

**PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR**

**FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES**

**ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**: *ANOURA GEOFFROYI* Y *ANOURA CAUDIFER* (PHYLLOSTOMIDAE:  
GLOSSOPHAGINAE) PARA LOCALIZAR FUENTES DE ALIMENTO.**

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

**DIANA MARÍA SERRANO ORBE**

Quito, 2011

**DEDICATORIA**

A mis padres y hermanos, por su apoyo incondicional, también a quienes me han transmitido su entusiasmo y curiosidad por la ciencia.

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradezco profundamente al Phd. Nathan Muchhala, por la oportunidad de realizar esta investigación, su apoyo, invalorable consejos y toda su ayuda.

Un sincero agradecimiento a mi Director de tesis, el Lcdo. Santiago Burneo, a M.Sc. Pablo Jarrín y al Dr. Oscar Pérez, miembros del comité lector por su colaboración, paciencia y sugerencias.

A Daniela Proaño y Guillermo Gilbert por su ayuda durante la fase de campo, su amistad sincera y sus valiosas contribuciones en este trabajo.

## **TABLA DE CONTENIDOS**

DEDICATORIA.....	IV
------------------	----

	VI
AGRADECIMIENTOS.....	V
TABLA DE CONTENIDOS.....	VI
LISTA DE FIGURAS.....	IX
LISTA DE TABLAS.....	X
LISTA DE ANEXOS.....	XI
1. RESUMEN.....	1
2. ABSTRACT.....	2
3. INTRODUCCIÓN.....	3
3.1 IMPORTANCIA DE LA ALIMENTACIÓN.....	3
3.2 MURCIÉLAGOS NECTARÍVOROS.....	5
3.3 MEMORIA ESPACIAL.....	8
3.4 ECOLOCALIZACIÓN.....	8
3.5 VISIÓN.....	9
3.6 OLFATO.....	9
3.7 JUSTIFICACIÓN.....	10
3.8 OBJETIVOS.....	11
3.8.1 OBJETIVO GENERAL.....	11
3.8.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	11
4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	12
4.1 ÁREA DE ESTUDIO.....	12
4.1.1 ESTACIÓN BIOLÓGICA Y CENTRO PARA ESTUDIOS CREATIVOS YANAYACU.....	12
4.1.2 EL BOSQUE PROTECTOR RÍO GUAJALITO.....	12

4.1.3	RESERVA TAPICHALACA.....	13
4.1.4	DOMONO.....	13
4.1.5	HACIENDA CAROLINA.....	14
4.2	TRABAJO DE CAMPO.....	14
4.2.1	PERÍODO DE TRABAJO EN EL CAMPO.....	14
4.2.2	EXPERIMENTACIÓN.....	15
4.3	ANÁLISIS DE DATOS.....	17
4.3.1	ANÁLISIS ESTADÍSTICO.....	18
5.	RESULTADOS.....	19
5.1.	VARIACION DEBIDO AL SITIO.....	20
5.2	SEÑAL Y FONDO A PEQUEÑA ESCALA DE MAYOR RELEVANCIA.....	21
5.3	COMPARACIÓN ENTRE PRIMERA Y SEGUNDA SERIE DE LOS EXPERIMENTOS.....	22
6.	DISCUSIÓN.....	23
6.1	VARIACION DEBIDO AL SITIO.....	23
6.2	SEÑAL Y FONDO A PEQUEÑA ESCALA DE MAYOR RELEVANCIA.....	23
6.3	COMPARACIÓN ENTRE PRIMERA Y SEGUNDA SERIE DE LOS EXPERIMENTOS.....	27
7.	CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES.....	29
8.	LITERATURA CITADA .....	32
9.	FIGURAS.....	38
10.	TABLAS.....	52
11.	ANEXOS.....	61

**LISTA DE FIGURAS**

Figura1.- *Anoura caudifer* Fuente: Muchhala (2011).....39

Figura 2.- <i>Anoura geoffroi</i> Fuente: Muchhala (2011).....	40
Figura 3.- Carpa experimental.....	41
Figura 4.- Flores artificiales.....	42
Figura 5.- Entorno con fondo sencillo.....	43
Figura 6.- Arreglo con fondo complejo (camuflaje) .....	44
Figura 7.- Número de individuos por sitio.....	45
Figura 8.- Número de machos y de hembras por especie.....	46
Figura 9.- Olor a dimetil di-sulfuro y fondo con camuflaje.....	47
Figura 10.- Olor a dimetil di-sulfuro y fondo sencillo.....	48
Figura 11.- Olor a banano y fondo sencillo.....	49
Figura 12.- Olor a banano y fondo complejo.....	50
Figura 13.- Señal a pequeña escala más utilizada por <i>Anoura caudifer</i> y <i>A. geoffroyi</i> .....	51

## LISTA DE TABLAS

Tabla 1.- Fecha y Destino.....	53
--------------------------------	----

Tabla 2.- Lista de individuos capturados.....	54
Tabla 3.- Número de individuos por sitio.....	55
Tabla 4.- Número de machos y de hembras por especie.....	56
Tabla 5.-Olor a dimetil di-sulfuro y fondo con camuflaje.....	57
Tabla 6.-Olor a dimetil di-sulfuro y fondo sencillo.....	58
Tabla 7.- Olor a banano y fondo sencillo.....	59
Tabla 8.- Olor a banano y fondo con camuflaje.....	60

## **LISTA DE ANEXOS**

Anexo 1.- Variación estadística debido a diferentes sitios de estudio. Variable, forma floral.	62
--	----

Anexo 2.- Variación estadística debido a diferentes sitios de estudio. Variable, olor.....	65
Anexo3.-Análisis de chi-cuadrado evaluando olor a dimetil di-sulfuro y fondo camuflaje.....	67
Anexo 4.-Análisis de chi-cuadrado evaluando olor a dimetil di-sulfuro y fondo sencillo.....	68
Anexo 5.- Análisis de chi-cuadrado evaluando olor a banano y fondo sencillo.....	69
Anexo 6.-Análisis de chi-cuadrado evaluando olor a Banano fondo con camuflaje.....	70
Anexo 7.- Prueba de los rangos con signo de Wilcoxon para entorno sencillo.....	71
Anexo 8.- Prueba de los rangos con signo de Wilcoxon para entorno con camuflaje.....	72

## 1. RESUMEN

Los murciélagos nectarívoros *Anoura caudifer* y *A. geoffroyi* deben encontrar el néctar de flores rápida y efectivamente para maximizar su uso de energía. Las plantas quiropterofílicas han desarrollado características como formas y olores que facilitan la detección de flores por los sentidos de los murciélagos nectarívoros.

Se realizaron algunos experimentos con el fin de conocer de mejor manera cuales son las características florales más utilizadas por estos murciélagos durante el forrajeo. Los individuos tuvieron que encontrar su alimento haciendo uso de las señales sensoriales que les fueron provistas. Los experimentos fueron realizados en un entorno sencillo, y otro complejo que imita de mejor manera su hábitat.

Los análisis estadísticos infieren diferencias significativas en las respuestas de estos murciélagos en los dos entornos utilizados. En un entorno sencillo los individuos no se guiaron por una característica floral en particular. En contraste, en un entorno complejo, el olor demostró ser la señal sensorial más importante que guío a los murciélagos durante el forrajeo. Un análisis de wilcoxon para dos muestras relacionadas demostró que en un entorno complejo los murciélagos utilizan el olor como señal sensorial en mayor proporción a medida que sus experiencias aumentan.

Las estrategias de forrajeo de los murciélagos nectarívoros están influenciadas por el ambiente en el cual llevan a cabo su búsqueda de alimento. Estos microquiropteros tienen una alta capacidad de aprender a reconocer el olor de las flores, señal preferencial para encontrar su alimento.

**Palabras clave:** comportamiento, entorno, murciélagos nectarívoros, quiropterofilia, señal sensorial.

## 1. ABSTRACT

The nectar-feeding bats *Anoura caudifer* and *A. geoffroyi* must find the flower's nectar quickly and effectively in order to maximize their energy consumption. The chiropterophilic plants have developed some special features like shapes and scents that aid the nectar-feeding bats senses during the flower detection.

Some experiments were run in order to know which floral features are used more by these bats when they are looking for food. The bats had to find their food source using the sensorial cues that were provided to them. A plain background was used and also a complex background to imitate their natural environment.

The statistical analyses show that bats responses are significantly different under the two backgrounds. Under the plain background the bats didn't use a particular floral feature to find their food. On the other hand, when the background was complex, the scent showed to be the most important sensorial cue that guides the bats foraging behaviour. A wilcoxon test for paired samples indicated that under a complex background, the bats rely on the scent in a higher degree when their experience increases.

The nectar bats' foraging strategies are influenced by the environment where they look for food. These bats have a high learning capacity of recognizing the floral scent and using it like a preferential cue to find food.

**Key words:** background, behaviour, floral features, nectar bats, chiropterophily, senses.

### 3. INTRODUCCIÓN

Los hábitos alimenticios junto con el hábitat dan forma a los comportamientos sociales, reproductivos y migratorios de los animales (Pough *et al.*, 2008). La energía obtenida a partir de la alimentación es importante para biosíntesis, mantenimiento y realización de trabajo externo, además es de vital importancia para mantener la organización interna y correcto funcionamiento de los animales como sistemas abiertos que intercambian energía con su entorno (Hill *et al.*, 2004).

Los murciélagos nectarívoros, en su búsqueda por alimento, hacen uso de varias señales tanto espaciales como sensoriales con el fin de encontrar alimento efectivamente dentro de su entorno. La mayoría de experimentos con murciélagos que se han realizado hasta el presente, utilizan entornos sencillos que no imitan un ambiente natural para ellos (Carter *et al.*, 2010; Thiele y Winter, 2004; von Helversen *et al.*, 2003; von Helversen y von Helversen, 2003; entre otros). Mediante el presente estudio se pretende incrementar el entendimiento acerca de la manera en la cual los murciélagos nectarívoros encuentran su alimento en sus hábitats. Por esta razón, durante los experimentos se utilizó un entorno sencillo (no imitan el hábitat de los murciélagos) y un entorno complejo que imitó de mejor manera el ambiente natural de los murciélagos.

#### 3.1. Importancia de la alimentación

La energía asimilada por un animal como producto de la alimentación es crítica para su supervivencia, mantenimiento y crecimiento, además los forrajeadores más exitosos tienen mayores probabilidades de transmitir sus genes de una generación a otra (Mac Arthur y Pianka, 1966; Colinvaux, 1986). La selección natural requiere que los animales sean eficientes en las diferentes tareas que realizan, ésta eficiencia puede ser conseguida con el correcto uso de la energía de modo que obtengan una ventaja frente a competidores e incrementen su

productividad neta (Zerda, 2004). Un conjunto de predicciones colectivamente llamadas “La teoría del forrajeo óptimo” desarrollada por MacArthur y Pianka (1966), establecen que el forrajeo se basa en decisiones costo-beneficio que los animales tienen que resolver de manera que los beneficios que les provee un alimento deben ser mayores que el costo de encontrarlos.

Normalmente, el alimento se encuentra en paquetes o parches; mientras un animal se encuentra en un parche de alimento la tasa de ingesta del alimento disminuye a medida que el tiempo en el cual el animal se encuentra en ese parche aumenta, disminuyendo así la cantidad de alimento disponible para sí mismo, este hecho produce que los forrajeadores revisiten las mismas fuentes de alimento pocas veces y los obliga a buscar nuevas fuentes (Charnov, 1974).

Para buscar alimento, un animal debe tomar decisiones óptimas acerca de cómo y dónde encontrar el alimento, qué alimento buscar y cuándo cambiar de parche o de presa, de manera que los animales puedan obtener la mayor cantidad de energía en cada jornada que realicen para alimentarse (Pyke, 1984). Los animales varían en su capacidad de tomar decisiones óptimas; los vertebrados tienen una gran capacidad de aprendizaje en relación a otros animales, y por lo tanto pueden aprender a tomar decisiones en base a experiencias anteriores tales como el resultado de éxitos en el pasado (Colinvaux, 1986).

Los mecanismos de comportamiento utilizados para la orientación entre fuentes de alimento dependen de las habilidades de percepción, la memoria y la capacidad en el tiempo y el espacio de obtener recursos alimenticios por parte del forrajeador (Thiele y Winter, 2004). Sin embargo, no todos los animales buscan su alimento de la misma forma, algunos cazadores, por ejemplo, esperan en el lugar adecuado el paso de sus presas y las cazan en el momento preciso; mientras otros forrajeadores más activos como colibríes y murciélagos nectarívoros tienen que moverse de un lugar a otro en busca de su alimento. Para estos forrajeadores activos el tiempo es un factor limitante en su búsqueda de energía (Rubenstein y Wrangham,

1986), debido a que la meta del forrajeo óptimo es maximizar la cantidad de energía obtenida por unidad de tiempo a fin de optimizar la productividad neta (Colinvaux, 1986).

### **3.2. Murciélagos nectarívoros**

Numerosas taxa de animales se han adaptado a una dieta principalmente nectarívora, incluyendo a clados de abejas, moscas, polillas, aves y murciélagos (Muchhala y Thomson, 2009). Se pueden encontrar murciélagos nectarívoros a nivel pantropical. En el Viejo Mundo existen megaquirópteros de la familia Pteropodidae que se alimentan del néctar de flores y frutos. En el nuevo mundo, Phyllostomidae (microquirópteros) es la familia que contiene murciélagos que se alimentan oportunísticamente de néctar, Glossophaginae, es una de las subfamilias que ha especializado su dieta en el consumo de néctar.

Debido a la coevolución entre murciélagos nectarívoros y plantas quiropterofílicas, estos murciélagos se han convertido en los polinizadores más efectivos para estas plantas; al ser más especializados evitan el entrecruzamiento de especies de plantas, trasladan mayores cantidades de polen hacia poblaciones lejanas de la misma especie (aumentando el pool genético), pueden acarrear polen distancias más largas, son animales cognitivamente más avanzados y de vida más larga (Norberg y Rayner, 1987). Los beneficios que los murciélagos obtienen a partir de esta relación de mutualismo son la adquisición de mayor cantidad de néctar y contenido de azúcares, además estas flores son fácilmente localizables para los murciélagos nectarívoros de manera que constituyen una ventaja en varios aspectos del forrajeo de murciélagos incluyendo la búsqueda, acercamiento y detección (Fleming *et al.*, 2009).

Las flores quiropterofílicas han desarrollado algunas características que actúan como señales tanto físicas como químicas que son detectadas por las habilidades sensoriales y cognitivas de los murciélagos mientras que eluden a otros visitantes no deseados (Winter y von Helversen, 2001). Un claro ejemplo de esta co-evolución fue abordado por Muchhala (2006) y Muchhala

y Thomson (2009); quienes señalan la existencia de un mutualismo extremadamente especializado entre la lengua del murciélago *Anoura fistulata* y los tubos florales de la planta *Centropogon nigricans* (Campanulaceae), en términos de los tamaños de lengua y tubos florales.

Glossophaginae se ha especializado en alimentarse de néctar (Muchhala, 2006) para lo cual ha desarrollado un conjunto de características morfológicas, incluyendo un rostro alargado, dentición reducida en número y tamaño, y una lengua larga y puntiaguda con papilas a manera de pelos (Fleming *et al.*, 2009). Los glosófaginos son de tamaño relativamente pequeño, alrededor de 14 g, revolotean frente a las flores al momento de alimentarse y se caracterizan por tener las medidas de la longitud del rostro y la lengua grandes en comparación a sus contrapartes del Viejo Mundo (Fleming y Muchhala, 2008).

Dentro de los glosófaginos encontramos al género *Anoura*, cuyos individuos son residentes permanentes en los bosques nublados tropicales y subtropicales de México, Centro y Suramérica (Fleming *et al.*, 2009). Este estudio se enfocó en dos especies pertenecientes a este género, el cual es el más abundante en los bosques nublados del Ecuador. *Anoura caudifer* (Figura 1) y *Anoura geoffroyi* (Figura 2) son especies simpátricas que se encuentran en bosques primarios, secundarios, intervenidos, de galería, bordes de bosque, jardines, plantaciones, bosques cultivados y pastizales, son gregarios formando colonias pequeñas de cuatro a veinte individuos aunque a veces superan algunos cientos; con frecuencia de dos a tres especies de *Anoura* pueden cohabitar en una misma localidad (Tirira, 2007).

Se puede diferenciar a estas dos especies tomando en cuenta sus tamaños corporales y medidas morfométricas. *Anoura caudifer* es de tamaño pequeño para su género, el largo de la cabeza y el cuerpo juntos es de 57 a 59 mm, posee además un antebrazo de 34 a 37 mm; por otra parte

*Anoura geoffroyi* es de tamaño grande para su género, las medidas de cabeza y cuerpo son de 59 a 81mm y su antebrazo mide entre 43 y 47mm (Tirira, 2007).

En Ecuador, *Anoura caudifer* está ampliamente distribuida en bosques tropicales, subtropicales y templados entre 180 y 2 950 m de altitud (Tirira, 2007), su dieta consiste básicamente de néctar que es complementada con polen e insectos. Estos murciélagos se alimentan del néctar de las flores de diversas plantas, por ejemplo *Burmeistera succulenta*, *B. sodiroana*, *B. truncata* (Campanulaceae), *Marcgravia coriacea* y *M. pichinchensis* (Marcgraviaceae) (Muchhala y Jarrín, 2002).

*Anoura geoffroyi* se encuentra ampliamente distribuida en la Costa, Sierra, Amazonía y estribaciones de los Andes; en climas húmedos y secos, tropicales, subtropicales, templados y altoandinos entre 165 y 3 500 m de altitud (Tirira, 2007). Su dieta consiste principalmente del néctar de flores; esta especie realiza una mayor cantidad de visitas a flores de tamaños más grandes en comparación a las flores que son visitadas por *A. caudifer*. Entre las especies de plantas que son visitadas por *Anoura geoffroyi* tenemos a *Pitcairnia brogniartiana* (Bromeliaceae), *Markea sp.* (Solanaceae), *Marcgravia coriacea* y *M. pichinchensis* (Marcgraviaceae) (Muchhala y Jarrín, 2002).

Estas dos especies y los murciélagos nectarívoros en general utilizan sus sentidos para localizar por primera vez una fuente de néctar; para volver a encontrar estas flores en visitas futuras, ellos también dependen de habilidades cognitivas que se basan en memoria espacial (Winter y von Helversen, 2001). En el presente estudio se pretendió elucidar la jerarquía del uso de los sentidos por parte de los filostómidos nectarívoros *Anoura caudifer* y *A. geoffroyi* para localizar una fuente de alimento por primera vez.

### 3.3. Memoria espacial

La memoria espacial permite a los animales crear representaciones mentales de ubicaciones espaciales registrando información acerca de su ambiente; contribuye a la orientación espacial, les permite navegar y aprender la ubicación del alimento (Winter y Stich, 2005). En murciélagos, la memoria espacial ha sido ampliamente documentada como una característica importante para relocalizar fuentes de alimento de rentabilidad conocida y minimizar los gastos energéticos (Carter *et al.*, 2010; Winter y Stich, 2005; Thiele y Winter, 2004; Toelch *et al.*, 2008). Thiele y Winter (2004) demostraron que el uso de la memoria espacial lleva a los murciélagos nectarívoros a utilizar el tiempo más eficientemente. Sin embargo, los ciclos de floración de las plantas determinan la cantidad de néctar disponible y el número de ocasiones en las cuales es rentable para los murciélagos nectarívoros utilizar su memoria espacial y a alimentarse de las mismas flores en ocasiones posteriores (von Helversen y Winter, 2003).

### 3.4. Ecolocalización

La ecolocalización permite a los murciélagos discriminar a su objetivo del medio que lo rodea; factores como la composición espectral del eco, su patrón direccional y duración dan al murciélago información acerca de la ubicación de su alimento (von Helversen y von Helversen, 1999). El acercamiento hacia fuentes de alimento no móviles como el néctar de flores resulta posible para murciélagos que utilizan la ecolocalización, debido a que el eco que producen las flores quiropterofílicas difiere del eco de las estructuras a su alrededor (von Helversen *et al.*, 2003), de manera que aparentemente la forma de la flor está identificada en gran medida por la ecolocalización (Altringham y Fenton, 2003). La precisión de la información que el murciélago obtiene a partir de la ecolocalización se ve afectada porque el sonido pierde energía a medida que viaja y existen riesgos de atenuación o dispersión del mismo (Altringham y Fenton, 2003). Para contrarrestar este problema, los murciélagos

filostómidos han desarrollado un sistema de audición mucho mejor que el de los demás mamíferos; el oído medio puede regular la amplitud de las señales que llegan a él; el músculo del oído medio recibe un mensaje del sistema vocal (cuando el murciélago vocaliza) y se contrae simultáneamente con los músculos utilizados en la vocalización, de manera que en los murciélagos existe un acoplamiento a nivel neuronal de los sistemas auditorio y vocal (Neuweiler *et al.*, 1980; Suga y Jen, 1975).

### **3.5. Visión**

Debido a los hábitos nocturnos de los murciélagos, aparentemente la visión contribuiría en mayor proporción a la detección de fuentes de néctar durante el crepúsculo o durante noches con luz de luna (von Helversen y Winter, 2003). La visión de los murciélagos les permite ver colores de longitudes de onda desde 310nm hasta 688nm con una sensibilidad máxima en la región ultravioleta y aparentemente sin la capacidad de discriminar entre colores a menos que estos sean contrastados con la oscuridad (Winter, *et al.*, 2003). Flores quiropterofílicas blancas pueden ser identificadas debido al contraste con su ambiente (generalmente más oscuro que el color de las flores blancas). Sin embargo, la visión a color no contribuiría a la detección de otras flores quiropterofílicas que se caracterizan por poseer colores no llamativos tales como verde, café y marrón. La habilidad para reconocer patrones visuales está bastante desarrollada por murciélagos nectarívoros; cuando la disponibilidad de luz es muy baja la discriminación de objetos como la forma de flores podría depender de la distribución en particular de la luz en la retina o de la relación entre el patrón formado por la forma y su alrededor (Suthers, *et al.*, 1969).

### **3. 6. Olfato**

El olfato es probablemente el sentido más importante para detectar flores quiropterofílicas a larga distancia; casi todas las flores quiropterofílicas se caracterizan por tener olores

particularmente fuertes (Winter y von Helversen, 2001). Von Helversen y colaboradores (2000) analizaron 22 especies de flores diferentes, encontrando en ellas componentes odoríficos de cuatro tipos principales: alifáticos, aromáticos, terpenoides y compuestos que contienen sulfuro. Los compuestos sulfúricos son raros en flores que no son visitadas por murciélagos, pero están ampliamente presentes en flores quiropterofílicas de diversas familias de plantas, en un ejemplo de evolución convergente; murciélagos que nunca estuvieron expuestos a este tipo flores tienen una fuerte preferencia por estos olores, sugiriendo que es una preferencia innata (von Helversen *et al.*, 2003; Knudsen *et al.*, 2006).

### **3. 7. Justificación**

La búsqueda y obtención de alimento en un ambiente determinado son procesos de gran importancia en la vida de los animales, ya que influyen en otros tipos de comportamientos tales como sociabilidad, reproducción y migración. Los hábitos alimenticios pueden llegar a modificar las morfologías corporales de los animales. Por lo tanto, es necesario conocer cuáles son las estrategias de alimentación que poseen los distintos animales para su supervivencia y para ser individuos lo suficientemente aptos y eficientes para transmitir sus genes de una generación a otra durante los diferentes procesos de selección.

Con el fin de conocer de mejor manera qué características florales son más utilizadas como señales sensoriales por parte de los sentidos de los murciélagos nectarívoros *Anoura caudifer* y *A. geoffroyi* durante el forrajeo, se realizaron experimentos utilizando flores artificiales que tuvieron formas y olores distintos. Con este trabajo se pretendió conocer si las señales sensoriales llevan a estos murciélagos a guiar su búsqueda de alimento basándose en el olor o en la forma de las flores. Para saber cómo afecta el ambiente a los resultados, se realizaron pruebas en dos tipos de entorno, uno sencillo y otro complejo. Estos experimentos fueron

llevados a cabo a pequeña escala, es decir, cuando el murciélago se encuentra cerca de su objetivo.

### **3.8. Objetivos:**

#### **3.8.1 General**

- Determinar las características florales utilizadas en mayor proporción por los sentidos de los murciélagos nectarívoros. *Anoura caudifer* y *A. geoffroyi* durante el acercamiento hacia una nueva fuente de alimento.

#### **3.8.2 Específicos**

- Comparar la importancia del olor y de las formas de flores en atraer murciélagos durante el forrajeo de *A. caudifer* y *A. geoffroyi*.
- Conocer la habilidad de los murciélagos nectarívoros *A. caudifer* y *A. geoffroyi* para localizar un alimento en ausencia de señales espaciales.
- Comparar el uso de señales bajo un entorno sencillo y un entorno complejo por parte de las especies *A. caudifer* y *A. geoffroyi* al momento de localizar fuentes de néctar.

## 4. METODOLOGÍA

### 4.1. Área de Estudio

Este estudio fue llevado a cabo en cuatro zonas de bosques nublados del Ecuador, tres ubicadas en el oriente y una ubicada en el occidente.

Los bosques nublados ubicados en las estribaciones de los Andes constituyen ecosistemas con alta biodiversidad; debido a su ubicación topográfica en la confluencia de dos tipos de bosque diferentes: el bosque húmedo tropical y el bosque andino (Simpson, 1980). Poseen características climáticas y fitogeográficas únicas que los distinguen de los demás tipos de formaciones vegetales, favoreciendo la presencia de especies tropicales y andinas, así como el apareamiento de nuevas especies que pueden ocupar determinados nichos ecológicos dentro de este tipo de bosques (Jarrín, 2000) .

#### 74.1.1. Estación Biológica y centro para estudios creativos Yanayacu

Está ubicada en la provincia del Napo, se encuentra 5 km hacia el occidente de Cosanga y 20 km al sur de Baeza (00° 36` S, 77° 53` W). Su altitud es de 2 100 m (Greeney, 2010). Típicamente constituye un bosque de neblina montano cuyos árboles están cargados de abundante musgo; en esta franja las epífitas especialmente orquídeas, helechos y bromelias, son numerosas en especies e individuos (Sierra, 1999). Los alrededores de la estación constan en su gran mayoría de bosque primario (80%), contando además con pastizales para alimentación de ganado (Greeney, 2010).

#### 4.1.2. Bosque protector Río Guajalito

Se encuentra en la provincia de Santo Domingo de los Tsáchillas, está localizado en el occidente, antigua vía Quito - Santo Domingo de los Tsáchillas, kilómetro 59 entre las poblaciones de Chiriboga y Bellavista (0° 13`S, 78°48`W). Comprende 710 ha (Robayo, *et al.*,

2004). Es un bosque de neblina montano, cuyos árboles están cargados de abundante musgo y cuya altura del dosel varía entre 20 y 25 m; el rango altitudinal fluctúa entre 1 800 y 2 300 msnm, altura a la cual las epifitas especialmente orquídeas, helechos y bromelias son numerosas en especies e individuos registrándose probablemente su alta diversidad (Sierra, 1999). Existen tres estratos arbóreos claramente diferenciables tanto por su composición específica como por el peso relativo de ciertas familias. El clima se caracteriza por una época seca que empieza en junio y una lluviosa que empieza en noviembre o diciembre (Nieder y Barthlott, 2001).

#### **4.1.3. Reserva Tapichalaca**

Está ubicada entre las provincias de Zamora y Loja. Esta reserva se encuentra en un área húmeda del bosque de zona templada en las laderas de los Andes, adyacente a la zona sur del Parque Nacional Podocarpus, localizada a lo largo del sendero Quebrada Honda por debajo del cerro Tapichalaca. La reserva abarca aproximadamente 2 000 ha y se encuentra en una franja altitudinal de 2 000 - 3 400 msnm (Fundación Jocotoco, 2011). Comprende además una zona de páramo arbustivo en el cual predominan arbustos, hierbas de varios tipos y plantas en roseta (Sierra, 1999).

#### **4.1.4. Domono**

Se encuentra ubicado en la provincia de Morona Santiago, Parroquia San Isidro, Cantón Morona. La cordillera de Domono está localizada en la alta Amazonía, en las estribaciones de la cordillera Oriental y al extremo Oriental de el Parque Nacional Sangay, entre los 1 400 y 1 803 msnm. El Bosque se caracteriza por la irregularidad topográfica y un inestable nivel de pluviosita; el relieve presenta pendientes poco profundas, quebradas abiertas y ramales montañosos; esta zona pertenece al Bosque muy húmedo Pre-montano (Brito y Palacios, no publicado), este tipo de bosque alcanza entre 20 y 30 metros de altura, es bastante denso con

tres estratos difíciles de diferenciar (Sierra, 1999). Posee un clima subtropical, con temperaturas medias que varían entre 21,1 y 23,3°C, y una precipitación media anual de 2 469 mm. Un período de verano se experimenta entre los meses de agosto a enero y un período de invierno entre los meses de febrero a julio (Brito y Palacios, no publicado).

#### **4.1.5. Hacienda Carolina**

Las características de esta área de estudio corresponden a un bosque de neblina montano ubicado en las estribaciones nor-occidentales de la cordillera de los Andes en la provincia del Napo. Se encuentra localizado en la vía interoceánica Baeza-El Chaco, kilómetro 7, dentro del cantón Quijos, parroquia San Francisco de Borja, barrio Campo Libre, predio Hacienda Carolina. Esta hacienda se encuentra localizada 1 750 metros sobre el nivel del mar, dentro de una zona de alta pluviosidad, debido a que ésta es de 400mm anuales. La hacienda consta de 48 ha de las cuales 40 ha son utilizadas para pastoreo de ganado, 4 ha para cultivos de granadilla, 1 ha en cultivos de naranjilla y siembra de caña de azúcar, existe además una hectárea que no es explotada y se encuentra en su estado natural.

### **4.2. Trabajo de Campo**

#### **4.2.1. Período de trabajo en el campo**

En la presente investigación se llevaron a cabo cuatro salidas de campo de trece días en las cuales se utilizaron un promedio de quince redes de neblina cada día. Se realizaron adicionalmente dos salidas de campo de ocho días y se trabajó con cinco redes de neblina. Las salidas al campo se realizaron desde julio de 2010 hasta enero de 2011 (detallado en la Tabla 1: Fecha y destino). Durante los días de trabajo en el campo, las redes fueron abiertas redes a partir de las 18:00 h hasta las 00:00 h, teniendo así un esfuerzo de muestreo de 4 740 horas red.

#### 4.2.2. Experimentación

Los sujetos de investigación fueron doce murciélagos nectarívoros pertenecientes a las especies *Anoura caudifer* y *A. geoffroyi*. Se experimentó con seis individuos de cada especie. Se mantuvo a los individuos durante un periodo de dos días en carpas experimentales de aproximadamente 3 m<sup>2</sup> y 2 m de alto (Figura 3), los individuos fueron alimentados con una solución de azúcar aproximadamente al 20%, según los métodos de Muchhala y Thomson (2009).

Se trabajó con un individuo por ensayo. Se utilizó una carpa experimental la cual contuvo un arreglo de seis posiciones para bebederos separados entre sí por una distancia de 40 cm. Thiele y Winter (2004) indican que la orientación de murciélagos durante el acercamiento a un objetivo a pequeña escala depende de la información a cerca de la posición relativa de su objetivo, de acuerdo con los resultados de estos autores cuando este se encuentra separado de otras señales en un diámetro a partir de 40 cm, es considerado por el murciélago como un objetivo individual y no como parte de un conjunto de señales (por ejemplo, diferentes flores en una inflorescencia).

Se sometió al murciélago a una fase de entrenamiento en la cual fue expuesto a una flor artificial ( Figura 4 ) que fue la fuente de alimento que contuvo una recompensa, esa flor tuvo una forma y un olor determinado, esta fase duró entre 36 min y 3 h 20 min dependiendo de la habilidad de cada individuo para localizar la fuente de alimento independientemente del lugar en el cual se encontró la flor artificial en ocasiones anteriores. Seguidamente se procedió a realizar el experimento el cual consistió de dos flores artificiales que contuvieron una recompensa; la primera con la forma de la flor artificial utilizada en la fase de entrenamiento pero sin el olor de esa flor y la segunda con el mismo olor de la flor de la fase de entrenamiento pero con una forma nueva. Se eligió al azar la ubicación de las flores artificiales

dentro del arreglo utilizando un dado en la fase de entrenamiento y dos dados en la fase de experimentación.

Se experimentó con dos tipos de olores. El primero fue un aditivo artificial para alimentos que contuvo un olor a banano (marca colorisa S.A.) y el segundo fue dimetil-disulfuro para síntesis (Laboratorios Merck C.A.). Cada aditivo fue ensayado con tres individuos de las especies *Anoura caudifer* y *A. geoffroyi*.

Las flores artificiales consistieron de un tubo de ensayo el cual contuvo la recompensa de azúcar al 20% y que fue adaptado de manera que imitó a una flor, los pétalos fueron reemplazados por objetos de formas y texturas distintas. Se utilizaron dos formas florales que imitaron características de las flores naturales de estos murciélagos redonda (plástico), tubular (tela suave); se utilizaron adicionalmente otras formas que no se parecieron a las flores quiropterofílicas: pentagonal (tela dura), triangular (espuma flex) cuadrada (fómix) y una estrella (cartulina). Al utilizar formas florales diferentes se pretendió asegurarse de estar evaluando la característica floral forma y no un patrón visual en particular.

En cada prueba, los individuos debieron encontrar una flor artificial entre dos posibilidades, se registró si encontró la flor en base al olor o la forma de la flor artificial de la fase de entrenamiento. Después de cada visita, se cambió la disposición de los bebederos al azar utilizando dados y se repitió la prueba hasta completar un total de 40 pruebas con cada murciélago llevadas a cabo en dos series de 20 pruebas.

Se trabajó con cada individuo en un lapso de dos días. Cada día consistió de una fase de entrenamiento y una fase de experimentación. Con el fin de determinar si la manera en la cual los murciélagos encuentran una fuente de alimento es diferente en un ambiente complejo que asimila de mejor manera su ambiente natural y un ambiente sencillo, que no imita las condiciones naturales de éstos animales, se llevaron a cabo los experimentos utilizando dos

tipos de entornos, uno sencillo y otro complejo. Se alterno el fondo utilizado durante el primer y segundo día.

El entorno sencillo consistió de cuatro palos de alrededor de 1,60 m., ubicados dos perpendiculares al piso y otros dos cruzando horizontalmente los dos palos anteriores. En cada palo horizontal se sujetó tres alambres. Cada alambre contuvo una posición para un bebedero artificial. Se aseguró que la distancia entre los bebederos cercanos fuera de al menos de 40 cm; el fondo fue la tela negra de la carpa (Figura 5).

Se utilizó un fondo complejo esperando determinar si bajo un entorno complejo los individuos tienen una mayor dificultad para encontrar las flores y determinar si necesitan utilizar más las señales sensoriales para encontrar las flores artificiales. El entorno complejo tuvo la misma base del fondo sencillo con la adición de una tela de camuflaje que fue atada a los extremos superiores de los palos perpendiculares al piso. Follaje natural y artificial fue pegado a esta tela con el fin de obtener un entorno complejo (Figura 6).

#### **4.3. Análisis de datos:**

En una libreta de campo se registro datos de la ubicación de cada localidad de estudio, posición de las redes de neblina dentro del área de estudio, hora de captura, además de género y especie de los individuos capturados. Para realizar la identificación de los individuos se trabajó con la clave dicotómica de Tirira (2007).

Los quirópteros pertenecientes a especies que no fueron de interés para el presente estudio fueron liberados, mientras que los individuos sujetos de esta investigación (*Anoura caudifer* y *A. geoffroyi*) fueron sometidos a una fase de preparación previa a la experimentación, en la cual se aseguró la provisión de alimento suficiente para mantener sus organismos en un adecuado funcionamiento y evitar descompensaciones metabólicas durante la fase de

entrenamiento. En la Tabla 2 se provee una lista de los individuos capturados con los cuales se experimentó junto con los datos registrados para cada uno de ellos.

#### **4.3.1. Análisis estadístico**

En cada ensayo se registró si los individuos encontraron la flor artificial siguiendo el olor o la forma, se organizaron estos datos de campo en hojas de Microsoft excel, que contenían información a cerca de fecha, lugar, especie, entorno, olor, material, frecuencias obtenidas y finalmente observaciones a cerca del comportamiento de los individuos durante las pruebas. Pruebas de chi-cuadrado contribuyeron a determinar si los murciélagos nectarívoros *Anoura caudifer* y *A. geoffroyi* encuentran una fuente de alimento a pequeña escala basándose fundamentalmente en el olor o en la forma de la flor. Se realizaron adicionalmente dos pruebas de Wilcoxon para determinar la presencia de procesos de aprendizaje durante los experimentos realizados.

## 5. RESULTADOS

Se trabajó con seis individuos de la especie *Anoura caudifer* y seis pertenecientes a la especie *A. geoffroyi*. En la Estación Biológica y centro para estudios creativos Yanayacu, se colectaron dos individuos; en el Bosque protector Río Guajalito, cuatro; en la Reserva Tapichalaca, fueron capturados tres individuos; en el poblado de Domono, se capturó a un sujeto y finalmente en la Hacienda Carolina se trabajó con dos individuos (Figura 7 y Tabla 3).

Se evitó trabajar con hembras embarazadas o en período de lactancia, esta razón contribuyó a que la cantidad de machos (nueve) con los cuales se experimentó sea mayor al de las hembras (tres) (Figura 8 y Tabla 4).

El entrenamiento fue clave en la elección de los individuos que fueron sometidos a las distintas pruebas ya que, durante esta fase los murciélagos tuvieron que encontrar su alimento en bebederos ubicados en distintas posiciones dentro del arreglo. Los individuos que no aprendieron a alimentarse de los bebederos artificiales fueron liberados.

En los primeros ensayos del entrenamiento, fue bastante notorio el uso de la memoria espacial para encontrar su alimento, además se observó comportamiento exploratorio. Durante esta fase nos aseguramos que a medida que el entrenamiento avanzaba, el uso de los sentidos sea más utilizado en comparación a la memoria espacial, los experimentos empezaron cuando los individuos no regresaban a ubicaciones anteriores de los bebederos artificiales, ya que nuestra meta fue determinar cuál es el sentido a pequeña escala más utilizado por estos murciélagos para encontrar una fuente de alimento por primera vez.

Durante la fase de experimentación, se observó que al dirigirse hacia la flor artificial con la forma del entrenamiento, estos murciélagos nectarívoros realizaron vuelos directos, mientras que al dirigirse hacia la flor artificial con el olor realizaron vuelos frente al arreglo hasta encontrar la flor con el olor utilizado en la fase del entrenamiento.

### **5.1. Variación debido al sitio**

Con el fin de detectar variaciones en las respuestas de los individuos debido a que los experimentos fueron llevados a cabo en distintos lugares, se realizaron análisis de chi-cuadrado en los cuales se evaluaron las diferencias en el uso de señales a pequeña escala utilizadas por las distintas sub-poblaciones para encontrar alimento. Se analizaron a los diferentes sitios de estudio, contrastándolos con las variables materiales y olores utilizados.

Se agrupó a los datos en cinco grupos que fueron analizados. En los tres primeros análisis de chi-cuadrado se determinó si al usar las mismas formas florales en los distintos sitios de estudio, se obtenían respuestas iguales o diferentes en la manera de encontrar alimento por parte de los individuos de distintas sub-poblaciones. En los posteriores dos análisis de chi-cuadrado se pretendió detectar si la manera de encontrar el alimento en los cinco sitios de estudio fue igual o diferente al utilizar el mismo tipo de olor.

Los análisis de los distintos sitios de estudio al utilizar la variable forma floral resultaron ser 0,08 para el primer par de formas florales (tela dura, pentagonal y plástico, circular) utilizadas, 0,157 para el segundo par (fómix, cuadrada y tela suave, tubular) y 0,804 para el tercero (espuma flex, triangular y cartulina, estrella) (Anexo1). Al realizar estas mismas pruebas analizando el uso del mismo tipo de olor en los distintos sitios de muestreo, se obtuvieron valores de significación correspondientes a 0,347 para el primer olor (banano) y 0,788 para el segundo olor (dimetil disulfuro) (Anexo 2). No se obtuvieron diferencias significativas en la manera en la cual los murciélagos nectarívoros encuentran su alimento en los distintos sitios de estudio con respecto al uso de formas florales u olores.

### **5.2. Señal y fondo a pequeña escala de mayor relevancia**

Se realizaron pruebas de chi cuadrado para conocer la significancia estadística de los datos obtenidos como resultado de los experimentos ejecutados. Para ello se contrastó la manera en la cual los murciélagos nectarívoros encontraron la flor artificial; la forma y el olor fueron las variables a estudiarse.

Se efectuaron cuatro análisis estadísticos, para ello se evaluó la acción de dos tipos de olores: dimetil di-sulfuro y olor artificial a banano, se utilizó además dos tipos de entornos con cada olor; los entornos utilizados fueron uno sencillo y otro con camuflaje.

Los resultados obtenidos nos demuestran que existen diferencias altamente significativas ( $p = 0,00$ ) en la utilización de las señales basadas en la forma y el olor al experimentar con dimetil di-sulfuro como señal y el entorno utilizado es complejo, el porcentaje de elección de forma fue del 23% y del olor 77%. (Anexo 3, Tabla 5, Figura 9). Sin embargo, cuando el fondo utilizado fue uno sencillo, un valor de  $p = 0,796$  y frecuencias de 51% para olor y 49% para forma, nos demuestra que no existen diferencias significativas entre los valores esperados y observados para éstas variables (Anexo 4, Tabla 6, Figura 10).

Ante la utilización de olor a banano como señal odorífera en los experimentos realizados con estos murciélagos nectarívoros, se obtuvo resultados un valor de significación de 0,438 y porcentajes de frecuencia de 53% para olor y 47% para forma, esto nos demuestra que no se encontró una relación que demuestre la prevaecía del olor o la forma como señal de mayor importancia para *Anoura caudifer* y *A. geoffroyi* en el momento de encontrar una fuente de néctar a pequeña escala bajo un fondo sencillo (Anexo 5, Tabla 7, Figura 11). En los ensayos en los cuales se incluyó el entorno complejo dentro del experimento, se obtuvieron porcentajes de 60% para olor y 40% para forma, estableciendo así diferencias altamente significativas ( $p = 0,00$ ) para esta parte del experimento (Anexo 6, Tabla 8, Figura 12).

### **5.3 Comparación entre primera y segunda serie en los experimentos**

Durante esta investigación a cada individuo se le realizaron 40 pruebas distribuidas en dos series de 20 pruebas en cada día de experimentación. Se corrió un test estadístico de Wilcoxon para analizar los datos pareados resultantes de las dos series de pruebas llevadas a cabo por cada individuo.

De acuerdo a la significación asintótica de este análisis estadístico se obtuvo como resultado la presencia de diferencias altamente significativas entre las series uno y dos al analizar el fondo con camuflaje (Anexo 7). Al realizar la misma prueba con los resultados obtenidos bajo un fondo sencillo, no se determinaron diferencias significativas que nos demuestren una diferencia entre los resultados obtenidos durante la primera y segunda serie (Anexo 8).

## 6. DISCUSIÓN

### 6.1. Variación debido al sitio

En este estudio no se detectaron diferencias estadísticas que reflejen distintas maneras de guiar la búsqueda de alimento por parte de los murciélagos nectarívoros *Anoura caudifer* y *A. geoffroyi* que habitan los sitios de estudio visitados durante la presente investigación.

Las estrategias de forrajeo que poseen los animales son el resultado del aprendizaje basado en experiencias propias y conductas exploratorias (Pough *et al.*, 2008). Sin embargo, existe también un fuerte componente genético que sirve de guía en los comportamientos y respuestas innatas o instintivas que los mamíferos y los murciélagos tienen frente a estímulos de distintas clases. En *A. caudifer* y *A. geoffroyi*, vemos que a pesar de que las distintas sub-poblaciones estudiadas se encuentran en distintos hábitats en los cuales podrían tener experiencias y aprendizajes distintos, no respondieron de diferente manera al ser enfrentados a los mismos objetos y mismos olores.

### 6.2. Señal y fondo a pequeña escala de mayor relevancia

El ambiente en el cual habitan las diferentes especies animales influye en gran medida en sus comportamientos y también en sus morfologías (Norberg y Rayner, 1987). Durante la presente investigación se consideró importante evaluar las respuestas de *Anoura caudifer* y *A. geoffroyi* bajo un fondo que se asemeje e imite su ambiente natural (entorno complejo) y se contrastó sus respuestas con aquellas obtenidas bajo un entorno sencillo. Los resultados nos demuestran que el entorno es un factor importante que influyó en la manera en la cual los murciélagos encontraron su alimento a pequeña escala (Figura 13).

Se encontraron diferencias altamente significativas (Anexos 3,6) en la manera en la cual *Anoura caudifer* y *A. geoffroyi* encontraron su alimento bajo el entorno complejo. Estas dos especies de murciélagos tienen la capacidad de habitar ambientes diferentes como por

ejemplo: pisos tropicales, subtropicales, templados e incluso *Anoura geoffroyi* ha sido registrado en el piso zoogeográfico alto andino (Tirira, 2011). Todos estos ambientes en los cuales viven estos quirópteros nectarívoros son lugares de alta diversidad vegetal que poseen diferentes formas, texturas y olores. Por lo tanto, su hábitat natural es un complejo ambiente en el cual, éstos murciélagos deben buscar su alimento basándose en características específicas que han desarrollado las plantas quiropterofílicas.

Bajo un entorno sencillo no se encontraron diferencias significativas en la manera en la cual estos murciélagos encontraron su alimento. Las frecuencias entre olor y forma fueron bastante parecidas. Los resultados reflejaron que bajo este entorno, no utilizaron una señal en mayor proporción en comparación a la otra. Es posible que tanto la flor artificial con la forma, como aquella flor que contuvo el olor constituyeran señales notorias para los murciélagos bajo este fondo de manera que fueron en cada ocasión hacia la flor que le resultaba más próxima o evidente en ese momento sin dirigirse necesariamente por una señal en especial. De hecho, como parte de las observaciones realizadas durante la presente investigación se notó que bajo el entorno sencillo, los individuos se acercaron y alimentaron de la flor artificial que estaba más cercana a ellos de acuerdo a su posición dentro de la carpa experimental. Se observó también vuelos circulares dentro de la carpa; Winter y Stich (2005) reportan un comportamiento similar y lo describen como exploratorio.

A partir de los resultados, vemos que el tipo de entorno es una variable que debe ser considerada al momento de diseñar experimentos que evalúen distintos aspectos de la conducta animal como por ejemplo el forrajeo. Esto contribuiría a obtener resultados más veraces que reflejen de mejor manera la realidad de los comportamientos de los animales frente a distintos estímulos en la naturaleza. La importancia del ambiente ha sido ya abordada en experimentos realizados con algunas especies, tenemos por ejemplo Forest y Thomson (2009) que demostraron que para los abejorros *Bombus impatiens* (Apidae) las elecciones en

el color de los pétalos de las flores son distintas bajo un entorno sencillo en comparación a uno que asemeja un entorno natural. Winter y Stich (2005) determinaron que los murciélagos *Glossophaga soricina* pueden cambiar de estrategia de alimentación durante el forrajeo e identificaron 40 tipos diferentes de comportamientos a este respecto bajo un entorno que imitó su ambiente natural.

Bajo el entorno complejo, las diferencias altamente significativas entre las variables y sus frecuencias (Anexos 3, 6; Tablas 5, 8) reflejan que el olor fue la variable más utilizada por los sentidos de *Anoura caudifer* y *A. geoffroyi*, al momento de encontrar alimento por primera vez a pequeña escala. Bajo este entorno, los murciélagos nectarívoros podrían necesitar una señal que sea un atrayente fuerte y confiable que les permita encontrar su alimento de forma más rápida y eficiente.

La importancia del olor como señal principal para encontrar alimento en murciélagos nectarívoros ha sido reportada por varios autores (von Helversen, *et al.*, 2000; Carter, *et al.*, 2010; Bestmann, *et al.*; 1997 entre otros). El olor forma parte de los síndromes quiropterofílicos de polinización de algunas plantas. Ayuda a los murciélagos nectarívoros a realizar una detección rápida y eficiente de las flores. La ventaja para las flores quiropterofílicas es una transferencia de polen efectiva a la vez que reduce la detección de su néctar y polen por parte de polinizadores menos eficientes como abejas, abejorros y mariposas nocturnas (Winter y von Helversen, 2001). El olfato de los murciélagos no supera en mucho al olfato de otros animales insectívoros como abejas o al de otros mamíferos como primates. Sin embargo, algunos filostómidos como los nectarívoros tienen a diferencia de otros murciélagos un sistema vomeronasal funcional cuyo rol principal se encuentra dentro de las estrategias de alimentación (Frahm y Bhatnagar, 1980).

Las cualidades químicas de las fragancias florales cambian y co-varian de acuerdo a su polinizador sugiriendo que la evolución convergente tiene un impacto significativo en la composición del olor en las flores (Bestmann *et al.*, 1997; Ferrarezzi y Jimenez, 1996). Durante la presente investigación se utilizaron dos tipos de olores, uno de ellos fue dimetil disulfuro. En plantas quiropterofílicas, compuestos sulfúricos de este tipo han sido ampliamente documentados por distintos autores (von Helversen, *et al.*, 2000; Knudsen, *et al.*, 2006; Knudsen y Tollsten, 1995) como atrayentes naturales para murciélagos nectarívoros, especialmente filostómidos. Existe una preferencia innata que se debe a una co-evolución por parte de los murciélagos nectarívoros y diferentes plantas. Estos dos grupos han encontrado beneficios mutuos en esta evolución convergente, por ejemplo una polinización más efectiva y la adquisición de suficiente cantidad de alimento en fuentes seguras para la alimentación (Flemming *et al.*, 2009). El segundo olor utilizado fue un olor artificial a banano, éste es un olor nuevo al que estuvieron expuestos los individuos estudiados. Bajo el entorno con camuflaje, los murciélagos nectarívoros demostraron que la manera en la cual encuentran su alimento se basó principalmente en el olor independientemente de la naturaleza de ese olor.

En este estudio, los individuos de *Anoura caudifer* y *A. geoffroyi* tuvieron la posibilidad de encontrar flores artificiales con una recompensa alimenticia basándose en la forma o en el olor. Bajo el entorno complejo las ocasiones en las cuales fueron hacia la forma fueron significativamente menores en comparación a las ocasiones en las que fueron al olor. Puede ser que el uso del follaje natural y artificial hizo que la forma de las flores no fuera fácilmente identificable y al ser el olor una señal más confiable, la utilizaron preferencialmente.

Estudios que han evaluado la habilidad de murciélagos nectarívoros para reconocer formas han demostrado que para estos murciélagos es posible identificar visualmente patrones visuales (Suthers, *et al.*, 1969). Sin embargo, otros estudios han evidenciado la importancia de la ecolocalización para determinar la forma y ubicación de flores quiropterofílicas (von

Helversen *et al.*, 2003). Murciélagos glosófaginos poseen un sistema sonar desarrollado y las plantas polinizadas por murciélagos han desarrollado estructuras como pétalos y hojas con formas y texturas que les permiten ser acústicamente conspicuas; el eco que producen estas estructuras ecoreflectivas las hacen fácilmente detectables a los murciélagos nectarívoros durante el forrajeo (Simon, *et al.*, 2011 y von Helversen y von Helversen, 1999).

Los materiales que se utilizaron para reemplazar a la corola de las flores en esta investigación fueron plástico (resistente), dos tipos de tela (delgada y gruesa), fómix y cartulina. Estos materiales pudieron no reflejar el sonar de los murciélagos de la misma manera que lo harían las estructuras acústico reflectivas que poseen las flores quiropterofílicas.

### **6.3 Comparación entre primera y segunda serie de los experimentos**

*Anoura caudifer* y *A. geoffroyi* realizaron cada día dos series de pruebas. En un entorno sencillo no hubo diferencias significativas entre las dos series de pruebas, lo cual nos demuestra que bajo este fondo, los murciélagos no tuvieron que aprender a utilizar una señal en particular para encontrar su alimento (Anexo 7). Bajo un entorno con camuflaje demostraron que durante la segunda serie de pruebas utilizaron al olor como la señal sensorial principal para encontrar su fuente de alimento en mayor proporción en comparación a la primera serie (Anexo 8).

Durante la primera serie de experimentos en un entorno con camuflaje, los murciélagos utilizaron sus sentidos para detectar las señales sensoriales de las flores. Los individuos no pudieron utilizar su memoria espacial debido a que la posición de las flores artificiales fue cambiada después de cada ocasión en la cual se alimentaron de uno de las dos flores utilizadas en cada experimento. De esta manera pudieron encontrar las fuentes de alimento en el entorno que les fue proveído. Durante esta fase también aprendieron a depender mayormente del olor para encontrar su alimento. Esto nos demuestra que el uso del olor como señal les proveyó una

ventaja o beneficio al momento de encontrar las flores. Guiar su búsqueda de alimento en base al olor pudo haberles permitido encontrar su alimento de manera más rápida y eficaz que la forma de las flores.

Existen algunos estudios que demuestran que varias flores emiten olores que constituyen estímulos atractivos o señales destacados de aprendizaje que indican la presencia de una recompensa nutritiva como por ejemplo néctar o polen para los polinizadores (Raguso, 2003). Durante esta investigación vemos que a pesar de haber sometido a los individuos a distintas formas florales, el aprendizaje de estos murciélagos recayó sobre el olor independientemente de las características de las formas florales.

El aprendizaje tiene su base en la experiencia. Forrajadores sin experiencia pueden beneficiarse de comenzar sus excursiones de forrajeo encontrando las flores según distintas características florales. Sin embargo, los forrajadores más experimentados pueden aumentar su eficiencia utilizando en mayor proporción la señal sensorial que los guíe más efectivamente hacia su objetivo. Debemos recordar que durante esta investigación se trabajó con murciélagos capturados de su ambiente natural que ya habían desarrollado habilidades, conocimientos y técnicas de forrajeo en su ambiente y posiblemente durante los experimentos realizaron una reafirmación de su preferencia natural por utilizar el olor en mayor proporción al ser esta una señal confiable para encontrar su alimento.

## 7. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Los integrantes de las sub-poblaciones de *Anoura caudifer* y *A. geoffroyi* que habitan en los distintos sitios de estudio visitados, buscan su alimento de la misma manera dentro de su entorno. Los individuos con los cuales se trabajó no utilizaron distintas señales para encontrar su alimento.

Este estudio se focalizó en determinar las características florales de mayor importancia como señales sensoriales que guían a estos murciélagos nectarívoros durante el forrajeo. Sin embargo, debemos recalcar la importancia de la memoria espacial durante la búsqueda de alimento. Cuando los lugares de alimentación constituyen sitios de rentabilidad conocida, *Anoura geoffroyi* y *A. caudifer* los usaron primordialmente en comparación a las señales sensoriales. Pudimos evidenciar este hecho durante la fase de entrenamiento de éstos murciélagos. En esta fase los murciélagos demostraron su habilidad para cambiar su comportamiento y adaptarse a nuevas situaciones. Sus primeras elecciones las realizaron utilizando la memoria espacial para relocalizar ubicaciones de la fuente de alimento y en las posteriores ocasiones cambiaron su estrategia de alimentación ya que en cada ocasión debieron utilizar sus sentidos y las señales que les fueron provistas para encontrar su alimento.

En la fase de experimentación se observó la importancia de un entorno que imite al ambiente natural de éstos quirópteros. Bajo un entorno sencillo no se encontraron diferencias que nos demuestren la prevalencia de una señal en particular para encontrar flores con néctar. Contrariamente, bajo un entorno con camuflaje, el olor fue la señal a pequeña escala más utilizada por estos murciélagos. Estas diferencias encontradas, reflejan la importancia de un entorno o ambiente que imite al natural en estudios de comportamiento de forrajeo. En experimentos futuros se debe tomar en cuenta este factor, ya que demostró ser imprescindible para determinar acertadamente la manera en que encuentran su alimento.

Los experimentos en laboratorios y dentro de carpas experimentales con fondos sencillos que no imitan el ambiente natural de las especies no pueden evaluar de manera adecuada los complejos comportamientos que poseen animales con buenas capacidades cognitivas, ya que éstos comportamientos pueden requerir no sólo de la acción de reflejos e instintos, sino también de un planeamiento de su comportamiento de acuerdo a la situación y al ambiente.

Es importante recalcar que la manera de encontrar un alimento por parte de estos murciélagos nectarívoros es el resultado de la utilización de un conjunto de señales, es decir, la tarea de buscar su alimento está dirigida multisensorialmente. Sin embargo, en ambientes complejos, donde la vegetación se encuentra en grandes cantidades, formas y texturas variables, estos murciélagos realizan un mayor uso de ciertas señales durante la búsqueda de alimento.

El olor demostró ser la característica floral más utilizada por *Anoura caudifer* y *A. geoffroyi* para encontrar su alimento a pequeña escala. Tanto el olor a dimetil di-sulfuro como el olor a banano demostraron ser atractivos eficientes que guiaron la búsqueda de alimento. El olor a banano contribuyó a afirmar la importancia del olor, ya que a pesar de ser un olor al que no estuvieron expuestos los murciélagos previamente a la investigación, fue utilizado en mayor proporción que la forma de la flor. La presencia de compuestos de tipo sulfúrico es parte de las características del síndrome quiropterofílico de polinización reportado por varios autores. Sin embargo, bajo un fondo con camuflaje, la significancia estadística y las frecuencias nos demuestran que los dos olores fueron más usados para encontrar fuentes de alimento en comparación a las formas.

Las formas utilizadas en esta investigación demostraron no ser señales sensoriales tan eficientes como el olor durante la búsqueda de alimento por parte de *Anoura caudier* y *A. geoffroyi*. Las formas y texturas florales utilizadas pudieron no ser suficientemente conspicuas

como para ser detectadas por los sentidos de éstos murciélagos nectarívoros. Futuros estudios podrían contribuir a esclarecer el rol de la forma floral en el forrajeo.

Wibke y sus colaboradores (1998) realizaron un experimento con dos especies del género *Carollia* y observaron que para estos murciélagos frugívoros la señal más utilizada fue el olor y después de este la forma. En el futuro podrían realizarse experimentos en los cuales se evalúe más variables y se contraste unas con otras, con el fin de conocer cuál es el grado de importancia de las diferentes señales. Se podría también tomar en cuenta el beneficio que les provee guiar su búsqueda de alimento en base a las distintas señales enviadas por las plantas a los murciélagos en términos energéticos y de eficiencia en el uso del tiempo.

Debemos recordar que los murciélagos con los cuales se trabajó en este estudio fueron capturados de su hábitat y poseían una experiencia de forrajeo previa a los experimentos. Este hecho pudo influenciar en la manera en la cual los individuos encontraron la flor artificial dentro del arreglo.

*Anoura caudifer* y *A. geoffroyi* utilizaron en mayor proporción el olor a medida que aumentó su experiencia. Este hecho evidencia la alta capacidad de aprendizaje que tienen estos murciélagos. Durante los experimentos, en el fondo complejo, el olor debió guiar de manera más eficiente a los murciélagos hacia su alimento y lo utilizaron mayormente en las próximas ocasiones. La forma debió ser más difícil de distinguir dentro del arreglo que contuvo las flores artificiales y por lo tanto fue utilizada en menor proporción.

## 8. LITERATURA CITADA

Altringham, J.D., y Fenton, M.B. 2003. Sensory ecology and communication in Chiroptera.

En: Bat Ecology (Kunz y Fenton eds). The University of Chicago Press. Chicago.

- Bestmann, H., Winkler, L., y von Helversen, O. 1997. Headspace analysis of volatile flower scent constituents of bat pollinated plants. *Phytochemistry* 46:1169-1172.
- Carter, G., Ratcliffe, J., y Gales, B. 2010. Flower bats (*Glossophaga soricina*) and fruit bats (*Carollia perspicillata*) rely on spatial cues over shapes and scents when relocating food. *Plos one* 5 (5): e 10808 doi:10.1371/journal.pone.0010808
- Charnov, E. 1974. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical population biology* 9:129-136.
- Colinvaux, P. 1986. Individual adaptations and optimal foraging. En: *Ecology*. Cap. 4. pp: 87-93. John Wiley and Sons, Inc. Nueva York.
- Ferrarezzi, H., y Jiménez, E. 1996. Systematic patterns and the evolution of feeding habits in Chiroptera (Archonta: Mammalia). *Journal of Comparative Biology* 1:75-94.
- Fleming, T., Geiselman C., y Kress W. 2009. The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. *Annals of Botany* 104: 1017-1043.
- Fleming, T., y Muchhala, N. 2008. Nectar-feeding bird and bat niches in two worlds: pantropical comparisons of vertebrate pollination systems. *Journal of Biogeography* 35:764-780.
- Forrest, J., y Thomson, J. 2009. Background complexity affects colour preferences in bumblebees. *Naturwissenschaften* 96:921-925.
- Frahm, H., y Bhatnagar, K. 1980. Comparative morphology of the accessory olfactory bulb in bats. *Journal of Anatomy* 130:349-365.
- Fundación Jocotoco. 2011. "Tapichalaca", sitio web "Fundación de conservación Jocotoco", consultado el 05 de Enero de 2011. URL: <http://www.fjocotoco.org/espanol/tapichala.htm>

- Greeney H. 2010. "Location", sitio web "Yanayacu Biological Station and Center for Creative Studies: Cosanga, Napo Province, North-eastern-Ecuador, South America.", consultado el 12 de Enero de 2011. URL: <http://www.yanayacu.org/>
- Hill, R., Wyse G., y Anderson, M. 2004. *Animal Physiology*. Sinauer Associates, Inc.
- Jarrín, P. 2000. Composición y estructura de la comunidad de murciélagos en dos bosques nublados de las estribaciones occidentales de los Andes del Ecuador. Tesis de Licenciatura, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Quito-Ecuador.
- Knudsen, J., y Tollsten, L. 1995. Floral scent in bat-pollinated plants: a case of convergent evolution. *Botanical Journal of the Linnean Society* 119:45-57.
- Knudsen, J., Eriksson, R., Gershenson, J. y Stahl, J. 2006. Diversity and distribution of floral scent. *The Botanical Review*. 72:1-120.
- MacArthur, R., y Pianka, E. 1966. On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist* 100:603-609.
- Muchhala, N. 2011. "Bat flower images", sitio web "Nathan Muchhala home page", consultado el 06 de Agosto de 2011. URL: [http://www.bio.miami.edu/muchhala/Bat\\_Flower\\_Pix.html](http://www.bio.miami.edu/muchhala/Bat_Flower_Pix.html)
- Muchhala, N. 2006. Nectar bat stows huge tongue in its rib cage. *Nature* 444: 701-702.
- Muchhala, N., y Jarrín, P. 2002. Flower visitation by bats of Cloud Forest of Western Ecuador. *Biotropica* 34: 387-395.
- Muchhala, N., y Thomson J. 2009. Going to great lengths: selection for long corolla tubes in an extremely specialized bat-flower mutualism. *Proceedings of the Royal Society of Biological Sciences* 276: 2147-2152.

- Neuweiler, G., Bruns, V., y Schuller, G. 1980. Ears adapted for detection of motion, or how echolocating bats have exploited the capacities of the mammalian auditory system. *Journal of the Acoustical Society of America* 68:741-753.
- Nieder, J., y Barthlott, W. 2001. The Flora of the Río Guajalito Mountain Rain Forest (Ecuador). Instituto Botánico de la Universidad de Bonn. Bonn-Alemania.
- Norberg, U., y Rayner, J. 1987. Ecological Morphology and Flight in Bats (Mammalia: Chiroptera): Wing adaptation, Flight performance, foraging strategy and Echolocation. The Royal Society. *Biological Sciences*. 316: 335-427.
- Pough, H., Janis, C y Heiser, J. 2008. *Vertebrate Life*. Octava edición. Prentice Hall. Nueva Jersey-E.U.A.
- Pyke, G. 1984. Optimal Foraging Theory: A critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 523-575.
- Raguso, R. 2003. Natural odors as environmental signals. En: *Olfactory landscapes and deceptive pollination; signal, noise and convergent evolution in floral scent*. University of South Carolina, U.S.A.
- Robayo, J., y Robayo, G., Zak, V. 2004. Plan de manejo Bosque Protector Río Guajalito. Quito- Ecuador.
- Rubenstein, D. y Wrangham, R. 1986. Socioecology: Origins and trends. En: *Ecological Aspects of Social Evolution: Birds and Mammals*. Princeton University Press. New Jersey.
- Sierra, R. 1999. Propuesta preliminar de un sistema de clasificación de vegetación para el Ecuador Continental. Quito-Ecuador.

- Simon, R., Holderied, M., Koch, C. y von Helversen, O. 2011. Floral acoustics: Conspicuous echoes of a dish-shaped leaf attract bat pollinators. *Science* 333: 631-633.
- Simpson, G. 1980. *Splendid isolation. The curious history of South American mammals.* Yale University Press. Estados Unidos.
- Suga, N., y Jen, P. 1975. Peripheral control of acoustic signals in the auditory system of echolocating bats. *The journal of experimental biology* 62:277-311.
- Suthers, R., Chase, J., y Braford, B. 1969. Visual Form Discrimination by echolocating bats. *The Biological Bulletin* 137: 535-546.
- Thiele, J., y Winter, Y. 2004. Hierarchical strategy for relocating food targets in flowerbats: spatial memory versus cue-directed search. *Animal Behaviour* 69:315-327.
- Tirira, D. 2011. "Diversidad, sitio web "Mamíferos del Ecuador" consultado: 05 de mayo de 2011. URL: <http://www.mamiferosdelecuador.com/diversidad/chiroptera/phyllostomidae.html>.
- Titira, D. 2007. *Mamíferos del Ecuador: Guía de Campo.* Ediciones Murciélago blanco. Publicación especial sobre los mamíferos del Ecuador 6. Quito, Ecuador.
- Toelch, U., Stich, K., Lee Gass, C., y Winter, Y. 2008. Effect of local spatial cues in small-scale orientation of flower bats. *Animal Behaviour* 75: 913-920.
- von Helversen, D., y von Helversen, O. 2003. Object recognition by echolocation a néctar-feeding bat exploiting the flowers from a rain forest vine. *Journal of comparative physiology* 189:327-336.
- von Helversen, D., y von Helversen, O. 1999. Acoustic guide in bat-pollinated flower. *Nature* 398:759-760.

- von Helversen, D., Holderied, M., y von Helversen, O. 2003. Echoes of bat-pollinated bell-shaped flowers: conspicuous for nectar-feeding bats? *The journal of the experimental Biology* 206: 1025-1034.
- von Helversen, O., Winkler, L., y Bestman, H. 2000. Sulphur-containing “perfumes” attract flower-visiting bats. *Journal of Comparative Physiology Anatomy* 186: 143-153.
- von Helversen, O., y Winter, Y. 2003. Glossophagine bats and their flowers: Costs and Benefits for plants and pollinators in Chiroptera. En *Bat Ecology* (Kunz y Fenton eds) The University of Chicago Press. E.U.A.
- Wibke, E., Kalko, V., y Schnitzler, H. 1998. The roles of echolocation and olfaction in two neotropical fruit-eating bats, *Carollia perspicillata* and *C. castanea*, feeding on Piper. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 42:397-409.
- Winter, Y., y Stich, K. 2005. Foraging in a complex naturalistic environment: capacity of spatial working memory in flower bats. *The journal of experimental biology* 208:539-548.
- Winter, Y., y von Helversen. 2001. Cognitive Ecology of Pollination. En: *Animal Behaviour and floral evolution* (Chittka y Thomson eds.) pp.148 – 170. Cambridge University Press. Reino Unido.
- Winter, Y., López, J., y von Helversen, O. 2003. Ultraviolet vision in a bat. *Nature* 425:612-614.
- Zerda, E. 2004. *Comportamiento Animal. Introducción, métodos y prácticas*. Primera edición. Unibiblos. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá- Colombia.

## **9. FIGURAS**



Nathan Muchhala

Figura 1.- *Anoura caudifer*. Fuente: Muchhala (2011).



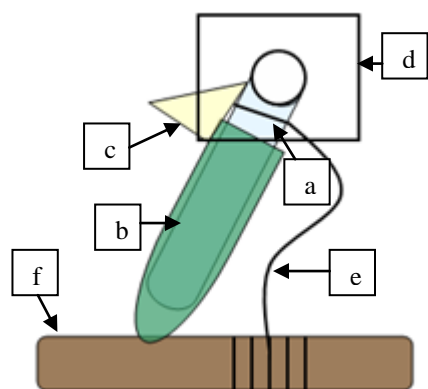
Figura 2.- *Anoura geoffroyi*. Fuente: Muchhala (2011).



Figura 3.- Carpa experimental. Carpa de de aproximadamente 3 m<sup>2</sup> y 2 m de alto dentro de la cual se llevaron a cabo los experimentos con los individuos e *Anoura caudifer* y *Anoura geoffroyi*.

**A**

**B**



C

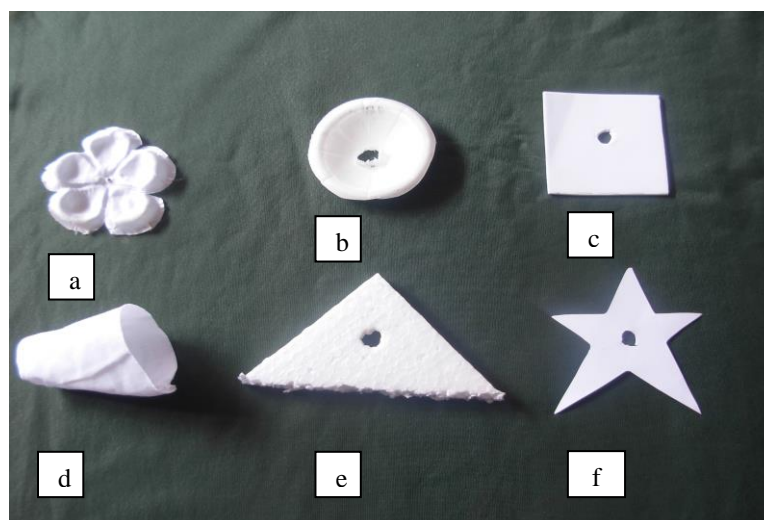


Fig 4. Flores artificiales. A, Esquema de las flores artificiales utilizadas (a) tubo de ensayo que contuvo la recompensa alimenticia, (b) cubierta que evitó la detección de los bebederos por ecoreflexión del tubo de ensayo, (c) compartimiento en el cual se colocó algodón con la solución odorífera, (d) forma floral que fue utilizada durante el experimento, (e) hilo metálico utilizado para sostener el tubo de ensayo, (f) pedazo de madera en el cual se colocaron los bebederos. B, Ejemplo de flor artificial utilizada durante los experimentos. C Diferentes formas florales utilizadas durante los experimentos (a) pentagonal (tela dura), (b) redonda (plástico), (c) cuadrada (fómix), (d) tubular (tela suave), (e) triangular (espuma flex), (f) estrella (cartulina).



Figura 5.- Entorno con fondo sencillo. Este entorno consistió de cuatro pedazos de madera de alrededor de 1,60 m., ubicados dos perpendiculares al piso y otros dos cruzando horizontalmente los dos palos anteriores. Se formó un arreglo con seis posiciones para bebederos separados entre sí por una distancia de 40 cm.



Figura 6.- Entorno con fondo complejo (camuflaje). Este arreglo contuvo seis posiciones para bebederos de la misma manera que el entorno con fondo sencillo. Sin embargo, se le adicionó una tela de camuflaje atada a los extremos superiores del arreglo. Follaje natural y artificial fue pegado a esta tela con el fin de obtener un entorno complejo.

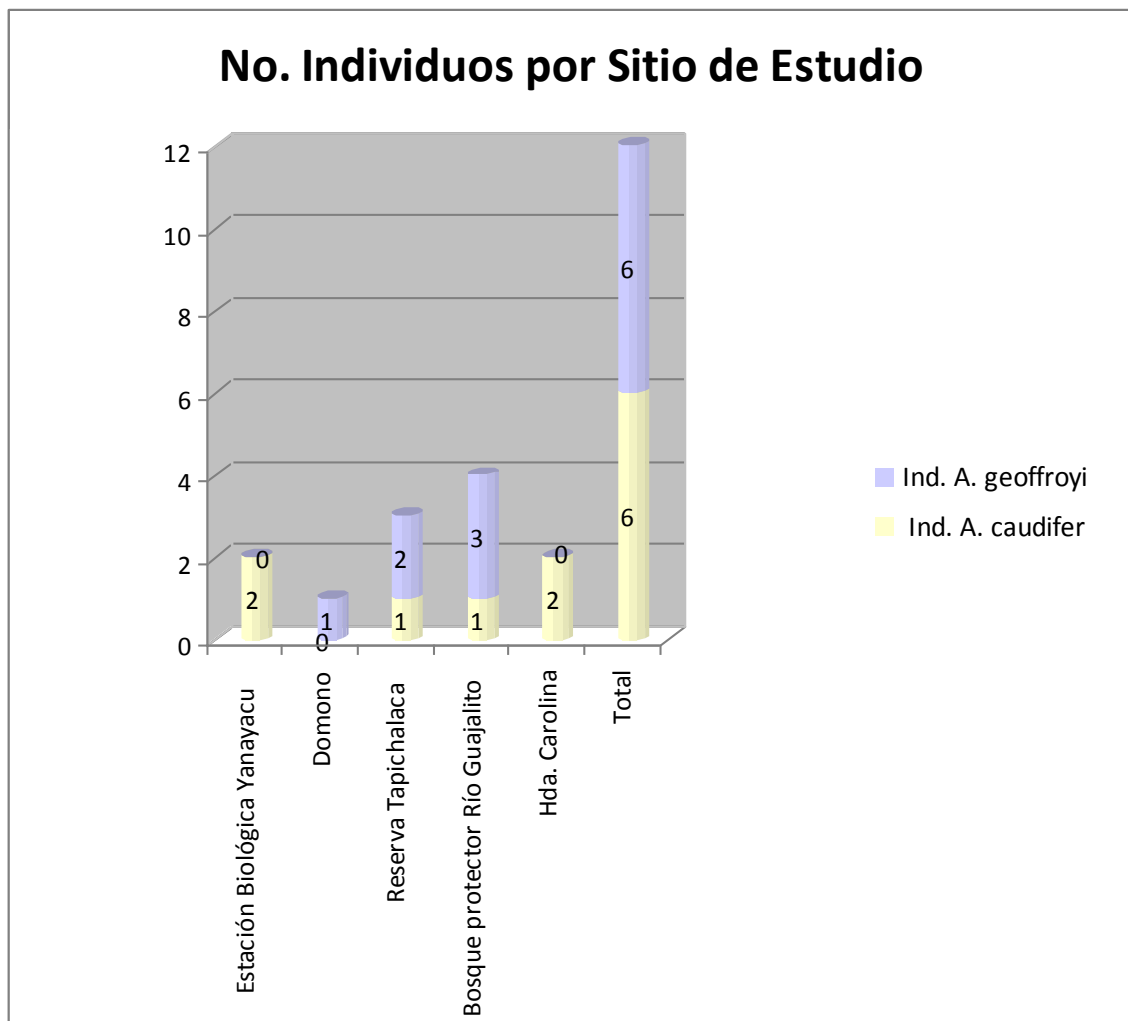


Figura 7.- Número de individuos por sitio. Se trabajó con seis individuos de la especie *Anoura caudifer* y seis pertenecientes a la especie *A. geoffroyi*. El sitio de estudio en el cual se encontró una mayor cantidad de individuos fue el Bosque Protector Río Guajalito, mientras que el sitio en el que se registró la menor cantidad de individuos fue el poblado de Domono con un solo individuo.

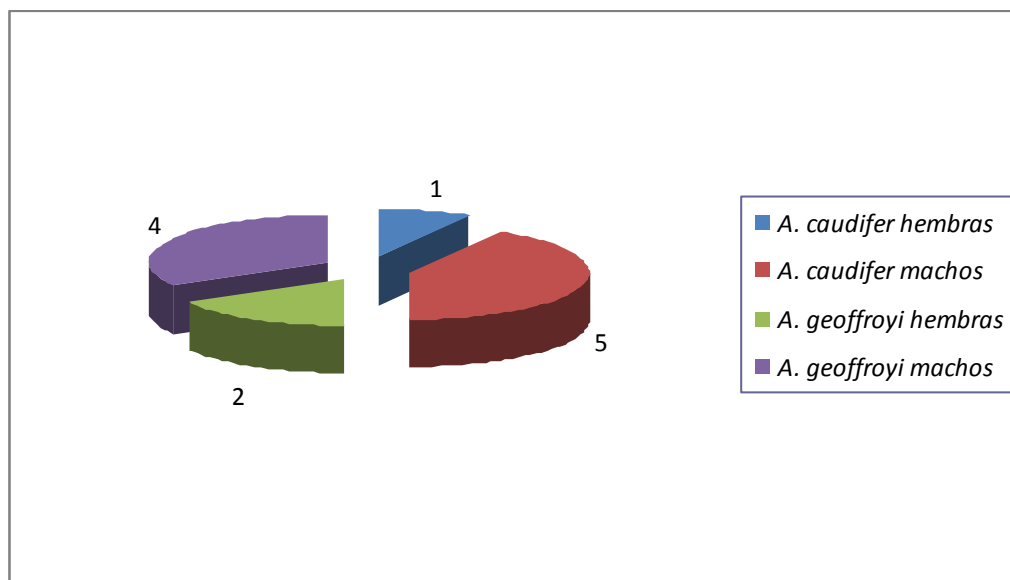


Figura 8.- Número de machos y de hembras por especie. Se trabajó con una mayor cantidad de machos de ambas especies debido a que las hembras embarazadas o en período de lactancia fueron liberadas.

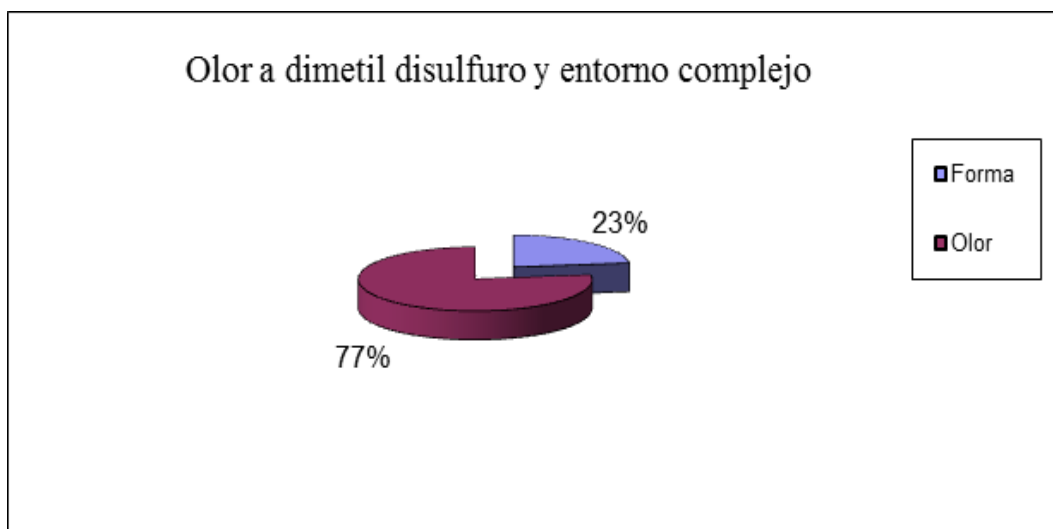


Figura 9.- Olor a dimetil di-sulfuro y entorno complejo. Porcentaje de ocasiones en las cuales *Anoura caudifer* y *A. geoffroyi* utilizaron la forma (23%) y el olor (77%) para encontrar su alimento en el entorno complejo al utilizar olor de dimetil disulfuro como señal odorífera.

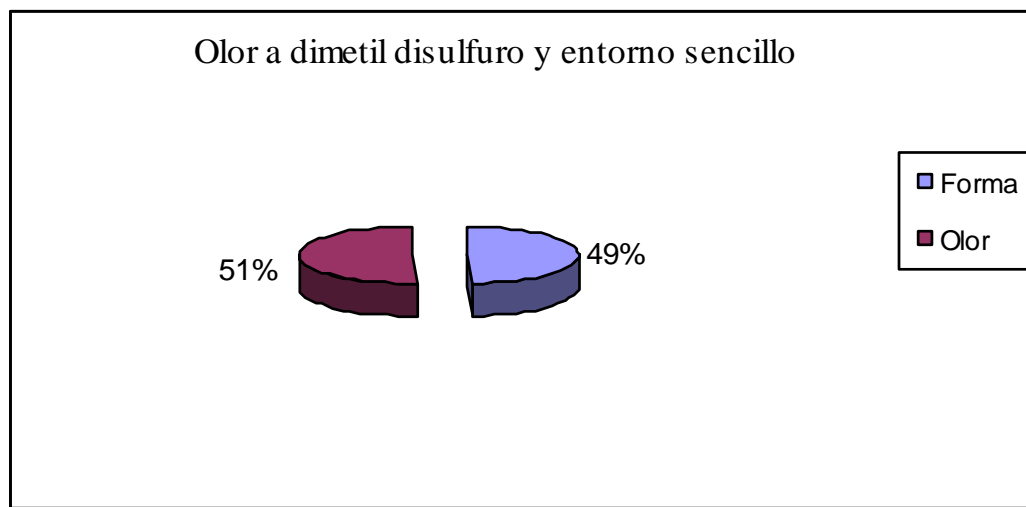


Figura 10.- Olor a dimetil di-sulfuro y entorno sencillo. Porcentaje de ocasiones en las cuales *Anoura caudifer* y *A. geoffroyi* utilizaron la forma (49%) y el olor (51%) para encontrar su alimento en el entorno sencillo al utilizar olor de dimetil disulfuro como señal odorífera.

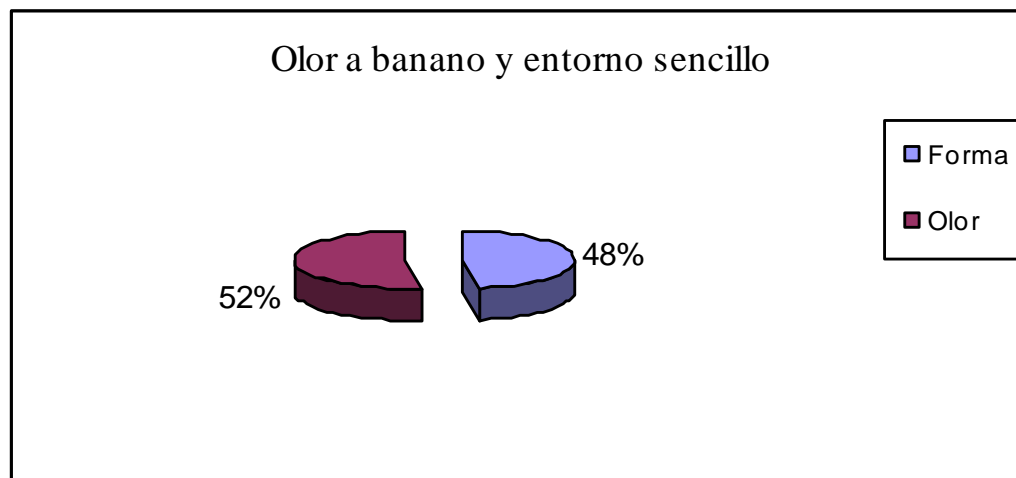


Figura 11.-Olor a banano y entorno sencillo. Porcentaje de ocasiones en las cuales *Anoura caudifer* y *A. geoffroyi* utilizaron la forma (48%) y el olor (52%) para encontrar su alimento en el entorno sencillo al utilizar olor a banano como señal odorífera.

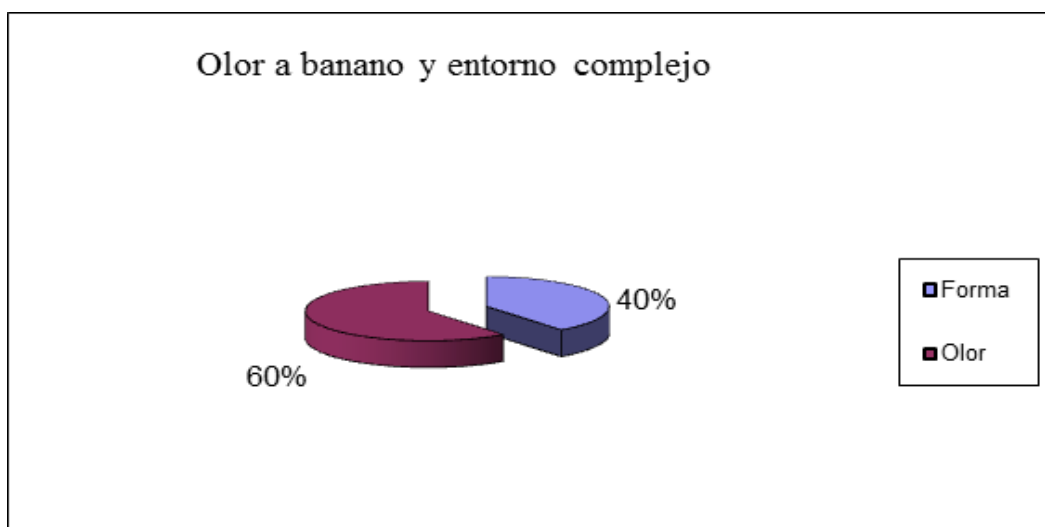


Figura 12.- Olor a banano y entorno complejo. Porcentaje de ocasiones en las cuales *Anoura caudifer* y *A. geoffroyi* utilizaron la forma (40%) y el olor (60%) para encontrar su alimento en el entorno complejo al utilizar olor a banano como señal odorífera.

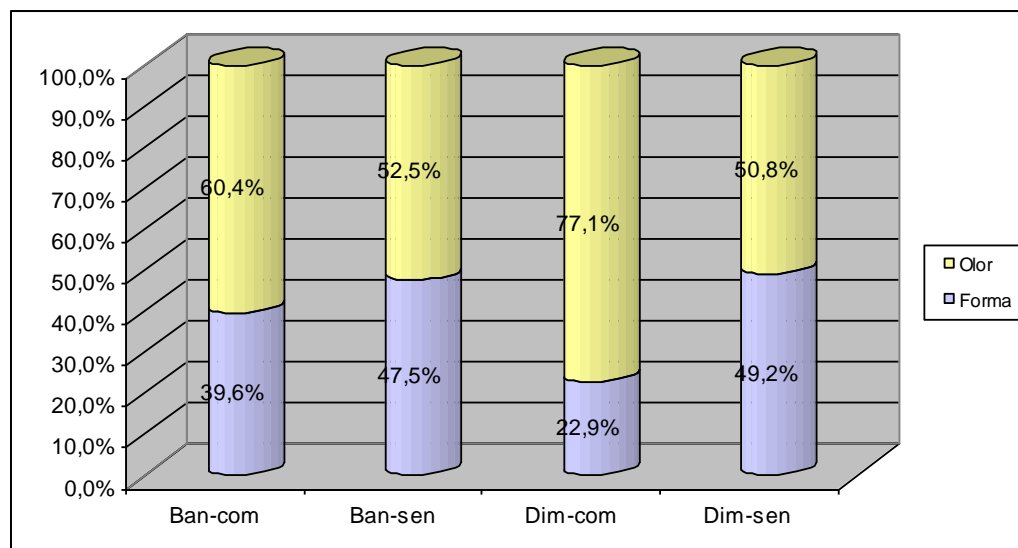


Figura 13.- Señal a pequeña escala más utilizada por *Anoura caudifer* y *A. geoffroyi*. Porcentajes de uso de las señales olor y forma en los entornos complejo (com) y sencillo (sen) al utilizar olor a banana (Ban) y dimetil disulfuro (Dim).

## 10. TABLAS

Tabla 1. Fecha y Destino

<b>Destino</b>	<b>Fecha</b>	<b>Número de días</b>
Yanayacu	16- 28 de julio,2010	13
Yanayacu	4-16 de Agosto, 2010	13
Domono	2-14 de octubre,2010	13
Tapichalaca	4-16 de noviembre,2010	13
Guajalito	24-31 de enero, 2011	8
Hda. Carolina	07-14 de enero, 2011	8

Tabla 2. Lista de individuos capturados

<b>Fecha</b>	<b>Especie</b>	<b>Sexo</b>
20-julio, 2010	<i>Anoura caudifer</i>	macho
27-julio, 2010	<i>Anoura caudifer</i>	macho
10-noviembre, 2010	<i>Anoura geoffroyi</i>	macho
05- noviembre, 2010	<i>Anoura caudifer</i>	hembra
10- noviembre, 2010	<i>Anoura geoffroyi</i>	macho
13- noviembre, 2010	<i>Anoura geoffroyi</i>	macho
24-enero, 2010	<i>Anoura geoffroyi</i>	hembra
24- enero, 2010	<i>Anoura geoffroyi</i>	hembra
27- enero, 2010	<i>Anoura geoffroyi</i>	macho
27- enero, 2010	<i>Anoura caudifer</i>	macho
09- enero, 2010	<i>Anoura caudifer</i>	macho
12- enero, 2010	<i>Anoura caudifer</i>	macho

Tabla 3. Número de individuos por sitio

<b>Sitio de Estudio</b>	<b>Ind. <i>A. caudifer</i></b>	<b>Ind. <i>A. geoffroyi</i></b>	<b>Total</b>
Estación Biológica Yanayacu	2	0	<b>2</b>
Domono	0	1	<b>1</b>
Reserva Tapichalaca	1	2	<b>3</b>
Bosque protector Río Guajalito	1	3	<b>4</b>
Hda. Carolina	2	0	<b>2</b>
<b>Total</b>	<b>6</b>	<b>6</b>	<b>12</b>

Tabla 4. Número de machos y de hembras por especie

<b>Sitio</b>	<i>A. caudifer</i>		<i>A. geoffroyi</i>	
	Hembras	Machos	Hembras	Machos
Yanayacu	0	2	0	0
Domono	0	0	0	1
Tapichalaca	1	0	0	2
Guajalito	0	1	2	1
Hda. Carolina	0	2	0	0
<b>Total</b>	<b>1</b>	<b>5</b>	<b>2</b>	<b>4</b>

Tabla 5. Olor a dimetil di-sulfuro y fondo con camuflaje

	<b>Forma</b>	<b>Olor</b>
Resultados obs.	55	185
Resultados esp.	120	120

Tabla 6. Olor a dimetil di-sulfuro y fondo sencillo

	<b>Forma</b>	<b>Olor</b>
Resultados obs.	118	122
Resultados esp.	120	120

Tabla 7. Olor a banano y fondo sencillo

	<b>Forma</b>	<b>Olor</b>
Resultados obs.	114	126
Resultados esp.	120	120

Tabla 8. Olor a banano y fondo con camuflaje

	<b>Forma</b>	<b>Olor</b>
Resultados obs.	95	145
Resultados esp.	120	120

## 11. ANEXOS

Anexo 1.- Variación estadística debido a diferentes sitios de estudio. Variable, forma floral.

Variación debido al sitio utilizando como variable de contrastante al primer par de formas florales (tela dura, pentagonal y plástico, circular).

#### Resumen del procesamiento de los casos

	Casos					
	Válidos		Perdidos		Total	
	N	Porcentaje	N	Porcentaje	N	Porcentaje
Sitio * Guía	318	100,0%	0	,0%	318	100,0%

#### Tabla de contingencia Sitio \* Guía

			Guía		Total
			forma	olor	
Sitio	Yanayacu	Recuento	41	39	80
		% dentro de Sitio	51,3%	48,8%	100,0%
		% dentro de Guía	30,6%	21,2%	25,2%
Domono	Recuento	40	40	80	
		% dentro de Sitio	50,0%	50,0%	100,0%
		% dentro de Guía	29,9%	21,7%	25,2%
Guajalito	Recuento	53	105	158	
		% dentro de Sitio	33,5%	66,5%	100,0%
		% dentro de Guía	39,6%	57,1%	49,7%
Total	Recuento	134	184	318	
		% dentro de Sitio	42,1%	57,9%	100,0%
		% dentro de Guía	100,0%	100,0%	100,0%

#### Pruebas de chi-cuadrado

	Valor	gl	Sig. asintótica (bilateral)
Chi-cuadrado de Pearson	9,538 <sup>a</sup>	2	,008
Razón de verosimilitudes	9,593	2	,008
Asociación lineal por lineal	8,135	1	,004
N de casos válidos	318		

a. 0 casillas (,0%) tienen una frecuencia esperada inferior a 5.

La frecuencia mínima esperada es 33,71.

Variación debido al sitio utilizando como variable de contraste al segundo par de formas florales (fómix, cuadrada y tela suave, tubular).

#### Resumen del procesamiento de los casos

	Casos					
	Válidos		Perdidos		Total	
	N	Porcentaje	N	Porcentaje	N	Porcentaje
sitio * guía	320	100,0%	0	,0%	320	100,0%

#### Tabla de contingencia sitio \* guía

			guía		Total
			forma	olor	
sitio	Yanauacu	Recuento	30	50	80
		% dentro de sitio	37,5%	62,5%	100,0%
		% dentro de guía	24,4%	25,4%	25,0%
	Tapichalaca	Recuento	39	41	80
		% dentro de sitio	48,8%	51,3%	100,0%
		% dentro de guía	31,7%	20,8%	25,0%
	Guajalito	Recuento	26	54	80
		% dentro de sitio	32,5%	67,5%	100,0%
		% dentro de guía	21,1%	27,4%	25,0%
Hda. Carolina	Recuento	28	52	80	
	% dentro de sitio	35,0%	65,0%	100,0%	
	% dentro de guía	22,8%	26,4%	25,0%	
Total	Recuento	123	197	320	
	% dentro de sitio	38,4%	61,6%	100,0%	
	% dentro de guía	100,0%	100,0%	100,0%	

#### Pruebas de chi-cuadrado

	Valor	gl	Sig. asintótica (bilateral)
Chi-cuadrado de Pearson	5,216 <sup>a</sup>	3	,157
Razón de verosimilitudes	5,158	3	,161
Asociación lineal por lineal	,951	1	,330
N de casos válidos	320		

a. 0 casillas (,0%) tienen una frecuencia esperada inferior a 5. La frecuencia mínima esperada es 30,75.

Variación debido al sitio utilizando como variable de contraste al tercer par de formas florales (espuma flex, triangular y cartulina, estrella).

**Resumen del procesamiento de los casos**

	Casos					
	Válidos		Perdidos		Total	
	N	Porcentaje	N	Porcentaje	N	Porcentaje
sitio * guía	320	100,0%	0	,0%	320	100,0%

**Tabla de contingencia sitio \* guía**

			guía		Total
			forma	olor	
sitio	Tapichalaca	Recuento	59	101	160
		% dentro de sitio	36,9%	63,1%	100,0%
		% dentro de guía	48,0%	51,3%	50,0%
	Gujalito	Recuento	33	47	80
		% dentro de sitio	41,3%	58,8%	100,0%
		% dentro de guía	26,8%	23,9%	25,0%
	Hda. Carolina	Recuento	31	49	80
		% dentro de sitio	38,8%	61,3%	100,0%
		% dentro de guía	25,2%	24,9%	25,0%
Total		Recuento	123	197	320
		% dentro de sitio	38,4%	61,6%	100,0%
		% dentro de guía	100,0%	100,0%	100,0%

**Pruebas de chi-cuadrado**

	Valor	gl	Sig. asintótica (bilateral)
Chi-cuadrado de Pearson	,436 <sup>a</sup>	2	,804
Razón de verosimilitudes	,434	2	,805
Asociación lineal por lineal	,145	1	,704
N de casos válidos	320		

a. 0 casillas (,0%) tienen una frecuencia esperada inferior a 5. La frecuencia mínima esperada es 30,75.

Anexo 2.- Variación estadística debido a diferentes sitios de estudio. Variable, olor.  
Variación debido al sitio utilizando como variable contrastante olor a banano

#### Resumen del procesamiento de los casos

	Casos					
	Válidos		Perdidos		Total	
	N	Porcentaje	N	Porcentaje	N	Porcentaje
sitio * guía	480	100,0%	0	,0%	480	100,0%

#### Tabla de contingencia sitio \* guía

			guía		Total
			forma	olor	
sitio	yanayacu	Recuento	71	89	160
		% dentro de sitio	44,4%	55,6%	100,0%
		% dentro de guía	34,0%	32,8%	33,3%
	Domono	Recuento	40	40	80
		% dentro de sitio	50,0%	50,0%	100,0%
		% dentro de guía	19,1%	14,8%	16,7%
	Tapichalaca	Recuento	98	142	240
		% dentro de sitio	40,8%	59,2%	100,0%
		% dentro de guía	46,9%	52,4%	50,0%
Total	Recuento	209	271	480	
	% dentro de sitio	43,5%	56,5%	100,0%	
	% dentro de guía	100,0%	100,0%	100,0%	

#### Pruebas de chi-cuadrado

	Valor	gl	Sig. asintótica (bilateral)
Chi-cuadrado de Pearson	2,119 <sup>a</sup>	2	,347
Razón de verosimilitudes	2,111	2	,348
Asociación lineal por lineal	,644	1	,422
N de casos válidos	480		

a. 0 casillas (,0%) tienen una frecuencia esperada inferior a 5. La frecuencia mínima esperada es 34,83.

Variación debido al sitio utilizando como variable contrastante olor a dimetil disulfuro

#### Resumen del procesamiento de los casos

	Casos					
	Válidos		Perdidos		Total	
	N	Porcentaje	N	Porcentaje	N	Porcentaje
sitio * guia	480	100,0%	0	,0%	480	100,0%

#### Tabla de contingencia sitio \* guia

			guia		Total
			1	2	
sitio	Guajalito	Recuento	114	206	320
		% dentro de sitio	35,6%	64,4%	100,0%
		% dentro de guia	65,9%	67,1%	66,7%
Hacienda	Hacienda	Recuento	59	101	160
		% dentro de sitio	36,9%	63,1%	100,0%
		% dentro de guia	34,1%	32,9%	33,3%
Total	Total	Recuento	173	307	480
		% dentro de sitio	36,0%	64,0%	100,0%
		% dentro de guia	100,0%	100,0%	100,0%

#### Pruebas de chi-cuadrado

	Valor	gl	Sig. asintótica (bilateral)	Sig. exacta (bilateral)	Sig. exacta (unilateral)
Chi-cuadrado de Pearson	,072 <sup>a</sup>	1	,788		
Corrección por continuidad <sup>b</sup>	,028	1	,867		
Razón de verosimilitudes	,072	1	,788		
Estadístico exacto de Fisher				,840	,432
Asociación lineal por lineal	,072	1	,788		
N de casos válidos	480				

a. 0 casillas (,0%) tienen una frecuencia esperada inferior a 5. La frecuencia mínima esperada es 57,67.

b. Calculado sólo para una tabla de 2x2.

## Anexo 3.- Análisis de chi-cuadrado evaluando olor a dimetil disulfuro y fondo camuflaje

<b>Señal</b>			
	N observado	N esperado	Residual
55,00	55	120,0	-65,0
185,00	185	120,0	65,0
Total	240		

**Estadísticos de  
contraste**

	Señal
Chi-cuadrado	70,417 <sup>a</sup>
gl	1
Sig. asintót.	,000

a. 0 casillas (,0%) tienen frecuencias esperadas menores que 5. La frecuencia de casilla esperada mínima es 120,0.

## Anexo 4.- Análisis de chi-cuadrado evaluando olor a dimetil disulfuro y fondo sencillo

Señal			
	N observado	N esperado	Residual
118,00	118	120,0	-2,0
122,00	122	120,0	2,0
Total	240		

Estadísticos de contraste	
	Señal
Chi-cuadrado	,067 <sup>a</sup>
gl	1
Sig. asintót.	,796

a. 0 casillas (,0%) tienen frecuencias esperadas menores que 5. La frecuencia de casilla esperada mínima es 120,0.

## Anexo 5.- Análisis de chi-cuadrado evaluando olor a banano y fondo sencillo

<b>Señal</b>			
	N observado	N esperado	Residual
114,00	114	120,0	-6,0
126,00	126	120,0	6,0
Total	240		

<b>Estadísticos de contraste</b>	
	Señal
Chi-cuadrado	,600 <sup>a</sup>
gl	1
Sig. asintót.	,439

a. 0 casillas (.0%) tienen frecuencias esperadas menores que 5. La frecuencia de casilla esperada mínima es 120,0.

## Anexo 6.- Análisis de chi-cuadrado evaluando olor a Banano fondo con camuflaje

Señal			
	N observado	N esperado	Residual
95,00	95	120,0	-25,0
145,00	145	120,0	25,0
Total	240		

## Estadísticos de contraste

	Señal
Chi-cuadrado	10,417 <sup>a</sup>
gl	1
Sig. asintót.	,001

a. 0 casillas (,0%) tienen frecuencias esperadas menores que 5. La frecuencia de casilla esperada mínima es 120,0.

## Anexo 7.- Prueba de los rangos con signo de Wilcoxon para entorno sencillo

Estadísticos de contraste<sup>c</sup>

	FormaSerie2Ba - FormaSerie1Ba	OlorSerie2Ba - OlorSerie1Ba	FormaSerie2Di - FormaSerie1Di	OlorSerie2Di - OlorSerie1Di
Z	-,730 <sup>a</sup>	-,730 <sup>b</sup>	-,272 <sup>a</sup>	-,105 <sup>b</sup>
Sig. asintót. (bilateral)	,465	,465	,785	,916

- a. Basado en los rangos positivos.
- b. Basado en los rangos negativos.
- c. Prueba de los rangos con signo de Wilcoxon

## Anexo 8.- Prueba de los rangos con signo de Wilcoxon para entorno con camuflaje

Estadísticos de contraste <sup>c</sup>				
	FormaSerie2Ba - FormaSerie1Ba	OlorSerie2Ba - OlorSerie1Ba	FormaSerie2Di - FormaSerie1Di	OlorSerie2Di - OlorSerie1Di
Z	-2,060 <sup>a</sup>	-2,060 <sup>b</sup>	-2,232 <sup>a</sup>	-2,232 <sup>b</sup>
Sig. asintót. (bilateral)	,039	,039	,026	,026

- a. Basado en los rangos positivos.
- b. Basado en los rangos negativos.
- c. Prueba de los rangos con signo de Wilcoxon