



**Universidad de Los Andes
Facultad de Ciencias
Postgrado en Ecología Tropical
Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas**

TESIS DOCTORAL

**TERMOREGULACIÓN, RECURSOS Y LÍMITES ALTITUDINALES
EN MURCIÉLAGOS FRUGÍVOROS Y NECTARÍVOROS ANDINOS**

Adriana Ruiz E.

**PARA OPTAR AL TÍTULO DE:
DOCTOR EN ECOLOGÍA TROPICAL**

Julio 2006

MÉRIDA-VENEZUELA

**Universidad de Los Andes
Facultad de Ciencias
Postgrado en Ecología Tropical
Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas**

TESIS DOCTORAL

**TERMOREGULACIÓN, RECURSOS Y LÍMITES ALTITUDINALES
EN MURCIÉLAGOS FRUGÍVOROS Y NECTARÍVOROS ANDINOS**

Adriana Ruiz E.

**PARA OPTAR AL TÍTULO DE:
DOCTOR EN ECOLOGÍA TROPICAL**

Tutor: Dr. Pascual J. Soriano

Jurados: Dr. Alexis Arends
Dr. Astolfo Mata
Dr. Carlos Bosque

Julio 2006

MÉRIDA-VENEZUELA

A los murciélagos, quienes me sirvieron de inspiración para emprender el camino hacia el conocimiento de su indudable belleza y misterio. Ojala en el futuro pueda retribuirles el gozo que siento en este momento!!!

TABLA DE CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS.....	x
RESUMEN GENERAL.....	xiii

PARTE I

ANTECEDENTES Y PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

1.1. Patrones de riqueza de murciélagos a diferentes escalas de análisis.....	2
1.1.1. Patrones de distribución altitudinal y latitudinal.....	4
1.1.2. Patrones de distribución altitudinal en murciélagos frugívoros y nectarívoros.....	6
1.2. Planteamiento del problema.....	13
1.3. Premisas e Hipótesis.....	16
1.4. Objetivos	
1.4.1. General.....	17
1.4.2. Específicos.....	18
1.5. Área de estudio.....	18
1.6. Especies seleccionadas.....	19

PARTE II

ADAPTACIONES FISIOLÓGICAS DE LOS MURCIÉLAGOS FRUGÍVOROS Y NECTARÍVOROS A LAS ALTAS MONTAÑAS ANDINAS

Capítulo 1: Termoregulación y tasas metabólicas de murciélagos frugívoros andinos del género *Sturnira*

1.1. Resumen.....	23
1.2. Introducción.....	24
1.3. Métodos	
1.3.1. Animales de estudio.....	26
1.3.2. Procedimiento de laboratorio.....	27
1.3.3. Estimación de parámetros.....	28
1.3.4. Análisis estadístico.....	29
1.4. Resultados	
1.4.1. <i>Sturnira bidens</i>	30
1.4.2. <i>Sturnira bogotensis</i>	33
1.4.3. <i>Sturnira ludovici</i>	36
1.4.4. Comparación entre especies.....	39
1.5. Discusión	
1.5.1. Regulación de la temperatura corporal.....	40
1.5.2. Tasa metabólica basal.....	45
1.5.3. Conductancia térmica.....	48
1.5.4. Implicaciones ecológicas y fisiológicas del tamaño corporal.....	49
1.5.5. Patrones de distribución altitudinal y límites fisiológicos.....	51
1.5.6. Comparaciones con murciélagos frugívoros de bajas elevaciones.....	52
1.5.7. Diferencial de temperatura corporal con el ambiente.....	57
1.6. Conclusiones.....	59

Capítulo 2: Termoregulación y tasas metabólicas de murciélagos nectarívoros andinos del género *Anoura*

2.1. Resumen.....	61
2.2. Introducción.....	62

2.3. Métodos	
2.3.1. Animales de estudio.....	64
2.3.2. Procedimiento de laboratorio.....	65
2.3.2. Estimación de parámetros.....	65
2.3.4. Análisis estadístico.....	65
2.3.5. Microclima del refugio.....	65
2.4. Resultados	
2.4.1. <i>Anoura cultrata</i>	66
2.4.2. <i>Anoura geoffroyi</i>	68
2.4.3. <i>Anoura latidens</i>	71
2.4.4. Comparación entre especies.....	73
2.4.5. Microclima del refugio.....	76
2.5. Discusión	
2.5.1. Regulación de la temperatura corporal.....	78
2.5.2. Tasa metabólica basal.....	81
2.5.3. Conductancia térmica.....	83
2.5.4. Implicaciones ecológicas y fisiológicas del tamaño corporal.....	84
2.5.5. Patrones de distribución altitudinal y límites fisiológicos.....	85
2.5.6. Importancia de los refugios en la termoregulación.....	88
2.5.7. Comparaciones con murciélagos nectarívoros de bajas elevaciones.....	89
2.5.8. Diferencial de temperatura con el ambiente.....	93
2.5.9. Comparación de los patrones de termoregulación entre nectarívoros y frugívoros de alta montaña.....	95
2.6. Conclusiones.....	96

PARTE III

RÉGIMEN ALIMENTARIO Y DISTRIBUCIÓN ALTITUDINAL DE LOS RECURSOS

Capítulo 3: Dieta y distribución altitudinal de los recursos de cuatro especies de murciélagos frugívoros andinos del género *Sturnira*

3.1. Resumen.....	99
3.2. Introducción.....	100
3.3. Métodos	
3.3.1. Área de estudio.....	102
3.3.2. Captura de los animales.....	102
3.3.3. Determinación de la dieta.....	103
3.3.4. Curva de acumulación de recursos en la dieta.....	104
3.3.5. Sobreposición de nicho trófico.....	104
3.3.6. Distribución altitudinal de las plantas consumidas.....	105
3.4. Resultados	
3.4.1. Curva de acumulación de recursos en la dieta.....	107
3.4.2. Caracterización de la dieta.....	110
3.4.3. Sobreposición de nicho trófico.....	111
3.4.4. Distribución altitudinal de las plantas consumidas.....	114
3.5. Discusión	
3.5.1. Abundancia y hábitos alimentarios.....	117
3.5.2. Composición y diversidad de la dieta.....	118
3.5.3. Diferenciación de nicho trófico.....	120
3.5.4. Distribución altitudinal de las plantas consumidas.....	122
3.5.5. Recursos y patrones de distribución altitudinal de los frugívoros.....	124
3.6. Conclusiones.....	127

Capítulo 4: Sobreposición de la dieta y patrón reproductivo de tres especies de murciélagos nectarívoros del género *Anoura*

4.1. Resumen.....	128
-------------------	-----

4.2. Introducción.....	129
4.3. Métodos	
4.3.1. Área de estudio.....	131
4.3.2. Captura de los animales.....	131
4.3.2. Determinación de la dieta.....	133
4.3.4. Curva de acumulación de recursos en la dieta.....	134
4.3.5. Sobreposición de nicho trófico.....	135
4.3.6. Determinación del patrón reproductivo.....	136
4.4. Resultados	
4.4.1. Determinación de la dieta de <i>Anoura</i> spp.	
<i>A. Curvas de acumulación de especies y diversidad de la dieta.....</i>	<i>137</i>
<i>B. Caracterización de la dieta.....</i>	<i>143</i>
<i>C. Sobreposición de nicho trófico.....</i>	<i>151</i>
4.4.2. Patrón reproductivo	
<i>A. Abundancia de especies.....</i>	<i>153</i>
<i>B. Descripción del patrón reproductivo.....</i>	<i>157</i>
<i>C. Comparación entre especies.....</i>	<i>163</i>
4.5. Discusión	
4.5.1. Dieta de los nectarívoros de montaña.....	166
4.5.2. Reproducción	
<i>A. Abundancia de <i>Anoura</i> spp. en la cueva.....</i>	<i>170</i>
<i>B. Patrón reproductivo.....</i>	<i>171</i>
<i>C. Reproducción y dieta.....</i>	<i>173</i>
4.6. Conclusiones.....	175
CONCLUSIONES GENERALES.....	177
BIBLIOGRAFÍA.....	178
ANEXO 1.....	208
ANEXO 2.....	212

AGRADECIMIENTOS

Instituciones

A las instituciones que financiaron mis estudios en el Postgrado de Ecología Tropical. A Colciencias-Colombia (1996-1998) por su apoyo para iniciar los estudios de maestría y a la Red Latinoamericana de Botánica (2001-2004) por su confianza y soporte económico que permitió la continuación de mis estudios de Doctorado. También quiero agradecer a otras instituciones que financiaron parcialmente este proyecto de investigación. Agradezco al Consejo de Estudios Científicos y Humanísticos de la Universidad de Los Andes, Mérida-Venezuela (Proyecto No. C-1097-01-01-ED); a Postgrados Integrados en Ecología-FONACYT; a Latin American Fellowship of the American Society of Mammalogist; a Scott Neotropical Fund, Cleveland Metroparks Zoo; a Idea Wild Assistance Support y a la Red Latinoamericana de Botánica. También quiero agradecer el apoyo logístico de la Alcaldía y Parroquia del Municipio de Guaraque (Estado Mérida) por su acogida durante el período en el cual realice parte de los experimentos. Al Herbario MER de la Facultad de Ciencias Forestales (Universidad de Los Andes) por permitirme consultar el material botánico y tomar muestras de polen.

Profesores y Asesores

A los profesores que durante todo este tiempo contribuyeron de una u otra forma en mi formación académica y profesional. A la planta docente del Postgrado de Ecología Tropical, ICAE (Universidad de Los Andes). A mi tutor Dr. Pascual J. Soriano, quién contribuyó en gran medida a que me involucraré en el estudio de las comunidades de murciélagos y me dio su apoyo y orientación no solo durante el desarrollo de esta investigación, sino durante el tiempo en que tuvimos la oportunidad de interactuar. Al M.Sc. Gilberto Morillo de la Facultad de Ciencias Forestales (Universidad de los Andes, Venezuela) por su ayuda en la

identificación del material botánico. A la Dra. Carmen E. Benítez de la Facultad de Agronomía (Universidad Central de Venezuela, Maracay) por la identificación de las especies de la familia Solanaceae. Al Dr. Thomas Croat del Missouri Botanical Garden (St Louis, USA), por su indentificación de las especies de la familia Araceae. Al Dr. Carlos Berrio del Laboratorio de Palinología (Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia) por su ayuda en la identificación de las muestras de polen. Al profesor Antonio de Ascenção de la Facultad de Ciencias (Universidad de Los Andes) por la identificación de los artrópodos en la dieta de los murciélagos nectarívoros. Al Dr. Mario Fariñas (ICAE), por su sugerencia y asesoría en los análisis de distribución de las plantas que consumen los murciélagos. Al Dr. Germán Alba y al técnico Carlos Santiago, del Laboratorio de Instrumentación Científica (Universidad de Los Andes, Venezuela) por su colaboración en el mantenimiento y adaptación de los equipos utilizados en los experimentos de laboratorio. A el Dr. Jesús Molinari, Laboratorio de Biodiversidad (Universidad de Los Andes) por su colaboración en la identificación de las especies del género *Anoura* y su contribución en la información sobre la dieta de las especies del género *Sturnira*. A los jurados, Dr. Alexis Arends (Universidad Nacional Experimental Francisco de Miranda), Dr. Astolfo Mata (Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, IVIC) y Dr. Carlos Bosque (Universidad Simón Bolívar), por las contribuciones y mejoras que fueron realizadas a esta monografía.

Personal técnico y estudiantes del Laboratorio de Ecología Animal

Agradezco el apoyo del personal técnico y a los estudiantes del Laboratorio de Ecología Animal (Universidad de Los Andes), quienes fueron el soporte para el trabajo de campo. A los técnicos, Johny Murillo y Henry Marquina, quienes me ayudaron durante las diferentes fases de este proyecto. A todos los estudiantes que me acompañaron y colaboraron en el campo. A Marjorie Machado con quién además de compartir una gran amistad, fue de valiosa ayuda en el trabajo de campo en la Cueva de Benito. A los estudiantes, Pedro Villa, Zahylis Zambrano, Robert Márquez, Carolina Cabrera, Alfredo Riera, Roxibell Pelayo,

Diego Cadena, Francisco Navas y Daniel Larrea. Al Señor Acacio Mora por su colaboración y asistencia en la captura de los murciélagos en la Cueva de Benito durante mi estadía en la población de Guaraque. A Holanda Moreno con quién he compartido y discutido algunas inquietudes y dudas estadísticas. A todos aquellos que participaron directa o indirectamente en la culminación de este trabajo y que no incluí en esta corta lista.

Otros...

A mi familia y a todos los amigos que fueron de gran apoyo para enfrentar todas las adversidades y contratiempos que surgieron a lo largo del desarrollo de este proyecto. A mi padre, José H. Ruiz por darme su soporte y confianza para que no desvaneciera en los momentos más difíciles. A Piero Delprete por hacerme ver la importancia de enfrentar las diferentes barreras y situaciones que te pone la vida por delante. A mi más fiel amigo, Nikko, por acompañarme durante las largas veladas de redacción de este manuscrito.

TERMOREGULACIÓN, RECURSOS Y LÍMITES ALTITUDINALES EN MURCIÉLAGOS FRUGÍVOROS Y NECTARÍVOROS ANDINOS

RESUMEN GENERAL

El propósito de este trabajo fue el de identificar los factores primarios que determinan la distribución altitudinal de los murciélagos frugívoros y nectarívoros. Dentro de los principales factores, se destaca el efecto de las bajas temperaturas ambientales sobre la termoregulación y la declinación de la disponibilidad de recursos a lo largo de los gradientes altitudinales, los cuales podrían explicar la disminución en la riqueza de murciélagos. Por un lado, si la temperatura ejerce una presión selectiva sobre las estrategias de termoregulación y tasas metabólicas de las especies, aquellas que habitan en la alta montaña deberán mostrar características termoregulatorias que las diferencien de aquellas de bajas elevaciones. Por el contrario, si la riqueza y abundancia de las plantas que consumen explican los límites de distribución de los murciélagos, éstos deberán ser más diversos o exclusivos de los ambientes de montaña. Ambos factores fueron analizados y comparados utilizando seis (ó 7) especies de murciélagos de montaña que pertenecen a dos diferentes categorías funcionales: frugívoros (Género *Sturnira*) y nectarívoros (Género *Anoura*). Con este objetivo, se caracterizó los patrones de termoregulación, tasas metabólicas basales (*TMB*) y conductancia térmica (*C*) de seis especies, en un intervalo de temperaturas ambientales (*Ta*) entre 10-38°C. Igualmente, la dieta de los frugívoros y nectarívoros fue analizada tomando muestras de pelaje y heces en colectas mensuales durante 16 meses, en las cuales se identificó las semillas, polen y artrópodos presentes. Para cada categoría se analizó la sobreposición de nicho trófico utilizando modelos nulos. Debido a la dificultad en la identificación del polen a nivel de especie, la distribución y abundancia de las plantas que consumen los nectarívoros no fue analizada, mientras que las plantas más importantes en la dieta de los frugívoros, fueron identificadas a nivel de especie. Para evaluar su abundancia y distribución altitudinal, se realizó un transecto (1800-3000m), a intervalos de 25 m, donde se registró la presencia- ausencia de las especies vegetales encontradas en su dieta.

Usando la curva Logística-Gaussiana fueron estimadas las probabilidades de aparición (entre 0-1), sus óptimos y tolerancias en dicho intervalo. El patrón reproductivo de los nectarívoros fue analizado usando la presencia de hembras reproductivas y juveniles. Los frugívoros y nectarívoros de montaña no mostraron diferencias en sus *TMB* (ANCOVA; $F = 0,05$; $P = 0,83$; $N = 7$), pero si en la regulación de la temperatura corporal y las tasas metabólicas por debajo de la termoneutralidad. Los frugívoros pequeños utilizaron el torpor, mientras que los grandes, al igual que los nectarívoros, mantuvieron temperaturas corporales normotermas con *TMB* similares o superiores a las esperadas para mamíferos de su misma masa corporal. Con excepción del uso del torpor, estos parámetros no mostraron diferencias significativas con los reportados para especies neotropicales de bajas elevaciones. El desplazamiento de la zona termoneutral ($< 25^{\circ}\text{C}$) y la disminución de la temperatura crítica máxima ($33\text{-}34^{\circ}\text{C}$), sugieren que las especies de montaña reducen de esta forma, el alto costo de la termorregulación y que se encuentran limitadas a temperaturas ambientales por debajo de los 32°C . Además, sus características morfológicas, tales como largo y densidad del pelaje y reducción del uropatagio, pueden estar relacionadas con la disminución de la pérdida de calor. La dieta de los frugívoros y nectarívoros fue compuesta por un gran número de especies (11-22 spp.), cuya sobreposición observada fue mayor a la esperada por azar; sin embargo, las frecuencias de distribución del uso de los recursos varió significativamente en todas las especies, disminuyendo así las interacciones competitivas, dadas sus semejanzas morfológicas. Los frugívoros mostraron preferencias por las solanáceas, piperáceas y aráceas, las cuales se distribuyen ampliamente en la región neotropical, alcanzando su mayor diversidad en la región andina. Las especies de plantas mostraron sus óptimos o máxima probabilidad de ocurrencia en las selvas nubladas entre 2000-2400m, con tolerancias (desviación) entre ± 20 y $\pm 400\text{m}$. En algunas especies el óptimo parece estar a menores elevaciones. En el caso de los nectarívoros su dieta fue compuesta principalmente por polen de fabáceas, melastomatáceas, bromeliáceas y euforbiáceas. También incluyeron plantas de menores elevaciones indicando que pueden moverse altitudinalmente en busca de recursos (P. ej. *Bombacopsis quinata*, *Syzigium jambos*, *Matisia* sp. y *Trichantera* sp.). Aunque no fue posible determinar la disponibilidad

para los nectarívoros en el gradiente altitudinal, los datos de dieta permitieron establecer correlaciones con los eventos reproductivos de estas poblaciones. Un patrón de monoestría estacional fue observado en las tres especies, correlacionándose con el uso diferencial de los recursos florales. Las altas demandas energéticas de estas especies para mantener la termoregulación podrían explicar la estacionalidad reproductiva, que las diferencia de la mayoría de los nectarívoros de bajas elevaciones. La coexistencia de los frugívoros y nectarívoros en las altas elevaciones andinas no parece estar condicionada por la disponibilidad de recursos en los ambientes de montaña. Las *TMB* y las *C* no difieren de los reportados para las especies de menores lo que sugiere que las bajas temperaturas no ejercen presiones selectivas sobre las máximas tasas de metabolismo. Por el contrario, los límites fisiológicos son establecidos por el tipo de dieta y la optimización de las estrategias de alimentación que diferencia a los frugívoros de los nectarívoros. Al parecer los límites impuestos por sus adaptaciones fisiológicas no son iguales para todas las especies. Dado que a menores elevaciones los recursos usados por estos murciélagos pueden estar disponibles, los límites inferiores de su distribución altitudinal pueden estar determinados por su fisiología, pero a mayores elevaciones (>3000 m) por la disminución en la disponibilidad de recursos.

PARTE I

ANTECEDENTES Y PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

ANTECEDENTES Y PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

1.1. PATRONES DE RIQUEZA EN MURCIÉLAGOS A DIFERENTES ESCALAS DE ANÁLISIS

Los cambios en la riqueza de especies a lo largo de los gradientes altitudinales varían entre los diferentes taxa (Bhattarai & Vetaas 2003; Gentry 1988; Heaney & Lomolino 2001; Kessler 2002; McCain 2004; Owen 1990; Sanders 2002; Sanders *et al.* 2003; Shepherd & Kelt 1999; Waide *et al.* 1999). Estos patrones son comúnmente explicados por factores similares a los que afectan la riqueza en los gradientes latitudinales, tales como el clima, productividad, complejidad del hábitat, estrés ambiental, disturbio, diversidad de recursos o competencia, entre otros (Brown 1995; Heaney 2001; Lomolino 2001; Rahbek 1995; Rohde 1992; Stevens 1989; 1992; Turner *et al.* 1987). El problema de utilizar estos factores para explicar la riqueza, no está en demostrar tales asociaciones sino en responder a la pregunta sobre el (los) procesos que dan origen a los gradientes de diversidad a mayor escala (diversidad gamma). En algunos casos existen evidencias ecológicas asociadas a estos patrones (p. ej. mutualismo, depredación, amplitud de nicho, heterogeneidad espacial, así como competencia) que sólo pueden ser aplicados a escalas locales (Huston 1994; McCoy & Connor 1980; Pianka 1966).

Patrones similares en el número de especies tanto a escala local, regional como global, sugieren que tales tendencias tienen explicaciones generales y que los procesos involucrados pueden no ser los mismos en cada una de estas escalas (McCoy & Connor 1980; Rohde 1992; Shepherd & Kelt 1999; Waide *et al.* 1999). Así por ejemplo, la complejidad morfológica ha servido como herramienta en los análisis de gradientes, pese a los problemas que surgen por las diferentes historias biogeográficas y evolutivas de las especies (Hutchinson & McArthur 1959; Kelt *et al.* 1999; Shepherd & Kelt 1999; Stevens & Willig 1999). Sin embargo, no explica satisfactoriamente como las comunidades responden a variables ambientales y a diferencias en el uso de los recursos (Saunders & Barclay 1992). Aunque para algunos grupos tales como las aves y los murciélagos se han encontrado tendencias similares en la variación morfológica y en la estructura de sus comunidades, no es suficiente para demostrar posibles diferencias o semejanzas entre especies ecológicamente muy similares o predecir las preferencias ecológicas a partir de caracteres

morfológicos (Graham 1990; Fenton 1972; Findley 1973; 1976; Renaud 1999; Ricklefs & Travis 1980; Schum 1984).

En murciélagos, debido a la ausencia de datos ecológicos para las especies, se ha utilizado la morfología como herramienta para estudiar los patrones y procesos que estructuran las comunidades (Findley & Wilson 1982; Stevens *et al.* 2006; Stevens & Willig 2000; Willig & Moulton 1989). En éstas los ensambles de murciélagos frugívoros e insectívoros exhiben estructuras consistentes con los mecanismos competitivos (Findley & Wilson 1982; Stevens & Willig 1999); sin embargo, al analizarlas con los modelos estocásticos, los efectos determinísticos pierden su efecto (Arita 1997; Findley 1993; Fleming 1986; Willig & Moulton 1989; Willig & Lyons 1998). Los grupos funcionales que componen estos ensambles muestran patrones de riqueza que difieren de lo esperado, cuyos patrones podrían ser explicados por sus distintas historias evolutivas, así como por su relación con las limitaciones fisiológicas, que interactúan para modificar el patrón general producido por los mecanismos estocásticos (Willig & Lyons 1998).

La debilidad de los análisis morfológicos es que no pueden explicar porqué los límites de distribución de los murciélagos difieren entre las familias y grupos funcionales (Stevens 2004; Stevens & Willig 1999; Stevens *et al.* 2006). A una escala geográfica, la riqueza de murciélagos y su diversidad funcional parecen estar ligados a un incremento en la abundancia y disponibilidad de recursos (Findley 1993; Fleming *et al.* 1993). Esta tendencia se refleja en su estructura trófica en las zonas tropicales, donde ocurre un incremento de las categorías funcionales, mientras que en las zonas templadas se reducen a sólo los insectívoros como único gremio (Kalko 1997; Stevens 2004; Stevens & Willig 1999). De acuerdo a McNab (1969; 1980a; 1986; 1988), los límites latitudinales en cada uno de estos gremios son específicos y están relacionados con las consecuencias fisiológicas de su dieta. Los recursos disponibles pueden variar dentro y entre estaciones en las zonas templadas y solo aquellas familias que exhiban torpor facultativo u obligado podrán persistir en las altas latitudes (muy similar a lo que se esperaría en las altas elevaciones). Este patrón es observado en la familia Vespertilionidae, la cual exhibe adaptaciones fisiológicas y comportamentales que le permiten tener una amplia distribución geográfica (Findley 1993; McNab 1969).

1.1.1. PATRONES DE DISTRIBUCIÓN ALTITUDINAL Y LATITUDINAL

Los transectos altitudinales tienen características abióticas (p.ej. temperatura y precipitación) con importantes efectos biológicos (P. ej. en la distribución y abundancia de especies) que cambian en cortas distancias (Ruggiero *et al.* 1998; Terborgh 1971). Sin embargo, es difícil probar los efectos de un solo factor debido a que las variables involucradas a menudo covarían en la naturaleza (Patterson *et al.* 1989). En muchos casos, el gradiente altitudinal puede recapitular el gradiente de riqueza latitudinal, debido a que algunos mecanismos relacionados con ésta, pueden ser similares (p. ej. temperatura y productividad disminuye con el incremento de la elevación y la latitud; Rohde 1992). La disminución en la riqueza de especies con la temperatura en altas elevaciones es tan conspicua como la declinación con la latitud (Brown 1995). Para algunos grupos de vertebrados la riqueza y su abundancia cambian con la altura, pero los patrones no son claros y pueden variar con la región geográfica, grupo taxonómico y asociación trófica (Diamond 1973; Graham 1983; 1990; Heaney *et al.* 1989; Patterson *et al.* 1990; Rickart *et al.* 1991; Terborgh 1977). Tal es el caso de algunos pequeños mamíferos (terrestres y voladores), cuya distribución y abundancia siguen los patrones predichos con el incremento de la elevación, mientras que otros aumentan como consecuencia de la heterogeneidad del hábitat o por diferencias en sus historias evolutivas (Graham 1983; 1990; Heideman *et al.* 1987; Heaney *et al.* 1989; Patterson *et al.* 1998; Shepherd & Kelt 1999). Si los patrones de riqueza de los diferentes taxa no se correlacionan de la misma forma con los factores ambientales (Heaney & Rickart 1990; Patterson *et al.* 1990; Pearson & Ralph 1978; Rohde 1992), es probable que las escalas de análisis utilizadas no permitan discriminar los factores primarios que la determinan.

Una forma de distinguir patrones en la distribución de las comunidades ha sido dividir las en grupos funcionales (Soriano 2000; Stevens 2004). En murciélagos los criterios usados para compararlas incluyen la dieta, modo de alimentación, uso del hábitat, morfología y señales de ecolocación, que podrían explicar las interacciones entre especies del mismo grupo funcional (P. e j. Bonaccorso 1979; Fenton *et al.* 1990; Fleming 1986; Humphrey *et al.* 1983; Kalko 1995; Kalko *et al.* 1996; McNab 1971; Soriano 2000; Wilson 1973). Con el incremento de la elevación, las diferentes categorías funcionales no

disminuyen proporcionalmente con el gradiente, es decir que sus tasas de declinación son distintas (Graham 1983; 1990; Koopman 1978; Patterson *et al.* 1996; Soriano 2000; Soriano *et al.* 1999). Algunos grupos desaparecen totalmente en los ambientes de montaña (P. ej. hematófagos, piscívoros y carnívoros), mientras que otros, muestran altas tasas de declinación con pendientes pronunciadas, como es el caso de los insectívoros. Por el contrario, los nectarívoros y frugívoros declinan a una tasa casi constante con el gradiente (Graham 1983; Patterson *et al.* 1990; Soriano 2000). En aves se ha observado una tendencia similar en los patrones de declinación altitudinal de sus grupos funcionales (Graham 1990; Terborgh 1977; Patterson *et al.* 1998), sugiriendo que los factores determinantes en esta disminución y en la estructuración de las comunidades de alta montaña, afectan directamente a los grupos funcionales sin importar el taxa al que pertenezcan (Willig *et al.* 2003).

Las asociaciones ecológicas entre la altura y la riqueza de murciélagos se ha basado principalmente en el uso de variables correlacionadas con la altitud, antes que con la altura *per se* (Graham 1983; 1990; Patterson *et al.* 1989; Patterson *et al.* 1998; Owen 1990). El incremento de las temperaturas extremas con la altitud, pueden tener importantes efectos en la diversidad de murciélagos. Aunque los límites fisiológicos pudieran determinar los intervalos de elevación de las especies, especialmente en altas elevaciones, la altitud puede tener efectos indirectos en éstas a través de la heterogeneidad del hábitat y la abundancia de recursos (Patterson *et al.* 1990). En este sentido, la riqueza de las especies frugívoras y nectarívoras que alcanzan la alta montaña pudiera relacionarse con la productividad al menos en dos formas generales: *i*) con la declinación monotónica de la productividad al incrementar el gradiente (Lomolino 2001; Stevens 1992) o *ii*) una relación en forma de campana con un incremento de la productividad en elevaciones intermedias (1500-2000m; Rahbek 1995). Aunque ambos patrones han sido documentados en una variedad de hábitat y taxa (Colwell & Less 2000; Stevens 1992; Terborgh 1977), las diferencias en área y factores climáticos, biológicos e históricos, pueden enmascarar las verdaderas causas de su declinación (Lomolino 2001; Rahbek 1995; Sanders 2002).

1.1.2. PATRONES DE DISTRIBUCIÓN ALTITUDINAL EN MURCIÉLAGOS FRUGÍVOROS Y NECTARÍVOROS

En las altas elevaciones andinas ($\geq 2000\text{m}$) la declinación monotónica en la riqueza de especies de quirópteros con tasas que difieren entre los grupos funcionales (Graham 1983; 1990; Koopman 1978; Patterson *et al.* 1996; Soriano 2000; Soriano *et al.* 1999), puede ser causada por factores tanto históricos como contemporáneos. Las pendientes andinas fueron colonizadas en su mayor parte por especies de tierras bajas que se encontraban en lugares adyacentes, donde tomó lugar la especiación (Koopman 1978; Young *et al.* 2002). Por otra parte, durante los cambios climáticos del pleistoceno las poblaciones de murciélagos de bosques nublados pueden haber experimentado muy pocas oportunidades para la especiación alopátrida explicando los bajos endemismos (Koopman 1978; Haffer 1979; van der Hammen 1974). Igualmente, la inmigración hacia las altas elevaciones pudo limitarse por las bajas temperaturas, complejidad del hábitat, reducción de la abundancia de recursos o disponibilidad de refugios (Graham 1983; Fenton & Thomas 1980; Humphrey 1975; McNab 1969; 1970; Owen 1990; Patterson *et al.* 1989; Patterson *et al.* 1996; Soriano *et al.* 2002; Stevens 1992). Dentro de los tres grupos funcionales que alcanzan los ambientes de montaña, los frugívoros y nectarívoros pueden responder más directamente a estos cambios que los insectívoros, debido a que utilizan los recursos primarios del bosque y su diversidad podría estar correlacionada con la de las plantas que consumen. Aunque muchas de las especies que habitan en bajas elevaciones (83% a $< 500\text{m}$) pueden alcanzar las montañas, la mayoría encuentran su límite altitudinal a los 1000m , mientras que entre los 1500 y 2000m (Graham 1983; Koopman 1978; Patterson *et al.* 1996; 1998; Soriano *et al.* 1999; Tuttle 1970). Por el contrario, dentro de las especies de montaña, algunas muestran amplios intervalos altitudinales principalmente entre los 1500 y 3000m y sólo unas pocas son endémicas por encima de los 2000m de elevación (Koopman 1978; Patterson *et al.* 1998; Soriano *et al.* 1999).

Dentro de las posibles variables que pudieran explicar la declinación en la riqueza de murciélagos se encuentra la complejidad del hábitat. Algunos ecólogos han demostrado que es un buen predictor de la diversidad de especies (Humphrey 1975; Rotenberry & Wiens 1980; Terborgh 1977) y en el caso de los murciélagos la riqueza esta positivamente asociada con esta medida (Graham 1983). Sin embargo, los cambios en la altura del follaje como

causa primaria de la declinación no explica la estructura de las comunidades de altas elevaciones, puesto que en algunos intervalos altitudinales (1110-1500), donde la complejidad del hábitat puede ser mayor (Terborgh 1977), no se detectó cambios en la curva de riqueza de los murciélagos (Graham 1983; 1990; Patterson *et al.* 1996; 1998). Por otra parte, Terborgh (1977) argumentó que si la complejidad del hábitat es el factor primario, se esperaría que la mayoría de las categorías funcionales disminuyeran similarmente con la elevación y gradientes de vegetación. Como se mencionó anteriormente, cada categoría muestra distintos patrones, sugiriendo que la complejidad no es el único factor que puede influir en su declinación. Aunque la conexión causal entre complejidad y diversidad son poco estudiados, estos análisis partieron del concepto de una menor cantidad de nichos asociados con hábitat más simples (Klopfer & McArthur 1961). Tal vez una reducción en la disponibilidad de nichos en los ambientes de montaña no favorece la exitosa colonización por especies de menores elevaciones. Esto podría suceder, si todos los nichos de montaña estuvieran ocupados y si estos ocupantes fueran potenciales excluyentes competitivos de los de bajas elevaciones. En los Andes del Perú, no se demostró que el reducido número de nichos resultantes de un hábitat menos complejo sean llenados por especies competitivamente superiores (Graham 1990).

Dentro de los ensambles de frugívoros de alta montaña se encuentran las especies de los géneros *Platyrrhinus* y *Sturnira*, mientras que en el de los nectarívoros, los miembros del género *Anoura* (Alberico *et al.* 2000, Humphrey & Bonaccorso 1979; Koopman 1978; 1982; Patterson *et al.* 1996; Soriano 2000). Aunque las especies que alcanzan estos ambientes, pueden mostrar amplios intervalos de distribución altitudinal (1500-3000m), algunas pueden encontrarse principalmente por encima de los 2000 m de elevación (Figura 1). Sin embargo, la mayoría de estas especies pueden coexistir en la mayor parte de su rango de distribución, evidenciando que la competencia, especialmente entre los miembros más cercanos de cada grupo, podría estructurar localmente los ensambles si los recursos fueran limitantes (Patterson *et al.* 2003).

La disminución de la riqueza de frugívoros y nectarívoros con el gradiente altitudinal, sugiere que más allá de la exclusión competitiva o la disminución de los recursos, la diversificación y coexistencia de las especies de los géneros *Sturnira* y *Anoura*

podrían estar relacionados con sus características fisiológicas que les permiten vivir en los ambientes de montaña y por eso son los únicos géneros de murciélagos frugívoros y nectarívoros que alcanzan mayores elevaciones (Diamond 1973; Koopman 1979). Aunque los intervalos de distribución altitudinal pueden ser amplios para algunas de estas especies, la abundancia de las poblaciones de estos nectarívoros y frugívoros en los extremos de su intervalo altitudinal puede variar en función de la altitud (Giannini 1999), observándose que su distribución en el gradiente muestra valores máximos preferentemente a mayores elevaciones (Handley 1976; Koopman 1978). Aunque, la distribución altitudinal de estas especies no coincide con la latitudinal, los patrones de declinación de murciélagos a lo largo de los gradientes altitudinales y latitudinales son cualitativamente parecidos entre sí (Graham 1983; Owen 1990), sugiriendo que algunos factores involucrados responden de manera similar en ambos gradientes como: i) el efecto de la temperatura sobre la termoregulación de las especies en mayores latitudes y eventualmente en las altas elevaciones (McNab 1969; 1970; Schum 1984; Shepherd & Kelt 1999; Soriano *et al.* 2002) y ii) disponibilidad de recursos, la cual aumenta hacia las regiones tropicales y de bajas elevaciones (Fleming 1973; 1986; Graham 1983; Humphrey & Bonaccorso 1979; Wilson 1974)

i) Efecto de las bajas temperaturas sobre la termoregulación. Algunos estudios han tratado de evidenciar que la temperatura ambiental puede tener efectos importantes en la distribución y abundancia de los mamíferos (Heaney *et al.* 1989; Heaney & Rickart 1990; Patterson *et al.* 1990; Pearson & Ralph 1978; Rickart *et al.* 1991; Shepherd & Kelt 1999; Stevens 1992). Sin embargo, muy pocos han demostrado que la distribución geográfica de los murciélagos, y más aún, su declinación altitudinal este asociada a factores climáticos (Bartels *et al.* 1998; Graham 1983; Law 1994; McNab 1973a; 1974; 1976; Nix 1981; Soriano *et al.* 2002). Además, la declinación en la riqueza de especies dentro de cada grupo funcional muestra patrones que difieren entre sí como respuesta a los cambios de temperatura con la altura, haciendo difícil su extrapolación a mayor escala (Arita 1991; Fleming *et al.* 1993; McCoy & Connor 1980; McNab 1982a; Richards 1990; Rohde 1992).

Las respuestas termoregulatoria de los murciélagos en condiciones ambientales extremas podrían limitarlos en su distribución latitudinal, así como en la altitudinal, debido a su tamaño corporal y a la mayor relación superficie-volumen, que los enfrenta a la pérdida

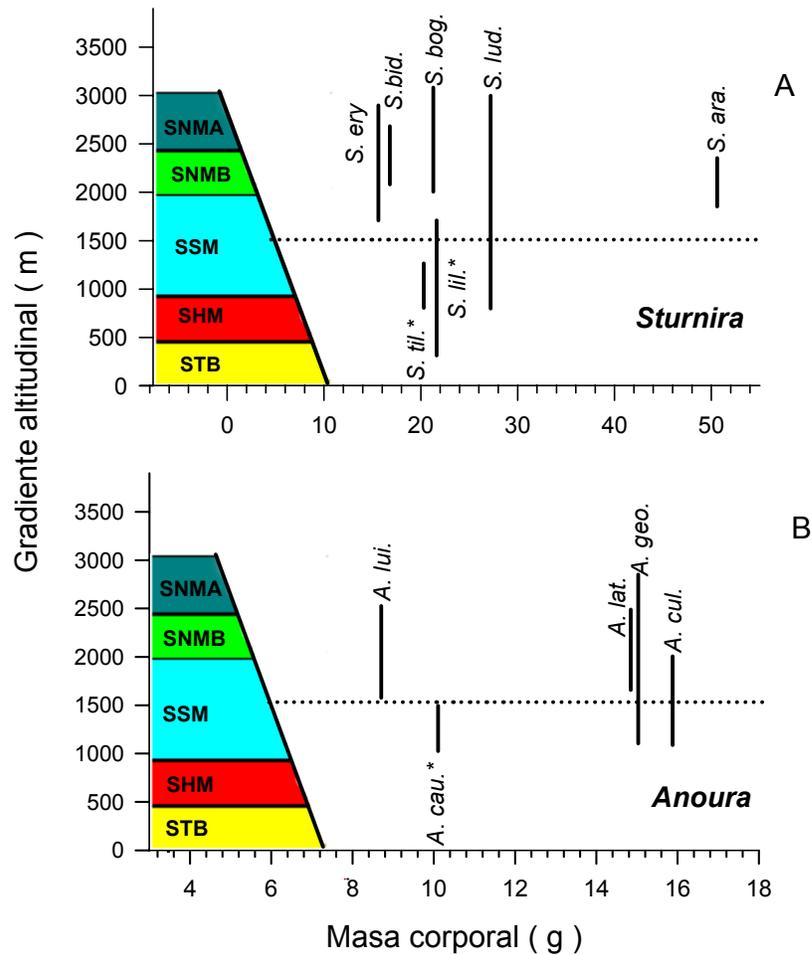


Figura 1. Intervalos de distribución altitudinal (metros) y masa corporal (gramos) de las especies de los géneros A) *Sturnira* (frugívoros) y B) *Anoura* (nectarívoros) en los Andes de Venezuela. Los datos fueron obtenidos de la Colección de Vertebrados de la Universidad de Los Andes (CVULA), Mérida, y de la literatura (Linares 1998; Soriano *et al.* 1999). Abreviaturas: *S. ery*=*S. erythromos*; *S. bid*=*S. bidens*; *S. bog*=*S. bogotensis*; *S. lud*=*S. ludovici*; *S. ara*=*S. aratathomasi*; *S. til*=*S. tildae*; *S. lil*=*S. lilium*; *A. lui*=*A. luismanueli*; *A. cau*=*A. caudifera*; *A. lat*=*A. latidens*; *A. geo*=*A. geoffroyi*; *A. cul*=*A. cultrata*. *Especies de bajas elevaciones. Unidades ecológicas representadas (Vertiente húmeda andina: STB = Selva tropical de tierras bajas; SHS=Selva húmeda submontana; SSM=Selva húmeda semicaducifolia; SNMB⁽¹⁾=Selva nublada montano baja; SNMA⁽²⁾=Selva nublada montano alta. En la Vertiente seca,^(1 y 2) son reemplazados por el Bosque siempreverde seco montano bajo y alto, respectivamente (Ataroff & Sarmiento 2003).

de grandes cantidades de calor metabólico en ambientes con bajas temperaturas ambientales o a la excesiva pérdida de agua a muy altas temperaturas (Anexo 1; McNab 1971; 1973a; 1974; Soriano *et al.* 2002). Es así como la evolución de la endotermia en masas pequeñas, como la de los murciélagos, permite mantener la termoregulación por medio de un incremento de las tasas metabólicas o una disminución de su conductancia, siempre que sea energéticamente (o ecológicamente) factible (McNab 1969). Sin embargo, en ambientes con bajas temperaturas o donde la disponibilidad de los recursos es estacional, sólo aquellas especies que exhiban torpor facultativo u obligado podrán persistir bajo estas condiciones ambientales (McNab 1980a; 1986). Esta respuesta es encontrada en especies insectívoras que alcanzan mayores latitudes donde las temperaturas ambientales están por debajo de 0°C, mientras que en el caso de las especies de montaña, las temperaturas no alcanzan estos valores y además no existe una prolongada estacionalidad de los recursos como en las zonas templadas. Los escasos datos que existen para especies de montaña, indican que el torpor no es el único mecanismo utilizado para enfrentar las bajas temperaturas ambientales (Audet & Thomas 1997; Machado 2003; Soriano *et al.* 2002).

Los murciélagos frugívoros y nectarívoros del neotrópico tienen tasas metabólicas iguales o mayores al valor esperado para su masa corporal (Arends *et al.* 1995; Audet & Thomas 1997; Carpenter & Graham 1967; Cruz-Neto & Abe 1997; McNab 1982a; 1982b; Studier & Wilson 1970; Soriano *et al.* 2002). Sin embargo, en aquellas especies de menor talla, este ajuste no podría asegurar una endotermia continua a bajas temperaturas, debido a que las tasas metabólicas basales están generalmente por debajo de la curva límite de la endotermia (McNab 1982a; 1983). En cuanto a sus conductancias, todos los murciélagos tienen valores promedio que se encuentran por encima de lo esperado para mamíferos de tamaño similar, independientemente de sus hábitos alimentarios (McNab 1969). Sin embargo, en temperaturas ambientales intermedias o bajas, la menor pérdida de calor, puede ser determinada por las propiedades térmicas del pelaje (Hart 1971), que pueden aumentar su aislamiento (McNab 1969). En caso contrario, en las especies de mayor tamaño la producción total de calor y su bajo cociente superficie-volumen, podría enfrentarlos a un sobrecalentamiento a mayores temperaturas, limitando probablemente su distribución a menores elevaciones.

Poco se conoce sobre la termoregulación de los murciélagos frugívoros y nectarívoros neotropicales de montaña (>1500m). La información disponible se restringe a

las especies *Sturnira erythromos* (frugívoro) y *Anoura latidens* (nectarívoro), cuyas tasas metabólicas basales son mayores a las esperadas para su masa corporal, y aún más altas que las de especies de su misma masa y grupo funcional, que habitan en las tierras bajas (Soriano *et al.* 2002). Sólo *S. erythromos* muestra una respuesta termoregulatoria heteroterma (o torpor facultativo), similar a la observado en otros frugívoros de tamaños intermedios que entran marginalmente a los ambientes de montaña (p ej. *Carollia perspicillata* y *S. lilium*; Audet & Thomas 1997; Studier & Wilson 1970). Por su parte, *A. latidens*, regula su temperatura corporal eficientemente (homeotermia) y no muestra una tendencia a entrar en torpor facultativo (Soriano *et al.* 2002). En algunos glosófaginos y nectarívoros pteropódidos de tierras bajas se ha observado una doble respuesta termoregulatoria: una endotérmica, similar a la de *Anoura* (Arends *et al.* 1995; Carpenter & Graham 1967; McNab 1989a) y otra con torpor facultativo, especialmente a bajas temperaturas (Bartholomew *et al.* 1970; Bonaccorso & McNab 1997; Coburn & Geiser 1998; Cruz-Neto & Abe 1997; Geiser *et al.* 1996; Geiser & Coburn 1999; McNab 1989b).

La distribución de los murciélagos y sus respuestas termoregulatorias han sido relacionadas con las condiciones microclimáticas de sus refugios, así como con su comportamiento gregario (Audet & Fenton 1988; Brown & Bernard 1994; Genoud 1993; McNab 1974; Webb *et al.* 1995). La disponibilidad de refugios en las montañas andinas es desconocida y aunque difícil de medir, se presume que su abundancia sea menor en comparación a las de tierras bajas, debido a las características requeridas por los murciélagos (P ej. follaje grande o cuevas; Rodríguez-Duran & Lewis 1987). En el caso de *Sturnira* y *Anoura*, aunque poco se conoce sobre sus refugios, se ha referido que *Sturnira* puede utilizar troncos de árboles huecos o follaje, mientras que *Anoura* principalmente cuevas (Fenton *et al.* 2000; Nowak 1994). Estas preferencias en el tipo de refugio podrían significar posibles diferencias en los patrones de termoregulación (McNab 1974).

ii) Disponibilidad de recursos. Este factor ha sido considerado como uno de los determinantes de los límites de distribución geográfica y altitudinal de los murciélagos (Dwyer 1971; Fleming 1986; Humphrey 1975; Humphrey & Bonaccorso 1979; Owen 1990). Aunque, se ha relacionado los intervalos geográficos de los frugívoros y nectarívoros con la distribución de los frutos y flores que consumen con mayor preferencia (Arita 1991; Fleming 1986; Fleming *et al.* 1993; McNab 1982; Richards 1990), este factor no explica la declinación en los demás grupos funcionales. En aves la declinación de la riqueza de los

grupos funcionales es similar a la observada en murciélagos (Graham 1990; Terborgh 1977); sin embargo, teóricamente la reducción en los recursos no explica este patrón, debido a que si los recursos o el gradiente de vegetación tuvieran un efecto directo sobre la riqueza, tal disminución debería afectar proporcionalmente a todas las categorías funcionales (Graham 1990; Terborgh 1971; 1977). Por otra parte, aunque se carecen de datos para discutir los patrones de productividad en relación a la riqueza de murciélagos, hay razones para pensar que su disminución está relacionada con la reducción en la intensidad de luz asociada con un incremento de la nubosidad, bajas temperaturas y la alta humedad relativa (Tanner 1980; Terborgh 1977). Estos factores combinados podrían producir bajos niveles de abundancia que no soportarían la alta densidad de murciélagos característicos de tierras bajas (Graham 1983; Terborgh 1977).

Aunque no hay datos suficientes sobre las especies vegetales de las cuales se alimentan los frugívoros y nectarívoros de montaña, la disponibilidad de recursos puede estar más relacionada con la productividad que con la riqueza de plantas. Algunos estudios indican que el número de especies consumidoras puede incrementar con la productividad primaria neta (Currie *et al.* 2004; Mittelbach *et al.* 2001). Sin embargo, aunque la disponibilidad pudiera limitar la distribución altitudinal de las especies de bajas elevaciones, la diversificación de los géneros *Sturnira* y *Anoura* en la montaña (Figura 1), podría relacionarse con la de los recursos que consumen con preferencia, antes que como resultado de interacciones competitivas con especies de menores elevaciones. Esto puede ser apoyado por los datos de separación del nicho trófico, donde aún en ambientes con una alta disponibilidad de recursos, los frugívoros separan sus nichos, mostrando preferencias alimentarias por diferentes tipos de frutos (Charles-Dominique & Cockle 2001; Cockle 2001; Dumont 2003; Giannini & Kalko 2004; Kalko *et al.* 1996; Passos *et al.* 2003; Thies & Kalko 2004). Así por ejemplo, las especies del género *Sturnira* consumen preferentemente frutos de solanáceas y en menor proporción los de piperáceas, mientras que aquellas de menores elevaciones que pertenecen a los géneros *Carollia* y *Artibeus*, ingieren principalmente los de piperáceas, cecropiáceas, moráceas y clusiáceas, entre otras, los cuales son abundantes en las selvas de bajas elevaciones (Cockle 2001; Dinerstein 1986; Kalko *et al.* 1996; Marinho-Filho 1991; Molinari 1984; Soriano 1983; Thies & Kalko 2004).

1.2. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Las comunidades de quirópteros de las selvas nubladas muestran una simplificación trófica, cuya estructura funcional es representada por especies frugívoras, nectarívoras e insectívoras (Graham 1983; Patterson *et al.* 1996; Soriano 2000; Soriano *et al.* 1999). Contrario a lo que se esperaría, basados en los modelos de declinación de la productividad con el gradiente (monotónica *vs.* unimodal), los grupos funcionales muestran patrones de reducción de riqueza proporcionalmente diferentes. Para que éstos fuesen explicados solamente por la disponibilidad de recursos, deberían disminuir a una tasa similar y constante. Aunque la temperatura puede ejercer presiones selectivas directamente sobre la termoregulación de las especies, también puede tener efectos indirectos, a través de la disponibilidad de recursos, dificultando así la separación de ambos factores. Dado que se ha planteado que los límites de distribución latitudinal están relacionados con las consecuencias fisiológicas del tipo de dieta, los patrones de riqueza pueden ser explicados por la capacidad de termoregulación y las tasas metabólicas que caracterizan a cada grupo funcional (McNab 1969; 1980a). Estos factores pueden ser extrapolados a los gradientes de montaña, pero las diferencias entre las mínimas temperaturas ambientales en ambos gradientes, así como la estacionalidad de los recursos, pueden reflejarse en las respuestas fisiológicas de las especies que viven bajo estas condiciones ambientales extremas. El mecanismo (s) utilizado(s) por las especies que se enfrentan a bajas temperaturas puede (n) depender de las consecuencias energéticas del tipo de dieta, lo cual podría explicar parcialmente las diferencias observadas en la pronunciada declinación de los insectívoros con la altura en comparación a los frugívoros y nectarívoros (Graham 1983; 1990; Soriano 2000).

En los Andes de Venezuela por encima de los 1800 m de elevación, los murciélagos frugívoros de montaña están principalmente representados por el género *Sturnira*, con un total de siete especies, de las cuales tres se encuentran preferentemente por encima de >2000m de elevación (Figura 1A). Estas especies difieren en sus intervalos de distribución altitudinal (Soriano *et al.* 1999), aunque pueden hallarse hasta cinco especies en simpatria en las selvas nubladas andinas; así por ejemplo, *S. ludovici* muestra una amplia distribución en el gradiente, ocupando ambientes entre los 600-3000 m de elevación (Figura 1A). En contraste, otras especies como *S. bidens* y *S. bogotensis* se encuentran por encima de los 2000 m, mientras que *S. erythromos* a partir de los 1700 m. Un caso particular es *S.*

aratathomasi, la especie más grande del género presente en los Andes de Venezuela, la cual muestra un estrecho intervalo de distribución (McCarthy *et al.* 1991; Molinari & Soriano 1987; Soriano & Molinari 1987; Tamsitt & Hauser 1985; Tamsitt *et al.* 1986). De forma similar, los nectarívoros están representados por el género *Anoura*, que se distribuye a partir de los 1000 m de elevación, con algunas especies que se encuentran principalmente por encima de los 2000 m como *Anoura luismanueli* y *A. latidens*, mientras que otras como *A. geoffroyi*, quien exhibe una amplia distribución altitudinal (1000-3000m), alcanzando el límite superior más alto (>2800 m) dentro de los nectarívoros (Soriano 2000). En contraste, *A. cultrata* se encuentra en las elevaciones intermedias, mientras que *A. caudifera* se encuentra principalmente a menores elevaciones (Figura 1B; Handley 1976; Molinari 1994).

Las especies de ambos géneros y grupos funcionales muestran una alta sobreposición en sus intervalos de distribución altitudinal, cuya coexistencia las ubica como potenciales competidoras (Nagorsen & Tamsitt 1981; Soriano 2000). Aunque es probable que las semejanzas morfológicas de estas especies puedan estar relacionadas con una utilización similar de los recursos, su coexistencia podría ser explicada por una mayor disponibilidad de alimento o por sus preferencias alimentarias. Además, las altas exigencias energéticas que conlleva la termoregulación a bajas temperaturas podrían resultar en la reducción del número de eventos reproductivos. Como consecuencia, si los gradientes térmicos altitudinales son restrictivos para algunas especies (Graham 1983; Soriano *et al.* 2002), éstos podrían inducir la segregación altitudinal, encontrándose diferencias en los patrones de distribución como resultado del presupuesto térmico individual (Bird & Hodkinson 1999), mientras que si la disponibilidad de recursos, explicará dichos patrones, las especies deberían mostrar intervalos o límites altitudinales similares.

Los límites impuestos por la fisiología pueden depender de su dieta y su masa corporal (McNab 1969, 1983, 1986). En los patrones de termoregulación de los murciélagos, es factible que las diferencias inter- e intra- específicas puedan ser explicadas por el tamaño corporal de las especies que componen los dos grupos funcionales y el amplio intervalo dentro de cada uno (14-52 g y 7-15 g; en *Sturnira* y *Anoura*, respectivamente; Figura 1). Siguiendo lo propuesto por McNab (1983), si la masa corporal crítica para una endotermia efectiva en los murciélagos puede variar según el grupo funcional al que pertenezcan, las bajas temperaturas pueden requerir un aumento del gasto energético para la termoregulación. Igualmente, un efecto similar de las bajas temperaturas sobre la

disponibilidad de recursos puede causar la disminución de la riqueza de especies de murciélagos. Si alguno de estos dos factores es la causa próxima para determinar la distribución y abundancia de las especies, la magnitud de sus respuestas dependerá de las características ecológicas y tamaño corporal. Por lo tanto la pregunta general es: ¿están determinados los límites de distribución altitudinal de las especies de murciélagos por su respuesta a factores bióticos (abundancia de recursos) o por los abióticos (efecto de la temperatura).

Para demostrar el efecto de las bajas temperaturas sobre la termoregulación de los murciélagos de montaña y las adaptaciones fisiológicas que han favorecido su colonización y permanencia en las altas elevaciones andinas, se seleccionó tres especies frugívoras del género *Sturnira* y tres nectarívoras del género *Anoura* que se encuentran principalmente distribuidas en las altas elevaciones andinas (>2000m). Las respuestas fisiológicas de las especies de estos dos grupos funcionales fueron correlacionadas con sus límites de distribución. Por otra parte, los parámetros fisiológicos analizados (regulación de la temperatura corporal, tasas metabólicas basales y conductancias térmicas) se compararon con la información disponible en la literatura para las especies de bajas elevaciones. Igualmente, se determinó la dieta y la distribución altitudinal de los recursos que consumen para correlacionarlos con la de los murciélagos. Debido a limitaciones metodológicas, sólo fue posible correlacionar la abundancia de los recursos utilizados por los frugívoros. Adicionalmente, se determinó si el alto costo de termoregulación a bajas temperaturas podría tener efecto sobre la reproducción de los nectarívoros, reflejándose en la disminución del número de eventos con respecto a las especies que habitan en tierras bajas donde las temperaturas ambientales son menos restrictivas (Machado 2003; Tschapka 2005).

PREGUNTAS:

1. ¿Pueden ser explicados los patrones de distribución altitudinal de las especies de murciélagos de montaña con su capacidad de termoregulación a bajas temperaturas?
2. ¿Cuál será el tamaño corporal mínimo para mantener una endotermia continua dada las diferencias energéticas de sus respectivas dietas?

3. ¿Será la heterotermia (torpor) o el aumento de la *TMB*, las estrategias empleadas por todos los frugívoros y nectarívoros de altas elevaciones?
4. ¿Son los recursos el factor que determina dichos patrones de riqueza?
5. ¿Cómo puede explicarse la coexistencia de especies que son morfológicamente muy similares en ambientes con una disminución de los recursos?
6. ¿Podrá ser explicada la segregación altitudinal de las especies por el uso de los recursos?

1.3. PREMISAS E HIPÓTESIS

Premisa 1: Los patrones de distribución altitudinal así como latitudinal de las especies de murciélagos difieren de acuerdo al grupo funcional al que pertenecen.

Hipótesis 1.1.: Los patrones de distribución de las especies de montaña estarán determinados por sus capacidades termoregulatorias y tasas metabólicas basales, cuyas respuestas dependerán del tipo de dieta.

Hipótesis 1.2.: En los frugívoros y nectarívoros de montaña, la regulación de la temperatura corporal será normoterma, si sus *TMB* son mayores que las de especies de menores elevaciones, de lo contrario, el uso del torpor podría ser el mecanismo utilizado, principalmente por las más pequeñas.

Hipótesis 1.3.: Los intervalos de distribución altitudinal de las especies de montaña podrán ser explicados por su tolerancia fisiológica y capacidad termoregulatoria a las bajas temperaturas ambientales y no por la abundancia de recursos.

Hipótesis 1.4.: Las exigencias energéticas de la temoregulación a bajas temperaturas podrían determinar el número de eventos reproductivos en las especies de montaña.

Premisa 2: La declinación de la abundancia o disponibilidad de recursos utilizados por los murciélagos es monótonica a lo largo del gradiente altitudinal.

Hipótesis 2.1.: Los límites de distribución altitudinal de las especies de montaña deberán estar relacionados con la declinación en la abundancia de recursos.

Hipótesis 2.2.: Las especies de murciélagos morfológicamente semejantes mostrarán una alta similitud en su dieta, como en sus patrones de distribución como respuesta a la disponibilidad de recursos.

Hipótesis 2.3.: La diversificación y coexistencia de los frugívoros y nectarívoros será explicada tanto por el consumo de especies de plantas que son abundantes en la selva nublada como por la separación de su nicho trófico, permitiéndoles disminuir sus interacciones competitivas.

Hipótesis 2.4.: La disminución de los recursos en las selvas nubladas determinará la estacionalidad del patrón reproductivo en los nectarívoros de montaña.

1.4. OBJETIVOS

1.4.1. GENERAL

En este trabajo se determinó cómo el gradiente térmico altitudinal, las características fisiológicas relacionadas con la termoregulación de los murciélagos y la distribución de las plantas que utilizan, interactúan en la determinación de los intervalos de distribución de las especies de los géneros *Sturnira* y *Anoura*, así como algunos aspectos ecológicos relacionados con sus gastos energéticos. Para este análisis se tendrán en cuenta los siguientes aspectos: (1) el efecto de la temperatura en las características fisiológicas y comportamentales de los murciélagos, (2) la importancia del tamaño corporal en las respuestas termoregulatorias, (3) la influencia de los hábitos alimentarios en la regulación de temperatura corporal, (4) la dieta de los frugívoros y nectarívoros de selva nublada, (5) los intervalos de distribución altitudinal de las plantas usadas por los frugívoros, (6) las condiciones microclimáticas de los refugios de los nectarívoros y (7) la relación entre recursos y reproducción en murciélagos nectarívoros.

1.4.2. ESPECÍFICOS

1. Describir y analizar los patrones de regulación de la temperatura, tasa metabólica y conductancia de algunas especies montanas de los géneros *Sturnira* y *Anoura*..
2. Comparar las patrones de termoregulación de estas especies con los referidos en la literatura hasta el momento para las especies de tierras bajas.
3. Analizar el efecto de la masa corporal y los hábitos alimentarios en las respuestas termoregulatorias de las especies.
4. Ubicar y caracterizar las condiciones microclimáticas de los refugios (sólo fue realizado en el refugio conocido de *Anoura*).
5. Caracterizar la dieta y sobreposición de nicho trófico de cuatro especies de murciélagos frugívoros (*Sturnira bidens*, *S. erythromos*, *S. bogotensis* y *S. ludovici*) y tres nectarívoros (*Anoura cultrata*, *A. geoffroyi* y *A. latidens*) que habitan en las selvas nubladas andinas.
6. Determinar los intervalos de distribución altitudinal y abundancia de las plantas que son visitadas por los murciélagos frugívoros del género *Sturnira*.
7. Caracterizar el patrón reproductivo de las especies nectarívoras de selva nublada y relacionarlo con su dieta y sugerir algunas posibles consecuencias de la termoregulación sobre su estacionalidad.

1.5. ÁREA DE ESTUDIO.

Las capturas de los animales para los experimentos de termoregulación y los estudios de dieta, patrón reproductivo y distribución altitudinal de las plantas, se realizaron en localidades de selva nublada, selva semicaducifolia montana y bosque siempreverde seco (Vertiente húmeda y vertiente seca; Ataroff & Sarmiento 2003), abarcando un gradiente entre los 1800-3000 m de elevación. En cada capítulo se describe con mayor detalle las localidades donde se realizaron los trabajos que componen esta tesis. La información de las áreas andinas donde las especies han sido capturadas en mayor abundancia fue obtenida de ejemplares preservados que se encuentran depositados en la Colección de Vertebrados de la Universidad de Los Andes (CVULA), Mérida. Las localidades son las siguientes:

- **Monte Zerpa.** Se localiza a 4 km al NNE del centro de la ciudad de Mérida, Estado Mérida. Los sitios de colecta pueden estar entre los 2000-2300 m y el tipo de vegetación corresponde a una selva nublada montano baja y la transición entre esta y la selva nublada montano alta (Vertiente húmeda; Ataroff & Sarmiento 2003).
- **Asentamiento Monterrey.** Localizado a 8 km NE de la ciudad de Mérida a 2300m, cuya vegetación original corresponde a una selva montano alta (Vertiente húmeda; Ataroff & Sarmiento 2003).
- **Prado Verde.** Se encuentra localizada a 10 km al ENE de la ciudad de Mérida, a 2200 m. de altura. Su vegetación corresponde a selva nublada montano alta (Vertiente húmeda), con un alto grado de perturbación.
- **Cueva de Benito.** Localizada a 3 km al S de la población de Guaraque, Estado Mérida, a una altura de 2020m. La vegetación de la zona corresponde a un bosque siempreverde seco montano (Vertiente seca; Ataroff & Sarmiento 2003).
- **El Salado Alto.** Se encuentra a 9,5 km W de Mérida, a 1800m de elevación, cuya vegetación corresponde a una selva estacional semicaducifolia (Vertiente húmeda; Ataroff & Sarmiento 2003).

1.6. ESPECIES SELECCIONADAS

Las especies seleccionadas pertenecen a los géneros *Sturnira* (frugívoras) y *Anoura* (nectarívoras), quienes muestran su mayor diversificación en las montañas andinas venezolanas (Soriano *et al.* 1999). Para los estudios de termorregulación y tasas metabólicas se seleccionó tres especies de cada género, 4 spp. de *Sturnira* para caracterizar la dieta y distribución altitudinal de las plantas consumidas por éstas y 3 spp. de *Anoura* para la dieta y patrón reproductivo. A continuación se hace una breve descripción de los géneros y las especies (Figura 1):

i) **Murciélagos frugívoros del género *Sturnira*.**- Los patrones de distribución altitudinal de las especies de este género en los Andes venezolanos sugieren un alto solapamiento en sus intervalos (Figura 1A). Los tipos de hábitat ocupados van desde

bosques húmedos siempre verdes, u ocasionalmente bosques deciduos secos hasta las selvas nubladas (Eisenberg 1989, Molinari & Soriano 1987; Soriano & Molinari 1987). De las doce especies reconocidas desde México hasta el Norte de Argentina y Uruguay, en Venezuela se reconocen siete: *S. aratathomasi*, *S. bidens*, *S. bogotensis*, *S. erythromos*, *S. lilium*, *S. ludovici* y *S. tildae*; de las cuales se escogieron las siguientes:

- *S. erythromos* (15-15,9g), se distribuye desde los Andes de Venezuela hasta el N de Argentina. En Venezuela se encuentra principalmente por encima de los 1500m (Linares 1998). Esta especie fue incluida sólo para la caracterización de la dieta de las especies frugívoras de selva nublada.
- *S. bidens* (14,9-18,8 g), especie conocida en hábitat de montaña y se distribuye desde los Andes de Venezuela hasta el Perú. En Venezuela, puede encontrarse por encima de los 2000 m de elevación (Molinari & Soriano 1987).
- *S. bogotensis* (18,7-24,4 g), es más grande que *S. bidens*, con la cual puede k.o.-existir en los Andes de Venezuela hasta Bolivia. En Venezuela, puede encontrarse a partir de los 1900 m. hasta los 3000m.
- *S. ludovici* (23-34 g), es la segunda especie más grande del género presente en Venezuela, se distribuye desde el occidente de México hasta Ecuador. En Venezuela, se ha encontrado principalmente por debajo de los 1500 m, pero puede llegar hasta los 3000 y coexistir en gran parte de su intervalo con *S. lilium*, siendo fácilmente separables por tamaño.

ii) Murciélagos nectarívoros del género *Anoura*.- Se distribuyen desde el Estado de Sinaloa, en el occidente de México, hasta el sur oriente de Brasil y sus especies se encuentran asociadas a vegetación siempreverde (Eisenberg 1989). En Venezuela, se encuentran cinco especies de amplia distribución en el neotrópico: *A. caudifera*, *A. cultrata*, *A. geoffroyi*, *A. latidens* y *A. luismanueli* (Figura 1B). Las especies utilizadas para este estudio fueron:

- *A. cultrata* (13-19 g), es la especie más grande y se distribuye desde Costa Rica hasta Bolivia y está ausente en la región Amazónica. En Venezuela, puede alcanzar hasta los 2000 m (Linares 1998).
- *A. geoffroyi* (12-19 g), es ligeramente más grande que *A. caudifera* y se distribuye desde el Estado de Sinaloa (México) hasta Perú, Bolivia y oriente de Brasil, sin incluir la región

Amazónica. En Venezuela, ha sido colectada principalmente a partir de los 1500 m hasta los 3000m (Linares 1998).

- *A. latidens* (12-17 g), se encuentra exclusivamente al norte de Suramérica entre Venezuela, Colombia y Perú, restringida a hábitat boscoso de zonas altas y puede llegar hasta los 2250m (Handley 1984).

PARTE II

**ADAPTACIONES FISIOLÓGICAS DE LOS MURCIÉLAGOS FRUGÍVOROS Y
NECTARÍVOROS A LAS ALTAS MONTAÑAS ANDINAS**

CAPÍTULO 1

TERMOREGULACIÓN Y TASAS METABÓLICAS DE MURCIÉLAGOS FRUGÍVOROS ANDINOS DEL GÉNERO *STURNIRA*

1.1. RESUMEN

Con el propósito de determinar si los límites de distribución altitudinal de los murciélagos frugívoros del género *Sturnira* se deben a las consecuencias fisiológicas de la termoregulación, dieta y tamaño corporal, se seleccionó tres especies que habitan en ambientes de montaña (*Sturnira bidens*, *S. bogotensis* y *S. ludovici*). Mediante un respirómetro de flujo abierto se midió el consumo de oxígeno a diferentes temperaturas ambiente (10-38°C), estimándose en cada caso, la tasa metabólica basal (*TMB*) y la conductancia térmica (*C*), cuyos valores fueron estandarizados usando las ecuaciones alométricas para mamíferos. Los resultados indican que los individuos de *S. bidens* exhiben una doble respuesta (heterotermia); así, en unos casos regularon su temperatura corporal (*Tc*) de manera dependiente de la temperatura ambiental (32-36°C) y su *TMB* se mantuvo por debajo de lo esperado para mamíferos (96%). En otros casos, los individuos entraron en torpor a bajas temperaturas (13-25°C) y sus tasas metabólicas se redujeron al 60-70% respecto a los normotermos, reduciendo su *Tc* a 19°C. La conductancia térmica (*C*) de los normotermos fue menor a la esperada (76%) y mostró diferencias significativas con la de los individuos tórpidos (50%). En contraste, *S. bogotensis* y *S. ludovici* se mostraron normotermos en todo el intervalo de temperaturas, con *TMB* por encima de lo esperado (113% y 130%, respectivamente) y *C* similares o mayores (95% y 112%, respectivamente). Aunque no se encontró diferencias significativas en los parámetros medidos con los de especies frugívoras de menores elevaciones, una disminución de su *Tc*, un desplazamiento de la zona de termoneutralidad, disminución de la temperatura crítica máxima y el uso de torpor facultativo en las especies más pequeñas del género, podrían explicar los límites de distribución altitudinal de los *Sturnira*. Estos datos fueron comparados y discutidos con los de otros murciélagos frugívoros neotropicales (Microchiroptera) y del viejo mundo (Megachiroptera) de bajas elevaciones, para determinar si las temperaturas ambientales ejercen presiones selectivas similares sobre las respuestas fisiológicas de los murciélagos.

1.2. INTRODUCCION

Los murciélagos frugívoros de la Familia Phyllostomidae (Microchiroptera) y Pteropodidae (Megachiroptera) se encuentran restringidos a las franjas tropicales y muy pocas especies entran marginalmente a las subtropicales (Simmons 2005). Ambas familias suman aproximadamente 270 spp., cuya dieta esta compuesta principalmente por frutos como fuentes primarias de alimento (Bonaccorso & Gush 1987; Fleming 1988; Iudica & Bonaccorso 1997; Marshall 1985). Los límites de distribución geográfica de los murciélagos frugívoros neotropicales han sido relacionados con un inadecuado suministro de recursos durante todo el año restringiéndolos principalmente a las zonas tropicales y en muy pocos casos, a las subtropicales (Fleming *et al.* 1993; McNab 1982a). Dentro de las zonas tropicales, muchas de estas especies también encuentran límites altitudinales en su distribución, los cuales no parecen coincidir con los cambios en la vegetación (Graham 1983; 1990; Terborgh 1971; 1977; Willig *et al.* 2003). Comparados con otras familias de murciélagos del neotrópico, los filostómidos tienen restricciones termoregulatorias y alimentarias que pueden influir en su distribución (McNab 1969; 1980; 1988; Stevens 2004)

A diferencia de los murciélagos frugívoros, la amplia distribución geográfica de los insectívoros está relacionada con su capacidad de entrar en torpor (McNab 1982a). La combinación de pequeñas masas corporales con bajos metabolismos, están asociados con la utilización de este mecanismo (Genoud *et al.* 1990; Hosken & Withers 1999; McNab & Bonaccorso 2001; Speakman *et al.* 1991). Dentro de los Phyllostomidae, los nectarívoros, frugívoros y carnívoros generalmente no entran en torpor, principalmente debido a que tienen altas tasas metabólicas basales, excepto en aquellas especies más pequeñas donde las altas tasas pueden ser insuficientes para compensar el menor tamaño corporal (Audet & Thomas 1997; McNab 1982a; Soriano *et al.* 2002). La aparente incapacidad de los frugívoros filostómidos y pteropódidos para entrar en torpor prolongado (McManus 1977; McNab 1969) puede restringirlos a vivir preferentemente en la franja tropical; mientras que la distribución subtropical de algunas especies parece estar relacionada con su capacidad de utilizarlo (Bartels *et al.* 1998; Bonaccorso & McNab 1997; McNab 1989b).

En el neotrópico los frugívoros que entran marginalmente a las zonas subtropicales en Norte América pertenecen a la Subfamilia Stenoderminae, mientras que en el Sur son

representados por Sturnirinae (McNab 1982a, b). Este patrón se repite hacia los límites altitudinales andinos, donde los miembros del género *Platyrrhinus* y *Sturnira* alcanzan las más altas elevaciones (>2000 m; Graham 1983; Koopman 1978; Patterson *et al.* 1996; Soriano *et al.* 1999; Tuttle 1970). Las hipótesis utilizadas para explicar estos patrones de distribución altitudinal han sido extrapoladas de los gradientes latitudinales, argumentando que los mecanismos son los mismos para ambos (Colwell & Lees 2000; Lomolino 2001; Rahbek 1995; Stevens 1989; 1992). Dentro de éstos, la disponibilidad de recursos es uno de los factores primarios que pudieran determinar su distribución, pero dos diferentes patrones de productividad en los gradientes altitudinales (Rosenzweig 1992; Tilman 1982), no se correlacionan con la riqueza de murciélagos (Fleming 1986; Graham 1983; Humphrey 1975; Humphrey & Bonaccorso 1979; McNab 1969; 1970; 1982a; Schum 1984; Shepherd & Kelt 1999; Terborgh & Weske 1975). Algunas bases teóricas y empíricas sugieren que las distribuciones de los filostómidos están restringidas al trópico por su tipo de dieta (P. ej. frutos, néctar, vertebrados, invertebrados, sangre), por la masa corporal y por su limitada capacidad termoregulatoria (Humphries *et al.* 2002; McNab 1973a; 1974; 1976; Stevens 2004; Willig & Bloch 2006). Por lo tanto, las consecuencias fisiológicas de las estrategias termoregulatorias, masa corporal y dieta definirán los límites de las especies dentro de la familia.

La termoregulación y las tasas metabólicas basales de los frugívoros neotropicales de montaña (>2000 m) han sido poco explorados. La información disponible se restringe a *Sturnira erythromos* cuyo patrón de termoregulación y tasas metabólicas parecen mostrar adaptaciones a las bajas temperaturas, así como la utilización del torpor diario como mecanismo de ahorro de energía (Soriano *et al.* 2002). Otras especies que entran marginalmente a la montaña como *Artibeus jamaicensis*, *Carollia perspicillata* y *Sturnira lilium* muestran respuestas heterotermas similares, pero la disminución de los recursos para algunas de ellas podría explicar este patrón (Audet & Thomas 1997; Studier & Wilson 1970). Las bajas temperaturas ambientales en las selvas nubladas andinas puede ser un factor selectivo, donde sólo aquellas especies cuyas dietas les permitan mantener altas tasas metabólicas basales o poseer la capacidad de entrar en torpor, podrían alcanzar las altas elevaciones. alguna de estas estrategias podría explicar la razón por la cual el género *Sturnira* tiene varios representantes en los ambientes de montaña. Dentro de éste grupo, los

intervalos de tamaños corporales de las especies que se encuentran por encima de los 2000m de elevación, están entre las tallas pequeñas a intermedias (15-30 g). Las especies de menor tamaño corporal (< 25g), podrían enfrentarse a una gran pérdida de calor por su mayor relación superficie-volumen (Ashton *et al.* 2000; Mayr 1963; McNab 1971), haciéndolas potenciales candidatos para la heterotermia o el torpor facultativo. Además el pelaje largo y denso que los caracteriza podría estar relacionado con la disminución de su conductancia térmica, reduciendo la pérdida de calor.

Con el propósito de determinar si los límites de distribución altitudinal de los murciélagos frugívoros están correlacionados con sus capacidades termoregulatorias y metabólicas, en este trabajo se presentan datos sobre la tasa metabólica basal (*TMB*), temperatura corporal (*T_c*), y conductancia térmica húmeda (*C*), para tres especies de murciélagos frugívoros neotropicales del género *Sturnira* (*Sturnira bidens*, *S. bogotensis* y *S. ludovici*), quienes habitan en las selvas nubladas andinas de Venezuela (> 2000 m de elevación; Linares 1998). Adicionalmente, se discute las correlaciones ecológicas con los parámetros fisiológicos medidos y se compara con la información disponible en la literatura para murciélagos frugívoros neotropicales de bajas elevaciones (Microchiroptera) y pteropódidos (Megachiroptera), para determinar si las temperaturas ambientales ejercen presiones selectivas similares sobre las respuestas fisiológicas de estos dos subordenes.

1.3. MÉTODOS

1.3.1. Animales de estudio.- El trabajo de campo y laboratorio fue realizado entre noviembre de 2002 y julio de 2004. Las capturas de las tres especies del género *Sturnira* (*S. bidens*, *S. bogotensis* y *S. ludovici*) se llevó a cabo en 3 localidades cercanas a la ciudad de Mérida, entre los 2000 y 2300m de elevación. La vegetación corresponde a una selva nublada andina (Ataroff & Sarmiento 2003): *i*) Asentamiento Monterrey (a 8 km NE Mérida), *ii*) Monte Zerpa (a 4 km al NNE Mérida) y *iii*) Parque Nacional Sierra Nevada La Mucuy (a 10 Km al NW de Mérida). Utilizando redes de neblina, los animales fueron capturados entre las 1800 y 0100 h; posteriormente trasladados al Laboratorio de Ecología Animal (Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela), donde fueron colocados en jaulas

metálicas de 23 x 18 x 38 cm (Wahman, Baltimore, Maryland). Los individuos se mantuvieron en cautividad por tres o cuatro días, cuidando que no perdieran más del 10% de su masa corporal inicial, bajo condiciones de poca luz y a una temperatura de la sala entre 21-23°C. Durante este mismo período se alimentaron con compotas comerciales de frutas tropicales. Los experimentos metabólicos se realizaron con individuos adultos de ambos sexos cuyas hembras no mostraron señales de preñez o lactancia.

1.3.2. Procedimiento de laboratorio.- El consumo de oxígeno ($\dot{V}O_2$, en $\text{ml O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) en estado de reposo, se midió durante el período de inactividad de los murciélagos, entre las 0900-1800 h, usando un respirómetro de flujo abierto. La duración de cada experimento varió entre 2 y 4 h, hasta obtener el valor de consumo mínimo de O_2 . Los animales fueron pesados (m) y medida su temperatura rectal (T_c) con un termómetro de mercurio de respuesta rápida, dentro de los 30 segundos, antes y después de cada experimento. Para asegurar que los animales estuvieran post-absortivos, fueron alimentados hasta cuatro a seis horas antes de iniciar los experimentos (Kovtun & Zhukova 1994).

Para cada de una de las especies se determinó experimentalmente la tasa metabólica de reposo (medida como consumo de oxígeno, $\dot{V}O_2$), temperatura corporal (T_c en °C) y conductancia térmica húmeda (C en $\text{ml O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1} \text{ °C}^{-1}$). Cada individuo fue colocado en una cámara de PVC (450 ml ó 900 ml), sellada con una tapa hermética, cuyas paredes internas fueron recubiertas con una malla, para facilitar la posición vertical de los murciélagos. La cámara fue sumergida en un baño de agua con temperatura controlada en un intervalo de temperaturas ambiente (T_a), entre los 10 - 38°C. La temperatura dentro de la cámara fue medida con termocuplas tipo T (cobre-constantan), conectadas a un teletermómetro digital (Modelo HH23 Omega, Stanford, Connecticut). Según el tamaño de la cámara, la masa corporal de los animales y la temperatura ambiente, el aire se hizo circular con una bomba de pecera, a una tasa de flujo entre 100 y 140 ml/min para la cámara pequeña y entre 220 y 260 ml/min para la grande. Con este flujo, se aseguró una adecuada circulación del aire dentro de las cámaras y se probó que el diferencial en el contenido de oxígeno (y la tasa metabólica) fuera independiente de las variaciones de flujo entre experimentos. El aire saliente de la cámara fue depurado removiendo el agua y el CO_2 , a través de unas columnas de sílica gel y cal sodada; luego fue medido con un flujímetro Cole Parmer (Modelo P/N:

10130). El aire fue pasado a través de un analizador de oxígeno previamente calibrado (Applied Electrochemistry, modelo S3A-II Ametek, Pittsburg, Pennsylvania), cuya señal se transmitió a una interfase conectada a un computador (Software de adquisición de datos construido por el Laboratorio de Instrumentación científica, Universidad de Los Andes, Mérida) que registro el porcentaje de oxígeno en la muestra, durante cada experimento.

1.3.3. Estimación de parámetros.- El consumo de oxígeno masa-específico (VO_2/m), fue calculado de acuerdo a la relación de Dépocas & Hart (1957). La conductancia térmica “húmeda” mínima (C) fue calculada usando la ecuación de McNab (1980c). Todos los resultados fueron corregidos a valores estándar de presión y temperatura. El efecto de la temperatura ambiente en los parámetros fisiológicos medidos fue probado usando regresiones lineales. Para determinar la temperatura más baja a la cual los animales normotérmicos mantienen una tasa metabólica basal (temperatura crítica inferior, T_{ci}), se usó dos métodos: (1) el de mínimos cuadrados (Nickerson *et al.* 1989), donde el punto de intersección entre dos líneas sea la mínima suma de las desviaciones al cuadrado de los datos, entre el consumo de oxígeno vs la temperatura ambiente; y (2) al graficar la conductancia térmica vs la temperatura ambiente, se identificó el punto donde la conductancia térmica aumenta del mínimo. Este método puede ser útil en animales pequeños, donde el intervalo de la zona termoneutral (intervalo de temperaturas ambiente donde la tasa metabólica es independiente de la temperatura) es reducido y los mínimos cuadrados no dan una estimación precisa (Bonaccorso *et al.* 1992). Un promedio entre el resultado de los dos métodos fue usado.

La conductancia térmica mínima también fue calculada de dos formas: (1) graficando la conductancia en contra de la temperatura ambiente e identificando el punto en el cual C aumenta del nivel mínimo; y (2) usando la pendiente de la regresión de tasa metabólica por debajo de T_{ci} . El promedio y el error estándar para la conductancia se estimó en el intervalo de T_a donde C era independiente de T_a . Los valores promedio de la tasa metabólica basal y conductancia térmica mínima fueron comparados con los valores esperados para mamíferos y murciélagos de su misma masa corporal, calculados a partir de las ecuaciones alométricas estándar cada uno (Herreid & Kessel 1967; McNab 1988; Speakman & Thomas 2003). La tasa metabólica basal esperada (VO_2'/m) para mamíferos fue

calculada como $\text{ml O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1} = 3,45m^{-0,287}$ (donde m es la masa corporal en g; McNab 1988) y para murciélagos como $\text{ml O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1} = 2,97m^{-0,256}$ (Speakman & Thomas 2003). Igualmente, la conductancia térmica húmeda esperada (C') para mamíferos se calculó como $\text{ml O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1} \text{ }^\circ\text{C}^{-1} = 1,02 m^{-0,5}$ (Herreid & Kessel 1967) y murciélagos como $\text{ml O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1} \text{ }^\circ\text{C}^{-1} = 0,901 m^{-0,466}$ (Speakman & Thomas 2003). Los valores observados de $V\text{O}_2$ $'/m$ y C' para las especies son presentados como el porcentaje del valor esperado de las ecuaciones alométricas. Para masas corporales pequeñas los valores observados fueron comparados con la ecuación alométrica de la curva límite ($< 50\text{g}$, $\text{ml O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1} = 15,56m^{-0,67}$; McNab 1983), la cual generalmente separa endotermos que termoregulan con precisión de aquellos que podrían entrar en torpor; esta curva por lo general esta por encima de la curva para todos los mamíferos en masas $< 50\text{g}$.

1.3.4. Análisis estadístico.- Los valores promedio entre sexos para las variables que fueron independientes de la temperatura ambiente fueron comparados por una prueba de t de Student. Cuando las diferencias no fueron significativas, los datos de ambos sexos se analizaron conjuntamente para los diferentes parámetros. El análisis de varianza de una vía (ANOVA), fue usado para probar las diferencias entre los individuos de cada especie. El Análisis de Covarianza (ANCOVA) fue usado para probar las diferencias en las pendientes de regresión, intercepto e interacción entre sexos, especies y las covariables (masa corporal y temperatura ambiente). Para evitar la autocorrelación con la masa corporal, se utilizó los valores totales de tasa metabólica basal y conductancia térmica mínima, que fueron linealmente transformadas usando la función de logaritmo natural, para las comparaciones interespecíficas. Las regresiones se realizaron usando el método de mínimos cuadrados y una prueba *a-posteriori* de comparación múltiple de medias (Método de Tukey HSD). Los valores promedio de masa corporal, metabolismo basal, temperatura corporal y conductancia térmica son presentadas como las medias ± 1 ES (error estándar). El tamaño de la muestra (n), es igual al número de medidas realizadas, y N el número de individuos o especies. La significancia estadística fue aceptada en $P < 0,05$. El programa usado para los análisis fue JMP 5.0.1.2 (SAS Institute Inc. Campus Drive, Cary, NC, USA, 1989-2003).

1.4. RESULTADOS

1.4.1. *Sturnira bidens*.- Fueron usados tres machos y once hembras en 175 medidas de respirometría. La masa corporal post absorptiva osciló entre 14,9 y 18,8g con un promedio de 17,15g ($\pm 0,29$; N = 13). La masa corporal promedio de los machos durante los experimentos ($17,1 \pm 0,18$ g; N = 23) fue similar ($t = 0,67$; $P = 0,513$) a la de las hembras ($17,5 \pm 0,14$ g; N = 11). No se encontró diferencias significativas entre sexos en los parámetros analizados: temperatura corporal (ANOVA; $F = 0,15$; $P = 0,69$), tasa metabólica basal ($t = 1,66$; $P = 0,1$) y conductancia térmica ($t = 1,86$; $P = 0,07$).

Por debajo de la temperatura crítica inferior, los individuos mostraron una doble respuesta termoregulatoria (Figura 2), una con temperaturas corporales mayores a 32°C (32-36°C) para los normotermos y otra con T_c menores a 31°C (19,4-30,8°C) para los tórpidos. Algunos individuos mostraron ambas respuestas, independientes de las ligeras diferencias de masa corporal entre los normotermos e hipotermos ($t = 1,49$; $P = 0,139$). Los individuos normotermos también mantuvieron su temperatura corporal dependiente del ambiente, oscilando entre 32-34°C (línea a en Figura 2A; $T_c = 31,16 + 0,1Ta$; la pendiente de la regresión difiere significativamente de cero, $r^2 = 0,259$; $P = 0,000$; n = 72). A temperaturas ambiente entre los 19 y 25°C, los murciélagos normotermos mantuvieron una temperatura corporal independiente ($r^2 = 0,038$; $P = 0,20$), con un promedio de $33,5 \pm 0,08$ °C (n = 44).

En un intervalo de T_a entre los 13-27°C, algunos individuos entraron en torpor por lo menos una vez durante los experimentos (línea b en Figura 2A; la pendiente de la regresión difiere significativamente de cero, $r^2 = 0,68$; $P = 0,0001$; n = 26), manteniendo una temperatura corporal promedio de aprox. 6° C por encima de la del ambiente ($T_c - T_a = 5,6 \pm 0,41$). Al examinar si la masa corporal tiene algún efecto sobre la T_c en los individuos tórpidos, una regresión del diferencial de temperatura ($\Delta T = T_c - T_a$) en función de la masa corporal, indicó que su masa no tiene efecto sobre su temperatura ($r^2 = 0,08$; $P = 0,17$; n = 26). De tal manera, que un aumento de la T_c en algunos individuos que entraron en torpor en $T_a < 18$ °C, indicaría que la termoregulación se realizó por un aumento de la producción del calor metabólico (ver consumo de oxígeno, círculos blancos en Figura 2B) y una disminución del intercambio de calor (ver conductancia termal, círculos blancos en Figura

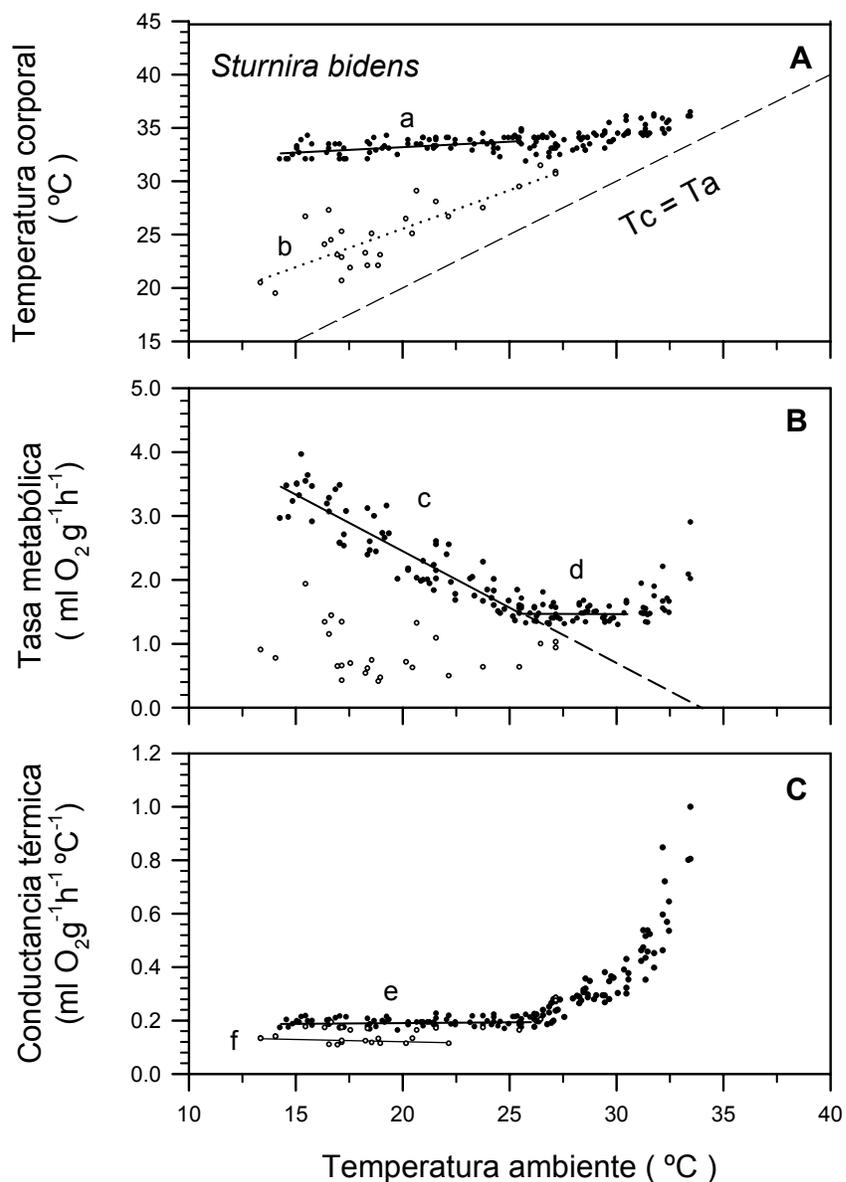


Figura 2. A: Temperatura corporal, B: Tasa metabólica y C: Conductancia térmica húmeda, como función de la temperatura ambiente en *Sturnira bidens* (N = 14 individuos). Las regresiones son indicadas para a: la regulación de la temperatura corporal en normotermos; b: en individuos tórpidos, c: la tasa metabólica por debajo de la termoneutralidad, d: la tasa metabólica basal, e: conductancia térmica por debajo de la termoneutralidad para normotermos y f: para tórpidos. La línea discontinua en A representa la igualdad entre temperaturas ambiente (T_a) y corporal (T_c). Los círculos blancos representan los individuos tórpidos durante los experimentos. Datos en Tabla 1.

2C); ambos independientes de su masa corporal. La variabilidad en el ΔT entre los individuos tórpidos indica una continuidad en la respuesta termogénica en estos murciélagos, es decir que los tórpidos muestran un incremento termoregulatorio de la tasa metabólica por debajo de $T_a < 18^\circ\text{C}$ y no permite que la T_c baje de 22°C aprox.

La tasa metabólica fue muy variable a temperaturas por debajo de la termoneutralidad y mostró igualmente una doble respuesta a bajas temperaturas (Figura 2B). Como se mencionó anteriormente, esta especie mantuvo la normotermia, incrementando su tasa metabólica en respuesta a la progresiva disminución de la temperatura ambiente (círculos negros alrededor de línea c en Figura 2B). De acuerdo a la regresión, $VO_2/m = 5,99 - 0,18T_a$ ($r^2 = 0,823$; $P = 0,000$; $n = 72$), la tasa metabólica se proyectó para interceptar el eje de temperatura ambiente en $33,3^\circ\text{C}$, cuyo intervalo de confianza del 95% engloba la temperatura corporal medida durante los experimentos. En los murciélagos normotermos se encontró una relación lineal positiva entre la tasa metabólica por debajo de T_{ci} y el diferencial de temperatura corporal con el ambiente ($r^2 = 0,87$; $P = 0,0001$; $n = 72$), reflejando un alto consumo de O_2 a mayores diferenciales de temperatura. En contraste, los individuos tórpidos mostraron bajas tasas metabólicas en similares ΔT ($r^2 = 0,78$; $P = 0,0001$; $n = 23$), pero su pendiente fue menor que la de los normotermos (0,16 vs. 0,20), como lo esperado por su menor conductancia (círculos blancos en Figura 2C).

La tasa metabólica de los individuos que entraron en torpor por debajo de T_{ci} fue variable y sólo tres individuos usaron torpor a temperaturas por encima de 25°C (círculos blancos en Figura 2B). A temperaturas ambiente entre los 18 y 25°C los individuos que entraron en torpor mantuvieron una tasa metabólica constante ($0,58 \pm 0,03 \text{ ml } O_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$), alcanzando un valor mínimo a una T_a de 18°C ($0,42 \pm 0,02 \text{ ml } O_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$), valor que fue significativamente diferente al de las demás temperaturas ($t = 1,94$; $P = 0,07$; heterogeneidad de varianzas significativa, $P = 0,008$). Por debajo de 18°C , individuos con T_c mayores, mostraron una alta tasa metabólica ($1,21 \pm 0,2 \text{ ml } O_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$). Dentro de los tórpidos, los bajos ΔT se relacionaron con bajas tasas metabólicas, así como con menores conductancias; es decir, en un estado pasivo de termo-conformación. Mientras que, los que mostraron un alto ΔT , al igual que su metabolismo y conductancia indicaron un estado de termoregulación activa. Así una tasa metabólica mayor por debajo de los 18°C , podría explicar el ligero aumento en su temperatura corporal ($\Delta T \geq 9^\circ\text{C}$).

La zona de termoneutralidad para *S. bidens* se extendió desde los 25 a 31°C. La tasa metabólica basal promedio en este intervalo fue de $1,47 \pm 0,02 \text{ ml O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$, la cual equivale al 95% del valor esperado para mamíferos y 102% para el de murciélagos, con una masa corporal de $16,8 \pm 0,17 \text{ g}$ (línea d Figura 2B; la pendiente de la regresión no difiere significativamente de cero, $r^2 = 0,002$; $P = 0,72$; $n = 54$). Este mismo valor equivale al 63% del esperado de la curva límite, que usualmente separa la termoregulación efectiva del torpor en pequeños endotermos (McNab 1983). Por encima de la termoneutralidad la tasa metabólica aumentó rápidamente y la temperatura corporal máxima llegó a 36°C, a una temperatura ambiente de 33°C, en la cual dos animales no fueron capaces de evaporar eficientemente.

La conductancia térmica de los normotermos fue independiente de la temperatura ambiente por debajo de los 26°C (línea e en Figura 2C; la pendiente no difiere significativamente de cero, $r^2 = 0,013$; $P = 0,31$; $n = 85$). La conductancia térmica húmeda mínima en normotermia fue $0,19 \pm 0,002 \text{ ml O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1} \text{ }^\circ\text{C}^{-1}$, la cual fue significativamente mayor a la de los individuos que entraron en torpor ($t = 14,04$; $P = 0,000$; línea f en Figura 2C), cuyo promedio fue $0,12 \pm 0,004 \text{ ml O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1} \text{ }^\circ\text{C}^{-1}$ ($n = 15$). Los murciélagos normotermos mostraron una conductancia térmica que fue el 79% del valor esperado para mamíferos y 80% al de murciélagos, con una masa corporal de $17,4 \pm 0,12 \text{ g}$; mientras que para los hipotermos fue del 50% en ambos casos. El valor de conductancia obtenido de la pendiente de regresión de la tasa metabólica en el límite inferior de la zona de termoneutralidad, se encontró dentro del intervalo de confianza del 95%, obtenido para la conductancia promedio medida en los experimentos ($0,18 \pm 0,01$).

1.4.2. *Sturnira bogotensis*.- Se uso 4 hembras y 6 machos en 138 experimentos de respirometría. La masa corporal de todos los individuos capturados osciló en un intervalo entre 18,7 y 24,4 g con una media de $21,5 \pm 0,62 \text{ g}$ ($N = 10$). La masa corporal promedio de los machos ($21,8 \pm 0,99 \text{ g}$; $N = 6$) no fue significativamente diferente ($t = 0,57$; $P = 0,587$) a la de las hembras ($21,04 \pm 0,53 \text{ g}$; $N = 4$). No se encontró diferencias significativas entre sexos para ninguno de los parámetros: temperatura corporal (ANOVA; $F = 0,42$; $P = 0,47$), tasa metabólica basal y conductancia térmica ($t = 0,9$ y $2,07$ respectivamente; $0,10 < P < 0,37$).

Los individuos de *S. bogotensis* respondieron como endotermos a los cambios de temperatura ambiente (Figura 3). La temperatura corporal fue regulada como normotermo, manteniéndola ligeramente dependiente del ambiente (línea a en Figura 3A; $T_c = 31,42 + 0,054Ta$; la pendiente de la regresión difiere significativamente de cero, $r^2 = 0,104$; $P = 0,017$; $n = 54$). La temperatura corporal fue independiente entre los 22 y 25°C ($r^2 = 0,085$; $P = 0,2$) con un promedio de $32,8 \pm 0,14^\circ\text{C}$ ($n = 21$). En seis de 60 experimentos a temperaturas ambiente por debajo de 21°C, la temperatura corporal cayó por debajo de los representa la igualdad entre temperaturas ambiente (T_a) y corporal (T_c). Los círculos blancos representan los individuos hipotermos durante los experimentos. Datos en Tabla 1. 29°C (círculos abiertos en Figura 3A). Los individuos hipotermos mostraron tasas metabólicas bajas, posiblemente indicando dificultad en la búsqueda de alimento antes de su captura, recuperando la normotermia en experimentos posteriores.

En el límite inferior de la termoneutralidad (25°C), la tasa metabólica incrementó en respuesta a la progresiva disminución de la temperatura ambiente, de acuerdo a la regresión, $VO_2/m = 6,65 - 0,20Ta$ (línea b en Figura 3B; la pendiente difiere significativamente de cero, $r^2 = 0,944$; $P = 0,000$; $n = 54$), cuya proyección intercepto el eje de temperatura ambiente en 33,2°C. El límite de confianza del 95% de ese intercepto incluye la media de temperatura corporal, registrada para este frugívoro durante los experimentos ($31,75 < T_b < 33,3$). Los individuos hipotermos igualmente mostraron dicho incremento, pero las tasas metabólicas fueron más bajas (círculos blancos en Figura 3B; $r^2 = 0,6959$; $P = 0,039$; $n = 6$). La zona de termoneutralidad se extendió desde los 25 a 31°C (línea c en Figura 3B; la pendiente no difiere significativamente de cero, $r^2 = 0,003$; $P = 0,7$; $n = 47$); por encima de este intervalo la tasa metabólica aumentó y los animales alcanzaron una temperatura corporal máxima de 38°C. La tasa metabólica basal promedio fue $1,62 \pm 0,02 \text{ ml O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$, o 113% del valor esperado para mamíferos y 119% del de murciélagos, con una masa corporal de $21,36 \pm 0,29 \text{ g}$ y 81% del valor esperado de la curva límite.

Por debajo de la termoneutralidad, la conductancia térmica mínima difirió significativamente entre los individuos normotermos e hipotermos ($t = 9,57$; $P = 0,000$; $n = 58$) y fue independiente de la temperatura ambiental (normotermos, línea d en Figura 3C; la

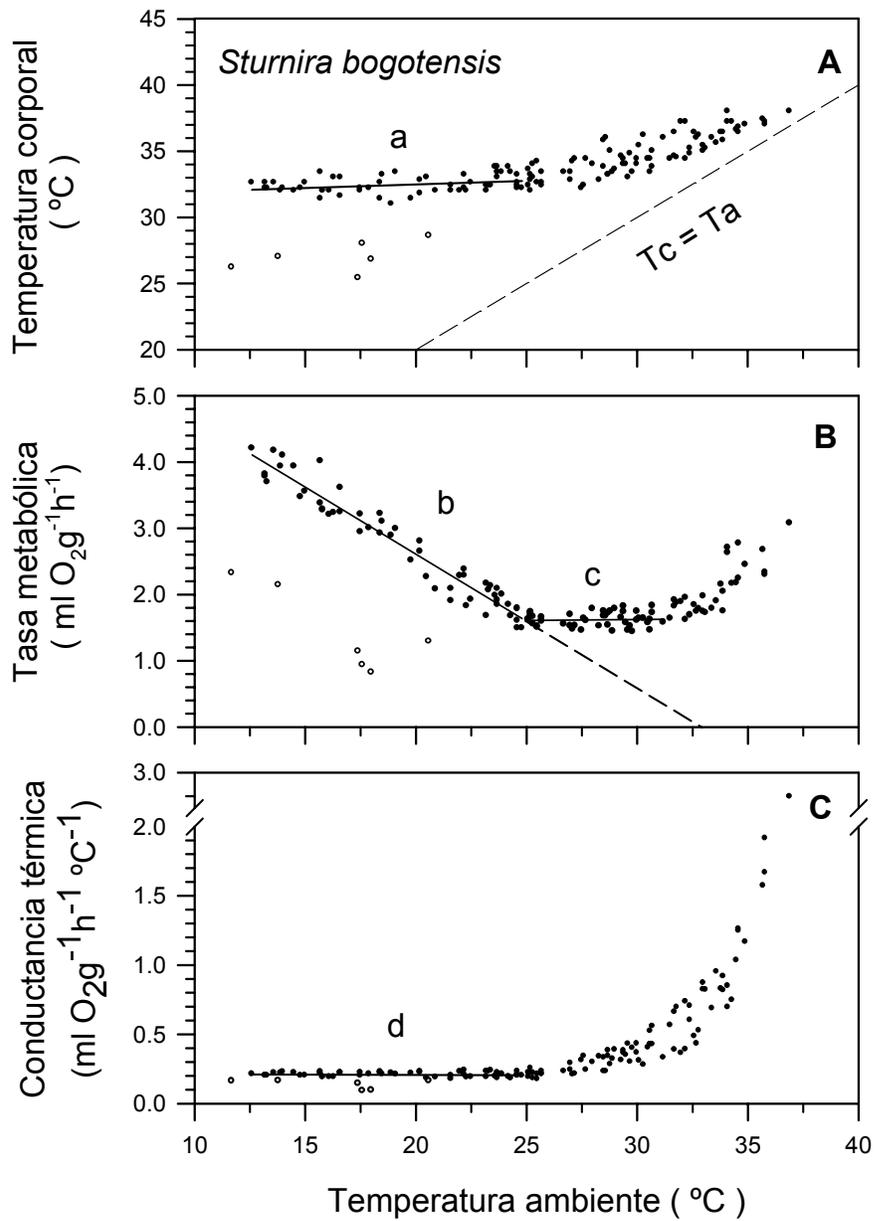


Figura 3. A: Temperatura corporal, B: Tasa metabólica y C: Conductancia térmica húmeda, como función de la temperatura ambiente en *Sturnira bogotensis* (N = 10 individuos). Las regresiones son indicadas para a: la regulación de la temperatura corporal en normotermos; b: la tasa metabólica por debajo de la termoneutralidad, c: la tasa metabólica basal, d: conductancia térmica por debajo de la termoneutralidad. La línea discontinua en A

pendiente no difiere significativamente de cero, $r^2 = 0,0052$; $P = 0,6051$; $n = 54$; círculos blancos corresponde a individuos hipotermos, la pendiente no difiere significativamente de cero, $r^2 = 0,123$; $P = 0,496$; $n = 6$). La conductancia térmica promedio fue $0,21 \pm 0,002$ ml O_2 $g^{-1} h^{-1} ^\circ C^{-1}$, ó 95% del valor esperado para mamíferos y murciélagos, con una masa corporal de $21,35 \pm 0,28$ g. El valor de conductancia obtenido de la pendiente de regresión de la tasa metabólica en el límite inferior de la termoneutralidad, se encontró dentro del intervalo de confianza del 95 %, obtenido para la conductancia promedio, medida en los experimentos.

1.4.3. *Sturnira ludovici*.- Para un total de 185 experimentos de respirometría se utilizaron 4 hembras y 7 machos, cuya masa corporal osciló entre 23 y 34,3g con un promedio de $28,6 \pm 1,17$ g ($N = 11$). La masa corporal promedio de los machos ($30,6 \pm 1,2$ g) fue significativamente mayor ($t = 3,22$; $P = 0,01$) a la de las hembras ($25 \pm 0,89$ g).

Esta especie respondió a los cambios de temperatura ambiente como un endotermo (Figura 4). Por debajo de los $25^\circ C$, las hembras mantuvieron una temperatura corporal independiente del ambiente ($r^2 = 0,022$; $P = 0,4015$; $n = 34$), mientras que los machos regularon su temperatura dependiente de la Ta ($r^2 = 0,113$; $P = 0,024$; $n = 45$). Aunque no se observó diferencias significativas entre las pendientes de regresión entre sexos (ANOVA; sexos, $F = 1,03$; $P = 0,31$), la temperatura corporal de la especie fue dependiente de la ambiental (línea a en Figura 4A; $Tc = 32,19 + 0,072Ta$, la pendiente difiere significativamente de cero, $r^2 = 0,07$; $F = 5,8$; $P = 0,018$; $n = 79$). El ANCOVA indicó que la masa corporal explica parcialmente las diferencias en la regulación de la temperatura corporal; sin embargo, las hembras son mejores termoreguladores que los machos a bajas temperaturas (masa corporal, $F = 53,2$; $P = 0,000$; sexo, $F = 43,67$; $P = 0,0001$; interacción, $F = 0,25$; $P = 0,62$). El promedio de temperatura corporal fue de $33,8 \pm 0,13^\circ C$ ($n = 43$) en un intervalo de temperaturas ambiente entre 18 y $25^\circ C$, independiente del sexo ($t = 0,42$; $P = 0,67$) y de la temperatura ambiente ($r^2 = 0,03$; $P = 0,24$). En seis experimentos, algunos individuos fueron hipotermos a temperaturas ambiente $< 21^\circ C$, con una temperatura corporal entre 21 y $30^\circ C$.

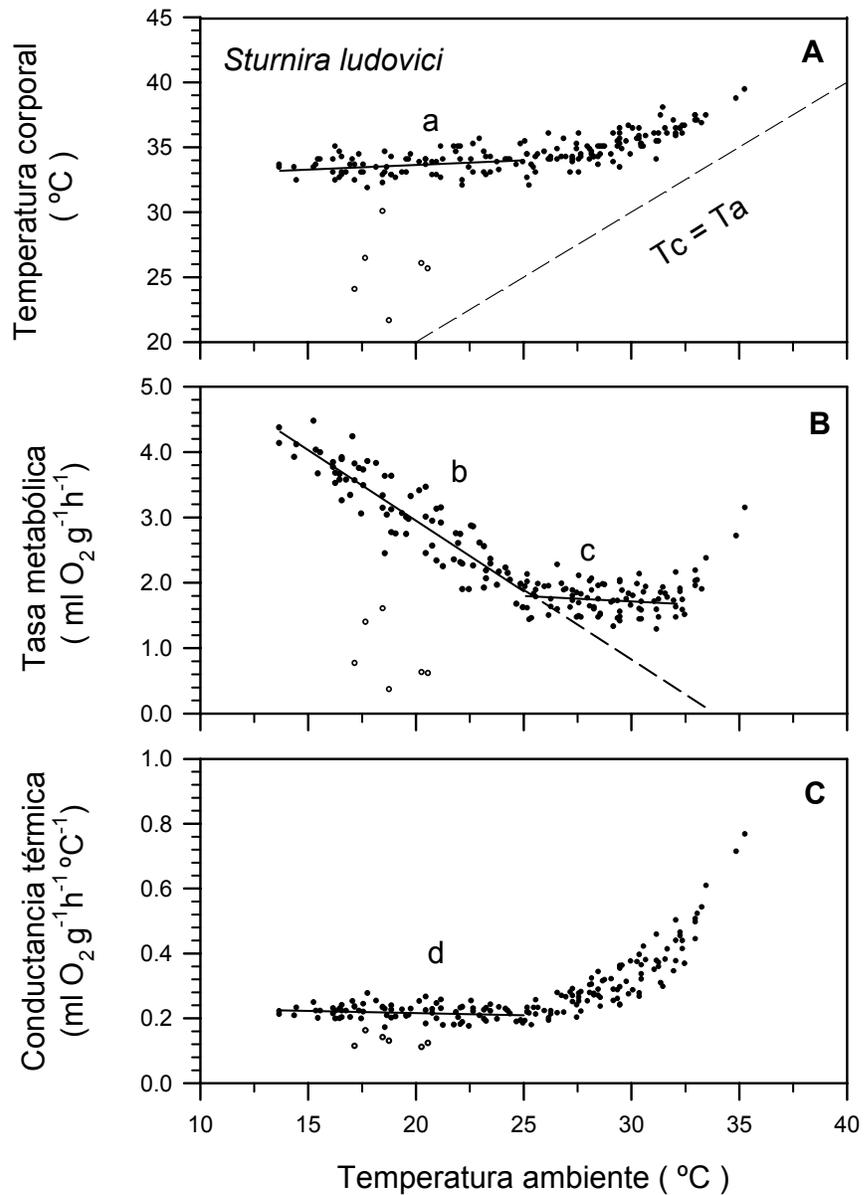


Figura 4. A: Temperatura corporal, B: Tasa metabólica y C: Conductancia térmica húmeda, como función de la temperatura ambiente en *Sturnira ludovici* (N =11 individuos). Las regresiones son indicadas para a: la regulación de la temperatura corporal en normotermos; b: la tasa metabólica por debajo de la termoneutralidad, c: la tasa metabólica basal, d: conductancia térmica por debajo de la termoneutralidad. La línea discontinua en A representa la igualdad entre temperaturas ambiente (T_a) y corporal (T_c). Los círculos blancos representan los individuos hipotermos durante los experimentos. Datos en Tabla 1.

La temperatura crítica inferior para *S. ludovici* fue de 25,6°C. Por debajo de esta temperatura, la tasa metabólica masa-específica incrementó a medida que la temperatura ambiental disminuyó, mostrando diferencias entre machos y hembras ($F = 46,98$; $P = 0,000$). Al igual que con la temperatura corporal, las diferencias en tasa metabólica pueden ser explicadas por las diferencias en masa corporal (ANCOVA; masa corporal, $F = 56,48$; $P = 0,000$; sexo, $F = 1,15$; $P = 0,287$; interacción, $F = 2,67$; $P = 0,11$), para lo cual los valores de machos y hembras fueron analizados conjuntamente de acuerdo a la regresión, $VO_2/m = 7,273 - 0,216Ta$ (línea b en Figura 4B; la pendiente difiere significativamente de cero, $r^2 = 0,824$; $P = 0,000$; $n = 79$). La proyección de la línea de regresión de la tasa metabólica interceptó el eje de temperatura ambiental en 33,7°C y los límites de confianza del intercepto englobaron la medida de temperatura corporal registrada durante los experimentos ($33,4 < T_c < 33,8$). Por su parte los individuos hipotermos mantuvieron tasas metabólicas por debajo de las de normotermos (círculos blancos en Figura 4B).

La zona termoneutral se extendió desde los 25,5°C hasta los 32°C, por encima de la cual la tasa metabólica aumentó progresivamente alcanzando una temperatura corporal máxima de 39,4°C a una temperatura ambiente de 35°C. Las tasas metabólicas basales no fueron diferentes entre sexos (ANCOVA; masa corporal, $F = 34,59$; $P = 0,000$; sexo $F = 0,17$; $P = 0,67$; interacción, $F = 1,48$; $P = 0,23$; línea c en Figura 4B), cuyo promedio fue de $1,77 \pm 0,03$ para los machos y $1,71 \pm 0,03$ ml O₂ g⁻¹ h⁻¹ para las hembras. El consumo de oxígeno promedio en la zona termoneutral fue de $1,74 \pm 0,02$ ml O₂ g⁻¹ h⁻¹ ($n = 82$), o 131% y 137% del valor esperado para mamíferos y murciélagos, respectivamente; con una masa corporal promedio de $27,4 \pm 0,4$ g y 103 % del valor esperado de la curva límite.

La conductancia térmica húmeda disminuyó en ambos sexos a medida que la temperatura ambiente fue menor, haciéndose constante por debajo de la temperatura crítica inferior (<25,5°C) e independiente de la temperatura ambiente (línea d en Figura 4C; la pendiente de la regresión no difiere significativamente de cero, $r^2 = 0,034$; $P = 0,101$; $n = 79$). No se encontraron diferencias entre sexos (ANCOVA; masa corporal, $F = 25,85$; $P = 0,0001$; sexo, $F = 2,6$; $P = 0,11$; interacción, $F = 2,49$; $P = 0,12$). La conductancia térmica mínima promedio fue de $0,22 \pm 0,002$ ml O₂ g⁻¹ h⁻¹ °C⁻¹, o 116% del valor esperado para mamíferos y murciélagos; con una masa corporal de $29,5 \pm 0,5$ g. Este valor de conductancia se encontró dentro del intervalo de confianza del 95%, obtenido de la pendiente de regresión

de tasa metabólica por debajo de la termoneutralidad ($0,216 \pm 0,01$). Los individuos hipotermos mostraron una conductancia promedio ($0,13 \pm 0,007$) significativamente menor ($t = 9,6$; $P = 0,000$; $n = 6$) a los normotermos (círculos blancos en Figura 4C).

1.4.4. Comparación entre especies.— La temperatura corporal de los individuos normotermos de las tres especies fue ligeramente dependiente de la temperatura ambiente; igualmente, sólo los individuos de *S. bidens* mostraron una respuesta heteroterma por debajo de la zona termoneutral. Las temperaturas más bajas a las cuales la temperatura corporal normotérmica puede ser mantenida por más de 2 h fue de 14°C para *S. bidens* y 12°C para *S. bogotensis* (Figuras 2 y 3, respectivamente). *S. ludovici* mantuvo una temperatura corporal normal a los 13°C y no se realizó experimentos a menores temperaturas para este frugívoro (Figura 4). La temperatura crítica inferior para las tres especies osciló entre 25 y $25,6^{\circ}\text{C}$; sin embargo, no es posible dar un intervalo de confianza para determinar si existen diferencias entre sexos o especies, debido al método utilizado para estimar dicha temperatura crítica inferior.

La temperatura corporal varió significativamente entre las especies (ANOVA; $F = 15,52$; $P = 0,000$). Aunque las diferencias parecen estar relacionadas, al menos parcialmente, con la masa corporal (masa, $F = 584,97$; $P = 0,000$; *S. bidens* < *S. bogotensis* < *S. ludovici*), el ANCOVA indicó que la temperatura corporal promedio fue similar (ANCOVA; masa corporal, $F = 4,24$; $P = 0,04$; especies, $F = 1,01$; $P = 0,367$; interacción, $F = 3,27$; $P = 0,042$). Por el contrario, las diferencias en la T_c a bajas temperaturas fueron independientes de la masa corporal (ANCOVA; masa corporal, $F = 1,14$; $P = 0,29$; especies, $F = 7,15$; $P = 0,001$; T_a , $F = 0,004$; $P = 0,95$; interacción, $F = 2,17$; $P = 0,12$). Una prueba *a-posteriori* de comparación múltiple (Tukey HSD) mostró que *S. bidens* y *S. bogotensis* mantuvieron temperaturas corporales significativamente menores a las de *S. ludovici*. Las aparentes diferencias en la regulación de la temperatura entre las especies no parecen ser explicadas por las variaciones en la masa corporal.

La tasa metabólica de los normotermos, por debajo de la termoneutralidad incrementó linealmente en todas las especies y sólo *S. bidens* mostró un patrón de tasas metabólicas más bajas, correspondientes a los individuos que entraron en torpor (Figura 2). Aunque la masa corporal es responsable de la mayor parte de la variación en la tasa

metabólica ($r^2 = 0,95$), las pendientes de las líneas de regresión en función de la masa corporal fueron significativamente diferentes entre las especies. (ANCOVA; masa corporal, $F = 94,2$; $P = 0,0001$; especies, $F = 15,33$; $P = 0,0001$; Ta , $F = 1177,3$; $P = 0,0001$; interacción, $F = 4,33$; $P = 0,014$). Igualmente, el consumo de oxígeno en la zona de termoneutralidad varió significativamente (ANCOVA; masa corporal, $F = 143,84$; $P = 0,0001$; especies, $F = 3,63$; $P = 0,022$; Ta , $F = 0,21$; $P = 0,64$; interacción, $F = 0,30$; $P = 0,76$; Figura 5); sólo *S. ludovici* mostró una *TMB* significativamente mayor a la esperada para su masa corporal (Tukey HSD). La variación intra-específica en la *TMB* en las tres especies, mostró que fue independiente de la masa corporal ($F = 0,04$; $P = 0,84$; $n = 72$; Figura 5). Además se puede apreciar en la Figura 5 que los individuos de una misma especie mostraron *TMB* por encima y por debajo de la curva límite. *S. bidens* fue la única que mostró tasas basales generalmente por debajo de la curva esperada para mamíferos (Figura 5).

La conductancia térmica incrementó exponencialmente por encima de los 25°C de temperatura ambiente en las tres especies. Por debajo de esta temperatura, la conductancia térmica mínima fue significativamente diferente entre ellas, a pesar de que las variaciones en masa corporal fueron tomadas en cuenta para la comparación (ANCOVA; masa corporal, $F = 166,04$; $P = 0,0001$; especies, $F = 8,50$; $P = 0,0003$; Ta , $F = 1,57$; $P = 0,21$; interacción, $F = 0,51$; $P = 0,60$). Igualmente, la prueba de Tukey HSD mostró que las conductancias mínimas de *S. bogotensis* y *S. ludovici* fueron significativamente mayores a la de *S. bidens*. El largo del pelaje fue significativamente diferente entre las tres especies ($F = 13,23$; $P = 0,0001$; Tukey HSD), donde los individuos de *S. ludovici* mostraron el pelaje más corto ($7,59 \pm 0,09$; $N = 21$) que los de *S. bidens* ($8,05 \pm 0,1$; $N = 20$) y *S. bogotensis* ($8,3 \pm 0,11$; $N = 20$).

1.5. DISCUSIÓN

1.5.1. Regulación de la temperatura corporal.- Las tres especies respondieron como homeotermos a los cambios de temperatura ambiente, a pesar de no tener una.

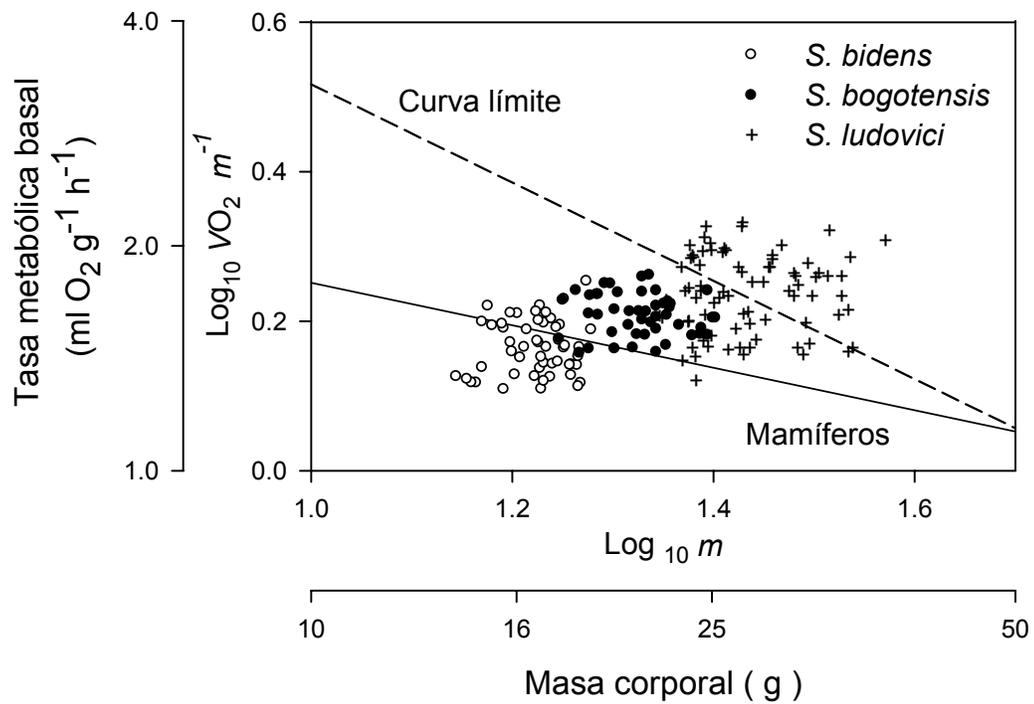


Figura 5. Tasa metabólica basal (*TMB*) en individuos normotermos de las tres especies de *Sturnira*, en función de su masa corporal (*m*). Línea discontinua: Curva límite mínima para la endotermia continua ($TMB = 15,56m^{-0,67}$; McNab 1983). Línea continua: relación alométrica para mamíferos ($TMB = 3,45m^{-0,287}$; McNab 1988).

termoregulación precisa por debajo de la zona termoneutral. Similar a lo referido para *S. erythromos*, la doble respuesta observada en algunos individuos de *S. bidens*, sugiere que esta especie entra en torpor facultativo, reduciendo su temperatura corporal y manteniéndola sólo 5-6°C por encima de la del ambiente (Soriano *et al.* 2002). Durante el torpor, el valor más bajo de consumo de oxígeno para *S. bidens* y *S. erythromos*, se produjo a una T_a entre los 17-18°C, por debajo de la cual los requerimientos energéticos incrementaron, como puede observarse en los valores de tasa metabólica, mientras que por encima, el costo de torpor incrementó más lentamente (Figura 2; Figura 2 en Soriano *et al.* 2002). Las temperaturas corporales en este punto (19-23°C) fueron similares a las observadas en murciélagos nectarívoros e insectívoros tropicales que utilizan este mecanismo (Bartels & Geiser 1998; Bonaccorso & McNab 1997; Genoud & Bonaccorso 1986; Genoud *et al.* 1990). Algunas observaciones sugieren que las T_c mínimas de las especies que entran en torpor no están relacionadas con la masa corporal, sino con las condiciones ambientales donde viven (Geiser & Ruf 1995).

Las temperaturas de los refugios de *Sturnira* pueden alcanzar valores entre 15-17°C (obs. personal), las cuales están muy cerca de la T_c mínimas que los *Sturnira* mantienen durante el torpor. Esta aparente imposibilidad de disminuir aún más la T_c puede tener importantes implicaciones para la biogeografía de *Sturnira* (Bonaccorso & McNab 1997; Geiser *et al.* 1996; Law 1994). Sin embargo, el desplazamiento de la zona de termoneutralidad (ZTN) hacia menores T_a puede significar una adaptación a las bajas temperaturas, a las cuales están sujetos los *Sturnira* en su hábitat (Yarbrough 1971), determinando su límite superior de distribución. La disminución de la temperatura crítica inferior (T_{ci}), implica que el diferencial entre la T_c y T_{ci} reduce el gasto de energía para la regulación de la T_c . Este desplazamiento también muestra que la temperatura crítica máxima (T_{cm}) puede reducirse, debido a que la mayoría de los individuos que fueron colocados experimentalmente a temperaturas por encima de los 33-35°C (Tabla 1), no parecen ser capaces de disipar el calor para evitar el sobrecalentamiento, causando el deceso de los animales en algunos casos. Este límite podría determinar la distribución de los *Sturnira* de montaña hacia bajas elevaciones, donde las T_a podrían ser más altas.

Tabla 1. Comparación energética de murciélagos frugívoros de las familias Phyllostomidae y Pteropodidae. Abreviaturas: *TMB* = tasa metabólica basal masa-específica; *C* = conductancia térmica masa-específica; %*TMB'* = porcentaje valor esperado de tasa metabólica basal (McNab 1988); %*C'* = valor esperado de conductancia térmica (Herreid & Kessel 1967); *F* = cociente entre valor esperado de la tasa metabólica basal y conductancia térmica; *Tc* = temperatura corporal; *Tci* = temperatura crítica inferior; *Tcm* = temperatura crítica máxima; TR = temperatura del refugio; D = distribución, C = continental, I = insular; E = elevación, B = bajas elevaciones; A = altas elevaciones; R = Región, TR = Trópico, ST = Subtrópico; N = no entra en torpor; S = entra en torpor; RT = regulación de la temperatura corporal, B = buena, I = intermedia, P = pobre; ? = información obtenida de otras especies del género. Para las especies que en la literatura existía más de un valor para un parámetro dado, se tomó el promedio (si no diferían en más del 5%) o el valor más bajo (si diferían en más del 5%). En especies con dimorfismo sexual fueron tomados los valores promedio y son representados dentro de paréntesis.

TAXÓN	Masa (g)	% TMB	% TMB'	C	%C'	F	Tc	Tci	Tcm	TR	REFUGIO	D	E	R	T	RT
Phyllostomidae																
<i>Artibeus concolor</i> ¹	19,7	1,67	114	0,21	91	1,3	35,3	28			Follaje	C	B	TR	N	B
<i>A. fimbriatus</i> ²	63,9	1,22	117								Follaje	C	B	TR	N	
<i>A. jamaicensis</i> ¹	45,2	1,25	108	0,14	92	1,2	36,4	25	35,8		Follaje	C	B	TR	N	B
<i>A. lituratus</i> ^{1,2}	69,7	1,24	121	0,11	90	1,3	37,3	25	37,7	19	Follaje/Cuevas	C	B	TR	N	B
<i>Carollia perspicillata</i> ^{1,2}	13,9	2,1	129	0,27	99	1,3	36,4	28,2	37,7	24,3	Cuevas/Troncos	C	B	TR	N	B
<i>Chiroderma doriae</i> ²	19,9	1,56	107							26,4		C	B	TR	N	
<i>Platyrrhinus lineatus</i> ^{1,2}	22,3	1,38	97	0,19	89	1,1	36,4	28			Follaje	C	B	TR	N	B
<i>Rhinophylla pumilio</i> ¹	9,5	1,71	95	0,31	93	1,0	34,7	30	37			C	B	TR	N	B
<i>Sturnira bidens</i> ³	16,8	1,47	96	0,19	76	1,3	33,5	25	33	15	Troncos?	C	A	TR	S	P
<i>S. bogotensis</i> ³	21,4	1,62	113	0,21	95	1,2	32,8	25	37	15	Troncos?	C	A	TR	N	I
<i>S. erythromos</i> ⁴	15,0	2,01	127	0,26	101	1,3	34,4	25,5	36	15	Troncos?	C	A	ST	S	P
<i>S. lilium</i> ¹	21,9	1,79	126	0,19	87	1,4	36,4	28,1	37,1	28,4	Troncos	C	B	ST	N	B
<i>S. ludovici</i> ³	27,4	1,74	130	0,22	113	1,2	33,8	26	35	15	Troncos?	C	A	TR	N	I
<i>S. tildae</i> ²	20,5	1,95	135								Troncos?	C	B	TR	N	
<i>Uroderma bilobatum</i> ¹	16,2	1,64	106	0,25	99	1,1	35,1	28	35,6		Follaje	C	B	TR	N	B
<i>Vampyressa pussila</i> ¹	8,8	2,11	114							27,3		C	B	TR	N	
Pteropodidae																
<i>Cynopterus brachyotis</i> ⁵	37,4	1,27	104	0,19	114	0,9	36,5	30	36		Árboles	C	B	TR	N	B
<i>Dobsonia anderseni</i> ⁶	241,4	0,72	101	0,09	131	0,8	36,4	28	34		Cuevas	I	B	TR	N	B
<i>D. minor</i> ⁶	73,7	1,01	100	0,12	101	1,0	36,1	28	35		Árboles	C	B	TR	N	B

Tabla 1. Continuación. Comparación energética de murciélagos frugívoros de las familias Phyllostomidae y Pteropodidae. Abreviaturas: *TMB* = tasa metabólica basal masa-específica; *C* = conductancia térmica masa-específica; %*TMB* = porcentaje valor esperado de tasa metabólica basal (McNab 1988); %*C* = valor esperado de conductancia térmica (Herreid & Kessel 1967); *F* = cociente entre valor esperado de la tasa metabólica basal y conductancia térmica; *Tc* = temperatura corporal; *Tci* = temperatura crítica inferior; *Tcm* = temperatura crítica máxima; *TR* = temperatura del refugio; *D* = distribución, *C* = continental, *I* = insular; *E* = elevación, *B* = bajas elevaciones; *A* = altas elevaciones; *R* = Región, *TR* = Trópico, *ST* = Subtrópico; *N* = no entra en torpor; *S* = entra en torpor; *RT* = regulación de la temperatura corporal, *B* = buena, *I* = intermedia, *P* = pobre; ? = información obtenida de otras especies del género. Para las especies que en la literatura existía más de un valor para un parámetro dado, se tomó el promedio (si no diferían en más del 5%) o el valor más bajo (si diferían en más del 5%). En especies con dimorfismo sexual fueron tomados los valores promedio y son representados dentro de paréntesis.

TAXÓN	Masa	%					<i>F</i>	<i>Tc</i>	<i>Tci</i>	<i>Tcm</i>	<i>TR</i>	REFUGIO	<i>D</i>	<i>E</i>	<i>R</i>	<i>T</i>	<i>RT</i>
	(g)	<i>TMB</i>	<i>TMB'</i>	<i>C</i>	% <i>C'</i>												
Pteropodidae																	
<i>D. moluccensis</i> ⁶	404,3	0,91	148	0,09	177	0,8	36,8	27	36		Cuevas	<i>C</i>	<i>B</i>	<i>TR</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	
<i>D. praedatrix</i> ⁶	179,5	0,79	102	0,08	105	1,0	37,1	27	32,5		Cuevas	<i>I</i>	<i>B</i>	<i>TR</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	
<i>Nyctimene albiventer</i> ⁶	30,9	0,88	68	0,09	51	1,3	35,9	28	33,5		Árboles	<i>C</i>	<i>B</i>	<i>TR</i>	<i>N</i>	<i>I</i>	
<i>N. cyclotis</i> ⁶	40,4	1,60	134	0,09	54	2,5	36	17	34		Árboles	<i>C</i>	<i>A</i>	<i>TR</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	
<i>Paranyctimene raptor</i> ⁶	23,6	1,04	75	0,15	71	1,0	33,8	27	35		Árboles	<i>C</i>	<i>B</i>	<i>TR</i>	<i>S</i>	<i>I</i>	
<i>Pteropus giganteus</i> ⁷	(562,2)	0,52	93	0,02	46	2,0	36,7	30			Árboles	<i>C</i>	<i>B</i>	<i>TR</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	
<i>P. hypomelanus</i> ⁷	(520,8)	0,56	98	0,03	58	1,7	35,7	30			Árboles	<i>I</i>	<i>B</i>	<i>TR</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	
<i>P. poliocephalus</i> ⁸	598,0	0,53	96	0,02	55	1,7	37	17	35		Árboles	<i>C</i>	<i>B</i>	<i>ST</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	
<i>P. pumilus</i> ⁷	194,2	0,65	85	0,05	68	1,3	36,1	23			Árboles	<i>I</i>	<i>B</i>	<i>TR</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	
<i>P. rodricensis</i> ⁷	254,5	0,53	75	0,05	78	1,0	36,5	24			Árboles	<i>I</i>	<i>B</i>	<i>TR</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	
<i>P. vampyrus</i> ⁷	1024,3	0,78	165	0,03	103	1,6	36,9	30			Árboles	<i>C</i>	<i>B</i>	<i>TR</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	
<i>Rousettus aegyptiacus</i> ⁹	146,0	0,84	101	0,10	118	0,9	34,8	31	34		Árboles	<i>C</i>	<i>B</i>	<i>ST</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	
<i>R. amplexicaudatus</i> ⁶	91,5	1,14	121	0,11	103	1,2	36,5	26	34		Cuevas	<i>C</i>	<i>B</i>	<i>TR</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	

¹McNab 1982b; ²Cruz-Neto et al.2001; ³Este estudio; ⁴Soriano et al. 2002; ⁵McNab 1989b; ⁶McNab & Bonaccorso 2001; ⁷McNab & Armstrong 2001; ⁸Bartholomew et al. 1964; ⁹Noll 1979.

Algunos individuos entraron en hipotermia durante los experimentos sin recuperarse posteriormente, al igual que ha sido observado en otros frugívoros (Audet & Thomas 1997; Heithaus *et al.* 1975). La ausencia de grasa parda en estas especies pudiera indicar que no acumulan grandes reservas de grasa. Bajo estas circunstancias, podría pensarse que las reservas internas en *Sturnira* podrían ser pequeñas (McNab 1976). Por lo tanto, la hipotermia observada en algunos individuos sería producto de una reducción de las reservas en un corto período (entre 2-3 h) o a malas condiciones nutricionales. Considerando que la relación entre las reservas de grasa y la tasa de uso para mantener la T_c son proporcionales a la masa corporal (p. ej. $m^{1,0}/m^{0,713}$; modificado de McNab 1982a), el período de tolerancia a la inanición ($m^{0,287}$), dependerá del tamaño. Sin embargo, sí el tamaño de los murciélagos está limitado por el tipo de recurso que ellos usan, la tolerancia a la inanición puede ser incrementada reduciendo la tasa a la cual las reservas son usadas. Consecuentemente, la regulación de la temperatura podría ser abandonada en masas pequeñas (McNab 1982a), como *S. bidens* y *S. erythromos*; mientras que para las especies intermedias o grandes (*S. bogotensis* y *S. ludovici*), podría ser mantenida por mayores períodos de tiempo.

1.5.2. Tasa metabólica basal.- La hipótesis sobre las altas *TMB* en los frugívoros de montaña no fue demostrada para todas las especies estudiadas. De éstas, sólo *S. ludovici* mostró una *TMB* por encima del intervalo de confianza del 95% de la regresión obtenida de la *TMB* de murciélagos frugívoros de bajas elevaciones, en función de su masa corporal (Figura 6A). Por el contrario, las *TMB* de *S. bogotensis* y *S. bidens* mostraron valores similares a los referidos para otros frugívoros. En un estudio previo, *Sturnira erythromos* (15,9 g), y otras dos especies que se encuentran en las altas elevaciones, exhibieron *TMB* por encima de lo esperado (Soriano *et al.* 2002). En el caso de *S. erythromos*, el corto tiempo de experimentación utilizado por estos autores (~1,5 h), sugiere que el valor estimado como *TMB* corresponde a la tasa metabólica de reposo (*TMR*). Por consiguiente, si la *TMR* es equivalente a 1,25 veces la *TMB* (Aschoff & Pohl 1970; Grodzinski & Wunder 1975; Kendeigh 1970), donde $TMR = 2,51 \text{ ml O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$, la *TMB* debería ser $2,01 \text{ ml O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ó 129 % ($m = 15,9 \text{ g}$). Este valor es superior al observado en *S. bidens*, cuya *TMB* equivale al 73% de la calculada para *S. erythromos*.

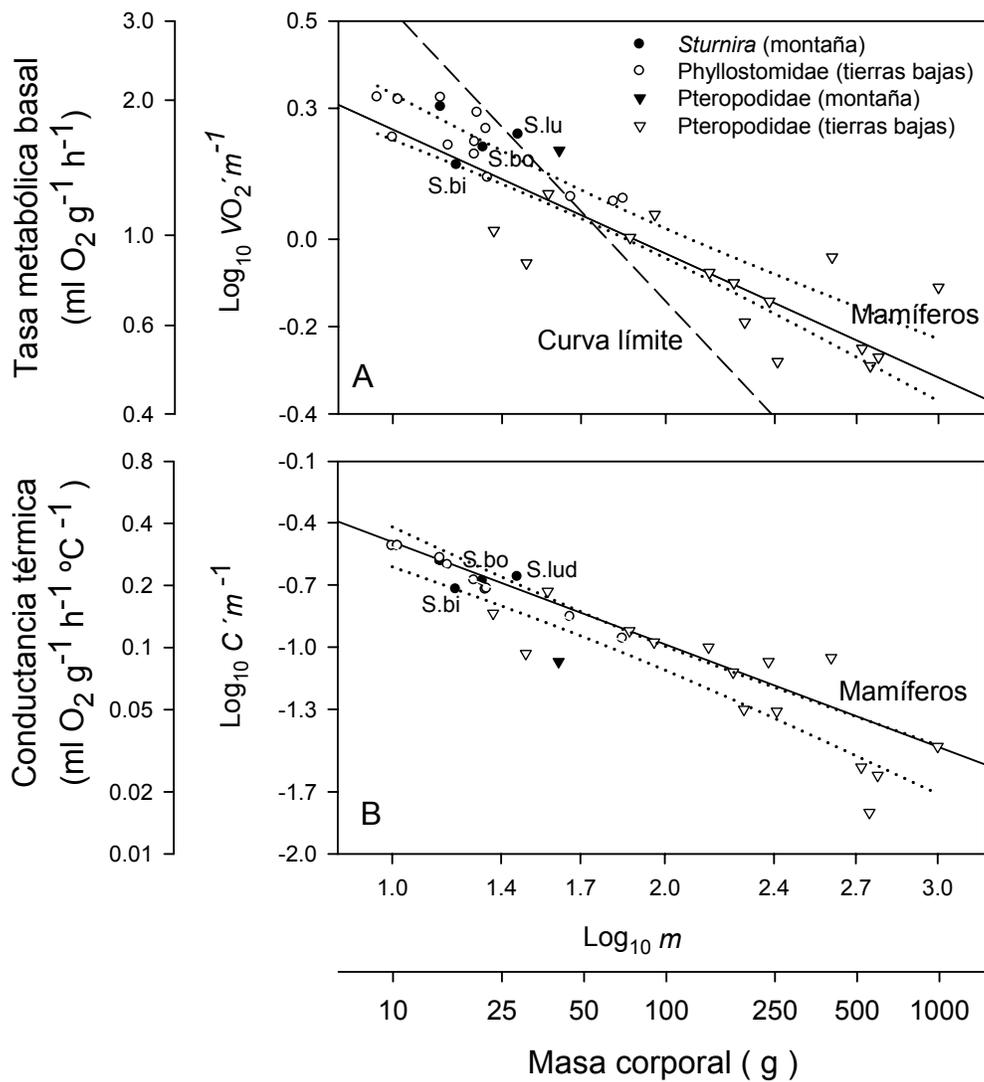


Figura 6.A. Log₁₀ tasa metabólica basal masa-específica como función del Log₁₀ masa corporal en murciélagos frugívoros neotropicales y pteropódidos. B. Log₁₀ conductancia térmica mínima masa-específica como función del Log₁₀ masa corporal en murciélagos frugívoros. Línea discontinua: Curva límite mínima para la endotermia continua ($TMB = 15,56m^{-0,67}$; McNab, 1982a; 1983). Línea continua en A: relación alométrica de la TMB para mamíferos ($TMB = 3,45m^{-0,287}$; McNab 1988) y en B: relación alométrica de la conductancia térmica húmeda, C' para mamíferos ($C' = 1,02 m^{-0,5}$; Herreid & Kessel 1967). Líneas punteadas: intervalo del 95% de confianza. Las especies de montaña estudiadas son indicadas: S.bi = *Sturnira bidens*; S.bo = *S. bogotensis*; S.lu = *S. ludovici*.

La mayoría de los pequeños frugívoros neotropicales (<50g) tienen *TMB* menores a lo esperado por la curva límite (McNab 1982a; Figura 6A). Sólo las especies estudiadas más pequeñas como *Sturnira bidens* y *S. erythromos* entran en torpor (Soriano *et al.* 2002; este estudio). Aunque la presencia de bajas *TMB* en pequeñas masas corporales han sido asociadas con la capacidad de entrar en torpor como es el caso de *S. bidens* (Bonaccorso & McNab 1997), también pueden hacerlo aquellas cuyas *TMB* estén por encima de la curva límite, pero que no pueden mantener el diferencial de temperatura con el ambiente (McNab 1983), como es el caso de *S. erythromos* (Tabla 1), quién se encuentra en el límite de su endotermia continua. El uso del torpor ha sido asociado a bajas temperaturas ambientales, pero algunas evidencias sugieren que no es una adaptación exclusiva. En los trópicos de bajas elevaciones los murciélagos filostómidos, así como pteropódidos pueden utilizar facultativamente la heterotermia o el torpor diario como mecanismo de ahorro de energía; el cual puede estar relacionado con una limitada capacidad de almacenar grasas, como respuesta a períodos de escasez de recursos o una mayor actividad durante el reposo (Audet & Thomas 1997; Bartels *et al.* 1998; Bonaccorso McNab 1997; Coburn & Geiser 1998; Genoud *et al.* 1990; McNab & Bonaccorso 2001; Law 1994; Studier & Wilson 1970). La disminución de las tasas metabólicas en los frugívoros de montaña, *Sturnira bidens* y *S. erythromos* en temperaturas moderadas (< 25°C) demuestra que el torpor es efectivo para disminuir el gasto de energía a temperaturas que están por encima de la *Ta* que se encuentra normalmente en las selvas nubladas andinas (< 17°C).

De manera similar a la *Tc* mínima, las tasas metabólicas de torpor (*TMT*) para *Sturnira bidens* y *S. erythromos* (0,42 ml y 0,63 O₂ g⁻¹ h⁻¹; respectivamente) fueron más altas que las predichas para heterotermos (Geiser 1988), pero semejantes a las de pteropódidos que se distribuyen en zonas tropicales y subtropicales de bajas elevaciones (Bartels *et al.* 1998; Geiser *et al.* 1996). La *TMT* en estos murciélagos significó una reducción en el gasto de energía entre el 69%-71%, en relación a los individuos normotermos que descansan a la misma temperatura ambiente. A una *Ta* = 18°C, se observó el mínimo consumo de oxígeno de torpor; por debajo de la cual los murciélagos termoregulan. A esta *Ta*, el *Q*₁₀ entre la *TMB* y el promedio de *TMT* fue de 2,68 para *S. bidens* y de 2,1 para *S. erythromos*, valores que se encuentran en el intervalo de las

reacciones biológicas ($Q_{10} = 2-3$), indicando que la reducción de la tasa metabólica por debajo de la *TMB* se debe al efecto de la temperatura sobre las reacciones químicas (Bartels *et al.* 1998; Geiser 1988; Hosken & Withers 1997). Si los frugívoros tropicales son incapaces de reducir el gasto metabólico durante el torpor más allá del impuesto por el efecto de la temperatura, es posible explicar parcialmente su distribución restringida a las áreas tropicales y de montaña, donde las temperaturas ambientales dentro de sus refugios no son menores a los 15°C (Obs. personal).

1.5.3. Conductancia térmica.- Los *Sturnira* tienen conductancias térmicas mínimas que se encuentran dentro del intervalo de confianza del 95% de la regresión para frugívoros de bajas elevaciones (Figura 6B) y no difiere significativamente de las de otros frugívoros (ANCOVA; masa, $F = 7,31$; $P = 0,022$; elevación, $F = 0,173$; $P = 0,67$; $N = 13$). Algunas características morfológicas como su pelaje largo y denso y una reducción en el uropatagio en todos los miembros del género pueden contribuir a la reducción de su conductancia. Las diferencias en el largo del pelaje, podrían explicar las variaciones observadas entre estas especies. Así por ejemplo, los individuos de *S. ludovici* exhiben el pelaje más corto, coincidiendo con una mayor C (112%), mientras que *S. bidens* y *S. bogotensis*, muestran el pelaje más largo con una menor C (79 y 95%, respectivamente). En *S. bidens* los individuos normotermos alcanzaron una C aproximadamente 24% más baja de lo esperado para mamíferos de su misma masa corporal (Herreid & Kessel 1967). Durante el torpor, la C de esta especie disminuyó a un valor mínimo que fue 50% más bajo del esperado, y no correlacionado con la *TMT*. Es probable que la disminución de C sea una consecuencia del descenso de la tasa metabólica debido a la hipotermia causada probablemente por una circulación periférica reducida, la cual podría actuar como aislamiento adicional (Hosken & Withers 1997; 1999). Esto es apoyado por el incremento de la C en los individuos tórpidos que aumentaron su T_c y tasa metabólica (Figura 2). La disminución de la C en los individuos que entran en torpor le permite a *S. bidens* reducir la pérdida de calor, por lo tanto la reducción observada en la T_c es una consecuencia directa de la disminución de la *TMB*.

Las conductancias térmicas pueden variar entre las especies según el tipo de refugio diurno que utilicen (McNab & Bonaccorso 2001). Muy poco se conoce sobre los

refugios que utilizan los *Sturnira* en la alta montaña. Hasta el momento se ha reportado que a 1800 m de elevación, *S. bidens* y posiblemente *S. aratahomasi* utilizan cuevas (Tamsitt *et al.* 1986), mientras que en bosques de tierras bajas, *S. lilium* usa troncos huecos, palmas y lianas (Fenton *et al.* 2000). En la selva nublada se han encontrado individuos de *C. perspicillata* en troncos huecos (Obs. personal), y probablemente *Sturnira* pueda utilizarlos también como refugio. Se ha estimado que las temperaturas ambiente en su interior puede estar alrededor de los $15,4^{\circ}\text{C} \pm 0,4$ (Obs. personal), valor que se encuentra por debajo del *T_{ci}* en *Sturnira*. Esto podría representar un compromiso entre permanecer normotérmico con una tasa metabólica relativamente baja, que le permita evitar el exceso de pérdida de agua (Brown & Bernard 1994) o una alta tasa y una mayor pérdida evaporativa (Webb *et al.* 1995). Estas dos alternativas parecen estar representadas en las especies estudiadas. Sin embargo, la magnitud de su respuesta puede depender del comportamiento gregario o solitario, que utilicen estas especies para reducir la pérdida de agua o de calor (Arends *et al.* 1995; Audet & Fenton 1988; Davis 1970; Genoud 1993; Kurta & Kunz 1988; McNab 1974; Rodríguez-Durán 1995; Studier 1970; Thomas & Cloutier 1992; Webb *et al.* 1995).

1.5.4. Implicaciones ecológicas y fisiológicas del tamaño corporal.- La masa corporal puede ser un factor determinante en la utilización o no del torpor en los miembros del género *Sturnira*, principalmente en los que habitan en los ambientes de montaña. Por una parte, las especies más pequeñas que alcanzan las altas elevaciones, requieren menos recursos disponibles que las de mayor tamaño, debido a su menor *TMB* total, lo cual puede ser favorecido en ambientes con baja productividad (McNab 1992; Tanner 1980; Terborgh 1977). El costo de la endotermia podría ser mayor en masas pequeñas, si éste se compara a nivel masa-específico, pero en términos absolutos es superior en las especies grandes debido a que la *TMB* total es proporcional a $m^{0,713}$ (McNab 1982a; Morrison 1959; Lasiewski 1963). En ambientes con bajas temperaturas, las respuestas termoregulatorias y metabólicas observadas dentro de las especies del género son más diversas de lo esperado. La capacidad que tienen las más pequeñas de entrar en torpor facultativo, mientras que las de mayor talla mantienen *TMB* y *C* similares a las encontradas en otros murciélagos frugívoros, sugiere que su respuesta puede estar

condicionada al balance entre dieta, gasto de termoregulación y tamaño corporal, los cuales podrían definir los límites de distribución en estas especies.

Aunque otro factor potencialmente asociado a la variación en *TMB* es la filogenia (Cruz-Neto *et al.* 2001; McNab 1986; 2003), no es posible pensar que las *TMB* han permanecido constantes desde que apareció la frugivoría dentro de los filostómidos. Por el contrario, McNab (2003) propone que los cambios en la dieta de esta familia, también ocurrieron con la filogenia, reflejándose en sus *TMB*. Así por ejemplo, él dividió a los frugívoros en subcategorías según el tipo de frutos que consumen, concluyendo que los especialistas de *Piper*, *Vismia* y/o *Solanum* (*Carollia* y *Sturnira*) tienen tasas metabólicas mayores a los que consumen *Ficus* spp. Estas conclusiones no son apoyadas por los resultados obtenidos para *Sturnira*, puesto que en el caso de *S. bidens* y *S. erythromos*, las diferencias en sus *TMB* podrían estar relacionadas con sus preferencias alimentarias (Capítulo 3), mientras que el uso del torpor con su menor tamaño corporal. La filogenia en este caso no puede explicar porque *S. bogotensis*, un taxón hermano de *S. erythromos* no entra en torpor, mientras que *S. bidens* quién pertenece a un subgénero distinto si lo hace (Pacheco & Patterson 1991; Villalobos & Valerio 2002).

La doble respuesta metabólica observada en *Sturnira* pudiera representar las limitaciones impuestas por la calidad nutricional de los frutos que utilizan y su contenido de energía (McNab 2003; Morrison 1980a; Thomas 1984a). Sin embargo, su dieta compuesta principalmente por solanáceas, piperáceas y aráceas (Capítulo 3), sugiere que la alta calidad nutricional de estos frutos (Dinerstein 1986; Herbst 1983 citado por Fleming 1988; Herbst 1985) pudiera satisfacer sus necesidades. No obstante, a pesar de utilizar recursos similares, las *TMB* de estas especies difieren entre sí. El incremento de la tasa metabólica en dietas con altos contenidos energéticos, permite mantener una temperatura corporal normotérmica, favoreciendo a las especies de menor tamaño debido a la desventaja térmica que representa la mayor relación superficie-volumen. Alternativamente, en dietas con bajos contenidos de energía, los animales se ven obligados a disminuir su tasa metabólica, para mantener constante su masa corporal (Audet & Thomas 1997), lo cual puede interpretarse de la independencia del tamaño con el uso del torpor en *S. bidens* y *S. erythromos* (Soriano *et al.* 2002). Es probable que esta doble respuesta refleje cambios en la calidad y disponibilidad de los recursos. La

endotermia en estas especies se mantiene, mientras los recursos sean abundantes, de lo contrario, podrían abandonar la termoregulación, disminuyendo sus tasas metabólicas y entrando en torpor (Delorme & Thomas 1996). Aunque la calidad nutricional de los frutos puede representar un papel importante en la energética de los frugívoros (Fleming 1986; McNab 2003); sin embargo, está no explica las bajas tasas metabólicas observadas en *S. bidens*, así como las altas en algunas especies del género *Artibeus*, quienes por lo general consumen recursos de menor calidad (Cruz-Neto *et al.* 2001; McNab 1982a).

1.5.5. Patrones de distribución altitudinal y límites fisiológicos.- De las 14 especies reconocidas para el género *Sturnira*, aproximadamente la mitad de ellas alcanzan las altas elevaciones, mientras que las otras son exclusivas de tierras bajas o entran marginalmente a los ambientes de montaña (Contreras-Vega & Cadena 2000; de la Torre 1961; Simmons 2005). Dentro del género, *Sturnira lilium*, *S. erythromos* y *S. ludovici* tienen la distribución latitudinal más amplia, que abarca desde el Noroeste de México hasta las zonas subtropicales de Sur América (Gannon *et al.* 1989; Giannini & Barquez 2003; Simmons 2005). En el Norte de Argentina, *S. lilium* y *S. erythromos* pueden encontrarse sintópicas, pero *S. lilium* ocupa preferentemente las zonas bajas (<1200m), mientras que *S. erythromos* las de mayor elevación (Giannini 1999). Ambas especies muestran una amplia tolerancia climática relacionada con sus capacidades termoregulatorias que podrían explicar su distribución en las zonas subtropicales (Audet & Thomas 1997; Soriano *et al.* 2002).

Por su parte, *S. ludovici* con una tasa metabólica por encima de lo esperado, es la única de las tres especies estudiadas que presenta una amplia distribución altitudinal (500-3000 m). Aunque *S. ludovici* puede ser considerado un complejo de especies (Timm & LaVal 1998), en los Andes de Venezuela, se encuentra preferentemente por debajo de los 2200m. Su tamaño intermedio podría favorecer los movimientos altitudinales, en búsqueda de recursos que satisfagan sus altos requerimientos energéticos y nutricionales, explicando así sus capturas a mayores elevaciones. En contraste, aunque *S. bogotensis* y *S. bidens* se encuentran restringidos principalmente a la regiones tropicales de alta montaña (>2000m; Molinari & Soriano 1987; Simmons 2005), mostraron patrones termoregulatorios que responden a sus diferencias en masa corporal (Figura 6A). La

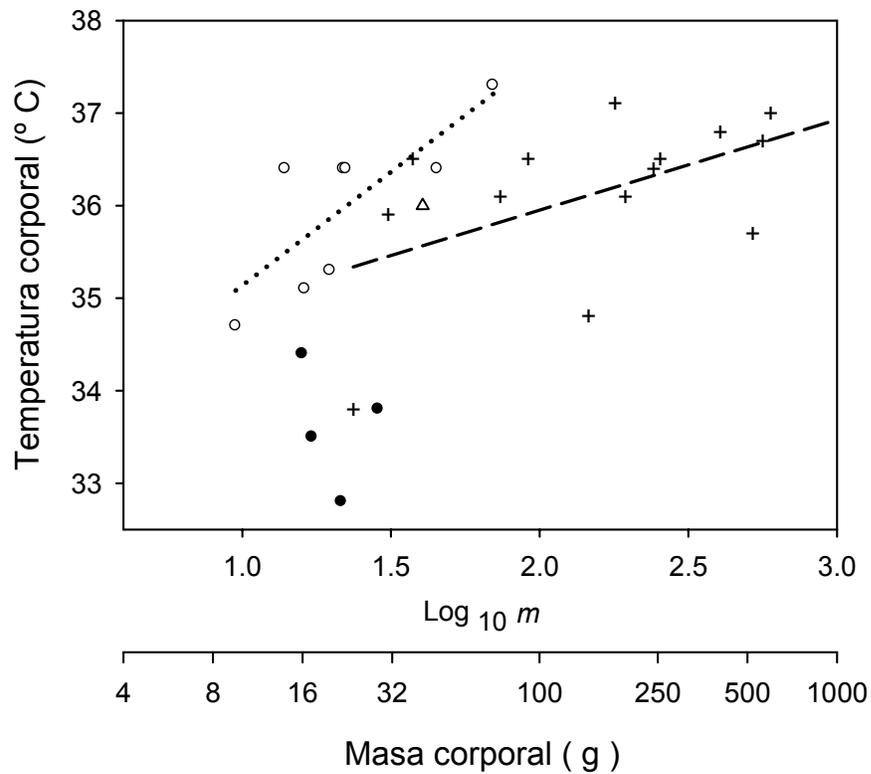
ausencia del torpor en *S. bogotensis* podría estar relacionada con su capacidad de termoregular, manteniendo altas *TMB* y evitando la pérdida de calor debido a su menor relación superficie-volumen.

Los intervalos de distribución altitudinal de los *Sturnira* también son amplios y pocas especies son exclusivas de las altas elevaciones (>2000m). Aunque se ha propuesto que el género proviene de un ancestro de tierras bajas (de la Torre 1961; Koopman 1982), los análisis realizados por Pacheco & Patterson (1991) y Villalobos & Valerio (2002) colocan el clado de *S. bidens* y *S. nana* como el grupo basal de todas las demás especies. Si la distribución andina del grupo basal sugiere que el género evolucionó en las montañas (Villalobos & Valerio 2002), el uso del torpor podría ser considerado un estado plesiomórfico en *S. bidens*, así como en *S. erythromos*. Sin embargo, de nuevo surge la pregunta, ¿por qué, si *S. bogotensis* es un taxón hermano de *S. erythromos*, no entra en torpor? Es posible que la habilidad para entrar en torpor fuera perdida en aquellas especies de mayor tamaño, cuyo costo de termoregulación se reduciría y las *TMB* masa-específicas pudieran permitirles sobrevivir a los cambios en la disponibilidad de recursos, o especializarse en alimentos de alta calidad y abundancia como las solanáceas y piperáceas, que les permiten mantener su homeotermia. Aunque en los mamíferos el torpor puede reflejar una termoregulación primitiva (Geiser 1988), apoyando la evolución de los *Sturnira* a partir de un ancestro de montaña, la adaptación a las bajas temperaturas, así como la distribución restringida a las altas elevaciones de algunas de estas especies, no son explicadas por la heterotermia. Hay varias evidencias que muestran que el torpor no es una respuesta asociada a la altitud, como pudiera esperarse. Algunas observaciones en murciélagos pteropódidos de tierras bajas muestran que no son buenos termorreguladores, y que las especies más pequeñas utilizan el torpor; mientras que las grandes son buenos termorreguladores independiente de sus límites altitudinales de distribución (Bartels & Geiser 1998; Law 1994; McNab & Bonaccorso 2001).

1.5.6. Comparaciones con murciélagos frugívoros de bajas elevaciones.- En filostómidos se ha demostrado que la masa corporal influye en la regulación de la *Tc* (McNab 1969; 1970). Aunque en los frugívoros las *Tc* ($34,9 \pm 0,33$), están correlacionadas con su masa ($F = 10,75$, $P = 0,008$, $r^2 = 0,73$; $N = 16$; Figura 7),

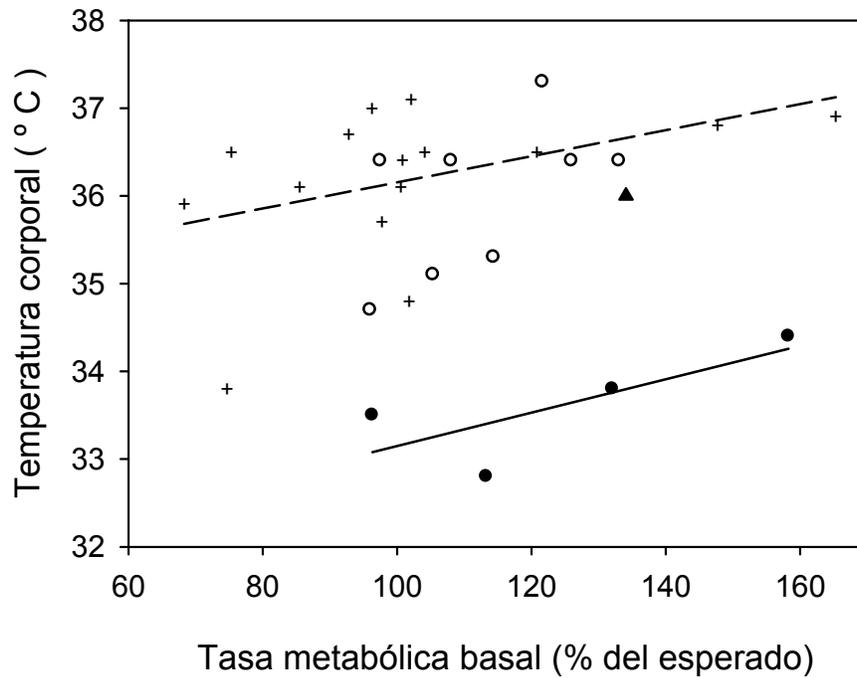
observándose diferencias significativas con la elevación (ANCOVA; $F = 15,96$; $P = 0,0025$; Prueba de Tukey HSD). La Tc de los frugívoros filostómidos son similares a las de pteropódidos (ANCOVA; masa, $F = 7,31$; $P = 0,012$; suborden, $F = 0,69$; $P = 0,41$; $N = 31$) y en general las especies de montaña exhiben menores valores de Tc ($F = 9,6$; $P = 0,004$; $N = 31$). Al eliminar el efecto de la masa, la variación en Tc en frugívoros neotropicales no responde a las diferencias en la tasa metabólica basal esperada ($F = 0,89$; $P = 0,36$; $r^2 = 0,38$; $N = 16$; Figura 8). Aunque en las especies de montaña las TMB son similares a las encontradas en otros frugívoros, sus Tc son significativamente menores ($F = 7,45$; $P = 0,02$; $N = 16$). Las diferencias en las Tc entre filostómidos y pteropódidos, tampoco fueron relacionadas con sus TMB esperadas ($F = 0,84$; $P = 0,36$; $N = 31$; Figura 8), sino con la capacidad que tienen las grandes especies de pteropódidos, para mantener mayores Tc con altas TMB (McNab & Bonaccorso 2001). Al igual que otros mamíferos, la Tc en los murciélagos frugívoros está adaptada al clima (Irving 1951; Morrison & Ryser 1952; Scholander *et al.* 1950a). Así, las altas Tc ocurren en ambientes méxicos, mientras que las bajas en ambientes de montaña (Tabla 1), esto último es contrario a lo observado en otros mamíferos (McNab 1980a; McNab & Morrison 1963).

En los murciélagos frugívoros neotropicales la masa corporal explicó el 91% de la variación en su tasa metabólica basal ($F = 134,6$; $P = 0,0001$; $r^2 = 0,91$; $N = 16$; Figura 6A), muy similar a lo referido para murciélagos en general (Speakman & Thomas 2003). Dicha relación es descrita por la ecuación: VO_2 (ml O_2 h^{-1}) = $3,66m^{0,74}$, cuya pendiente no difiere significativamente de la obtenida por McNab (1988) para todos los mamíferos (0,713). Además de la masa corporal, factores como el efecto filogenético, las estrategias de búsqueda, preferencias alimentarias, tipo de refugios, podrían explicar el resto de las variaciones observadas (Bonaccorso & McNab 2003; Cruz-Neto & Bozinovic 2004; McNab & Bonaccorso 2001; McNab 2003). Las correlaciones con la elevación (ANCOVA; $F = 0,31$; $P = 0,59$), entrar o no en torpor ($F = 0,039$; $P = 0,85$) y la afinidad taxonómica a nivel de tribu ($F = 0,192$; $P = 0,83$), no mostró tener efecto sobre la variación en la TMB .



- *Sturnira* (montaña)
- Phyllostomidae (tierras bajas)
- △ Pteropodidae (montaña)
- + Pteropodidae (tierras bajas)

Figura 7. Temperatura corporal (T_c) como función de la masa corporal (en gramos) en murciélagos frugívoros. Línea punteada: representa la regresión de los Phyllostomidae de tierras bajas ($r^2 = 0,73$). Línea discontinua: representa la regresión de los Pteropodidae de tierras bajas ($r^2 = 0,35$). Datos de Tabla 1.



- *Sturnira* (montaña)
- Phyllostomidae (tierras bajas)
- ▲ Pteropodidae (montaña)
- + Pteropodidae (tierras bajas)

Figura 8. Temperatura corporal en murciélagos frugívoros como función de la tasa metabólica estándar (porcentaje del valor esperado para mamíferos). Línea continua: representa la regresión de la T_c en función de la TMB esperada ($r^2 = 0,61$) en los frugívoros de montaña (*Sturnira* spp.). Línea discontinua: representa la regresión de los Pteropodidae de tierras bajas ($r^2 = 0,31$). Datos de Tabla 1.

En contraste, las *TMB* en pteropódidos fueron significativamente más bajas (ANCOVA; masa, $F = 434,24$; $P = 0,0001$; suborden, $F = 6,98$; $P = 0,013$; $n = 32$; ecuación: $VO_2 \text{ ml O}_2 \text{ h}^{-1} = 2,38m^{0,789}$) y su variación fue correlacionada con la masa corporal ($F = 241,57$; $P = 0,0001$; $n = 16$; $r^2 = 0,95$; Figura 6A) y la distribución en grandes y pequeñas islas (McNab & Bonaccorso 2001). Contrario a los nectarívoros pteropódidos, el torpor en las especies más pequeñas de frugívoros es poco frecuente (entre 23-40g), mientras que en las de tamaños intermedios y grandes (73 - 1030g), la temperatura corporal puede disminuir ocasionalmente (Bonaccorso & McNab 1997; McNab & Armstrong 2001; McNab & Bonaccorso 2001).

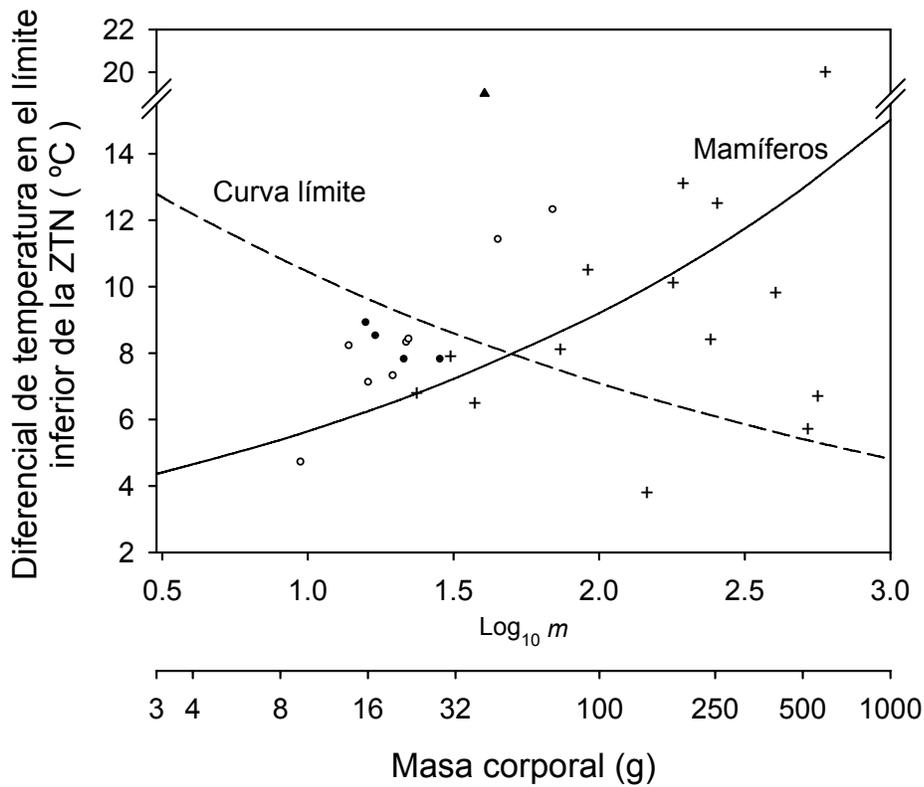
La influencia de la masa corporal sobre la *C* en frugívoros neotropicales es descrita por la ecuación, $C = 1,72 m^{0,324}$, donde el 42% de la variación en *C* es explicada por la masa (ANCOVA; $F = 7,94$; $P = 0,017$; $N = 13$; Figura 6B). La mayoría de estos frugívoros muestran conductancias por debajo de lo esperado para mamíferos y no están asociadas a las tasas metabólicas basales (ANCOVA; $F = 0,88$; $P = 0,37$; $N = 13$), al tipo de refugio que utilizan (ANCOVA; $F = 0,47$; $P = 0,79$; $N = 13$; Tabla 1) y a la temperatura ambiente (ANCOVA; $F = 4,12$; $P = 0,21$). Similar a las de filostómidos, en pteropódidos las conductancias son variables (53-177%) y no fueron significativamente diferentes a las de los frugívoros neotropicales (ANCOVA; masa, $F = 51,76$; $P = 0,0001$; subordenes, $F = 0,713$; $P = 0,41$; $N = 29$; Figura 6B). Sin embargo en este caso, estuvieron altamente correlacionadas con la masa (ANCOVA; $F = 34,5$; $P = 0,0001$; $r^2 = 0,71$; $N = 16$) y con el tipo de refugio (árboles o cuevas), explicando en conjunto un 95% de su variación (McNab & Bonaccorso 2001). En ambos subordenes las bajas conductancias observadas en pequeños frugívoros (<50g) de altas y bajas elevaciones, podrían explicar la habilidad para mantener su temperatura por encima de la del ambiente sin hacer ajustes en su tasa metabólica.

Cuando se analiza la relación entre tasa metabólica basal y conductancia térmica mínima esperada ($\%TMB/\%C$), en los filostómidos se observó que son independientes de su masa corporal y de la elevación (ANCOVA; masa, $F = 0,38$; $P = 0,57$; elevación, $F = 0,7$; $P = 0,43$). Es decir, que manteniendo cocientes equivalentes para regular la temperatura corporal, las especies de menor tamaño gastan más energía que las más grandes. Esta relación podría ser mantenida, siempre y cuando puedan satisfacer sus altos

requerimientos energéticos o disminuir su conductancia térmica. Sin embargo, aunque los valores del cociente termoregulatorio en los frugívoros de alta montaña fueron similares a los de bajas elevaciones, el nivel de regulación de la temperatura corporal disminuyó significativamente. Consecuentemente, la respuesta a las bajas temperaturas dependerá de la capacidad de las especies para modificar su TMB y/o su C , sólo hasta donde la masa corporal y un adecuado suministro de alimento permitan realizar dichos ajustes metabólicos. La pérdida de calor en estas especies dependerá por un lado, del diferencial de temperatura en la zona de termoneutralidad ($T_c - T_{ci}$) y por el otro, de los valores metabólicos (TMB/C).

1.5.7. Diferencial de temperatura con el ambiente.- En pequeños mamíferos las temperaturas críticas o límites inferiores de la termoneutralidad son variables (McNab 1970). El diferencial de temperatura corporal con el ambiente ($\Delta T_l = T_c - T_{ci}$) reduce la variación observada en la T_c (Figura 7), dado que este es determinado por las diferencias en T_{ci} y no por el cociente entre TMB y C (McNab 1970). El diferencial (como fue definido por Scholander *et al.* 1950a; 1950b) incrementa con la masa corporal y también está correlacionado con el clima (McNab 1982b). Por lo tanto, la variación encontrada en la temperatura límite de termoneutralidad en frugívoros y su significativa disminución en las especies de montaña (ANCOVA; masa, $F = 48,13$; $P = 0,0001$; elevación, $F = 37,39$; $P = 0,0001$) es una consecuencia fisiológica de la interacción entre masa corporal, C y TMB (Figura 9).

El desplazamiento del límite inferior de la termoneutralidad puede compensar el gasto energético de los frugívoros en la alta montaña. Contrario a los frugívoros pteropódidos, la T_{ci} se encuentra inversamente correlacionada con la masa corporal ($F = 10,88$; $P = 0,0071$; $N = 13$). Los grandes frugívoros neotropicales tienen generalmente diferenciales de temperatura (ΔT_l) que incrementan con su tamaño, de acuerdo a lo esperado por la relación para todos los mamíferos (McNab 1988). En contraste, los frugívoros pequeños que entran marginalmente o habitan en los ambientes de montaña (como *Carollia* y *Sturnira*) mantienen mayores (ΔT_l), que las especies con tamaños corporales similares restringidas a las bajas elevaciones (p. ej. *Artibeus* pequeños,



- *Sturnira* (montaña)
- *Phyllostomidae* (tierras bajas)
- ▲ *Pteropodidae* (montaña)
- + *Pteropodidae* (tierra bajas)

Figura 9. Diferencial de temperatura (ΔT_l) en el límite inferior de la termoneutralidad en murciélagos frugívoros como función de la masa corporal (Datos en Tabla 1). Línea discontinua: Curva límite mínima para la endotermia continua ($\Delta T_l = 15,56Fm^{0,17}$; donde F , refleja el cociente entre el valor observado y esperado de la tasa metabólica basal y la conductancia térmica; McNab 1982a; 1983). Línea continua: relación alométrica para mamíferos ($\Delta T_l = 3,45Fm^{-0,213}$; modificado de McNab 1983).

Rhinophylla, *Vampyressa*), quienes siguen la relación de la curva límite (Figura 9). Por su parte, los pteropódidos pequeños siguen este comportamiento, pero por encima de los 50g, el ΔT_l incrementa con la masa, de acuerdo a lo esperado por la relación para mamíferos (McNab 1988).

1.6. CONCLUSIONES

Las respuestas termoregulatorias y las tasas metabólicas de los *Sturnira* muestran dos diferentes patrones: 1) mantener *TMB* y *C* según lo esperado para su masa corporal, sufriendo una reducción del nivel y la precisión de la termoregulación y usando el torpor facultativo, tal como fue observado en *S. bidens* (en este estudio) y *S. erythromos* (Soriano *et al.* 2002) y 2) mantener la termoregulación normoterma por medio de un incremento de la *TMB* o una disminución de la *C* como se observó en *S. bogotensis* y *S. ludovici*. La doble respuesta termoregulatoria utilizada por las especies más pequeñas y la normotermia en las más grandes del género *Sturnira* indican que la masa corporal es un factor determinante en la utilización o no del torpor. El costo de la endotermia en las más pequeñas podría ser mayor que en las demás especies debido a su mayor pérdida de calor en ambientes con bajas temperaturas, mientras que en las especies más grandes esta se reduce por su menor relación superficie-volumen. Aunque en mamíferos el torpor puede reflejar una termoregulación primitiva, la adaptación a las bajas temperaturas, así como la distribución de estas especies en los ambientes de montaña no son explicadas por el uso del torpor facultativo. Es probable que la reducción de la tasa metabólica durante el torpor (70%) les permita sobrevivir a los cambios en la disponibilidad o calidad de los recursos, que podrían ejercer presiones selectivas sobre las especies que alcanzan las selvas nubladas, pero las mínimas temperaturas corporales durante el torpor y su incapacidad de reducir la tasa metabólica más allá del efecto de la temperatura, podrían explicar su distribución restringida a las regiones subtropicales y de montaña. Aunque sus *TMB* y *C* no difieren significativamente de las de especies de bajas elevaciones, la *Tc* es regulada por debajo de los valores reportados para otros frugívoros como consecuencia de la relación entre *TMB*, *C* y masa corporal. Esta disminución fue explicada por el

diferencial de temperatura que estas especies pueden mantener en el límite inferior de la termoneutralidad, donde el desplazamiento de la *ZTN* (menor *T_{ci}*), puede permitirles mantener mayores diferenciales de temperatura con el ambiente, reduciendo el gasto de energía. Otro parámetro que podría limitar la distribución de estas especies a menores elevaciones es la disminución de los valores de temperatura crítica máximos (*T_{cm}*) donde la disipación del calor a temperaturas por encima de los 32-34°C, no es suficiente para evitar el sobrecalentamiento de estas especies. Las diferencias en el largo del pelaje pueden explicar parcialmente las variaciones en las conductancias térmicas observadas en los *Sturnira* estudiados. Las similitudes encontradas entre los frugívoros neotropicales y pteropódidos, indican que las presiones selectivas que ejercen las bajas temperaturas sobre la termoregulación y las tasas metabólicas no muestran aumentos de las *TMB* y disminución de la *C*, sino que estas respuestas estarán condicionadas por el tamaño corporal y probablemente por la abundancia de recursos. Aunque no fue demostrado en este estudio, la calidad de la dieta y la disponibilidad de plantas que consumen podrían determinar dichas respuestas.

CAPÍTULO 2

TERMOREGULACIÓN Y TASAS METABÓLICAS DE MURCIÉLAGOS NECTARÍVOROS ANDINOS DEL GÉNERO *ANOURA*

2.1. RESUMEN

En los murciélagos neotropicales, los límites de distribución altitudinal parecen estar asociados a factores ambientales, los cuales afectan distintamente a los diferentes grupos funcionales. Con el propósito de determinar si la termoregulación y/o las tasas metabólicas pueden explicar porqué las especies nectarívoras del género *Anoura*, se encuentran restringidas a los ambientes de montaña; se midió la temperatura corporal (T_c), tasa metabólica basal (TMB) y conductancia térmica (C) de tres especies (*Anoura cultrata*, *A. geoffroyi* y *A. latidens*), en un intervalo de temperaturas ambiente (T_a) entre 10 y 38°C. Adicionalmente, se midió las condiciones microclimáticas de su refugio. Las tres especies mostraron un patrón de termoregulación normoterma, manteniendo su temperatura corporal constante (33-35°C) aún a bajas temperaturas. Ninguno de estos nectarívoros entró en torpor, correspondiendo con sus altas TMB (103-131%). En consecuencia, se observó una disminución de sus temperaturas críticas inferiores (T_{ci}). La conductancia térmica en las tres especies fue menor a lo esperado para mamíferos (90-98%). Los datos de microclima obtenidos en el interior de la cueva, indicaron que el T_a promedio fue de $15 \pm 0,5^\circ\text{C}$ y la humedad relativa de $99 \pm 3\%$. Estos nectarívoros de montaña no mostraron diferencias significativas en TMB y C con respecto a las especies de bajas elevaciones. En las tres especies el costo metabólico estimado a la temperatura del refugio, excedió la TMB entre 2,5 y 2,9 veces, valores similares al límite fisiológico predicho ($2,5 \times TMB$). Las especies de montaña pueden mantener mayores diferenciales de temperatura al desplazar su zona de termoneutralidad, disminuyendo así el alto costo de la termoregulación. Adicionalmente, el comportamiento gregario en forma de *harems* (entre 8-14 individuos) observado dentro del refugio, les puede permitir disminuir su conductancia y mantener un mejor balance térmico. La supervivencia de estas poblaciones de nectarívoros de alta montaña, está relacionada con su capacidad de termoregulación.

2.2. INTRODUCCION

Los murciélagos nectarívoros del viejo y nuevo mundo se encuentran restringidos en su distribución a las regiones tropicales y subtropicales (Helvsersen 1993; Helversen & Winter 2003; Marshall 1983), con aproximadamente 50 especies adaptadas al consumo de néctar y polen (Arita & Santos del Prado 1999; Dobat 1985; Heithaus 1982; Howell 1974a; 1974b; Koopman 1981; Marshall 1985). En el nuevo mundo, los murciélagos nectarívoros son miembros de la familia Phyllostomidae, de los cuales los más especializados pertenecen a la subfamilia Glossophaginae (*sensu* Baker *et al.* 2003), con muy pocas especies alcanzando las franjas subtropicales (Cockrum 1991). Una de las razones por las cuales estos nectarívoros se encuentran limitados en su distribución latitudinal ha sido atribuida a la necesidad de un suministro continuo de recursos alrededor del año y a su incapacidad para entrar en torpor prolongado o hibernación (Fleming 2002; Fleming & Nassar 2002; Fleming *et al.* 1993; McManus 1977; McNab 1969; 1982a; 1983; Stevens *et al.* 2006). Por el contrario, la distribución subtropical de los pequeños nectarívoros (<50g) del viejo mundo (Familia Pteropodidae), parece estar relacionada con su capacidad de utilizar la heterotermia (Bartels *et al.* 1998; Bonaccorso & McNab 1997; Geiser *et al.* 1996; Law 1994; McNab 1989b).

En el neotrópico se encuentran aproximadamente 35 especies de glosófaginos (Koopman 1981; Molinari 1994; Simmons 2005), de los cuales sólo nueve alcanzan los ambientes de montaña (Patterson *et al.* 1996; Soriano *et al.* 1999). En los Andes de Venezuela, estos nectarívoros son representados principalmente por los miembros del género *Anoura*, con un total de cinco especies (*Anoura caudifera*, *A. cultrata*, *A. latidens*, *A. luismanueli* y *A. geoffroyi*), que se distribuyen desde los 500 m hasta los 3000 m de elevación, encontrándose algunas de ellas restringidas a mayores elevaciones (Handley 1984; Linares 1998; Molinari 1994). Algunos estudios sugieren que la declinación en la riqueza de especies de murciélagos en los gradientes de montaña está relacionada con las consecuencias fisiológicas de su capacidad termoregulatoria (McNab 1969; 1980b; Soriano *et al.* 2002; Stevens 2004). Sin embargo, la disponibilidad de recursos también disminuye con el gradiente y podría tener un efecto concomitante con el de la temperatura (Fleming 1986; Graham 1983; Humphrey 1975; Humphrey & Bonaccorso

1979; McNab 1969; 1970; 1982a; Schum 1984; Shepherd & Kelt 1999; Terborgh & Weske 1975). Es probable que la interacción entre estos dos factores, sea posible explicar la diversificación y la coexistencia de hasta cuatro especies del género *Anoura* en las altas elevaciones.

Algunos estudios han puesto de manifiesto que los límites de distribución en murciélagos, están asociados a factores climáticos (Bartels *et al.* 1998; Humphries *et al.* 2002; McNab 1973b; 1974; 1976; Soriano *et al.* 2002; Stevens 2004). Sin embargo, debido a que la disponibilidad de recursos también responde a estos cambios, es difícil separar el efecto de cada uno de ellos como determinante de la riqueza de especies. Dentro de los murciélagos, el éxito de los insectívoros en los ambientes con estacionalidad climática, donde los recursos varían dentro y entre estaciones, el uso del torpor facultativo u obligado, así como la migración, han favorecido su permanencia en mayores latitudes (Genoud 1990; 1993; McNab 1969; Speakman *et al.* 1991). Algunas evidencias indican que aunque el torpor puede ser utilizado en ambientes con bajas temperaturas, también puede ser usado para ahorrar energía aún en las zonas tropicales, por especies que tienen limitada capacidad de almacenar grasas y/o enfrentarse a una disminución de los recursos (Audet & Thomas 1997; Genoud *et al.* 1990; McNab & Bonaccorso 1995). Es probable que los requerimientos termoregulatorios y el tipo de dieta de las especies determinen los límites de distribución, donde las características ecológicas de cada especie pueden reflejarse en las diferencias fisiológicas.

Poco se conoce sobre la termoregulación y las tasas metabólicas basales de los glosófaginos de montaña (>1800 m). La información disponible se restringe a la especie, *Anoura latidens*, cuyo patrón de termoregulación, es similar al de los nectarívoros de bajas elevaciones (Soriano *et al.* 2002); es decir, mantiene la normotermia a bajas temperaturas y no entra en torpor a diferencia de los frugívoros de alta montaña (Capítulo 1). Por el contrario, las bajas temperaturas ambientales favorecen una alta tasa metabólica basal y una disminución de la temperatura crítica inferior (Soriano *et al.* 2002; Capítulo 1). Las bajas temperaturas ejercen presiones selectivas sobre las estrategias termoregulatorias, cuyas consecuencias dependerán del tamaño corporal de las especies (Capítulo 1). Los *Anoura* muestran tallas por debajo de < 20 g, lo que los expone a una gran pérdida de calor debido a su mayor relación superficie-volumen (Ashton *et al.* 2000;

Mayr 1963; McNab 1971). Si estas especies no utilizan el torpor, otros mecanismos alternativos, podría ser la disminución de su conductancia, por un aumento de la densidad o largo del pelaje (Pohl 1976), la selección de refugios con altas temperaturas (Arends *et al.* 1995; Davis & Reite 1967; Kurta & Kunz 1988; McNab 1974; Trune & Slobodchikoff 1976; Vaughan & O'Shea 1976; Rodríguez-Durán 1995), el comportamiento gregario (Audet & Fenton 1988; Brown & Bernard 1994; Genoud 1993; McNab 1974; Webb *et al.* 1995) o alguna combinación de las anteriores. Las altas demandas energéticas de los glosófaginos (Helvesen & Winter 2003); sin embargo, los hace potenciales candidatos para la heterotermia o el torpor facultativo, principalmente en las especies que habitan en las altas elevaciones (McNab 1983).

Con el propósito de determinar si las especies del género *Anoura* muestran adaptaciones termoregulatorias y altas tasas metabólicas que puedan explicar su distribución altitudinal (> 2000m), se midieron las siguientes variables fisiológicas: tasa metabólica basal (*TMB*), temperatura corporal (*Tc*) y conductancia térmica húmeda (*C*), así como las condiciones microclimáticas de los refugios, que utilizan tres especies del género (*Anoura cultrata*, *A. geoffroyi* y *A. latidens*), las cuales coexisten en las selvas nubladas andinas de Venezuela. Estudios previos sobre la termoregulación y metabolismo basal fueron realizados para *A. latidens* (Soriano *et al.* 2002), cuyos datos pertenecen a un solo individuo. Adicionalmente, se realizó correlaciones ecológicas de los parámetros medidos entre las especies y una comparación con la información disponible en la literatura para otros glosófaginos (Microchiroptera) y nectarívoros pteropódidos (Megachiroptera) de bajas elevaciones.

2.3. MÉTODOS

2.3.1. Animales de estudio.- La captura de los animales y los experimentos de metabolismo fueron realizados entre los meses de marzo y mayo de 2003, en las cercanías de la Cueva de Benito, localizada a 3 km al Sur de la población de Guaraque, Estado Mérida (Venezuela), a una elevación de 2020 m. En este refugio coexisten tres especies de murciélagos nectarívoros, *Anoura cultrata*, *A. geoffroyi* y *A. latidens*. De

acuerdo a Ataroff & Sarmiento (2003), la vegetación natural de la zona corresponde a un bosque siempreverde seco montano, cuya vegetación original ha sido reemplazada por potreros para uso en ganadería extensiva (obs. personal). Utilizando una trampa de arpa en la entrada de la cueva, los animales fueron capturados a su regreso al refugio en las horas de la madrugada (entre las 0500 y 0700 h) y trasladados a un laboratorio, instalado en el pueblo de Guaraque cercano a la cueva. Los murciélagos se mantuvieron en cautiverio en jaulas metálicas (23 x 18 x 38 cm), por un máximo de tres días para evitar su aclimatación, bajo condiciones de poca luz y de temperatura natural (entre 21-23°C). Estos fueron alimentados con compotas para bebés a base de frutas tropicales, cuidando que no perdieran más del 10% de su masa corporal inicial. Para las tres especies, los experimentos metabólicos se realizaron en individuos adultos post-absortivos, de ambos sexos cuyas hembras no mostrarán señales de preñez ni lactancia.

2.3.2. Procedimiento de laboratorio.- Las mediciones fueron realizadas utilizando la metodología descrita en el Capítulo 1. Sin embargo, los individuos fueron colocados en cámaras de PVC de menor tamaño (450 ml), por la cual se hizo pasar un flujo entre 90 y 120 ml/min. Con este flujo, se aseguró una adecuada circulación de aire dentro de la cámara y se probó que el diferencial en el contenido de oxígeno (y la tasa metabólica) no incrementara con las variaciones de flujo entre experimentos.

2.3.3. Estimación de parámetros.- Ver capítulo 1

2.3.4. Análisis estadísticos.- Ver capítulo 1

2.3.5. Microclima del refugio.- En el interior y en el exterior de la Cueva de Benito se midió simultáneamente la humedad relativa (%) y la temperatura del aire (°C), con un aparato de registro continuo (HOBO Pro RH/Temp.). Los valores medios, máximos y mínimos de estas variables fueron almacenados cada 30 min durante los meses de marzo-mayo. Para comparar los valores diarios de temperatura ambiente

registrados en la cueva y fuera de ésta se realizó una prueba de Wilcoxon para muestras pareadas (Zar 1999).

2.4. RESULTADOS

2.4.1. *Anoura cultrata*.- Fueron usados diez machos y siete hembras en 147 medidas de respirometría. La masa corporal post absorbtiva osciló entre 12,95 y 18,95 g con un promedio de 15,7 g ($\pm 1,2$; N = 31). La masa corporal fue muy variable dentro de cada sexo con promedios para los machos ($16,11 \pm 1,35$ g) significativamente mayores ($t = 5,23$; g.l.= 29; $P = 0,000$) a los de las hembras ($15,14 \pm 0,62$). No se encontró diferencias significativas entre sexos, en ninguno de los parámetros fisiológicos medidos en esta población (temperatura corporal, tasa metabólica basal y conductancia térmica; $t = 0,21$; 1,52; 0,72; respectivamente; $0,13 < P < 0,83$).

Este nectarívoro respondió a los cambios de temperatura ambiente como un endotermo (Figura 10). Los individuos de ambos sexos mantuvieron una temperatura corporal (T_c) constante e independiente del ambiente (línea a en Figura 10A; la pendiente de la regresión no fue significativamente diferente de cero, $r^2 = 0,01$; $P = 0,389$; n = 71) y no se encontró diferencias significativas entre machos y hembras ($t = 0,21$; $P = 0,83$). La T_c promedio fue de $33,4^\circ\text{C} \pm 0,12$ en un intervalo de temperaturas ambiente que alcanzó un valor mínimo de 12°C . Las diferencias en masa corporal entre sexos no explicaron las variaciones de temperatura corporal (ANCOVA; sexo, $F = 0,012$; $P = 0,91$; masa corporal, $F = 0,10$; $P = 0,76$; interacción, $F = 0,02$; $P = 0,88$). En temperaturas ambiente por debajo de 21°C , algunos individuos fueron hipotermos, con una temperatura corporal promedio ($29,4^\circ\text{C} \pm 0,24$) menor a la de los normotermos (círculos blancos, en Figura 10A).

La temperatura crítica inferior (T_{ci}) para *A. cultrata* fue de 27°C . Por debajo de esta temperatura, la tasa de metabolismo de los normotermos incrementó en respuesta a la progresiva disminución de la temperatura, sin mostrar diferencias entre machos y hembras (ANCOVA; masa corporal, $F = 2,97$; $P = 0,089$; sexo, $F = 0,20$; $P = 0,66$;

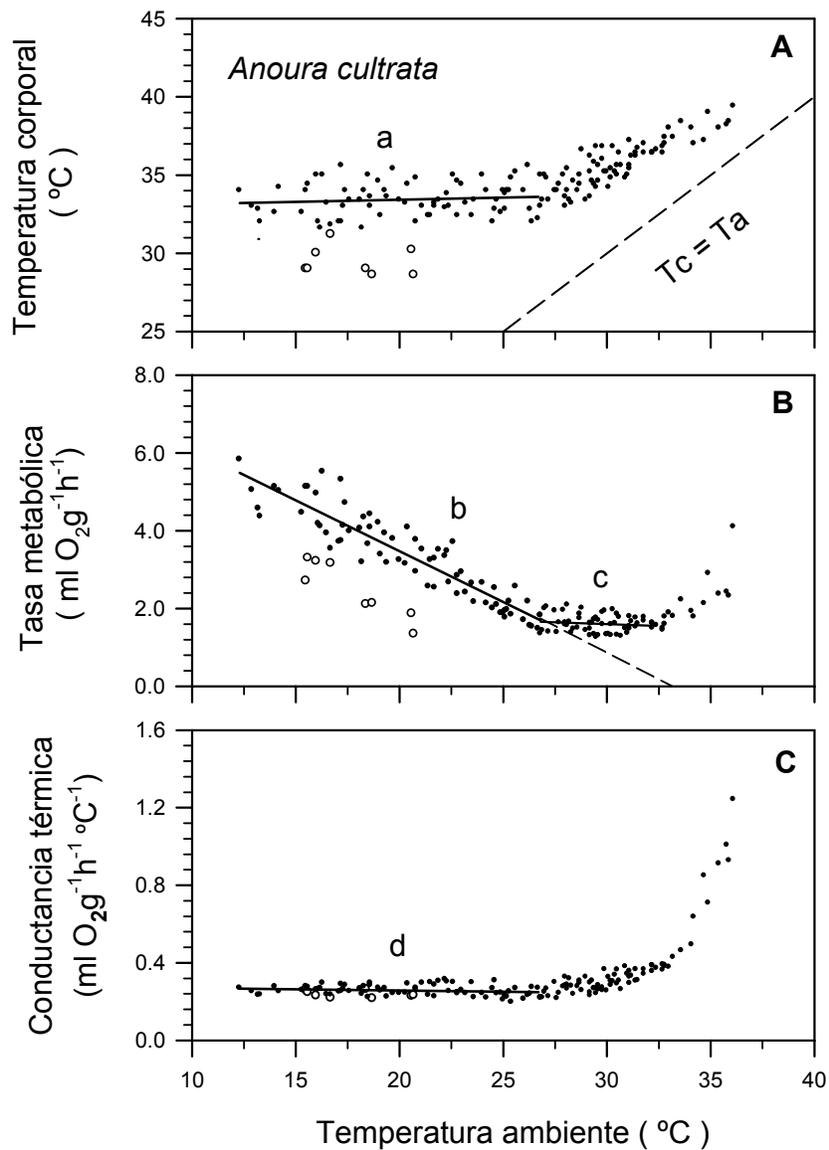


Figura 10. A. Temperatura corporal, B. Tasa metabólica masa-específica y C. Conductancia térmica húmeda masa-específica como función de la temperatura ambiente en *Anoura cultrata* (N = 17 individuos). Las regresiones son indicadas para a: regulación de la temperatura corporal, b: tasa metabólica por debajo de la termoneutralidad, c: tasa metabólica basal y d: conductancia térmica por debajo de la termoneutralidad. La línea discontinua en A representa la igualdad entre temperaturas ambiente (T_a) y corporal (T_c). Los círculos blancos representan los individuos hipotermos durante los experimentos. Datos en Tabla 2.

interacción, $F = 0,18$; $P = 0,67$), de acuerdo a la regresión, $VO_2/m = 8,72 - 0,26Ta$ (línea b en Figura 10B; la pendiente significativamente diferente de cero, $r^2 = 0,85$; $P = 0,000$; $n = 71$). Los individuos hipotermos igualmente mostraron este incremento, pero las tasas metabólicas fueron más bajas (círculos blancos en Figura 10B; $n = 8$). La proyección de la tasa metabólica para normotermos por debajo de la T_{ci} interceptó el eje de temperatura ambiente en $33,5^\circ\text{C}$, cuyos límites de confianza del 95% englobaron la temperatura corporal promedio registrada durante los experimentos ($33,2 < T_b < 33,7$).

La zona de termoneutralidad (ZTN) se extendió entre los 27 y 32°C (línea c en Figura 10B; la pendiente no difiere significativamente de cero, $r^2 = 0,017$; $P = 0,32$; $n = 59$). La tasa de metabolismo basal (TMB) no difirió significativamente entre sexos (ANCOVA; masa corporal, $F = 4,86$; $P = 0,03$; sexo $F = 1,42$; $P = 0,24$; interacción, $F = 0,05$; $P = 0,83$), con un promedio de $1,61 \pm 0,03 \text{ ml O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ($n = 59$), o 102% del valor esperado para mamíferos con una masa corporal de $15,4 \pm 0,15 \text{ g}$ (McNab 1988). Este mismo valor equivale al 65% del esperado de la curva límite que usualmente separa la termoregulación efectiva del torpor en pequeños endotermos (McNab 1983). Por encima de la termoneutralidad la tasa metabólica aumentó rápidamente y la temperatura corporal máxima llegó a $39,4^\circ\text{C}$, a una temperatura ambiental de 36°C .

Por debajo de ZTN , la conductancia térmica húmeda mínima (C) no difirió significativamente entre los individuos normotermos e hipotermos ($t = 1,80$; $P = 0,0752$; $n = 78$), ni entre sexos (ANCOVA; masa corporal, $F = 5,60$; $P = 0,02$; sexo, $F = 0,01$; $P = 0,91$; interacción, $F = 0,47$; $P = 0,50$) y fue independiente de la temperatura ambiental (línea d en Figura 10C; la pendiente no difiere significativamente de cero, $r^2 = 0,017$; $P = 0,25$; $n = 79$). La C promedio fue $0,25 \pm 0,003 \text{ ml O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1} \text{ }^\circ\text{C}^{-1}$, o 98% del valor esperado para mamíferos con una masa corporal de $16,1 \pm 0,13 \text{ g}$ (Herreid & Kessel 1967). Este valor de conductancia se encuentra dentro del intervalo de confianza del 95% de la pendiente de regresión de la tasa metabólica en el límite inferior de la zona de termoneutralidad ($0,26 \pm 0,01$).

2.4.2. *Anoura geoffroyi*.- Se usó 25 hembras y 16 machos en 188 experimentos de respirometría. La masa corporal de todos los individuos capturados osciló en un intervalo entre $12,2$ y $19,91 \text{ g}$ con una media de $14,8 \pm 1,26 \text{ g}$ ($N = 41$). La masa corporal

promedio de los machos ($15,76 \pm 1,13$ g; $N = 16$) fue significativamente mayor ($t = 9,5$; $P = 0,000$) a la de las hembras ($14,17 \pm 0,89$ g; $N = 25$). A pesar de las variaciones en masa corporal, no se encontró diferencias significativas entre sexos para los parámetros fisiológicos analizados (temperatura corporal, tasa metabólica basal y conductancia térmica; $t = 1,55, 0,60$ y $0,54$, respectivamente; $0,124 < P < 0,593$).

Los individuos de ambos sexos de *A. geoffroyi* regularon su T_c como normotermos y la mantuvieron constante e independiente del ambiente (línea a en Figura 11A; la pendiente de la regresión no difiere significativamente de cero, $r^2 = 0,03$; $P = 0,106$; $n = 90$). A pesar de las diferencias en masa corporal entre machos y hembras no se observó diferencias significativas en su temperatura corporal (ANCOVA; masa corporal, $F = 0,06$; $P = 0,81$; sexo, $F = 1,04$; $P = 0,31$; interacción, $F = 0,02$; $P = 0,89$). La T_c promedio fue $34,6 \pm 0,1^\circ\text{C}$, en un intervalo de temperaturas ambiente similar al de *A. cultrata*. En seis de 60 experimentos a temperaturas ambiente por debajo de 22°C , la temperatura corporal de algunos individuos cayó por debajo de 30°C (círculos blancos en Figura 11A).

La T_{ci} para esta especie se ubicó a 27°C . Por debajo de esta temperatura, los individuos normotermos mostraron un incremento de su tasa metabólica a medida que disminuyó la temperatura ambiente. Los machos y las hembras no mostraron diferencias en la pendiente de regresión de la tasa metabólica (ANCOVA; masa corporal, $F = 24,6$; $P = 0,0001$; sexo, $F = 2,69$; $P = 0,10$; interacción, $F = 0,33$; $P = 0,57$), la cual es descrita por la ecuación, $VO_2/m = 8,27 - 0,24Ta$ (línea b en Figura 11B; la pendiente difiere significativamente de cero, $r^2 = 0,83$, $P = 0,000$, $n = 90$). La proyección de la tasa metabólica por debajo de la T_{ci} interceptó el eje de temperaturas ambiente en $34,5^\circ\text{C}$, cuyo intervalo de confianza del 95%, engloba la temperatura corporal promedio registrada durante los experimentos. Los individuos hipotermos tuvieron tasas metabólicas más bajas (círculos blancos en Figura 11B; $r^2 = 0,1496$; $P = 0,4488$; $n = 6$).

La ZTN se extendió entre 27 y 31°C (línea c en Figura 11B; su pendiente no difirió significativamente de cero, $r^2 = 0,006$; $P = 0,65$; $n = 39$); por encima de este intervalo la tasa metabólica aumentó y alcanzó una temperatura corporal máxima de 40°C . La TMB promedio fue $1,72 \pm 0,03$ ml O_2 g^{-1} h^{-1} ($n = 39$), o 107 % del valor esperado para

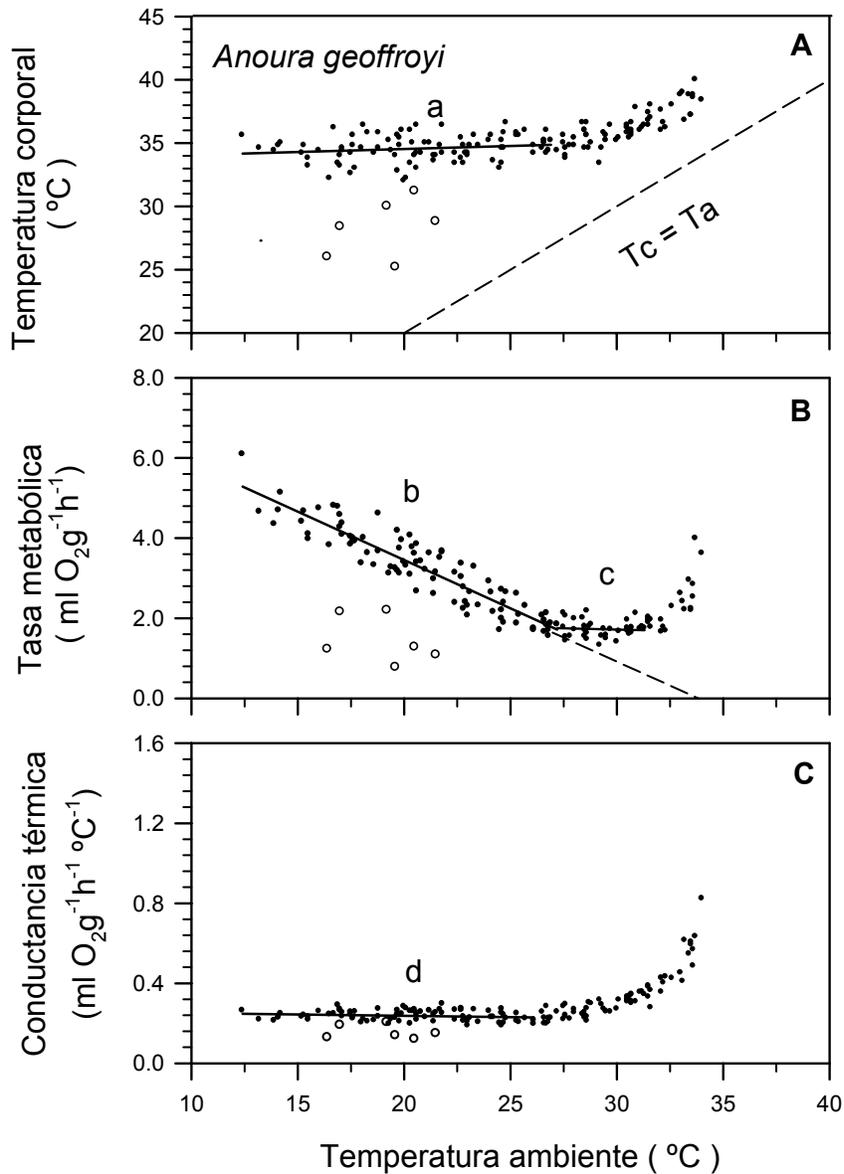


Figura 11. A. Temperatura corporal, B. Tasa metabólica masa-específica y C. Conductancia térmica húmeda masa-específica como función de la temperatura ambiente en *Anoura geoffroyi* (N = 41 individuos). Las regresiones son indicadas para a: regulación de la temperatura corporal, b: tasa metabólica por debajo de la termoneutralidad, c: tasa metabólica basal y d: conductancia térmica por debajo de la termoneutralidad. La línea discontinua en A representa la igualdad entre temperaturas ambiente (T_a) y corporal (T_c). Los círculos abiertos representan los individuos hipotermos durante los experimentos. Datos en Tabla 2.

mamíferos con una masa corporal de $14,5 \pm 0,17$ g y 66% del valor esperado de la curva límite. No se encontró diferencias significativas entre machos y hembras (ANCOVA; masa corporal, $F = 13,30$; $P = 0,001$; sexo, $F = 1,19$; $P = 0,28$; interacción, $F = 0,36$; $P = 0,55$).

Por debajo de la T_{ci} ($< 27^{\circ}\text{C}$), la C de machos y hembras disminuyó ligeramente con la T_a ($r^2 = 0,046$; $P = 0,043$; $n = 90$). Sin embargo, por debajo de 26°C fue independiente de T_a (línea d en Figura 11C; la pendiente de la regresión no difiere significativamente de cero, $r^2 = 0,031$; $P = 0,11$; $n = 82$) y no se encontraron diferencias significativas entre sexos (ANCOVA; masa corporal, $F = 29,25$; $P = 0,0001$; sexo, $F = 0,006$; $P = 0,94$; interacción, $F = 0,81$; $P = 0,37$). La C promedio fue $0,24 \pm 0,003$ ml O_2 $\text{g}^{-1} \text{h}^{-1} \text{ }^{\circ}\text{C}^{-1}$, o 91% del valor esperado para mamíferos con una masa corporal de $15 \pm 0,14$ g. Este valor de conductancia se encuentra dentro del intervalo de confianza del 95% de la pendiente de regresión de la tasa metabólica en el límite inferior de la zona de termoneutralidad ($0,24 \pm 0,01$). Los individuos hipotermos mostraron una conductancia promedio significativamente menor a la de normotermos ($t = 7,45$; $P = 0,000$; $n = 6$).

2.4.3. *Anoura latidens*.- Para un total de 155 experimentos de respirometría se utilizó 15 hembras y seis machos, cuya masa corporal osciló entre 12,4 y 17,3g con un promedio de $14,6 \pm 0,97$ g. La masa corporal promedio de los machos ($15,4 \pm 0,95$ g) fue significativamente mayor ($t = 8,39$; $P = 0,000$) a la de las hembras ($14,2 \pm 0,7$ g). Los individuos de ambos sexos no mostraron diferencias significativas en temperatura corporal, tasa metabólica basal y conductancia térmica ($t = 0,49$; 1,24 y 0,89; respectivamente; $0,223 < P < 0,413$).

Esta especie al igual que las anteriores respondió a los cambios de T_a como un endotermo (Figura 12). La T_c fue regulada constante e independiente en todo el intervalo de temperaturas ambiente (línea a en Figura 12A; la pendiente no difiere significativamente de cero, $r^2 = 0,002$; $P = 0,69$; $n = 84$) y no se encontró diferencias significativas entre sexos (ANCOVA; masa corporal, $F = 0,67$; $P = 0,41$; sexo, $F = 0,02$; $P = 0,89$; interacción, $F = 14,67$; $P = 0,0003$). El promedio de T_c fue $34,8 \pm 0,07^{\circ}\text{C}$. Sólo en dos experimentos a temperaturas ambiente $< 16^{\circ}\text{C}$, la temperatura corporal fue regulada a 29°C .

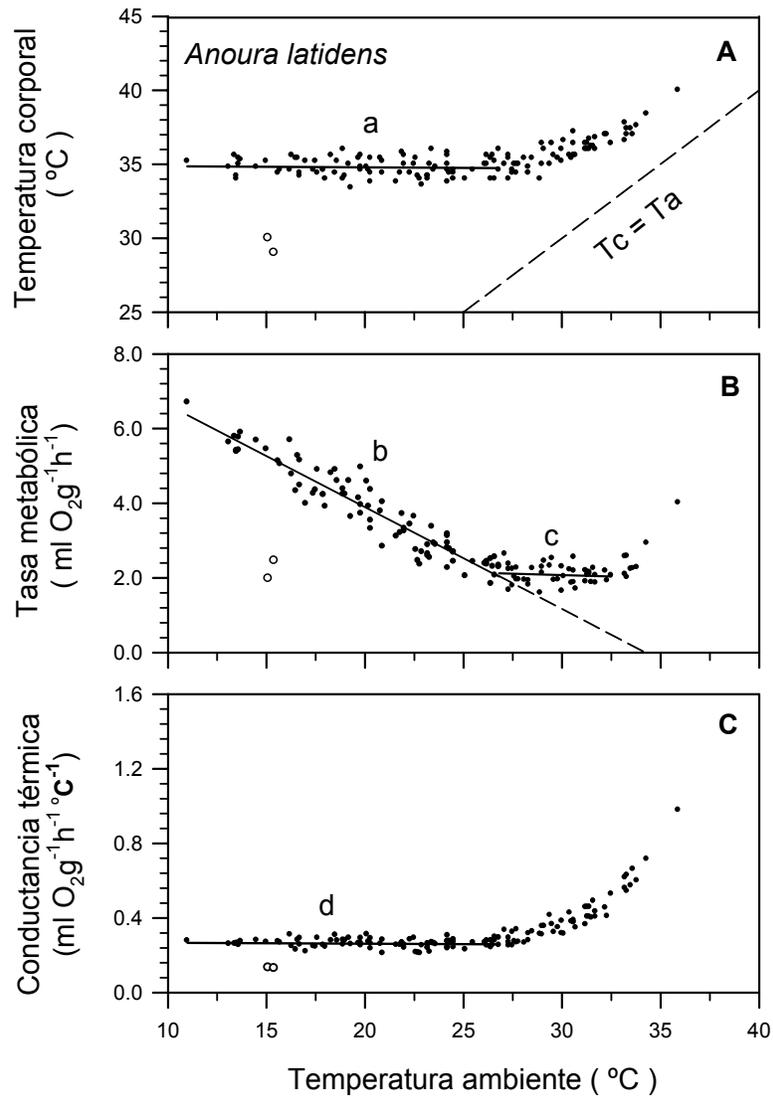


Figura 12. A. Temperatura corporal, B. Tasa metabólica masa-específica y C. Conductancia térmica húmeda masa-específica como función de la temperatura ambiente en *Anoura latidens* (N = 21 individuos). Las regresiones son indicadas para a: regulación de la temperatura corporal, b: tasa metabólica por debajo de la termoneutralidad, c: tasa metabólica basal y d: conductancia térmica por debajo de la termoneutralidad. La línea discontinua en A representa la igualdad entre temperaturas ambiente (T_a) y corporal (T_c). Los círculos abiertos representan los individuos hipotermos durante los experimentos. Datos en Tabla 2.

La T_{ci} para *A. latidens* fue a 27 °C. Por debajo de esta temperatura, la tasa metabólica incremento a medida que la temperatura ambiental disminuyó de forma similar en ambos sexos (ANCOVA; masa corporal, $F = 4,75$; $P = 0,03$; sexo, $F = 2,1$; $P = 0,15$; interacción, $F = 0,04$; $P = 0,84$), de acuerdo a la regresión, $VO_2 m = 9,37 - 0,27Ta$ (línea b en Figura 12B; la pendiente difiere significativamente de cero, $r^2 = 0,90$; $P = 0,000$; $n = 84$). La proyección de la línea de regresión de la tasa metabólica por debajo de la temperatura crítica inferior interceptó el eje de temperaturas ambiente en 34,7°C, cuyo intervalo de confianza del 95%, engloba la temperatura corporal promedio registrada durante los experimentos.

La ZTN se extendió entre 27 y 32,5 °C (línea c en Figura 12B; la pendiente no difiere significativamente de cero, $r^2 = 0,006$; $P = 0,63$; $n = 44$); por encima de la cual la tasa metabólica aumentó progresivamente, alcanzando una T_c máxima de 40°C. La TMB promedio de los machos ($2,14 \pm 0,06$) no fue significativamente diferente (ANCOVA; masa corporal, $F = 10,13$; $P = 0,003$; sexo, $F = 0,75$; $P = 0,39$; interacción, $F = 1,68$; $P = 0,20$) a la de las hembras ($2,05 \pm 0,04$). La TMB promedio para la especie en la termoneutralidad fue $2,1 \pm 0,04$ ml O_2 $g^{-1} h^{-1}$ ($n = 44$), o 130 % del valor esperado para mamíferos con una masa corporal de $14,1 \pm 0,12g$ y 80% del valor esperado de la curva límite.

La C por debajo de la T_{ci} fue independiente de la Ta (línea d en Figura 12C; cuya pendiente no fue significativamente diferente de cero, $r^2 = 0,008$; $P = 0,40$; $n = 84$). La C promedio fue de $0,26 \pm 0,002$ ml O_2 $g^{-1} h^{-1} °C^{-1}$, o 99% del valor esperado para mamíferos con una masa corporal de $15,2 \pm 0,25g$. No se encontró diferencias significativas entre machos y hembras (ANCOVA; masa corporal, $F = 29,28$; $P = 0,0001$; sexo, $F = 1,56$; $P = 0,21$; interacción, $F = 0,88$; $P = 0,35$). El valor de conductancia promedio se encontró dentro del intervalo de confianza del 95% de la pendiente de regresión de tasa metabólica ($0,27 \pm 0,01$).

2.4.4. Comparación entre especies.- La masa corporal promedio de *A. cultrata* fue significativamente mayor a la de *A. geoffroyi* y *A. latidens* (ANOVA; $F = 35,92$; $P = 0,0001$; Prueba de HSD Tukey). Dado que los resultados obtenidos para cada especie no

mostraron diferencias entre ambos sexos, la comparación se realizó con los valores promedio obtenidos para cada una de ellas, con los parámetros fisiológicos analizados.

La T_c de los individuos normotermos de las tres especies fue independiente de la T_a ($F = 1,75$; $P = 0,19$) y ninguna entró en torpor. Las temperaturas más bajas a las cuales la T_c normoterma puede ser mantenida por más de 2 h fue de 12°C para *A. cultrata* y *A. geoffroyi* y 11°C para *A. latidens* (Figuras 10, 11 y 12, respectivamente); sin embargo, no se realizó experimentos a menores temperaturas. La T_{ci} para las tres especies fue similar (27°C); aunque, no es posible dar un intervalo de confianza para determinar si existen diferencias entre sexos o especies, debido al método utilizado para estimar dicho valor.

La temperatura corporal varió significativamente según la especie (ANOVA; $F = 11,74$; $P = 0,0001$). La diferencia en masa corporal ($F = 23,63$; $P = 0,0001$; *A. latidens* y *A. geoffroyi* < *A. cultrata*), no explicó la variación en la regulación de la temperatura (ANCOVA; masa corporal, $F = 0,18$; $P = 0,67$; especies, $F = 34,17$; $P = 0,0001$; interacción, $F = 0,73$; $P = 0,48$). Una prueba *a-posteriori* de comparación múltiple (Tukey HSD) mostró que *A. cultrata* mantuvo una T_c significativamente más baja. Las aparentes diferencias en la regulación de la temperatura entre las especies no parecen ser explicadas por las diferencias en la masa corporal.

La tasa metabólica de los normotermos, por debajo de la termoneutralidad incrementó linealmente en todas las especies. Aunque la T_a y la masa corporal fueron parcialmente responsables de la mayor parte de la variación en la tasa metabólica ($r^2 = 0,98$), las diferencias entre especies fueron significativas aunque sus coeficientes de regresión fueron similares (ANCOVA; masa corporal, $F = 30,37$; $P = 0,0001$; especies, $F = 3807,13$; $P = 0,0001$; T_a , $F = 870,86$; $P = 0,0001$; interacción masa-especies, $F = 0,61$; $P = 0,55$; interacción especies- T_a , $F = 0,69$; $P = 0,50$). Igualmente, aunque la tasa metabólica en la zona de termoneutralidad varió significativamente en estos nectarívoros (ANCOVA; masa corporal, $F = 48,34$; $P = 0,0001$; especies, $F = 41,74$; $P = 0,0001$; T_a , $F = 0,99$; $P = 0,32$; interacción masa-especies, $F = 2,5$; $P = 0,10$), sólo *A. latidens* mostró una tasa metabólica basal más alta de lo esperado para su masa corporal (Tukey HSD). La variación intraespecífica en masa corporal y TMB en las tres especies (Figura 13: *A.*

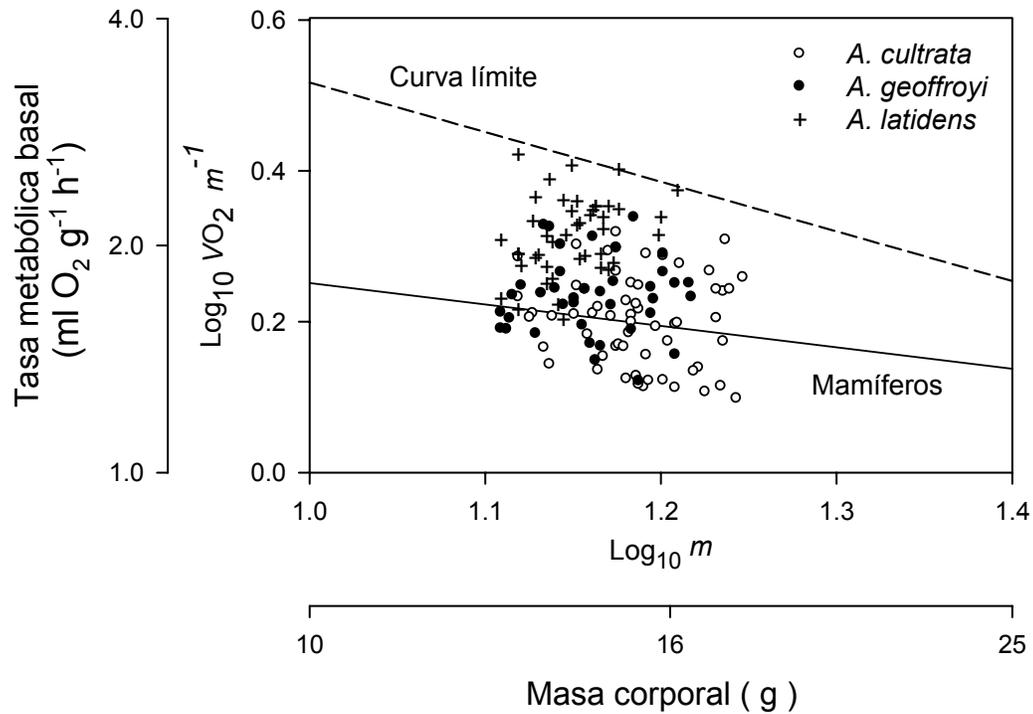


Figura 13. Tasa metabólica basal (*TMB*) en los individuos de las tres especies de *Anoura* estudiados en función de la masa corporal (*m*). Línea discontinua: Curva límite mínima para la endotermia continua ($TMB = 15,56m^{-0,67}$; McNab 1983). Línea continua: relación alométrica para mamíferos ($TMB = 3,45m^{-0,287}$; McNab 1988).

cultrata, 13-17,7g; *A. geoffroyi*, 12,8-16,5; y *A. latidens*, 12,9-16,2), mostró que están por debajo de la curva límite para una endotermia continua (McNab 1983), e incluso por debajo de la relación estándar (McNab 1988).

La conductancia térmica incrementó exponencialmente por encima de los 26 o 27°C de temperatura ambiente según la especie. Por debajo de esta temperatura, aunque la *C* fue significativamente diferente entre los *Anoura* (ANCOVA; masa corporal, $F = 111,39$; $P = 0,0001$; especies, $F = 22,50$; $P = 0,0001$; T_a , $F = 5,40$; $P = 0,21$; interacción, $F = 0,24$; $P = 0,79$), sólo *A. geoffroyi* presentó el valor significativamente más bajo del esperado para su masa corporal (Tukey HSD). La densidad y largo del pelaje es una de las características de los miembros del género, que pueden estar correlacionadas con su conductancia; sin embargo, fueron encontradas diferencias significativas en el largo del pelaje entre las tres especies (*A. geoffroyi* = $8,0 \pm 0,09$ (n = 22); *A. cultrata* = $7,52 \pm 0,12$ (n = 12); *A. latidens* = $6,78 \pm 0,12$ (n = 13); $F = 31,88$; $P = 0,0001$; Tukey HSD), siendo *A. geoffroyi*, la que mostró el pelaje más largo.

2.4.5. Microclima del refugio.- En la Cordillera de los Andes de Venezuela, es poco común encontrar formaciones de caliza que den origen a grandes cuevas. La Cueva de Benito, muestra un desarrollo de aproximadamente 2 km, con dos entradas estrechas y un pequeño riachuelo en su interior. Esta cueva es utilizada por las tres especies de murciélagos nectarívoros estudiadas, así como por *Carollia brevicauda*, *Desmodus rotundus* y ocasionalmente *Anoura luismanueli* y *Myotis oxyotus*. Dentro de la cueva, los nectarívoros fueron encontrados a 100 m de la entrada principal, en una cámara central y en algunas laterales. Los murciélagos se ubicaron principalmente en los domos de las mismas, en áreas de oscuridad absoluta y con ausencia de fuertes corrientes de aire. El registro continuo de las variables microclimáticas dentro del refugio (Figura 14), mostró poca variación en la temperatura ambiente ($F = 0,73$; $P = 0,92$; media \pm SD: $15,4 \pm 0,19^\circ\text{C}$; n = 56 días) y humedad relativa ($F = 0,03$; $P = 0,99$; $100 \pm 0,86\%$; n = 56 días).

En contraste, fuera de la cueva, la temperatura ($15,81 \pm 2,75$) y la humedad relativa ($87,5 \pm 12$), fueron altamente variables ($F = 115,58$ y $46,74$; respectivamente, $P = 0,000$; Figura 14) principalmente durante las horas del día (0800 a 1800 h), alcanzando

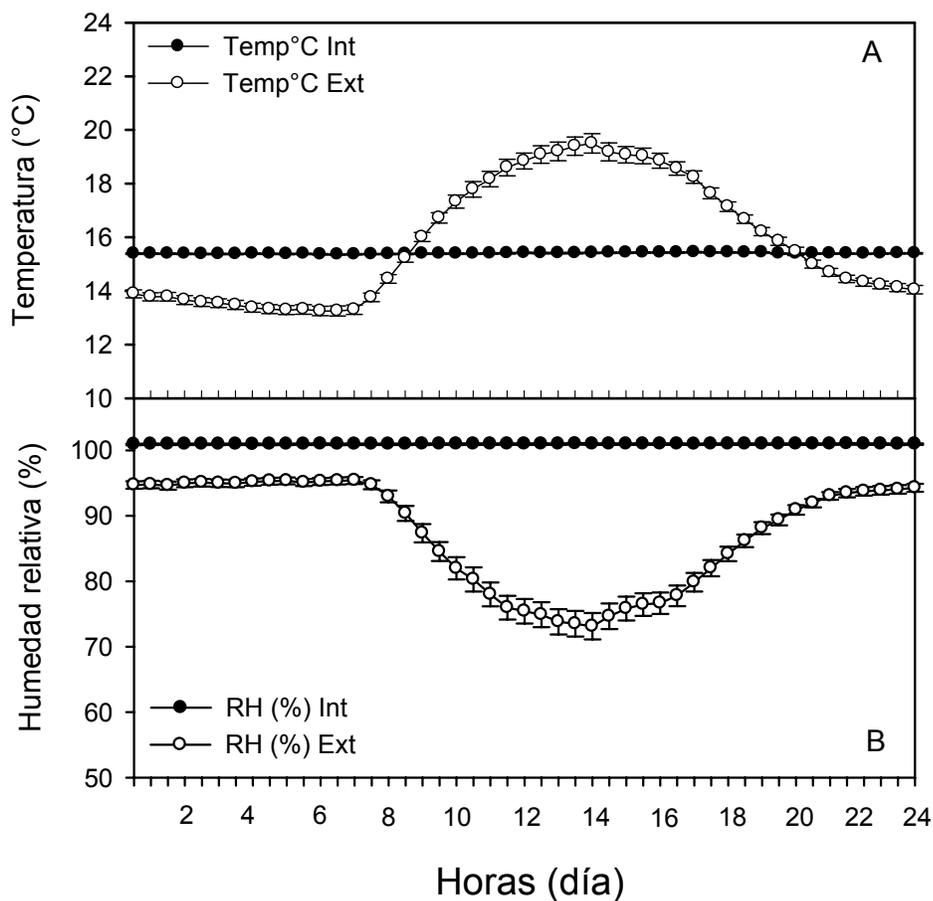


Figura 14. A. Temperatura (°C) y B. humedad relativa (%) en la Cueva de Benito, en la cámara ocupada por los murciélagos nectarívoros del género *Anoura*. Los valores medidos en el interior (Int) y en el exterior (Ext) son representados como el promedio por cada hora durante 24 h y las barras verticales indican la desviación estándar (N = 56 días).

una temperatura máxima promedio de $19,5 \pm 2,7^{\circ}\text{C}$ y un valor mínimo de humedad relativa de $73,13 \pm 1,2\%$. La temperatura promedio fue significativamente mayor fuera de la cueva (Prueba de Wilcoxon para muestras pareadas: $Z = -7,1$; $P = 0,0001$; $n = 56$ días), mientras que la humedad relativa fue significativamente menor ($Z = 62,9$; $P = 0,000$; $n = 56$ días). Durante el día el diferencial de temperatura entre el interior y exterior de la cueva alcanzó valores máximos de 9°C , mientras que en la noche sólo fue de $1,5^{\circ}\text{C}$. El valor mínimo de temperatura externa ocurrió en la noche ($13,14 \pm 1,17^{\circ}\text{C}$) y fue significativamente menor ($Z = -34,81$; $P = 0,0001$; $n = 56$ días) a la temperatura dentro de la cueva ($15,4 \pm 0,19^{\circ}\text{C}$). Por su parte la humedad relativa fuera de la cueva, fue significativamente menor tanto durante el día ($Z = -5,58$; $P = 0,000$; $n = 56$ días) como en la noche ($Z = -43,29$; $P = 0,000$; $n = 56$ días).

2.5. DISCUSIÓN

2.5.1. Regulación de la temperatura corporal.- *Anoura cultrata*, *A. geoffroyi* y *A. latidens* respondieron como homeotermos a los cambios de temperatura ambiente (Figuras 10, 11 y 12, respectivamente). Al igual que otros glosófaginos de bajas elevaciones y pteropódidos de montaña, ninguna de las especies entró en torpor como respuesta a las bajas temperaturas (Arends *et al.* 1995; Bonaccorso & McNab 1997; Carpenter & Graham 1967; McNab 1969; McNab & Bonaccorso 2001; Rodríguez-Durán 1995; Soriano *et al.* 2002). Aunque en murciélagos insectívoros y frugívoros de montaña el uso del torpor puede ser una consecuencia de su menor tamaño corporal y de *TMB* normales o bajas (Machado 2003; Capítulo 1), en los nectarívoros este mecanismo no parece proporcionarles una ventaja adaptativa. Algunas evidencias indican que la heterotermia o torpor facultativo en murciélagos tropicales y de bajas elevaciones (microchiroptera y megachiroptera) puede ser usado para conservar energía por especies que no pueden almacenar grasas o como respuesta a los cambios en la disponibilidad de recursos, así como por la pérdida de agua por respiración (Audet & Thomas 1997; Bartels & Geiser 1998; Bonaccorso & McNab 1997; Cruz-Neto & Abe 1997; Geiser *et al.* 1996; Genoud *et al.* 1990; Law 1994; McNab & Bonaccorso 2001). En consecuencia, la

disminución de la *Tci* en las especies de montaña puede compensar dicho gasto (ANCOVA; masa, $F = 0,132$; $P = 0,73$; elevación, $F = 11,22$; $P = 0,01$). La adaptación de los nectarívoros a los climas más fríos involucra un desplazamiento de la zona termoneutral hacia menores temperaturas, como fue referido para frugívoros del género *Sturnira*, en algunas poblaciones de pteropódidos de montaña (Tabla 2) e incluso para aves que habitan en las zonas templadas (Capítulo 1; Canterbury 2002).

Algunos individuos mostraron indicios de no estar en buenas condiciones nutricionales e inmediatamente después de su captura y durante los experimentos entraron en hipotermia sin recuperarse posteriormente. Es posible que el efecto de laboratorio pueda subestimar el uso y la profundidad del torpor que puede darse en condiciones naturales (Geiser *et al.* 2000). En recurrentes visitas a la cueva, se observó que las especies de *Anoura* parecieran estar activas durante el día, así como también se ha observado en *A. caudifera* y otros glosafaginos, lo que hace poco factible que utilicen el torpor en condiciones naturales (McNab 1969; Helversen & Winter 2003). Desde el punto de vista energético, sus altas *TMB* parecen sugerir que es probable que no exista una limitación en la disponibilidad de recursos en los ambientes de montaña (Bonaccorso & McNab 1997). Sin embargo, sí la disponibilidad del néctar declinará estacionalmente como sucede en las selvas de bajas elevaciones (Tschapka 2004), ¿cómo pueden estas especies mantener sus altas *TMB* durante los períodos de escasez de recursos? Aunque algunos nectarívoros pueden cambiar temporalmente su dieta o realizar movimientos estacionales (Fleming *et al.* 1993; Tschapka 2004), en la selvas nubladas, *A. geoffroyi* y *A. cultrata* consumen principalmente néctar y polen durante todo el año, sin mostrar diferencias estacionales en su importancia (Capítulo 4).

En contraste, *A. latidens* complementa su dieta con frutos durante una parte y durante otra, desaparece parcialmente del área (Capítulo 4). Es probable, que a pesar de la alta sobreposición de sus nichos tróficos, puedan seleccionar simultáneamente recursos florales con diferentes cantidades y calidades de energía que les permitan satisfacer sus requerimientos energéticos (Capítulo 4; Tschapka 2004). Sin embargo, para explicar como mantienen sus altas *TMB* y su termoregulación normotérmica es importante determinar cuáles son los mecanismos que utilizan estas especies para dividir los recursos, la calidad energética del néctar de las diferentes especies de plantas y las

Tabla 2. Comparación energética de murciélagos nectarívoros de las familias Phyllostomidae (Subfamilia Glossophaginae; *sensu* Baker *et al.* 2003) y Pteropodidae (Subfamilia Macroglossinae y Pteropodinae). Las abreviaturas, *TMB* = tasa metabólica basal masa-específica; *C* = conductancia térmica masa-específica; %*TMB'* = del valor esperado de tasa metabólica basal (McNab 1988); %*C'* = del valor esperado de conductancia térmica (Herreid & Kessel 1967); *F* = cociente entre valor esperado de la tasa metabólica basal y conductancia térmica; *Tc* = temperatura corporal; *Tci* = temperatura crítica inferior; *Tcm* = temperatura crítica máxima; TR = temperatura del refugio; D = distribución, C = continental, I = insular; E = Elevación; B = bajas elevaciones; A= altas elevaciones; R = Región, TR = Trópico, ST = Subtrópico; T = Torpor; N = no entra en torpor; S = entra en torpor. RT = regulación de la temperatura corporal, B = buena, I = intermedia, P = pobre. Para las especies que en la literatura existía más de un valor para un parámetro dado se tomo el promedio (si no diferían en más del 5%) o el valor más bajo (si diferían en más del 5%).

TAXA	Masa (g)	<i>TMB</i>	% <i>TMB'</i>	<i>C</i>	% <i>C'</i>	<i>F</i>	<i>Tc</i>	<i>Tci</i>	<i>Tcm</i>	TR	REFUGIO	D	E	R	T	RT
Phyllostomidae																
Glossophaginae																
<i>Anoura caudifera</i> ^{1,2,3}	11,3	2,49	145	0,28	92	1,6	36,0	27,0	37,0	25,4	Cuevas	C	B	TR	N	B
<i>A. cultrata</i> ⁴	15,8	1,61	103	0,25	97	1,1	33,4	27,0	32,0	15,4	Cuevas	C	A	TR	N	B
<i>A. geoffroyi</i> ⁴	14,9	1,72	108	0,24	91	1,2	34,6	27,0	31,0	15,4	Cuevas	C	A	ST	N	B
<i>A. latidens</i> ^{4,5}	14,8	2,10	132	0,26	98	1,3	34,8	27,0	32,5	15,4	Cuevas	C	A	TR	N	B
<i>Choeroniscus godmani</i> ⁶	10,1	1,89	106	0,31	97	1,1	36,6	32,0	39,0	26,7	Cuevas	C	B	TR	N	B
<i>Erophylla bombifrons</i> ⁷	16,1	1,10	71	0,38	149	0,5	33,0	30,0	33,0	26,0	Cuevas	I	B	TR	N	I
<i>Glossophaga longirostris</i> ⁶	13,5	1,96	120	0,30	108	1,1	37,5	31,5	36,0	26,7	Cuevas	C	B	TR	N	B
<i>G. soricina</i> ^{1,2,3}	8,8	2,43	131	0,37	108	1,2	36,5	31,4	35,2	26,0	Cuevas	C	B	TR	S	I
<i>Leptonycteris curasoae</i> ⁶	24,0	1,42	102	0,24	115	0,9	35,3	30,5	37,0	26,7	Cuevas	C	B	ST	N	B
<i>L. sanborni</i> ⁸	22,0	1,66	117	0,19	87	1,3	35,7	30,0	38,0		Cuevas	C	B	ST	N	B
<i>Monophyllus redmani</i> ⁷	8,7	1,28	69	0,58	168	0,4	34,0	30,5	35,0	28,0	Cuevas	I	B	TR	N	I
Pteropodidae																
Macroglossinae																
<i>Eonycteris spelaea</i> ²	51,6	0,93	84	0,15	108	0,8	34,0	28,0	33,0	26,0	Cuevas	C	B	TR	N	B
<i>Macroglossus minimus</i> ⁹	15,3	1,48	94	0,22	84	1,1	37,1			26,5	Árboles	C	A	TR	N	B
<i>M. minimus</i> ⁹	16,4	0,88	57	0,21	83	0,7	35,3	31,0		26,5	Árboles	C	B	TR	S	P
<i>M. minimus</i> ¹⁰	16,3	1,29	83	0,22	87	1,0	35,6	30,9	33,0		Árboles	C	B	TR	S	P
<i>Megaloglossus woermanni</i> ¹¹	12,4	1,75	104									C	B	TR		P
<i>Melonycteris melanops</i> ⁹	53,3	0,82	74	0,13	93	0,8	34,9	28,0	33,0	26,5	Árboles	I	B	TR	N	I
<i>Syconycteris australis</i> ⁹	15,3	1,73	110	0,22	84	1,3	36,5	28,0	36,0	26,5	Árboles	C	A	TR	N	B
<i>S. australis</i> ⁹	16,3	1,04	67	0,18	71	0,9	35,3	29,0	37,5	26,5	Árboles	C	B	TR	S	P
<i>S. australis</i> ^{12,13}	17,8	1,44	95	0,28	116	0,8	36,4	33,0	33,0	21,0	Árboles	C	B	ST	S	B
Pteropodinae																
<i>Pteropus scapulatus</i> ¹²	362,0	0,67	105	0,05	100	1,0	36,5	24,0	35,0	26,5	Árboles	C	B	ST	N	B

¹ McNab 1969; ² McNab 1989b; ³ Cruz-Neto & Abe 1997; ⁴ Este estudio; ⁵ Soriano *et al.* 2002; ⁶ Arends *et al.* 1995; ⁷ Rodríguez-Durán 1997; ⁸ Carpenter & Graham 1967; ⁹ Bonaccorso & McNab 1997; ¹⁰ Bartels *et al.* 1998; ¹¹ Kulzer & Storff 1980; ¹² Bartholomew *et al.* 1964; ¹³ Geiser *et al.* 1996.

características morfológicas que potencialmente podrían determinar las diferencias en la selección de los recursos y cómo éstos podrían reflejarse en su balance energético.

2.5.2. Tasa metabólica basal.- En las tres especies la tasa metabólica basal (*TMB*) fue similar o mayor al intervalo de confianza del 95% obtenido de la regresión para murciélagos nectarívoros de bajas elevaciones en función de su masa corporal (Figura 15A); sin embargo, no se observó diferencias significativas con las de glosofaginos de bajas elevaciones (ANCOVA; $F = 0,23$; $P = 0,64$; $N = 11$; Tabla 2 y Figura 15A). Al igual que en otros glosofaginos, el pequeño tamaño corporal que caracteriza a los *Anoura* y sus *TMB* por debajo de la curva límite para la endotermia (Figura 15A; McNab 1983), no son buenos predictores del uso del torpor, especialmente como mecanismo para explicar las adaptaciones a las bajas temperaturas ambientales. Las altas tasas metabólicas por debajo de la termoneutralidad, le permite a los *Anoura* spp. mantener sus temperaturas corporales independientes del ambiente a pesar del alto gasto energético que significa la homeotermia, en pequeñas masas corporales (Arends *et al.* 1995; McNab 1989b; Rodríguez-Durán 1995; Voigt *et al.* 2003; ver Figura 15A).

Aunque los nectarívoros de montaña estudiados no mostraron *TMB* significativamente más altas que las encontradas en especies de bajas elevaciones, Soriano *et al.* (2002), encontraron valores por encima de lo esperado en tres especies de murciélagos neotropicales de alta montaña. Estos autores, estimaron una *TMB* de 170% para un individuo de *A. latidens*, mientras que en este estudio se encontró un valor promedio de 132% ($N = 21$). La diferencia entre estas estimaciones puede deberse a dos posibles razones: por un lado los datos obtenidos por Soriano *et al.* (2002), podrían no corresponder a la *TMB* sino a la tasa metabólica en reposo (*TMR*), debido al corto tiempo de experimentación utilizado en este caso (~1,5 h). En realidad, si la *TMR* es equivalente a 1,25 la *TMB* (Aschoff & Pohl 1970; Kendeigh 1970), entonces en una masa de 13,5 g donde $TMR = 2,71 \text{ ml O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$, la *TMB* debería ser $2,12 \text{ ml O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$, similar al promedio obtenido en nuestro estudio ($2,1 \text{ ml O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$). Por otra parte, el amplio intervalo de variación de *TMB* entre los individuos (entre 100-160%; Figura 13), podría indicar una aparente plasticidad fisiológica, con ajustes metabólicos como respuesta al éxito en la alimentación o a los niveles de

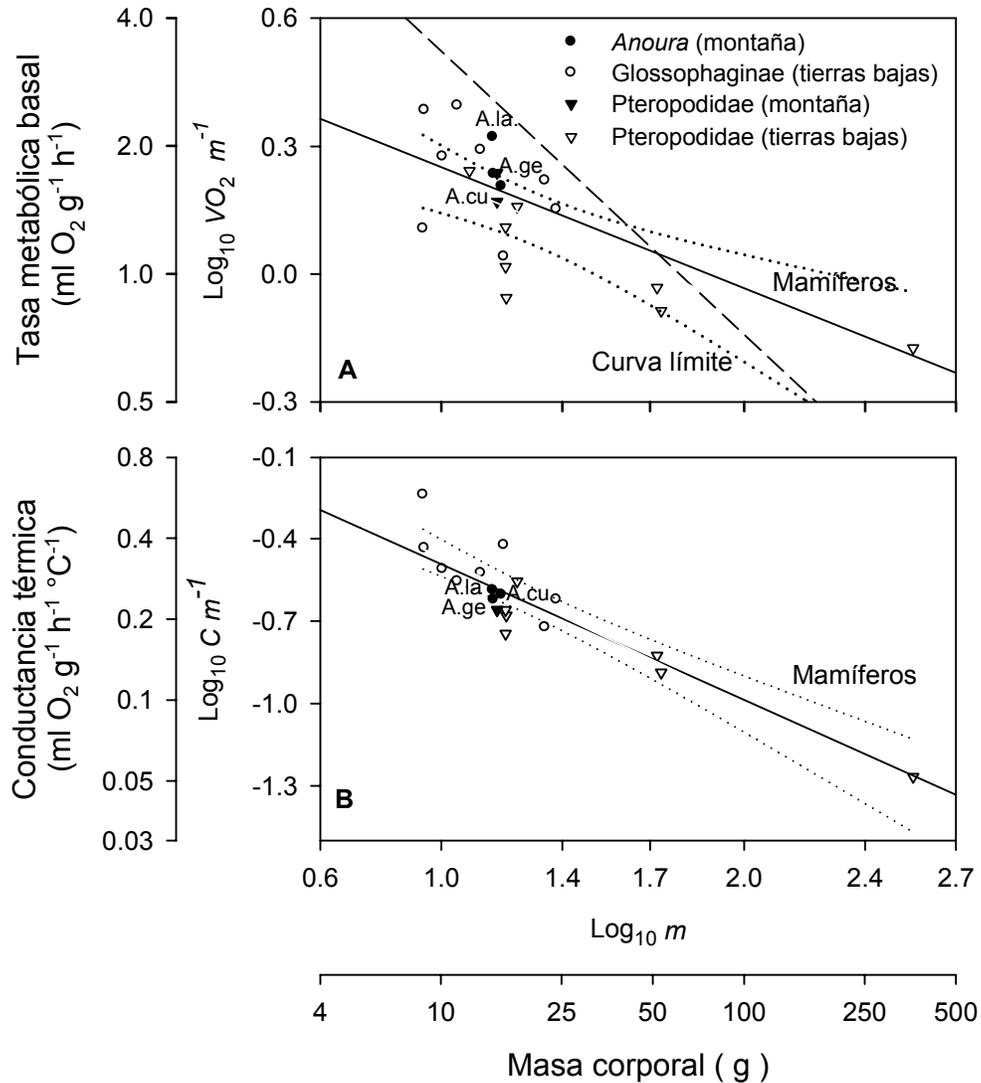


Figura 15. A. Log₁₀ tasa metabólica basal masa-específica como función del Log₁₀ masa corporal en murciélagos nectarívoros glosófaginos y pteropódidos. B. Log₁₀ conductancia térmica mínima masa-específica como función del Log₁₀ masa corporal en murciélagos nectarívoros. Línea discontinua: Curva límite mínima para la endotermia continua ($TMB = 15,56m^{-0,67}$; McNab, 1982; 1983). Línea continua en A: relación alométrica de la TMB' esperada para mamíferos ($TMB = 3,45m^{-0,287}$; McNab 1988) y en B: relación alométrica de la C' esperada para mamíferos ($C' = 1,02 m^{-0,5}$; Herreid & Kessel 1967). Las especies de montaña estudiadas son indicadas: A.cu = *Anoura cultrata*; A.la = *A. latidens*; A.ge = *A. geoffroyi*.

almacenamiento de grasas (Audet & Thomas 1996; 1997).

Muchas especies de pequeños mamíferos terrestres que viven en climas estacionalmente fríos tienen *TMB* inferiores a las esperadas por la curva límite, evadiendo las bajas temperaturas por el uso del torpor (McNab 1974; 1978a; 1979; 1980b; 1989b). Por el contrario, la respuesta observada en las especies de montaña del género *Anoura*, no reflejó lo esperado por dicha curva. Aunque la descripción cuantitativa de la curva límite podría cambiar y ajustarse mejor a los resultados obtenidos para nectarívoros, se comprobó que el mínimo diferencial de temperatura corporal mantenido con el ambiente por debajo de T_{ci} (ΔT_l), está altamente correlacionado con el exponente de la curva límite (coeficiente = $TMB m^{0,67}$; McNab 1989c; $r = 0,82$; $P = 0,0001$; $N = 19$). En masas pequeñas los únicos nectarívoros que responden a esta relación son los nectarívoros pteropódidos, cuyas bajas *TMB* explican el uso del torpor en algunas especies; mientras que su ausencia en los glosófaginos, aún en aquellas cuyas *TMB* están por debajo del 70% del valor esperado, no responden a dicha relación (Tabla 2). Sólo una alta disponibilidad de recursos puede permitirle a estos nectarívoros, disminuir la dependencia sobre sus reservas energéticas (proporcionales a su tamaño corporal), esenciales para entrar en torpor.

2.5.3. Conductancia térmica.- Los *Anoura* tienen conductancias térmicas mínimas hasta de un 10% por debajo de las esperadas por la relación alométrica para mamíferos (Herreid & Kessel 1967). Todos los miembros del género entran a los ambientes de montaña (Koopman 1978; 1981) y se refugian en pequeños grupos familiares (Galindo-Galindo *et al.* 2000; Lemke & Tamsitt 1979). En murciélagos, este comportamiento reduce la conductancia térmica, aumentando el aislamiento total hasta en 2,8 veces, lo cual permite mantener un mayor diferencial de temperatura, aún en las más bajas temperaturas (Brown & Bernard 1994; Kurta 1985). Algunas características morfológicas de los *Anoura* como su pelaje largo y denso y una reducción en el uropatagio pueden contribuir a la reducción de la conductancia (90-99%). Por ejemplo, *A. geoffroyi* tiene el pelaje más largo entre las tres especies, coincidiendo con la menor conductancia, mientras que *A. latidens*, con el pelaje más corto mantiene un menor aislamiento. Estas características concuerdan con sus límites de distribución y sus *TMB*. Sin embargo, a pesar de estas diferencias, la *C* en estas especies se encontró dentro del intervalo de confianza (95%) de la regresión para murciélagos

nectarívoros de bajas elevaciones y no fue diferente a la de otros glosófaginos (ANCOVA; $F = 2,66$; $P = 0,14$; Figura 15B). Probablemente, el pequeño tamaño corporal que caracteriza a todos los glosófaginos y sus altas tasas de producción de calor favorecen conductancias similares, aunque en algunas especies están relacionadas con las altas temperaturas de sus refugios (Arends *et al.* 1995; Rodríguez-Durán 1995). Contrariamente, en las especies de montaña, las altas tasas metabólicas y bajas conductancias, se relacionan con refugios más fríos, cuyas temperaturas están por debajo de la T_{ci} (Bonaccorso 1998).

2.5.4. Implicaciones ecológicas y fisiológicas del tamaño corporal.- En los glosófaginos, las especies de mayor tamaño (hasta 35g) dentro de la subfamilia se encuentran restringidas al trópico de tierras bajas y sólo *Leptonycteris curasoae* (25g) alcanza las zonas subtropicales al Norte y *A. geoffroyi* (15g) al Sur (Helvesen & Winter 2003). La calidad del alimento y su abundancia han sido correlacionadas con el tamaño corporal en algunos mamíferos (Erlinge 1987; Langvatn & Albon 1986; Lindsay 1986), lo cual podría explicar el estrecho intervalo de tamaños corporales encontrados en los glosófaginos. Dentro de este intervalo, los miembros del género *Anoura* muestran tamaños corporales que oscilan entre 8 y 16 g, pero sólo *A. geoffroyi*, uno de los de mayor tamaño, puede habitar en temperaturas más bajas. Aunque la regla de Bergmann no se cumple para todos los grupos (Ashton *et al.* 2000; Mayr 1963; McNab 1971), en el caso del género *Anoura* podría explicar porqué las especies de mayor tamaño pueden entrar a las altas elevaciones.

En consecuencia, si la disponibilidad de recursos no es el factor primario en establecer los limitantes superiores de la distribución de los nectarívoros, las consecuencias fisiológicas de una termoregulación costosa y altas TMB podrían explicar la desaparición de las demás especies. Aunque en las selvas nubladas la disponibilidad de recursos para los glosófaginos puede declinar en función de la productividad (Grubb 1977; Rodríguez & Rosas 1993; Tanner 1980; Terborgh 1977), las flores de las plantas quiropterófilas pueden ser visitadas por varias especies de murciélagos que coexistan en una misma área (Dobat 1985; Helvesen & Winter 2003). Sin embargo, pese a que los recursos están disponibles para *A. geoffroyi*, las demás especies desaparecen en las altas elevaciones. Se desconoce si puedan existir interacciones competitivas por estos recursos, pero los límites en algunas de

las especies de *Anoura* aparecen antes de que los recursos no sean disponibles. Esto puede ser apoyado por el hallazgo de un refugio de *A. geoffroyi* a 3000m de elevación (Obs. Personal), ubicado en el límite entre la selva nublada montana alta y el subpáramo; lo que sugiere una capacidad termoregulatoria que le permite probablemente habitar a menores temperaturas, que las registradas en la Cueva de Benito. Aunque se desconocen los recursos que se encuentran a 3000m, es probable que se desplace a menores altitudes en búsqueda de alimento.

2.5.5. Patrones de distribución altitudinal y límites fisiológicos.- Dentro del género *Anoura*, *A. geoffroyi* alcanza el mayor límite de distribución latitudinal (Koopman 1981; Simmons 2005), coincidiendo igualmente con su capacidad de ocupar las más altas elevaciones andinas (~3000m). Siguiendo la hipótesis del efecto Rapoport (Ruggiero *et al.* 1998; Stevens 1989; 1992), donde la variabilidad climática en un gradiente puede explicar los intervalos de distribución de las especies, la tolerancia ambiental de *A. geoffroyi* podría reflejarse en sus amplios intervalos de distribución latitudinal, así como altitudinal. En México, una población de esta especie habita en el límite Norte de su distribución (19°N), utilizando cuevas, cuyos valores de temperatura en su interior son similares (15,2-15,5°C; Ramírez-Pulido *et al.* 2001) a las registrados en este estudio (a 2000 m de elevación). Si el límite latitudinal de *A. geoffroyi* es también el fisiológico, es posible estimar la máxima tasa metabólica de reposo individual (*TMR*_{máx}) y la temperatura fisiológicamente limitante (*TFL*). Root (1988a, b) y Stapp *et al.* (1991) calcularon que el límite fisiológico de las especies en los bordes de su distribución es de 2,5 veces la *TMB* (ver discusión en Repaski 1996 y Canterbury 2002). Dado que en murciélagos, las *TMB* han sido correlacionadas con las temperaturas de sus refugios antes que con las temperaturas externas (Speakman & Thomas 2003), la máxima tasa metabólica de reposo (*TMR*_{máx}) en *Anoura* se calculó a la temperatura del refugio. Para las especies nectarívoras de bajas elevaciones no es posible realizar una estimación precisa debido a que los valores referidos en la literatura no necesariamente corresponden con los mínimos en los límites de su distribución, por lo tanto deben ser analizados con precaución (Tabla 2).

Las estimaciones obtenidas de *TMR*_{máx} y de *TFL* como reflejo de las máximas tasas metabólicas que pueden alcanzar los individuos de *Anoura*, indican una variación inter-

específica, coincidiendo parcialmente con sus límites de distribución (Tabla 3). La $TMR_{máx}$ de *A. geoffroyi* a temperaturas ambiente de 15,4°C (temperatura de su refugio diurno en la alta montaña; Tabla 3), fue estimada en 2,66 x TMB (múltiplo obtenido del cociente entre TMR/TMB a una temperatura de 15°C). Si además, calculamos la TFL a este valor de $TMR_{máx}$, utilizando la ecuación: $TFL = T_{ci} - 1,66 TMB/C'$ (modificado de la Ecuación 3, Canterbury 2002), es igual a 15°C (ó 16,2°C, si $TMR_{max} = 2,5xTMB$; Tabla 3). Este valor es similar al promedio de temperatura medido en los refugios donde se encuentra *A. geoffroyi*, en ambos refugios (Ramírez-Pulido *et al.* 2001; este estudio).

En contraste, la distribución tropical de *A. cultrata* y de *A. latidens* no parece ser explicada por sus valores de $TMR_{máx}$ (2,48 y 2,93 respectivamente) y TFL (15 y 17°C, respectivamente). Es probable que otros factores a mayor escala, tales como los históricos o biológicos puedan estar involucrados en sus límites de distribución. *Anoura cultrata*, a pesar de tener el mayor cociente termoregulatorio (2,93) se encuentra principalmente por debajo de los 2000 m de elevación, tanto en Venezuela (Linares 1998) como en todo su intervalo de distribución geográfica (Handley 1984; Simmons 2005; Tamsitt & Nagorsen 1982). La TFL calculada para esta especie sugiere que podría soportar temperaturas mínimas entre 15 y 17°C, aproximadamente (Tabla 3); sin embargo, debido a su poca abundancia en capturas mensuales en la cueva (3-4 individuos/noche-red), consideramos que la población se encuentra en el límite fisiológico superior para mantener su homeotermia; por lo tanto, es marginal en esta elevación. De manera similar, *A. latidens* restringida al cinturón tropical entre los 10°N y 10°S (Handley 1984), muestra valores que podrían explicar su distribución altitudinal. Sin embargo, es probable que los movimientos estacionales en el área de estudio, puedan estar relacionados con sus altos requerimientos metabólicos.

La asociación entre la TFL y la temperatura de los refugios en los glosófagos fue significativa ($F = 20,99$; $P = 0,0025$; $r^2 = 0,92$), aunque la relación no es uno-a-uno, debido a los ajustes por comportamiento, morfología y/o demografía que pueden realizar las especies en sus refugios (Humphrey 1975). Las $TMR_{máx}$ estimadas para las especies de alta montaña en este estudio (Tabla 3) podrían alcanzar un 50% de sus gastos diarios de energía (GDE), el doble de estimado para *A. caudifera* en condiciones naturales (24% del GDE ; Helversen & Reyer 1984); lo cual hace poco probable que este alto costo de termoregulación pueda ser

Tabla 3. Máxima tasa metabólica de reposo ($TMR_{m\acute{a}x}$, masa-específica) y temperatura fisiológicamente limitante (TFL en °C) en los límites de distribución de los murciélagos de la Subfamilia Glossophaginae (Datos tomados de la Tabla 2).

NECTARÍVOROS	<i>TMR</i>	<i>TMR</i>_{máx}	<i>TFL</i>	COMPORTAMIENTO
<i>Anoura caudifera</i>	4,20	1,69	13,66	Grupo
<i>A. cultrata</i> ¹	4,72	2,93*	17,34	Grupo
<i>A. geoffroyi</i> ¹	4,57	2,66*	16,25	Grupo
<i>A. latidens</i> ¹	5,21	2,48*	14,88	Grupo
<i>Choeroniscus godmani</i>	3,26	1,72	22,85	Grupo
<i>Erophylla bombifrons</i>	2,60	2,36	25,66	Solitario/Grupo
<i>Glossophaga longirostris</i>	3,27	1,67	21,70	Solitario/Grupo
<i>G. soricina</i>	6,46	2,66	21,55	Solitario
<i>Leptonycteris curasoae</i>	1,96	1,38	21,63	Grupo
<i>L. sanborni</i>			16,89	Grupo
<i>Monophyllus redmani</i>	3,16	2,47	27,19	Grupo/Solitario

¹Especies de alta montaña

*Significativo

$TMR_{m\acute{a}x} = TMR/TMB$ (Root 1988a; Stapp *et al.* 1991);

$TFL = T_{ci} - 1.5 TMB/C'$ (Ecuación 3, Canterbury 2002) asociado a la temperatura de los refugios.

mantenido por los *Anoura* en sus refugios. Las diferencias entre las *TFL* pueden ser explicadas por los valores de las *TMB* totales ($F = 12,84$; $P = 0,0089$; $r^2 = 0,75$), es decir, que las respuestas termoregulatorias de las especies dependen de la interacción entre masa corporal, *TMB* y temperatura ambiente, determinando la máxima tasa metabólica de reposo que pueden alcanzar en los límites de su distribución. Sin embargo, en la Tabla 3, puede observarse que *G. soricina* puede mantener una *TMR* similar ($= 2,66 \times TMB$), a los valores estimados para las especies de montaña, pero dado su pequeño tamaño corporal (8,8 g) y la utilización del torpor como mecanismo de ahorro de energía, esta restringida a bajas elevaciones. Es importante tener en cuenta que las estimaciones anteriores corresponden a la respuesta individual de las especies, pero dado su comportamiento gregario, las *TMR*_{máx} podrían ser menores a las predichas por estas ecuaciones. Igualmente, el máximo cociente metabólico utilizado en el límite fisiológico puede ser arbitrario ($2,5 \times TMB$), dado que otras especies en sus límites de distribución, muestran valores mayores a 2,5 (Canterbury 2002; Castro 1989; Repasky 1996).

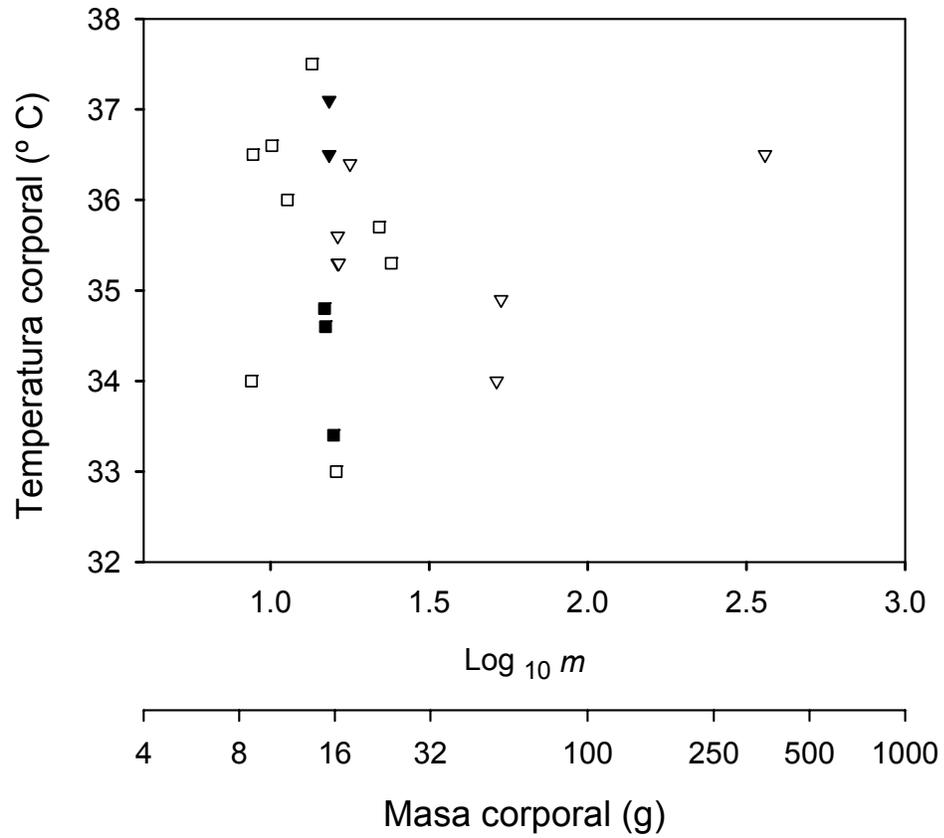
2.5.6. Importancia de los refugios en la termoregulación.- La mayor abundancia de *A. latidens* en la cueva, se observó principalmente durante el período reproductivo (80% del total de capturas; Capítulo 4). Probablemente esta especie realiza movimientos locales o altitudinales, en búsqueda de recursos o de mejores condiciones en sus refugios. Se conoce que los movimientos locales o migraciones a larga distancia, dependen en gran medida de la búsqueda de mejores condiciones microclimáticas para las diferentes actividades (Bernard & Bester 1988; Kerth *et al.* 2001; McNab 1974). Por lo general, los murciélagos seleccionan refugios con temperaturas que alcanzan o exceden la *T_{ci}*, pero en ambientes con bajas temperaturas, comúnmente forman pequeños grupos familiares (Trune & Slobodchikoff 1976), como es el caso de *Anoura* spp.

La formación de pequeños grupos que caracteriza a las especies de *Anoura* en cuevas con bajas temperaturas (Galindo-Galindo *et al.* 2000; este estudio), puede disminuir su gasto energético. La *TMB* individual en especies de pequeños mamíferos y aves, puede reducirse entre un 20 y 40%, dependiendo de la *T_a* y el tamaño de los grupos (Berteaux *et al.* 1996; Brown 1999; Brown & Bernard 1994; Brown & Foster 1992; Chaplin 1982; Herreid 1967; Kurta & Kunz 1988; McNab 1969; Roverud & Chappell 1991; Vogt & Lynch 1982;

Whiters & Jarvis 1980). De acuerdo con los resultados experimentales, a bajas temperaturas como las registradas en la cueva de Benito, el comportamiento en grupos (entre 8-10 individuos), puede reducir el gasto de energía hasta en un 30 % o aumentar la temperatura a su alrededor y metabolizar en la zona de termoneutralidad. Sí los grupos formados por *Anoura* tienen un tamaño óptimo y metabolizan por debajo de la *ZTN*, la reducción en la *TMR* a esta temperatura, estaría entre 1,4 y 1,6 ml O₂ g⁻¹ h⁻¹, lo cual significaría un ahorro de energía equivalente a un 40 ó 60% de la *TMB*. Esta reducción estaría muy cerca del 24 % del *GDE* utilizado por *A. caudifera* para termoregular durante la fase de descanso diurno (Helvesen & Reyer 1984).

Las altas *TMB* y las bajas *C* encontradas en las especies de montaña, sólo parecen estar correlacionadas con el microclima de los refugios. Además de la temperatura, la humedad relativa es un factor importante en su selección (Brown & Bernard 1994; Thomas & Cloutier 1992; Webb *et al.* 1995). *Anoura* enfrenta una alta humedad relativa, que aunada a las bajas temperaturas, podría afectar su economía hídrica (Webb *et al.* 1995). Aunque la respiración es una vía alternativa de pérdida de agua, se ha determinado que en aves nectarívoras, dicha pérdida es relativamente baja con respecto a los volúmenes de néctar ingeridos, especialmente en condiciones térmicas de frío (Gass *et al.* 1999; Powers 1992). Esto indicaría que la diferenciación morfológica renal observada en los murciélagos nectarívoros (Carpenter 1969; Studier & Wilson 1983; Studier *et al.* 1983) está relacionada con el consumo de grandes cantidades de agua en su dieta. Específicamente, Suárez & Gass (2002) postulan que el consumo de néctares diluidos determinan las limitaciones renales asociadas con la movilización de grandes volúmenes de agua.

2.5.7. Comparaciones con murciélagos nectarívoros de bajas elevaciones.- En murciélagos tropicales se ha demostrado que la masa corporal influye en la regulación de la temperatura (McNab 1969; 1970). En glosófaginos es muy variable ($35,5 \pm 0,27$) e independiente de su tamaño y de la altura (ANCOVA; masa, $F = 0,216$; $P = 0,65$; $r^2 = 0,21$; elevación, $F = 1,62$; $P = 0,24$; $N = 11$; Figura 16). Al comparar la *T_c* de los nectarívoros filostómidos con las de pteropódidos, no se encontraron diferencias significativas, al igual que al contrastarlas con la elevación (ANCOVA; masa, $F = 0,224$; $P = 0,642$; familias, $F =$



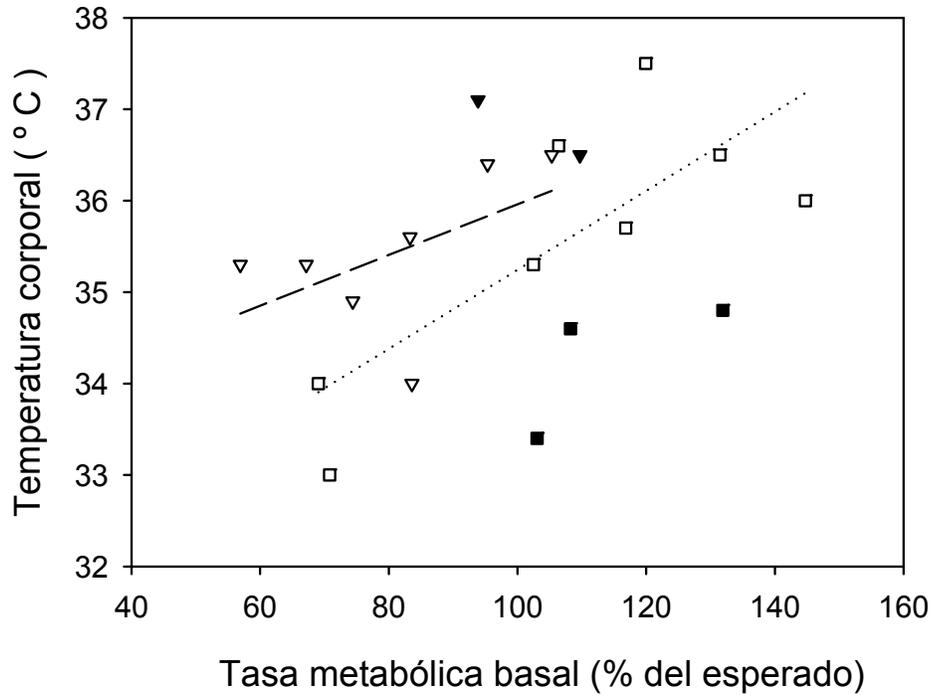
- *Anoura* (montaña)
- ▼ *Pteropodidae* (montaña)
- *Glossophaginae* (tierras bajas)
- ▽ *Pteropodidae* (tierras bajas)

Figura 16. Temperatura corporal (T_c) como función de la masa corporal (en gramos) en murciélagos nectarívoros. Las regresiones no fueron significativas ($P > 0,05$). Datos en Tabla 2.

0,972; $P = 0,339$; elevación, $F = 0,132$; $P = 0,721$; Figura 16). Parte de la variación observada en la T_c fue correlacionada con sus diferencias en las tasas metabólicas basales (TMB %, $F = 14,34$; $P = 0,0016$; $r^2 = 0,5$; $N = 20$; familias, $F = 8,78$; $P = 0,0091$; Figura 17). Sin embargo, en los glosófaginos de montaña a pesar de tener altas TMB , su temperatura corporal es menor a la de aquellas de bajas elevaciones ($F = 7,13$; $P = 0,028$; $N = 11$), probablemente como resultado de la pérdida de calor (Arends 1985) o probablemente debido a que las TMB no son lo suficientemente altas para termoregular en estos ambientes (McNab 2003; Soriano *et al.* 2002).

Speakman & Thomas (2003) encontraron que en todos los murciélagos, la masa corporal explica el 92% de la variación en la TMB . Por el contrario, en nectarívoros neotropicales (*sensu* la clasificación de Baker *et al.* 2003) sólo explicó el 51% ($F = 9,438$; $P = 0,0133$; $N = 11$; Tabla 2 y Figura 15A), reflejando una alta sensibilidad de la TMB a factores ecológicos. Dicha relación es descrita como: VO_2 (ml O_2 h^{-1}) = $3,58m^{0,724}$, cuya pendiente no difiere significativamente de la descrita por McNab (1988) para todos los mamíferos (0,713). La dieta principalmente nectarívora de los glosófaginos, la selección de los refugios diurnos (p. ej. cuevas o troncos de árboles), su comportamiento gregario y distribución latitudinal (tropical y subtropical), son factores que pueden representar diferencias entre las especies (Tabla 2). En un análisis de ANCOVA, se incluyó simultáneamente otros factores, como entrar o no en torpor, regulación de la temperatura (buena, intermedia o pobre), distribución continental o insular, elevación (bajas elevaciones < 1000m y de montaña >2000m), afiliación taxonómica (tribu) y diferentes combinaciones entre estos. Al igual que en nectarívoros pteropódidos (McNab & Bonaccorso 2001), la TMB en los glosófaginos fue correlacionada con el \log_{10} masa corporal ($F = 79,07$; $P = 0,0001$) y con la distribución continental/insular ($F = 34,94$; $P = 0,0004$), alcanzando un $r^2 = 0,95$. Sin embargo, en los pteropódidos nectarívoros la capacidad de entrar en torpor y las bajas TMB los diferencia altamente de los glosófaginos (VO_2 en ml O_2 h^{-1} = $2,61m^{0,751}$; ANCOVA; masa, $F = 114,59$; $P = 0,0001$; suborden, $F = 4,82$; $P = 0,041$; $N = 21$).

La influencia de la masa corporal sobre la C en glosófaginos es descrita por la ecuación, $C = 1,67 m^{0,34}$, donde el 55% de la variación en C es explicada por su masa ($F = 10,93$; $P = 0,009$; $N = 11$; Figura 15B). Además del tamaño corporal, la C esta



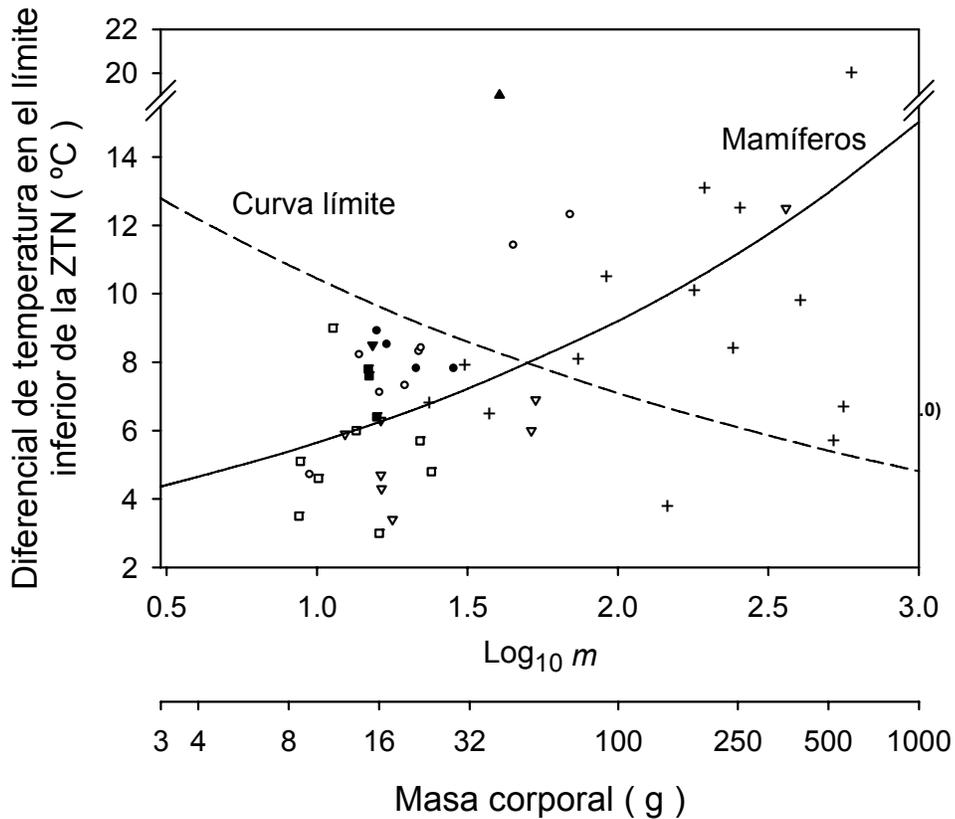
- *Anoura* (montaña)
- ▼ *Pteropodidae* (montaña)
- *Glossophaginae* (tierras bajas)
- ▽ *Pteropodidae* (tierras bajas)

Figura 17. Temperatura corporal en murciélagos nectarívoros como función de la tasa metabólica basal estándar (porcentaje del valor esperado para mamíferos). Línea punteada: regresión de los glosófaginos de tierras bajas ($r^2 = 0,63$); Línea discontinua: regresión de los pteropódidos de tierras bajas ($r^2 = 0,28$).

correlacionada con la temperatura de los refugios (ANCOVA; $F = 12,56$; $P = 0,03$; $r^2 = 0,97$), sin importar la distribución continental/insular de las especies ($F = 8,56$; $P = 0,10$) o la elevación ($F = 1,09$; $P = 0,33$). En contraste, la mayoría de los nectarívoros pteropódidos tienen conductancias que varían entre el 71-115% del esperado para mamíferos (Herreid & Kessel 1967) y significativamente más bajas que las de glosofaginos (ANCOVA; $F = 4,32$; $P = 0,053$; $r^2 = 0,84$; Figura 15B), donde la masa corporal explica el 95% de la variación ($F = 144,46$; $P = 0,0001$). Con la excepción de *Eonycteris spelaea*, las bajas conductancias están relacionadas con el tamaño corporal y con los refugios en el dosel de los árboles, donde las temperaturas diurnas pueden alcanzar altos valores (McNab & Bonaccorso 2001). Al igual que los glosofaginos, el comportamiento gregario también explica sus menores conductancias, mientras que sus bajas tasas metabólicas, están asociadas con la distribución y con la entrada o no en torpor.

2.5.8. Diferencial de temperatura con el ambiente.- De forma similar a lo observado en murciélagos frugívoros, la variación encontrada en los límites de la termoneutralidad y la T_c en los nectarívoros es debida al cociente entre TMB y C (Capítulo 1). Al disminuir la T_{ci} , las especies de montaña pueden eventualmente mantener mayores diferenciales de temperatura que las especies de su misma masa corporal a menores elevaciones (Figura 18). Aunque el diferencial de temperatura ($\Delta T_l = T_c - T_{ci}$), que los murciélagos pueden mantener en el límite inferior de su termoneutralidad, incrementa con la masa corporal, también esta correlacionado con el clima (McNab 1982a; Scholander *et al.* 1950a; 1950b). Similar a lo encontrado en frugívoros de montaña, los nectarívoros tienen mayores diferenciales de temperatura que las especies con tamaños corporales similares restringidas a las bajas elevaciones, las cuales siguen la relación de la curva para mamíferos. (p. ej. *Anoura caudifera*, *Choeroniscus godmani*, *Monophyllus redmani*).

Sin embargo, a diferencia de los frugívoros, en masas menores a los 50 g, los nectarívoros mantienen ΔT_l inversamente correlacionados con la curva límite de la endotermia y por debajo de la curva para todos los mamíferos (Figura 18). Esto podría indicar que tanto los nectarívoros de montaña como los de bajas elevaciones podrían encontrarse en sus límites energéticos y cambios ambientales inesperados podrían tener un



- | Nectarívoros | Frugívoros |
|----------------------------------|----------------------------------|
| ■ <i>Anoura</i> (montaña) | • <i>Sturnira</i> (montaña) |
| □ Glossophaginae (tierras bajas) | ◦ Phyllostomidae (tierras bajas) |
| ▼ Pteropodidae (montaña) | ▲ Pteropodidae (montaña) |
| ▽ Pteropodidae (tierras bajas) | + Pteropodidae (tierra bajas) |

Figura 18. Diferencial de temperatura (ΔT_l) en el límite inferior de la termoneutralidad en murciélagos nectarívoros y frugívoros como función de la masa corporal (Datos de la Tabla 1 y Tabla 3). Línea discontinua: Curva límite mínima para la endotermia continua ($\Delta T_l = 15,56Fm^{0,17}$; donde F , refleja el cociente entre el valor observado y esperado de la tasa metabólica basal y la conductancia térmica; McNab, 1982a; 1983). Línea continua: relación alométrica para mamíferos ($\Delta T_l = 3,45Fm^{-0,213}$; modificado de McNab, 1983).

fuerte efecto sobre sus balances, en particular porque no son capaces de entrar en torpor como último mecanismo de conservación. Por encima de los 50g, el ΔT_l incrementa con la masa, de acuerdo a lo esperado de la relación para mamíferos (McNab 1988), representado solamente por los grandes nectarívoros pteropódidos (Figura 18). En resumen, los nectarívoros de bajas elevaciones mantienen diferenciales de temperatura por debajo de lo esperado para mamíferos en función de su masa corporal. Este mínimo diferencial puede ser explicado debido a que muchas de estas especies habitan en cuevas calientes y tienen bajas *TMB* y altas conductancias térmicas. En contraste, en los nectarívoros de montaña con tamaños corporales intermedios, los altos diferenciales de temperatura se encuentran por encima de la curva para mamíferos y son independientes de su masa corporal.

2.5.9. Comparación de los patrones de termoregulación entre nectarívoros y frugívoros de alta montaña.- En contraste a los nectarívoros de montaña, las especies frugívoras del género *Sturnira* que alcanzan las elevaciones andinas, muestran dos diferentes respuestas metabólicas y termoregulatorias, adaptadas a los ambientes con bajas temperaturas (Soriano *et al.* 2002; Capítulo 1). Dichos patrones parecen estar limitados por sus máximos tamaños corporales en relación a la calidad y cantidad de los recursos que ellos consumen. Aunque los nectarívoros y frugívoros de montaña no muestran diferencias en sus *TMB* (ANCOVA; $F = 0,05$; $P = 0,83$; $N = 7$), la principal diferencia está relacionada con la regulación de la temperatura corporal y la disminución de la tasa metabólica por debajo de la termoneutralidad. Los pequeños frugívoros que viven en mayores altitudes entran en torpor (Soriano *et al.* 2002; Capítulo 1), mientras que los de bajas elevaciones mantienen altas tasas metabólicas en mayores tamaños corporales (70g).

Por el contrario, el uso del néctar y polen sólo permiten altas *TMB* en pequeñas masas corporales (< 35g), cuando las cantidades de alimento requeridas son pequeñas (McNab 1989b). Estas diferencias en escala y máxima masa corporal podrían estar relacionadas con la calidad y disponibilidad de los recursos que utilizan los representantes de cada uno de estos gremios. Aunque ambos grupos consumen alimentos con alto contenido energético, diferencias en las eficiencias de asimilación de energía y nutrientes en cada grupo podrían significar estrategias energéticas distintas (Delorme & Thomas 1996; 1999; Morrison 1980a; Winter 1998). Probablemente, la baja densidad de recursos para los

nectarívoros, los obliga a gastar mayor tiempo de vuelo en su búsqueda (4,5 h/noche), pero su alta eficiencia digestiva (~100%) les permite optimizar su ingesta, consumiendo un volumen de néctar equivalente a su tamaño corporal (Helvesen & Reyer 1984; Helversen & Winter 2003; Howell 1979). En contraste, la abundancia de frutos para los frugívoros estaría correlacionada con un menor tiempo de vuelo por noche (entre 0,75-1,5 h/noche), pero sus bajas eficiencias de digestión y asimilación (25-30%), suponen un mayor consumo, equivalente a dos veces su masa corporal por noche (Fleming 1988; Morrison 1980b). Estas diferencias en las estrategias de búsqueda y optimización de la energía podrían explicar sus diferencias en los patrones de termoregulación.

Al igual que los glosófaginos, los frugívoros de alta montaña también muestran bajas C , que están relacionadas con sus respuestas termoregulatorias (Soriano *et al.* 2002; Capítulo 1). Por un lado, los frugívoros de menor tamaño corporal que entran en torpor, tienden a mantener menores conductancias, mientras que las especies más grandes, termoregulan y tienen mayores C . Tanto los frugívoros como los nectarívoros de montaña muestran una reducción del uropatagio y pelajes densos y largos, que en gran medida pueden estar altamente relacionados con la disminución de sus conductancias térmicas. Sin embargo, las especies de estos géneros que habitan en las bajas elevaciones también muestran estas características morfológicas e igualmente parecen estar relacionadas con una disminución de sus conductancias térmicas. En ambientes con altas temperaturas, estos rasgos probablemente se relacionan más con la disminución de la pérdida de agua, mientras que a bajas temperaturas puede relacionarse con la pérdida de calor.

2.6. CONCLUSIONES

El patrón de termoregulación y las tasas metabólicas basales observadas en los nectarívoros estudiados son similares a las referidas para glosófaginos de bajas elevaciones. La amplia distribución latitudinal como altitudinal de los miembros del género *Anoura*, parece estar correlacionada con eficiencia en la termoregulación a las bajas temperaturas, mostrando diferencias con las de bajas elevaciones, tales como una disminución de la temperatura crítica inferior y una menor temperatura corporal promedio, muy similar a lo observado en

frugívoros de alta montaña. Sin embargo, su presencia a mayores elevaciones no fue asociada con su capacidad de entrar en torpor como estrategia de ahorro de energía. La ausencia del torpor en *Anoura* podría estar relacionada con el tamaño de sus reservas de grasa, para poder mantener las altas tasas metabólicas masa-específicas, durante éste. En consecuencia, el costo de mantener una *TMB* alta en ambientes con bajas temperaturas, sólo puede ser sostenido, si una oferta constante de recursos puede compensar la demanda diaria de energía en relación a su tamaño corporal. A pesar de la baja productividad ambiental que ha sido referida para los ambientes de montaña, el consumo de grandes cantidades de néctares ricos en energía, asociado a la máxima capacidad de asimilación de los nectarívoros (~100%) y al bajo costo de su estrategia de búsqueda de alimento (vuelo sostenido), podrían explicar las diferencias inter-específicas en sus *TMB* y *C*. A diferencia de los frugívoros, la evolución de la endotermia en los nectarívoros que alcanzan las altas elevaciones, les permite mantener su termoregulación constante por un incremento compensatorio de sus *TMB* y *C* en menores tamaños corporales. Las diferencias encontradas con nectarívoros pteropódidos, están relacionadas con sus balances diarios de energía, dado que la baja disponibilidad de recursos en donde se encuentran los megachiroptera, sugieren que el uso del torpor no es una adaptación exclusiva a las bajas temperaturas, sino como mecanismo de ahorro de energía. Sin embargo, es necesario confirmar bajo condiciones naturales, si los nectarívoros de montaña del neotrópico entran en torpor durante cortos períodos de tiempo que bajo condiciones de laboratorio no fue detectado.

PARTE III

**RÉGIMEN ALIMENTARIO Y DISTRIBUCIÓN ALTITUDINAL DE LOS
RECURSOS**

CAPÍTULO 3

DIETA Y DISTRIBUCIÓN ALTITUDINAL DE LOS RECURSOS DE CUATRO ESPECIES DE MURCIÉLAGOS FRUGÍVOROS ANDINOS DEL GÉNERO *STURNIRA*

3.1. RESUMEN

Los cambios altitudinales en la riqueza y abundancia de las plantas que son consumidas por los murciélagos frugívoros son desconocidos. En las selvas nubladas andinas venezolanas, coexisten 4 especies del género *Sturnira*, cuyo parecido morfológico indica que utilizan recursos similares. Con el objeto de correlacionar la distribución altitudinal de estos murciélagos con la abundancia de las plantas que consumen, se caracterizó la dieta de *Sturnira erythromos*, *S. bidens*, *S. bogotensis* y *S. ludovici*. Se realizó un análisis de sobreposición de nicho trófico para determinar si las diferencias en talla se correlacionan con sus preferencias alimentarias. La abundancia de los recursos en el gradiente altitudinal fue estimada realizando un transecto (1800-3000 m) en la Cordillera de Mérida, donde se colocó parcelas de 20x10 m a intervalos altitudinales de 25 m. En cada una, se registró la presencia-ausencia de las especies de plantas encontradas en la dieta de los murciélagos. Usando regresiones logísticas para estimar las probabilidades de aparición (entre 0-1) de cada especie en el gradiente altitudinal se estimó su abundancia en el intervalo. Los resultados indicaron que las especies más importantes en la dieta pertenecen a las familias Solanaceae (7 spp.), Piperaceae (4 spp.) y Araceae (3 spp.). Las diferencias en las frecuencias de aparición de los frutos en la dieta de cada especie de *Sturnira*, sugiere que pese a sus similitudes morfológicas, pueden separar su nicho trófico por sus preferencias alimentarias, lo cual puede explicar su coexistencia. La mayoría de las plantas mostraron óptimos de abundancia que fueron significativos en las selvas nubladas (Prueba de χ^2 ; $P < 0,05$) entre los 2000 y 2400 m, con tolerancias (desviación) entre los ± 20 y ± 400 m. En muy pocas especies, el óptimo se encontró fuera del intervalo altitudinal considerado o en el extremo del mismo. Aunque la amplia distribución de las plantas preferidas no explica los límites inferiores en la distribución altitudinal de los murciélagos, estos patrones deben ser analizados a una mayor escala.

3.2. INTRODUCCIÓN

En las selvas neotropicales de bajas elevaciones, la riqueza de especies frugívoras ha sido correlacionada con el pico de diversidad y abundancia de las plantas cuya dispersión depende de los vertebrados (Howe & Smallwood 1982; Terborgh 1986; Willig *et al.* 2003). Dentro de este grupo, los murciélagos frugívoros son el taxa dominante, dispersando las semillas de árboles y arbustos de aráceas, cecropiáceas, clusiáceas, moráceas, piperáceas y solanáceas, entre otras (Charles-Dominique 1986; Charles-Dominique & Cockle 2001; Fleming & Heithaus 1981; Giannini & Kalko 2004; Patterson *et al.* 2003). La coexistencia de este gran número de especies en las bajas elevaciones, puede ser explicada por sus preferencias alimentarias, las cuales han sido relacionadas directamente con la mayor abundancia de recursos (Bonaccorso 1979). Sin embargo, aunque la riqueza y abundancia de los frutos puede variar en el tiempo y en el espacio, tales preferencias no cambian con los patrones de distribución geográfica de los murciélagos (Fleming 1986; 1988; Herrera 1987; Kalko 1998; Kalko *et al.* 1996; Patterson *et al.* 2003; Wendeln *et al.* 2000; Willig *et al.* 1993). Por lo tanto, es probable que la selección y uso de los recursos estén relacionados con las características fenotípicas de estos frugívoros antes que con su abundancia (Findley 1993; Stevens *et al.* 2006). Un análisis reciente mostró que los ensamblajes de murciélagos podrían estar estructurados por sus diferencias basadas en la morfología, permitiéndoles disminuir su competencia interespecífica, especialmente entre las especies del mismo grupo funcional (Stevens & Willig 2000; Stevens *et al.* 2006)

Este patrón de mayor riqueza de murciélagos frugívoros, declina rápidamente en la región andina (Graham 1983; 1990; Patterson *et al.* 1998), mientras que, los recursos lo hacen sólo a partir de los 1500m de elevación (Gentry 2001), con notables diferencias entre familias o grupos funcionales (Kelly *et al.* 1994; Kessler 2000; 2001; 2002; Knapp 2002; Vargas *et al.* 2004; Young *et al.* 2002). En los Andes, los murciélagos frugívoros del género *Sturnira* (Subfamilia: Stenodermatinae) muestra su mayor diversificación (8 spp.), ubicándose como el componente frugívoro más importante de las selvas nubladas (Autino & Barquez 1994; Conteras-Vega & Cadena 2000; Simmons 2005; Soriano *et al.* 1999). Las pequeñas diferencias en tamaño corporal que pueden observarse entre las especies más cercanas del género y su similitud morfológica (Pacheco & Patterson 1991), podrían explicar por una parte, su coexistencia y por otra, la utilización de recursos similares. La

poca información disponible sobre su dieta, parece indicar que existe una alta preferencia por los frutos de solanáceas (Charles-Dominique 1986; Gardner 1977; Giannini & Barquez 2003; Molinari & Soriano 1987). Estas preferencias parecen mantenerse constantes en todo su intervalo de distribución geográfica, así como en los gradientes de montaña (Ascorra & Wilson 1992; Fleming 1986; Gorchov *et al.* 1993; Giannini 1999; Passos *et al.* 2003).

En los Andes de Venezuela por encima de los 2000m de elevación, coexisten cuatro especies del género *Sturnira* que son morfológicamente muy similares (*Sturnira erythromos*, *S. bidens*, *S. bogotensis* y *S. ludovici*), restringidas a los ambientes de montaña (Koopman 1978; Soriano *et al.* 1999). Si la distribución altitudinal de éstos frugívoros esta correlacionada con la abundancia de los frutos que consumen con mayor preferencia, su dieta estará compuesta por especies o taxa que son abundantes o exclusivos de las selvas andinas (Fleming 1986; Fleming *et al.* 1993; Humphrey & Bonaccorso 1979; McNab 1982a; Mittelbach *et al.* 2001; Patterson *et al.* 1990). De igual manera, su coexistencia podría indicar una alta sobreposición en el uso de los recursos debido a la similitud morfológica (Fleming 1986; Schum 1984; Stevens & Willig 1999). Aunque se ha observado que en las selvas de montaña la importancia de las solanáceas en la dieta de *Sturnira* parece aumentar proporcionalmente con su riqueza, la separación altitudinal entre algunas de estas especies es difusa y no parece estar relacionada con la oferta de recursos (Fleming 1986; Giannini 1999). Otras especies frugívoras de bajas elevaciones también muestran “techos” altitudinales que se encuentran entre los 1500-2000m de elevación, pero que no han sido empíricamente correlacionados con la disminución de los recursos a lo largo del gradiente altitudinal (Graham 1983; 1990; Patterson *et al.* 1998).

En este trabajo se propone caracterizar la dieta de cuatro especies de murciélagos frugívoros del género *Sturnira* (*Sturnira erythromos*, *S. bidens*, *S. bogotensis* y *S. ludovici*) que coexisten en las selvas nubladas andinas de Venezuela. Para completar la composición global de la dieta se incluyó los datos de Soriano (1983) y Molinari (1984), los cuales provienen de las mismas localidades de estudio. Un análisis de sobreposición de nicho trófico fue realizado para probar si las similitudes en tamaño corporal están relacionadas con sus preferencias alimentarias. Adicionalmente, para determinar si los recursos son los responsables de la distribución altitudinal de los *Sturnira*, se estimó la abundancia de las plantas que consumen con mayor frecuencia, realizando un transecto (dividido en cuatro

etapas) a lo largo de un gradiente altitudinal (entre los 1800 y 3000m). En éste análisis se uso los datos de presencia/ausencia de las especies a lo largo del transecto, aplicando el modelo Logístico-Gaussiano (ter Braak & Looman 1986), el cual estima la probabilidad de aparición de las especies en el gradiente. Aunque no se tienen datos de los cambios de abundancia de las especies de *Sturnira* a lo largo del gradiente, la distribución de las plantas encontradas en su dieta permitió establecer relaciones entre la abundancia de recursos y los patrones de distribución de estos murciélagos.

3.3. MÉTODOS

3.3.1. Área de estudio.- El transecto altitudinal fue dividido en cuatro etapas ubicadas en localidades cercanas entre si (Estado Mérida, Venezuela), las cuales cubren el total del intervalo altitudinal comprendido entre los 1850 m y 3000 m de elevación. Tres de las localidades se encuentran en la selva nublada andina (Ataroff & Sarmiento 2003): i) Asentamiento Monterrey (71° 7' W; 8° 41' N; 8 km NE Mérida; a 2300m), cuya vegetación original ha sido parcialmente alterada, pero mantiene su continuidad con la selva primaria; ii) Monte Zerpa (71° 10' W; 8° 39' N; 4 km al NNE Mérida; a 2000 - 2200m), con una vegetación secundaria en los bordes de camino y árboles de gran tamaño en el bosque primario, y iii) Prado Verde (71° 6' W; 8° 42' N; 12 km NE Mérida; a 2000 y 2500m), cuya vegetación fue transformada en potreros con pequeños parches de vegetación secundaria, desconectada de la selva primaria que se encuentra a partir de los 2500m de elevación. La cuarta localidad se encuentra en la selva estacional semicaducifolia, ubicada en El Salado Alto (71° 14' W; 8° 36' N; a 1800m; a 9,5 km W Mérida). La precipitación en estas localidades sigue un patrón tetraestacional, con un promedio anual entre los 1600 y 2100 mm (1960-1998) y un régimen isotérmico de temperatura con un promedio de 16,9°C (Ataroff & Sarmiento 2003).

3.3.2. Captura de los animales.- Las colectas de quirópteros fueron realizadas en las localidades de Monterrey y Monte Zerpa, como parte del estudio de termoregulación de las especies del género *Sturnira*. Estas tuvieron lugar en los meses de noviembre-diciembre de 2002; febrero y julio de 2003, y de marzo a septiembre de 2004. Los murciélagos fueron

capturados colocando de dos a seis redes de neblina, entre las 1900h y las 2400h, aproximadamente. Las redes fueron revisadas a intervalos de 20-30 min y los animales atrapados se colocaron individualmente en bolsas de tela, por espacio de dos a tres horas para obtener sus muestras fecales. Antes de ser liberados, cada ejemplar fue identificado a nivel de especie, anotándose la información sobre peso, edad y condición reproductiva. En este estudio, el esfuerzo de captura en cada localidad varió entre 1 y 3 noches por mes, con un total de 70 redes/noche ó 367 horas/red. Para el análisis de dieta, serán incluidos los datos de capturas mensuales de Soriano (1983) y Molinari (1984), en las localidades de Monterrey (entre agosto de 1982 a julio de 1983), Monte Zerpa y Prado Verde (entre octubre 1981 y marzo 1984). Los esfuerzos de captura de Soriano (1983) y Molinari (1984), fueron de 155 redes/noche (775 horas/red) y 141 redes/noche (701 horas/red), respectivamente. El total estimado fue de 326 redes/noche ó 1847 horas/red.

3.3.3. Determinación de la dieta.- Las muestras fecales de los animales capturados fueron secadas en el laboratorio a temperatura ambiente y guardadas en bolsas plásticas para su posterior identificación. Cada una fue desagregada en un vidrio de reloj con ayuda de una aguja de disección. Para su identificación, las semillas fueron comparadas con una colección de referencia realizada durante el estudio y con las de Soriano (1983) y Molinari (1984); logrando identificarlas a nivel de especie (en la mayoría de los casos). La composición global de la dieta de las especies bajo estudio fue determinada por los registros de presencia/ausencia de los diferentes tipos de semillas para animales individuales. Aunque estos datos no sirven para estimar cuantitativamente por individuo el uso de los recursos (Thomas 1988), los valores de presencia/ausencia en muchos individuos puede dar un estimado de su consumo relativo. Debido a la presencia de muestras mixtas (que contienen más de un rubro), se estimó la importancia de cada ítem en el total de las muestras, como el porcentaje de las presencias en relación al número total de presencias registradas en todas las muestras. La importancia de cada rubro en la dieta fue comparada entre las especies de la siguiente forma: 1) frecuencia total del taxón (N), en las muestras de la especie *i*, y 2) proporción del taxón (A), en relación a la ocurrencia total de ítems encontrados en la especie *i*. Para cada especie de murciélago, se determinó por medio de una prueba de χ^2 , si la distribución de las frecuencias de ocurrencia de las semillas en las heces, difirió de una

distribución esperada, que se calculó como n/s ; donde n = número total de ocurrencia del ítem y s = número de especies vegetales encontradas en las heces de cada especie de murciélago.

3.3.4. Curva de acumulación de recursos en la dieta.- Basados en el número de especies vegetales incluidas en la dieta (N_o), se construyó una curva de acumulación en función de las muestras fecales obtenidas para cada una de las especies de *Sturnira*. Esta curva permitió comparar la diversidad de la dieta, en términos de número total de ítems incluidos por cada especie durante el período de estudio. Adicionalmente, se estimó la riqueza de la dieta usando un estimador de aleatorización no paramétrico, Chao2; sólo en aquellas especies donde la composición de la dieta observada estuvo cerca de la saturación. Las curvas de acumulación y los estimadores fueron generados usando el Programa EstimateS (Colwell 2005; Colwell & Coddington 1994). Igualmente, para comparar la dieta se utilizó los números de diversidad de Hill (Ludwig & Reynolds 1988): N_o = número de especies; $N_1 = \text{Exp}(H')$ y $N_2 = 1/\sum P^2i$; donde N_1 es derivado de la función de Shannon-Weiner, y debido a su sensibilidad por los cambios en la importancia de las especies raras, puede ser usado como medida de amplitud de nicho; mientras N_2 como el inverso de la medida de diversidad de Simpson, fue usado para determinar la heterogeneidad de la dieta, debido al mayor efecto que tienen las especies más comunes en la muestra (Krebs 1998; Magurran 1988). Adicionalmente, se usó el índice de equidad $G_{2,1}$ (Molinari 1989) para determinar si la utilización de los diferentes rubros fue similar. Este índice tiene la ventaja de que no es afectado por el tamaño de la muestra.

3.3.5. Sobreposición del nicho trófico.- Se utilizó el índice asimétrico de sobreposición específica (SE) para comparar pares de especies, así como el índice de sobreposición general (SG), ambos propuestos por Petraitis (1979). Estos índices utilizan la probabilidad que los recursos usados por la especie i sean compartidos con la especie k o con todas las demás especies m del ensamble (Ludwig & Reynolds 1988). La hipótesis nula se basó en una sobreposición completa, cuya significación estadística para SG y SE ($P < 0,05$) fue probada usando los estadísticos V y $U_{i,k}$, respectivamente. Las distribuciones de estos parámetros son similares a las de χ^2 , con $r - 1$ grados de libertad para SE y $(s - 1)$

($r-1$) para SG, donde r es el número total de recursos y s = número de ítems (especies) en la dieta.

Para estimar si la sobreposición observada es mayor a la esperada por azar, considerando que no existen interacciones entre las especies, se realizó una comparación de los datos observados con aquellos esperados a partir de 1000 aleatorizaciones de Monte Carlo, usando el programa EcoSim (Gotelli & Entsminger 2001). Este programa utiliza las distribuciones de frecuencia de los datos observados mediante el índice de sobreposición de Pianka (1973) y los compara con las distribuciones de frecuencia estimadas a partir de matrices aleatorizadas al azar. Usando el algoritmo 3 (RA3), propuesto por Gotelli & Entsminger (2001), la amplitud de nicho es restringida, pero los ceros son cambiados en las iteraciones. Es decir, esta opción mantiene la amplitud observada para cada especie, pero ofrece la posibilidad de que usen potencialmente otros recursos al cambiar los ceros. La significación fue determinada si la proporción de iteraciones (hasta 1000) produjo un índice de sobreposición (esperado) más alto que el de la matriz original (observado). Para mostrar la similitud en la dieta de las cuatro especies estudiadas, se realizó un análisis de agrupamiento jerárquico, utilizando el coeficiente de distancia de Bray-Curtis y el método de unión promedio (UGMA), encontrados en el Programa PC-Ord (Versión 4.01; McCune & Mefford 1999).

3.3.6. Distribución altitudinal de las plantas consumidas.- En áreas cercanas a los sitios de colecta de los murciélagos, se realizó un transecto altitudinal, dividido en cuatro etapas que cubren un intervalo total desde los 1800 a los 3000m de elevación. La localización de cada una fue seleccionada con base a varios criterios, tales como: i) áreas con poca perturbación, ii) vegetación y pendientes similares y iii) fácil accesibilidad. Algunos estudios detallados de la vegetación de algunas de estas localidades son similares en términos de composición de especies (Schneider *et al.* 2003). La etapa 1 (entre 1800-2000m), realizada en El Salado Alto; etapa 2 (2025-2225 m), en la localidad de Monte Zerpa; etapa 3 (entre 2250- 2450m), en Asentamiento Monterrey, y etapa 4 (entre 2500-3000 m), en el Sector Prado Verde. Cada uno se ubicó en favor de la pendiente, dividiéndose en franjas altitudinales sucesivas de 25 m de elevación, realizando en cada punto parcelas de 20 m x 10 m. En cada uno se registró la presencia/ausencia de las especies

vegetales más abundantes encontradas en la dieta de *Sturnira* spp. (Tabla 9). En el análisis de los datos se utilizó la Regresión Logística-Gaussiana y los Modelos Lineales Generalizados (GLM) propuestos por ter Braak & Looman (1986) para estimar la respuesta de abundancia de las especies a lo largo del gradiente altitudinal. Dicha respuesta describe la probabilidad $p(x)$, de que la especie este presente como función de la variable ambiental, x , en este caso el gradiente altitudinal (Austin *et al.* 1984; ter Braak & Looman 1986). El valor máximo de probabilidad (p_{max}) indicará el óptimo de la especie en un valor dado de (x). La curva Logística-Gaussiana fue descrita como:

$$\text{Log}_e [p(x)/1-p(x)] = b_0 + b_1x + b_2x^2 = a - 0,5(x-\mu)2/t^2$$

donde μ es el óptimo de la especie o valor indicador (el valor de x con la más alta probabilidad de ocurrencia) y t es su tolerancia (una medida de amplitud ecológica). Los parámetros b_0 , b_1 y b_2 fueron estimados de los datos de presencia-ausencia usando el Programa GLIM (Baker & Nelder 1978). La curva de respuesta logística-Gaussiana es simétrica y en forma de campana y su óptimo es idéntico a la media. La significación de la regresión fue realizada por la prueba de devianza, en la cual los parámetros del modelo son significativos cuando la devianza residual es más grande que el valor crítico de la distribución de χ^2 , con k grados de libertad, donde k es el número de parámetros adicionales (dos en este caso).

Posteriormente, se calculó el óptimo o valor indicador de las especies (el valor de x que da la máxima frecuencia): $\mu = -b_1 / 2b_2$; su tolerancia (una medida de su amplitud ecológica): $t = 1 / \sqrt{-2b_2}$, y la máxima probabilidad de ocurrencia de la especie: $p_{max} = c = 1 / [1 + e^{(-b_0 + b_1\mu + b_2\mu^2)}]$. El óptimo de una especie no podrá ser estimado si este se encuentra fuera o cerca del borde del intervalo de muestreo. En tal caso la curva de respuesta estará truncada y b_2 podrá ser cero. Por consiguiente, se fijará una curva sigmoide llamada curva logística lineal (ter Braak & Looman 1986). Debido a la gran heterogeneidad de los ambientes de montaña y a la limitación en el número de replicas del gradiente (N=1), no será posible extrapolar los resultados a una mayor escala.

3.4. RESULTADOS

3.4.1. Curvas de acumulación de recursos en la dieta.- En este estudio se capturó un total de 189 individuos de *Sturnira*, de los cuales se obtuvo 92 muestras fecales. Al incluir los datos de captura de Soriano (1983) y Molinari (1984), con valores de 170 y 53 individuos, respectivamente; se alcanzó un valor global de 412, donde *S. erythromos* fue la especie más abundante (46%), seguida por *S. bogotensis* (23%), *S. bidens* (16%) y *S. ludovici* (15%). Este patrón de abundancia relativa de las cuatro especies fue consistente entre los diferentes años de estudio. De las capturas totales, sólo el 47% de los individuos dejó muestras fecales, las cuales en su mayoría contenían semillas, pertenecientes a 23 especies vegetales (96%) y otras con restos de pulpa sin semillas (4%; Tabla 4). *Sturnira erythromos* mostró la mayor cantidad de especies en su dieta ($N_o = 18$ spp.; 100 muestras), seguida por *S. bidens* y *S. ludovici*, con igual número ($N_o = 11$ spp; 24 y 38 muestras, respectivamente) y por último, *S. bogotensis* ($N_o = 10$ spp; 33 muestras).

Con base en el número de excretas obtenidas para cada murciélago, la curva de acumulación de especies en la dieta (Figura 19), indicó que sólo *S. erythromos* alcanzó un número cercano al valor promedio de ítems esperados por el estimador de riqueza Chao2 = 19,5 (con un intervalo del 95% de confianza entre 17,4 y 33). Aunque en las demás especies, el bajo número de muestras no permitió determinar la composición total de su dieta, cada una de las curvas exhibió tendencias semejantes a la de *S. erythromos* (Figura 19). En la dieta de *S. erythromos*, el 50% de las especies que consume son proporcionalmente similares en su dieta (Shannon-Wiener, $H' = 2,2$; $N_1 = 9,03$). Sin embargo, la mayor dominancia está dada sólo por $N_2 = 5,81$ (Simpson = 0,17). Esta dominancia se ve reflejada en el índice de equidad $G_{2,1}$ (0,21), donde se confirma su preferencia por unas pocas especies (Tabla 4). Aunque, para las demás especies de *Sturnira* no fue posible calcular estos índices debido a la no saturación de su dieta y al bajo número de muestras, igualmente, se observó una tendencia a seleccionar pocas especies (Tabla 4).

Tabla 4. Composición global de la dieta de cuatro especies de *Sturnira* que coexisten en la selva nublada (Venezuela). La importancia de cada rubro fue comparado entre los murciélagos por la frecuencia total del taxón en las muestras (N) y su proporción en relación a la ocurrencia total de los rubros encontrados en cada especie *i* (A).

FAMILIA	ESPECIE	HÁBITO	<i>S. erythromos</i>		<i>S. bidens</i>		<i>S. bogotensis</i>		<i>S. ludovici</i>		TOTAL
			N	A	N	A	N	A	N	A	
Actinidiaceae	<i>Saureuia excelsa</i>	Arbusto			1	3,57					1
Araceae	<i>Anthurium humboldtianum</i> ³	Epifita			5	17,86			1	2,22	6
	<i>A. nymphaeifolium</i> ³	Epifita			4	14,29					4
	<i>Philodendron</i> sp. 1	Epifita	1	0,85	4	14,29	1	2,70	5	11,11	11
Clusiaceae	<i>Vismia baccifera</i>	Arbusto	1	0,85	1	3,57	1	2,70	6	13,33	9
Ericaceae	<i>Psammisia penduliflora</i>	Arbusto	2	1,71							2
Myrtaceae	<i>Psidium caudatum</i>	Arbusto	3	2,56	1						4
Passifloraceae	<i>Passiflora kcalbreyeri</i>	Trepadora	2	1,71							2
Piperaceae	<i>Piper aduncum</i>	Arbusto	13	11,11			1	2,70	14	31,11	28
	<i>P. bogotense</i>	Arbusto	8	6,84					4	8,89	12
	<i>P. diffamatum</i>	Arbusto			2	7,14	1	2,70			3
	<i>Piper</i> sp.1		19	16,24			3	8,11	3	6,67	25
Solanaceae	<i>Cuatresia riparia</i>	Arbusto	6	5,13	1	3,57	1	2,70	3	6,67	11
	<i>Lycianthes radiata</i>	Arbusto	5	4,27	2	7,14					7
	<i>Solanum dissimile</i>	Arbusto	8	6,84			11	29,73	1	2,22	20
	<i>S. nudum</i>	Arbusto	40	34,19			13	35,14	6	13,33	59
	<i>S. ripense</i> ³	Arbusto	3	2,56			3	8,11			6
	<i>S. ternatum</i>	Trepadora	2	1,71			2	5,41			4
Indeterminada	<i>Solanum</i> sp.1		1	0,85							1
	Indeterminada sp.1		1	0,85					1	2,22	2
	Ind. sp.2				1	3,57					1
	Ind. sp.3		1	0,85							1
	Ind. sp.4								1	2,22	1
	Pulpa		1	0,85	6	21,43					7
TOTAL *	ITEMS		117	100,00	28	100,00	37	100,00	45	100,00	224
	MUESTRAS FECALES¹		100		24		33		38		195
	INDIVIDUOS CAPTURADOS²		190		66		95		61		412

*Datos complementados con: Soriano (1983), ¹N = 63 muestras fecales y ²N = 170 individuos; y con Molinari (1984), ¹N = 40 y ²N = 53; ³ Especies endémicas de Los Andes de Venezuela (Benitez 1997).

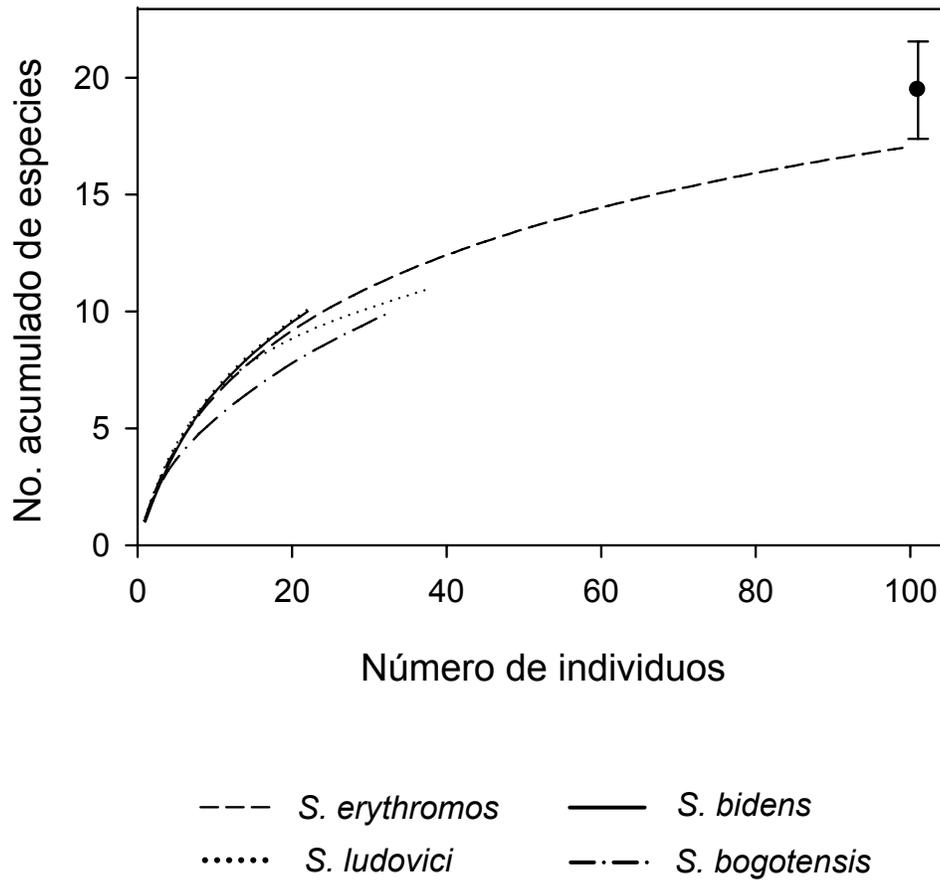


Figura 19. Curva de acumulación de especies vegetales encontradas en la dieta de los murciélagos frugívoros del género *Sturnira* en la selva nublada (Venezuela). El círculo negro se refiere al número estimado de especies en la dieta de *S. erythromos* (Chao2) y las líneas verticales representan el intervalo de confianza del 95%.

3.4.2. Caracterización de la dieta.- Los murciélagos consumieron principalmente frutos con semillas pequeñas (2-4mm), capaces de pasar por su tracto digestivo. Sin embargo, la presencia de pulpa en las heces de *S. bidens* (21%), evidenció que pueden consumir frutos con semillas grandes que no fueron identificados. Los principales géneros y familias de plantas identificados en las heces fueron *Cuatresia*, *Lycianthes* y *Solanum* (Solanaceae) con 7 especies y un 47% de los hallazgos de semillas; *Piper* (Piperaceae) con 4 especies y un 30%; *Anthurium* y *Philodendron* (Araceae) con 3 especies y 9%. Otros géneros menos importantes en la dieta, con sólo una especie fueron *Psammisia* (Ericaceae), *Vismia* (Clusiaceae), *Psidium* (Myrtaceae) y *Passiflora* (Passifloraceae). Adicionalmente, cuatro especies de semillas con frecuencias de ocurrencia muy baja (0,85-3,57%), no pudieron ser identificadas (Tabla 4). Los frutos identificados fueron tipo baya y amento, cuyo color cuando maduros fue generalmente verde y excepcionalmente anaranjados (*Cuatresia riparia*) o rojos (*Lycianthes radiata*, *Solanum ternatum* y *Anthurium nymphaeifolium*). Los frutos tipo baya fueron globosos y carnosos, de tamaño pequeño (entre 6 a 10,9 mm de largo y 7,1 a 14,5 mm de ancho), con abundantes semillas.

Las especies vegetales identificadas en la dieta de *Sturnira*, pueden tener cualquier tipo de hábito: 12 son arbustos, 3 epifitas y 2 trepadoras (Tabla 4). Algunas de ellas pueden encontrarse principalmente en el bosque maduro o fragmentos de bosque (P. ej. *Anthurium* spp. y *Cuatresia riparia*), mientras que otras, pertenecen al estrato arbustivo o pueden encontrarse principalmente en claros, cerca de quebradas o en bordes de bosque (P. ej. *Piper* spp., *Solanum* spp.). Aquellas especies arbustivas que habitan en lugares con diferentes etapas sucesionales fueron muy abundantes en la dieta de los murciélagos (P. ej. *L. radiata*, *S. nudum*, *Vismia*, *Psidium*, *Psammisia*, *Piper aduncum* y *P. diffamatum*). Sin embargo, el mayor éxito de captura de *S. bidens* y *S. bogotensis*, se produjo en el bosque maduro ($\approx 65\%$). Así por ejemplo, la mayor abundancia de aráceas fue relacionada con las preferencias alimentarias de *S. bidens*, quién rara vez fue capturada en sitios intervenidos o en estado sucesional.

El consumo de diferentes frutos se reflejó en la distribución de frecuencias de aparición de las semillas en las heces, la cual no fue equitativa dentro de la dieta de las especies ($\chi^2 = 520,28$; $P = 0,000$; Tabla 4). Por una parte, *S. erythromos* ($\chi^2 = 245$; g.l.=

17; $P = 0,000$), *S. bogotensis* ($\chi^2 = 48,67$; g.l.= 9; $P = 0,0001$) y *S. ludovici* ($\chi^2 = 35,83$; g.l.= 10; $P = 0,0009$), mostraron un consumo diferencial de los frutos, mientras que *S. bidens* no parece tener preferencias alimentarias ($\chi^2 = 13,67$; g.l.= 10; $P = 0,19$). Aunque algunos murciélagos incluyen en su dieta recursos con frecuencias similares, la gran mayoría de los ítems están presentes en diferentes proporciones en relación a sus congéneres (Tabla 4). Así por ejemplo, puede observarse que más del 60% de lo que consume *S. erythromos* está compuesto por *S. nudum*, *P. aduncum* y *Piper* sp.1, mientras que, aunque *S. bogotensis* comparte su mayor preferencia por *S. nudum*, selecciona otras especies como *S. dissimile*. Igualmente, el 68% de la dieta de *S. ludovici* está compuesta por una gran cantidad de frutos de *P. aduncum*, seguido por *V. baccifera* y *S. nudum*. En contraste, en la dieta de *S. bidens* apareció con mayor frecuencia las semillas de los frutos de *Anthurium* spp. y *Phylodendron* sp.1.

Al comparar las preferencias alimentarias de *Sturnira* a nivel de las familias de plantas, se observó que el 80% de la dieta de estas especies está basada en solanáceas, piperáceas y aráceas, las cuales fueron diferencialmente utilizadas por los murciélagos (Figura 20). Por ejemplo, la familia Solanaceae está representada en más del 50% de las muestras de *S. erythromos* y *S. bogotensis*, mostrando diferencias significativas en sus frecuencias de aparición con respecto a las demás familias encontradas en sus dietas ($\chi^2 = 50,3$ y $\chi^2 = 111,2$; respectivamente, g.l. = 2; $P = 0,000$). Igualmente, las familias Piperaceae y Araceae ostentan esta posición en las dietas de *S. ludovici* ($\chi^2 = 21,74$, g.l. = 2; $P = 0,000$) y *S. bidens* ($\chi^2 = 44,06$, g.l. = 2; $P = 0,000$), respectivamente (Figura 20). Sin embargo, en *S. ludovici* no se encontró diferencias significativas ($\chi^2 = 2,22$, g.l. = 1; $P = 0,135$) entre las frecuencias de las familias menos importantes en su dieta (aráceas y solanáceas).

3.4.3. Sobreposición de nicho trófico.- Aunque el uso de los recursos alimentarios por estas especies, mostró una sobreposición intermedia ($SG = 0,53$ y $V = 507,6$; valor crítico de $\chi^2 = 89,39$, g.l. = 69; $P < 0,05$; Tabla 5), la diferencia en el número de muestras puede ser estandarizada, usando el índice de SG ajustado (SG_{adj}), obteniendo un valor de SG mínimo menor al anterior ($SG_{min} = 0,37$). Por lo tanto, el nicho

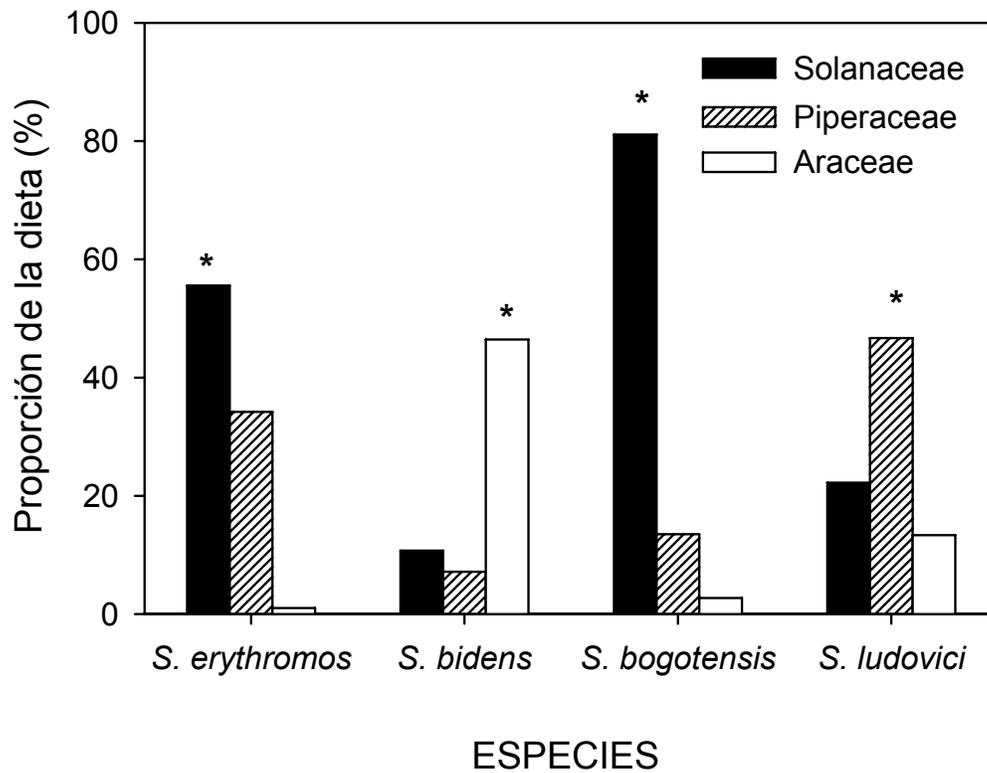


Figura 20. Porcentaje de importancia de las familias más abundantes en la dieta de cuatro especies de murciélagos frugívoros del género *Sturnira* que coexisten en la selva nublada de (Venezuela). La significación de la prueba de χ^2 es indicada, * $P < 0,05$.

Tabla 5. Sobreposición de nicho trófico de cuatro especies del género *Sturnira*: A. Sobreposición de nicho general (SG), SG mínimo (SG_{min}), SG ajustado (SG_{adj}) y B. Sobreposición específica (SE) por pares de especies; calculados de acuerdo a Petraitis (1979) y Ludwig & Reynolds (1988). Las especies: S.er. = *S. erythromos*; S.bi. = *S. bidens*; S.bo. = *S. bogotensis*; S.lu. = *S. ludovici*.

A. SOBREPOSICIÓN DE NICHOS GENERAL (SG)

No. de especies	SG	SG _{min}	SG _{adj}	V*	g.l.
4	0,53	0,25	0,37	505,7	69

B. SOBREPOSICIÓN DE NICHOS ESPECÍFICO (SE)

Especies	Parejas	Índice y pruebas estadísticas		
		I	k	g.l.
S.er.	S.bi.	0,000	3187,517	23
S.bi.	S.er.	0,000	1958,236	23
S.er.	S.bo.	0,026	731,481	23
S.bo.	S.er.	0,363	202,916	23
S.er.	S.lu.	0,040	645,874	23
S.lu.	S.er.	0,207	315,180	23
S.bi.	S.bo.	0,000	2733,791	23
S.bo.	S.bi.	0,000	3401,581	23
S.bi.	S.lu.	0,000	2315,608	23
S.lu.	S.bi.	0,000	2535,213	23
S.bo.	S.lu.	0,021	771,660	23
S.lu.	S.bo.	0,024	748,943	23

* Valor crítico para V ($\chi^2 = 89,39$). Se rechaza la H_0 de solapamiento completo

** Valor crítico para U ($\chi^2 = 35,172$). Se rechaza la H_0 de solapamiento completo por pares de especies. Nivel de significación, $P < 0,05$.

trófico de las cuatro especies es compartido sólo en una baja proporción (Tabla 5). Al comparar la dieta por pares de especies (SE), las diferencias en sus preferencias alimentarias, coinciden en una baja sobreposición a pesar de compartir algunas especies de plantas ($\chi^2 = 35,17$; g.l. = 23; $P < 0,05$; Tabla 5). Sólo *S. bogotensis* mostró una parcial sobreposición sobre *S. erythromos* (SE = 0,363; Tabla 5), la cual está principalmente relacionada con el consumo de los frutos de *S. nudum*.

El valor obtenido por el SG_{adj} (0,37) fue similar al estimado por el índice de Pianka (0,351), de tal manera que la comparación con el modelo nulo, puede también explicar este resultado. En la aleatorización con el algoritmo 3 (RA3), el índice de sobreposición observado (índice de Pianka = 0,351) fue significativamente mayor al esperado de las 1000 iteraciones (0,241; $P = 0,001$). La similitud en la dieta fue representada en el dendrograma del análisis de agrupamiento, donde se observó las diferentes relaciones entre las especies de *Sturnira* (Figura 21). A pesar de los bajos valores de similitud en su dieta, hay dos grandes grupos, uno conformado por *S. bidens* y otro por las demás especies. Este último se divide a su vez, colocando a *S. erythromos* y *S. bogotensis* separadas de *S. ludovici*, coincidiendo con sus diferencias en tamaño corporal.

3.4.4. Distribución altitudinal de las plantas consumidas.- Las especies que fueron registradas en los transectos pertenecen principalmente a las familias Solanáceas, Piperáceas y Aráceas, con un total de 29 spp. en 49 cuadrantes. Sólo 14 de estas especies fueron encontradas en la dieta de *Sturnira*. El modelo de la curva Logística-Gaussiana se ajustó a los datos de presencia-ausencia de 11 especies, cuya probabilidad de ocurrencia, $p(x)$, en función de la altura, x , fue altamente significativa (Figura 22). Las especies vegetales más comunes, *L. radiata*, *C. riparia* y *A. humboldtianum*, aparecieron en más del 50% de los cuadrantes, mientras que, las menos abundantes, *S. ternatum* y *S. nudum*, en el 2% y 8%, respectivamente. Las curvas de respuesta probabilística de las especies a lo largo del gradiente fue unimodal en la mayoría de los casos, con un óptimo significativo, sí el coeficiente cuadrático (b_2) fue significativamente menor que cero (Figura 22).

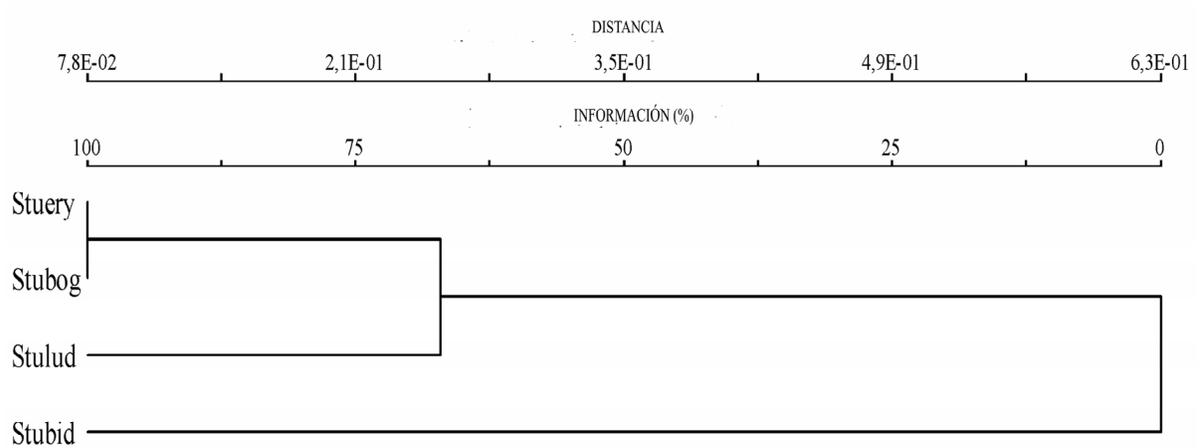


Figura 21. Dendrograma de distancia de nicho trófico de cuatro especies de murciélagos frugívoros del género *Sturnira* (Bray-Curtis y método de unión promedio, UGMA). Las especies (peso promedio en gramos; longitud del antebrazo en mm): Stuary = *S. erythromos* (15,9; 39,56); Stubog = *S. bogotensis* (21,5; 44,1); Stulud = *S. ludovici* (28,6; 45, 6) y Stubid = *S. bidens* (17,1; 41,3).

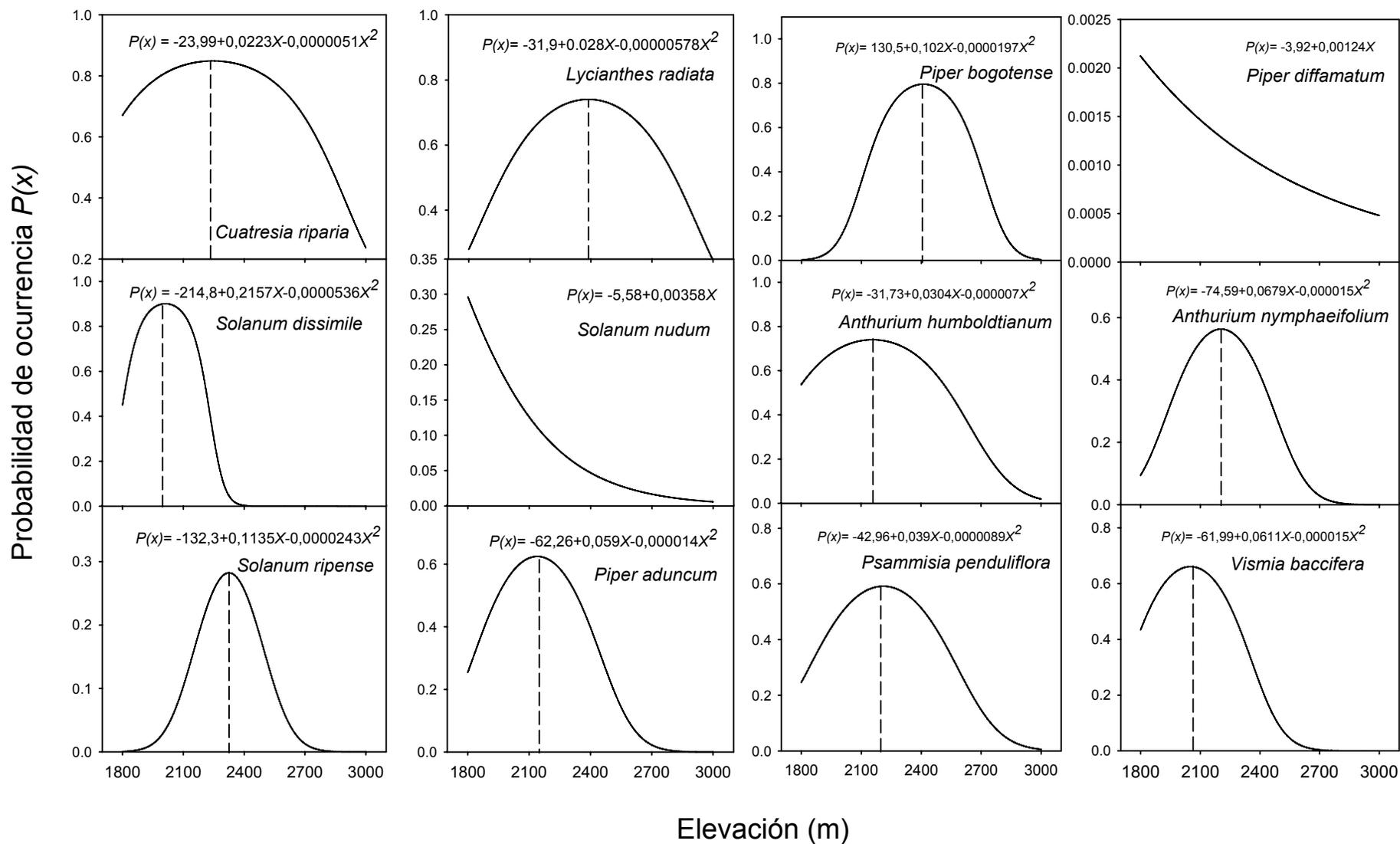


Figura 22. Curva Logística-Gaussiana: probabilidad de ocurrencia de las especies vegetales más abundantes en la dieta de *Sturnira* en función del gradiente altitudinal (metros). Las curvas fueron fijadas por regresión logística a los datos de presencia/ausencia (con b_2 significativamente menor que cero para todas las especies), excepto para *S. nudum* donde se ajustó una curva lineal (b_1 es significativo) y *P. diffamatum* no mostró significación en ninguno de los parámetros (b_2 y b_1).

En la mayoría de las especies de plantas sus óptimos fueron significativos a un nivel del 5% (11 spp.), mientras que, sólo *S. nudum* y *P. diffamatun*, obtuvieron un coeficiente cuadrático mayor que cero (b_2 fue positivo), con su óptimo fuera del intervalo medido. Estas dos especies, se diferenciaron en que la primera mostró una respuesta logística lineal (b_1 significativo), mientras que en la segunda, los coeficientes no fueron significativos (b_1 no significativo), indicando que su intervalo de tolerancia es mayor al intervalo del gradiente altitudinal medido (Figura 22). Un caso particular fue *S. ternatum*, quien fue encontrada en un sólo cuadrante y para la cual no fue posible estimar dichos parámetros. Por el contrario, en *P. caudatum* fueron significativos (b_1 y b_2), pero su óptimo fue truncado hacia los valores mínimos del intervalo del gradiente. Los óptimos (μ) de las especies variaron entre 2000-2400m y sus tolerancias (t) entre 20 y 400m (Figura 22). Los óptimos y tolerancias de *S. nudum*, *P. diffamatun* y *P. caudatum* se encontraron fuera del intervalo medido en este estudio.

3.5. DISCUSIÓN

3.5.1. Abundancia y hábitos alimentarios.- La importancia de *S. erythromos* y *S. bogotensis*, concuerda con lo reportado para estas especies en otras localidades, donde su máxima abundancia relativa dentro del intervalo de distribución altitudinal se encuentra en la selva nublada (Koopman 1978; Patterson *et al.* 1998). Por el contrario, *Sturnira ludovici* mostró el más bajo éxito de captura, pero su amplia distribución altitudinal (250-3000m; LaVal 1972; Linares 1998; Soriano *et al.* 1999) y los patrones de abundancia en otras localidades indican que puede ser más abundante a menores altitudes (Handley 1976; Heithaus *et al.* 1975). Al igual que en las selvas nubladas de Costa Rica (1500-1640m; Dinerstein 1986), esta especie fue más frecuente en áreas de vegetación secundaria; sin embargo, los esfuerzos de captura en tipo de vegetación no permitieron determinar diferencias en el uso del hábitat. Otra especie poco frecuente en este estudio fue *S. bidens*, cuyas capturas se realizaron principalmente en el bosque maduro o en zonas menos intervenidas. Aunque esta especie ha sido referida en la literatura como poco abundante (Willig *et al.* 2003), puede encontrarse principalmente por encima de los

2000 m de elevación (Molinari & Soriano 1987). En la selva nublada de Venezuela, *S. bidens* fue frecuente en sitios con una gran diversidad de Aráceas, las cuales consume durante todo el año; contrario a lo referido por Molinari & Soriano (1987), quienes observaron un uso estacional de este recurso. Aunque no fue posible establecer una comparación de los éxitos de captura entre el bosque maduro y las zonas de borde o de sucesión secundaria, *S. bidens* y *S. bogotensis* parecen ser más abundantes en el bosque maduro, mientras que *S. erythromos* y *S. ludovici* en los sitios de vegetación secundaria. Sin embargo, los resultados obtenidos no permitieron concluir que exista una segregación en el uso del hábitat entre estas especies.

Los datos de dieta indicaron que las cuatro especies de *Sturnira* que coexisten en las selvas nubladas de Venezuela (>2000m) son frugívoros estrictos. Aunque se ha registrado la presencia de polen y artrópodos en la dieta de otras especies del género, como *S. lilium* (Fleming *et al.* 1972; Gardner 1977; Giannini 1999), en las muestras fecales analizadas no aparecieron éstos rubros. Dadas las circunstancias, es posible que las fuentes de nitrógeno provengan exclusivamente de las frutas (Delorme & Thomas 1999; Herbst 1985); por lo tanto, podría esperarse que algunos de los rubros más frecuentes en su dieta, deban contener una mayor cantidad de proteínas o aminoácidos. Aunque en este trabajo no se analizó el contenido nutricional de los recursos, en las selvas nubladas de Costa Rica, los más altos porcentajes de proteína fueron encontrados en los frutos de solanáceas, piperáceas y aráceas (Dinerstein 1986). Igualmente, la baja contribución proteínica de los insectos en la dieta de *S. lilium* (Dinerstein 1986; Herrera *et al.* 2002), demuestra la poca importancia de este rubro como complemento.

3.5.2. Composición y diversidad de la dieta.- De acuerdo a las curvas de rarefacción la composición de la dieta para las cuatro especies fue incompleta (Figura 19). Sin embargo, en los resultados presentados para *S. erythromos*, el número de ítems incluidos puede estar cerca de la saturación. Aunque es probable que esta especie incluya adicionalmente otros rubros, éstos podrán ser menos importantes, como lo indicó el intervalo inferior de confianza del estimador Chao2; el cual es afectado por el bajo número de muestras (Colwell & Coddington 1994). Esto puede ser apoyado por los resultados obtenidos para *S. erythromos* en Argentina (N = 552 individuos), donde

consume hasta 15 spp. a lo largo de un gradiente altitudinal (800-1600; Giannini 1999); mientras que en Venezuela (este estudio), incluyó 18 spp. en un estrecha franja altitudinal (2000-2300m). En contraste, en una selva nublada de Costa Rica, *S. ludovici* consume un total de 29 spp., incluyendo frutos del bosque maduro y de vegetación secundaria, mientras que, sólo 11 spp. fueron registradas en este estudio. Las diferencias entre ambos se deben al mayor esfuerzo de captura realizado en áreas de bosque secundario en la primera localidad.

En la dieta de *S. erythromos* muy pocos ítems fueron dominantes (30%) y una gran cantidad apareció en bajas frecuencias (Tabla 9). Igualmente, a pesar del bajo número de muestras obtenidas para *S. bidens*, *S. bogotensis* y *S. ludovici*, su dieta fue heterogénea, compuesta por pocas especies de plantas que mostraron mayor abundancia. De forma similar a lo reportado para otros murciélagos frugívoros (Fleming 1986; Lou & Yurrita 2005), *Sturnira* complementa su dieta con especies que aparecen en menor proporción (Tabla 4). De los rubros alimentarios empleados por estas especies, aquellos cuya frecuencia de aparición superó el 10%, es representado sólo por dos a cuatro especies, que conjuntamente superan el 60% de las frecuencias en la dieta de cada murciélago.

Los murciélagos frugívoros pueden mostrar variaciones geográficas en su dieta como respuesta a la estacionalidad en la oferta y a las especies de plantas presentes en sus ambientes (Dinerstein 1986; Fleming & Heithaus 1981; Gardner 1977; Heithaus *et al.* 1975; Bonaccorso 1979; Hilty 1980). A pesar de la poca información sobre la dieta de *Sturnira*, puede observarse que las especies de frutos que consumen en diferentes localidades, pertenecen principalmente a las solanáceas. Estas preferencias son constantes, tanto en los *Sturnira* que habitan en las bajas elevaciones (*p. ej.* *S. lilium* y *S. tilda*) como en aquellos que alcanzan los ambientes de montaña (*P. ej.* *S. ludovici*, *S. bogotensis* y *S. erythromos*). En las tierras bajas de Brasil, *S. lilium* y *S. tilda* responden a la oferta de hasta 11 spp. de solanáceas (Marinho-Filho 1991; Passos *et al.* 2003; Willig *et al.* 1993), mientras que en las elevaciones andinas de Argentina, *S. lilium* y *S. erythromos* consumen de 5 a 10 spp., respectivamente; cuya importancia en la dieta superan el 65% del total de ítems (Giannini 1999). Por el contrario, *S. ludovici* parece mostrar preferencias por las piperáceas en los Andes de Venezuela; sin embargo, las

solanáceas son igualmente importantes en su dieta en otras localidades (Dinerstein 1986). Las preferencias por los frutos de una familia o género, son comunes en otras especies de murciélagos frugívoros (Fleming 1982; 1986), permitiéndoles separar sus nichos tróficos y así evitar la competencia por los recursos. Pese a que en las selvas nubladas se observa una disminución de la riqueza de frugívoros y de las plantas que consumen, la coexistencia de las especies de *Sturnira* depende, en parte del uso del mismo recurso, y en parte del uso de recursos diferentes (McNab 1971; Stevens *et al.* 2006), como puede inferirse de sus preferencias alimentarias.

3.5.3. Diferenciación de nicho trófico.- La sobreposición en la dieta de las especies estudiadas fue baja (índice de SG y de Pianka). Sin embargo, al compararla con el modelo nulo, esta sobreposición fue mayor a la esperada por azar. Aunque este algoritmo se basa en un supuesto de igual probabilidad o abundancia de recursos (Gotelli & Entsminger 2001), las similitudes morfológicas, especialmente en aquellas especies filogenéticamente más cercanas (Pacheco & Patterson 1991; Villalobos & Valerio 2002), están relacionadas con una utilización similar de los recursos, explicando la coincidencia parcial de sus preferencias alimentarias (P. ej. *S. erythromos* y *S. bogotensis*; Figura 21). Los altos valores de importancia de *S. nudum*, en la dieta de *S. erythromos* y de *S. bogotensis* puede deberse a: 1) que el recurso es abundante y 2) que compiten por él. Aunque no se tienen datos cuantitativos de la disponibilidad de frutos de esta especie, el patrón de producción es continuo a lo largo del año, con un pico entre los meses de agosto y febrero (Soriano 1983). Así esta alta disponibilidad podría apoyar la hipótesis 1.

El consumo de frutos de especies características del estrato arbustivo del bosque o de sucesión secundaria (*Solanum* spp. y *Piper* spp.), puede establecer una mayor sobreposición entre especies ecológica y morfológicamente similares. El análisis de agrupamiento mostró tres grupos entre los *Sturnira* (Figura 21), los cuales reflejan sus preferencias alimentarias y diferencias morfológicas. Los *Sturnira* muestran caracteres discretos que pueden separarlos ecológicamente. Un ejemplo de esto es la pérdida o reducción del arco zigomático, la mayor separación entre dientes, la reducción de las cúspides molares y de los incisivos inferiores (Pacheco & Patterson 1991). El caso más extremo, lo representa *S. bidens*, que en el análisis de grupos fue separada del resto de sus

congéneres, a pesar de tener una talla corporal similar a la de *S. erythromos*. Su dieta basada principalmente en especies de aráceas (52%) y en algunos frutos cuyas semillas no son ingeridas (21%), representa una gran diferencia con las demás especies. Probablemente, estas características le permiten consumir frutos blandos, facilitando la extracción de jugos o de pequeños frutos del grueso amento de las aráceas (Dumont *et al.* 1999). Igualmente, aunque *S. ludovici* es la especie más grande, sus preferencias por las piperáceas, lo separan de *S. erythromos* y *S. bogotensis*.

La selección del tamaño de los frutos ha sido correlacionada positivamente con la talla de las especies (Fleming 1986), como mecanismo para disminuir su interacción competitiva. Sin embargo, las diferencias en el tamaño corporal entre las especies estudiadas, tanto absolutas (diferencias entre las especies más grande y la más pequeña es de cerca de 12,7 g en masa y 6,0 mm en la longitud del antebrazo), como relativas (cociente entre la especie más grande: más pequeña, para masa y longitud del antebrazo son 1,8 y 1,15, respectivamente), no muestran una relación con el tamaño de los frutos consumidos. Las pequeñas diferencias en talla y longitud del antebrazo entre las especies más cercanas del género (en promedio la masa = 1,26 y antebrazo = 1,06), podrían ser lo bastante grandes, para reducir su similitud ecológica, como puede interpretarse de los bajos valores del índice sobreposición específica (SE).

La mayoría de los frutos consumidos por *Sturnira* muestran rasgos quiropterocóricos (Fleming 1988; Howe and Smallwood 1982; van der Pijl 1969) y probablemente sean los dispersores más importantes de estas especies en la selva nublada. Sin embargo, la presencia en las heces de semillas de frutos con pericarpio de color rojo, pertenecientes a las solanáceas *L. radiata* y *S. ternatum*, así como, a la arácea *A. nymphaeifolium*, podría indicar que dichas plantas utilizan otros dispersores, además de los murciélagos. Aunque la frecuencia de estas especies en la dieta fue baja, no se descarta una posible sobreposición de nicho trófico con las aves, principalmente tángaras (Subfamilia Thraupinae), quienes pueden ser importantes consumidores de estos frutos (Palmeirim *et al.* 1989). La presencia de otros murciélagos frugívoros en la selva nublada como *Vampyrops umbratus* y *Artibeus* spp., puede representar una mayor competencia por los recursos. Estas especies utilizan algunas de las plantas menos importantes en la dieta de *Sturnira* (P. ej. *C. riparia*, *L. radiata* y *P. caudatum*); sin embargo, separan su

nicho alimentario consumiendo frutos de *Ficus* sp. (Molinari 1984; Soriano 1983). Esta separación en el uso de los recursos podría estar relacionada con las diferencias en las estrategias de búsqueda entre los frugívoros (Bonaccorso & Gush 1987). Por una parte la estrategia sedentaria que caracteriza a los *Sturnira* (y eventualmente a *Carollia*), les permite coexistir durante todo el tiempo en una misma área, usando recursos que están disponibles en bajas cantidades por noche, pero con una producción sincronizada dentro de las poblaciones (Bonaccorso 1979; Fleming 1982; Heithaus *et al.* 1975; Soriano 1983; Thies & Kalko 2004). En contraste, la estrategia nómada usada por *Artibeus* spp. y *Vampyrops* spp. se caracteriza por buscar frutos de árboles de dosel, con una producción masiva por individuo durante cortos períodos de tiempo (Milton *et al.* 1982; Morrison 1978), obligándolos a moverse estacionalmente (Soriano 1983; 2000). Estas diferencias pueden observarse en los recursos utilizados por *Sturnira* vs. otras especies de selva nublada (Molinari 1984; Soriano 1983).

3.5.4. Distribución altitudinal de las plantas consumidas.- Los resultados obtenidos de la probabilidad de ocurrencia de las especies de solanáceas y piperáceas, muestran que se distribuyen principalmente por encima de los 2000m de elevación (Figura 22). El número de especies de solanáceas encontradas en la dieta (7 spp.) fue mayor al de las piperáceas (4 spp.), indicando que las primeras podrían ser más abundantes en las selvas nubladas. Aproximadamente, el 41% de las especies de solanáceas registradas para Venezuela, se encuentran distribuidas en los Andes (89 spp.), indicando una gran diversificación de esta familia en dicha bioregión (Benítez 1997; Knapp 2002). Aunque Benítez (1997), da un intervalo de distribución altitudinal (entre los 700 y 3500 m de elevación) para las solanáceas que fueron encontradas en la dieta (p. ej. *C. riparia*, *L. radiata*, *S. dissimile*, *S. nudum*, *S. ripense* y *S. ternatum*), estas mostraron sus óptimos (μ) o máxima probabilidad de ocurrencia en la selva nublada (2000-2500m). La amplitud ecológica o tolerancia (*t*) de algunas de las especies indicó que pueden distribuirse a menores elevaciones (P. ej. *C. riparia* y *S. dissimile*). Sólo *S. nudum*, parece tener su óptimo por debajo de <1800m, coincidiendo con la amplia distribución altitudinal reportada para esta especie en otras localidades (Benítez 1994; 1997; Dinerstein 1986). La mayoría de las solanáceas dispersadas por estos murciélagos

están distribuidas exclusivamente en la región andina (excepto *C. riparia*, *S. nudum* y *S. ternatum*), de las cuales sólo *S. ripense* es endémica de los Andes de Venezuela (Benítez 1994; 1997). La importancia de los murciélagos como dispersores de sus semillas debería ser analizada en futuras investigaciones.

En el caso de la de las piperáceas, su menor diversidad en la región andina (≈ 58 spp. vs ≥ 200 spp. en Venezuela; Estrada 2003; Steyermark 1984) comparada con la de las solanáceas, se ve reflejada en su importancia relativa en la dieta de *Sturnira* (Figura 20). La probabilidad de ocurrencia o abundancia, de las tres especies de piperáceas analizadas en el gradiente altitudinal mostró diferencias. Por una parte, *P. aduncum* y *P. bogotense*, se distribuyen principalmente en el intervalo de las selvas nubladas, pero la primera parece encontrarse a menores altitudes. Esta especie tiene una amplia distribución altitudinal que va desde el nivel del mar hasta los 2900 m (Steyermark 1984) y se encuentra en sitios abiertos y alterados o al lado de quebradas. El modelo Logístico-Gaussiano para *P. diffamatum* no fue significativo, debido a que apareció en baja frecuencia en el intervalo medido. Esta especie se encuentra principalmente en selvas secundarias alteradas o bordes de selva nublada, entre los 1100 y 3100 m de elevación (Steyermark 1984). Probablemente, debido a que las áreas seleccionadas para realizar los transectos, estaban lejos de las zonas intervenidas o de bordes de camino, las tendencias observadas en los patrones de distribución de estas dos últimas especies, podrían estar subestimados, debido al tipo de hábitat donde se encuentran.

La tercera familia más importante en la dieta fueron las aráceas, cuyos patrones de distribución observados para las dos especies (Figura 22) son muy similares a los referidos en la literatura (Croat & Lambert 1986). Sus óptimos estuvieron en la selva nublada (entre los 2150 y 2250 m), con tolerancias que pueden encontrarse por debajo de los 1800m. *Anthurium humboldtianum* y *A. nymphaeifolium* son especies endémicas de las selvas nubladas de Venezuela (Croat & Lambert 1986), cuyos frutos fueron consumidos principalmente por *S. bidens* y *S. ludovici*, mientras que, *Phylodendron* sp. 1 apareció en las muestras de todas las especies. La importancia de las aráceas en la dieta de los murciélagos en otras localidades de selva nublada parece ser baja (Bolaños 2000; Dinerstein 1986) al igual que en los *Sturnira* de menores elevaciones (Cockle 2001;

Passos *et al.* 2003). A diferencia de las demás especies, *S. bidens* prefiere este tipo de frutos antes que los de solanáceas o piperáceas, lo cual podría indicar una separación de nicho con aquellas de tamaño similar como *S. erythromos* y *S. bogotensis*.

La distribución altitudinal observada en otras especies menos importantes en la dieta de *Sturnira*, como *V. baccifera* y *P. penduliflora*, mostró una respuesta probabilística que fue truncada en el intervalo inferior del gradiente (Figura 22). Estas especies son más abundantes en áreas abiertas e intervenidas y pueden encontrarse desde los 100 hasta los 2500 y 3200 m, respectivamente (Estrada 2003). Sin embargo, sus óptimos pueden estar cerca de los valores obtenidos en este estudio (entre 2000 y 2100m, respectivamente). En el caso de *P. caudatum*, el modelo Logístico-Gaussiano fue significativo, pero su óptimo fue truncado, pero es probable que se encuentre cerca al valor mínimo altitudinal medido en este estudio ($\approx 1800\text{m}$).

3.5.5. Recursos y patrones de distribución altitudinal de los frugívoros.- Al igual que lo registrado para otros representantes del género *Sturnira* (Dinerstein 1986; Giannini 1999; Passos *et al.* 2003; Charles-Dominique 1986), las especies de selva nublada, mostraron una alta preferencia por los frutos de solanáceas y por los de aráceas. Aunque no se observó una relación especie-específica entre *Sturnira* spp. y las plantas de selva nublada, el síndrome de quiropterocoria que muestran los frutos (van der Pijl 1969), indica una interacción mutualística entre éstos taxa. Además, la riqueza de estas familias de plantas (Benítez 1997; Croat & Lambert 1986; Knapp 2002; Steyermark 1984), su abundancia (Figura 22) y producción constante de frutos en la selva nublada (Soriano 1983), pueden explicar la coexistencia de estos frugívoros en la alta montaña.

Las familias de plantas que consumen en mayor proporción se encuentran ampliamente distribuidas en toda la región neotropical de bajas y altas elevaciones, cuyos patrones de diversidad difieren con el gradiente altitudinal (Benítez 1997; Croat 1979; 1992; Gentry 1982; 2001; Knapp 2002). Por una parte, las solanáceas son importantes en los bosques alto-andinos (2000 -3000m; Benítez 1997; Gentry 1982a; 1982b; 2001; Giannini 1999); las aráceas en las elevaciones medias (1500 - 2000m; Croat 1992; Vargas *et al.* 2004); mientras que las piperáceas en los bosques premontanos (1000m y 1200m; Gentry 2001; Steyermark 1984). Aunque la disponibilidad de recursos para los

frugívoros puede estar más relacionada con la productividad (Cavelier *et al.* 2001) que con la riqueza de especies, la diversificación del género *Sturnira* y su mayor importancia en el ensamble de murciélagos de selvas nubladas coincide principalmente con la diversidad de solanáceas.

Las especies de *Sturnira* de bajas elevaciones como *S. lilium* y *S. tildae*, también consumen frutos de solanáceas (Ascorra & Wilson 1992; Cockle 2001; Charles-Dominique 1986; Charles-Dominique & Cockle 2001; Gardner 1977; Giannini 1999; Heithaus *et al.* 1975; Marinho-Filho 1991; Passos *et al.* 2003; Willig *et al.* 1993); sin embargo, su abundancia dentro de los ensambles es proporcionalmente menor que la de otras especies (p. ej. *Carollia* spp. y *Artibeus* spp.), que consumen principalmente frutos de *Piper* spp. y *Ficus* spp. (Fleming 1986; Giannini & Kalko 2004; Humphrey & Bonaccorso 1979; Thies & Kalko 2004). Un patrón inverso ocurre en los ensambles de los frugívoros de montaña, donde *Sturnira* se convierte en el grupo más importante, mientras que la ausencia de los grandes frugívoros del género *Artibeus* spp. y *Vampyrops* spp., y la subsiguiente declinación de las especies de menor talla dentro de estos géneros, no se correlaciona con la declinación de los recursos que utilizan (Gentry 2001). Por una parte, aunque la ausencia de los grandes frugívoros podría estar relacionada con la disminución de las especies de frutos con semillas grandes como Anacardiáceas, Fabáceas, Clusiáceas y Chrysobalanaceas (Charles-Dominique 1986; Charles-Dominique & Cockle 2001; Gentry 2001), éstos también consumen frutos con semillas pequeñas como *Ficus* (Moraceae) y *Cecropia* (Cecropiaceae), cuya mayor diversidad se encuentra en las elevaciones intermedias (1500-1800m; Gentry 1992; 2001). Sólo los murciélagos de menor talla de *Artibeus* spp. y *Vampyrops* spp, alcanzan estas elevaciones (1500 - 2000m), siguiendo los patrones de diversidad de las plantas, pero declinando rápidamente por encima de los 2000m a pesar de una reducción menos pronunciada de la riqueza de los recursos (Gentry 1992; 2001).

Si el tamaño corporal determina las relaciones ecológicas de las especies, este también puede limitar su distribución (Stevens *et al.* 2006). Algunas características especie-específicas tales como la tasa metabólica, el balance de energía, la densidad de las poblaciones, las tasas de crecimiento y el tamaño de los recursos pueden ser predichos por la talla de las especies (Brown 1995). La ausencia de los grandes frugívoros en las

altas elevaciones y la declinación de las demás especies, podría estar relacionada con su balance energético, debido a la necesidad de consumir grandes cantidades de frutos por noche (Audet & Thomas 1997; Bonaccorso & Gush 1987; Delorme & Thomas 1999; Thomas 1984a) para mantener una termoregulación eficiente (McNab 1969; 1980b). Dado que la menor abundancia de recursos en las altas elevaciones exigiría una mayor habilidad de los dispersores de tierras bajas para buscar suficiente alimento que les permita mantener sus demandas energéticas y termoregulatorias a bajas temperaturas, podrían estar limitados por su fisiología (McNab 1969; 1980a; 1986; Stevens 2004; Stevens *et al.* 2003)

Las especies de mayor talla podrían ser las primeras afectadas por la relación entre abundancia de recursos y balance energético. Por ejemplo, dentro de los *Sturnira*, las especies más grandes tales como *S. aratathomasi* y *S. magna* se encuentran principalmente por debajo de los 2300m (Molinari & Soriano 1987; Tamsitt & Hauser 1985). Aunque los frugívoros responden directamente a la fuentes primarias de recursos, su diversidad se reduce más rápidamente con el gradiente altitudinal, que el de las plantas de las cuales se alimentan (Graham 1983; 1990; Gentry 1982b; Patterson *et al.* 1996; 1998). Sin embargo, la no correlación de esta declinación con los cambios de vegetación y la heterogeneidad ambiental en los Andes del Perú (Graham 1983; 1990; Patterson *et al.* 1998; Terborgh 1977) y la mayor riqueza de solanáceas, así como de aráceas, sugieren que las pocas especies frugívoras que alcanzan las altas montañas, no están limitadas por los recursos, como resultado de un desplazamiento basado en la competencia, sino a sus características fisiológicas que les permiten habitar en ambientes con bajas temperaturas (Soriano *et al.* 2002; Capítulo 1). Sin embargo, los datos de abundancia de las plantas presentados en este trabajo (a una escala local), podrían ser analizados a una mayor escala con datos de la distribución de las solanáceas (Knapp 2002) y los murciélagos del género *Sturnira*, para examinar si los patrones de ambos grupos coinciden tanto en su distribución geográfica como altitudinal.

3.6. CONCLUSIONES

Las especies de *Sturnira* de selva nublada son frugívoros estrictos que consumen principalmente frutos de solanáceas y en menor proporción piperáceas y aráceas. La sobreposición de nicho trófico debido a su similitud morfológica y sus preferencias alimentarias pueden explicar la coexistencia de estas especies en las selvas nubladas de Venezuela. Aunque los recursos que consumen pueden ser igualmente diversos en las bajas elevaciones, la mayor riqueza de solanáceas y aráceas en la región andina y la interacción difusa entre murciélagos frugívoros y los frutos que consumen, sugieren que los frugívoros que alcanzan las altas montañas, no son competitivamente mejores que las que habitan en las tierras bajas. Si bien, en este estudio no se evaluó la disponibilidad de recursos para las especies de menores elevaciones, muchas de las plantas que éstos consumen declinan por encima de los 2000m de elevación, lo que podría apoyar la hipótesis de la disminución de los recursos como causa del techo altitudinal para muchas de estas especies. La evaluación de la abundancia de las plantas usadas por los *Sturnira* apoyaría esta hipótesis, cuyas mayores probabilidades de abundancia a lo largo del gradiente altitudinal fueron estimadas en la selva nublada (óptimos de abundancia entre los 2000-2400m), mientras que muy pocas muestran una distribución por debajo de los 1800m de elevación. A pesar de la limitada información sobre la abundancia de los *Sturnira* a menores altitudes y los recursos que allí utilizan, los intervalos de distribución altitudinal entre las especies estudiadas son ampliamente variables y no parecen estar relacionados con los patrones de abundancia de los recursos que consumen. Esta variabilidad no podría ser explicada por los recursos que utilizan, dada su sobreposición en el nicho trófico y a sus similitudes morfológicas. Aunque las diferencias altitudinales entre los *Sturnira* puede reflejar distintas historias filogenéticas, así como atributos biológicos, las características fisiológicas relacionadas con la termoregulación analizadas en el capítulo 1, podrían explicar dichos patrones de distribución, mientras que la riqueza de las solanáceas y aráceas en las selvas nubladas andinas sólo podrían explicar su coexistencia.

CAPÍTULO 4

SOBREPOSICIÓN DE LA DIETA Y PATRÓN REPRODUCTIVO DE TRES ESPECIES DE MURCIÉLAGOS NECTARÍVOROS DEL GÉNERO *ANOURA*

4.1. RESUMEN

En las selvas nubladas andinas venezolanas coexisten hasta cuatro especies de murciélagos nectarívoros del género *Anoura*, cuya similitud anatómica sugiere una alta sobreposición en sus dietas. De igual manera, si los eventos reproductivos se encuentran estrechamente relacionados con la disponibilidad de recursos, así como con las condiciones energéticas de los individuos, podrían esperarse diferencias entre las especies de alta montaña y las de bajas elevaciones. En este trabajo se caracterizó la dieta y patrón reproductivo de *Anoura cultrata*, *A. geoffroyi* y *A. latidens*, quienes habitan en un mismo refugio ubicado a 2020 m de elevación (Cueva de Benito). Empleando una trampa de arpa colocada a la entrada de la cueva (entre 0500-0700 h), se realizó capturas mensuales durante 16 meses. Los animales fueron identificados taxonómicamente, registrándose los datos sobre edad relativa (juveniles, subadultos y adultos), sexo y condición reproductiva de las hembras (inactivas, preñadas, lactantes y postlactantes). Se tomó muestras de polen en el pelaje y se guardó sus heces. Un total de 1755 individuos fueron capturados, con predominio de *Anoura geoffroyi* (79%), seguido por *A. latidens* (15%) y *A. cultrata* (6%). La sobreposición en su dieta fue mayor a la esperada por azar (Índice de Pianka); sin embargo, se observó diferencias significativas en las frecuencias de explotación de néctar/polen, indicando preferencias por diferentes plantas entre lo nectarívoros. Sólo *A. latidens* consumió estacionalmente frutos de *Acnistus arborescens* (Solanaceae). La presencia de artrópodos en las heces se consideró como accidental, al correlacionarse con el consumo de polen. Las tres especies mostraron el mismo patrón de reproducción (monoestría estacional). A diferencia de los murciélagos nectarívoros de bajas elevaciones, la reducción en el número de eventos reproductivos en las tres especies, podría estar relacionado no sólo con la disponibilidad de recursos, dada su alta sobreposición de nicho trófico, sino a las restricciones energéticas impuestas por las bajas temperaturas ambientales.

4.2. INTRODUCCIÓN

En las selvas neotropicales de bajas elevaciones los ensambles de murciélagos nectarívoros de la Subfamilia Glossophaginae (*sensu* Baker *et al.* 2003), parecen estar estructurados por su competencia interespecífica por los recursos que ofrecen las plantas que visitan (Bawa 1990; Patterson *et al.* 2003; Tschapka 2004). Algunas de estas especies pueden cambiar su dieta estacionalmente por frutos y artrópodos, así como realizar desplazamientos locales o geográficos, como respuesta a la disminución de recursos (Bonaccorso 1979; Fleming & Nassar 2002; Heithaus *et al.* 1975; Ruiz *et al.* 1997; Soriano *et al.* 2000; Tschapka 2004). A lo largo de los gradientes altitudinales, los murciélagos nectarívoros se hacen proporcionalmente importantes dentro del ensamblaje (Patterson *et al.* 1996; Soriano *et al.* 1999), observándose que las especies del género *Anoura* dominan esta categoría funcional. Su coexistencia en las altas elevaciones podría estar relacionada con el uso de recursos similares, debido a su semejanza morfológica y a los rasgos generalistas de las flores quiropterófilas (Buzato *et al.* 1994; Dobat 1985; Faegri & van der Pijl 1971; Heithaus 1982; Muchhala & Jarrín-V 2002; Sazima *et al.* 1999; Waser *et al.* 1996), apoyando la hipótesis difusa de estas interacciones (Heithaus 1982).

Sin embargo, la disminución en la disponibilidad de recursos no siempre conlleva a cambios ecológicos o comportamentales de las especies que coexisten. Recientes estudios indican que los murciélagos nectarívoros que habitan en las selvas nubladas andinas del Ecuador, muestran una alta sobreposición en su dieta (Muchhala & Jarrin-V 2002), separando parcialmente sus nichos tróficos, sólo por la selección del tamaño de las flores que visitan, pese a que pueden eventualmente utilizar todos los recursos (Muchhala & Jarrin-V 2002). La competencia por las flores y su disponibilidad juegan un papel importante en la época y duración de los eventos reproductivos de los murciélagos nectarívoros, dentro de los cuales pueden encontrarse patrones que van desde monoestrías a poliestrías bimodales y no estacionales (Estrada & Coates-Estrada 2001; Fleming *et al.* 1972; Galindo-Galindo *et al.* 2000; Heideman *et al.* 1992; LaVal & Fitch 1977; Martino *et al.* 1998; Petit 1997; Ruiz *et al.* 1997; Sosa & Soriano 1996; Tschapka 2005; Wilson 1979; Zortéa 2003). Esta variabilidad reproductiva, no sólo puede estar relacionada con

dietas amplias, que incluyen, además de néctar y polen, frutos e insectos, permitiéndoles tomar ventaja de la disponibilidad de recursos; sino con el balance energético de los individuos (Audet & Fenton 1988). Aquellas especies que habitan en bajas elevaciones podrían enfrentarse a menores exigencias termoregulatorias que las que habitan en la alta montaña, debido al alto costo energético que implica mantener altas tasas metabólicas basales en ambientes con bajas temperaturas (Capítulo 2). Estas diferencias podrían incidir directamente sobre el número de eventos y duración del patrón reproductivo (Audet & Fenton 1988). Aunque en murciélagos insectívoros, un prolongado evento reproductivo al año ha sido relacionado con bajas tasas metabólicas basales y el uso del torpor (Machado 2003), en los nectarívoros una dieta rica en energía podría compensar las altas tasas metabólicas (Capítulo 2), pero las limitaciones impuestas por el ambiente (recursos) podrían a su vez condicionar la máxima inversión de energía para la reproducción.

En las selvas nubladas andinas de Venezuela pueden coexistir hasta cuatro especies de nectarívoros que pertenecen al género *Anoura* (Soriano *et al.* 1999). Estas se encuentran ampliamente distribuidas en la región neotropical (Simmons 2005), principalmente en los ambientes de montaña (Alberico *et al.* 2000; Graham 1983; Koopman 1978; Soriano *et al.* 1999). Debido al bajo éxito de captura de estas especies en la mayoría de las localidades donde han sido registradas, la información sobre dieta y patrón reproductivo es incompleta. Más recientemente se han realizado estudios en algunas poblaciones que alcanzan los ambientes de montaña, pero en muy pocos trabajos se ha comparado los cambios estacionales de la dieta con el patrón reproductivo de los murciélagos nectarívoros (Galindo-Galindo *et al.* 2000; Muchhala & Jarrin-V 2002; Zortúa 2003).

En este trabajo se presentan datos de la composición de la dieta y patrón reproductivo de tres especies de murciélagos nectarívoros (*Anoura geoffroyi*, *A. latidens* y *A. cultrata*) que coexisten en las altas elevaciones andinas de Venezuela. En la localidad de estudio, estas especies utilizan el mismo refugio diurno (a 2020m de elevación) y su semejanza morfológica hace pensar que usan recursos similares. Sin embargo, basados principalmente en las pequeñas diferencias en tamaño corporal entre estas especies y suponiendo que los recursos en las altas elevaciones sean limitantes, la

coexistencia de los murciélagos nectarívoros, será explicada por la separación de sus nichos tróficos. Además, el uso diferencial de los recursos, podrá verse reflejado en desfase de sus patrones reproductivos como respuesta a la oferta floral; sin embargo, el número de eventos y su duración pudieran ser similares dado que se encuentran expuestos a presiones ambientales semejantes (bajas temperaturas).

4.3. MÉTODOS

4.3.1. Área de estudio.- Los murciélagos nectarívoros fueron capturados en la Cueva de Benito, a 2020 m de elevación en la Cordillera de Mérida (8° 9' 00" N y 71° 45' 32" W); localizada a 3 km al Sur de la población de Guaraque, Estado Mérida (Venezuela). De acuerdo a Ataroff & Sarmiento (2003), la vegetación natural de la zona corresponde a un Bosque Siempreverde Seco Montano (Vertiente seca de la Cordillera de Mérida), cuya vegetación original ha sido reemplazada por potreros para el uso de ganadería extensiva (obs. personal). Los datos de clima fueron tomados de la estación meteorológica más cercana (Páramo El Quemado), localizada a 12,5 km de la Cueva y a 2212 m de elevación (Figura 23). La precipitación promedio anual es de 1589 mm (1966-1998) distribuida en un patrón unimodal con máximos entre los meses de abril y noviembre, mientras que los meses secos son de diciembre a marzo. La temperatura presenta un régimen isoterma, con una media estimada entre 15-17 °C (Sarmiento 1986).

4.3.2. Captura de los animales.- En el área de estudio se hizo capturas mensuales entre julio de 2001 a noviembre de 2003. Utilizando una trampa de arpa (2 x 2 m) ubicada en la entrada de la cueva, los murciélagos fueron colectados en la madrugada desde las 0500 h hasta las 0700 h aproximadamente, lapso en el cual los animales regresaron al refugio. Luego de ser extraídos de la trampa para evitar la pérdida de sus excretas, fueron colocados individualmente en una bolsa de tela, por espacio de tres a cuatro horas. Después de obtener sus muestras fecales y los datos reproductivos fueron liberados dentro de la cueva. El esfuerzo de captura fue estimado como el número de individuos por trampa-noche para cada especie.

Estación Páramo El Quemado (2212 m)

Precipitación 1589,3mm (1966-1998)

Temperatura 15,4°C (1966-1990)

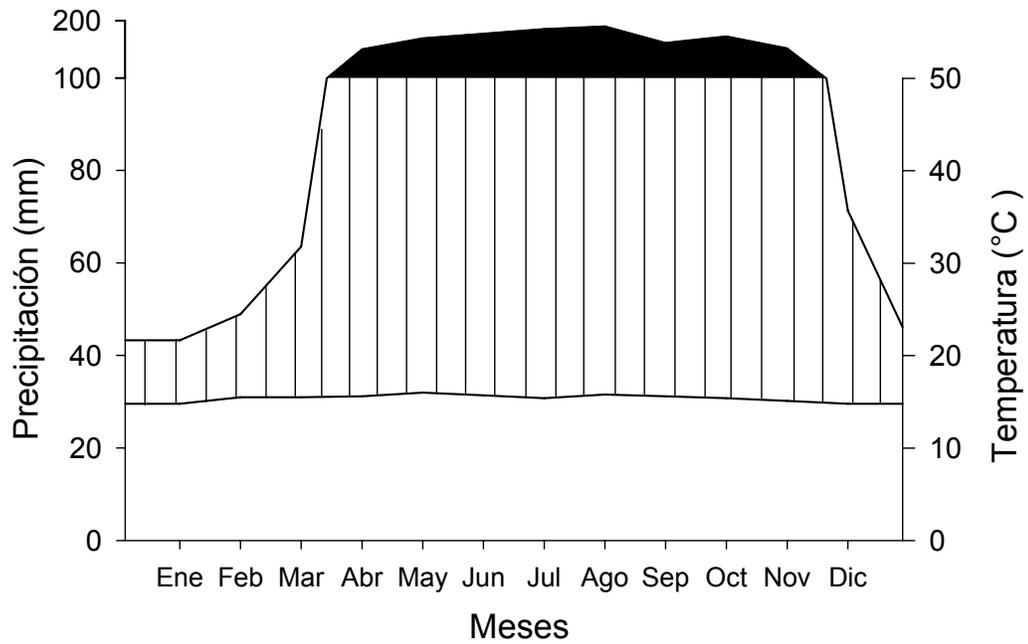


Figura 23. Climadiagrama de la Estación Páramo El Quemado (Municipio Guaraque), localizada a 12,5 km de la Cueva de Benito (Edo. Mérida; 8°14'45" N y 71°44'01" W).

4.3.3. Determinación de la dieta.- A cada individuo capturado se le tomó la muestra de polen en el pelaje frotando un disco de gelatina-fuscina-glicerina-fenol (Thomas 1988) por el rostro, pecho y espalda. Cada una fue montada en láminas para microscópico y marcada con la especie, fecha y número del animal. Posteriormente, las muestras fueron secadas en el laboratorio a temperatura ambiente y desagregadas en un vidrio de reloj con ayuda de una aguja de disección. El polen presente en las heces fue colectado con un disco de gelatina para hacer la preparación microscópica correspondiente (Thomas 1988). No fue posible realizar una colección de referencia del polen, debido a que en los alrededores de la cueva la vegetación dominante esta compuesta de gramíneas y no fue posible determinar las áreas que visitan los animales durante la noche. Los tipos de polen encontrados en las muestras fueron comparados con una colección de referencia realizada durante el estudio con material botánico del Herbario MER, Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad de Los Andes (Mérida, Venezuela) y con la Colección de Palinología del Instituto de Ciencias Naturales (ICN), Universidad Nacional de Colombia (Bogotá). Según fue posible, la identificación se hizo a nivel de familia o especie. Las semillas en las heces fueron identificadas, luego de su germinación.

Los fragmentos de los artrópodos presentes en las excretas fueron identificados, colocando las excretas en una solución de alcohol isopropílico al 70%. Una vez desagregados y usando un microscopio estereoscopio (Leica Wild M8 con lente Plan 1.0X), los fragmentos de los artrópodos (patas, antenas, alas y estructuras cefálicas) y otras estructuras características de los grupos, permitieron su identificación a nivel de familia. En algunos casos sólo fue posible llegar a nivel de orden debido a la extrema digestión o pérdida de estructuras identificables. Adicionalmente, se utilizó algunas claves o literatura especializada para su identificación (Borror *et al.* 1981; Shiel *et al.* 1997). En cada muestra se estimó por conteo de fragmentos el número mínimo de artrópodos consumidos por individuo (Whitaker 1988).

Para determinar la composición global de la dieta, se anotó la presencia de los tipos de polen, semillas y artrópodos para cada individuo (en pelaje y heces). Los granos de polen dentro de una muestra que morfológicamente pertenecieran a una categoría (= tipo de polen) fueron definidos como un encuentro de polen (presencia). Los morfotipos

fueron registrados como presencia/ausencia para animales individuales. Aunque estos datos no sirven para estimar el uso cuantitativo del recurso por individuo (Thomas 1988), la presencia/ausencia en muchos individuos pueden dar un estimado del uso relativo de los murciélagos sobre el recurso floral dentro de una población. Debido a la presencia de muestras mixtas (que contienen más de un rubro), la importancia de cada rubro en el total de las muestras, se estimó como el porcentaje de las presencias en relación al número total de presencias registradas en todas las muestras. El método de colección de polen no permitió detectar el consumo de néctar por los animales; sin embargo, se usó su presencia como indicador indirecto de su consumo. La importancia de cada rubro (polen, frutos y artrópodos) en la dieta fue comparado entre las especies de la siguiente forma: 1) frecuencia total del taxón (N) en las muestras de la especie *i*, y 2) proporción del taxón (A) en relación a la ocurrencia total de las categorías encontrados en la especie *i*.

La prueba *G* (cociente de probabilidad log) fue empleada para evaluar las diferencias en las proporciones de los rubros alimentarios en la dieta (Zar 1999). Igualmente, se determinó por medio de una prueba de χ^2 , si la distribución de las frecuencias de ocurrencia del polen, difirió de una distribución esperada, que se calculó como n/s ; donde n = número total de ocurrencia del ítem y s = número de especies vegetales encontradas en la especie *i*. La correlación de Spearman R (r_s) se utilizó para comparar los patrones de importancia de los recursos en la dieta (polen vs. artrópodos) durante el período de estudio.

4.3.4. Curva de acumulación de recursos en la dieta.- Basados en las presencias de los morfotipos de polen y semillas (frutos) y la abundancia de artrópodos en la dieta, se construyó una curva de acumulación de especies (N_o) para polen-frutos y otra para artrópodos. De esta manera, se determinó si las muestras obtenidas representan todo el conjunto de recursos consumidos por estos nectarívoros. Igualmente, usando estimadores de riqueza no paramétricos (Chao2 y jackknife), se calculó el número de especies de plantas (morfotipos de polen y semillas) y de artrópodos (familias) esperados en la dieta. Las curvas de acumulación y los estimadores fueron generados usando el Programa EstimateS (Versión 7.5.0; Colwell 2005; Colwell & Coddington 1994).

La dieta de estas especies fue comparada usando los números de diversidad de Hill (Ludwig & Reynolds 1988): N_o = número de especies; $N_1 = \text{Exp}(H')$ y $N_2 = 1/\sum P^2_i$; donde N_1 es derivado de la función de Shannon-Weiner, y al ser más sensitivo a los cambios en la importancia de las especies raras, puede ser usado como medida de amplitud de nicho; mientras N_2 como el inverso de la medida de diversidad de Simpson, por ser fuertemente afectado por las especies más comunes en la muestra, puede ser usado para determinar la heterogeneidad de la dieta (Krebs 1998; Magurran 1988). A pesar de las diferencias en tamaño de las muestras se usó el índice de equidad $G_{2,1}$ (Molinari 1989), para establecer si la utilización de los diferentes rubros fue similar entre las especies.

4.3.5. Sobreposición de nicho trófico.- Se utilizó el índice simplificado de Morisita (C_H), de acuerdo a la siguiente fórmula: $C_H = 2 \sum P_{ij} P_{ik} / \sum P^2_{ij} + \sum P^2_{ik}$, donde P_{ij} y P_{ik} es la proporción del recurso i del total de recursos usados por la especie de murciélago j y k , respectivamente (Krebs 1998). También se calculó los índices asimétricos de sobreposición general (SG) y específica (SE), que ha diferencia del anterior, están basados en la probabilidad de que los recursos usados por la especie i sean compartidos con la especie k o con todas las demás especies m del ensamble (Ludwig & Reynolds 1988; Petraitis 1979). La hipótesis nula se basó en una sobreposición completa y la significación estadística ($P < 0,05$) para SE y SG fue probada usando los estadísticos $U_{i,k}$ y V , respectivamente; cuyas distribuciones son similares a las de χ^2 , con $r - 1$ grados de libertad para SE y $(s - 1)(r - 1)$ para SG; donde r es el número total de recursos, $s =$ número de especies en la dieta. Para probar la hipótesis que el solapamiento específico (SE) de una especie i sobre una especie k es mayor que el solapamiento de la especie i sobre la especie m , se usó el cociente de probabilidad $W = N_i \ln (SE_{i,k} / SE_{i,m})$; donde N_i es el tamaño de la muestra de la especie i (Ludwig & Reynolds 1988).

Para estimar cuánta sobreposición podría ser esperada sino existieran interacciones entre las especies, se generaron modelos nulos de sobreposición a partir de aleatorizaciones de Monte Carlo, usando el programa EcoSim (Versión 7.0; Gotelli & Entsminger 2001). Este programa utiliza las distribuciones de frecuencia de los datos observados mediante el índice de sobreposición de Pianka (1973) y los compara con las

distribuciones de frecuencia estimadas a partir de matrices aleatorizadas al azar. Usando el algoritmo 3 (RA3), propuesto por Gotelli & Entsminger (2001) se generó 1000 iteraciones. Con este algoritmo, la amplitud de nicho es restringida, pero los ceros son cambiados en las iteraciones. Es decir, se mantiene la amplitud observada para cada especie, pero ofrece la posibilidad de usar potencialmente, otros recursos al cambiar los ceros. La significación fue determinada si la proporción de iteraciones (hasta 1000) produjo un índice de sobreposición (esperado) más alto que el de la matriz original (observado). Para mostrar la similitud en la dieta de las tres especies, se realizó un análisis de agrupamiento jerárquico, utilizando el coeficiente de distancia de Bray-Curtis y el método de unión promedio (UGMA), encontrados en el Programa PC-Ord (Versión 4.01; McCune & Mefford 1999).

4.3.6. Determinación del patrón reproductivo.- La condición reproductiva de las hembras se dividió en cuatro categorías: 1) Preñadas (con la palpación directa del abdomen se distinguió preñez no evidente, incipiente, mediana y avanzada); 2) Lactantes (presencia de alopecia alrededor del pezón y leche al ejercer una ligera presión sobre él); 3) Postlactantes (presencia de alopecia y ausencia de leche) y 4) Inactivas (cuando no se apreció ni alopecia ni leche). En los machos se evaluó la posición de los testículos como abdominal (inguinal) o escrotal. La edad de cada animal fue estimada usando una combinación de características de pelaje, masa corporal y fusión de epífisis metacarpales (Anthony 1988), distinguiéndose tres categorías: juveniles (pelaje ralo, de color grisáceo y las articulaciones de las falanges no osificadas), subadultos (pelaje de adulto y la osificación de las falanges incompleta) y adultos (pelaje de color castaño o pardo oscuro y todas las articulaciones osificadas). Dado que estas especies forman harenes, los machos no fueron utilizados para determinar actividad reproductiva, debido a que durante todo el período de estudio se capturó individuos adultos con testículos escrotados. Aquellos que no mostraron dicha condición, fueron considerados adultos jóvenes. La abundancia relativa de las especies fue estimada como el número de individuos capturados por trampa-noche. La prueba de Mann-Whitney fue usada para comparar diferencias en la abundancia de las especies entre años y estacionalidad (lluvia vs. sequía) y una prueba de Kruskal-Wallis para las diferencias entre las especies. Una prueba de χ^2

fue empleada para determinar las diferencias entre sexos para cada especie en relación a la proporción esperada de 1:1.

La sincronía entre los patrones reproductivos fue evaluada usando estadística circular (Zar 1999) con una significación de $P < 0,05$. Un año fue considerado como un círculo dividido en puntos que equivalen a los 12 meses, comenzando en enero a 0° ; por ejemplo, julio cae aproximadamente en 180° y octubre en 270° . La estimación de la tendencia central es el ángulo promedio (ϕ') y la varianza alrededor de la media es la varianza angular (Zar 1999). Las ecuaciones 26.13 y 26.14 de Zar (1999) fueron usadas para calcular la media de los componentes rectangulares del vector de datos ($X = \sum f_i \cos \phi_i / n$ y $Y = \sum f_i \sin \phi_i / n$; donde ϕ_i , en radianes, corresponde a la presencia de hembras preñadas multiplicado por su frecuencia, f_i). La longitud media del vector fue calculada usando la ecuación 26.8 de Zar (1999), $r = (X^2 + Y^2)^{1/2}$. El ángulo medio fue calculado usando la ecuación 26.11 de Zar (1999), $\phi' = \arctan (Y/X)$ si $X > 0$ ó $\phi' = 180^\circ + \arctan (Y/X)$ si $X < 0$. La varianza angular fue calculada usando la ecuación 26.18 de Zar (1999), $s^2 = 2(1 - r)$ y los datos fueron presentados como la media (en grados) \pm DE. La significación estadística de las diferencias entre las medias angulares fue evaluada usando la Prueba de Watson-Williams (Zar 1999).

4.4. RESULTADOS

4.4.1. Determinación de la dieta de *Anoura* spp.

A. Curvas de acumulación de especies y diversidad de la dieta.- Se colectó un total de 1332 muestras de las tres especies de nectarívoros. En éstas se detectó la presencia de polen, artrópodos y, adicionalmente, semillas en *A. latidens*. De las 1844 presencias de polen se reconoció un total de 22 diferentes morfotipos que fueron identificados a nivel de familia y en muy pocos casos hasta género o especie (Tabla 6). La dificultad para encontrar el área donde los animales explotan los recursos durante la noche, limitó la identificación del polen de las plantas y no fue posible realizar

Tabla 6. Composición global de la dieta de tres especies de *Anoura* en la selva nublada andina (Venezuela): incluye solo los recursos florales y frutales encontrados en las muestras. La importancia de cada rubro fue comparado entre las especies de la siguiente forma: N= frecuencia total del taxón en las muestras de la especie *i*; A= proporción del taxón en relación a la ocurrencia total de las categorías encontrados en la especie *i*

FAMILIA	TAXA Género/Especie	<i>A. geoffroyi</i>		<i>A. latidens</i>		<i>A. cultrata</i>	
		N	A	N	A	N	A
POLEN							
Acanthaceae	<i>Trichanthera</i> sp.	30	1,99	8	3,51	1	0,71
Araliaceae	<i>Oreopanax</i> sp.	8	0,53	8	3,51	1	0,71
Asteraceae	<i>Gongylolepis</i> sp.	11	0,73	6	2,63		
Bombacaceae	<i>Bombacopsis quinata</i>	59	3,92	6	2,63	7	5,00
	<i>Matisia</i> sp.	9	0,60				
Bormeliaceae	<i>Pitcairnia</i> sp.	207	13,74	36	15,78	19	13,57
	<i>Vriesea</i> sp.	9	0,60	1	0,44	3	2,14
Cactaceae	Indeterminada sp. 1	7	0,46				
Caesalpinaceae	Indeterminada sp. 2	11	0,73	2	0,88		
Clusiaceae	<i>Clusia</i> sp.	9	0,60	1	0,44	1	0,71
Eufrobiaceae	<i>Cleidion</i> sp. aff	125	8,30	20	8,77	55	39,28
Fabaceae	<i>Ormosia</i> sp.	446	29,6	51	22,36	40	28,57
	Indeterminada sp. 3	21	1,39	1	0,44		
Gentianaceae	<i>Irlbaquia</i> sp.	6	0,40	2	0,88	1	0,71
Gesneriaceae	<i>Campanea grandiflora</i>	7	0,46				
Melastomataceae	<i>Conostegia</i> sp.	340	22,57	16	7,02	1	0,71
Mimosaceae	<i>Inga</i> sp.	5	0,33	16	7,02		
Myrtaceae	<i>Syzigium jambos</i>	13	0,86	4	1,75	2	1,43
Rosaceae	<i>Holodischus</i> sp. aff.	7	0,46				0,00
Rubiaceae	<i>Hillia</i> sp. aff.	145	9,70	16	7,02	5	3,57
Solanaceae	<i>Trianaea spectabilis</i>	23	1,53	3	1,32	4	2,86
Indeterminada	Indeterminada sp. 4	8	0,53	1	0,44		
FRUTOS							
Solanaceae	<i>Acnistus arborescens</i>			30	13,16		
Total categorías		1506		228		140	
Muestras analizadas/ Total de individuos		1070 / 1164		176 / 210		82 / 88	

comparaciones sobre sus preferencias en el uso de los recursos basados en la morfología floral. Sólo el 52% de los individuos capturados a su regreso dio muestra fecal, lo cual pudiera indicar que la distancia que recorren superaría el tiempo de tránsito del alimento desde su última ingesta. Además, el polen identificado indicó que utilizaron algunas plantas cuyas familias son características de hábitat que se ubican a menores altitudes, como por ejemplo bombacáceas, fabáceas y caesalpináceas. Del un total de 776 muestras fecales, el 85% contenían fragmentos de artrópodos, representados por dos Clases: Arachnida (15%) e Insecta (85%) con un total de 13 órdenes y 77 familias (Anexo 2).

i) *Uso de los recursos florales y frutales.*- La curva de acumulación de recursos vegetales (polen y frutos) en la dieta indicó que en base a las muestras obtenidas, *A. geoffroyi* y *A. latidens* alcanzaron la saturación de especies (Figura 24A; B). La estimación de la riqueza para estos nectarívoros es muy similar a la observada (N_0) en las muestras (Tabla 7). En el caso de *A. cultrata*, no se alcanzó la saturación debido al bajo número de capturas y a las pocas muestras disponibles (Figura 24C). El número observado de ítems se encuentra en el intervalo inferior de las estimaciones (Chao2 = 18 (13-22) y Jackknife = 22), lo que indica que incluye otros rubros en su dieta. Los índices y las comparaciones posteriores para esta especie deben ser interpretarse de manera preliminar.

A. geoffroyi incluyó en su dieta una mayor cantidad de especies (22 spp.), seguida por *A. latidens* (19 spp.) y por último *A. cultrata* (13 spp.). En cuanto a la composición y abundancia de los diferentes rubros, *A. latidens* mostró la mayor amplitud de nicho (N_j ; Tabla 7) y utilizó un mayor número de recursos que son igualmente importantes en su dieta ($N_2 = 8,4$). Aunque *A. geoffroyi* tiene una dieta compuesta por un mayor número de ítems y *A. cultrata* el menor, ambas especies tienen entre 6 y 4 especies dominantes, respectivamente (Tabla 7). Por el contrario, el índice $G_{2,1}$ indicó que las tres especies usan pocos recursos que son muy dominantes en su dieta (Tabla 7).

ii) *Presencia de artrópodos en la dieta.*- Las curvas de acumulación de las familias de artrópodos alcanzó la saturación en *A. geoffroyi* y *A. latidens*, mientras que para *A. cultrata* la lista es todavía incompleta (Figura 25A; B y C). La riqueza observada (N_0) para las dos primeras especies se encontró dentro del intervalo del 95% de confianza

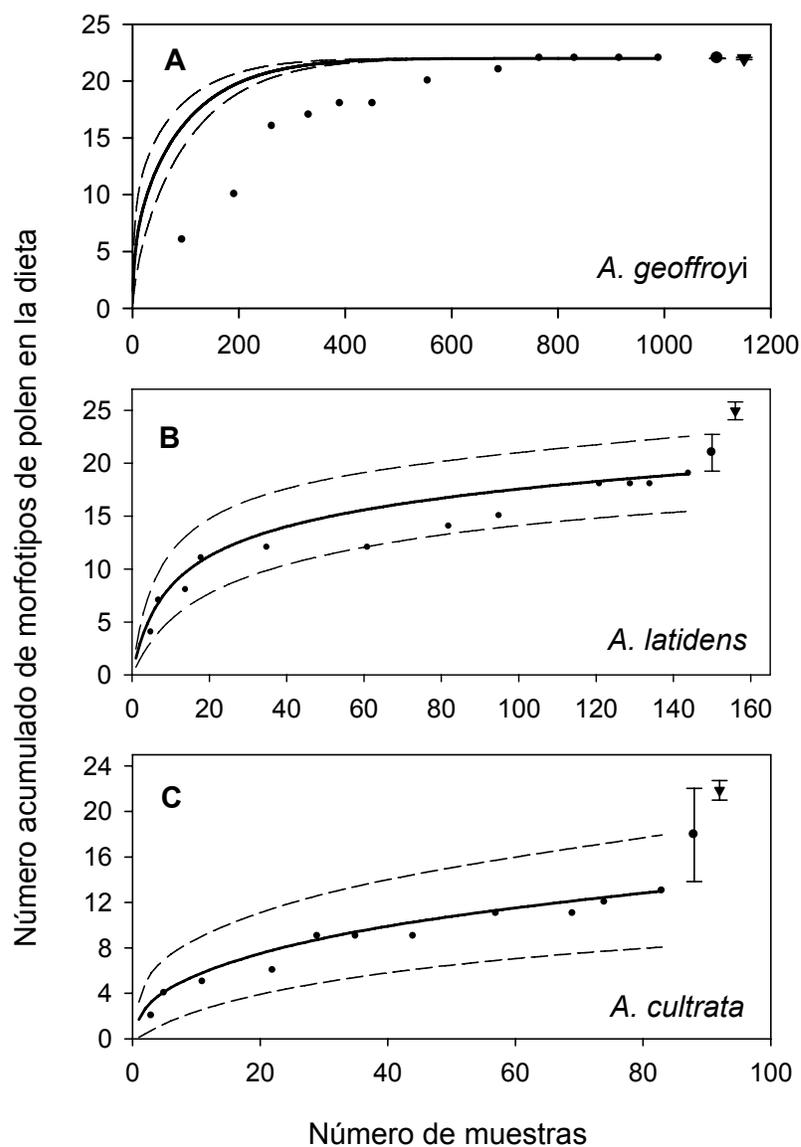


Figura 24. Curva de acumulación de especies de plantas encontradas en la dieta de las tres especies de murciélagos nectarívoros (A, B y C). La línea continua: describe el valor promedio de los ítems encontrados en las muestras analizadas por especie. Las líneas discontinuas: el intervalo de confianza del 95% para el valor promedio de la curva de rarefacción. Los círculos y triángulos se refieren al número estimado de especies de plantas que hacen parte de la dieta basados en los estimadores de riqueza de Chao2 y jackknife2, respectivamente. Las líneas verticales representan el intervalo de confianza del 95% de los estimadores.

Tabla 7. Índices de riqueza y diversidad de las plantas encontradas en la dieta de las tres especies de murciélagos nectarívoros del género *Anoura*.

ESPECIES	<i>A. geoffroyi</i>	<i>A. latidens</i>	<i>A. cultrata</i>
Riqueza			
N_0	22,0	19,0	13,0
Chao2	21,9	21,0	17,9
Jackknife	21,9	25,0	21,9
Diversidad			
$N_1 (e^H)$	8,21	11,01	5,40
$N_2 (1/D)$	5,66	8,38	3,85
$G_{2,1}$	0,27	0,39	0,27

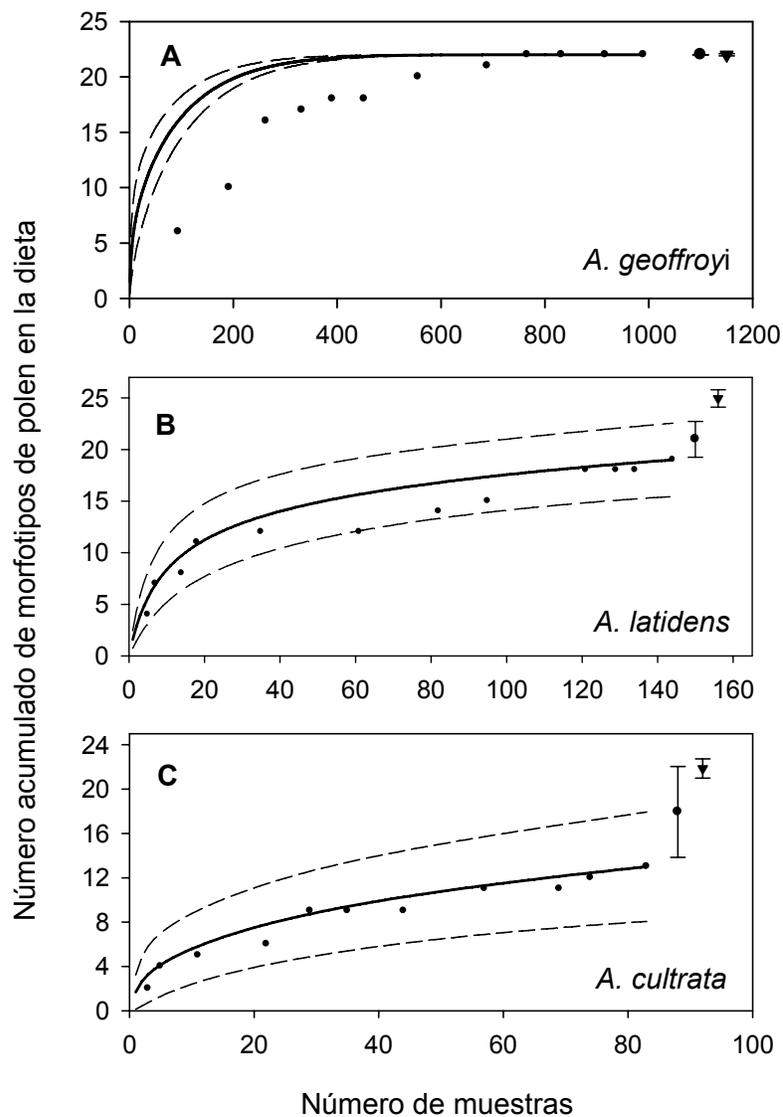


Figura 25. Curva de acumulación de las familias de artrópodos encontrados en la dieta de las tres especies de murciélagos nectarívoros (A, B y C). La línea continua: describe el valor promedio de las familias para el número de muestras fecales analizado por especie. Las líneas discontinuas: el intervalo de confianza del 95% para el valor promedio. Los cuadrados y triángulos se refieren al número estimado de familias en la dieta basados en los estimadores de riqueza de Chao1, Chao2 y jackknife. Las líneas verticales representan el intervalo de confianza del 95%.

del estimado por los índices (Tabla 8). A pesar de las diferencias en el número de taxa presentes en la dieta, la diversidad de artrópodos fue similar en las tres especies (Tabla 8). Sin embargo, en *A. cultrata* y *A. latidens*, la diversidad (N_1 y N_2) fue dada por un mayor número de taxa que son igualmente comunes en su dieta, difiriendo ligeramente de la de *A. geoffroyi* (Tabla 8). En contraste, el índice de $G_{2,1}$ fue relativamente bajo para las tres especies, con ligeras diferencias en su equidad, observándose que *A. geoffroyi* tiene pocas familias que aparecieron en mayor proporción en su dieta (Tabla 8).

B. Caracterización de la dieta.- En general la dieta de las tres especies fue compuesta principalmente por néctar-polen y artrópodos. Algunas muestras contenían sólo restos de artrópodos (8,4%), mientras que otras semillas, las cuales aparecieron en las heces de una sola especie (Tabla 6). A continuación se describe la composición de la dieta de cada uno de los murciélagos nectarívoros:

i) Anoura geoffroyi.- Un total de 1164 individuos fueron capturados, de los cuales se obtuvo 591 muestras fecales (51%). Se analizó un total de 1070 muestras (de pelaje y heces), de las cuales el 92% contenían sólo polen y polen+artrópodos, mientras que el 8% sólo artrópodos. De las 2028 presencias de los diferentes rubros, 1506 correspondieron al uso de recursos florales (polen y néctar), mientras que 522 al consumo de artrópodos. La dieta global de la especie (Figura 26A) fue compuesta principalmente por polen (74%) y artrópodos (26%). Dentro del rubro polen los más abundantes pertenecen a los géneros: *Ormosia* sp. (30%), *Conostegia* sp. (23%), *Pitcairnia* sp. (14%) e *Hillia* sp. (10 %). Otros tipos que aparecieron en menor proporción fueron: *Cleidion* sp., *Trichantera* sp., *Trianaea spectabilis* y *Syzigium jambos*, entre otros (Tabla 6). No se encontraron semillas en las heces de esta especie durante el período de estudio. La selectividad de los murciélagos se reflejó en la distribución de las frecuencias de aparición del polen, donde se observó que visitan diferencialmente las flores (*A. geoffroyi*, $\chi^2 = 4342,5$; g.l.= 21; $P = 0,000$).

En el 88% de las heces se encontró fragmentos de artrópodos, representados por la Clase Insecta (83%) y Arachnidae (17%), con un total de 13 órdenes y 77 familias

Tabla 8. Índices de riqueza y diversidad de los artrópodos encontrados en la dieta de las tres especies de murciélagos nectarívoros del género *Anoura*.

ESPECIES	<i>A. geoffroyi</i>	<i>A. latidens</i>	<i>A. cultrata</i>
Riqueza			
N_0	77	49	41
Chao2	89,3 (77-112)	56,0 (51-71)	60,0 (48-89)
Jackknife	94,0	64,0	61,0
Diversidad			
$N_1 (e^{H'})$	20,75	24,40	23,42
$N_2 (1/D)$	11,50	15,15	15,22
$G_{2,1}$	0,15	0,22	0,25

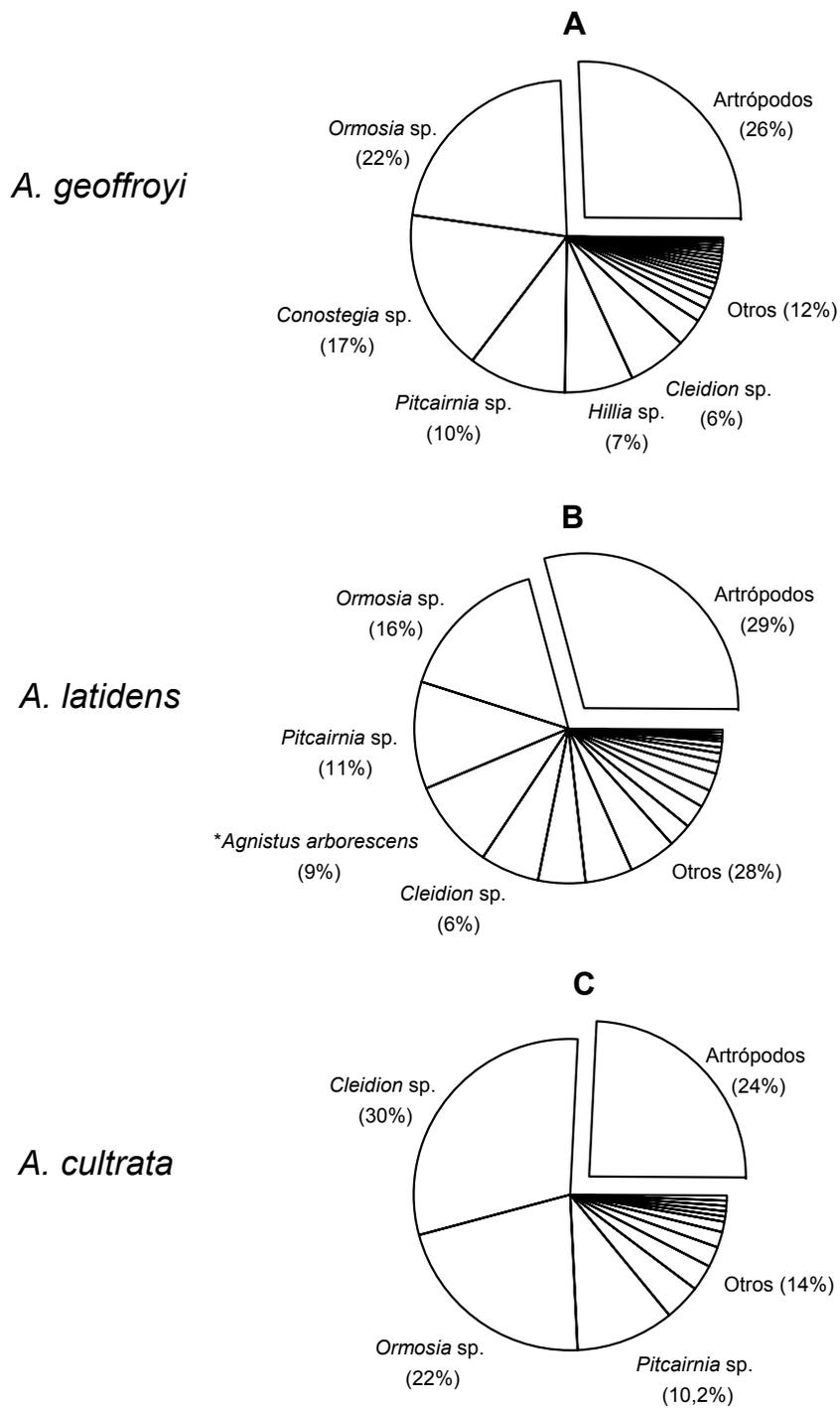


Figura 26. Composición porcentual de la dieta global de tres especies de murciélagos nectarívoros en la selva nublada (Venezuela). Los recursos florales más abundantes en la dieta son indicados (% de importancia) y con (*) la especie cuyas semillas fueron encontradas en las muestras.

(Anexo 2). La composición porcentual de los artrópodos más importantes en la dieta se muestra en la Figura 27A, donde los ordenes más abundantes fueron Thysanoptera (26%), Coleoptera (25%), Araneae (16,5%), Diptera (10,2%), Lepidoptera (10%) e Hymenoptera (7,5%). De las 77 familias encontradas en la dieta, el 63% está representado por Phlaeothripidae (17%), Staphylinidae (17%), Thomisidae (10%) y Thrypidae (10%). La composición de artrópodos mostró cambios estacionales en su importancia, como lo indicó la abundancia relativa de cada orden durante la época de lluvias y de sequía (Figura 28A). Algunos ordenes aparecieron en similar proporción en ambos períodos, pero otros mostraron diferencias significativas en su abundancia (Prueba de G con corrección de Yates). Los ordenes con una mayor proporción en la dieta durante los meses secos fueron Thysanoptera ($G = 158,8$; $P < 0,0001$) y Araneae ($G = 66,1$; $P < 0,0001$), mientras que en los meses lluviosos lo fueron Coleoptera ($G = 97,9$; $P < 0,0001$) e Hymenoptera ($G = 58,22$; $P < 0,0001$). Sin embargo, al igual que el polen, los artrópodos fueron encontrados durante todo el año (Figura 29A), sin observarse diferencias significativas entre los períodos lluvia y sequía ($G = 0,13$; $P = 0,98$). La abundancia de artrópodos fue correlacionada positivamente con las frecuencias de polen en la dieta ($r_s = 0,74$ $P = 0,005$; ver en patrón reproductivo Figura 32).

ii) *Anoura latidens*.- De 210 individuos capturados se obtuvo 139 muestras fecales y un total de 322 presencias de los diferentes rubros. La dieta global de esta especie (Figura 26B) estuvo compuesta por polen (61,5%), artrópodos (29%) y frutos (9,5%). El polen correspondió principalmente a (Tabla 6): *Ormosia* sp. (22%), *Pitcairnia* sp. (16%) y *Cleidion* sp. (9%). Otros morfotipos que aparecieron en menor proporción fueron *Conostegia* sp., *Hillia* sp., *Inga* sp., *Trichantera* sp., *Oreopanax* sp., *Bombacopsis quinata*, *Syzigium jambos* e *Irlbaquia* sp., entre otros (Tabla 6). Las semillas encontradas en las heces pertenecen a una sola especie, *Acnistus arborescens* (Solanaceae), la cual apareció en el 13,2% de las muestras fecales (Tabla 6). El polen mostró diferencias significativas entre las dos épocas del año ($G = 104,87$; $P < 0,0001$), debido al consumo de frutos durante las lluvias y a un ligero aumento del polen durante la sequía (Figura 29B). La selectividad de *A. latidens* se reflejó en la distribución de las frecuencias de

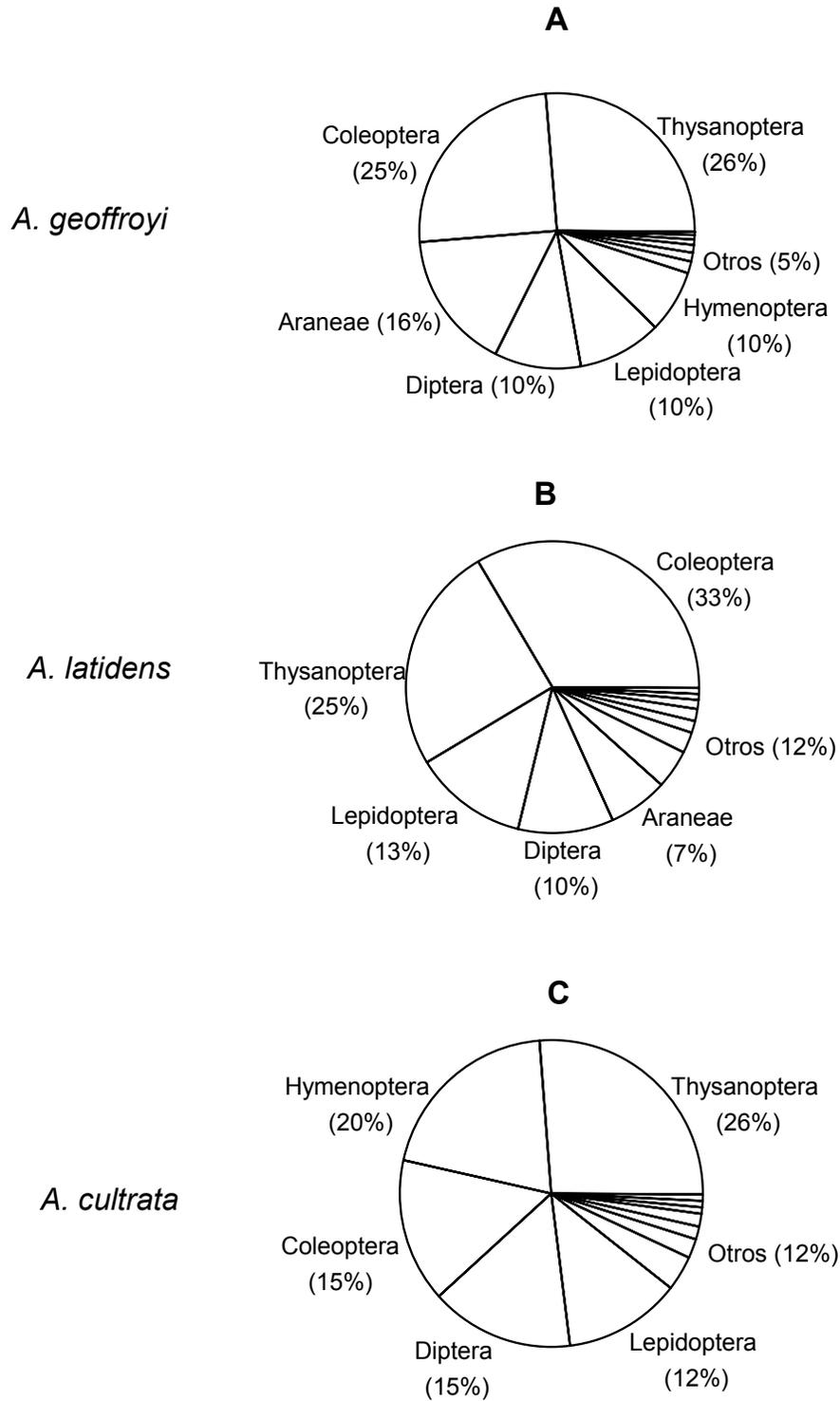


Figura 27. Composición porcentual de los órdenes de artrópodos más importantes en la dieta de tres especies de murciélagos nectarívoros de la selva nublada andina (Venezuela).

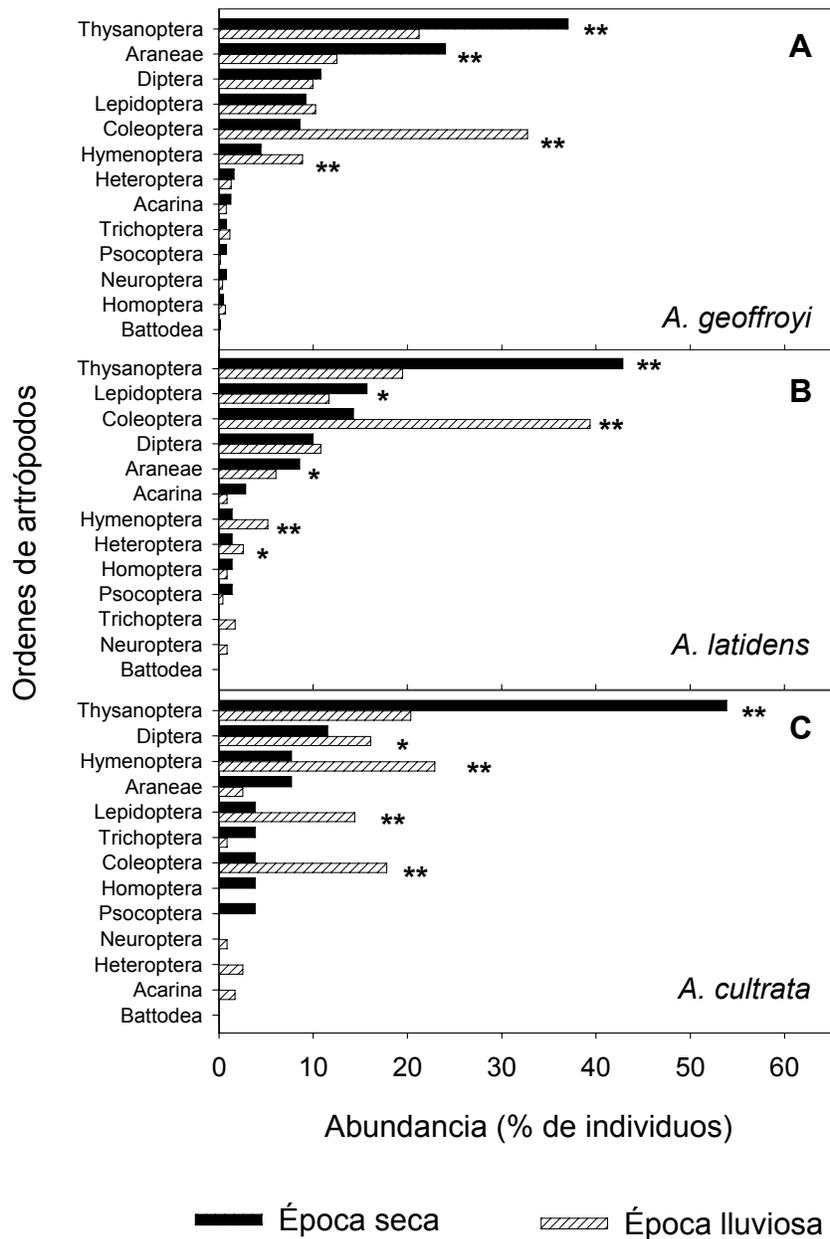


Figura 28. Comparación estacional de los ordones de artrópodos presentes en la dieta de tres especies de murciélagos nectarívoros en función de su abundancia en las muestras. La significación estadística para la prueba de *G-test* (con corrección de Yates) es indicada; * $P < 0,05$; ** $P < 0,001$.

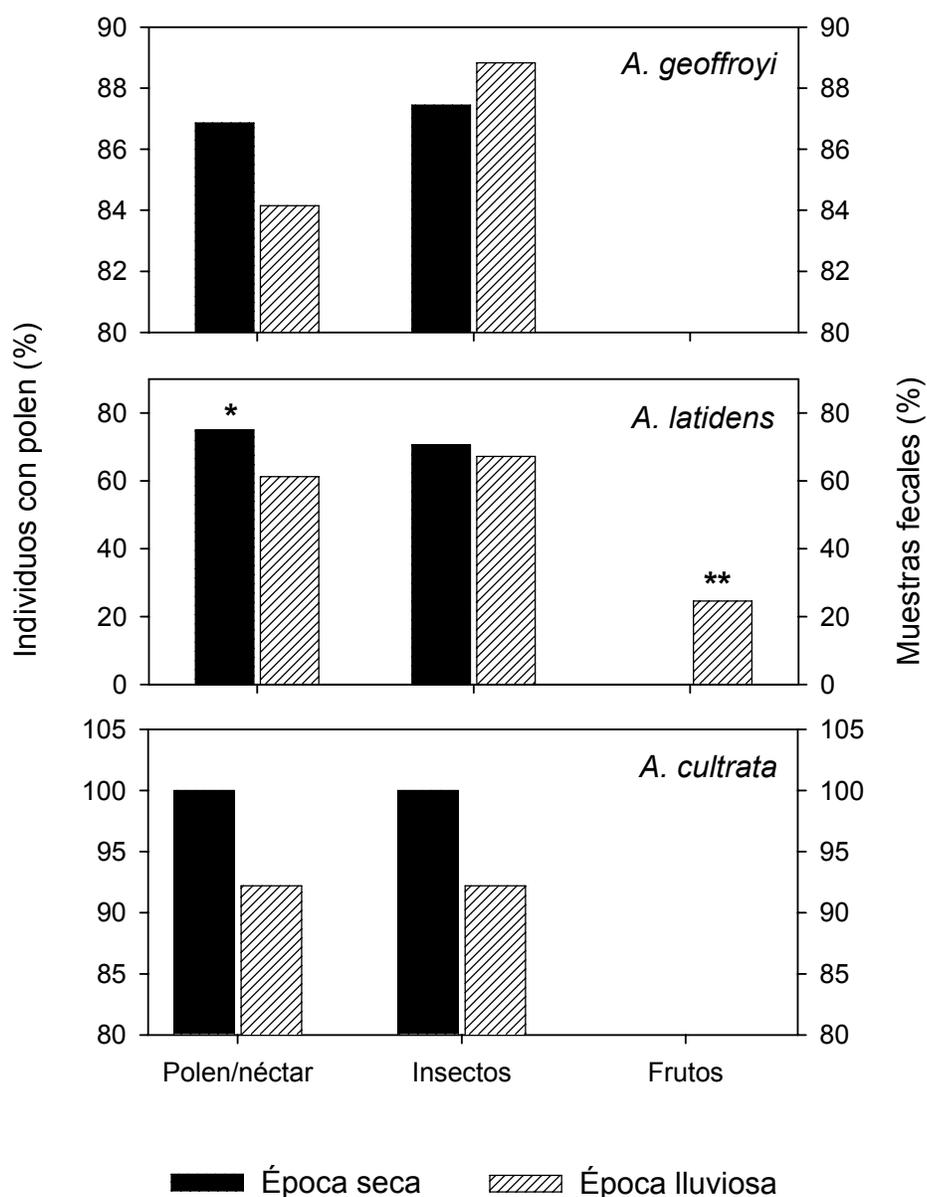


Figura 29. Abundancia relativa estacional del uso de recursos (néctar/polen, frutos e artrópodos) por las tres especies de murciélagos nectarívoros: época seca y época de lluvias. El consumo de polen fue estimado como el porcentaje de individuos de cada especie con cargas de polen en el pelaje y el de frutos y artrópodos del porcentaje de heces que contenían dicho rubro. La significación de la prueba de *G-test* (con corrección de Yates) es indicada, * $P < 0,05$; ** $P < 0,001$.

aparición del polen (ó frutos), donde se observó un consumo diferencial de los diferentes recursos ($\chi^2 = 288,83$; g.l.= 18; $P = 0,000$).

Por su parte, los artrópodos en las muestras pertenecieron a la Clase Insecta (92%) y Arachnida (8%), con un total de 12 ordenes y 49 familias (Anexo 2). La composición porcentual de los ordenes más importantes en la dieta están representados en la Figura 27B, donde el 82% es representado por los ordenes Coleoptera (33,5%), Thysanoptera (25%), Lepidoptera (13%) y Diptera (11%). De las 49 familias encontradas en la dieta, el 43% lo componen representantes de Phlaeothripidae (17%), Scarabaeidae (9%), Chrysomelidae (9%) y Thrypidae (8%). La frecuencia de los ordenes en las muestras varió estacionalmente (Figura 28B), con una mayor abundancia durante las lluvias de Thysanoptera ($G = 182,53$; $P < 0,0001$) y Lepidoptera ($G = 31,9$; $P < 0,001$) y durante la sequía de Coleoptera ($G = 147,3$; $P < 0,0001$) e Hymenoptera ($G = 7,36$; $P < 0,05$). Sin embargo, pese a las diferencias estacionales entre los diferentes ordenes, el porcentaje de muestras con restos de artrópodos no fue significativamente diferente entre períodos (Figura 29B). La frecuencia de los artrópodos fue correlacionada significativamente con las frecuencias de aparición de polen durante todo los meses ($r_s = 0,88$ $P = 0,000$; ver en patrón reproductivo Figura 34).

iii) *Anoura cultrata*.- Se capturó 88 individuos y sólo el 51% de éstos dio muestras fecales. Se estimó un total de 185 presencias, de las cuales el 76% correspondió a muestras mixtas de diferentes tipos de polen y un 24% a la presencia de artrópodos (Figura 26C). El polen que apareció en mayor proporción pertenece a las especies *Cleidion* sp. (39,3%), *Ormosia* sp. (28,6%) y *Pitcairnia* sp. (13,6%) y en menor importancia a *Bombacopsis quinata*, *Hillia* sp., *Trianaea spectabilis*, *Vriesea* sp. y *Syzigium jambos*, entre otros (Tabla 6). El polen y los artrópodos fueron consumidos en proporciones similares durante las dos épocas del año ($G = 0,63$; $P = 0,43$; Figura 29C). Al igual que en las demás especies, sus preferencias alimentarias se reflejaron en la frecuencias de distribución de los tipos de polen en la dieta ($\chi^2 = 333,01$; g.l.= 12; $P = 0,000$).

Los artrópodos fueron representados por la Clase Insecta (95%) y Arachnida (5%), con un total de 12 ordenes y 41 familias (Anexo 2). La composición porcentual de

los ordenes más importantes en la dieta están representados en la Figura 27C, donde el 77% de los artrópodos pertenecen a los ordenes Hymenoptera (20%), Coleoptera (15%), Diptera (15%), Thysanoptera (15%) y Lepidoptera (12,5%). De las 41 familias, el 34% es representado por Phlaeothripidae (14%), Thrypidae (12,5%) y Formicidae (8%). De manera similar, la composición de los ordenes varió estacionalmente (Figura 28C), con un aumento significativo de Thysanoptera ($G = 33,46; P < 0,001$) y Araneae ($G = 6,63; P < 0,05$) durante las lluvias y de Hymenoptera ($G = 50,95; P < 0,001$), Lepidoptera ($G = 14,11; P < 0,001$) y Coleoptera ($G = 26,1; P < 0,001$) en la época de sequía. Las frecuencias de artrópodos en la dieta fueron correlacionadas positivamente con la presencia de polen ($r_s = 0,76 P = 0,001$; ver en patrón reproductivo Figura 36).

C. Sobreposición de nicho trófico.- El solapamiento de nicho general (SG) mostró un valor de $SG = 0,926$, con $V = 391,3$ con un valor crítico de $\chi^2 = 62,83$ (46 g. l.; $P = 0,05$) indicando que existe una alta probabilidad de que las especies sobrepongan su nicho es significativa (Tabla 9). Este índice puede ser ajustado (SG_{adj}) usando el SG mínimo (SG_{min}), para eliminar el efecto de las diferencias en el tamaño de las muestras (Petraitis 1979), pero este valor es ligeramente más bajo que SG (0,841). Al comparar el solapamiento por pares de especies, ninguna mostró solapamiento completo ($\chi^2 = 35,17; P < 0,05$). Así por ejemplo, el solapamiento específico (SE) de *A. cultrata* (A.cu.) sobre *A. geoffroyi* (A.ge.) fue 0,633, mientras que su solapamiento con *A. latidens* (A.la.) fue 0,602. Usando el cociente de probabilidad $Log W = 185Ln(0,633/0,602) = 9,29$, esto indica que *A. cultrata* muestra un mayor solapamiento con *A. geoffroyi* que con *A. latidens*. Al realizar las comparaciones con el índice simplificado de Morisita, se observó el mayor solapamiento entre la especie A.ge. y A.la., muy similar a lo estimado por SE; sin embargo, el par A.ge. y A.cu. tiene un mayor solapamiento ($C_H = 0,772$) que el calculado por SE (0,291), pero SE entre A.cu. y A.ge., tiene un valor similar (0,633) al de C_H .

En la aleatorización con el algoritmo 3 (RA3), el índice de sobreposición observado (índice de Pianka = 0,739) fue significativamente mayor al esperado de las 1000 iteraciones (0,249; $P = 0,0000$). La similitud entre la dieta fue representada en el

Tabla 9. Sobreposición de nicho trófico de tres especies de murciélagos del género *Anoura*: A. Sobreposición de nicho general (SG), SG mínimo (SG_{\min}), SG ajustado (SG_{adj}) y B. Sobreposición específica (SE) por pares de especies; calculados de acuerdo a Petraitis (1979) y Ludwig & Reynolds (1988). También se incluye el índice simplificado de Morisita (C_H). Las especies: A.ge. = *Anoura geoffroyi*; A.la.= *A. latidens*; A.cu.= *A. cultrata*.

A. SOBREPOSICIÓN DE NICHOS GENERAL (SG)					
No. de especies	SG	SG_{\min}	SG_{adj}	V^*	g.l.
3	0,926	0,532	0,841	391,33	46

B. SOBREPOSICIÓN DE NICHOS ESPECÍFICO (SE)					
Especies <i>i</i>	Parejas <i>k</i>	Índices y pruebas estadísticas			
		SE	U^{**}	g.l.	C_H
A.ge.	A.la.	0,609	2014,24	23	0,898
A.la.	A.ge.	0,118	1374,68	23	
A.ge.	A.cu.	0,291	5007,32	23	0,772
A.cu.	A.ge.	0,633	169,193	23	
A.la.	A.cu.	0,037	2129,24	23	0,783
A.cu.	A.la.	0,602	187,71	23	

* Valor crítico para $V(\chi^2) = 62,83$. Se rechaza la H_0 de solapamiento completo.

** Valor crítico para $U(\chi^2) = 35,17$. Se rechaza la H_0 de solapamiento completo por pares de especies. Nivel de significación, $P < 0,05$

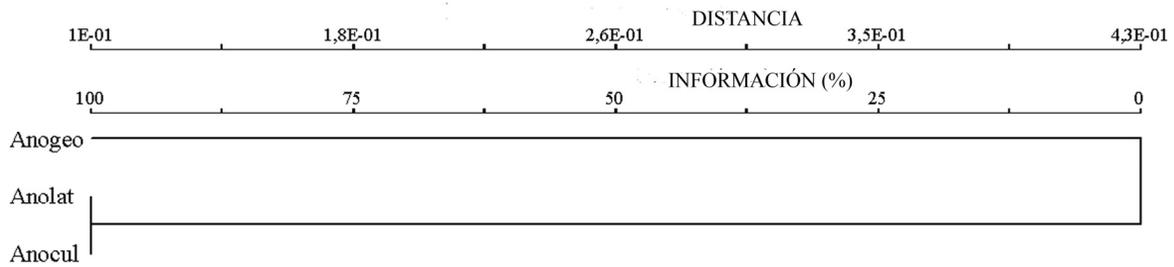
dendrograma del análisis de agrupamiento, donde se observó las diferentes relaciones entre las especies de *Anoura* (Figura 30). A pesar de la similitud en la dieta de estos nectarívoros, tanto en el uso de recursos vegetales como en los artrópodos consumidos, se puede observar que *A. geoffroyi* se separa de las demás especies.

4.4.2. Patrón reproductivo

A. Abundancia de especies.- Se realizó un esfuerzo de 17 trampas-noche, con un total de 1755 individuos capturados, de los cuales *Anoura geoffroyi* fue la especie dominante, seguida por *A. latidens* y *A. cultrata* (Tabla 10). La abundancia relativa de cada especie no cambió de un año a otro ($Z = -1,15; -0,53$ y $-0,11$; respectivamente; $P > 0,25$), pero comparativamente fue diferente entre las especies ($H = 36,27$; g.l. = 2; $P = 0,0001$; Figura 31). Por una parte, la abundancia de *A. geoffroyi* y *A. cultrata* fue constante y no varió con la época del año ($Z = 0,79$ y $1,14$; respectivamente; $P = 0,43$ y $0,29$), mientras que *A. latidens*, a pesar de estar presente durante todos los meses, fue más abundante en la época de lluvias (de mayo a octubre) donde se registró el 80% del total de sus capturas ($Z = 2,33$; $P = 0,02$; Figura 31). Su mayor presencia en la cueva coincidió con el inicio del período reproductivo, donde se detectó las primeras hembras preñadas.

Aunque no se encontró diferencias en el número total de hembras y machos de *A. geoffroyi* y *A. cultrata* (Tabla 10), en la primera se observó una significativa desigualdad en la composición sexual a través del año según la época reproductiva ($\chi^2_{heterogeneidad} = 59,78$ g.l. = 11; $P < 0,05$). Las hembras fueron significativamente más abundantes durante junio (2:1), mientras que los machos lo fueron en septiembre y octubre (1:4 y 1:3; respectivamente). En contraste, *A. latidens* mostró diferencias significativas en la razón sexual dentro de la cueva (Tabla 10), debido principalmente a la mayor abundancia de las hembras durante los meses de abril a junio ($\chi^2_{heterogeneidad} = 27,94$; g.l. = 11; $P < 0,05$). Durante el resto del año la abundancia de ambos sexos fue relativamente baja y su relación se mantuvo constante.

A.



B.

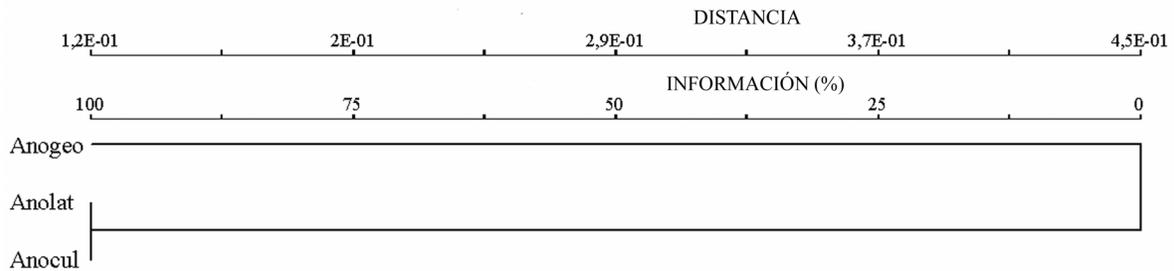


Figura 30. Dendrograma de distancia de nicho trófico de tres especies de murciélagos nectarívoros del género *Anoura* (Distancia de Bray-Curtis y método de unión promedio, UGMA): A) uso de especies vegetales y B) presencia de artrópodos en la dieta. Las especies (peso promedio en gramos; longitud del antebrazo en mm): Anogeo = *Anoura geoffroyi* (14,9; 42,9); Anolat = *A. latidens* (14,8; 42,1); Anocul = *A. cultrata* (15,8; 43,9).

Tabla 10. Número de individuos, abundancia relativa y ocurrencia de juveniles, machos y hembras de tres especies de murciélagos nectarívoros andinos del género *Anoura* (Venezuela).

Especies	Abundancia Total	Abundancia relativa (%)	Juveniles	Subadultos	Machos (♂)	Hembras (♀)	χ^2
<i>A. geoffroyi</i>	1383	79	12	103	666	602	3,23
<i>A. latidens</i>	264	15	11	7	95	151	12,75*
<i>A. cultrata</i>	108	6	0	0	62	46	2,37
TOTAL	1755	100	23	110	823	799	

* Diferencia significativa entre la razón sexual de machos y hembras ($P < 0,05$)

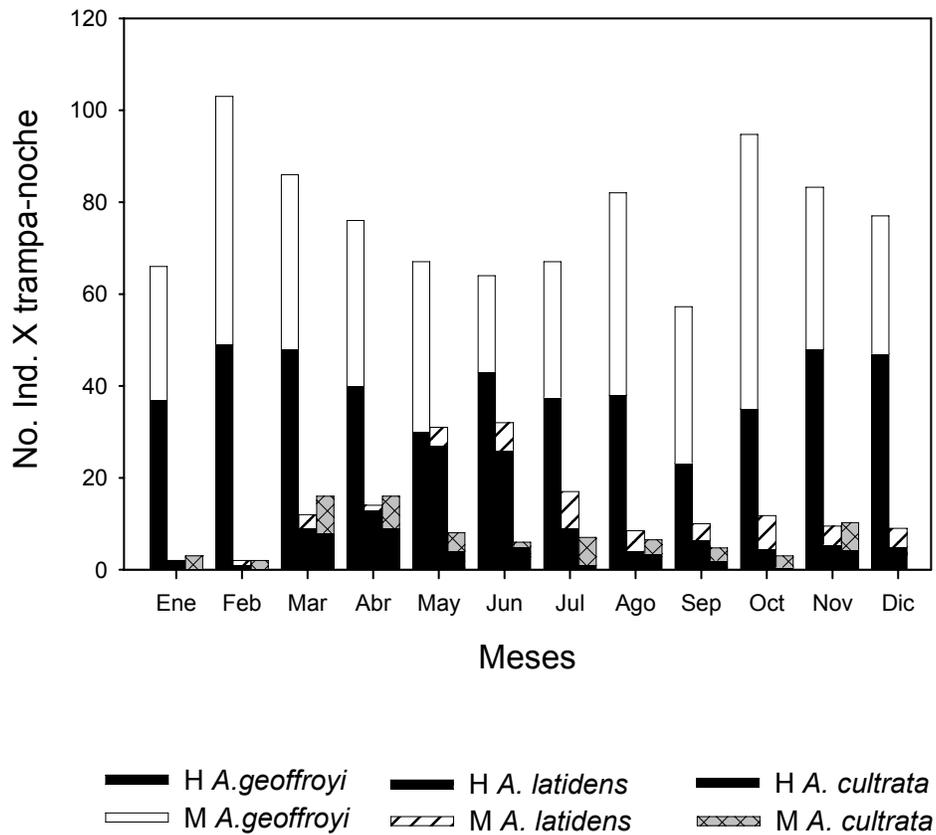


Figura 31. Abundancia de capturas mensuales de hembras (H) y machos (M) para cada una de las tres especies de nectarívoros que habitan en la Cueva de Benito (2001-2002), Mérida, Venezuela.

B. Descripción del patrón reproductivo.- El patrón reproductivo de las tres especies fue estacional (similar entre los dos años) y sincrónico (similar dentro de la población), correspondiendo con una monoestría estacional (un solo parto al año), cuyas preñeces y lactancias se concentraron en la mitad de la época de lluvias e inicio del período de sequía respectivamente. A continuación se describe el patrón para cada una de las especies estudiadas:

i) Anoura geoffroyi, mostró un solo período de preñeces entre los meses de mayo y septiembre, coincidiendo con la época de lluvias (Figura 32). Las hembras con preñez avanzada alcanzaron una masa corporal significativamente mayor a la de las hembras no reproductivas ($18\text{g} \pm 1,27$ (DE) vs $14,79\text{g} \pm 0,93$ respectivamente; $t = 23,6$; g.l. = 486; $P = 0,000$). Esta diferencia podría representar el peso promedio de la cría al nacer cercano a los 4g aproximadamente. Las hembras lactantes fueron capturadas al final de las lluvias e inicio de la sequía (septiembre a diciembre), coincidiendo parcialmente con la presencia de juveniles, los cuales fueron detectados en los meses de octubre y diciembre. Durante el pico de lactancias (septiembre y octubre), las hembras reproductivas fueron capturadas en menor proporción que los machos (1:5). No se capturó hembras lactantes llevando su cría. Las hembras postlactantes fueron capturadas durante los meses de noviembre y enero con un máximo en diciembre (64%). Sólo el 47% de las hembras capturadas exhibió señales de actividad reproductiva durante el período de estudio.

En el caso de los machos, el 57% de los adultos presentó testículos escrotados y el resto (47%) testículos en posición abdominal (Figura 33A). La variación a lo largo del año de la posición de los testículos fue relacionada con el patrón reproductivo de las hembras. Durante el estudio, los machos con testículos escrotados aparecieron durante todo el tiempo pero fueron más abundantes entre los meses de octubre y marzo, mientras que los individuos en posición abdominal lo fueron en abril y septiembre (Figura 33A). Estos últimos mostraron una masa corporal variable, significativamente menor a la de los individuos escrotados ($F = 2,81$; g.l. = 11; $P = 0,002$; Figura 33B). Probablemente, eran adultos jóvenes que no habían alcanzado su madurez sexual. Las diferencias en masa corporal también fueron observadas entre machos (con testículos escrotados) y hembras a

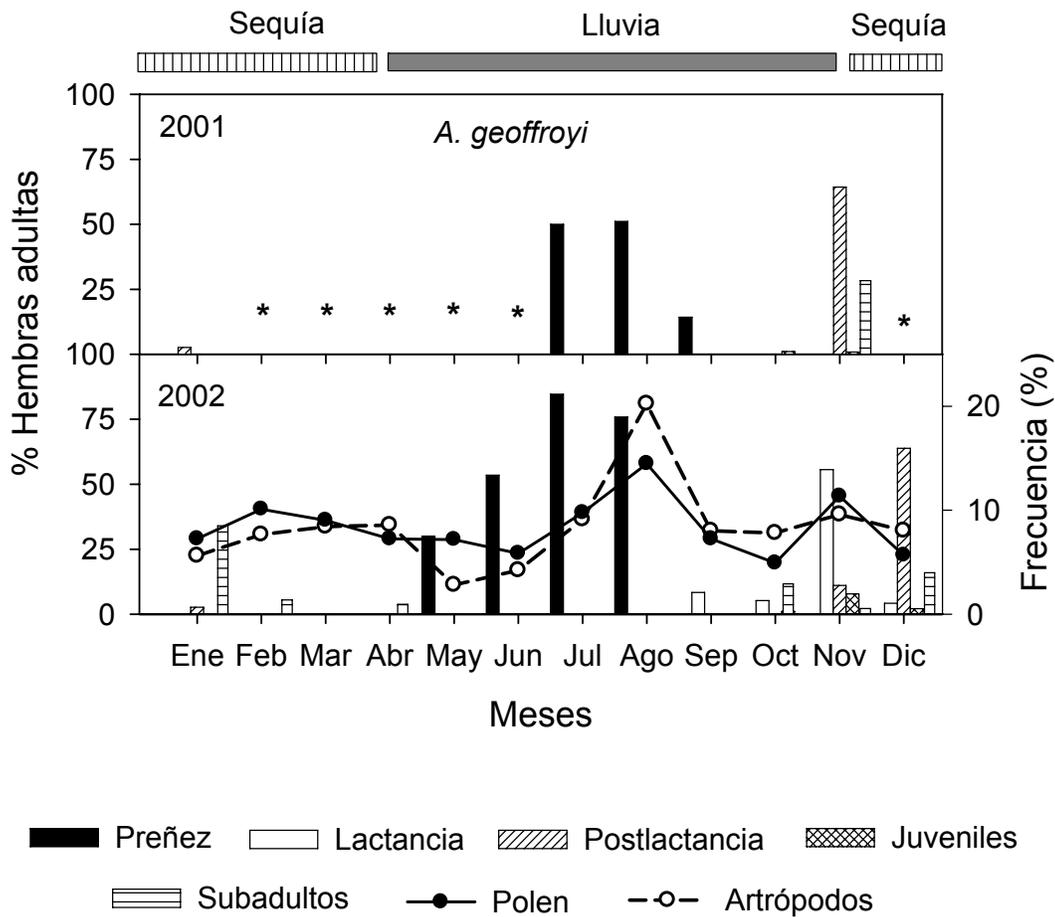


Figura 32. Condición reproductiva de las hembras adultas de *Anoura geoffroyi*, en capturas mensuales en la Cueva de Benito (2020m). Los individuos juveniles y adultos son representados como el porcentaje del total de capturas por mes. El consumo mensual de néctar/polen y artrópodos son presentados como el porcentaje del total de categorías encontradas para cada rubro durante el período de estudio. Las barras horizontales superiores indican los períodos de lluvia y sequía. Se indica con (*), datos no disponibles.

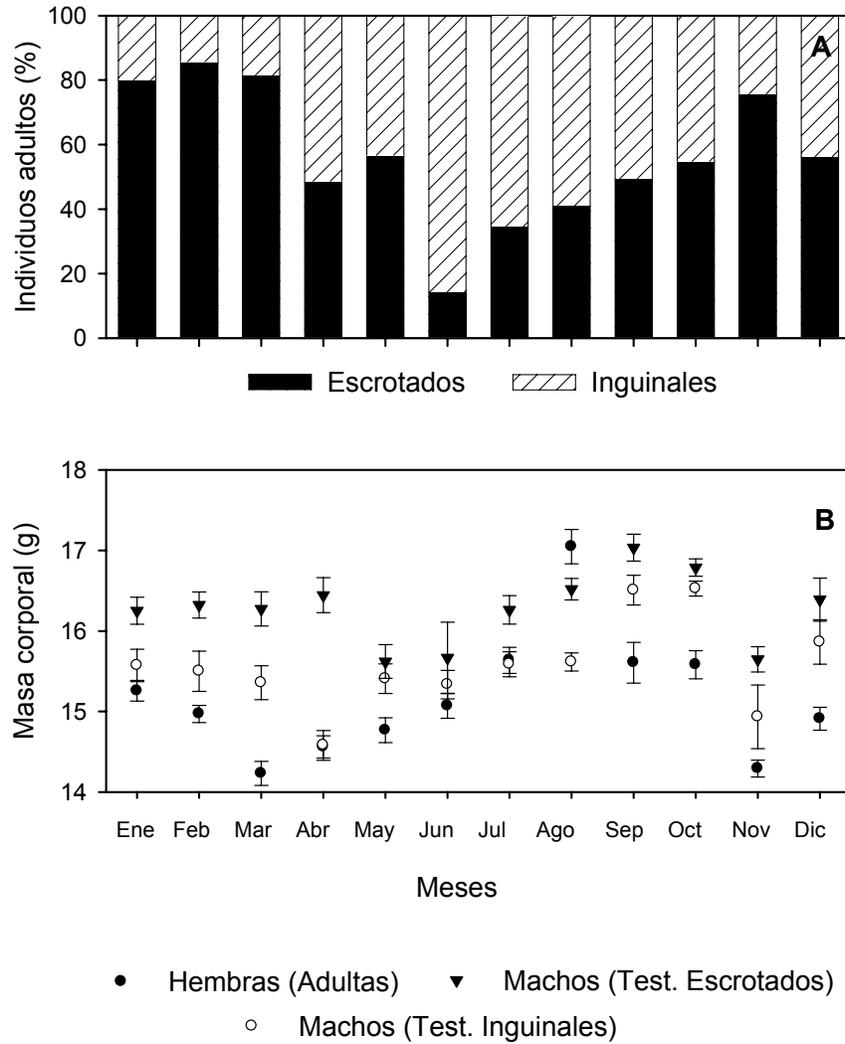


Figura 33. Cambios estacionales en: A. la posición de los testículos (escrotados o abdominales) de 666 machos adultos de *Anoura geoffroyi* y B. masa corporal en machos (con testículos escrotados y abdominales) y hembras a lo largo del ciclo reproductivo (2001-2002).

lo largo del año ($F = 3,67$; g.l. = 11; $P = 0,00007$; Figura 33B). Las hembras no reproductivas exhibieron variaciones significativas en su masa corporal ($F = 5,03$; g.l. = 11; $P < 0,0001$; $N = 416$). Entre los meses de julio y agosto las hembras alcanzaron un mayor tamaño, coincidiendo con el pico de preñeces, mientras que, entre septiembre y noviembre se observó una disminución de su masa corporal, coincidiendo con la lactancia (Figura 33B). En general el peso promedio de los machos de *A. geoffroyi* ($16,45 \pm 0,09$) fue significativamente mayor ($t = 22,34$; g.l. = 793; $P < 0,0001$) al de las hembras no reproductivas ($14,79 \pm 0,07$).

ii) *Anoura latidens*, también mostró un solo período de preñeces y lactancias entre los meses de mayo-octubre y noviembre-diciembre, coincidiendo con la época de lluvias e inicio de la sequía, respectivamente (Figura 34). La mayor proporción de hembras en la cueva fue durante el inicio del período de preñeces. Las hembras con preñez avanzada alcanzaron una masa corporal significativamente mayor a la de las hembras no reproductivas ($18,1 \text{ g} \pm 0,88$ y $14,9 \pm 1,01$; respectivamente; $t = -11,17$; g.l. = 108; $P = 0,000$), estimando un tamaño de cría, alrededor de los 3g. Los juveniles aparecieron en los meses de diciembre y enero coincidiendo parcialmente con la presencia de hembras lactantes y la aparición subsiguiente de las postlactantes. Similar a *A. geoffroyi*, sólo el 46% de las hembras mostró actividad reproductiva.

Aunque la abundancia relativa de los machos con testículos escrotados o inguinales varió a lo largo del año, la relación total fue de 1: 1,1 (48% vs 52%, respectivamente; $N = 95$; Figura 35A), coincidiendo con el patrón reproductivo de las hembras. A diferencia de *A. geoffroyi*, el tamaño corporal de los machos con testículos escrotados no fue significativamente mayor al de aquellos con testículos inguinales ($16,11 \pm 0,9$ y $15,0 \pm 0,91$; respectivamente; $U = 34,5$; $Z = 1,83$; $P = 0,07$; Figura 35B). En general el tamaño de los machos fue significativamente mayor al de las hembras no reproductivas ($U = 1970,5$; $Z = -3,59$; $P = 0,0003$).

iii) *Anoura cultrata*, el bajo éxito de capturas mensuales de esta especie, no permitió estimar con exactitud el período reproductivo, ya que sólo el 19% de las

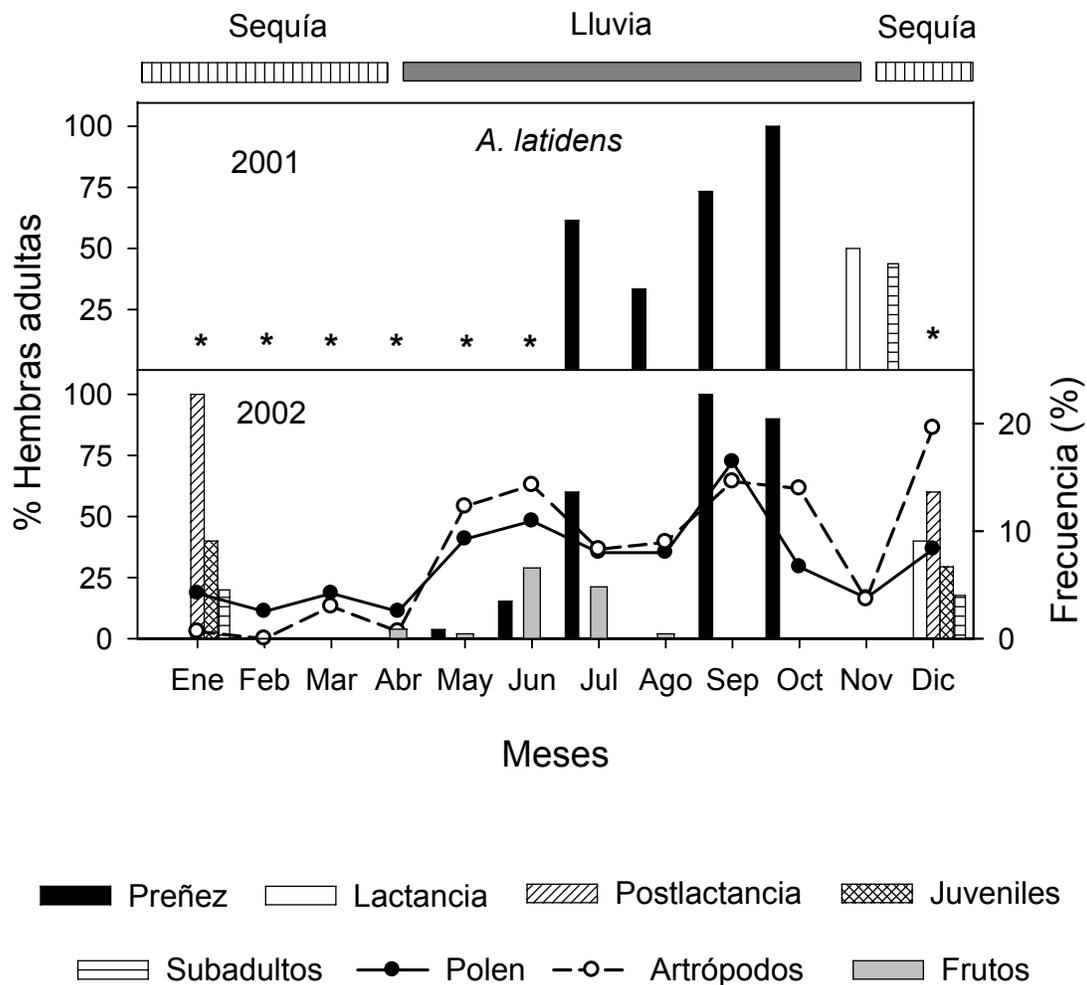


Figura 34. Condición reproductiva de las hembras adultas de *Anoura latidens*, en capturas mensuales en la Cueva de Benito (2020 m). Los individuos juveniles y adultos son representados como el porcentaje del total de capturas por mes. El consumo mensual de néctar/polen y artrópodos son presentados como el porcentaje del total de categorías encontradas para cada rubro durante el período de estudio. Las barras horizontales superiores indican los períodos de lluvia y sequía. Se indica con (*), datos no disponibles.

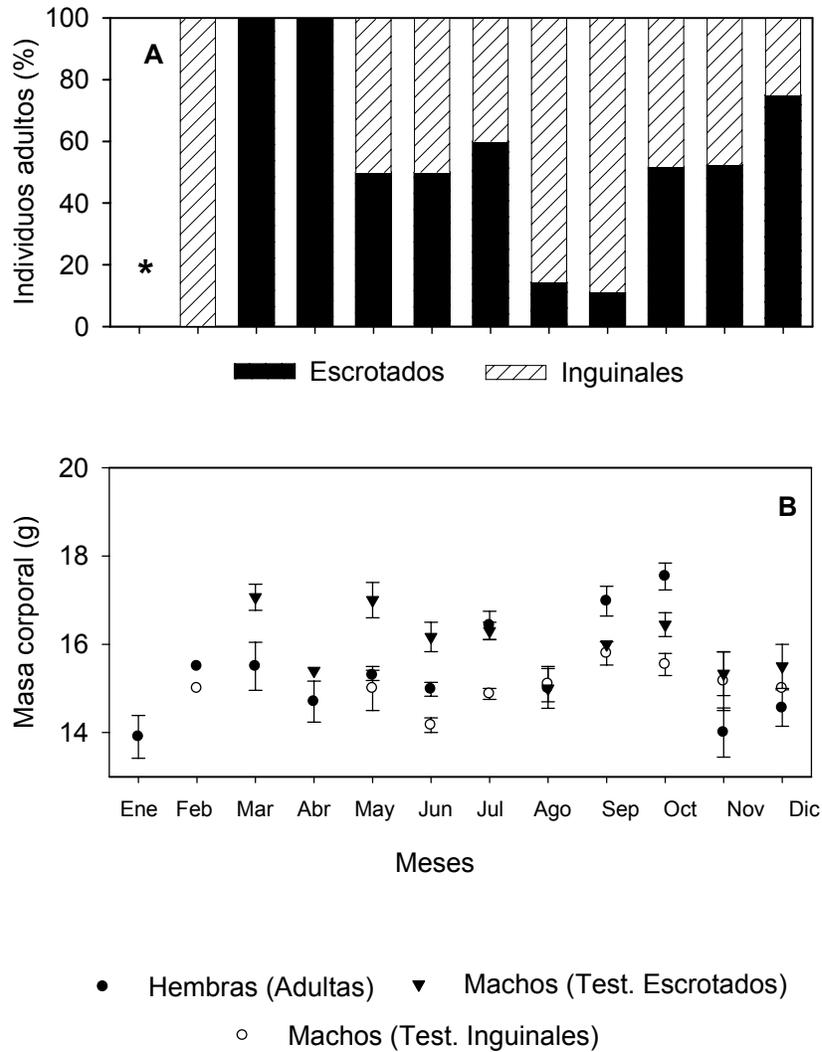


Figura 35. Cambios estacionales en: A. la posición de los testículos (escrotados o abdominales) en 95 machos adultos de *Anoura latidens* y B. masa corporal en machos (con testículos escrotados y abdominales) y hembras a lo largo del ciclo reproductivo (2001-2002).

hembras capturadas mostró señales de actividad reproductiva (Tabla 10). Las preñeces se detectaron de junio a noviembre y sólo se capturó dos hembras con preñez avanzada en septiembre y noviembre, con una masa corporal que alcanzó los 19g (Figura 36). Aunque no se capturó hembras lactantes, los juveniles aparecieron en el mes de febrero, mientras que los subadultos en abril. En *A. cultrata*, sólo el 36% de las hembras capturadas mostró actividad reproductiva. Similar a las demás especies, los machos mostraron variaciones estacionales en la posición de los testículos (Figura 37A), con un cociente total de 1,3: 1 (escrotados vs. inguinales). Los machos con testículos escrotados fueron ligeramente más grandes que aquellos con testículos inguinales (Figura 37B; $18,1 \text{ g} \pm 1,03 \text{ (DE)}$ vs $17,3 \pm 1,16$; respectivamente; $t = -2,3$; g.l. = 43; $P = 0,026$). Por su parte, las hembras no reproductivas exhibieron un tamaño corporal menor al de los machos ($16,2 \pm 0,9$; $t = -5,82$; g.l. = 84; $P = 0,000$).

C. Comparación entre especies.- Se encontró que los patrones reproductivos son ligeramente asincrónicos entre si. Al analizar la presencia de hembras preñadas en cada especie, se observó que *A. geoffroyi* es la primera en iniciar su período reproductivo (Figuras 32, 34 y 36). Aunque sólo a partir del mes de mayo se detectó la presencia de preñeces incipientes (30%), la dificultad para palpar los fetos en esta fase podría haber ocasionado una subestimación de su ocurrencia desde el mes de abril. En contraste, para *A. latidens* el período se inició en mayo, ya que sólo el 3,7% de las hembras mostró preñeces incipientes. En el caso de *A. cultrata*, estas fueron capturadas en junio, donde se presume que podría iniciarse su patrón. El período de preñeces fue aproximadamente de seis meses para las tres especies y fue sincrónico intra-específicamente. En *A. geoffroyi*, el pico de preñeces (media angular) se estimó en el mes de julio con una desviación estándar de un mes aproximadamente ($\varphi=189^\circ \pm 32^\circ$), mientras que *A. latidens* mostró su pico en agosto ± 45 días ($\varphi=228^\circ \pm 46^\circ$). A pesar del solapamiento observado en el período de preñeces de estas dos especies, las medias fueron significativamente diferentes ($F = 26,12$; g.l. = 110; $P < 0,0005$), confirmando la existencia de un desfase en su patrón reproductivo (Figura 32 y 34). En el caso de *A. cultrata*, a pesar de los escasos datos, los resultados son similares indicando que su pico puede estar alrededor del mes de

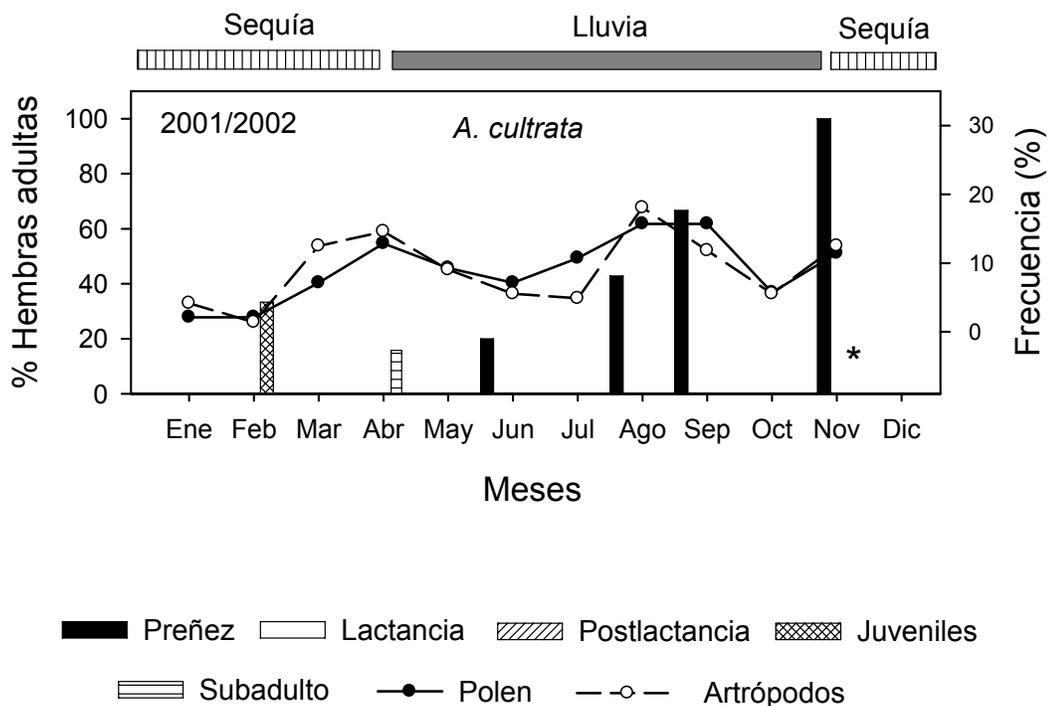


Figura 36. Condición reproductiva de las hembras adultas de *Anoura cultrata*, en capturas mensuales en la Cueva de Benito (2020 m). Los individuos juveniles y adultos son representados como el porcentaje del total de capturas por mes. El consumo mensual de néctar/polen y artrópodos son presentados como el porcentaje del total de categorías encontradas para cada rubro durante el período de estudio. Las barras horizontales superiores indican los períodos de lluvia y sequía. Se indica con (*), datos no disponibles.

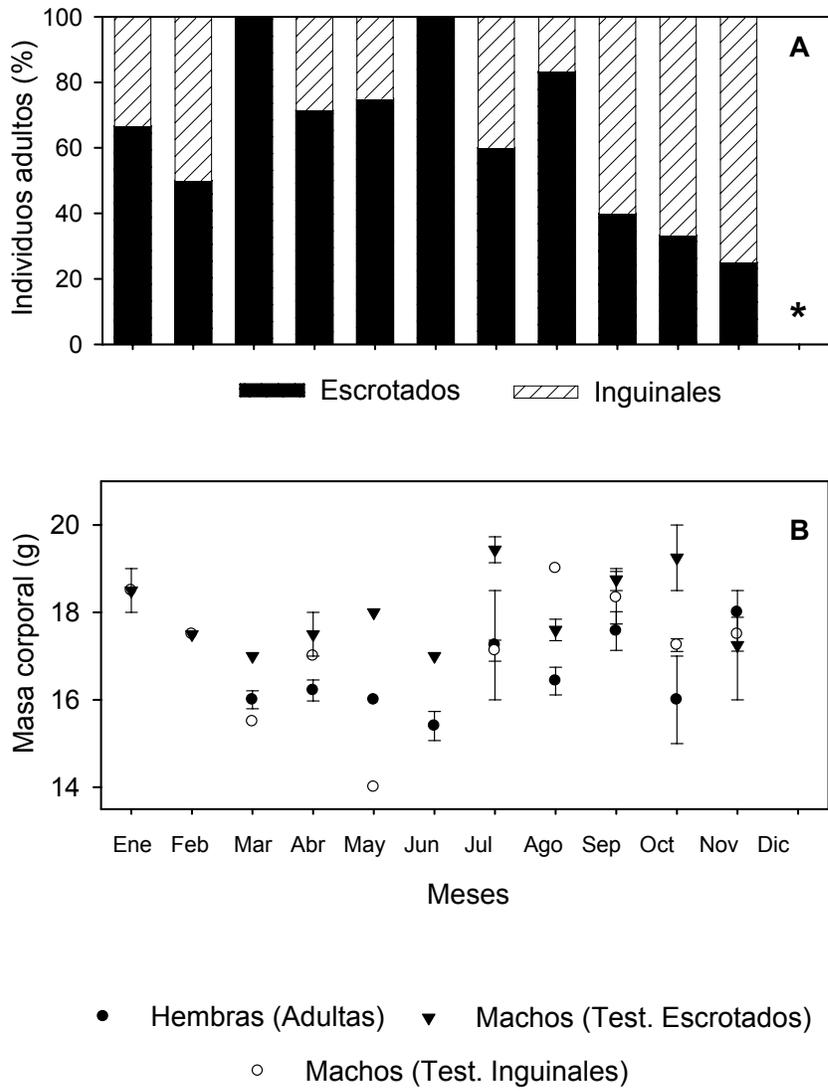


Figura 37. Cambios estacionales en: A. la posición de los testículos (escrotados o abdominales) en 62 machos adultos de *Anoura cultrata* y B. masa corporal en machos (con testículos escrotados y abdominales) y hembras a lo largo del ciclo reproductivo (2001-2002).

septiembre ($\varphi = 242^\circ \pm 37^\circ$), con un desplazamiento de hasta dos meses en relación a las demás especies.

4.5. DISCUSIÓN

4.5.1. Dieta de los nectarívoros de montaña.- Las tres especies de murciélagos nectarívoros mostraron una dieta compuesta principalmente por néctar-polen y en menor proporción por artrópodos, los cuales parecen ser ingeridos mientras visitan las flores. Aunque no se realizó pruebas para determinar digestión de polen, éste apareció sin el contenido celular en las muestras provenientes de las heces. El consumo de frutos de *Acnistus arborescens* (Solanaceae) por *A. latidens* fue estacional, coincidiendo con el período de preñeces (Abril-Agosto). Probablemente, el alto contenido de proteína y carbohidratos en estos frutos (Dinerstein 1986), le permite satisfacer sus requerimientos nutricionales y energéticos, que no pueden ser compensados por el consumo de sólo néctar-polen. A excepción de *A. latidens*, la importancia del néctar-polen y los artrópodos en la dieta de las especies, no mostró cambios estacionales, pero sí se observó variaciones en su importancia en la dieta de cada especie. En una selva nublada de Colombia (2650-2900), *A. geoffroyi* también incluye frutos en baja proporción, mientras que *A. luismanueli*, sólo polen y artrópodos (Bolaños 2000). En Ecuador (1800-2000m), *A. geoffroyi* y *A. caudifera* consumen sólo néctar, suplementando su dieta ocasionalmente con artrópodos (Muchhala & Jarrín-V 2002). Igualmente, en otras localidades *A. cultrata* consume néctar, pero los residuos de pulpa podrían indicar que también consume frutos (Tamsitt & Nagorsen 1982).

En contraste, a menores elevaciones estas especies pueden consumir polen durante una parte del año y frutos e insectos durante el resto (Gardner 1977; Zortéa 2003). En ambientes estacionales, la floración ocurre principalmente en la época seca, mientras que durante las lluvias, ésta se reduce, obligando a los nectarívoros a cambiar su dieta por frutos e insectos (Bonaccorso 1979; Borchert 1992; Martino *et al.* 2002; Ruiz *et al.* 1997; 2000; Sosa & Soriano 1996). La variabilidad geográfica y altitudinal en la dieta de *Anoura* y sus preferencias estacionales por el néctar-polen o por los frutos, sugieren

que en ambientes donde disminuye la disponibilidad de los recursos florales, cambian facultativamente su dieta. Al parecer en las selvas nubladas la oferta floral es constante como lo indicó la presencia de polen durante todo el año. Sin embargo, el consumo de frutos por *A. latidens* podría ser favorecido por algunas características anatómicas, tal como el poseer un rostro más corto que el de *A. geoffroyi*, indicando una menor especialización hacia el consumo exclusivo de néctar.

i) Uso de recursos florales.- Los *Anoura* spp. visitan varias especies de plantas por noche, lo cual puede observarse de la cantidad de muestras mixtas con diferentes tipos de polen (entre 30 y 60% del total de individuos, según la especie). La presencia de dos morfotipos distintos en las muestras de pelaje fue la más común, mientras que en muy pocas se encontró tres o hasta un máximo de cinco especies. Aunque pudiera considerarse como diversos los patrones de visita por noche, en promedio los individuos cargaron en su pelaje 1,5 especies/individuo, que a pesar de ser bajo, podría traer consecuencias negativas para la polinización de las plantas que visitan (Harder & Wilson 1998; Waser 1978). Este patrón de utilización de los recursos florales sugiere, por una parte, que los nectarívoros son generalistas y por otra que los sistemas de polinización en estas plantas no han evolucionado hacia un único polinizador (Dobkin 1984; Gentry 1974; Gleeson 1981; Heithaus 1982; Linhart *et al.* 1987; Sosa & Soriano 1996; Stiles 1975).

Aunque no se tienen evidencias de movimientos altitudinales en *Anoura*, estas especies visitan plantas que se encuentran por debajo de los 2000m de elevación (P. ej. *Bombacopsis quinata* y *Trichantera* sp.), cuya vegetación corresponde a la de una selva semicaducifolia montana (Ataroff & Sarmiento 2003). Además, la desaparición de las hembras y juveniles de *A. latidens* durante el período de sequía (Enero-Abril), sugiere que podrían desplazarse a otros refugios a menores altitudes. La dieta de los individuos que se quedan en la cueva, así como la de *A. geoffroyi*, indicó que durante este período incluyen especies de bajas elevaciones (Tabla 6; *Bombacopsis quinata*, *Conostegia* sp., *Cleidion* sp., *Hillia* sp. y *Trichantera* sp.). Los movimientos locales o geográficos de algunas especies de murciélagos nectarívoros se correlacionan con cambios en la disponibilidad de flores o como estrategia para evitar la competencia interespecífica

(Soriano *et al.* 2000; Tschapka 2004). Probablemente, después de terminar el período de lactancia (noviembre-enero), las hembras y los juveniles se desplazan hacia otras áreas con mayor disponibilidad de recursos, evitando la competencia interespecífica.

A pesar del alto solapamiento del nicho trófico entre las tres especies de *Anoura* (Tabla 8), se observó diferencias en las frecuencias de explotación de los recursos florales. Es probable que las pequeñas variaciones morfológicas entre éstas (P. ej. longitud del rostro) puedan estar relacionadas con la selección del tamaño de las flores, facilitando la extracción del néctar durante las visitas (Muchhala & Jarrín-V 2002; Nicolay & Dumont 2000). La dificultad en la identificación de los morfotipos de polen a nivel de especie, no permitió comprobar esta hipótesis; sin embargo, es posible que repartan los recursos por el tamaño de las flores, aunque estas diferencias podrían no ser fácilmente detectables debido a su similitud morfológica (Nagorsen & Tamsitt 1981). Algunas de las especies más abundantes en la dieta, tales como: *Ormosia* sp., *Conostegia* sp., *Pitcairnia* sp., *Cleidion* sp. e *Hillia* sp., aparecieron durante casi todo el año en la dieta de *Anoura* (entre 8 a 11 meses). Aunque se desconoce la oferta de recursos en el área de estudio, es posible presumir que estas plantas tienen una alta disponibilidad de flores, debido a sus altas frecuencias de aparición en la dieta.

ii) Presencia de artrópodos en la dieta.- La importancia de este rubro en la dieta global alcanzó valores más bajos (25-30%) que los reportados para otros nectarívoros (>40%; Bolaños 2000; Zortéa 2003). A pesar de la variación estacional de algunos ordenes de artrópodos, su frecuencia en las muestras fue similar durante ambos períodos (Figura 29). En contraste, algunos autores han reportado un aumento significativo de los insectos durante las lluvias, sobrestimando su importancia debido al bajo número de muestras analizadas (Álvarez & González 1970; Howell & Burch 1974; Zortéa 2003). En los datos de dieta obtenidos para *Anoura* spp. la presencia de artrópodos en sus muestras fue correlacionada con el consumo de néctar lo que sugiere que los artrópodos que aparecen en las heces de estos murciélagos provienen de las flores o frutos que visitan (Thomas 1984b).

La gran mayoría de los ordenes y familias de artrópodos que fueron identificados en las muestras de *Anoura* spp. se encuentran en las flores como: i) depredadores de

polen (P. ej. Chysomelidae; Nitidulidae, Leiodidae, Scarabaeidae (Subfamilia Rutelinae) y Miridae, Dolichopodidae, Pseudocaeciliidae y Torymidae; *ii*) depredadores de otros artrópodos (P. ej. Philodromidae, Mimetidae, Oxyopidae y Pholcidae, Araneae; Staphylinidae, Braconidae, entre otros); *iii*) parasitoides y ectoparásitos (P. ej. Chalcididae, Cynipidae, Bethylidae, Ichneumonidae, Torymidae y Streblidae) y *iv*) en flores o frutos en fermentación (P. ej. Tephritidae y Lygaeidae). Adicionalmente, otros pueden encontrarse fuera de las flores como: *v*) fitófagos (P. ej. Cecidomyiidae, Culicidae, Stratiomyiidae, Tipulidae, Psyllidae y Cicadellidae); *vi*) plagas (P. ej. Gelechiidae, Olethreutidae, Chrysopidae y Neuroptera) y *vii*) asociados a vegetación ribेरina (P. ej. los miembros del orden Trichoptera).

Algunos de los artrópodos más abundantes en la dieta fueron pequeños (1-4mm) y en la mayoría de los casos aparecieron casi enteros en las heces, indicando que no fueron masticados por los murciélagos (Anexo 2). Aunque en *A. latidens* y *A. cultrata*, los artrópodos más abundantes en sus dietas, pertenecen a las familias Scarabaeidae y Thomisidae, algunos de sus representantes alcanzaron tamaños corporales entre 10 y 15mm. Howell (1974a) basado en restos de insectos en contenidos estomacales y en experimentos de sensibilidad auditiva, llegó a la conclusión de que algunos glosófagos como *Anoura*, pueden tomar activamente los insectos y no en asociación con las plantas. Sin embargo, aunque un pequeño porcentaje de las muestras de los animales contenía solo artrópodos (8,6%), probablemente la digestión más rápida del néctar/polen que de la quitina explican su presencia como único ítem (Kovtun & Zhukova 1994). La aparición de insectos activos y de otros que se encuentran alrededor de la vegetación (P. ej. Bibionidae, Muscidae y Delphacidae) o posados sobre ella, podrían haber sido ingeridos accidentalmente (P. ej. Chrysopidae, Hydroptilidae, Cynipidae y Bethylidae).

El consumo de artrópodos también puede estar relacionado con las visitas a plantas de la Familia Myrtaceae (P. ej. *Syzigium jambos*), cuyas flores a veces no ofrecen néctar para los murciélagos, sino que son visitadas probablemente para ingerir polen y artrópodos (Bolaños 2000). Sin embargo, en los meses donde apareció el polen de esta especie no se observó un aumento en su presencia. Álvarez & González (1970) sugieren que *A. geoffroyi* es un consumidor facultativo de polen de plantas entomófilas, asociado a una alta frecuencia de artrópodos que se encuentran en éstas. En *Anoura* spp.,

el polen de Asteraceae (Compuestas) fue encontrado principalmente en las heces de *A. geoffroyi* y *A. latidens*, pero su baja frecuencia en la dieta (1 y 3%; respectivamente), no se correlacionó con la incidencia de los artrópodos. En el caso de *A. cultrata*, la presencia de grandes cantidades de polen de *Cleidion* sp. en la superficie interna de sus alas, sugieren que estos murciélagos podrían colgarse de las flores cuando realizan sus visitas. Aunque se ha reportado que *Anoura* comúnmente realiza un vuelo sostenido mientras ingiere el néctar (Sazima *et al.* 1999), las visitas de *A. cultrata* a estas flores podría explicar el consumo de artrópodos de mayor tamaño (10-20mm) como Coleoptera y Araneae ($r_s = 0,64$; $P = 0,0032$). La presencia de caninos y premolares más alargados podría significar el consumo de ítems de mayor dureza. Dentro de los Glossophaginae, la reducción en la dentición, parece estar relacionada con la pérdida de la insectívora y su especialización hacia dietas líquidas (Howell 1974a; Cartens *et al.* 2002). Los *Anoura* muestran esta tendencia y el alto consumo de artrópodos de pequeño tamaño que no son masticados, aunado al hecho de que se encuentran en su mayoría en las flores y a la falta de evidencia de una búsqueda activa de este recurso como ítem único, apoyaría su consumo no intencional.

4.5.2. Reproducción

A. Abundancia de Anoura spp. en la cueva.- Los *Anoura* utilizan cuevas, rocas o túneles como refugios diurnos (Novak 1994). En áreas donde se encuentran en simpatria es común observar varias de sus especies utilizando los mismos refugios que pueden compartir con frugívoros o hematófagos (Lemke & Tamsitt 1979; Tamsitt & Norgosen 1982). En la cueva de Benito, además de las tres especies de *Anoura*, ocasionalmente puede aparecer *A. luismanueli* en muy bajas proporciones (Obs. personal). Las abundancias relativas de los *Anoura* mostraron notables diferencias durante el estudio. Por un lado *A. geoffroyi* fue la más abundante y dominante durante todo el año, con un cociente sexual cercano a 1:1. Sólo en los meses donde ocurrieron los partos y lactancias, las hembras fueron menos abundantes en las capturas. Aunque los animales no suelen retornar a la cueva a lo largo de la noche, es probable que las hembras lactantes regresen antes de que la trampa de arpa fuera abierta. Galindo-Galindo *et al.*

(2000) encontró este patrón, debido a que si las lactantes gastan menos tiempo en la búsqueda de alimento, regresarían al refugio antes que los demás individuos. Por su parte, similar a lo reportado para una población de Trinidad, los machos no abandonan la cueva durante este período (Heideman *et al.* 1992); sin embargo, no fue posible determinar si existió una segregación sexual dentro del refugio (Galindo-Galindo *et al.* 2000).

Las variaciones en la abundancia *Anoura latidens*, estuvo relacionada con su cociente sexual, principalmente debido al aumento de las hembras durante el período reproductivo, mientras que los machos se mantuvieron constantes. Estos cambios indican que la cueva es usada por la especie principalmente como colonia de maternidad, desconociéndose a donde se desplazan las hembras y los juveniles cuando la abandonan. Los movimientos locales (o geográficos) en búsqueda de refugios adecuados para la reproducción, junto con una mayor oferta de recursos, ha sido reportado para otros murciélagos nectarívoros (Hayward & Cockrum 1971; Galindo-Galindo *et al.* 2000; Martino *et al.* 1998; Tschapka 2005). En el caso de *A. cultrata*, su baja abundancia podría indicar que se encuentra en el límite superior de su distribución (Linares 1998), con una tendencia a formar pequeñas colonias (Lemke & Tamsitt 1979). A diferencia de las especies anteriores, el cociente sexual durante el período reproductivo no cambió (Galindo-Galindo *et al.* 2000; Heideman *et al.* 1992; Wilson 1979).

B. Patrón reproductivo.- El patrón reproductivo de los nectarívoros estudiados concuerda con una monoestría estacional, en la cual las hembras solo dan un descendiente por vez (Wilson 1973). Este patrón es característico de todos los murciélagos de la zona extratropical y frecuente en insectívoros y otros nectarívoros tropicales (Racey 1982). En contraste, los registros de preñeces para *Anoura caudifera*, una especie de menores elevaciones, sugiere un patrón asincrónico (August & Baker 1982; Taddei 1976; Wilson 1979; Zortéa 2003). Sin embargo, datos adicionales son necesarios para verificar esta información. Con la excepción de *A. geoffroyi*, no existen datos de los patrones reproductivos para otras especies del género, que permitan establecer qué factores ambientales podrían determinar la estacionalidad reproductiva en estas especies (Racey 1982). A diferencia de los murciélagos que se encuentran en las zonas templadas, los cambios en el fotoperíodo en especies tropicales no parecen tener

afecto sobre la reproducción (Bronson & Heideman 1992; Fenton 1970; Heideman & Bronson 1990; Humphrey & Cope 1976; Kunz 1973). Este es el caso de *A. geoffroyi*, en la cual se demostró experimentalmente que la estacionalidad es regulada por un ritmo endógeno circadiano, mientras que su sincronía pudiera estar relacionada con factores ambientales (Heideman & Bronson 1994).

Algunos datos existentes para *A. cultrata* indican que hembras preñadas y lactantes han sido capturadas en julio y agosto en otras localidades (Lemke & Tamsitt 1979). Estas fechas se encuentran dentro del período reproductivo observado en la cueva de Benito (este estudio), y al igual que *A. geoffroyi*, parece evidenciarse una sincronía del patrón entre las diferentes poblaciones. En el caso de *A. latidens*, no se tiene información adicional, pero a diferencia de las anteriores, usa la cueva como colonia de maternidad, abandonándola cuando los juveniles son destetados (a partir de enero), mientras que los individuos que se quedan podrían ser sexualmente inmaduros (Figura 31). La captura de machos con testículos inguinales, sugiere que algunos juveniles y subadultos permanecen en el refugio, hasta alcanzar su madurez sexual hasta el segundo año de vida, lo cual es común en muchas especies de murciélagos (Carter 1970; Racey 1982).

La variación intra e inter-específica en el número relativo de individuos reproductivos, sugiere que estas especies podrían ajustar su patrón de acuerdo a las condiciones prevalecientes, tales como el clima, abundancia de recursos y sus propias reservas de grasa (Racey 1982). Como en otras poblaciones tropicales y subtropicales de *A. geoffroyi*, el patrón reproductivo fue similar al descrito para la población andina, con un desfase en el inicio del período de preñeces de uno o dos meses (Alvarez & Alvarez-Castañeda 1996; Baumgarten & Vieira 1994; Galindo-Galindo *et al.* 2000; Heideman *et al.* 1992; Zortúa 2003; este estudio). Por el contrario, la lactancia coincidió ampliamente entre estas localidades (p ej. septiembre a enero), pese a que los patrones de precipitaciones son inversos. La reproducción de *A. geoffroyi* durante la misma época del año en todo su intervalo de distribución geográfica, apoya la hipótesis de un patrón estacional (ritmo endógeno), cuya sincronía y amplitud podrían estar determinados por factores locales (Heideman & Bronson 1994).

El bajo número de individuos reproductivos en las tres especies de *Anoura* (por debajo del 50%), sugiere que no todas las hembras se reproducen en un mismo evento.

Esto puede estar relacionado con una limitación de recursos y una baja probabilidad de sobrevivencia de los infantes (Barclay *et al.* 2004). Por un lado, es probable que los *Anoura* maximicen su *fitness* incrementando la probabilidad de una futura reproducción, antes que una inversión limitada de recursos en una descendencia con pocas posibilidades de alcanzar la edad reproductiva. Otra explicación podría ser que la madurez sexual sea retardada y que las hembras sexualmente inmaduras (al igual que los machos) fueron incluidas entre las adultas, debido a la dificultad de determinar su edad con precisión. Esto explicaría las diferencias en masa corporal entre hembras y los machos con testículos escrotados e inguinales, quienes además mostraron diferencias en su pelaje (p. ej. los machos inguinales tienen pelaje ralo y coloración más oscura).

C. Reproducción y dieta.- La abundancia de recursos y los ciclos reproductivos en murciélagos tropicales han sido ampliamente correlacionados, principalmente con la lactancia antes que con las preñeces (Autino & Barquez 1994; Bonaccorso 1979; Dinerstein 1986; Fleming *et al.* 1972; Petit 1997; Ruiz *et al.* 1997; Sosa & Soriano 1996; Taddei 1976; Wilson 1979). A pesar del ligero desplazamiento temporal entre los patrones reproductivos, las lactancias ocurrieron al final de las lluvias hasta mediados de la época seca, donde se presume que la oferta de flores podría ser abundante, para cubrir su alto costo energético (Jenness & Studier 1976). Sin embargo, en los murciélagos que enfrentan una marcada estacionalidad de los recursos, como aquellos que habitan en las zonas templadas, la reproducción ocurre en la época donde el gasto energético para la termoregulación disminuye (Berteaux 1998; Fournier *et al.* 1999). Los nectarívoros estudiados alcanzan las franjas subtropicales y los ambientes de alta montaña y es probable que la estacionalidad del patrón esté directamente relacionada con sus gastos de termoregulación (Capítulo 2). A diferencia de *Glossophaga soricina*, los *Anoura* spp. no entran en torpor (Capítulo 2) y además consumen principalmente néctar y polen durante todo el año (ocasionalmente frutos en *A. latidens*), permitiéndoles mantener un balance energético positivo, que a su vez podría estar limitado por el alto costo de la termoregulación a bajas temperaturas. Por el contrario, una dieta estacionalmente frugívora e insectívora como la observada en *G. soricina* (Gardner 1976; Willig *et al.* 1993; Zortéa 2003), probablemente no le permitirían mantener los altos

costos de termoregulación en los ambientes de alta montaña pero sí su reproducción durante dos eventos al año (Cruz-Neto & Abe 1997; McNab 1983; Tschapka 2005).

Los cambios estacionales en la dieta de otros murciélagos nectarívoros les han permitido tomar ventaja de una variedad de recursos, para reproducirse dos veces al año (Heithaus *et al.* 1975; Humphrey & Bonaccorso 1979; Sosa & Soriano 1996; Tschapka 2004; 2005). Una excepción es *Hylonycteris underwoodi*, quién se especializa en el consumo de néctar, pero muestra un patrón de poliestría bimodal, con un segundo pico durante la época de menor floración (Tschapka 2004). Contrario a lo anterior, en las poblaciones estudiadas de *Anoura*, las preferencias por el néctar antes que por los frutos, podrían reflejarse en un solo pico reproductivo (Bolaños 2000; Muchhala & Jarrín-V 2002; este estudio).

Aunque la digestión del néctar puede ser más eficiente que la de los frutos, debido a las adaptaciones morfológicas y fisiológicas a la nectarivoría (Freeman 1995; Winter 1998), las altas demandas energéticas para mantener la termoregulación en ambientes con bajas temperaturas (Capítulo 2), podría comprometer el éxito de un segundo período reproductivo, donde la disponibilidad de recursos determinaría la sincronía y su amplitud. Sin embargo, algunas evidencias indican que más que la disponibilidad de recursos es la eficiencia de asimilación y gastos máximos de energía, los cuales se encuentran cercanos a sus máximas capacidades en los murciélagos nectarívoros (Bacigalupe 2003; Helversen & Winter 2003; Winter 2003). Voigt (2003) estimó que la ingestión y gasto diario de energía en hembras preñadas y lactantes de *G. soricina* no difiere del de las no-reproductivas, lo cual implica que el costo de la reproducción podría limitar algunas otras actividades (Tabla 2). Probablemente, la prolongación del período de preñeces (\approx 4 meses) podría ser explicado por una disminución de sus tasas metabólicas basales y un corto período de lactancia.

A pesar de no tener información sobre la disponibilidad de las flores visitadas por *Anoura* spp. en el área de estudio, es probable que el ligero desfase de los patrones reproductivos entre las especies, pudiera estar relacionado con la oferta de las flores que visitan con mayor preferencia. El incremento del tamaño de la población de *A. latidens* durante el inicio de las lluvias, podría aumentar la competencia por los recursos. Por lo tanto, un desplazamiento del patrón entre uno y dos meses puede favorecer el período

más crítico desde el punto de vista energético, como lo es la lactancia (Jenness & Studier 1976; Kurta *et al.* 1989; Racey & Speakman 1987). En el período de preñeces fue importante el néctar-polen de *Ormosia* sp. y *Conostegia* sp. para *A. latidens* ($R = 0,67$; $P = 0,017$; Figura 34), mientras que el de *Pitcairnia* sp. para *A. geoffroyi* y *A. cultrata* ($R = 0,86$; $P = 0,000$; Figura 32 y $R = 0,638$; $P = 0,025$; Figura 36; respectivamente). Durante la lactancia las tres especies consumieron principalmente néctar-polen de *Ormosia* sp. Por su parte, el consumo de artrópodos no mostró correlación con los eventos reproductivos, contrario a lo referido previamente para otros glosófaginos (Racey 1982; Zortéa 2003).

4.6. CONCLUSIONES

La coexistencia de tres especies de *Anoura* en los ambientes de montaña y su alta sobreposición en la dieta, indican que los recursos que utilizan pueden ser abundantes. Aunque la declinación de la riqueza o productividad en función del gradiente altitudinal podrían explicar la reducción de especies de murciélagos en los ambientes de montaña, la diversificación de este género no parece responder sólo a la abundancia o diversidad de los recursos que utilizan. Algunas de las plantas encontradas en su dieta son características de selvas de tierras bajas (<1500 m), evidenciando la gran capacidad de búsqueda de recursos que tienen estos nectarívoros y sus desplazamientos altitudinales hacia otros tipos de hábitat. Una dieta generalista como la que parecen mostrar estas especies y su capacidad de vuelo podrían favorecer su permanencia en refugios que se encuentran disponibles en las altas montañas, pese a encontrarse lejos de sus áreas de alimentación. El consumo de néctar-polen, parece ser complementado con el de artrópodos, los cuales son ingeridos con el néctar, como lo sugiere su correlación con la frecuencia de polen, el tamaño y hábito de estos artrópodos y su presencia sin digerir en las heces. Dadas estas características, los *Anoura* pueden ser considerados como “consumidores oportunistas”, contrario a lo propuesto por Sazima (1976) que los clasifica como “insectívoros de follaje”. Aunque los nectarívoros de montaña visitan las mismas especies de plantas, el uso diferencial de los recursos florales podría explicar el ligero

desfase de sus patrones reproductivos. La estacionalidad y duración del único evento registrado en estos nectarívoros, podrían estar estrechamente relacionados con las limitaciones impuestas por sus máximas capacidades de ingestión de néctares diluidos y sus balances diarios de energía (gasto en termorregulación). Sin embargo, no está claro si estas máximas capacidades están condicionadas con la disponibilidad de recursos, limitando la inversión de energía para la reproducción. El alto costo energético que significa la termorregulación en ambientes con bajas temperaturas podría reducir este presupuesto y las posibilidades de un segundo evento reproductivo.

CONCLUSIONES GENERALES

- Los límites de distribución altitudinal de los murciélagos frugívoros y nectarívoros difieren principalmente en los límites inferiores que pueden alcanzar las distintas especies, mientras que los límites superiores son similares en ambos gremios. Por una parte, a menores elevaciones la disponibilidad de recursos es mayor, pero sus limitaciones fisiológicas principalmente las relacionadas con la pérdida de calor (sobrecalentamiento) los restringe a los ambientes menos calientes. En contraste, su límite superior podría ser determinado por la reducción de los recursos, debido a la cantidad de alimento que necesitan para cubrir sus altos requerimientos termoregulatorios.
- Las características termoregulatorias y las tasas metabólicas de las especies de montaña mostraron una amplia tolerancia fisiológica, donde algunas utilizan la normotermia y otras el torpor facultativo. Estas diferentes respuestas ante las mismas presiones ambientales, sugiere que las consecuencias de la termoregulación a bajas temperaturas afecta distintamente a cada una de las especies o grupos funcionales, dependiendo de la calidad de su dieta (néctar vs. frutos) y del tamaño corporal para mantener la endotermia continua. Esto puede explicar porque los patrones altitudinales de declinación de especies varía entre los grupos funcionales.
- Las características fisiológicas y ecológicas que comparten los frugívoros y nectarívoros de alta montaña indican que su similitud morfológica les permite coexistir utilizando en parte los mismos recursos y en parte recursos distintos. Aunque se estimó la abundancia de las plantas visitadas por los frugívoros, no se evaluó la disponibilidad de los frutos, pero es probable que la oferta de recursos sea constante en las altas elevaciones andinas.
- Los altos costos de la termorregulación en las especies de montaña puede limitar la inversión de energía para la reproducción. Tal podría ser el caso particular de los nectarívoros, donde a pesar de tener una dieta alta en energía, sus limitaciones fisiológicas (tanto de capacidad máxima de ingestión como el costo de termorregulación) podrían explicar la reducción en el número de eventos reproductivos por año y la prolongación del periodo.

BILBIOGRAFÍA

- Alberico M, Cadena A, Hernández-Camacho J, Muñoz-Saba Y (2000) Mamíferos (Synapsida: Theria) de Colombia. *Biota Colombiana* 1(1):43-75
- Álvarez T, Álvarez-Castañeda ST (1996) Aspectos biológicos y ecológicos de los murciélagos del Ixtapan del Oro, Estado México. En: Genoways HH, Baker RJ (eds) *Contributions in Mammalogy: A memorial volume Honoring Dr. J Knox Jones, Jr.* Mus. Texas Tech. Univ., Texas
- Álvarez T, González L (1970) Análisis polínico del contenido gástrico de murciélagos Glossophaginae de México. *An EscueLa Nac Cienc Biol, México* 18:137-165
- Anthony ELP (1988) Age determination in bats. En: Kunz TH (ed) *Ecological and behavioral methods for the study of bats.* Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Arends A (1985) Comparative energetics of caviomorph rodents. Ph.D. Dissertation, University of Florida, Miami
- Arends A, Bonaccorso FJ, Genoud M (1995) Basal rates of metabolism of nectarivorous bats (Phyllostomidae) from a semiarid thorn forest in Venezuela. *J Mamm* 76(3):947-956
- Arita HT (1991) Spatial segregation in long-nosed bats, *Leptonycteris nivalis* and *Leptonycteris curasoae* in Mexico. *J Mamm* 72:706-714
- Arita HT (1997) Species composition and morphological structure of the bat fauna of Yucatán, Mexico. *J Anim Ecol* 66:83-97
- Arita HT, Santos-del-Prado K (1999) Conservation biology of nectar-feeding bats in Mexico. *J Mamm* 80(1):31-41
- Ascorra CF, Wilson DE (1992) Bat frugivory and seed dispersal in the amazon, Loreto, Peru. *Publicaciones del Museo de Historia Natural Universidad Nacional Mayor de San Marcos (A)*, Lima 43:1-6
- Aschoff J, Pohl H (1970) Der Ruheumsatz von Vögeln als Funktion der Tageszeit und Körpergröße. *Journal für Ornithologie* 111:38-47
- Ashton KG, Tracy MC, Queiroz A (2000) Is Bergmann's rule valid for mammals? *Am Nat* 156(4):390-415

- Ataroff M, Sarmiento L (2003) Diversidad en Los Andes de Venezuela. 1. Mapa de Unidades ecológicas del Estado Mérida, Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, Universidad de los Andes, Venezuela
- Audet D, Fenton B (1988) Heterothermy and the use of torpor by the bat *Eptesicus fuscus* (Chiroptera: Vespertilionidae): a field study. *Physiol Zool* 61(3):197-204
- Audet D, Thomas DW (1996) Evaluation of the accuracy of body temperature measurement using external radio transmitters. *Can J Zool* 74:1778-1781
- Audet D, Thomas DW (1997) Facultative hypothermia as a thermoregulatory strategy in the phyllostomid bats, *Carollia perspicillata* and *Sturnira lilium*. *J Comp Physiol B* 167:146-152
- August PV, Baker RJ (1982) Observations on the reproductive ecology of some neotropical bats. *Mammalia* 46(2):177-181
- Austin MP, Cunningham RB, Fleming PM (1984) New approaches to direct gradient analysis using environmental scalars and statistical curve-fitting procedures. *Vegetatio* 55:11-27
- Autino AG, Barquez RM (1994) Patrones reproductivos y alimenticios de dos especies simpátricas del género *Sturnira* (Chiroptera, Phyllostomidae). *Mastozoología Neotropical* 1:73-80
- Bacigalupe LD (2003) Energética, diseño animal y limitaciones fisiológicas. En: Bozinovic F (ed) Fisiología ecológica y evolutiva. Teoría y casos de estudios en animales, 1st edn. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile
- Baker RJ, Hooper SR, Porter CA, Van Der Bussche RA (2003) Diversification among new world leaf-nosed bats: an evolutionary hypothesis and classification inferred from digenomic congruence of DNA sequence. *Occas Pap Mus Texas Tech Univ* 230:1-32
- Baker RJ, Nelder JA (1978) The GLIM system, Release 3. Numerical algorithms groups, Oxford
- Bartels W, Law BS, Geiser F (1998) Daily torpor and energetics in a tropical mammal, the northern blossom-bat *Macroglossus minimus* (Megachiroptera). *J Comp Physiol B* 168:233-239

- Bartholomew GA, Dawson WR, Lasiewski RC (1970) Thermoregulation and heterothermy in some of smaller flying foxes (Megachiroptera) of New Guinea. *Z vergl Physiol* 70:391-404
- Bartholomew GA, Leitner P, Nelson JE (1964) Body temperature, oxygen consumption, and heart rate in three species of australian flying foxes. *Physiol Zool* 37(2):179-198
- Baumgarten JE, Vieira EM (1994) Reproductive seasonality and development of *Anoura geoffroyi* (Chiroptera: Phyllostomidae) in central Brazil. *Mammalia* 58(3):415-422
- Bawa KS (1990) Plant-pollinator interactions in tropical rain forest. *Ann Rev Ecol Syst* 21:399-422
- Benítez CE (1994) Notas sobre Solanaceae de Venezuela. *Pittieria* 22:65-71
- Benítez CE (1997) Diversidad de las Solanaceae en los Andes de Venezuela. *Acta Bot Venez* 20(1):81-92
- Bernard RTF, Bester GJ (1988) Roost selection by the long-fingered bat, *Miniopterus schreibersii*, is influenced by reproductive condition, and roost microclimate and structure. *S Afr J Sci* 84:921-922
- Berteaux D (1998) Testing energy expenditure hypothesis: reallocation versus increased demand in *Microtus pennsylvanicus*. *Acta Theriol* 43(1):13-21
- Berteaux D, Bergeron J-M, Thomas DW, Lapierre H (1996) Solitude versus gregariousness: do physical benefits drive the choice in overwintering meadow voles? *Oikos* 76:330-336
- Bhattarai KR, Vetaas OR (2003) Variation in plant species richness of different life forms along a subtropical elevation gradient in the Himalayas east Nepal. *Global Ecology & Biogeography* 12:327-340
- Bird JM, Hodkinson ID (1999) Species at the edge of their range: The significance of the thermal environment for the distribution of congeneric *Craspedolepta* species (Sternorrhyncha: Psylloidea) living on *Chamerion angustifolium* (Onagraceae). *Eur J Entomol* 96:103-109
- Bolaños T (2000) Dieta y estructura trófica de la comunidad de Chiroptera en cuatro áreas de bosque andino en el sector sur-occidental de la Sabana de Bogotá, Colombia. Tesis de Licenciatura en Biología, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia

- Bonaccorso FJ (1979) Foraging reproductive ecology in a Panamanian bat community. Bull Florida State Mus Biol Sci 24(4):359-408
- Bonaccorso FJ (1998) The bats of Papua New Guinea. Conservation International, Washington,DC
- Bonaccorso FJ, Arends A, Genoud M, Cantoni D, Morton T (1992) Thermal ecology of moustached and ghost-faced bats (Mormoopidae) in Venezuela. J Mamm 73(2):365-378
- Bonaccorso FJ, Gush TJ (1987) Feeding behaviour and foraging strategies of captive phyllostomid fruit bats: an experimental study. J Anim Ecol 56:907-920
- Bonaccorso FJ, McNab BK (1997) Plasticity of energetics in blossom bats (Pteropodidae): impact on distribution. J Mamm 78(4):1073-1088
- Bonaccorso FJ, McNab BK (2003) Standard energetics of leaf-nosed bats (Hipposideridae): its relationship to intermittent- and protracte-foraging tactics in bats and birds. J Comp Physiol B 173:43-53
- Borchert R (1992) Computer simulation of tree growth periodicity and climatic hydroperiodicity in tropical forest. Biotropica 24(3):385-395
- Brown CR (1999) Metabolism and thermoregulation of individual and clustered long-fingered bats *Miniopterus schreibersii*, and the implications for roosting. S Afr J Zool 34(4):166-176
- Brown CR, Bernard TF (1994) Thermal preference of Schreiber's long-fingered (*Miniopterus schreiberisii*) and Cape horseshoe (*Rhinolophus capensis*) bats. Comp Biochem Physiol Part A 107:439-449
- Brown CR, Foster GG (1992) Thermal and energetic significance of clustering in the speckled mousebird, *Colius striatus*. J Comp Physiol A 162:658-664
- Brown JH (1995) Macroecology. University of Chicago, Chicago
- Buzato S, Sazima M, Sazima I (1994) Pollination of three species of *Abutilon* (Malvaceae) intermediate between bat and hummingbird flower syndromes. Flora 189:327-334
- Canterbury G (2002) Metabolic adaptation and climatic constraints on winter bird distribution. Ecology 83(4):946-957
- Carpenter RE (1969) Structure and function of the kidney and the water balance of desert bats. Physiol Zool 42:288-302

- Carpenter RE, Graham JB (1967) Physiological responses to temperature in the long-nosed bat, *Leptonycteris sanborni*. *Comp Biochem Physiol Part A* 22:709-722
- Cartens BC, Lundrigan BL, Myers P (2002) A phylogeny of the neotropical nectar-feeding bats (Chiroptera: Phyllostomidae) based on morphological and molecular data. *Journal of Mammalian Evolution* 9(1-2):23-53
- Carter DC (1970) Chiropteran reproduction. In: Slaughter BH, Walton DW (eds) *About bats: A Chiropteran Symposium*. Southern Methodist Univ. Press, Dallas
- Castro G (1989) Energy cost and avian distributions: limitations or change?-A comment. *Ecology* 70(4):1181-1182
- Cavelier J, Lizcaíno D, Pulido MT (2001) Colombia. En: Kappelle M, Brown AD (eds) *Bosques nublados del neotrópico*. Instituto Nacional de Biodiversidad, INBIO, Costa Rica
- Coburn DK, Geiser F (1998) Seasonal changes in energetics and torpor patterns in the subtropical blossom-bat *Syconycteris australis* (Megachiroptera). *Oecologia (Berlin)* 113:467-473
- Cockle A (2001) The dispersal and recruitment of Cyclanthaceae and *Philodendron* (Araceae) understory root-climbing vines. En: Bongers F, Charles-Dominique P, Forget P-M, Théry M (eds) *Nourages. Dynamics and plant-animal interactions in a neotropical rainforest*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands
- Cockrum EL (1991) Seasonal distribution of northwestern populations of the long-nosed bats, *Leptonycteris sanborni* Family Phyllostomatidae. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica* 62(2):181-202
- Colwell RK (2005) *EstimateS: statistical estimation of species richness and shared from samples*. University of Connecticut, USA
- Colwell RK, Coddington JA (1994) Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B - Biological Sciences* 345:101-118
- Colwell RK, Lees DC (2000) The mid-domain effect: geometric constraints on the geographic of species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 15:70-76

- Contreras M, Cadena A (2000) Una nueva especie del género *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae) de los Andes colombianos. *Rev Acad Colomb Cienc* XXIV(91):285-287
- Croat TB (1979) The distribution of the Araceae. En: Larsen K, Holm-Nielsen LB (eds) *Tropical Botany*. Academic Press, London
- Croat TB (1992) Species diversity of Araceae in Colombia: a preliminary survey. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 79:17-28
- Croat TB, Lambert N (1986) The Araceae of Venezuela. *Aroideana* 9(1-4):1-215
- Cruz-Neto AP, Abe AS (1997) Taxa metabólica e termorregulação no morcego nectarívoro, *Glossophaga soricina* (Chiroptera, Phyllostomidae). *Rev Brasil Biol* 57(2):203-209
- Cruz-Neto AP, Bozinovic F (2004) The relationship between diet quality and basal metabolic rate in endotherms: insights from intraspecific analysis. *Physiological and Biochemical Zoology* 77(6):877-889
- Cruz-Neto AP, Garland TJ, Abe AS (2001) Diet, phylogeny, and basal metabolic rate in phyllostomid bats. *Zoology* 104:49-58
- Currie DJ, Mittelbach GG, Cornell HV, Field R, Guégan JF, Hawkins BA (2004) Predictions and test of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters* 7:1121-1134
- Chaplin SB (1982) The energetic significance of huddling in common bushtits (*Psaltiparus minimus*). *The Auk* 99:424-430
- Charles-Dominique P (1986) Inter-relations between frugivorous vertebrates and pioneer plants: *Cecropia*, birds and bats in French Guyana. En: Estrada A, Fleming TH (eds) *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht
- Charles-Dominique P, Cockle A (2001) Frugivory and seed dispersal by bats. En: Bongers F, Charles-Dominique P, Forget P-M, Théry M (eds) *Nourages. Dynamics and plant-animal interactions in a Neotropical rainforest*. Klumer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands
- Davis WH (1970) Hibernation: ecology and physiological ecology. En: Wimsatt WA (ed) *Biology of bats*, vol 1. Academic Press, New York

- Davis WH, Reite OB (1967) Responses of bats from temperate regions to changes in ambient temperature. *Biol Bull* 132(3):320-328
- de la Torre L (1961) The evolution variation and systematics of the neotropical bats of the genus *Sturnira*. Ph.D. Dissertation, University of Illinois, Urbana, Illinois
- Delorme M, Thomas DW (1996) Nitrogen and energy requirements of the short-tailed fruit bat (*Carollia perspicillata*): fruit bats are not nitrogen constrained. *J Comp Physiol B* 166:427-434
- Delorme M, Thomas DW (1999) Comparative analysis of the digestive efficiency and nitrogen and energy requirements of the phyllostomid fruit-bat (*Artibeus jamaicensis*) and the pteropodid fruit-bat (*Rousettus aegyptiacus*). *J Comp Physiol B* 169:123-132
- Déporcas F, Hart JS (1957) Use of the Pauling oxygen analyzer for measurement of oxygen consumption of animals in open- circuit systems and in a short-lag, closed-circuit apparatus. *J Appl Physiol* 10(3):388-392
- Diamond JM (1973) Distributional ecology of New Guinea birds. *Science* 179:759-769
- Dinerstein E (1986) Reproductive ecology of fruit bats and the seasonality of fruit production in a Costa Rican cloud forest. *Biotropica* 18(4):307-318
- Dobat K (1985) Blüten und Fledermäuse. Bestäubung durch Fledermäuse und Flughunde (Chiropterophilie) T Peikert-Holle (ed) Verlag von Waldemar Kramer, Frankfurt am Main
- Dobkin DS (1984) Flowering patterns of long-lived *Heliconia* inflorescences: implications for visiting and resident nectarivores. *Oecologia (Berlin)* 64:245-254
- Dumont ER (2003) Bats and fruits: an ecomorphological approach. En: Kunz TH, Fenton MB (eds) *Bat ecology*. The University of Chicago Press, Chicago
- Dumont ER, Etzel K, Hempel J (1999) Bat salivary proteins segregate according to diet. *Mammalia* 63:159-166
- Dwyer PD (1971) Temperature regulation and cave-dwelling in bats: An evolutionary perspective. *Mammalia* 35:424-455
- Eisenberg JF (1989) *Mammals of the Neotropics*. Vol 1. The University of Chicago Press, Chicago
- Erlinge S (1987) Why do European stoats *Mustela erminea* not follow Bergmann's rule? *Holarctic Ecology* 10:33-39

- Estrada A, Coates-Estrada R (2001) Species composition and reproductive phenology of bats in a tropical landscape at Los Tuxtlas, México. *J Trop Ecol* 17:627-646
- Estrada JC (2003) Análisis multivariante de la variación altitudinal de la composición florística en la cordillera de Mérida, Venezuela. Trabajo de Ascenso, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela
- Faegri K, van der Pijl L (1979) The principles of pollination ecology, 3rd edn. Pergamon Press, Oxford
- Fenton MB (1970) Population studies of *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae) in Ontario. *Life Sci Occas Papers, Royal Ontario Mus* 77:1-34
- Fenton MB (1972) The structure of aerial feeding bat faunas as indicated by ears and wing elements. *Can J Zool* 50(287-296)
- Fenton MB, Swanepoel CM, Brigham RM, Cebek J, Hickey MBC (1990) Foraging behavior and prey selection by large slit-faced bats (*Nycteris grandis*; Chiroptera: Nycteridae). *Biotropica* 22(1):2-8
- Fenton MB, Thomas DW (1980) Dry season overlap in activity patterns, habitat use, and prey selection by African insectivorous bats. *Biotropica* 12:81-90
- Fenton MB, Vonhof MJ, Bouchard S, Gill SA, Johnston DS, Reid FA, Riskin DK, Standing KL, Taylor JR, Wagner R (2000) Roots used by *Sturnira lilium* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Belize. *Biotropica* 32(4a):729-733
- Findley JS (1973) Phenetic packing as a measure of faunal diversity. *Am Nat* 107:580-584
- Findley JS (1976) The structure of bat communities. *Am Nat* 110(971):129-139
- Findley JS (1993) Bats: a community perspective. University Press, Cambridge
- Findley JS, Wilson DE (1982) Ecological significance of chiropteran morphology. En: Kunz TH (ed) Ecology of bats. Plenum Press, New York
- Fleming TH (1982) Foraging strategies of plant-visiting bats. En: Kunz TH (ed) Ecology of bats. Plenum Press, New York
- Fleming TH (1986) The structure of neotropical bat communities: a preliminary analysis. *Revista Chilena de Historia Natural* 59:135-150
- Fleming TH (1988) The short-tailed fruit bat. A study in plant-animal interactions. The University of Chicago Press, Chicago

- Fleming TH (2002) Pollination biology of four species of Sonoran Desert columnar cacti. En: Fleming TH, Valiente-Banuet A (eds) Columnar cacti and their mutualists. Evolution, ecology, and conservation. The University of Arizona Press, Tucson
- Fleming TH, Heithaus ER (1981) Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forest. *Biotropica*:45-53
- Fleming TH, Hooper ET, Wilson DE (1972) Three central american bat communities: structure, reproductive cycles, and movement patterns. *Ecology* 53(4):555-569
- Fleming TH, Nassar J (2002) Population biology of the lesser long-nosed bat *Leptonycteris curasoae* in Mexico and Northern South America. En: Fleming TH, Valiente-Banuet A (eds) Columnar cacti and their mutualists. Evolution, ecology, and conservation. The University of Arizona Press, Tucson
- Fleming TH, Nuñez RA, Sternberg L (1993) Seasonal changes in diets of migrant and non-migrant nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope analysis. *Oecologia (Berlin)* 94:72-75
- Fleming TH, Sosa VJ (1994) Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *J Mamm* 75(4):845-851
- Fournier F, Thomas DW, Garland TJ (1999) A test of two hypotheses explaining the seasonality of reproduction in temperate mammals. *Functional Ecology* 13:523-529
- Freeman PW (1995) Nectarivorous feeding mechanisms in bats. *Biological Journal of the Linnean Society* 56:439-463
- Galindo-Galindo C, Castro-Campillo A, Salame-Méndez A, Ramírez-Pulido J (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
- Gannon MR, Willig MR, Knox Jones JJ (1989) *Sturnira lilium*. *Mammalian Species* 333:1-5
- Gardner AL (1977) Feeding habits. En: Baker RJ, Jones JKJ, Carter DC (eds) Biology of bats of the New World family Phyllostomidae. Part II. Special Publications Museum Texas Technical University, Texas
- Gass CL, Romich MT, Suarez RK (1999) Energetic of hummingbird foraging at low ambient temperature. *CanJZool* 77:314-320

- Geiser F (1988) Reduction of metabolism during hibernation and daily torpor in mammals and birds: temperature effect or physiological inhibition? *J Comp Physiol B* 158:25-37
- Geiser F, Coburn DK (1999) Field metabolic rates and water uptake in the blossom-bat *Syconycteris australis* (Megachiroptera). *J Comp Physiol B* 169:133-138
- Geiser F, Coburn DK, Körtner G (1996) Thermoregulation, energy metabolism, and torpor in blossom-bats, *Syconycteris australis* (Megachiroptera). *J Zool Lond* 239:583-590
- Geiser F, Holloway JC, Körtner G, Maddocks TA, Turbill C, Brigham RM (2000) Do patterns of torpor differs between free-ranging and captive mammals and birds? En: Heldmaier G, Klingenspor M (eds) *Adaptations to the cold: 11 th International Hibernation Symposium*. Springer Verlag, Berlin
- Geiser F, Ruf T (1995) Hibernation versus daily torpor in mammals and birds: physiological variables and classification of torpor patterns. *Physiol Zool* 68:935-966
- Genoud M (1993) Temperature regulation in subtropical tree bats. *Comp Biochem Physiol Part A* 104A:321-331
- Genoud M, Bonaccorso FJ (1986) Temperature regulation rate of metabolism, and roost temperature in the greater white-lined bat *Saccopteryx bilineata* (Emballonuridae). *Physiol Zool* 59(1):49-54
- Genoud M, Bonaccorso FJ, Arends A (1990) Rate of metabolism and temperature regulation in two small tropical insectivorous bats (*Peropteryx macrotus* and *Natalus tumidirostris*). *Comp Biochem Physiol Part A* 97A:229-234
- Gentry AH (1974) Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6(1):64-68
- Gentry AH (1982a) Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the andean orogeny? *Ann Missouri Bot Gard* 69:557-593
- Gentry AH (1982b) Patterns of neotropical plant species diversity. *Evol Biol* 15:1-84
- Gentry AH (1988) Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Ann Missouri Bot Gard* 75:1-34
- Gentry AH (1992) Tropical forest biodiversity: distributional patterns and their conservational significance. *Oikos* 63:19-28

- Gentry AH (2001) Patrones de diversidad y composición florística en los bosques de las montañas neotropicales. En: Kappelle M, Brown AD (eds) Bosques nublados del neotrópico, Primera edición edn. Instituto Nacional de Biodiversidad, INBIO, Costa Rica
- Giannini NP (1999) Selection of diet and elevation by sympatric species of *Sturnira* in an andean rainforest. *J Mamm* 80(4):1186-1195
- Giannini NP, Barquez RM (2003) *Sturnira erythromos*. *Mammalian Species* 729:1-5
- Giannini NP, Kalko EKV (2004) Trophic structure in a large assemblage of phyllostomid bats in Panama. *Oikos* 105:209-220
- Gleeson SK (1981) Character displacement in flowering phenologies. *Oecologia (Berlin)* 51:294-295
- Gorchov DL, Cornejo F, Ascorra C, Jaramillo M (1993) The role of seed dispersal in the natural regeneration of rain forest after strip-cutting in the peruvian Amazon. En: Fleming TH, Estrada A (eds) Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands
- Gotelli NJ, Entsminger GL (2001) EcoSim: null models software for ecology. Version 7.0 Acquired Intelligence Inc & Kesey-Bear
- Graham GL (1983) Changes in bat species diversity along an elevational gradient up the peruvian Andes. *J Mamm* 64(4):559-571
- Graham GL (1990) Bats versus birds: comparisons among peruvian volant vertebrates faunas along an elevational gradient. *J Biogeography* 17:657-668
- Grodzinski W, Wunder BA (1975) Ecological energetics of small mammals. En: Golley FB, Petrusewics K, Ryszkowski L (eds) Small mammals, their productivity and population dynamics. Cambridge University Press, Cambridge
- Grubb PJ (1977) Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. *Ann Rev Ecol Syst* 8:83-107
- Haffer J (1979) Quaternary biogeography of tropical lowland South America. En: Duellman WE (ed) The South American Herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal, vol 7. Monograph of the Museum of Natural History, University of Kansas, Kansas

- Handley COJ (1984) New species of mammals from northern South America: a long-tongued bat, genus *Anoura* Gray. Proc Biol Soc Wash 97:513-521
- Handley ChOJ (1976) Mammals of the Smithsonian Venezuelan project. Brigham Young University Science Bulletin 20(5):1-91
- Harder LD, Wilson WG (1998) Theoretical consequences of heterogeneous transport conditions for pollen dispersal by animals. Ecology 79(8):2789-2807
- Hart JS (1971) Rodents. In: Whittow GC (ed) Comparative physiology of thermoregulation. Academic Press, New York, New York, USA
- Hayward B, Cockrum EL (1971) The natural history of the western long-nosed bat, *Leptonycteris sanborni*. Western New Mexico University, Research Science 1:75-123
- Heaney LR (2001) Small mammals diversity along elevational gradients in the Philippines: an assessment of patterns and hypotheses. Global Ecology & Biogeography 10:15-39
- Heaney LR, Heideman PD, Rickart EA, Uzzurum RB, Klompen JSH (1989) Elevational zonation of mammals in the central Philippines. J Trop Ecol 5:259-280
- Heaney LR, Lomolino MV (2001) Frontispiece: diversity patterns of small mammals along elevational gradients. Global Ecology & Biogeography 10:1-10
- Heaney LR, Rickart EA (1990) Correlations of clades and clines: geographic, elevational, and phylogenetic distribution patterns among Philippine mammals. En: Peters G, Hutterer R (eds) Vertebrates in the tropics. Museum Alexander Koenig, Bonn
- Heideman PD, Deoraj P, Bronson FH (1992) Seasonal reproduction of a tropical bat, *Anoura geoffroyi*, in relation to photoperiod. J Reprod Fertil 96(2):765-773
- Heideman PD, Heaney LR, Thomas RL, Erickson KR (1987) Patterns of faunal diversity and species abundance of non-volant small mammals on Negros island, Philippines. J Mamm 68(4):884-888
- Heidemann PD, Bronson FH (1994) An endogenous circannual rhythm of reproduction in a tropical bat, *Anoura geoffroyi* is not entrained by photoperiod. Biology of Reproduction 50:607-614
- Heithaus ER (1982) Coevolution between bats and plants. En: Kunz TH (ed) Ecology of bats. Plenum Press, New York
- Heithaus ER, Fleming TH, Opler PA (1975) Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. Ecology 56:841-854

- Helversen von O (1993) Adaptations of flowers to the pollination by glossophagine bats. En: Barthlott W, Naumann CM, Schmidt-Loske K, Schuchmann K-L (eds) Plant-Animal interactions in tropical environments. Museum Alexander Köening, Bonn
- Helversen von O, Reyer HU (1984) Nectar intake and energy expenditure in a flower visiting bat. *Oecologia* (Berlin) 63:178-184
- Helversen von O, Winter Y (2003) Glossophagine bats and their flowers: cost and benefits for plants and pollinators. En: Kunz TH, Fenton B (eds) *Bat ecology*. The University of Chicago Press, Chicago
- Herbst LH (1983) Nutritional analyses of the wet season diet of *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica. Tesis de M.Sc., University of Miami
- Herbst LH (1985) The role of nitrogen from fruit pulp in the nutrition of a frugivorous bat, *Carollia perspicillata*. *Biotropica* 18:39-44
- Herreid CF, Kessel B (1967) Thermal conductance in birds and mammals. *Comp Biochem Physiol Part A* 21:405-414
- Herreid C, F, L (1967) Temperature regulation, temperature preference and tolerance, and metabolism of young and adult free-tailed bats. *Physiol Zool* 40:1-22
- Herrera CM (1987) Components of pollinator "quality": comparative analysis of a diverse insect assemblage. *Oikos* 50:79-90
- Herrera L, Gutierrez E, Hobson KA, Altube B, Díaz WC, Sánchez-Cordero V (2002) Sources of assimilated protein in five species of new world frugivorous bats. *Oecologia* (Berlin) 133:280-287
- Hilty SL (1980) Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest in Pacific Colombia. *Biotropica* 12(4):292-306
- Hosken DJ, Withers PC (1997) Temperature regulation and metabolism of an Australian bat, *Chalinolobus gouldii* (Chiroptera: Vespertilionidae) when euthermic and torpor. *J Comp Physiol B* 167:71-80
- Hosken DJ, Withers PC (1999) Metabolic physiology of euthermic and torpid lesser long-eared bats, *Nyctophilus geoffroyi* (Chiroptera: Vespertilionidae). *J Mamm* 80(1):42-52
- Howe HF, Smallwood J (1982) Ecology of seed dispersal. *Ann Rev Ecol Syst* 13:201-228

- Howell DJ (1974a) Acoustic behavior and feeding in glossophagine bats. *J Mamm* 55(2):293-308
- Howell DJ (1974b) Bats and pollen: physiological aspects of the syndrome of chiropterophily. *Comp Biochem Physiol Part A* 48:263-276
- Howell DJ (1979) Flock foraging in nectar-feeding bats: advantages to the bats and to the host plants. *Am Nat* 114(1):23-49
- Howell DJ, Burch D (1974) Food habits of some Costa Rican bats. *Rev Biol Trop* 21:281-294
- Humphrey S (1975) Nursery roots and community diversity of nearctic bats. *J Mamm* 56:321-346
- Humphrey SR, Bonaccorso FJ (1979) Population and community ecology. In: Baker RJ, Jones KJ, Carter DC (eds) *Biology of bats of the New World family Phyllostomidae*, vol Part. III. Spec. Publ. Mus. Texas Tech Univ., Texas
- Humphrey SR, Bonaccorso FJ, Zinn TL (1983) Guild structure of surface-gleaning bats in Panama. *Ecology* 64(2):284-294
- Humphrey SR, Cope JB (1976) Population ecology of the little brown bat *Myotis lucifugus* in Indiana and North Central Kentucky. *Spec Publ Amer Soc Mamm* 4:1-81
- Humphries MM, Thomas DW, Speakman JR (2002) Climate-mediated energetic constraints on the distribution of hibernating mammals. *Nature* 418:313-316
- Huston M (1979) A general hypothesis of species diversity. *Am Nat* 113(1):81-101
- Huston MA (ed) (1994) *Biological diversity. The coexistence of species on changing, landscapes* edn. Cambridge University Press, Cambridge
- Hutchinson GE, MacArthur RH (1959) A theoretical model of size distribution among species of animals. *Am Nat* 93:117-125
- Irving L (1951) Physiological adaptation to cold in arctic and tropical animals. *Federation Proceedings* 10:543-545
- Iudica C, Bonaccorso FJ (1997) Feeding of the bat, *Sturnira lilium*, on fruits of *Solanum riparium* influences dispersal of this pioneer tree in forest of northwestern Argentina. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 32:4-6

- Jenness R, Studier EH (1976) Lactation and milk. In: Baker RJ, Jones JJ, Carter DC (eds) Biology of bats of the New World family Phyllostomidae, Spec. Publ. Mus. edn. Texas Tech Univ., Texas
- Kalko EK (1995) Echolocation signal design, foraging habitats and guild structure in six neotropical sheath-tailed bats (Emballonuridae). *Symp Zool Soc Lond* 67:259-273
- Kalko EK (1997) Diversity in tropical bats. En: Ulrich H (ed) Tropical biodiversity and systematics. Proceedings of the International Symposium on Biodiversity and Systematics in Tropical Ecosystems, Bonn, 1994. Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn
- Kalko EK, Herrera EA, Handley ChO Jr (1996) Relation of fig fruit characteristics to fruit-eating bats in the new and old world tropics. *J Biogeography* 23:565-576
- Kelt DA, Rogovin K, Shenbrot G, Brown JH (1999) Patterns in the structure of Asian and north american desert small mammal communities. *J Biogeography* 26:825-841
- Kelly DL, Tanner EVJ, Lughada EM, Kapos V (1994) Floristic and biogeography of a rain forest in the Venezuelan Andes. *J Biogeography* 21:421-440
- Kendeigh S (1970) Energy requirements for existence in relation to size of bird. *Condor* 72:60-65
- Kerth G, Weissmann K, Köning B (2001) Day roost selection in female Bechstein's bat (*Myotis bechsteinii*): a field experiment to determine the influence of roost temperature. *Oecologia (Berlin)* 126:1-9
- Kessler M (2000) Elevational gradients in species richness and endemism of selected plants groups in the central Bolivian Andes. *Plant Ecology* 149:181-193
- Kessler M (2001) Patterns of diversity and range size of selected plant groups along an elevational transect in the Bolivian Andes. *Biodiversity and Conservation* 10:1897-1921
- Kessler M (2002) The elevational gradient of Andean plant endemism: varying influences of taxon-specific traits and topography at different taxonomic levels. *J Biogeography* 29:1-7
- Klopfer PH, McArthur RH (1961) On the causes of tropical species diversity: niche overlap. *Am Nat* 45(883):223-226
- Knapp S (2002) Assessing patterns of plant endemism in Neotropical uplands. *BotRev* 68(1):22-37

- Koopman KF (1978) Zoogeography of peruvian bats with special emphasis of the role Andes. *Am Mus Novitates* 2651:1-33
- Koopman KF (1981) The distribution patterns of New World nectar-feeding bats. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68:352-369
- Koopman KF (1982) Biogeography o bats of South America. En: Mares MA, Genoways HH (eds) *Mammalian biology in South America*, vol 6. Special Publications Series, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Pittsburgh
- Kovtun MF, Zhukova NF (1994) Feeding and digestive intensity of chiropterans of different trophic groups. *Folia Zoologica* 43:377-386
- Krebs ChJ (1998) *Ecological Methodology*, 2nd edn. University of British Columbia, New York
- Kulzer E, Storff R (1980) Schlaf-Lethargie bei dem afrikanischen Langzungenflughund, *Megaloglossus woermanni* Pagenstecher, 1885. *Z Säugetierkunde* 45:23-29
- Kunz TH (1973) Resource utilization: temporal and spatial components of bat activity in central Iowa. *J Mamm* 54:14-32
- Kurta A (1985) External insulation available to a non-nesting mammal, the little brown bat (*Myotis lucifugus*). *Comp Biochem Physiol Part A* 82:413-420
- Kurta A, Bell GP, Nagy KA, Kunz TH (1989) Water balance of free-ranging little brown bats (*Myotis lucifugus*) during pregnancy and lactation. *Can J Zool* 67(2468-2472)
- Kurta A, Kunz TH (1988) Roosting metabolic rate and body temperature male little brown bats (*Myotis lucifugus*) in summer. *J Mamm* 69(3):645-651
- Langvatn JM, Albon SD (1986) Geographic clines in body weight of norwegian red deer: a novel explanation of Bergmann`s rule? *Holarctic Ecology* 9:285-293
- Lasiewski RC (1963) Oxygen consumption of torpid, resting, active, and flying hummingbirds. *Physiol Zool* 36:122-140
- LaVal RK (1972) Distributional records and band recoveries of bats from Puebla, Mexico. *Southwestern Nat* 16(3-4):431-459
- Laval RK, Fitch HS (1977) Structure, movements, and reproduction in three Costa Rican bat communities. *Occ Pap Mus Nat Hist, Univ Kans* 69:1-28
- Law BS (1994) Climatic limitation of the southern distribution of the common blossom bat *Syconycteris australis* in New South Wales. *Aust J Ecol* 19:366-374

- Lemke TO, Tamsitt JR (1979) *Anoura cultrata* (Chiroptera: Phyllostomidae) from Colombia. *Mammalia* 43(4):579-581
- Linares OJ (1998) Mamíferos de Venezuela. Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela, Caracas
- Lindsay SL (1986) Geographic size variation in *Tamiasciurus douglasii*: significance in relation to conifer cone morphology. *J Mamm* 67:317-325
- Linhart YB, Busby WH, Beach JH, Feinsinger P (1987) Forager behavior, pollen dispersal, and inbreeding in two species of hummingbird-pollinated plants. *Evolution* 41(3):679-682
- Lomolino MV (2001) Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology & Biogeography* 10:3-13
- Ludwig JA, Reynolds JF (eds) (1988) *Statistical Ecology. A primer on methods and computing*. Wiley-Interscience publication, New York
- Machado M (2003) Metabolismo, dieta y patrón reproductivo de dos especies de murciélagos insectívoros del género *Myotis* en los Andes venezolanos. Tesis de Magister Scientiae, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela
- Magurran AE (1988) *Ecological diversity and its measurement*. Croom Helm Limited, London
- Marinho-Filho JS (1991) The coexistence of two frugivorous bat species and the phenology of their food plants in Brazil. *J Trop Ecol* 7:59-67
- Marshall AG (1983) Bats, flowers and fruit: evolutionary relationships in the Old World. *Biological Journal of the Linnean Society* 20:115-135
- Marshall AG (1985) Old world phytophagous bats (Megachiroptera) and their food plants: a survey. *Zoological Journal of the Linnean Society* 83:351-369
- Martino A, Arends A, Aranguren J (1998) Reproductive pattern of *Leptonycteris curasoae* Miller (Chiroptera: Phyllostomidae) in northern Venezuela. *Mammalia* 62(1):69-76
- Martino AM, Aranguren JO, Arends A (2002) Feeding habits of *Leptonycteris curasoae* in northern Venezuela. *Southwestern Nat* 47(1):78-85
- Mayr E (1963) *Animal species and evolution*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- McCain CM (2004) The mid-domain effect applied to elevational gradients: species richness of small mammals in Costa Rica. *Global Ecology & Biogeography* 31:19-31

- McCarthy TJ, Barkley LJ, Albuja L (1991) Significant range extension of the giant andean fruit bat, *Sturnira aratahomasi*. The Texas Journal of Science 43:437-438
- McCoy ED, Connor EF (1980) Latitudinal gradients in the species diversity of North American mammals. Evolution 34:193-203
- McCune B, Mefford MJ (1999) Multivariate analysis of ecological data. Version 4.01. MjM Software, Gkeneen Beach, Oregon, USA
- McManus JJ (1977) Thermoregulation. En: Baker RJ, Jones JKJ, Carter DC (eds) Biology of bats of the New World Family Phyllostomidae, Special Publications the Museum of Texas Tech University edn, vol 2. Texas Tech Press, Lubbock
- McNab BK (1969) The economics of temperature regulations in neotropical bats. Comp Biochem Physiol Part A 31:227-268
- McNab BK (1970) Body weight and the energetics of temperature regulation. J Exp Biol 53:329-348
- McNab BK (1971) On the ecological significance of Bergmann's rule. Ecology 52(5):845-854
- McNab BK (1973a) Energetics and the distribution of vampires. J Mamm 54:131-144
- McNab BK (1973b) The rate of metabolism of the spiny rat, *Proechimys semispinosus*, with comments on the ecological factors that influence the basal rate of metabolism in rodents and lagomorphs. Boletim de Zoologia e Biologia Marinha (SÃo Paulo) 30:93-103
- McNab BK (1974) The behavior of temperate cave bats in a subtropical environment. Ecology 55:943-958
- McNab BK (1976) Seasonal fat reserves of bats in two tropical environments. Ecology 57:332-338
- McNab BK (1978) The comparative energetics of Neotropical marsupials. J Comp Physiol B 125:115-128
- McNab BK (1979) Climatic adaptation in the energetics of heteromyd rodents. Comp Biochem Physiol Part A 62A:813-820
- McNab BK (1980a) Energetics and the limits to a temperate distribution in armadillos. J Mamm 61(4):606-627
- McNab BK (1980b) Food habits, energetics, and the population biology of mammals. Am Nat 116(1):106-124

- McNab BK (1980c) On estimating thermal conductance in endotherms. *Physiol Zool* 53(2):145-156
- McNab BK (1982a) Evolutionary alternatives in the physiological ecology of bats. En: Kunz TH (ed) *Ecology of bats*. Plenum Publishing Corporation, New York
- McNab BK (1982b) The physiological ecology of South American mammals. En: Mares MA, Genoways HH (eds) *Mammalian biology in South America*. Spec. Publ. No.6, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Pittsburgh
- McNab BK (1983) Energetics, body size, and the limits to endothermy. *J Zool Lond* 199:1-29
- McNab BK (1986) The influence of food habits on the energetics of eutherian mammals. *Ecol Monogr* 56(1):1-9
- McNab BK (1988) Complications inherent in scaling the basal rate of metabolism in mammals. *Quart Rev Biol* 63:25-53
- McNab BK (1989a) On the selective persistence of mammals in South America. *Advances in Neotropical Mammalogy*:605-614
- McNab BK (1989b) Temperature regulation and rate metabolism in three bornean bats. *J Mamm* 70(1):153-161
- McNab BK (1989c) Body mass, food habits, and the use of torpor in birds. En: Bech C, Reinertsen RE (eds) *Physiology of cold adaptation in birds*. Plenum Publishing Corporation
- McNab BK (1992) Rate of metabolism in the termite-eating sloth bear (*Ursus ursinus*). *J Mamm* 73(1):168-172
- McNab BK (2003) Standard energetics of phyllostomid bats: the inadequacies of phylogenetic-contrast analyses. *Comp Biochem Physiol Part A* 135:357-368
- McNab BK, Armstrong MI (2001) Sexual dimorphism and the scaling of energetics in flying foxes of the genus *Pteropus*. *J Mamm* 82(3):709-720
- McNab BK, Bonaccorso FJ (2001) The metabolism of New Guinean pteropodid bats. *J Comp Physiol B* 171:201-214
- McNab BK, Morrison PR (1963) Body temperature and metabolism in subspecies of *Peromyscus* from arid and mesic environments. *Ecol Monogr* 33:63-82

- Milton K, Windsor DM, Morrison DW, Estribi MA (1982) Fruiting phenologies of two neotropical *Ficus* species. *Ecology* 63:752-762
- Mittelbach GG, Steiner CF, Gross KL, Reynolds AL, Waide RB, Willig MR, Dobson SL, Gough L (2001) What is the observed relationships between species richness and productivity? *Ecology* 82:2381-2396
- Molinari J (1984) Dinámica reproductiva y ecología trófica de *Carollia brevicauda* y otros murciélagos frugívoros. Tesis de Licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela
- Molinari J (1989) A calibrate index for the measurement of evenness. *Oikos* 56:319-326
- Molinari J (1994) A new species of *Anoura* (Mammalia Chiroptera Phyllostomidae) from the Andes of northern South America. *Tropical Zoology* 7:73-86
- Molinari J, Soriano PJ (1987) *Sturnira bidens*. *Mammalian Species* 276:1-4
- Morrison DW (1959) Influence of habitat on the foraging distances of the fruit bat, *Artibeus jamaicensis*. *J Mamm* 59(3):621-622
- Morrison DW (1978) Foraging ecology and energetics of the frugivorous bat *Artibeus jamaicensis*. *Ecology* 59(716-723)
- Morrison DW (1980a) Efficiency of food utilization by fruit bats. *Oecologia* (Berlin) 45:270-273
- Morrison DW (1980b) Foraging and day-roosting dynamics of canopy fruit bats in Panama. *J Mamm* 61(1):20-29
- Morrison PR, Ryser FA (1952) Weight and body temperature in mammals. *Science* 116:231-232
- Muchhala N, Jarrín-V P (2002) Flower visitation by bats in cloud forest of western Ecuador. *Biotropica* 34(3):387-395
- Nagorsen D, Tamsitt JR (1981) Systematics of *Anoura cultrata*, *A. brevirostrum*, and *A. werckleae*. *J Mamm* 62(1):82-100
- Nickerson DM, Facey DE, Grossman GD (1989) Estimating physiological thresholds with continuous two-phase regression. *Physiol Zool* 62(4):866-887
- Nicolay CW, Dumont ER (2000) An experimental analysis of feeding performance in *Syconycteris australis* (Megachiroptera, Pteropodidae). *Mammalia* 64:155-161

- Nix HA (1981) Environmental determinants of biogeography and evolution in Terra australis. En: Barker WR, Greenslade PJM (eds) Evolution of the flora y fauna of arid Australia. Peacock Publications, Frewville, South Australia
- Noll UG (1979) Body temperature oxygen consumption, noradrenaline response and cardiovascular adaptation in the flying fox *Rousettus aegyptiacus*. Comp Biochem Physiol Part A 63:79-88
- Nowak RM (ed) (1994) Walkers's bats of the world. John Hopkins University Press, London
- Owen JG (1990) Patterns of mammalian species richness in relation to temperature, productivity, and variance in elevation. J Mamm 71(1):1-13
- Pacheco V, Patterson BD (1991) Phylogenetic relationships of the New World bat genus *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae). Bull Am Mus Nat Hist 206:101-121
- Palmeirim JM, Gorchov DL, Stoleson S (1989) Trophic structure of a neotropical frugivore community: is there competition between birds and bats? Oecologia (Berlin) 79:403-411
- Passos FC, Wesley RS, Wagner AP, Bonin MR (2003) Frugivoria em morcegos (Mammalia, Chiroptera) no Parque Estadual Intervales, sudeste do Brasil. Revista Brasileira de Zoologia 20(3):511-517
- Patterson BD, Meserve PL, Lang BK (1989) Distribution and abundance of small mammals along an elevational transect in temperate rainforest of Chile. J Mamm 70(1):67-78
- Patterson BD, Meserve PL, Lang BK (1990) Quantitative habitat associations of small mammals along an elevational transect in temperate rainforest of Chile. J Mamm 71(4):620-633
- Patterson BD, Pacheco V, Solari S (1996) Distributions of bats along an elevational gradient in the Andes of south-eastern Peru. J Zool Lond 240:637-658
- Patterson BD, Stotz DF, Solari S, Fitzpatrick JW (1998) Contrasting patterns of elevational zonation for birds and mammals in the Andes of southeaster Peru. J Biogeography 25:593-607
- Patterson BD, Willig MR, Stevens RD (2003) Trophic strategies, niche partitioning, and patterns of ecological organization. En: Kunz TH, Fenton MB (eds) Bat ecology. The University of Chicago Press, Chicago

- Pearson OP, Ralph CP (1978) The diversity and abundance of vertebrate along an altitudinal gradient in Peru. *Mem Mus Hist Nat "Javier Prado"* 18:1-97
- Petit S (1995) The pollinators of two species of columnar cacti on Curacao, Netherlands Antilles. *Biotropica* 27(4):538-541
- Petit S (1997) The diet and reproductive schedules of *Leptonycteris curasoae curasoae* and *Glossophaga longirostris elongata* (Chiroptera: Glossophaginae) on Curaçao. *Biotropica* 29(4):214-223
- Petraitis PS (1979) Likelihood measures of niche breadth and overlap. *Ecology* 60:703-710
- Pianka ER (1966) Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *Am Nat* 100(910):33-46
- Pohl H (1976) Thermal adaptation in the whole animal. En: Bligh J, Cloudsley-Thompson JL, Macdonald AG (eds) *Environmental physiology of animals*. Blackwell Scientific Publications, Oxford
- Powers DR (1992) Effect of temperature and humidity on evaporative water loss in Anna's hummingbird (*Calipe te anna*). *J Comp Physiol B* 162:74-84
- Racey PA (1982) Ecology of bat reproduction. En: Kunz TH (ed) *Ecology of bats*. Boston University, Boston
- Racey PA, Speakman JR (1987) The energy costs of pregnancy and lactation in heterothermic bats. *Symp Zool Soc Lond* 57:107-125
- Rahbek C (1995) The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* 18:200-205
- Ramírez-Pulido J, Galindo-Galindo C, Castro-Campillo A, Salame-Méndez A, Armella MA (2001) Colony size fluctuation of *Anoura geoffroyi* (Chiroptera: Phyllostomidae) and temperature characterization in a mexican cave. *Southwestern Nat* 46(3):358-362
- Renaud S (1999) Size and shape variability in relation to species differences and climatic gradients in the African rodent *Oenomys*. *J Biogeography* 26:857-865
- Repaski RR (1996) Temperature and the northern distributions of wintering birds. *Ecology* 72(6):2274-2285
- Rickart EA, Heaney LR, Uzzurum RCB (1991) Distribution and ecology of small mammals along an elevational transect in southeastern Luzon, Philippines. *J Mamm* 72(3):458-469

- Ricklefs RE, Travis J (1980) A morphological approach to the study of avian community organization. *The Auk* 97:321-338
- Richards GC (1990) The spectacled flying-fox *Pteropus conspicillatus* (Chiroptera: Pteropodidae) in north Queensland 1. Roots sites and distribution patterns. *Aust Mammal* 13:17-24
- Rodríguez E, Rosas ML (1993) Caída de hojarasca en el bosque altoandino de Carpanta. En: Andrade G (ed) *Carpanta, Selva Nublada y Páramo*. Fundación Natura, Bogotá, Colombia
- Rodríguez-Durán A (1995) Metabolic rates and thermal conductance in four species of neotropical bats roosting in hot caves. *Comp Biochem Physiol Part A* 110A:347-355
- Rodríguez-Duran A, Lewis AR (1987) Patterns of population size, diet, and activity time for a multispecies assemblage of bats at a cave in Puerto Rico. *Carib J Sci* 23(3-4):352-360
- Rohde K (1992) Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos* 65:514-527
- Root T (1988a) Energy constraints on avian distributions and abundances. *Ecology* 69(2):330-339
- Root T (1988b) Environmental factors associated with avian distributional boundaries. *J Biogeography* 15:489-505
- Rosenzweig ML (1992) Species diversity gradients: we know more and less than we thought. *J Mamm* 73:715-730
- Rotenberry JT, Wiens JA (1980) Habitat structure, patchiness, and avian communities in North American steppe vegetation: a multivariate analysis. *Ecology* 61(5):1228-1250
- Roverud RC, Chappell MA (1991) Energetic and thermoregulatory aspects of clustering behavior in the neotropical bat *Noctilio albiventris*. *Physiol Zool* 64:1527-1541
- Ruggiero A, Lawton JH, Blackburn TM (1998) The geographic ranges of mammalian species in South America: spatial patterns in environmental resistance and anisotropy. *J Biogeography* 25:1093-1103
- Ruiz A, Santos M, Cavalier J, Soriano PJ (2000) Estudio fenológico de cactáceas en el encalve seco de La Tatacoa, Colombia. *Biotropica* 32(3):397-407

- Ruiz A, Santos M, Soriano PJ, Cavelier J, Cadena A (1997) Relaciones mutualísticas entre el murciélago *Glossophaga longirostris* y las cactáceas columnares en la zona árida de La Tatacoa, Colombia. *Biotropica* 29(4):469-479
- Sanders NJ (2002) Elevational gradient in ant species richness: area, geometry, and Rapoport's rule. *Ecography* 25:25-32
- Sanders NJ, Moss J, Wagner D (2003) Patterns of ant species richness along elevational gradients in an arid ecosystem. *Global Ecology & Biogeography* 12:93-102
- Sarmiento G (1986) Ecological features of climate in high tropical mountains. In: Vuilleumier F, Monasterio M (eds) High tropical biogeography. Oxford University, New York, USA
- Saunders MB, Barclay RM (1992) Ecomorphology of insectivorous bats: a test of predictions using two morphologically similar species. *Ecology* 73(4):1335-1345
- Sazima I (1976) Observations on the feeding habits of phyllostomid bats (*Carollia*, *Anoura*, and *Vampyrops*) in southeastern Brazil. *J Mamm* 57(2):381-382
- Sazima M, Buzato S, Sazima I (1999) Bat-pollinated flower assemblages and bat visitors at two atlantic forest sites. *Annals of Botany* 83:705-712
- Scholander PF, Hock R, Walters V, Irving L (1950a) Adaptation to cold in arctic and tropical mammals and birds in relation to body temperature, insulation, and basal metabolic rate. *Biol Bull* 99:259-271
- Scholander PF, Walters V, Hock R, Irving L (1950b) Body insulation of some arctic and tropical mammals and birds. *Biol Bull* 99:225-236
- Schum M (1984) Phenetic structure and species richness in north and central american bat faunas. *Ecology* 65(4):1315-1324
- Shepherd UL, Kelt DA (1999) Mammalian species richness and morphological complexity along an elevational gradient in the arid south-west. *J Biogeography* 26:843-855
- Shiel C, McAney C, Sullivan C, Fairley J (1997) Identification of Arthropod fragments in bat droppings. *Occasional Publication of the Mammal Society* 17:1-56
- Simmons, NB (2005) Order Chiroptera. En: Wilson DE, Reeder DM (eds) *Mammals Species of the World: A taxonomic and geographic reference*, 3ra edn. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA.

- Snyder GK, Nestler JR (1990) Relationships between body temperature, thermal conductance, Q10 and energy metabolism during daily torpor and hibernation in rodents. *J Comp Physiol B* 155:667-675
- Soriano P (1983) La comunidad de quirópteros de las selvas nubladas en los Andes de Mérida. Patrón reproductivo de los frugívoros y las estrategias fenológicas de las plantas. Tesis de Magister Scientiae, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela
- Soriano PJ (2000) Functional structure of bat communities in tropical rainforest and andean cloud forest. *Ecotropicos* 13(1):1-20
- Soriano PJ, Díaz de Pascual A, Ochoa J, Aguilera M (1999) Biogeographic analysis of the mammal communities in the Venezuelan Andes. *Interciencia* 24(1):17-25
- Soriano PJ, Molinari J (1987) *Sturnira aratathomasi*. *Mammalian Species* 284:1-4
- Soriano PJ, Ruiz A, Arends A (2002) Physiological responses to ambient temperature manipulation by three species of bats from andean cloud forest. *J Mamm* 83(2):445-457
- Soriano PJ, Ruiz A, Nassar J (2000) Notas sobre la distribución e importancia ecológica de los murciélagos *Leptonycteris curasoae* y *Glossophaga longirostris* en zonas áridas andinas. *Ecotropicos* 13:91-95
- Sosa M, Soriano PJ (1996) Resource availability, diet and reproduction in *Glossophaga longirostris* (Mammalia: Chiroptera) in an arid zone of the Venezuelan Andes. *J Trop Ecol* 12:805-818
- Speakman JR, Thomas DW (2003) Physiological ecology and energetic of bats. En: Kunz TH, Fenton MB (eds) *Bat ecology*. The University of Chicago Press, Chicago
- Speakman JR, Webb PI, Racey PA (1991) Effects of disturbance on the energy expenditure of hibernating bats. *J App Ecol* 28:1087-1104
- Stapp P, Pekins DJ, Mautz WW (1991) Winter energy expenditure and the distribution of southern flying squirrels. *CanJZool* 69:2548-2588
- Stevens GC (1989) The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *Am Nat* 133(2):240-256
- Stevens GC (1992) The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *Am Nat* 140(6):893-911

- Stevens RD (2004) Untangling latitudinal richness gradients at higher taxonomic levels: familial perspectives on the diversity of new world bat communities. *J Biogeography* 31:665-674
- Stevens RD, Willig MR (1999) Size assortment in new world bat communities. *J Mamm* 80(2):644-658
- Stevens RD, Willig MR (2000) Community, structure, abundance, and morphology. *Oikos* 88:48-56
- Stevens RD, Willig SM, Strauss RE (2006) Latitudinal gradients in the phenetic diversity of New World bat communities. *Oikos* 112:41-50
- Steyermark J (1994) Piperaceae. *Flora de Venezuela*, vol II. Instituto Nacional de Parques, Caracas (Venezuela)
- Stiles FG (1975) Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56:285-301
- Studier EH (1970) Evaporative water loss in bats. *Comp Biochem Physiol Part A* 35:935-943
- Studier EH, Wilson DE (1970) Thermoregulation in some neotropical bats. *Comp Biochem Physiol Part A* 34:251-262
- Studier EH, Wilson DE (1983) Natural urine concentrations and composition in neotropical bats. *Comp Biochem Physiol Part A* 75:509-515
- Studier EH, Wisniewski SJ, Feldman AT, Dapson RW, Boyd BC, Wilson DE (1983) Kidney structure in neotropical bats. *J Mamm* 64(3):445-452
- Suarez RK, Gass CL (2002) Hummingbird foraging and the relation between bioenergetics and behaviour. *Comp Biochem Physiol Part A* 133:335-343
- Taddei VA (1976) The reproduction of some Phyllostomidae (Chiroptera) from the northwestern region of the State of Sao Paulo. *Boletim de Zoologia e Biologia Marinha (S o Paulo)* 1:313-330
- Tamsitt JR, Cadena A, Villarraga E (1986) Records of bats (*Sturnira magna* and *Sturnira aratathomasi*) from Colombia. *J Mamm* 67(4):754-757
- Tamsitt JR, H user C (1985) *Sturnira magna*. *Mammalian Species* 240:1-4
- Tamsitt JR, Nagorsen D (1982) *Anoura cultrata*. *Mammalian Species* 179:1-5

- Tanner EVJ (1980) Studies on the biomass and productivity in a series of montane rain forest in Jamaica. *J Ecol* 68:573-588
- ter Braak CJF, Looman CWN (1986) Weighted averaging, logistic regression and the gaussian response model. *Vegetatio* 65:3-11
- Terborgh J (1971) Distribution on environmental gradients: theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the cordillera Vilcabamba, Peru. *Ecology* 52(1):23-40
- Terborgh J (1977) Bird species diversity on an andean elevation gradient. *Ecology* 58:1007-1019
- Terborgh J (1986) Keystone plant resources in the tropical forest. En: Soulé ME (ed) *Conservation Biology. The science of scarcity and diversity*. Sinauer associates, Inc, Sunderland, Massachusetts
- Terborgh J, Weske JS (1975) The role of competition in the distribution of andean birds. *Ecology* 56:562-576
- Thies W, Kalko EKV (2004) Phenology of neotropical pepper plants (Piperaceae) and their association with their main dispersers, two short-tailed fruit bats, *Carollia perspicillata* and *C. castanea* (Phyllostomidae). *Oikos* 104:362-376
- Thomas DW (1984a) Fruit intake and energy budgets of frugivorous bats. *Physiol Zool* 57(4):457-467
- Thomas DW (1984b) Moth scales in feces of fruit bats: evidence of insectivory or fruit contamination? *J Mamm* 65(3):484-485
- Thomas DW (1988) Analysis of diet of plant-visiting bats. En: Kunz TH (ed) *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Thomas DW, Cloutier D (1992) Evaporative water loss by hibernating little brown bats, *Myotis lucifugus*. *Physiol Zool* 65(2):443-456
- Tilman D (1982) *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey
- Timm RM, LaVal RK (1998) A field key to the bats of Costa Rica. *Occasional Publication Series* 22:1-24

- Trune DR, Slobodchikoff CN (1976) Social effects of roosting on the metabolism of the pallid bat (*Antrozous pallidus*). *J Mamm* 57(4):656-663
- Tschapka M (2004) Energy density patterns of nectar resources permit coexistence within a guild of neotropical flower-visiting bats. *J Zool Lond* 263:7-21
- Tschapka M (2005) Reproduction of the bat *Glossophaga commissarisi* (Phyllostomidae: Glossophaginae) in the Costa Rican rain forest during frugivorous and nectarivorous periods. *Biotropica* 37(3):409-415
- Turner JR, Gatehouse CM, Corey CA (1987) Does solar energy control organic diversity? Butterflies, moths and British climate. *Oikos* 48:195-205
- Tuttle MD (1970) Distribution and zoogeography of Peruvian bats, with comments on natural history. *Univ Kans Sci Bull* 49:45-86
- Van der Hammen T (1974) The pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *J Biogeography* 1:3-26
- van der Pijl L (1969) Principles of dispersal in higher plants. Springer-Verlag, Berlin
- Vargas JH, Consigilio T, Jorgensen PM, Croat TB (2004) Modelling distribution patterns in a species-rich plant genus, *Anthurium* (Araceae), in Ecuador. *Diversity Distrib* 10:211-216
- Vaughan TA, O'Shea TJ (1976) Roosting ecology of the pallid bat, *Antrozous pallidus*. *J Mamm* 57(1):19-42
- Villalobos F, Valerio AA (2002) The phylogenetic relationships of the bat genus *Sturnira* Gray, 1842 (Chiroptera: Phyllostomidae). *Mamm biol* 67:268-275
- Vogt FD, Lynch GR (1982) Influence of ambient temperature, nest availability, huddling and daily torpor on energy expenditure in the white-footed mouse (*Peromyscus leucopus*). *Physiol Zool* 55:56-63
- Voigt CC (2003) Reproductive energetic of the nectar-feeding bat *Glossophaga soricina* (Phyllostomidae). *J Comp Physiol B* 173:79-85
- Voigt CC, Matt F, Michener R, Kunz TH (2003) Low turnover rates of carbon isotopes in tissues of two nectar-feeding bat species. *J Exp Biol* 206:1419-1427
- Waide RB, Willig MR, Steiner CF, Mittelbach G, Gough L, Dodson SI, Juday GP, Parmenter R (1999) The relationship between productivity and species richness. *Ann Rev Ecol Syst* 30:257-300

- Waser NM (1978) Interspecific pollen transfer and competition between co-occurring plant species. *Oecologia* (Berlin) 36:223-236
- Waser NM, Chittka L, Price MV, Williams NM, Ollerton J (1996) Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77:1043-1060b
- Webb PI, Speakman JR, Racey PA (1995) Evaporative water loss in two sympatric species of vespertilionid bat, *Plecotus auritus* and *Myotis daubentoni*: relation to foraging mode and implications for roost site selection. *J Zool Lond* 235:269-278
- Wendeln MC, Rankle JR, Kalko EKV (2000) Nutritional values of 14 species of figs and bat feeding preferences in Panama. *Biotropica* 32:489-501
- Whitaker JOJ (1988) Food habits analysis of insectivorous bats. En: Kunz TH (ed) *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Whiters PC, Jarvis JUM (1980) The effect of huddling on thermoregulation and oxygen consumption for the naked mole-rat. *Comp Biochem Physiol Part A* 66:215-219
- Wilson DE (1973) Reproduction in neotropical bats. *Period Biol* 75:215-217
- Wilson DE (1979) Reproduction in Neotropical bats. En: Baker J, Jones JK, Carter DC (eds) *Biology of bats of the New World family Phyllostomidae*, Special Publication 16 edn, vol Part III. The Museum, Texas Technical University, Texas
- Wilson JWIII (1974) Analytical zoogeography of North American mammals. *Evolution* 28:124-140
- Willig MR, Bloch CP (2006) Latitudinal gradients of species richness: a test of the geographic area hypothesis at two ecological scales. *Oikos* 112:163-173
- Willig MR, Camilo GR, Noble SJ (1993) Dietary overlap in frugivorous and insectivorous bats edaphic cerrado habitats of Brazil. *J Mamm* 74(1):117-128
- Willig MR, Lyons SK (1998) An analytical model of latitudinal gradients of species richness with an empirical test for marsupials and bats in the New World. *Oikos* 81:93-98
- Willig MR, Moulton MP (1989) The role of stochastic and deterministic processes in structuring Neotropical bat communities. *J Mamm* 70:323-329

- Willig MR, Patterson BD, Stevens RD (2003) Patterns of range size, richness, and body size in the Chiroptera. En: Kunz TH, Fenton MB (eds) Bat ecology. The University of Chicago Press, Chicago
- Winter Y (1998) Energetic cost of hovering flight in a nectar-feeding bat measured with fast-response respirometry. *J Comp Physiol B* 168:434-444
- Wolf L, Hainsworth FR (1972) Environmental influence on regulated body temperature in torpid hummingbirds. *Comp Biochem Physiol Part A* 41:167-173
- Yarborough ChG (1971) The influence of distribution and ecology on the thermoregulation of small birds. *Comp Biochem Physiol Part A* 39:235-266
- Young KR, Ulloa-Ulloa C, Luteyn JL (2002) Plant evolution and endemism in Andean South America: an introduction. *Bot Rev* 68(1):4-21
- Zar JH (1999) *Biostatistical Analysis*, 4th edn. Prentice Hall, Inc, New Jersey, USA
- Zortéa M (2003) Reproductive patterns and feeding of three nectarivorous bats (Phyllostomidae: Glossophaginae) from the Brazilian cerrado. *Braz J Biol* 63(1):159-168

Anexo 1.

1. MODELO DE TERMOREGULACIÓN

Basado en la ley de enfriamiento de Newton, la temperatura de un homeotermo es determinada por el cociente entre la tasa de producción de calor, M (o metabolismo) y la tasa de pérdida de calor, C' (o conductancia térmica), en una temperatura ambiental (T_a) dada (Ecuación 1; McNab 1970). Por lo tanto, la pérdida de calor de un objeto más caliente a su alrededor es proporcional al diferencial de temperatura entre el objeto y su ambiente (McNab 1970). Para poder mantener la temperatura corporal (T_c) constante e independiente de los cambios ambientales es necesario que la pérdida o ganancia de calor (sea por radiación, convección, conducción y evaporación), sea balanceada por la producción del mismo, el cual proviene de la regulación de la tasa metabólica, M :

$$M = C' (T_c - T_a) \quad \text{Ecuación 1.}$$

donde C' es la conductancia térmica “húmeda” (McNab 1974), T_c la temperatura corporal y T_a la temperatura ambiente. Todas las variaciones en el diferencial de temperatura (ΔT) entre el individuo (endotermo) y su medio, es ajustada por un cambio en la conductancia térmica o en la tasa de metabolismo. En un intervalo de temperaturas ambientales, denominada zona de neutralidad térmica (ZTN), donde la tasa de metabolismo es mínima (tasa basal) e independiente de la temperatura, los cambios en ΔT se logran mediante cambios en la conductancia térmica. A temperaturas ambientales por debajo de la zona de termoneutralidad un aumento en ΔT se logra mediante un aumento de la tasa de metabolismo. Si los endotermos solo usan una regulación química por debajo de esta zona, la curva de metabolismo se podrá extrapolar hasta T_c a una tasa de metabolismo igual a cero. Sin embargo, si un endotermo cambia su conductancia simultáneamente con un cambio en su metabolismo, entonces la curva se extrapolará a una temperatura por encima de la del cuerpo (McNab 1974; 1980a).

La tasa metabólica y la conductancia (o su inverso el aislamiento) varían en función de la masa corporal. La tasa metabólica masa-específica disminuye en los

mamíferos en forma proporcional a $M^{0.287}$ (McNab 1988) y puede ser determinada por factores tales como: i) el clima (McNab & Morrison 1963; McNab 1974; 1979; Scholander *et al.* 1950a), ii) los hábitos alimentarios (McNab 1969; 1978b; 1980c), y el iii) comportamiento. Con un aumento del peso corporal, la diferencia de temperatura mantenida por un mamífero en el límite inferior de la termoneutralidad aumenta; sin embargo, esta sujeta a las variaciones ecológicamente determinadas por M y C' (McNab 1974; 1980a; b).

2. ENERGÉTICA DE LA TERMOREGULACIÓN EN QUIROPTEROS

Las adaptaciones energéticas de los murciélagos para regular la temperatura como respuesta a su ambiente pueden ser determinadas por (1) la modificación de la tasa metabólica (2) la conductancia térmica y (3) el tamaño corporal (McNab 1969; 1970; 1974). Estas variables pueden ser modificadas como respuesta a la disminución de la temperatura por aquellas especies que pueden tolerar el incremento en el gasto de energía o evitarlo a través de un comportamiento gregario, selección de refugios apropiados, enfriamiento periférico, hipotermia o torpor diurno entre otros (Audet & Thomas 1997; McNab 1969; 1970; Soriano *et al.* 2002).

La respuesta termoregulatoria de los mamíferos en los gradientes altitudinales va a depender del cociente entre la tasa metabólica basal (TMB) y la conductancia térmica (C), en función de la masa corporal (Kleiber 1972, McNab 1969; 1970; 1980c). De acuerdo a la ley de Newton, la temperatura corporal (Tb) es igual a :

$$Tc = (TMB / C) + Ta \quad \text{(Ecuación 2)}$$

donde Tc depende del incremento del cociente TMB / C , en una temperatura ambiente dada (Ta), la cual puede ser la temperatura mínima de la zona de termoneutralidad (Tci). El cociente entre TMB y C es una medida del diferencial de temperatura entre el animal y el ambiente. La probabilidad de que aumente la temperatura corporal es determinada por la relación masa-dependiente de los parámetros anteriores, cuyo cociente puede ser comparado con el esperado en la siguiente relación (Herreid & Kessel 1967, modificado por McNab 1980c; McNab 1969; 1970):

$$(TMB/C)e = 3,33m^{0,218} \quad (\text{Ecuación 3})$$

Por lo tanto, el cociente medido de TMB/C puede ser representado por el producto $(TMB/C)r(TMB/C)e$, donde el cociente relativo, $(TMB/C)r$, es igual a (TMB/C) medido dividido por el (TMB/C) esperado. Así, la regulación de la temperatura corporal será dada por la siguiente relación:

$$Tc = 3,33(TMB/C)r m^{0,218} + Tci \quad (\text{Ecuación 4})$$

Si la masa corporal (m) influye sobre la regulación de la Tc , al disminuir la masa, el cociente $(TMB/C)r$ será mayor para poder mantener la temperatura corporal. Esta relación se puede mantener hasta una masa dada (masa crítica), después de la cual, Tc es constante e independiente de $(TMB/C)e$ y de la masa. El valor de la masa crítica en un Tc constante, puede variar con el cociente $(TMB/C)r$, tal que un aumento en este puede ser compensado por la disminución de la masa corporal para mantener un Tc alto de acuerdo a la ecuación (McNab 1970):

$$(TMB/C)r = 3,45m^{-0,218} \quad (\text{Ecuación 5})$$

Así, un murciélago que tenga un cociente $(TMB/C)r = 1$, tendrá una masa crítica de 100g. Igualmente, si tiene un cociente $(TMB/C)r$ igual o menor que 1, su masa crítica podrá aumentar.

Las especies de pequeña talla pueden alcanzar altas temperaturas, si el gasto de energía es suficientemente alto para compensar su reducida masa (McNab 1969); sin embargo, muchas de éstas, no pueden suplir el alto costo energético, entrando en torpor diurno como una forma de conservación de energía (Cruz-Neto & Abe 1997; Geiser & Kortner 1996). La alta Tc (39°C) de la pequeña musaraña, *Sorex cinereus* (3,3 g), cuyo tamaño está muy cerca del límite de la homeotermia continua, es debido al cociente $(TMB/C)r = 2,9$ (Morrison *et al.* 1959). En el caso de animales más pequeños, teóricamente podrían mantener una homeotermia, pero esta sería muy costosa, pues si por ejemplo $m = 0,25g$, el cociente $(TMB/C)r = 4,9$, sería demasiado alto para poder mantener Tc independiente de la m .

La influencia del cociente $(TMB/C)r$ y la masa corporal, en el valor de la temperatura mínima ambiental, en la cual el costo energético para regular la temperatura corporal es mínimo (Temperatura crítica inferior, T_{ci}), depende de la relación entre T_c y m de acuerdo a la ecuación (McNab 1970):

$$T_{ci} = T_c - 3,33(TMB/C)r m^{0,218} \quad (\text{Ecuación 6})$$

Si T_c depende de m , T_{ci} disminuirá con un aumento de la masa corporal o un aumento del cociente $(TMB/C)r$. En los murciélagos el T_{ci} puede variar, de acuerdo al diferencial de temperatura $(T_c - T_a)$. Cuando la variación en el T_{ci} es significativa, la temperatura corporal puede variar independientemente de la TMB , C y m de una manera adaptativa al clima. Por encima de la masa crítica, la T_c es influenciada por $(TMB/C)r$, independiente de la masa, ya que la variación en m es compensada por la variación en T_{ci} (McNab 1970). Esa misma relación puede ser esperada entre T_c y $(TMB/C)r$ cuando T_c depende de $(TMB/C)e$, dado que la masa y T_{ci} son constantes. Estos supuestos se dan, excepto en bajos $(TMB/C)r$ donde hay variaciones en T_{ci} , como puede suceder en el caso de individuos que entran en torpor.

Anexo 2. Composición global de la abundancia de artrópodos encontrados en las heces de tres especies de *Anoura* en la Cueva de Benito (Mérida, Venezuela). La importancia de cada rubro en la dieta fue comparado entre las especies de la siguiente forma: N = frecuencia total del taxón en las muestras de la especie *i*; A= proporción del taxón en relación a la ocurrencia total de las categorías encontrados en la especie *i*.

TAXA		<i>A. geoffroyi</i>		<i>A. latidens</i>		<i>A. cultrata</i>	
CLASE /ORDEN	FAMILIA	N	A	N	A	N	A
Arachnida							
Araneae	Araneidae	17	0,88	1	0,33	1	0,69
	Mimetidae	5	0,26	0	0,00	0	0,00
	Oxyopidae	2	0,10	0	0,00	0	0,00
	Philodromidae	60	3,12	2	0,66	1	0,69
	Pholcidae	4	0,21	0	0,00	0	0,00
	Salticidae	23	1,20	1	0,33	2	1,39
	Theridiosomatidae	1	0,05	0	0,00	0	0,00
	Thomisidae	195	10,14	15	4,98	1	0,69
	No Identificable	6	0,31	1	0,33	0	0,00
Acarina	Galumnellidae*	1	0,05	0	0,00	0	0,00
	Oribatellidae*	3	0,16	0	0,00	0	0,00
	Trombiculidae*	11	0,57	3	1,00	2	1,39
	Trombidiidae*	3	0,16	1	0,33	0	0,00
	No Identificable	0	0,00	0	0,00	0	0,00
Insecta							
Battodea	Blattellidae	1	0,05	0	0,00	0	0,00
Psocoptera	Psocidae	3	0,16	1	0,33	0	0,00
	Pseudocaeciliidae	4	0,21	1	0,33	1	0,69
	No Identificable	0	0,00	0	0,00	0	0,00
Thysanoptera	Phlaeothripidae*	320	16,63	50	16,61	20	13,89
	Thrypidae*	188	9,77	25	8,31	18	12,50
	No identificable	0	0,00	0	0,00	0	0,00
Homoptera	Aphididae*	2	0,10	0	0,00	0	0,00

Anexo 2. Continuación. Composición global de la abundancia de artrópodos encontrados en las heces de tres especies de *Anoura* en la Cueva de Benito (Mérida, Venezuela). La importancia de cada rubro en la dieta fue comparado entre las especies de la siguiente forma: N = frecuencia total del taxón en las muestras de la especie *i*; A= proporción del taxón en relación a la ocurrencia total de las categorías encontrados en la especie *i*.

TAXA		<i>A. geoffroyi</i>		<i>A. latidens</i>		<i>A. cultrata</i>	
CLASE /ORDEN	FAMILIA	N	A	N	A	N	A
	Cicadellidae	5	0,26	2	0,66	1	0,69
	Cixiidae	1	0,05	0	0,00	0	0,00
	Delphacidae	2	0,10	1	0,33	0	0,00
	Psyllidae*	2	0,10	0	0,00	0	0,00
	No Identificable	0	0,00	0	0,00	0	0,00
Heteroptera	Lygaeidae	1	0,05	0	0,00	0	0,00
	Miridae	23	1,20	6	1,99	2	1,39
	No Identificable	3	0,16	1	0,33	1	0,69
Coleoptera	Anobiidae*	1	0,05	0	0,00	0	0,00
	Chrysomelidae	52	2,70	27	8,97	3	2,08
	Coccinellidae	28	1,46	9	2,99	3	2,08
	Curculionidae	7	0,36	3	1,00	0	0,00
	Elateridae	4	0,21	5	1,66	0	0,00
	Histeridae	5	0,26	0	0,00	0	0,00
	Leiodidae*	1	0,05	0	0,00	0	0,00
	Meloidae*	0	0,00	0	0,00	1	0,69
	Nitidulidae*	23	1,20	7	2,33	2	1,39
	Phengodidae	0	0,00	2	0,66	1	0,69
	Ptilodactylidae	4	0,21	4	1,33	2	1,39
	Scarabaeidae	14	0,73	28	9,30	3	2,08
	Staphylinidae*	326	16,94	15	4,98	7	4,86
	Tenebrionidae	2	0,10	0	0,00	0	0,00
	No Identificable	11	0,57	1	0,33	0	0,00
Neuroptera	Chrysopidae	10	0,52	2	0,66	1	0,69
	No Identificable	0	0,00	0	0,00	0	0,00
Trichoptera	Hydropsychidae	2	0,10	0	0,00	1	0,69

Anexo 2. Continuación. Composición global de la abundancia de artrópodos encontrados en las heces de tres especies de *Anoura* en la Cueva de Benito (Mérida, Venezuela). La importancia de cada rubro en la dieta fue comparado entre las especies de la siguiente forma: N = frecuencia total del taxón en las muestras de la especie *i*; A= proporción del taxón en relación a la ocurrencia total de las categorías encontrados en la especie *i*.

TAXA		<i>A. geoffroyi</i>		<i>A. latidens</i>		<i>A. cultrata</i>	
CLASE /ORDEN	FAMILIA	N	A	N	A	N	A
	Hydroptilidae	10	0,52	2	0,66	0	0,00
	No Identificable	8	0,42	2	0,66	1	0,69
Lepidoptera	Gelechiidae	4	0,21	1	0,33	0	0,00
	Hepialidae	1	0,05	0	0,00	0	0,00
	Lycaenidae (L)	0	0,00	0	0,00	0	0,00
	Nepticulidae*	4	0,21	0	0,00	1	0,69
	Noctuidae	45	2,34	12	3,99	2	1,39
	Oecophoridae	3	0,16	1	0,33	1	0,69
	Olethreutidae	1	0,05	0	0,00	1	0,69
	Pyralidae	15	0,78	6	1,99	4	2,78
	Riodinidae (L)	2	0,10	0	0,00	0	0,00
	Tortricidae	0	0,00	0	0,00	1	0,69
	No Identificable	91	4,73	16	5,32	5	3,47
Diptera	Bibionidae*	6	0,31	2	0,66	0	0,00
	Cecidomyiidae*	43	2,23	5	1,66	9	6,25
	Culicidae*	1	0,05	0	0,00	0	0,00
	Dolichopodidae	3	0,16	0	0,00	0	0,00
	Drosophilidae*	21	1,09	5	1,66	5	3,47
	Muscidae	20	1,04	3	1,00	3	2,08
	Mycetophilidae*	43	2,23	7	2,33	2	1,39
	Neriidae	2	0,10	0	0,00	0	0,00
	Phoridae*	0	0,00	0	0,00	1	0,69
	Psychodidae	1	0,05	0	0,00	1	0,69
	Sciaridae*	12	0,62	2	0,66	0	0,00
	Simuliidae	1	0,05	2	0,66	0	0,00
	Stratiomyiidae	2	0,10	0	0,00	0	0,00
	Streblidae	6	0,31	2	0,66	0	0,00
	Tephritidae	28	1,46	2	0,66	1	0,69

Anexo 2. Continuación. Composición global de la abundancia de artrópodos encontrados en las heces de tres especies de *Anoura* en la Cueva de Benito (Mérida, Venezuela). La importancia de cada rubro en la dieta fue comparado entre las especies de la siguiente forma: N = frecuencia total del taxón en las muestras de la especie *i*; A= proporción del taxón en relación a la ocurrencia total de las categorías encontrados en la especie *i*.

TAXA		<i>A. geoffroyi</i>		<i>A. latidens</i>		<i>A. cultrata</i>	
CLASE /ORDEN	FAMILIA	N	A	N	A	N	A
	Tipulidae	1	0,05	0	0,00	0	0,00
	No Identificable	7	0,36	2	0,66	0	0,00
Hymenoptera	Agaonidae*	0	0,00	0	0,00	1	0,69
	Bethylidae	2	0,10	0	0,00	0	0,00
	Braconidae	3	0,16	0	0,00	0	0,00
	Chalcididae*	1	0,05	1	0,33	0	0,00
	Cynipidae	1	0,05	0	0,00	0	0,00
	Formicidae*	115	5,98	7	2,33	11	7,64
	Torymidae*	8	0,42	2	0,66	2	1,39
	No Identificable	6	0,31	2	0,66	15	10,42
Total categorías		1925		301		144	
Muestras analizadas /Total individuos		522	/ 591	94	/ 139	44	/ 45

* Presas que aparecieron sin digerir en las heces

(L) = Presas consumidas en estado larval