresponde al par *Phyllostomus hastatus* y *Myotis nigricans*, que en época húmeda presentó un valor opuesto (Cuadro 10).

La prueba estadística U (Mann-Whitney) aplicada a los valores del índice de asociación, muestra que no existe una diferencia estadística significativa entre la época seca y la época húmeda ($Z = 0.64$; $0.50 < \alpha < 0.60$).

Durante el día, se observó que las colonias de *Phyllostomus hastatus* (Cueva B) y *Desmodus rotundus* (Cueva C) son grupos muy compactos que siempre se refugian separados del resto de las especies. También se vio que *Diphylla ecaudata* (Cuevas A y C) se refugia separada de las otras especies y no formó colonias, aunque se debe considerar que su permanencia fue muy corta. Por otro lado, *Anoura caudifer* se colgaba junto a *Carollia perspicillata.* También se pudo ver a estas dos especies y a *Carollia castanea* refugiarse juntas al ser capturadas en la trampa arpa. Otra observación interesante en la

trampa, es que las únicas veces que se capturó *D. rotundus*, este se mostró bastante inquieto y agresivo con los otros individuos capturados. Finalmente, aunque *Myotis nigricans* nunca pudo ser observado en las cuevas, al ser capturado con la trampa solía separarse de las otras especies y colgarse solitariamente.

5.5 Caracterización de las cuevas

5.5.1 Estructura de las cuevas y posición de las especies

Las tres cuevas en estudio muestran diferencias en cuanto a su tamaño, estructura y complejidad. La característica común entre las tres cuevas es que todas presentan un riachuelo que recorre toda la longitud de la cueva; se observó que estos ríos permanecen presentes en época seca y durante lluvias muy fuertes el caudal aumenta rápidamente.

La Figura 26 muestra un perfil longitudinal de las cuevas, con la posición de las especies observadas durante el día en las cuatro visitas realizadas. Los depósitos de guano en las figuras también pueden ser indicativos de los sitios más usados por los murciélagos. Se debe tener en cuenta que algunas de estas especies no son permanentes en el uso de las cuevas (Cuadro 4).

Cuadro 11. Resumen de los datos estructurales obtenidos para las tres cuevas en estudio. Las medidas de largo, alto y ancho están dadas en metros.

Cueva	Largo total	**Alto máximo**	**Ancho máximo**	**Dirección**	**Nº entradas**	**Nº cámaras**
A	23.5	3.47	8.5	20º O – S	1	1
B	41	4.21	11.59	10º O – N	1	2
C	41	4.09	4.7	80º, 20º, 50º, 70º, 40º N – E	2	2

La cueva más simple y pequeña es la Cueva A, con un largo total de 23.5 metros (Cuadro 11). La estructura de esta cueva consiste en una entrada estrecha que da lugar a una cámara,

la cual es más ancha que alta. Esta cueva presenta una pequeña inclinación de aproximadamente un metro (Figura 26A). En esta cueva se observaron a cuatro especies (Figura 26A), a pesar de ser la cueva más pequeña. Sin embargo, de esas cuatro especies solamente dos se observaron en esta cueva de forma permanente (*Carollia perspicillata* y *Anoura caudifer*), las otras dos (*Desmodus rotundus* y *Diphylla ecaudata*) tuvieron estadías muy cortas en esta cueva. Los depósitos de guano se encuentran debajo de la cámara principal.

La cueva B es la más amplia de todas, con los valores más altos en alto y ancho máximo (Cuadro 11). Consiste en una entrada estrecha que da paso a una cúpula muy ancha y a continuación de esta se encuentra un pasaje de medio metro de alto, que se abre a una segunda cámara muy protegida (Figura 26B). Al igual que la cueva A, presenta una pequeña inclinación de 1 metro y medio. Como se puede observar en la Figura 26 y en el Cuadro 11, las cuevas B y C presentan el mismo largo total, sin embargo ambas difieren bastante en cuanto a su complejidad. En la cueva B se observaron tres especies (Figura 26B), de las cuales una fue observada solo durante la primera visita, en la época húmeda (*Phyllostomus hastatus*).

La cueva C es la que presenta la estructura más compleja de las tres cuevas en estudio. Consiste en un pasaje estrecho y muy largo (17 metros) que da lugar a una cámara de 4 m. de alto por 4 m. de ancho, que es relativamente pequeña a comparación de las cámaras de las otras cuevas (Figura 26C). A continuación, está la segunda entrada de esta cueva, la cual consiste en un hueco en el techo a una altura de 6 m. y finalmente al fondo se encuentra una segunda cámara. La característica que le da a esta cueva una mayor complejidad es que la dirección cambia en cuatro puntos (Cuadro 11), y además presenta una inclinación de 4 metros. En esta cueva se presenció cuatro especies, y de esas solamente una fue observada solo en una visita (1 individuo de *Diphylla ecaudata*).

Las especies presentes en las cuevas no muestran patrones claros en su posición dentro de las cuevas. La mayoría de las especies se colocan cerca o lejos de la entrada (o entradas), y los excrementos se encuentran acumulados debajo de las cámaras o cúpulas de las cuevas, que a diferencia del resto de la cueva, puede albergar cantidades mayores de individuos.

Las únicas especies que muestran afinidad a alguna estructura específica de las cuevas son *Phyllostomus hastatus*, que utiliza una cavidad cerca de la entrada de la cueva B y *Desmodus rotundus* que se ubica en cavidades de solución de la cueva C.

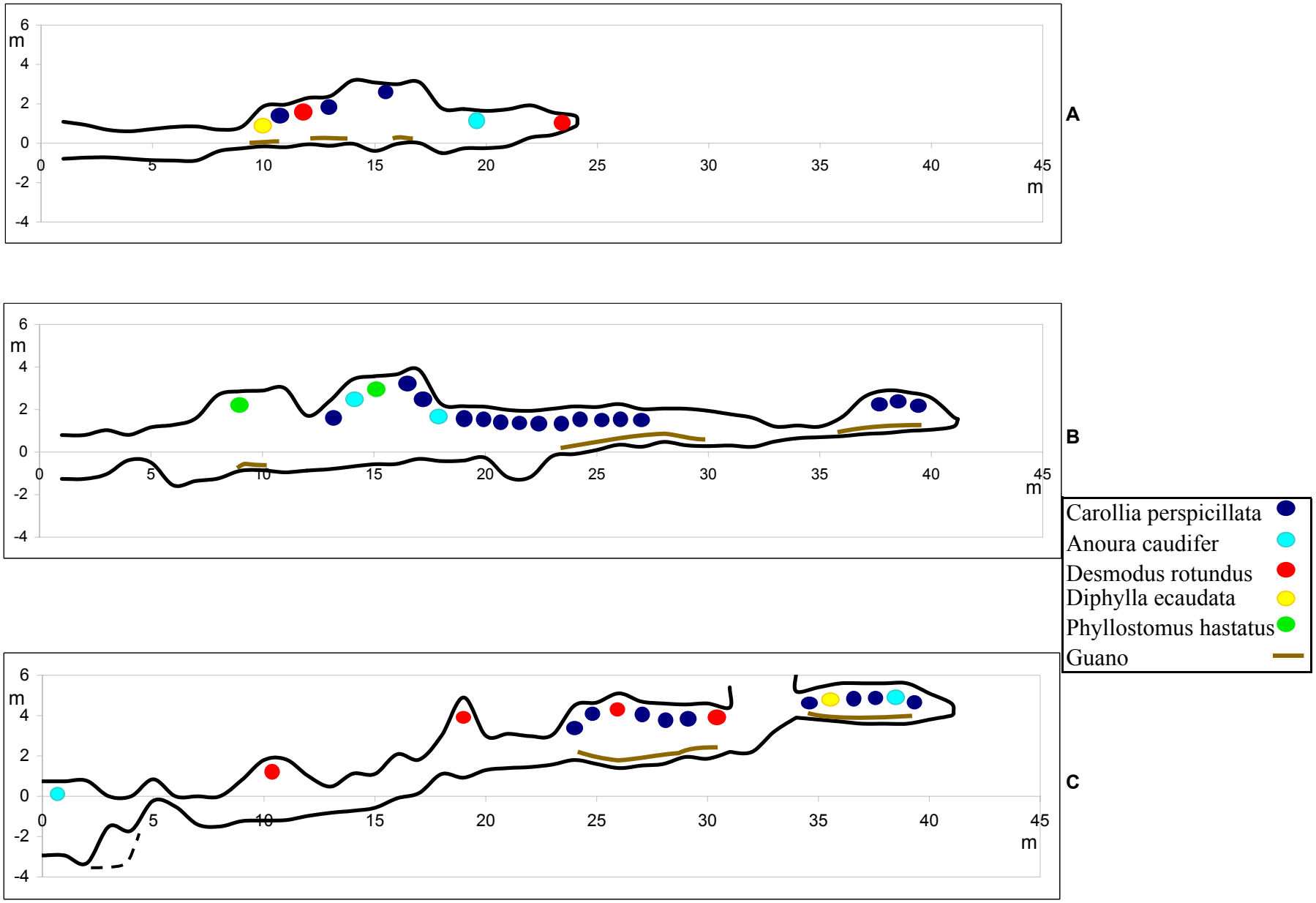


Figura 26. Perfil longitudinal y posición de las especies en las cuevas A, B y C.

Los sitios usados por los murciélagos en cada cueva parecen diferir según la especie, al parecer *Carollia perspicillata* usa principalmente las cámaras amplias, colgándose generalmente de piedras pequeñas que sobresalen de la superficie de la cueva (Figura 27). Las observaciones realizadas de *Anoura caudifer* muestran que generalmente los pocos individuos de esta especie que se refugian en las cuevas, se colgaban junto a *C. perspicillata* (Figura 29). En dos ocasiones se observaron individuos de *A. caudifer* refugiándose solos, una al fondo de la cueva A en una parte muy protegida y otra en la cueva C, muy cerca de la entrada a una altura de 4 m. (Figura 26).

Figura 27. *Carollia perspicillata* colgándose de las piedras en la Cueva B (Foto: A. Muñoz).

Figura 28. *Anoura caudifer* colgado junto a *Carollia perspicillata* en la Cueva B (Foto A. Muñoz).

A

B

Figura 29. Refugios de *Phyllostomus hastatus* en la Cueva B: A) Colgados en la pared de la cueva y B) Dentro de una cavidad (Fotos: A. Muñoz).

Figura 30. Colonia del vampiro común *Desmodus rotundus* ocupando una cavidad de solución en la Cueva C (Foto A. Muñoz).

Figura 31. El "vampiro de piernas peludas" *Diphylla ecaudata* colgado en la Cueva A (Foto A. Muñoz).

Phyllostomus hastatus fue observado usando dos sitios en la cueva B, un grupo usaba la pared de la cueva (a 14 m. de la entrada) y otro grupo usaba una cavidad en el techo (1 m. de ancho por 1.5 de profundidad) a 7 m. de la entrada (Figura 28). Las observaciones de *Desmodus rotundus* en la cueva A fueron por periodos muy cortos, pero esta especie está muy bien establecida en la cueva C. Los grupos observados de *D. rotundus* en esta cueva, siempre se refugiaban separados del resto de las especies, en grupos muy compactos que usaban cavidades de solución (Figura 30). La presencia del otro vampiro en las cuevas (*Diphylla ecaudata* en cuevas A y C) se caracterizó por ser fugaz pero de mucha importancia, ya que este registro constituye un nuevo reporte de esta especie para el Departamento de Cochabamba. En ambas cuevas, los individuos observados se encontraban colgados cerca de la entrada y solos (Figura 31).

5.5.2 Factores abióticos de las cuevas

a) Diferencias entre cuevas

Para determinar si existen variaciones estadísticas significativas entre cuevas, se realizó la prueba estadística de Kruskall – Wallis para cada uno de los factores abióticos medidos, la cual mostró diferencias significativas en todos los casos. Las diferencias de la temperatura de substrato ($H = 13.7$, $0.001 < \alpha < 0.01$) no son muy grandes entre cuevas, mostrándose un valor más alto para la cueva C (Figura 32). En el caso de la temperatura de ambiente ($H = 12.9$, $0.001 < \alpha < 0.01$), los datos son muy similares a los de temperatura de substrato, pero con la diferencia de que la cueva A es la que muestra el valor más alto (Figura 32). Los datos de luz muestran diferencias más notorias entre cuevas ($H = 18.0$, $\alpha < 0.001$), siendo la cueva B la que presenta los valores más altos de luz promedio, seguido por la cueva A, mientras que la cueva C muestra valores muy bajos (Figura 32).

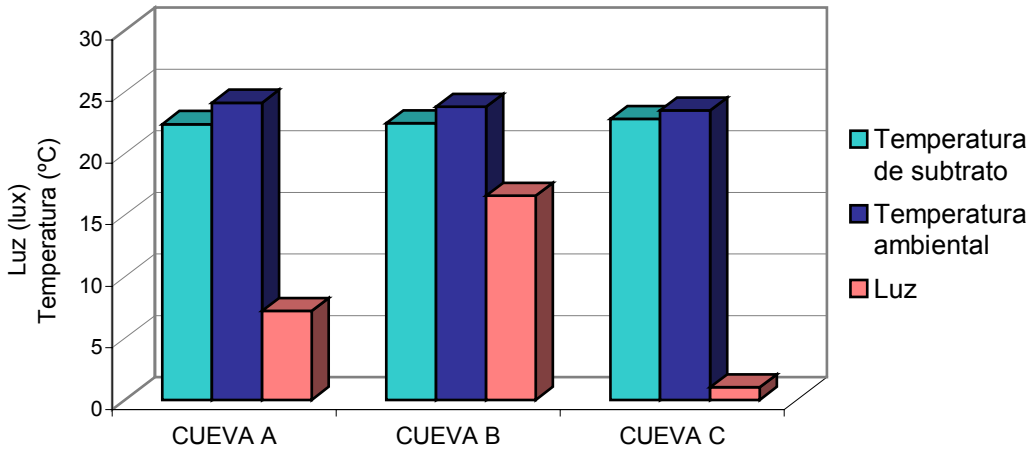


Figura 32. Valores promedio de los datos de temperatura de substrato, de ambiente y luz para las tres cuevas.

b) Diferencias dentro de cada cueva

Al realizar las medidas de temperatura, se pudo observar que los registros de temperatura ambiental y de substrato eran muy similares. Para determinar si existen diferencias estadísticas significativas entre estas medidas, se realizó la prueba estadística de Kolmogorov – Smirnov para dos muestras, resultando no significativo en las tres cuevas (Cueva A: KW = 0.081, $\alpha > 0.10$; Cueva B: KW = 0.071, $\alpha > 0.10$; Cueva C: KW = 0.071, $\alpha > 0.10$). Por lo tanto, se puede considerar estas dos medidas similares, por lo que en algunos análisis se tomará en cuenta sólo la temperatura de substrato, ya que el aparato que se usó para medir la temperatura ambiental era muy susceptible a la alta humedad dentro de las cuevas.

Para determinar si existe una variación de los factores medidos dentro de cada cueva a medida que se avanza hacia adentro, se dividió cada cueva en tres zonas. La primera zona está fuertemente influenciada por la entrada y por los factores externos a la cueva, la segunda zona constituye la mitad de la cueva y la tercera zona es la parte más profunda.

Se realizó la prueba estadística de Kruskall – Wallis para determinar si existen variaciones estadísticas significativas entre zonas, tomando en cuenta los datos de luz y temperatura de

substrato. Esta prueba se realizó para cada cueva por separado y resultó significativo en las tres cuevas. Por lo tanto, cada cueva presenta variaciones en cuanto a luz (Cueva A: H=18.6, $\alpha < 0.001$; Cueva B: H=44.4, $\alpha < 0.001$; Cueva C: H=13.8, $0.001 < \alpha < 0.01$) y temperatura de substrato (Cueva A: H=8.1, $0.01 < \alpha < 0.05$; Cueva B: H=19.8, $\alpha < 0.001$; Cueva C=25.4, $0.001 < \alpha < 0.01$).

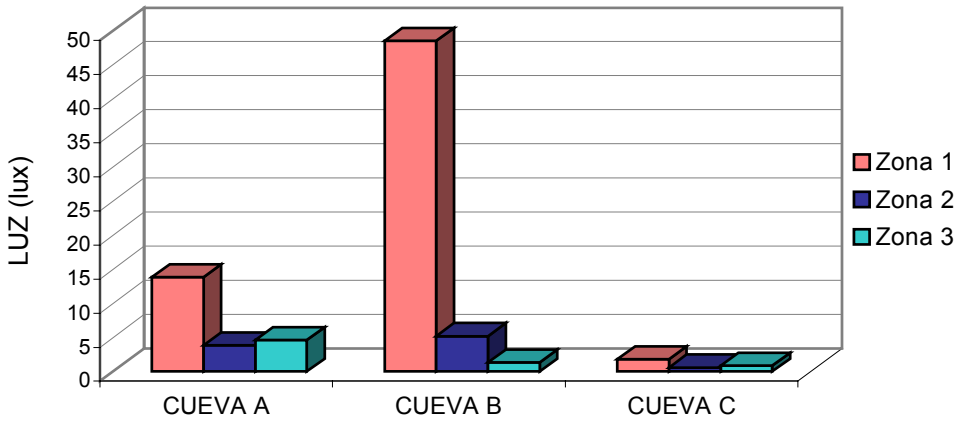


Figura 33. Valores promedios de luz para las tres zonas de las cuevas.

Tomando en cuenta los valores promedios de la luz, la zona 1 presentó en las tres cuevas los valores más altos. Comparando los valores de la zona de las tres cuevas, la cueva B es la que presenta un valor muy superior a las otras dos cuevas. La cueva C no presenta mucha variación entre las tres zonas, esto se puede deber a que esta cueva tiene dos entradas y las zonas 1 y 3 están influenciadas por la luz de esas entradas (Figura 33). La temperatura de substrato presenta valores altos en la zona 1 en las cuevas A y B, a diferencia de la cueva C, cuyo valor más alto se encuentra en la zona 3 (Figura 34).

El análisis estadístico binomial realizado para determinar diferencias estadísticas en la presencia o ausencia de las especies observadas entre las tres zonas resultó no significativo (x^2 = 0.4509, P = 0.7981; Anexo 2). Es decir que, a pesar de encontrar diferencias significativas entre zonas de los factores abióticos medidos, estas diferencias no son las que determinan la posición de las especies.

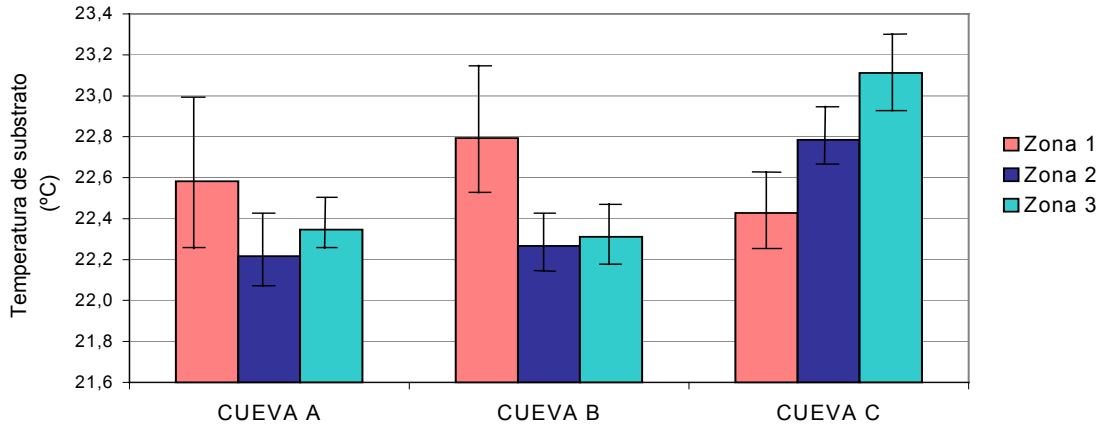


Figura 34. Valores promedios de temperatura de substrato para las tres zonas de las cuevas. Las líneas indican la desviación estándar.

6. DISCUSIÓN

6.1 Composición y diversidad de especies en las cuevas

Los estudios publicados sobre murciélagos en cuevas realizados en Bolivia son nulos. El único estudio realizado en Bolivia sobre refugios usados por murciélagos es el de Aguirre (2002) en las sabanas del Beni, pero en su estudio no encontró cuevas. El lugar del cual se tiene más referencias de estudios realizados en cuevas es México, pero estos estudios se caracterizan por tomar en cuenta un número grande de cuevas y de esta forma los análisis resultan para un conjunto de cuevas. En el estado de Yucatán la fauna de murciélagos cavernícolas consiste en 14 especies distribuidas en 36 cuevas (Arita y Vargas, 1995). De estas 36 cuevas la mayoría presentan cuatro o menos especies y solo seis cuevas presentan arriba de siete especies, con el 64% de estas cuevas presentando una longitud total menor a 100 m. (Arita, 1996). Avila (2000) realizó un estudio en 18 cuevas en el centro de México donde detectó la presencia de 23 especies, de estas cuevas 14 presentan cuatro o menos especies, y solo cuatro presentan seis o más especies, estas últimas se caracterizan por tener longitudes arriba de 150 m., con una excepción (una cueva de 67 m. que alberga seis especies). En una escala más amplia Arita (1993) revisó toda la información disponible de los murciélagos cavernícolas de México y encontró que el 80% de las 215 cuevas incluidas en su trabajo presenta tres o menos especies, mientras que solamente el 10% sirve de refugio para seis o más especies. Por lo tanto, se puede deducir que la presencia de una gran cantidad de especies en cuevas es un fenómeno poco usual, y si se toma en cuenta el criterio usado por Arita (1993), las Cavernas del Repechón podrían considerarse de una riqueza de especies alta, considerando que el tamaño de estas cuevas es pequeño comparando con la mayoría de las cuevas mexicanas con una riqueza de especies alta.

Se realizaron algunos otros estudios en otras zonas tropicales, pero el objetivo de estos estudios estaba más relacionado con una especie en particular en diferentes tipos de refugios, por lo tanto no explican con detalle las características estructurales de las cuevas. Williams (1986) estudió a *Carollia perspicillata* en una cueva pequeña (18 – 20 m.) ubicada en el Parque Nacional Santa Rosa (Costa Rica). En esa cueva encontró solamente a

una segunda especie (*Desmodus rotundus*), esta cantidad reducida de especies tal vez se deba al tamaño pequeño de la cueva. Sin embargo, se debe considerar que en Repechón se encontró una cueva de tamaño similar (cueva A, 23 m.), donde se dio la presencia de seis especies.

En Venezuela Bonaccorso *et al.* (1992) realizaron un estudio experimental en Mormoópidos. La captura de los individuos para su estudio se realizó en seis cuevas, de las cuales cuatro albergan a una especie y las otras dos cuevas presentan dos y cuatro especies. Aunque no se tiene el dato exacto de la longitud de las cuevas, se puede estimar que para las dos cuevas que presentan dos y cuatro especies la longitud es de 40 m. aproximadamente. En este estudio las cuevas B y C presentan una longitud similar y albergan seis y cinco especies respectivamente.

Un estudio poblacional de *Leptonycteris curasoae* fue llevado a cabo en una cueva (al lado del mar) en México por Ceballos *et al.* (1997). En ese estudio los autores registraron la presencia de cinco especies en la cueva, pero al parecer la presencia de estas especies fluctúa y no fue constante a lo largo del año y medio que duró el estudio. La presencia de las siete especies registradas en el presente estudio también fluctúa, y esta variación al parecer no se dio entre épocas, sino entre visitas realizadas. Esto se puede apoyar con el análisis estadístico binomial realizado, el cual no muestra una variación significativa de la composición de especies entre épocas. Por lo tanto, el uso irregular de las cuevas por dos especies (*Diphylla ecaudata* y *Phyllostomus hastatus*) puede no responder a fluctuaciones estacionales, sino a características propias de la especie.

En el caso de *Diphylla ecaudata* se sabe que no forma colonias grandes, los individuos de esta especie generalmente se refugian solos o en pequeñas colonias (Emmons y Feer, 1999; Nowak, 1994). Esto se comprobó en Yucatán, ya que los individuos encontrados fueron observados formando una pequeña colonia de 25 a 35 individuos refugiándose cerca unos de otros, pero sin estar en contacto directo y en otra cueva esta especie formó pequeños grupos de tres a cinco individuos en cavidades de solución (Arita y Vargas, 1995). Los individuos de esta especie en el presente estudio fueron observados en épocas y cuevas

diferentes refugiándose solos, y este registro es importante ya que constituye el primero para todo el departamento de Cochabamba. Por lo tanto, la presencia de esta especie en las cuevas en abundancias bajas está relacionado con sus hábitos de refugio, ya que no forma colonias grandes. De esta manera, las cuevas pueden constituir un refugio importante para esta especie considerada rara a nivel del neotrópico (Emmons y Feer, 1999) y potencialmente vulnerable en Bolivia (Aguirre, 1999a).

La otra especie cuya estadía en las cuevas se observó ser irregular fue *Phyllostomus hastatus*. Esta especie se refugia en grandes grupos formando unidades sociales permanentes (harenes y/o grupos de solteros) en huecos de árboles o cuevas (Emmons y Feer, 1999). Según McCracken y Bradbury (1981) *P. hastatus* ha sido registrada como una especie altamente fiel a un sitio particular dentro de una cueva por muchos años y esta colonia sólo cambió de refugio después de ser perturbada debido para su estudio. En las Cavernas del Repechón es muy difícil establecer las causas por las que los grupos de esta especie se marcharan de la cueva B después de la primera visita; pero según lo citado, al parecer es muy susceptible a la perturbación y como indica Fenton (1997) los biólogos que estudian murciélagos han sido, y en algunos casos continúan siendo, un impacto negativo en sus poblaciones. También se debe tener en cuenta que esta cueva está sujeta a visitas regulares de turistas, y esta puede ser una razón por la cual estos murciélagos no retornaron a la cueva después de finalizado este estudio. Aunque esta especie es localmente común (Emmons y Feer, 1999) y su estado de conservación se considera estable en Bolivia (Aguirre, 1999a) una agregación de este tamaño (y además que sea accesible) es rara y puede dar lugar a la posibilidad de realizar estudios posteriores sobre aspectos poblacionales y de comportamiento de la especie.

6.2 Abundancia de las especies en las cuevas

La abundancia de murciélagos en cuevas es difícil de determinar, algunos estudios emplean métodos de conteo directo para colonias menores a 30 individuos (Arita y Vargas, 1995; Arita, 1996), método empleado en este estudio para contar murciélagos en las cuevas A y B. En el caso de la cueva C, debido a la gran cantidad de murciélagos, fueron contados

mediante fotografías sacadas a toda la cámara ocupada por los mismos. Si se tiene la seguridad de que todas las fotos sacadas llegan a ser reveladas, este método puede ser más preciso que el de determinar la densidad de individuos/m^2 y multiplicar este valor por el área total ocupada por murciélagos (Arita y Vargas, 1995; Arita, 1996; Ceballos *et al.*, 1997), ya que generalmente los murciélagos no están distribuidos uniformemente y tienden a formar grupos.

En estudios donde se tienen individuos formando grupos compactos de murciélagos en cavidades de solución, estos fueron capturados usando redes de mano (Ortega y Arita, 1999; Arita , 1996) o trampas "balde" (McCracken y Bradbury, 1981; Ortega y Arita, 1999). El único caso de murciélagos refugiándose en cavidades de solución en este estudio es el de *Desmodus rotundus* en la cueva C, pero debido a la inseguridad sanitaria que implica capturar a esta especie, se decidió contar los individuos mediante fotografías sacadas a su colonia.

Otro método para determinar la abundancia es el de contar a los murciélagos al anochecer cuando salen a forrajear (Kunz, 1973; Callahan *et al.*, 1997; Galindo-Galindo *et al.*, 2000; Ramirez-Pulido *et al.*, 2001), pero en estas cuevas este método no es recomendable ya que antes de salir del refugio los murciélagos de las cuevas A y B vuelan a la entrada y vuelven a entrar a la cueva y/o vuelan entre cuevas. Se ha reportado un comportamiento similar en otros murciélagos que habitan cavernas, esta actividad puede servir para preparar a sus sistemas para el forrajeo y gradualmente "despertar" nervios y músculos, también esto les puede ayudar a sincronizar o ajustar sus ritmos internos a los ciclos cambiantes de día/noche (Hill y Smith, 1984). Los murciélagos de las cuevas A y B cuentan con dos cuevas una al lado del otro para realizar estas actividades.

Al igual que Arita y Vargas (1995), yo tampoco recomiendo las capturas obtenidas mediante el uso de redes de neblina, o en este caso, de la trampa arpa para determinar el tamaño poblacional de las especies en las cuevas en estudio. Los datos obtenidos mediante este método, son buenos para corroborar la identificación de las especies (Arita y Vargas, 1995) o para capturar especies que no son observadas dentro de la cueva durante el día (p.e.

Myotis nigricans y *Carollia castanea*). Los datos de abundancia obtenidos mediante las observaciones directas y fotografías son muy diferentes a los datos obtenidos con la trampa y son más precisos en cuanto al uso de las cuevas como refugio diurno. Además con los datos de las observaciones directas, es posible ver una disminución clara de la abundancia entre épocas, y esto puede ser apoyado con el análisis estadístico binomial, el cual no muestra efectos significativos cuando los datos solo son de presencia o ausencia de especies, pero hay efectos significativos cuando se usan los datos de las abundancias observadas. Sin embargo se debe tener en cuenta que esta prueba tiene poder y precisión bajos debido a que no se cuenta con una cantidad suficiente de datos (Melicio Siles, com. pers.).

6.3 Asociación interespecífica en las cuevas

Los valores calculados del índice *V* pueden no mostrar la existencia de una interacción interespecífica en particular (Arita y Vargas, 1995), ya que el hecho de que dos especies ocupen un mismo refugio (cueva) no implica que tengan una asociación positiva. Arita y Vargas (1995) indican que usaron el índice para describir patrones de uso de cuevas y no así para detectar interacciones ecológicas y que los valores de dicho índice son más la consecuencia de requerimientos ambientales similares que el resultado de cualquier tipo de interacción. Algunos de los valores obtenidos también pueden deberse al azar, ya que se debe tener en cuenta que la cantidad de individuos capturados para algunas especies no es muy grande y que los datos usados para el cálculo del índice sólo indican presencia o ausencia de especies. En el caso de *Myotis nigricans* y *Phyllostomus hastatus*, se obtuvieron valores opuestos en las épocas húmeda y seca (-1 y 1 respectivamente); lo cual significa que tuvieron una asociación positiva perfecta en época húmeda y una segregación completa en época seca. Pero se debe tener en cuenta que se capturaron muy pocos individuos de *M. nigricans* y puede ser que justamente esos pocos individuos capturados coinciden con la estadía de *P. hastatus* en la cueva B en la época húmeda. El hecho de no encontrar diferencias estadísticas significativas en el análisis estadístico, puede reforzar la idea de que algunos pares de especies presentaron valores debido al azar.

Pienso que para un mejor análisis de asociación interespecífica en cuevas, se debe tener en cuenta si los pares de especies ocupan el mismo sitio dentro de este refugio. Las cuevas ofrecen una gran variedad de sitios que las especies pueden escoger (Altringham, 1996; Hill y Smith, 1984; Kunz, 1982) y se pudo ver claramente la segregación de algunas especies en sus hábitos de refugio (*Desmodus rotundus*, *Diphylla ecaudata* y *Phyllostomus hastatus*). De todas formas, sólo con estos datos no es posible determinar una asociación negativa, ya que si se cuelgan separados del resto de las especies puede que sean indiferentes y no tener ningún tipo de asociación. Swift y Racey (1983) indican que no existe una interacción interespecífica cuando un par de especies que ocupan el mismo refugio, usan áreas separadas dentro de ese refugio, sus salidas y llegadas al mismo son a diferentes horas y cuando forrajean en áreas diferentes alimentándose de grupos diferentes.

Graham (1988) reporta en su estudio un caso de asociación negativa en la que dos especies (*Lonchophylla handleyi* y *Carollia perspicillata*) mostraron una interacción de "pelea", por lo que el autor sugiere que una asociación negativa se da cuando dos especies que ocupan el mismo refugio, pelean al tratar de ocupar un mismo sitio dentro de ese refugio. En este estudio, se observó un comportamiento de lucha o agresivo de parte de *Desmodus rotundus* hacia *Carollia perspicillata* únicamente en la trampa arpa, dentro de la cueva no se observó ningún tipo de interacción entre estas dos especies. Fleming (1988) reporta que la posición que ocupa *D. rotundus* en su refugio es resguardada mediante mordidas agresivas.

En el caso de asociaciones interespecíficas positivas, Graham (1988) reporta este tipo de asociación entre *Glossophaga soricina* y *Carollia perspicillata,* en el que ambas especies presentaron un tipo de relación similar al que se muestra en este estudio para *Anoura caudifer* y *Carollia perspicillata*. El autor indica que los casos en los que pares de especies se refugian en el mismo sitio son excepcionales y son los únicos que muestran con claridad asociaciones positivas entre especies. Este tipo de asociación parece haber sido seleccionada por las especies y tal vez ambas se benefician de ella. El hecho de que se refugien en contacto cercano, sugiere un ahorro energético para ambas especies mediante una reducción del costo metabólico de termoregulación (Graham, 1988; Kunz, 1982) o una disminución en el riesgo de depredación (Kunz, 1982).

La mayoría de las asociaciones entre especies son neutrales o nulas (Bradbury, 1977; Graham, 1988), o son casuales, tal vez resultantes de un número limitado de sitios de refugio o de la convergencia de requisitos comunes de temperatura, humedad y obscuridad (Kunz, 1982), pero todos estos autores coinciden en que existen excepciones. En este estudio, se puede considerar el caso de *Anoura caudifer* y *Carollia perspicillata* una excepción ya que muestran una clara asociación positiva, pero es necesario establecer los beneficios de esta asociación. Se sugiere una posible asociación negativa entre *Desmodus rotundus* y *Carollia perspicillata,* debido al comportamiento observado en la trampa arpa.

6.4 Alrededores de las cuevas

La única especie de las cuevas que no fue capturada en los alrededores fue *Diphylla ecaudata*, esto puede significar que se encuentra en la zona en abundancias muy bajas o que se alimenta en lugares alejados. Debido a su alta preferencia por la sangre de aves (Hoyt y Altenbach, 1981) y su presencia en abundancias bajas, esta especie no supone riesgos a las poblaciones humanas que habitan cerca de las cuevas, si es que esta especie realmente llega a habitar las cuevas de forma más permanente. De modo que las cuevas constituyen un refugio importante para la conservación de esta especie.

En cuanto a las especies capturadas en los alrededores que no se encuentran en las cuevas, lo más sobresaliente es el registro de ocho especies de la subfamilia Stenodermatinae. Dentro de esta subfamilia muchas especies se refugian en hojas y son comunes las líneas blancas en la cara y el cuerpo, presumiblemente para propósitos crípticos (Findley, 1993; Emmons y Feer, 1999). Seis géneros de esta subfamilia fabrican “tiendas” con hojas grandes, generalmente de palmeras, heliconias o marantáceas (Emmons y Feer, 1999). De manera que no es extraño no encontrar a estas especies usando las cuevas como refugio.

Según la curva de acumulación de especies, los alrededores de las cuevas estuvieron relativamente bien muestreados, pero la curva que representa los alrededores de las cuevas A y B muestra que era necesario un mayor esfuerzo de captura. También es necesario tener en cuenta que los muestreos con uso de redes de neblina a nivel del suelo no son efectivos

para capturar murciélagos que evitan las redes o que forrajean a niveles altos del bosque, en claros o en bordes de bosque (Kalko *et al.*, 1996). Las redes generalmente son eficientes para atrapar Stenodermatinos y Carollínos (Findley, 1993), mientras que los insectívoros aéreos son subestimados con este método (Kalko *et al.*, 1996). Aun así, se tiene una cantidad alta de especies, y para un futuro sería interesante realizar un estudio sobre la comunidad de murciélagos usando diferentes métodos de muestreo (trampas arpa, redes de niebla colocadas a diferentes alturas y monitoreo acústico) en un área más grande que la considerada para este estudio. De todas formas, los datos obtenidos ayudan a tener una idea de las especies que hay en la zona y que no están usando las cuevas. Para analizar la ausencia de estas especies en las cuevas, solo consideraré las especies más abundantes (*Artibeus jamaicensis, A. lituratus, Sturnira lilium* y *Tonatia silvicola*) y las referencias bibliográficas de sus hábitos de refugio.

Se sabe muy poco sobre los hábitos de refugio de *Artibeus lituratus*. Estudios indican que se encuentra a esta especie refugiándose en una variedad de situaciones, tales como hojas de palmas rotas o cruzadas, en enredaderas de la copa de árboles del sub-dosel y en huecos debajo de las copas de árboles del dosel (Morrison, 1980), así como en construcciones (Genoways *et al.*, 1998). El único registro de esta especie usando cuevas como refugio es de México, donde sus tamaños poblacionales son bajos y el uso de cuevas es alternativo, lo cual significa que generalmente usa otro tipo de refugios (Arita, 1993). El tamaño de los grupos que se refugian en el bosque varía de día a día y generalmente están formados por un macho y dos o tres hembras con crías (Morrison, 1980). Aunque cambian sus sitios de refugio constantemente, muestran una alta fidelidad al área de refugio, la cual está ubicada lejos del área de forrajeo para evitar depredadores que se ubican en árboles frutales para cazar a sus presas (Morrison, 1980). En la zona circundante a las Cavernas del Repechón, esta especie puede hacer uso de las palmeras como refugio, pero suponiendo que esta es su área de forrajeo, es probable que sus refugios estén más lejos. Como no existen registros de esta especie usando cuevas, es claro que sus hábitos de refugio son más afines a las guaridas en el follaje.

Los refugios de *Tonatia silvicola* han sido localizados en nidos de termitas huecos en Bolivia, Perú, Panamá, Brasil, Colombia y Venezuela, en algunos casos compartiendo este refugio con *Phyllostomus hastatus* (Aguirre, 2002; Medellín y Arita, 1989; Kalko *et al.*, 1999) y probablemente las orejas plegables de esta especie sea una adaptación a estos dormideros especializados (Emmons y Feer, 1999). El tamaño de los grupos es pequeño y están formados máximo por cuatro o cinco individuos posiblemente formando harenes. Los grupos son fieles a sus refugios, los cuales se encuentran cerca de las áreas de forrajeo (Kalko *et al.*, 1999). No existe ningún registro previo de esta especie usando cuevas como refugio, además es una de las pocas especies que se las encuentra asociadas a un solo tipo de refugio (termiteros), por lo que no es raro que no se encuentre usando las Cavernas del Repechón.

Se cree que *Sturnira lilium* se refugia en cuevas, alcantarillas, construcciones y huecos de árboles (Fenton *et al.*, 2000), pero raramente han sido capturados u observados refugiándose en tales sitios (Emmons y Feer, 1999; Fenton *et al.*, 2000). Se tienen pocos registros de *S. lilium* usando cuevas en México: dos individuos registrados en 1967 y otros dos individuos registrados por Arita (1995) que usan la cueva sólo como refugio nocturno ocasionalmente. Un estudio más reciente realizado en Belice, con el uso de transmisores, muestra que los refugios de esta especie incluyen huecos de árboles, enredaderas y la base de las hojas de palmeras; siendo los huecos de árboles los más comunes (Fenton *et al.*, 2000). Estos murciélagos a menudo son muy comunes pero se conoce muy poco de ellos (Emmons y Feer, 1999), especialmente sus hábitos de refugio, lo cual promueve dudas sobre patrones de uso de hábitat por esta especie (Fenton *et al.*, 2000). En el presente trabajo se pudo confirmar que esta especie no usa las cuevas como refugio diurno o nocturno, pero es una especie capturada muy frecuentemente en la zona de las plantaciones, cerca de la cueva C.

Artibeus jamaicensis usa una gran variedad de refugios diurnos: cuevas, huecos de árboles, follaje y construcciones (Ortega y Arita, 1999; Genoways *et al.*, 1998) y parece ser oportunista en el momento de escoger sus refugios diurnos (Morrison, 1979). Según este autor, donde existen cuevas disponibles *A. jamaicensis* las usa, refugiándose en grupos

grandes que contienen ambos sexos y que se encuentran formando harenes (Ortega y Arita, 1999). En Yucatán esta especie fue encontrada en 22 de 36 cuevas, refugiándose en una variedad de situaciones: túneles pequeños o cámaras amplias, cerca o lejos de la entrada, formando grupos de tres a 35 individuos (Arita y Vargas, 1995). Sin embargo, en todo México el uso de las cuevas por esta especie es alternativo, es decir que generalmente usa otro tipo de refugios (Arita, 1993). Los grupos de murciélagos que se refugian en cuevas tienen la ventaja de contar con una mayor estabilidad y permanencia (Lewis, 1995), y las hembras de *A. jamaicensis* buscan estas características en sus refugios ya que son altamente fieles a los mismos debido a la actividad reproductiva (Morrison, 1979), en cambio los machos buscan esas características para poder establecer un harén y defenderlo (Ortega y Arita, 1999). Las cuevas en Repechón pueden servir muy bien a estos requerimientos de hembras y machos de esta especie, pero por algún motivo no son usadas. Se debe tener en cuenta que observaciones y estudios sugieren que el refugio en el follaje es más común en esta especie de lo que se pensaba (Kunz y McCracken, 1996). Aunque los refugios en el follaje son altamente inestables y no ofrecen permanencia, tienen la ventaja de ser abundantes y los cambios permanentes entre este tipo de refugios ayuda a evitar depredadores e infestación de parásitos (Lewis, 1995), además ofrecen espacios parecidos a cavidades de solución y por lo tanto son refugios que pueden ser defendidos por los machos (Kunz y McCracken, 1995). Las plantas usadas por *A. jamaicensis* como refugio diurno incluye a las familias Aracea, Palmae y Rubiceae (Kunz *et al.*, 1994), pero en la mayoría de los casos se los encuentra refugiados en hojas de palmeras (Kunz y McCracken, 1995; Morrison, 1979), cuyas hojas generalmente son modificadas para su uso (Kunz *et al.*, 1994). Sandoval (1998) indica que en el bosque que rodea a las Cavernas del Repechón las especies más abundantes son dos palmeras (*Socratea exorrhiza* e *Iriartea deltoidea*) y la familia Palmae es la más representativa, con un índice de valor de importancia de la familia (IVIF) igual a 46%. Por lo tanto, es posible que *A. jamaicensis* escoge los refugios en hojas sobre las cuevas, probablemente debido a la alta abundancia de palmeras en la zona.

6.5 Estructura y factores abióticos de las cuevas

La composición de especies entre las tres cuevas no es muy variable por lo que los valores del coeficiente de similitud son muy altos. Mediante el análisis binomial realizado se determinó que tampoco existen diferencias entre cuevas en cuanto a la abundancia, pero se observó que la cueva A presenta las abundancias observadas más bajas y la C las más altas. Debido a que la cueva A mide la mitad de las cuevas B y C, es posible que exista una relación positiva entre el tamaño de la cueva y la abundancia de murciélagos. En el caso de Yucatán, las cuevas más grandes son las que presentan las mayores cantidades de individuos (Arita, 1996). Sin embargo, se debe tener en cuenta que en la mayoría de los casos el tamaño de la cueva también está relacionado con la complejidad estructural de la misma, ya que las cuevas más grandes tienden a ser más complejas (Arita, 1996). Sherwin *et al*. (2000) demostró que minas simples son menos ocupadas por murciélagos (especialmente colonias de maternidad) que cuevas con mayor complejidad. Las cuevas B y C presentan un tamaño similar, pero complejidad diferente, y esto probablemente es una razón por la que la cueva C presenta una abundancia mayor de *Carollia perspicillata*, *Desmodus rotundus* y *Anoura caudifer*.

Al parecer, algunas especies de murciélagos son afines a estructuras especiales de las cuevas. *Desmodus rotundus* sólo ocupó las cavidades de solución de la cueva C a las que aparentemente fue fiel toda la duración del estudio, lo contrario a lo que se registró en otro estudio, donde se observó a esta especie cambiar de refugio frecuentemente (Lewis, 1995). El uso de cavidades de solución por grupos compactos de murciélagos ha sido reportado para otras especies que se refugian en cuevas, entre ellas *Artibeus jamaicensis* (Ortega y Arita; Arita y Vargas, 1995), *Phyllostomus hastatus* (McCracken y Bradbury, 1981), *Pteronotus parnellii* y *Diphylla ecaudata* (Arita y Vargas, 1995). Otra estructura interesante es la cavidad ocupada por *Phyllostomus hastatus* en la cueva B, que da lugar a la formación de un grupo compacto, similar a lo que ocurre con las cavidades de solución.

Aunque algunos estudios mencionan que tomaron datos de luz, estos no fueron analizados posteriormente (Entwistle *et al.*, 1997) de tal modo que no hay una relación clara entre este

factor y el uso de refugios. En este estudio, la cueva B es la que presenta el valor más alto de luz, por ello probablemente la mayoría de los individuos se encontraban en la segunda cámara del fondo donde era totalmente obscuro. Además en la cueva más obscura (Cueva C) es donde se observó la mayor cantidad de individuos. Lo opuesto fue presentado por Graham (1998), que en su estudio indica que las partes profundas de las cuevas que muestreó en Perú eran usadas por pocas especies e individuos. También se debe tener en cuenta que algunas especies prefieren los sitios más obscuros (*Desmodus rotundus* Wohlgenant, 1994), mientras que otras tienen preferencia por sitios iluminados (*Micronycteris megalotis* Arita y Vargas, 1995), por lo que al analizar el efecto de la luz sobre la posición de las especies, se debe tener en cuenta los requerimientos específicos de cada una de ellas.

En cuanto a la temperatura, las lecturas realizadas muestran fluctuaciones entre las tres zonas de cada cueva y entre cuevas, dando la oportunidad a los murciélagos de escoger las temperaturas que más se ajustan a sus necesidades metabólicas o energéticas (Lewis, 1995; Sedgeley y O'Donnell, 1999; Humphrey, 1975). Sin embargo, el análisis estadístico binomial realizado para determinar diferencias en la composición de especies entre zonas y entre cuevas no detectó efectos significativos, por lo tanto es posible que las especies se basen más en características estructurales de la cueva para elegir sus sitios de refugio que en características de los factores abióticos medidos; aunque no se debe separar la estructura del microclima, ya que la temperatura y humedad del refugio a menudo están relacionadas con las características estructurales del refugio (Lewis, 1995). De todos modos es muy difícil realizar generalizaciones con estos datos ya que según Sherwin *et al.* (2000) las medidas de temperatura realizadas una sola vez no deben ser usadas como indicador del clima interno, el autor recomienda realizar lecturas continuas por largos periodos de tiempo. Además se sabe que los murciélagos pueden alterar la temperatura de su refugio, especialmente si se encuentran en abundancias grandes (Kunz, 1982; Ramirez-Pulido *et al.*, 2001).

6.6 Implicaciones para la Conservación

Actualmente, una de las amenazas más grandes que enfrenta la conservación de los murciélagos es la falta de conocimiento (Hutson *et al.*, 2001; McCracken, 1989). En el ámbito científico, se sabe muy poco sobre la mayoría de las especies del mundo (McCracken, 1989), especialmente en cuanto a la importancia relativa de los refugios y alimentación en su biología poblacional (Fenton, 1997) y de las 834 especies de microquirópteros solo unas cuantas han sido bien estudiadas (Hutson *et al.*, 2001). Para la mayoría de las especies (particularmente en los trópicos) no se tiene la información suficiente para determinar si sus tamaños poblacionales son estables, o si están disminuyendo, y si es así a qué ritmo (McCracken, 1989). La falta de claridad sobre estos temas afecta nuestra habilidad para determinar con precisión qué especies deben estar en una lista roja de especies amenazadas (McCracken, 1989) y por lo tanto para generar planes efectivos de conservación de murciélagos (Fenton, 1997).

En Bolivia, para la mayoría de las especies de murciélagos no se conocen los hábitos alimenticios y de refugio (Anderson, 1997), por lo que la información presentada en este estudio puede ser importante. El análisis del estado de conservación de los murciélagos de Bolivia, muestra que de las 106 especies presentes en Bolivia, una se encuentra en peligro, ocho especies son vulnerables y solo 30 se encuentran en una situación estable (Aguirre, 1999a), siendo la mayor amenaza para los murciélagos la destrucción del hábitat (Aguirre, 1999b). El estado de conservación de las especies encontradas en este estudio se encuentra en el sumario de especies (Anexo 3).

Fuera del ámbito científico, en muchas culturas la falta de conocimiento que rodea a los murciélagos los ha convertido en el blanco de persecuciones deliberadas debido al temor de la gente (Hutson *et al.*, 2001), que los elimina sin motivo alguno (vandalismo) quemando sus refugios (Tuttle, 1997; Nowak, 1994; Culver, 1986) o siguiendo políticas erradas de control de vampiros (Aguirre, 2002, Hutson *et al*, 2001). Las especies de murciélagos coloniales que se refugian en cuevas están en muy alto riesgo donde sea que se presenten (Nowak, 1994), la mayoría de estas agregaciones son vulnerables a diferentes tipos de

perturbación causada por humanos (McCracken, 1989; Culver, 1986). En las Cavernas del Repechón es muy difícil que se presente perturbación deliberada o vandalismo por parte de la gente que vive en los alrededores o que las visita, ya que constituyen un área protegida a la que solo se puede ingresar con guardaparques. Pero, como indica McCracken (1989) la perturbación "no intencional" propone un riesgo aún mayor. El autor indica que perturbación considerada trivial, como entrar a la cueva o iluminar a colonias de maternidad, puede resultar en una disminución de la supervivencia y posible abandono del sitio de refugio. Por lo tanto, el turismo realizado en las cuevas puede llegar a ser perjudicial si no se cambia la percepción que tiene el público de los murciélagos.

Durante la realización de este estudio, se observó que la mayoría de la gente que visita las cuevas, entra gritando e iluminando a los murciélagos muy de cerca. Como ya se indicó anteriormente, se observó a las hembras de *Carollia perspicillata* preñadas o cargando sus crías en dos ocasiones (marzo y septiembre) y fueron muy susceptibles a la perturbación causada para realizar este estudio (un caso de aborto y 12 crías soltadas en la trampa), por lo que no se descarta que también sean susceptibles a la perturbación causada por los turistas.

Según McCracken y Bradbury (1981) *Phyllostomus hastatus* ha sido registrada como una especie altamente fiel a un sitio particular dentro de una cueva por muchos años y esta colonia sólo cambió de refugio después de ser perturbada debido a las capturas realizadas para su estudio. En las Cavernas del Repechón esta puede ser una de las causas por las que los grupos de esta especie se marcharan de la cueva B después de la primera visita porque según lo citado, al parecer esta especie es muy susceptible a la perturbación. Además se debe tener en cuenta que esta cueva está sujeta a las visitas regulares de turistas, y esta puede ser una razón por la cual estos murciélagos no retornaron a la cueva después de finalizado este estudio.

Estas cuevas presentan una diversidad alta de especies comparado con refugios similares, pero la perturbación puede causar una disminución tanto en la abundancia como en la diversidad.

Este trabajo forma parte del Programa para la Conservación de Murciélagos de Bolivia, y como tal pretende aportar elementos que coadyuven al proyecto de conservación de las Cavernas del Repechón. La información obtenida en este estudio, será y es usada en actividades de educación, mediante trípticos informativos para los turistas, un letrero colocado cerca de las cuevas y talleres sobre la biología y conservación de los murciélagos a niños y jóvenes de las escuelas de la zona y a guardaparques. Mediante estas actividades es posible cambiar la mala percepción que la gente tiene de los murciélagos y de esta forma convertir a las cavernas del Repechón en un sitio donde se pueda obtener información y observar a los murciélagos de forma respetuosa. Este estudio también pretende sentar las bases para realizar investigación en el futuro, ya que en las cuevas se puede obtener información valiosa sobre estructura poblacional de las especies, reproducción, comportamiento y asociación interespecífica y sobre temas relacionados con la conservación, como ser el efecto del turismo y planteamiento de planes de monitoreo.

7. CONCLUSIÓN

La diversidad de especies de murciélagos en las cuevas es relativamente alta, teniendo en cuenta que no son cuevas muy grandes y comparando con refugios similares en otros lugares del neotrópico.

Las tres cuevas evaluadas albergan prácticamente las mismas especies. La composición de especies no varía entre épocas, pero se estableció variaciones independientes de la época en la presencia/ausencia de algunas especies (*Diphylla ecaudata* y *Phyllostomus hastatus*).

La abundancia de murciélagos varía entre épocas, se observó una mayor abundancia en la época húmeda. No se detectaron diferencias estadísticas significativas entre cuevas, pero se observó una mayor abundancia en la cueva C, donde además no hubo una variación grande de este factor entre épocas. Es posible que una mayor abundancia y permanencia de especies esté relacionada con una mayor complejidad estructural y bajo grado de perturbación de la cueva.

La presencia o ausencia de los murciélagos en determinada cueva depende de las características estructurales o los sitios de refugio especiales (cavidades de solución, cavidades protegidas) que esta puede ofrecerles para refugiarse. Al parecer la presencia y posición de las especies dentro de cada cueva depende más de la estructura de la cueva que de sus valores de luz o temperatura. La temperatura es un factor abiótico que puede ser fácilmente modificado por los murciélagos, por ello es necesario investigar más este factor para demostrar su posible relación con las especies presentes en las cuevas. La luz puede ser un factor determinante en la abundancia de las especies presentes en las cuevas (sitios más oscuros presentan una mayor abundancia), pero al parecer no afecta a la composición de especies. Se observó que algunas especies de murciélagos son afines a estructuras especiales de las cuevas, *Desmodus rotundus* ocupó las cavidades de solución de la cueva C, un grupo de *Phyllostomus hastatus* se refugió en una cavidad protegida de la cueva B y la mayoría de los individuos de *Carollia perspicillata* usaron las cámaras amplias de las cuevas, colgándose de las piedras que sobresalen en el techo o pared.

Se registró la presencia de 16 especies de murciélagos en los alrededores. Todas las especies registradas en las cuevas también fueron capturadas en los alrededores, excepto *Diphylla ecaudata*, por lo que las cuevas constituyen un sitio importante para su conservación. Las especies más abundantes en los alrededores que no se encuentran en las cuevas son: *Artibeus jamaicensis*, *A. lituratus*, *Tonatia silvicola* y *Sturnira lilium*. Una revisión de sus hábitos de refugio indica que *A. jamaicensis* y *A. lituratus* son más afines a los refugios en palmeras, *T. silvicola* generalmente usa termiteros y se sabe muy poco sobre los hábitos de refugio de *S. lilium*, pero rara vez se la ha visto refugiándose en cuevas. La única especie de la que se tiene antecedentes de uso de cuevas como refugio es *A. jamaicensis*, pero en las cavernas del Repechón nunca fue observada ni capturada.

Las estrategias de conservación y actividades turísticas que se realicen en las Cavernas del Repechón, deberán tomar en cuenta los aspectos relacionados con los hábitos de refugio observados en este trabajo. Se plantean actividades de educación usando la información obtenida en este estudio dirigido a turistas, guardaparques y gente que vive en la zona para cambiar la mala percepción que tienen de los murciélagos y de este modo disminuir la perturbación causada por las visitas de la gente a las cuevas.

8. LITERATURA CITADA

AGUIRRE, L.F. 1996. Determinación de la eficiencia de censos rápidos para la estructuración y monitoreo de las comunidades de murciélagos. Tesis de Postgrado en Ecología y Conservación. Universidad Mayor de San Andrés. Bolivia. 129 p.

AGUIRRE, L.F. 1999a. Estado de conservación de los murciélagos de Bolivia. Andïra, 1(1): 2 – 3.

AGUIRRE, L.F. 1999b. Estado de conservación de los murciélagos de Bolivia. Chiroptera Neotropical, 5(1-2): 108 – 112.

AGUIRRE, L.F. 2002. Resource partitioning and community structure of bats (Chiroptera) in a neotropical savanna. Tesis Doctoral Ph.D. Universitaire Instelling Antwerpen. 142 p.

AGUIRRE, L.F. & S. ANDERSON. 1997. Clave de campo para la identificación de los murciélagos en Bolivia. Documentos, Serie Zoología, Nº 5. Editorial Instituto de Ecología. Bolivia. 31 p.

ANDERSON, S. 1997. Mammals of Bolivia. Taxonomy and distribution. Bulletin of the American Museum of Natural History. No. 231. U.S.A. 652 p.

ALTRINGHAM, J.D. 1996. Bats: biology and behaviour. Oxford University Press. U.S.A. 262 p.

ARITA, H.T. 1993. Conservation biology of the cave bats of Mexico. Journal of Mammalogy, 74(3): 693 – 702.

ARITA, H.T. 1996. The conservation of cave-roosting bats in Yucatan, Mexico. Biological Conservation, 76: 177 – 185.

ARITA, H.T. & J.A. Vargas. 1995. Natural history, interspecific association, and incidence of the cave bats of Yucatan, Mexico. The Southwestern Naturalist, 40(1): 29–37.

ARTEAGA, L.B. 1999. Los murciélagos nectarívoros de la gruta San Pedro. Andïra, 1 (1): 4.

ARTEAGA, L. 2001. Efecto de borde sobre la densidad y riqueza de la lluvia de semillas producida por aves y murciélagos en islas de bosque al noreste de Bolivia. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad Mayor de San Andrés. Bolivia.

AVILA, R. 2000. Patrones de uso de cuevas en murciélagos del centro de México. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 121 p.

BONACCORSO, F.J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. Bull. Florida State Mus., Biol. Sci., 24(4): 359 – 408.

BONACCORSO, F.J. & N. Smythe. 1972. Punch marking bats, an alternative to banding. Journal of Mammalogy, 53: 389 – 390.

BONACCORSO, F.J., A. Arends, M. Genoud, D. Cantoni & T. Morton. 1992. Thermal ecology of moustached and ghost-faced bats (Mormoopidae) in Venezuela. Journal of Mammalogy, 73(2): 365 – 378.

BRADBURY, J.W. 1977. Social organization and communication. *En* W.A. Wimsatt (ed.). Biology of bats. Academic Press. New York. Pp. 1-72.

CALLAHAN, E.V.; R.D. Drobney & R.L. Clawson. 1997. Selection of summer roosting sites by Indiana bats (*Myotis sodalis*) in Missouri. Journal of Mammalogy, 78(3): 818 – 825.

CEBALLOS, G., T.H. Fleming, C. Chávez & J. Nassar. 1997. Population dynamics of *Letonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Jalisco, Mexico. Journal of Mammalogy, 78(4): 1220-1230.

CGL, 2002. Actividades Ecoturísticas en el Santuario de Vida Silvestre Cavernas del Repechón. Informe Final Borrador Vol. I. Consultores Galindo Ltda. Prefectura del Departamento de Cochabamba. Unidad de Turismo. 166 p.

COLWELL, R.K. 1999. User's guide to EstimateS Version 5.0.1: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Online User's Guide: viceroy.eeb.uconn.edu/estimates.

CUMAT. 1985. Centro de Investigación de la Capacidad de uso Mayor de la Tierra, Estudio de la capacidad de uso mayor de la Tierra Río Ichilo – Río Isarsama. USAID/BOLIVIA. 85 p.

CULVER, D.C. 1986. Cave faunas. *En* M.E. Soulé (ed.). Conservation Biology, the science of scarcity and diversity. Sinauer Associates, Inc. Massachusetts, U.S.A. Pp. 427- 443.

EMMONS, L.H & F. Feer. 1999. Mamíferos de los bosques húmedos de América tropical. Una guía de campo. Editorial F.A.N. Bolivia. 298 p.

ENTWISTLE, A.C., P.A. Racey & J.R. Speakman. 1997. Roost selection by the brown long-eared bat *Plecotus auritus*. Journal of Applied Ecology, 34: 399-408.

FEINSINGER, P. 2001. Designing field studies for biodiversity conservation. Island Press. U.S.A. 212 p.

FENTON, M.B. 1983. Roosts used by the African bat, *Scotophilus leucogaster* (Chiroptera: Vespertilionidae). Biotropica, 15(2): 129-132.

FENTON, M.B. 1997. Science and the conservation of bats. Journal of Mammalogy, 78(1): 1-14.

FENTON, M.B., D. Audet, D.C. Dunning, J. Long, C.B. Merriman, D. Pearl, D.M. Syme, B. Adkins, S. Pedersen & T. Wohlgenant. 1993. Activity patterns and roost selection by *Noctilio albiventris* (Chiroptera: Noctilionidae) in Costa Rica. Journal of Mammalogy, 74(3): 607 – 613.

FENTON, M.B.; M.J. Vonhof; S.A. Gill; D.S. Johnston; F.A. Reid; D.K. Riskin; K.L. Standing; J.R. Taylor & R. Wagner. 2000. Roosts used by *Sturnira lilium* (Chiroptera: Phyllostomidae). Biotropica, 32(4a): 729 – 733.

FENTON, M.B.; E. Bernard; S. Bouchard; L. Hollis; D.S. Jhonston; C.L. Lausen; J.M. Ratcliffe; D.K. Riskin; J.R Taylor & J. Zigouris. 2001. The bat fauna of Lamanai, Belize: roosts and trophic roles. Journal of Tropical Ecology, 17: 511 – 524.

FINDLEY, J.S. 1993. Bats: a community perspective. Cambridge University Press. U.S.A. 167 p.

FINDLEY, J.S. & D.E. Wilson. 1974. Observations of the Neotropical disk-winged bat, *Thyroptera tricolor* Spix. Journal of Mammalogy, 55: 562 – 571.

FLEMING, T.H. 1988. The short – tailed fruit bat. A study in plant – animal interactions. The University of Chicago Press. U.S.A. 365 p.

GALINDO-GALINDO, C., A. Castro-Campillo, A. Salame-Méndez & J. Ramirez-Pulido. 2000. Reproductive events and social organization in a colony of *Anoura geoffroyi* (Chiroptera: Phyllostomidae) from a temperate Mexican cave. Acta Zool. Mex. (n.s.) 80: 51 – 68.

GENOWAYS, H.H., C.J. Phillips & R.J. Baker. 1998. Bats of the Antillean Island of Grenada: a new zoogeographic perspective. Occasional papers, Museum of Texas Tech University. Number 177, 31.

GRAHAM, G.L. 1988. Interspecific associations among Peruvian bats at diurnal roosts and roost sites. Journal of Mammalogy, 69(4): 711 – 720.

HANDLEY, C.O. 1988. Specimen preparation. *En* Thomas H. Kunz (ed.). Ecological and behavioral methods for the study of bats. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C. Pp. 437 – 456.

HILL, J.E. & J.D. Smith. 1984. Bats a natural history. University of Texas Press. U.S.A. 243 p.

HOYT, R.A. & J.S. Altenbach. 1981. Observations on *Diphylla ecaudata* in captivity. Journal of Mammalogy, 62(1): 215 – 216.

HUTSON, A.M.; S.P. Mickleburgh & P.A. Racey. 2001. Microchiropteran bats: global status survey and conservation action plan. IUCN/SSC Chiroptera Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, U.K. 258 p.

HUMPHREY, S.R. 1975. Nursery roosts and community diversity of neartic bats. Journal of Mammalogy, 59(2): 321 – 346.

KALKO, E.K.V. 1997. Diversity in tropical bats. *En* H. Ulrich (ed.). Tropical biodiversity and systematics. Proceedings of the International Symposium on Biodiversity and Systematics in Tropical Ecosystems. Pp. 13 – 43.

KALKO, E.K.V; C. Handley, Jr. & D. Handley. 1996. Organization, diversity, and long – term dynamics of a neotropical bat community. *En* M.L. Cody & J.A. Smallwood (eds.). Long – term studies of vertebrate communities. Academic Press. U.S.A. Pp. 503 – 553.

KALKO, E.K.V., D. Friemel, C.O. Handley Jr. & H.U. Schnitzler. 1999. Roosting and foraging behavior of two neotropical gleaning bats, *Tonatia silvicola* and *Trachops cirrhosus* (Phyllostomidae). Biotropica 31(2): 344 – 353.

KILLEEN, T.J.; E. García & S.G. Beck. 1993. Guía de árboles de Bolivia. Herbario Nacional de Bolivia – Missouri Botanical Garden. Editorial Instituto de Ecología. Bolivia. 958 p.

KREBS, C.J. 1989. Ecological methodology. HarperCollins*Publishers.* U.S.A. 654 p.

KUNZ, T.H. 1973. Population studies of the cave bat (*Myotis velifer*): Reproduction, growth, and development. Occasional papers of the Museum of Natural History. The University of Kansas, 15:1 – 43.

KUNZ, T.H. 1982. Roosting ecology. *En* T.H. Kunz (ed.). Ecology of bats. Plenum Press. New York. London. Pp. 1 – 56.

KUNZ, T.H., M.S. Fujita, A. Brooke & G.F. McCracken. 1994. Convergence in tent architecture and tent-making behavior among neotropical and paleotropical bats. Journal of Mammalian Evolution, 2(1): 57 – 79.

KUNZ, T.H. & G.F. McCracken. 1996. Tents and harems: apparent defense of foliage roosts by tent-making bats. Journal of Tropical Ecology, 12:121 – 137.

KUNZ, T.H.; C.R. Tidemann & G.C. Richards. 1996. Capturing Mammals. Small Volant Mammals. *En* D.E. Wilson, F.R. Cole, J.D. Nichols, R. Rudran & M. S. Foster (eds.). Measuring and Monitoring Biological Diversity. Standard Methods for Mammals. Smithsonian Institution Press. Washington and London. Pp. 122 – 145.

LEWIS, S.E. 1995. Roost fidelity of bats: a review. Journal of Mammalogy, 76(2): 481 – 496.

LIM, B.K. & M.D. Engstrom. 2001. Species diversity of bats (Mammalia: Chiroptera) in Iwokrama Forest, Guyana, and the Guianan subregion: implications for conservation. Biodiversity and Conservation, 10: 613 – 657.

MAGURRAN, A.E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press. U.S.A. 179 p.

MARCONI, M.R. 1992. El sistema nacional de áreas protegidas y las áreas bajo manejo especial. *En* M. Marconi (ed.). Conservación de la Diversidad Biológica en Bolivia, CDC-USAID. Pp. 323 – 368.

McCRACKEN, G.F. 1989. Cave conservation: special problems of bats. The NSS Bulletin, 51: 49-51.

McCRACKEN, G.F. & J.W. Bradbury. 1981. Social organization and kinship in the polygynous bat, *Phyllostomus hastatus*. Behavioral Ecology and Sociobiology, 8: 11 – 34.

McNAB, B.K. 1971. The structure of tropical bat faunas. Ecology, 52(2): 352-358.

McNAB, B.K. 1974. The behavior of temperate cave bats in a subtropical environment. Ecology, 55: 943 – 958.

McNAB. 1982. Evolutionary alternatives in the physiological ecology of bats. *En* T.H. Kunz (ed.). Ecology of bats. Plenum Press. New York. London. Pp. 151–200.

MEDELLIN, R.A. 1993. Estructura y diversidad de una comunidad de murciélagos en el trópico húmedo mexicano. *En* R.A. Medellín & G. Ceballos (eds.). Avances en el estudio de los mamíferos de México. Publicaciones especiales, Vol. I, Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C., México. Pp. 333 – 354.

MEDELLIN, R.A. & H.T. Arita. 1989. *Tonatia evotis* and *Tonatia silvicola.* Mammalian Species, 334: 1 – 5.

MITCHELL – JONES, A.J. 1987. The bat worker´s manual. Edited by A.J. Mitchell – Jones. Nature Conservancy Council. Peterborough, United Kingdom. 108 p.

MORENO, C.E. & G. Halffter. 2000. Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. Journal of Applied Ecology, 37: 149 – 158.

MORRISON, D.W. 1978. Lunar phobia in a neotropical fruit bat, *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). Anim. Behav., 26: 852 – 855.

MORRISON, D.W. 1979. Apparent male defense of tree hollows in the fruit bat, *Artibeus jamaicensis*. Journal of Mammalogy, 60(1): 11 – 15.

MORRISON, D.W. 1980. Foraging and day roosting dynamics of canopy fruit bats in Panama. Journal of Mammalogy, 61(2): 20 – 29.

NAVARRO, G. 1997. Contribución a la clasificación ecológica y florística de los bosques de Bolivia. Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental, 2: 3-37.

NEUWEILER, G. 2000. The biology of bats. Oxford University Press. New York. Oxford. 310 p.

NOWAK, R.M. 1994. Walker's bats of the world. The Jhons Hopkins University Press. Baltimore. 287 p.

ORTEGA, J. & H.T. Arita. 1999. Structure and social dynamics of harem groups in *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). Journal of Mammalogy, 80(4): 1173 – 1185.

PALMEIRIM, J.M. & L. Rodrigues. 1993. The 2-minute harp trap for bats. Bat research news, 34(2, 3): 60 – 64.

PDAR. 1993. Plan Maestro del Parque Nacional Carrasco. Tomo 1. Vol. 2. SERINCO – Universidad NUR – CISTEL (UMSS).

PIERSON, E.D.; W.E. Rainey & M. Miller. 1995. Night roost sampling: a window on the forest bat community in Northern California. *En* R.M.R. Barclay & R.M. Brigham (eds.). Bats and Forests Symposium. British Columbia. Pp. 151 – 163.

POMEROY, D. 1990. Why fly? The possible benefits for lower mortality. Biol. J. Linn. Soc., 40: 53 – 65.

PORTER, F.L. 1978. Roosting patterns and social behavior in captive *Carollia perspicillata.* Journal of Mammalogy, 59(3): 627 – 630.

RAMIREZ-PULIDO, J., C. Galindo-Galindo, A. Castro-Campillo, A. Salame-Méndez & M.A. Armelia. 2001. Colony size fluctuation of *Anoura geoffroyi.* The Southwestern Naturalist, 46(3): 358 – 409.

RIOS – ARAMAYO, R; A. Loayza– Freire & D.M. Larrea. 2000. La importancia de los murciélagos como dispersores de semillas en Bosques Húmedos Montanos. Andïra, 2(1): 3.

RIVAS MARTINEZ, S. 1995. Clasificación bioclimática de la tierra. Folia Botánica Matritensis, 16: 1 – 29.

SANDOVAL, M. 1998. Estructura y diversidad del bosque tropical en el Parque Nacional Carrasco, comunidad San Rafael. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad Mayor de San Simón. Cochabamba, Bolivia. 102 p.

SEDGELEY, J.A. & C.F.J. O'Donnell. 1999. Roost selection by the long-tailed bat, *Chalinolobus tuberculatus*, in temperate New Zealand rainforest and its implications for the conservation of bats in managed forests. Biological Conservation, 88: 261 – 276.

SHERWIN, R.E., D. Stricklan & D.S. Rogers. 2000. Roosting affinities of Townsend's big-eared bat (*Corynorhinus townsendii*) in northern Utah. Journal of Mammalogy, 81(4): 939 – 947.

SHUMP, K.A., Jr. & A.U. Shump. 1980. Comparative insulation in Vespertiolionid bats. Comparative Biochemistry and Physiology, 66A: 351 – 354.

SIEGEL, S. & N.J. Castellan. 1995. Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta. Editorial Trillas. 437 p.

SIMMONS, N.B. & R.S. Voss. 1998. The mammals of Paracou, French Guiana: a neotropical lowland rainforest fauna. Part 1. Bats. Bulletin of the American Museum of Natural History, Nº 237. U.S.A. 219 p.

SMITH, E.P. & G. van Belle. 1984. Nonparametric estimation of species richness. Biometrics, 40: 119 – 129.

STEBBINGS, R.E. 1995. Why should bats be protected? A challenge for conservation. Biological Journal of Linnean Society, 56: 103 – 118.

SWIFT, S.M. & P.A. Racey. 1983. Resource partitioning in two species of Vespertiolionid bats (Chiroptera) occupying the same roost. J. Zool. Lond., 200: 249 – 259.

TERRAZAS, J.E. 1994. Zonificación preliminar del Santuario de Vida Silvestre "Cavernas del Repechón". Ministerio de Desarrollo sostenible y Medio ambiente. Parque Nacional Carrasco. 33 p.

TUTTLE, M.D. 1997. America's Neighborhood Bats. University of Texas Press. U.S.A. 96 p.

TUTTLE, M.D. & D.E. Stevenson. 1981. Variation in the cave environment and its biological implications. *En* R. Stitt (ed.). Cave gating, a handbook, 2nd Ed. National Speleological Society, Huntsville, U.S.A. Pp. 46 – 59.

TUTTLE, M.D., A.R. Taylor, R.A. Medellín & S. Walker. 2000. Murciélagos y minas. Bat Conservation International, Inc. Resource Publication Nº 3A. Publicaciones PCMM. 56 p.

VARGAS, A. 2000. Estructura de la comunidad de murciélagos en dos pisos bioclimáticos del Parque Nacional Carrasco (Cochabamba - Bolivia). Tesis

de Licenciatura en Biología. Universidad Mayor de San Simón. Cochabamba, Bolivia. 86 p.

VAUGHAN, T.A. 1959. Functional morphology of three bats*: Eumops, Myotis, Macrotus*. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kans., 12: 1 – 153.

VAUGHAN, T.A. 1970a. The skeletal system. *En* Biology of bats. Vol. I. W.A. Wimsatt (ed.). Academic Press. 406 p.

VAUGHAN, T.A. 1970b. The transparent dactylopatagium minus in phyllostomid bats. Journal of Mammalogy, 51: 142 – 145.

WILLIAMS, C.F. 1986. Social organization of the bat, *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae). Ethology, 71: 265 – 282.

WOHLGENANT, T.J. 1994. Roost interactions between the common vampire bat (*Desmodus rotundus*) and two frugivorous bats (*Phyllostomus discolor* and *Sturnira lilium*) in Guanacaste, Costa Rica. Biotropica, 26(3): 344 – 348.

ANEXO 1

A) Promedios Estacionales, mensuales y anuales de precipitación pluvial, Villa Tunari. El promedio de época lluviosa se realizó con datos de 10 años, el promedio anual y de época seca se realizó con datos de 11 años.

Oct.	Nov.	Dic.	Ene.	Feb.	Mar.	Abr.	May.	Jun.	Jul.	Ago.	Sep.
401	657	638	789	778	831	454	405	153	142	150	258
Epoca lluviosa						Epoca seca					
4199 mm.						1617 mm					
Anual 5852 mm.											

Fuente: Sandoval, 1998.

B) Temperaturas promedio, mensuales y anuales, Villa Tunari.

	TMAX					**TMIN**				
	Extremas diarias mensual o anual					Extremas diarias mensual o anual				
	PROM	ALTA	BAJA	ALTA	BAJA	PROM	ALTA	BAJA	ALTA	BAJA
Jul	27,2	34,4	13,3	30,1	23,9	16,6	23,3	5,5	20,1	15,3
Jul	29,0	39,0	12,2	35,4	23,6	16,4	25,0	7,2	20,2	13,6
Sep	30,2	39,0	14,0	35,4	28,1	17,5	30,0	8,0	19,0	13,8
Oct	31,7	39,0	17,0	34,6	30,1	19,3	28,9	12,0	21,0	13,8
Nov	31,1	38,0	21,1	33,6	29,0	19,7	26,7	12,0	22,7	13,8
Dic	31,7	37,2	23,3	32,6	30,6	20,8	27,2	14,5	22,3	19,0
Ene	31,3	38,0	21,7	34,5	29,8	21,1	26,1	14,4	22,4	19,0
Feb	31,0	37,2	23,3	32,9	29,4	20,5	24,4	13,9	22,1	19,1
Mar	31,0	35,0	18,9	33,0	30,3	20,8	29,4	15,5	21,8	19,1
Abr	29,9	35,5	17,8	32,1	28,1	19,9	24,4	14,4	21,0	17,8
May	28,0	37,2	15,0	29,6	24,6	18,7	24,4	21,1	20,0	17,3
Jun	25,3	32,2	13,9	27,1	31,3	16,4	26,0	7,2	18,3	13,3
ANUAL	**29,6**	**39,0**	**12,2**	**30,5**	**28,7**	**19,2**	**30,0**	**5,5**	**20,3**	**18,2**

Promedios anuales y totales basados en 10 años completos
TMAX = Temperatura máxima en ºC
TMIN = Temperatura mínima en ºC
TPROM = Temperatura promedio en ºC

Fuente: Sandoval, 1998.

ANEXO 2

Análisis estadístico binomial realizado en SAS ver. 6.11

A) Resultados del análisis estadístico binomial tomando en cuenta la presencia o ausencia de las especies en las cuevas (entre épocas).

```
The SAS System                        The GENMOD Procedure
                                       Model Information
                            Description                       Value
                            Data Set                          WORK.BINOM
                            Distribution                      BINOMIAL
                            Link Function                     LOGIT
                            Dependent Variable                PRES
                            Dependent Variable                N
                            Observations Used                 42
                            Number Of Events                  26
                            Number Of Trials                  42

                                     Class Level Information
                                     Class     Levels  Values
                                     CUEVA          3  A B C
                                     EPOCA          2  H S

                              Wald Statistics For Type 3 Analysis
                               Source         DF   ChiSquare  Pr>Chi
                               CUEVA           2      0.1720  0.9176
                               EPOCA           1      0.3765  0.5395
                               CUEVA*EPOCA     2      1.3688  0.5044
```

B) Resultados del análisis estadístico binomial, tomando en cuenta la abundancia de los individuos observados en las cuevas y las épocas húmeda y seca.

```
The SAS System     11:24 Saturday, January 20, 1996   1

                                       The GENMOD Procedure
                                        Model Information
                            Description                       Value
                            Data Set                          WORK.BINOM
                            Distribution                      BINOMIAL
                            Link Function                     LOGIT
                            Dependent Variable                PRES
                            Dependent Variable                N
                            Frequency Weight Variable         COUNT
                            Observations Used                 17
                            Sum Of Frequency Weights          4999
                            Number Of Events                  14
                            Number Of Trials                  17
                            Missing Values                    13

                                     Class Level Information
                                     Class     Levels  Values
                                     EPOCA          2  H S
                                     CUEVA          3  A B C


                                Wald Statistics For Type 3 Analysis
                                Source       DF   ChiSquare  Pr>Chi
                                EPOCA         1     16.3308  0.0001
                                CUEVA         2      4.2530  0.1193
```

C) Análisis estadístico binomial basado en la presencia o ausencia de las especies en las tres zonas establecidas en cada cueva.

```
The SAS System     11:24 Saturday, January 20, 1996   1

                                       The GENMOD Procedure
                                        Model Information
                            Description                       Value
                            Data Set                          WORK.BINOM
                            Distribution                      BINOMIAL
```

Link Function	LOGIT
Dependent Variable	PRES
Dependent Variable	N
Observations Used	45
Number Of Events	14
Number Of Trials	45

Class Level Information

Class	Levels	Values
ZONA	3	1 2 3
CUEVA	3	1 2 3

Wald Statistics For Type 3 Analysis

Source	DF	ChiSquare	Pr>Chi
ZONA	2	0.4509	0.7981
CUEVA	2	0.0986	0.9519
ZONA*CUEVA	4	1.9454	0.7458

ANEXO 3

Sumario de especies

En esta sección se incluye un breve resumen de las especies registradas en las cuevas y en sus alrededores. Los datos incluidos son los siguientes: la familia, subfamilia, número de individuos colectados y el registro en la zona de las cavernas del Repechón. De los individuos preservados se indica el sexo y largo del antebrazo. Una breve revisión bibliográfica indica la distribución de la especie en América y Bolivia, algunos aspectos importantes sobre sus hábitos de refugio y su estado de conservación en Bolivia.

***Carollia perspicillata* (Linnaeus)**

Familia: Phyllostomidae *Subfamilia: Carolliinae*

Material colectado: Un individuo hembra colectado.

LA = 42.06 mm.

Esta especie fue capturada en las tres cuevas y sus alrededores y es la más abundante en la zona. El único individuo colectado fue capturado en la cueva B. Distribución: Sur de México hasta Paraguay y sur de Brasil (Nowak, 1994), hasta por lo menos 2400 m de altitud (Emmons y Feer, 1999). En Bolivia está registrada en los departamentos de Pando, Beni, Santa Cruz, Cochabamba y La Paz (Anderson, 1997). Su estado de conservación es estable (Aguirre, 1999a). Estos murciélagos se refugian solos, en pequeños grupos y en colonias de cientos a miles individuos (Nowak, 1994). Machos y hembras viven juntos a lo largo del año y pueden formar harenes (Porter, 1978; Williams, 1986).

***Carollia castanea* H. Allen**

Familia: Phyllostomidae *Subfamilia: Carolliinae*

Material colectado: Ningún individuo de esta especie fue colectado.

Esta especie fue capturada en las cuevas A y C y en los alrededores. Distribución: desde Honduras a Bolivia (Nowak, 1994), donde está presente en los departamentos de Pando, Beni, Santa Cruz, Cochabamba y La Paz (Anderson, 1997). Su estado de conservación es estable (Aguirre, 1999a). Presenta hábitos de refugio similares a *Carollia perpicillata* (Nowak, 1994).

***Diphylla ecaudata* Spix**

Familia: Phyllostomidae *Subfamilia: Desmodontinae*

Material colectado: Un individuo macho colectado.

LA = 52.38 mm.

Esta especie fue observada en la cueva A y el individuo colectado fue capturado en la cueva C. Este registro constituye el primero para el departamento de Cochabamba. Distribución: desde el sur de Texas y este de México al norte de Bolivia y sud – centro de Brasil (Nowak, 1994). En Bolivia esta especie está reportada para dos localidades de los departamentos de Pando y norte de La Paz (Anderson, 1997). Su estado de conservación se considera potencialmente vulnerable (Aguirre, 1999a). Esta especie no es gregaria y no se amontona en sus refugios; generalmente se encuentran 1–3 individuos (Nowak, 1994).

***Desmodus rotundus* (É Geoffroy Saint-Hilaire)**

Familia: Phyllostomidae *Subfamilia: Desmodontinae*

Material colectado: Ningún individuo fue colectado.

Esta especie fue capturada en la cueva B y en los alrededores. Pocos individuos fueron observados en la cueva A, pero se registraron colonias estables en la cueva C. Distribución: norte de México al centro de Chile, Argentina y Uruguay (Nowak, 1994), hasta los 1400 m de altitud (Emmons y Feer, 1999). En Bolivia: en los departamentos de Pando, Beni, Santa Cruz, Cochabamba, Chuquisaca, Tarija y La Paz (Anderson, 1997). Estado de conservación: estable (Aguirre, 1999a). Puede refugiarse solo, en pequeños grupos o en colonias grandes, la mayoría de las colonias contienen 20–100 murciélagos (Nowak, 1994). Tiene una organización social compleja en la que las hembras forman grupos estables que duermen juntos, se alimentan en el mismo territorio y cooperan compartiendo la comida uno con otro por regurgitación (Emmons y Feer, 1999).

***Anoura caudifer* (É Geoffroy Saint-Hilaire)**

Familia: Phyllostomidae *Subfamilia: Glossophaginae*

Material colectado: Cuatro individuos machos colectados

LA = 36.84 ± 0.63 mm. (n=4)

Esta especie fue capturada en las tres cuevas y sus alrededores. Los individuos colectados fueron capturados en la cueva B (1) y en los alrededores (3). Distribución: desde el norte de Sud América al sur de Bolivia y Brasil (Nowak, 1994), al este de los Andes, hasta los 3000 m de altitud (Emmons

y Feer, 1999). En Bolivia está registrada para los departamentos de Beni, Santa Cruz, Cochabamba, Chuquisaca y La Paz (Anderson, 1997). Su estado de conservación es potencialmente vulnerable (Aguirre, 1999a). Duermen en pequeños grupos, y parecen ser comunes sólo donde hay cuevas o grietas en rocas (Emmons y Feer, 1999).

***Myotis nigricans* (Schinz)**

Familia: Vespertilionidae

Material colectado: Dos individuos colectados, un macho y una hembra.

LA = 35.77 ± 1.09 mm. (n=2)

Esta especie fue capturada en las tres cuevas y en los alrededores de las cuevas A y B. Los individuos colectados fueron capturados en las cuevas A y C. Distribución: en la costa este y oeste de México al norte de Argentina (Nowak, 1994). En Bolivia: en los departamentos de Pando, Beni, Santa Cruz, Cochabamba, Tarija y La Paz (Anderson, 1997). Su estado de conservación es estable (Aguirre, 1999a) La mayoría de las especies del género *Myotis* duerme apiñada en grupos (Emmons y Feer, 1999).

***Phyllostomus hastatus* (Pallas)**

Familia: Phyllostomidae *Subfamilia: Phyllostominae*

Material colectado: Un individuo macho colectado.

LA = 88.38 mm.

Esta especie fue capturada en la cueva B (únicamente en el mes de febrero) y en los alrededores de la cueva C. El individuo colectado fue encontrado muerto en la entrada de la cueva B. Distribución: desde el sur de México al centro de Bolivia y sudeste de Brasil, hasta los 1300 m de altitud (Emmons y Feer, 1999). En Bolivia está reportado para los departamentos de Pando, Beni, Santa Cruz, Cochabamba y La Paz (Anderson, 1997). Estado de conservación: estable. Se refugian en grandes congregaciones de grupos apretados (Emmons y Feer, 1999), formando harenes estables o grupos de solteros menos estables (McCracken y Bradbury, 1981).

***Artibeus jamaicensis* Leach**

Familia: Phyllostomidae *Subfamilia: Stenodermatinae*

Material colectado: Ningún individuo colectado.

Esta especie fue capturada en los alrededores de las cuevas, donde su abundancia es alta. Distribución: Centro de México a Paraguay y Centro de Brasil (Nowak, 1994). En Bolivia está registrada para los departamentos de Pando, Beni, Santa Cruz, Cochabamba y La Paz (Anderson, 1997). Estado de conservación: estable (Aguirre, 1999a). Se refugian en grupos, ya sea en cuevas o en "tiendas" fabricadas con el follaje, formando harenes (Morrison, 1979; Ortega y Arita, 1999).

***Artibeus lituratus* (Olfers)**

Familia: Phyllostomidae *Subfamilia: Stenodermatinae*

Material colectado: Ningún individuo colectado.

Esta especie fue capturada en los alrededores de las cuevas, donde su abundancia es alta. Distribución: desde el sur de México al norte de Argentina (Nowak, 1994). En Bolivia está reportada para los departamentos de Pando, Beni, Santa Cruz, Cochabamba y La Paz (Anderson, 1997). Estado de conservación: estable (Aguirre, 1999a). Se refugia debajo de las hojas de palmeras (Nowak, 1994); el tamaño de estos grupos varía de día a día y generalmente están formados por un macho y dos o tres hembras con crías (Morrison, 1980).

***Artibeus glaucus* Thomas**

Familia: Phyllostomidae *Subfamilia: Stenodermatinae*

Material colectado. Ningún individuo colectado.

Un solo individuo de esta especie fue capturado en los alrededores de las cuevas A y B. Distribución: en Colombia, Venezuela, Guayana, Ecuador; Perú y Bolivia (Nowak, 1994). En Bolivia está reportada para los departamentos de Beni, Santa Cruz, Cochabamba y La Paz (Anderson, 1997). Su estado de conservación es potencialmente vulnerable (Aguirre, 1999a). Sus hábitos de refugio son poco conocidos, se los ha observado refugiarse en tiendas construidas de hojas de palmas (Emmons y Feer, 1999).

***Mesophylla macconelli* Thomas**

Familia: Phyllostomidae *Subfamilia: Stenodermatinae*

Material colectado. Ningún individuo colectado.

Esta especie fue capturada en los alrededores de las cuevas A y B. Distribución: desde Costa Rica hasta el norte de Bolivia y el sur de la cueva amazónica del Brasil, hasta los 1000 m de altitud (Emmons y Feer, 1999). En Bolivia está registrada para los departamentos de Pando, Beni, Santa

Cruz y La Paz (Anderson, 1997). Estado de conservación: potencialmente vulnerable (Aguirre, 1999a). Se refugia en grupos pequeños en árboles huecos y en tiendas construidas de hojas de palmas (Emmons y Feer, 1999).

***Platyrrhinus infuscus* (Peters)**

Familia: Phyllostomidae *Subfamilia: Stenodermatinae*

Material colectado. Ningún individuo colectado.

Tres individuos de esta especie fueron capturados en los alrededores de las cuevas A y B. Distribución: desde el sur de México a Bolivia, Paraguay, Uruguay y sudeste de Brasil (Emmons y Feer, 1999). En Bolivia está registrada en los departamentos de Pando, Beni, Santa Cruz, Cochabamba y La Paz (Anderson, 1997). Estado de conservación: potencialmente vulnerable (Aguirre, 1999a). Estos murciélagos duermen en pequeños grupos de 6-20 individuos en cuevas y "tiendas", probablemente formando harenes (Emmons y Feer, 1999).

***Sturnira lilium* (É Geoffroy Saint-Hilaire)**

Familia: Phyllostomidae *Subfamilia: Stenodermatinae*

Material colectado: Un individuo macho colectado.

LA = 42.62 mm.

Esta especie fue capturada en los alrededores de la cueva C, donde su abundancia es alta. Distribución: desde México al norte de Argentina y posiblemente Chile (Nowak, 1994), hasta por lo menos 3500 m de altitud (Emmons y Feer, 1999). En Bolivia está registrada para los departamentos de Pando, Beni, Santa Cruz, Cochabamba, Chuquisaca, Tarija y La Paz (Anderson, 1997). Estado de conservación: estable (Aguirre, 1999a). Se conoce muy poco sobre sus hábitos de refugio (Emmons y Feer, 1999) y los sitios usados huecos de árboles, enredaderas y la base de las hojas de palmeras (Fenton *et al.*, 2000).

***Sturnira magna* de la Torre**

Familia: Phyllostomidae *Subfamilia: Stenodermatinae*

Material colectado. Ningún individuo colectado.

Esta especie fue capturada en los alrededores de las cuevas. Región amazónica de Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia (Nowak, 1994). En Bolivia está reportada para los departamentos de

Cochabamba y La Paz (Anderson, 1997). Estado de conservación: vulnerable (Aguirre, 1999a). Al igual que *S. lilium*, sus hábitos de refugio son poco conocidos.

***Tonatia silvicola* (D'Orbigny)**

Familia: Phyllostomidae *Subfamilia: Phyllostominae*

Material colectado: Ningún individuo colectado.

Esta especie fue capturada en los alrededores de las cuevas, donde su abundancia es alta. Distribución: desde el este de Honduras hasta Bolivia y el norte de Argentina. En Bolivia está reportada para los departamentos de Pando, Beni, Santa Cruz y La Paz (Anderson, 1997). Estado de conservación: estable(Aguirre, 1999a). Se refugia en huecos de árboles y nidos de termitas (Medellín y Arita, 1989; Kalko *et al.*, 1999, Nowak, 1994), en grupos pequeños (4-5 individuos) posiblemente formando harenes (Kalko *et al.*, 1999).

***Vampyrodes caraccioli* (Thomas)**

Familia: Phyllostomidae *Subfamilia: Stenodermatinae*

Material colectado: Un individuo hembra colectado.

LA = 41.08 mm.

Esta especie fue capturada en los alrededores de la cueva C. Distribución: desde el sur de México al norte de Brasil y Bolivia (Nowak, 1994). Según Anderson (1997) su distribución en Bolivia se restringe a los departamentos de Beni y La Paz. Estado de conservación: potencialmente vulnerable (Aguirre, 1999a). Se refugia en grupos pequeños (2 o 4 individuos) debajo de las hojas de palmeras, las cuales no están adaptadas como una "tienda" (Emmons y Feer, 1999).

***Eptesicus* sp. Rafinesque**

Familia: Vespertilionidae

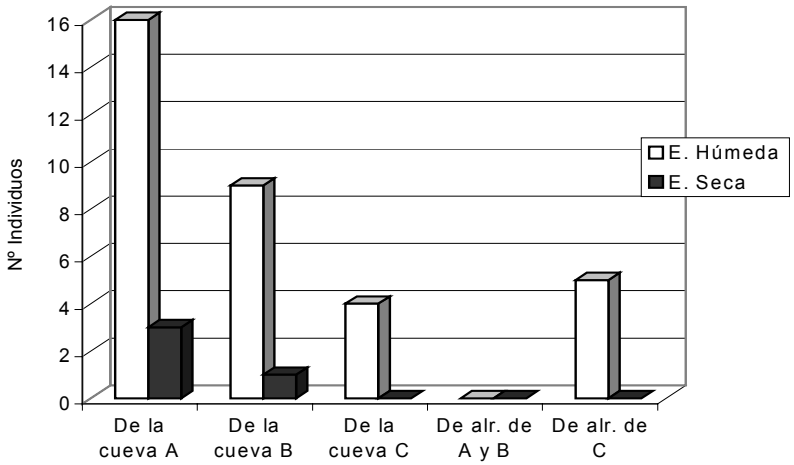
Material colectado. Ningún individuo colectado.

Un solo individuo de este género fue capturado en los alrededores de las cuevas A y B. La distribución de este género es mundial y en América está presente desde Canadá hasta Argentina y Uruguay. En Bolivia este género no está registrado para los departamentos de Potosí y Oruro (Anderson, 1997). Estado de conservación: las dos especies registradas para Bolivia son potencialmente vulnerables (Aguirre, 1999a).

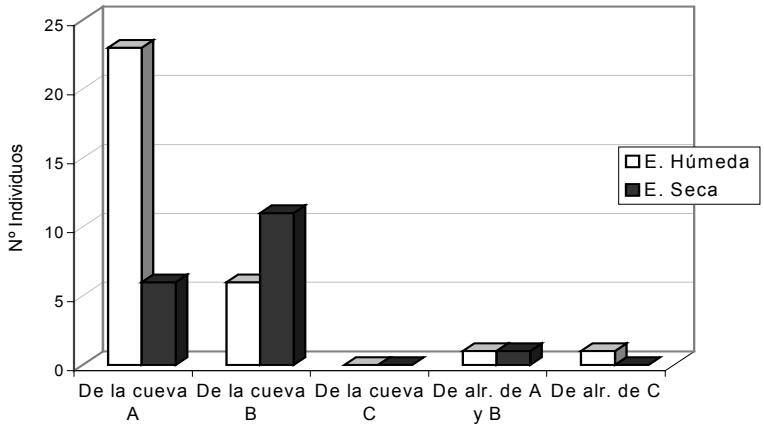
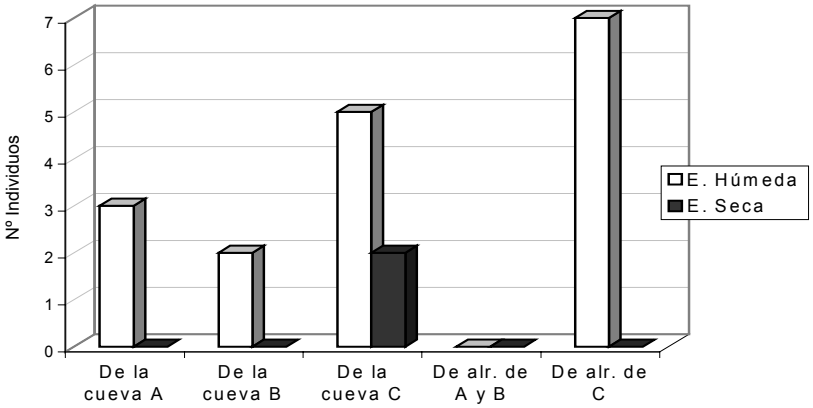
ANEXO 4

Recapturas de murciélagos en las cuevas en estudio, en las épocas húmeda y seca.

A) Recapturas de murciélagos en la Cueva A.



B) Recapturas de murciélagos en la Cueva B



C) Recapturas de murciélagos en la Cueva C