

UNIVERSIDAD MAYOR DE SAN SIMÓN
FACULTAD DE CIENCIAS Y TECNOLOGÍA
CARRERA DE LICENCIATURA EN BIOLOGÍA



**CARACTERIZACIÓN GENERAL DE REFUGIOS CAVERNÍCOLAS
DE MURCIÉLAGOS EN EL ESTE DEL DEPARTAMENTO DE
SANTA CRUZ, BOLIVIA.**

Tesis de Grado, Presentado Para Optar al Diploma Académico de
Licenciatura en Biología.

Presentado por: DENNIS EDGAR LIZARRO ZAPATA

Tutor: Luis Fernando Aguirre Urioste, *PhD.*

COCHABAMBA – BOLIVIA

Octubre, 2015

A Mauricio, mi primo, el ángel que me cuida cada instante de mi vida.

A Zulema y Daniel, por iluminarme con la paz de sus sonrisas, por detenerme en mi alocada carrera, ¡por enseñarme a disfrutar la vida!

A mi querida familia Jaime, María Elena, Noheia y Anahis por brindarme su amor y apoyo incondicional.

AGRADECIMIENTOS

A Dios por darme la vida, fuerza y salud que me permiten lograr mis objetivos.

A mis padres Jaime y María Elena, por el amor que me brindan, sus desvelos, sus sacrificios, sus consejos, su apoyo y estar a mi lado en cada etapa de mi vida.

A Zulema, mi amada esposa, por entenderme y tenerme paciencia, por su verdadero amor que me brinda día a día para alcanzar nuevas metas, tanto profesionales como personales.

A Daniel, mi hijo, por hacerme cada día una mejor persona y afrontar las adversidades con una sonrisa.

A mis hermanas Nohelia y Anahis por apoyarme y alentarme a seguir adelante..

A Luis Fernando Aguirre, por su valiosa amistad, por ser el mentor que me impulsó a tener pasión y amor hacia los murciélagos, por la confianza que deposita en mi persona, por todo el apoyo y paciencia brindada para la realización de esta tesis.

A Isabel Galarza, por el cariño y apoyo constante en todo momento para la realización de todos los trabajos con murciélagos.

Al Programa para la Conservación de Murciélagos de Bolivia (PCMB), mi segundo hogar, que me abrió las puertas del mundo de los murciélagos y por confiar en mi para la realización de esta tesis.

A Aideé Vargas por brindarme siempre su amistad y colaboración, por sus enseñanzas en los viajes de campo y brindarme las herramientas necesarias para plantear y realizar esta tesis.

A las becas Whitley Found Nature que financiaron y apoyaron la realización de este trabajo.

A Melina Campero y José Carlos Pérez por su colaboración en los análisis de datos y sugerencias en este campo.

A Marco Antonio Cavero, mi hermano y amigo, por todos los momentos gratos compartidos, por siempre estar pendiente de mis viajes y de las aventuras que emprendía.

A todos los miembros del PCMB, por su amistad y colaboración incondicional, en especial a Diego Peñaranda, José Carlos Pérez, Jazmín Quiroz, René Carpio, Paulo Mejía, Claudia Sandoval, Saúl Zuna, Alison Arauco, Fabricio Claire.

A mis docentes Erika Fernández, Carola Antezana, Freddy Navarro, Mabel Maldonado, Edgar Goytia, Milton Fernández, Ricardo Sahonero por sus valiosas enseñanzas y su amistad, tanto en aulas como en los viajes de estudio.

A Martha, Víctor, Thelma, Rosario, Alicia, Edwin, Gonzalo, Eynar, Jonathan, Yesenia, Alejandro, Fabio, por los consejos, apoyo y siempre estar unidos como familia.

A mis amigos Juan Pablo Altamirano, Huber Villca, David Ramírez, Bronson Hinojosa, con los que compartimos años universitarios como también divertidos e inolvidables viajes juntos.

A todos los guardaparques y comunarios de las localidades de estudio, por su ayuda y compañía durante las caminatas largas que se realizaban en busca de cuevas.

Finalmente a todos los amigos y compañeros que de una u otra manera formaron parte o colaboraron en la realización de este trabajo.

¡Muchas Gracias!

FICHA RESUMEN

Los murciélagos cumplen un papel muy importante en la naturaleza como polinizadores, dispersores de semillas y control natural de plagas de cultivos agrícolas, además son indicadores de niveles de perturbación de hábitat y ofrecen una amplia visión de la salud de un ecosistema. Esta enorme importancia contrasta con la falta de información sobre el estado actual de los refugios en Bolivia. Se pretende generar información sobre las características estructurales de los refugios cavernícolas que se encuentran habitados por murciélagos y describir las diferentes especies encontradas al interior de cada refugio evaluado, con la finalidad de tener bases biológicas para la implementación de estrategias de conservación que garanticen la sobrevivencia de sus poblaciones. Se realizó una búsqueda y georeferenciación de cuevas, posteriormente la caracterización ambiental y estructural para obtener información biológica mediante captura e identificación de murciélagos.

Un total de 19 cuevas fueron encontradas y evaluadas, los parámetros microambientales se correlacionaron con los estructurales mostrando relación entre la longitud y la humedad, identificándose 7 especies de murciélagos cavernícolas, finalmente en 4 cuevas se encontraron 2 especies de murciélagos amenazados en Bolivia. Las cuevas evaluadas son nuevos registros de este tipo de ambientes importantes para murciélagos en el país, se determinó que la presencia o ausencia de especies de murciélagos depende de las características estructurales del refugio (largo, complejidad) y no así de sus valores de temperatura y humedad. Se encontraron especies de alta especialización en el uso de cuevas que podrían ser susceptibles a extinciones locales.

Se debe realizar futuras investigaciones sobre la ecología de las especies de murciélagos cavernícolas, seguir evaluando los patrones de refugio de murciélagos y su rango de distribución y finalmente generar programas de conservación y manejo para las cuevas.

INDICE GENERAL

	Página
DEDICATORIA	II
AGRADECIMIENTOS	III
FICHA RESUMEN	V
INDICE GENERAL	VI
INDICE FIGURAS	IX
INDICE CUADROS	XI
1. INTRODUCCIÓN	1
2. OBJETIVOS	3
3. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA	4
3.1 Generalidades de los murciélagos.....	4
3.2 Comunidades de murciélagos.....	6
3.3 Uso de recursos.....	6
3.4 Ecología de los refugios en murciélagos.....	7
3.5 Evolución y hábitos de refugio refugio.....	11
3.6 Elección del refugio apropiado.....	13
3.7 Fidelidad al refugio.....	15
3.8 Clasificación de los murciélagos y sus refugios.....	15
3.9 El uso de cuevas como refugio.....	17
3.10 Conocimiento de las cuevas y murciélagos en Bolivia.....	21
4. METODOLOGÍA	23
4.1 Área de estudio.....	23
4.2 Georeferenciación de las cuevas.....	24
4.3 Caracterización de las cuevas.....	25
4.4 Información biológica en las cuevas.....	26
4.4.1 Captura de murciélagos en las cuevas.....	27
4.4.2 Recopilación de información de las especies.....	28
4.5 Análisis de los datos.....	29

4.5.1 Composición de especies.....	29
4.5.2 Índice de Asociación Interespecífica.....	29
4.5.3 Relación entre variables ambientales y presencia de especies.....	30
5. RESULTADOS	31
5.1 Identificación y georeferenciación de refugios cavernícolas.....	31
5.2 Evaluación de refugios cavernícolas.....	33
5.2.1 Refugios cavernícolas en San Matías.....	34
a) Curicha.....	34
b) Curicha 2.....	35
5.2.2 Refugios cavernícolas en Ascensión de Guarayos.....	36
a) Cueva Ascensión.....	37
5.2.3 Refugios cavernícolas en San Ignacio de Velasco.....	38
a) Cueva del Yeso.....	38
5.2.4 Refugios cavernícolas en la Serranía de Huanchaca.....	39
a) Torres 1.....	39
b) Torres 2.....	41
c) Torres 3.....	42
d) Cueva del Tigre.....	43
e) Cueva La Cruz.....	44
f) Cueva Hojarasca.....	46
g) Cueva Torre Mediana.....	47
h) Cueva Torre Mediana 2.....	48
5.2.5 Refugios cavernícolas en Roboré.....	50
a) Cueva del Mono 1.....	50
b) Cueva del Mono 2.....	51
c) Cueva del Mono 3.....	52
5.2.6 Refugios cavernícolas en Puerto Suárez.....	54
a) Motacucito.....	54
5.2.7 Refugios cavernícolas en Santiago de Chiquitos.....	55
a) Miserendino.....	56
b) Puente Mono 1.....	57

c) Puente Mono 2.....	58
5.3 Composición de la quiropteroфаuna cavernícola.....	59
5.4 Asociación interespecífica en las cuevas.....	63
5.5 Factores abióticos de las cuevas.....	64
5.5.1 Diferencias entre cuevas.....	64
5.5.2 Relación entre características microambientales y estructurales de los refugios con la presencia y diversidad de murciélagos.....	66
5.6 Recopilación de información de las especies de murciélagos.....	67
5.6.1 <i>Carollia perspicillata</i> (Linnaeus, 1758).....	68
5.6.2 <i>Desmodus rotundus</i> (É. Geoffroy Saint-Hilaire, 1810).....	69
5.6.3 <i>Chrotopterus auritus</i> (Peters, 1856).....	70
5.6.4 <i>Lonchorhina aurita</i> Tomes, 1836.....	71
5.6.5 <i>Natalus macrourus</i> (Gervais, 1856).....	72
5.6.6 <i>Peropteryx macrotis</i> (Wagner, 1843).....	73
5.6.7 <i>Peropteryx kappleri</i> Petters, 1867.....	74
6. DISCUSIÓN	75
6.1 Identificación y georeferenciación de refugios cavernícolas.....	75
6.2 Estructura y factores abióticos de las cuevas.....	76
6.3 Composición de la quiropteroфаuna cavernícola.....	77
6.4 Abundancia de las especies en las cuevas.....	80
6.5 Asociación interespecífica en las cuevas.....	82
6.6 Implicaciones para la conservación.....	84
7. CONCLUSIONES	88
8. RECOMENDACIONES	89
9. LITERATURA CITADA	91

INDICE DE FIGURAS

1. Niveles tróficos de los murciélagos	5
2. Algunos refugios usados por murciélagos.....	10
3. Esquema de la ecolocalización realizada por murciélagos para ubicar refugios y alimento.....	11
4. Especies que eligen refugio por el grosor de pelaje.....	13
5. Clasificación de refugios usados por murciélagos.....	16
6. Colonia de <i>Tadarida brasiliensis</i> en el interior de la cueva de Bracken, Estados Unidos.....	19
7. Individuo de <i>Tadarida brasiliensis</i> en su refugio cavernícola.....	19
8. Mapa de las regiones con potencial espeleológico en Bolivia.....	22
9. Mapa de ubicación de las localidades en estudio en el departamento de Santa Cruz, Bolivia	23
10. Esquema del método usado para medir las cuevas.....	25
11. Medición de temperatura y humedad en las cuevas identificadas en el departamento de Santa Cruz, Bolivia.....	26
12. Observación de presencia de murciélagos (<i>Carollia perspicillata</i>) al interior de las cuevas.....	27
13. Murciélago capturado en una red de neblina colocada al interior de una cueva.....	28
14. Mapa de ubicación de las 19 cuevas en las localidades de estudio en el departamento de Santa Cruz, Bolivia.....	32
15. Perfil de la cueva Curicha.....	35
16. Perfil de la cueva Curicha 2.....	36
17. Perfil de la cueva Ascensión.....	37
18. Perfil de la Cueva del Yeso	39
19. Perfil de la Cueva Torres 1	41
20. Perfil de la Cueva Torres 2	42
21. Perfil de la Cueva Torres 3	43
22. Cueva del Tigre.....	44
23. Perfil de la Cueva La Cruz	46
24. Perfil de la Cueva Hojarasca	47

25. Perfil de la Cueva Torre Mediana	48
26. Perfil de la Cueva Torre Mediana 2	49
27. Perfil de la Cueva del Mono 1	51
28. Perfil de la Cueva del Mono 2	52
29. Perfil de la Cueva del Mono 3	53
30. Perfil de la Cueva Motacucito	55
31. Cueva de Miserendino	57
32. Perfil de la Cueva Puente Mono 1	58
33. Perfil de la Cueva Puente Mono 2	59
34. Porcentaje de especies de murciélagos presentes en las cuevas evaluadas en el este del departamento de Santa Cruz, Bolivia	60
35. Abundancia relativa de las especies de murciélagos en las cuevas de estudio	63
36. Valores promedio de los datos de humedad relativa para las 19 cuevas evaluadas en el este del departamento de Santa Cruz, Bolivia	65
37. Valores promedio de los datos de temperatura para las 19 cuevas evaluadas en el este del departamento de Santa Cruz, Bolivia	65
38. Análisis de CCA entre las especies de murciélagos y las características ambientales-estructurales de las cuevas evaluadas	67
39. <i>Carollia perspicillata</i> y mapa de distribución en Bolivia	68
40. <i>Desmodus rotundus</i> y mapa de distribución en Bolivia	69
41. <i>Chrotopterus auritus</i> y mapa de distribución en Bolivia	70
42. <i>Lonchorhina aurita</i> y mapa de distribución en Bolivia	71
43. <i>Natalus macrourus</i> y mapa de distribución en Bolivia	72
44. <i>Peropteryx macrotis</i> y mapa de distribución en Bolivia	73
45. <i>Peropteryx kappleri</i> y mapa de distribución en Bolivia	74

INDICE DE CUADROS

1. Clasificación de grupos tróficos basados en hábitat, modo de alimentación y dieta	4
2. Localidades estudiadas y su ubicación biogeográfica	24
3. Número total de cuevas encontradas y sus ubicaciones en el este de Santa Cruz, Bolivia	31
4. Resumen de los datos obtenidos para las 19 cuevas en el departamento de Santa Cruz, Bolivia	33
5. Registro de las familias, subfamilias y especies usando diferentes métodos en las cuevas de estudio del departamento de Santa Cruz, Bolivia	60
6. Abundancia total de las colonias de murciélagos en las cuevas.....	62
7. Valores del índice de asociación (V) calculados para los pares de especies presentes en las cuevas del departamento de Santa Cruz, Bolivia	63
8. Matriz de correlación entre las variables estudiadas	66

1. INTRODUCCIÓN

Los murciélagos, al constituir aproximadamente 50% de la fauna de mamíferos de bosques húmedos tropicales (Patterson *et al.*, 2003), cumplen un papel muy importante en la naturaleza como polinizadores, dispersores de semillas y control natural de plagas de cultivos agrícolas (Bracamonte, 2011; Kunz *et al.*, 2011; Guevara & Sainoz, 2012). Tienen un gran potencial como indicadores de niveles de perturbación de hábitat (Medellín *et al.*, 2000; Castro-Luna *et al.*, 2007; Jones *et al.*, 2009; García-Morales *et al.*, 2013) y ofrecen una amplia visión de la salud de un ecosistema debido a que explotan diferentes recursos tróficos en los bosques Neotropicales (Tuttle, 1997; García-Morales *et al.*, 2013). Esta enorme importancia contrasta considerablemente con la falta de información en muchas zonas, donde se desconoce sobre el estado actual de los refugios (Kunz, 1982; Arita & Vargas, 1995; Siles, 2002; Aguirre, 2007) y el mal concepto que la sociedad tiene de ellos, lo que ha llevado a un exterminio sin fundamentos de individuos o colonias (Hutson *et al.*, 2001; Lizarro *et al.*, 2010).

Todos los murciélagos necesitan refugios donde protegerse de las condiciones ambientales climatológicas adversas y de los depredadores (Kunz & Fenton, 2003). En los refugios se constituyen colonias de cría, apareamiento o como albergue transitorio entre sus migraciones (Altringham, 1996). Por lo tanto, las características y los sucesos relacionados con los refugios desempeñan un papel vital en la ecología y evolución de las distintas especies de murciélagos (Kunz, 1982).

En Bolivia existe escaso conocimiento sobre la disponibilidad de los refugios para murciélagos, debido a los pocos estudios realizados en esta temática. De las 131 especies de murciélagos registrados en nuestro país (Aguirre *et al.*, 2010a), al menos 35 de ellos tienen afinidad a refugios cavernícolas (Siles, 2002; Aguirre, 2007; Moya *et al.*, 2007) y de éstas, existen especies que habitan exclusivamente este tipo de ambientes, siendo sus refugios muy particulares por tener diferentes condiciones ambientales y encontrarse en sitios altamente vulnerables al impacto ambiental (Aguirre, 2007). Además, las especies de murciélagos que habitan estos refugios pueden encontrarse bajo alguna categoría de

amenaza, principalmente por la especificidad de los refugios que utilizan, tener poblaciones pequeñas, la destrucción de su hábitat y las matanzas indiscriminadas en busca de vectores de enfermedades contagiosas, además por creencias y mitos negativos (Galarza & Aguirre; 2007).

Conocer y proteger las guaridas naturales de murciélagos, y especialmente aquellas de especies amenazadas, es una pieza importante en la conservación de elementos clave de la biodiversidad del país (Aguirre *et al.*, 2010b).

Por todo lo previamente descrito, a través de este trabajo, se pretende generar información sobre las características generales de los refugios cavernícolas que se encuentran habitados por murciélagos y describir las diferentes especies encontradas al interior de cada refugio evaluado, con la finalidad de tener bases biológicas para la implementación de estrategias de conservación que garanticen la sobrevivencia de sus poblaciones.

2. OBJETIVOS

2.1 OBJETIVO GENERAL

Caracterizar refugios cavernícolas habitados por murciélagos ubicados en el este del departamento de Santa Cruz, Bolivia.

2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Identificar y georeferenciar las diferentes cuevas presentes en el este del departamento de Santa Cruz, que son usadas como refugios por murciélagos.
2. Caracterizar cada una de las cuevas de acuerdo a su estructura física y a sus parámetros microambientales de temperatura y humedad relativa.
3. Determinar las diferencias estructurales y microambientales existentes entre las diferentes cuevas evaluadas.
4. Determinar la composición de especies de murciélagos presentes en cada una de las cuevas identificadas.
5. Establecer la relación existente entre las características microambientales y estructurales de los refugios con la presencia y diversidad de murciélagos registrados dentro cada uno de los refugios.

3. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

3.1 Generalidades de los murciélagos

Existen aproximadamente 5416 especies vivientes de mamíferos en el mundo (Wilson & Reeder, 2005) y de éstas 1116 especies de murciélagos reconocidas pertenecen al orden Chiroptera agrupados en 201 géneros, siendo el Neotrópico con 380 especies en 98 géneros, donde más especies existen (Simmons, 2005; Aguirre, 2007; Solari & Martínez-Arias, 2014), con una tasa de identificación de nuevas especies muy alta; lo cual significa que las especies de murciélagos constituyen aproximadamente un cuarto de todas las especies de mamíferos (Hutson *et al.*, 2001; Teeling *et al.*, 2005).

Las diferentes especies de murciélagos tropicales tienen una alta diversidad alimenticia, siendo ésta una de sus características más importantes (Altringham, 1996; Fenton, 1997). Los murciélagos neotropicales incluyen en su dieta insectos y artrópodos, fruta, polen, néctar, sangre y vertebrados pequeños como ranas, lagartijas, ratones, aves, peces e incluso otros murciélagos (Neuweiler, 2000; Aguirre, 2007). De este modo, los grupos tróficos en este grupo de mamíferos incluyen murciélagos insectívoros, carnívoros, piscívoros, sanguívoros, frugívoros, omnívoros y nectarívoros (Kalko, 1997; Van Cakenberghe *et al.*, 2002; Cuadro 1).

Cuadro 1. Clasificación de grupos tróficos basados en hábitat, modo de alimentación y dieta propuesta por Kalko (1997).

	Hábitat	Modo de alimentación	Dieta
I	Espacios 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

En vista de estos hábitos alimenticios y a la diversidad de especies existentes, se considera a los murciélagos muy importantes para los ecosistemas que habitan y para el ser humano, proveyendo varios beneficios ya que juegan un rol muy importante en los procesos ecológicos como controladores de plagas agrícolas debido a que comen enormes cantidades de insectos (Cleveland *et al.*, 2006; Kalka *et al.*, 2008) , polinizan muchas plantas importantes para el hombre (Fleming *et al.*, 2001), ayudan a regenerar los bosques dispersando semillas (Galindo-González, 1998; Ríos-Aramayo *et al.*, 2000; Muscarella & Fleming, 2007; Kelm, 2008) y actúan como indicadores de niveles de perturbación de hábitat (Fenton *et al.*, 1992; Medellín *et al.*, 2000; Castro-Luna *et al.*, 2007; Kunz *et al.*, 2011; García-Morales *et al.*, 2013; Park, 2015). Sin embargo muchas especies de murciélagos se ven amenazadas por el acecho directo de los humanos al ser sometidos a explotación en diferentes escalas como ser la caza de subsistencia, uso ornamental, uso tradicional o cultural, temor, repulsión, superstición o por ser considerados una plaga para el ser humano (Robinson, 1995; Prado, 2002; Galarza & Aguirre, 2007; Moya *et al.*, 2007; Mickleburgh *et al.*, 2009; Tarifa & Aguirre, 2009; Lizarro *et al.*, 2010).

Debido a su radiación adaptativa, los murciélagos ocupan casi todos los niveles tróficos, desde los consumidores primarios hasta los terciarios (Medellín *et al.*, 2000; Aguirre *et al.*, 2003a; Fig. 1).

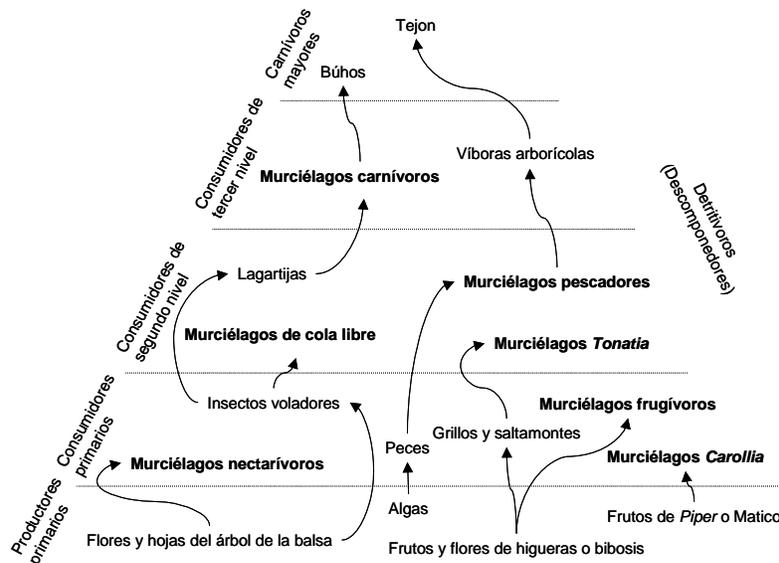


Figura 1. Niveles tróficos de los murciélagos (Vargas *et al.*, 2003).

Además, ésta alta diversidad trófica es responsable de la mayor parte de la diversidad morfológica, fisiológica y ecológica que poseen los murciélagos (Altringham, 2011). Los murciélagos constituyen uno de los grupos más importantes en la evaluación del impacto de la fragmentación sobre la diversidad del paisaje, por ser un grupo abundante, diverso, taxonómicamente estable y porque proveen importantes servicios a los ecosistemas (Jones *et al.*, 2009; Jones, 2012). La facilidad de moverse en el aire los ha hecho un grupo exitoso en su supervivencia, aunque muchas especies son susceptibles al cambio de hábitats por alteraciones humanas (Park, 2015; Russo & Ancillotto, 2015).

3.2 Comunidades de murciélagos

Una comunidad ecológica es una asociación de especies potencialmente interactuantes, definidas por la naturaleza de sus interacciones y el lugar que ocupan (Ricklefs, 1979).

El conocimiento de las comunidades de murciélagos nos permite elucidar las consecuencias de alteraciones en un ecosistema, producidos por la adición, remoción y/o manipulación de los factores ambientales (Findley, 1993). Este conocimiento es posible, ya que la quiróptefauna tropical es tróficamente diversa, ofreciendo así, una amplia visión de la “salud” de un ecosistema (Castro-Luna *et al.*, 2007). Unido a esto, las diferentes facetas de los murciélagos sugieren que se pueden considerar ocupantes de hábitats estables y predecibles manteniendo sus poblaciones cercanas a la capacidad de carga, por lo que pueden representar elementos fundamentales en cuales centralizar la atención en el estudio de la fauna en futuros planes de manejo y estudios de impacto ambiental (Fenton *et al.*, 1992).

3.3 Uso de Recursos

Para entender la composición y la dinámica de una comunidad, es importante saber cómo los miembros utilizan los recursos comunes, es decir, la medida en que las especies se superponen o son exclusivas en sus demandas sobre el medio ambiente (Findley, 1976). Las especies están en constante competencia por los recursos pero podrían ser capaces de

coexistir a largo plazo si sus necesidades de recursos son lo suficientemente diferentes o si éstos presentan diferencias en la morfología o comportamiento en la explotación de los recursos (Wiens, 1989).

Un recurso, según Wiens (1989), podría entenderse como "un factor ambiental que es utilizado directamente por un organismo y que potencialmente puede influir en la aptitud individual". Bajo esta definición, los refugios son un recurso importante y limitante para los murciélagos porque inciden en su sobrevivencia y éxito reproductivo (Aguirre, 2002).

Los recursos ambientales que son utilizados por individuos y especies dentro de las comunidades son el espacio, alimento, comportamiento social, interacciones intraespecíficas e interespecíficas, entre otros (Bazzaz & Catovsky, 2001). Los principales recursos limitantes para los murciélagos y, por tanto, que afectan a la estructura de las comunidades de murciélagos y la presencia o ausencia de especies en algunas zonas determinadas, son la alimentación y la disponibilidad de refugios; por lo que la repartición de los recursos es fundamental entre los individuos de una especie (Altringham, 1996; Aguirre *et al.*, 2003b).

La reproducción de murciélagos, su ocurrencia y su abundancia están relacionadas con la disponibilidad de alimento, y es por tal sentido que este recurso es realmente un factor limitante para la distribución de estos animales (Findley, 1993; Aguirre *et al.*, 2003b). Otro recurso muy importante de los murciélagos es su refugio, 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.

3.4 Ecología de los refugios en murciélagos

La alta diversidad de murciélagos en cualquier parte del mundo y en especial del Neotrópico sólo puede ser mantenida y lograda por un sistema complejo de reparto de los recursos, como son el alimento y las guaridas (Aguirre, 2002; Aguirre *et al.*, 2003b). Varios estudios han sugerido que la selección y fidelidad de los refugios puede ser un elemento

importante para permitir el ensamblaje de especies en algunos lugares (Lewis, 1995; Aguirre *et al.*, 2003a).

La ecología de los hábitos de refugio de los murciélagos debe ser vista como una interacción compleja de respuestas fisiológicas, comportamentales y adaptaciones morfológicas que influyen al éxito reproductivo de los individuos (McCracken *et al.*, 2006). Bajo esa definición, las guaridas o refugios califican como un recurso porque pueden ser limitantes, inciden en el éxito reproductivo y son consumidas en términos de su ocupación.

La diversidad de especies y el tamaño poblacional de las colonias de murciélagos incrementa con el aumento de la disponibilidad y diversidad de refugios (Kunz; 1982; Findley, 1993). Áreas que ofrecen una variedad de refugios a menudo sostienen un gran número de especies e individuos de murciélagos (Findley, 1993).

Los murciélagos pasan más de la mitad de su ciclo diario y de su vida en refugios (Ávila, 2000; Altringham, 2011), un aspecto que ha sido estudiado frecuentemente por sus implicaciones ecológicas, evolutivas y de conservación. Los hábitos de protección en refugios pueden influenciar de manera selectiva distribuciones globales, densidades, forrajeo, estrategias de apareamiento, estructura social, morfología y fisiología de los murciélagos (Kunz, 1982; Kunz & Lumsden, 2003).

Al escoger una guarida apta para vivir, los murciélagos pueden ganar muchas ventajas, entre ellas están la protección contra el clima, protección contra los depredadores, menor gasto energético en la termorregulación, reducción de costos en viajes a sitios de alimentación, incremento de posibilidades de encontrar parejas y reproducirse, mejora en el cuidado parental, transmisión de información (p.e. de lugares de alimentación) y evitar competencia con otros vertebrados (Altringham, 2011).

Pese a la importancia intrínseca de los murciélagos en el funcionamiento de los ecosistemas neotropicales, la mayor cantidad de información sobre la ecología de las guaridas proviene de zonas templadas (Sedgeley & O'Donnell, 1999). Los resultados de los estudios han sido

importantes para diseñar y aplicar estrategias de conservación en bosques manejados (p.e. Campbell *et al.*, 1996; Perkins, 1996; Jung *et al.*, 1999; Sedgeley & O'Donnell, 1999). Sin embargo, estudios similares en ecosistemas tropicales son muy limitados (p.e. Arita, 1993; Medellín *et al.*, 2000; Siles, 2002), probablemente debido a que los datos sobre la ecología de refugios y guaridas se obtienen de información secundaria, proveniente de estudios del uso del hábitat y comportamiento alimenticio de murciélagos con radio collares (Fenton & Rautenbach, 1986; Simmons & Voss, 1998; Kalko *et al.*, 1999; Siemers *et al.*, 1999; Fenton *et al.*, 2000).

Los sitios usados como refugio por los murciélagos tropicales son muy diversos (Tuttle, 1997; Altringham, 2011). De manera general, los murciélagos buscan abrigo en una gran variedad de guaridas, desde permanentes, hasta efímeras y van desde los más comunes como cuevas, minas y grietas entre las rocas que son, por lo general, permanentes, con estabilidad climática y protección del entorno. Por otro lado, existen murciélagos que pueden vivir en la corteza y huecos de árboles o en el follaje (Kunz, 1996; Aguirre *et al.*, 2003a), en minas abandonadas, puentes y casas que tienen influencia humana, refugios inusuales como hojas enrolladas, palmas, lianas, cavidades internodales del bambú, madrigueras de animales, flores, y nidos de aves, termitas y arañas (Hill & Smith, 1992; Fenton, 1997; Tuttle, 1997; Fenton *et al.*, 2000; Rodríguez Herrera *et al.*, 2007; Rodríguez Herrera *et al.*, 2015; Fig. 2), éstos refugios son menos permanentes y proveen menor estabilidad y protección del medio (Kunz, 1996; Aguirre *et al.*, 2003a).

A pesar de esta gran diversidad de sitios usados como guaridas, existen tendencias generales en cuanto a los hábitos de refugio: (1), los murciélagos en los trópicos usan refugios expuestos; (2), son más comunes los murciélagos con hábitos de refugio oportunistas (adaptable, generalista) que aquellos que son especialistas y (3), los murciélagos que usan refugios más estables son más fieles a los mismos a través de los años y generaciones (Altringham, 2011).

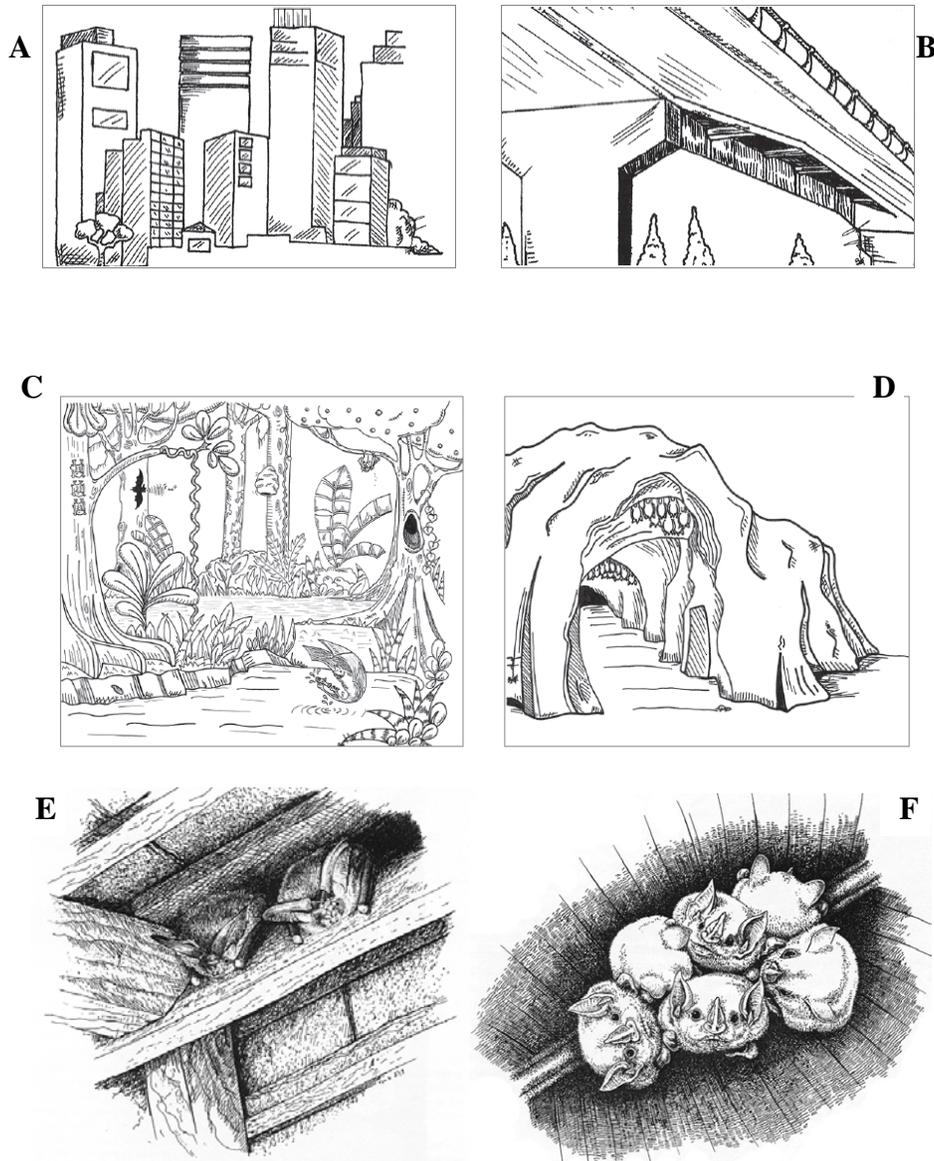


Figura 2. Algunos refugios usados por murciélagos: **A.** Edificios de ciudades, **B.** Debajo de puentes, **C.** Huecos de árboles, **D.** Dentro de cuevas, **E.** Techo de casa y **F.** Hojas de plantas (Altringham, 1996; Rodríguez Herrera *et al.*, 2015).

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).

3.5 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; Selaya, 2007) 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 (Aguirre, 2007; Altringham, 2011).

Los microquirópteros (entre los que se encuentran los murciélagos neotropicales) 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 (Kalko & Aguirre, 2007). Debido a su habilidad de ecolocalizar (Fig. 3), los microquirópteros han explotado con éxito una variedad de refugios internos (cuevas, grietas de rocas, cavidades de árboles y estructuras construidas por el hombre).

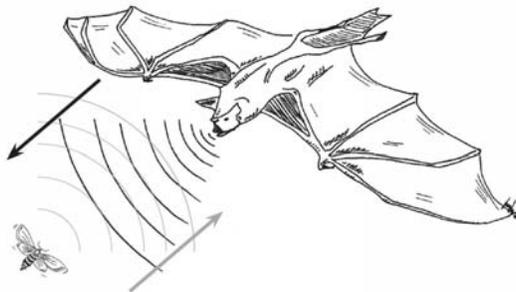


Figura 3. Esquema de la ecolocalización realizada por murciélagos para ubicar refugios y alimento (Rodríguez Herrera *et al.*, 2015).

Neuweiler (2000) presenta dos hipótesis muy diferentes que tratan de explicar el origen de la ecolocalización: la primera relacionada con los refugios 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 (*Collocalia sp.*), nativo de Asia, y el pájaro del aceite o guácharo (*Steatornis caripensis*), 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 oscuridad. De acuerdo con la segunda hipótesis, fue mayor la presión selectiva debido al estilo de forrajeo que por el uso de cuevas como refugios.

Algunas especies tienen requerimientos de refugio altamente específicos (McCracken, 1989; Altringham, 2011), que incluso pueden llegar a ser obligatorios para especies fuertemente adaptadas a su guarida debido a su especialización morfológica y fisiológica (Kunz, 1982).

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) e imponen restricciones para la explotación de sitios usados como guaridas (Ávila, 2000). Los murciélagos de la familia Molossidae, 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 (Selaya, 2007).

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 90° de la posición típica de los mamíferos terrestres (Kunz, 1982), siendo esta configuración ideal para colgarse (Neuweiler, 2000). En algunas familias, incluyendo a los Phyllostomidae y Natalidae, esta rotación puede alcanzar los 180°, 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).

3.6 Elección del refugio apropiado

La selección de los sitios de refugio específicos por varias especies de murciélagos puede estar determinado en parte por varios factores como la morfología, vuelo y capacidad de ecolocación, proximidad a otros recursos (comida, agua, sitios de hibernación), factores climáticos y disponibilidad del refugio, entre otros (Wunder & Carey, 1996; Aguirre, 2007).

La relación entre la morfología del murciélago y la selección del refugio es una clara demostración de cómo se puede llegar a elegir el refugio adecuado (Vaughan, 1970), por ejemplo murciélagos con mayor grosor de pelaje (p.e. *Lasiurus cinereus*), usado como aislante, eligen refugios expuestos o externos, caso contrario pasa con aquellos murciélagos de pelaje corto que prefieren el interior de refugios que les brinden mayor protección (p.e. *Carollia perspicillata*) (Barclay 1985; Norberg & Rayner, 1987; Fig. 4).



Figura 4. Especies que eligen refugio por el grosor de pelaje: **A.** *Lasiurus cinereus* y **B.** *Carollia perspicillata* (Fotos: Merlin Tuttle, 2014).

Mediante la elección de un refugio apropiado, los murciélagos pueden obtener muchas ventajas. Entre los beneficios potenciales más importantes están: protección del clima, protección de depredadores, ahorro de energía para la termorregulación, 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, reducción de la competencia (Altringham, 2011)

Hay dos criterios básicos que un refugio debe tener para ser seleccionado 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 & Stevenson, 1982). 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; Altringham, 2011). En este sentido, se ha planteado que la temperatura, la humedad relativa y la velocidad del viento son los factores más importantes en la selección del refugio, debido a que influyen directamente sobre las especies o individuos en el refugio seleccionado (Tuttle & Stevenson, 1982; Hill & Smith, 1992; Altringham, 2011).

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 & Smith, 1992). 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. 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).

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).

3.7 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; Altringham, 2011).

Algunas especies de murciélagos pueden cambiar de refugios frecuentemente si están sujetos a presiones severas de depredación (Kunz, 1982), o puede ocurrir una deslealtad debido tanto a perturbación humana como a otros factores de estrés (Kunz, 1982) abandonando sus refugios tradicionales y buscando residencia en uno o más refugios alternativos, esto se ha comprobado para *Phyllostomus hastatus* (Fenton *et al.*, 1992) y *Tadarida brasiliensis* (Lewis, 1995; Medellín *et al.*, 2000). Sin embargo, se ha visto en otras especies que continúan siendo fieles a pesar de la perturbación causada en su refugio (p.e. *Artibeus jamaicensis*, *Sturnira lilium* y *Glossophaga soricina*; Fenton *et al.*, 1992; Medellín *et al.*, 2000).

3.8 Clasificación de los murciélagos y sus refugios

Los murciélagos, según el tipo de refugio que utilicen, pueden ser clasificados en fitófilos, antropófilos y litófilos (Gaisler, 1979, Aguirre, 2007). Los murciélagos litófilos usan ramas o huecos de los árboles y plantas; los antropófilos prefieren las construcciones humanas y

los litófilos buscan las hendiduras u orificios de las rocas, grietas y cavernas, siendo estas últimas especies cavernícolas y se adaptan a espacios subterráneos (Fig. 5).

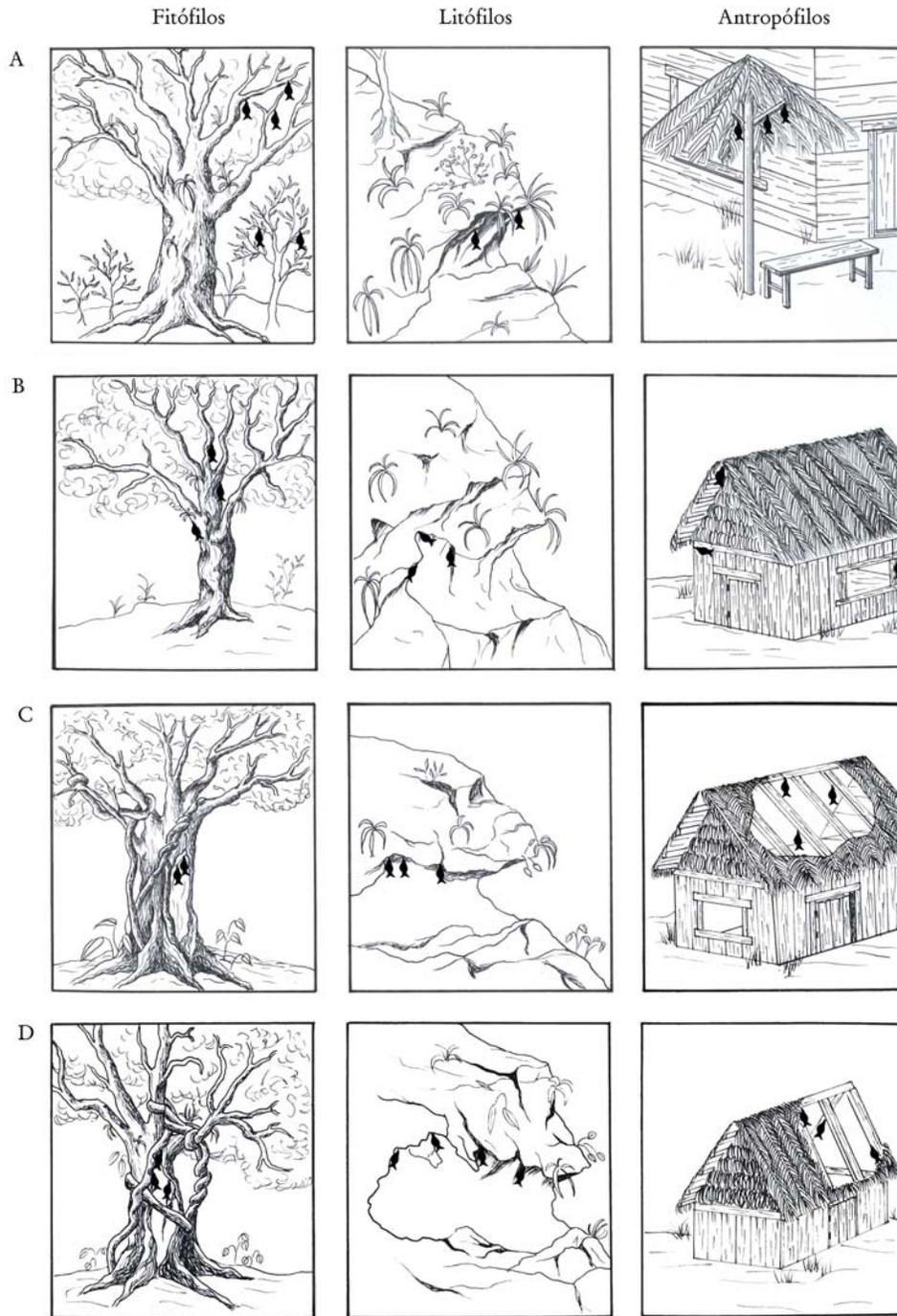


Figura 5. Clasificación de refugios usados por murciélagos: **A.** externo colgando libremente, **B.** externo en contacto con la superficie, **C.** interno colgando libremente y **D.** interno en contacto con la superficie. (Modificado de Gaisler, 1979 y Aguirre, 2007).

Según Miranda-Chumacero (2007), los organismos basados en el grado de adaptación al medio subterráneo, pueden ser clasificados en:

1. **Troglóxenos** (Troglos = caverna y xenos = foráneo o visitante) son organismos visitantes de las cavernas. Hacen uso de las cavernas por periodos determinados, entre ellos tenemos murciélagos, osos y ranas, entre otros.
2. **Troglófilos** (Troglos = caverna y phylos = afin) son organismos que gustan de las cavernas. Pueden o no completar su ciclo vital en las cavernas. Pertenecen a este grupo, salamandras, peces, artrópodos y algunas especies de murciélagos.
3. **Troglóbios** (Troglos = caverna y bio = vida) son organismos que desarrollan toda su vida en una caverna. Ejemplo el pez ciego *Trichomycterus chabertii*.
4. **Troglomorfos** (Troglos = caverna y morphos = forma) son organismos, que debido a su adaptación al medio cavernícola, han cambiado sus estructuras y forma de cuerpo, adquiriendo aspecto únicos. Entre ellos tenemos artrópodos y peces.

La importancia de los murciélagos que usan las cuevas (si bien son troglóxenos o troglófilos) para el ecosistema subterráneo es equiparable o mayor que la de cualquier forma de vida exclusivamente cavernícola ya que modifican el microclima e incluso condicionan la fauna subterránea de algunas cavernas (Miranda-Chumacero, 2007)

3.9 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. Se caracterizan por ser ambientes con ausencia total o parcial de luz, tienen una temperatura y humedad relativamente constantes a lo largo del año; formándose, en su mayoría, por la disolución de piedra caliza (carbonato de calcio) y rocas similares como dolomitas, yeso (sulfato de calcio) y mármol; pero también son comunes las cuevas formadas por la actividad de la lava (Culver, 1986; Miranda, 2000).

Los murciélagos son los únicos vertebrados que han explotado las cuevas como refugio permanente diurno, aunque hay algunas excepciones notables entre peces, anfibios y aves (Altringham, 2011; Kunz, 1982; Lewis, 1995). Las cuevas proveen protección contra depredadores y condiciones ambientales adversas (Kunz, 1982; Hill & Smith, 1992;

Altringham, 1996); caracterizándose por ser ambientes con un microclima estable que da refugio a varias especies de murciélagos, cada una con sus propios requerimientos de temperatura, humedad y tamaño de la cavidad (Arita, 1993; Ortega & Arita, 1999; Altringham, 2011).

La selección de los sitios de percha en las cuevas es de vital importancia entre los murciélagos, ya que pasan la mayor parte del día descansando en sus refugios. La elección de estos sitios depende de factores como la temperatura, humedad, flujo de aire e intensidad luminosa (Tuttle & Stevenson, 1982; Kunz 1982; Hill & Smith, 1992). Uno de los más importantes es la temperatura ambiente, ya que puede afectar las tasas metabólicas, la termorregulación e influir en el desarrollo de los embriones y crías. Otro es la humedad relativa, pues combinada con la temperatura ambiental, puede influir en la pérdida de temperatura y humedad corporal (Tuttle & Stevenson, 1982; Speakman & Thomas, 2003). La variedad de formas y estructuras (estalactitas, cavidades de solución, pasajes, fisuras y otras) en una cueva, al igual que el número y tamaño de sus entradas, originan diferencias microclimáticas en su interior que pueden promover la coexistencia de varias especies (Tuttle & Stevenson, 1982; Hill & Smith, 1992).

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; Altringham, 2011); 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, 2011). 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 & Smith,

1992; Kunz, 1982). Un ejemplo de ello es *Tadarida brasiliensis*, 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 (Fig. 6). 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).



Figura 6. Colonia de *Tadarida brasiliensis* en el interior de la cueva de Bracken, Estados Unidos (Foto: Merlin Tuttle, 2000).

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 (Fig. 7), 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 & Arita, 1999).



Figura 7. Individuo de *Tadarida brasiliensis* en su refugio cavernícola (Foto: Merlin Tuttle, 2008).

Los factores principales que determinan la colonización de cuevas son temperatura, humedad y tamaño de la cavidad, aunque cada especie presenta requerimientos específicos (Altringham, 2011) y tiene la posibilidad de escoger diferentes temperaturas en gradientes que se presentan a lo largo de los pasajes de la cueva. 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 (Kunz, 1982; Hill & Smith, 1992; 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).

Existe mucha información sobre la ecología de varias especies de murciélagos cavernícolas de las zonas Neárticas (Kunz, 1982), lo cual contrasta considerablemente con el escaso conocimiento que existe acerca de la historia natural de los murciélagos cavernícolas de otras regiones, particularmente en el Neotrópico. La información disponible sobre el uso de cuevas por murciélagos en el Neotrópico proviene de anécdotas que se obtuvieron durante la realización de muestreos de fauna (Jones *et al.*, 1973; Handley, 1976; Silva Taboada, 1979; Willig, 1983), de revisiones de diferentes técnicas de colectas (Tuttle, 1976), de investigaciones sobre ecofisiología (McNab, 1971), y de algunas publicaciones sobre ecología y comportamiento (Fleming, 1988; Graham, 1988; Siles, 2002; Siles *et al.*, 2007).

La mayoría de las especies de murciélagos del mundo pueden ser consideradas como cavernícolas (Hill & Smith, 1992). Además varias especies de murciélagos cavernícolas se encuentran en peligro o bajo algún criterio de amenaza (Hutson *et al.*, 2001; Aguirre *et al.*, 2007; Tarifa & Aguirre, 2009; Aguirre *et al.*, 2010b). El diseño de adecuadas estrategias de conservación depende del conocimiento de los patrones de uso de los refugios cavernícolas, junto con una básica información o datos sobre la historia natural de las especies. Desafortunadamente, este tipo de información es escasa para los murciélagos del Neotrópico. Por ejemplo, en el Neotrópico solamente Bradbury (1977), Graham (1988) y Arita & Vargas (1995) han estudiado los patrones de la asociación interespecífica en especies de murciélagos que comparten refugios. De igual manera, el estudio de Arita

(1993) es el único que analiza la incidencia de los murciélagos cavernícolas (por ejemplo, su tendencia de ocurrencia), Siles (2002) determina algunos patrones de uso de cuevas por murciélagos en un área protegida de Bolivia y Sandoval (2010) caracterizó refugios de murciélago vampiro *Desmodus rotundus* en los valles centrales de Bolivia.

Las características microclimáticas dentro de las cuevas determinan que no todas sean aptas para cualquier especie de murciélago, por lo tanto las cuevas son un refugio valioso y limitante (Altringham, 1996). Si las condiciones son apropiadas, se pueden encontrar concentraciones altas de murciélagos que pueden o no compartir la cueva con otras especies. Las cuevas, ya sean naturales o artificiales, son refugios muy escasos en la mayoría de los lugares y solo algunas son apropiadas para ser habitadas (Altringham, 2011).

3.10 Conocimiento de las cuevas y murciélagos en Bolivia

El estudio de las guaridas de los murciélagos en Bolivia es aún incipiente y en desarrollo, pero ya existen algunos estudios que muestran que las cuevas o cavernas y grutas se constituyen en un recurso fundamental para permitir la persistencia de especies claves para los ecosistemas, como son los murciélagos (Miranda-Chumacero, 2007). En Bolivia existen cuatro zonas espeleológicamente conocidas e importantes (Fig. 8), como ser:

- La región de Sorata al noreste de la ciudad de La Paz, constituida por un macizo de rocas de yeso, incluye la caverna más conocida, la Gruta de San Pedro o Chusek Uta (Casa de la Lechuza, en Aymará).
- En el departamento de Cochabamba, específicamente en el Parque Nacional Carrasco, existe una serie de cuevas de tamaño medio, conocidas como las Cuevas de los Guácharos.
- En el norte del departamento de Potosí, se encuentra Torotoro, donde existe un gran macizo kárstico, en el cual se desarrolla la caverna de Umajalanta que es la más grande conocida en territorio boliviano, con más de 4600 m de largo y 150 m de

desnivel; además en esta zona existen una gran variedad de cavernas tanto horizontales como verticales.

- Al este del departamento de Santa Cruz, existe otra región espeleológica, cerca de Puerto Suárez, donde se encuentra la cueva de Motacucito.

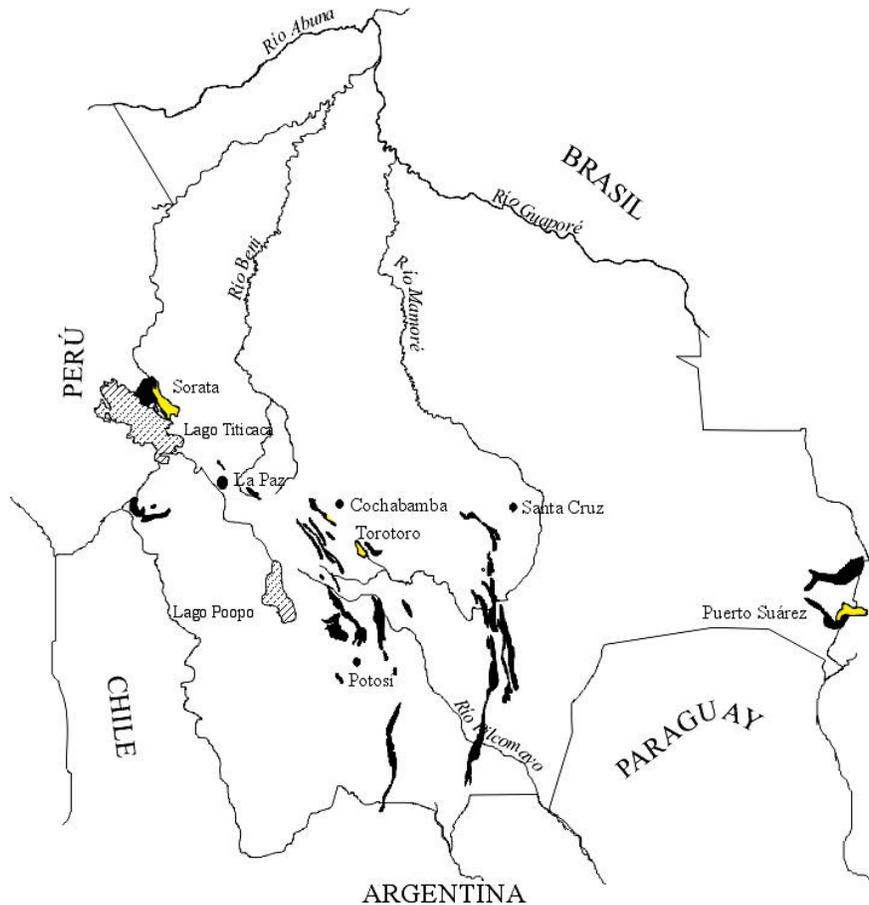


Figura 8. Mapa de las regiones con potencial espeleológico en Bolivia. En negro se indican los sitios potenciales, y en amarillo los sitios conocidos (Miranda-Chumacero *et al.*, 2007).

Las especies de murciélagos conocidas hasta el momento, que están presentes en Bolivia y que son afines a cuevas son *Anoura caudifer*, *A. geoffroyi*, *Carollia perspicillata*, *C. benkeithi*, *Desmodus rotundus*, *Diphyla ecaudata*, *Lonchorhina aurita*, *Myotis nigricans*, *Natalus macrourus* (antes *N. espiritosantensis*), *Peropteryx macrotis*, *Phyllostomus hastatus*, *Tonatia saurophila* y *Trachops cirrhosus* (Aguirre, 2007); todas estas especies fueron registradas a partir de pocos estudios realizados en el país (Siles, 2002; Siles *et al.*, 2003; Sandoval, 2010).

4. METODOLOGIA

El trabajo de campo se realizó en diferentes meses durante el periodo de junio 2009 a marzo 2010, con una visita a cada localidad de estudio debido a la extensión del área donde se tenían que buscar y ubicar las diferentes cuevas. La toma de datos para la caracterización de cuevas, observaciones de las diferentes especies de murciélagos y capturas se llevaron a cabo durante el día, debido a que los murciélagos se encuentran en sus refugios en estas horas y es fácil poder evaluarlas.

4.1 Área de estudio

El estudio se realizó en diferentes cuevas y cavernas del este de Bolivia, en el departamento de Santa Cruz, basados en la información obtenida mediante una revisión bibliográfica (Vargas-Espinoza, 2007a; Vargas-Espinoza, 2008; Vargas *et al.*, 2009; Aguirre *et al.*, 2010a) y por información ocasional proveniente de pobladores. Las localidades donde se registraron este tipo de formaciones y la presencia de especies de murciélagos, estuvieron ubicadas al interior como fuera de Áreas Protegidas nacionales, departamentales o municipales. Dichas localidades son la Meseta de Huanchaca, San Matías, Santiago de Chiquitos, Puerto Suárez, Roboré, Ascensión de Guarayos y San Ignacio de Velasco (Fig. 9).



Figura 9. Mapa de ubicación de las localidades en estudio en el departamento de Santa Cruz, Bolivia: San Matías, Ascensión de Guarayos, San Ignacio de Velasco, Santiago de Chiquitos, Roboré, Puerto Suárez y la Meseta de Huanchaca (Modificado de Ibisch & Mérida, 2003).

Biogeográficamente, las localidades de estudio se hallan incluidas dentro de la Región Brasileño-Paranense y Amazónica de Bolivia, que incluyen a las provincias biogeográficas Cerradense Occidental, Amazónica Centro Sureña y Pantanal de Bolivia (Navarro, 2011; Cuadro 2).

Cuadro 2. Localidades estudiadas y su ubicación biogeográfica, según Navarro (2011).

Región Biogeográfica	Provincia Biogeográfica	Sector Biogeográfico	Provincia	Localidad	Área Protegida
Brasileño - Paranense	Provincia Cerradense Occidental	Chiquitano Central	Ángel Sandoval	San Matías	Santuario Ecológico Municipal "San Juan de Corralito"
			Guarayos	Ascensión de Guarayos	No área protegida
		J.M. Velasco	San Ignacio de Velasco	No área protegida	
	Chiquitano Transicional al Chaco	Chiquitos	Santiago de Chiquitos	Reserva Departamental Valle de Tucavaca	
			Roboré	No área protegida	
Provincia del Pantanal	Sector del Pantanal Sureño (Corumbá-Miranda)	Germán Bush	Puerto Suarez	No área protegida	
Amazónica	Provincia Amazónica Centro Sureña (Madeira y Tapajós)	Sector de Guaporé	J.M. Velasco	Meseta de Huanchaca	Parque Nacional Noel Kempff Mercado

4.2 Georeferenciación de las cuevas

La georeferenciación es la técnica de posicionamiento espacial de una entidad en una localización geográfica única y bien definida en un sistema de coordenadas y datum específicos (Chapman & Wiczorek, 2006). Para realizar dicho procedimiento, en las localidades de estudio se ubicaron cada una de las cuevas, de las cuales fueron registrados

correctamente las coordenadas con un GPS marca GARMIN (Modelo eTrex 20, precisión $\pm 1\text{m}$) incluyendo la mayor cantidad de decimales posibles de precisión para reducir la probabilidad de error o sesgo.

Posteriormente, se agregaron estas coordenadas geográficas (latitud y longitud) a una base de datos para ser representadas en un mapa con la ayuda del sistema de información geográfica ArcGIS 10.2

4.3 Caracterización de las cuevas

Para realizar la caracterización estructural de cada una de las cuevas se realizó una adaptación a la metodología empleada por Siles (2002), para lo cual se hizo un recorrido por el centro de toda la longitud de la cueva en línea recta, intentando no cambiar de dirección, y de esa manera tener un eje imaginario que sirva de referencia para tomar las diferentes medidas. En cada metro del eje se midió la distancia a ambos lados (ancho) y al techo (altura) de cada una de las cuevas (Fig. 10). Cuando el techo era muy alto, se adhirió la cinta métrica en el extremo de un tubo plástico y así se procedió a la medición de la altura. Todas las medidas de distancia se realizaron con la ayuda de flexómetros de 50 y 5 m marca Stanley.

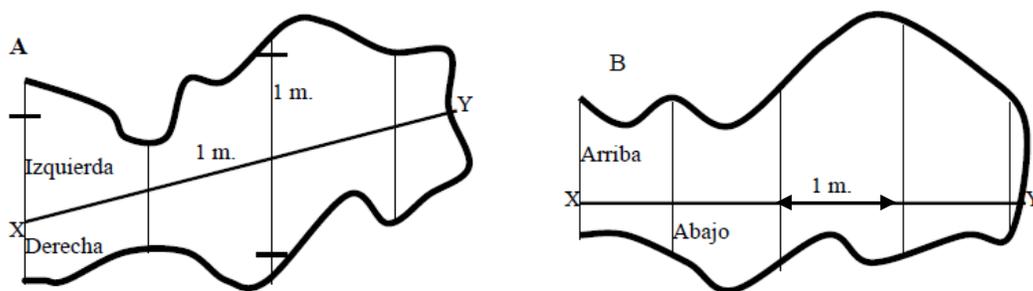


Figura 10. Esquema del método usado para medir las cuevas: A) Vista de arriba de una cueva, la línea que va de X a Y indica el eje imaginario trazado, en cada metro se midió la distancia a ambos lados. B) Vista lateral de una cueva, la línea que va de X a Y indica el eje imaginario, en cada metro se midió la distancia hacia el techo (Siles, 2002).

Con los valores obtenidos de la medición, se logró realizar una figura o perfil longitudinal de cada una de las cuevas, en el cual se muestra la posición de las especies presentes en

cada refugio cavernícola, en aquellas cuevas que eran muy largas o tenían varias galerías se hizo solamente un plano de las mismas.

Por otra parte se realizaron mediciones de temperatura y humedad en cada una de las cuevas, a cada metro sobre el eje imaginario trazado en el interior, antes de realizar las capturas evitando así tener mucha variabilidad entre las mediciones (Fig. 11). La temperatura se midió con un termómetro de no contacto marca Raytek (Modelo Raynger, precisión $\pm 1^\circ\text{C}$), debido a que este aparato utiliza un láser para realizar las medidas, solo se apunta al sitio que se desea medir, de este modo no es difícil tomar medidas del techo de la cueva. Para la medición de la humedad relativa se utilizó un termómetro-higrómetro marca KTJ (precisión $\pm 0.1^\circ\text{C}$).



Figura11. Medición de temperatura y humedad en las cuevas identificadas en el departamento de Santa Cruz, Bolivia (Foto: Aideé Vargas, 2010).

Para cada una de las cuevas se graficó la relación entre los datos de temperatura y humedad relativa, mediante el uso del programa SigmaPlot 12.5.

4.4 Información biológica en las cuevas

Todos los datos se tomaron durante el día, momento en el que se realizó las observaciones de las colonias de murciélagos en el interior de las cuevas en periodos en los que los murciélagos se encuentran en los refugios estudiados.

Al realizar las medidas estructurales de cada cueva, en el mismo lugar de la medición de temperatura y humedad, se observó y verificó la presencia de murciélagos; si estos se

encontraban presentes se anotó su ubicación exacta y el número aproximado de individuos que percharon en este punto. Especies de fácil identificación (a través de observaciones prolongadas en el sitio de percheo al interior de una cueva) fueron registradas e identificadas, en lo posible a nivel de la familia, subfamilia y especie 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. También se tomaron fotografías de los murciélagos en el techo de las cuevas, con las cuales fue posible estimar su abundancia (Fig.12).



Figura 12. Observación de presencia de murciélagos (*Carollia perspicillata*) al interior de las cuevas (Foto: Dennis Lizarro, 2010).

Por tal motivo, la combinación de varios métodos (búsqueda de cuevas, redes de neblina, observación directa) incrementa la probabilidad de determinación de las diferentes especies de murciélagos que utilizan las cuevas como refugio en las zonas de estudio (Kalko 1997; Simmons & Voss 1991; Kalko & Handley, 2001).

4.4.1 Captura de murciélagos en las cuevas

Para constatar la presencia de todas las especies de murciélagos que habitan al interior de cada cueva evaluada se procedió a la captura de murciélagos siguiendo la metodología propuesta en el protocolo de Vargas *et al.* (2006).

Se utilizaron redes de neblina de 6, 9 y 12 m, que fueron colocadas en áreas estrechas de las cuevas en donde se podía instalar estas redes y que garanticen la captura de murciélagos (Fig. 13). Las redes estuvieron abiertas durante dos horas para permitir la captura de las especies presentes en su interior.



Figura 13. Murciélago capturado en una red de neblina colocada al interior de una cueva (Foto: Aideé Vargas, 2007).

Una vez capturados, los murciélagos fueron removidos de la red con la ayuda de guantes de cuero, y colocados en bolsas de tela. Posteriormente, fueron identificados empleando las claves de campo de Anderson (1997), Emmons & Feer (1999), Gardner (2007) y Aguirre *et al.* (2009) conjuntamente con bibliografía disponible para dicha finalidad. Acabada la identificación, los individuos de murciélagos fueron devueltos al interior de la misma cueva de donde fueron capturados.

4.4.2 Recopilación de información de las especies

Posteriormente al registro e identificación, se realizó una revisión bibliográfica general de las especies encontradas en las cuevas 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 que sirvió para reforzar la especificidad que tienen por el tipo de ambiente que ocupan y sus hábitos alimenticios. Esto es importante ya que es necesario saber el “tipo” de especies presentes en las localidades de estudio en términos de sus roles ecológicos (McNab, 1971).

4.5 Análisis de los datos

4.5.1 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. La ventaja de usar este método es que permite realizar comparaciones entre cuevas sin tomar en cuenta la abundancia ya que los métodos de captura y observación en cada una fueron diferentes (Siles, 2002). Además, se clasificó a las cuevas de acuerdo a su grado de complejidad determinado por la presencia de diversas estructuras o galerías dentro de las mismas.

4.5.2 Índice de Asociación Interspecífica

Debido a que la interacción entre individuos de diferentes especies puede influir en el uso del recurso refugio por esos individuos (Graham, 1988; Fenton, 1986; Siles, 2002), se analizó la asociación entre las especies capturadas en las cuevas usando datos de presencia-ausencia para calcular el índice de asociación interspecífica V para pares de especies, propuesto por Arita & Vargas (1995):

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

Dónde:

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

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

c = Número de cuevas en las cuales está presente 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.

4.5.3 Relación entre variables ambientales y presencia de especies

Se utilizó el índice de correlación de Spearman entre todas las variables cuantitativas, el cual es una prueba no paramétrica utilizada cuando se quiere medir la relación entre dos variables y no se cumple el supuesto de normalidad en la distribución de tales valores.

Para determinar la relación entre las variables ambientales y las especies se hizo un Análisis de Correspondencia Canónica (ACC), el cual incluye una prueba de permutación para evaluar la significancia de las variables en el análisis. El ACC es un método de análisis de ordenamiento multivariante utilizada para inferir relaciones especie-ambiente a partir de datos de composición de la comunidad y variables ambientales asociadas, en un área determinada (Tel-Braak, 1986). Su objetivo es buscar las relaciones que pueda haber entre dos grupos de variables y la validez de las mismas, la correlación canónica predice múltiples variables dependientes a partir de múltiples independientes. El ACC consigue introducir las variables explicativas dentro del análisis dándoles un papel activo y explicar los datos relacionándolos con ellas. El ACC fue realizado en el programa R (v. 3.2.2). Se realizó un gráfico de Correspondencia Canónica para observar la relación entre las especies de murciélagos con las características ambientales y estructurales de cada una de las cuevas evaluadas.

5. RESULTADOS

5.1 Identificación y georeferenciación de refugios cavernícolas

Un total de 19 refugios cavernícolas (cuevas) fueron identificados en las siete localidades del área de estudio. Estas cuevas fueron ubicadas por referencias personales, referencias bibliográficas o como resultado de la búsqueda que se hizo en las diferentes zonas o localidades evaluadas (Cuadro 3). Las cuevas evaluadas se caracterizan por ser en su mayoría amplias, de gran altura y estar ocupadas únicamente por murciélagos. Adicionalmente, al no haber datos previos sobre las cuevas encontradas, se colocó nombres a éstas de acuerdo a la zona donde se encontraban, o de acuerdo a referencias de pobladores o finalmente por alguna característica estructural que se podía diferenciar en ellas.

Cuadro 3. Número total de cuevas encontradas y sus ubicaciones en el este de Santa Cruz, Bolivia.

Localidad	Cueva	Abrev.	Latitud	Longitud	Altura (m.s.n.m)
San Matías	Curicha	C1	16°18'14,3" S	58°18'27,15" O	167
	Curicha 2	C2	16°18'15,03" S	58°18'25,94" O	169
Ascensión de Guarayos	Cueva Ascensión	Asc	15°52'39,52" S	63°10'55,81" O	222
San Ignacio de Velasco	Cueva del Yeso	CY	16°21'24,04" S	60°57'53,36" O	388
Santiago de Chiquitos	Miserendino	Mis	18°21'37,32" S	59°30'4,26" O	626
	Puente Mono 1	PM1	18°23'13,60" S	59°28'51,06" O	615
	Puente Mono 2	PM2	18°23'21,98" S	59°28'49,80" O	601
Roboré	Mono 1	M1	18°15'36,23" S	59°42'56,88" O	792
	Mono 2	M2	18°16'44,79" S	59°41'57,45" O	666
	Mono 3	M3	18°17'01,29" S	59°41'45,90" O	699
Puerto Suárez	Motacucito	MTO	19°03'34,81" S	57°55'01,13" O	198
Meseta de Huanchaca	Torres 1	T1	13°40'07,38" S	60°47'49,09" O	202
	Torres 2	T2	13°40'09,91" S	60°47'49,41" O	203
	Torres 3	T3	13°40'11,42" S	60°47'49,31" O	204
	Tigre	Tgr	13°39'07,52" S	60°48'46,66" O	174
	La Cruz	Crz	13°40'12,38" S	60°47'46,14" O	204
	Hojarasca	Hj	13°40'08,76" S	60°47'46,00" O	201
	Torre Mediana	TM	13°40'00,40" S	60°47'46,98" O	199
	Torre Mediana 2	TM2	13°40'01,41" S	60°47'48,41" O	199

Los 19 refugios cavernícolas ubicados al este del departamento de Santa Cruz, fueron representados a partir de sus coordenadas originales en coordenadas geográficas de mapa, mostrándose la longitud y latitud correspondiente a cada una de las cuevas. Estas cuevas fueron agrupadas en siete puntos (A-G) porque las localidades se encuentran muy dispersas una de otras en el departamento de Santa Cruz, determinando que las cuevas de una misma localidad se congreguen en un solo punto del mapa debido a su proximidad en cada una de las zonas estudiadas (Fig. 14).

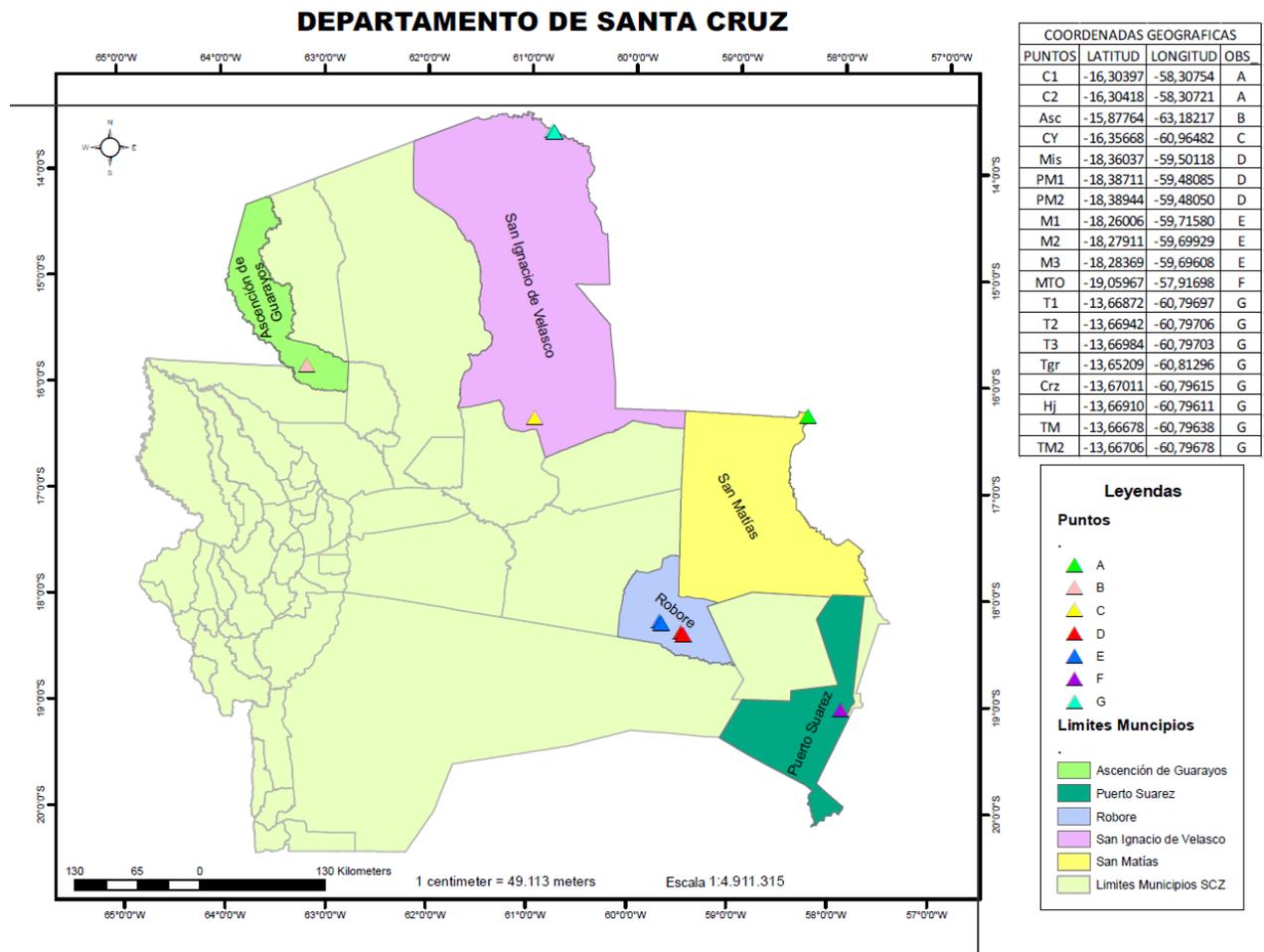


Figura 14. Mapa de ubicación de las 19 cuevas en las localidades de estudio en el departamento de Santa Cruz, Bolivia (Elaboración propia).

5.2 Evaluación de refugios cavernícolas

Las 19 cuevas en estudio presentan características diferentes en cuanto a su estructura, pero en común presentan un porcentaje alto de humedad, excepto de las cuevas pertenecientes a la localidad de Roboré (Cuadro 4).

Cuadro 4. Resumen de los datos obtenidos para las 19 cuevas en el departamento de Santa Cruz, Bolivia.

(HR: Humedad relativa, T: Temperatura, \bar{x} : Promedio).

Cueva	Largo Total (m)	Altura máx. (m)	Altura mín. (m)	Ancho máx. (m)	Ancho mín. (m)	N° entradas	%HR (\bar{x})	%HR (Max)	%HR (Min)	T (°C) (\bar{x})	T (°C) (Max)	T (°C) (Min)
Curicha	12	2,5	0,8	4,35	1,50	1	68,4	70,5	64	26,7	27,8	26,4
Curicha 2	19	3,1	1,8	17,90	1,90	1	67,5	73	63	22,6	24,8	21,3
Cueva Ascensión	5	2,8	2,5	1,50	0,60	1	71,8	79	66	24,7	26,9	21,5
Cueva del Yeso	18	6,0	1,0	17,30	3,20	1	74,8	77	68	17,5	18,0	16,3
Miserendino	208	40,0	1,4	7,50	0,25	3	93,8	98	65	23,9	28,5	23,0
Puente Mono 1	56	10,0	4,5	7,50	1,50	1	87,8	97	79	26,5	28,4	25,1
Puente Mono 2	65	16,0	6,5	6,00	1,00	2	86,5	94	83	26,9	27,7	24,6
Mono 1	13	1,9	1,4	12,00	2,50	2	52,5	61	45	32,2	37,1	28,0
Mono 2	17	9,5	6,0	2,50	0,40	1	57,3	61	52	25,3	25,6	24,9
Mono 3	14	11,0	10,5	4,50	0,30	1	53,5	56	52	26,3	26,9	25,5
Motacucito	81	10,0	0,9	13,00	1,06	1	93,7	99	79	29,3	36,9	27,7
Torres 1	40	10,0	0,4	6,10	0,20	1	81,0	87	74	31,0	31,0	30,4
Torres 2	9	2,7	0,5	1,23	0,50	1	79,7	83	78	31,3	31,5	31,1
Torres 3	10	2,5	0,3	1,63	0,09	1	66,7	77	60	31,7	33,0	30,2
Tigre	35	3,5	0,4	1,73	0,20	3	86,3	92	83	26,0	26,0	26,0
La Cruz	48	12,0	0,5	2,00	0,30	2	87,2	94	79	26,0	26,0	26,0
Hojarasca	17	12,0	0,5	2,02	0,36	1	82,4	84	80	28,4	28,7	28,1
Torre Mediana	10	7,0	0,7	2,27	0,21	1	77,2	81	75	30,4	30,7	30,2
Torre Mediana 2	9	9,0	1,0	1,03	0,40	1	74,8	79	70	29,4	29,8	28,8

Con un esfuerzo de 8 hrs/día de búsqueda e inspección de refugios cavernícolas, se registraron las diferentes especies de murciélagos. Todas las especies encontradas fueron observadas exclusivamente en sitios cavernícolas (cuevas o cavernas), mediante diferentes métodos como ser redes de neblina o simple observación directa mientras se encontraban perchando en sus refugios. A continuación se describen cada una de las 19 cuevas encontradas en el estudio, según su localización geográfica.

5.2.1 Refugios cavernícolas en San Matías

El municipio de San Matías se encuentra ubicado a 800 km de la ciudad de Santa Cruz de la Sierra, en el extremo este del departamento, pertenece a la Provincia Ángel Sandoval, en la frontera con Brasil. Su clima es de tipo es cálido y lluvioso, con una temperatura media de 27°C, caracterizándose por la presencia de numerosos cuerpos de agua distribuidos en arroyos, lagunas o “bahías” y curiches (Navarro & Maldonado, 2002). Dicho municipio no se encuentra incluido dentro del área protegida ANMI San Matías, que es considerado como un humedal de importancia internacional (SERNAP, 2001).

La búsqueda de refugios en esta zona dio como resultado el encuentro de dos cuevas, ubicadas en el hito Bolivia-Brasil, las cuales fueron reportadas anteriormente (Vargas-Espinoza, 2007): a) “Curicha” y b) “Curicha 2”. Ambas están ubicadas en la serranía del mismo nombre, a 7 km del municipio de San Matías, en la comunidad San Juan del Corralito.

a) Curicha

Estructuralmente la “Curicha” es un refugio de tamaño pequeño, con un largo total de 12 m. desde la entrada hasta la pared más lejana. Tiene una entrada de 0.8 m de alto por 2.4 m de ancho. La temperatura promedio fue de 26.7°C y la humedad relativa promedio de 68.4%, presentando una alternancia inversamente proporcional, en diferentes tramos de la cueva, entre ambos factores ambientales. Tiene una altura máxima de 2.5 m. y un ancho máximo de 4.35 m (Fig. 15).

En esta cueva se destaca la presencia de 8 individuos de *Lonchorhina aurita* y la presencia de otras especies de murciélagos como ser *Carollia perspicillata*, *Desmodus rotundus* y *Chrotopterus auritus*. La colonia de 12 individuos de *C. perspicillata* se encontraba en la parte más profunda de la cueva mientras que los individuos de *D. rotundus* (5 individuos aproximadamente) se encontraron en la parte lateral de la misma. Los individuos de *L. aurita* fueron observados en lugares aislados de las paredes de la

cueva bien separados de las otras especies. Adicionalmente, se observaron 2 individuos de *C. auritus* refugiándose cerca a la entrada de la cueva.

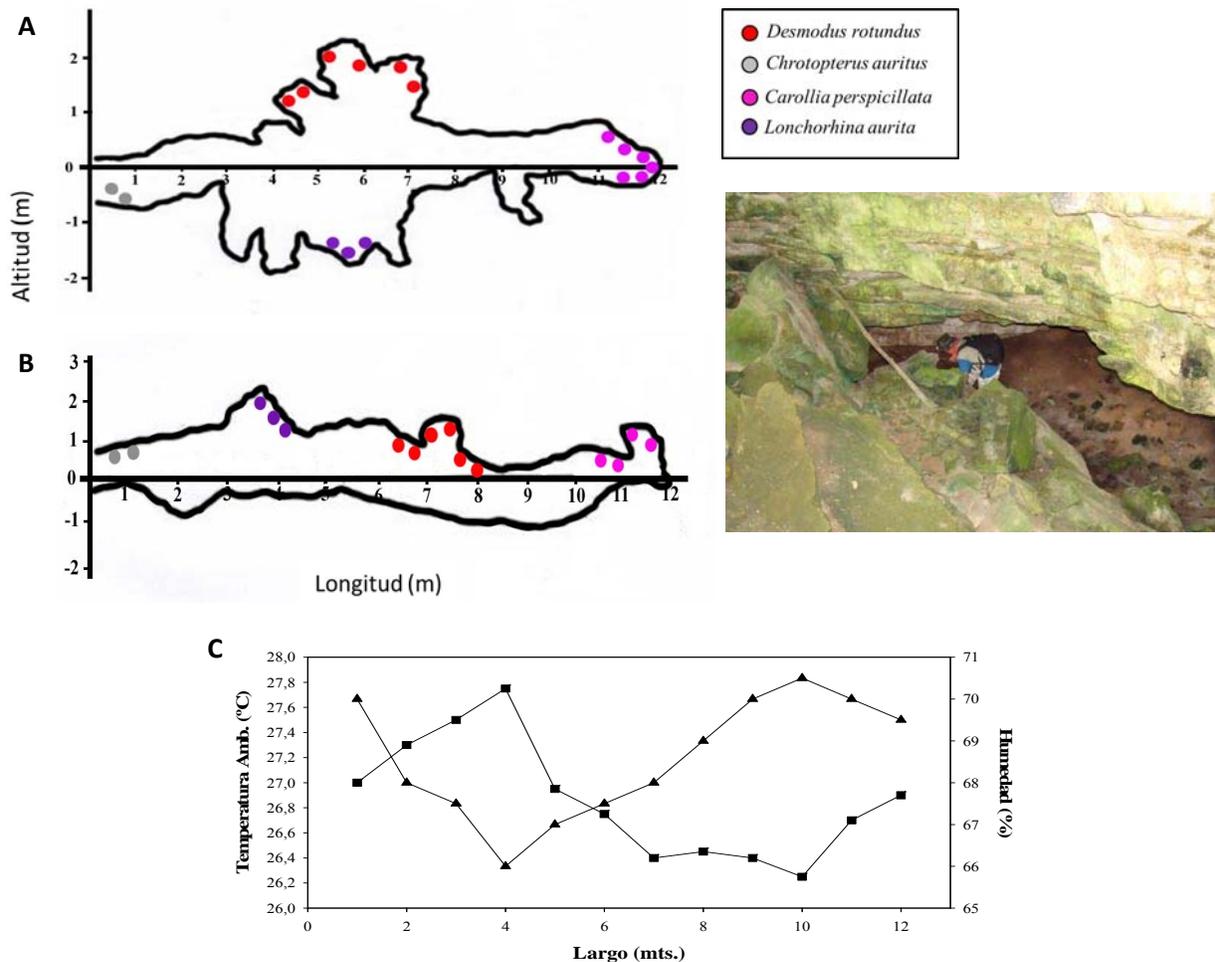


Figura 15. Perfil de la cueva Curicha: **A.** Vista de arriba, **B.** Vista lateral. **C.** Relación temperatura-humedad. Símbolos: Temp. ■ y HR ▲. (Elaborado en base a: The official UIS Symbol List, 1999).

b) Curicha 2

La cueva “Curicha 2” es un refugio pequeño, presenta un largo total de 19 m. Su entrada tiene 1.8 m de altura por 2.5 m de ancho. Presenta un pequeño arroyo de agua que va pegado a una de las paredes de la cueva. La temperatura promedio al interior es de 22.56°C con una humedad relativa promedio de 67.5%, mostrando una relación directamente proporcional, es decir que a medida que aumenta la temperatura también aumenta la humedad a partir del metro 10, que es donde se hace más amplia la cueva (Fig. 16).

En esta cueva se registraron tres especies de murciélagos: *Carollia perspicillata*, que presenta la mayor abundancia (15 individuos aproximadamente), ubicados en la parte más profunda de la cueva; luego se observó una colonia de alrededor 10 individuos de *Desmodus rotundus* en un flanco de la cueva y finalmente 6 individuos aproximadamente de *Natalus macrourus* que volaban en el interior de la cueva.

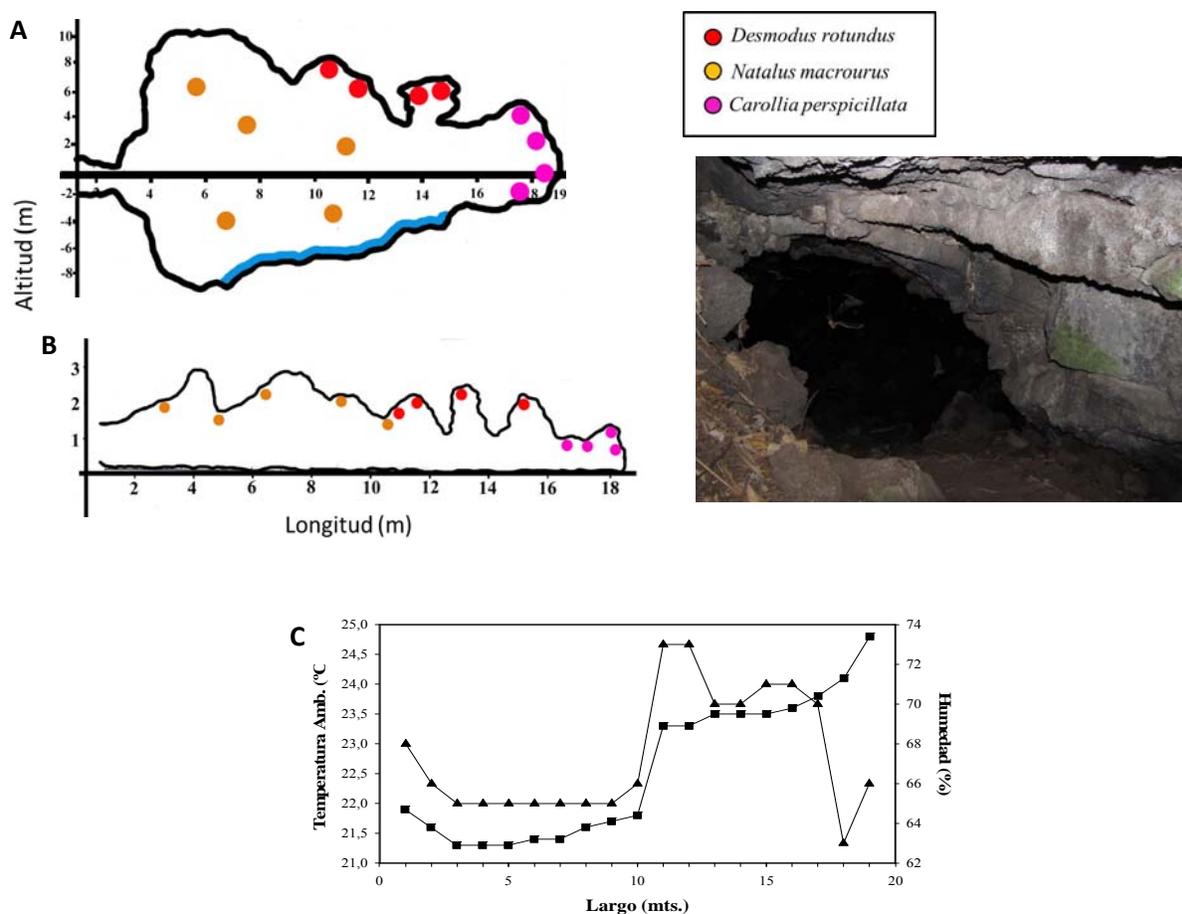


Figura 16. Perfil de la cueva Curicha 2: **A.** Vista de arriba, **B.** Vista lateral. **C.** Relación temperatura-humedad.

Símbolos: Temp. ■ y HR ▲, agua: ■
(Elaborado en base: The official UIS Symbol List, 1999).

5.2.2 Refugios cavernícolas en Ascensión de Guarayos

La localidad de Ascensión de Guarayos se encuentra ubicada a 300 Km al norte de la ciudad de Santa Cruz, es la capital de la provincia Guarayos. Tiene un clima húmedo y seco (Navarro & Maldonado, 2002). La búsqueda de refugios en esta zona dio como resultado el

encuentro de una sola cueva: “Cueva Ascensión”, ubicada en las proximidades de la misma localidad.

a) Cueva Ascensión

La “Cueva Ascensión”, es de pequeño tamaño, tiene un largo total de 5 m, la entrada de esta cueva es de 2.5 m de alto por 1 m de ancho. La temperatura promedio es de 24.7°C y la humedad relativa promedio de 71.8%, siguiendo una relación directamente proporcional, es decir que a medida que sube la temperatura también lo hace la humedad. En su interior se encontró solamente la presencia de 5 individuos de la especie *Peropteryx macrotis*, ubicados en diferentes sectores del techo de la cueva (Fig. 17).

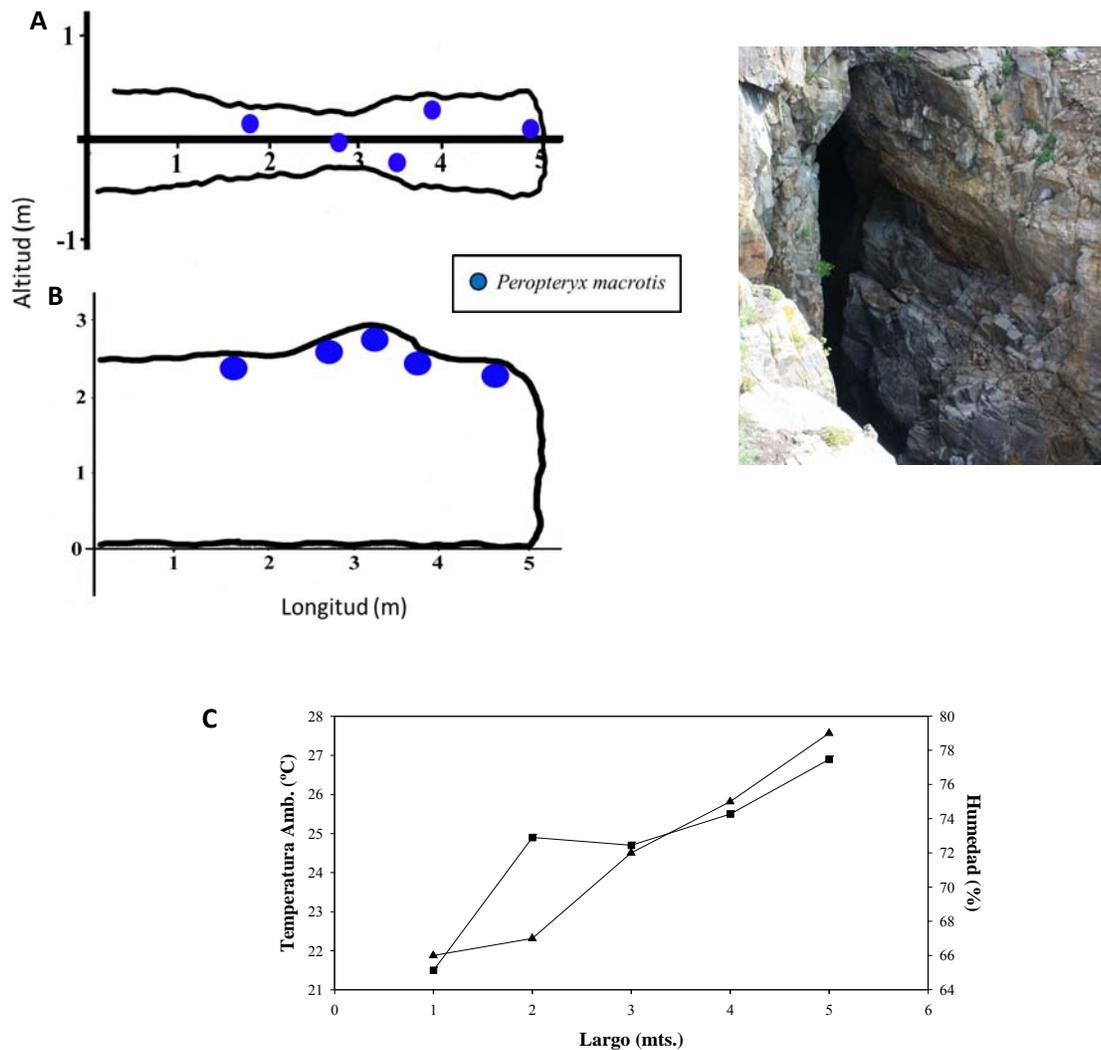


Figura 17. Perfil de la cueva Ascensión: **A.** Vista de arriba, **B.** Vista lateral. **C.** Relación temperatura-humedad.

Símbolos: Temp. ■ y HR ▲.

(Elaborado en base a: The official UIS Symbol List, 1999).

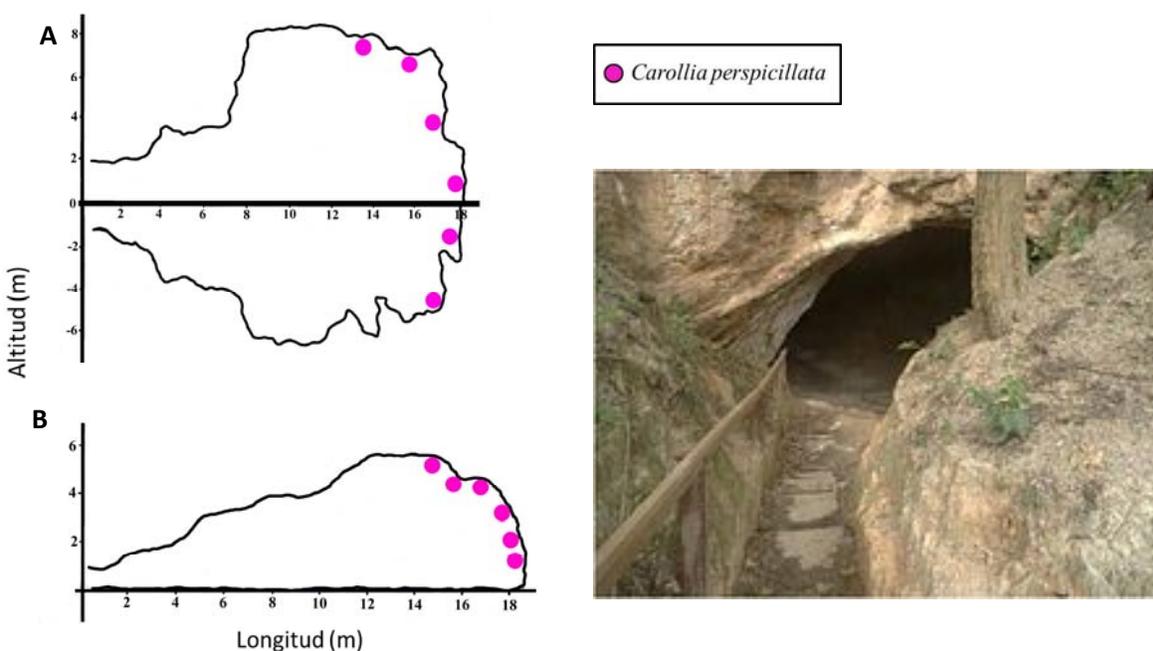
5.2.3 Refugios cavernícolas en San Ignacio de Velasco

El municipio de San Ignacio de Velasco es la capital de la provincia Velasco del departamento de Santa Cruz. Se encuentra a 476 kilómetros al noreste de la ciudad de Santa Cruz, en una colina junto a las nacientes del río Paraguá. La búsqueda de refugios en esta zona dio como resultado la ubicación de una sola cueva: “Cueva del Yeso”, ubicada a 2 km al noreste de la ciudad, en inmediaciones de la laguna artificial Guapomó (Navarro & Maldonado, 2002), considerada como un atractivo turístico de la zona.

a) Cueva del Yeso

Estructuralmente la “Cueva del Yeso” tiene una longitud de 18 m, la entrada tiene una altura de 1 m y un ancho de 3.2 m. Su interior es bastante frío, con una temperatura promedio de 17.46°C y una humedad relativa promedio del 74.83%, cuya relación es directamente proporcional, cayendo en el metro 13 tanto la temperatura como la humedad para luego subir y nuevamente descender.

En esta cueva se encontraron varios individuos (15 aproximadamente) de la especie *Carollia perspicillata*, ubicados en la parte más profunda de la misma (Fig. 18).



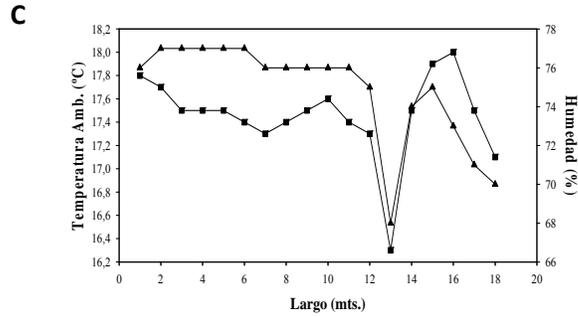


Figura 18. Perfil de la Cueva del Yeso: **A.** Vista de arriba, **B.** Vista lateral. **C.** Relación temperatura-humedad. Símbolos: Temp. ■ y HR ▲. (Elaborado en base a: The official UIS Symbol List, 1999).

5.2.4 Refugios cavernícolas en la Serranía de Huanchaca

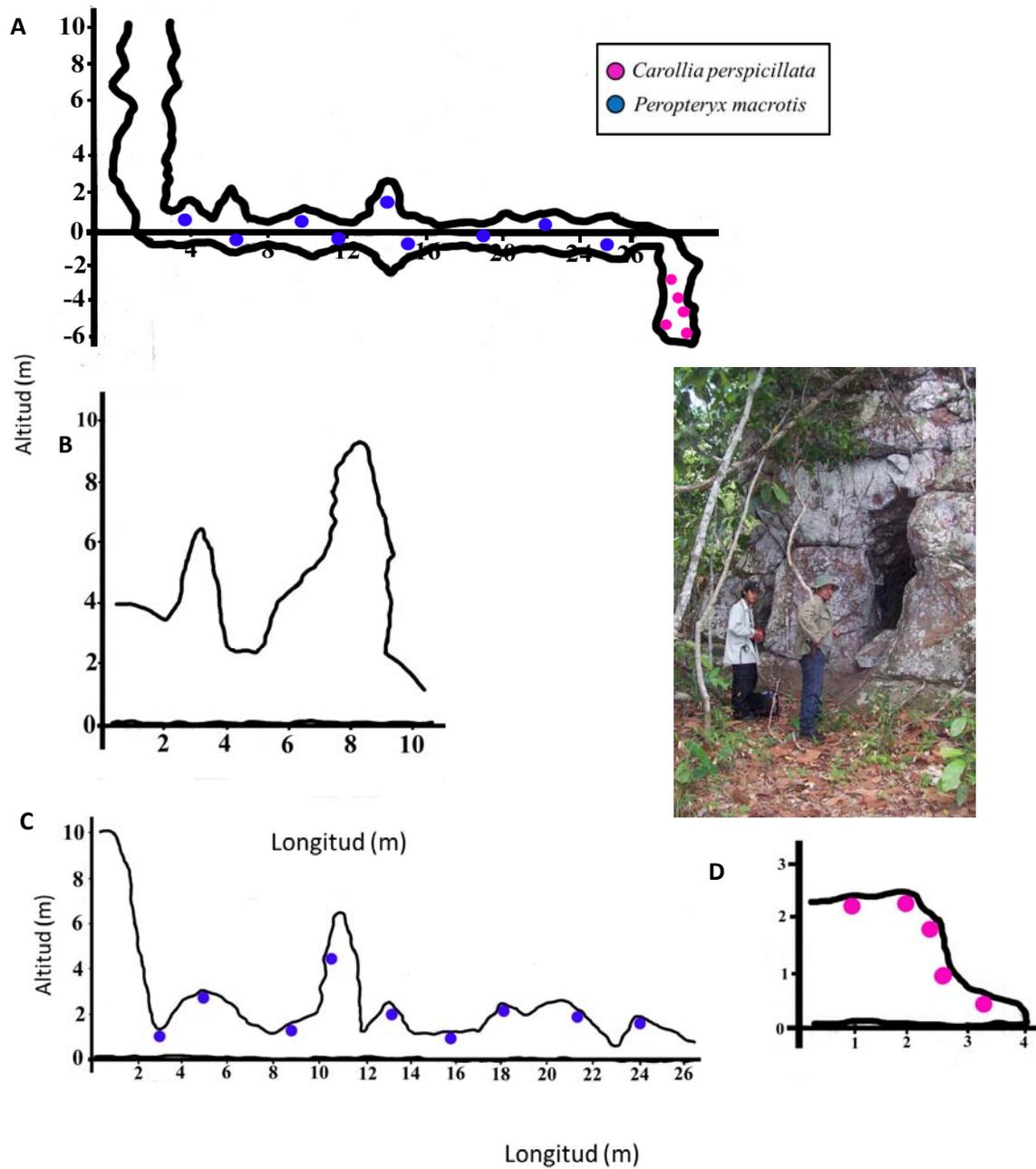
La Serranía de Huanchaca está ubicada a 600 km al noreste de la ciudad de Santa Cruz de la Sierra, en el Parque Nacional Noel Kempff Mercado (Área protegida), comprende las provincias Velasco e Iténez en Bolivia, colindando con los estados de Rondônia y Mato Grosso en Brasil; siendo la más importante región del sistema de serranías, caracterizada por sus altas mesetas e impresionantes farallones y cataratas (Navarro & Maldonado, 2002).

La búsqueda de refugios en esta zona dio como resultado el la ubicación de ocho cuevas: a) “Torres 1”, b) “Torres 2”, c) “Torres 3”, d) “Cueva del Tigre”, e) “Cueva La Cruz”, f) “Cueva Hojarasca”, g) “Cueva Torre Mediana” y h) “Cueva Torre Mediana 2”; ubicadas a 9 km del campamento de los guardaparques del Parque Nacional Noel Kempff Mercado denominado “Las Torres”, que se encuentra a orillas del río Iténez, de ahí el nombre que se le asignaron a la mayoría de las cuevas en esta localidad.

a) Torres 1

La cueva “Torres 1” se caracteriza por presentar tres galerías de diferentes tamaños, una de ella de 10 m, seguida de otra de 26 m y finalmente la tercera de 4 m de largo. La entrada de esta cueva es de 4 m de alto por 2.5 m de ancho. La cueva, en toda su extensión de la primera y segunda galería tiene una temperatura promedio constante de 31°C y en la última galería tiene una temperatura promedio de 30.45°C; la humedad relativa promedio de la cueva es de 80.95%, además estos parámetros ambientales no presentan ninguna relación, posiblemente por la estructura de las galerías. En esta cueva

se encontró 25 individuos de la especie de murciélago *Peropteryx macrotis* ubicados en diferentes sectores del techo de la segunda galería y 10 individuos de la especie *Carollia perspicillata* que se encontraron colgados en la pared del fondo de la tercera galería. (Fig.19).



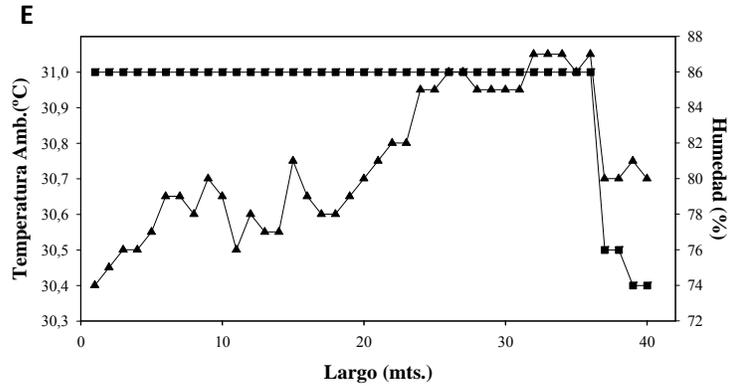


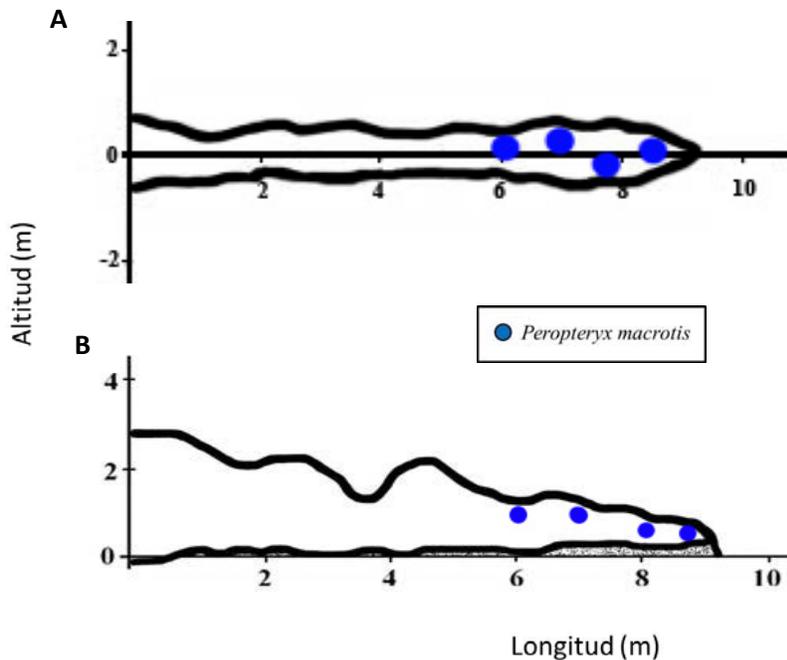
Figura 19. Perfil de la cueva Torres 1: **A.** Vista de arriba, **B.** Vista lateral (primera galería), **C.** Vista lateral (segunda galería), **D.** Vista lateral (tercera galería), **E.** Relación temperatura-humedad.

Símbolos: Temp. ■ y HR ▲.

(Elaborado en base a: The official UIS Symbol List, 1999).

b) Torres 2

La cueva “Torres 2” estructuralmente tiene un largo de 9 m, la entrada es de 2.7 m de alto por 1.23 m de ancho y a medida que se va llegando al fondo disminuye en altura hasta llegar a los 0.51 m. En su interior, la temperatura promedio es de 31.32°C y la humedad relativa promedio de 79.67%, teniendo una relación inversamente proporcional hasta el metro 2.5 y de ahí nuevamente se invierte la relación. En esta cueva se encontró 10 individuos de la especie de murciélago *Peropteryx macrotis*, que se ubicaban perchando en el fondo de la misma (Fig. 20).



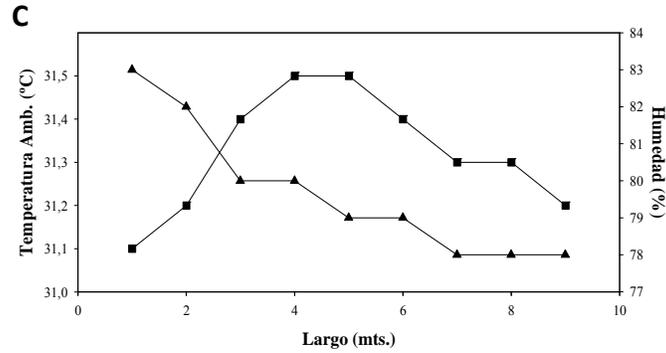
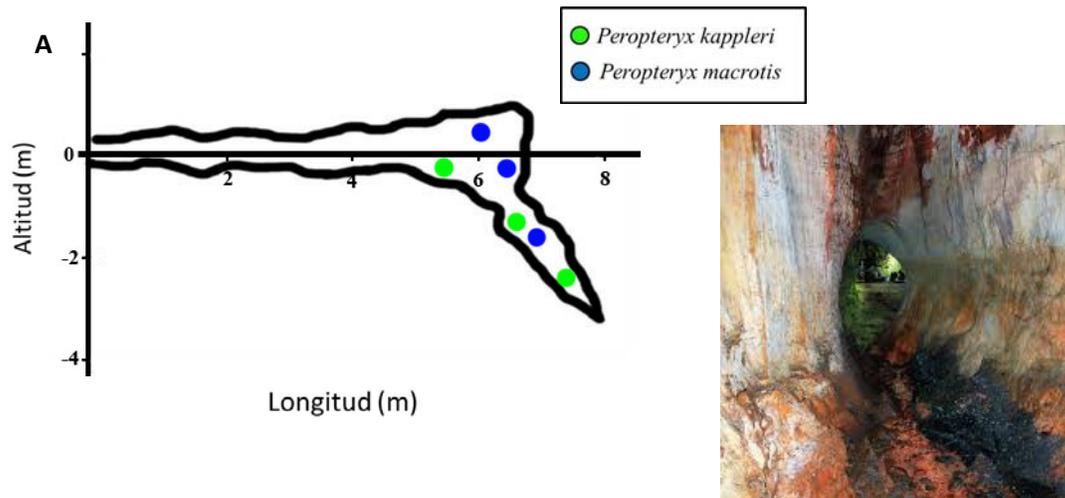


Figura 20. Perfil de la cueva Torres 2: **A.** Vista de arriba, **B.** Vista lateral. **C.** Relación temperatura-humedad. Símbolos: Temp ■ y HR ▲, sedimentos clásticos (arena, limo o arcilla) [textured box]. (Elaborado en base a: The official UIS Symbol List, 1999).

c) Torres 3

La cueva “Torres 3” se caracteriza estructuralmente por presentar dos galerías pequeñas, una de ellas con un largo de 7 m y la otra con un largo de 3 m. La entrada es muy pequeña de 0.3 m de alto por 0.24 m de ancho. La temperatura promedio de la cueva es de 31.71°C y la humedad relativa promedio es de 66.7%, con una relación inversamente proporcional de estas variables a lo largo de la cueva. En esta cueva se encontraron dos especies de murciélagos: 11 individuos de *Peropteryx macrotis* y 5 individuos de *Peropteryx kappleri*, ambas especies estaban perchando en una pequeña bóveda que se encuentra en la porción final de la primera galería. También se encontraron 4 individuos de *P. macrotis* con 9 individuos de *P. kappleri*, distribuidos a lo largo de la segunda galería (Fig. 21).



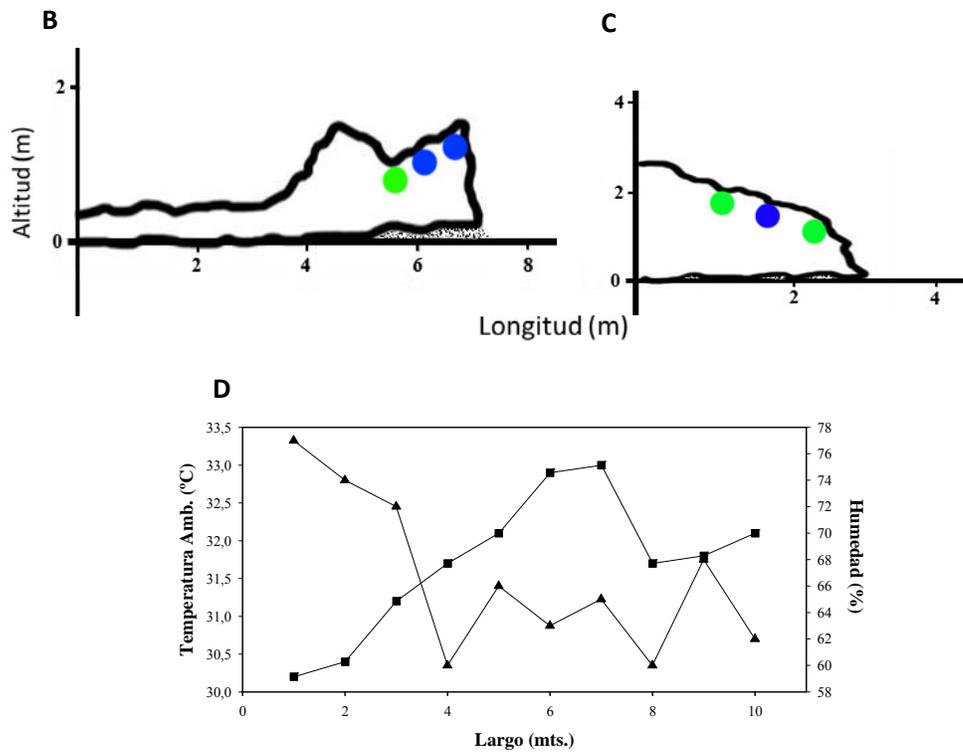


Figura 21. Perfil de la cueva Torres 3: **A.** Vista de arriba, **B.** Vista lateral (primera galería), **C.** Vista lateral (segunda galería), **D.** Relación temperatura-humedad.

Símbolos: Temp ■ y HR ▲, sedimentos clásticos (arena, limo o arcilla) 

(Elaborado en base a: The official UIS Symbol List, 1999).

d) Cueva del Tigre

Estructuralmente la “Cueva del Tigre” es pequeña, tiene ocho ramificaciones o galerías y tres entradas en diferentes lugares: al sud (2 m de alto por 0.81 m de ancho), este (0.54 m de alto por 0.37 m de ancho) y oeste (0.85 m de alto por 0.55 m de ancho); sumando todo lo que miden estas ramificaciones se tiene un total de 35 m de largo. La cueva tiene una temperatura promedio constante en su interior de 26°C y una humedad relativa promedio de 86.31%; además estos parámetros ambientales no presentan ninguna relación, posiblemente por la estructura de las galerías.

En su interior se encontraron murciélagos de las especies *Peropteryx macrotis* (3 a 4 individuos) volando en diferentes sectores de las galerías y *Carollia perspicillata* (7 individuos) en el fondo de las últimas ramificaciones de la cueva. También sirve de refugio para otros mamíferos como *Pantera onca* ya que en su interior se encontraron indicios de su uso, como ser heces y restos óseos de animales. (Fig. 22).

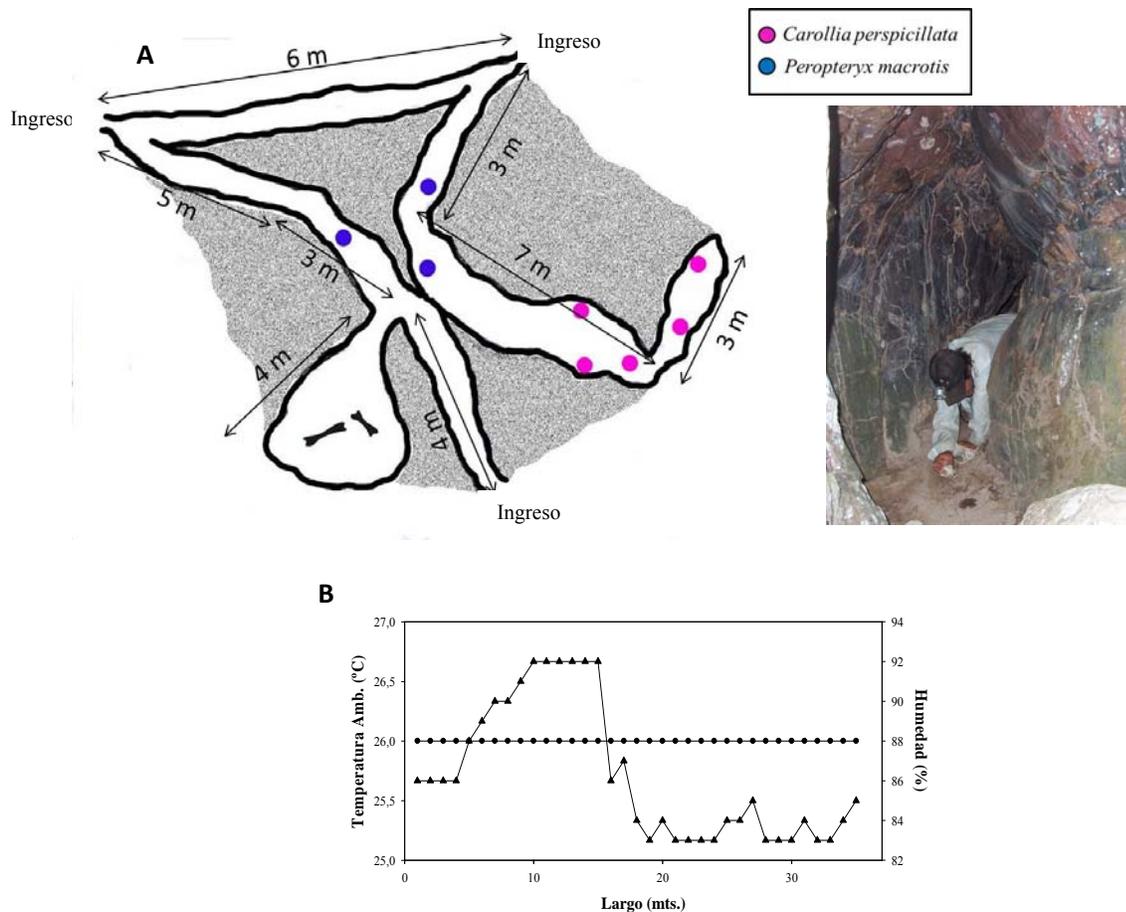
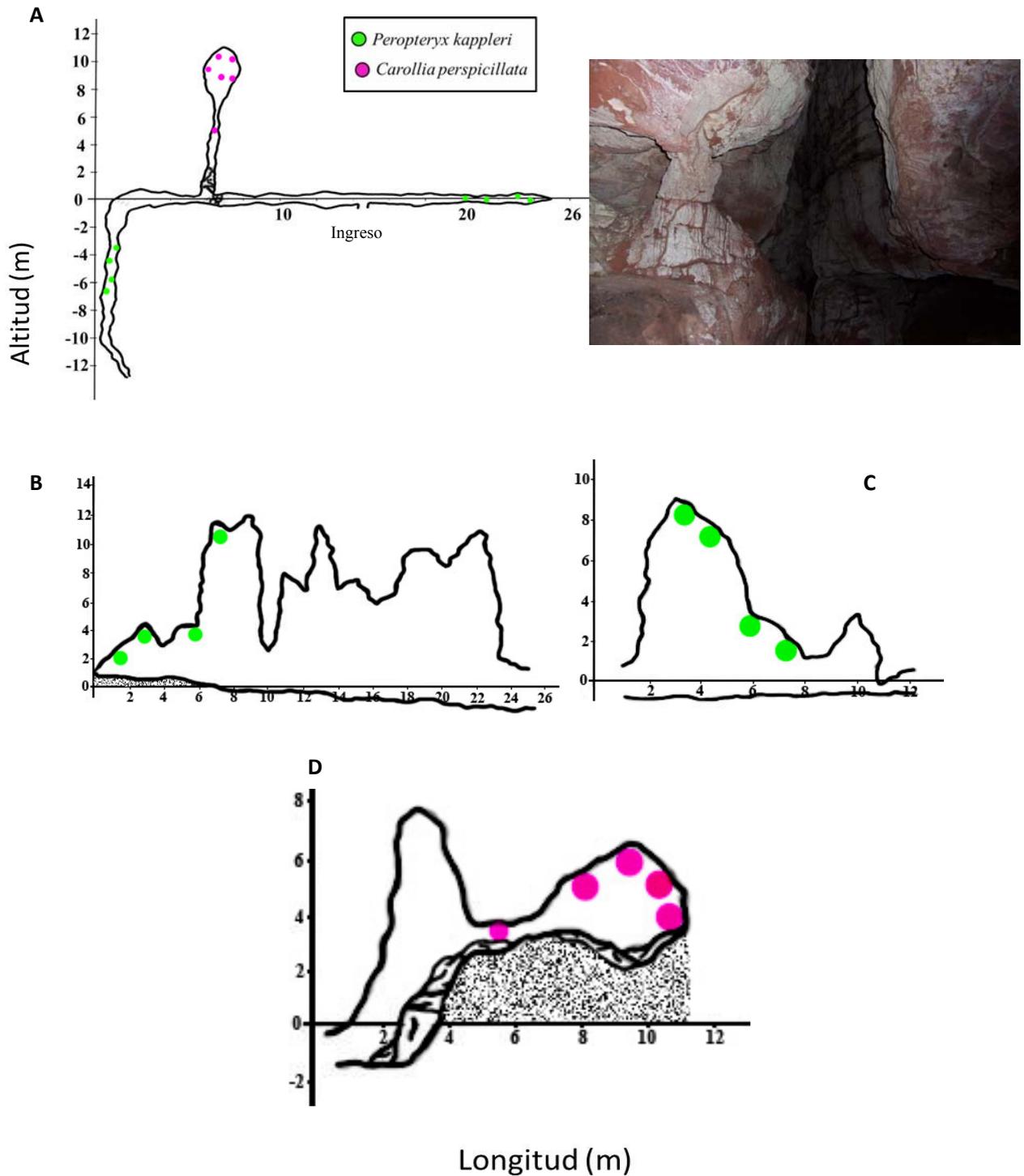


Figura 22. Cueva del Tigre: **A.** Plano de la cueva con sus galerías, **B.** Relación temperatura-humedad. Símbolos: Temp. ■ y HR ▲, sedimentos clásticos (arena, limo o arcilla) [patron de puntos], huesos [símbolo de arco] (Elaborado en base a: The official UIS Symbol List, 1999).

e) Cueva La Cruz

Estructuralmente la “Cueva La Cruz” se caracteriza por tener tres galerías, una de ellas con un largo de 25 m, seguida de otra que tiene 12 m y la última con un largo de 11 m. En la porción media de la primera galería se encuentra la entrada a la cueva de 1.5 m de alto por 0.7 m de ancho y para acceder al interior de la misma se tiene que hacer un descenso de aproximadamente 2 m. La segunda galería es más estrecha y tiene una pequeña salida de aproximadamente 1 m de alto por 0.4 m de ancho; la tercera galería se caracteriza por estar formada por una bóveda amplia ubicada a 3 m de altura de la superficie y es de difícil acceso debido a la presencia de rocas de diferentes tamaños. En toda la cueva se tiene una temperatura promedio constante de 26°C y una humedad relativa promedio de 87.17%, además estos parámetros ambientales no presentan ninguna relación, posiblemente por la estructura de las galerías.

En esta cueva se encontró en la primera y segunda galería la presencia de 12 individuos de la especie de murciélago *Peropteryx kappleri* que se encontraban perchando en diferentes sectores de las mismas y en el interior de la tercera galería se encontraron 19 individuos de la especie *Carollia perspicillata*. (Fig. 23).



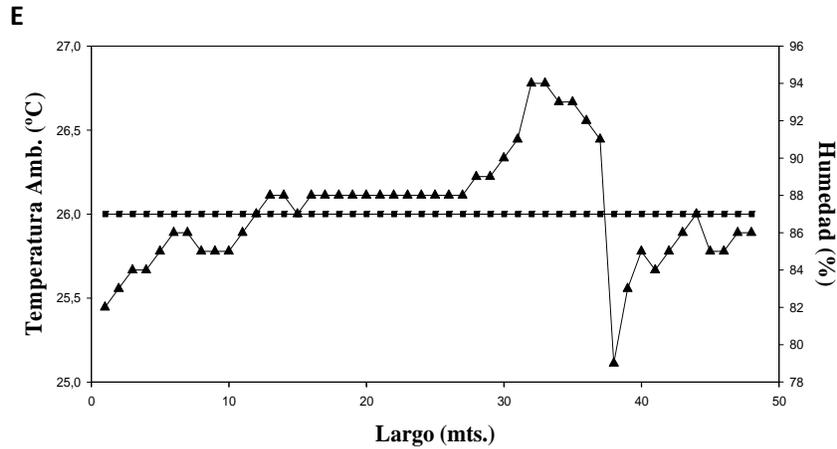
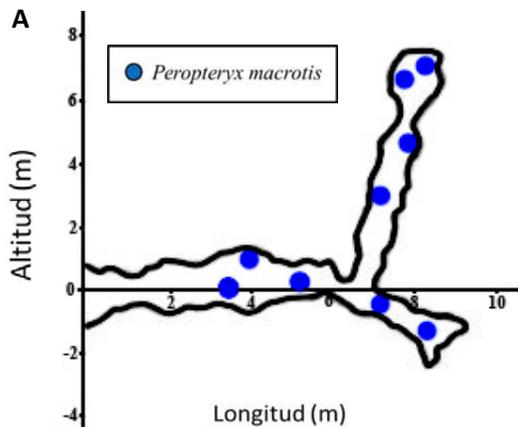


Figura 23. Perfil de la cueva La Cruz: **A.** Vista de arriba, **B.** Vista lateral (primera galería), **C.** Vista lateral (segunda galería), **D.** Vista lateral (tercera galería), **E.** Relación temperatura-humedad. Símbolos: Temp. ■ y HR ▲, sedimentos clásticos (arena, limo o arcilla) [dotted pattern], rocas [rectangle with diagonal lines] (Elaborado en base a: The official UIS Symbol List, 1999).

f) Cueva Hojarasca

La “Cueva Hojarasca” es de tamaño pequeño, consta de tres galerías cortas (7 m, 3 m y 7 m, respectivamente) que sumadas hacen un total de 17 m. Tiene una entrada de 1.5 m de alto por 1.8 m de ancho, se caracteriza por presentar en su interior un suelo cubierto de hojarasca; además la superficie inferior de sus bóvedas están bajo el nivel del suelo. La temperatura promedio es de 28.36°C y la humedad relativa promedio es de 82.42%, teniendo una relación directamente proporcional. En esta cueva se encontró aproximadamente 31 individuos de una sola especie de murciélago: *Peropteryx macrotis*, ubicados principalmente en la parte superior de las bóvedas de cada una de las galerías de la cueva. (Fig.24).



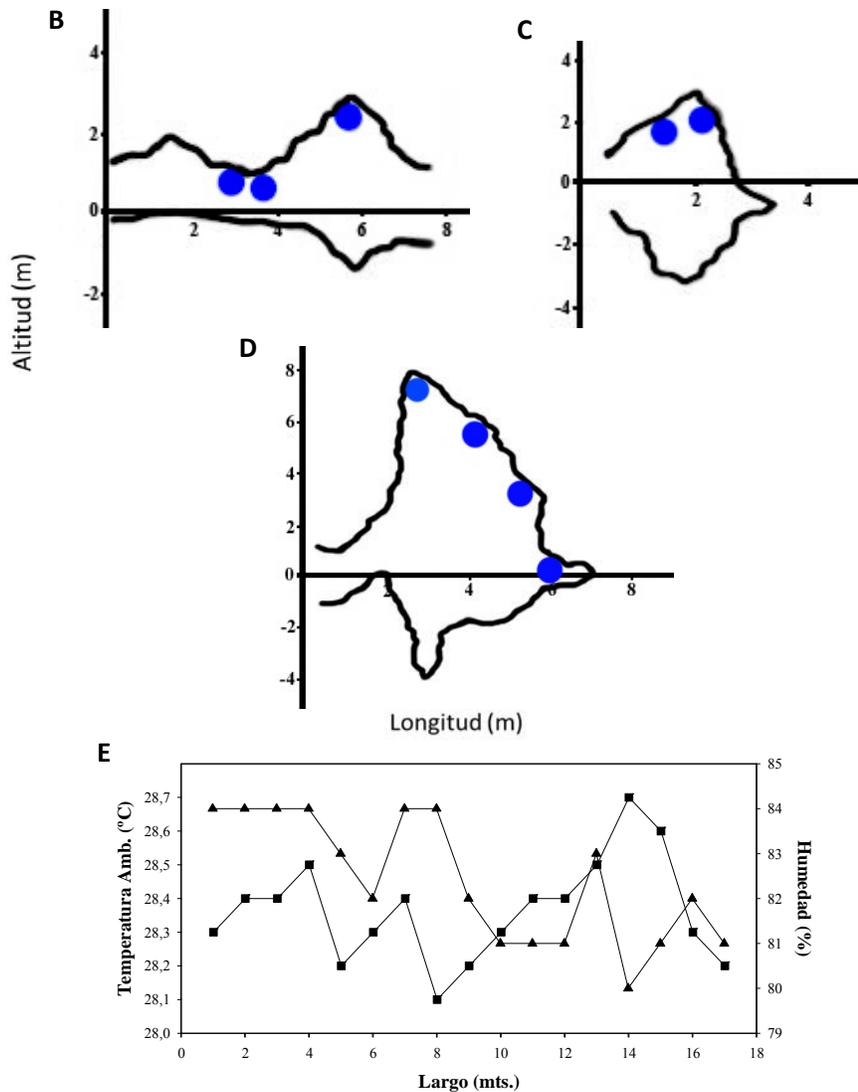


Figura 24. Perfil de la cueva Hojarasca: **A.** Vista de arriba, **B.** Vista lateral (primera galería), **C.** Vista lateral (segunda galería), **D.** Vista lateral (tercera galería), **E.** Relación temperatura-humedad.

Símbolos: Temp. ■ y HR ▲

(Elaborado en base a: The official UIS Symbol List, 1999).

g) Cueva Torre Mediana

La cueva “Torre Mediana” tiene un largo de 10 m con una entrada que mide 2.5 m de alto por 2 m de ancho. La cueva en sus primeros metros permite un fácil acceso pero a partir del metro 8 se va volviendo más angosta, lo cual imposibilita el acceso para su respectiva medición, es así que se pudo observar que hay aproximadamente 10 m más de largo de la cueva en donde se evidenció murciélagos desplazándose por este espacio estrecho. La temperatura promedio al interior de la cueva es de 30.39°C y la humedad relativa promedio es de 77.2%, existiendo una relación directamente proporcional entre estas variables. En esta cueva se encontró aproximadamente 20 individuos de la especie

de murciélago *Peropteryx macrotis*, los cuales se encontraban volando al interior desplazándose de un lugar a otro (Fig. 25).

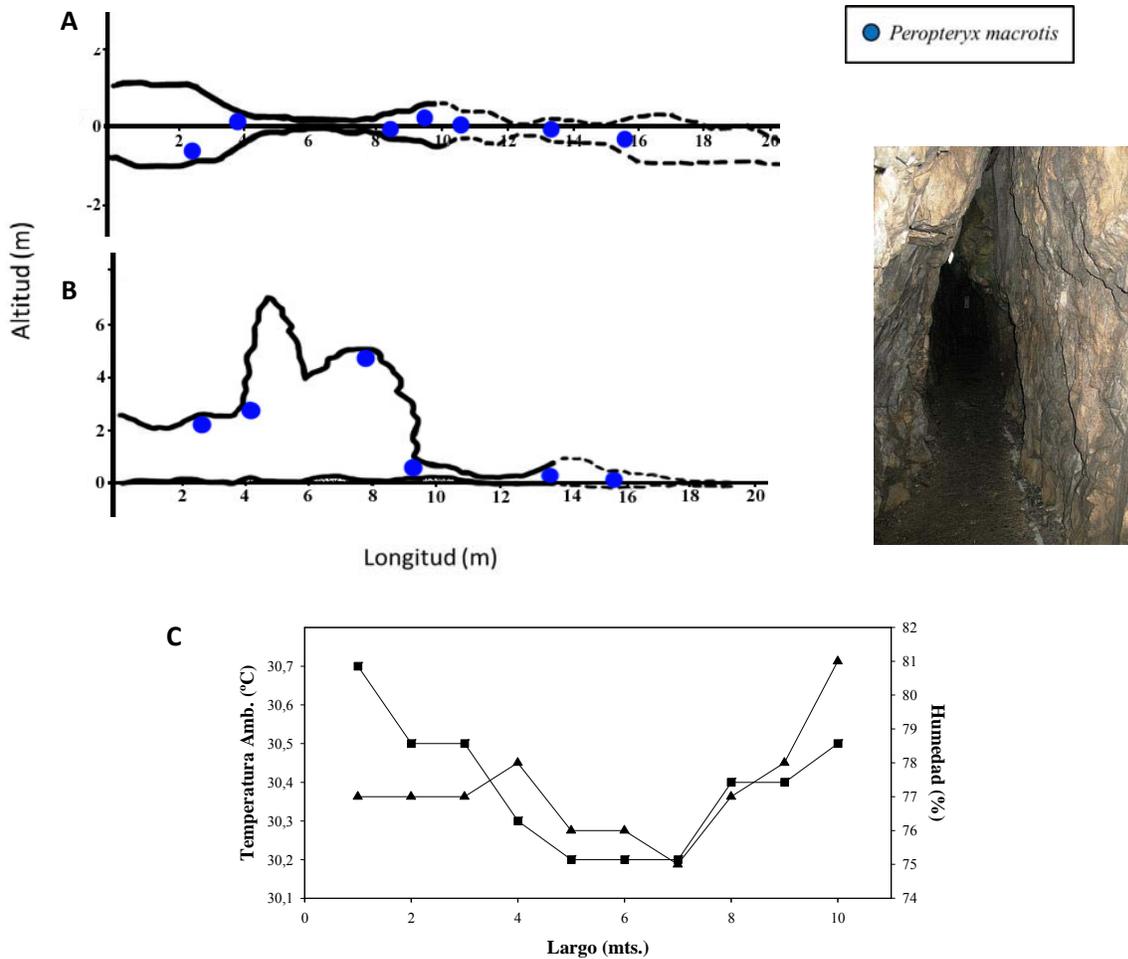


Figura 25. Perfil de la cueva Torre Mediana: **A.** Vista de arriba, **B.** Vista lateral, **C.** Relación temperatura-humedad. Símbolos: Temp.■ y HR▲, Continuación demasiado angosta  (Elaborado en base a: The official UIS Symbol List, 1999).

h) Cueva Torre Mediana 2

Estructuralmente la cueva “Torre Mediana 2”, tiene un largo de 9 m, con una entrada muy amplia de 9 m de alto por 1.03 m de ancho. Se caracteriza por presentar desde la entrada hasta los 8 m una bóveda alta para luego reducirse, con respecto al ancho la cueva es muy angosta llegando a tener hasta 0.4 m de anchura. A partir de los 8.5 m de largo el acceso, para tomar las medidas de la cueva, se dificulta por el estrecho espacio que existe, pudiendo solamente calcularse a simple vista que la cueva se extiende aproximadamente unos 10 m más en su longitud. La temperatura promedio dentro de la

cueva es de 29.38°C y la humedad relativa promedio es de 74.78%, existiendo una relación inversamente proporcional entre ambas. La única especie de murciélago que se encontró en esta cueva es *Peropteryx macrotis* con aproximadamente 11 individuos que se encontraban perchando en la partes más altas de la bóveda (Fig. 26).

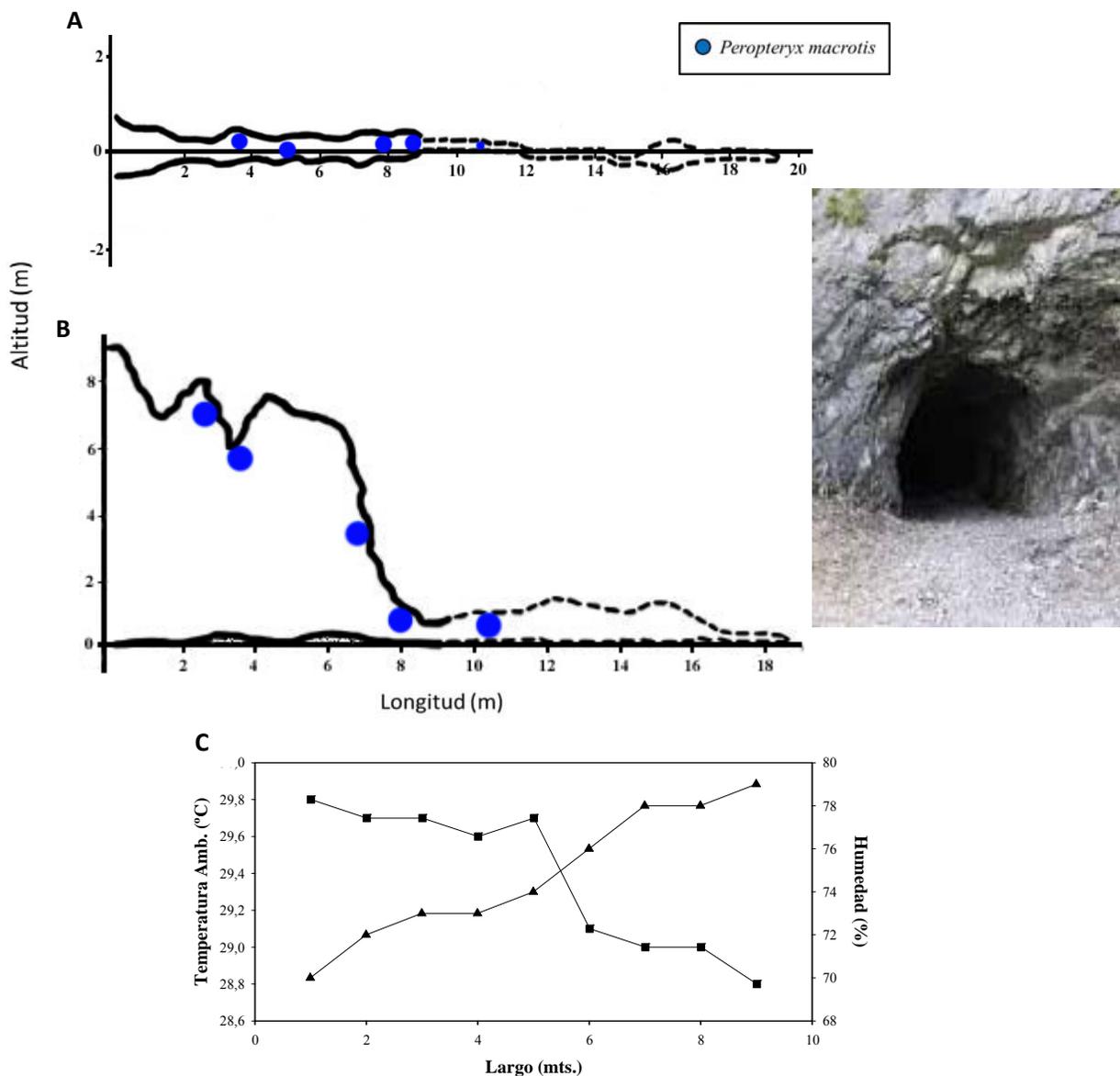


Figura 26. Perfil de la cueva Torre Mediana 2: **A.** Vista de arriba, **B.** Vista lateral, **C.** Relación temperatura-humedad. Símbolos: Temp ■ y HR ▲, Continúa demasiado angosta (Elaborado en base a: The official UIS Symbol List, 1999).

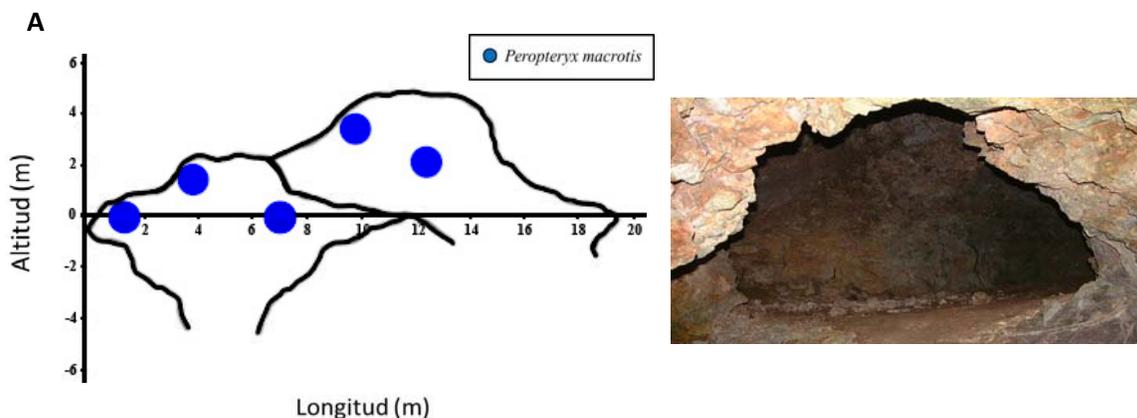
5.2.5 Refugios cavernícolas en Roboré

El municipio de Roboré, perteneciente a la provincia Chiquitos, se encuentra ubicado a 400 km al este de la ciudad de Santa Cruz y a 250 km de Corumbá (Brasil) sobre la carretera bioceánica en la región del sudeste Chiquitano y Pantanal. La zona de Los Totaizales está ubicado a 5 Km del centro de Roboré, situado en la parte alta de la serranía chiquitana, que debe su nombre a la abundancia de la palma de Totái.

Para la zona de Los Totaizales en Roboré se evaluó tres cuevas; una de ellas conocida por los pobladores: a) “Cueva del Mono 1”; adicionalmente se encontraron dos cuevas: b) “Cueva del Mono 2” y c) “Cueva del Mono 3”.

a) Cueva del Mono 1

Estructuralmente la “Cueva del Mono 1” es de tamaño pequeño, caracterizado por la presencia de dos galerías que tienen sus respectivas entradas, ubicadas una al lado de la otra y conectadas ambas por un orificio de 0.25 m por 0.17 m; una de las galerías mide 7 m de longitud con su entrada de 1.5 m de alto por 2.5 m de ancho y la otra galería tiene 6 m de longitud con una entrada que mide 1.7 m de alto por 5.5 m de ancho. La temperatura promedio es de 32.22°C y la humedad relativa promedio es de 52.54%, teniendo una relación inversamente proporcional a lo largo de la cueva. En su interior se encontraron 5 individuos de murciélagos de la especie *Peropteryx macrotis*, perchando en el techo de ambas galerías (Fig. 27).



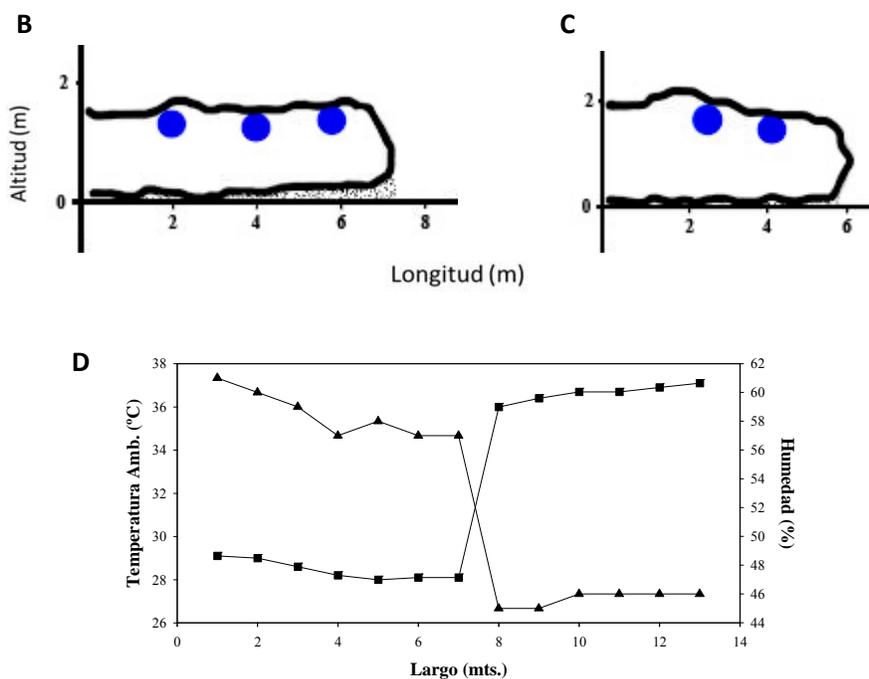
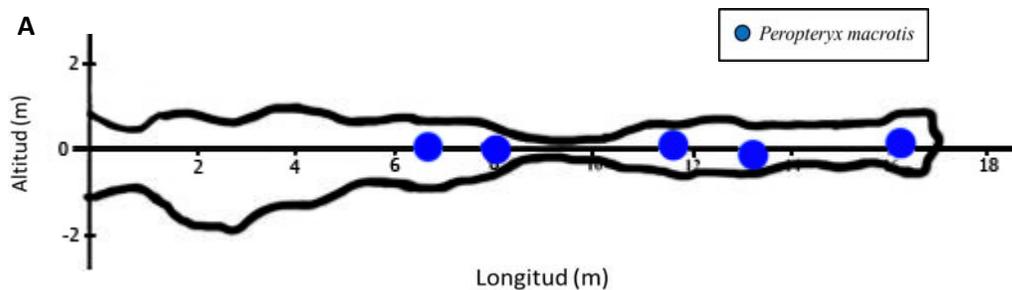


Figura 27. Perfil de la cueva del Mono 1: **A.** Vista de arriba, **B.** Vista lateral (primera galería), **C.** Vista lateral (segunda galería), **D.** Relación temperatura-humedad.
 Símbolos: Temp. ■ y HR ▲, sedimentos clásticos (arena, limo o arcilla) [dotted pattern]
 (Elaborado en base a: The official UIS Symbol List, 1999).

b) Cueva del Mono 2

La “Cueva del Mono 2” tiene una longitud de 17 m con una entrada de 7 m de alto por 1 m de ancho. En general, la cueva tiene una altura que oscila entre los 6 y 9.5 m con dos rocas de tamaño considerable que se encuentran en el suelo y un estrechamiento en la porción media de la longitud de la cueva que oscila entre los 0.4 y 0.8 m, que dificultan el acceso, para posteriormente aumentar de anchura hasta el final de la misma. La temperatura promedio es de 25.26°C y la humedad relativa promedio es de 57.29%, presentando una relación inversamente proporcional. En el interior de la cueva se encontraron 8 individuos de murciélagos de la especie *Peropteryx macrotis*, ubicados en el techo (Fig. 28).



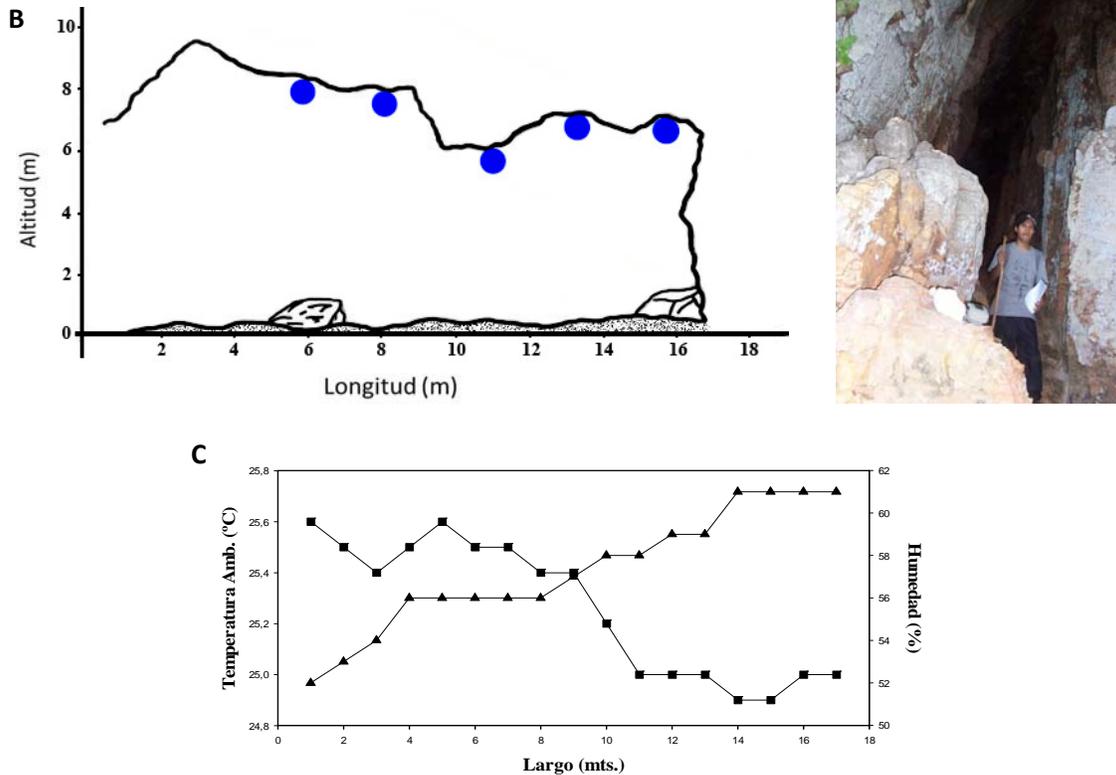


Figura 28. Perfil de la cueva del Mono 2: **A.** Vista de arriba, **B.** Vista lateral, **C.** Relación temperatura-humedad. Símbolos: Temp. ■ y HR ▲, sedimentos clásticos (arena, limo o arcilla) [dotted pattern], rocas [rectangle with diagonal lines] (Elaborado en base a: The official UIS Symbol List, 1999).

c) Cueva del Mono 3

La “Cueva del Mono 3” tiene una longitud de 14 m con una entrada bastante amplia de 10.5 m de alto por 2.8 m de ancho. Se caracteriza por ser una cueva grande, cuya altura oscila entre 10.5 a 11 m y con presencia de rocas de considerable tamaño en el suelo próximo a sus paredes laterales, posteriormente en el metro 10 la cueva se estrecha y se abre una bóveda a través de una abertura de 1.2 m de alto por 0.5 m de ancho, que se encuentra a 6.5 m encima de la superficie del suelo, dicha bóveda se encuentra rodeada en su interior de rocas de diferentes tamaños. La temperatura promedio en el interior de toda la cueva es de 26.28°C y la humedad relativa promedio es de 53.5%, permitiendo observar una relación inversamente proporcional de estos valores. En esta cueva se encontró la presencia de 3 individuos de la especie *Peropteryx macrotis* en la cámara principal de la cueva colgados en el techo próximos a la abertura de la bóveda y en el interior de esta cavidad se encontraron aproximadamente unos 19 individuos de la

misma especie colgados en las diferentes rocas del techo que conforman parte de su estructura (Fig. 29).

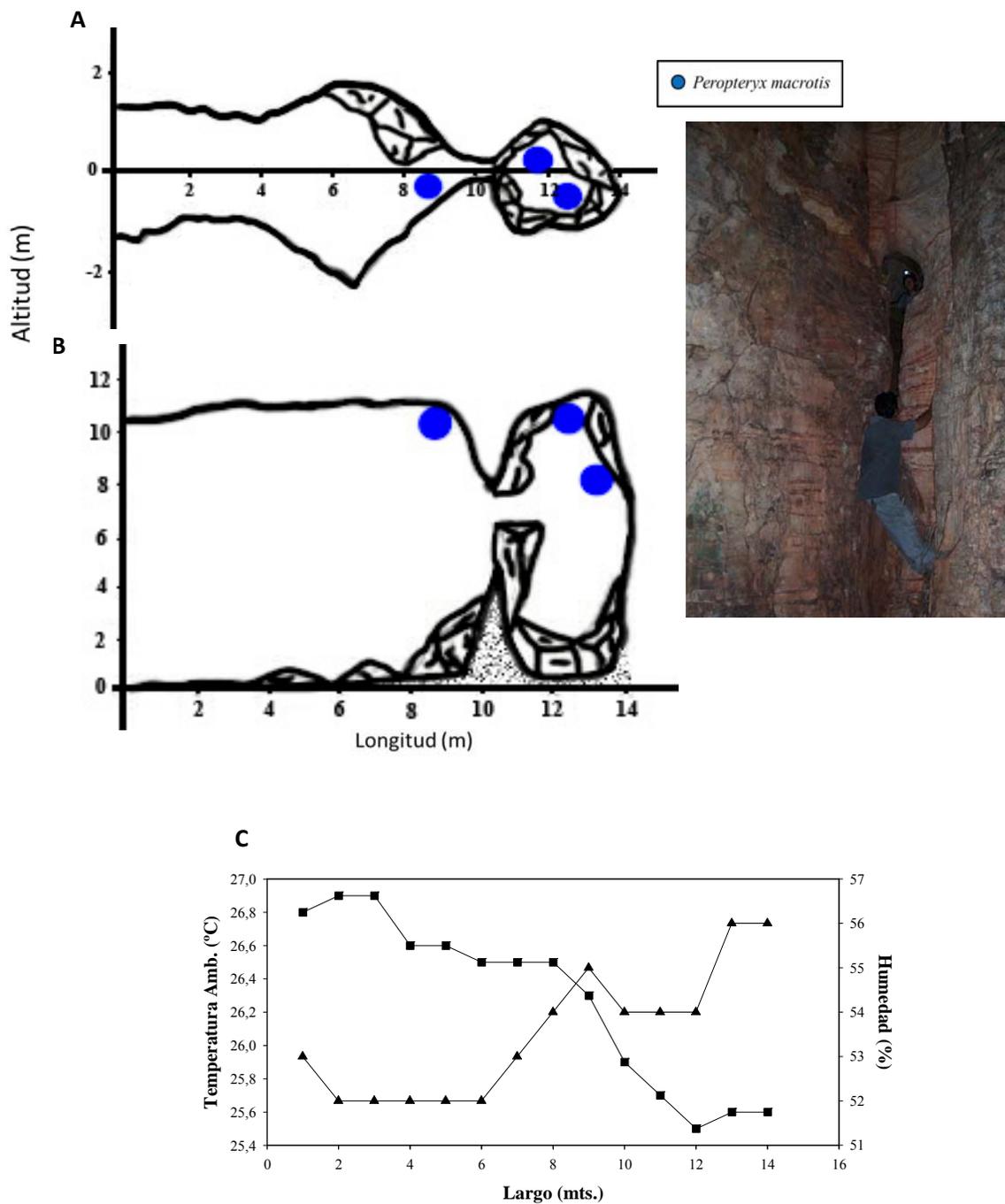


Figura 29. Perfil de la cueva del Mono 3: **A.** Vista de arriba, **B.** Vista lateral, **C.** Relación temperatura-humedad. Símbolos: Temp. ■ y HR ▲, sedimentos clásticos (arena, limo o arcilla) [stippled box], rocas [hatched box] (Elaborado en base a: The official UIS Symbol List, 1999).

5.2.6 Refugios cavernícolas en Puerto Suárez

El municipio de Puerto Suárez, es capital de la provincia Germán Busch en el departamento de Santa Cruz, en el extremo este del país. Se encuentra a 630 km de la ciudad de Santa Cruz. Está situada junto la frontera con Brasil en el denominado Pantanal Boliviano a orillas de la laguna Cáceres, comunicada al río Paraguay por el canal Tamengo (Navarro & Maldonado, 2002). Se evaluó una sola cueva, en la localidad de Motacucito, ubicada a 8 km de Puerto Suárez, la cual se constituye en el principal atractivo turístico de la zona.

a) Motacucito

“Motacucito”, es una cueva bastante larga con una longitud de 81 m, tiene una entrada pequeña de 1.2 m de alto por 1.06 m de ancho. Se caracteriza estructuralmente por tener varias bóvedas en el techo además de presentar en toda su extensión pilares sintetizados de rocas que hacen de su estructura bastante compleja; además pegado a una de sus paredes laterales existe un pequeño arroyo que se conecta en la parte final con una pequeña fosa llena de agua cristalina; así mismo existen formaciones de estalactitas en toda la longitud de la misma cueva, debido a la formación que genera el agua en las rocas. La temperatura promedio en el interior de la cueva es de 29.37°C y la humedad relativa promedio es de 93.73%, mostrando una relación inversamente proporcional a partir del metro 10 de la cueva.

En esta cueva se encontraron tres especies de murciélagos en toda su extensión: Aproximadamente más de 50 individuos de *Desmodus rotundus* se encontraron en un costado de la cueva en cavidades muy oscuras y bóvedas de difícil acceso debido a la presencia de varios pilares sintetizados de rocas; una colonia de alrededor 35 individuos de *Carollia perspicillata* se encontraban en la parte más profunda de la cueva en las paredes que rodeaban a la fosa de agua y aproximadamente 10 individuos de *Natalus macrourus* se encontraban volando en toda la extensión de la cueva entre las formaciones de estalactitas y los pilares sintetizados de rocas (Fig. 30).

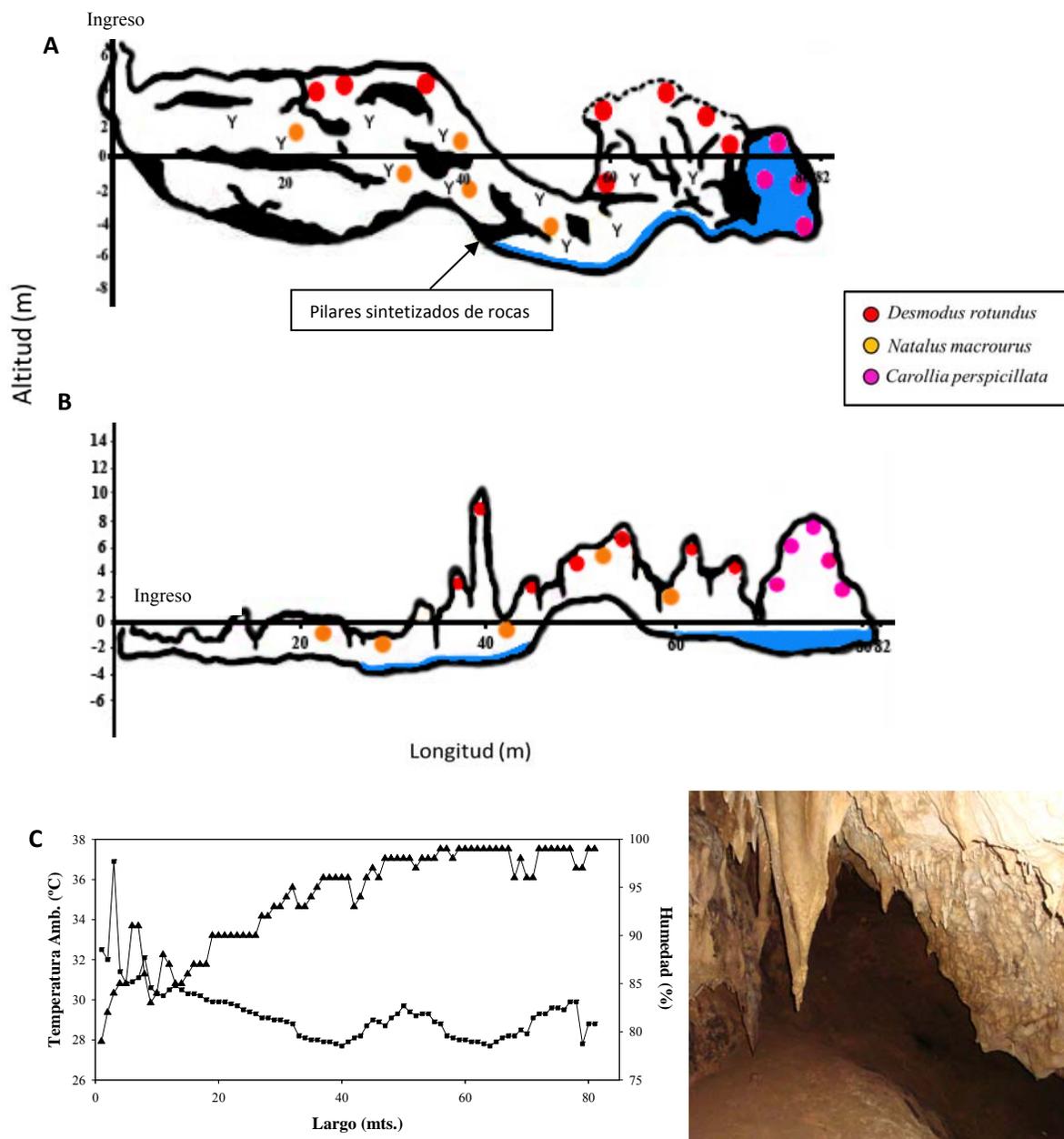


Figura 30. Perfil de la cueva Motacucito: **A.** Vista de arriba, **B.** Vista lateral, **C.** Relación temperatura-humedad. Símbolos: Temp ■ y HR ▲, Presumible dimensión de espacio:  Estalactita: Y, agua:  (Elaborado en base a: The official UIS Symbol List, 1999).

5.2.7 Refugios cavernícolas en Santiago de Chiquitos

La Ex-Misión Jesuítica de Santiago de Chiquitos, se ubica a 22 km del municipio de Roboré, dentro de la “Reserva Departamental de Santiago y Valle de Tucavaca” (Vargas-Espinoza, 2008). Es una de las serranías chiquitanas de mayor envergadura, con

ecoregiones de bosque seco chiquitano, siendo una zona intermedia entre la Amazonía, Chaco, Pantanal y Cerrado (Ibisch & Mérida, 2003), con una vegetación predominante de bosque semidecídúo hasta decídúo (Navarro & Maldonado, 2002).

Para la zona de Santiago de Chiquitos se evaluaron tres cuevas, en la Serranía de Santiago: a) “Miserentino”, b) “Puente del Mono 1” y c) “Puente del Mono 2”.

a) Miserentino

La cueva “Miserentino” estructuralmente se caracteriza por ser muy larga y grande, con una galería principal de 55 m de largo, tiene una entrada de 2.5 m de alto por 2 m de ancho, esta galería se caracteriza por tener una apertura en el techo entre el metro 37 y 40 por donde entran los rayos de sol, los cuales iluminan un pequeño arroyo que corre por un costado de la cueva. A un costado de esta galería principal hay dos accesos a galerías secundarias bien diferenciadas que tienen una pequeña corriente de agua en su interior, una de ellas de 53 m y otra de 100 m de largo, posiblemente ambas galerías podrían tener una longitud mayor pero debido a que se vuelven muy angostas y de difícil acceso solamente se llegó a medir hasta donde se podía ingresar. La temperatura promedio en el interior de toda la cueva es de 23.9°C y la humedad relativa promedio es de 93.84%, mostrando que existe una relación inversamente proporcional entre estos factores ambientales.

En el interior de las tres galerías de la cueva se observaron varios individuos de la especie de murciélago *Natalus macrourus* (aproximadamente 25 individuos), los cuales se encontraban volando en todo el espacio, inclusive en los sectores de difícil acceso para la medición (Fig. 31).

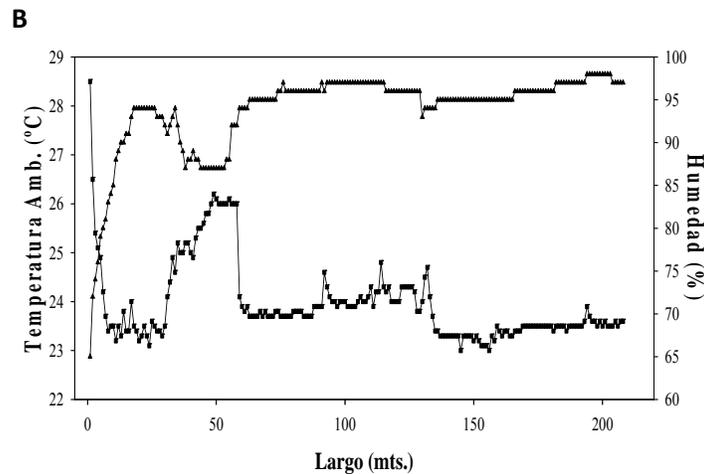
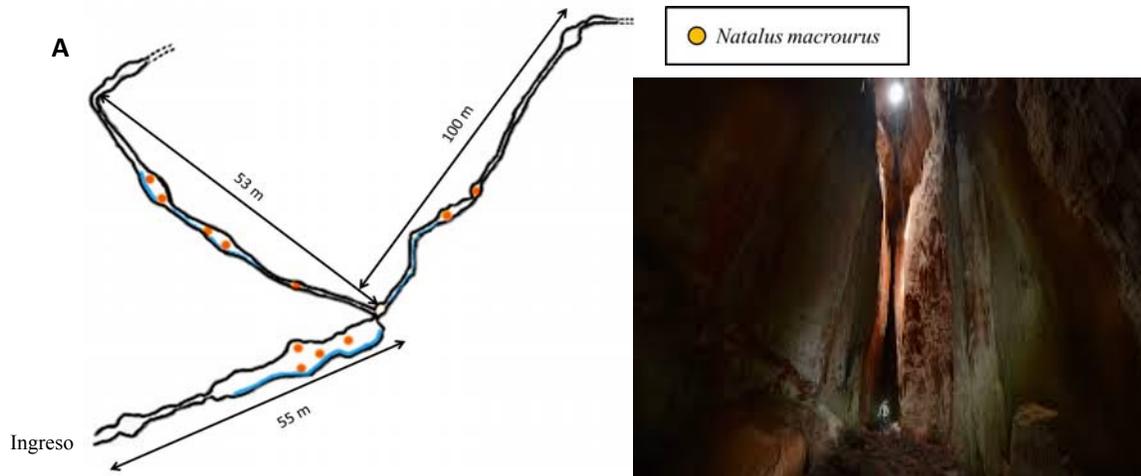


Figura 31. Cueva de Miserendino: **A.** Plano de la cueva con sus galerías, **B.** Relación temperatura-humedad. Símbolos: Temp. ■ y HR ▲, agua: ■ (Elaborado en base a: The official UIS Symbol List, 1999).

b) Puente Mono 1

La cueva “Puente Mono1” se caracteriza por ser larga y grande con una longitud de 56 m, tiene una entrada de 5 m de alto por 6.5 m de ancho. En general, la cueva tiene una altura que oscila entre 4.5 y 10 m, en su interior tiene una temperatura promedio de 26.53°C y una humedad relativa promedio de 87.8%. A partir del metro 30 existe una relación inversamente proporcional aunque en los primeros metros la temperatura y humedad aparentemente tienen una relación directamente proporcional.

En esta cueva se encontró 8 individuos de la especie de murciélago *Peropteryx macrotis*, que se ubicaban perchando en la bóveda que se forma en el fondo de la misma (Fig. 32).

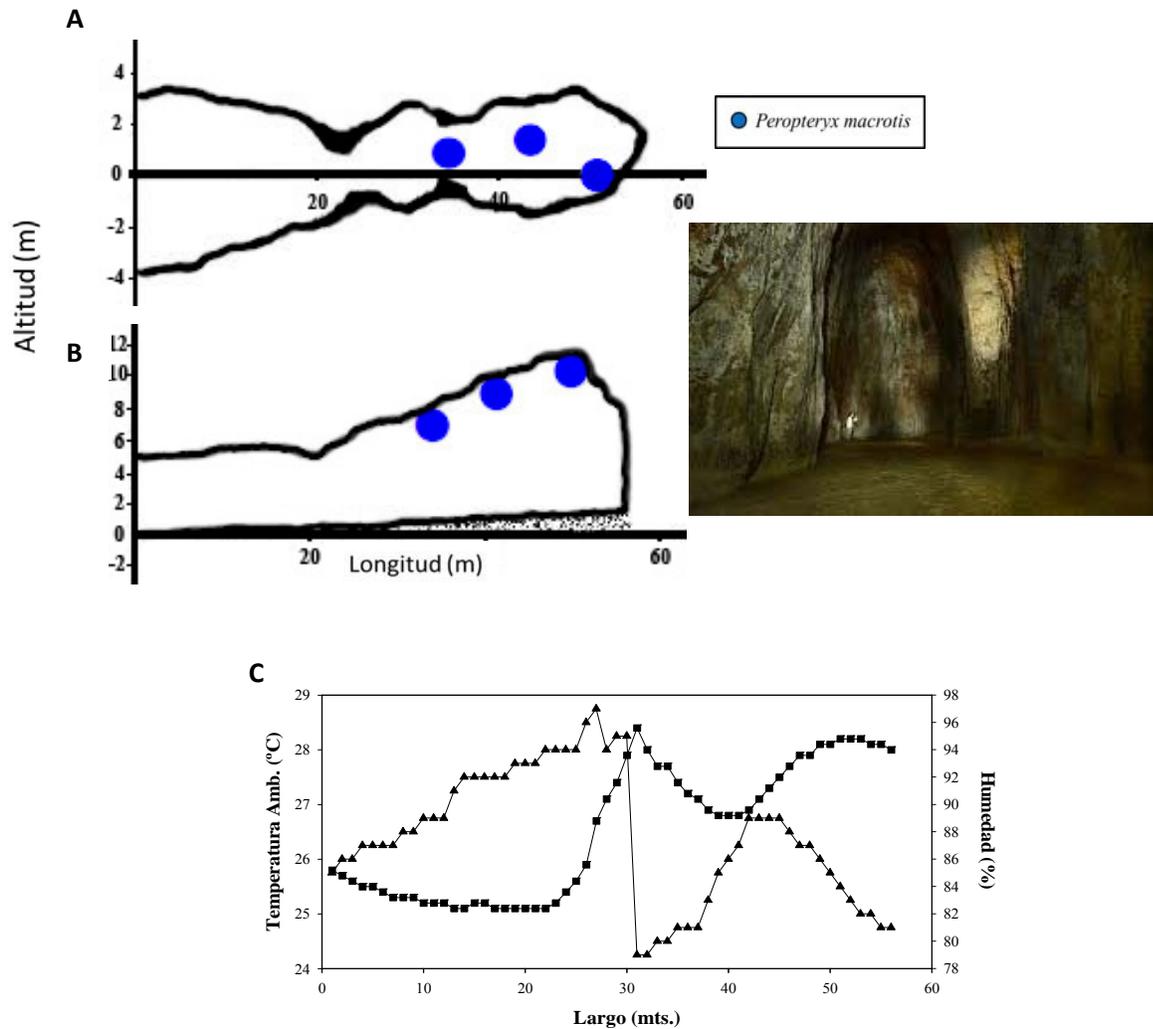


Figura 32. Perfil de la cueva Puente Mono 1: **A.** Vista de arriba, **B.** Vista lateral, **C.** Relación temperatura-humedad. Símbolos: Temp. ■ y HR ▲, sedimentos clásticos (arena, limo o arcilla) [dotted pattern] (Elaborado en base a: The official UIS Symbol List, 1999).

c) Puente Mono 2

La cueva “Puente Mono 2” estructuralmente se caracteriza por tener una longitud de 65 m, tiene una entrada amplia al comienzo de 15 m de alto por 3.5 m de ancho y otra entrada en la parte final de 8.5 m de alto por 5.5 m de ancho; además desde la mitad presenta un pequeño arroyo que recorre la cueva por el borde de una de sus paredes. La temperatura promedio de la cueva es de 26.9°C y la humedad relativa promedio es de 86.54%. En el interior de esta cueva se pudo evidenciar la ausencia de especies de murciélagos (Fig. 33).

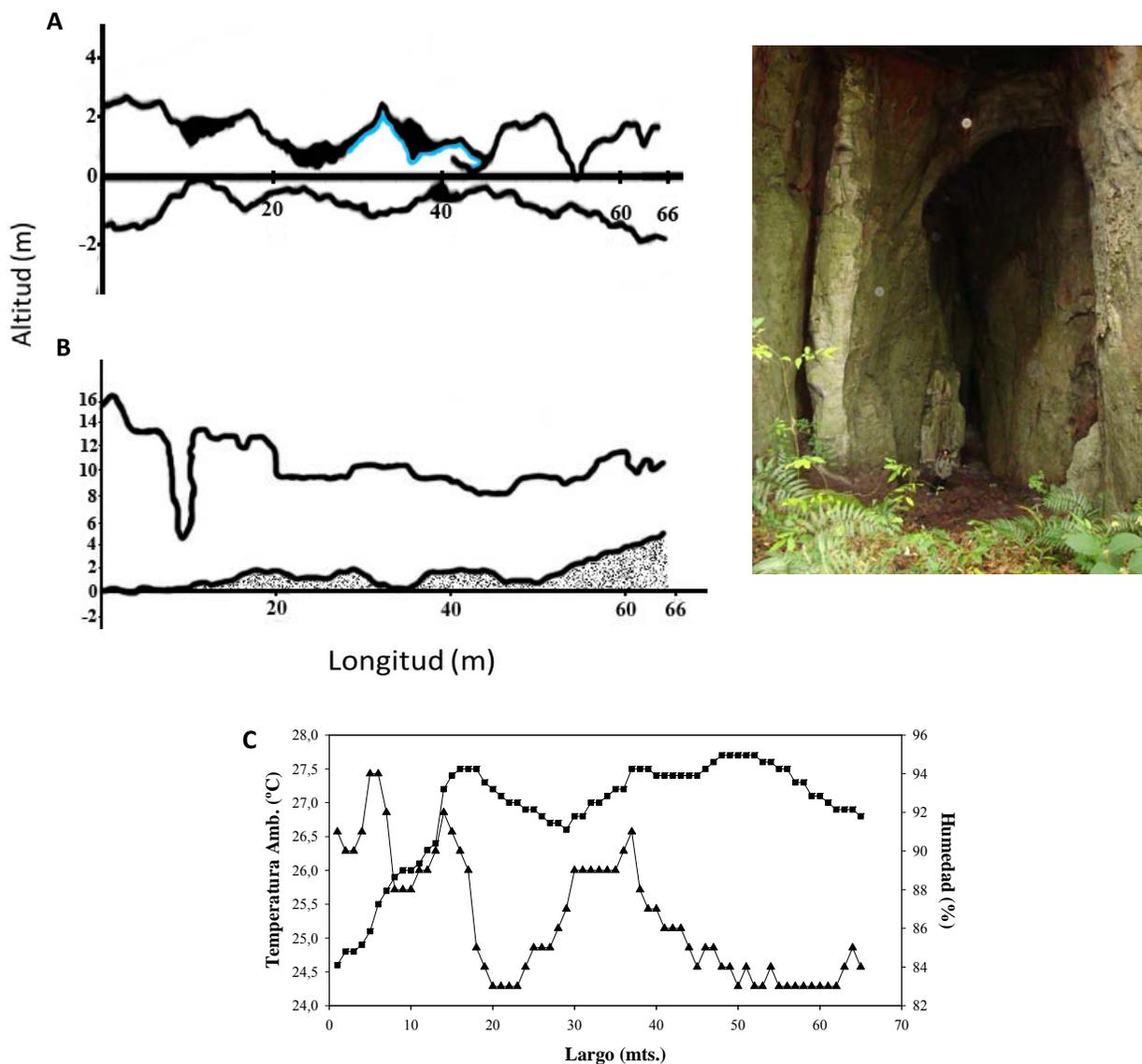


Figura 33. Perfil de la cueva Puesto Mono 2: **A.** Vista de arriba, **B.** Vista lateral, **C.** Relación temperatura-humedad. Símbolos: Temp. ■ y HR ▲, sedimentos clásticos (arena, limo o arcilla) [stippled] y agua: [blue] (Elaborado en base a: The official UIS Symbol List, 1999).

5.3 Composición de la quiropterofauna cavernícola

Las capturas con redes de niebla y las observaciones directas realizadas en el interior de las 19 cuevas de estudio, registraron la presencia de siete especies de murciélagos, pertenecientes a tres familias: Phyllostomidae (4), Natalidae (1) y Emballonuridae (2). La familia Phyllostomidae está representada por la presencia de cuatro subfamilias: Carollinae, Desmodontinae, Lonchorhininae y Phyllostominae (Cuadro 5).

Cuadro 5. Registro de las familias, subfamilias y especies usando diferentes métodos en las cuevas de estudio del departamento de Santa Cruz, Bolivia (Solari & Martínez-Arias, 2014).

FAMILIA	SUBFAMILIA	ESPECIE	MÉTODO
Phyllostomidae	Caroliinae	<i>Carollia perspicillata</i>	Observación
	Desmodontinae	<i>Desmodus rotundus</i>	Observación
	Phyllostominae	<i>Chrotopterus auritus</i>	Red, observación
	Lonchorhininae	<i>Lonchorhina aurita</i>	Red, observación
Natalidae	-	<i>Natalus macrourus</i>	Red, observación
Emballonuridae	Emballonurinae	<i>Peropteryx macrotis</i>	Red, observación
		<i>Peropteryx kappleri</i>	Red, observación

Las especies que fueron observadas o capturadas en el estudio fueron *Peropteryx macrotis* en 12 cuevas, seguida de *Carollia perspicillata* en 7 cuevas, *Desmodus rotundus* y *Natalus macrourus* se encuentran presentes en 3 cuevas, seguidas de *Peropteryx kappleri* en 2 cuevas y finalmente *Chrotopterus auritus* conjuntamente *Lonchorhina aurita* refugiándose en una sola cueva (Fig. 34).

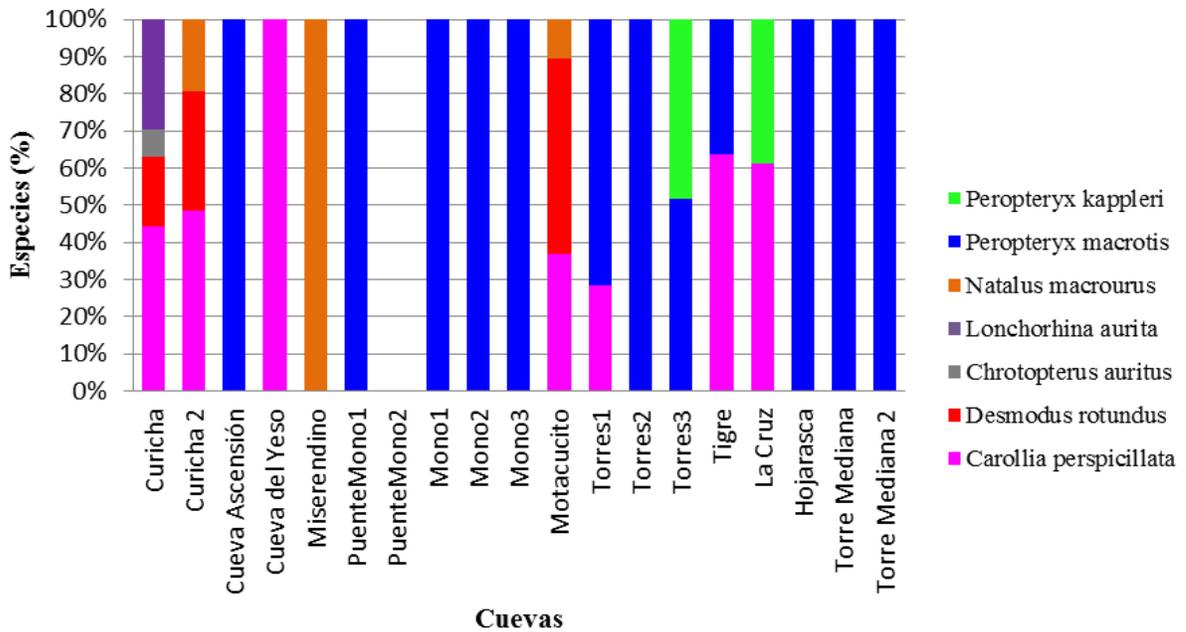


Figura 34. Porcentaje de especies de murciélagos presentes en las cuevas evaluadas en el este del departamento de Santa Cruz, Bolivia.

La abundancia de cada una de las especies de murciélagos en las cuevas fue difícil de determinar. Mediante observaciones directas y fotografías tomadas durante el día en las cuevas en estudio, fue posible estimar la abundancia relativa de las colonias de murciélagos que se refugian en el interior de las cuevas. Sin embargo, se debe tener en cuenta que no todas las especies fueron capturadas fácilmente en las cuevas con la red de neblina y por tal motivo fueron observadas directamente durante el día mientras descansaban. En el caso de *Natalus macrourus*, fue difícil determinar su abundancia debido a que se encontraba volando de un lado a otro dentro de las cuevas, además que se mueve por espacios muy angostos de difícil acceso. Otra especie difícil de observar directamente fue *Desmodus rotundus*, ya que en su mayoría usa grietas oscuras y de difícil acceso en las paredes laterales de las cuevas. También se debe tener en cuenta que, aunque se observaron algunos individuos de *Peropteryx macrotis* y *Peropteryx kappleri*, otros pudieron no ser contados debido a que se no se los podía visualizar fácilmente por la altura considerable que presentan estructuralmente las cuevas.

Los datos de la abundancia observados en cada cueva se muestran en el Cuadro 6 y una representación en porcentajes de la abundancia relativa de las especies se muestra en la Fig. 34. En la “Cueva Ascensión” y “Cueva del Mono 1” es donde se observaron la menor cantidad de individuos (5) y en ambas cuevas, una sola especie, *Peropteryx macrotis*. La cueva “Motacucito” es donde se observaron la mayor cantidad de individuos de murciélagos correspondientes a tres especies, donde *Desmodus rotundus* es la especie con mayor abundancia. Por otro lado, en la cueva “Hojarasca” se tiene la mayor cantidad de individuos de la especie *P. macrotis*. Solamente en la cueva “Curicha” se encontraron 2 individuos de la especie *Chrotopterus auritus* y 8 individuos de la especie *Lonchorhina aurita*. Cabe mencionar que en la cueva “Puente del Mono 2” no se encontró ningún individuo de murciélago presente en su interior.

Cuadro 6. Abundancia total de las colonias de murciélagos en las cuevas. Fue calculada mediante observaciones directas realizadas durante el día y fotografías.

Cueva	<i>Carollia perspicillata</i>	<i>Desmodus rotundus</i>	<i>Chrotopterus auritus</i>	<i>Lonchorhina aurita</i>	<i>Natalus macrourus</i>	<i>Peropteryx macrotis</i>	<i>Peropteryx kappleri</i>	TOTAL
Curicha	12	5	2	8	0	0	0	27
Curicha 2	15	10	0	0	6	0	0	31
Cueva Ascensión	0	0	0	0	0	5	0	5
Cueva del Yeso	15	0	0	0	0	0	0	15
Miserendino	0	0	0	0	25	0	0	25
Puente Mono 1	0	0	0	0	0	8	0	8
Puente Mono 2	0	0	0	0	0	0	0	0
Mono 1	0	0	0	0	0	5	0	5
Mono 2	0	0	0	0	0	8	0	8
Mono 3	0	0	0	0	0	22	0	22
Motacucito	35	50	0	0	10	0	0	95
Torres 1	10	0	0	0	0	25	0	35
Torres 2	0	0	0	0	0	10	0	10
Torres 3	0	0	0	0	0	15	14	29
Tigre	7	0	0	0	0	4	0	11
La Cruz	19	0	0	0	0	0	12	31
Hojarasca	0	0	0	0	0	31	0	31
Torre Mediana	0	0	0	0	0	20	0	20
Torre Mediana 2	0	0	0	0	0	11	0	11
TOTAL	113	65	2	8	41	164	26	419

La especie con mayor abundancia relativa de individuos es *Peropteryx macrotis* (39.1 %) seguido de *Carollia perspicillata* (27%), siendo la especie *Chrotopterus auritus* la que presenta la menor abundancia (0.5%) (Fig. 35).

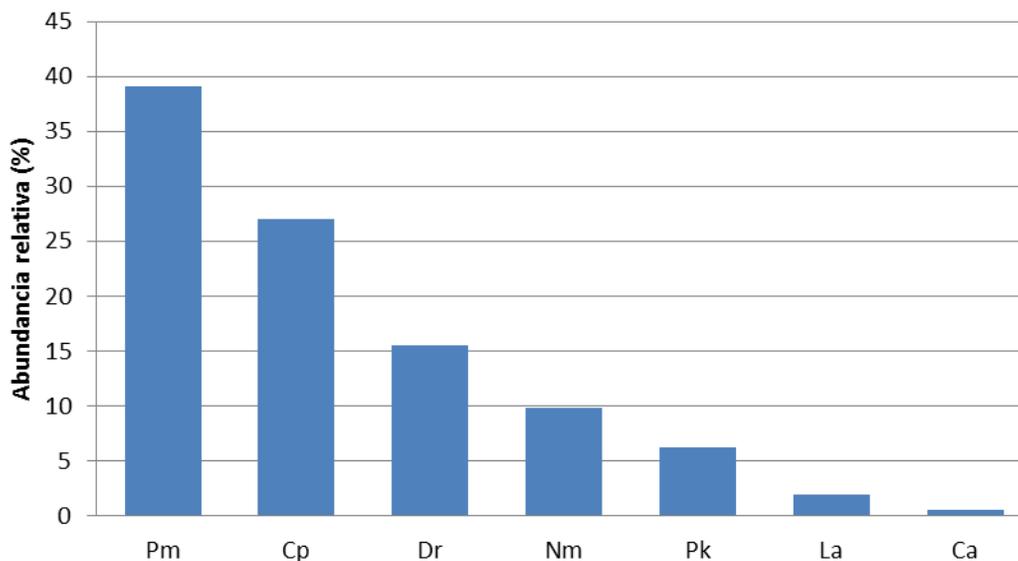


Figura 35. Abundancia relativa de las especies de murciélagos en las cuevas de estudio. Pm: *Peropteryx macrotis*, Cp: *Carollia perspicillata*, Dr: *Desmodus rotundus*, Nm: *Natalus macrourus*, Pk: *Peropteryx kappleri*, La: *Lonchorhina aurita*, Ca: *Chrotopterus auritus*.

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 (Cuadro 7).

Cuadro 7. Valores del índice de asociación (V) calculados para los pares de especies presentes en las cuevas del departamento de Santa Cruz, Bolivia.

Especie	Valores del índice de asociación interespecífica (V)						
	<i>C. pers</i>	<i>D. rot</i>	<i>C. aur</i>	<i>L. aur</i>	<i>N. macr</i>	<i>P. macr</i>	<i>P. kap</i>
<i>P. kappleri</i>	0,09	-0,15	-0,08	-0,08	-0,15	-0,09	
<i>P. macrotis</i>	-0,5	-0,57	-0,3	-0,3	-0,57		
<i>N. macrourus</i>	0,27	0,6	-0,1	-0,1			
<i>L. aurita</i>	1	0,54	1				
<i>C. auritus</i>	1	0,54					
<i>D. rotundus</i>	0,57						
<i>C. perspicillata</i>							

En el estudio realizado, se dan 12 casos en los que la asociación interespecífica es negativa, y de estos ninguno presenta el valor de -1, es decir que estos pares de especies no están completamente segregados. No se da ningún caso en el que existan valores nulos (en los que no existe asociación). Por otro lado, se obtuvieron nueve casos en los que la asociación es positiva, y de estos solo tres casos muestran el valor 1, es decir que los pares de especies *Lonchorhina aurita* con *Carollia perspicillata*, *Lonchorhina aurita* con *Chrotopterus auritus* y *Chrotopterus auritus* con *Carollia perspicillata* tienen una asociación positiva perfecta (Cuadro 7).

Durante el día, se observó que las colonias de *Peropteryx macrotis* en todas las cuevas donde se encontraba presente estaban en grupos compactos que siempre se refugian separados del resto de las especies. También se vio que *Desmodus rotundus* se refugia en sectores de la cueva de difícil acceso pero puede convivir en sectores próximos a individuos de las especies de *Carollia perspicillata*, *Lonchorhina aurita*, *Chrotopterus auritus* y *Natalus macrourus*.

5.5 Factores abióticos de las cuevas

5.5.1 Diferencias entre cuevas

A nivel de humedad relativa entre las cuevas evaluadas, se observa ciertas diferencias entre ellas. Las cuevas “Miserendino” y “Motacucito” son las que muestran los valores más altos de humedad promedio (93.8 y 93.7%, respectivamente); contrariamente las cuevas “Mono 1”, “Mono 2” y “Mono 3” de la localidad de Roboré presentan los valores promedio más bajos con relación a la humedad (52.5, 57.3 y 53.5%, respectivamente). Para el resto de las cuevas los valores promedios de humedad están por encima del 60% (Fig. 36).

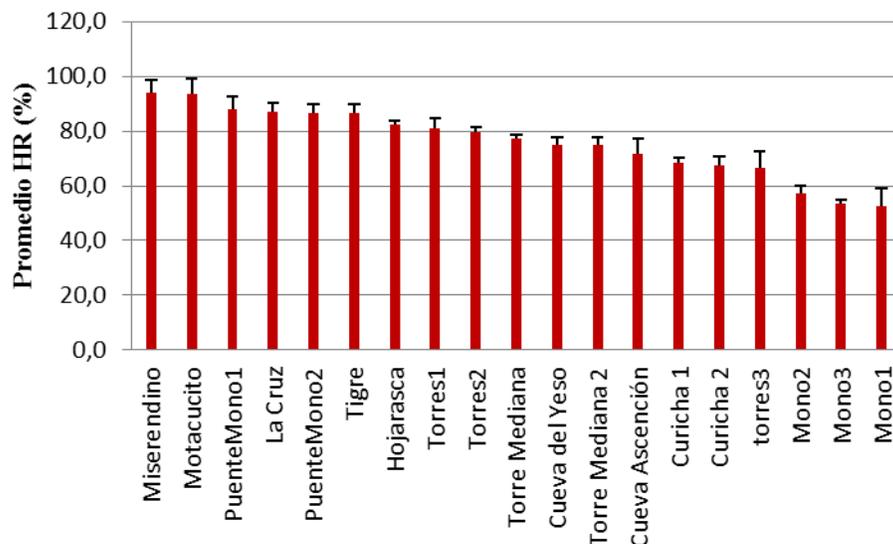


Figura 36. Valores promedio de los datos de humedad relativa para las 19 cuevas evaluadas en el este del departamento de Santa Cruz, Bolivia (las barras de error representan la Desviación Estándar de la media).

Con respecto a la temperatura en el interior de las cuevas existe una diferencia entre ellas (Fig.37). La cueva “Mono 1”, en la localidad de Roboré, es la que tiene el valor más alto en promedio de temperatura (32.2 °C) seguido de la cueva “Torres 3” (31.7°C), “Torres 2” (31.3°C) y “Torres 1” (31°C) que corresponden a la Meseta de Huanchaca. La “Cueva del Yeso” en la localidad de San Ignacio de Velasco es la que tiene el valor promedio más bajo de temperatura (17.5°C).

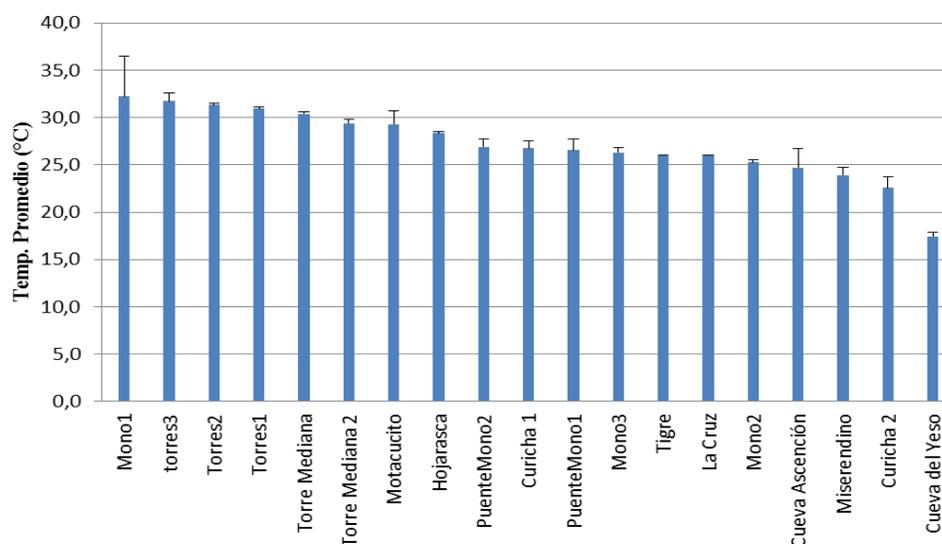


Figura 37. Valores promedio de los datos de temperatura para las 19 cuevas evaluadas en el este del departamento de Santa Cruz, Bolivia (las barras de error representan la Desviación Estándar de la media).

5.5.2 Relación entre características microambientales y estructurales de los refugios con la presencia y diversidad de murciélagos

Se realizó el análisis de correlación lineal entre las variables microambientales de temperatura y humedad con las estructurales de longitud de la cueva (largo), la cantidad de brazos o galerías, número de entradas, la complejidad estructural; además de las variables biológicas de riqueza y diversidad (Cuadro 8).

Las cuevas que son largas se caracterizan por tener un mayor humedad relativa, además este parámetro ambiental está relacionado con la complejidad en la estructura de la cueva. De igual forma las cuevas de estructura compleja, tienen una relación con el número de galerías que presentan. Por tanto la diversidad y riqueza de murciélagos en las cuevas está condicionado por la misma complejidad estructural de la cueva.

Cuadro 8. Matriz de correlación entre las variables estudiadas. Abajo: Valores de correlación (r) entre las variables, Arriba: Valores de significancia de los valores de correlación. (Valores sombreados muestran correlaciones significativas a un 95% de confianza, $\alpha < 0.05$).

	HR	Temp	Largo	Brazos	Entradas	Complejidad	Diversidad	Riqueza
HR		0,64951	0,006403	0,41443	0,125951	0,050729	0,911419	0,990442
Temp	-0,111501		0,397705	0,79004	0,576195	0,921063	0,990139	0,961782
Largo	0,601858	-0,205910		0,57892	0,539702	0,453360	0,795732	0,985601
Brazos	0,198850	0,065463	-0,135954		0,013939	0,000585	0,606708	0,473102
Entradas	0,363608	-0,136921	0,150081	0,553568		0,127734	0,902380	0,624033
Complejidad	0,454251	-0,024386	0,182984	0,714662	0,362023		0,026557	0,015600
Diversidad	0,027376	-0,003042	0,063651	0,126191	-0,030182	0,50748		1,51E-10
Riqueza	-0,002948	-0,011793	0,004442	0,175207	-0,120197	0,54595	0,956790	

Según el Análisis de Correspondencia Canónico (Fig. 38), los dos primeros ejes explican el 22% de la variación de los datos. Comparando las especies de murciélagos con las características ambientales y estructurales de las cuevas, observamos que *Carollia perspicillata* prefiere cuevas complejas con más brazos o galerías (cueva “Motacucito” y “Cueva La Cruz”). *Natalus macrourus* prefiere cuevas estructuralmente largas y que tienen una humedad relativa alta (Cueva “Miserendino” y “Motacucito”). *Peropteryx macrotis* se encuentra en cuevas simples que presentan temperaturas altas (promedio de 28.6°C).

Desmodus rotundus tiene afinidad por cuevas con humedad relativa alta y que estructuralmente son largas.

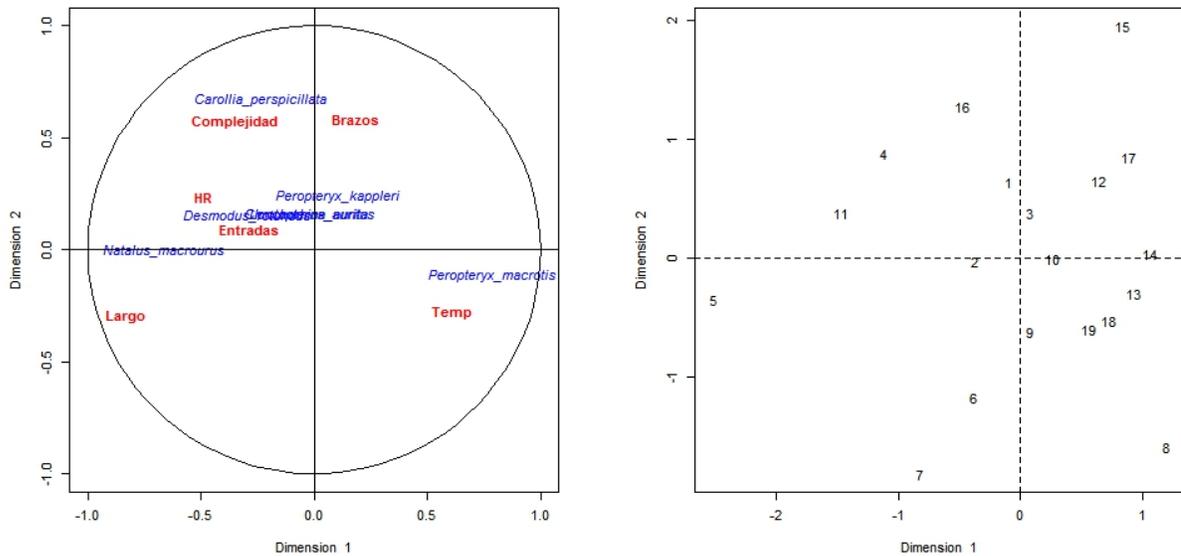


Figura 38. Análisis de CCA entre las especies de murciélagos y las características ambientales-estructurales de las cuevas evaluadas. Los números representan a cada una de las cuevas evaluadas (1: C1, 2: C2, 3: Asc, 4: CY, 5: Mis, 6: PM1, 7: PM2, 8: M1, 9: M2, 10: M3, 11: MTO, 12: T1, 13: T2, 14: T3, 15: Tgr, 16: Crz, 17: Hj, 18: TM, 19: TM2).

5.6 Recopilación de información de las especies de murciélagos

Se incluye un breve resumen de las especies registradas en las cuevas. Los datos incluidos son los siguientes: la familia, subfamilia, nombre común y el registro correspondiente en el presente estudio en las cuevas del este del departamento de Santa Cruz. Una breve revisión bibliográfica indica la distribución de la especie en América y Bolivia, algunos aspectos importantes sobre sus características morfológicas, dieta, hábitos de refugio y su estado de conservación en Bolivia.

5.6.1 *Carollia perspicillata* (Linnaeus, 1758)

Familia: Phyllostomidae

Subfamilia: Carollinae

Nombre Común: Murciélago de Cola Corta Común

Esta especie fue capturada en siete cuevas que se encuentran en las localidades de San Matías (2 cuevas), Ascensión de Guarayos (1), San Ignacio de Velasco (1), Puerto Suárez (1) y Meseta de Huanchaca (2); siendo la segunda especie más abundante encontrada en el presente estudio. La mandíbula inferior de esta especie tiene forma de V y los incisivos inferiores externos están cubiertos por el cíngulo de los caninos, su coloración varía desde castaño oscuro hasta castaño claro (Cloutier & Thomas, 1992). El 50% de su alimentación se basa en frutos de arbustos y pequeños árboles generalmente relacionada con especies de crecimiento secundario como *Piper* y *Solanum* (Barboza-Márquez & Aguirre, 2010). Su distribución va desde el sur de México hasta Paraguay y sureste de Brasil, hasta por lo menos 2400 m de altitud (Emmons & Feer, 1999). En Bolivia está registrada en bosques húmedos siempreverdes y caducifolios y bosques de crecimiento secundario de los departamentos de Pando, Beni, Santa Cruz, Cochabamba y La Paz (Terán & Aguirre, 2007a; Fig. 39). Estos murciélagos se refugian en pequeños grupos desde 10 hasta 100 individuos y también forman colonias mixtas con otras especies (Nowak, 1994). Usa como guaridas gran variedad de sitios como huecos de árboles, cuevas, depresiones rocosas, debajo de hojas y construcciones (Terán & Aguirre, 2007a). Está considerada como especie de Bajo Riesgo y de Preocupación Menor según la IUCN/SSC (Hutson *et al.*, 2001). En Bolivia, se encuentra estable como Preocupación Menor (Tarifa & Aguirre, 2009).



Figura 39. *Carollia perspicillata* y Mapa de distribución en Bolivia (Foto: Kathrin Barboza, 2011).

5.6.2 *Desmodus rotundus* (É. Geoffroy Saint-Hilaire, 1810)

Familia: **Phyllostomidae**

Subfamilia: **Desmodontinae**

Nombre Común: Murciélago Vampiro Común

Esta especie fue observada en tres cuevas correspondientes a las localidades de San Matías (2 cuevas) y Puerto Suárez (1), siendo la tercera especie con mayor abundancia en las cuevas estudiadas. Tiene un rostro corto con la hoja nasal reducida a un pliegue sobre las fosas nasales, incisivos superiores altamente desarrollados en forma de cuchilla, no tiene cola y el uropatagio está casi ausente, la coloración dorsal es más oscura que la ventral, que es de un color gris plateado (Greenhall *et al.*, 1983; Anderson, 1997). Se alimenta de sangre de mamíferos grandes, para lo cual produce un pequeño corte en la piel de la presa (Terán & Aguirre, 2007b). Se distribuye desde el norte de México al centro de Chile, Argentina y Uruguay (Nowak, 1994; Emmons & Feer, 1999). En Bolivia se encuentra registrada en todos los departamentos (Fig. 40), excepto Oruro por ausencia de reportes (Terán & Aguirre, 2007b). Puede refugiarse en pequeños grupos de 20-100 individuos (Nowak, 1994), en todo tipo de ambientes como ser casas abandonadas, cuevas, troncos huecos (Terán & Aguirre, 2007b). 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 & Feer, 1999). Está considerada como especie de Bajo Riesgo y de Preocupación Menor según la IUCN/SSC (Hutson *et al.*, 2001). En Bolivia, esta especie se encuentra estable como Preocupación Menor (Tarifa & Aguirre, 2009).

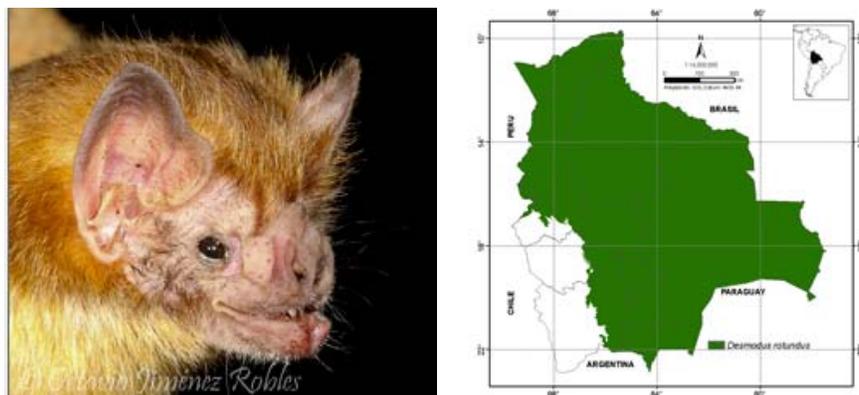


Figura 40. *Desmodus rotundus* y Mapa de distribución en Bolivia (Foto: Octavio Jiménez, 2011).

5.6.3 *Chrotopterus auritus* (Peters, 1856)

Familia: Phyllostomidae

Subfamilia: Phyllostominae

Nombre Común: Murciélago Lanudo Orejón

Solamente dos individuos de esta especie fueron observados en la cueva “Curicha” de la localidad de San Matías. Los individuos de *C. auritus* son grandes con orejas redondeadas muy largas, cola corta apenas visible, el uropatagio es amplio y la coloración del pelaje es café grisáceo variando en tonalidades de café claro a oscuro (Medellín, 1989). Es una especie carnívora e insectívora que se alimenta de una gran variedad de pequeños vertebrados (geckos, ratones, aves) e insectos grandes (Emmons & Feer, 1999). En Bolivia, habita los bosques deciduos secos del Chaco hasta los bosques húmedos de pie de monte, pasando por sabanas y matorrales en los departamentos de La Paz, Beni, Cochabamba y Santa Cruz (Aguirre *et al.*, 2003a; Fig. 41). Se refugia en una variedad muy amplia de guaridas que va desde minas, cuevas hasta termiteros abandonados (Aguirre & Terán, 2007), reuniéndose en pequeñas colonias de hasta diez individuos (LaVal & Rodríguez, 2002). Está considerada como especie de Bajo Riesgo según la IUCN/SSC (Hutson *et al.*, 2001). En Bolivia, se encuentra estable como Preocupación Menor (Tarifa & Aguirre, 2009).

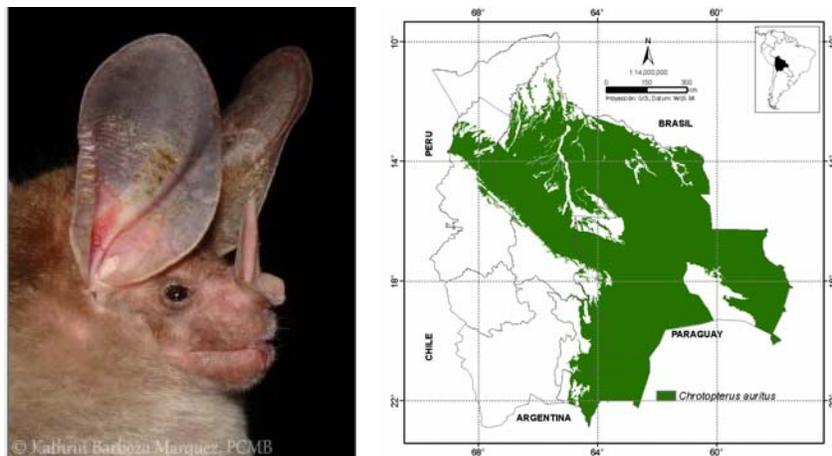


Figura 41. *Chrotopterus auritus* y Mapa de distribución en Bolivia (Foto: Kathrin Barboza, 2011).

5.6.4 *Lonchorhina aurita* Tomes, 1836

Familia: Phyllostomidae

Subfamilia: Lonchorhininae

Nombre Común: Murciélago Nariz de Lanza de Tomes

Se encontraron solamente ocho individuos de esta especie en una sola cueva “Curicha”, en la localidad de San Matías. Es un murciélago de tamaño mediano, tiene una hoja nasal muy larga que llega casi al nivel del largo de las orejas, la cola muy larga está incluida en todo el uropatagio, el pelaje es café en el dorso y café grisáceo en el vientre (Eisenberg & Redford, 1999). Es una especie insectívora acechadora o de follaje y posiblemente tenga una dieta y comportamiento alimenticio muy complejo, alimentándose principalmente de polillas (Lassieur & Wilson, 1989). Se encuentra ampliamente distribuida desde el sur de México hasta el sudeste de Brasil, Perú y Bolivia (Emmons & Feer, 1999), sin embargo debido a su preferencia por refugios cavernícolas o rocosos, puede considerarse rara. Aunque es una especie relativamente común en el Neotrópico, el primer ejemplar de *L. aurita* registrado por única vez para Bolivia es de hace más de 80 años (Sanborn, 1932) encontrado en una cueva cerca de San Matías, siendo redescubierta en agosto de 2006 (Vargas-Espinoza, 2007a) en la misma cueva mencionada, que se convierte en el único refugio conocido en Bolivia para esta especie ubicado en el Santuario Ecológico Municipal San Juan del Corralito (Vargas *et al.*, 2009; Fig. 42). Se refugia en cuevas, minas y túneles abandonados formando colonias pequeñas de 20-25 individuos (Lassieur & Wilson, 1989). Está considerada como especie de Bajo Riesgo según la IUCN/SSC (Hutson *et al.*, 2001). En Bolivia, estaba considerada como especie Vulnerable (Aguirre, 1999; Bernal & Silva, 2003) y actualmente se encuentra en la categoría En Peligro (Tarifa & Aguirre, 2009).

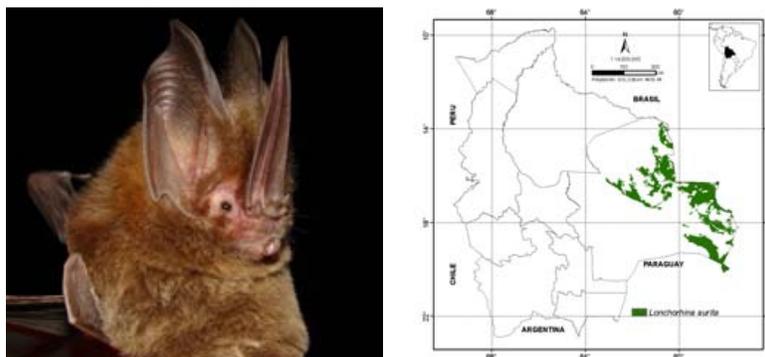


Figura 42. *Lonchorhina aurita* y Mapa de distribución en Bolivia (Foto: Kathrin Barboza, 2007).

5.6.5 *Natalus macrourus* (Gervais, 1856)

Familia: Natalidae

Nombre Común: Murciélago Mexicano de Orejas de Embudo

Esta especie fue observada en el presente estudio en tres cuevas correspondientes a las localidades de San Matías (1 cuevas), Santiago de Chiquitos (1) y Puerto Suárez (1). Anteriormente esta especie era conocida como *Natalus espiritosantensis* distribuida en la región amazónica de Sudamérica (Tejedor, 2011), siendo posteriormente cambiada por el nombre de *Natalus macrourus* (Garbino & Tejedor, 2013; Solari & Martínez-Arias, 2014). Todo los aspectos de biología, distribución y conservación que se conocían en Bolivia para *N. espiritosantensis* se siguen manteniendo pero bajo el nuevo nombre de esta especie de murciélago (Solari & Martínez-Arias, 2014). Es un murciélago pequeño con orejas anchas de color crema con negruzco y anguladas hacia adelante, la cara es triangular y la piel de la cara es rosada pálida, tiene bigotes sobre los lados de la boca, las patas y la cola son largas, la cola es más larga que el largo de la cabeza y cuerpo, su pelaje en la parte dorsal es café anaranjado pálido y la ventral es amarilla (Elizondo, 2000). Se distribuye al este de Sudamérica, en Brasil, Bolivia y Paraguay (Tejedor, 2006). En Bolivia es conocido únicamente en el Bosque Seco Chiquitano, Pantanal y Cerrado de Santa Cruz (Vargas-Espinoza, 2008; Fig. 43). Se alimenta de insectos volando a escasa altura del suelo (Nowak, 1994; Emmons & Feer, 1999). Prefiere cuevas como refugio diurno natural (Taddei & Uieda, 2001). A escala global se encuentra como Casi Amenazado, por el hábitat altamente frágil en el que vive como son las cuevas (Dávalos & Tejedor, 2008). En Bolivia está considerada en la categoría Vulnerable (Tarifa & Aguirre, 2009; Vargas & Rocha, 2009)

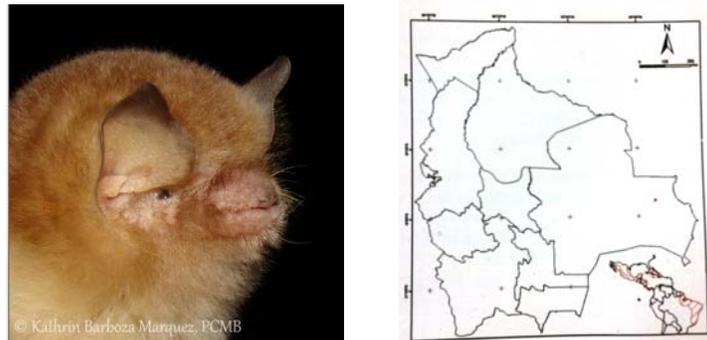


Figura 43. *Natalus macrourus* y Mapa de distribución en Bolivia (Foto: Kathrin Barboza, 2011).

5.6.6 *Peropteryx macrotis* (Wagner, 1843)

Familia: Emballonuridae

Subfamilia: Emballonurinae

Nombre Común: Murciélago Menor Cara de Perro

Esta especie fue observada en 11 cuevas correspondientes a las localidades de Santiago de Chiquitos (1), Roboré (3), y Meseta de Huanchaca (7), siendo la especie con mayor abundancia en las cuevas estudiadas. Es un murciélago de porte pequeño, tiene hocico alargado, el labio superior sobrepasa al inferior que tiene un profundo surco en la mitad, orejas grandes y largas con la punta redondeada unidas por una banda a través de toda la frente, el propatagio presenta un saco glandular en el borde externo, su pelaje es chocolate o marrón ahumado a marrón leonado (Vargas-Espinoza, 2007b). Especie insectívora que se alimenta de pequeños coleópteros y moscas (LaVal & Rodríguez, 2002). Esta especie se encuentra ampliamente distribuida desde el sur de México hasta las regiones norte de Ecuador, Perú y Bolivia, Paraguay y sudeste de Brasil; sin embargo debido a su preferencia por refugios cavernícolas o rocosos, puede considerarse rara (Emmons & Feer, 1999). En el Neotrópico caza en bosques húmedos, sabanas, cultivos y bosques secos (Muñoz-Arango, 2001). En Bolivia habita las tierras bajas de los departamentos de Beni, Pando y Santa Cruz (Aguirre, 2002; Siles *et al.*, 2003 Fig. 44), refugiándose en cuevas y troncos huecos (Vargas-Espinoza, 2007b). Está considerada como especie de Bajo Riesgo y Preocupación Menor según la IUCN/SSC (Hutson *et al.*, 2001). En Bolivia, se encuentra estable con Preocupación Menor (Tarifa & Aguirre, 2009).

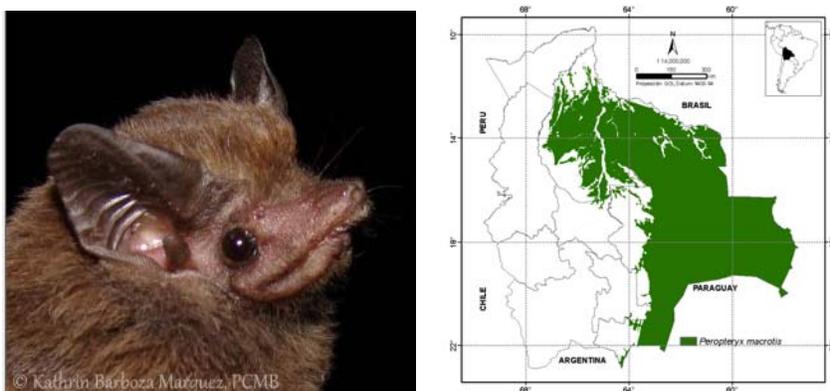


Figura 44. *Peropteryx macrotis* y Mapa de distribución en Bolivia (Foto: Kathrin Barboza, 2011).

5.6.7 *Peropteryx kappleri* Petters, 1867

Familia: Emballonuridae

Subfamilia: Emballonurinae

Nombre Común: Murciélago Grande Cara de Perro

Esta especie fue observada únicamente en dos cuevas que corresponden a la localidad de la Meseta de Huanchaca. Es un murciélago de tamaño mediano, el labio superior excede al inferior, las orejas son grandes y largas con punta aguda y completamente separadas, tiene un saco glandular en el borde libre del propatagio, el pelaje es de color marrón chocolate con un mechón de pelo que cae abruptamente en el rostro (Anderson, 1997; Muñoz-Arango, 2001). Se alimenta de insectos que caza al vuelo en bosques húmedos y sobre ríos (LaVal & Rodríguez, 2002). Se refugia en troncos huecos, huecos húmedos entre raíces tubulares o en cuevas (Bradbury & Vehrencamp, 1976). Se distribuye desde el sur de México hasta Paraguay (Emmons & Feer, 1999). En Bolivia se ha registrado esta especie en la sabana, bosque amazónico y cerrado de los departamentos de Beni, Pando y Santa Cruz (Siles *et al.*, 2003; Vargas-Espinoza, 2007b; Fig. 45). Está considerada como especie de Bajo Riesgo y Preocupación Menor según la IUCN/SSC (Hutson *et al.*, 2001). En Bolivia, esta especie se encuentra estable con Preocupación Menor (Tarifa & Aguirre, 2009).

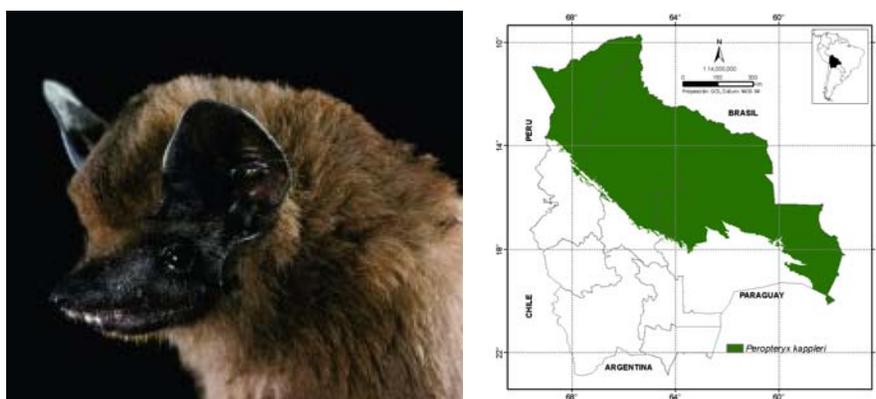


Figura 45. *Peropteryx kappleri* y Mapa de distribución en Bolivia (Foto: Merlin D. Tuttle, 2007).

6. DISCUSION

6.1 Identificación y georeferenciación de refugios cavernícolas

Las cuevas son un recurso fundamental que permiten la existencia de especies claves para los ecosistemas, como son los murciélagos, debido a que brindan protección contra depredadores o condiciones adversas del ambiente (Altringham, 2006; Miranda-Chumacero, 2007) siendo éstas un refugio permanente diurno de los murciélagos que utilizan las cuevas (Altringham, 2011). Esto contrasta con la escasa información sobre refugios cavernícolas para murciélagos en Bolivia, causado por los pocos estudios que se realizaron en estos ambientes. Es así que hasta la fecha se tenía registrado solamente cuatro zonas espeleológicas para el país: en Sorata (La Paz), Parque Nacional Carrasco (Cochabamba), Torotoro (Potosí) y Puerto Suárez (Santa Cruz) con cuevas que albergan algunas especies de murciélagos (Aguirre, 2007; Miranda-Chumacero, 2007); por tanto cabe mencionar que las 19 cuevas encontradas e identificadas en las siete localidades de estudio al este del departamento de San Cruz son un importante aporte al conocimiento de las regiones con cuevas en Bolivia, determinado gracias a la búsqueda que se hizo en las diferentes zonas evaluadas, encontrándose en el 95% de estos refugios la presencia de diferentes especies de murciélagos.

Navarro & Maldonado (2002), mencionan que los ecosistemas tropicales se caracterizan por tener una vegetación densa y la topografía relativamente irregular que hace difícil el acceso a humanos, siendo una característica favorable para muchas cuevas al ser menos vulnerables a las acciones humanas, tal es el caso de las cuevas ubicadas al este del departamento de Santa Cruz, ya que se ocuparon varias horas en buscarlas y ubicarlas. Es así, que las 19 cuevas presentes en este estudio se encuentran alejadas de los asentamientos humanos, pero son ocasionalmente visitadas por algunos pobladores de las zonas aledañas o por turistas que realizan caminatas.

6.2 Estructura y factores abióticos de las cuevas

A nivel de abundancia en las cuevas se observó que la cueva “Motacucito” presenta las abundancias de murciélagos más altas, siendo la “Cueva Ascensión” y la “Cueva del Mono 1” las que presentaron abundancias más bajas, cabe mencionar que la cueva “Puente del Mono 2” no presentaba ningún murciélago en su interior. Debido a que la cueva “Motacucito” mide casi 11 veces más que la “Cueva Ascensión” y la “Cueva del Mono 1”, 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. Siles (2002) mostró en el Repechón, que cuevas con un tamaño similar se diferencian en complejidad, por lo que la cueva que es más compleja en su estructura tiene mayor abundancia de murciélagos. La cueva “Motacucito” sigue la misma tendencia ya que presenta la estructura más compleja y esto probablemente es una razón por la que tenga una abundancia mayor de las especies *Carollia perspicillata* y *Desmodus rotundus*, las cuales aprovechan muy bien los diferentes sectores de la estructura de la cueva para refugiarse.

Al parecer, algunas especies de murciélagos son afines a estructuras especiales de las cuevas. *Desmodus rotundus* ocupó las cavidades de solución más oscuras y estrechas de las cuevas evaluadas en el presente estudio, coincidiendo con la observación realizada en la misma especie por Siles (2002) siendo aparentemente fiel a cavidades oscuras durante todos sus muestreos, y contrariamente a lo que se registró en otro estudio, donde se observó a esta especie cambiar de refugio frecuentemente (Lewis, 1995). El uso de las cavidades más profundas de las cuevas por grupos compactos de murciélagos ha sido reportado para *Artibeus jamaicensis* (Ortega & Arita, 1999; Arita & Vargas, 1995), *Carollia perspicillata* (Trajano & Gimenez, 1998; Reis *et al.*, 2007), *Phyllostomus hastatus* (McCracken & Bradbury, 1981), *Pteronotus parnellii* y *Diphylla ecaudata* (Arita & Vargas, 1995). Este

patrón fue observado en el presente estudio en todas las cuevas donde se encontraba refugiándose *C. perspicillata*, ya que formaba grupos compactos en el fondo de las mismas.

Uno de los factores más importantes para determinar la presencia de murciélagos en las cuevas es el microclima (Kunz, 1982), el cual depende de la longitud de la cueva, el número de entradas y la profundidad, así como de la temperatura y humedad en su interior (Siles, 2002). En cuanto a la temperatura y la humedad, las lecturas realizadas muestran fluctuaciones entre las 19 cuevas evaluadas, dando la oportunidad a los murciélagos de escoger las temperaturas que más se ajustan a sus necesidades metabólicas o energéticas (Lewis, 1995; Sedgely & O'Donnell, 1999). Siles (2002) no detectó diferencias entre la temperatura y la composición de especies entre zonas y entre cuevas. En las 19 cuevas evaluadas es posible que las especies se basen más en características estructurales de la cueva para elegir sus sitios de refugio que en características de temperatura y humedad 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. Por lo tanto, se debería hacer un monitoreo continuo a estas cuevas para poder determinar correctamente el rol que juega este factor abiótico en la presencia de murciélagos; además se sabe que los murciélagos pueden alterar la temperatura de su refugio, especialmente si se encuentran en abundancias grandes (Kunz, 1982; Ramírez-Pulido *et al.*, 2001).

6.3 Composición de la quiroptero fauna cavernícola

Los estudios publicados sobre murciélagos en cuevas realizados en Bolivia son escasos. Los únicos estudios en el país sobre refugios usados por murciélagos corresponden a Aguirre (2002) en las sabanas del Beni (Espíritu), utilizando refugios en árboles pero sin encontrar cuevas; posteriormente se tiene el estudio de Siles (2002) en las Cavernas del Repechón en el Parque Nacional Carrasco donde evalúa algunos patrones de uso de los murciélagos en las cavernas de esa área y finalmente se tiene el trabajo de Sandoval (2010)

quien evalúa la rabia en murciélagos vampiro *Desmodus rotundus*, al mismo tiempo de caracterizar sus diferentes refugios, tanto cuevas como casas abandonadas, en los valles centrales de Bolivia (municipios de Punata, Omereque, Pasorapa y Toro Toro). La mayor cantidad de referencias de estudios realizados en cuevas proviene de México, donde se toman en cuenta un número grande de cuevas y de esta forma los análisis resultan para un conjunto de cuevas de diferentes complejos geológicos (Arita, 1993).

En el estado de Yucatán en México, la fauna de murciélagos cavernícolas consiste en 14 especies distribuidas en 36 cuevas (Arita & 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). Ávila (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 presentan 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 cuevas del este del departamento de Santa Cruz podrían considerarse de una riqueza de especies mediana a baja, en las 19 cuevas evaluadas se encontraron siete especies de murciélagos, de éstas cuevas 16 presentan dos o menos especies de murciélagos y solamente una cueva presenta cuatro especies, las dos cuevas restantes presentan tres especies.

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), además en esta misma cueva encontró

solamente a una segunda especie (*Desmodus rotundus*), y este autor considera que la cantidad reducida de especies tal vez se deba al tamaño pequeño de la cueva. Por otro lado, Siles (2002) encontró en las Cavernas del Repechón una cueva de tamaño similar (cueva A, 23 m.), donde se evidenció la presencia de seis especies. En la cueva “Curicha” en la localidad de San Matías encontramos cuatro especies, siendo que la cueva es de menor tamaño (12 m.) a las anteriormente mencionadas, en la cueva “Curicha 2” con 19 m de longitud se observó la presencia de tres especies. Por otro lado la “Cueva del Yeso” en la localidad de San Ignacio de Velasco tiene una longitud de 18 m y solamente presenta una especie de murciélago; por tanto la cantidad de especies de murciélagos variaron sin seguir una tendencia con respecto al tamaño de la cueva.

En Venezuela Bonaccorso *et al.* (1992) realizaron un estudio experimental en Mormoópidos, donde 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, respectivamente. 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. Siles (2002) identifica dos cuevas que presentan una longitud similar (40 m.) que albergan seis y cinco especies, respectivamente. En este estudio la cueva de “Motacucito” en Puerto Suárez presenta una longitud de 81 m albergando a 3 especies, también la “Cueva del Mono 1” tiene una longitud de 56 m y solamente alberga una especie de murciélago.

Las especies *Lonchorhina aurita* y *Natalus macrourus* habitan exclusivamente ambientes cavernícolas (Lassieur & Wilson, 1989; Emmons & Feer, 1999), fueron registradas en las ecorregiones de Cerrado, Bosque Seco Chiquitano y Sudoeste de la Amazonía (sensu Ibisich & Mérida, 2003) en cuevas con diferentes condiciones ambientales de temperatura, humedad y características estructurales, además ambas se encuentran categorizadas como especies “En Peligro” y “Vulnerable”, respectivamente, principalmente por la especificidad de refugios que utilizan, poblaciones pequeñas y la destrucción de su hábitat (Siles, 2007; Vargas & Rocha; 2009; Vargas *et al.*, 2009). Dado que *L. aurita* y *N. macrourus* son especies principalmente cavernícolas y su potencial distribución abarca las localidades del presente estudio (Vargas-Espinoza, 2007, Vargas & Rocha, 2009; Vargas *et al.*, 2009), se

realizaron revisiones intensivas de cuevas en las zonas de estudio donde potencialmente podrían estar presentes, durante varias horas al día, habiéndose encontrado solamente una cueva en la localidad de San Matías para *L. aurita* y tres cuevas para *N. macrourus* en las localidades de Puerto Suárez, Santiago de Chiquitos y San Matías, respectivamente. Los individuos de estas especies en el presente estudio fueron observados en el interior de las cuevas, en el caso de *L. aurita* en lugares aislados de las paredes de la cueva bien separados de las otras especies. Para *N. macrourus* en las tres cuevas donde fue observada esta especie, los individuos se encontraban volando en su interior, moviéndose por los diferentes sectores de la estructura de las mismas. Estos registros son importantes ya que constituye para *L. aurita* la única cueva donde está presente esta especie amenazada y para *N. macrourus* es la certificación de su presencia en las cueva de “Motacucito” y “Miserendino”, ya que los reportes que habían de estas cuevas provenían de comentarios personales de investigadores que visitaban la zona (Aguirre, 2007; Vargas-Espinoza, 2008; Aguirre *et al.*, 2010b) y la cueva “Curicha 2” se convierte en un nuevo registro de cueva donde está presente esta especie. Por lo tanto, la presencia de estas especies en las cuevas en abundancias bajas está relacionada con sus hábitos de refugio, ya que no forman colonias grandes. De esta manera, las cuevas pueden constituir un refugio importante para estas especies consideradas bajo categorías de amenaza en Bolivia (Tarifa & Aguirre, 2009; Aguirre *et al.*, 2010b).

6.4 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 & Vargas, 1995; Arita, 1996; Siles, 2002; Sandoval; 2010) que fue el método empleado en este estudio para contar murciélagos en la mayoría de las cuevas. En el caso de la cueva “Motacucito”, debido a la gran cantidad de murciélagos y la complejidad estructural de la cueva, fueron contados mediante fotografías sacadas a todas las estructuras y sectores ocupados por las diferentes especies. Si se tiene la seguridad de que todas las fotos sacadas llegan a tener buena resolución y son nítidas, este método puede llegar a ser más preciso que el de determinar la densidad de individuos/m² y multiplicar este valor por el área total ocupada

por murciélagos (Arita & Vargas, 1995; Arita, 1996; Ceballos *et al.*, 1997; Siles, 2002), 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 & Arita, 1999; Arita, 1996) o trampas “balde” (McCracken & Bradbury, 1981; Ortega & Arita, 1999). El único caso de murciélagos refugiándose en cavidades de solución en este estudio es el de *Desmodus rotundus* en la cueva “Motacucito”, pero debido a la inseguridad sanitaria que implica capturar a esta especie y a la poca accesibilidad para observar o capturar directamente los individuos de esta especie, se decidió contarlos mediante fotografías sacadas a su colonia entre las cavidades oscuras y las bóvedas que tienen pilares sintetizados de rocas, de la misma forma que decidió trabajar Siles (2002) con esta especie en su estudio en la cuevas del Repechón.

Otro método para determinar la abundancia es el de contar a los murciélagos al anochecer cuando salen a forrajear (Callahan *et al.*, 1997; Galindo-Galindo *et al.*, 2000; Ramírez-Pulido *et al.*, 2001), pero en varias de estas cuevas este método no es recomendable ya que antes de salir del refugio los murciélagos vuelan a la entrada y vuelven a ingresar a la cueva, además que las entradas de algunas cuevas son de gran tamaño en altura lo que da a los murciélagos mayor espacio para poder salir de la cueva haciendo difícil su visualización. 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 & Smith, 1992; Siles, 2002). Los murciélagos de las cuevas con dos o más galerías en este estudio realizan estas actividades de movimiento previo a salir completamente de la cueva para forrajear.

La captura de murciélagos mediante el uso de redes de neblina o de trampas arpa no es recomendable para determinar el tamaño poblacional de las especies en las cuevas en estudio, corroborando de la misma forma lo mencionan Arita & Vargas (1995) y Siles (2002). Los datos obtenidos mediante estos métodos, son buenos para corroborar la

identificación de las especies que están en el interior de las cuevas (Arita & Vargas, 1995), como también para capturar especies que no son observadas dentro de la cueva durante el día o se encuentran en constante movimiento entre las diferentes galerías y estructuras de las cuevas (p.e. *Natalus macrourus*). Los datos de abundancia obtenidos mediante las observaciones directas y fotografías son muy diferentes a los datos obtenidos con red de neblina y son más precisos en cuanto al uso de las cuevas como refugio diurno, además algunas especies de murciélagos al salir de las cuevas evaden sin ningún problema la red (p.e. *Natalus macrourus* y *Peropteryx macrotis*) y se disminuye de esta forma la precisión en los datos de abundancia observada en las cuevas.

6.5 Asociación interespecífica en las cuevas

Los valores calculados del índice V pueden no mostrar la existencia de una interacción interespecífica en particular (Arita & Vargas, 1995), ya que el hecho de que dos especies ocupen un mismo refugio (cueva) no implica que tengan una asociación positiva. Arita & 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.

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 (Kunz, 1982; Hill & Smith, 1992; Altringham, 1996) y se pudo observar claramente la segregación de algunas especies en sus hábitos de refugio (p.e. *Peropteryx macrotis* y *Peropteryx kappleri*). 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 & 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, no se observó ningún comportamiento de lucha o agresividad entre las especies, aunque Siles (2002) menciona que *Desmodus rotundus* presentaba un comportamiento agresivo hacia *C. perspicillata* únicamente en la trampa arpa. También en este estudio se observó que *D. rotundus* se refugia en sectores de la cueva de difícil acceso pero puede convivir tranquilamente en sectores próximos a individuos de la especie *C. perspicillata*, pero Siles (2002) menciona que dentro de sus cuevas evaluadas 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, sin embargo no se evidenció en ninguna de las cuevas, de este estudio, algún murciélago que presentara alguna señal de haber sido atacado por *Desmodus rotundus*.

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 el estudio de Siles (2002) para *Anoura caudifer* y *Carollia perspicillata*, en el presente trabajo todas las combinaciones entre *Lonchorhina aurita*, *Carollia perspicillata* y *Chrotopterus auritus* obtuvieron valores de 1, lo que significa que tuvieron una asociación positiva, pero se debe tener en cuenta que se observaron y/o capturaron muy pocos individuos de *Lonchorhina aurita* y *Chrotopterus auritus*; además que solo estas tres especies coinciden en una única cueva, la “Curicha”. Por otro lado, Graham (1988) 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 proximidad, 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 el estudio de Siles (2002), se menciona el caso de *Anoura caudifer* y *Carollia perspicillata* una excepción ya que muestran una clara asociación positiva y también sugiere una posible asociación negativa entre *Desmodus rotundus* y *Carollia perspicillata*. En este estudio, se tiene las combinaciones entre *Lonchorhina aurita*, *Carollia perspicillata* y *Chrotopterus auritus* como una excepción por la asociación positiva perfecta que presentan, pero es necesario establecer los beneficios de esta asociación para estas especies dentro de la cueva.

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 sobre algunos aspectos de su biología (McCracken, 1989; Hutson *et al.*, 2001). En el ámbito científico, se sabe muy poco sobre la mayoría de las especies de murciélagos del mundo (McCracken, 1989), especialmente en cuanto al uso de recursos como son los refugios y la alimentación para los estudios de su biología poblacional (Fenton, 1997) y de las 380 especies de murciélagos neotropicales (Solari & Martínez-Arias, 2014) 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 poblaciones son estables, o si están disminuyendo (McCracken, 1989). La falta de claridad sobre estos temas afecta la habilidad para determinar con precisión qué especies deben estar en una lista roja de especies amenazadas (McCracken, 1989; Hutson *et al.*, 2001; Tarifa & Aguirre, 2009) y por lo tanto para generar planes efectivos de conservación de murciélagos (Fenton, 1997; Galarza & Aguirre, 2007). Además, al ser escasas las cuevas en esta parte del país y ser poco frecuente su funcionamiento como refugio de más de dos especies de murciélagos a la vez, se convierten en hábitats de extrema rareza y de gran importancia para la región.

En Bolivia, para la mayoría de las especies de murciélagos no se conocen datos e informaciones sobre los hábitos alimenticios y uso de espacio con respecto a los refugios que utilizan (Aguirre, 2007), por lo que la información presentada en este estudio es de suma importancia para llenar un poco estos vacíos de información. El análisis del estado de conservación de los murciélagos de Bolivia, muestra que de las 131 especies presentes en Bolivia, 12 especies están bajo algún riesgo de extinción y 23 con Datos Insuficientes; de las 12 especies una se categorizó En Peligro (EN), seis especies Vulnerables (VU) y cinco Casi Amenazada (NT) y las restantes 96 especies se encuentran estables con Preocupación Menor (Tarifa & Aguirre, 2009), siendo la mayor amenaza para los murciélagos la destrucción del hábitat, seguido por el vandalismo de guaridas (Aguirre *et al.*, 2010b).

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; Aguirre *et al.*, 2003a), los extrae de sus refugios para comercializarlos por la idea errónea de que curan enfermedades (Lizarro *et al.*, 2010) o siguiendo políticas erradas de control de vampiros (Hutson *et al.*, 2001; Aguirre, 2002). A nivel mundial, las cuevas han llegado a identificarse como hábitats globales claves para la conservación de especies de murciélagos que pueden compartir una misma cueva en un momento o estación determinada, lo cual aumenta aún más su vulnerabilidad ante cualquier alteración de origen externo o perturbación causada por humanos (Culver, 1986; Watson *et al.*, 1997), por tanto las especies de murciélagos coloniales que se refugian en cuevas están en muy alto riesgo donde sea que se presenten (McCracken, 1989; Nowak, 1994). En las cuevas evaluadas del este del departamento de Santa Cruz, se evidenció que existe en algunas de ellas una perturbación deliberada o vandalismo por parte de la gente que vive en los alrededores o que las visita, estamos hablando de la cueva “Miserentino”, que se encuentra en el área protegida de la Reserva del Valle de Tucavaca y la cueva “Motacucito” en Puerto Suarez (no incluida en un área protegida) que albergan a *Natalus macrourus* (especie amenazada en la categoría Vulnerable), en dichas cuevas ingresan turistas, encontrándose en su interior bolsas plásticas y envolturas de dulce, es en este sentido que McCracken (1989) indica que la perturbación “no intencional” propone un riesgo aún mayor, además menciona que la

perturbación considerada “trivial”, causada por el ingreso a las cuevas o iluminar a colonias de maternidad de los murciélagos, puede resultar en una disminución de la supervivencia y posible abandono del sitio de refugio. Por lo tanto, el turismo realizado en estas cuevas puede llegar a ser perjudicial si no se cambia la percepción que tiene el público de los murciélagos y se enfatiza en los beneficios que estos vertebrados voladores brindan a los ecosistemas y a la población.

En el caso de la cueva “Curicha”, donde se encuentra presente *Lonchorhina aurita*, ya se tenía conocimiento de esta cueva cuando se hizo el redescubrimiento de esta especie amenazada en la categoría En Peligro en el año 2006 (Vargas-Espinoza, 2007a), por consiguiente se realizaron trabajos de conservación y protección de esta especie en el marco del “Plan de Acción de los Murciélagos Amenazados de Bolivia”(Aguirre *et al.*, 2010b) involucrando tanto a investigadores como pobladores de la comunidad San Juan de Corralito y del municipio de San Matías, cuyo esfuerzo permitió la creación del Santuario Ecológico Municipal “San Juan de Corralito” con el objetivo de proteger a *L. aurita* y otros recursos naturales de la zona como ser la cueva “Curicha 2” que alberga entre otras especies a *Natalus macrourus*, siendo esta la primera área protegida en Bolivia destinada a conservar, con los datos del presente trabajo, una especie de murciélago En Peligro y una especie Vulnerable.

Este trabajo forma parte del Programa para la Conservación de Murciélagos de Bolivia, y como tal pretende aportar con elementos sólidos que coadyuven al conocimiento de las especies cavernícolas de murciélagos y sus requerimientos de refugio en zonas donde no se tenían registros de estas formaciones rocosas. La información obtenida en este estudio, será usada en actividades de educación en sitios turísticos y talleres sobre la biología y conservación de los murciélagos a niños y jóvenes de las localidades involucradas para cambiar la mala percepción que la gente tiene de los murciélagos. 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. Por tanto, la información consignada en el presente estudio puede servir para identificar refugios que requieren ser conservados en nuestro país.

7. CONCLUSIONES

Las 19 cuevas evaluadas representan en su mayoría nuevos registros de este tipo de ambientes importantes para murciélagos en Bolivia y por ende sirven como referencia para ampliar el conocimiento acerca de la historia natural de estas especies y como herramientas clave para poder realizar futuras investigaciones sobre la ecología de las mismas.

La presencia o ausencia de los murciélagos en las cuevas depende de las características estructurales que el refugio ofrece para a las diferentes especies de murciélagos. La presencia y posición de las especies dentro de cada cueva depende más de la estructura de la cueva (largo, complejidad) que de sus valores de temperatura y humedad. La temperatura es fácilmente modificada por los murciélagos por lo que va fluctuando a través del largo de la cueva, por ello es necesario investigar más este factor para demostrar su posible relación con las especies presentes en las cuevas. La humedad determina la presencia de algunas especies en su interior, su variación determina la posición de las especies que son muy sensibles a este factor abiótico.

Se observó que algunas especies de murciélagos son afines a estructuras especiales de las cuevas, *Desmodus rotundus* ocupó las cavidades de solución y sitios estrechos en las paredes de las cuevas, los grupos de *Carollia perspicillata* se refugiaron en las zonas más profundas y amplias de las cuevas colgándose de las piedras que sobresalen en el techo o pared. La mayoría de las cuevas evaluadas albergan principalmente a la especie *Peropteryx macrotis*. La presencia de *Lonchorhina aurita* y *Natalus macrourus*, especies bajo alguna categoría de amenaza, sugiere que las cuevas son ambientes que tienen que ser monitoreados para evaluar sus poblaciones y realizar estudios sobre su historia natural.

8. RECOMENDACIONES

Las estrategias de conservación y futuras investigaciones para establecer acciones multidisciplinarias a corto plazo, que se realicen en estas cuevas, tienen que ser prioritarias. Debido a que algunas de ellas presentan especies potencialmente bajo algún grado de amenaza, se debe tomar en cuenta la ubicación de estas cuevas y a partir de las mismas seguir ampliando las búsquedas para seguir evaluando los patrones de refugio de estas especies y su rango de distribución.

Se deben generar programas de conservación y manejo para las cuevas, incluyendo estudios sobre la dinámica de las poblaciones conjuntamente con actividades de educación, usando la información obtenida en este estudio, dirigida a autoridades nacionales, departamentales y locales, encargados de las áreas protegidas, guardaparques, comunarios y turistas para generar conciencia sobre la importancia de los murciélagos, sus características y evitar de esta manera el vandalismo y la perturbación a estos ambientes frágiles y muy susceptibles a cambios en su interior.

En este trabajo encontramos especies de murciélagos, que dada su alta especialización en el uso de cuevas, las cuales son hábitats relativamente frágiles, podrían ser susceptibles a extinciones locales. Por tal motivo, las localidades involucradas podrían coordinar acciones para llegar a formar parte de un sistema de áreas protegidas denominadas Áreas Importantes para la Conservación de los Murciélagos (AICOMs) y de esta manera garantizar la conservación de los murciélagos presentes en las cuevas de cada localidad mencionada en este trabajo. En este sentido, existen cuatro pasos fundamentales que deben ocurrir para garantizar la conservación de los murciélagos en cuevas:

- 1) Las cuevas evaluadas en el presente trabajo del este del departamento de Santa Cruz deben ser protegidas de los impactos ambientales negativos producidos principalmente por el hombre.
- 2) Se debe procurar la conservación del entorno, constituido por el bosque, no sólo por lo que implica como fuente de recursos para las diferentes especies de murciélagos,

sino porque el bosque es por sí mismo el refugio de otras tantas especies, por tanto la manera de proteger a las especies que habitan en distintos refugios dispersos en la selva es conservando la integridad de ésta.

- 3) Debe establecerse un amplio programa de educación ambiental, dirigido a los diversos sectores de la población, así como resaltar los beneficios que el grupo de los murciélagos aporta al ser humano.
- 4) Debe considerarse que la investigación es una herramienta fundamental para el conocimiento de los aspectos más básicos de este grupo: biología, ecología, estado poblacional, ciclos reproductivos, interacciones, entre otras; la obtención de este conocimiento permitirá el desarrollo e implementación de estrategias para su conservación.

9. LITERATURA CITADA

- Aguirre, L.F. 1999. Estado de conservación de los murciélagos de Bolivia. *Chiroptera Neotropical*. 5: 108-112.
- Aguirre, L.F. 2002. Structure of a Neotropical savanna bat community. *Journal of Mammalogy*. 83: 775-784.
- Aguirre, L.F., L. Lens & E. Matthysen. 2003a. Patterns of roost use by bats in a Neotropical savanna: implications for conservation. *Biological Conservation*. 111: 435-443.
- Aguirre, L.F., X. Velez-Liendo, A. Muñoz & A. Selaya. 2003b. Patrones de distribución y zoogeografía de los murciélagos de Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental*. 14: 3-17.
- Aguirre, L.F., M.I. Galarza, K. Barboza, A. Vargas, I. Moya, L. Siles, M. Terán, N. Bernal & D. Peñaranda. 2007. Estado actual de conservación de los murciélagos de Bolivia. Pp. 114-117. *En: Aguirre, L.F. (Ed.). Historia Natural, Distribución y Conservación de los Murciélagos de Bolivia*. Fundación Simón I. Patiño. Santa Cruz, Bolivia.
- Aguirre, L.F. (Ed.). 2007. *Historia Natural, Distribución y Conservación de los Murciélagos de Bolivia*. Editorial: Centro de Ecología y Difusión Simón I. Patiño. Santa Cruz, Bolivia. 416 pp.
- Aguirre, L. F. & M. Terán. 2007. Subfamilia Phyllostominae. Pp. 187-226. *En: Aguirre, L.F. (Ed.). Historia Natural, Distribución y Conservación de los Murciélagos de Bolivia*. Fundación Simón I. Patiño. Santa Cruz, Bolivia.

- Aguirre, L.F., A. Vargas & S. Solari. 2009. Clave de campo para la identificación de los murciélagos de Bolivia. Centro de Estudios en Biología Teórica y Aplicada. Cochabamba, Bolivia. 38 pp.
- Aguirre, L.F., C.J. Mamani, K. Barboza-Márquez & H. Mantilla-Meluk. 2010a. Lista actualizada de los murciélagos de Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental*. 27: 1-7.
- Aguirre, L.F., M. I. Moya, L.L. Arteaga, M.I. Galarza, A. Vargas, K. Barboza, D. Peñaranda, J. Pérez-Zubieta, M. Terán & T. Tarifa. 2010b. Plan de acción para la conservación de los murciélagos amenazados de Bolivia. BIOTA-PCMB, MMAA-VBCC-DGB, UICN-SSC-BSG, CBG-UMSS. Cochabamba, Bolivia. 90 pp.
- Altringham, J.D. 1996. *Bats: Biology and Behavior*. Oxford University Press, New York. 262 pp.
- Altringham, J.D. 2011. *Bats: from Evolution to Conservation*. 2nd ed. Oxford University Press. U.K.
- Anderson, S. 1997. Mammals of Bolivia: Taxonomy and distribution. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 231: 1-652.
- Arita, H.T. 1993. Conservation biology of the cave bats of Mexico. *Journal of Mammalogy*. 74: 693-702.
- Arita, H.T. & J.A. Vargas. 1995. Natural history, interspecific association, and incidence of the cave bats of Yucatán, Mexico. *The Southwestern Naturalist*. 40: 29-37.
- Arita, H.T. 1996. The conservation of cave-roosting bats in Yucatan, Mexico. *Biological Conservation*. 76: 177-185.

- Ávila, R. 2000. Patrones de uso de cuevas en murciélagos del centro de México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 121 pp.
- Barboza-Márquez, K. & L.F. Aguirre. 2010. Patrones reproductivos del Murciélago Frugívoro de Cola Corta (*Carollia perspicillata*) relacionados con la fenología de *Piper* en un bosque montano de Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental*. 27:43-52.
- Bazzaz, F.A. & S. Catovsky. 2001. Resource partitioning. *In*: Levin, S. (Ed.). *Encyclopedia of Biodiversity*, Academic Press, San Diego.
- Bernal, N. & C. Silva. 2003. Mamíferos. *En*: Flores, E. & C. Miranda (Eds.) *Fauna Amenazada de Bolivia ¿Animales sin futuro?*. Ministerio de Desarrollo Sostenible, La Paz, Bolivia.
- 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: 365-378.
- Bracamonte, C. 2011. El rol de los murciélagos en el mantenimiento de los bosques. *Temas BGN*. 1(1): 52-57.
- Bradbury, J.W. & S.L. Vehrencamp. 1976. Social organization and foraging in emballonurid bats. I. Field Studies. *Behavioural Ecology and Sociobiology*. 1: 337-381.
- Bradbury, J.W. 1977. Social organization and communication. Pp. 1-72. *In*: Wimsatt, W.A. (Ed.). *Biology of Bats*. Vol. 3. New York Academic Press.
- 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: 818-825.

- Campbell, L.A., J.G. Hallet & M.A. O'Connell. 1996. Conservation of bats in managed forests: use of roosts by *Lasionycteris noctivagans*. *Journal of Mammalogy*. 77: 976-984.
- Castro-Luna, A., V.J. Sosa & G. Castillo-Campo. 2007. Quantifying phyllostomid bats at different taxonomic levels as ecological indicators in a disturbed tropical forest. *Acta Chiropterologica*. 9:219-228.
- Ceballos, G., T.H. Fleming, C. Chávez & J. Nassar. 1997. Population dynamics of *Letonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Jalisco, Mexico. *Journal of Mammalogy*. 78: 1220-1230.
- Chapman, A.D. & J. Wieczorek (Eds). 2006. *Guide to Best Practices for Georeferencing*. Copenhagen: Global Biodiversity Information Facility. 80 pp.
- Cleveland, C.J., M. Betke, P. Federico, J.D. Frank, T.G. Hallam, J. Horn, J.D. López Jr., G.F. McCracken, R.A. Medellín, A. Moreno-Valdez, C.G Sansone, J.K. Westbrook & T.H. Kunz. 2006. Economic value of the pest control service provided by the Brazilian free-tailed bats in south-central Texas. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 4: 238-243.
- Cloutier, D. & D.W. Thomas. 1992. *Carollia perspicillata*. *Mammalian Species*. 417: 1-9.
- Culver, D.C. 1986. Cave faunas. Pp. 427-443. *In*: Soule, M.E. (Ed.). *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer Assoc. Inc., Publishers, Sunderland, MA. 584 pp.
- Dávalos, L. & A. Tejedor. 2008. *Natalus espirosantensis*. *In*: IUCN. 2010. *IUCN Red List of Threatened species*. Version 2010.4.

- Eisenberg, J.F. & K.H. Redford. 1999. Mammals of the Neotropics. Vol. 3. The Central Neotropics: Ecuador, Perú, Bolivia, Brasil. The University of Chicago Press, Chicago. 609 pp.
- Elizondo, L.H. 2000. Unidades Básicas de Información. Especies de Costa Rica. Instituto Nacional de Biodiversidad.
- Emmons, L. & F. Feer. 1999. Mamíferos de los bosques húmedos de América Tropical. Una guía de campo. Editorial FAN. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. 298 pp.
- Fenton, M.B. & I.L. Rautenbach. 1986. A comparison of the roosting and foraging behaviour of three species of African insectivorous bats (Rhinolophidae, Vespertilionidae, and Molossidae). Canadian Journal of Zoology. 64: 2860-2867.
- Fenton, M., L. Acharya, L. Audet, M. Hickey, C. Merriman, M. Obrist, D. Syme & B. Adkins. 1992. Phyllostomid Bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the Neotropics. Biotropica. 24: 440-446.
- Fenton, M.B. 1997. Science and the conservation of bats. Journal of Mammalogy. 78: 1-14.
- Fenton, M.B., M.J. Vonhof, S. Bouchard, S.A. Gill, D.S. Johnston, F.A. Reid, D.K. Riskin, K.L. Standing, J.R. Taylor & R. Wagner. 2000. Roost used by *Sturnira lilium* (Chiroptera: Phyllostomidae). Biotropica. 32: 729-733.
- Findley, J.S. 1976. The structure of bat communities. American Naturalist. 110: 129-139.
- Findley, J.S. 1993. Bats: A community perspective. Cambridge University Press, Cambridge. 167 pp.
- Fleming, T.H. 1988. The short-tailed fruit bat, a study in plant-animal interaction. The University of Chicago Press. Chicago, U.S.A. 365 pp.

- Fleming, T.H., C.T. Sahley, J.N. Holland, J.D. Nason & J.L.Hamrick. 2001. Sonoran desert columnar cacti and the evolution of generalized pollination systems. *Ecological Monographs*. 71: 511-530.
- Gaisler, J. 1979. Ecology of bats. Pp. 281-342. *In*: Stoddart, D.M. (Ed.). *Ecology of small mammals*. Chapman and Hall, London.
- Galarza, M.I. & L.F. Aguirre. 2007. Conservación de los murciélagos de Bolivia. Pp. 89-135. *En*: Aguirre, L.F. (Ed.). *Historia Natural, Distribución y Conservación de los Murciélagos de Bolivia*. Fundación Simón I. Patiño. Santa Cruz, Bolivia.
- Galindo-Galindo, C., A. Castro-Campillo, A. Salame-Méndez & J. Ramírez-Pulido. 2000. Reproductive events and social organization in a colony of *Anoura geoffroyi* (Chiroptera: Phyllostomidae) from a temperate Mexican cave. *Acta Zool. Mex.* 80: 51-68.
- Galindo-González, J. 1998. Dispersión de semillas por murciélagos: su importancia en la conservación y regeneración del Bosque Tropical. *Acta Zoológica Mexicana*. 73: 57-74.
- Garbino, G.S:T. & A. Tejedor. 2013. *Natalus macrourus* (Gervais, 1856) (Chiroptera: Natalidae) is a senior synonym of *Natalus espiritosantensis* (Ruschi, 1951). *Mammalia*. 77: 237-240.
- García-Morales, R., E. Badano & C. Moreno. 2013. Response of Neotropical bat assemblages to human land use. *Conservation Biology*. 1-11.
- Gardner, A.L. 2007. Order Chiroptera. Pp. 187-484. *In*: Gardner, A.L. (Ed.). *Mammals of South America: Volume 1. Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats*. Chicago: University of Chicago Press. 669 pp.

- Graham, G.L. 1988. Interspecific associations among Peruvian bats at diurnal roosts and roost sites. *Journal of Mammalogy*. 69: 711–720.
- Greenhall A.M., G. Joermann & U. Schmidt. 1983. *Desmodus rotundus*. *Mammalian Species* 202:1-6.
- Guevara Chumacero, L.M. & A. Sainoz Aguirre. 2012. Murciélagos: Controladores naturales de plagas agrícolas. *ContactoS*. 83: 29-35.
- Handley, C.O. Jr. 1976. Mammals of the Smithsonian Venezuelan Project. *Brigham Young University Science Bulletin*. 20: 1-90.
- Hill, J.E. & J.D. Smith. 1992. *Bats: a natural history*. University of Texas Press. Austin. 243 pp.
- Humphrey, S.R. 1975. Nursery roosts and community diversity of Nearctic bats. *Journal of Mammalogy*. 56: 321-346.
- Hutson, A.M., S.P. Mickleburgh & P. Racey. 2001. *Microchiropteran bats: global status survey and conservation action plan*. IUCN/SSC Chiroptera Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. 258 pp.
- Ibisch, P.L. & G. Mérida (Eds.). 2003. *Biodiversidad. La riqueza de Bolivia. Estado de conocimiento y conservación*. Ministerio de Desarrollo Sostenible. Editorial FAN. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. 638 pp.
- Jones, J.K. Jr., J.D. Smith & H.H. Genoways. 1973. Annotated checklist of mammals of the Yucatan Península, México. I. *Occasional Papers the Museum Texas Tech University* No. 13.

- Jones, G., D.S. Jacobs, T.H. Kunz, M.R. Willig & P.A. Racey. 2009. Carpe noctem: the importance of bats as bioindicators. *Endangered Species Research*. 8: 93-115.
- Jones, G., 2012. What bioindicators are and why they are important. Pp. 18-19. *In*: Flaquer, C., X. Puig-Montserrat (Eds.). *Proceedings of the International Symposium on the Importance of Bats as Bioindicators*. Museum of Natural Sciences Editions, Granollers.
- Jung, T.S., I.D. Thompson, R.D. Titman & A.P. Applejohn. 1999. Habitat selection by forest bats in relation to mixed-wood stand types and structure in Central Ohio. *The Journal Wildlife Management*. 63: 1306-1319.
- Kalka, M.B., A.R. Smith & E.K.V. Kalko. 2008. Bats limits arthropods and herbivory in a tropical forest. *Science*. 320: 71.
- Kalko, E.K.V. 1997. Diversity in tropical bats. Pp. 13-43. *En*: Ulrich, H. (Ed.). *Tropical biodiversity and systematics. Proceedings of the International Symposium on Biodiversity and Systematics in Tropical Ecosystems*. Bonn: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig.
- Kalko, E.K.V., D. Friemel, C.O. Handley Jr. & H.U. Schnitzler. 1999. Roosting and foraging of two neotropical gleaning bats, *Tonatia silvicola* and *Trachops cirrhosus* (Phyllostomidae). *Biotropica*. 31: 344-353.
- Kalko, E.K.V. & C.O. Handley. 2001. Neotropical bats in the canopy: diversity, community structure, and implications for conservation. *Plant Ecology*. 153: 319-333.
- Kalko, E.K.V. & L.F. Aguirre. 2007. Comportamiento de ecolocación para la identificación de especies y evaluación de la estructura de comunidades de murciélagos insectívoros en Bolivia. Pp. 41-53. *En*: Aguirre, L.F. (Ed.). *Historia Natural*,

Distribución y Conservación de los Murciélagos de Bolivia. Fundación Simón I. Patiño. Santa Cruz, Bolivia.

Kelm, D. 2008. Restoring lost rainforests. Artificial bat roosts attract seed-dispersing bats. *BATS*. 26: 6-7.

Kunz, T.H. 1982. Roosting ecology. Pp. 1-56. *In*: Kunz, T.H. (Ed.). *The ecology of bats*. Plenum Press, New York and London. 425 pp.

Kunz, T.H. 1996. Obligate and opportunistic interactions of Old-World tropical bats and plants. Pp. 37-65. *En*: Hasan, Z.A.A. & Z. Akbar (Eds.). *Conservation and Faunal Biodiversity in Malaysia*. Penerbit Univeristi Kebangsaan Malaysia, Bangi.

Kunz, T.H. & M.B. Fenton. 2003. *Bat Ecology*. The University Chicago Press, Chicago and London. 779 pp.

Kunz, T.H. & L.F. Lumsden. 2003. Ecology of cavity and foliage roosting bats. Pp. 3-89. *In*: Kunz, T.H. & M.B. Fenton (Eds.). *Bat Ecology*. The University Chicago Press, Chicago and London. 779 pp.

Kunz, T.H., E. Braun de Torrez, D. Bauer, T. Lobova & T.H. Fleming. 2011. Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 1223: 1-38.

Lassieur, S. & D.E. Wilson. 1989. *Lonchorhina aurita*. *Mammalian Species*. 347: 1-4.

LaVal, R.K. & B. Rodriguez. 2002. Murciélagos de Costa Rica. Ed. InBio. Costa Rica. 320 pp.

Lewis, S.E. 1995. Roost fidelity of bats: a review. *Journal of Mammalogy*. 76: 418-496.

- Lizarro, D., M.I. Galarza & L.F. Aguirre. 2010. Tráfico y comercio de murciélagos en Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental*. 27: 63-75.
- McCracken, G.F. 1989. Cave conservation: special problems of bats. *Natn. Speleol. Soc. Bull.* 51: 47-51.
- McCracken, G.F. & J.W. Bradbury. 1981. Social organization and kinship in the polygynous bat, *Phyllostomus hastatus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 8: 11-34.
- McCracken, G.F., L.F. Lumsden & T.H. Kunz. 2006. Roosting ecology and population biology. Pp. 179-184. *En: Zubaid, A., G.F. McCracken & T.H. Kunz (Eds.). Functional and Evolutionary Ecology of Bats*. Oxford University Press. New York.
- McNab, B.K. 1971. The structure of tropical bat faunas. *Ecology*. 52: 352-358.
- Medellín, R.A. 1989. *Chrotopterus auritus*. *Mammalian Species*. 342:1-5.
- Medellín, R., M. Equihua & M. Amin. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in Neotropical rainforests. *Conservation Biology*. 14(6): 1666-1675.
- Mickleburgh, S., K. Waylen & P.A. Racey. 2009. Bats as bushmeat: a global review. *Fauna & Flora International, Oryx*. 43: 217-234.
- Miranda, G. 2000. Adaptaciones biológicas y ecológicas de peces del género *Trichomycterus* al ambiente cavernícola en el Parque Nacional Torotoro. Tesis de Licenciatura. Universidad Mayor de San Andrés. La Paz, Bolivia. 87 pp.
- Miranda-Chumacero, G. 2007. Murciélagos y cavernas en Bolivia. Pp. 57-65. *En: Aguirre, L.F. (Ed.). Historia Natural, Distribución y Conservación de los Murciélagos de Bolivia*. Fundación Simón I. Patiño. Santa Cruz, Bolivia.

- Moya, M.I., M.I. Galarza, A. Vargas & L.F. Aguirre. 2007. Murciélagos de los Yungas de Bolivia. BIOTA. Cochabamba, Bolivia. 70 pp.
- Muñoz-Arango, J. 2001. Los murciélagos de Colombia: sistemática, distribución, descripción, historia natural y ecología. Ciencia y Tecnología. Medellín, Colombia. 391 pp.
- Muscarella, R. & T.H. Fleming. 2007. The role of frugivorous bats in tropical forest succession. *Biological Reviews*. 82: 573-590.
- Navarro, G. & M. Maldonado. 2002. Geografía ecológica de Bolivia. Vegetación y ambientes acuáticos. Centro de Ecología Simón I. Patiño. Cochabamba, Bolivia. 719 p.
- Navarro, G. 2011. Clasificación de la vegetación de Bolivia. Centro de Ecología Difusión Simón I. Patiño. Santa Cruz, Bolivia. 713 pp.
- Neuweiler, G. 2000. The biology of bats. Oxford University Press, New York. 310 pp.
- Nowak, R.M. 1994. Bats of the World. 5th edition. The John Hopkins University Press. Baltimore. 287 pp.
- Ortega, J. & H.T. Arita. 1999. Structure and social dynamics of harem groups in *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy*. 80: 1173-1185.
- Park, K.J. 2015. Mitigating the impacts of agriculture on biodiversity: bats and their potential role as bioindicators. *Mammalian Biology*. 80: 191–204.
- Patterson, B.D., M.R. Willig & R.D. Stevens. 2003. Trophic strategies, niche partitioning, and patterns of ecological organization. Pp. 536–579. *In*: Kunz, T.H. & M.B. Fenton (Eds.). Ecology of bats. University of Chicago Press, Chicago.

- Perkins, J.M. 1996. Does competition for roosts influence bat distribution in a managed forest?. Pp. 164-172. *En*: Barclay, R.M.R. & R.M. Brigham (Eds.). Bats and Forest Symposium. 19-21 October 1995. Victoria, British Columbia, Res. Br., B.C. Min. For., Victoria, B.C. Work. Pap. 23/1996.
- Prado, C. 2002. Chiñi: para epilepsia, el corazón y estados depresivos en la cultura andina kechua. *Andira*. 4: 7.
- Ramírez-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: 358-409.
- Reis, N.R., A.L. Peracchi, W.A. Pedro & I.P. Lima. 2007. *Morcegos do Brasil*. Londrina. 253 pp.
- Ricklefs, R.E. 1979. *Ecology*. Chiron Press. Massachusetts. 822 pp.
- Rios-Aramayo, R., A. Loayza-Freire & D.M. Larrea. 2000. La importancia de los murciélagos como dispersores de semillas en bosques húmedos montanos. *Andira*. 2: 3.
- Robinson, M.F. 1995. The sale of bats as souvenirs in Thailand. *Bat News*. 38: 5.
- Rodríguez Herrera, B., R.A. Medellín & R.M. Timm. 2007. Murciélagos neotropicales que acampan en hojas. Instituto Nacional de Biodiversidad. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica. 178 pp.
- Rodríguez Herrera, B., M. Nabte, E. Cordero Schmidt & R. Sánchez. 2015. Murciélagos y techos. Universidad de C.R., Escuela de Biología. San José, Costa Rica. 40 pp.

- Russo, D. & L. Ancillotto. 2015. Sensitivity of bats to urbanization: a review. *Mamm. Biol.* 80: 205-212.
- Sanborn, C.C. 1932. Neotropical bats in the Carnegie Museum. *Annual of the Carnegie Museum.* 21: 171-183.
- Sandoval, C. 2010. Caracterización de refugios, colonias y evaluación de rabia del murciélago vampiro *Desmodus rotundus* en valles centrales de Bolivia. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad Mayor de San Simón. Cochabamba, Bolivia. 74 pp.
- Sedgeley, J.A. & C.F.J. O'Donnell, 1999. Roost selection by the long-tailed bat, *Chalinobolus tuberculatus*, in temperate New Zealand rainforest and its implications for the conservation of bats in managed forests. *Biology Conservation.* 88: 261-276.
- Selaya, A.P. 2007. La importancia de estudios de ecomorfología en la investigación y conservación de murciélagos. Pp. 14-21. *En: Aguirre, L.F. (Ed.). Historia Natural, Distribución y Conservación de los Murciélagos de Bolivia.* Fundación Simón I. Patiño. Santa Cruz, Bolivia.
- 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: 939-947.
- Siemers, B.M., I. Kaipf & H.U. Schnitzler. 1999. The use of day roosts and foraging grounds by Natterer's bats (*Myotis nattereri* Kuhl, 1818) from a colony in southern Germany. *Säugetierkunde.* 64: 241-245.

- Siles, L. 2002. Algunos patrones de uso por murciélagos en las cavernas del Repechón (Parque Nacional Carrasco-Cochabamba). Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad Mayor de San Simón. Cochabamba, Bolivia. 108 pp.
- Siles; L., N. Rocha, A. Selaya & L.H. Acosta. 2003. Estructura de la comunidad, monitoreo y conservación de los murciélagos del PN-ANMI Kaa Iya. Informe técnico # 80. Capitanía del Alto y Bajo Izozog (CABI), Wildlife Conservation Society (WCS) y Proyecto Kaa Iya. 32 pp.
- Siles, L. 2007. Familia Natalidae. Pp. 298-300. *En:* Aguirre, L.F. (Ed.). Historia Natural, Distribución y Conservación de los Murciélagos de Bolivia. Fundación Simón I. Patiño. Santa Cruz, Bolivia.
- Siles, L., A. Muñoz & L.F. Aguirre. 2007. Bat diversity in three caves in a montane forest of Bolivia. *Ecotropica*. 13: 67-74.
- Silva Taboada, G. 1979. Los murciélagos de Cuba. Editorial de la Academia de Ciencias de Cuba, La Habana.
- Simmons, N. & R. Voss. 1998. The Mammals of Paracou, French Guiana: A Neotropical Lowland Rainforest Fauna Part 1: Bats. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 237: 219.
- Simmons, N.B. 2005. Order Chiroptera. Pp. 312-529. *En:* Wilson, D.E. & D.M. Reeder (Eds.). *Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference*. Third Edition, Vol. 1. The Johns Hopkins University Press. Baltimore, EE.UU.
- Solari, S. & V. Martínez-Arias. 2014. Cambios recientes en la sistemática y taxonomía de murciélagos Neotropicales (Mammalia: Chiroptera). *THERYA*. 5: 167-196.

- Speakman, J.R. & D.W. Thomas. 2003. Physiological ecology and energetics of bats. Pp. 430-490. *In*: Kunz, T.H. & M.B. Fenton (Eds.). *Bat Ecology*. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Swift, S.M. & P.A. Racey. 1983. Resource partitioning in two species of Vespertilionid bats (Chiroptera) occupying the same roost. *J. Zool. Lond.* 200: 249-259.
- Taddei, V. & W. Uieda. 2001. Distribution and morphometrics of *Natalus stramineus* (Chiroptera, Natalidae) from South America. *Iberingia, Serie Zoologica*. 91: 123-132.
- Tarifa, T. & L.F. Aguirre. 2009. Mamíferos. Pp. 419-571. *En*: Ministerio de Medio Ambiente y Agua. *Libro rojo de la fauna silvestre de vertebrados de Bolivia*. La Paz, Bolivia.
- Tejedor, A. 2006. The type locality of *Natalus stramineus* (Chiroptera: Natalidae): implications for the taxonomy and biogeography of the genus *Natalus*. *Acta Chiropterologica* 8: 361-380.
- Tejedor, A. 2011. Systematics of funnel-eared bats (Chiroptera: Natalidae). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 353: 1-140.
- Teeling, E.C., M.S. Springer, O. Madsen, P. Bates, S. J.O'Brien & J.M. William. 2005. A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. *Science*. 307: 580-584.
- Tel-Braak, C.J.F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*. 67: 1167-1179.

- Terán, M. & L.F. Aguirre. 2007a. Subfamilia Carollinae. Pp. 241-242. *En:* Aguirre, L.F. (Ed.). Historia Natural, Distribución y Conservación de los Murciélagos de Bolivia. Fundación Simón I. Patiño. Santa Cruz, Bolivia.
- Terán, M. & L. F. Aguirre. 2007b. Subfamilia Desmodontinae. Pp. 293-297. *En:* Aguirre, L.F. (Ed.). Historia Natural, Distribución y Conservación de los Murciélagos de Bolivia. Fundación Simón I. Patiño. Santa Cruz, Bolivia.
- Trajano, E. & E.A. Gimenez. 1998. Bat community in cave from eastern Brazil, including a new record of *Lionycteris* (Phyllostomidae, Glossophaginae). *Studies on the Neotropical Fauna and Environment*. 33: 69-75.
- Tuttle, M.D. 1976. Collecting techniques. Pp. 71-88. *En:* Baker, R.J., J.K. Jones Jr. & D.C. Carter (Eds.). Biology of bats of the New World family Phyllostomidae. Part I, Spec. Publ. Mus. 10. Texas Tech Univ.
- Tuttle, M.D. & D. Stevenson. 1982. Growth and survival of bats. Pp: 105-150. *En:* Kunz, T.H. (Ed.). Ecology of bats. Plenum Press, New York.
- Tuttle, M.D. 1997. America's Neighborhood Bats. University of Texas Press. Texas, U.S.A. 96 pp.
- Van Cakenbergue, V., A. Herrel & L.F. Aguirre. 2002. Evolutionary relationships between cranial shape and diet in bats (Mammalia: Chiroptera). Pp. 205-236. *In:* Aerts, P., K. D'Aoút, A. Herrel & R. Van Damme (Eds.). Topics in functional and ecological vertebrate morphology. Shaker Publishing, Maastricht, Holanda.
- Vargas, A., M.I. Galarza & L.F. Aguirre. 2006. Protocolo para el estudio de comunidades de murciélagos (Phyllostomidae). Pp. 12-22. *En:* Galarza, M.I. & L.F. Aguirre (Eds.). Métodos estandarizados para el estudio de murciélagos en Bosques Montanos. BIOTA. Cochabamba, Bolivia.

- Vargas-Espinoza, A. 2007a. Redescubriendo al Murciélago de Espada (*Lonchorhina aurita*, Phyllostomidae, Chiroptera) en Bolivia. Informe final. Programa Iniciativa para Especies Amenazadas “Becas Werner Hanagarth”. Fundación PUMA. La Paz, Bolivia. 25 pp.
- Vargas Espinoza, A. 2007b. Familia Emballonuridae. Pp. 158-173. *En*: Aguirre, L.F. (Ed.). Historia Natural, Distribución y Conservación de los Murciélagos de Bolivia. Fundación Simón I. Patiño. Santa Cruz, Bolivia.
- Vargas-Espinoza, A. 2008. Murciélagos de la Reserva Departamental Valle de Tucavaca. Ed. FCBC. 54 pp.
- Vargas, A. & N. Rocha. 2009. *Natalus espiritosantensis*. Pp. 513-514. *En*: Ministerio de Medio Ambiente y Agua. Libro Rojo de la fauna silvestre de vertebrados de Bolivia. La Paz, Bolivia
- Vargas, A., K. Barboza y L.F. Aguirre. 2009. *Lonchorhina aurita*. Pp. 467-468. *En*: Ministerio de Medio Ambiente y Agua. Libro Rojo de la fauna silvestre de vertebrados de Bolivia. La Paz, Bolivia.
- Vaughan, T.A. 1970. The skeletal system. *En*: Wimsatt, W.A. (Ed.). Biology of bats. Vol. I. Academic Press. 406 pp.
- Watson, J., E. Hamilton-Smith, D. Gillieson & K. Kiernan. 1997. Guidelines for cave and karst protection. IUCN, Gland y Cambridge.
- Wiens, J.A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*. 3: 385-397.
- Williams, C.F. 1986. Social organization of the bat, *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Ethology*. 71: 265-282.

Willig, M.R, 1983. Composition, microgeographic variation, and sexual dimorphism in Caatinga and Cerrado bat communities from northeast Brazil. *Bulletin Carnegie Museum of Natural History*. 23: 1-131.

Wilson, D.E. & D.M. Reeder (Eds.). 2005. *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. Third Edition, Volume 1. The Johns Hopkins University Press, Baltimore. EEUU. 743 pp.

Wunder, L. & A.B. Carey. 1996. Use of the forest canopy by bats.