

Pontificia Universidad Católica del Ecuador

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Escuela de Ciencias Biológicas

**Caracterización de la riqueza y diversidad de murciélagos en cuevas de la provincia del
Napo, mediante llamadas de ecolocación**

Disertación previa a la obtención del título de Licenciada en Ciencias Biológicas

Ana Belén Ribadeneira Páez

Quito, 2017

Certifico que la Disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas de la Srta. Ana Belén Ribadeneira Páez ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

M.Sc. Santiago F. Burneo
Director de la Disertación
Quito, 9 de agosto de 2017

A mis abuelitos
que gracias a sus primeras enseñanzas me enamoré de la naturaleza, la cual ahora puedo
entender de mejor manera gracias a esta hermosa carrera.

A mis papis y ñaña
por siempre apoyarme y seguir de cerca este sueño cumplido.

A mi familia
por su interés en el avance de esta nueva meta alcanzada.

A mis amigas y amigos de carrera y vida
por acompañarme, a su manera y tiempo, en cada escalón de este nuevo estilo de vida.

AGRADECIMIENTOS

A la Pontificia Universidad Católica del Ecuador por el financiamiento otorgado para la realización del proyecto del cual esta disertación forma parte.

A Santiago F. Burneo por dejarme participar en este proyecto y darme su confianza para poner en práctica lo aprendido y con ello cumplir mi meta.

A Santiago F. Burneo y Ma. Alejandra Camacho por darme la oportunidad de ser parte de la sección de Mastozoología del Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCAZ-M). A mis lectores por sus constructivos comentarios y ayuda para que el trabajo concluya de la mejor manera.

A Ma. Alejandra Camacho y Diego Tirira por reidentificar y confirmar las especies de los individuos colectados,

Al equipo del proyecto cuevas, Carla Rodríguez, Francisco Romero y Dayanna López que trabajando en equipo y aprendiendo juntos apoyaron para que este trabajo salga adelante.

A todos los asistentes de campo por el apoyo para llevar a cabo este trabajo.

A todos los miembros del QCAZ-M y a Andrea Vallejo, Pamela Rivera y José Tinajero por darme su apoyo incondicional cuando más lo necesité.

A mis padres por apoyarme incondicionalmente durante todo este proceso y darme las herramientas para ser una buena estudiante pero sobretodo una buena persona.

A Jorge Ortiz por apoyarme cuando lo necesité.

TABLA DE CONTENIDOS

AGRADECIMIENTOS	V
TABLA DE CONTENIDOS	VI
LISTA DE FIGURAS	VIII
LISTA DE TABLAS	IX
LISTA DE ANEXOS	X
1. RESUMEN	1
2. ABSTRACT.....	2
3. INTRODUCCIÓN.....	3
3.1 BIODIVERSIDAD	3
3.2 MURCIÉLAGOS.....	4
3.3 ECOLOCACIÓN	6
3.4 CUEVAS COMO REFUGIOS	7
3.6 ESTUDIOS DE MURCIÉLGOS CAVERNÍCOLAS EN ECUADOR.....	11
3.7 OBJETIVOS	11
4. METODOLOGÍA	12
4.1. ÁREA DE ESTUDIO.....	12
4.1.1. DESCRIPCIÓN GENERAL	12
4.1.2. SITIOS DE MUESTREO	12
4.2. FASE DE CAMPO	14
4.2.1. CAPTURA DE ESPECÍMENES Y PROCESAMIENTO DE DATOS	14
4.2.2. MONITOREO ACÚSTICO	15
4.3. FASE DE LABORATORIO.....	16
4.3.1. INGRESO Y CATALOGACIÓN DE ESPECÍMENES	16
4.4. ANÁLISIS DE DATOS	17
4.4.2. RIQUEZA DE ESPECIES	17
4.4.3. DIVERSIDAD Y COMPOSICIÓN DE ESPECIES	17
4.4.4. PREFERENCIA DE REFUGIO.....	17
5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	18
5.1 SISTEMATIZACIÓN DE DATOS DE CAMPO Y LABORATORIO	18
5.1.1 CAPTURA DE ESPECÍMENES	18
5.1.2 MONITOREO ACÚSTICO	18
5.2 ANÁLISIS DE DATOS	20
5.2.1 RIQUEZA DE ESPECIES.....	20

5.2.2 DIVERSIDAD Y COMPOSICIÓN DE ESPECIES	22
5.2.3 PREFERENCIA DE REFUGIO.....	24
6. CONCLUSIONES	27
7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	28
8. FIGURAS	39
9. TABLAS.....	47
10. ANEXOS.....	54

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de sitios de muestreo, Provincia del Napo.	39
Figura 2. Gráfico de componentes principales de pases de llamadas de murciélagos de la familia Emballonuridae.	40
Figura 3. Gráfico de componentes principales de pases de llamadas de ecolocación de murciélagos de la familia Phyllostomidae.	41
Figura 4. Gráfico de componentes principales de pases de llamadas de murciélagos de la familia Vespertilionidae.	42
Figura 5. Gráfico de riqueza de especies colectadas dentro de las cuevas.	43
Figura 6. Curva de acumulación de especies para los dos tipos de muestreo.	44
Figura 7. Gráfico de índice de Shannon-Wiener con datos de individuos colectados dentro de las cuevas.	45
Figura 8. Gráfico de composición de especies dentro de las cuevas.	46

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Parámetros descriptivos de las características de llamadas de las especies de la familia Emballonuridae.	47
Tabla 2. Parámetros descriptivos de las características de llamadas de las especies de la familia Molossidae.	48
Tabla 3. Parámetros descriptivos de las características de llamadas de las especies de la familia Phyllostomidae	49
Tabla 4. Parámetros descriptivos de las características de llamadas de las especies de la familia Vespertilionidae.....	50
Tabla 5. Riqueza y abundancia de especies registradas dentro y fuera de las cuevas.....	51
Tabla 6. Representatividad de la muestra en los dos tipos de muestreo, tradicional y acústico.	53

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1. <i>Rhynchonycteris naso</i>	54
Anexo 2. <i>Tylonycteris pachypus</i>	55

1. RESUMEN

Los murciélagos pertenecen al segundo orden de mamíferos más diverso en la Tierra; sus diferentes adaptaciones etológicas, ecológicas, morfológicas y fisiológicas les han permitido ser uno de los grupos de mamíferos más exitoso en términos de diversidad y abundancia. La preferencia de refugio se basa en la calidad de protección contra el clima y depredadores, la viabilidad del lugar para poder tener una buena ingesta y digestión del alimento, la posibilidad que el espacio les permita tener relaciones entre individuos y conservación de energía. Las cuevas constituyen uno de los mejores refugios para los murciélagos, ya que presentan un microclima (temperatura y humedad) más estable que otros refugios y mantienen, con mayor facilidad, el calor en la noche, lo que les hace excelentes lugares para colonias de maternidad e hibernación. La ecología de murciélagos ha sido poco estudiado en el Ecuador y se tiene muy poca información sobre aquellos que tienen una preferencia hacia las cuevas como refugio. El monitoreo acústico es una metodología que se ha vuelto complementaria al muestreo tradicional, ya que permite registrar especies que no se capturan con redes de neblina. El presente estudio busca determinar la riqueza y composición de especies de quirópteros, así como la preferencia por las cuevas como refugio en murciélagos que habitan los bosques cercanos a ocho cavernas distribuidas en la provincia de Napo en Ecuador. Se utilizaron redes de neblina, redes de mano y equipos de monitoreo acústico para muestrear cada una de las cuevas entre octubre del 2016 y junio del 2017. Se determinó la riqueza de especies en cada cueva y se generó una curva de acumulación de especies para establecer la efectividad del muestreo. Para determinar la composición de especies en cada cueva se calculó la diversidad alfa en base al índice de Shannon-Wiener. Para determinar la preferencia de refugio se utilizó la diversidad beta en base al coeficiente de similitud de Sørensen entre cuevas y áreas circundantes. La riqueza de especies dentro de las cuevas es una proporción de la riqueza existente en el bosque que la rodea. Esta composición y riqueza no es aleatoria ya que un grupo particular de especies es el que prefiere las cuevas como refugio, lo que se constató de forma consistente entre varias cuevas.

2. ABSTRACT

Bats are the second most diverse mammalian order in the Earth; their different ethological, ecological, morphological and physiological adaptations let them be one of the most successful mammals in terms of abundance and diversity. The roost preference is based on the quality of protection against weather conditions and predators, the viability of the place for a good ingestion and digestion of food, the possibility that the space allow to have relations among individuals, and energy preservation. Caves are among the best roosts for bats, because they have more stable microclimate (temperature and humidity) than other roosts and they easily keep warm temperatures at night; these characteristics make them excellent roosts for bat maternity and hibernation colonies. Bat ecology has been scarcely studied in Ecuador and there is little information about bats that prefer caves as roost. Acoustic monitoring is a complementary methodology of the traditional sampling, because it allows to record species that are difficult to capture with mist-nets. This work tries to determine the species richness and composition of bats, and also the preference of caves as roosts by bats that inhabit the forest near eight caves in Napo province, Ecuador. Mist-nets, hand-held nets, and acoustic monitoring equipment were used to monitor each cave between October, 2016 and June, 2017. Species richness was determined in each cave and a species accumulation curve was generated to establish sampling effectiveness. To determine the species composition in each cave, alpha diversity was calculated based on the Shannon-Wiener index. To determine the roost preference, the beta diversity was calculated based on Sørensen similarity coefficient between the outside and inside of each cave. Species richness inside caves was determined to be just a portion of the forest's surrounding richness. The species composition proved to be not random because a particular group of species consistently prefer caves over other types of roosts.

3. INTRODUCCIÓN

3.1 BIODIVERSIDAD

Biodiversidad es la variedad y abundancia de especies presentes en una muestra de tamaño definido (Magurran, 2004), pero también se lo puede definir como un concepto que engloba a la riqueza (número de especies) y a la abundancia relativa (equidad de especies) (Bravo-Núñez, 1991; Krohne, 2016); adicionalmente, la diversidad de especies refleja las condiciones ecológicas actuales de un lugar en específico (Krohne, 2016).

Según Whittaker (1972), la diversidad se compone de diferentes niveles: diversidad alfa, que se refiere a la diversidad local; diversidad beta, que es la diversidad resultante entre la comparación de las diversidades alfa de dos hábitats o comunidades distintas; y, diversidad gamma, que describe a la diversidad global, es decir, la diversidad de un área geográfica amplia como un bioma o una región.

Para poder medir la riqueza de especies (un componente de la diversidad) además de contar el número de especies de una muestra, basado en la presencia y no en la abundancia relativa (Lande, 1996), se necesita una curva de acumulación de especies, la cual se realiza en base a las especies encontradas en función de las muestras tomadas y puede crecer hacia una asíntota que indica que todas las especies de la comunidad han sido muestreadas (Magurran, 2004; Krohne, 2016). La curva de acumulación de especies presenta una limitación ya que en algunos casos puede llegar a estabilizarse antes de haber detectado a todas las especies presentes, lo que se debe principalmente a falta de muestreo, abundancia relativa desproporcionada de especies o efectos estacionales (Espinosa, 2003). Para evitar dicha falla se deben realizar ajustes de datos utilizando distintas ecuaciones, como por ejemplo la ecuación de Clench que considera un aumento de la probabilidad de encontrar nuevas especies si el tiempo de muestreo aumenta y predice la riqueza total de un lugar como el valor dado cuando la curva de acumulación de especies alcanza la asíntota (Moreno, 2001).

Uno de los índices de diversidad alfa más utilizado ha sido el índice de Shannon-Wiener, el cual incorpora la riqueza y la equidad de las especies de cada muestra y mide el grado de incertidumbre en predecir a qué especie de la muestra pertenece un individuo escogido al azar (Ludwing y Reynolds, 1988; Moreno, 2001; Krohne, 2016). Este índice asume que se seleccionan los individuos al azar y que todas las especies se encuentran presentes en la muestra (Moreno, 2001).

Una forma de medir la diversidad beta es calculando la similitud o diferencia de

especies entre dos sitios de muestreo, para poder realizar dicha comparación se pueden utilizar varios índices. Uno de ellos, el coeficiente de similitud de Sørensen, hace una relación entre el número de especies en común y la media aritmética de las especies de los lugares en estudio (Moreno, 2001; Magurran, 2004).

3.2 MURCIÉLAGOS

El orden Chiroptera es el segundo orden de mamíferos en términos de diversidad global, ya que representa, aproximadamente, un quinto del total de las especies de mamíferos existentes en el planeta; sus diferentes adaptaciones etológicas, ecológicas, morfológicas y fisiológicas les han permitido colonizar una gran cantidad de nichos, lo que ha hecho factible la amplia distribución de este orden en todos los continentes, excepto Antártida (Willig, Patterson y Stevens, 2003; Wilson y Mittermeier, 2009).

El Ecuador es un país mega diverso que alberga el 7 % de las especies de mamíferos del planeta (431 de 6157 especies), de los cuales 170 son murciélagos (Tirira, 2017). La mayoría de especies de murciélagos en el país se encuentran distribuidas en las estribaciones centro y nororientales y en pequeños fragmentos de bosque del Chocó, en las estribaciones noroccidentales de Los Andes (Burneo y Tirira, 2014).

Los murciélagos son los únicos mamíferos que poseen la capacidad de volar, lo que conlleva una serie de adaptaciones específicas que dependen principalmente de la estructura del hábitat, el tipo de alimentación y el comportamiento de forrajeo (Norberg y Rayner, 1987). La habilidad de volar ha proporcionado la disminución en el riesgo de depredación, mayor longevidad y baja maduración sexual precoz del animal; también provee el acceso a recursos que son inasequibles para mamíferos terrestres y aumenta considerablemente el rango de forrajeo de un individuo, además les otorga la facilidad de migrar grandes distancias, lo que permite a algunas especies tomar ventaja de los recursos estacionales (Barclay y Harder, 2003).

Al igual que otros mamíferos, los murciélagos se trasladan con el fin de cumplir con sus requerimientos biológicos (reproducción y alimentación) y ambientales (ambiente idóneo), ya sea a través del forrajeo, que responde a necesidades alimenticias, o de la dispersión, que se refiere a movimientos exploratorios en busca de ambientes idóneos. Ambos tipos de traslado permiten que el animal encuentre el recurso que necesita (Dingle, 1996; López Vidal, Elizalde Arellano, Arroyo-Cabrales y Medellín, 2008).

Los quirópteros explotan una gran variedad de recursos alimenticios. Tomando en cuenta esta característica se los puede clasificar en gremios, es decir, en un grupo de

especies que explotan la misma clase de recursos de manera similar (Root, 1967; Patterson, Willing y Stevens, 2003). Según una clasificación de gremios tróficos existen murciélagos nectarívoros (se alimentan de néctar y partes florales como polen y pétalos); frugívoros (frutas); insectívoros (insectos); carnívoros (vertebrados pequeños); piscívoros (peces); y, hematófagos (sangre) (Patterson et al., 2003).

Los murciélagos, de acuerdo al gremio al que pertenecen, juegan importantes roles ecológicos como dispersores de semillas, polinizadores, controladores de plagas y reguladores de poblaciones de insectos (Medellín, Equihua y Amin, 2000); por ejemplo, en África, el 95 % de la regeneración de bosques se da gracias a la dispersión de semillas por murciélagos (Ducummon, 2000). Otro ejemplo se puede apreciar en época de verano en Estados Unidos, donde una colonia promedio (150 individuos) del gran murciélago café (*Eptesicus fuscus*) puede consumir 16 000 insectos de junio (género *Phyllophaga*, familia Scarabaeidae), 38 000 escarabajos de pepino (género *Diabrotica*, familia Chrysomelidae), 50 000 chicharras (familia Cicadellidae) y 19 000 chinches apestosas (familia Pentatomidae), los cuales son importantes plagas en cultivos de maíz, espinaca, árboles frutales y soya (Whittaker, 1993).

Una comunidad es un conjunto de poblaciones de distintas especies que habitan un mismo espacio geográfico. La estructura de una comunidad se refiere a la conformación de dicho conjunto de poblaciones, es decir, la diversidad, estratificación, dominancia y estructura trófica de las mismas (Krebs, 1985). Un claro ejemplo de estructura de comunidad de murciélagos, se puede observar en la cueva Macaregua, Santander, Colombia, donde existen ocho especies registradas que ocupan diferentes territorios dentro de la caverna: *Desmodus rotundus* (Phyllostomidae) forma grupos compactos que generalmente perchan en grietas profundas ubicadas en el techo de la cueva a 170 - 290 m de la entrada (Pérez-Torres et al., 2015); la población de *Carollia perspicillata* (Phyllostomidae) se divide en más de una docena de grupos, dentro de la cueva, con diferentes estructuras sociales (principalmente en harenes, agrupaciones de machos, un grupo pequeño de hembras y una agrupación pequeña de dos machos con una hembra), que perchan dentro de cavidades poco profundas y en las paredes de la caverna a 500 m de la entrada (Martínez Medina, 2010; Pérez-Torres et al., 2015); *Mormoops megalophylla* (Mormoopidae) posee una población de unos pocos individuos que se encuentra en la parte más profunda de la cueva, a 500 – 600 m de la entrada (Pérez-Torres et al., 2015); también se puede encontrar una importante población de *Natalus tumidirostris* (Natalidae) que está conformada por una mayor proporción de machos que hembras; esta población comparte

una porción de su territorio con *M. megalophylla* (Pérez-Torres et al., 2015; Rueda-Ardila y Pérez-Torres, 2016). Ocasionalmente *Myotis nigricans* (Vespertilionidae) y *Micronycteris schmidtorum* (Phyllostomidae) habitan la cueva, la primera especie ocupa galerías secas cerca de la entrada (a 20 m) y la segunda, ocupa galerías húmedas a 70 m de la entrada; por último se ha registrado la presencia de *Dermanura bogotensis* (Phyllostomidae) y de *Glossophaga soricina* (Phyllostomidae) a pocos metros de la entrada (Pérez-Torres et al., 2015).

3.3 ECOLOCACIÓN

La ecolocación es una adaptación que los murciélagos utilizan para forrajear y desplazarse en la oscuridad, esta característica consiste en emitir ultrasonidos (cuya frecuencia oscila entre 20 y 120 kHz) que rebotan en los objetos del entorno y regresan al emisor como un eco, de esta manera el murciélago puede reconocer el tamaño, forma y volumen del objeto que tiene al frente, así como la distancia que los separa. Gracias a este radar el mamífero puede reconocer y distinguir a sus presas y las estructuras del entorno (Simmons, Howell y Suga, 1975; Schnitzler y Kalko, 2001). Según Voigt-Heucke, Taborsky y Dechmann (2010) la ecolocación también es utilizada, especialmente por murciélagos que comparten refugio, para el reconocimiento de individuos conespecíficos de su misma familia, individuos conespecíficos que no son familiares e individuos heteroespecíficos.

Los murciélagos utilizan una variedad de señales acústicas ultrasónicas especie – específicas las cuales varían en su duración, estructura de la frecuencia y en el nivel de presión del sonido, como por ejemplo, las señales emitidas por el animal cuando este está buscando su alimento son diferentes de las señales emitidas cuando este ya ha encontrado su presa (Schnitzler y Kalko, 2001). Las diferencias en las estrategias de forrajeo, morfología, edad, entropía de la acústica y ocupación de diferentes nichos ecológicos provocan una variación de las estructuras de las frecuencias de las llamadas de forma especie-específica, corroborando que la ecolocación es útil para la identificación de especies, por lo que en la actualidad son ampliamente utilizadas en estudios de conservación y ecología de murciélagos (Fenton y Bell, 1981; Fenton y Merriam, 1983; Metzner, 1991; O'Farrel y Miller, 1997; Parsons y Gareth, 2000). A pesar de que las llamadas de ecolocación son útiles para la identificación de especies, sus resultados son muy dependientes de la intensidad de la llamada, la calidad de las grabaciones y la metodología de análisis, tanto acústico (qué variables acústicas se utilizan para caracterizar

la llamada) como estadístico (Biscardi, Orprecio, Fenton, Tsoar y Ratcliffe, 2004; Aguirre, 2007).

En la actualidad la ecolocación es una herramienta que complementa al muestreo realizado con redes de neblina u otras formas de captura activa, puesto que se muestrean especies distintas en ambas metodologías. Por ejemplo, murciélagos insectívoros de vuelo alto no se capturan fácilmente en redes de neblina que son colocadas en sotobosque, pero emiten llamadas de alta frecuencia e intensidad, lo que facilita el monitoreo acústico; en contraste, murciélagos de la familia Phyllostomidae, que incluye especies frugívoras, nectarívoras, hematófagas y carnívoras, además de insectívoras, son fácilmente capturados en redes de neblina porque forrajean a nivel del sotobosque, pero emiten llamadas de baja intensidad que dificulta el monitoreo acústico (Barnett et al., 2006).

En la literatura existe un sin número de artículos que mencionan la utilización de la ecolocación como parte de la metodología para estudiar diferentes aspectos de los murciélagos, como por ejemplo: la relación que existe entre el comportamiento de forrajeo y las llamadas de ecolocación (Fenton et al., 1999); la caracterización de ensambles de murciélagos en distintos lugares (Ossa-Gómez, 2010; Tinajero, 2017); la determinación de la estructura de comunidades en zonas determinadas (Barboza-Marquez, 2009), entre otros. También existen estudios en donde se utiliza la ecolocación como metodología complementaria a la tradicional, especialmente en temas de caracterización de la fauna de quirópteros presentes en un determinado ecosistema (MacSwiney, Clarke y Racey, 2008; Rivera, 2011).

Sin embargo, el monitoreo con llamadas de ecolocación posee limitaciones. Una de estas es que las llamadas de ecolocación de vuelo libre no sirven para estimar la abundancia de una especie (Hayes, 1997), puesto que no existe forma de determinar que cada llamada pertenece a distintos individuos.

3.4 CUEVAS COMO REFUGIOS

Según Culver y Pipian (2009) las cuevas se definen como cavidades naturales en una superficie rocosa con zonas de completa oscuridad. Existen distintos tipos de cuevas, Davies y Morgan (1991) proponen una simple clasificación, donde mencionan cuatro tipos de cuevas: cuevas de disolución, las cuales se forman por la acción de disolución que provoca una corriente de agua subterránea constante sobre rocas de carbonato de calcio y sulfato; cuevas de lava que se forman después de que lava subterránea pasa, se enfría y endurece dejando cavidades entre la corteza terrestre; cuevas marinas, que se forman por el

constante choque de las olas y la acción corrosiva de los minerales de la arena y grava sobre la superficie más fina de las rocas en las orillas de mares y lagos; y por último, cuevas de los glaciares, formadas por corrientes de agua derretida que excavan túneles de desagüe a través del hielo.

Los murciélagos utilizan varios tipos de refugios que les proveen de protección contra condiciones climáticas extremas y posibles depredadores, permiten la ingesta y digestión del alimento y promueven el intercambio de información y conservación de la energía (Kunz, 1982; Lewis, 1996). Más de la mitad de las especies conocidas, de forma exclusiva u oportunista, utilizan la vegetación como refugio, ya sea en huecos de árboles, bajo la corteza de los troncos, dentro de hojas enrolladas, tiendas construidas con hojas por el mismo animal, sobre troncos expuesto, dentro de cavidades en bambú descompuesto o incluso entre las hojas de los árboles; mientras que el resto de quirópteros prefieren refugiarse en grietas de rocas, cuevas, cavidades construidas por otros animales (nidos de aves o de termitas u hormigas), puentes, casas y otras estructuras creadas por el ser humano (Kunz y McCracken, 1996; Kunz y Lumsden, 2003; Kalko, Ueberschaer y Dechmann, 2006; Barclay y Kurta, 2007).

La preferencia por estos distintos refugios juega un papel importante en la ecología y evolución de las diferentes especies de murciélagos puesto que los refugios han influido en la selección de ciertos caracteres que les permiten ser más aptos; por ejemplo, murciélagos que perchan en el follaje o en troncos expuestos poseen colores y manchas crípticas que les ayuda en el camuflaje (e.j. *Lasiurus borealis*, Vespertilionidae; *Paranyctimene raptor*, Pteropodidae; *Rhynchonycteris naso*, Emballonuridae; entre otros; Anexo 1); los murciélagos que se refugian en cavidades de residuos de bambú poseen un cráneo y esqueleto postcraneal aplanado, son de tamaño pequeño y sus almohadillas son más gruesas de lo normal, lo que les facilita entrar y desplazarse dentro de las cavidades angostas del bambú (e.j. vespertilionidos como *Eudiscopus denticulus*, *Glischropus tylopus*, *Tylonycteris robustula* y *Tylonycteris pachypus*; Anexo 2) (Kunz y Lumsden, 2003); en cuanto a murciélagos que se refugian en cueva, a pesar de que no se conocen la existencia de adaptaciones específicas para este tipo de refugio, se ha registrado la existencia de requerimientos específicos, en especial para aquellos quirópteros que se refugian exclusivamente en cuevas, como *Mormoops megalophylla*. Este quiróptero no puede soportar temperaturas menores a 15 °C, es decir que necesitan condiciones térmicas estables y altas para sobrevivir, por esta razón, utiliza las cavernas como refugios permanentes y de preferencia se distribuyen en galerías con poca ventilación donde se

conserva más el calor (Bonaccorso, Arends, Genoud, Cantoni y Morton, 1992).

Los quirópteros muestran un amplio rango de fidelidad a sus refugios, esta variación depende principalmente del tipo de refugio y la etapa del ciclo de vida. Los murciélagos que perchan en refugios pasajeros como bajo la corteza de un árbol, presentan menos fidelidad al refugio que aquellos que perchan en refugios permanentes como cuevas o huecos en árboles (Kunz y Lumsden, 2003). Existen especies de murciélagos que en épocas no reproductivas perchan en refugios pasajeros, pero en época de maternidad éstos son reemplazados por refugios permanentes y con condiciones más estables, como huecos en árboles. También se ha registrado que hembras preñadas, de especies de murciélagos que perchan en refugios pasajeros, cambian de refugio de forma más constante en comparación a las hembras lactantes o no reproductivas, este comportamiento se debe a que las hembras preñadas tratan de familiarizarse con el mejor refugio para parir y cuidar a su cría (Kunz y Lumsden, 2003).

Existe evidencia de que la preferencia y el uso de un refugio, en algunas especies de murciélagos (ej. *Myotis nattereri* o *Plecotus auritus*, Vespertilionidae), se ve afectada por el uso previo de ese mismo refugio por colonias conespecíficas o heteroespecíficas (Zeus, Puechmaille y Kerth, 2016). Por otro lado se ha observado que los murciélagos son muy selectivos al momento de ocupar un refugio, por ejemplo, en el Neotrópico, a pesar de que existe una gran variedad de posibles refugios, ocurren especies que prefieren refugiarse en un solo tipo de lugar, como es el caso de *Furipterus horrens* (Furipteridae) y *Micronycteris microtis* (Phyllostomidae) que solo se refugian en cavidades en árboles caídos o *Saccopteryx leptura* (Emballonuridae) que prefiere troncos expuestos; así también, el caso de *Artibeus anderseni* (Phyllostomidae), *Mesophylla macconnelli* (Phyllostomidae) y *Thyroptera tricolor* (Thyropteridae) que utilizan el follaje como refugio (Voss, Fleck, Strauss, Velazco y Simmons, 2016). Otro ejemplo de esta especificidad se da en los murciélagos que utilizan ciertas especies de plantas, e incluso, estructuras vegetales especiales como refugio, como por ejemplo *Kerivoula hardwickii* (Vespertilionidae) que solo se refugia dentro de la planta carnívora *Nepenthes bicalcarata* en descomposición y las identifican por unos apéndices puntiagudos que se encuentran sobre la apertura (Schöner, Schöner, Kerth, Ji y Grafe, 2016).

Las cuevas conforman una red importante de hábitats para muchas criaturas con diferentes historias de vida, clasificadas como troglobias, troglófilas y troglóxenas. Los animales troglobios dependen totalmente de los recursos presentes en las cuevas para sobrevivir; los troglófilos son criaturas que habitan tanto en ambientes subterráneos como

en la superficie, es decir que son animales cavernícolas facultativos que se trasladan constantemente entre estos dos ambientes; y, los organismos troglóxenos son aquellos que generalmente habitan en la superficie pero que utilizan los recursos de ambientes subterráneos (Trajano y Carvalho, 2017). Existen poblaciones de murciélagos troglófilas, ya que usan las cuevas como refugio temporal diario de manera constante, además de poblaciones troglóxenas, que usan de manera no reproductiva las cuevas, tanto ocasional como permanentemente (Trajano, 2012; Trajano y Carvalho, 2017).

Las cuevas constituyen uno de los mejores refugios para los murciélagos (Aguirre, 2007), ya que presentan un microclima más estable que otros refugios (temperatura y humedad) y mantienen, con mayor facilidad, el calor en la noche, lo que les hace excelentes lugares para colonias de maternidad y temporadas de hibernación o torpor (Kunz y Lumsden, 2003).

Los murciélagos juegan un papel importante en la dinámica de la cueva en la que habitan, ya que tienen la capacidad de modificar las condiciones microclimáticas y la fauna subterránea. Se ha observado que cuevas en donde habitan colonias grandes de murciélagos, poseen más nutrientes y de forma más constante que cuevas en donde este animal no está presente (Aguirre, 2007); por ejemplo en la Cueva del Tigre, en México, Mitchell (1964) descubrió que la presencia de una gran colonia de *Tadarida brasiliensis* modificó la temperatura diaria de la cueva (fluctuación de 5 C° diarios); otro ejemplo de la influencia que ejercen los murciélagos en la dinámica de las cuevas se aprecia en el estudio de Fenolio, Graening, Collier y Stout (2005) en la cueva de *January-Stansbury*, Oklahoma, donde determinaron que *Eurycea spelaea*, una especie salamandra adaptada a vivir en cuevas, aumentó su abundancia dentro de esta caverna durante los meses de verano como respuesta a la presencia temporal de una población del murciélago gris (*Myotis grisescens*) que utilizó la cueva como refugio de maternidad, depositando grandes cantidades de guano fresco que fue utilizado por los anfibios como alimento principal (coprofagia, la primera registrada en anfibios).

En el mundo existen importantes zonas kársticas (formaciones calizas producidas por disolución de rocas en presencia de agua) (Mora, Bonifaz y López-Martínez; 2016) relacionadas a áreas de actividad tectónica y volcánica, que albergan un gran número de cuevas (Culver y Pipian, 2009) y el Ecuador no es la excepción. La provincia de Napo posee formaciones kársticas originadas hace aproximadamente 112 – 81 millones de años (era Cretácica). Gracias a características geológicas esta provincia posee una gran variedad de cuevas distribuidas en las regiones de: El Chaco, Pasohurco, Cotundo, Archidona y

Tena (Toulkeridis, Constantin y Adison, 2015).

3.6 ESTUDIOS DE MURCIÉLGOS CAVERNÍCOLAS EN ECUADOR

A pesar de que el Ecuador es un país con una considerable diversidad de quirópteros (Tirira, 2017) y, además, alberga una gran variedad de cuevas, especialmente en la provincia de Napo (Toulkeridis et al., 2015), no existen muchos estudios sobre murciélagos en cuevas, por lo que el conocimiento sobre la diversidad de quirópteros dentro de cuevas es escaso; existen dos estudios sobre este tema realizados en la provincia de Napo, el trabajo de Albuja (1983) y el de Linares y Naranjo (1973).

Por esta razón y teniendo en cuenta que las cuevas constituyen un recurso importante para la supervivencia de algunas especies de murciélagos es importante realizar investigaciones sobre el tema.

3.7 OBJETIVOS

GENERAL

Caracterizar la diversidad de murciélagos y su preferencia de uso de refugios en cuevas de la provincia de Napo.

ESPECÍFICOS

- Caracterizar la riqueza de especies de quirópteros presentes en cuevas.
- Determinar la composición de especies de murciélagos que habitan las cuevas del área de estudio.
- Definir la preferencia de uso de cuevas como refugios por los quirópteros que se encuentren presentes alrededor de las cuevas mediante muestreos tradicionales y acústicos.

4. METODOLOGÍA

4.1. ÁREA DE ESTUDIO

4.1.1. DESCRIPCIÓN GENERAL

El presente estudio se realizó en la provincia del Napo ubicada en la región amazónica, al centro norte del Ecuador. La provincia está constituida por cinco cantones (El Chaco, Quijos, Archidona, Tena y Carlos Julio Arosemena Tola) y su capital es la ciudad de El Tena.

Se estudiaron ocho cuevas distribuidas entre los cantones de Archidona y Tena. Las ocho cavernas se distribuyen en cuatro sistemas: Templo de Ceremonia, Aguayacu, Tamia Yura y El Toglo (Figura 1). Los nombres de las cuevas siguen la Guía espeleología de la provincial del Napo (Sánchez-Cortez, 2017).

4.1.2. SITIOS DE MUESTREO

Sistema Templo de Ceremonia

Este complejo se ubica en la comunidad Mondayacu, en el cantón Archidona a 100,5 m de la vía Archidona - Cosanga. Está constituido por tres cuevas, dos de las cuales se incluyen en el estudio (Templo de Ceremonia y Elefante) por presentar importantes poblaciones de murciélagos en su interior. La cueva principal, llamada Templo de Ceremonia lleva dicho nombre puesto que se considera un lugar sagrado donde se llevan a cabo rituales, lo cual hace que sea un lugar atractivo para turistas. La cueva posee dos entradas, la primera ubicada en las coordenadas $0^{\circ} 50' 33,93''$ S y $77^{\circ} 46' 42,20''$ W, se encuentra a aproximadamente 125 m del parqueadero del complejo; la segunda entrada, ubicada en las coordenadas $0^{\circ} 50' 31,18''$ S y $77^{\circ} 46' 38,14''$ W, se encuentra a 270 m del parqueadero. La cueva es atravesada por un río.

La cueva Elefante, es muy concurrida por turistas debido a que posee un río torrencioso interno que hace la expedición atractiva ya que aumenta su el nivel de aventura. También posee dos entradas, la primera, ubicada en las coordenadas $0^{\circ} 50' 38,76''$ S $77^{\circ} 46' 50,70''$ W, a 200 m del parqueadero; la segunda, ubicada en las coordenadas $0^{\circ} 50' 35,59''$ S y $77^{\circ} 46' 44,078''$ W a 80 m del mismo punto ya mencionado.

Sistema Aguayacu

Este complejo está ubicado en el cantón Archidona, en la comunidad Aguayacu, en la Asociación de Servicios Turísticos Yachachik Rumi a 4 km del redondel de entrada al

pueblo de Archidona. Está conformado por tres cuevas recientemente descubiertas, razón por la cual el turismo es incipiente.

La primera cueva explorada, nombrada Llusckayacu 2, posee dos entradas, la primera se ubica en las coordenadas $0^{\circ} 53' 42,39''$ S y $77^{\circ} 46' 19,52''$ W, a 200 m de la carretera secundaria que se dirige a la comunidad de Villano; la segunda entrada se ubica en las coordenadas $0^{\circ} 53' 33,14''$ S y $77^{\circ} 46' 10,02''$ W, ubicada a 500 m del mismo punto en la carretera. Esta cueva posee un río interno, con un caudal importante y por esta razón los pobladores de la comunidad han construido una pequeña represa, en la primera entrada que les provee de agua. Además de murciélagos, esta cueva alberga reptiles como la boa arcoíris (*Epicrates cenchria*; observación personal).

La segunda cueva, llamada Mayanchi, posee dos entradas, la primera, ubicada en las coordenadas $0^{\circ} 53' 41,59''$ S y $77^{\circ} 46' 20,40''$ W, a 240 m del punto en la carretera ya mencionado; la segunda, ubicada en las coordenadas $0^{\circ} 53' 42,41''$ S y $77^{\circ} 46' 25,76''$ W, a 330 m del punto dicho. Esta cueva posee un río interno con bajo caudal y, a diferencia de las otras cuevas, a pocos metros de la entrada presenta una grieta que comunica el exterior con el medio interno.

La tercera cueva, Aguayacu, posee solo una entrada ubicada en las coordenadas $0^{\circ} 53' 42,22''$ S y $77^{\circ} 46' 25,82''$ W, se encuentra a 330 m del punto mencionado en las anteriores cuevas. A diferencia de las otras cuevas, posee varios pasajes y en la entrada se puede apreciar un río donde también se ha construido una pequeña represa. Cabe mencionar que al principio de la cueva se ha registrado rastros de otros mamíferos, lo que sugiere la utilización de esta zona como refugio.

Sistema Tamia Yura

Este complejo se encuentra en el cantón Tena en la comunidad de Tamia Yura a 1,8 km de la entrada a la ciudad, desde Archidona. Está constituida por dos cuevas que poseen un turismo moderado.

La primera cueva, llamada Uctu Iji Changa, posee una sola entrada que se ubica en las coordenadas $0^{\circ} 58' 8,90''$ S y $77^{\circ} 47' 50,71''$ W y se encuentra a 510 m de la cabaña principal, en el parqueadero, que funciona como centro de interpretación y zona de reunión social para miembros de la comunidad y turistas. En la entrada de la cueva fluye un riachuelo que aumenta considerablemente su caudal en época lluviosa haciendo imposible el ingreso a la cueva; también forma pequeños charcos donde habitan peces y camarones.

La segunda cueva, llamada Cueva de los Murciélagos, es más pequeña y posee una

sola entrada en las coordenadas 0° 58' 17,61" S y 77° 47' 53,95" W que se ubica a 250 m del centro de interpretación. A lo largo de ésta se puede apreciar dos grietas que conectan el medio interno de la caverna con el exterior y cuando llueve en grandes cantidades el agua entra por dichas grietas inundando de la cueva.

Sistema El Toglo

Este complejo se encuentran formado por cinco cuevas de las cuales únicamente se exploró la caverna principal llamada El Toglo ubicada en el cantón Tena, al lado izquierdo de la vía a Puerto Napo, en el sector Santa Rosa en la asociación de pequeñas granjas agroturísticas y artesanales de Santa Rosa ASOGRAROSA. A esta caverna también se la conoce como cueva Castillo en nombre a la familia que cuida y protege el lugar (Toulkeridis et al., 2015).

La cueva posee turismo con frecuencia moderada, apropiadamente controlado por los dueños del lugar. Esta cueva posee dos entradas, la primera, ubicada en las coordenadas 1° 1' 50,63" S y 77° 48' 5,65" W, se encuentra a 95 m de una especie de parqueadero en construcción, que está a un lado de la carretera. La segunda entrada se ubica en las coordenadas 1° 1' 48,39" S y 77° 48' 7,25" W a 40 m del mismo punto. Un riachuelo sale de ella y la vegetación a su alrededor es relativamente espesa a pesar de que se encuentra muy cerca de la carretera. La cueva alberga una gran comunidad de murciélagos (centenas de individuos), principalmente compuesta por poblaciones de insectívoros y frugívoros y, en menor cantidad, hematófagos (*Desmodus rotundus*). También se ha registrado la presencia de algunos individuos de boa arco iris (*Epicrates cenchria*) (Martin-Solano, Toulkeridis, Addison y Pozo-Rivera, 2016).

4.2. FASE DE CAMPO

4.2.1. CAPTURA DE ESPECÍMENES Y PROCESAMIENTO DE DATOS

Se realizaron seis salidas de campo entre octubre de 2016 y junio de 2017, con duración de entre tres y cinco días cada una. La exploración de cada cueva se llevó a cabo en tres días, donde en la mañana se ingresó a la cueva con dos redes de mano y equipo de fotografía por aproximadamente 4 horas (desde las 9 a.m. hasta la 1 p.m.). En la noche se colocaron dos redes de neblina, una de 12 x 3 m y la otra de 5 x 3 m, lo más cerca posible a la entrada de la cueva y en sus alrededores. Las redes de neblina permanecieron abiertas desde las 6:30 hasta las 11:30 p.m.

Una vez capturados los individuos, ya fuese con redes de mano o de neblina, se

identificaron preliminarmente utilizando las claves dicotómicas de Tirira (2007) y López-Baucells, Rocha, Bobrowiec y Meyer (2016), luego se conservaron por lo menos dos especímenes *voucher* (un macho y una hembra) de cada especie capturada por cada sitio muestreado, los cuales se procesaron según el protocolo de Camacho (2014a). Posteriormente los especímenes capturados fueron grabados siguiendo los métodos detallados a continuación.

4.2.2. MONITOREO ACÚSTICO

Los especímenes *voucher* fueron grabados dentro de una carpa de vuelo utilizando el detector *Echo Meter* EM3+ de *Wildlife Acoustics*, siguiendo la metodología propuesta por Rivera-Parra (2011) y Rivera-Parra y Burneo (2013).

Se realizaron grabaciones de vuelo libre fuera de las cuevas utilizando el detector *BAT AR180* de *Binary Acoustic Technology* (Rivera-Parra, 2011) el cual fue colocado cerca de la entrada de la caverna para que grabase lo que salía, entraba y volaba alrededor de ella, el equipo grabó desde las 18:30 hasta las 0:30 h.

Los datos obtenidos de las grabaciones de carpa de vuelo de los especímenes *voucher* sirvieron para caracterizar las llamadas de ecolocación de las especies que se identificaron morfológicamente. Los datos obtenidos en vuelo libre fueron utilizados para estimar la preferencia de las cavernas como refugios.

Los archivos de sonido obtenidos por cada llamada se depuraron con el programa Avisoft SASLab Pro. En cada caso se analizó la *duración de la llamada*, que es la duración de la onda extraída; la *frecuencia inicial*, que es la frecuencia del inicio de la llamada; la *frecuencia final*, que corresponde a la frecuencia del final de la llamada; la *frecuencia máxima*, que es la frecuencia en el punto mayor amplitud de la llamada; la *frecuencia mínima*, que corresponde a la frecuencia del punto más bajo de la llamada; la *frecuencia de máxima energía*, que es la frecuencia del punto con mayor intensidad de la llamada; la *frecuencia característica*, que es el punto más plano al final del cuerpo de la llamada; el *ancho de banda*, que es el tamaño en kHz de la llamada; y, finalmente, el *punto de inflexión*, que es la frecuencia del punto en el que existe un cambio de ángulo en la llamada (Parsons, 2002; Rivera-Parra, 2011; Kaleidoscope Pro, 2017). Se utilizaron los programas Sonobat (para llamadas obtenidas en carpa de vuelo) y Kaleidoscope Pro (para llamadas de vuelo libre).

Posteriormente se contabilizaron los pases de cada especie de murciélago encontrado en cada llamada de ecolocación, definiendo a un pase como dos o más pulsos

presentes en una misma llamada, separados por el mismo espacio (tiempo) entre sí, si dichos pulsos desaparecían y volvían a aparecer en un tiempo mayor al triple del intervalo normal entre pulsos, se lo contabilizó como otro pase (Barboza-Marquez, 2009).

Puesto que existen especies de murciélagos que modulan su frecuencia según el espacio en donde se encuentren y la función que desarrollan al momento, las frecuencias pueden variar en amplios rangos causando solapamiento entre algunas de ellas (Jones, 1999; Metzner, 2008), por esta razón, para obtener un sustento estadístico en la clasificación de las llamadas obtenidas, se optó por realizar análisis de componentes principales (ACPs), los cuales buscan minimizar las variables utilizadas para poder analizar e interpretar de mejor forma los datos, ya que las variables se agrupan en combinaciones lineales, llamadas componentes principales (Hernández-Rodríguez, 1998). Con este método, utilizando el programa *Paleontological statistics software package for education and data analysis*, PAST v3.02a (Hammer, Harper y Ryan, 2001), se analizaron los parámetros acústicos de los pases, obtenidos en grabaciones de vuelo libre, por cada familia de murciélagos registrada en este estudio y se los comparó con llamadas ya identificadas en carpa de vuelo y de la base de datos de ecolocación de murciélagos del Ecuador en MammaliaWeb (Brito, Camacho y Vallejo, 2016), correspondientes a especies de cada familia que posiblemente pueden encontrarse en la zona de muestreo.

Cada índice y método matemático utilizado para responder los objetivos del estudio se aplicaron independientemente a los datos obtenidos con muestreo tradicional y con monitoreo acústico.

4.3. FASE DE LABORATORIO

4.3.1. INGRESO Y CATALOGACIÓN DE ESPECÍMENES

Los individuos seleccionados como especímenes *voucher* fueron fotografiados, procesados y conservados en etanol al 70 %, extrayendo previamente tejidos hepático y muscular que fueron conservados en alcohol al 90 % (Camacho, 2014a). Los especímenes *voucher* y sus tejidos asociados fueron depositados en la colección de Mastozoología del Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCAZ-M), donde, además, se confirmó la identificación realizada en campo (Camacho, 2014b).

Los especímenes capturados que no se utilizaron como *vouchers* para la colección del QCAZ-M, fueron liberados luego de ser identificados.

4.4. ANÁLISIS DE DATOS

4.4.2. RIQUEZA DE ESPECIES

Para calcular la riqueza de especies dentro de cada cueva se realizó el conteo de especies capturadas con redes de mano y se utilizó la observación de dos especies que no pudieron ser capturadas al interior de la cueva: *Desmodus rotundus* y *Lonchophylla robust.*

Para calcular la riqueza de especies fuera las cuevas se realizó el conteo de especies capturadas con redes de neblina, al igual que de especies registradas con monitoreo acústico.

Se realizaron curvas de acumulación de especies con ajuste de Clench utilizando el programa RWizard (Guisande, Vaamonde y Barreiro, 2014), para comprobar que el muestreo, tanto acústico como tradicional, fuera representativo. Esta curva permite calcular la riqueza de especies en función del esfuerzo de muestreo (Magurran, 2004) y el ajuste de Clench evita una falsa estabilización de la curva (Espinoza, 2003).

4.4.3. DIVERSIDAD Y COMPOSICIÓN DE ESPECIES

Utilizando datos de murciélagos capturados y observados dentro de cada caverna se calculó la diversidad alfa en base al índice de Shannon-Wiener, el cual mide la diversidad en términos de equidad de especies. Este índice calcula la sumatoria de las proporciones de los individuos capturados de cada especie que multiplica el logaritmo natural de dicha proporción.

$$H = - \sum_{j=1}^s p_i \ln p_i$$

Donde p_i es la proporción de individuos encontrados de una especie i (Moreno, 2001). Para obtener dicho índice se utilizó el programa PAST v3.02a (Hammer et al., 2001).

4.4.4. PREFERENCIA DE REFUGIO

Utilizando datos obtenidos en monitoreo acústico y tradicional se calculó la diversidad beta con el coeficiente de similitud de Sørensen para determinar la similitud de especies dentro y fuera de cada cueva, así, si el coeficiente es cercano a uno, significa que hay alta similitud entre las especies presentes dentro y fuera de la cueva, es decir, que hay un gran porcentaje de especies, de ese bosque, que prefieren a dicha cueva como su refugio. Para este fin, se utilizó la prueba de similaridad de Dice del programa PAST v3.02a (Hammer et al., 2001).

5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

5.1 SISTEMATIZACIÓN DE DATOS DE CAMPO Y LABORATORIO

5.1.1 CAPTURA DE ESPECÍMENES

El esfuerzo de muestreo empleado con muestreo tradicional fue de 5 horas/redes por dos noche/cueva y 3 días/cueva. En total se capturaron 284 individuos que corresponden a 25 especies de las familias Phyllostomidae, Vespertilionidae y Emballonuridae, siendo la primera la familia más abundante. De estos, 151 especímenes fueron recolectados y preservados, además se observaron 12 individuos de *Desmodus rotundus* dentro de las cuevas, los cuales no fueron capturados y tres individuos de *Lonchophylla robusta* que solo pudieron ser fotografiados por la altura de la cúpula en donde se encontraban.

5.1.2 MONITOREO ACÚSTICO

El esfuerzo de muestreo con monitoreo acústico fue de 6 horas/cueva de grabación por dos noches/cueva, donde se obtuvo un total de 2249 grabaciones de las cuales se contabilizaron 162 pases útiles, entre carpa de vuelo (34) y vuelo libre (128). Se pudieron identificar 15 especies o sonoespecies gracias al análisis de componentes principales (ACP) realizado para cada familia identificada (Emballonuridae, Molossidae, Phyllostomidae y Vespertilionidae) en base en los parámetros de Jones (1999).

En la familia Emballonuridae se registraron dos especies (*Peropteryx macrotis* y *Saccopteryx leptura*) diferenciadas por sus métricas de ecolocación (Tabla 1) y gracias al ACP en donde se incluyó llamadas de MammaliaWeb (Brito et al., 2016) (Figura 2). En el análisis se tomaron en cuenta los dos primeros componentes ya que los valores de los porcentajes de las varianzas fueron altos (el primer componente principal explica el 79,1 % de la variación y el segundo componente principal el 15,1 %), según el primer componente las variables más representativas son todas aquellas que tienen que ver con frecuencias (inicial, final, máxima, mínima, punto de inflexión, máxima energía y característica), mientras que, según el segundo componente la duración y el ancho de banda son las variables más importantes. De las dos especies, una se encontró dentro de cuevas (*P. macrotis*).

En la familia Molossidae se registró una sola especie (Tabla 2) que no pudo ser determinada en el ACP porque, al compararla con especies de MammaliaWeb (Brito et al.,

2016) ya identificadas, no se agrupó con ninguna, puesto que sus métricas no coincidieron, así que se la reporta como Sonoespecie 1.

En cuanto a la familia Phyllostomidae, se registraron siete especies, de las cuales seis no pudieron ser diferenciadas en el ACP (Figura 3) a pesar de compararlas con llamadas carpa de vuelo. Puesto que estos murciélagos modulan las frecuencias de sus llamadas según el lugar donde se encuentren, los rangos de estas modulaciones pueden solaparse entre especies complicando su identificación (Jones, 1999), por ello lo más prudente fue reportarlos como sonoespecies según sus métricas (Tabla 3). Cabe recalcar que los filostómidos no son murciélagos fáciles de grabar ya que emiten llamadas de baja intensidad, lo que dificulta el registro de las llamadas obteniendo resultados de baja calidad que presentan dificultades en el análisis (Fenton, 1995; Kalko, 2002; MacSwiney et al., 2008). En cuanto a la especie restante, el ACP lo agrupó como *Lonchorhina aurita* (Figura 3) la cual también fue encontrada dentro de una cueva (Tabla 5), la razón de esta identificación se debe a que esta especie es insectívora (a diferencia de los otros filostómidos registrados) por lo que emite señales de alta intensidad (Griffin y Novick, 1955), facilitando su análisis e identificación. En este ACP se tomaron en cuenta los dos primeros componentes principales ya que poseían valores de porcentajes de varianzas altos (el primer componente principal explica el 81,6 % y el segundo componente principal explica el 11,2 %), según el primer componente las variables más representativas son todas aquellas que tienen que ver con frecuencias (inicial, final, máxima, mínima, punto de inflexión, máxima energía y característica), mientras que según el segundo componente considera al punto de inflexión como la variable más importante.

En la familia Vespertilionidae se registraron cinco especies, que no pudieron diferenciarse completamente en el ACP (Figura 4), ya que, al igual que los filostómidos, los vespertilionidos modulan sus frecuencias según sea necesario, ocasionando solapamientos entre los parámetros de medición de las llamadas de distintas especies (Jones, 1999), razón por la que se optó por registrarlos como sonoespecies diferenciadas por sus parámetros acústicos (Tabla 4). En este ACP se consideraron los primeros dos componentes principales puesto que sus valores de porcentajes de varianzas eran altos (el primer componente principal explica el 67,02 % y el segundo componente principal explica el 16,37 %), según el primer componente las variables más representativas son todas aquellas que tienen que ver con frecuencias (inicial, final, máxima, mínima, punto de inflexión, máxima energía y característica) además del ancho de banda, mientras que según el segundo componente la variable más importante es la duración de la llamada.

5.2 ANÁLISIS DE DATOS

5.2.1 RIQUEZA DE ESPECIES

La cueva que posee mayor riqueza es El Toglo con cuatro especies, dos del género *Carollia*, *Lonchophylla* y *Desmodus rotundus* (Figura 5 y Tabla 5). La presencia de las dos especies de *Carollia* ya han sido registrada anteriormente en otras cuevas de Sudamérica (Ávila-Flores y Medellín, 2004; Martínez, 2010; García, Araujo-Reyes, Vásquez-Parra, Brito y Machado, 2015) y además son especies generalistas que se refugian en cualquier sitio que provea protección, principalmente cavidades en árboles, cuevas y edificaciones (Trajano, 1995; Bernard y Fenton, 2003; Tirira, 2017). Por su parte, el género *Lonchophylla*, usa como refugio cavernas, grandes grietas, cavidades de troncos caídos y árboles huecos (Trajano, 1995). *D. rotundus* también es un murciélago típico de cuevas (Tirira, 2017) y en el Ecuador ha sido registrado en la cueva de Jumandi, también en la provincia de Napo por Albuja (1983) así como en el resto de las provincias de la región Amazónica del país por el MAGAP (Vizcaíno, 2017).

La caverna con menor riqueza es Elefante que alberga una sola especie (Figura 5 y Tabla 5). Esta baja riqueza puede ser ocasionada por la presencia continua y abundante de turistas que ingresan a la cueva en grupos de hasta 35 personas utilizando velas para iluminar el camino, las cuales son contaminantes que se quedan dentro de la caverna (W. Grefa, comunicación personal, 8 diciembre de 2016).

En la cueva Templo de Ceremonia se registraron dos especies (Tabla 5), las cuales se han reportado como comunes dentro de este tipo de refugio (Tirira, 2017).

En cuanto a las tres cuevas del complejo Aguayacu, estas presentan tres especies cada una (Tabla 5): Llusckayacu 2 alberga una especie poco común, de difícil captura con redes de neblina, *Lonchorhina aurita*, puesto que posee una excelente capacidad de percepción y se detiene en frente a las redes o incluso puede aterrizar sobre ellas sin enredarse (Lassieur y Wilson, 1989); las tres especies de murciélagos se refugian normalmente en cuevas (Lassieur y Wilson, 1989; Tirira, 2017) y en Ecuador, en la provincia del Napo, existen registros previos de *L. aurita* en cavernas (Linares y Naranjo, 1973). En Mayanchi las especies registradas (Tabla 5) también se han reportado en cuevas (Martínez, 2010; Tirira, 2017). La cueva de Aguayacu alberga una especie escasamente conocida, *Lionycteris spurrelli*, (Tabla 5), a pesar de ello se sabe que prefiere refugiarse principalmente en cuevas y que se distribuye en el norte de la Amazonía en el país (Sampaio, Lim, Peters, Samudio y Pino, 2008; Tirira, 2017).

Por último en el complejo de cuevas de Tamia Yura se encontraron tres especies en

la Cueva de los Murciélagos y dos especies en la cueva Uctu Iji Changa (Tabla 5); se conoce que estas cinco especies se normalmente se refugian en cuevas (Lassieur y Wilson, 1989; Trajano, 1995; Tirira, 2017).

Los géneros más comunes encontrados dentro de las cuevas son *Peropteryx* (presente en Llusckayacu 2, Mayanchi, Cueva de los murciélagos y Templo de Ceremonia), *Desmodus* (presente en Aguayacu, El Toglo, Elefante y Uctu Iji Changa) y *Carollia* (presente en Aguayacu, Mayanchi, Cueva de los Murciélagos y El Toglo), la razón de que *Peropteryx* sea un género común dentro de las cuevas estudiadas es que a pesar de que se conoce que utiliza diferentes lugares para refugiarse, se ha registrado con más frecuencia en cuevas, es decir, que es el principal refugio que este usa (Arita y Vargas, 1995; Yee, 2000). En cuanto a *Desmodus*, se sabe que este prefiere principalmente las cuevas como refugio natural, pero en ausencia de estas se los ha encontrado en huecos en árboles y edificaciones (Dalquest, 1955; Greenhall, Joermann, Schmidt y Seide, 1983); por último, *Carollia* es un género de murciélagos generalistas en términos de requerimientos para refugiarse, es decir, que puede refugiarse en diferentes, pero prefiere aquellos lugares donde la competencia por el recurso sea mínima (Cloutier y Thomas, 1992; Mulheisen, 1999).

La riqueza registrada con monitoreo acústico y redes de neblina alrededor de las cuevas, fue mayor que la registrada dentro de las cuevas con redes de mano (38 especies vs. 9 especies). En total, con los dos tipos de muestreo se obtuvieron 38 especies, de las cuales 29 no se encontraron dentro de las cuevas; esta gran diferencia puede ser ocasionada por tres razones, la primera es que la captura de individuos con red de mano es complicada, con probabilidades de éxito bajas, ya que los murciélagos esquivan la red con facilidad; la segunda razón es que las cavernas son irregulares y presentan secciones amplias, alejadas del suelo que representan zonas importantes de percha, lo cual complica la captura de individuos, además de que existen grietas inaccesibles para humanos donde ciertas especies como *Desmodus rotundus* y *Lonchorhina aurita* prefieren estar (Lassieur y Wilson, 1989); finalmente, las cuevas funcionan como refugios, ya sean permanentes o temporales, por lo que solo van a albergar una proporción de especies de la zona que les rodea compuesta por especies que presentan preferencia a este tipo de refugio.

Las curvas de acumulación de especies y la representatividad de las muestras obtenidas por los tres tipos de muestreo se observan en la Figura 6 y en la Tabla 6 respectivamente. Los gráficos muestran que los tres tipos de muestreo fueron óptimos, ya que las curvas se ajustan satisfactoriamente y poseen porcentajes de representatividad

relativamente altos (Redes de mano 74,95 %; Redes de neblina 82,14 %; Monitoreo acústico 81,86 %). Además los número de especies predichos para cada tipo de muestreo son cercanos al observado, para redes de mano se estimó una riqueza de 12 especies y se capturaron 9, para las redes de neblina se predijo una riqueza de 30,4 y se colectaron 25 especies, por último para el monitoreo acústico se estimaron 18,3 especies y se registraron 15. Por otro lado, el coeficiente de correlación es muy cercano a 1 (Red de mano 0,98; Red de neblina 0,95; Monitoreo acústico 0,97) lo que corrobora la validez de las curvas, demostrando que las dos variables están altamente correlacionadas (Sánchez-Otero, 2014).

5.2.2 DIVERSIDAD Y COMPOSICIÓN DE ESPECIES

Según el índice de Shannon la diversidad alfa más alta está en la cueva El Toglo ($H=1,20$; Figura 7) ya que es donde existe una mayor abundancia de individuos y riqueza de especies. La estructura de la comunidad de murciélagos en esta cueva está compuesta por cuatro especies de la familia Phyllostomidae, dos frugívoras del género *Carollia* (*C. brevicauda* y *C. perspicillata*), un nectarívoro, *Lonchophylla handleyi* y un hematófago, *Desmodus rotundus*. Los géneros *Carollia* y *Lonchophylla* son más abundantes (centenares de individuos), mientras que *D. rotundus* está presente en una pequeña población, apenas de cinco a nueve individuos, ya que tiempo atrás fue eliminado de la cueva por los dueños para minimizar el riesgo en los turistas (A. Castillo, comunicación personal, 28 octubre de 2016). Se sabe que los géneros *Carollia* y *Desmodus* viven en grandes agrupaciones de cientos o miles de individuos dentro de cavernas y que es común observar estas grandes poblaciones compartiendo el refugio con otras especies; además es común que en el género *Carollia* coexistan las diferentes especies en el mismo refugio (Tirira, 2017). El hecho de que exista una gran población de quirópteros habitando esta caverna puede deberse a las amplias cámaras que existen, debido a que el espacio de las cámaras de una cueva tiene relación con el número de individuos que se encuentran en ella, si tiene una buena extensión existe una mayor probabilidad de encontrar grandes colonias de murciélagos perchando en la cámara (Burnet y Medellín, 2001).

La diversidad alfa en Llusckayacu 2 es de $H=1,04$ (Figura 6), en que se encontraron dos especies de la familia Phyllostomidae, un insectívoro, *Lonchorhina aurita* y un frugívoro, *Platyrrhinus infuscus*; y una especie insectívora de la familia Emballonuridae, *Peropteryx macrotis*. La primera especie no se encontró en gran cantidad (Figura 8), lo que puede deberse a que el lugar donde perchaban las colonias sea alguna grieta a las que no se tenía acceso visual o con redes de mano, como lo menciona Lassieur y

Wilson (1989). En cuanto a *P. infuscus*, tampoco se encontró una gran colonia de éste (Figura 8) lo que sugiere que este murciélago también habita grietas inaccesible para el ser humano (Tirira, 2017).

En Mayanchi, la diversidad alfa es de $H=0,87$ (Figura 6). Aquí se registraron dos especies frugívoras de filostómidos, *Carollia brevicauda* y *P. infuscus* y una insectívora de la familia Emballonuridae, *P. macrotis*. Las tres especies se registraron en pequeñas cantidades (Figura 8). Esta comunidad de murciélagos es similar a la de la anterior cueva, posiblemente debido a su cercanía.

Por último, la diversidad alfa en Aguayacu es de $H= 1,06$ (Figura 6) compuesta por tres especies de filostómidos, un frugívoro, *Carollia perspicillata*, un hematófago, *Desmodus rotundus*, y un nectarívoro, *Lionycteris spurrelli*. La primera especie fue la que se encontró en más abundancia, además esta especie se halló junto a los nectarívoros, que estaban en menor cantidad; el hecho de que *Carollia* comparta su refugio con otras especies se ha registrado anteriormente (Tirira, 2017); por otro lado, el vampiro se registró en menor cantidad aparentemente, puesto que se encontraba en las diferentes grietas de la cueva, donde era difícil la observación, por lo que se hallaron pocos individuos de esta especie.

En el complejo de cuevas de Tamia Yura, la caverna Uctu Iji Changa posee menor diversidad alfa ($H=0,64$) que la Cueva de los Murciélagos ($H=1,01$; Figura 7). La composición de especies en Uctu Iji Changa es de dos especies de la familia Phyllostomidae, *Desmodus rotundus* (hematófago) y *Platyrrhinus infuscus* (frugívoro), y ninguna de las dos especies se encuentra presente en colonias grandes. Por otro lado, en la Cueva de los Murciélagos la composición está dada por dos especies frugívoras de filostómidos, *Carollia brevicauda* y *Carollia perspicillata* y una especie insectívora de la familia Emballonuridae, *Perpteryx macrotis*, estando en mayor cantidad las primeras dos.

En la cueva Templo de Ceremonia la diversidad alfa es de $H=0,56$ (Figura 7) y su composición de especies comprende a una especie nectarívora de la familia Phyllostomidae, *Lonchophylla robusta* y a una especie insectívora de la familia Emballonuridae, *Peropteryx macrotis*. En esta cueva, a pesar de que existen cámaras relativamente grandes, no existe una gran cantidad de murciélagos (decenas de individuos) lo que puede deberse a que en 2011, cuando ocurrió el brote de rabia en Ecuador transmitida por mordeduras de vampiros, un equipo del MAGAP entró en la cueva y exterminó a todos los murciélagos que encontraron (≈ 500 individuos) sin ningún estudio previo, eliminando grandes poblaciones de murciélagos que en su mayoría eran

insectívoros, frugívoros y nectarívoros (W. Grefa, comunicación personal, 8 diciembre de 2016). Además al parecer la primera especie está en mayores proporciones que la otra ya que a *P. macrotis* solo se lo encontró, en solitario, una vez en la entrada de la cueva (Tabla 5 y Figura 8).

Por último en Elefante no fue posible calcular diversidad alfa dado que solo se registró a la especie *Desmodus rotundus* (Tabla 5 y Figura 8).

5.2.3 PREFERENCIA DE REFUGIO

En la cueva El Toglo, la diversidad beta, según el índice de Sørensen , muestra que existe una similitud considerable de la diversidad fuera y dentro de la cueva (0,54), lo que se interpreta como que aproximadamente la mitad de los individuos presentes en los alrededores de esta cueva la prefieren como refugio, esto puede deberse a que la mayoría de especies registradas fuera de la cueva utilizan otros lugares como refugios principales, por lo que no necesitan utilizar la cueva como este recurso (Sagot y Stevens, 2012). Además la información proporcionada por las llamadas de ecolocación de vuelo libre muestra que existen especies de las familias Molossidae, Emballonuridae y Phyllostomidae que se encuentran presentes en los alrededores de las cuevas pero no la usan como refugio (Tabla 5).

En cuanto a las cuevas del complejo Tamia Yura, en Uctu Iji Changa el coeficiente de Sørensen (0,5) muestra que la mitad de las especies que se encuentran en los alrededores de la cueva la prefieren como refugio, mientras que en Cueva de los Murciélagos la proporción de las especies que prefieren esa cueva como refugio es baja (0,33), esto puede deberse a que, como el bosque que rodea la cueva es secundario y además está en recuperación, las tres especies encontradas dentro de la cueva la utilizan como refugio porque son especies comunes de estos hábitats, ya que se ha registrado a *Peropteryx macrotis* y *Carollia brevicauda* y *Carollia perspicillata* en bosques secundarios y a *Carollia* se la ha determinado como género importante en la sucesión de un bosque (Brosset, Charles-Dominique, Cockle, Cosson y Masson, 1996; Muscarella y Fleming, 2007; Meyer, Struebig y Willig, 2016), además de que probablemente la cueva sea el mejor refugio de la zona (Aguirre, 2007). La información proporcionada por el monitoreo acústico muestra que existen especies de las familias Vespertilionidae y Phyllostomidae que se encuentran presentes en los alrededores de las cuevas y solo una de las dos especies registradas con ecolocación prefiere a la cueva como refugio, *Lonchorhina aurita* (Tabla 5).

En el complejo Aguayacu, en la cueva Llusckayacu 2 la mitad de las especies de murciélagos que se encuentran en los alrededores de la cueva prefieren utilizarla como refugio (0,5) y según el muestreo acústico existen murciélagos vespertiliónidos y embalonúridos que se encuentran en la zona que rodea la cueva pero no la usan como refugio (Tabla 5), la posible razón de esta preferencia puede ser causada porque las especies encontradas fuera de la cueva, a pesar de que si suelen utilizar cuevas como refugios también utilizan construcciones hechas por el hombre, huecos en árboles y grietas en rocas (Wilson, 1971; Tirira, 2017).

En Mayanchi, según el coeficiente de similitud (0,36), una pequeña proporción de murciélagos prefieren a esta cueva como refugio, además, según las llamadas de ecolocación existen vespertiliónidos que se encuentran en la zona donde se ubica la cueva pero no la utilizan como refugio (Tabla 5), esta baja preferencia por la cueva como refugio puede ser ocasionada porque los murciélagos de los alrededores de esta caverna (filostómidos y vespertilionidos, Tabla 5), en su mayoría se refugian en la vegetación, ya sea en huecos de trocos o en carpas construidas con hojas (Handley, 1978; Fenton et al., 2000; Sagot y Stevens, 2012).

En Aguayacu el coeficiente de similitud es mayor (0,57), lo que muestra que un poco más de la mitad de las especies presentes en el bosque que rodea la cueva la prefieren como refugio y, de acuerdo con los datos del monitoreo acústico, existen murciélagos vespertiliónidos y filostómidos alrededor de la cueva pero prefieren refugiarse en otros sitios (Tabla 5), probablemente esta preferencia se deba a que una pequeña proporción de las especies que se encuentran en la zona se refugian en otros lugares como en el follaje o cavidades en árboles (Aguirre, Lens y Matthysen, 2003; Velazco, 2015) pero utilizan el río que sale de la cueva como fuente de hidratación o la zona en sí como lugar de forrajeo, lo cual explicaría su captura y grabación en el lugar.

Con respecto a la cueva Templo de Ceremonia, el coeficiente de similitud (0,36) muestra que una proporción menor de murciélagos que se encuentran en la zona prefiere esta cueva como refugio, además de que algunos vespertiliónidos y filostómidos registrados con ecolocación se encuentran en la zona pero tampoco usan a la cueva como refugio (Tabla 5); además de que esta preferencia puede deberse a que la mayoría de las especies registradas fuera de la cueva prefiere otro tipo de refugios, como la vegetación (Aguirre et al., 2003). Posiblemente el exterminio reciente de murciélagos que ocurrió puede tener cierta influencia en la preferencia actual de este refugio y probablemente los murciélagos estén volviendo paulatinamente a utilizar la cueva como refugio.

Adicionalmente, al ser un sitio disturbado la presencia de las dos especies encontradas dentro de la cueva puede deberse a que son especies que habitan lugares con estas características, es decir, que tienen un mayor grado de tolerancia a ambientes disturbados que las otras especies que no se encontraron en esta caverna (Tirira, 2017).

Por último, en la cueva Elefante el coeficiente de Sørensen (0,25) muestra una baja similitud entre las especies de afuera y adentro de la cueva, además de que las llamadas de ecolocación muestran que especies de murciélagos vespertiliónidos y filostómidos se encuentran en la zona pero tampoco la usan como refugio (Tabla 5), lo cual se debe a que en esta caverna solo se encontró una única especie que utiliza todo tipo de refugios, preferentemente cuevas y además es resistente al disturbio ya que se ha adaptado a vivir cerca del ser humano y de su ganado (Fenton et al., 1992; Tirira, 2017).

6. CONCLUSIONES

1. *Peropteryx*, *Desmodus* y *Carollia* son los géneros más comunes encontrados dentro de las cuevas, lo que concuerda con su preferencia por cuevas como refugios principales reportada en la literatura.
2. Una proporción, menor a la mitad, de la comunidad de murciélagos de las zonas que rodean las cuevas prefiere estos sitios como refugios, especialmente especies que no utilizan el follaje como refugio principal, tales como: *Carollia brevicauda*, *Carollia perspicillata*, *Desmodus rotundus*, *Lionycteris spurrelli*, *Lonchophylla handleyi*, *Lonchophylla robusta*, *Lonchorhina aurita*, *Peropteryx macrotis* y *Platyrrhinus infuscus*. Esta composición no está dada por azar puesto que este grupo particular de especies son los que prefieren las cuevas como refugio, lo que se constató de forma consistente entre varias cuevas.
3. El monitoreo acústico sirve como metodología complementaria para determinar la riqueza en los alrededores de las cuevas y cuáles de esas especies prefieren estos sitios como refugio, puesto que permite registrar especies que son difíciles de capturar con redes de neblina proporcionando un registro más real de la riqueza.

7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguirre, L. F., Lens, L. y Matthyssen, E. (2003). Patterns of roost use by bats in a Neotropical savanna: implications for conservation. *Biological Conservation*. 111(3), 435-443.
- Aguirre, L. F. (2007). Avances en las metodologías para el estudio de murciélagos en Bolivia. En L. Aguirre (Ed.) *Historia natural, distribución y conservación de los murciélagos de Bolivia* (pp. 139-156). Santa Cruz: Centro de Ecología y Difusión Simón I. Patiño
- Albuja, L. (1983). Murciélagos de algunas cuevas y grutas del Ecuador. *Casa de la Cultura Ecuatoriana*. (114), 53-60.
- Arita, H. T. y Vargas, J. A. (1995). Natural history, interspecific association, and incidence of the cave bats of Yucatan, Mexico. *The Southwestern Naturalist*. 40(1), 29-37.
- Barboza-Marquez, K. (2009). Estructura de la comunidad de murciélagos insectívoros aéreos en zonas externas del Monumento Barro Colorado, Panamá (Tesis de maestría). Universidad Central del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Barclay, R. M. R. y Harder, L. D. (2003). Life histories of bats: Life in the slow lane. En: Kunz, T. H. y Fenton, M. B. (Eds.). *Bat Ecology*. (pp. 209-246). Chicago: The University of Chicago Press.
- Barclay, R. M. y Kurta, A. (2007). Ecology and behavior of bats roosting in tree cavities and under bark. En: Lacki, M. J., Hayes, J. P. y Kurta, A. (Eds.). *Bats in forests, conservation and management*. (pp. 17-59). Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Barnett, A. A., Sampaio, E.M., Kalko, E.K.V., Shapley, R.L., Fischer, E., Camargo, G. y Rodríguez-Herrera, B. (2006). Bats of Jaú National Park, Central Amazonia, Brazil. *Acta Chiropterologica*, 8(1), 103–128.
- Bernard, E. y Fenton, M. B. (2003). Bat mobility and roosts in a fragmented landscape in Central Amazonia, Brazil. *Biotropica*, 35(2), 262-277.

- Biscardi, S., Orprecio, J., Fenton, M. B., Tsoar, A. y Ratcliffe, J. M. (2004). Data, sample sizes and statistics affect the recognition of species of bats by their echolocation calls. *Acta Chiropterologica*, 6(2), 347–363.
- Bonaccorso, F. J., Arends, A., Genoud, M., Cantoni, D. y Morton, T. (1992). Thermal ecology of Moustached and Ghost-Faced bats (Mormoopidae) in Venezuela. *Journal of Mammalogy*. 73(2), 365-378.
- Bravo-Núñez, E. (1991). Sobre la cuantificación de la diversidad ecológica. *Hidrobiológica*, 1(1), 87-93.
- Brito, J., Camacho, M. y Vallejo, A. (2016). MammaliaWebEcuador. Recuperado de <http://zoologia.puce.edu.ec/Vertebrados/mamiferos/MamiferosEcuador/> [Último acceso: 06 08 2017].
- Brosset, A., Charles-Dominique, P., Cockle, A., Cosson, J-F. y Masson, D. (1996). Bat communities and deforestation in French Guiana. *Canadian Journal*. 74, 1974-1982.
- Burneo, S. y Tirira, D. (2014). Murciélagos del Ecuador: Un análisis de sus patrones de riqueza, distribución y aspectos de conservación. *Therya*, 5(1), 197-228.
- Burnet, A. K. y Medellín, A. R. (2001). The species-area relationship in bat assemblages of tropical caves. *Journal of Mammalogy*. 82(4), 1114-1122.
- Camacho, M. A. (2014a). Registro de datos, preparación, y preservación de especímenes mastozoológicos; procedimientos para colectas de campo. Recuperado de <http://bit.ly/1n21D0f>
- Camacho, M. A. (2014b). Registro de datos, preparación y preservación de especímenes mastozoológicos; procedimientos tras el ingreso de especímenes a la colección. Recuperado de <http://bit.ly/1KfvkQn>
- Cloutier, D. y Thomas, D.W. (1992). *Carollia perspicillata*. *Mammalian Species*. (417) 1-9.

- Culver, D. y Pipian, T. (2009). *The biology of caves and other subterranean habitats*. Oxford: Oxford University Press.
- Dalquest, W. W. (1955). Natural History of the Vampire Bats of Eastern Mexico. *American Midland Naturalist*. 53(1), 79-87.
- Davies W. E. y Morgan I. M. (1991). *Geology of caves*. Washington: Government Printing Office.
- Dingle, H. (1996). *Migration, the biology of life on the move*. New York: Oxford University Press.
- Ducummon, S. L. (2000). Ecological and economic importance of bats. Recuperado de <http://bit.ly/2uafHbA>
- Espinosa, T. E. (2003). ¿Cuántas especies hay? Los estimadores no paramétricos de Chao. *Elementos: Ciencia y Cultura*. 10 (52), 53-56.
- Fenolio, D. B., Graening, G. O., Collier, B. A. y Stout, J. F. (2005). Coprophagy in a cave-adapted salamander; the importance of bat guano examined through nutritional and stable isotope analyses. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 273(1585), 439-443.
- Fenton, M. B. y Bell, G. P. (1981). Recognition of species of insectivorous bats by their echolocation calls. *Journal of Mammalogy*. 62(2), 233-243.
- Fenton, M. B. y Merriam, H. G. (1983). Bats of Kootenay, Glacier, and Mount Revelstoke national parks in Canada: identification by echolocation calls, distribution, and biology. *Canadian Journal of Zoology*. 61(11), 2503-2508.
- Fenton, M. B., Acharya, L., Audet, D., Hichek, M. B. C., Merriman, C., Obrist, M. K., Syme, D. M. y Adkins, B. (1992). Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the Neotropics. *Biotropica*. 24(3), 440-446.
- Fenton, M. B. (1995). Natural history and biosonar signals. En: Popper, A. N. y Fay, R. R. (Eds.). *Hearing by bats*. (pp.17-89). Heidelberg: Springer.

- Fenton, M. B., Whitaker, J. O. Jr., Vonhof, M. J., Waterman, J. M., Pedro, W. A., Aguiar, L. M. S., Baumgarten, J. E., Bouchard, S., Faria, D. M., Portfors, C. V., Rautenbach, M. I. L., Scully, W. y Zortea, M. (1999). The diet of bats from Southeastern Brazil: the relation to echolocation and foraging behaviour. *Revista Brasileira de Zoologia*. 16(4), 1081-1085.
- Fenton, M. B., Vonhof, M. J., Bouchard, S., Gill, S. A., Johnston, D. S., Reid, F. A., Riskin, D. K., Standing, K. L., Taylor, J. R. y Wagner, R. (2000). Roosts used by *Sturnira lilium* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Belize. *Biotropica*. 32(4), 729-733.
- García, F. J., Araujo-Reyes, D., Vásquez-Parra, O., Brito, H. y Machado, M. (2015). Murciélagos (Mammalia: Chiroptera) asociados con una cueva en el parque nacional Yurubí, Sierra de Aroa, estado Yaracuy, Venezuela. *Scientific Electronic Library Online*, 37(2), 381-391.
- Greenhall, A. M., Joermann, G., Schmidt, U. y Seide, M. R. (1983). *Desmodus rotundus*. *Mammalian Species*. (202), 1-6.
- Griffin, D. R. y Novick, A. (1955). Acoustic orientation of neotropical bats. *Journal of Experimental Zoology*. 130(2), 251-299.
- Guisande, C, Vaamonde, A. Barreiro, A. (2014). RWizard Software. España: University of Vigo.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T. y Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleotological statistics software package for education and data analysis. *Paleontología Electrónica*. 4(1): 9
- Handley Jr, C. O. (1978). *Mammals of the Smithsonian Venezuelan Project*. Provo: Brigham Young University Science Bulletin, Biological Series.
- Hayes, J. P. (1997). Temporal variation in activity of bats and the design of echolocation-monitoring studies. *Journal of Mammalogy*. 78(2), 514-524.
- Hernández-Rodríguez, O. (1998). *Temas de análisis estadístico multivariado*. San José: Editorial de la Universidad de Costa Rica.

- Jones, G. (1999). Scaling of echolocation calls parameters in bats. *The Journal of Experimental Biology*. 202(23), 3359-3367.
- Kalko, E. K. V. (2002). Neotropical leaf-nosed bats (phyllostomidae): 'whispering' bats as candidates for acoustic surveys?. En: Brigham, R. M., Kalko, E. K. V., Jones, G., Parsons, S. y Limpens, H. J. G. A. (Eds.). *Bat echolocation research: tools, techniques and analysis*, (pp. 63-69). Texas: Bat conservation international.
- Kalko, E. K. V., Ueberschaer, K. y Dechmann, D. (2006). Roost structure, modification, and availability in the White-throated Round-eared bat, *Lophostoma Silvicolum* (Phyllostomidae) living in active termite nests. *Biotropica*. 38(3), 1-7.
- Kaleidoscope Pro. (2017). Kaleidoscope 4.1.0 Documentation. Recuperado de <http://bit.ly/2s9YwKl>
- Krebs, C. J. (1985) *Ecología, análisis experimental de la distribución y abundancia*. (pp. 433-458) Madrid: Ediciones Pirámide, S.A.
- Krohne, D. T. (2016). *Ecology, evolution, application, integration*. New York: Oxford University Press.
- Kunz, T. H. (1982). Roosting ecology of bats. En: Kunz, T. H. (Ed.). *Ecology of bats*, (pp. 1-55). Boston: Springer.
- Kunz, T. H. y McCracken, G. F. (1996). Tents and harems: apparent defence of foliage roosts by tent-making bats. *Journal of Tropical Ecology*. (12),121-137.
- Kunz, T. H. y Lumsden, L. F. (2003). Ecology of cavity and foliage roosting bats. En: Kunz, T. H. y Fenton, M. B. (Eds.). *Bat Ecology*. (pp. 3-69). Chicago: The University of Chicago Press.
- Kunz, T. H. y Parsons, S. (2009). *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.

- Lande, R. (1996). Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos*. 76(1), 5-13.
- Lassieur, S. y Wilson, D. E. (1989). *Lonchorhina aurita*. *Mammalian species*. (347), 1-4.
- Lewis, S. E. (1996). Low roost-site fidelity in pallid bats: associated factors and effect on group stability. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 39(5), 335-344.
- Linares, O. J. y Naranjo, C. J. (1973). Bioespeleología, notas acerca de una colección de murciélagos del género *Lonchorhina*, de la cueva de Archidona, Ecuador (Chiroptera). *Boletín de la Sociedad de Espeleología Venezolana*. 4(2), 175-180.
- López-Baucells, A., Rocha, R., Bobrowiec, P. y Meyer, C. (2016). *Field guide to Amazonian bats*. Manaus: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA).
- López Vidal, J. C., Elizalde Arellano, C., Arroyo-Cabrales, J. y Medellín, R. A. (2008). Observaciones sobre movimientos y comportamiento de *Tadarida brasiliensis mexicana* en la cueva el Salitre, Metztitlán, Hidalgo, México. En: Lorenzo, C., Espinoza, E. y Ortega, J. (Eds.). *Avances en el estudio de los mamíferos de México II*. (pp. 615-634). Chiapas: Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C
- Ludwing, J. A. y Reynolds, J. F. (1988). *Statistical ecology: a primer on methods and computing*. Nueva York: A Wiley Interscience publication.
- MacSwiney, M. G., Clarke, F. M. y Racey, P. A. (2008). What you see is not what you get: the role of ultrasonic detectors in increasing inventory completeness in Neotropical bat assemblages. *Journal of Applied Ecology*, 45: 1364-1371.
- Magurran, A. E. (2004). *Measuring biological diversity*. Oxford: Blackwell Publishing.
- Martínez, D. (2010). Estructura social de *Carollia perspicillata* (Chiroptera, Phyllostomidae) en la cueva de Macaregua, Santander, Colombia (Disertación de pregrado). Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia.

- Martin-Solano, S., Toulkeridis, T., Addison, A. y Pozo-Rivera, W. E. (2016). Predation of *Desmodus rotundus* Geoffroy, 1810 (Phyllostomidae, Chiroptera) by *Epicrates cenchria* (Linnaeus, 1758) (Boidae, Reptilia) in an Ecuadorian Cave. *Subterranean Biology*. 19, 41–50.
- Medellín, R. A., Equihua, M. y Amin, M. A. (2000). Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in Neotropical rainforest. *Conservation biology*. 14(6), 1666-1675.
- Metzner, W. (1991). Echolocation behavior in bats. *Science Progress*. 7(3), 453-465.
- Metzner, W. (2008). Bat bioacoustics. En Havelock, D., Kuwano, S. y Vorländer, M. (Eds.). *Handbook of signal processing in acoustics*. (pp. 1835-1849). Nueva York: Springer.
- Meyer, C. F. J., Struebig, M. J. y Willig, M. R. (2016). Responses of Tropical bats to habitat fragmentation, logging, and deforestation. En: Voigt, C. C. y Kingston, T. (Eds.). *Bats in the anthropocene: Conservation of bats in a changing world*. (pp. 63-103). Berlín: Springer.
- Mitchell, H. A. (1964). Investigations of the cave atmosphere of a Mexican bat colony. *Journal of Mammalogy*. 45(4), 568.
- Miller, B. W. (2003). Community ecology of the non-phyllostomid bats of Northwestern Belize, with a landscape level assessment of the bats of Belize. (Disertación doctoral). University of Kent Durrell Institute of Conservation and Ecology, Kent, Canterbury.
- Mora, L., Bonidaz, R. y López-Martínez, R. (2016). Unidades geomorfológicas de la cuenca del Río Grande de Comitán, Lagos de Montebello, Chiapas-México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*. 68(3), 377-394.
- Moreno, C. E. (2001). *Métodos para medir la diversidad*. M.T. Zaragoza: Manuales y Tesis SEA.
- Mulheisen, M. (1999). *Carollia perspicillata*. Recuperado de http://animaldiversity.org/accounts/Carollia_perspicillata/

- Muscarella, R. y Fleming, T. H. (2007). The role of frugivorous bats in tropical forest succession. *Biological Reviews*. 82, 573-590.
- Norberg, U. M y Rayner, J. M. V. (1987). Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*. 316(1179), 335-427.
- O'Farrell, M. J. y Miller, B. W. (1997). A new examination of echolocation calls of some Neotropical bats (Emballonuridae and Mormoopidae). *Journal of Mammalogy*. 78 (3): 954-963.
- Ossa-Gómez, G. (2010). Métodos bioacústicos: una aproximación a la ecología de comunidades de murciélagos en las eco-regiones mediterránea y el bosque templado de Chile. (Disertación de pregrado). Pontificia Universidad Católica de Chile, Chile.
- Patterson, B. D., Willing, M. R. y Stevens, R. D. (2003). Trophic strategies, niche partitioning, and patterns of ecological organization. En: Kunz, T. H. y Fenton, M. B. (Eds.). *Bat Ecology*. (pp. 536-579). Chicago: The University of Chicago Press.
- Parsons, S. y Gareth. J. (2000). Acoustic identification of twelve species of echolocating bat by discriminant function analysis and artificial neural networks. *Journal of Experimental Biology*. 203(17), 2641-2656.
- Parsons, S. (2002). Signal processing techniques for species identification. En: Brigham, R. M., Kalko, E. K. V., Jones, G., Parsons, S. y Limpens, H. J. G. A. (Eds.). *Bat echolocation research; tools, techniques and analysis*. (pp.114-120). Austin: Bat Conservation International.
- Pérez-Torres, J., Martínez-Medina, D., Peñuela-Salgado, M., Ríos-Blanco, M. C., Estrada-Villegas, S. y Martínez-Luque, L. (2015). Macaregua: the cave with the highest bat richness in Colombia. *Check List*. 11(2), 1-6.

- Rivera-Parra, P. (2011). Caracterización de la fauna de quirópteros del Parque Nacional Yasuní en base a llamadas de ecolocación. (Disertación de pregrado). Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Rivera-Parra, P. y Burneo, S. (2013). Primera biblioteca de llamadas de ecolocalización de murciélagos del Ecuador. *Therya*.4(1), 79-88.
- Root, R. B. (1967). The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs*. 37(4), 317-350.
- Rueda-Ardila, A. L. y Pérez-Torres, J. (2016). Aproximación preliminar a la estructura de una colonia de *Natalus tumidirostris* (Natalidae) durante la época de lluvia en la cueva Macaregua, Santander, Colombia. *Revista Biodiversidad Neotropical*. 6(2), 227-233.
- Sagot, M. y Stevens, R. D. (2012). The evolution of group stability and roost lifespan: perspectives from tent-roosting bats. *Biotropica*. 44(1), 90-97.
- Sampaio, E., Lim, B., Peters, S., Samudio, R. y Pino, J. (2008). *Lionycteris spurrelli*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008. Recuperado de <http://www.iucnredlist.org/details/12078/0>
- Sánchez-Cortez, J. L. (2017). *Guía espeleológica de la provincial del Napo*. Tena: Gobierno Autónomo Descentralizado de la Provincia de Napo; Universidad Regional Amazónica IKIAM; Sociedad Científica Espeleológica Ecuatoriana (ECUCAVE); Geoparque Napo-Sumaco.
- Sánchez-Otero, J. (2014). *Introducción a la estadística en las ciencias biológicas*. Quito: Impresión giro diseño creativo.
- Schnitzler, H.U. y Kalko, E. K. V. (2001). Echolocation by insect-eating bats. *BioScience*. 51(7), 557-569.
- Schöner, M. G., Schöner, C. R., Kerth, G., Ji, L. L. y Grafe, T, U. (2016). Bats attend to plant structures to identify roosting sites. *Acta Chiropterológica*. 18(2), 433-440.

- Simmons, J. A., Howell, D. J. y Suga, N. (1975). Information Content of Bat Sonar Echoes. *American Scientist*. 63(2), 204-215.
- Tinajero, J. (2017). Composición de los ensambles de comunidades de murciélagos del Bosque Protector Cerro Blanco, Guayaquil. (Disertación de pregrado). Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Quito, Ecuador.
- Tirira, D. (2007). *Guía de campo de los mamíferos del Ecuador*. Quito: Ediciones Murciélago Blanco.
- Tirira, D. (2017). *Guía de campo de los mamíferos del Ecuador*. Quito: Ediciones Murciélago Blanco.
- Toulkeridis, T., Constantin, S. y Addison, A. (marzo, 2015). Espeleología en Tena, Napo. Un breve inventario geológico y cartográfico. En 3er Simposio internacional de espeleología en el Ecuador - Boletín Científico, Tena, Ecuador.
- Trajano, E. (1995). Protecting caves for the bats or bats for the caves? *Chiroptera Neotropical*, 1(2), 19-21.
- Trajano, E. (2012). Ecological classification of subterranean organisms. En: White, W. B. y Culver, D. C. (Eds.). *Encyclopedia of Caves* (pp. 275-277). Waltham: Elsevier.
- Trajano, E. y Carvalho M. R. (2017). Towards a biologically meaningful classification of subterranean organisms: a critical analysis of the Schiner-Racovitza system from a historical perspective, difficulties of its application and implications for conservation. *Subterranean Biology*. 22, 1–26.
- Trejo-Salazar, R. E., Eguiarte, L. E., Suro-Piñera, D. y Medellín, R. A. (2016). Save our bats, save our tequila: Industry and science join forces to help bats and agaves. *Natural Areas Journal*. 36(4), 523–530.
- Velazco, P. (2015). *Platyrrhinus infuscus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015. Recuperado de <http://www.iucnredlist.org/details/17571/0>

- Vizcaíno, D. (2017). Programa nacional sanitario de prevención y control de rabia bovina. Recuperado de <http://www.agrocalidad.gob.ec/wp-content/uploads/2016/07/resolucion-0074-programa-nuevo-05-06-2017.pdf>
- Voigt-Heucke, S. L., Taborsky, M. y Dechmann, D. K. (2010). A dual function of echolocation: bats use echolocation calls to identify familiar. *Animal Behavior*. 80(1), 59-67.
- Voss, R. S., Fleck, D. W., Strauss, R. E., Velazco, P. M. y Simmons, N. B. (2016). Roosting Ecology of Amazonian Bats: Evidence for Guild Structure in Hyperdiverse Mammalian Communities. *American Museum Novitates*. (3870), 1-43.
- Wilson, D. E. (1971). Ecology of *Myotis nigricans* (Mammalia: Chiroptera) on Barro Colorado Island, Panama Canal Zone. *Journal of Zoology*. 163(1), 1-13.
- Wilson, D. E. y Mittermeier, R. A. (2009). *Handbook of the Mammals of the World*. Barcelona: Lynx Editions.
- Whittaker, R. H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*. 21(2), 213-251.
- Whittaker Jr., J.O., (1993). Bats, beetles, and bugs: more big brown bats mean less agricultural pests. *Bats*. 11(1), 23
- Willig, M.R., Patterson, B.D. y Stevens, R.D. (2003). Patterns of range size, richness, and body size in the Chiroptera. En: Kunz, T. H. y Fenton, M. B. (Eds.). *Bat ecology*. (pp. 3-89). Chicago: The University of Chicago Press.
- Yee, D. A. (2000). *Peropteryx macrotis*. *Mammalian species*. (643), 1-4.
- Zeus, V. M., Puechmaille, S. J. y Kerth, G. (2016). Conspecific and heterospecific social groups affect each other's resource use: a study on roost sharing among bat colonies. *Animal Behaviour*. 123, 329-338.

8. FIGURAS

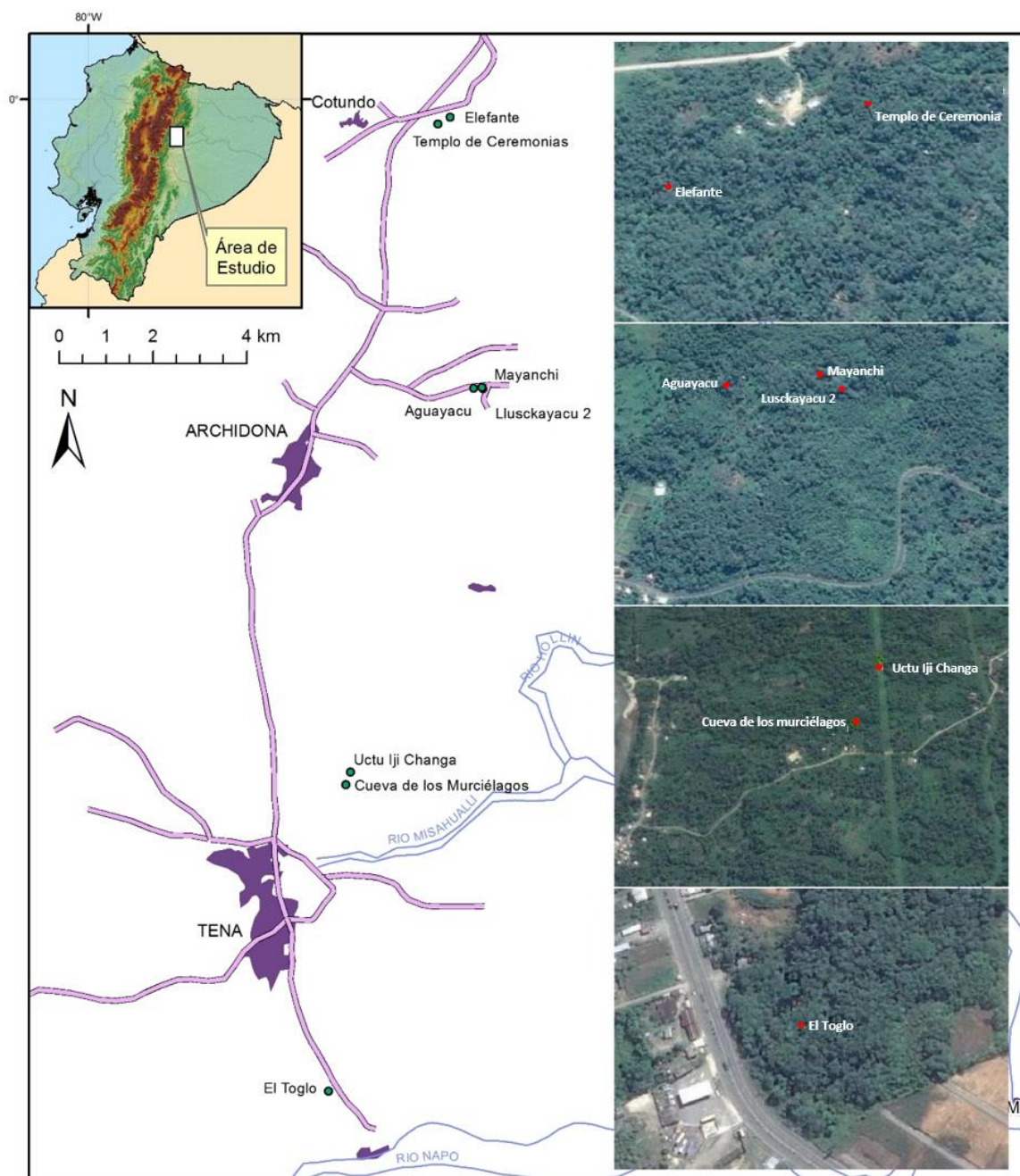


Figura 1. Mapa de sitios de muestreo, Provincia del Napo.

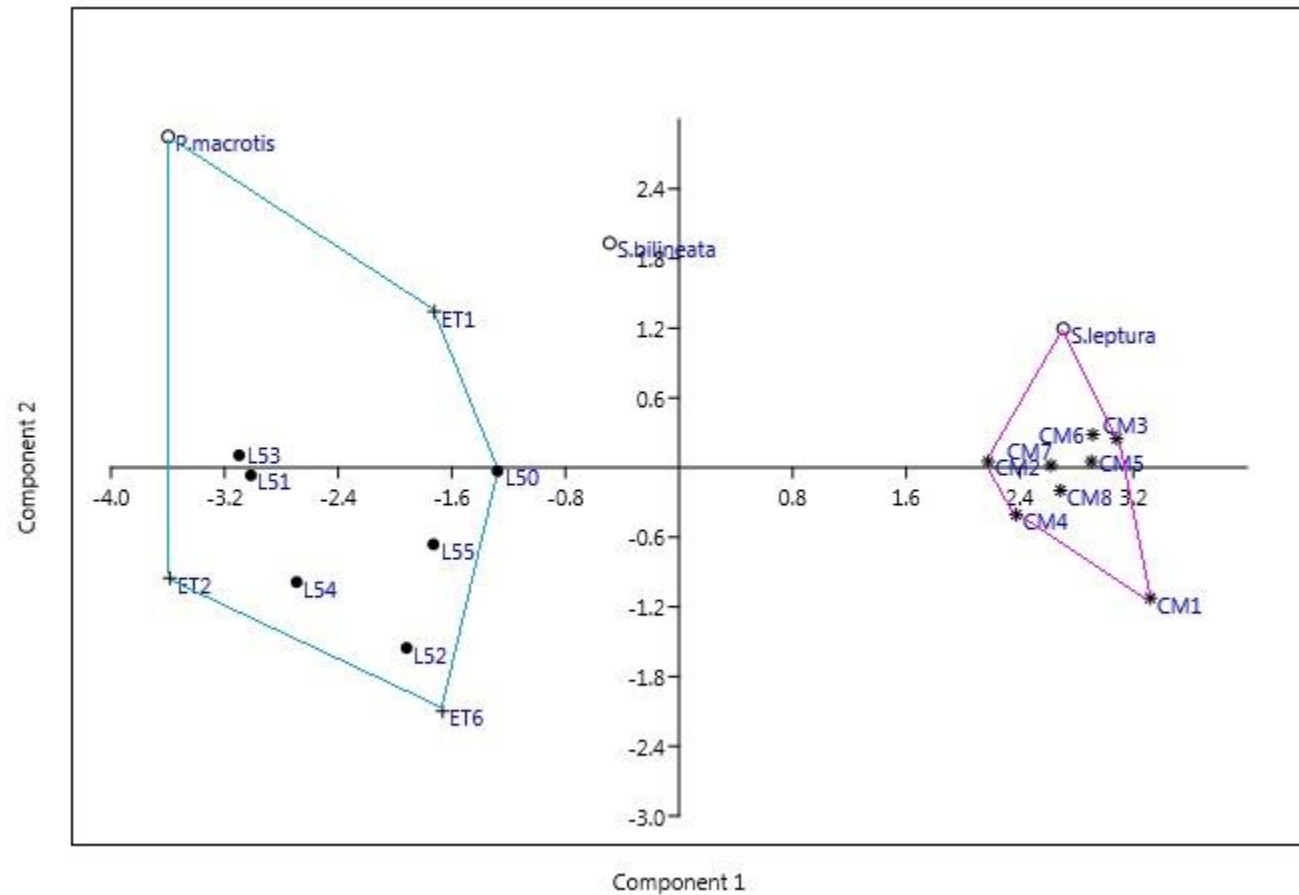


Figura 2. Gráfico de componentes principales de pasajes de murciélagos de la familia Emballonuridae.

Las llamadas están numeradas por su cueva de origen, a excepción de las llamadas de MammaliaWeb (Brito et al., 2016) donde se indica la especie a la que pertenecen. Cada especie identificada con APC se encuentra dentro de un polígono. Origen de los datos: + Cueva El Togo; * Cueva de los Murciélagos; • Llusckayacu 2; o MammaliaWeb.

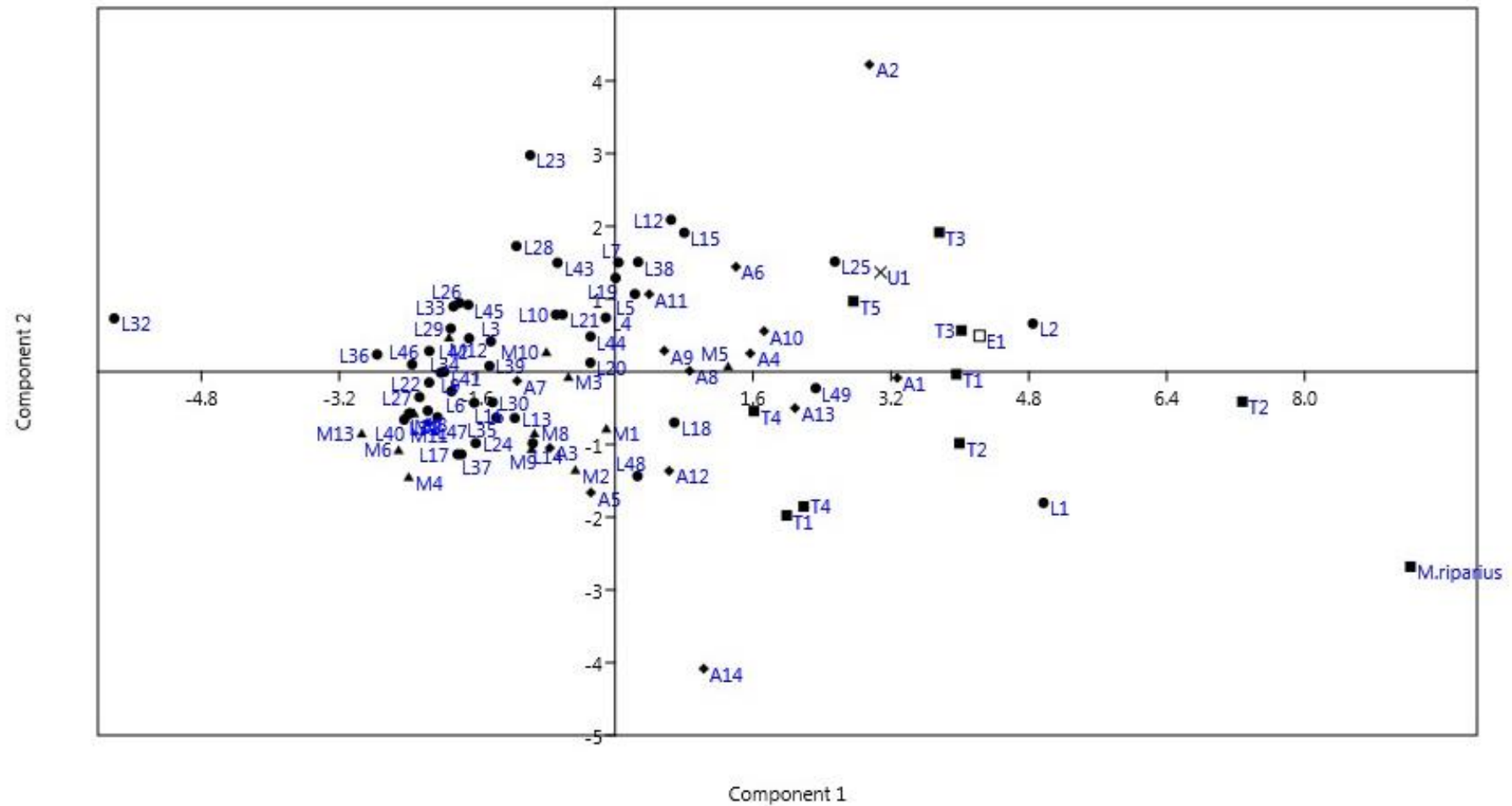


Figura 4. Gráfico de componentes principales de pasas de llamadas de murciélagos de la familia Vespertilionidae.

Las llamadas están numeradas por su cueva de origen. Origen de los datos: ◆ Aguayacu; □ Elefante; ▲ Mayanchi; • Llusckayacu 2; ■ Templo de Ceremonia; x Uctu Iji Changa

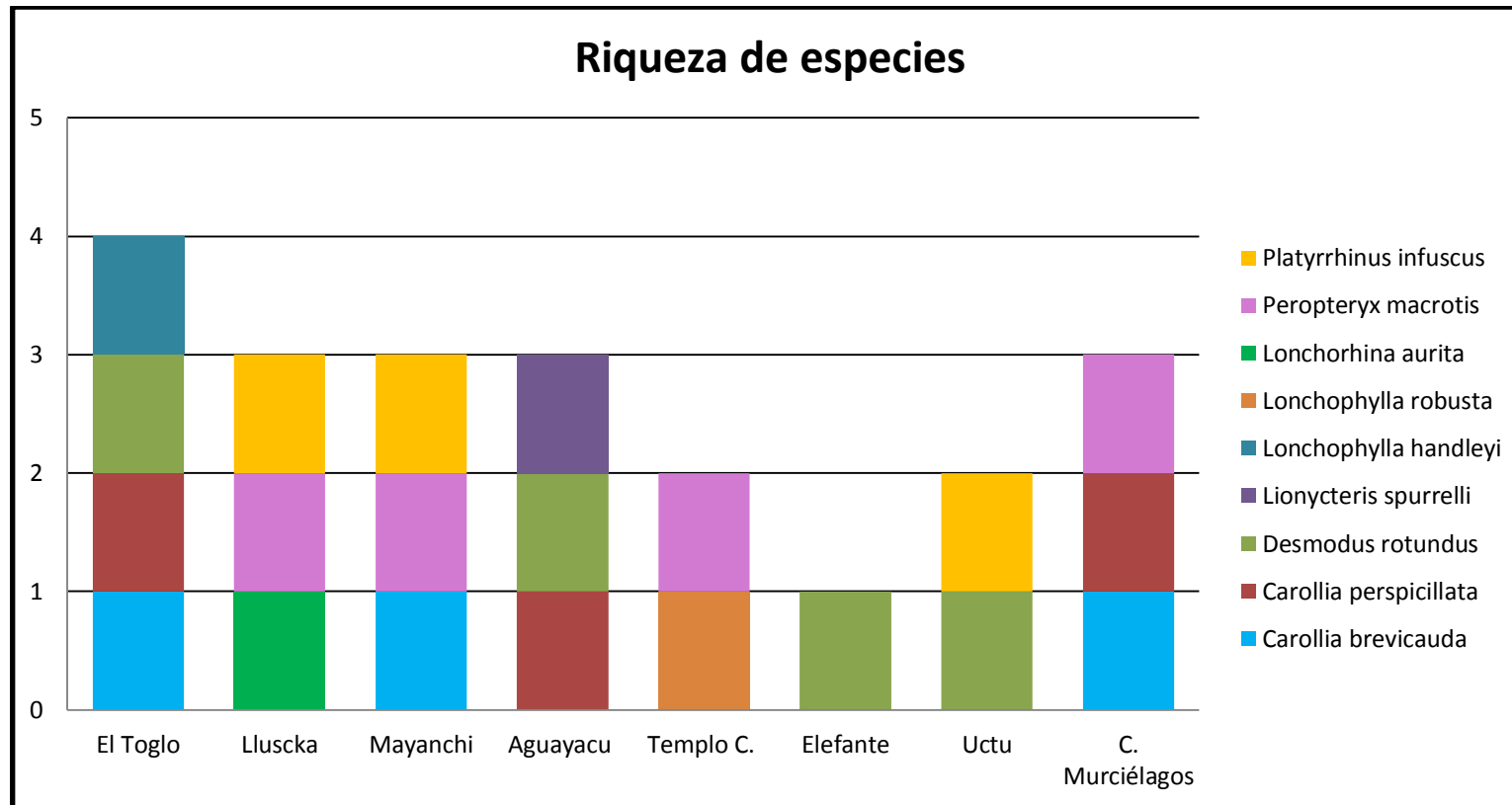


Figura 5. Gráfico de riqueza de especies colectadas dentro de las cuevas.

El eje X representa cuevas estudiadas; el eje Y representa el número de especies registradas dentro de cada cueva.

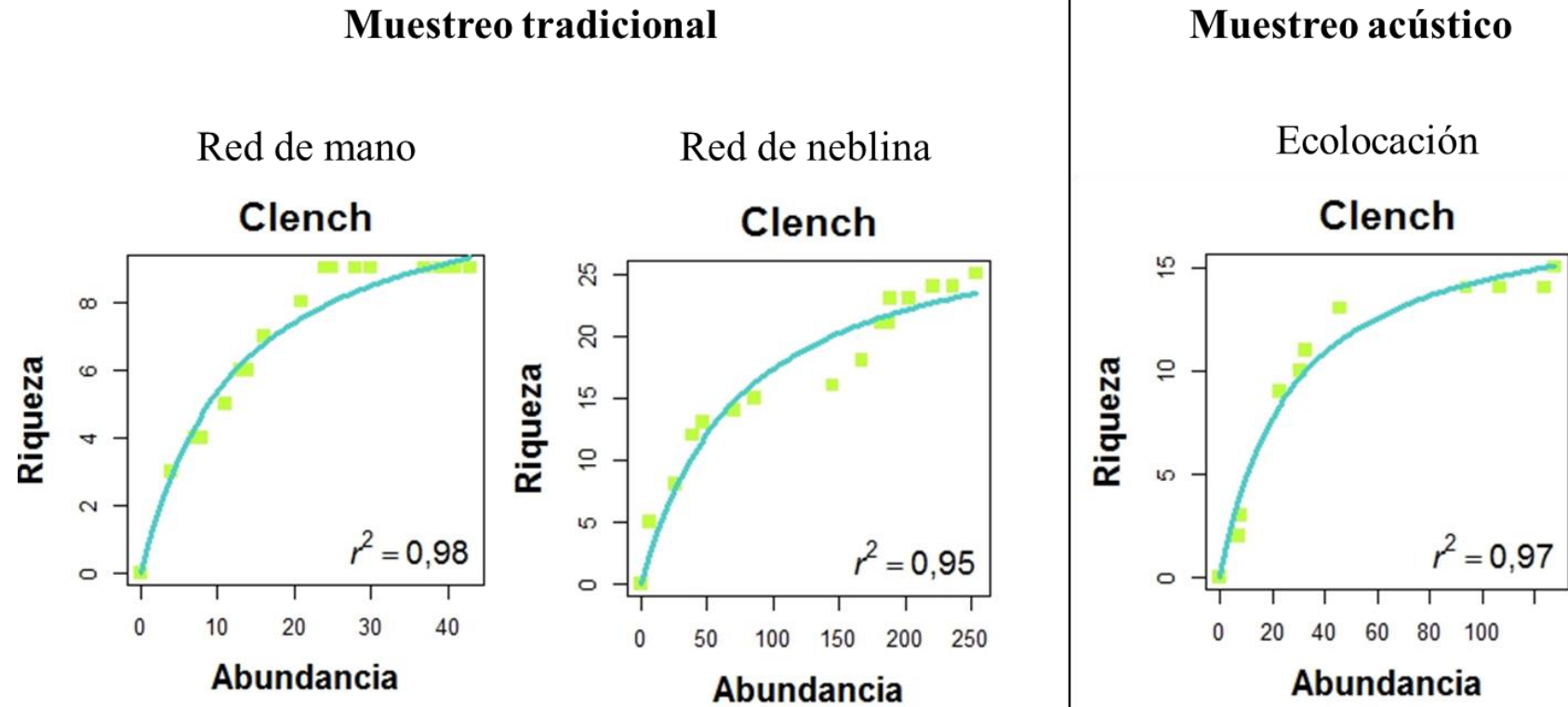


Figura 6. Curva de acumulación de especies para los dos tipos de muestreo.

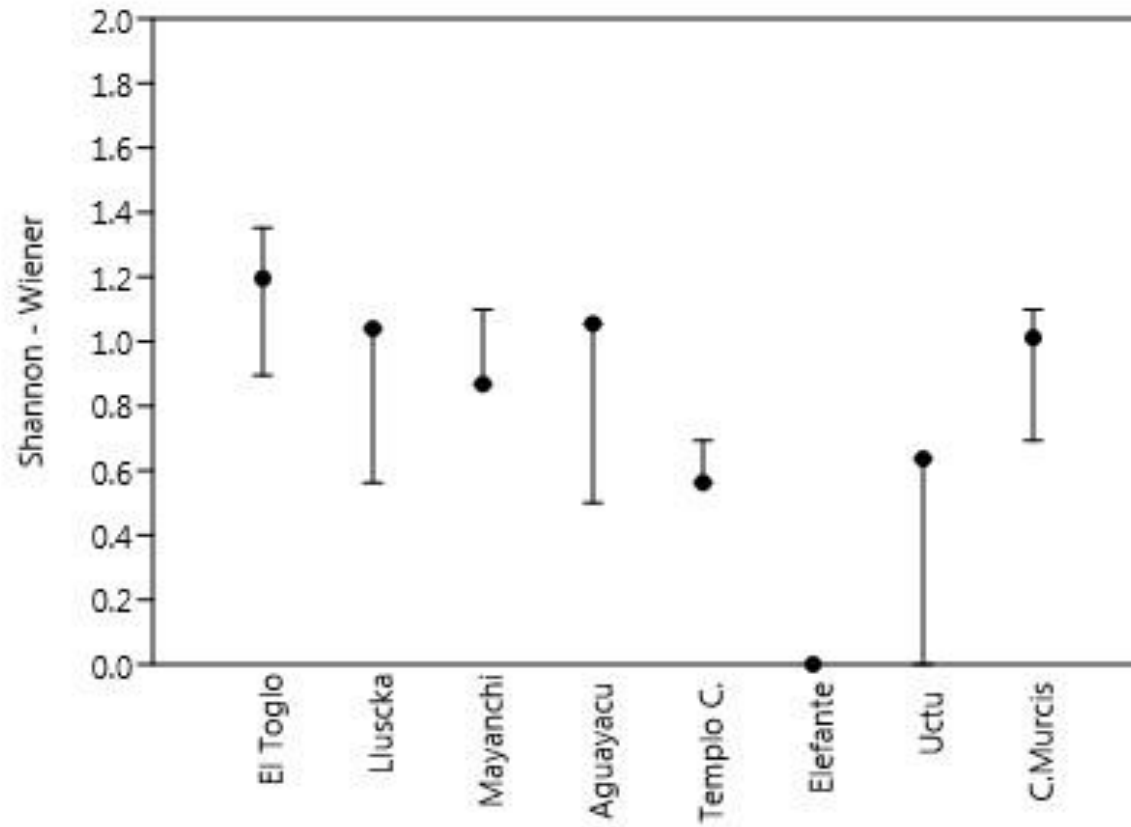


Figura 7. Gráfico de índice de Shannon-Wiener con datos de individuos colectados dentro de las cuevas.

El eje X representa cuevas estudiadas; el eje Y representa el índice de Shannon-Wiener.

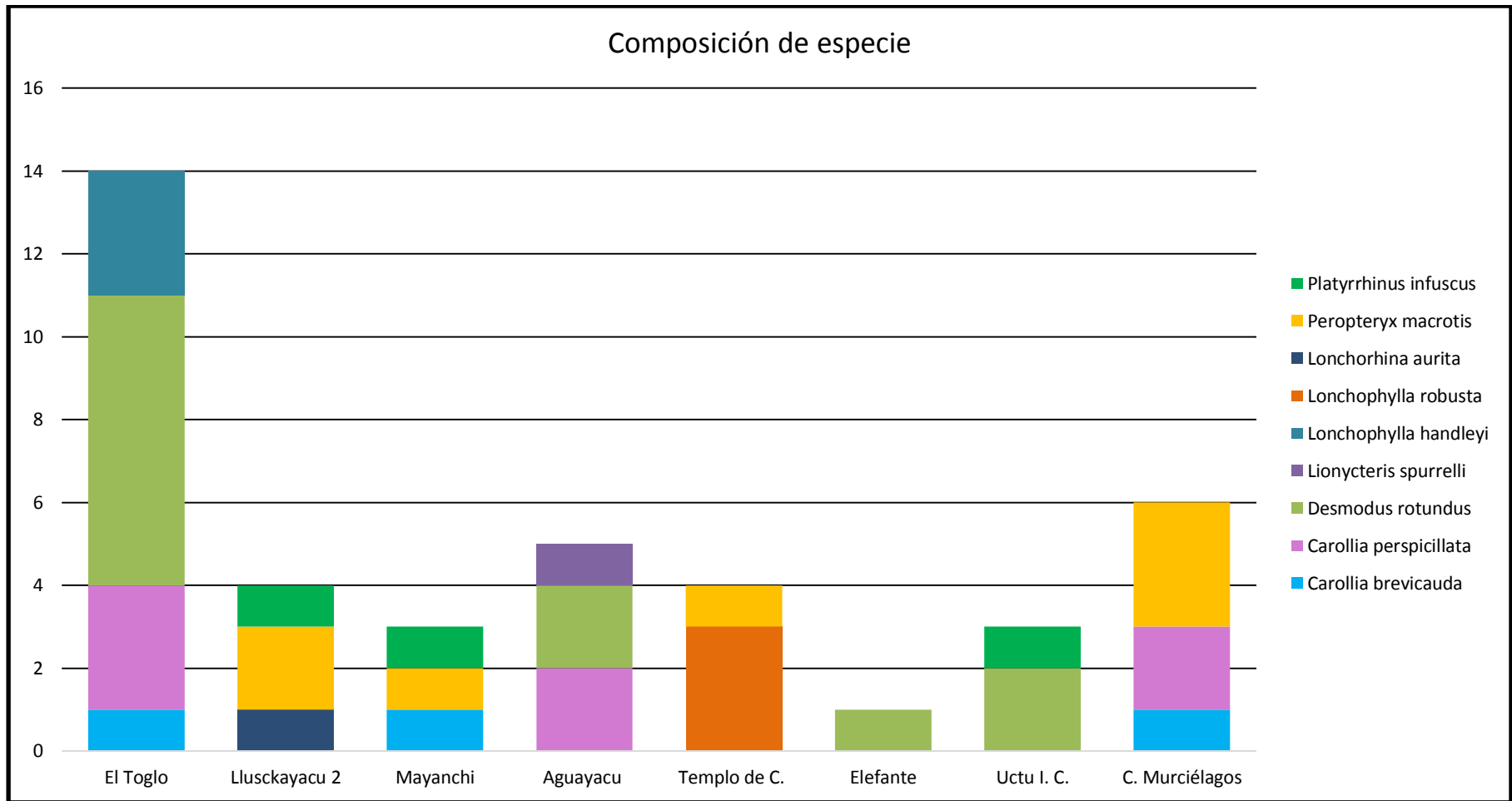


Figura 8. Gráfico de composición de especies dentro de las cuevas.

El eje X representa cuevas estudiadas; el eje Y representa las de especies registradas dentro de cada cueva

9. TABLAS

Tabla 1. Parámetros descriptivos de las características de llamadas de las especies de la familia Emballonuridae.

Especie	Duración	FStart	FEnd	FMax	FMin	FKnee	FMaxPower	Ancho de banda	FC	Bibliografía
<i>Peropteryx macrotis</i>	3.96 1.07 - 4.88	42.70 40.83 - 44.65	41.50 39.12 - 43.55	43.20 41.33 - 45.15	41.28 39.11 - 43.00	42.59 40.47 - 44.45	41.23 32.68 - 44.60	1.92 0.70 - 4.30	42.32 40.20 - 43.96	(Miller, 2003; Rivera, 2011)
<i>Saccopteryx leptura</i>	4.07 2.62 - 5.06	51.08 49.44 - 53.38	51.78 50.60 - 53.09	53.66 52.35 - 54.67	50.05 48.17 - 51.29	52.34 51.16 - 53.34	52.60 51.48 - 53.49	3.61 3.29 - 4.18	53.05 51.87 - 54.07	Mammalia web (Brito et al., 2016)

La duración es medida en milisegundos y las frecuencias en kilohertzios, FStart = Frecuencia inicial, FEnd = Frecuencia final, FMax = Frecuencia máxima, FMin = Frecuencia mínima, FKnee = Frecuencia de punto de inflexión, FMaxPower = Frecuencia de máximo poder, Ancho de banda y FC = Frecuencia característica. La segunda fila se refiere a los máximos y mínimos de cada parámetro.

Tabla 2. Parámetros descriptivos de las características de llamadas de las especies de la familia Molossidae.

Especie	Duración (mms)		FStart		Fend		Fmax		Fmin		Fknee		FMaxPower		Ancho de banda		FC	
	6.92		42.20		34.63		42.55		34.83		42.33		39.57		7.72		41.99	
Sonoespecie 1	6.24-	7.44	42.07	42.41	33.79	35.20	42.38	42.78	34.05	35.42	42.14	42.52	36.98	41.40	6.95	8.43	41.61	42.33

La duración es medida en milisegundos y las frecuencias en kilohertzios, FStart = Frecuencia inicial, FEnd = Frecuencia final, FMax = Frecuencia máxima, FMin = Frecuencia mínima, FKnee = Frecuencia de punto de inflexión, FMaxPower = Frecuencia de máximo poder, Ancho de banda y FC = Frecuencia característica. La segunda fila se refiere a los máximos y mínimos de cada parámetro. Las especies no identificadas se nombran como sonoespecies.

Tabla 3. Parámetros descriptivos de las características de llamadas de las especies de la familia Phyllostomidae

Especie	Duración	FStart	Fend	Fmax	Fmin	Fknee	FMaxPower	Ancho de banda	FC
Sonoespecie 2	1.01 0.40 – 2.01	75.49 71.05 – 79.05	58.12 49.50 – 62.40	77.05 72.25 – 80.70	56.79 47.81 – 61.85	59.72 51.73 – 68.92	69.40 63.52 – 74.71	20.26 11.35 – 31.69	51.90 47.63 – 60.10
Sonoespecie 3	0.95 0.71 – 1.23	85.37 82.56 – 87.56	61.98 55.25 – 68.50	87.58 82.84 – 90.95	60.20 53.37 – 67.94	73.60 64.83 – 80.32	74.67 73.61 – 76.30	27.38 14.90 – 35.58	60.05 56.33 – 61.92
Sonoespecie 4	0.5	94.8	60.35	95.35	59.1	58.26	72.55	36.25	64.28
Sonoespecie 5	1.61 1.19 – 2.03	67.45 66.44 – 68.45	45.04 42.88 – 47.20	67.83 67.20 – 68.45	44.61 42.42 – 46.80	42.16 35.79 – 48.53	59.83 56.90 – 62.75	23.22 21.65 – 24.78	48.91 47.14 – 50.68
Sonoespecie 6	2.39 2.19 – 2.58	89.19 86.17 – 90.77	47.58 46.86 – 48.17	91.07 89.83 – 92.23	47.43 47.05 – 47.99	52.16 48.38 – 54.32	59.27 58.03 – 61.21	43.64 42.59 – 45.17	50.51 48.14 – 52.47
Sonoespecie 7	1.54 0.90 – 2.18	100.85 94.10 – 107.60	71.73 71.35 – 72.10	100.75 94.60 – 106.90	71.55 71.35 – 71.55	81.29 71.31 – 91.26	84.18 83.80 – 84.55	29.20 22.85 – 35.55	72.43 70.38 – 74.47
<i>Lonchorhina aurita</i>	6.7	47.2	33.6	47.55	33.3	33.54	40.25	14.25	34.35

Duración se mide en mms, FStart = Frecuencia inicial (kHz), Fend = Frecuencia final (kHz), FMax = Frecuencia máxima, FMin = Frecuencia mínima (kHz), FKnee = Frecuencia de punto de inflexión (kHz), FMaxPower = Frecuencia de máximo poder (kHz), Ancho de banda (kHz) y FC = Frecuencia característica (kHz). La segunda fila se refiere a los máximos y mínimos de cada parámetro. Las especies no identificadas se nombran como sonoespecies.

Tabla 4. Parámetros descriptivos de las características de llamadas de las especies de la familia Vespertilionidae

Especie	Duración	FStart	Fend	Fmax	Fmin	Fknee	FMaxPower	Ancho de banda	FC	Bibliografía
<i>Myotis</i> sonoespecie1	3.30 2.29 – 4.00	74.02 70.08 – 79.88	49.73 46.76 – 52.32	74.31 70.48 – 80.29	49.51 46.36 – 51.48	52.04 49.29 – 54.54	53.28 49.75 – 56.61	24.80 19.00 – 30.73	50.26 46.65 – 53.62	Mammaliaweb (Brito et al., 2016); (López, 2016)
<i>Myotis</i> sonoespecie2	2.94 2.24 – 3.58	85.45 82.25 – 89.00	48.64 46.30 – 53.28	81.61 71.15 – 89.33	48.89 46.85 – 52.95	53.96 51.15 – 57.19	52.82 43.93 – 51.27	32.72 24.30 – 41.85	49.69 47.86 – 54.18	Mammaliaweb (Brito et al., 2016); (López, 2016)
Sonoespecie 8	3.36 2.38 – 4.55	60.78 51.45 – 69.90	47.29 45.74 – 49.25	60.77 51.59 – 68.90	46.81 45.47 – 49.06	49.03 46.21 – 51.75	50.48 48.21 – 54.73	13.96 6.05 – 23.20	47.69 46.16 – 50.72	
Sonoespecie 9	3.32 0.67 – 5.34	58.10 50.26 – 68.96	47.04 45.37 – 50.79	58.03 50.52 – 69.18	46.71 45.00 – 50.67	48.47 46.16 – 52.30	49.30 38.61 – 58.59	11.30 3.22 – 22.80	47.28 45.60 – 51.40	
Sonoespecie 10	3.68 3.21 – 4.15	46.14 43.98 – 48.30	45.035 43.57 – 46.50	46.71 44.57 – 48.85	44.47 43.39 – 45.55	45.56 44.12 – 47.00	43.135 39.82 – 46.45	2.24 1.18 – 3.30	44.87 43.84 – 45.90	

Duración se mide en mms, FStart = Frecuencia inicial (kHz), Fend = Frecuencia final (kHz), FMax = Frecuencia máxima, FMin = Frecuencia mínima (kHz), FKnee = Frecuencia de punto de inflexión (kHz), FMaxPower = Frecuencia de máximo poder (kHz), Ancho de banda (kHz) y FC = Frecuencia característica (kHz). La segunda fila se refiere a los máximos y mínimos de cada parámetro. Las especies no identificadas se nombran como sonoespecies.

Tabla 5. Riqueza y abundancia de especies registradas dentro y fuera de las cuevas (continuación...)

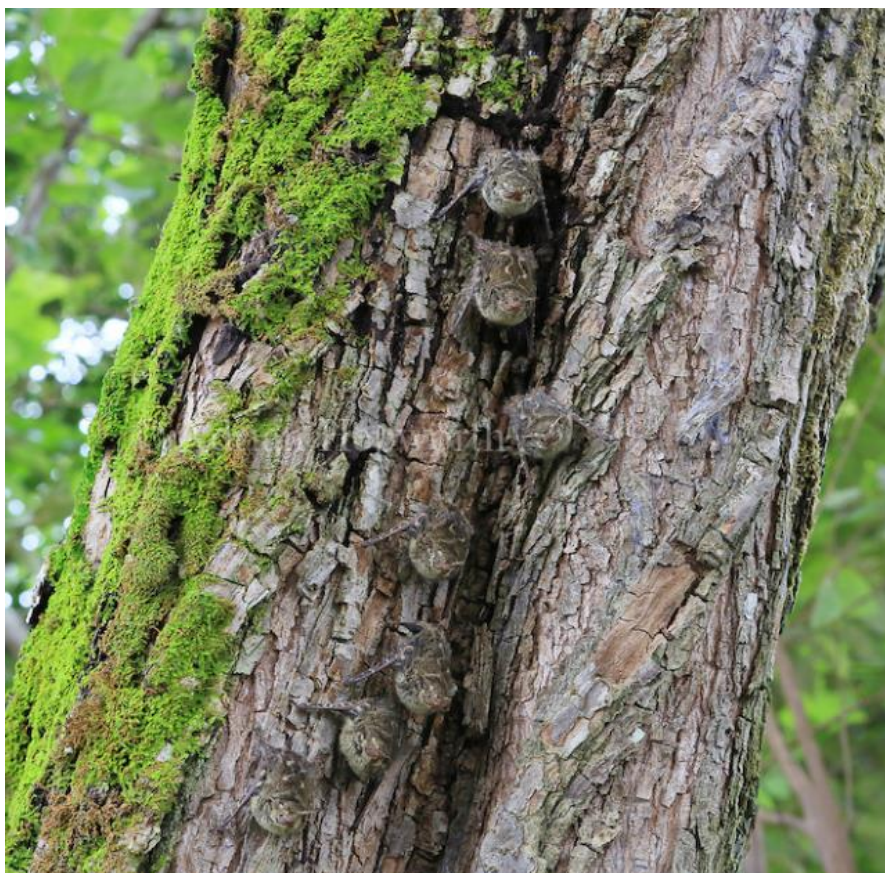
Especie	El Toglo		Llusckayacu 2		Mayanchi		Aguayacu		Templo de Ceremonia		Elefante		Uctu Iji Changa		Cueva de los murciélagos	
	D	F	D	F	D	F	D	F	D	F	D	F	D	F	D	F
Sonoespecie 1	0	P	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sonoespecie 2	0	P	0	0	0	0	0	P	0	0	0	P	0	0	0	0
Sonoespecie 3	0	P	0	0	0	0	0	P	0	0	0	0	0	0	0	0
Sonoespecie 4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	P	0	0	0	0	0	0
Sonoespecie 5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	P	0	0	0	0	0	0
Sonoespecie 6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	P	0	0	0	0	0	0
Sonoespecie 7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	P	0	0	0	0
Sonoespecie 8	0	0	0	P	0	P	0	P	0	P	0	0	0	0	0	0
Sonoespecie 9	0	0	0	P	0	P	0	P	0	P	0	0	0	0	0	0
Sonoespecie 10	0	0	0	P	0	P	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lonchorhin a aurta grabada</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	P	0	0
<i>Peropteryx macrotis grabado</i>	0	P	0	P	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Saccopteryx leptura grabado</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	P
<i>Myotis sonoespecie 1</i>	0	0	0	P	0	0	0	P	0	P	0	P	0	P	0	0
<i>Myotis sonoespecie 2</i>	0	0	0	0	0	0	0	P	0	P	0	0	0	0	0	0

D - dentro de las cuevas; F - fuera de las cuevas. P - Presencia registrada por llamadas de ecolocación (continuación).

Tabla 6. Representatividad de la muestra en los dos tipos de muestreo, tradicional y acústico.

	Riqueza estimada	12
Red de mano	Riqueza observada	9
	Representatividad	74,95 %
	Riqueza estimada	30,4
Red de neblina	Riqueza observada	25
	Representatividad	82,14 %
	Riqueza estimada	18,3
Monitoreo acústico	Riqueza observada	15
	Representatividad	81,86 %

10. ANEXOS



Anexo 1. *Rhynchonycteris naso*.

Ejemplo de camuflaje como adaptación en murciélagos que se refugian en troncos expuestos. Fotografía: © Adrian Hepworth. Recuperado de <http://adrianhepworth.photoshelter.com/image/I0000V5YZ7TSglxM>



Anexo 2. *Tylonycteris pachypus*.

Ejemplo de adaptación morfológica en murciélagos que se refugian dentro de cavidades en bambú en descomposición. Fotografía superior muestra al murciélago en su refugio, foto: © C. M. Francis; fotografía inferior muestra el cráneo aplanado de dicho murciélago, foto: © 1997-2017 Skulls Unlimited International, Inc. Por Colored Bean. Recuperado de http://www.skullsunlimited.com/record_species.php?id=4024

DECLARACIÓN Y AUTORIZACIÓN

Yo, Ana Belén Ribadeneira Páez, con CC. 0503317547, autora del trabajo de graduación intitulado: “Caracterización de la riqueza y diversidad de murciélagos en cuevas de la provincia del Napo, mediante llamadas de ecolocación”, previa a la obtención del frado académico de **LICENCIADA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales.

1.- Declaro tener pleno conocimiento de la obligación que tiene la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, de conformidad con el artículo 144 de la ley Orgánica de Educación Superior, de entrega a la SENESCYT en formato digital una copia del referido trabajo de graduación para que sea integrado al Sistema Nacional de Información de la Educación Superior del Ecuador para su difusión pública respetando los derechos de autor.

2.- Autorizo a la Pontificio Universidad Catolice del Ecuador a difundir a través del sitio web de la Biblioteca de la PUCE el referido trabajo de graduación, respetando las políticas de propiedad intelectual de la Universidad.

Quito, 11 de septiembre de 2017.

CC.:0503317547