

VEREDICTO

Quienes suscriben, integrantes del jurado designado por el Consejo de la Facultad de Ciencias, de la Universidad de los Andes para conocer y emitir veredicto sobre la Tesis Doctoral presentada por **SORIANO MONTES PASCUAL JOAQUÍN** para optar al título de **Doctor en Ecología Tropical** y que se titula:

“DETERMINANTES ECOFISIOLÓGICOS DE LA ESTRUCTURA FUNCIONAL EN COMUNIDADES DE MURCIÉLAGOS DE LOS ALTOS ANDES TROPICALES”.

Hacen constar lo siguiente:

PRIMERO: que hoy 29 de octubre de 1999, a las 9:30 a.m., nos constituimos como jurado en el Salón de reuniones del Postgrado en Ecología Tropical, siendo Presidente del Jurado el Dr. Alexis Arends. **SEGUNDO:** A continuación procedimos a discutir si se llevaba a cabo su defensa pública. Luego de considerar las observaciones y críticas de cada miembro del jurado, acordamos por unanimidad autorizar su presentación. **TERCERO:** A las 10.00 a.m. de éste mismo día, el jurado se reunió en el salón de Postgrado en Ecología Tropical y se dio curso al acto público de sustentación de la Tesis presentado a requerimiento del jurado. **CUARTO:** Una vez concluida la sustentación correspondiente, el jurado interrogó al aspirante sobre los diversos aspectos a que el trabajo se refiere. **QUINTO:** Seguidamente el presidente del jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el trabajo presentado. **SEXTO:** Una vez concluido el acto de presentación, el jurado procedió a su deliberación final y concluyo que: **SE APRUEBA LA TESIS DE DOCTORADO PRESENTADA A NUESTRA CONSIDERACIÓN Y SE RECOMIENDA PARA SU PUBLICACIÓN.**



Dr. Alexis Arends
Tutor



Dra. Aura Azócar
Cotutor



Dr. Carlos Bosque
Jurado.

**UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
POSTGRADO EN ECOLOGÍA TROPICAL**

3

**DETERMINANTES ECOFISIOLÓGICOS DE LA
ESTRUCTURA FUNCIONAL EN COMUNIDADES DE
MURCIÉLAGOS DE LOS ALTOS ANDES TROPICALES**

Pascual J. Soriano

**Tesis presentada ante la Universidad de Los
Andes, como requisito parcial para optar al
Título de Doctor en Ecología Tropical**

Tutor: Dr. Alexis Arends

Co-tutora: Dra. Aura Azócar

**Octubre 1999
Mérida - Venezuela**

TABLA DE CONTENIDO

Resumen	1
---------------	---

PARTE I:

LA ESTRUCTURA FUNCIONAL DE LAS COMUNIDADES DE QUIRÓPTEROS NEOTROPICALES

1. Introducción	3
2. Estructura funcional	9
2.1. El hábito trófico	9
2.2. Talla del animal	13
3. La organización de comunidades de quirópteros:	15
3.1. Selvas pluviales de baja altitud	15
3.2. Otros ambientes tropicales	17
3.3. Selvas nubladas andinas	22
4. Posibles determinantes de los cambios estructurales	25

PARTE II

DETERMINANTES ECOFISIOLÓGICOS DE LOS CAMBIOS EN LA ESTRUCTURA FUNCIONAL

1. Introducción	37
-----------------------	----

1.1. Consideraciones teóricas básicas	38
1.2. Hipótesis y predicciones	41
2. Materiales y métodos	42
2.1. Especies estudiadas	42
2.2. Metodología	42
3. Resultados	47
3.1. <i>Anoura latidens</i>	47
3.2. <i>Sturnira erythromos</i>	49
3.3. <i>Tadarida brasiliensis</i>	52
3.4. <i>Eptesicus fuscus</i>	55
4. Discusión	57
4.1. Nectarívoros	57
4.2. Frugívoros	63
4.3. Insectívoros	67
5. Conclusiones	70
6. Bibliografía	72
7. Apéndices	84

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi agradecimiento a todas las personas que con su apoyo y entusiasmo contribuyeron a hacer posible la culminación de este trabajo. En particular, Michèle Ataroff me brindó su decidida y permanente comprensión durante tantos años y en los momentos difíciles supo darme la confianza y aliento necesarios para seguir adelante. A Alexis Arends, mi tutor, quien me introdujo con acierto en el campo de la ecofisiología, y que a pesar de la distancia, siempre contó con el tiempo y la paciencia para satisfacer mis requerimientos. Un reconocimiento muy especial merece Adriana Ruiz, quien compartió conmigo las largas horas de trabajo que implicó la tarea de hacer los análisis de los datos de respirometría y su representación gráfica en sigma-plot; así mismo, fue de invaluable ayuda en la discusión de muchos de los aspectos tratados en este trabajo. Este trabajo recibió financiamiento parcial del CONiCIT a través del Proyecto S1-1861 y del CDCHT-ULA por medio de los proyectos C-310-86 y C-270-85.

RESUMEN

3

En este trabajo se demuestra que para comparar las comunidades de quirópteros, el empleo de categorías funcionales, es más útil para la interpretación ecológica que la simple comparación de listas de especies. Al contrario de las selvas de baja altitud, las comunidades de selvas nubladas andinas exhiben mayor simplicidad taxonómica y funcional. En las primeras, dominan los insectívoros y en las segundas se destacan los frugívoros como la categoría trófica mejor representada.

Los murciélagos muestran una declinación importante en el número de especies al pasar de las selvas de baja altitud a las selvas andinas estacionales y nubladas. Situaciones semejantes han sido referidas para Los Andes de Perú, la cual se ha interpretado como el resultado de una reducción en los recursos disponibles. Sin embargo, estas declinaciones no se manifiestan proporcionalmente, en todos los grupos funcionales o gremios tróficos y tampoco en todos los taxa, donde el gremio de los insectívoros parece ser el responsable directo de las mismas.

La dieta tiene una gran influencia en la tasa metabólica de los quirópteros y por ende en sus capacidades termorreguladoras. Los quirópteros insectívoros tienen tasas de metabolismos inferiores a los nectarívoros o frugívoros. Por otra parte, las pocas especies de murciélagos insectívoros que ocupan estos ambientes de alta montaña pertenecen exclusivamente a dos familias (*Vespertilionidae* y *Molossidae*), que son las únicas cuya distribución se extiende hasta las regiones templadas de Norte y Sur América.

Postulamos que la explicación de tal diferencia en el efecto de la altitud sobre la "riqueza interna" de estos grupos funcionales, estriba en las distintas capacidades de respuesta de cada gremio ante las exigencias termorreguladoras del ambiente. Así, todos los insectívoros de origen neotropical aparentemente tienen un "techo" en su distribución altitudinal que les impide acceder a

las selvas nubladas andinas y los únicos que alcanzan estas selvas, pertenecen a familias de origen neártico.

Para sustentar estos postulados con evidencia experimental, escogimos especies presentes en una selva nublada adyacente a la ciudad de Mérida, Venezuela, pertenecientes a las categorías insectívora (*Tadarida brasiliensis* y *Eptesicus fuscus*), frugívora (*Sturnira erythromos*) y néctar-polinívora (*Anoura latidens*) y efectuamos mediciones de su metabolismo de reposo y conductancia térmica en un rango de temperaturas comprendido entre 10 y 35 °C a intervalos de 5°C. Las mediciones se efectuaron detectando el oxígeno consumido por el animal en un respirómetro de flujo abierto.

De acuerdo a su categoría funcional, las especies estudiadas acusan importantes diferencias con las de tierras bajas, en su comportamiento ante las temperaturas ambientales. Así, el nectarívoro *A. latidens* se comporta como un endotermo típico, cuya tasa metabólica y conductancia térmica mínima se encuentran entre las más altas del gremio, con una buena capacidad termoreguladora. Por su parte, *S. erythromos* exhibe un patrón dual, donde se distingue: i) la típica respuesta endotérmica, caracterizada por la elevación de la tasa de metabolismo basal, el desplazamiento de la zona de termoneutralidad (ZTN) hacia temperaturas más bajas y la constancia de su conductancia térmica, y ii) el patrón hipotérmico, caracterizado por torpor facultativo. El insectívoro *T. brasiliensis*, exhibe las tasas metabólicas basales y conductancias térmicas más bajas del gremio, característica de un hipotermo obligado, al entrar necesariamente en torpor a temperaturas ambientales inferiores a 22 °C. Los pocos datos obtenidos para *E. fuscus* muestran una tendencia semejante a la de *T. brasiliensis*: bajas tasas metabólicas, ligada a una dieta a base de proteínas. El desplazamiento de la ZTN parece ser la estrategia fisiológica común en todas las categorías funcionales.

PARTE I

LA ESTRUCTURA FUNCIONAL DE LAS COMUNIDADES DE QUIRÓPTEROS NEOTROPICALES

1. INTRODUCCIÓN

Las comunidades de murciélagos representan aproximadamente el 50 por ciento de la fauna de mamíferos asociada a los ecosistemas forestales neotropicales (Voss y Emmons 1996). Sin embargo, sólo recientemente hemos empezado a obtener información confiable de la composición exacta de algunas comunidades neotropicales; aunque todavía es limitado el número de localidades para las cuales existen inventarios relativamente completos. Además, la mayoría de los datos proviene de ambientes selváticos de baja elevación, donde es frecuente encontrar inventarios preliminares que oscilan entre 35 y 65 especies (Handley 1976, Ibáñez 1981, Mok *et al.* 1982, Webster y Jones 1984, Jones *et al.* 1988, Ochoa *et al.* 1988, 1993, Brosset y Charles-Dominique 1990, Ascorra *et al.* 1991, 1993, Medellín 1993, Pacheco *et al.* 1993, Voss y Emmons 1996). No obstante, las limitaciones inherentes a los métodos empleados hace que, en su mayoría, constituyan listas fragmentarias y sesgadas de la comunidad (Handley 1967, Fleming 1972, Voss y Emmons 1996), donde sólo está bien representada la fracción de especies que ocupa los estratos inferiores del bosque, mientras que faltan la mayoría de las especies de la familia Molossidae,

apareciendo como raras algunas especies de las familias Emballonuridae y Vespertilionidae, quienes despliegan su actividad en el estrato por encima del dosel.

Inventarios realizados recientemente, en la Guayana venezolana registran valores de 78 especies coexistiendo en la Reserva Forestal de Imataca (Ochoa 1995, 1997). Por su parte, Brosset *et al.* (1996) refieren 75 especies para las selvas pluviales de la Guayana Francesa. Sin embargo, Voss y Emmons (1996) estiman que en la cuenca amazónica, el producto de inventarios exhaustivos que empleen diferentes técnicas alternativas de colecta y detección, producirían cifras que oscilarían entre 90 y 110 especies simpátridas de quirópteros.

Esta gran riqueza, en combinación con la diversificación de dietas, que exhiben los quirópteros neotropicales, convierte a este taxón en un modelo de estudio idóneo para tratar de encontrar las reglas generales que permitan explicar la diversidad en los trópicos, pues al igual que las aves, este grupo ofrece un amplio espectro de hábitos alimentarios, que permite emplear el concepto de grupo funcional o gremio, definido como "un grupo de especies que explotan la misma clase de recursos de una manera similar" (Terborgh y Robinson 1986).

Cuando tratamos de caracterizar una comunidad dada, es muy poca la información ecológica que podemos inferir de una lista de nombres. En la medida que se toma en cuenta este papel funcional, se confiere al análisis un enfoque más ecológico, pues la composición de una determinada comunidad es el reflejo del equilibrio dinámico entre las relaciones intra e interespecíficas con el resto del ambiente vivo y físico. Por lo tanto, la lista de especies será el resultado de la disponibilidad de recursos en ese ambiente y la manera como sean repartidos o compartidos entre sus componentes; es decir, el número de nichos reales (*sensu* Hutchinson, 1959) en ese ambiente. En este orden de ideas, Tamsitt (1967), McNab (1971a), Fleming *et al.* (1972), Wilson (1973), Findley (1976), LaVal y Fitch (1977), Bonaccorso (1979) y Fleming

(1986) han contribuido significativamente a la configuración del marco teórico de este enfoque en el estudio de comunidades de quirópteros, definiendo los grupos funcionales básicos en las comunidades del neotrópico y aportando datos empíricos.

Gilbert (1980) propuso que uno de los componentes primordiales que sostiene la enorme riqueza biológica propia de los ecosistemas tropicales, es la existencia de asociaciones de especies basadas en relaciones mutualísticas, donde algunas especies clave (“keystone species”), en general una especie de árbol, constituyen el elemento pivote sobre el que un grupo más o menos numeroso de especies, en general animales polinizadores o dispersores de semillas, conforman enlaces móviles (“mobile links”), que se benefician de los recursos ofrecidos por las especies claves y, paralelamente, pueden beneficiar con sus “servicios” a otras especies vegetales de menor importancia. De esta manera, se configuran grupos de especies fuertemente asociados por este tipo de relaciones de mutua dependencia, donde afectar a una especie clave, puede significar un trastorno al resto de las especies involucradas en la asociación. Algunas especies de quirópteros constituyen enlaces móviles, al realizar la polinización de estas plantas o ser dispersores de sus semillas. Por lo tanto, descubrir esta compleja trama de interrelaciones constituye uno de los retos que presentan las selvas tropicales para lograr la comprensión de su funcionamiento.

En un esfuerzo por encontrar las reglas generales que determinan la organización de las comunidades de quirópteros neotropicales, Fleming (1986), realizó un análisis de la composición taxonómico-funcional de las faunas de quirópteros registradas en diferentes localidades venezolanas de bajas elevaciones, usando los datos de Handley (1976). En este estudio solamente consideró a la familia Phyllostomidae, basado en el hecho que esta familia engloba casi todo el espectro de categorías funcionales (hábitos tróficos) encontrado en los quirópteros y posee aproximadamente la mitad de las especies registradas en el neotrópico.

Sin embargo, la exclusión del resto de las familias de quirópteros neotropicales en un análisis que pretenda esclarecer los determinantes de la organización de las comunidades, introduce un sesgo inicial demasiado grande, que altera las posibles conclusiones, pues al analizar sus hábitos alimentarios, el primer atributo común a casi la totalidad de las especies de la familia Phyllostomidae, es que han dejado o están en vías de dejar de ser insectívoras estrictas (Gardner 1977). Puede decirse que la causa de su gran éxito evolutivo se debe, principalmente, a su diferenciación ecológica, la cual consistió en la ocupación de nichos tróficos diferentes a la insectivoría, posibilitando así la gran radiación adaptativa que exhibe esta familia (Smith 1976). Por lo tanto, la categoría de los insectívoros no está genuinamente representada en el taxón. Además, la exclusión de las otras familias reduce en casi un 50% la riqueza específica de los Chiroptera neotropicales y de Venezuela en particular (Wilson y Reeder 1993, Soriano y Ochoa 1997), pues con la excepción de una especie de la familia Noctilionidae, todas las especies no consideradas son estrictamente insectívoras. Más adelante discutiré la importancia que reviste tomar en cuenta la totalidad de las familias insectívoras en el análisis de comunidades.

Un fenómeno ampliamente referido en la literatura es la declinación que se observa en el número de especies de diferentes grupos faunísticos, asociada con gradientes altitudinales (Terborgh 1971, 1977, Karr 1971, Narváez y Soriano 1996). Así, por ejemplo, la reducción en la riqueza de aves a lo largo de un gradiente altitudinal en los Andes peruanos está afectada, diferencialmente por el régimen alimentario de las especies en cuestión (Terborgh 1977). Las aves insectívoras reducen su riqueza 5,2 veces entre los extremos del gradiente, mientras que las frugívoras sólo 2,3 y las nectarívoras no acusan ningún cambio. Estos datos revelan no sólo que el hábito trófico tiene una importancia singular en el estudio de la estructuración de las

comunidades, sino que el efecto de los cambios ambientales asociados con la altitud se manifiestan de manera diferente de acuerdo al grupo funcional.

Los quirópteros no escapan a esta consideración, pues tal como ocurre con las aves, la reducción en el número de especies no afecta por igual a todas las categorías funcionales (Graham 1983, Fleming 1986, Soriano *et al.* 1999). El análisis adecuado de estos hechos y el establecimiento de las relaciones causales de los mismos se ha dificultado por la escasez de catálogos completos de las comunidades, lo cual es particularmente manifiesto en localidades emplazadas en la franja altitudinal comprendida entre los 2000 y 3000 m de elevación, donde se ubican principalmente formaciones vegetales húmedas, denominadas selvas nubladas. Para estas selvas de alta montaña, sólo se dispone de información proveniente de los Andes peruanos (Koopman, 1978, 1982, Graham 1983)

En un estudio sobre los cambios en la riqueza específica de murciélagos, diversidad y equitabilidad, a lo largo de un gradiente altitudinal en la vertiente Este de los Andes del Perú, Graham (1983) encuentra una importante reducción en la riqueza de especies, asociada con disminución de la abundancia (medida como ejemplares capturados por unidad de esfuerzo) y concluye que las disminuciones en temperatura, la complejidad ambiental y los niveles de abundancia de los recursos, los cuales pueden actuar de manera independiente o simultánea son los posibles factores causales de este fenómeno. Esto revela que, cualesquiera sean los factores causales, los representantes de las diferentes categorías funcionales responden a su acción de manera independiente. Por lo tanto, en cada caso será preciso hacer un escrutinio detallado de estos factores potenciales, que permita la postulación y puesta a prueba de las hipótesis explicativas correspondientes.

Para el caso concreto de las selvas nubladas de los Andes de Venezuela, la información se limitaba a las referencias de Davis (1966), La Val (1973), Handley (1976), Soriano y Molinari (1984) y Soriano *et al.* (1990), la cual proviene de programas de colectas, efectuadas en diferentes localidades, que no permiten tener una idea precisa del número real de especies que coexisten en un lugar dado y en consecuencia, dificultan establecer las comparaciones pertinentes respecto a localidades de menores elevaciones. La información que presentaré y discutiré más adelante, en las secciones correspondientes a las comunidades de montaña, proviene de un estudio sobre comunidades de mamíferos en la Cordillera de los Andes de Venezuela (Soriano *et al.* 1999), el cual aporta la lista más completa de los quirópteros de selvas nubladas andinas.

En este capítulo se examinará la información existente sobre el análisis funcional de comunidades de quirópteros neotropicales y se propondrán ligeros cambios en los enfoques usados hasta ahora. Para ello, se empezará por describir las características básicas de las categorías funcionales reconocibles en selvas húmedas de bajas elevaciones. He supuesto que tales comunidades están sometidas a lo que podríamos calificar como condiciones ideales desde el punto de vista de las variables ambientales más importantes, como son la temperatura y la humedad, las cuales operan en estos ambientes con su menor intensidad restrictiva, permitiendo la máxima expresión del potencial de alternativas funcionales de la comunidad. Mostraremos la utilidad del empleo de estas categorías en la comparación de comunidades sometidas a presiones ambientales semejantes, así como su sensibilidad en la discriminación entre comunidades asociadas a unidades ecológicas diferentes en localidades de bajas elevaciones. Finalmente, aplicaremos este análisis a comunidades de montaña en los altos Andes de Venezuela y discutiremos las posibles relaciones causales de las diferencias estructurales encontradas con las de bajas elevaciones.

2. ESTRUCTURA FUNCIONAL

Para la caracterización funcional de comunidades de quirópteros neotropicales, se puede considerar el hábito trófico y la talla del animal como los parámetros más relevantes del nicho, por su significación en la diferenciación ecológica de los componentes de la comunidad (McNab 1971a, Wilson 1973, Smith y Genoways 1974). Los mismos pueden ser utilizados para interpretar la riqueza de especies que caracteriza las localidades selváticas de bajas y medianas altitudes de la región neotropical, que discutiremos a continuación.

2.1. El hábito trófico

El régimen alimentario principal de cada especie nos permite establecer categorías independientes tales como las de insectívoros, frugívoros, nectarívoros, carnívoros, piscívoros y hematófagos (McNab 1971a, Wilson 1973, Fleming *et al.* 1972, Howell y Burch 1974, Fleming y Heithaus 1981, Bonaccorso 1979, Humphrey *et al.* 1983). Adicionalmente, variantes en la forma de procurarse el alimento, diferencias en talla, en ciertos rasgos anatómicos y en el uso del espacio de vuelo, entre las especies incluidas en una misma categoría, constituyen dimensiones adicionales del nicho, que permiten efectuar una segregación con mayor resolución (Handley 1967, Smith y Genoways 1974, Carranza *et al.* 1982, Humphrey *et al.* 1983, Soriano 1983, 1985). De esta manera, tanto en los insectívoros como en los frugívoros, que son los gremios más representados, pueden discriminarse dos estrategias generales de búsqueda y consumo claramente diferenciables:

Entre los comedores de insectos, pueden reconocerse los **insectívoros aéreos**, quienes capturan presas que están volando, en contraposición a los **insectívoros del follaje** quienes detectan y capturan presas que están posadas en el suelo o sobre las hojas. Los insectívoros

aéreos pueden a su vez movilizarse preferentemente en alguno de los distintos estratos dentro de la selva o inclusive por encima del dosel. Por ejemplo, los representantes de la familia Molossidae, despliegan su actividad sobre el dosel y tienen un comportamiento de vuelo que semeja al de las golondrinas (Fenton 1972, 1990, Norberg y Rayner 1987). Estas especies muestran un marcado estrechamiento de sus alas, que las hace más eficientes en la captura de presas en lugares abiertos. Por su parte, es corriente que los insectívoros del follaje posean orejas con pabellones alargados, lo cual les permite captar más eficazmente los sonidos de sus presas mientras están acechando posados en la vegetación (Norberg y Rayner 1987, Fenton 1990), esta estrategia optimiza su presupuesto energético al invertir menos energía en vuelo.

Entre los frugívoros distinguimos dos categorías, asociadas con la fenología y disposición espacial de las plantas: llamaremos **frugívoros nómadas** a las especies cuya estrategia consiste en alimentarse sobre árboles que muestran una producción masiva de frutos por individuo y de corta duración, en general los individuos están alejados espacialmente unos de otros. Estas características condicionan que las poblaciones de consumidores deban movilizarse hacia diferentes sectores del bosque según vaya agotándose el recurso en un sector y se inicie su producción en otro (Soriano 1983). Tal estrategia implica la renovación de los refugios diurnos en razón de estos desplazamientos. Morrison (1979) mostró que *Artibeus jamaicensis* puede realizar desplazamientos de hasta 10 km en una noche entre su refugio y su área de actividad. En contraste, la estrategia de los **frugívoros sedentarios** implica tener itinerarios de búsqueda más o menos fijos cada noche y consumir preferentemente frutos de plantas de producción continua a lo largo del año, pero que ofrecen pocos frutos maduros por noche (Soriano 1983).

La posesión de una u otra estrategia, confiere a las especies otros atributos adicionales (Tabla 1). En general, los nómadas poseen áreas vitales grandes y cambiantes, por lo que sus

refugios, ubicados generalmente en el follaje, cambiarán de acuerdo a estos desplazamientos. En tanto que los individuos de las especies sedentarias, disponen de áreas vitales proporcionalmente menores y fijas en el tiempo, mientras que sus refugios, tales como huecos de árboles y grutas, entre otros, serán más estables en el tiempo. La estrategia nómada es exclusiva de la subfamilia Stenodermatinae, con excepción del género *Sturnira*, que es sedentario junto con los representantes de las subfamilias Carolliinae, Phyllostominae. Resulta muy significativo que sólo sean nómadas los Stenodermatinae con rayas blancas en el dorso y/o faciales, lo cual representa un carácter adaptativo que les permite "romper" la imagen de búsqueda de un depredador diurno (hay que recordar que se refugian colgando entre hojas); es claro que este "disfraz" no tendría mucho valor adaptativo en animales con refugios más oscuros y menos expuestos como los utilizados por los sedentarios.

De acuerdo a sus preferencias alimentarias, algunas especies pueden ser ubicadas en más de una categoría funcional. Por ejemplo, una especie cuya dieta global incluya: 20% de insectos, 30% de nectar y 50% de frutas, de hecho pertenece a más de una categoría funcional; es decir, es 20% insectívora, 30% nectarívora y 50% frugívora. Esta gama alimentaria, hace difícil la ubicación de la especie en sólo una de las categorías en cuestión, pues al colocarla como frugívora (la categoría más importante de su dieta), se está desestimando al menos la mitad de su espectro alimentario. Wilson (1973) propuso el valor trófico (VT), como una fracción de la unidad, que representa la fracción de la especie que está contribuyendo a una determinada categoría trófica. De esta manera, la especie puede ser "descompuesta" en tres fragmentos: uno de 0,2 para la categoría de los insectívoros, otro de 0,3 para los nectarívoros y otra de 0,5 para los frugívoros. De igual manera, para una especie que sea estrictamente insectívora, su VT será 1,0 en esa categoría, y cero en todas las demás.

A partir de este razonamiento, Smith y Genoways (1974) consideran el valor de importancia (VI) de una determinada categoría trófica, como un porcentaje obtenido del cociente entre el total de valores tróficos en esa categoría y el número de especies de la comunidad, el cual puede expresarse de la siguiente manera:

$$VI = \frac{(\sum_{i=1}^S VT_i)}{S} \cdot 100$$

Donde VT_i representa el valor trófico de la especie i para la categoría en cuestión y S el número de especies en la comunidad.

Esta transformación puede ser confusa, pues al ser un porcentaje, los valores que se obtienen para cada papel trófico están influenciados por aquellos de las demás categorías. Por lo tanto, su empleo sólo tiene sentido para hacer la caracterización trófica y establecer las relacionetos de importancia de esos niveles en la misma comunidad; sin embargo, no es conveniente utilizarlo para hacer comparaciones entre localidades diferentes ni tampoco entre comunidades para una categoría dada.

Dada la relativa independencia que existe entre las diferentes categorías funcionales, para tales propósitos comparativos, es más adecuado el empleo de la suma de los valores tróficos (VT). Esta suma se hace para cada categoría trófica y es el valor total de los aportes de todas las especies a la misma. Propongo llamar Equivalentes Tróficos (ET) a ese valor total, el cual vendría expresado en unidades de especie, de acuerdo con la siguiente ecuación:

$$ET = \sum_{i=1}^S VT_i$$

Aunque no es obvio, el valor trófico (al ser una fracción de la unidad) puede interpretarse como la parte de la especie asociada a la categoría en cuestión, de tal suerte que la suma de las

contribuciones parciales de las especies a una categoría dada (por ejemplo, nectarívoros), representará el número hipotético de especies con $VT = 1$ para esa categoría. En el concepto de Equivalentes Tróficos subyace la idea de que en cada comunidad existe un número finito de especies con $VT = 1$ vinculadas a un determinado papel funcional. En consecuencia, los Equivalentes Tróficos son una medida de este número; es decir, del máximo número de especies que pueden ocupar una determinada categoría trófica dentro de la comunidad.

La clasificación por categorías, valores tróficos y equivalentes tróficos, permite separar funcionalmente las especies que componen una comunidad y lograr una caracterización más ecológica de la misma. De esta manera se pueden comparar comunidades pertenecientes a diferentes biomas e incluso a regiones biogeográficas distintas, así como también entre grupos zoológicos como aves y murciélagos.

2.2. Talla del animal

Tomando en cuenta que el gasto energético que hace un animal, al procurarse el alimento, es directamente proporcional a su tamaño (Kleiber 1972, McNab 1971b, 1982a, 1983, 1984). En el caso de animales que deben transportar en vuelo su alimento, desde el lugar de captura hasta el lugar donde lo come, los de mayor tamaño son capaces de transportar presas o frutos más grandes que los consumidos por animales de menor talla (Howell y Burch 1974). Lo cual representa una respuesta adaptativa que permite hacer una mejor explotación de los recursos alimentarios en un determinado ambiente (Howe y Smallwood 1982).

En trabajos realizados con aves (Klopfer y Mac Arthur 1961) y con murciélagos (Tamsitt 1967), se sugiere que entre las especies que conforman estos grupos, existen relaciones de talla semejantes a las encontradas por Hutchinson (1959) en invertebrados acuáticos, donde las

Tabla 1. Atributos que distinguen a los integrantes de las estrategias Nómada y Sedentaria en quirópteros frugívoros (modificado de Soriano 1983).

PATRÓN DE MOVIMIENTO	RASGOS CARACTERÍSTICOS				TAXA
	ÁREA VITAL	REFUGIO DIURNO	ATRIBUTOS MORFOECOLÓGICOS	ESTRATO PREFERENTE	
NÓMADA	Cambiante (grande)	Cambiante (follaje)	Rayas faciales Presentes	Alto (dosel)	Stenodermatinae excepto <i>Sturnira</i>
SEDENTARIO	Fija (pequeña)	Fijo (árboles huecos, grutas)	Rayas faciales Ausentes	Bajo (arbustivo)	Carollinae, Phyllostominae, <i>Sturnira</i>

diferencias de tamaño entre especies que utilizan recursos del mismo tipo, guardan entre sí una relación de 1,26 en medidas lineales, pero cuando se considera el peso, esta relación es de $2.0 = (1.26)^3$. Igualmente sugirieron que tales diferencias serían suficientes para evitar interacciones de competencia y permitir su coexistencia. Este podría ser el caso del género *Artibeus*, el cual puede coexistir hasta con cuatro de sus especies, guardando la relación antes mencionada (Tamsitt 1967). Sin embargo, compartimos el razonamiento de McNab (1971a), que sugiere que dos especies de murciélagos pueden coexistir usando, en parte, el mismo recurso y, en parte, recursos diferentes. De esta manera su relación de talla o peso podría ser sustancialmente menor. En otras palabras, para que se cumpla la relación expresada por Hutchinson, debe haber una alta sobreposición en la dieta de las especies involucradas. Por estas razones consideramos que las relaciones de peso o talla no son suficientes por sí solas para establecer separaciones ecológicas entre las especies, pero es posible combinar su aplicación con las categorías y valores tróficos para la construcción de matrices de nicho como proponen Smith y Genoways (1974).

3. LA ORGANIZACIÓN FUNCIONAL DE LAS COMUNIDADES DE QUIRÓPTEROS

3.1. Selvas pluviales de baja altitud

En el neotrópico, las selvas húmedas de baja altitud constituyen los ambientes que alojan las comunidades de quirópteros con el mayor número de especies en simpatria. Estos ambientes

están ampliamente extendidos y ocupan buena parte de Norte, Centro y Suramérica, donde comparten condiciones ambientales muy semejantes. Sin embargo, las distintas localidades están interrumpidas por otros ambientes menos húmedos o francamente secos, así como accidentes topográficos tales como cordilleras, con el consecuente efecto de insularidad que debió favorecer la diferenciación alopátrida de las especies. Al mismo tiempo, los cambios climáticos ocurridos durante el Pleistoceno produjeron la expansión y retracción recurrente de estos ambientes (Haffer 1979), añadiendo un ingrediente que favoreció el incremento de la diversidad biológica.

La interpretación de las consecuencias biológicas de estos hechos, nos permite hacer al menos dos predicciones a título hipotético:

Hipótesis 1: Las comunidades alejadas geográficamente, deben acusar diferencias en la composición taxonómica, proporcionales a la distancia de separación y grado de aislamiento.

Hipótesis 2: Por estar sometidas a presiones ambientales similares, esas comunidades deberían mostrar altas semejanzas en sus estructuras funcionales.

Para poner a prueba estas hipótesis se realizó el siguiente procedimiento: 1) Seleccionamos los listados de especies más completos disponibles, ofrecidos por diferentes autores para ocho localidades selváticas de tierras bajas de Norte, Centro, y Suramérica, unificando la nomenclatura de las especies de acuerdo a Wilson y Reeder (1993); 2) Analizamos la estructura funcional de cada comunidad; asignando a cada especie un V.T. de acuerdo a los valores aportados por Wilson (1973) y la información sobre dieta sintetizada por Gardner (1977)

(ver Apéndices 1-8). Con esta información calculamos los valores de E.T. para las diferentes categorías en cada comunidad (Apéndices 1-8); en la tabla 2a se resumen estos datos. 3) Realizamos dos matrices de similaridad, una taxonómica y otra funcional, utilizando para la primera, el coeficiente de similaridad cualitativo de Sørensen (C_S) y para la segunda, el coeficiente de similaridad cuantitativo de Sørensen (C_N , Magurran 1988).

En la matriz de similaridad taxonómica (Tabla 3) puede apreciarse que: i) entre las localidades consideradas existe una baja similaridad en su composición taxonómica, y ii) los valores de similaridad más bajos se encuentran entre las localidades más separadas geográficamente tales como Chiapas (México) con Loreto (Perú) y Guayana Francesa; paralelamente, los valores más altos de similaridad se observan entre las localidades más cercanas como los de La Selva (Costa Rica) y Barro Colorado (Panamá), seguido de Imataca (Venezuela) y Guayana Francesa, mientras el resto de las localidades muestran valores intermedios, lo cual apoya la predicción de la hipótesis 1.

Por otra parte, los resultados del análisis de similaridad funcional (Tabla 3) apoyan la hipótesis 2, pues al mostrar valores altos entre todas las localidades (C_N entre 0,78 y 0,94), ponen en evidencia que la organización funcional de esas comunidades responde a las mismas presiones ambientales, donde las especies que configuran cada una de las categorías, desempeñan papeles ecológicos equivalentes, independientemente de la afinidad que presenten sus listas taxonómicas.

3.2. Otros ambientes tropicales

En el ejemplo anterior, hemos visto que diferentes comunidades, sometidas a presiones ambientales semejantes, tales como las selvas húmedas de bajas elevaciones de América tropical,

Tabla 2. Equivalentes tróficos por categoría funcional en comunidades de quirópteros neotropicales de (a) selvas húmedas de tierras bajas (<500 m), escogidas en localidades de Norte, Centro y Sur América calculados en los Apéndices 1-8 y (b) selvas nubladas andinas de Venezuela y Perú (>2000 m), calculados en los Apéndices 9 y 10.

LOCALIDADES POR TIPO DE AMBIENTE	CAR	PIS	HEM	INS		FRU		NEC	No. spp.
				FOL	AER	NOM	SED		
(a) SELVAS DE TIERRAS BAJAS									
Montes Azules, Chiapas, Mex. ^a	2,7	0,8	3	11,5	25,5	11,4	6,4	2,7	64
La Selva, Costa Rica ^b	3,7	0,8	1	13,6	21,5	10,5	8,6	5,3	65
Barro Colorado, Panamá ^c	3,7	0,8	1	11,1	23,5	14,1	6,9	2,9	64
Sn Juan de Manapiare, Vzla. ^d	3,8	0,3	2	12,7	21,3	14,4	7,6	4,9	67
Imataca, Bolívar, Venezuela ^e	3,8	0,8	1	12,9	26,5	16,6	9,2	7,2	78
Manú, Perú ^f	3,8	0,8	2	11,3	15,5	22,5	10,8	4,3	71
Loreto, Perú ^g	2	0,3	1	11,1	16,3	14,9	10,7	4,7	61
Guayana Francesa ^h	3,9	0	1	16,3	23,0	15,2	10,1	5,5	75
PROMEDIOS	(3,4)	(0,6)	(1,5)	(12,6)	(21,6)	(15,0)	(8,8)	(4,7)	(68,1)
(b) SELVAS NUBLADAS ANDINAS									
Cordillera de Mérida, Vzla. ⁱ	0,0	0,0	1,0	5,8	8,0	7,5	7,5	2,2	32
Vilcabamba, Perú ^j	0,2	0,0	1,0	5,1	6,0	4,7	5,6	1,4	24
PROMEDIOS	(0,1)	(0,0)	(1,0)	(5,5)	(7,0)	(6,1)	(6,6)	(1,8)	(28,1)

Abreviaturas: CAR = Carnívoros, PIS = Piscívoros, HEM = Hematófagos, INS = Insectívoros, FOL = del Follaje, AER = Aéreos, FRU = Frugívoros, NOM = Nómadas, SED = Sedentarios, NEC = Nectarívoros. Fuente de las listas originales: ^a Medellín (1993), ^b Wilson (1990), ^c Voss y Emonds (1996), ^d Handley (1976), ^e Ochoa (1995), ^f Pacheco *et al.* (1993), ^g Ascorra *et al.* (1993), ^h Brosset *et al.* (1996), ⁱ Soriano *et al.* (1999) y ^j Graham (1983).

Tabla 3. Matriz de similitudes funcional y taxonómica entre comunidades de quirópteros neotropicales de selvas húmedas de tierras bajas, escogidas en localidades de Norte, Centro y Sur América y selvas nubladas andinas de Venezuela y Perú.

SIMILARIDAD FUNCIONAL

LOCALIDADES	Imataca	Manapiare	Guayana	La Selva	Barro	Loreto	Manú	Chiapas	Cordillera	Sierra de
	Venezuela	Venezuela	Francesa	Costa Rica	Colorado, Panamá	Perú	Perú	México	de Mérida Venezuela	Vilcabamba Perú
Imataca, Venezuela.	1	0,92	0,92	0,90	0,90	0,86	0,84	0,87	0,58	0,47
Manapiare, Ven.	0,69	1	0,93	0,94	0,94	0,89	0,85	0,91	0,64	0,52
Guayana Francesa	0,73	0,63	1	0,92	0,90	0,88	0,84	0,84	0,60	0,49
La Selva, Costa Rica	0,60	0,54	0,51	1	0,91	0,86	0,82	0,88	0,66	0,54
Barro Colorado, Pan.	0,59	0,61	0,53	0,76	1	0,87	0,83	0,93	0,65	0,54
Loreto, Perú	0,63	0,62	0,53	0,48	0,54	1	0,91	0,82	0,69	0,56
Manú, Perú	0,66	0,60	0,56	0,53	0,58	0,68	1	0,78	0,62	0,50
Chiapas, México	0,44	0,58	0,43	0,62	0,51	0,43	0,45	1	0,64	0,54
Cord.de Merida, Ven.	0,16	0,22	0,15	0,14	0,15	0,13	0,15	0,17	1	0,85
Vilcabamba, Perú	0,14	0,17	0,12	0,09	0,09	0,21	0,23	0,14	0,53	1

SIMILARIDAD TAXONOMICA

ofrecen estructuras funcionales parecidas. Surge entonces la pregunta: ¿Cómo responden las comunidades ante presiones ambientales diferentes?

En este caso veamos lo que ocurre al comparar localidades cercanas geográficamente, pero ubicadas en zonas de vida o unidades ecológicas distintas siguiendo gradientes contrastantes de humedad y temperatura. Para ello empleamos los listados más completos y confiables disponibles de Venezuela y de islas adyacentes, correspondientes a unidades ecológicas tales como selvas húmedas de baja altitud (Manapiare, Handley 1976 e Imataca, Ochoa 1995), bosques secos (Capatárida, Handley 1976), arbustales espinosos de Curaçao, Aruba (Husson 1960) y de Venezuela (Paraguaná, Handley 1976), selvas de galería de los Llanos de Venezuela (Ibáñez 1981), selvas estacionales andinas y selvas nubladas de Los Andes de la Cordillera de Mérida (Soriano *et al.* 1999), cuyas características ecológicas están detalladamente descritas en las correspondientes referencias bibliográficas.

Con la información de los E.T. de estas localidades (Apéndices 4, 5, 9-16), calculamos las similitudes funcionales entre las diferentes localidades, utilizando el índice cuantitativo de Sørensen (C_N), y construimos un dendrograma a partir de esos valores (Figura 1). En este dendrograma puede constatar el alto parecido estructural entre las comunidades asociadas a las mismas unidades ecológicas, contrariamente a lo que sucede entre las comunidades de unidades distintas; por ejemplo, las localidades correspondientes a zonas áridas, se muestran más parecidas entre sí que con el resto, lo mismo ocurre entre las localidades de selvas húmedas. Así, encontramos agrupadas a las comunidades que proceden de localidades ubicadas en el mismo tipo de unidad ecológica, demostrando su semejante estructura funcional.

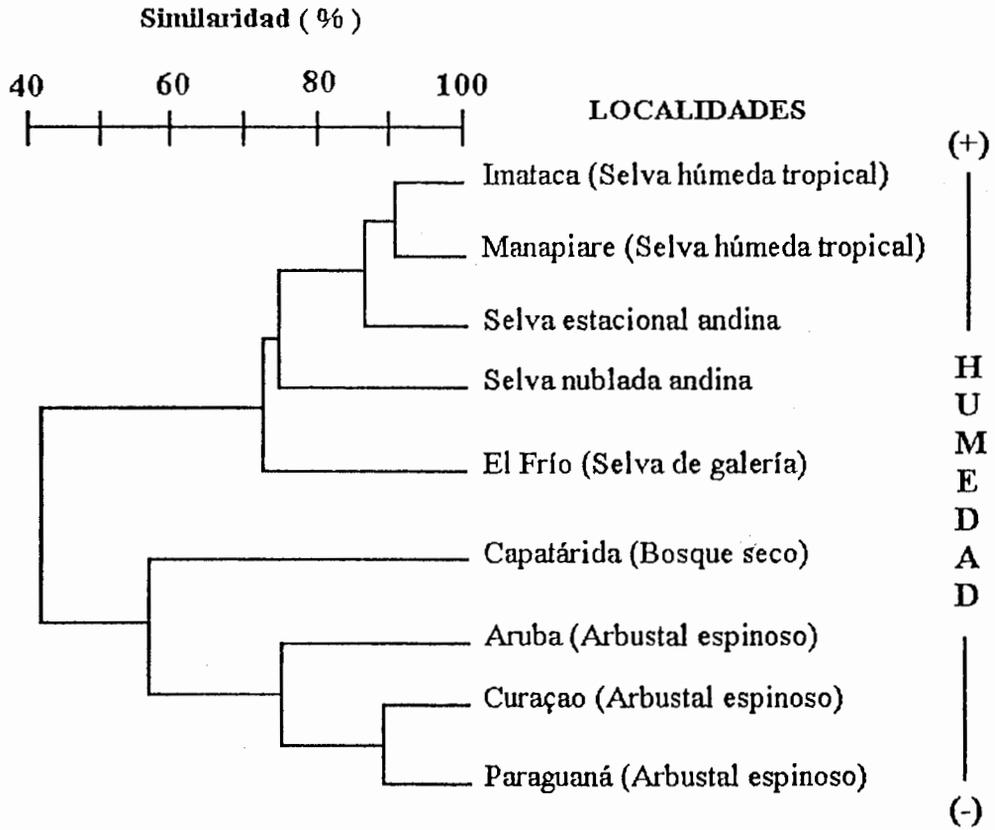


Figura 1. Dendrograma de similaridad funcional entre comunidades de murciélagos de diferentes localidades; entre paréntesis unidad ecológica y precipitación anual.

3.3. Selvas nubladas andinas

El primer rasgo que distingue a las comunidades de murciélagos en un gradiente altitudinal es una drástica reducción en el número de especies que las constituyen (Graham 1983, Fleming 1986). En los Andes Venezolanos, tal reducción no se experimenta de manera equitativa entre las distintas categorías funcionales (Soriano *et al.* 1999, Figura 2), donde se aprecia que el gremio de los insectívoros parece ser el responsable directo de la declinación general, al mostrar una alta correlación con el total de los murciélagos (coeficiente de correlación de Spearman $r_s = 0.99$; $n = 3$; $p = 0.05$). Por el contrario, el resto de las categorías funcionales declinan siguiendo una tendencia más moderada. Más adelante volveremos a insistir sobre ¿qué factores determinan la respuesta distinta de los insectívoros?

Las selvas nubladas de Mérida y las de los Andes del Perú comparten características ambientales semejantes, tales como alta nubosidad, niveles de precipitación y bajas temperaturas, así como características fisonómicas de la vegetación. Ambas comunidades de selvas montanas comparten poco más de la mitad de sus especies (Apéndices 9 y 10), por lo que presentan un bajo valor de similaridad taxonómica ($C_s = 0,53$, Tabla 3), en virtud de unos 2000 km que separan a estas localidades; lo cual reafirma una de las predicciones de la hipótesis 1. Igualmente, exhiben muy similares estructuras funcionales ($C_N = 0,85$), revelando respuestas comunitarias semejantes a las presiones ambientales de las altas montañas.

Por otra parte, estas selvas muestran una muy baja similaridad taxonómica, cuando hacemos una comparación con las de baja elevación más cercanas geográficamente, donde los C_s apenas alcanzan valores máximos de 0,24 (Tabla 3). La drástica reducción de los valores de similaridad taxonómica puede interpretarse como la consecuencia de la acción conjunta de dos

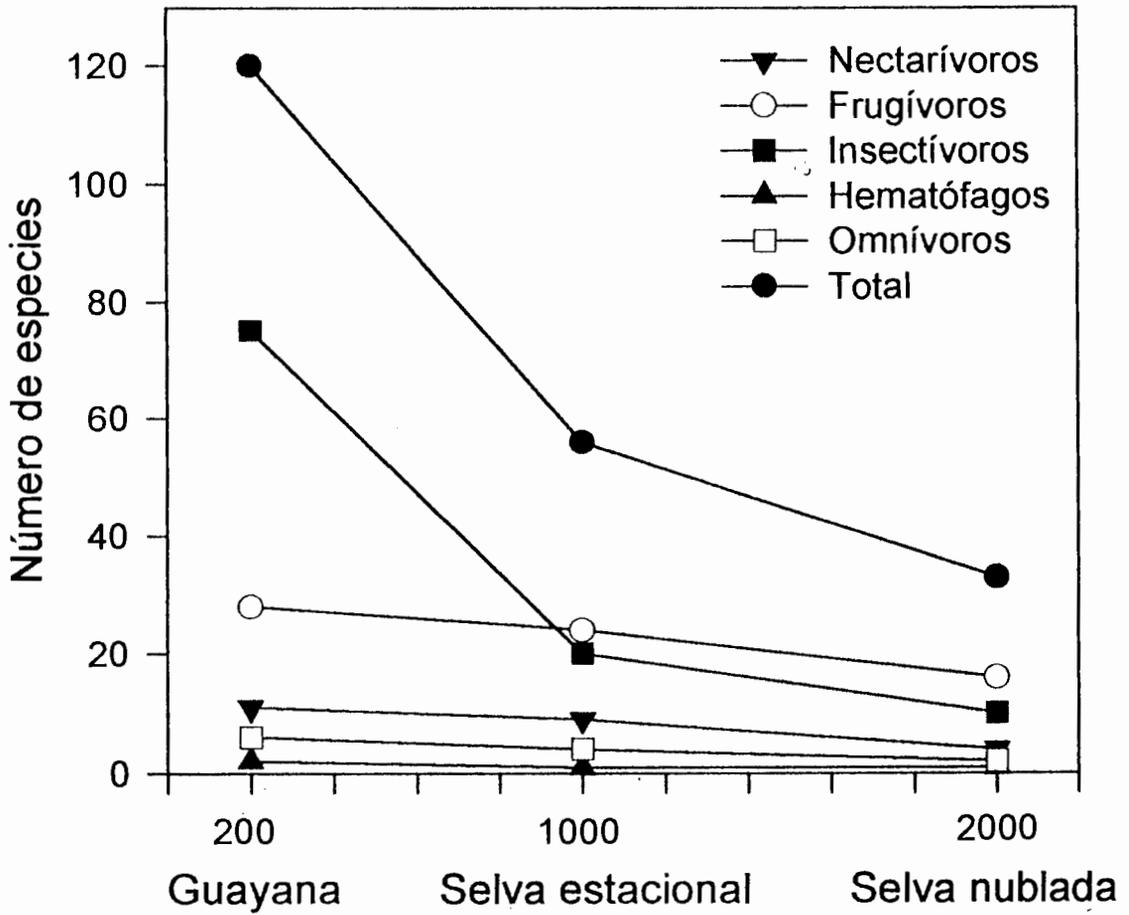


Figura 2. Cambios en el número de especies de murciélagos por gremio a lo largo de un gradiente altitudinal (tomado de Soriano *et al.* 1999)

causas: i) una importante reducción en el número de especies que ocurre en las comunidades andinas y ii) la sustitución de unas especies por otras propias de las tierras altas.

Adicionalmente, ambas selvas montanas acusan poca similaridad funcional respecto a las de baja altitud, presentando valores de C_N que oscilan entre 0,47 y 0,56 para las selvas nubladas de Mérida y entre 0,47 y 0,54 para las del Perú (Tabla 3). Dicha comparación nos permite apreciar que mientras ambas comunidades montanas muestran valores muy cercanos de E.T. (Tabla 2b), sus promedios difieren ampliamente de los que exhiben las selvas de baja altitud (Tabla 2a). Destaca la desaparición de las categorías de los carnívoros y de los piscívoros, los insectívoros muestran una reducción del 75%, mientras que los hematófagos, los nectarívoros y los frugívoros (tomados de manera global) reducen su riqueza a la mitad. No obstante, puede notarse que el descenso experimentado por los frugívoros nómadas supera ampliamente al de los sedentarios.

Para poder ponderar los posibles factores causantes de las diferencias observadas en los valores de similaridad funcional, examinemos en detalle aquellos compartimentos de la estructura funcional que sufren mayores modificaciones. Para ello, construimos una matriz de nicho de dos dimensiones con las especies de selvas nubladas de Mérida siguiendo los criterios empleados por Smith y Genoways (1974), donde aparece la talla como un elemento adicional (Tabla 4). En esta matriz, ordenamos las especies por categorías de tamaño y expresamos los valores tróficos (V.T.) correspondientes en cada categoría funcional, siguiendo el criterio de Wilson (1973), complementado con la información aportada por Gardner (1977). El valor correspondiente en E.T. para cada categoría funcional, se obtiene de la suma de las contribuciones parciales de cada especie dentro de cada categoría de tamaño.

La configuración obtenida en la matriz de nicho (Tabla 4) muestra que en las comunidades de selvas nubladas montanas de Mérida destacan dos características relevantes, que las diferencian de aquellas de selvas húmedas de baja altitud:

i) *Simplificación trófica*: Los datos de valor de importancia de las categorías funcionales muestran que la comunidad se estructura fundamentalmente sobre la base de dietas frugívoras e insectívoras con un pequeño aporte de los nectarívoros. El resto de las categorías no están representadas o su contribución es muy baja. Este último caso lo ejemplifican los hematófagos, cuya presencia en las selvas nubladas está asociada con áreas intervenidas, donde se realiza ganadería.

ii) *Segregación trófica de tamaños*: Las especies de menor masa corporal son principalmente insectívoras, mientras que la relación inversa se observa para las frugívoras. En particular, las especies frugívoras nómadas son todas de gran tamaño, y las representantes de especies frugívoras sedentarias de pequeña talla, son en realidad nectarívoras que ocasionalmente consumen frutos. Es notable la alta concentración de especies en la categoría media de tamaños (11-20 g).

4. POSIBLES DETERMINANTES DE LOS CAMBIOS ESTRUCTURALES

La carnivoría como gremio está conformada por muy pocas especies, las cuales habitan en su totalidad en selvas de baja altitud. En estos ambientes, la riqueza y/o la densidad poblacional de las potenciales presas (anfibios, lagartos, aves, roedores y otros murciélagos) debe ser, muy superior a las que podemos encontrar en cualquier ambiente de selva nublada. Al menos en aves,

Terborgh (1971) ha demostrado la veracidad de esta afirmación. Por lo tanto, la insuficiente abundancia de los recursos puede ser uno de los factores determinantes de la ausencia de esta categoría funcional en las selvas de alta montaña.

La piscivoría está imposibilitada como estrategia alimentaria por la forma torrentosa como se desplazan las corrientes de agua, impidiendo que estos murciélagos puedan conseguir sus presas (peces e insectos) aunque ellas existieran en cantidad suficiente, ya que su forma de pesca sólo puede realizarse en aguas tranquilas.

Adicionalmente, la baja riqueza y densidad de las presas puede ser un limitante. De las dos especies de *Noctilio* (único género de piscívoros en América), sólo *N. leporinus* se alimenta realmente de peces, pues según observaciones de Hooper y Brown (1968) y Howell y Burch (1974), los insectos parecen constituir la base fundamental de la dieta de *N. albiventris*.

La presencia de hematófagos no es sencilla de explicar, puesto que en ambientes de alta montaña cabría esperar la ausencia de vampiros, con base en dos consideraciones importantes: la primera es de índole fisiológica; y la segunda tiene que ver con la disponibilidad de suficiente volumen de sangre para mantener sus poblaciones. McNab (1973) mostró evidencias de la incapacidad fisiológica de los vampiros para mantenerse por encima de los 2000 m en virtud de su dieta, compuesta básicamente de proteínas y nula en azúcares; por lo tanto, sus tasas metabólicas son demasiado bajas para compensar las pérdidas de calor ocasionadas por las demandas del ambiente, impidiéndoles mantener un presupuesto energético positivo. Las escasas capturas de vampiros por encima de 2000 m están asociadas con la cercanía de potreros, donde se desarrollan actividades ganaderas, lo cual incrementa artificialmente la disponibilidad de sangre para estos animales (P. Soriano obs. pers.). Dada la capacidad de vuelo mostrada por *Desmodus rotundus*, que puede cubrir distancias mayores de 5 km para ir desde su refugio hasta su presa (Lew 1987),

Tabla 4. Matriz de nicho en dos dimensiones para las especies de las selvas nubladas andinas de Mérida. En los recuadros se presentan los valores de importancia (VI), equivalentes tróficos (ET) y valores tróficos (VT) de las diferentes especies de la comunidad, tomadas de Soriano *et al.* (1999, Apéndice 9) y abreviadas como: *A. cen.* *Ametrida centurio*, *A. cau.* *Anoura caudifera*, *A. geo.* *A. geoffroyi*, *A. lat.* *A. latidens*, *A. lui.* *A. luimanueli*, *A. amp.* *Artibeus amplus*, *A. lit.* *A. lituratus*, *Car. bre.* *Carollia brevicauda*, *D. gla.* *Dermanura glauca*, *D. rot.* *Desmodus rotundus*, *E. har.* *Enchisthenes hartii*, *E. bra.* *Eptesicus brasiliensis*, *E. fus.* *E. fuscus*, *E. mon.* *E. montosus*, *H. mon.* *Histiotus montanus*, *H. hum.* *H. humboldti*, *L. cin.* *Lasiurus cinereus* *L. bor.* *L. borealis*, *L. ega.* *L. ega*, *M. mic.* *Micronycteris microlis*, *M. oxy.* *Myotis oxyotus*, *P. umb.* *Platyrrhinus umbratus*, *P. vit.* *P. vittatus*, *S. tox.* *Sphaeronycteris toxophyllum*, *S. ara.* *Sturnira aratathomasi*, *S. bid.* *S. bidens*, *S. bog.* *S. bogotensis*, *S. ery.* *S. erythromos*, *S. lil.* *S. lilium*, *S. lud.* *S. ludovici* y *T. bra.* *Tadarida brasiliensis*. Los valores entre paréntesis representan las contribuciones parciales de las especies en la celda a la categoría funcional en cuestión.

CATEGORÍAS FUNCIONALES	V.I. (%)	E.T. (spp.)	CATEGORÍAS DE TAMAÑO (masa corporal en g)					
			> 5	6-10	11-20	21-40	41-80	>81
Carnívoros								
Piscívoros								
Hematófagos	3.1	1.0				<i>D. rot.</i> 1.0 (1.0)		
Insectívoros del Follaje	18.1	5.8	<i>M. mic.</i> 0.8 (0.8)	<i>A. cau.</i> 0.5 <i>A. lat.</i> 0.5 <i>A. lui.</i> 0.5 <i>H. hum.</i> 1.0 <i>H. mon.</i> 1.0 (3.5)	<i>A. cul.</i> 0.5 <i>A. geo.</i> 0.5 <i>C. bre.</i> 0.2 <i>E. har.</i> 0.1 <i>D. gla.</i> 0.1 (1.4)		<i>A. lit.</i> 0.1 (0.1)	
Insectívoros Aéreos	25.0	8.0	<i>M. oxy.</i> 1.0 (1.0)	<i>L. bor.</i> 1.0 <i>E. bra.</i> 1.0 <i>E. mon.</i> 1.0 (3.0)	<i>L. ega.</i> 1.0 <i>L. cin.</i> 1.0 <i>E. fus.</i> 1.0 <i>T. bra.</i> 1.0 (4.0)			
Frugívoros - Nómadas	23.4	7.5			<i>E. har.</i> 0.9 <i>D. gla.</i> 0.8 <i>S. tox.</i> 1.0 <i>A. cen.</i> 1.0 (3.7)	<i>P. umb.</i> 1.0 (1.0)	<i>A. amp.</i> 1.0 <i>A. lit.</i> 0.8 <i>P. vit.</i> 1.0 (2.8)	
Frugívoros Sedentarios	23.4	7.5	<i>M. mic.</i> .2 (0.2)	<i>A. cau.</i> 0.1 <i>A. lat.</i> 0.1 <i>A. lui.</i> 0.1 (0.3)	<i>A. cul.</i> 0.1 <i>A. geo.</i> 0.1 <i>C. bre.</i> 0.8 <i>S. ery.</i> 1.0 <i>S. bid.</i> 1.0 <i>S. lil.</i> 1.0 (4.0)	<i>S. bog.</i> 1.0 <i>S. lud.</i> 1.0 (2.0)	<i>S. ara.</i> 1.0 (1.0)	
Nectarívoros	6.9	2.2		<i>A. cau.</i> 0.4 <i>A. lat.</i> 0.4 <i>A. lui.</i> 0.4 (1.2)	<i>A. cul.</i> 0.4 <i>A. geo.</i> 0.4 <i>D. gla.</i> 0.1 (0.9)		<i>A. lit.</i> 0.1 (0.1)	
TOTALES	99.9	32	2	8	14	4	4	

se puede postular que esta especie no es un integrante propio de las selvas nubladas, sino que las incursiona desde ambientes de menor altitud, siendo su detección el producto de un artefacto producido por la actividad antrópica.

Los insectívoros son el grupo funcional más afectado. Para explicar este comportamiento, examinaremos dos posibles hipótesis: disminución de los recursos alimentarios y disminución de la temperatura ambiente.

i) Disminución de los recursos alimentarios. La explicación más simplista, es considerar que el factor fundamental es la disminución de los recursos. De ser cierta esta explicación, debería ocurrir una reducción altitudinal equitativa del número de especies de murciélagos que afecte por igual a todos los taxa insectívoros. En este caso, la distribución por familias debería ser como la presentada en la Tabla 5 (valores esperados), obtenida de la distribución promedio de selvas húmedas tropicales de baja altitud. La distribución real observada en las selvas nubladas andinas no concuerda con la esperada si la disminución fuera equitativa (χ^2 , diferencia significativa $\alpha < 0,001$).

En las comunidades neotropicales de tierras bajas analizadas, el gremio de los insectívoros comprende un número alto de especies simpátridas (entre 31 y 46), lo cual puede explicarse por la posesión de distintas estrategias de búsqueda del alimento y características anatómicas. De acuerdo a esto, pueden distinguirse al menos tres vías alternativas, no excluyentes, cuya adecuada combinación permite una explotación integral y eficiente de los recursos alimentarios disponibles (Norberg y Rayner 1987): i) estratificación vertical de las áreas de actividad, ii) variación de la talla de las especies de murciélagos dentro de cada estrato, de manera que cada especie consume preferencialmente presas dentro de ciertos límites de tamaño, y iii) variación de las características

Tabla 5. Murciélagos insectívoros de las selvas nubladas andinas y sus valores esperados de acuerdo a su distribución por familias en selvas de tierras bajas (Fuente de los datos: ver Tabla 2).

Familias de Chiroptera	Selvas húmedas de tierras bajas													Selvas nubladas andinas		
	Mana	Ima	Guayana Francesa	Manú	Loreto	BCI	La Selva	Chiapas	No. medio	Distribución porcentual	Mérida Vzla.	Vilca bamba Perú	Distribución esperada	Distribución esperada		
	Vzla.	Vzla.	Vzla.	Perú	Perú	Pana má	Costa Rica	México	spp.							
Emballonuridae	10	9	7	5	4	4	7	8	6	7,0	17,3	0	0	0	1,8	
Noctilionidae	1	2	0	2	1	2	2	2	2	1,5	3,7	0	0	0	0,5	
Mormoopidae	1	1	3	0	1	2	2	2	4	1,8	4,4	0	0	0	0,4	
Phyllostomidae	19	18	24	15	14	16	19	19	15	17,5	43,2	1	2	1,5	4,5	
Thyropteridae	0	1	2	1	1	2	1	1	1	1,1	2,7	0	0	0	0,3	
Natalidae	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0,3	0,7	0	0	0	0,1	
Funpteridae	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0,5	1,2	0	0	0	0,1	
Vespertilionidae	5	6	4	6	5	5	7	7	9	5,9	14,6	9	8	8,5	1,5	
Molossidae	6	9	6	2	4	6	2	4	4	4,9	12,1	1	0	0,5	1,3	
TOTALES	42	46	47	32	31	41	42	42	42	40,5	99,9	11	10	10,5	10,5	

Las selvas nubladas andinas muestran diferencias significativas entre los valores esperados y observados de insectívoros (χ^2 calculado = 38,4; $\chi^2 = 20,5$; para $\alpha = 0,001$).

anatómicas vinculadas con la masticación y la dureza de las presas, de manera que por estrato, cada grupo de tamaño tiene posibilidad de consumir presas con distinto grado de dureza.

Aunque no existen trabajos en selvas bajas que ilustren lo anterior, en el bolsón semiárido interandino de Lagunillas, en la Cordillera de Mérida, el Vespertilionidae *Rhogeessa mimutilla*, cuya masa corporal no supera los tres gramos, selecciona insectos de muy pequeña talla y de textura blanda, lo cual concuerda con su poco desarrollada musculatura masticatoria (Sosa *et al.* 1996).

Los integrantes de ocho de las nueve familias de quirópteros que habitan el neotrópico, exhiben hábitos alimentarios estricta o principalmente insectívoros; sin embargo, sólo dos de estas familias (Vespertilionidae y Molossidae) están representadas en las comunidades de alta montaña, lo cual concuerda con el hecho de que tales familias también son las únicas cuyo reparto geográfico supera ampliamente los límites tropicales en Norte y Suramérica (Koopman 1982, McNab 1982a). Igualmente, la ausencia de las familias Emballonuridae, Mormoopidae, Thyropteridae, Furipteridae y Natalidae, cuya distribución se restringe a la franja intertropical, convierte al argumento de la ausencia o escasa abundancia de recursos alimentarios (insectos) en estos ambientes en una explicación poco satisfactoria.

Aunque no hay duda de que en las comunidades de alta montaña los recursos alimentarios están en menor cuantía que en aquellas de tierras bajas (Terborgh 1971), no parece lógico suponer que su disminución sea el factor determinante del aparente sesgo taxonómico observado, pues el conjunto de los representantes del resto de las familias exhibe todo el espectro de posibilidades adaptativas antes descrito. Bajo estas consideraciones, cabría esperar, además, la presencia de especies de algunas de las familias de origen y distribución neotropicales. Alvarez y Alvarez (1994) y Narváez y Soriano (1996) muestran que las comunidades de mariposas

nocturnas de la Familia Sphingidae en la Cordillera de Mérida, acusan una reducción de un 40% en el número de especies y ciertos cambios en la estructura de tamaños, en comparación con comunidades de tierras bajas. Especulando que en otros grupos de insectos el fenómeno podría ser similar, no parece probable que desaparezcan sólo los tipos de presa consumidos por los representantes de las familias ausentes, que son las restringidas al neotrópico.

ii) La disminución de la temperatura. En las comunidades de murciélagos montanas, la altitud no puede ser el desencadenante directo de este tipo de cambios de su estructura funcional; sin embargo, la disminución de la temperatura con la altitud puede ser este factor. En Los Andes, el gradiente térmico altitudinal es de 0,6 °C por cada 100 m (Sarmiento 1986); pudiendo así operar como el factor ambiental restrictivo de algunas especies en particular, inclusive de grupos relacionados filogenéticamente. Por otra parte, las variaciones en el metabolismo basal observadas en los murciélagos, se relacionan primordialmente con la masa corporal y el hábito trófico (McNab 1969, 1970, 1982a, 1982b, 1983, 1984, 1986). Así, los murciélagos con hábito trófico insectívoro o hematófago tienen tasas metabólicas bajas, murciélagos con dietas combinadas (frugívoro-carnívoro) poseen tasas metabólicas entre bajas e intermedias; en los frugívoros, las tasas metabólicas son altas y llegan a ser muy altas en el caso de los néctar-polinívoros. Asociada al metabolismo basal se encuentra la capacidad de regulación de la temperatura corporal; por lo tanto, dentro de un mismo régimen alimentario, los murciélagos grandes regulan mejor su temperatura que los pequeños, a consecuencia de su alta razón superficie / volumen (McNab 1971b, 1983). Igualmente, para murciélagos de una masa corporal dada, los insectívoros mantienen temperaturas corporales menores y éstas dependen más de las variaciones de la temperatura ambiental que en los frugívoros.

En altitudes comprendidas entre los 2000 y 3000 m existe una reducción en la temperatura media que oscila entre 7 y 10 °C con respecto a localidades de bajas elevaciones. Por lo tanto, las bajas temperatura de los ambientes de montaña pueden imponer a los endotermos importantes restricciones de tipo fisiológico en la posesión de un balance energético adecuado. Los miembros de las familias Emballonuridae, Thyropteridae y Natalidae, rara vez sobrepasan los 1000 m de elevación, como es el caso de los Mormoopidae *Pteronotus davyi*, *P. parnellii* *P. personatus* y *Mormoops megalophylla* quienes muestran bajas tasas metabólicas ligeramente inferiores de las esperadas para su masa corporal, altos valores de conductancia térmica, no resisten temperaturas por debajo de 15°C y son incapaces de entrar en torpor (Bonaccorso *et al.* 1992). Por otra parte, Genoud *et al.* (1990) encuentran resultados semejantes en el Natalidae *Natalus tuminostris*, mientras que el Emballonuridae *Peropterix macrotis*, mostró ser más tolerante a condiciones menos cálidas, lo cual concuerda con su presencia en ambientes térmicamente más cálidos.

Basándonos en los hechos anteriormente descritos, cabría suponer que los quirópteros de origen tropical poseen una baja capacidad de adaptación a condiciones ambientales con temperaturas medias relativamente bajas, las cuales demandarían tasas metabólicas superiores a sus límites fisiológicos, puesto que todos sus integrantes son de hábitos tróficos estrictamente insectívoros y tallas reducidas. Otro argumento que apoya esta interpretación es el hecho de que muchos de los Vespertilionidae de selvas nubladas, tales como *Myotis oxyotus*, *Histiotus montanus*, *Eptesicus fuscus* y *Eptesicus montosus* son especies asociadas a localidades de montaña en la franja intertropical (Handley 1976, Linares 1998) y algunas de ellas poseen amplias distribuciones que abarcan ambos hemisferios del continente (Koopman 1982). Igualmente, corresponden a géneros cuyos representantes poseen tamaños corporales relativamente grandes dentro de la Familia, o a especies grandes dentro del género.

A pesar de que el número de especies de insectívoros aéreos, muestra variaciones relativamente grandes entre las localidades de bajas elevaciones, estas diferencias son menores que cuando las comparamos con las de las selvas nubladas (Tabla 2). Tal situación puede deberse al hecho de que los contribuyentes a esta categoría son en su mayoría insectívoros estrictos (obligados), quienes generalmente exhiben tasas metabólicas por debajo de lo esperado para su masa corporal, este hecho puede limitar su capacidad para ocupar ambientes en los cuales, la regulación térmica demandaría valores de sus tasas metabólicas, que podrían estar por encima de lo que permiten sus presupuestos energéticos. En contraste, las especies asociadas a la categoría de los insectívoros del follaje, en su gran mayoría pueden complementar su dieta con frutos, como es el caso de muchos Phyllostominae (Gardner 1977), lo cual les permitiría aumentar su metabolismo basal y superar de esta manera la limitante fisiológica del grupo anterior. Esta puede ser la causa de las pocas diferencias que se observan para este grupo entre las selvas nubladas y las selvas de baja altura.

En cuanto a la frugivoría, son bien conocidas las relaciones de dependencia que poseen todas las selvas siempreverdes tropicales con los dispersores vertebrados, en las que se incluyen las selvas nubladas, que supone la participación de un cierto colectivo de dispersores voladores (aves y murciélagos). En este caso es preciso destacar que la reducción, a la mitad, en el número promedio de frugívoros que acusan las selvas nubladas (Tabla 2b) recae casi en su totalidad en la categoría de los frugívoros nómadas, esto se debe a la casi total ausencia de especies en las categorías de talla pequeña, representadas en los géneros *Platyrrhinus*, *Artibeus* (*Dermamura*), *Ectophylla*, *Mesophylla*, *Uroderma*, *Vampyressa* y *Chiroderma*. En los frugívoros sedentarios, por el contrario, no cambia sustancialmente su número de especies, pero opera un casi total reemplazo de las especies de tierras bajas por especies exclusivas de ambientes montanos. Es

notable el caso de la gran diversificación de especies del género *Sturnira*, donde están representadas especies exclusivamente asociadas a estos ambientes de alta montaña, que pueden mantener hasta cinco especies en simpatria (Soriano *et al.* 1999).

La drástica reducción de representantes de pequeña talla en los gremios más importantes (insectívoros y frugívoros), podría indicar hacia las limitaciones fisiológicas ligadas a la capacidad termorreguladora, como posible obstáculo que impide a estos animales la colonización de ambientes fríos. De la misma manera, la sustitución altitudinal sugiere que las especies de tierras altas deben poseer ciertos rasgos adaptativos, que les permiten adecuarse a estos ambientes, pero que al mismo tiempo, hacen incompatible su presencia en los niveles bajos del gradiente altitudinal, dando como resultado la existencia de especies características de tierras altas y viceversa. Es de esperar que, en este caso, el determinante también sea de índole fisiológica y vinculado a la capacidad termorreguladora, pues el tipo de alimento que consumen en uno u otro ambiente es básicamente el mismo, mientras que las otras condiciones del medio ambiente físico se mantienen similares.

Sobre la base de las consideraciones fisiológicas antes mencionadas, se esperaría que los néctar-polinívoros sean los más aventajados en tales condiciones ambientales, debido a que el alto contenido de azúcares en sus dietas les proporciona una fuente permanente de energía disponible. Sin embargo, en este caso son las plantas las que podrían encarar las limitaciones. Stiles (1978) señala que las temperaturas más bajas a mayores elevaciones limitan la producción de néctar y plantea el caso de *Inga vera*, la cual a bajas elevaciones presenta el pico de producción de néctar a principios de la noche, pero al incrementar la altitud, la temperatura óptima para la secreción del néctar se observa en horas más tempranas, de manera que por encima de los 1000 m de altitud, la producción de néctar ocurre en horas de la media tarde, lo cual lo hace inaccesible para los

murciélagos, pero no para los colibríes. No obstante, la reducción en esta categoría funcional no es tan pronunciada como en el resto, y es notable la presencia de varias especies del género *Anoura*, que al igual que *Sturnira* muestra su mayor diversificación en ambientes de montaña (ver Apéndices 1-10).

Los indicios que hacen presumir que las bajas temperaturas constituyan el factor determinante de los rasgos estructurales de las comunidades de selvas nubladas pueden resumirse como sigue: i) reducción en el número de especies de pequeña talla (Tabla 4), ii) sustitución altitudinal en las especies de frugívoros, iii) ausencia de familias de insectívoros con distribución restringida a la región inter-tropical, iv) presencia de especies de Vespertilionidae y Molossidae con amplias distribuciones geográficas que, en su mayoría, superan ampliamente los límites tropicales y en muchos casos su distribución tropical se restringe a las regiones montañosas, como el caso de *Lasiurus cinereus*, *L. borealis*, *Histiotus* spp., *Eptesicus fuscus*, *Myotis oxyotus*, *M. keaysi* y *Tadarida brasiliensis*, lo cual implica la posesión de adaptaciones a condiciones ambientales frías.

De ser cierto que los cambios observados en la estructura funcional de las comunidades de alta montaña son debidos a respuestas fisiológicas diferenciales por parte de los integrantes de cada gremio. Entre estas respuestas, cabe esperar que la actividad metabólica de las especies de cada grupo se caracterice por manifestar uno o varios de los siguientes rasgos distintivos: i) un desplazamiento de la zona de termoneutralidad hacia valores de temperatura inferiores, disminuyendo su conductancia térmica, ii) un incremento en su tasa de metabolismo de base y de su conductancia térmica, manteniendo constante la ZTN, iii) una respuesta intermedia entre las anteriores, que involucra aumento de la TMB, desplazamiento de la ZTN, manteniendo constante la conductancia térmica. En caso de no darse algunas de las predicciones mencionadas, otras

alternativas que podrían contribuir a mantener el balance energético serían iv) torpor facultativo o v) la pérdida circadiana de la endotermia, es decir, que por debajo de ciertas temperaturas ambientales, los animales dejan que la temperatura corporal fluctúe de acuerdo con la del ambiente (torpor diario obligado).

La ausencia de estudios sobre la caracterización metabólica de especies de montaña en el neotrópico, no han permitido aún poner a prueba estas hipótesis, pero se abre un campo de trabajo interesante para investigaciones en esta dirección, pues la puesta en evidencia de estas predicciones requiere de trabajo experimental, sobre la caracterización de los parámetros metabólicos básicos de las especies típicas de las selvas nubladas andinas, tales como metabolismo de reposo y conductancia térmica, que permitan constatar la existencia de comportamientos fisiológicos diferentes al ser comparados con los de las especies de tierras bajas, así como entre las especies de diferentes gremios o grupos funcionales. Los resultados de esas caracterizaciones, así como las comparaciones mencionadas serán mostrados y discutidos en la siguiente parte.

PARTE II

DETERMINANTES ECOFISIOLÓGICOS DE LOS CAMBIOS EN LA ESTRUCTURA FUNCIONAL

1. INTRODUCCIÓN

En el capítulo precedente hemos visto que el estudio comparativo de la composición taxonómica y funcional de las comunidades de quirópteros, de selvas húmedas de tierras bajas y de selvas nubladas andinas, a través de grupos funcionales, tales como categorías tróficas, es más útil en la interpretación ecológica de la estructura comunitaria que la simple comparación de listas de especies. También vimos que en las comunidades de selvas nubladas andinas, además de exhibir una mayor simplicidad taxonómica y funcional, destacan los frugívoros como la categoría trófica más importante, en contraste con las selvas de baja altitud, donde dominan los insectívoros y las estructuras taxonómica y funcional son máximas.

Hemos postulado que los cambios observados en la "riqueza interna" de los grupos funcionales de las comunidades de montaña, asociados con la altitud, tienen su explicación en las capacidades de respuesta de cada especie ante las exigencias termorreguladoras del ambiente, las cuales pueden ser diferentes de acuerdo a la especie y se relacionan directamente con su régimen alimentario. Aparentemente los insectívoros de origen neotropical tienen un "techo" en su

distribución altitudinal que les impide acceder a las selvas nubladas andinas y los únicos que alcanzan estas selvas, pertenecen a la familia Vespertilionidae, de origen neártico, y algunos representantes de los Molossidae.

Estos postulados se apoyan en ciertas premisas relacionadas con principios teóricos básicos del comportamiento fisiológico de los animales endotermos, que resumiremos a continuación:

1.1. Consideraciones teóricas básicas

Entre un animal endotermo y su ambiente existe, generalmente, una diferencia de temperatura positiva; por lo tanto, hay una pérdida de calor hacia el medio ambiente a través de mecanismos como radiación, conducción, convección o evaporación. La conductancia térmica (C), es una medida que expresa la facilidad con la cual el calor es intercambiado por todas estas vías entre el cuerpo del animal y el ambiente que le rodea. En nuestro caso, la conductancia térmica se simplifica, al excluir la pérdida de calor por evaporación, en razón de que a las temperaturas bajas o moderadas, que se emplean en la caracterización metabólica, el enfriamiento por evaporación tiene poco significado (5-15% de la pérdida total en la zona de termoneutralidad, McNab 1980). Por lo tanto, en lo sucesivo nos referiremos a la conductancia térmica húmeda (C'), que es un coeficiente de transferencia calórica que modifica la proporcionalidad existente entre la pérdida de calor, el metabolismo y el diferencial de temperatura entre un objeto y el exterior (Modelo simplificado de Burton-Scholander, Arends 1985). Así, el metabolismo de reposo (M) vendría expresado por:

$$M = dQ/dt = C' * (T_b - T_a)$$

donde dQ/dt es la pérdida de calor en un intervalo de tiempo, T_b es la temperatura corporal y T_a es la temperatura del ambiente.

En un mamífero homeotermo, la conductancia térmica, o su inverso, el aislamiento, representa una forma de adaptación a temperaturas diferentes a la temperatura corporal. El animal mantiene constante su temperatura mediante el pelaje, la circulación periférica y la grasa, sin que exista la necesidad de un incremento en su tasa metabólica. En esta situación, el animal está en el ámbito de temperaturas óptimas, denominada zona de termoneutralidad (ZTN). Por debajo del límite inferior de este intervalo térmico, o temperatura crítica inferior (T_{ci}), el aislamiento no basta para mantener constante su temperatura corporal y se hace necesario un ajuste mediante un incremento de la tasa metabólica (McNab 1980).

El tamaño del cuerpo es el determinante más importante del gasto energético de los endotermos, pues de acuerdo con la Regla de Bergman, el aislamiento depende de la proporción entre la superficie y el volumen del animal (McNab 1971b). Es decir, los animales con grandes masas corporales tendrán una mayor reducción relativa del gasto calórico que aquellos cuyas masas sean pequeñas.

Aunque el calor generado por metabolismo se intercambia a través de la superficie, se ha encontrado en casi todos los grupos zoológicos que el metabolismo basal es proporcional a la potencia 0,75 de la masa corporal.

$$M = K W^{0.75}$$

Por lo tanto, las tasas metabólicas peso específicas vendrán expresadas por:

$$M/W = K W^{0.75} / W; \quad M/W = K W^{-0.25}$$

Lo cual significa que las tasas metabólicas peso específicas disminuyen inversamente con la masa corporal (McNab 1970).

Considerando que el metabolismo basal es una función de la masa corporal del animal y que el intervalo de temperaturas, entre T_b y T_{ci} de la zona de termoneutralidad depende del metabolismo, la zona de termoneutralidad es más amplia en animales grandes, tal como lo expresan las ecuaciones alométricas estándar para mamíferos:

$$Mb = 3.42 m^{-0.25} \quad (\text{Kleiber 1972})$$

$$C = 1.02 m^{0.5} \quad (\text{Herreid y Kessel 1967})$$

$$\Delta T = 3.42 m^{0.25} \quad (\text{Herreid y Kessel 1967})$$

De todas formas, las respuestas metabólicas no se limitan solamente a explicaciones relacionadas a la masa corporal, tal como podría interpretarse a partir de la gráfica de Kleiber (1972). Así, el hábito alimentario también incide sobre el metabolismo, puesto que el calor que necesita el animal para mantener constante su T_b debe ser derivado del alimento (McNab 1970, 1982^a). Los frugívoros y nectarívoros se distinguen por poseer altas tasas metabólicas con relación al peso corporal (McNab 1969, 1982^a, 1986). Los murciélagos comedores de frutos y/o néctar obtienen ventajas en su termorregulación, considerando que los recursos que consumen, ricos en carbohidratos, permiten su transformación directa en energía biológica (ATP). En contraste, los insectívoros, carnívoros y hematófagos necesitan la transformación previa de las proteínas y lípidos en carbohidratos, lo cual hace más lento e ineficiente el proceso.

Además de la masa corporal y del hábito alimentario, las condiciones climáticas y el comportamiento del animal inciden sobre la capacidad termorreguladora en los endotermos, lo cual repercute sobre su conductancia térmica y/o su tasa metabólica. En la zona de termoneutralidad, la tasa metabólica es independiente de la temperatura ambiental, pero por

debajo de este intervalo, la constancia en la T_b se logra mediante variaciones en la tasa metabólica. Por lo tanto, las respuestas termorreguladoras pueden variar desde el incremento de la actividad metabólica, como respuesta a temperaturas ambientales bajas, hasta el paso a un estado metabólico inactivo como el “torpor”, que muestran los murciélagos de zonas templadas durante la hibernación (Reite y Davis 1966, McNab 1974, 1982b, Geiser 1988, Wang y Wolowyk 1988, Thomas 1995).

1.2. Hipótesis y predicciones

Tomando en cuenta las consideraciones teóricas anteriores sobre la fisiología metabólica ligada a la termorregulación, trataremos de poner a prueba la hipótesis general de la limitación fisiológica, como factor determinante de algunos de los cambios estructurales observados en las comunidades de murciélagos de las altas montañas del neotrópico, así como de la adecuación de algunas especies a las restricciones ambientales propias de las bajas temperaturas.

Tal como fue expresado en la primera parte, la admisión de esta hipótesis, supone la puesta en evidencia de ciertas predicciones relacionadas con modificaciones del comportamiento fisiológico, que deben caracterizar a las especies de alta montaña. Entre estas modificaciones adaptativas, pueden contarse uno o varios de los siguientes rasgos fisiológicos distintivos: i) incremento en la tasa metabólica basal, ii) desplazamiento de la zona de termoneutralidad hacia un intervalo de temperaturas más bajas, iii) disminución de la conductancia térmica, por incremento compensatorio del aislamiento, mediante un pelaje más denso, grasa o vaso constrictión, y iv) torpor diario facultativo u obligatorio.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Especies estudiadas.

Para la selección de las especies se tomaron en cuenta las siguientes consideraciones: i) que fueran representantes genuinos de la comunidad de las selvas nubladas andinas, y ii) que en conjunto, fuesen representantes de las tres categorías funcionales que tipifican estas selvas, tales como insectívoros, nectarívoros y frugívoros. Trabajamos con cuatro especies características de las selvas nubladas adyacentes a la ciudad de Mérida, Venezuela, pertenecientes a las categorías néctar-polinívora (*Anoura latidens*), frugívora (*Sturnira erythromos*) e insectívora (*Tadarida brasiliensis* y *Eptesicus fuscus*).

2.2. Metodología.

El estudio se llevó a cabo con cinco ejemplares de *Tadarida brasiliensis* (cuatro machos y una hembra), diez de *Sturnira erythromos* (cuatro machos y seis hembras), una hembra de *Anoura latidens* y un macho de *Eptesicus fuscus*, todos procedentes de una selva nublada localizada a unos 8 km NE de la Ciudad de Mérida, en Monterrey, Valle Grande, a 2400 m de elevación. Los ejemplares de *T. Brasiliensis* fueron capturados con redes de neblina, entre las 0500 y 0630 h, al regresar al refugio luego de realizar su actividad nocturna, llevados al laboratorio, donde fueron mantenidos por cuatro días y alimentados con un preparado a base de larvas de *Tenebrio molitor*, leche en polvo y huevo cocido (Wilson 1988). Los ejemplares de *S. erythromos* y *A. latidens*

fueron capturados en la selva nublada, entre las 1900 y las 2300 h, aislados individualmente en bolsas de tela durante el resto de la noche, en las que se les proporcionó como alimento, composta de frutas para bebés durante los cuatro días en que se realizaron las experiencias.

En el laboratorio, cada individuo fue identificado taxonómicamente y se le realizaron las siguientes observaciones y medidas: sexo, masa corporal, largo del antebrazo, edad relativa y condición reproductiva. Los murciélagos fueron mantenidos en jaulas metálicas (Wahman), de 22,5 x 17,5 x 38 cm, dotadas de una malla plástica que facilitaba su sujeción, en una habitación cuya temperatura se mantuvo a 21°C, hasta que fueron colocados en la cámara metabólica. Todos los experimentos fueron iniciados al menos 4 horas después de su última ingesta de alimento, considerando que los animales estaban en condición post-absortiva.

Para cada especie, se determinó experimentalmente la tasa metabólica (medida como O_2 consumido, $\dot{V}O_2$), la temperatura corporal (T_b) y la conductancia térmica (C). Aunque los intervalos de temperaturas ambientales (T_a) en que se realizaron los experimentos no fueron exactamente los mismos para todas las especies, en general se realizaron entre los 10 y 38°C. Cada una de las mediciones se efectuaron en un respirómetro de flujo abierto (Figura 3), cuyo protocolo de funcionamiento y componentes fueron los siguientes: cada murciélago fue colocado en la cámara metabólica (1) estanco de 450 ml, cuya superficie interna y techo fueron dotados de una malla plástica, para permitir al animal reposar en su posición normal. En el fondo de la cámara se colocaron como lastre, suficientes perdigones de plomo para permitir sumergirla en un baño de maría termo-controlado (2). La temperatura ambiental (T_a) dentro de la cámara metabólica se midió por medio de termopares (3) conectados a un teletermómetro (4). Se hizo circular el aire del recinto desde la cámara por medio de una bomba de pecera (5) cuyo flujo (\dot{V}_2) se mantuvo entre 70 y 80 ml/min y fue medido por medio de un flujímetro (6) Matheson (modelo 601). El aire

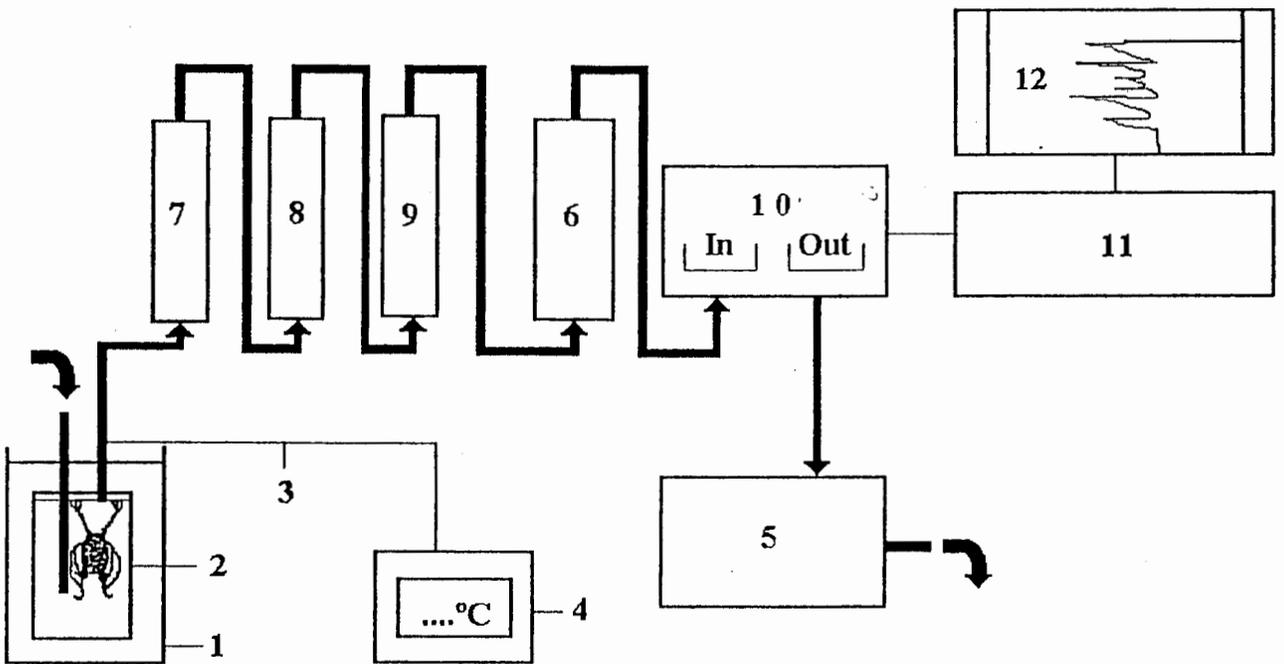


Figura 3. Esquema del respirómetro de flujo abierto. 1) Cámara metabólica, 2) Baño termocontrolado, 3) Termopares, 4) Teletermómetro, 5) Bomba de pecera, 6) Flujímetro, 7) Columna de sílica gel con indicador, 8) Columna de cal sodada (Sodalime), 9) Columna de sílica gel con indicador, 10) Sensor de Oxígeno, 11) Analizador de Oxígeno, 12) Registrador de plumilla.

saliente de la cámara fue conducido a través de una columna de sílica gel con indicador (7), para Deshidratarlo, por otra columna de cal sodada (8) que absorbió el CO₂, y finalmente, por otra columna de sílica gel con indicador (9), la cual absorbió el agua producida en la reacción anterior. Luego de este proceso, se midió el O₂ contenido en el aire, libre de agua y CO₂, por medio de un sensor de O₂ (10), contenido de una celda galvánica de porcelana, a una temperatura de 750 °C, conectado a un analizador de Oxígeno (11, Applied Electrochemistry, modelo S3A-II), que interpretó la señal y la transfirió a un registrador de plumilla (12, Cole Palmer). Las líneas de base ($F_2 O_2$), antes y después de cada corrida fueron obtenidas haciendo pasar el aire por el circuito sin conectar la cámara. Luego de observarse la aparición de al menos un mínimo en el registro de consumo de oxígeno ($F_1 O_2$), después de aproximadamente hora y media desde el inicio del experimento, los murciélagos fueron sacados de la cámara metabólica y se les midió la temperatura corporal mediante la inserción rectal de un termómetro de mercurio de lectura rápida con el bulbo impregnado de vaselina y se determinó su masa corporal (m). El consumo de oxígeno o tasa metabólica ($\dot{V}O_2$) fue calculado y expresado como una tasa masa-específica de acuerdo con la ecuación de Depocas y Hart (1957) como:

$$\dot{V}O_2 = \frac{(F_1 O_2 - F_2 O_2)V_2}{(1 - F_1 O_2)m}$$

donde $F_1 O_2$ representa la fracción de O₂ en el aire de salida obtenida antes y después de conectar la cámara al circuito, $F_2 O_2$ es la fracción de O₂ mínima registrada mientras la cámara está conectada al circuito, V_2 es el flujo de aire en ml h⁻¹, y m es la masa corporal en g.

La conductancia térmica en seco fue calculada para cada corrida de acuerdo con la ecuación de McNab (1980):

$$C = \frac{VO_2}{(T_b - T_a)}$$

usando los valores correspondientes de consumo de oxígeno (VO_2), temperatura corporal (T_b) y temperatura ambiental (T_a). Todos los resultados fueron corregidos a valores estándar de presión y temperatura. Se utilizaron regresiones lineales para probar el efecto de la temperatura ambiental sobre los parámetros fisiológicos medidos. Los valores de la tasa metabólica de base y conductancia térmica se compararon con los valores “esperados”, usando las ecuaciones alométricas estándar para mamíferos:

$$TME = 3.42 m^{-0.25} \quad (\text{Kleiber 1972, TME en mlO}_2\text{g}^{-1}\text{h}^{-1} \text{ y } m \text{ en g})$$

$$C = 1.02 m^{-0.5} \quad (\text{Herreid y Kessel 1967, } C \text{ en mlO}_2\text{g}^{-1}\text{h}^{-1}\text{°C}^{-1})$$

La temperatura más baja a la cual los animales mantienen una tasa metabólica basal (temperatura crítica inferior, T_{ci}), se determinó encontrando el punto de intersección entre las regresiones con mejor ajuste a los datos calculadas por el método de los mínimos cuadrados para los valores dentro y por debajo del rango de termoneutralidad (Nickerson *et al.* 1989). Se obtuvo una aproximación de la temperatura crítica máxima (T_{cm}), en el punto anterior al cual se observó un incremento en la tasa metabólica basal, al ser aumentada la T_a .

3. RESULTADOS

3.1. *Anoura latidens*:

La especie nectarívora *Anoura latidens* responde como un endotermo típico a los cambios en la temperatura ambiental (Figura 4). Esta especie mantiene una temperatura corporal relativamente alta y constante de $38,06 \pm 0,13$ °C ($n = 29$) cuando las temperaturas ambientales están por debajo de la termoneutralidad. La temperatura corporal fue independiente de la temperatura ambiental, puesto que la pendiente de la línea de regresión (a en Figura 4), no difirió significativamente de cero ($p = 0,9592$).

La termoneutralidad está definida entre los valores $T_{ci} = 28,5^\circ\text{C}$ y $T_{cm} = 37,0^\circ\text{C}$. En este intervalo, $\dot{V}O_2$ mostró una ligera dependencia con la T_a puesto que la pendiente difiere significativamente de cero (b en Figura 4). La regresión obtenida para la zona de termoneutralidad puede ser representada por la expresión:

$$\dot{V}O_2 = 5,74 - 0,0881 T_a \quad (r^2 = 0,3599; p = 0,0032, n = 22)$$

La tasa metabólica basal promedio fue de $2,81 \pm 0,06$ mlO₂g⁻¹h⁻¹ ($n = 22$), la cual es el 156% del valor esperado sobre la base de la masa corporal promedio de 12,9 g. Por arriba de T_{cm} la tasa metabólica aumenta rápidamente y la temperatura corporal promedio subió a 39,7°C.

Por debajo de la temperatura crítica inferior (T_{ci} , alrededor de 28,5°C), la tasa de metabolismo de *A. latidens* incrementó linealmente a medida que disminuyeron los valores de la temperatura ambiental (c en Figura 4). Esta relación puede representarse por la ecuación:

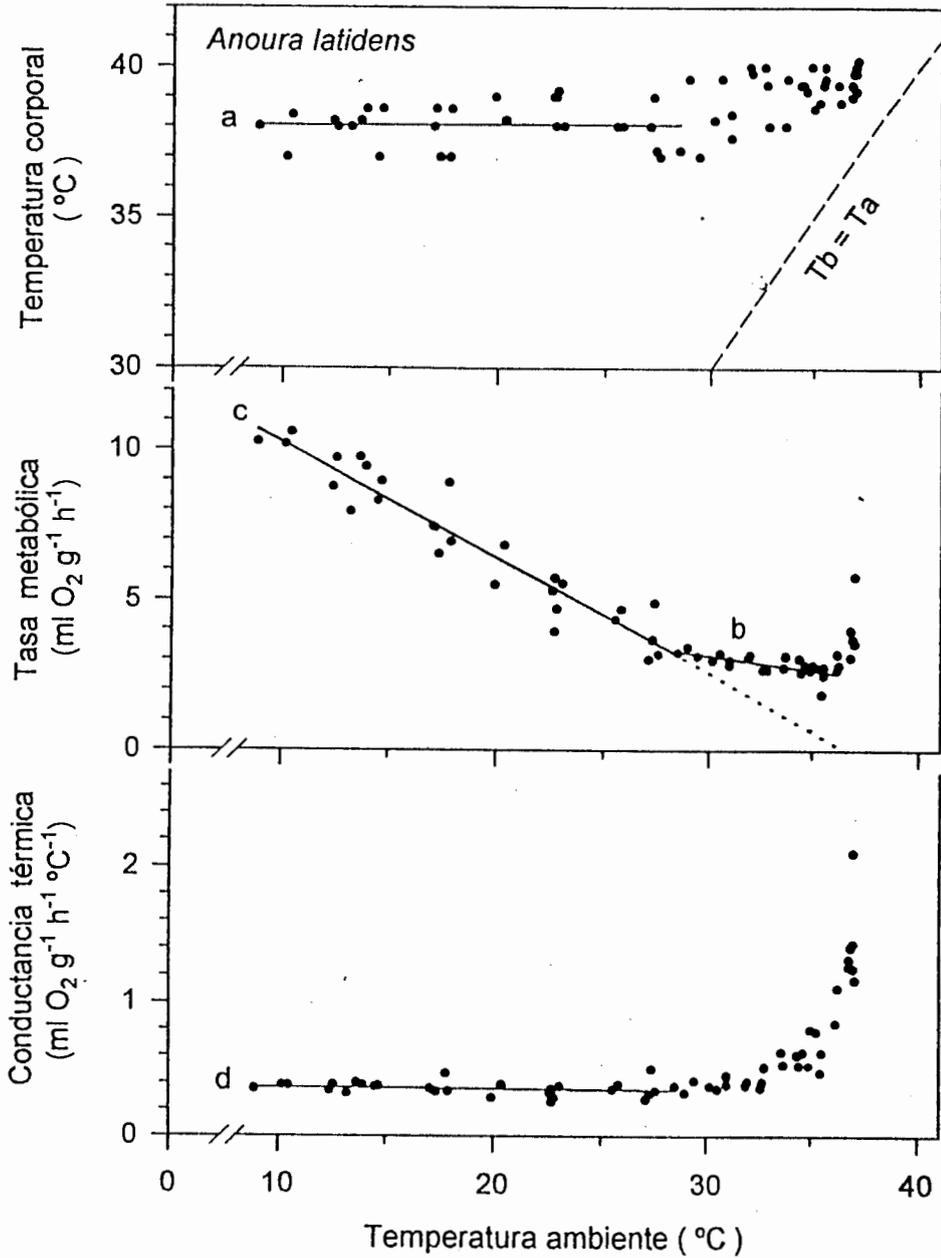


Figura 4. Relación entre temperatura corporal (T_b), tasa metabólica ($\dot{V}O_2$), conductancia térmica (C) y temperatura ambiente (T_a) en *Anoura latidens*. La línea (a) representa la temperatura corporal por debajo de la termoneutralidad (Tabla 6). La línea punteada: $T_b = T_a$. La línea (b) es la tasa promedio de metabolismo basal en la zona de termoneutralidad (Tabla 6). La línea (c) es la regresión de la tasa metabólica por debajo de la temperatura crítica inferior (T_{ci}) como función de la temperatura ambiente (T_a). La línea (d) representa la conductancia térmica mínima C'_i , por debajo de la zona de neutralidad térmica.

$$\dot{V}O_2 = 14,098 - 0,3838 T_a \quad (r^2 = 0,91; p = 0,0001; n = 29)$$

La línea de regresión de la tasa metabólica intercepta al eje horizontal (temperatura ambiental) a 36,7°C, con el 95% de los límites de confianza englobando el intervalo de temperaturas corporales registradas durante los experimentos.

Por debajo de la zona de termoneutralidad, la conductancia térmica (d en Figura 4) no varió con relación a la temperatura ambiental, por lo que la pendiente de la línea de regresión no difirió significativamente de cero ($p = 0,4786$). La mínima conductancia térmica promedio, de $0,36 \pm 0,009 \text{ mlO}_2\text{g}^{-1}\text{h}^{-1}\text{°C}^{-1}$ ($n = 29$), representa el 132% del valor esperado para *A. latidens* de acuerdo a su masa corporal promedio de 14,35 g.

3.2. *Sturnira erythromos*:

En los individuos examinados de la especie frugívora *Sturnira erythromos* pueden reconocerse dos tipos contrastantes de respuesta ante bajas temperaturas ambientales, así, mientras en algunos casos los animales fueron capaces de mantener elevada y constante su temperatura corporal (normotermia), en otros casos no, lo cual se evidenció porque sus temperaturas corporales se hicieron dependientes de la temperatura ambiental (hipotermia). Esta última respuesta puede interpretarse como un estado de torpor facultativo.

Los ejemplares normotérmicos mantuvieron una temperatura corporal media de $34,40 \pm 0,45\text{°C}$ ($n = 17$) independiente de la temperatura ambiental, entre 14 y 25,5 °C (a en Figura 5). La

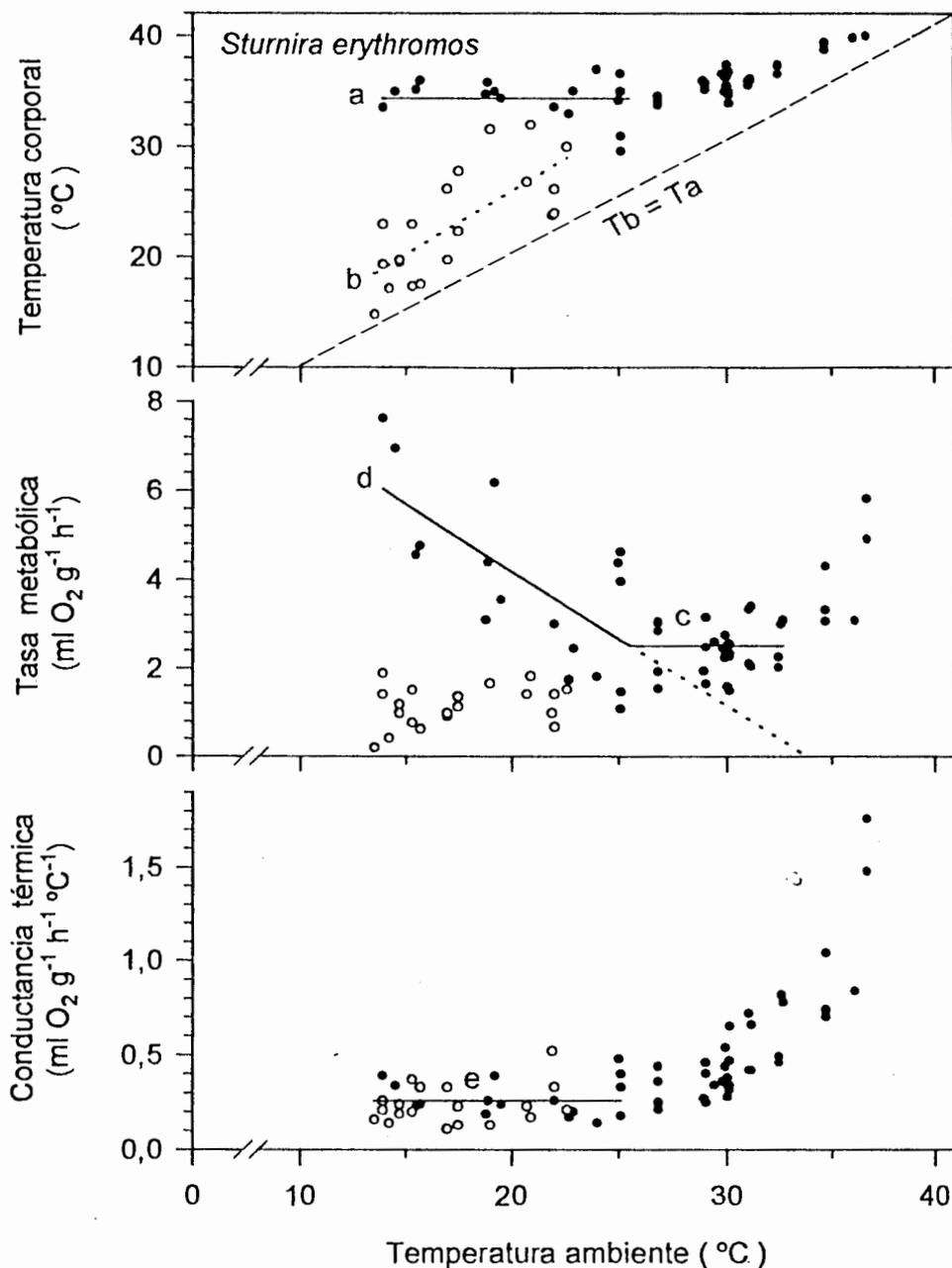


Figura 5. Relación entre temperatura corporal (T_b), tasa metabólica ($\dot{V}\text{O}_2$), conductancia térmica (C) y la temperatura ambiente (T_a) en *Sturnira erythromos*. La línea (a) representa la temperatura corporal por debajo de la termoneutralidad de los individuos normotérmicos. La línea (b) representa la temperatura corporal por debajo de la termoneutralidad de los individuos hipotérmicos. La línea punteada: $T_b = T_a$. La línea (c) es la tasa promedio de metabolismo basal en la zona de termoneutralidad (Tabla 6). La línea (d) es la regresión de la tasa metabólica por debajo de la temperatura crítica inferior (T_{ci}) como función de la temperatura ambiente (T_a). La línea (e) representa la conductancia térmica mínima C' , por debajo de la zona de neutralidad térmica de los individuos normotérmicos. La línea (f) representa la conductancia térmica mínima C' , por debajo de la zona de neutralidad térmica de los individuos hipotérmicos.

pendiente de la línea de regresión (a en Figura 5), no difiere significativamente de cero ($p = 0,2909$). A temperaturas ambientales mayores de 27°C , la temperatura corporal presentó un aumento lineal con pendiente cercana a 1.

Por su parte, los ejemplares hipotérmicos mostraron temperaturas corporales linealmente dependientes de la temperatura ambiental, cuando éstas estuvieron por debajo de los 25°C (b en Figura 5). La línea de regresión que se ajusta a estos valores, puede expresarse por la ecuación:

$$Tb = 3,1529 + 1,1432 Ta \quad (r^2 = 0,53; p = 0,0003; n = 20)$$

La zona de termoneutralidad (c en Figura 5) está definida entre los valores $Tci = 25,5^{\circ}\text{C}$ y $Tcm = 32,6^{\circ}\text{C}$. En este rango, $\dot{V}O_2$ fue independiente de Ta ($p = 0,3439$), con un promedio de tasa metabólica basal de $2,51 \pm 0,14 \text{ mlO}_2\text{g}^{-1}\text{h}^{-1}$ ($n = 34$, d en Figura 5), la cual es el 147 % del valor esperado sobre la base de la masa corporal promedio de 15,9 g. Por debajo de la temperatura crítica inferior (Tci , alrededor de 25°C), los individuos normotérmicos mostraron un incremento lineal en la tasa metabólica, a medida que disminuyeron los valores de la temperatura ambiental (d en Figura 5). Esta relación puede representarse por la ecuación:

$$\dot{V}O_2 = 10,28 - 0,3045 Ta \quad (r^2 = 0,4653; p = 0,0036; n = 16)$$

La proyección de la línea de regresión de la tasa metabólica por debajo de Tci intercepta al eje horizontal (temperatura ambiental) en $33,8^{\circ}\text{C}$, con el 95% de los límites de confianza englobando el intervalo de temperaturas corporales registradas durante los experimentos ($Tb = 34,4 \pm 0,45^{\circ}\text{C}$). Por su parte, las tasas metabólicas de los hipotérmicos a temperaturas

ambientales por debajo de la temperatura crítica inferior, acusaron valores inferiores a los de los individuos normotérmicos. Por encima de T_{cm} todos los individuos mostraron que la tasa metabólica aumenta rápidamente y la temperatura corporal promedio subió a $39,5^{\circ}\text{C}$.

A temperaturas inferiores a T_{ci} , los ejemplares normotérmicos e hipotérmicos no mostraron diferencias significativas ($F = 1,72$; $p = 0,1987$); por lo tanto, el promedio global (e en Figura 5) fue de $0,26 \pm 0,02 \text{ mlO}_2\text{g}^{-1}\text{h}^{-1}\text{C}^{-1}$ ($n = 37$). Dicha conductancia térmica no varió con relación a la temperatura ambiental, puesto que la pendiente de la línea de regresión no difiere significativamente de cero ($p = 0,8902$). La conductancia térmica promedio representa el 100% del valor esperado para una masa corporal promedio de 15,3 g.

3.3. *Tadarida brasiliensis*:

Esta especie estrictamente insectívora, también mostró dos comportamientos distintos ante las bajas temperaturas ambientales, donde se reconocen respuestas normotérmicas e hipotérmicas. Así, en los experimentos realizados entre 21 y 26°C , los individuos se mostraron normotérmicos, al mantener un promedio de $28,97 \pm 0,94^{\circ}\text{C}$ ($n = 8$) en sus temperaturas corporales, de manera independiente de T_a , pues la pendiente de los valores no difirió significativamente de cero (a en Figura 6). Esta línea de regresión está expresada por la ecuación:

$$T_b = 21,75 + 0,3069 T_a \quad (r^2 = 0,05; p = 0,5697; n = 8)$$

Por otra parte, en los experimentos efectuados a temperaturas inferiores a $17,8^{\circ}\text{C}$, los individuos mostraron temperaturas corporales linealmente dependientes de la temperatura

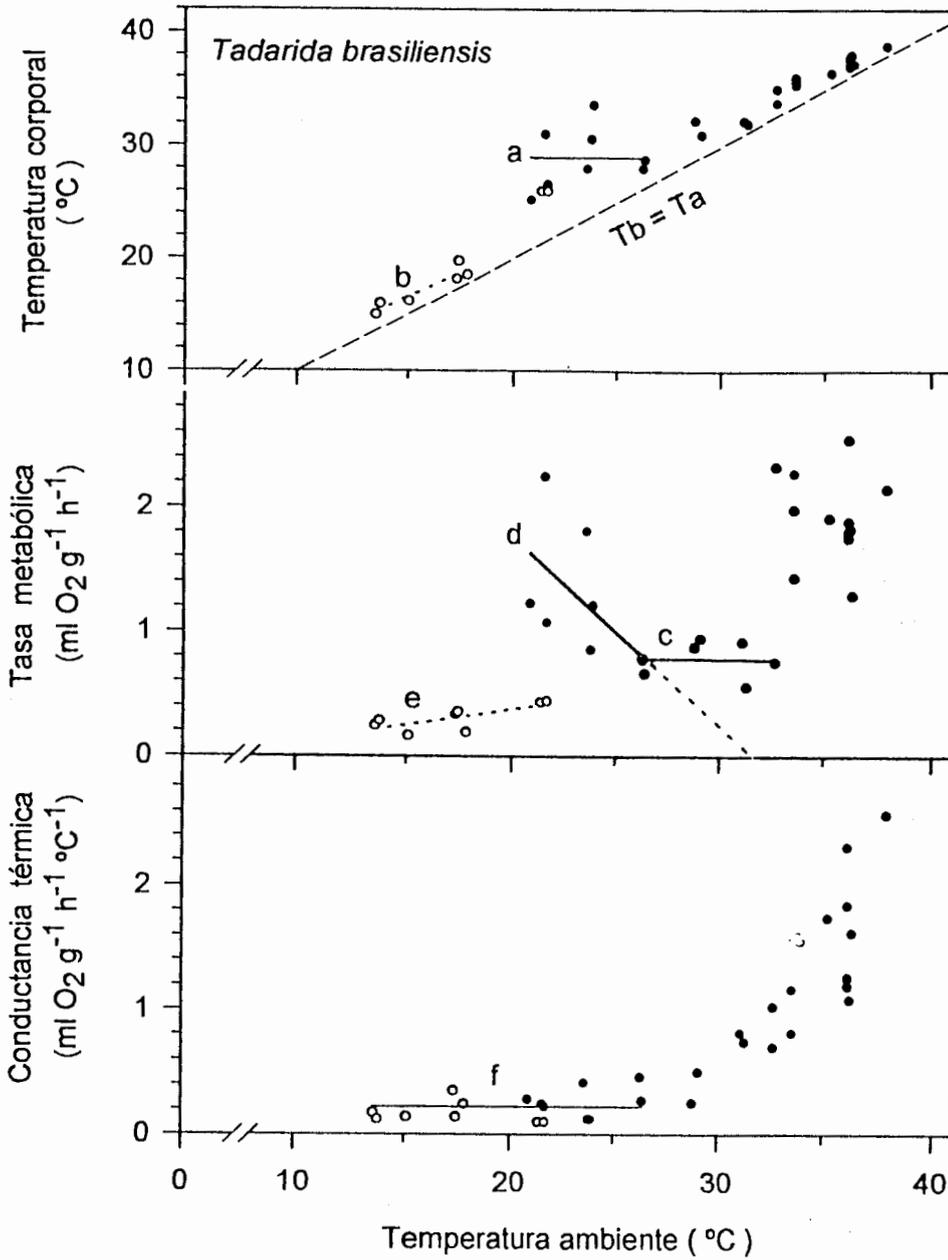


Figura 6. Relación entre temperatura corporal (T_b), tasa metabólica ($\dot{V}O_2$), conductancia térmica (C') y la temperatura ambiente (T_a) en *Tadarida brasiliensis*. La línea (a) representa la temperatura corporal por debajo de la termoneutralidad de los individuos normotérmicos. La línea (b) representa la temperatura corporal por debajo de la termoneutralidad de los individuos hipotérmicos (círculos blancos). La línea punteada: $T_b = T_a$. La línea (c) es la tasa promedio de metabolismo basal en la zona de termoneutralidad (Tabla 6). La línea (d) es la regresión de la tasa metabólica por debajo de la temperatura crítica inferior (T_{ci}) como función de la temperatura ambiente (T_a). La línea (e) corresponde a la regresión de los individuos hipotérmicos. La línea (f) representa la conductancia térmica mínima C' , por debajo de la zona de neutralidad térmica de los individuos normotérmicos. La línea (g) representa la conductancia térmica mínima C' , por debajo de la zona de neutralidad térmica de los individuos hipotérmicos.

ambiental, manteniendo sólo un diferencial de temperatura de 1-2°C. La línea de regresión (b en Figura 6), puede expresarse por la ecuación:

$$Tb = 2,9976 + 0,9033 Ta \quad (r^2 = 0,87; p = 0,0063 \text{ n} = 6)$$

La zona de termoneutralidad (c en Figura 6) está definida entre los valores $Tci = 26,3^\circ\text{C}$ y $Tcm = 32,7^\circ\text{C}$. En este rango, $\dot{V}O_2$ fue independiente de Ta ($p = 0,9535$) con un promedio de tasa metabólica de base de $0,78 \pm 0,05 \text{ mlO}_2\text{g}^{-1}\text{h}^{-1}$ ($n = 7$), la cual es el 41,5% del valor esperado sobre la base de la masa corporal promedio de 10,9 g. Por arriba de Tcm la tasa metabólica aumentó rápidamente y la temperatura corporal promedio fue de $35,2^\circ\text{C}$.

Por debajo de la temperatura crítica inferior (Tci , alrededor de $26,3^\circ\text{C}$), en la respuesta normotérmica, la tasa metabólica aumentó linealmente a medida que disminuyeron los valores de la temperatura ambiental hasta 22°C (d en Figura 6). Esta relación puede representarse por la ecuación:

$$\dot{V}O_2 = 4,81 - 0,1521 Ta \quad (r^2 = 0,34; p = 0,1283; \text{ n} = 8)$$

Esta línea de regresión intercepta al eje horizontal (Ta) en $31,6^\circ\text{C}$ y el 95 % de los límites de confianza de ese intercepto contiene la medida de su temperatura corporal ($Tb = 28,97 \pm 0,94^\circ\text{C}$).

Por otra parte, en todos los experimentos realizados a temperaturas inferiores a 22°C , se pone de manifiesto una respuesta hipotérmica, pues los valores obtenidos de tasa metabólica fueron inferiores a los observados en la zona de neutralidad térmica y disminuyeron linealmente de

acuerdo con los descensos de la T_a (e en Figura 6). Esta línea de regresión está definida por la ecuación:

$$\dot{V}O_2 = -0,1341 + 0,025 T_a \quad (r^2 = 0,57; p = 0,0306; n = 8)$$

La línea de regresión anterior intercepta al eje horizontal a $T_a = 5,4^\circ\text{C}$. A esa temperatura, la tasa metabólica se hace cero. A temperaturas menores que $T_{ci} = 26,3^\circ\text{C}$, la conductancia térmica de los ejemplares normotérmicos e hipotérmicos no mostraron diferencias significativas ($F = 3,25; p = 0,0929; n = 16$); por lo tanto su promedio global (f en Figura 6), fue de $0,22 \pm 0,03 \text{ mlO}_2\text{g}^{-1}\text{h}^{-1} \text{ }^\circ\text{C}^{-1}$ ($n = 16$). Por su parte, los valores de conductancia no variaron con relación a la temperatura ambiental, en el ámbito comprendido entre $13,6$ y 26°C , por lo que la pendiente de la línea de regresión no difirió significativamente de cero ($p = 0,4425$). De igual manera, el promedio de mínima conductancia térmica representa el 68% del valor esperado de acuerdo a una masa corporal promedio de $11,0 \text{ g}$.

3.4. *Eptesicus fuscus*:

Los resultados preliminares de *Eptesicus fuscus* muestran un comportamiento cuya tendencia parece ser similar a la de *T. brasiliensis*, al menos en lo referente a la dependencia de la temperatura corporal respecto a la del ambiente (Figura 7). Por otra parte, los escasos puntos de temperaturas ambientales no permiten, todavía, la determinación precisa de la zona de termoneutralidad; sin embargo, en el rango de temperaturas ambientales comprendido entre los 20 y 30°C , se aprecia una menor incremento en la tasa metabólica donde los valores oscilan entre

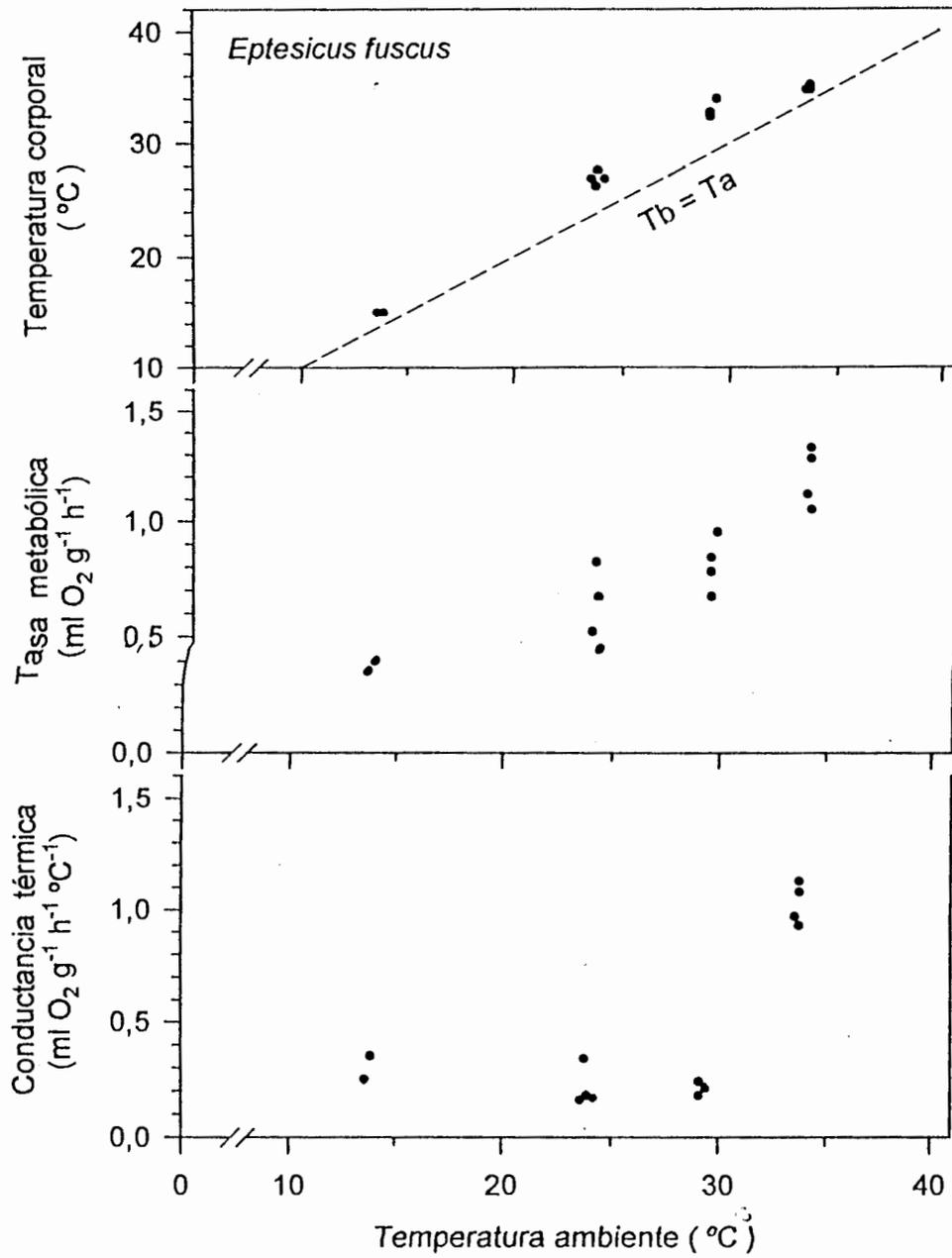


Figura 7. Relación entre temperatura corporal (T_b), tasa metabólica ($\dot{V}O_2$), conductancia térmica (C) y la temperatura ambiente (T_a) en *Eptesicus fuscus*. La línea punteada: $T_b = T_a$.

0,4 y 0,9 $\text{mlO}_2\text{g}^{-1}\text{h}^{-1}$. Dichos valores estarían por debajo de la tasa metabólica esperada para esta especie, la cual es de 1,86 $\text{mlO}_2\text{g}^{-1}\text{h}^{-1}$, para una masa corporal promedio de 11,5 g. En cuanto a la conductancia térmica, las tendencias muestran valores bajos, en el entorno de los 0,23 $\text{mlO}_2\text{g}^{-1}\text{h}^{-1}\text{°C}^{-1}$, representando el 77 % del valor esperado de acuerdo a la masa corporal referida.

4. DISCUSIÓN

De acuerdo con la categoría funcional a que pertenecen, las especies estudiadas pueden observarse características particulares, que distinguen su comportamiento fisiológico ante las temperaturas ambientales. Seguidamente, discutiremos estas características en cada uno de los tres gremios considerados y haremos las comparaciones pertinentes con la información disponible encontrada en especies propias de tierras bajas.

4.1. Nectarívoros

Los altos valores absolutos y relativos de TMB obtenidos para el nectarívoro de montaña *A. latidens*, superan los referidos hasta ahora para todas las especies de glosófaginos de altitudes bajas, tales como *Choeroniscus godmani*, *Glossophaga longirostris*, *G. soricina* y *Leptonycteris curasoae*; y sólo son superados por los de *A. caudifera*, quien es otra especie de montaña, que puede alcanzar altitudes cercanas a los 2000 m (Handley 1976, Tabla 6). Los valores de TMB como función de la masa corporal, ubican a estas dos especies de montaña fuera de los límites de confianza del 95% de la regresión obtenida para esos parámetros en los glosófaginos de tierras bajas estudiados hasta ahora (Figura 8A). Igualmente, estas especies también muestran valores de

Tabla 6. Masa corporal, tasa metabólica basal ($\dot{V}O_2$), conductancia térmica mínima (C), temperatura corporal (T_b) temperatura crítica inferior (T_{ci}) y temperatura crítica máxima (T_{cm}), en diferentes especies de quirópteros neotropicales, ordenados por grupo funcional.

Categoría Funcional	Especies	Masa (g)	Tasa metabólica basal		Conductancia térmica			T_{ci} (°C)	T_b (°C)	T_{cm} (°C)
			ml $O_2 \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$	% del esperado	ml $O_2 \cdot g^{-1} \cdot h^{-1} \cdot ^\circ C^{-1}$	% del esperado				
Nectarívoros	<i>Anoura latidens</i> ^a	13.0	2.81	156	0.36	132	28.5	38.0	35.0	
	<i>Anoura caudifera</i> ^f	12.0	3.05	164	0.28	95	27.0	36.0	37.0	
	<i>Leptonycteris curasoae</i> ^b	24.0	1.42	103	0.24	115	30.5	35.3	37.0	
	<i>Glossophaga longirostris</i> ^b	13.5	1.96	120	0.30	112	31.5	37.5	36.0	
	<i>G. soricina</i> ^a	6.8	2.60	124	0.40	106	31.4	36.5	35.2	
	<i>Choeroniscus godmani</i> ^b	10.1	1.89	106	0.31	97	32.0	36.6	39.0	
	<i>Sturnira erythromos</i> ^a	15.0	2.51	147	0.26	100	25.5	34.4	32.6	
	<i>S. liliium</i> ^f	22.0	1.79	113	0.19	89	28.1	36.4	37.1	
	<i>Rhinophylla pumilio</i> ^f	10.0	1.71	88	0.31	95	30.0	34.7	-	
	<i>Carollia perspicillata</i> ^f	15.0	2.11	121	0.27	104	28.2	36.4	37.7	
Frugívoros	<i>Uroderma bilobatum</i> ^f	16.0	1.64	96	0.25	101	28.0	35.1	35.6	
	<i>Platyrrhinus lineatus</i> ^f	22.0	1.47	93	0.19	85	28.0	36.4	-	
	<i>Artibeus concolor</i> ^{f,r}	20.0	1.67	103	0.21	93	28	35.3	-	
	<i>A. jamaicensis</i> ^f	45.0	1.25	95	0.14	95	25.0	36.4	35.8	
	<i>A. lituratus</i> ^f	70.0	1.21	102	0.11	95	25.0	37.3	37.7	
	<i>Tadarida brasiliensis</i> ^a	10.9	0.78	42	0.22	68	26.3	29.0	32.7	
	<i>Mormoops megalophylla</i> ^c	16.5	1.48	86	0.30	120	33.5	36.9	39.5	
	<i>Pteronotus personatus</i> ^c	14.0	1.64	95	0.30	115	34.0	37.5	38.5	
	<i>P. parnelli</i> ^c	19.2	1.60	101	0.26	111	34.0	36.4	40.5	
	<i>P. davyi</i> ^c	9.4	1.63	83	0.40	131	34.5	38.8	43.0	
Insectívoros	<i>Peropterix macrotis</i> ^e	5.1	2.31	102	0.55	120	30.5	34.4	37.0	
	<i>Natalus tumidirostris</i> ^e	5.4	1.54	69	0.41	92	28.0	32.2	35.5	
	<i>Molossus molossus</i> ^f	16.0	1.10	64	0.31	121	31.0	31.4	-	
	<i>Eumops perotis</i> ^f	56.0	0.71	57	0.15	115	31.0	32.6	-	

Fuente de los datos: ^a este trabajo, ^b Arends et al. (1995), ^c Bonaccorso et al. (1992), ^d Cruz-Neto y Abe (1997), ^e Genoud et al. (1990), ^f McNab (1969, 1982a).

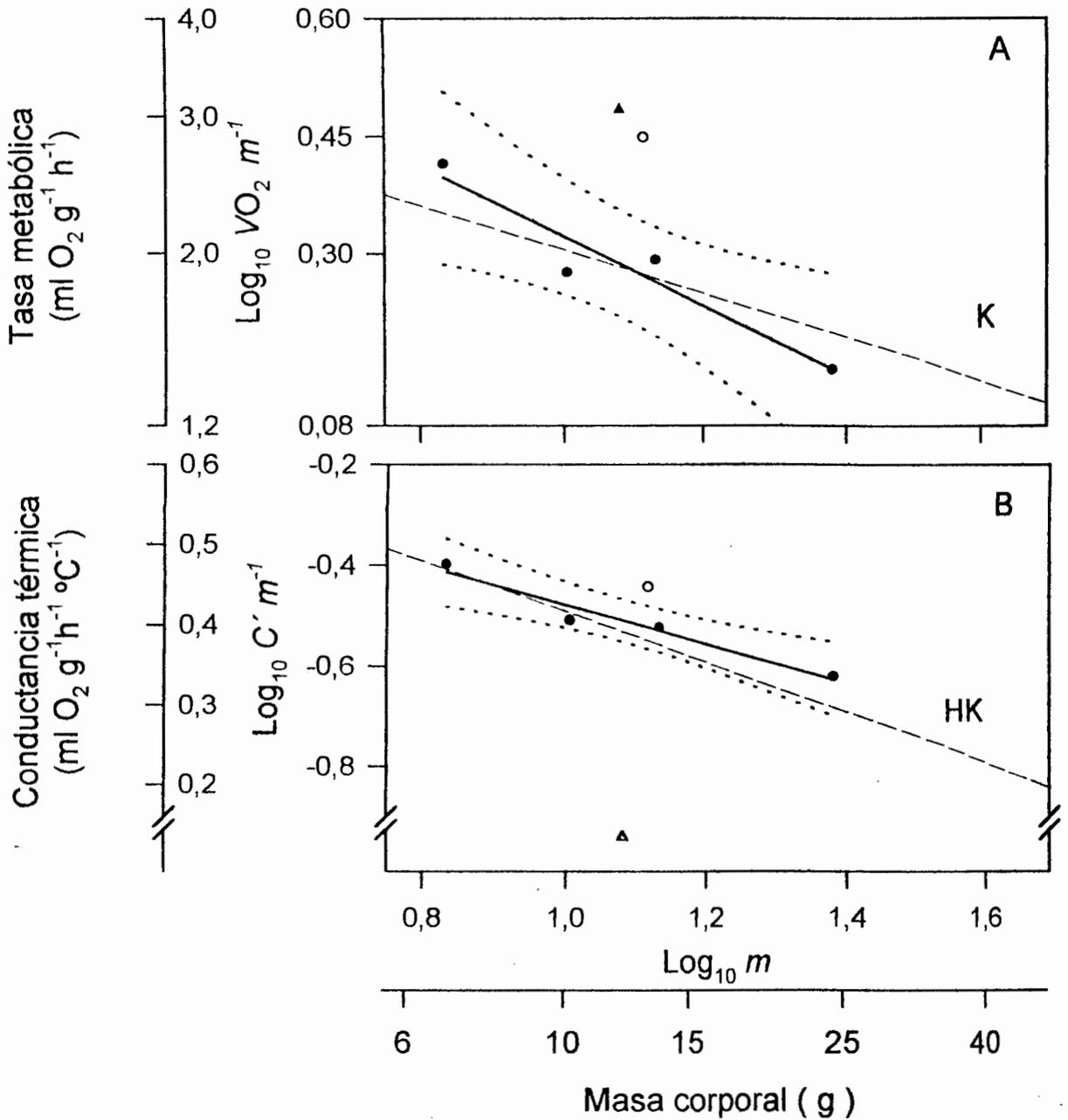


Figura 8. **A:** Tasa metabólica basal como función de la masa corporal ($\text{VO}_2 = 0,76773 - 0,44508 m$; $r^2 = 0,91$; $p < 0,05$; límites de confianza del 95%) de murciélagos nectarívoros de tierras bajas (círculos oscuros), el círculo claro y el triángulo claro muestran los valores de *Anoura latidens* y *A. caudifera*, respectivamente; la línea fragmentada (K) representa la relación de Kleiber (1972). **B:** Conductancia térmica como función de la masa corporal ($C' = -0,0939 - 0,3849 m$; $r^2 = 0,95$; $p < 0,05$; límites de confianza del 95%) de murciélagos nectarívoros de tierras bajas (círculos oscuros), el círculo claro y el triángulo claro muestran los valores de *Anoura latidens* y *A. caudifera*, respectivamente; la línea fragmentada (HK) representa la relación de Herreid y Kessel (1967).

conductancia térmica fuera de los intervalos de confianza del 95% de la regresión encontrada para la C' como función de la masa corporal de los glosófaginos de tierras bajas (Figura 8B). Sin embargo, en este caso sus comportamientos son contrarios, pues mientras *A. latidens* se ubica por encima de lo predicho por la relación de Herreid y Keissel (1967), *A. caudifera* lo hace por debajo. Además, *A. latidens* exhibe el menor valor conocido de temperatura crítica inferior (T_{ci}) para cualquier especie de glosófagino (Tabla 6, Figura 9).

Una combinación de características fisiológicas tales como alta TMB y baja T_{ci} , contribuyen a que *A. latidens* pueda mantener constante su T_b , soportando un diferencial térmico mayor entre su T_b y la T_a , lo cual concuerda con lo que se esperaría para animales con hábitos alimentarios basados en carbohidratos (McNab 1986); sin embargo, se requerirá información adicional de otras especies de montaña para confirmar estas tendencias preliminares. Pese a su denso pelaje, que debe contribuir al aumento de su aislamiento, esta especie exhibe valores de conductancia térmica por encima de lo esperado para un animal de su masa corporal (Tabla 6). La respuesta a esta aparente contradicción, puede estar en que el aislamiento es una condición que les permite mantener su temperatura durante el despliegue de su actividad nocturna, bajo condiciones térmicas más bajas que las diurnas en su refugio. Por su parte, la conductancia térmica puede ser relativamente “manipulada” por el animal, mediante su comportamiento (cambios de postura, vasoconstricción o vasodilatación, posición de las alas, entre otros).

Todos los miembros del género *Anoura* son habitantes de ambientes de montaña, que utilizan grutas y abrigos rocosos como refugio diurno, donde se congregan en pequeños grupos (Lemke y Tamsitt 1979). En estos refugios diurnos, las especies del género deben estar expuestas a T_a por debajo de su T_{ci} ; por lo tanto, las altas TMB le permiten soportar el diferencial de temperatura entre su cuerpo y el ambiente (Arends *et al.* 1995). Como mecanismo coadyugante

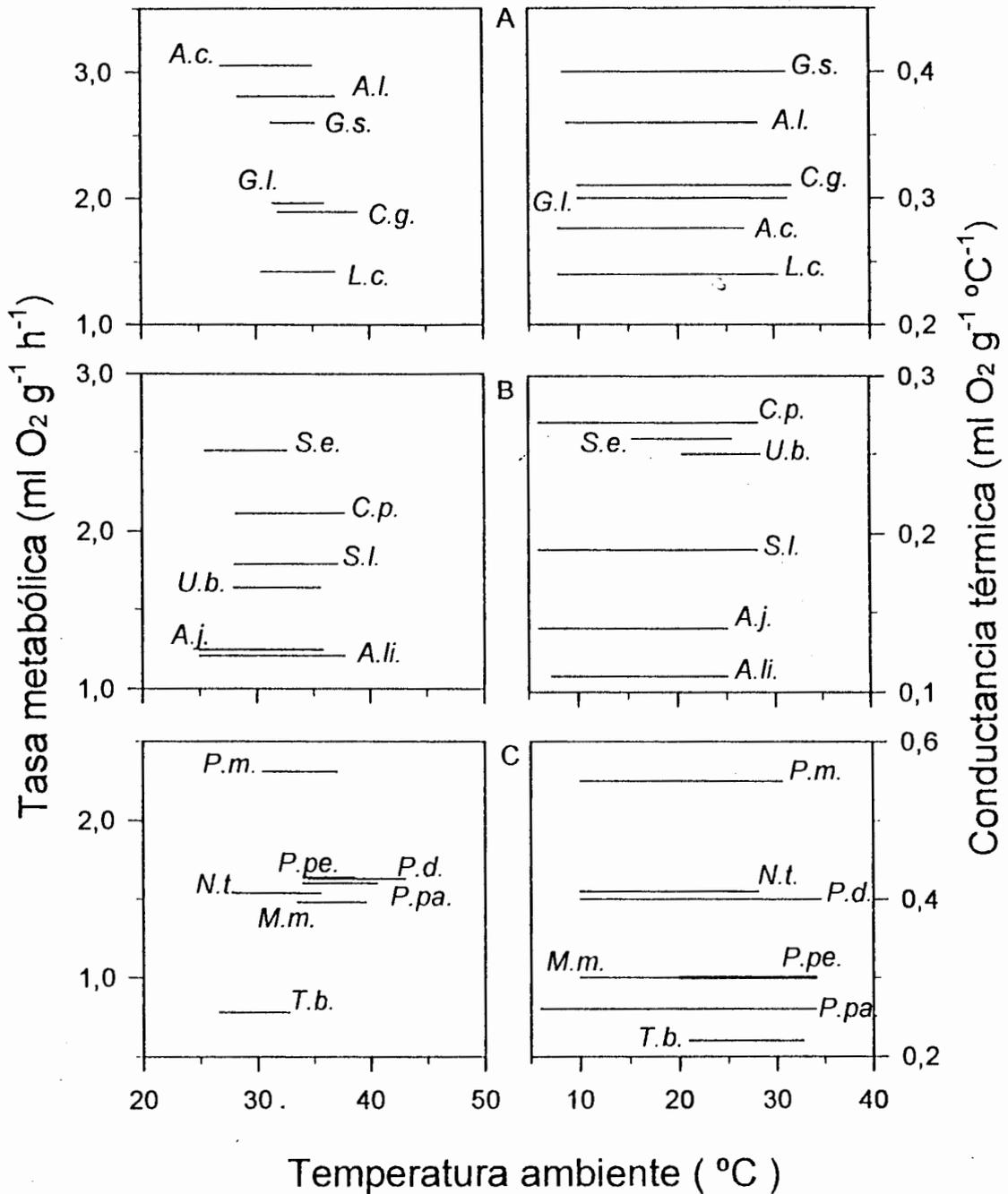


Figura 9. Tasas metabólicas (VO_2) en la zona de neutralidad térmica y conductancias térmicas mínimas (C') con relación a la temperatura ambiente de las especies de muciélagos: (A) NECTARÍVOROS, *Anoura caudifer* (*A.c.*), *Anoura latidens* (*A.l.*), *Glossophaga longirostris* (*G.l.*), *Glossophaga soricina* (*G.s.*), *Leptonycteris curasoae* (*L.c.*); (B) FRUGÍVOROS, *Artibeus jamaicensis* (*A.j.*), *Artibeus lituratus* (*A.li.*), *Carollia perspicillata* (*C.p.*), *Sturnira erythromos* (*S.e.*), *Sturnira lilium* (*S.l.*), *Uroderma bilobatum* (*U.b.*); (C) INSECTÍVOROS, *Mormoops megallophylla* (*M.m.*), *Natalus tumidirostris* (*N.t.*), *Pteronotus macrotis* (*P.m.*), *Pteronotus davyi* (*P.d.*), *Pteronotus parnellii* (*P.pa.*), *Pteronotus personatus* (*P.pe.*), *Tadarida brasiliensis* (*T.b.*).

de la economía térmica, *A. latidens* exhibe la mayoría de los rasgos que contribuyen al aumento del aislamiento, tales como: pelaje largo y denso, uropatagio reducido, abundante pelo en las patas y dedos y orejas pequeñas (Handley 1984). Este mayor aislamiento, probablemente trae como consecuencia la reducción que se observa en el valor de su *T_{cm}*, que lo ubica por debajo de aquellos correspondientes a las especies del gremio que habitan en altitudes inferiores (Figura 9). Esto último, podría ser un factor que incapacitaría a las especies de altura a soportar las altas temperaturas de las tierras bajas y, por lo tanto, las confinaría a los ambientes de alta montaña y *viceversa*.

Todas las características examinadas concuerdan con las predicciones hechas al respecto para especies de nectarívoros de altura, cuya fuente de alimentación no le impone restricciones para compensar metabólicamente las demandas termorreguladoras ambientales. Por lo tanto, los nectarívoros como *A. latidens*, al ingerir abundantes carbohidratos, tienen a su disposición suficiente energía que les permite mantener un alto metabolismo y suficiente capacidad termorreguladora. Un comportamiento semejante se ha observado en *A. caudifera*, quien se mantiene normotérmico cuando es sometido a temperaturas ambientales frías, en experimentos de laboratorio y en refugios diurnos (McNab 1969, Arends *et al.* 1995). Por todo lo anteriormente mencionado, es de esperar que los representantes de este gremio muestren una baja o nula tendencia a entrar en torpor diario (Arends *et al.* 1995). No obstante, se ha referido que *Glossophaga soricina* en Brasil y el pterópido nectarívoro *Syconycteris australis* de Papua, Nueva Guinea, muestran un doble comportamiento ante bajas temperaturas, interpretado como una respuesta adaptativa en hábitats con fluctuaciones en temperatura y disponibilidad de alimento (Rasweiller 1973, Cruz-Neto y Abe 1996, Bonaccorso y McNab 1997).

4.2. Frugívoros

Tal como podría esperarse de nuestras predicciones con relación a los rasgos adaptativos que debe presentar una especie de alta montaña, el frugívoro *S. erythromos* ostenta la más elevada tasa metabólica basal de las conocidas para el gremio, así como conductancias térmicas de acuerdo a lo esperado para un animal de su masa corporal (Tabla 6). En este sentido, la TMB de *S. erythromos* está por encima del límite de confianza del 95% de la regresión obtenida para la TMB de murciélagos frugívoros de tierras bajas en función de su masa corporal, (Figura 10A). Igualmente, el valor de conductancia térmica, ubica a *S. erythromos* dentro de lo esperado para murciélagos frugívoros de tierras bajas, en la regresión de la C' en función de la masa corporal (Tabla 6, Figuras 9 y 10B).

De sus características anatómicas, tales como pelaje corporal muy denso, ausencia de uropatagio, orejas pequeñas, así como patas y dedos densamente poblados de pelo (de la Torre 1961), puede deducirse un incremento del aislamiento, que contribuye a compensar la tendencia a perder calor debido al elevado diferencial de temperatura entre el animal y el ambiente. Es importante señalar que el intervalo de la zona de neutralidad térmica es también el menor del grupo (Figura 9). Igualmente, exhibe la más baja T_{ci} para su talla, valor que comparte con especies de tallas mucho mayores, tales como *Artibeus jamaicensis* y *A. lituratus* (Figura 9).

Un rasgo adicional, a las características previamente mencionadas, es la respuesta dual que ofrece *S. erythromos* a temperaturas ambientales inferiores a la ZTN, la cual interpretamos como un torpor diario facultativo. En este fenómeno se observa que los individuos pueden comportarse alternativamente como típicos normotermos o como hipotermos (Figura 5), donde a consecuencia del descenso en la T_b (hipotermia), el animal entra en un estado de quiescencia o torpor reversible, que se traduce en una disminución concomitante en el gasto energético que supone

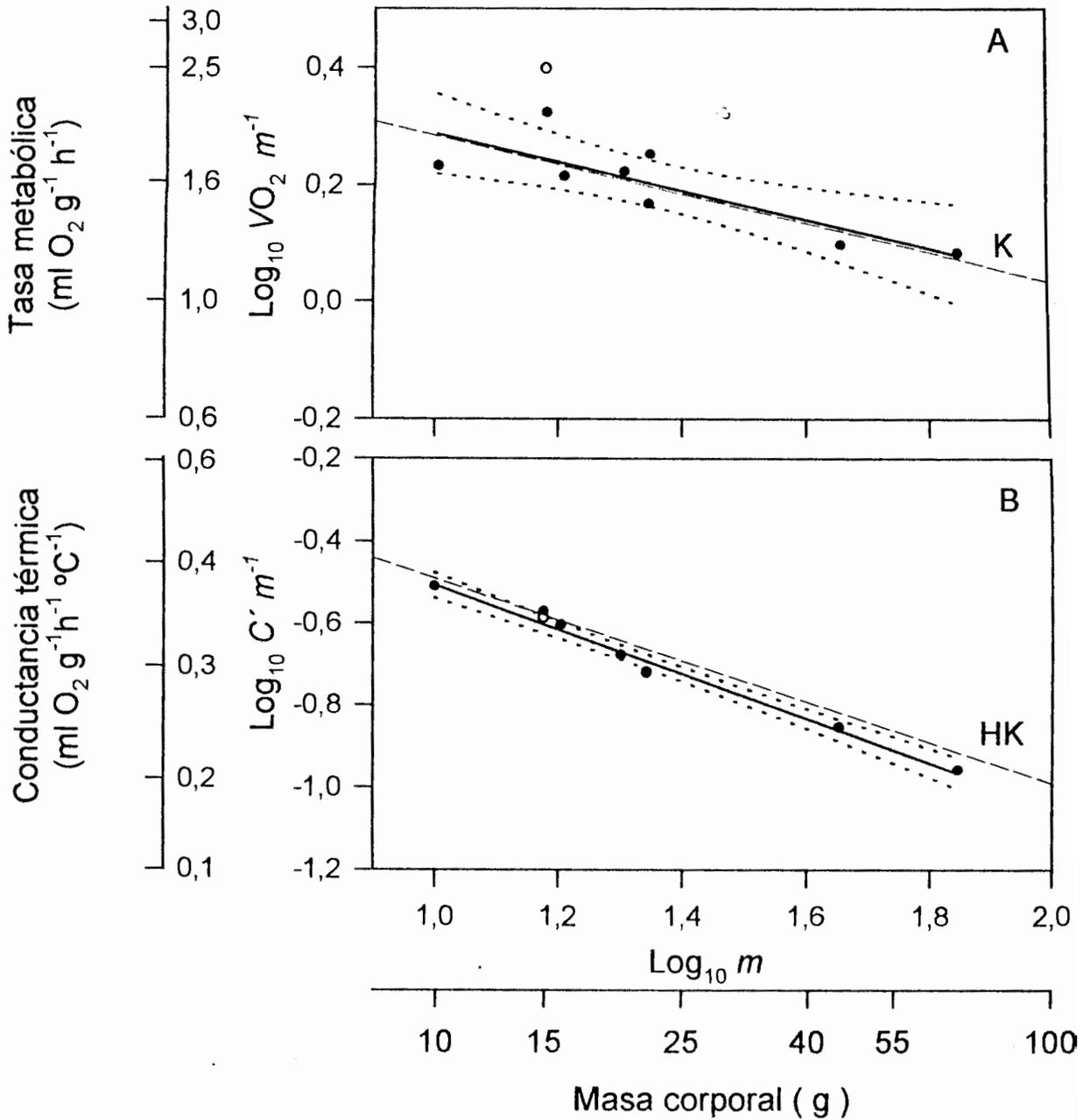


Figura 10. A: Tasa metabólica basal como función de la masa corporal ($\text{TMB} = 0,5324 - 0,2452 m$; $r^2 = 0,68$; $p < 0,05$; límites de confianza del 95%) de murciélagos frugívoros de tierras bajas (círculos oscuros), el círculo claro muestra el valor de *Sturnira erythromos*, la línea fragmentada (K) representa la relación de Kleiber (1972). B: Conductancia térmica como función de la masa corporal ($C' = -0,0369 - 0,5436 m$; $r^2 = 0,98$; $p < 0,05$; límites de confianza del 95%) de murciélagos frugívoros de tierras bajas (círculos oscuros), el círculo claro muestra el valor de *Sturnira erythromos*, la línea fragmentada (HK) representa la relación de Herreid y Kessel (1967).

mantener su T_b constante. Cuando las demandas energéticas superan las capacidades metabólicas que le confiere un comportamiento estrictamente normotérmico, este comportamiento fisiológico permite a los animales economizar entre 10 y 30% del gasto de las reservas, correspondiente a un animal normotérmico durante el periodo de reposo, haciendo así un uso más eficiente de las mismas (Audet y Thomas 1997).

Este tipo de respuesta puede inducirse experimentalmente por bajas temperaturas ambientales, así como por insuficiente disponibilidad de alimento o agua (Studier y Wilson 1970, 1979, Rasweiller 1973, Vogh y Lynch 1982, Calder 1994). Al menos para *Carollia perspicillata* y *Sturnira lilium*, se ha demostrado que la hipotermia no es un artefacto de laboratorio, sino que constituye parte de una estrategia adaptativa que les permite adecuarse en ambientes con bajas temperaturas (Audet y Thomas 1997). Dado que los ejemplares empleados en nuestras experiencias fueron sometidos exactamente a las mismas condiciones de nutrición y cautiverio; estimamos por lo tanto, que los dos tipos de respuesta son genuinos, y que las diferencias observadas estriban en los estados nutricionales de los animales antes de su captura.

El balance energético y nutricional no siempre es el adecuado en condiciones naturales, pues a menudo se ve restringido como consecuencia de las fuertes lluvias y las noches de mucha luminosidad (Morrison 1978a, 1978b), que limitan el tiempo disponible para el despliegue de las actividades de alimentación. El efecto de estos factores adversos se incrementa en las altas montañas, donde las bajas temperaturas nocturnas imponen un mayor costo termorregulatorio. Aunque sería válida para todos los gremios, en el caso de los frugívoros, el torpor diario facultativo puede ser una importante estrategia, que permite encarar tales limitaciones (Audet y Thomas 1997).

El género *Sturnira* muestra su mayor diversificación taxonómica en los Andes tropicales, sobre todo en elevaciones >1000 m, donde muchas de sus especies son exclusivas de estas montañas (Koopman 1976, 1982). Algunas especies de este género se sustituyen altitudinalmente como es el caso de *S. lilium*, que es reemplazado por *S. erythromos*, a partir de los 1800 m aproximadamente. Es muy probable que las especies de este género estén utilizando el torpor diario facultativo como estrategia, que les permite mantener un balance energético favorable, tal como se ha sugerido para las especies de *Carollia* y *Artibeus* en el rango altitudinal de 0 a 1550m (Cloutier y Thomas 1992).

Aunque no tenemos datos sobre las condiciones microclimáticas de los refugios que usan las especies de frugívoros de las altas montañas, creemos que las mismas juegan un papel determinante en sus balances energéticos. Las especies del género *Sturnira* son frugívoros sedentarios que emplean principalmente huecos de árboles como refugio (Nowak 1994). Estos sitios amortiguan las pérdidas de calor por convección y mantienen temperaturas diarias constantes, a pesar de las variaciones externas (Genoud y Bonaccorso 1986). Esta circunstancia contribuye a que, en la alta montaña, los representantes de la estrategia sedentaria puedan obtener un balance energético más favorable que aquellos de la estrategia nómada, quienes al refugiarse en el follaje, tienen que enfrentar diferenciales térmicos superiores a los de las tierras bajas. La drástica reducción de especies nómadas que hemos encontrado en las selvas nubladas al compararlas con las selvas de tierras bajas (59%; Tabla 2), mientras que las especies sedentarias acusan una menor reducción (25%; Tabla 2), apoyan las consideraciones anteriores.

Los frugívoros exhiben un amplio espectro en masas corporales, de las cuales depende en gran medida la tasa metabólica y su capacidad de mantener su Tb independiente de la Ta (McNab 1982b). Así, las especies de murciélagos filostómidos de la subfamilia Stenoderminae, cuyas

masas corporales exceden los 19 g, puede mantener constante su T_b , a T_a de al menos 14°C. Sin embargo, especies con masas corporales <16 g, puede mostrar descensos en su T_b proporcional a su masa corporal, cuando la T_a se hace inferior a 20°C (McNab 1982b). Por esta razón, el acceso a los ambientes de alta montaña se vería limitado en los pequeños Stenoderminae de los géneros *Vampyressa* y *Ametrida*, así como las especies de menor talla del género *Artibeus*, cuyas distribuciones tienden a estar limitadas a las regiones selváticas de bajas altitudes (McNab 1982b).

4.3. Insectívoros

La especie insectívora *T. brasiliensis*, muestra los registros más bajos del gremio tanto de Tasa metabólica basal, como de conductancia térmica (42 y 68% de los valores esperados para su masa corporal, Tabla 6). Esto se pone en evidencia en los registros de estos parámetros, que para esta especie figuran por debajo del límite de confianza del 95% en las regresiones obtenidas murciélagos insectívoros de tierras bajas, tanto para la TMB como de la C' en función de la masa corporal (Figuras 11A y 11B, respectivamente).

Igualmente, *T. brasiliensis* exhibió los valores más bajos de T_{ci} y T_{cm} de los conocidos hasta ahora para este grupo funcional (Tabla 6, Figura 9). Aunque algunos de estos rasgos son opuestos a los encontrados en los nectarívoros y frugívoros estudiados en este trabajo, concuerdan con lo que se puede esperar para murciélagos insectívoros.

Por debajo de la ZTN, *T. brasiliensis* exhibe un patrón de comportamiento dual, que a diferencia del observado en *S. erythromos*, la respuesta hipotérmica se pone de manifiesto en todos los experimentos realizados a $T_a < 22^\circ\text{C}$ (Figura 6). Por debajo de este umbral de T_a , *T. brasiliensis* entra en lo que se califica como torpor obligado (McNab 1969). Es evidente que la

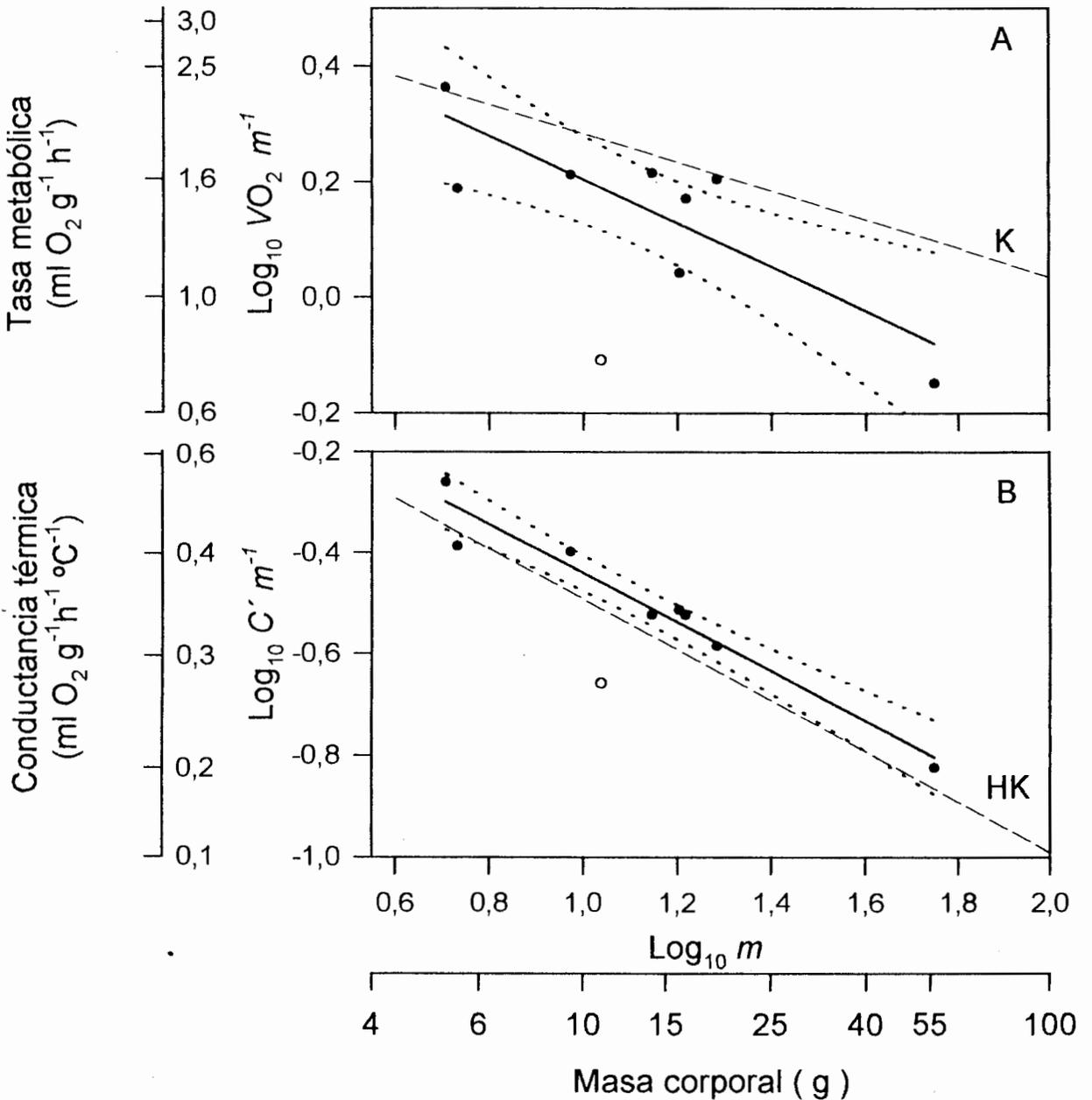


Figura 11. A: Tasa metabólica basal como función de la masa corporal ($\text{VO}_2 = 0,5835 - 0,3798 m$; $r^2 = 0,71$; $p < 0,05$; límites de confianza del 95%) de murciélagos insectívoros de tierras bajas (círculos oscuros), el círculo claro muestra el valor de *Tadarida brasiliensis*, la línea punteada (K) representa la relación de Kleiber (1972). B: Conductancia térmica como función de la masa corporal ($C' = 0,0457 - 0,4858 m$; $r^2 = 0,95$; $p < 0,05$; límites de confianza del 95%) de murciélagos insectívoros de tierras bajas (círculos oscuros), el círculo claro muestra el valor de *Tadarida brasiliensis*, la línea punteada (HK) representa la relación de Herreid y Kessel (1967).

posesión de esta estrategia, permite a los animales equilibrar su presupuesto energético y compensar, así, su limitada capacidad termorreguladora, producto de la reducida tasa metabólica.

Sin embargo, ésta no es la respuesta que ofrecen las especies de otras familias características de tierras bajas, como Mormoopidae, Natalidae y Emballonuridae, quienes por lo general, se comportan como normotermos (Tabla 6). Aunque para los embalonúridos, existen datos contradictorios sobre este punto (Genoud y Bonaccorso 1986), creemos que la poca o nula capacidad de entrar en torpor de los representantes de todas estas familias de tierras bajas, les impide adaptarse a los ambientes montanos. Así, encontramos que las *Ta* imperante en los refugios que ocupan, está dentro del intervalo de su ZTN, como es el caso de natálidos y mormópidos (Bonaccorso *et al.* 1992). En otros casos, la hipotermia resulta inconveniente, pues deben mantenerse alertas ante cualquier depredador, tal como sucede con los embalonúridos (Genoud y Bonaccorso 1986, Genoud *et al.* 1990).

Los caracteres externos de *T. brasiliensis* pueden hacer suponer una baja capacidad de aislamiento, pues esta especie carece de algunas de las adaptaciones morfológicas que muestran otros insectívoros (vespertiliónidos) de las selvas nubladas, tales como pelaje denso, orejas pequeñas, uropatagio y patas densamente poblados de pelo. No obstante, en el caso de *T. brasiliensis*, las reservas de grasa subcutánea parece ser la forma de lograr el aislamiento aludido. En este sentido, se ha referido que en Jamaica, *T. brasiliensis* acusa importantes variaciones estacionales en sus reservas de grasa, donde es la especie que muestra las mayores reservas entre todas las especies de murciélagos insectívoros comparadas por McNab (1976). Por lo tanto, no hay que descartar la posibilidad de que en las selvas nubladas, *T. brasiliensis* puede usar esta vía para aumentar su aislamiento. Adicionalmente, el comportamiento gregario, en combinación con

refugios expuestos al calentamiento solar, tales como tejados (P.J. Soriano obs. Pers.), pueden facilitar el mantenimiento de microclimas con *Ta* cercanas o superiores a la *Tci*.

En latitudes templadas, el vespertiliónido *Eptesicus fuscus*, es capaz de usar el torpor diario de manera facultativa y por control voluntario, de manera que su ocurrencia, puede variar de acuerdo a las condiciones del ambiente y a su estado reproductivo (Audet y Fenton 1988). Sin embargo, el costo de dicho mecanismo en hembras preñadas, se traduce en una prolongación de la gestación. Si consideramos que las características presentadas por *E. Fuscus* pueden ser extendidas al resto de los representantes de los Vespertilionidae, de las selvas nubladas, esto permitiría entender el porqué de la mayor representación de esta familia en los ambientes de alta montaña, en relación con los Molossidae.

5. CONCLUSIONES

En este trabajo se demuestra que el empleo de los equivalentes tróficos puede ser una herramienta útil en el análisis ecológico de comunidades complejas, tales como las conformadas por los murciélagos neotropicales. Este tipo de análisis permitió, por una parte, apreciar las afinidades en la estructura funcional entre comunidades sometidas a presiones ambientales semejantes, que las listas de especies enmascaran, tal como vimos en las comunidades de selvas húmedas de tierras bajas distantes geográficamente. Por otra parte, con base en la independencia que existe entre las categorías funcionales, se ha podido distinguir diferencias en la estructura, asociadas con las presiones existentes en ambientes diferentes, lo cual se evidenció en gradientes altitudinales de humedad y temperatura.

Aunque la información disponible es todavía insuficiente, se evidencian ciertas tendencias, que apoyan las predicciones hechas en la hipótesis de las limitaciones termorregulatorias, como factor restrictivo en la ocupación de los ambientes de alta montaña. Las mismas se manifiestan en los rasgos metabólicos distintivos que algunas especies características de las selvas nubladas andinas, de acuerdo al gremio al que pertenecen, lo cual las diferencia de aquellas de tierras bajas y qué les permite adecuarse a este tipo de ambientes restrictivos.

En cuanto al tipo de respuesta que cada grupo funcional exhibe ante las bajas temperaturas, hemos podido constatar que las especies estudiadas exhiben los siguientes patrones:

Los nectarívoros tales como *A. latidens*, parecen mostrarse como verdaderos endotermos, al revelar un patrón caracterizado elevadas TMB y conductancias térmicas, así como un pequeño desplazamiento de su ZTN a un intervalo de temperaturas más bajas.

Por su parte en los frugívoros, representados por *S. erythromos*, también incrementan su TMB, pero mantienen constante su conductancia térmica, para lo cual realizan un desplazamiento importante de su ZTN hacia temperaturas más bajas. En algunos individuos se aprecia un patrón dual, en el que pueden expresar facultativamente, una respuesta endotérmica o hipotérmica (torpor facultativo), por debajo de la ZTN.

Por otra parte, el insectívoro *T. brasiliensis*, acusa bajas TMB y conductancias térmicas, así como un desplazamiento de la ZTN a temperaturas más bajas. Igualmente, todos los individuos entran en torpor obligado cuando las temperaturas ambientales descienden por debajo del umbral de los 22°C.

6. BIBLIOGRAFÍA

- ÁLVAREZ, J.R. Y J.R. ÁLVAREZ. 1994. Lista de los Sphingidae (Lepidoptera) de El Valle, Mérida, Venezuela. *Boletín de Entomología Venezolana* 9:139-149.
- ARENDS, A. 1985. Comparative energetics of caviomorph rodents. Ph.D. Dissertation. Department of Zoology, University of Florida, Gainesville, Florida.
- ARENDS, A., F.J. BONACCORSO Y M. GENOUD. 1995. Basal rates of metabolism of nectarivorous bats (Phyllostomidae) from semiarid thorn forests in Venezuela. *Journal of Mammalogy* 78:947-956.
- ASCORRA, C.F., D.L. GORCHOV Y F. CORNEJO. 1993. The bats from Jenaro Herrera, Loreto, Peru. *Mammalia* 4:533-552.
- ASCORRA, C.F., D.E. WILSON Y M. ROMO. 1991. Lista anotada de los quirópteros del Parque Nacional Manú, Perú. Publicaciones del Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Serie A Zoología No. 42:1-14.
- AUDET, D. Y M.B. FENTON. 1988. Heterothermy and the use of torpor by the bat *Eptesicus fuscus* (Chiroptera: Vespertilionidae): a field study. *Physiological Zoology* 61:197-204.
- AUDET, D. Y D.W. THOMAS. 1997. Facultative hypothermia as a thermoregulatory strategy in the phyllostomid bats, *Carollia perspicillata* and *Sturnira lilium*. *Journal of Comparative Physiology* 167:146-152.
- BONACCORSO, F.J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences* 24:359-408.
- BONACCORSO, F.J., A. ARENDS, M. GENOUD, D. CANTONI Y T. MORTON. 1992. Thermal ecology of moustached and ghost-faced bats (Mormoopidae) in Venezuela. *Journal of Mammalogy* 73:365-378.

- BONACCORSO, F. Y B.K. MCNAB. 1997. Plasticity of energetics in blossom bats (Pteropodidae): Impact on distribution. *Journal of Mammalogy* 78:1073-1088.
- BROSSET, A. Y P. CHARLES-DOMINIQUE. 1990. The bats from French Guiana: a taxonomic, faunistic and ecological approach. *Mammalia* 54:509-560.
- BROSSET, A., P. CHARLES-DOMINIQUE, A. COCKLE, J.-F. COSSON Y D. MASSON. 1996. Bat communities and deforestation in French Guiana. *Canadian Journal of Zoology* 74:1974-1982.
- CALDER, W.A. 1994. When do hummingbirds use torpor in nature? *Physiological Zoology* 67:1051-1076.
- CARRANZA, J., L.M. ARIAS-DE-REYNA Y C. IBÁÑEZ. 1982. Uso del espacio y movimientos en una comunidad de quirópteros neotropicales. *Historia Natural* 2:177-190.
- CLOUTIER, D. Y D.W. THOMAS. 1992. *Carollia perspicillata*. *Mammalian Species* 417:1-9.
- CRUZ-NETO, A.P. Y A.S. ABE. 1997. Taxa metabólica e termorregulação no morcego nectarívoro, *Glossophaga soricina* (Chiroptera, Phyllostomatidae). *Revista Brasileira de Biologia* 57:203-209.
- DAVIS, W.B. 1966. Review of South American bats of the genus *Eptesicus*. *The Southwestern Naturalist* 11:245-274.
- 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.
- DEPOCAS, F. Y J. S. HART. 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. *The Journal of Applied Ecology* 10:388-392.

- FENTON, M.B. 1972. The structure of aerial-feeding bat faunas as indicated by ears and wing elements. *Canadian Journal of Zoology* 50:287-296.
- FENTON, M.B. 1990. The foraging behaviour and ecology of animal-eating bats. *Canadian Journal of Zoology* 68:411-422.
- FINDLEY, J.S. 1976. The structure of bat communities. *The American Naturalist* 110:129-139.
- FLEMING, T.H. 1972. Numbers of mammals species in north and central american forest communities. *Ecology* 54:555-563.
- FLEMING, T.H. 1986. The structure of Neotropical bat communities: a preliminary analysis. *Revista Chilena de Historia Natural* 59:135-150.
- FLEMING, T.H. Y E.R. HEITHAUS. 1981. Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forests. *Biotropica* 13:45-53.
- FLEMING, T.H., E.T. HOOPER Y D.E. WILSON. 1972. Three Central American bat communities: structure, reproductive cycles, and movements. *Ecology* 53:555-569.
- GARDNER, A.L. 1977. Feeding habits. Pp. 293-350. *In*: R.J. Baker, J.K. Jones y D.C. Carter (eds.): *Biology of bats of the new world family phyllostomatidae*. Part II. Special publications the Museum Texas Tech University. No 13, Texas.
- GEISER, F. 1988. Reduction of metabolism during hibernation and daily torpor in mammals and birds: temperature effect or physiological inhibition? *Journal of Comparative Physiology* 158:25-37.
- GENOUD, M. Y F.J. BONACCORSO. 1986. Temperature regulation, rate of metabolism, and roost temperature in the greater white-lined bat *Saccopteryx bilineata* (Emallonuridae). *Journal of Mammalogy* 59:49-54.

- GENOUD, M., F.J. BONACCORSO Y A. ARENDS. 1990. Rate of metabolism and temperature regulation in two small tropical insectivorous bats (*Peropteryx macrotis* and *Natalus tumidirostris*). *Comparative Biochemistry and Physiology* 97A:229-234.
- GILBERT, L.E. 1980. Food web organization and the conservation of neotropical diversity. Pp. 11-33. *In*: M.E. Soulé y B.A. Wilcox (eds.): *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective*. Sinauer Associates, Sunderland.
- GRAHAM, G.L. 1983. Changes in bat species diversity along an elevational gradient up the Peruvian Andes. *Journal of Mammalogy* 64:559-571.
- HAFFER, J. 1979. Quaternary biogeography of tropical lowland South America. Pp. 107-140. *In*: W.E. Duellman (ed.): *The South American herpetofauna. Its origin, evolution and dispersal*. Monograph No. 7 of the Museum of Natural History, University of Kansas, Lawrence, Kansas.
- HANDLEY, C.O., Jr. 1967. Bats of the canopy of an amazonian forest. *Atas do Simpósio sobre a Biota Amazônica* 5:211-215.
- HANDLEY, C.O., Jr. 1976. Mammals of the Smithsonian Venezuelan Project. *Brigham Young University Science Bulletin, Biological Series* 20:1-91.
- HANDLEY, C., Jr. 1984. New species of mammals from northern South America: a long-tongued bat, genus *Anoura* Gray. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 97:513-521.
- HERREID, C.F. Y B. KESSEL. 1967. Thermal conductance in birds and mammals. *Comparative Biochemistry and Physiology* 21:405-414.
- HOOPER, E.T. Y J.A. BROWN. 1968. Foraging and breeding in two sympatric species of neotropical bats, genus *Noctilio*. *Journal of Mammalogy* 49:310-312.

- HOWELL, D.J. Y D. BURCH. 1974. Food habits of some costa rican bats. *Revista de Biología Tropical* 21:281-294.
- HOWE, H.F. Y J. SMALLWOOD. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:201-228.
- HUMPHREY, S.R., F.J. BONACCORSO Y T.L. ZINN. 1983. Gild structure of surface-gleaning bats in Panama. *Ecology* 64:284-294.
- HUSSON, A.M. 1960. De zoolgdieren van de Nederlandse Antillen. De zoolgdieren van de Nederlandse Antillen. *Natuurwetenschappelijke Werkgroep Nederlandse Antillen.*, Curaçao.
- HUTCHINSON, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist* XCIII:145-159.
- IBÁÑEZ, C.J. 1981. Biología y ecología de los murciélagos del Hato "El Frío", Apure, Venezuela. *Doñana, Acta Vertebrata* 8:1-271.
- JONES, J.K., J. ARROYO-CABRALES Y R.D. OWEN. 1988. Revised checklist of bats (Chiroptera) of Mexico and Central America. *Occasional Papers, The Museum, Texas Tech University* No. 120:1-34.
- KARR, J.R. 1971. Structure of avian communities in selected Panama and Illinois habitats. *Ecological Monographs* 41:207-233.
- KLEIBER, M. 1972. *Bioenergética animal, el fuego de la vida ("the fire of life")*. Editorial Acribia, Zaragoza.
- KLOPFER, F.H. Y R.H. MCARTHUR. 1961. On the causes of tropical species diversity: niche overlap. *The American Naturalist* 95:223-226.

- KOOPMAN, K.F. 1976. Zoogeography. Pp. 39-47. *In*: R.J. Baker, J.K. Jones Jr. y D.C. Carter (eds.): Biology of bat of the New World family Phyllostomatidae. Part I. Special Publications, The Museum, Texas Tech University, No. 10, Lubbock.
- KOOPMAN, K.F. 1978. Zoogeography of peruvian bats with special emphasis on the role of The Andes. *American Museum Novitates* No. 2651:1-33.
- KOOPMAN, K.F. 1982. Biogeography of the bats of South America. Pp. 273-302. *In*: M.A. Mares y H.H. Genoways (eds.): Mammalian biology in South America. Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Pittsburgh.
- LAVAl, R.K. 1973. A revision of the neotropical bats of the genus *Myotis*. Los Angeles County, Natural History Museum Science Bulletin 15:1-53.
- LAVAl, R.K. y H.S. FITCH. 1977. Structure, movements and reproduction in three Costa Rican bats communities. *Occasional Papers, Museum of Natural History, University of Kansas* 69:1-28.
- LEMKE, T.O. y J.R. TAMSITT. 1979. *Anoura cultrata* (Chiroptera: Phyllostomatidae) from Colombia. *Mammalia* 43:579-581.
- LEW, D. 1987. Estructura poblacional, patrón reproductivo, patrón de actividad nocturna y hábitos alimentarios de los murciélagos vampiros *Desmodus rotundus* y *Diphylla ecaudata* en el oriente de Venezuela. Thesis Licenciado en Biología. Universidad Simón Bolívar, Caracas.
- LINARES, O.J. 1998. Mamíferos de Venezuela. Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela, Caracas.
- MAGURRAN, A.E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Ecological diversity and its measurement. . Cambridge University Press, Cambridge, Great Britain.

- MCNAB, B.K. 1969. The economics of temperature regulation in neotropical bats. *Comparative Biochemistry and Physiology* 31:227-268.
- MCNAB, B.K. 1970. Body weight and the energetics of temperature regulation. *Journal of Experimental Biology* 53:329-348..
- MCNAB, B.K. 1971a. The structure of tropical bat faunas. *Ecology* 52:352-358.
- MCNAB, B.K. 1971b. On the ecological significance of Bergman's rule. *Ecology* 52:845-854
- MCNAB, B.K. 1973. Energetics and the distribution of vampires. *Journal of Mammalogy* 54:131-144.
- MCNAB, B.K. 1974. The energetics of endotherms. *The Ohio Journal of Science* 74:370-380.
- MCNAB, B.K. 1976. Seasonal fat reserves of bats in two tropical environments. *Ecology* 57:332-338.
- MCNAB, B.K. 1980. On estimating thermal conductance in endotherms. *Physiological Zoology* 53:145-156.
- MCNAB, B.K. 1982a. Evolutionary alternatives in the physiological ecology of bats. Pp. 151-200. *In*: T. Kunz (ed.): *Ecology of bats*. Plenum Publishing Corporation, New York.
- MCNAB, B.K. 1982b. The physiological ecology of South American mammals. Pp. 187-207. *In*: M.A. Mares y H.H. Genoways (eds.): *Mammalian biology in³South America*. Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Pittsburgh.
- MCNAB, B.K. 1983. Energetics, body size, and the limits to endothermy. *Journal of Zoology*, London 199:1-29.
- MCNAB, B.K. 1984. Energetics: the behavioral and ecological consequences of body size. *Florida Entomologist* 67:68-73.

- MCNAB, B.K. 1986. The influence of food habits on the energetics of eutherian mammals. *Ecological Monographs* 56:1-19.
- MEDELLÍN, R.A. 1993. Estructura y diversidad de una comunidad de murciélagos en el trópico húmedo mexicano. Pp. 333-354. *In*: R.A. Medellín y G. Ceballos (eds.): Avances en el estudio de los mamíferos de México. Publicaciones especiales, Asociación Mexicana de Mastozoología, México, DF.
- MOK, W.Y., D.E. WILSON, L.A. LACEY Y R.C.C. LUIZAO. 1982. Lista atualizada de quirópteros da Amazônia Brasileira. *Acta Amazonica* 12:817-823.
- MORRISON, D.W. 1978a. Foraging ecology and energetics of the frugivorous bat *Artibeus jamaicensis*. *Ecology* 59:716-723.
- MORRISON, D.W. 1978b. Lunar phobia in a neotropical fruit bat, *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Animal Behavior* 26:852-855.
- MORRISON, D.W. 1979. Apparent male defense of tree hollows in the fruit bat *Artibeus jamaicensis*. *Journal of Mammalogy* 60:11-15.
- MORTON, E.S. 1973. On the evolutionary advantages and disadvantages of fruit eating in tropical birds. *The American Naturalist* 107:8-22.
- NARVÁEZ, Z. Y P.J. SORIANO. 1996. Composición y estructura de la comunidad de Sphingidae (Insecta: Lepidoptera) de una selva nublada andina. *Ecotrópicos* 9:9-20.
- NICKERSON, D.M., D.E. FACEY Y G.D. GROSSMAN. 1989. Estimating physiological thresholds with two-phase regression. *Physiological Zoology* 62:866-887.

- NORBERG, U.M. Y J.M.V. RAYNER. 1987. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Philosophic Transactions of the Royal Society of London, B Biological Sciences* 316:335-427.
- NOWAK, R.M. 1994. *Walker's Bats of the world*. Walker's Bats of the world. . Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- OCHOA, J. 1995. Los Mamíferos de la región de Imataca. *Acta Científica Venezolana* 46:274-287.
- OCHOA, J. 1997. El aprovechamiento forestal e la Guayana venezolana: evaluación ecológica e implicaciones para la conservación de los mamíferos de la región. Tesis de Doctorado, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- OCHOA, J., C. MOLINA Y S. GINER. 1993. Inventario y estudio comunitario de los mamíferos del Parque Nacional Canaima, con una lista de las especies registradas para la Guayana venezolana. *Acta Científica Venezolana* 44:245-262.
- OCHOA, J., J. SÁNCHEZ, M. BEVILACQUA Y R. RIVERO. 1988. Inventario de los mamíferos de la Reserva Forestal de Ticoporo y la Serranía de Los Pijiguaos, Venezuela. *Acta Científica Venezolana* 39:269-280.
- PACHECO, V., B.D. PATTERSON, J.L. PATTON, L.H. EMMONS, S. SOLARI Y C.F. ASCORRA. 1993. List of mammal species known to occur in Manu Biosphere Reserve, Perú. *Publicaciones del Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Serie A Zoología* :1-12.
- RASWEILLER, J.J. 1973. Care and management of the long-tongued bat, *Glossophaga soricina* (Chiroptera, Phyllostomatidae) in laboratory, with observation on estivation induced by food deprivation. *Journal of Mammalogy* 54:391-404.

- REITE, O.B. Y W.H. DAVIS. 1966. Thermoregulation in bats exposed to low ambient temperatures. *Proceedings of the Society for Experimental Biology and Medicine* 121:1212-1215.
- SARMIENTO, G. 1986. Ecological features of climate in high tropical mountains. Pp. 11-45. *In*: F. Vuilleumier y M. Monasterio (eds.): *High altitude tropical biogeography*. Oxford University Press and American Museum of Natural History, New York, Oxford.
- SMITH, J.D. 1976. Chiropteran evolution. Pp. 49-69. *In*: R.J. Baker, J.K. Jones Jr. y D.C. Carter (eds.): *Biology of bat of the New World family Phyllostomatidae. Part I. Special Publications, The Museum, Texas Tech University, No. 10, Lubbock.*
- SMITH, J.D. Y H.H. GENOWAYS. 1974. Bats of Margarita Island, Venezuela, with zoogeographic comments. *Bulletin of the Southern California Academy of Science* 73:64-79.
- SORIANO, P.J. 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 Maestría, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- SORIANO, P.J. 1985. Ecología de comunidades. Pp. 105-111. *In*: M. Aguilera (ed.): *El estudio de los mamíferos en Venezuela, evaluación u perspectivas*. Asociación Venezolana para el Estudio de los Mamíferos, Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas – Venezuela.
- SORIANO, P.J., A. DÍAZ DE PASCUAL, J. OCHOA Y M. AGUILERA. 1999. Biogeographic analysis of the mammal communities in the Venezuelan Andes. *Interciencia* 24:17-25.
- SORIANO, P.J. Y J. MOLINARI. 1984. Hallazgo de *Sturnira aratathomasi* (Mammalia: Chiroptera) en Venezuela y descripción de su cariotipo. *Acta Científica Venezolana* 35:310-311.

- SORIANO, P.J. Y J. OCHOA G. 1997. Lista actualizada de los mamíferos de Venezuela. Pp. 205-227. *In*: E. La Marca (ed.): Lista de los vertebrados de Venezuela. Universidad de Los Andes, Mérida.
- SORIANO, P.J., A. UTRERA Y M. SOSA. 1990. Inventario preliminar de los Mamíferos del parque nacional General Cruz Carrillo (Guaramacal), Estado Trujillo, Venezuela. *Biollania* 7:83-99.
- SOSA, M., A. DE ASCENÇÃO Y P.J. SORIANO. 1996. Dieta y patrón reproductivo de *Rhogeessa mimutilla* (Chiroptera: Vespertilionidae) en una zona árida de Los Andes de Venezuela. *Revista de Biología Tropical* 44:867-875.
- STILES, F.G. 1978. Ecological and evolutionary aspects of bird-flower coadaptations. Pp. 1173-1178. *In*: D.W. Snow y M.J. Bock (eds.): *Actis XVII Congressus Internationalis Ornithologici. Symposium on co-evolutionary systems in birds.*
- STUDIER, E.H. Y D.E. WILSON. 1970. Thermoregulation in some neotropical bats. *Comparative Biochemistry and Physiology* 44:467-4471.
- STUDIER, E.H. Y D.E. WILSON. 1979. Effects of captivity on thermoregulation and metabolism in *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomatidae). *Comparative Biochemistry and Physiology* 62A:347-350.
- TAMSIIT, J.R. 1967. Niche and species diversity in neotropical bats. *Nature* 213:784-786.
- TERBORGH, J. 1971. Distribution on environmental gradients: Theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Peru. *Ecology* 52:23-40.
- TERBORGH, J. 1977. Bird species diversity on an andean elevational gradient. *Ecology* 58:1007-1019.

- TERBORGH, J. Y S. ROBINSON. 1986. Guilds and their utility in ecology. Pp. 65-90. *In*: J. Kikkawa y D. Anderson (eds.): Community ecology: pattern and process. Blackwell Sci. Pub., .
- THOMAS, D.W. 1995. The physiological ecology of hibernation in vespertilionid bats. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 67:233-244.
- VOGT, F.D. Y G.T. LYNCH. 1982. Influence of ambient temperature, nest availability, huddling, and daily torpor on energy expenditure in the white-footed mouse, *Peromyscus leucopus*. *Physiological Zoology* 55:56-67.
- VOSS, R.S. Y L.H. EMMONS. 1996. Mammalian diversity in neotropical lowland rainforests: a preliminary assessment. *American Museum of Natural History No.* 230:1-115.
- WANG, L.C.H. Y M.W. WOLOWYK. 1988. Torpor in mammals and birds. *Canadian Journal of Zoology* 66:133-137.
- WEBSTER, D.W. Y J.K. JONES Jr. 1984. Notes on a collection of bats from Amazonian Ecuador. *Mammalia* 48:247-252.
- WILSON, D.E. 1973. Bats faunas: a trophic comparison. *Systematic Zoology* 22:14-29.
- WILSON, D.E. 1988. Maintaining bats for captive studies. Pp. 247-264. *In*: T.H. Kunz (ed.): Ecological and behavioral methods for the study of bats. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., London.
- WILSON, D.E. 1990. Mammals of La Selva, Costa Rica. Pp. 273-286. *In*: A.H. Gentry (ed.): Four neotropical rainforests. Yale University Press, New Haven and London.
- WILSON, D. Y D. REEDER. 1993. Mammal species of the world. *Mammal species of the world.* 2nd. Smithsonian Institution Press, Washington.

Apéndice 1. Lista de las especies de murciélagos de **Montes Azules, Chiapas, México**. Las cifras de las columnas representan los Valores Tróficos de cada especie para cada categoría funcional. Los valores correspondientes a los Equivalentes Tróficos, son la suma de las contribuciones parciales de las especie a cada categoría funcional.

ESPECIES	CAR	PIS	HEM	INS	INS.	FRU.	FRU.	NEC.	No.
				FOLL.	AER.	NOM.	SED.		Spp.
Emballonuridae									
<i>Balantiopteryx io</i>						1			
<i>Balantiopteryx plicata</i>						1			
<i>Peropteryx kappleri</i>						1			
<i>P. macrotis</i>						1			
<i>Rhynchonycteris naso</i>						1			
<i>Saccopteryx bilineata</i>						1			
Noctilionidae									
<i>Noctilio albiventris</i>		0,3		0,4	0,3				
<i>N. leporinus</i>		0,5		0,3	0,2				
Mormoopidae									
<i>Mormoops megalophylla</i>						1			
<i>Pteronotus davyi</i>						1			
<i>P. gymnonotus</i>						1			
<i>Pteronotus parnelli</i>						1			
Phyllostomidae									
<i>Chrotopterus auritus</i>	0,8			0,1			0,1		
<i>Lonchorhina aurita</i>				1					
<i>Macrotus waterhousii</i>				0,9			0,1		
<i>Macrohyllum macrophyllum</i>	1								
<i>Micronycteris brachyotis</i>				0,8			0,2		
<i>M. megalotis</i>				0,8			0,2		
<i>M. schmidtorum</i>				0,8			0,2		
<i>Mimon cozumelae</i>				0,8		0,2			
<i>Mimon cremulatum</i>				0,8		0,2			
<i>Phylloderma stenops</i>	0,2			0,4			0,4		
<i>Phyllostomus discolor</i>				0,4			0,3	0,3	
<i>Tonatia brasiliensis</i>				0,8			0,2		
<i>T. evotis</i>				0,8			0,2		
<i>T. saurophila</i>				0,8			0,2		
<i>Trachops cirrhosus</i>	0,7			0,2			0,1		
<i>Glossophaga commissarisi</i>				0,2			0,3	0,5	
<i>G. soricina</i>				0,2			0,2	0,6	
<i>Hylonycteris underwoodi</i>				0,1			0,1	0,8	

Apéndice 1. Continuación ESPECIES	CAR	PIS	HEM	INS FOLL.	INS. AER.	FRU. NOM.	FRU. SED.	NEC.	No. Spp.
<i>Carollia brevicauda</i>				0,2			0,8		
<i>C. perspicillata</i>				0,2			0,8		
<i>Artibeus aztecus</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>A. jamaicensis</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>A. lituratus</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>A. phaeotis</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>A. watsoni</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>Centurio senex</i>						1			
<i>Chiroderma salvini</i>						1			
<i>Chiroderma villosum</i>						1			
<i>Platyrrhinus helleri</i>						1			
<i>Sturnira lilium</i>							1		
<i>S. ludovici</i>							1		
<i>Uroderma bilobatum</i>						1			
<i>Vampyressa pusilla</i>						1			
<i>Vampyrodes major</i>						1			
<i>Desmodus rotundus</i>			1						
<i>Diaemus youngi</i>			1						
<i>Dphylla ecaudata</i>			1						
Natalidae									
<i>Natalus stramineus</i>						1			
Thyropteridae									
<i>Thyroptera tricolor</i>						1			
Vespertilionidae									
<i>Eptesicus furinalis</i>						1			
<i>Lasiurus borealis</i>						1			
<i>L. ega</i>						1			
<i>Myotis albescens</i>						1			
<i>M. elegans</i>						1			
<i>M. fortidens</i>						1			
<i>M. keaysi</i>						1			
<i>Pipistrellus subflavus</i>						1			
<i>Bauerus dubiaquercus</i>						1			
Molossidae									
<i>Eumops hansae</i>						1			
<i>Molossops greenhalli</i>						1			
<i>Molossus ater</i>						1			
<i>M. molossus</i>						1			
EQUIVALENTES TRÓFICOS	2,7	0,8	3	11,5	25,5	11,4	6,4	2,7	64

Apéndice 2. Lista de las especies de murciélagos de **La Selva, Costa Rica**. Las cifras de las columnas representan los Valores Tróficos de cada especie para cada categoría funcional. Los valores correspondientes a los Equivalentes Tróficos, son la suma de las contribuciones parciales de las especie a cada categoría funcional.

ESPECIES	CAR	PIS	HEM	INS	INS. FOLL.	FRU. AER.	FRU. NOM.	FRU. SED.	NEC.	No. spp.
Emballonuridae										
<i>Centronycteris maximiliani</i>						1				
<i>Cormura brevirostris</i>						1				
<i>Cyttarops alecto</i>						1				
<i>Diclidurus albus</i>						1				
<i>Peropteryx kappleri</i>						1				
<i>Rhynchonycteris naso</i>						1				
<i>Saccopteryx bilineata</i>						1				
<i>S. leptura</i>						1				
Noctilionidae										
<i>Noctilio albiventris</i>		0,3		0,4		0,3				
<i>N. leporinus</i>		0,5		0,3		0,2				
Mormoopidae										
<i>Pteronotus davyi</i>						1				
<i>Pteronotus parnelli</i>						1				
Phyllostomidae										
<i>Chrotopterus auritus</i>	0,8			0,1				0,1		
<i>Macrophyllum macrophyllum</i>	1									
<i>Micronycteris brachyotis</i>				0,8				0,2		
<i>M. daviesi</i>				0,8				0,2		
<i>M. hirsuta</i>				0,8				0,2		
<i>M. microtis</i>				0,8				0,2		
<i>M. minuta</i>				0,8				0,2		
<i>M. nicefori</i>				0,8				0,2		
<i>M. schmidtorum</i>				0,8				0,2		
<i>Mimon cozumelae</i>				0,8			0,2			
<i>Mimon cremulatum</i>				0,8			0,2			
<i>Phylloderma stenops</i>	0,2			0,4				0,4		
<i>Phyllostomus discolor</i>				0,4				0,3	0,3	
<i>P. hastatus</i>	0,2			0,3				0,3	0,2	
<i>Tonatia brasiliensis</i>				0,8				0,2		
<i>T. saurophila</i>				0,8				0,2		
<i>T. silvicola</i>				0,8				0,2		
<i>Trachops cirrhosus</i>	0,7			0,2				0,1		
<i>Vampyrum spectrum</i>	0,8			0,1				0,1		

Apéndice 2. Continuación ESPECIES	CAR	PIS	HEM	INS FOLL.	INS. AER.	FRU. NOM.	FRU. SED.	NEC.	No. spp.
<i>Glossophaga commissarisi</i>				0,2			0,3	0,5	
<i>G. soricina</i>				0,2			0,2	0,6	
<i>Hylonycteris underwoodi</i>				0,1			0,1	0,8	
<i>Choeroniscus godmani</i>				0,1			0,1	0,8	
<i>Lichonycteris obscura</i>							0,1	0,9	
<i>Lonchophylla robusta</i>				0,1			0,1	0,8	
<i>Carollia brevicauda</i>				0,2			0,8		
<i>C. castanea</i>				0,2			0,8		
<i>C. perspicillata</i>				0,2			0,8		
<i>Artibeus jamaicensis</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>A. lituratus</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>A. phaeotis</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>A. watsoni</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>Chiroderma villosum</i>						1			
<i>Ectophylla alba</i>				0,1		0,9			
<i>Platyrrhinus helleri</i>						1			
<i>Sturnira lilium</i>							1		
<i>S. ludovici</i>							1		
<i>Uroderma bilobatum</i>						1			
<i>Vampyressa nymphaea</i>						1			
<i>V. pusilla</i>						1			
<i>Vampyrodes caraccioli</i>						1			
<i>Desmodus rotundus</i>			1						
Furipteridae									
<i>Furipterus horrens</i>					1				
Thyropteridae									
<i>Thyroptera tricolor</i>					1				
Vespertilionidae									
<i>Eptesicus andinus</i>					1				
<i>E. furinalis</i>					1				
<i>Myotis albescens</i>					1				
<i>M. elegans</i>					1				
<i>M. nigricans</i>					1				
<i>M. riparius</i>					1				
<i>Rhogeessa tumida</i>					1				
Molossidae									
<i>Molossus bondae</i>					1				
<i>M. sinaloae</i>					1				
EQUIVALENTES TRÓFICOS	3,7	0,8	1	13,6	21,5	10,5	8,6	5,3	65

Apéndice 3. Lista de las especies de murciélagos de la Isla de **Barro Colorado, Panamá**. Las cifras de las columnas representan los Valores Tróficos de cada especie para cada categoría funcional. Los valores correspondientes a los Equivalentes Tróficos, son la suma de las contribuciones parciales de las especie a cada categoría funcional.

ESPECIES	CAR	PIS	HEM	INS	INS. FOLL.	INS. AER.	FRU. NOM.	FRU. SED.	NEC.	No. spp.
Emballonuridae										
<i>Centronycteris maximiliani</i>						1				
<i>Cormura brevirostris</i>						1				
<i>Diclidurus albus</i>						1				
<i>Peropteryx sp.</i>						1				
<i>Rhynchonycteris naso</i>						1				
<i>Saccopteryx bilineata</i>						1				
<i>S. leptura</i>						1				
Noctilionidae										
<i>Noctilio albiventris</i>		0,3		0,4		0,3				
<i>N. leporinus</i>		0,5		0,3		0,2				
Mormoopidae										
<i>Pteronotus gymnotus</i>						1				
<i>P. parnellii</i>						1				
Phyllostomidae										
<i>Chrotopterus auritus</i>	0,8			0,1				0,1		
<i>Macrohyllum macrophyllum</i>	1									
<i>Micronycteris brachyotis</i>				0,8				0,2		
<i>M. hirsuta</i>				0,8				0,2		
<i>M. microtis</i>				0,8				0,2		
<i>M. nicefori</i>				0,8				0,2		
<i>M. schmidtorum</i>				0,8				0,2		
<i>Mimon cremulatum</i>				0,8			0,2			
<i>Phyllostoma stenops</i>	0,2			0,4				0,4		
<i>Phyllostomus discolor</i>				0,4				0,3	0,3	
<i>P. hastatus</i>	0,2			0,3				0,3	0,2	
<i>Tonatia brasiliensis</i>				0,8				0,2		
<i>T. saurophila</i>				0,8				0,2		
<i>T. silvicola</i>				0,8				0,2		
<i>Trachops cirrhosus</i>	0,7			0,2				0,1		
<i>Vampyrum spectrum</i>	0,8			0,1				0,1		
<i>Glossophaga commissarisi</i>				0,2				0,3	0,5	
<i>Glossophaga soricina</i>				0,2				0,2	0,6	
<i>Lonchophylla robusta</i>				0,1				0,1	0,8	

Apéndice 3. Continuación ESPECIES	CAR	PIS	HEM	INS FOLL.	INS. AER.	FRU. NOM.	FRU. SED.	NEC.	No. spp.
<i>Carollia brevicauda</i>				0,2			0,8		
<i>C. castanea</i>				0,2			0,8		
<i>C. perspicillata</i>				0,2			0,8		
<i>Ametrida centurio</i>						1			
<i>Artibeus hartii</i>				0,1		0,9			
<i>A. jamaicensis</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>A. lituratus</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>A. phaeotis</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>A. watsoni</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>Centurio senex</i>						1			
<i>Chiroderma villosum</i>						1			
<i>Mesophylla macconnelli</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>Platyrrhinus helleri</i>						1			
<i>Sturnira luisi</i>							1		
<i>Uroderma bilobatum</i>						1			
<i>U. magnirostrum</i>						1			
<i>Vampyressa nymphaea</i>						1			
<i>V. pusilla</i>						1			
<i>Vampyroides caraccioli</i>						1			
<i>Desmodus rotundus</i>			1						
Natalidae									
<i>Natalus stramineus</i>					1				
Thyropteridae									
<i>Thyroptera discifera</i>					1				
<i>T. tricolor</i>					1				
Vespertilionidae									
<i>Eptesicus furinalis</i>					1				
<i>Lasiurus sp.</i>					1				
<i>Myotis albescens</i>					1				
<i>M. nigricans</i>					1				
<i>Rhogeessa tumida</i>					1				
Molossidae									
<i>Eumops aripendulus</i>					1				
<i>Molossus bondae</i>					1				
<i>M. coibensis</i>					1				
<i>M. molossus</i>					1				
<i>M. sinaloae</i>					1				
<i>Nyctinomops laticaudatus</i>					1				
EQUIVALENTES TRÓFICOS	3,7	0,8	1	11,1	23,5	14,1	6,9	2,9	64

Apéndice 4. Lista de las especies de murciélagos de **San Juan de Manapiare, Venezuela**. Las cifras de las columnas representan los Valores Tróficos de cada especie para cada categoría funcional. Los valores correspondientes a los Equivalentes Tróficos, son la suma de las contribuciones parciales de la especie a cada categoría funcional.

ESPECIES	CAR	PIS	HEM	INS FOL.	INS. AER.	FRU. NOM.	FRU. SED.	NEC.	No. spp.
Emballonuridae									
<i>Cormura brevirostris</i>					1				
<i>Diclidurus albus</i>					1				
<i>D. ingens</i>					1				
<i>D. isabellus</i>					1				
<i>D. scutatus</i>					1				
<i>Peropteryx macrotis</i>					1				
<i>Saccopteryx bilineata</i>					1				
<i>S. canescens</i>					1				
<i>S. leptura</i>					1				
<i>Rhynchonycteris naso</i>					1				
Noctilionidae									
<i>Noctilio albiventris</i>		0,3		0,4	0,3				
Mormoopidae									
<i>Pteronotus parnelli</i>					1				
Phyllostomidae									
<i>Chrotopterus auritus</i>	0,8			0,1			0,1		
<i>Macrohyllum macrophyllum</i>	1								
<i>Micronycteris hirsuta</i>				0,8			0,2		
<i>M. megalotis</i>				0,8			0,2		
<i>M. minuta</i>				0,8			0,2		
<i>M. nicefori</i>				0,8			0,2		
<i>M. schmidtorum</i>				0,8			0,2		
<i>M. sylvestris</i>				0,8			0,2		
<i>Mimon crenulatum</i>				0,8		0,2			
<i>Phylloderma stenops</i>	0,2			0,4			0,4		
<i>Phyllostomus discolor</i>				0,4			0,3	0,3	
<i>P. elongatus</i>	0,1			0,4			0,3	0,2	
<i>P. hastatus</i>	0,2			0,3			0,3	0,2	
<i>T. brasiliense</i>				0,8			0,2		
<i>T. carrikeri</i>				0,8			0,2		
<i>T. saurophila</i>				0,8			0,2		
<i>T. silvicola</i>				0,8			0,2		
<i>Trachops cirrhosus</i>	0,7			0,2			0,1		

Apéndice 4. Continuación ESPECIES	CAR	PIS	HEM	INS FOL.	INS. AER.	FRU. NOM.	FRU. SED.	NEC.	No. spp.
<i>Vampyrum spectrum</i>	0,8			0,1			0,1		
<i>Lionycteris spurelli</i>				0,1			0,1	0,8	
<i>Lonchophylla thomasi</i>				0,1			0,1	0,8	
<i>Anoura geoffroyi</i>				0,1			0,4	0,5	
<i>Anoura sp. A</i>				0,1			0,4	0,5	
<i>Glossophaga longirostris</i>				0,1			0,2	0,7	
<i>G. soricina</i>				0,2			0,2	0,6	
<i>Carollia brevicauda</i>				0,2			0,8		
<i>C. perspicillata</i>				0,2			0,8		
<i>Sturnira lilium</i>							1		
<i>Ametrida centurio</i>						1			
<i>Artibeus hartii</i>				0,1		0,9			
<i>A. jamaicensis</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>A. lituratus</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>A. obscurus</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>Chiroderma trinitatum</i>						1			
<i>C. villosum</i>						1			
<i>Mesophylla macconnelli</i>				0,1		0,9			
<i>Platyrrhinus helleri</i>						1			
<i>Sphaeronycteris toxophyllum</i>						1			
<i>Uroderma bilobatum</i>						1			
<i>U. magnirostrum</i>						1			
<i>Vampyressa bidens</i>						1			
<i>V. pusilla</i>						1			
<i>Vampyrodes caraccioli</i>						1			
<i>Desmodus rotundus</i>			1						
<i>Diaemus youngi</i>			1						
Vespertilionidae					3				
<i>Eptesicus brasiliensis</i>					1				
<i>E. furinalis</i>					1				
<i>Lasius borealis</i>					1				
<i>L. ega</i>					1				
<i>Myotis albencens</i>					1				
Molossidae									
<i>Eumops glaucimus</i>					1				
<i>E. hansae</i>					1				
<i>Molossops planirostris</i>					1				
<i>Molossus ater</i>					1				
<i>M. molossus</i>					1				
<i>Promops nasutus</i>					1				
EQUIVALENTES TRÓFICOS	3,8	0,3	2	12,7	21,3	14,4	7,6	4,9	67

Apéndice 5. Lista de las especies de murciélagos de la **Reserva Forestal de Imataca, Venezuela.** Las cifras de las columnas representan los Valores Tróficos de cada especie para cada categoría funcional. Los valores correspondientes a los Equivalentes Tróficos, son la suma de las contribuciones parciales de las especie a cada categoría funcional.

ESPECIES	CAR	PIS	HEM	INS FOL.	INS. AER.	FRU. NOM.	FRU. SED.	NEC.	No. spp.
Emballonuridae									
<i>Cormura brevirostris</i>					1				
<i>Diclidurus albus</i>					1				
<i>D. scutatus</i>					1				
<i>Peropteryx kappleri</i>					1				
<i>P. macrotis</i>					1				
<i>Rhynchonycteris naso</i>					1				
<i>Saccopteryx bilineata</i>					1				
<i>S. canescens</i>					1				
<i>S. leptura</i>					1				
Noctilionidae									
<i>Noctilio albiventris</i>		0,3		0,4	0,3				
<i>N. leporinus</i>		0,5		0,3	0,2				
Mormoopidae									
<i>Pteronotus parnelli</i>					1				
Phyllostomidae									
<i>Chrotopterus auritus</i>	0,8			0,1			0,1		
<i>Lonchorhina sp.</i>				1					
<i>Macrohyllum macrophyllum</i>	1								
<i>Micronycteris daviesi</i>				0,8			0,2		
<i>M. megalotis</i>				0,8			0,2		
<i>M. microtis</i>				0,8			0,2		
<i>M. minuta</i>				0,8			0,2		
<i>M. nicefori</i>				0,8			0,2		
<i>Mimon cremulatum</i>				0,8		0,2			
<i>Phylloderma stenops</i>	0,2			0,4			0,4		
<i>Phyllostomus discolor</i>				0,4			0,3	0,3	
<i>P. elongatus</i>	0,1			0,4			0,3	0,2	
<i>P. hastatus</i>	0,2			0,3			0,3	0,2	
<i>Tonatia brasiliensis</i>				0,8	3		0,2		
<i>T. saurophila</i>				0,8			0,2		
<i>T. silvicola</i>				0,8			0,2		
<i>Trachops cirrhosus</i>	0,7			0,2			0,1		
<i>Vampyrum spectrum</i>	0,8			0,1			0,1		

Apéndice 5. Continuación ESPECIES	CAR	PIS	HEM	INS FOL.	INS. AER.	FRU. NOM.	FRU. SED.	NEC.	No. spp.
<i>Lionycteris spurelli</i>				0,1			0,1	0,8	
<i>Lonchophylla thomasi</i>				0,1			0,1	0,8	
<i>Anoura geoffroyi</i>				0,1			0,4	0,5	
<i>A. latidens</i>				0,1			0,4	0,5	
<i>Choeroniscus godmani</i>				0,1			0,1	0,8	
<i>C. minor</i>				0,1			0,1	0,8	
<i>Glossophaga soricina</i>				0,2			0,2	0,6	
<i>Lichonycteris obscura</i>							0,1	0,9	
<i>Carollia brevicauda</i>				0,2			0,8		
<i>C. perspicillata</i>				0,2			0,8		
<i>Rhinophylla pumilio</i>				0,1			0,9		
<i>Sturnira lilium</i>							1		
<i>S. tildae</i>							1		
<i>Ametrida centurio</i>						1			
<i>Artibeus cinereus</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>A. concolor</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>A. glaucus</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>A. gnomus</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>A. jamaicensis</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>A. lituratus</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>A. obscurus</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>Chiroderma trinitatum</i>						1			
<i>C. villosum</i>						1			
<i>Mesophylla macconnelli</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>Platyrrhinus brachycephalus</i>						1			
<i>P. helleri</i>						1			
<i>Uroderma bilobatum</i>						1			
<i>U. magnirostrum</i>						1			
<i>Vampyressa bidens</i>						1			
<i>V. pusilla</i>						1			
<i>Vampyrodes caraccioli</i>						1			
<i>Desmodus rotundus</i>			1						
Thyropteridae									
<i>Thyroptera tricolor</i>					1				
Vespertilionidae									
<i>Eptesicus andinus</i>					1				
<i>E. brasiliensis</i>					1				
<i>E. furinalis</i>					1				
<i>Lasiurus atratus</i>					1				

Apéndice 5. Continuación	CAR	PIS	HEM	INS	INS.	FRU.	FRU.	NEC.	No.
ESPECIES				FOL.	AER.	NOM.	SED.		spp.
<i>Myotis nigricans</i>					1				
<i>M. riparius</i>					1				
Molossidae									
<i>Eumops auripendulus</i>					1				
<i>E. hansae</i>					1				
<i>Cynomops abrasus</i>					1				
<i>C. greenhalli</i>					1				
<i>C. paramis</i>					1				
<i>Molossops neglectus</i>					1				
<i>Molossus ater</i>					1				
<i>M. molossus</i>					1				
<i>Nyctinomops laticaudatus</i>					1				
EQUIVALENTES TRÓFICOS	3,8	0,8	1	12,9	26,5	16,6	9,2	7,2	78

Apéndice 6. Lista de las especies de murciélagos de **Manú, Perú**. Las cifras de las columnas representan los Valores Tróficos de cada especie para cada categoría funcional. Los valores correspondientes a los Equivalentes Tróficos, son la suma de las contribuciones parciales de las especie a cada categoría funcional.

ESPECIES	CAR	PIS	HEM	INS FOLL.	INS. AER.	FRU. NOM.	FRU. SED.	NEC.	No. spp.
Emballonuridae									
<i>Cormura brevirostris</i>					1				
<i>Peropteryx kappleri</i>					1				
<i>Rhynchonycteris naso</i>					1				
<i>Saccopteryx bilineata</i>					1				
<i>S. leptura</i>					1				
Noctilionidae									
<i>Noctilio albiventris</i>		0,3		0,4	0,3				
<i>N. leporinus</i>		0,5		0,3	0,2				
Phyllostomidae									
<i>Chrotopterus auritus</i>	0,8			0,1			0,1		
<i>Macrophyllum macrophyllum</i>	1								
<i>Micronycteris hirsuta</i>				0,8			0,2		
<i>M. megalotis</i>				0,8			0,2		
<i>M. minuta</i>				0,8			0,2		
<i>M. cf. schmidtorum</i>				0,8			0,2		
<i>Mimon cremulatum</i>				0,8		0,2			
<i>Phylloderma stenops</i>	0,2			0,4			0,4		
<i>Phyllostomus elongatus</i>	0,1			0,4			0,3	0,2	
<i>P. hastatus</i>	0,2			0,3			0,3	0,2	
<i>Tonatia brasiliensis</i>				0,8			0,2		
<i>T. saurophilla</i>				0,8			0,2		
<i>T. silvicola</i>				0,8			0,2		
<i>Trachops cirrhosus</i>	0,7			0,2			0,1		
<i>Vampyrum spectrum</i>	0,8			0,1			0,1		
<i>Anoura caudifera</i>				0,5			0,1	0,4	
<i>Choeroniscus minor</i>				0,1			0,1	0,8	
<i>Glossophaga commissarisi</i>				0,2			0,3	0,5	
<i>G. soricina</i>				0,2			0,2	0,6	
<i>Lonchophylla thomasi</i>				0,1			0,1	0,8	
<i>Carollia brevicauda</i>				0,2			0,8		
<i>C. castanea</i>				0,2			0,8		
<i>C. perspicillata</i>				0,2			0,8		
<i>Rhinophylla pumilio</i>				0,1			0,9		

Apéndice 6. Continuación	CAR	PIS	HEM	INS	INS.	FRU.	FRU.	NEC.	No.
ESPECIES				FOLL.	AER.	NOM.	SED.		spp.
<i>Artibeus anderseni</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>A. cinereus</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>A. glaucus</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>A. gnomus</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>A. hartii</i>				0,1		0,9			
<i>A. lituratus</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>A. obscurus</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>A. planirostris</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>Chiroderma salvini</i>						1			
<i>C. trinitatum</i>						1			
<i>C. villosum</i>					3	1			
<i>Mesophylla macconnelli</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>Platyrrhinus brachycephalus</i>						1			
<i>P. dorsalis</i>						1			
<i>P. helleri</i>						1			
<i>P. infuscus</i>						1			
<i>P. lineatus</i>						1			
<i>Sphaeronycteris toxophyllum</i>						1			
<i>Sturnira lilium</i>							1		
<i>S. magna</i>							1		
<i>S. oporaphilum</i>							1		
<i>S. tildae</i>							1		
<i>Uroderma bilobatum</i>						1			
<i>U. magnirostris</i>						1			
<i>Vampyressa bidens</i>						1			
<i>V. nymphaea</i>						1			
<i>V. pusilla</i>						1			
<i>Vampyrodes caraccioli</i>						1			
<i>Desmodus rotundus</i>			1						
<i>Diphylla ecaudata</i>			1						
Furipteridae									
<i>Furipterus horrens</i>						1			
Thyropteridae									
<i>Thyroptera tricolor</i>						1			
Vespertilionidae									
<i>Lasiurus ega</i>						1			
<i>Myotis albescens</i>						1			
<i>M. keaysi</i>						1			
<i>M. nigricans</i>						1			

Apéndice 6. Continuación ESPECIES	CAR	PIS	HEM	INS FOLL.	INS. AER.	FRU. NOM.	FRU. SED.	NEC.	No. spp.
<i>M. cf. riparius</i>					1				
<i>M. simus</i>					1				
Molossidae									
<i>Molossus molossus</i>					1				
<i>Nyctinomops laticaudatus</i>					1				
EQUIVALENTES TRÓFICOS	3,8	0,8	2	11,3	15,5	22,5	10,8	4,3	71

Apéndice 7. Lista de las especies de murciélagos de Loreto, Perú. Las cifras de las columnas representan los Valores Tróficos de cada especie para cada categoría funcional. Los valores correspondientes a los Equivalentes Tróficos, son la suma de las contribuciones parciales de las especie a cada categoría funcional.

ESPECIES	CAR	PIS	HEM	INS FOLL.	INS. AER.	FRU. NOM.	FRU. SED.	NEC.	No. spp.
Emballonuridae									
<i>Peropteryx kappleri</i>					1				
<i>Rhynchonycteris naso</i>					1				
<i>Saccopteryx bilineata</i>					1				
<i>S. leptura</i>					1				
Noctilionidae									
<i>Noctilio albiventris</i>		0,3		0,4	0,3				
Mormoopidae									
<i>Pteronotus davyi</i>					1				
Phyllostomidae									
<i>Micronycteris meagalotis</i>				0,8			0,2		
<i>M. nicefori</i>				0,8			0,2		
<i>M. schmidtorum</i>				0,8			0,2		
<i>Mimon cremulatum</i>				0,8		0,2			
<i>Phylloderma stenops</i>	0,2			0,4			0,4		
<i>Phyllostomus discolor</i>				0,4			0,3	0,3	
<i>P. elongatus</i>	0,1			0,4			0,3	0,2	
<i>P. hastatus</i>	0,2			0,3			0,3	0,2	
<i>Tonatia bidens</i>				0,8			0,2		
<i>T. brasiliensis</i>				0,8			0,2		
<i>T. carrikeri</i>				0,8			0,2		
<i>T. silvicola</i>				0,8			0,2		
<i>Trachops cirrhosus</i>	0,7			0,2			0,1		
<i>Vampyrum spectrum</i>	0,8			0,1			0,1		
<i>Anoura caudifer</i>				0,5			0,1	0,4	
<i>Choeroniscus intermedius</i>				0,1	3		0,1	0,8	
<i>Glossophaga soricina</i>				0,2			0,2	0,6	
<i>Lonchophylla mordax</i>				0,1			0,1	0,8	
<i>L. thomasi</i>				0,1			0,1	0,8	
<i>Carollia brevicauda</i>				0,2			0,8		
<i>C. castanea</i>				0,2			0,8		
<i>C. perspicillata</i>				0,2			0,8		
<i>Rhinophylla fischeriae</i>				0,1			0,9		
<i>R. pumilio</i>				0,1			0,9		

Apéndice 7. Continuación	CAR	PIS	HEM	INS	INS.	FRU.	FRU.	NEC.	No.
ESPECIES				FOLL.	AER.	NOM.	SED.		spp.
<i>Artibeus andersoni</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>A. (Koopmania) concolor</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>A. gnomus</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>A. hartii</i>				0,1		0,9			
<i>A. jamaicensis</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>A. lituratus</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>A. obscurus</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>Chiroderma trinitatum</i>						1			
<i>C. villosum</i>						1			
<i>Platyrrhinus brachycephalus</i>						1			
<i>P. helleri</i>						1			
<i>Sturnira lilium</i>							1		
<i>S. magna</i>							1		
<i>S. tildae</i>							1		
<i>Uroderma bilobatum</i>						1			
<i>U. magnirostris</i>						1			
<i>Vampyressa brockii</i>						1			
<i>V. macconnelli</i>						1			
<i>V. pusilla</i>						1			
<i>Desmodus rotundus</i>			1						
Furipteridae									
<i>Furipterus horrens</i>						1			
Thyropteridae									
<i>Thyroptera discifera</i>						2			
Vespertilionidae									
<i>Eptesicus brasiliensis</i>						1			
<i>Myotis albescens</i>						1			
<i>M. nigricans</i>						1			
<i>M. riparius</i>						1			
<i>M. simus</i>						1			
Molossidae									
<i>Molossos neglectus</i>						1			
<i>Molossus ater</i>						1			
<i>M. molossus</i>						1			
<i>Promops centralis</i>						1			
EQUIVALENTES TRÓFICOS	2	0,3	1	11,1	16,3	14,9	10,7	4,7	61

Apéndice 8. Lista de las especies de murciélagos de la **Guayana Francesa**. Las cifras de las columnas representan los Valores Tróficos de cada especie para cada categoría funcional. Los valores correspondientes a los Equivalentes Tróficos, son la suma de las contribuciones parciales de las especie a cada categoría funcional.

ESPECIES	CAR	PIS	HEM	INS FOL.	INS. AER.	FRU. NOM.	FRU. SED.	NEC.	No. spp.
Emballonuridae									
<i>Rhynchonycteris naso</i>					1				
<i>Saccopterix bilineata</i>					1				
<i>Saccopterix leptura</i>					1				
<i>Cormura brevirostris</i>					1				
<i>Peropterix macrotis</i>					1				
<i>Cytarops alecto</i>					1				
<i>Diclidurus scutatus</i>					1				
Mormoopidae									
<i>Pteronotus parnelli</i>					1				
<i>Pteronotus gymnonotus</i>					1				
<i>Pteronotus personatus</i>					1				
Phyllostomidae									
<i>Chrotopterus auritus</i>	0,8			0,1			0,1		
<i>Lonchorhina fernandezi</i>				1					
<i>Macrophyllum macrophyllum</i>	1								
<i>Micronycteris. brachyotis</i>				0,8			0,2		
<i>M. daviesi</i>				0,8			0,2		
<i>M. hirsuta</i>				0,8			0,2		
<i>M. megalotis</i>				0,8			0,2		
<i>M. microtis</i>				0,8			0,2		
<i>M. minuta</i>				0,8			0,2		
<i>M. nicefori</i>				0,8			0,2		
<i>M. sylvestris</i>				0,8			0,2		
<i>Mimon benetti</i>				0,8		0,2			
<i>Mimon cremulatum</i>				0,8		0,2			
<i>Phylloderma stenops</i>	0,2			0,4			0,4		
<i>Phyllostomus discolor</i>				0,4			0,3	0,3	
<i>P. elongatus</i>	0,1			0,4			0,3	0,2	
<i>P. hastatus</i>	0,2			0,3			0,3	0,2	
<i>P. latifolius</i>	0,1			0,4			0,3	0,2	
<i>Tonatia bidens</i>				0,8			0,2		
<i>T. brasiliense</i>				0,8			0,2		
<i>T. schultzi</i>				0,8			0,2		

Apéndice 8. Continuación ESPECIES	CAR	PIS	HEM	INS FOL.	INS. AER.	FRU. NOM.	FRU. SED.	NEC.	No. spp.
<i>T. silvicola</i>				0,8			0,2		
<i>Trachops cirrhosus</i>	0,7			0,2			0,1		
<i>Vampyrum spectrum</i>	0,8			0,1			0,1		
<i>Anoura caudifer</i>				0,1			0,4	0,5	
<i>A. geoffroyi</i>				0,1			0,4	0,5	
<i>Choeroniscus intermedius</i>				0,1			0,1	0,8	
<i>Glossophaga soricina</i>				0,2			0,2	0,6	
<i>Lionycteris spurelli</i>				0,1			0,1	0,8	
<i>Lonchophylla thomasi</i>				0,1			0,1	0,8	
<i>Carollia brevicauda</i>				0,2			0,8		
<i>C. perspicillata</i>				0,2			0,8		
<i>Rhinophylla pumilio</i>				0,1			0,9		
<i>Sturnira lilium</i>							1		
<i>S. tilda</i>							1		
<i>Ametrida centurio</i>						1			
<i>Artibeus concolor</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>A. jamaicensis</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>A. lituratus</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>A. obscurus (fuliginosus)</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>A. gnomus</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>Chiroderma trinitatum</i>						1			
<i>C. villosum</i>						1			
<i>Mesophylla macconnelli</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>Platyrrhinus helleri</i>						1			
<i>Uroderma bilobatum</i>						1			
<i>Vampyressa bidens</i>						1			
<i>V. brocki</i>						1			
<i>V. melissa</i>						1			
<i>V. pusilla</i>						1			
<i>Vampyrodes caraccioli</i>						1			
<i>Desmodus rotundus</i>			1						
Furipteridae									
<i>Furipterus horrens</i>						1			
Thyropteridae									
<i>Thyroptera tricolor</i>						1			
<i>T. discifera</i>						1			
Vespertilionidae									
<i>Eptesicus furinalis</i>						1			
<i>Lasius castaneus</i>						1			

Apéndice 8. Continuación	CAR	PIS	HEM	INS	INS.	FRU.	FRU.	NEC.	No.
ESPECIES				FOL.	AER.	NOM.	SED.		spp.
<i>Myotis nigricans</i>					1				
<i>M. riparius</i>					1				
Molossidae									
<i>Eumops hansae</i>					1				
<i>Molossops greenhalli</i>					1				
<i>M. planirostris</i>					1				
<i>Molossus molossus</i>					1				
<i>M. rufus (ater)</i>					1				
<i>Nyctinomops laticaudatus</i>					1				
EQUIVALENTES TRÓFICOS	3,9	0	1	16,3	23	15,2	10,1	5,5	75

Apéndice 9. Lista de las especies de murciélagos de **Selvas Nubladas, Cordillera de Mérida, Venezuela**. Las cifras de las columnas representan los Valores Tróficos de cada especie para cada categoría funcional. Los valores correspondientes a los Equivalentes Tróficos, son la suma de las contribuciones parciales de las especie a cada categoría funcional.

ESPECIES	CAR	PIS	HEM	INS FOL	INS AER	FRU NOM	FRU SED	NEC	No. spp.
Phyllostomidae									
<i>Micronycteris microtis</i>				0,8			0,2		
<i>Anoura caudifera</i>				0,5	3		0,1	0,4	
<i>Anoura cultrata</i>				0,5			0,1	0,4	
<i>Anoura geoffroyi</i>				0,5			0,1	0,4	
<i>Anoura latidens</i>				0,5			0,1	0,4	
<i>Anoura luismanueli</i>				0,5			0,1	0,4	
<i>Carollia brevicauda</i>				0,2			0,8		
<i>Sturnira aratathomasi</i>							1		
<i>Sturnira bidens</i>							1		
<i>Sturnira bogotensis</i>							1		
<i>Sturnira erythromos</i>							1		
<i>Sturnira lilium</i>							1		
<i>Sturnira ludovici</i>							1		
<i>Platyrrhinus umbratus</i>						1			
<i>Platyrrhinus vittatus</i>						1			
<i>Artibeus amplus</i>						1			
<i>A. hartii</i>				0,1		0,9			
<i>A. lituratus</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>Dermanura phaeotis</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>Sphaeronycteris toxophyllum</i>						1			
<i>Ametrida centurio</i>						1			
<i>Desmodus rotundus</i>			1						
Vespertilionidae									
<i>Myotis oxyotus</i>					1				
<i>Eptesicus brasiliensis</i>					1				
<i>Eptesicus fuscus</i>					1				
<i>Eptesicus montosus</i>					1				
<i>Histiotus humboldti</i>				1					
<i>Histiotus montanus</i>				1					
<i>Lasiurus cinereus</i>					1				
<i>Lasiurus borealis</i>					1				
<i>Lasiurus ega</i>					1				
Molossidae									
<i>Tadarida brasiliensis</i>					1				
EQUIVALENTES TROFICOS	0	0	1	5,8	8	7,5	7,5	2,2	32

Apéndice 10. Lista de las especies de murciélagos de **Selvas Nubladas, Cordillera de Vilcabamba, Perú**. Las cifras de las columnas representan los Valores Tróficos de cada especie para cada categoría funcional. Los valores correspondientes a los Equivalentes Tróficos, son la suma de las contribuciones parciales de las especie a cada categoría funcional.

ESPECIES	CAR	PIS	HEM	INS FOL	INS AER	FRU NOM	FRU SED	NEC	No. spp.
Phyllostomidae									
<i>Micronycteris megalotis</i>				0,8			0,2		
<i>Phylloderma stenops</i>	0,2			0,4			0,4		
<i>Anoura caudifera</i>				0,5			0,1	0,4	
<i>Anoura cultrata</i>				0,5			0,1	0,4	
<i>Anoura geoffroyi</i>				0,5			0,1	0,4	
<i>Carollia brevicauda</i>				0,2			0,8		
<i>Sturnira bidens</i>							1		
<i>Sturnira bogotensis</i>							1		
<i>Sturnira erythromos</i>							1		
<i>Sturnira magna</i>							1		
<i>Platyrrhinus dorsalis</i>						1			
<i>Platyrrhinus lineatus</i>						1			
<i>Platyrrhinus vittatus</i>						1			
<i>Artibeus cinereus</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>Artibeus hartii</i>				0,1		0,9			
<i>Desmodus rotundus</i>			1						
Vespertilionidae									
<i>Myotis oxyotus</i>					1				
<i>Myotis nigricans</i>					1				
<i>Myotis keaysi</i>					1				
<i>Eptesicus brasiliensis</i>					1				
<i>Histiotus macrotus</i>				1					
<i>Histiotus montanus</i>				1					
<i>Lasiurus cinereus</i>					1				
<i>Lasiurus borealis</i>					1				
EQUIVALENTES TROFICOS	0,2	0	1	5,1	6	4,7	5,7	1,3	24

Apéndice 11. Lista de las especies de murciélagos de las **Selvas Estacionales Andinas, Venezuela.** Las cifras de las columnas representan los Valores Tróficos de cada especie para cada categoría funcional. Los valores correspondientes a los Equivalentes Tróficos, son la suma de las contribuciones parciales de las especie a cada categoría funcional.

ESPECIES	CAR	PIS	HEM	INS FOLL	INS. AER.	FRU NOM	FRU SED	NEC.	No. spp.
Emballonuridae									
<i>Peropteryx kappleri</i>					1				
Mormoopidae									
<i>Mormoops megallophyla</i>					1				
<i>Pteronotus parnelli</i>					1				
Phyllostomidae									
<i>Chrotopterus auritus</i>	0,8			0,1			0,1		
<i>Lonchorhina aurita</i>				1					
<i>M. megalotis</i>				0,8			0,2		
<i>M. minuta</i>				0,8			0,2		
<i>M. hirsuta</i>				0,8			0,2		
<i>Phyllostomus discolor</i>				0,4			0,3	0,3	
<i>P. hastatus</i>	0,2			0,3			0,3	0,2	
<i>Tonatia brasiliensis</i>				0,8			0,2		
<i>T. saurophila</i>				0,8			0,2		
<i>Lonchophylla robusta</i>				0,1			0,1	0,8	
<i>Anoura geoffroyi</i>				0,1			0,4	0,5	
<i>Anoura caudiera</i>				0,1			0,4	0,5	
<i>Anoura latidens</i>				0,1			0,4	0,5	
<i>Anoura hismanneli</i>				0,1			0,4	0,5	
<i>Glossophaga soricina</i>				0,2			0,2	0,6	
<i>Carollia brevicauda</i>				0,2			0,8		
<i>C. perspicillata</i>				0,2			0,8		
<i>C. castanea</i>				0,2			0,8		
<i>Sturnira lilium</i>					3		1		
<i>S. tildae</i>							1		
<i>S. erythromos</i>							1		
<i>S. ludovisi</i>							1		
<i>Artibeus amplus</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>A. glaucus</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>A. hartii</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>A. jamaicensis</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>A. lituratus</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>A. phaeotis</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>Chiroderma trinitatum</i>							1		

Apéndice 11. Continuación	CAR	PIS	HEM	INS	INS.	FRU	FRU	NEC.	No.
ESPECIES				FOLL	AER.	NOM	SED		spp.
<i>C. villosum</i>						1			
<i>C. salvini</i>						1			
<i>Platyrrhinus umbratus</i>						1			
<i>P. helleri</i>						1			
<i>P. vittatus</i>						1			
<i>Uroderma bilobatum</i>						1			
<i>Sphaeronycteris toxophyllum</i>						1			
<i>V. pusilla</i>						1			
<i>Desmodus rotundus</i>			1						
<i>Diphylla ecaudata</i>			1						
Vespertilionidae									
<i>Eptesicus andinus</i>						1			
<i>E. brasiliensis</i>						1			
<i>Lasiurus cinereus</i>						1			
<i>Lasiurus ega</i>						1			
<i>Myotis oxyotus</i>						1			
<i>M. riparius</i>						1			
<i>M. keaysi</i>						1			
Molossidae									
<i>Tadarida brasiliensis</i>						1			
<i>Promops centralis</i>						1			
<i>M. molossus</i>						1			
<i>Nyctinomops macrotis</i>						1			
EQUIVALENTES TROFICOS	1	0	2	7,7	14	13,8	10	4,5	53

Apéndice 12. Lista de las especies de murciélagos de **Curaçao**. Las cifras de las columnas representan los Valores Tróficos de cada especie para cada categoría funcional. Los valores correspondientes a los Equivalentes Tróficos, son la suma de las contribuciones parciales de las especie a cada categoría funcional.

ESPECIES	CAR	PIS	HEM	INS FOLL.	INS. AER.	FRU. NOM	FRU. SED.	NEC.	No. spp.
Noctilionidae									
<i>Noctilio leporinus</i>		0,5		0,3	0,2				
Mormoopidae									
<i>Mormoops megalophylla</i>					1				
Phyllostomidae									
<i>Glossophaga longirostris</i>				0,1			0,2	0,7	
<i>Leptonycteris curasoae</i>				0,1			0,3	0,6	
<i>Artibeus jamaicensis</i>				0,1		0,8		0,1	
Vespertilionidae									
<i>Natalus tumidirostris</i>					1				
<i>Myotis nigricans</i>					1				
Molossidae									
<i>Molossus pygmaeus</i>					1				
EQUIVALENTES TROFICOS	0	0,5	0	0,6	4,2	0,8	0,5	1,4	8

Apéndice 13. Lista de las especies de murciélagos de **Aruba**. Las cifras de las columnas representan los Valores Tróficos de cada especie para cada categoría funcional. Los valores correspondientes a los Equivalentes Tróficos, son la suma de las contribuciones parciales de las especie a cada categoría funcional.

ESPECIES	CAR	PIS	HEM	INS FOLL	INS AER	FRU NOM	FRU SED	NEC	No. spp.
Emballonuridae									
<i>Peropteryx macrotis</i>					1				
Mormoopidae									
<i>Mormoops megalophylla</i>					1				
Phyllostomidae									
<i>Glossophaga longirostris</i>				0,1			0,2	0,7	
<i>Leptonycteris curasoae</i>				0,1			0,3	0,6	
EQUIVALENTES TROFICOS	0	0	0	0,2	2	0	0,5	1,3	4

Apéndice 14. Lista de las especies de murciélagos de las **Selvas de Galería del Hato El Frio, Venezuela**. Las cifras de las columnas representan los Valores Tróficos de cada especie para cada categoría funcional. Los valores correspondientes a los Equivalentes Tróficos, son la suma de las contribuciones parciales de las especie a cada categoría funcional.

ESPECIES	CAR	PIS	HEM	INS FOL	INS. AER	FRU. NOM	FRU. SED	NEC	No. spp.
Emballonuridae									
<i>Peropteryx macrotis</i>					1				
<i>Rhynchonycteris naso</i>					1				
<i>Saccopteryx bilineata</i>					1				
<i>S. canescens</i>					1				
<i>S. lephura</i>					1				
Noctilionidae									
<i>Noctilio albiventris</i>		0,3		0,4	0,3				
<i>Noctilio leporinus</i>		0,5		0,3	0,2				
Phyllostomidae									
<i>Micronycteris megalotis</i>				0,8			0,2		
<i>M. minuta</i>				0,8			0,2		
<i>Phyllostomus discolor</i>				0,4			0,3	0,3	
<i>P. elongatus</i>	0,1			0,4			0,3	0,2	
<i>P. hastatus</i>	0,2			0,3			0,3	0,2	
<i>Sphaeronycteris toxophyllum</i>						1			
<i>Tonatia brasiliense</i>				0,8			0,2		
<i>Trachops cirrhosus</i>	0,7			0,2			0,1		
<i>Glossophaga longirostris</i>				0,1			0,2	0,7	
<i>Choeroniscus godmani</i>				0,1			0,1	0,8	
<i>C. perspicillata</i>				0,2			0,8		
<i>Sturnira lilium</i>							1		
<i>Artibeus jamaicensis</i>				0,1		0,8		0,1	
<i>Uroderma magnirostrum</i>						1			
<i>Vampyrops brachycephalus</i>						1			
<i>Desmodus rotundus</i>			1						
Vespertilionidae									
<i>Eptesicus diminitus</i>					1				
<i>Myotis albencens</i>					1				
<i>M. nigricans</i>					1				
<i>Rhogeessa tumida</i>					1				
Molossidae									
<i>Eumops bonariensis</i>					1				
<i>Eumops dabbenei</i>					1				

Apéndice 14. Continuación	CAR	PIS	HEM	INS	INS.	FRU	FRU	NEC.	No.
ESPECIES				FOLL	AER.	NOM	SED		spp.
<i>E. glaucinus</i>									1
<i>Molossops planirostris</i>									1
<i>M. temminckii</i>									1
<i>Molossus molossus</i>									1
<i>M. pretiosus</i>									1
EQUIVALENTES TRÓFICOS	1	0,8	1	4,9	16,5	3,8	3,7	2,3	34

Apéndice 15. Lista de las especies de murciélagos de **Capatárida, Venezuela.** Las cifras de las columnas representan los Valores Tróficos de cada especie para cada categoría funcional. Los valores correspondientes a los Equivalentes Tróficos, son la suma de las contribuciones parciales de las especie a cada categoría funcional.

ESPECIES	CAR	PIS	HEM	INS FOL	INS AER	FRU NOM	FRU SED	NEC	No. spp.
Phyllostomidae									
<i>Micronycteris megalotis</i>				0,8			0,2		
<i>M. schmidtorum</i>				0,8			0,2		
<i>Phyllostomus discolor</i>				0,4			0,3	0,3	
<i>Glossophaga longirostris</i>				0,1			0,2	0,7	
<i>G. soricina</i>				0,2			0,2	0,6	
<i>Leptonycteris curasoae</i>				0,1			0,3	0,6	
<i>Desmodus rotundus</i>			1						
<i>Diaemus youngi</i>			1						
Vespertilionidae									
<i>Lasiurus cinereus</i>					1				
<i>Rhogeessa alleni??</i>					1				
EQUIVALENTES TRÓFICOS	0	0	2	2,4	2	0	1,4	2,2	10

Apéndice 16. Lista de las especies de murciélagos de **Paraguaná, Venezuela**. Las cifras de las columnas representan los Valores Tróficos de cada especie para cada categoría funcional. Los valores correspondientes a los Equivalentes Tróficos, son la suma de las contribuciones parciales de las especie a cada categoría funcional.

ESPECIES	CAR	PIS	HEM	INS FOLL	INS AER	FRU NOM	FRU SED	NEC	No. spp.
Mormoopidae									
<i>Mormoops megalophylla</i>					1				
<i>Pteronotus davyi</i>					1				
<i>P. parnelli</i>					1				
Phyllostomidae									
<i>Glossophaga longirostris</i>				0,1			0,2	0,7	
<i>Leptonycteris curasoae</i>				0,1			0,3	0,6	
Natalidae									
<i>Natalus tumidirostris</i>					1				
Molossidae									
<i>Molossus molossus</i>					1	3			
EQUIVALENTES TRÓFICOS	0	0	0	0,2	5	0	0,5	1,3	7