

**PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR**  
**FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES**  
**ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**

Caracterización de llamadas de ecolocación e historia natural de tres especies del género *Anoura* (Chiroptera: Phyllostomidae).

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

**ANDREA FERNANDA VALLEJO VARGAS**

**Quito, 2014**



Certifico que la disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas de la candidata Andrea Fernanda Vallejo Vargas ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

Santiago Burneo

Director de la Disertación

Quito, Noviembre del 2014

**DEDICATORIA**

*A mi hijo, que con sus ojos de luz despertaron sueños, ilusiones y caminos por crear.*

*A mis padres, hermanas y primos.*

## AGRADECIMIENTOS

A la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (PUCE), por el apoyo financiero para la ejecución del presente estudio, dentro del proyecto “Estudio de diversidad del Orden Chiroptera en el Ecuador mediante técnicas de detección de llamadas de ecolocación”.

A Ecociencia - Ecofondo, por el financiamiento otorgado para la continuación y término del presente estudio.

Al MSc. Santiago Burneo por la confianza depositada en mí, para el desarrollo del estudio y por su dirección en el transcurso del proyecto.

A los lectores del presente estudio, por sus comentarios y sugerencias.

A la Lic. Pamela Rivera por toda la enseñanza brindada, por abrirme las puertas a la ecolocación de quirópteros, por sus consejos, apoyo y amistad durante la realización del presente estudio.

Al Dr. Nathan Muchhala, por sus consejos, apoyo y enseñanza alrededor de la polinización de murciélagos nectarívoros.

Al Lcdo. Rafael Narváez, por su apoyo en la obtención de las muestras de polen en laboratorio.

A mis asistentes: Mayra Ninazunta, Gabriela Pazmiño, Stephany Pérez y Karina Torres, por todo el apoyo prestado en el campo, las experiencias vividas, y su amistad.

A mi hijo por su amor y paciencia durante la realización del estudio, a mis padres, hermanas y tía Consuelo que han sido el pilar fundamental en mi vida, por su apoyo incondicional en las adversidades de la vida, y su amor incondicional.

A mis primos de la familia Enríquez Vargas, por su amistad y muestras de hermandad.

A mis amigos: Mayra Ninazunta, Gabriela Pazmiño, Anabel Padilla, Ma. de los Ángeles López, Yamara Serrano, Elizabeth Vásquez, Daniel Escobar, Nicolás Tinoco, Daniel Rivadeneira. Por su amistad incondicional, su apoyo e innumerables experiencias a través de la carrera.

A los miembros del Museo de Mastozoología, en especial a Ma. Alejandra Camacho, Nicolás Tinoco, Verónica Leiva por la apertura, amistad y apoyo durante la realización de este estudio.

## TABLA DE CONTENIDOS

AGRADECIMIENTOS.....	V
TABLA DE CONTENIDOS.....	VII
LISTA DE FIGURAS.....	IX
LISTA DE TABLAS.....	X
LITA DE ANEXOS.....	XI
1 RESUMEN.....	1
2 ABSTRACT.....	3
3 INTRODUCCIÓN.....	5
3.1 GÉNERO <i>ANOURA</i> .....	5
3.1.1 SISTEMÁTICA DEL GÉNERO <i>ANOURA</i> .....	6
3.2 ECOLOCACIÓN.....	7
3.2.2 ROL DE LA ECOLOCACIÓN EN LOS MURCIÉLAGOS NECTARÍVOROS.....	10
3.3 FLORES QUIROPTEROFÍLICAS.....	10
3.4 JUSTIFICACIÓN.....	13
3.5 OBJETIVOS.....	14
3.5.1 OBJETIVO GENERAL.....	14
3.5.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	14
4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	16

4.1	ÁREA DE ESTUDIO .....	16
4.1.1.	RESERVA ANTISANA (LA VIRGEN-COCODRILOS MAE).....	16
4.1.2.	WILD SUMACO BIOLOGICAL STATION .....	16
4.1.3.	RÍO QUIJOS ECO LODGE .....	17
4.1.4.	EL REVENTADOR .....	17
4.1.5.	PARQUE NACIONAL SANGAY (SARDINAYACU).....	17
4.1.6.	RESERVA GUANGO LODGE .....	18
4.2.	MANEJO DE MURCIÉLAGOS .....	18
4.3.	LLAMADAS DE ECOLOCACIÓN .....	18
4.4.	REGISTRO DE FLORES QUIROPTEROFÍLICAS Y MUESTRAS DE POLEN. ....	21
4.5.	EXPERIMENTACIÓN .....	22
5.	RESULTADOS .....	24
5.1.	CARACTERIZACIÓN DE LAS LLAMADAS DE ECOLOCACIÓN DE TRES ESPECIES DEL GÉNERO <i>ANOURA</i> .....	24
5.2.	FLORES POLINIZADAS POR MURCIÉLAGOS DEL GÉNERO <i>ANOURA</i> . 25	
5.3.	PREFERENCIA A DISTINTOS ESTADOS DE MADUREZ FLORAL .....	27
6.	DISCUSIÓN .....	28
6.1.	CARACTERIZACIÓN DE LAS LLAMADAS DE ECOLOCACIÓN .....	28
6.2.	PLANTAS POLINIZADAS POR MURCIÉLAGOS NECTARÍVOROS EN LA CORDILLERA ORIENTAL DE LOS ANDES.....	29
6.3.	PREFERENCIA A DISTINTOS ESTADOS DE MADUREZ.....	31

7.	CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES .....	34
8.	LITERATURA CITADA .....	36
9.	FIGURAS .....	44
10.	TABLA .....	57
11.	ANEXOS .....	62

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Sitios de muestreo.. .....	45
Figura 2. Parámetros medidos en las llamadas de ecolocación de los murciélagos de tres especies del género <i>Anoura</i> .. .....	46
Figura 3. Preparación de las flores de <i>Burmeistera glabrata</i> para la experimentación..	47
Figura 4. Espectrograma de las llamadas de ecolocación de <i>Anoura aequatoris</i> .....	48
Figura 5. Espectrograma de las llamadas de ecolocación de <i>Anoura peruana</i> . .....	49
Figura 6. Espectrograma de las llamadas de ecolocación de <i>Anoura fistulata</i> .....	50
Figura 7. Análisis de componentes principales para las dos metodologías (combinación entre carpa y línea de vuelo).....	51
Figura 8. Análisis de componentes principales de los pulsos de las tres especies del género <i>Anoura</i> para cada metodología. ....	52
Figura 9. Análisis discriminante de todas las pistas procedentes de las tres especies del género <i>Anoura</i> .. .....	53
Figura 10. Análisis discriminante de los pulsos de las tres especies del género <i>Anoura</i> para cada metodología. ....	54
Figura 11. Granos de polen encontrados en los murciélagos .....	55
Figura 12. Estados de madurez floral de <i>Burmeistera borjensis</i> .....	56

**LISTA DE TABLAS**

Tabla 1. Localidades y fechas de trabajo en campo. ....	58
Tabla 2. Estadísticos descriptivos de las características de las llamadas de tres especies del género <i>Anoura</i> , media, desviación estándar para cada metodología. ....	59
Tabla 3. Registro de plantas visitadas en base al polen encontrado en las tres especies del género <i>Anoura</i> en las seis localidades de muestreo. ....	60
Tabla 4. Registro de polen encontrado en las tres especies del género <i>Anoura</i> en las estribaciones orientales de los Andes. ....	61

**LISTA DE ANEXOS**

Anexo 1. Análisis de varianza de las llamadas de ecolocación entre las dos metodologías usadas. ....	63
Anexo 2. Análisis de componentes principales (PCA) de todas las pistas obtenidas de las tres especies del género <i>Anoura</i> . ....	65
Anexo 3. Análisis de componentes principales de las llamadas obtenidas en carpa. ....	67
Anexo 4. Análisis de componentes principales de las llamadas obtenidas en línea de vuelo. ....	69
Anexo 5. Análisis Discriminante de los pulsos obtenidos a partir de las tres especies del género <i>Anoura</i> .....	71
Anexo 6. Análisis discriminante de las llamadas obtenidas en carpa .....	75
Anexo 7. Análisis discriminante con la metodología línea de vuelo.....	78
Anexo 8. Análisis descriptivo y análisis de varianza de las visitas realizadas por los murciélagos a los distintos estados de madurez. ....	81

## 1 RESUMEN

La ecolocación en los murciélagos filostómidos ha sido poco estudiada en comparación con otros grupos de murciélagos debido a que sus llamadas se caracterizan por poseer frecuencias altas y de baja intensidad. Dentro de esta familia se encuentran los murciélagos nectarívoros del género *Anoura*, los cuales encuentran las flores guiados por claves olfativas y ecolocación. El papel que este último juega en la discriminación de flores de distintos estados de madurez ha sido evaluado en flores con características acústicas evidentes. Las especies pertenecientes a este género han sido consideradas importantes polinizadores de los bosques nublados en el Neotrópico. Se estima que en esta zona pueden existir aproximadamente 590 plantas quiropterofílicas.

En el presente estudio se compararon las llamadas de ecolocación de tres especies del género *Anoura*: *A. aequatoris*, *A. fistulata* y *A. peruana*, bajo dos metodologías de grabación: en carpa y línea de vuelo. Se determinó las especies polinizadas por *Anoura* en los bosques nublados orientales de la cordillera de los Andes. Finalmente se determinó la preferencia de *Anoura aequatoris* por distintos estados de madurez de la flor hermafrodita *Burmeistera glabrata*.

El estudio de acústica determinó con el análisis de componentes principales que los parámetros acústicos que explican la variación entre especies con ambas metodologías (carpa y línea de vuelo) combinadas y por separado, son principalmente los relacionados a las frecuencias. El análisis discriminante indicó que existe un mayor porcentaje de clasificación correcta de especies al realizar las grabaciones en carpa; resultados que sugieren que los murciélagos pertenecientes a la familia Phyllostomidae sean grabados con esta metodología, ya que este ambiente simula los lugares donde forrajean naturalmente. La flora quiropterofílica registrada en las estribaciones orientales estuvo representada

mayormente por las familias Campanulaceae, Bromeliaceae y Marcgraviaceae. Y la preferencia de *A. aequatoris* por flores de *Burmeistera glabrata* (Familia Campanulaceae) de dos días de madurez, sugiere que la morfología floral puede generar ecos distintos a las llamadas de ecolocación de los murciélagos nectarívoros, y que éstos pueden discriminarlos.

**Palabras clave:** *Anoura*, ecolocación, plantas quiropterofílicas, polinización.

## 2 ABSTRACT

In contrast with most bat groups, echolocation in phyllostomid bats has been poorly addressed, due to the high frequencies and low intensities of their calls. The nectarivorous bats of the genus *Anoura* belong to the Phyllostomidae family and they rely on olfactory clues and echolocation for finding the flowers that they feed on. The role of the latter on the discrimination among flowers of different age has been evaluated in flowers with distinct acoustic characteristics. The *Anoura* bats are considered important pollinators of the Neotropical cloud forests. Approximately 590 species of chiropterophyllic plants coexist in these forests.

The current study firstly compares the echolocation calls of three species of nectarivorous bats: *A. aequatoris*, *A. fistulata* and *A. peruana*, using two different recording methods: zip line and within a tent. A second aim of the study was to determine which species were pollinated by the *Anoura* genus in the eastern Andean slopes. Finally, it was established whether the foraging preferences of *Anoura aequatoris* vary among different mature stages of the hermaphrodite flower of *Burmeistera glabrata* (Campanulaceae).

An analysis of principal components was carried in order to determine how these calls vary among different bat species. Independently of the recording method, the distinction was based on the characterization of acoustic parameters, mainly of their frequency. Likewise, a discriminant analysis showed that recording within a tent had the greatest classification percentage. As a result, this method proved to be more suitable for the Phyllostomidae family as it accurately simulates the foraging environment of these bats. The chiropterophyllic flora in the eastern slopes was mainly characterized by Campanulaceae, Bromeliaceae and Marcgraviaceae. The foraging preferences of *A. aequatoris* for two-day

old *Burmeistera glabrata* flowers suggests that distinct floral morphologies return different echoes in response to the echolocation calls from nectarivorous bats.

**Key words:** *Anoura*, echolocation, chiropterophily, pollination

### 3 INTRODUCCIÓN

Los murciélagos son los únicos mamíferos con la capacidad de volar que han dominado los cielos nocturnos con el uso de la ecolocación para percibir los objetos a su alrededor (Griffin, 1958; Jones y Teeling, 2006). Este grupo de mamíferos es altamente diverso y exitoso debido a que poseen numerosas adaptaciones morfológicas, fisiológicas y etológicas, que les han permitido explotar una gran cantidad de nichos ecológicos (Kalko, 1995; Schnitzler *et al.*, 2003; Jones y Teeling, 2006).

Los murciélagos que aprovechan recursos estáticos, como el néctar, utilizan un sistema de ecolocación así como claves olfativas para localizar el recurso en la oscuridad (von Helversen y von Helversen, 2003); sin embargo el proceso por el cual los murciélagos reconocen objetos inmóviles, como las flores, no está totalmente entendido.

Los murciélagos nectarívoros en el Ecuador pertenecen a la subfamilia Glossophaginae de la familia Phyllostomidae; dentro de este grupo se conoce muy poco de sus llamadas de ecolocación, a diferencia de las llamadas de murciélagos insectívoros que han sido estudiadas extensivamente para la identificación de especies, inventarios y programas de monitoreo (Kalko, 2004). Esta limitación se debe a que los filostómidos son murciélagos susurrantes; es decir que sus llamadas de ecolocación son de alta frecuencia y de muy baja intensidad (Fenton, 1995), lo que dificulta la obtención de llamadas de buena calidad.

#### 3.1 Género *Anoura*

El género *Anoura*, dentro de la subfamilia Glossophaginae, se ha especializado en alimentarse de néctar (Muchhala, 2006). Los miembros del género *Anoura* son relativamente comunes y ampliamente distribuidos en el Neotrópico, especialmente a altitudes intermedias o bosques nublados de los Andes. Las especies de este género están

entre los mamíferos polinizadores más abundantes e importantes en los bosques nublados Neotropicales (Jarrin-V y Kunz, 2008).

La importancia de la polinización por murciélagos del género *Anoura* ha sido evaluada en varios estudios de Muchhala y colaboradores: en el 2002, Muchhala y Jarrín examinaron el mutualismo planta-murciélago a nivel de comunidades. En base a análisis de polen encontrado en *Anoura caudifer* y *A. geoffroyi* determinaron nuevos registros de flores quiropterofílicas (polinizadas por murciélagos) en las estribaciones occidentales de los Andes. Otro estudio del género en estudio evidencia la coevolución del largo de la corola de *Centropogon nigricans* (Campanulaceae) y el tamaño de la lengua de *Anoura fistulata* (Muchhala y Thomson 2009).

La investigación de Muchhala y Thomson (2010) analizó la relación de la alta producción de polen en flores quiropterofílicas y su transferencia por medio de comparaciones entre murciélagos y colibríes. Se evidenció una mayor eficiencia por parte de los murciélagos para transferir grandes cantidades de polen debido a su morfología (pelo y estructura craneal), proporcionando mayor aptitud a estas plantas.

### **3.1.1 Sistemática del género *Anoura***

La sistemática del género *Anoura* ha sido fuente de debates en cuanto a la validación de los caracteres morfológicos para identificar unidades evolutivas independientes (Mantilla-Meluk y Baker, 2006, 2010; Jarrín-V y Kunz, 2008), por lo que en este estudio se pretende agregar elementos como las llamadas de ecolocación para discriminar entre especies.

Actualmente se reconocen nueve especies del género: *A. caudifer* Geoffroy (1818), *A. geoffroyi* Gray (1838), *A. cultrada* Handley (1960), *A. latidens* Handley (1984), *A. luismantilla* Molinari (1994), *A. fistulata* Muchhala *et al.* (2005) *A. aequatoris* Mantilla-

Meluk y Baker (2006), *A. carishina* Mantilla-Meluk, Baker (2010) y *A. peruana* Mantilla-Meluk y Baker (2010). En el Ecuador se ha registrado cinco de las nueve especies, a excepción de *A. geoffroyi*, *A. latidens*, *A. luismanueli* y *A. carichina*. Entre las especies presentes en el país existe discusión en cuanto a la diferenciación morfológica entre *A. aequatoris* y *A. caudifer*.

### 3.2 Ecolocación

La ecolocación en los murciélagos consiste en emitir señales laríngeas y posteriormente analizar los ecos retornantes (Moss y Surlykke, 2001; Schnitzler *et al.*, 2003). Una vez que la ecolocación evolucionó en los murciélagos se convirtió en la herramienta principal para orientarse en el espacio, buscar alimento y alcanzar los objetos de su interés (Schnitzler *et al.*, 2003).

La evolución de la ecolocación y el vuelo en los murciélagos ha sido una fuente de debate para el cual se han propuesto tres hipótesis: a) el vuelo evolucionó primero, b) la ecolocación evolucionó en el ancestro de todos los murciélagos y c) que ambas evolucionaron simultáneamente (Simmons, 1994; Schnitzler *et al.*, 2003; Jones y Teeling, 2006).

El hallazgo de un nuevo fósil del género *Onychonycteris*, en Wyoming (EEUU), correspondiente al Eoceno, fue analizado junto con otras muestras por Simmons y colaboradores (2008). Los análisis filogenéticos basados en los datos morfológicos muestran a este género como basal de los quirópteros: *Onychonycteris* se caracteriza por presentar estructuras óseas que demuestran una alta capacidad para volar, además de poseer una cóclea relativamente pequeña, aportando mayor evidencia a la hipótesis que propone la evolución *a priori* del vuelo.

Estudios recientes muestran la posible historia evolutiva de la ecolocación y los mecanismos moleculares que operan en ella. El estudio realizado por Li y colaboradores (2006) fue el primer estudio en identificar y secuenciar un gen involucrado en la ecolocación de los murciélagos: *Prestin*, el gen de la audición. Los análisis filogenéticos muestran evidencia de selección positiva actuando en este gen dentro de los linajes que poseen ecolocación, y dan soporte a la evolución convergente de los murciélagos con la ecolocación laríngea.

Otro estudio pionero en esta área es el realizado por Teeling (2009) el cual muestra una contundente evidencia molecular que soporta la división basal en los murciélagos. Ésta agrupa a los murciélagos sin ecolocación de la familia Pteropodidae (murciélagos frugívoros del Viejo Mundo) con la superfamilia Rhinolophoidea en el suborden Yinpterochiroptera y une a todos los linajes con ecolocación en un suborden monofilético Yangochiroptera. Estos resultados son consistentes con el estudio de Eick y colaboradores (2005), en el que proponen que la ecolocación habría evolucionado independientemente en los subórdenes Pterodiformes y Vespertilioniformes. Esta topología sugiere que *Onychonycteris*, al ser el único registro fósil y por no presentar rasgos de ecolocación, es el murciélago basal en el árbol. Se propone que la ecolocación apareció posteriormente en un ancestro común de *Icaronycteris*, *Archaonycteris*, *Paleochiropteryx*, *Hassianycteris* y el resto de murciélagos, y que subsiguientemente fue perdida en los teropódidos a pesar de no haberse reportado fósiles que soporten esta hipótesis (Teeling, 2009).

### **3.2.1 Llamadas de ecolocación de la familia Phyllostomidae**

Los murciélagos de la familia Phyllostomidae poseen una gran variedad de dietas. Un tercio de las especies utilizan la materia vegetal como recurso alimenticio principal o

complementario (Rojas *et al.*, 2011). En el Ecuador se reconocen siete géneros y 23 especies de murciélagos nectarívoros (Tirira, 2014).

Los murciélagos de esta familia poseen llamadas de baja intensidad y alta frecuencia. Se los clasifica como “murciélagos cazadores de presas posadas” (gleaning bats) debido a sus hábitos de forrajeo en ambientes espesos en los que buscan objetos inmóviles como frutos o néctar o, en su defecto, consumen alimento que puede estar posado en la vegetación (no los capturan en vuelo). Las llamadas típicas de este grupo poseen una duración corta (<2 ms), son multiarmónicas, con frecuencia modulada prominentemente inclinada. Este tipo de llamadas son consideradas como una adaptación a hábitats espesos, con obstáculos, como lo son los bosques donde forrajean la mayor cantidad de especies de esta familia (Kalko, 2004).

Los estudios de acústica en el país con especies de este grupo se han llevado a cabo tanto en individuos capturados en redes de neblina como en vuelo libre. Las grabaciones realizadas se han obtenido con el método de línea de vuelo (*zip line*). Estudiar esta familia presenta una dificultad ya que sus llamadas son de baja intensidad, lo cual limita la obtención de grabaciones de buena calidad para separar estadísticamente a las especies (Kalko, 2004; Korine y Kalko, 2005; Rivera-Parra, 2011). El estudio de Parsons y Szewczak (2009) menciona que en la metodología de línea de vuelo, los murciélagos no vuelan en condiciones naturales, es decir, se encuentran sostenidos por el cuello, por lo que recomiendan obtener grabaciones en carpas de vuelo para murciélagos que forrajean en ambientes espesos, y así generar grabaciones confiables. En el presente estudio se pretende obtener llamadas de buena calidad, eliminando factores como estrés, obteniendo grabaciones en carpa y comparándolas con llamadas obtenidas con el método de línea de vuelo.

Las llamadas se graban con el método de tiempo expandido, una tecnología usada para obtener grabaciones de ultrasonidos que consiste en grabar la señal (llamadas de ecolocación) con sus características originales para luego reproducirla a una velocidad menor. Es decir que la señal se alarga en este caso a un factor de 10 al momento de transferir la llamada a una grabadora (Fenton *et al.*, 2001; Brigham *et al.*, 2004; Rivera-Parra, 2011).

Con las llamadas obtenidas se caracterizarán los parámetros acústicos y, posteriormente la discriminación *a priori* de las especies dentro del género *Anoura*.

### **3.2.2 Rol de la ecolocación en los murciélagos nectarívoros**

Anteriormente la forma en la que los murciélagos encontraban las flores se atribuía sólo a la capacidad olfativa, la cual es importante para la localización a grandes distancias en lugares donde la vegetación es espesa (von Helversen y von Helversen, 2003). Esto se confirmó en el estudio realizado por Serrano (2011), donde se evalúa la importancia del olor en ambientes complejos con flores artificiales. Por otro lado el uso de grabaciones acústicas ha confirmado que la detección de flores por ecolocación juega un rol fundamental desde los 2 – 3 m hasta los 2 cm de distancia a la flor. Una vez que encuentran su fuente de alimento, los murciélagos visitan las flores repetidas veces en una noche, mostrando su capacidad de memoria espacial (Thiele y Winter, 2005; Winter y Stich, 2005).

### **3.3 Flores quiropterofílicas**

Las flores que proveen el alimento a los murciélagos nectarívoros, son llamadas quiropterofílicas, poseen características especiales como los olores rancios, anthesis nocturna (Baker 1961) y estructuras que generan eco a las llamadas de ecolocación (von

Helversen *et al.*, 2002). La especialización de estas flores genera que muchas de ellas sean dependientes de los murciélagos para su polinización. Según Baker (1961) existen dos tipos de flores según el tamaño del murciélago que las visita: las que son visitadas por murciélagos de tamaño grande que se encuentran en el Viejo Mundo (Megaquirópteros) y las flores visitadas por murciélagos de tamaño pequeño que se encuentran en el Nuevo Mundo (Microquirópteros). Las primeras se agrupan en inflorescencias que se encuentran colgando de pedúnculos largos y gruesos, de modo que son totalmente distinguibles de las ramas. Los murciélagos que las visitan se alimentan del néctar que se encuentra en la base de la columna de los estambres, lo que les exige acercar su pecho a la agrupación de estambres cargadas de polen; posteriormente el polen puede ser transferido al estigma que sobresale de la flor. Por otro lado, las flores del segundo tipo se caracterizan por poseer corolas gamopétalas (en forma de campana) que obligan al murciélago a entrar a la flor antes de alcanzar el néctar, cubriendo su frente y espalda de polen para luego transportarlo al estigma de otra flor. La polinización por murciélagos puede ser muy beneficiosa para las poblaciones de plantas debido a que los glosófaginos (murciélagos nectarívoros) pueden llevar el polen a distancias mayores a 18 km (Ward *et al.*, 2005).

En el mundo se han registrado por lo menos 528 especies de plantas polinizadas por murciélagos (Fleming *et al.*, 2009), y se estima que deben existir al menos 590 especies en el nuevo mundo (Dobat y Peikert-Holle 1985). Entre la flora quiropterofílica más representativa polinizada por murciélagos en el Neotrópico se encuentran miembros de la familias Campanulaceae, Passifloraceae; Bromeliaceae y Gesneriaceae (Fleming *et al.*, 2009).

Los ecos de las flores quiropterofílicas han evolucionado características acústicas que facilitan su detección y polinización en respuesta a las llamadas de ecolocación de los

murciélagos, produciendo ecos que difieren de la vegetación circundante (von Helversen *et al.*, 2002). Entre estas características se destacan la producción de ecos invariantes espacialmente, que son integrados en uno sólo desde varias posiciones a medida que el murciélago se mueve alrededor de una flor (Simon *et al.*, 2011). Un ejemplo de este tipo de eco proviene de flores acampanadas. Éstas poseen ecos con características espectrales conspicuas, es decir que muestran una composición diferente del follaje circundante de acuerdo a su coloración en los espectrogramas. Adicionalmente, la duración del eco proveniente de dichas campanas es mayor en relación a los ecos proveniente hojas y otros objetos planos (von Helversen *et al.*, 2002).

Si bien la forma de las flores provee información ecoacústica que facilita su detección en medio de la vegetación, no es el único atributo del que se valen las plantas quiropterofílicas para atraer a sus polinizadores (von Helversen y von Helversen, 2003). En un estudio realizado por von Helversen y von Helversen (2003) en el que se estudiaron los ecos emitidos por la flor de *Macuna holtonii*, se determinó que esta planta utiliza diferentes características ecoacústicas como la inclinación del pétalo cóncavo “vexillum” que actúa como un espejo triple acústico. Dicha estructura genera ecos fuertes en varias direcciones y constituye un indicador de la cantidad de néctar disponible. Otro ejemplo, es el encontrado en hojas de la especie *Marcgravia evenia*, en la cual la hoja más cercana a las flores tiene una forma cóncava que permite que el eco se diferencie de la vegetación; brindando información al murciélago de la ubicación de la misma (Simon, *et al.*, 2011). Otro estudio realizado por Balleri y colaboradores (2012), mediante ingeniería acústica, ha logrado determinar los ecos retornantes diferenciales de distintos estados de la flor *Cobaea scandens*, los cuales teóricamente pueden ser usados por los murciélagos.

En el Ecuador, Muchhala (2006), realizó el análisis de la polinización del género *Burmeistera*, en el que se demostró que de diez especies, nueve presentan una alta especialización quiropterofílica. Las flores de este género poseen peciolo largo que las exponen fuera de la planta, siendo más evidentes para los murciélagos. Estas flores son hermafroditas; el primer día de floración se encuentran en fase macho, posteriormente cambian a hembra, y se encuentran receptivas por aproximadamente cinco a seis días. Al ser este género altamente específico a la polinización por murciélagos, el presente estudio pretende probar si existe preferencia del género *Anoura* a distintos estados de madurez de las flores; con el fin de determinar si el eco retornante les brinda información específica de la madurez floral.

### **3.4 Justificación**

La polinización es una relación mutualista en la que tanto el polinizador como la planta se ven beneficiados. En esta interacción las plantas y los animales han evolucionado estrategias para que este proceso sea exitoso y efectivo. Los murciélagos nectarívoros, por su parte, se caracterizan por poseer un rostro alargado, dentición reducida en tamaño y número, y una lengua larga con papilas en forma de pelos que facilitan la colección del néctar durante las cortas visitas que hacen a las flores (Freeman, 1995). Adicionalmente a las características morfológicas, estos murciélagos han desarrollado sistemas cognitivos como la visión, el olfato y principalmente el uso de la ecolocación para encontrar las flores en la oscuridad. En cuanto a las plantas presentan olores fuertes, y características acústicas en respuesta a las llamadas de ecolocación para poder ser polinizadas en la oscuridad.

Las llamadas de ecolocación en los murciélagos de la familia Phyllostomidae poseen frecuencias muy altas y son de baja intensidad. Estas características dificultan la obtención de grabaciones de buena calidad y consecuentemente limitan el uso de las mismas en la

diferenciación de especies. No obstante estudios realizados por Kalko (2004) sugieren que son necesarias más investigaciones para determinar las variaciones inter e intra-específicas de las llamadas de esta familia. En este contexto, el presente estudio evalúa las diferencias entre tres especies del género *Anoura*; además de comparar dos metodologías de grabación: dentro de una carpa (vuelo libre) y en línea de vuelo (vuelo restringido).

Los estudios de polinización de murciélagos en el Ecuador se han llevado a cabo en las estribaciones occidentales de los Andes, por lo que es necesaria información de las flores que son visitadas por estos murciélagos en los bosques de las estribaciones orientales.

Los experimentos realizados con flores quiropterofílicas de *Mucuna holtonii* determinan una mayor preferencia por flores vírgenes debido a que poseen una mayor recompensa al ser exploradas por primera vez. El eco proveniente del vexillum proporciona información a los murciélagos del estado de madurez de la flor (Simons, 2011). Sin embargo, no se han realizado estudios comportamentales que distingan si existe una mayor preferencia por distintos estados de madurez de flores hermafroditas, las mismas que producen néctar por más de una noche.

### **3.5 Objetivos**

#### **3.5.1 Objetivo general**

- Determinar las especies de plantas visitadas por los murciélagos del género *Anoura* en las estribaciones de cordillera oriental de los Andes, su preferencia a distintos estados de madurez de las flores que polinizan, y caracterizar las llamadas de ecolocación.

#### **3.5.2 Objetivos específicos**

- Registrar las especies de flores polinizadas por murciélagos en las estribaciones de la cordillera oriental de los Andes en base a granos de polen en muestras de pelo y contenidos estomacales.
- Determinar y comparar la calidad de grabación de llamadas de ecolocación usando dos metodologías: línea de vuelo y dentro de carpas.
- Determinar los parámetros acústicos para discriminar especies dentro del género *Anoura*.
- Determinar la preferencia diferencial entre los estados de madurez de las flores que polinizan por medio de experimentación en campo.

## **4. MATERIALES Y MÉTODOS**

### **4.1 Área de estudio**

El estudio fue realizado en los bosques nublados de la cordillera oriental centro-norte de los Andes del Ecuador; cada sitio fue muestreado por un promedio de ocho días (Tabla 1). Para la elección de los sitios de muestreo se consideró la accesibilidad a senderos y la presencia de la flora polinizada por este grupo de murciélagos. En la Figura 1 constan las localidades donde se realizó el estudio.

#### **4.1.1. Reserva Antisana (La Virgen-Cocodrilos MAE)**

Se encuentra en la provincia de Napo; en la parroquia de Cosanga, en la reserva se visitaron dos lugares: el La Virgen, en el sendero Jumandy y el Campamento Cocodrilos del Ministerio del Ambiente. Esta zona de la reserva se encuentra en la Cordillera Real de los Andes; sus bosques se encuentran clasificados como bosques siempreverdes montanos que están restringidos a la franja altitudinal de entre los 1300 y 2000 msnm. El dosel puede alcanzar los 25 o 30 m y la vegetación se caracteriza a la ausencia de árboles grandes (Malvaceae y Myristicaceae), por una disminución en la diversidad y abundancia de plantas leñosas trepadoras, y por una exuberante abundancia de especies epífitas (musgos, helechos, orquídeas y bromelias) (MAE, 2013).

#### **4.1.2. WildSumaco Biological Station**

La estación se encuentra en la provincia de Sucumbíos, en la parroquia Gonzalo Pizarro a una altura de 1590 msnm. Esta zona está próxima a la zona de amortiguamiento del Parque Nacional Sumaco. Los alrededores de la estación incluyen bosque primario siempreverde montano bajo, bosque secundario y pastizales. Este tipo de bosque se caracteriza por poseer un dosel de 25 a 30 m de altura, ausencia de árboles grandes (Malvaceae y

Myristicaceae); además de una disminución en la diversidad y abundancia de plantas leñosas trepadoras, y por una exuberante abundancia de especies epífitas (musgos, helechos, orquídeas y bromelias) (MAE, 2013)

#### **4.1.3. Río Quijos Eco Lodge**

Se encuentra en la provincia de Napo, en la parroquia El Chaco, localizada en el Valle Quijos, a una altura de 1529 msnm. Está ubicado junto al río Quijos; y corresponde al bosque siempreverde montano; caracterizados por la abundancia de musgos, epífitas y bromelias (MAE, 2013). Esta reserva posee una pequeña franja de bosque primario, bosque secundario y pastizales.

#### **4.1.4. El Reventador**

Se encuentra en la en la Provincia de Sucumbíos, en la Parroquia Nueva Loja, a una altura de 2827 msnm. Esta zona está catalogado como el bosque de neblina montano, este tipo de bosque está entre los 2000 y los 3000 msnm. El dosel en estos bosques alcanza los 15 – 25 m de alto. Los árboles tienden a tener troncos y ramas nudosas, copas densas y compactas. La flora está dominada por elementos andinos, principalmente de las familias Melastomataceae (*Miconia*), Solanaceae, Myrsinaceae, Araliaceae, Rubiaceae y varias familias de helechos (MAE, 2013).

#### **4.1.5. Parque Nacional Sangay (Sardinayacu)**

El punto de muestreo dentro del Parque Nacional, se realizó en la Provincia de Morona Santiago, en la Parroquia Sinaí, en el sector de Sardinayacu a 1780 msnm. Está clasificado como bosque siempreverde montano bajo por Sierra (MAE, 2013; este tipo de bosque se

distribuye desde 1200 hasta 2000 msnm de altitud, se caracteriza por poseer árboles cargados de musgo y cuya altura del dosel está entre 20 y 35 m (MAE, 2013).

#### **4.1.6. Reserva Guango Lodge**

Se encuentra la provincia de Napo, en la parroquia de Papallacta, a una altura de 2704 msnm. Está clasificado como bosque siempreverde montano alto, estos bosques poseen un dosel de 10 a 15 m de altura; gran cantidad de helechos, arbustos y una alta abundancia de epífitas vasculares y briofitas (MAE, 2013).

#### **4.2. Manejo de murciélagos**

Para la captura de los murciélagos se emplearon 53 noches entre los meses de marzo del 2013 y agosto del 2014 (Tabla 1). Se colocaron redes de neblina en los senderos y cerca de las plantas polinizadas por murciélagos.

Los especímenes colectados fueron preservados en alcohol al 70% o en piel seca y etiquetados con un número único de identificación de campo. Posteriormente estos fueron depositados en la colección de Mamíferos del Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, donde se confirmó su identificación.

#### **4.3. Llamadas de ecolocación**

Las llamadas fueron grabadas en tiempo expandido con una duración de almacenamiento de 1,7 segundos y modalidad de gatillamiento manual con el sistema de tiempo expandido en un factor de 10x con el equipo Petterson D240 X.

Para la obtención de las llamadas de ecolocación, los individuos de las tres especies: *A. aequatoris*, *A. fistulata* y *A. peruana*, fueron capturados y grabados usando dos

metodologías: línea de vuelo y carpa. La primera se realizó en un espacio abierto, donde se colocaron dos postes en línea recta separados por 5 m y entre los que se colocó una hebra de hilo nylon. Se sujetó un anillo que se mueva fácilmente a lo largo del hilo y que a su vez se encuentre unido a una cápsula de marcador químico fluorescente conectado con un hilo elástico de 1,5 m de largo. Se amarró el anillo en su extremo opuesto alrededor del cuello del murciélago (Rivera-Parra y Burneo, 2013). Con el marcador fluorescente se pudo visualizar la dirección de vuelo del murciélago para apuntar con el detector Peterson D240 X. Previo a liberar el murciélago atado a la línea de vuelo, una persona se colocó cerca al primer poste con el individuo a ser grabado y otra a un metro del individuo con el detector (Szewczak, 2004; Rivera-Parra y Burneo, 2013). La segunda metodología fue la realizada en una carpa de vuelo marca Coleman para cinco personas (3x3 m), dentro de la que se liberó al murciélago para que vuele sin restricciones mientras se realizaban las grabaciones con el micrófono mencionado para la primera metodología (Parson y Szewczak, 2009).

Cada archivo fue revisado manualmente y se seleccionó las secuencias de llamadas que poseían pulsos claros para la medición de los parámetros acústicos. Se utilizaron también las llamadas almacenados en la base de datos de acústica pertenecientes a este género (Rivera-Parra, 2011). Se tomaron en cuenta solamente las llamadas en las que se podían realizar la medición manual, y se omitió las pistas de mala calidad (ruido). Para la medición solo se tomó en cuenta el segundo armónico de cada pulso (Figura 2); debido a que en todas las llamadas el primero y el tercero no estaban completos. Las pistas fueron medidas manualmente con el programa Avisoft-SASLab Pro versión. Las llamadas fueron digitalizadas y procesadas en el espectrograma a través de la transformación FFT (Fast Fourier Transformation) usando la ventana Hamming. El FFT con 512 puntos y con un tiempo de solapamiento de 93,75 %. Para el estudio, las señales están presentadas sin filtración de ruido para ilustrar la relación entre intensidad de las llamadas de ecolocación

y el ruido de fondo (Kalko, 2004). En los espectrogramas, la intensidad es generada automáticamente por el programa, y el contraste *colordar*; donde colores cálidos como el rojo muestran mayor intensidad y azul la menor (Figura2).

Se realizó la medición de los siguientes parámetros acústicos según lo indicado en Henríquez y colaboradores 2014; (Figura 2):

- Frecuencia de máxima energía ( $F_{maxe}$ ): Es la frecuencia a la cual tiene mayor energía en la representación espectral.
- Frecuencia máxima ( $F_{max}$ ): La frecuencia máxima alcanzada en el pulso a cualquier tiempo.
- Frecuencia mínima ( $F_{min}$ ): Frecuencia mínima alcanzada en el pulso en cualquier tiempo.
- Frecuencia inicial ( $F_{ini}$ ): Frecuencia a la que el pulso comienza, esta es considerada como la frecuencia con mayor energía en el intervalo de tiempo al cual el pulso comienza.
- Frecuencia final ( $F_{fin}$ ): Frecuencia a la cual el pulso termina, es considerada la frecuencia con mayor energía dentro del intervalo de tiempo en el cual el pulso termina.
- Ancho de banda ( $bandwi$ ): Diferencia entre frecuencia máxima y mínima.
- Duración ( $dur$ ): Diferencia entre el tiempo final y tiempo inicial del pulso.
- Tasa de recambio ( $sweeprate$ ): Ancho de banda dividido para la duración.
- Intervalos entre pulsos ( $tinterpul$ ): Distancia entre el fin de la primera llamada y el principio de la segunda.

Las medidas de cada pulso fueron sometidas a análisis estadísticos en el programa SPSS Statistics 20. Primero se realizó un Análisis de Varianza para determinar si existían diferencias entre las llamadas grabadas con las dos metodologías. Para la caracterización se

tomó las medias de las llamadas de cada una de las tres especies. Posteriormente se realizó el Análisis de Componentes Principales (PCA) para determinar qué parámetros acústicos son los que mayormente explican la varianza de los datos (Biscardi *et al.*, 2004; Rivera-Parra y Burneo, 2013). Con el fin de determinar si existen diferencias entre las especies se realizó un Análisis Discriminante (DA) que separa las diferentes clases de datos mediante el cálculo de una función (Parson y Szewczac, 2009). Este análisis permite evaluar el porcentaje de especies correctamente identificadas (Biscardi *et al.*, 2004). Además se incluyó el test de Wilks Lambda que determina la importancia relativa de cada parámetro en la clasificación (Parson y Szewczac, 2009).

#### **4.4. Registro de flores quiropterofílicas y muestras de polen**

Se realizaron caminatas en los senderos de cada localidad visitada para registrar y fotografiar las flores que presentaron síndromes asociados a la polinización por murciélagos (quiropterofilia). Además, se tomaron muestras de polen de las plantas encontradas con cinta adhesiva, para luego ser colocadas en portaobjetos y facilitar su posterior comparación con el polen recolectado del pelaje de los murciélagos capturados mediante el uso de un microscopio óptico.

En el caso de obtener muestras de heces se las preservó en alcohol al 70%. Para la limpieza de polen de las muestras de heces fueron procesadas con la técnica de acetólisis de Erdtman (1952). Esta metodología consiste en colocar la muestra con alcohol etílico al 70% en la centrifugadora a una velocidad de 5000 rpm por cinco minutos. El alcohol fue desechado, a continuación se añadió ácido glacial acético, y se procedió a la centrifugación a la misma velocidad y en el mismo período de tiempo. Se añadió a la mezcla ácido sulfúrico y anhídrido acético. El tubo fue calentado a baño maría hasta el punto de ebullición. Posteriormente la mezcla fue agitada con una varilla de vidrio y centrifugada

otra vez. Una vez centrifugado se procedió a la decantación del sobrenadante y se añadió ácido glacial acético. La mezcla fue centrifugada nuevamente, se añadió agua destilada, seguida por otra centrifugación. El agua fue decantada y el polen acetolizado fue montado en una solución de glicerina diluida, posteriormente las muestras fueron colocadas en portaobjetos y fijadas con Entellan.

Las muestras de polen obtenidas del pelo de los murciélagos, colectadas directamente de las plantas u obtenidas de las heces fueron visualizadas en el microscopio un aumento de 1000X, y fotografiadas con una cámara Canon PowerShot A620, 7.1 megapíxeles. Una vez fotografiados los granos de polen se realizó la comparación entre las muestras flores y el polen encontrado en los murciélagos; el polen no registrado en flores fue identificado hasta la máxima clasificación sistemática posible con la clave dicotómica del manual y atlas palinológica de la Amazonía (Colinvaux *et al.*, 1999).

#### **4.5. Experimentación**

La experimentación para determinar preferencia de los murciélagos a distintos estados de madurez floral fue llevada a cabo en la Estación Biológica WildSumaco y Río Quijos EcoLodge.

Para la búsqueda de las plantas quiropterofílicas se realizaron recorridos en los senderos de cada sitio; se utilizaron flores de la especie *Burmeistera glabrata* (Campanulaceae), perteneciente a la familia Campanulaceae. Para la determinación del estado de madurez se etiquetaron los botones de las plantas con un número único, éstos fueron cubiertos con tela de tul para no dañar a la flor (Figura 3a); esta precaución fue tomada para evitar la visita de otros individuos, es decir, evitar dañar las flores. Se hizo el seguimiento a cada botón para poder utilizar las flores en distintos estados de madurez.

Las flores fueron colectadas en distintos estados de madurez: uno, dos, tres, cuatro o cinco días desde su apertura. Cada flor fue cortada desde la base del peciolo en la unión al tallo; una vez cortadas fueron colocadas con parafina en tubos pequeños para sostener la flor a una base fija y evitar que se mueva (Figura 3b). Posteriormente se retiró el néctar natural de las flores con alfileres y algodón, evitando dañar la flor. Dentro de la carpa de experimentación se colocaron las flores al azar de los distintos estados de madurez a una distancia de 25 cm una de otra (Stich y Winter, 2006); se colocó una cantidad de 2 ml de “néctar” (agua azucarada al 20%) dentro de cada flor con el uso de una jeringa.

La experimentación se realizó con trece individuos (repeticiones) de la especie *Anoura aequatoris*. Cada murciélago fue introducido en la carpa (Coleman de 3x3 m) después de ser capturado por un tiempo de sesenta minutos y grabado con el uso de una cámara de video con visor nocturno, que permitió contabilizar la cantidad de visitas a cada flor. El número de visitas fue contado en los primeros treinta minutos desde la primera visita. Se consideró como visita cuando el murciélago revoloteaba frente a la flor e introducía su cabeza dentro de la corola; si el murciélago solo revoloteaba frente a la flor, no fue contabilizada.

Para analizar si existía preferencia a distintos estados de madurez de las flores se utilizó la cantidad de visitas que cada murciélago hizo hacia cada flor. Estos datos fueron analizados en el programa SPSS Statistics 20, con el análisis de un ANOVA, el cual determinó si existían diferencias significativas en la preferencia entre los distintos estados de madurez de las flores.

## 5. RESULTADOS

### 5.1. Caracterización de las llamadas de ecolocación de tres especies del género

#### *Anoura*

Se obtuvieron las grabaciones de las llamadas de ecolocación de 30 individuos, correspondientes a tres especies: *Anoura aequatoris* (19) *Anoura peruana* (9) y *Anoura fistulata* (2); de los cuales se omitieron nueve registros por la baja calidad de las llamadas. De los 21 registros restantes se recopilaron un total de 39 pistas de buena calidad; con un total de 216 pulsos. Las llamadas de ecolocación del género *Anoura* se caracterizan por poseer tres armónicos en frecuencia modulada (FM), corta duración, y una fuerte inclinación de los pulsos (Figuras 4 a 6); el primer y tercer armónico no se utilizaron en el análisis por su baja intensidad (Figura 2). En la Tabla 2 se presentan las medidas de los parámetros obtenidos del segundo armónico de las llamadas de las tres especies, bajo ambas metodologías.

Las llamadas obtenidas en carpa y en línea de vuelo muestran diferencias altamente significativas en los parámetros relacionados a las frecuencias (Anexo 1). Éstas son mayores en la metodología en carpa; en cuanto a la duración, velocidad de barrido y tiempo interpulsos no se encontraron diferencias entre ambas metodologías.

Se realizó el Análisis de Componentes Principales (PCA) con las dos metodologías (Figura 7), donde se observa que existe solapamiento de los puntos; así como en el análisis por separado como se indica en la Figura 8 (a, b). Al realizar el análisis con ambas metodologías tanto por separado como combinadas, se extrajeron tres componentes: en el componente 1 los parámetros con valores cercanos a la unidad son los relacionados con las frecuencias (Anexo 2, Anexo 3); mientras que en el componente 2 se encuentra la duración

y el ancho de banda. En cuanto al tercer componente se encuentran con valores intermedios la velocidad de barrido y el tiempo interpulsos.

En el Análisis Discriminante (AD) realizado para la combinación de ambas metodologías se observa que las llamadas de *Anoura fistulata* están parcialmente aisladas; pero no se observa una clara división entre los pulsos de las tres especies del género en estudio (Figura 9). Se obtuvo una clasificación *a priori* correcta del 63,6% (Anexo 5).

La dispersión de los puntos al realizar el análisis discriminante, para cada metodología como por separado se muestra en la Figura 10 (a, b). El análisis realizado con los pulsos obtenidos en carpa de las tres especies, obtuvo una clasificación *a priori* del 75,4% (Anexo 6); en contraste al realizado en línea de vuelo, en el cual se obtuvo un 67,3% de clasificación correcta (Anexo 7).

## **5.2. Flores polinizadas por murciélagos del género *Anoura***

Se colectaron un total de 15 muestras entre muestras de heces y placas provenientes del pelo de los murciélagos. Se encontraron un total de 20 especies, incluidas tres no registradas en el pelo o heces de murciélagos, dos correspondientes a la familia Campanulaceae y una a la familia Acanthaceae. De las 17 especies de polen restantes colectados de heces y muestras de pelo, se pudo identificar 13 hasta su máxima clasificación, los mismos que corresponden a siete familias: Acanthaceae, Arecaceae, Bromeliaceae, Campanulaceae, Capparaceae, Malvaceae y Marcgraviaceae. Finalmente se encontraron cuatro morfotipos que no se pudieron identificar (Figura 11, Tablas 3 y 4).

En *Anoura aequatoris* se determinaron un total de nueve especies; para *Anoura peruana* siete especies, y para *Anoura fistulata* cinco especies (Tabla 4).

En la Reserva Antisana se registraron dos especies del género en estudio (*A. aequatoris* y *A. peruana*) de los que se obtuvieron una muestra de heces y cuatro muestras de polen del pelo. Se registraron un total de cinco especies. Después de la revisión se registraron cuatro especies de plantas entre las cuales se encontraron tres especies de la familia Campanulaceae, una de Marcgraviaceae, y una de Bromeliaceae.

En la Estación WildSumaco, se capturó únicamente una especie (*A. aequatoris*); se registraron en total seis especies: dos especies de polen de la familia Campanulaceae, una especie correspondiente a la familia Bromeliaceae y una de especie de la familia Arecaceae, y dos morfotipos que no se pudieron identificar.

En el Rio Quijos Ecolodge se capturaron a *Anoura aequatoris*; se encontraron cuatro especies, una correspondiente a la familia Campanulaceae, una a la familia Bromeliaceae una a Margraviaceae y un morfo de polen no identificado.

En la Reserva Guango Lodge se capturó únicamente a *Anoura peruana*. Se registraron cinco especies de plantas polinizadas por murciélagos: dos correspondientes a la familia Campanulaceae, una especie de la familia Acanthaceae y una correspondiente a Capparaceae. La última especie no se pudo identificar, y se indica como Morfo 3.

En el Reventador se registraron únicamente dos especies de plantas de la familia Campanulaceae, *Burmeistera ceratocarpa* y *Burmeistera* sp.. No se capturaron murciélagos posiblemente debido a las condiciones climáticas de la zona en el período de muestreo.

En cuanto al Parque Nacional Sangay se capturaron dos especies correspondientes a dos individuos de *Anoura aequatoris* y un individuo de *Anoura fistulata*. Se registraron seis especies. Los granos de polen encontrados *A. fistulata* corresponden a las familias

Bromeliaceae Malvaceae y Marcgraviaceae, y en *A. aequatoris* se encontró granos de polen de la familia Campanulaceae.

Se reportó que de las nueve especies visitadas por *Anoura aequatoris* tres de ellas (*Burmeistera succulenta*, *Marcgravia* sp.1 y una especie de la familia Bromeliaceae), son también visitadas por *Anoura peruana*. En cuanto a *Anoura fistulata* todos los granos de polen encontrados corresponden a cinco especies, únicamente visitadas para esta especie de murciélago.

### **5.3. Preferencia a distintos estados de madurez floral**

En la parte experimental, los 13 murciélagos exploraron la carpa y les tomó aproximadamente de 15 a 20 minutos en encontrar por primera vez las flores (*Burmeistera glabrata*); una vez que las encontraron se acercaron repetidas veces a cada flor.

El número total de elecciones comportamentales de los murciélagos de *A. aequatoris* a las flores de distintos estados de madurez fue de 319. De éstas el 34,8 % correspondieron a la flor del segundo día de madurez, la cantidad de visitas a los restantes días de madurez van desde el 19,4% al 23,5% (Anexo 8). Se realizó el test de homogeneidad de varianza, que indica igualdad de estas entre las distintos estados de madurez ya que no existen diferencias significativas ( $p = 0,330$ ; Anexo 8). El Análisis de Varianza (ANOVA) de las medias entre el número de visitas y la madurez floral indica que existe preferencia altamente significativa entre el número de visitas a cada flor con una significancia de  $p = 0,005$  (Anexo 8); donde el segundo de día de madurez floral es el más visitado. En la Figura 12 se muestra la morfología floral de los distintos estados de madurez.

## 6. DISCUSIÓN

### 6.1. Caracterización de las llamadas de ecolocación

Las diferencias significativas de los parámetros acústicos entre ambas metodologías concuerdan con los estudios de Kalko (2004), en el cual se confirma que los murciélagos emiten llamadas con mayores frecuencias en ambientes complejos. En este caso las llamadas obtenidas en carpa (Tabla 2, Anexo 1). Sin embargo el ancho de banda, la velocidad de barrido, la duración y el tiempo interpulso no mostraron diferencias significativas entre ambas metodologías (Anexo, 1), lo que implica que estas variables son independientes de la metodología usada para las grabaciones de las llamadas de ecolocación.

El análisis de componentes principales muestra los mismos componentes y parámetros que explican la variancia para ambas metodologías de las llamadas correspondientes a tres especies en estudio (Anexo 2, 3 y 4). La concordancia indica que independientemente del método de grabación la variación siempre estará explicada por las frecuencias, el ancho de banda y la duración con valores cercanos a uno. El análisis discriminante por otro lado muestra que la discriminación *a priori* de las especies tiene un porcentaje mayor cuando los murciélagos son grabados en la carpa en contraste a las grabaciones obtenidas en línea de vuelo (Anexo 6, 7). Además, la distancia de los centroides (puntos medios de cada grupo) entre las tres especies es mayor al realizar las grabaciones en carpa que las obtenidas en línea de vuelo (Figura 10). Estos resultados sugieren que la obtención de llamadas de ecolocación de murciélagos filostómidos en carpa simulan de mejor forma su ambiente natural; ya que generalmente estos murciélagos forrajean en ambientes cerrados, así sus llamadas son más confiables para los análisis (Parson y Szweczak, 2009)

Los murciélagos del género *Anoura* poseen frecuencias moduladas (FM) con un amplio ancho de banda, a partir de 39 hasta más de 48 khz, y corta duración, desde 0,8 ms hasta 1,7 ms (Tabla 2). Según Schnitzler y Kalko (1998) esta adaptación es usada para extraer información de la localización de su objetivo en un rango y ángulo que debe ser medido con precisión; en este caso los murciélagos nectarívoros usan estas señales para encontrar flores. A su vez, la estructura floral debe generar ecos que posean señales espectrales lo suficientemente específicas como para que los murciélagos puedan aprender a discriminar al alimento de la vegetación circundante (Schnitzler y Kalko, 1998). Si el alimento produce un eco alto que puede ser discriminado de la vegetación circundante, el murciélago tiene la oportunidad de encontrarla con el uso de la ecolocación.

## **6.2. Plantas polinizadas por murciélagos nectarívoros en la cordillera oriental de los Andes.**

Los resultados muestran que las tres especies de murciélagos nectarívoros del género *Anoura* consumen néctar de al menos 20 especies, entre los cuales se determinaron tres morfotipos identificados hasta familia, y cuatro morfotipos que no se pudieron identificar en los bosques de las estribaciones orientales del Ecuador (Tabla 4). De las siete familias reportadas en este estudio, seis han sido reportadas con varias especies que poseen características quiropterofílicas, es decir colores apagados, ántesis nocturna, gran cantidad de polen y producción de néctar: Bromeliaceae, Campanulaceae, Malvaceae (Bombacoidea), Marcgraviaceae (Knudsen y Klitgaard, 1998, Sazima *et al.*, 1999; Muchhala y Jarrín-V, 2002; Arias *et al.*, 2009).

Dentro de la familia Acanthaceae, se registró en el presente estudio la especie *Aphelandra accanthus* en GuangoLodge, esta especie posee síndromes asociados a la quiropterofilia, anteriormente reportada como flor polinizada por murciélagos por Muchhala (The Muchhala Lab University of Missouri - St. Louis, 2014). Además, dentro de la familia

Acanthaceae se ha determinado que el género *Ruellia* es también polinizado por murciélagos (Tripp, 2010).

El reporte del polen de *Pachira insignis* y *Pachira aquatica* que corresponde a la subfamilia Bombacoideae, han sido reportadas como especies polinizadas por *Glossophaga soricina* en la Guayana Francesa (Hequet, 2003); en el presente estudio es el primer registro de la familia Bombacoidea para *Anoura fistulata*. Las especies de esta subfamilia han sido relacionadas con los murciélagos nectarívoros debido a que estos actúan como verdaderos polinizadores de árboles neotropicales (Arias *et al.*, 2009).

En el caso de la familia Bromeliaceae, no se logró identificar el polen de las especies visitadas por estos murciélagos. Sin embargo se conoce que entre las especies de plantas quiropterofílicas se encuentran varias especies del género *Virsea* (Sazima *et al.*, 1999) y *Pitcairnia* (Muchhala y Jarrín-V, 2002). En las zonas boscosas de la provincia del Napo, se conoce que existen 51 especies del género *Pitcairnia* (Lozano, 2011), por lo que probablemente algunas de estas especies son polinizadas por los murciélagos del género *Anoura*.

El reporte del género *Burmeistera* correspondiente a la familia Campanulaceae en todos los sitios de muestreo (Tabla 3), confirma la alta especialidad de estas flores a la polinización por murciélagos (Muchhala y Jarrin, 2002; Muchhala, 2006). De las seis localizadas muestreadas, *Burmeistera glabrata* estuvo presente en cuatro de las mismas.

Dentro de la familia Marcgraviaceae, se ha encontrado que los géneros *Schwarzia*, *Marcgraviastrum* y *Marcgravia* spp. (Dressler, 2009) son primariamente polinizadas por murciélagos. En el Ecuador tres especies del género *Marcgravia* han sido reportadas

anteriormente en los estudios de Muchhala; en el presente estudio se encontraron dos especies del género *Margravia*.

En cuanto a la familia Capparaceae, solo se ha registrado la especie *Cleome anamola* en el noroccidente del Ecuador por Muchhala (The Muchhala Lab University of Missouri - St. Louis, 2014). En este estudio se identificó una especie de perteneciente al mismo género; *Cleome* sp. (Tabla 3, 5) encontrada en *Anoura peruana* en Guango Lodge.

La polinización de murciélagos a la familia Arecaceae se han catalogado como ocasionales según Barfod y colaboradores (2011), donde solo se ha encontrado a *Carollia perspicillata* y *Glossophaga comissarisi* visitando la especie *Calyptrogyne ghiesbreghtiana* (Tschapka, 2003). Las inflorescencias de *Calyptrogyne* son erguidas, monoicas, con separación temporal completa de las etapas masculinas y femeninas (The Global Biodiversity Information Facility). La polinización por murciélagos se da mientras el murciélago revolotea en frente de la flor o se percha sobre la misma. En el presente estudio se reporta polen de un morfo de palma encontrado en el pelo de *A. aequatoris* en la WildSumaco Biological Station. Este recurso puede estar disponible para los murciélagos sin que la flor posea características quiropterfílicas, por lo que no se conoce si la transferencia de polen de estambres a estigmas por murciélagos sea viable.

Las tres especies en común encontradas en *Anoura aequatoris* y *Anoura peruana* indican que existe bajo solapamiento de dietas, y las cinco especies registradas únicamente en *A. fistulata* indica que la dieta de este murciélago es restringida para esta especie.

### **6.3. Preferencia a distintos estados de madurez**

La diferencias significativas ( $p=0,005$ ) entre los distintos estados de madurez, y el mayor porcentaje de vistas al segundo día conllevaron a la observación de las diferencias

morfológicas entre las flores de los distintos estados de madurez de *Burmeistera glabrata*. Se encontró que la flor del primer día posee los pétalos y la columna estaminal parcialmente cerrada en comparación a la flor del segundo día, la cual posee mayor apertura de las mismas estructuras. Los siguientes días a que la flor siga receptiva; sin embargo su morfología va cambiando, y sus estructuras florales van decayendo (Figura 12); posiblemente las características espectrales del eco de la flor del segundo día son más evidentes para el murciélago glosófago.

El experimento realizado en *Mucuna holtonii*, se observó que los murciélagos buscan flores vírgenes que proveen una alta cantidad de néctar y que una vez que una flor es explotada, no vuelve a ser visitada (von Helversen y von Helversen, 2003). En contraste, las flores hermafroditas de *Burmeistera glabrata* deben producir néctar por varios días. Lo que implica que a pesar de que una flor virgen macho sea explotada repetidas veces, las características de la flor se mantienen; o, en el caso de haber cambios, éstos deben permitir la continua visita de los murciélagos para asegurar su polinización.

En las flores de *Burmeistera* los estadios de floración desde su apertura como flor macho a su cambio a flor hembra deben estar caracterizados por un patrón diferente entre las secuencias de eco, las mismas que deben ser usadas por los murciélagos para evaluar sus características (von Helversen y von Helversen, 2003); además, estas flores poseen peciolo muy largos (de más de 8 cm), que facilitan que el eco de la flor pueda ser discriminado fácilmente de la vegetación circundante (Figura 3). La disposición de las flores de *Burmeistera glabrata* es vertical, de esta manera el murciélago puede revolotear frente a ellas, y posiblemente puede evaluar su eco desde distintos ángulos mientras se acerca a su objetivo. En este contexto, la flor del segundo día de madurez posee características morfológicas que permiten que el eco pueda dar mayor información al

murciélago para localizarla. Es decir que el mecanismo que opera en estas flores puede ser similar al que opera en flores acampanadas en las que las características espectrales de los ecos cambian con el ángulo de incidencia de la llamada (von Helversen *et al.*, 2002). Adicionalmente, en el estudio realizado por Balleri y colaboradores (2012), el análisis ecoacústico de la flor *Cobaea scandens* (Polemoniaceae) señala que los ecos poseen características diferentes en los dominios de tiempo y frecuencia de acuerdo a la morfología floral entre flores vírgenes, secas y sin algunas estructuras florales. Por lo que sugieren que estas diferencias son percibidas por los murciélagos y les ayudan a determinar qué flores visitar.

Si bien en este estudio no se evaluó la importancia del olor en la discriminación de flores, puede existir la posibilidad que éstas señales jueguen un papel complementario a la morfología de la flor de dos días de madurez para que sean las más llamativos para los murciélagos. En un estudio comportamental de *A. peruana* y *A. aequatoris*, se evaluó la importancia de esta señal como una estrategia a pequeña escala para que los murciélagos encuentren su alimento. A pesar de que en dicho estudio se evaluaron distintas formas y olores en ambientes complejos (con vegetación espesa); el resultado de la investigación comprueba la significativa importancia del olor en este tipo de ambientes. No obstante, las formas utilizadas no representan condiciones naturales de las flores, ya que no poseían formas cóncavas o tubulares que puedan generar eco a las llamadas de ecolocación (Serrano, 2011). Tanto las señales acústicas como olfativas de las flores son importantes para que los murciélagos las puedan encontrar. Sin embargo, la preferencia por un estado de madurez específico y por su respectivo cambio morfológico indica que el eco de las flores se ve consecuentemente alterado y que tal variación en el eco percibido facilita la discriminación por parte de los murciélagos.

## 7. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Las llamadas de ecolocación de los murciélagos nectarívoros del género *Anoura*, son de baja intensidad y alta frecuencia, características que responden al patrón de llamadas de la mayor parte de especies dentro de la familia Phyllostomidae. En base a las grabaciones obtenidas y a sus respectivos análisis se determinó que las grabaciones de este grupo de murciélagos tiene mejor calidad y confiabilidad en carpa que las obtenidas en línea de vuelo; ya que el porcentaje de clasificación correcta de las llamadas de ecolocación es mayor con esta metodología en comparación a las obtenidas en línea de vuelo. Esto se debe a que las grabaciones en carpa simulan el ambiente donde los murciélagos forrajean dentro de un bosque. Para la discriminación de las especies se determinó que los parámetros a ser usados son los relacionados a las frecuencias, seguidos por el ancho de banda y la duración.

Los análisis realizados en este estudio fueron obtenidos en base al segundo armónico de cada pulso, debido a que las grabaciones no captaron el primer y tercer armónico por completo. Se sugiere que las llamadas de filostómidos se realicen con detectores que alcancen frecuencias mayores a los 130 khz, para poder realizar análisis más completos de sus llamadas.

En cuanto a las plantas quieropterofílicas encontradas e identificadas ratifican la importancia de los murciélagos nectarívoros del género *Anoura* como polinizadores en los bosques nublados; se encontraron un total de 20 especies en la cordillera oriental de los Andes, representados por la familia Acanthaceae, Arecaceae, Bromeliaceae, Campanulaceae, Capparaceae y Malvaceae (Bombacoidea), dentro de los registros, se determinaron cuatro morfos de polen no identificados por lo cual se sugiere muestreos más prolongados y en diferentes períodos del año en cada sitio. Con el fin de poder determinar

con mayor precisión qué especies de plantas están siendo polinizadas por estos murciélagos. Con el nuevo registro de polen de la familia Arecaceae, se recomienda realizar análisis de la factibilidad de polinización en esta familia.

Las cantidad de visitas que los murciélagos efectúan en las flores de *Burmeistera glabrata* dependen del el estado de madurez de las flores, donde la flor de segundo día a partir de su apertura es el más visitado, por lo que se concluye que *Anoura aequatoris* tiene preferencia hacia este estado de madurez en particular, en estas flores el eco a las llamadas de ecolocación debe jugar un papel importante para que los murciélagos discriminen estas características, para aseverar esta hipótesis se recomienda realizar las grabaciones de los ecos retornantes proveniente de las flores para distinguir características espectrales del eco asociados a los distintos estados de madurez de las flores.

## 8. LITERATURA CITADA

Arias, E., Cadenillas, R. y Pacheco, V. 2009. Dieta de murciélagos nectarívoros del Parque Nacional Cerros de Amotape, Tumbes. *Revista peruana biológica* 16(2): 187-190.

Baker, H.G. 1961. The adaptation of flowering plants to nocturnal and crepuscular pollinators. *The Quarterly Review of Biology* 36(1):64-73.

Balleri, A., Griffiths, H.D., Baker, C.J., Woodbridge, K. y Holderied, M.W. 2012. Analysis of acoustic echoes from a bat-pollinated plant species: insight into strategies for radar and sonar target classification. *IET Radar, Sonar and Navigation* 6(6):536-544.

Barfod, A.S., Hagen, M. y Borchsenius, F. 2011. Twenty-five years of progress in understanding pollination mechanisms in palms (Arecaceae). *Annals of Botany* 108: 1503-1516.

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.

Brigham, R.M., Kalko E.K.V., Jones, G., Parsons, S. y Limpens, J.G. 2004. Bat echolocation research: tolos, techniques an analysis. *Bat Conservaional International*. Austin, Pp 107-113.

Colinvaux, P., de Oliveira, P.E. y Moreno, J.E. 1999. *Amazon Pollen Manual y Atlas*. Harwood Academic Publishers, Singapore.

Dobat K. y Peikert-Holle T. 1985. *Bluten und fledermause*. Frankfurt am Main: Verlag Waldemar Kramer.

Dressler, S. 2009. Neotropical Marcgraviaceae. En: Milliken, W., B. y Baracat, A. (2009 onwards), Neotropikey – Interactive key and information resources for flowering plants of the Neotropics. Disponible en: <http://www.kew.org/science/tropamerica/neotropikey/families/Marcgraviaceae.htm>. Consultado: Agosto, 2014.

Eick, G.N., Jacobs, D.S. y Matthee, A. 2005. A nuclear DNA phylogenetic perspective on the evolution of echolocation and historical biogeography of extant bats (Chiroptera). *Molecular Biology and Evolution* 22(9): 1869-1886.

Erdmant, G. 1952. *Pollen Morphology and Plant Taxonomy. Angiosperms.* Almqvist and Wiksell, Stockholm. Pp: 539.

Fenton, M.B., Bouchard, S., Vonhof, M.J. y Zigouris, J. 2001. Time-expansion an zero-crossing period meter systems present significantly different views of echolocation calls of bats. *Journal of Mammology* 82(3): 721-727.

Fleming, T.H., Geiselman, C. y Kress, W.J. 2009. The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. *Annals of Botany* 104: 1017 – 1043.

Freeman, P.W. 1995. Nectarivorous feeding mechanisms in bats. *Biological Journal of Linnaean Society* 56: 439-463.

Griffin, D.R. 1958. *Listening in the Dark*, Yale University Press, New Haven CT, Estados Unidos. Pp. 413.

Henríquez, A., Alonso, J.B., Travieso, C.M., Rodríguez-Herrera, B., Bolaños, F., Alpízar, P., López-de-Ipina, K. y Henríquez, P. 2014. An automatic acoustic bat identification system based on the audible spectrum. *Expert Systems with Applications* 41: 5451-5465.

- Hequet, V. Pollen Atlas of bat-pollinated plants of central French Guiana. 2003. Disponible en: [http://www.nybg.org/botany/tlobova/mori/batsplants/batpollination/pollination\\_frameset.htm](http://www.nybg.org/botany/tlobova/mori/batsplants/batpollination/pollination_frameset.htm). Consultada: Marzo, 2014.
- INEFAN. 1998. Plan de Manejo Estratégico del Parque Nacional Sangay. Dirección Nacional de Áreas Naturales y Vida Silvestre. Quito.
- Jarrín-V. P. y Kunz, T.H. 2008 Taxonomic history of the genus *Anoura* (Chiroptera: Phyllostomidae) with insights into the challenges of morphological species delimitation. *Acta Chiropterologica* 10(2):257-269.
- Jones, G. y Teelin E. 2006. The evolution of echolocation in bats. *Trends in Ecology and Evolution*, 21 (3):149-156.
- Kalko, E.K.V. 1995. Insect pursuit, prey capture and echolocation in pipistrelle bats (Microchiroptera). *Animal Behavior* 50(4):861:880
- Kalko, E.K.V. 2004. Neotropical leaf-nosed bats (Phyllostomidae): “whispering” bats or candidates for acoustic surveys? En: *Bat echolocation research: tools, techniques, and analysis* (Brigham, R.M., Kalko, E.K.V., Jones, G., Parsons, S. y Limpens, H.J.G.A., eds) Bat Conservation International, Austin, Pp 63-69.
- Knudsen, J.T. y Klitgaard, B.B. 1998. Floral scent and pollination in *Browneopsis disepala* (Leguminosae: Caesalpinioideae) in western Ecuador. *Brittonia* 50(2): 174-182.
- Korine, C. y Kalko, E.K.V. 2005. Fruit detection and discrimination by small fruit-eating bats (Phyllostomidae): echolocation call design and olfaction. *Journal of Behavioral Ecology and Sociobiology* 59(1):12-23.

Li, G., Wang, J., Rossiter, S.J., Jones, G., Cotton, J.A. y Zhang, S. 2008. The Hearing gene *Prestin* reunites echolocating bats. *PlosOne* 2(9): e900.

Lozano, P. 2011. Flora de las estribaciones andinas de la provincial del Napo. Quito: ECOBONA, Serie de Investigación y Sistematización No. 20. Programa Regional ECOBONA-INTERCOOPERATION. Pp: 57.

Mantilla-Meluk, H. y Baker, R.J., 2006. Systematics of small *Anoura* (Chiroptera: Phyllostomidae) from Colombia, with description of a new species. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University* 261:1-18.

Mantilla-Meluk, H. y Baker, R.J., 2010. New species of *Anoura* (Chiroptera: Phyllostomidae) from Colombia, with systematic remarks and notes on the distribution of the *A. geoffroyi* complex.. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University* 292:1-19.

Ministerio del Ambiente del Ecuador. 2013. Sistema de clasificación de los ecosistemas del Ecuador continental. Quito, Subsecretaría de Patrimonio Natural.

Moss, C.F. y Surlykke, A. 2001. Auditory scene analysis by echolocation in bats. *Journal of Acoustical Society of America* 110(4):2207-2226.

Muchhala, N. 2006. The pollination biology of *Burmeistera* (Campanulaceae): specialization and syndromes. *American Journal of Botany* 93(8): 1081–1089.

Muchhala, N. y Jarrín-V, P. 2002. Flower visitation by bats in cloud forests of Western Ecuador. *Biotropica* 34(3):387-395.

Muchhala, N. y Thomson, J.D. 2009. Going to great lengths: selection for long corolla tubes in an extremely specialized bat-flower mutualism. *Proceedings of the Royal Society B* 276:2147-2152.

Muchhala, N. y Thomson, J.D. 2010. Fur versus feathers: pollen delivery by bats and hummingbird and consequences for pollen production. *The American Naturalist* 175(6):717-726.

Parsons, S. y Szewczak, J.M. 2009. Detecting, recording, and analyzing the vocalizations of bats. In: Kunz, T.H. and Parsons, S. (eds), *Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats*. Johns Hopkins University Press, Baltimore. Pp. 99-111.

Rivera-Parra, P. 2011. Caracterización de la fauna de los quirópteros del Parque Nacional Yasuní en base a llamadas de ecolocación. *Disertación de Licenciatura*. 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

Rojas, D., Vale, A., Ferrero, V. y Navarro, L. 2011. When did plants become important to leaf-nosed bats? Diversification of feeding habits in the family Phyllostomidae. *Molecular Ecology* 20:2217-2228.

Sazima, M., Buzato, S. y Sazima, I. 1999. Bat-pollinated flower assemblages and bat visitors at two Atlantic forest sites in Brazil. *Annals of Botany* 83: 705-712.

Schnitzler, H-U, Moss, C. y Denzinger, A. 2003. From spatial orientation to food acquisition in echolocating bats. *Trends in Ecology and Evolution* 18(8): 386-394.

Serrano, D. 2011. Estrategias a pequeña escala utilizadas por los murciélagos nectarívoros: *Anoura geoffroyi* y *Anoura caudifer* (Phyllostomidae: Glossophaginae) para localizar fuentes de alimento. Disertación de Licenciatura. Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Quito, Ecuador.

Simmons, N.B. 1994. The case for chiropteran monophyly. *American Museum of Natural History Novitates*. 3103:1–54.

Simmons, N.B., Seymour, K.L., Habersetzer, J. y Gunnell, G.F. 2008. Primitive early Eocene bat from Wyoming and the evolution of flight and echolocation. *Nature*: 451:818-821.

Simons, R., Holderied, M.W., Koch, C.U. y von Helversen, O. 2011. Floral acoustics: conspicuous echos of dish-shaped leaf attract bat pollinators. *Science* 333: 631

Stich, K.P. y Winter, Y. 2006. Lack of generalization of object discrimination between spatial contexts by a bat. *The Journal of Experimental Biology* 209: 4802-4808.

Szewezak, J.M. 2004. Advanced analysis techniques for identifying bat species. En: *Bat echolocation research: tools, techniques, and analysis* (Brigham, R.M., Kalko, E.K.V., Jones, G., Parson, S. y Limpens, H.J.G.A.,eds). Bat Conservation International, Austin, Pp 121-127.

Teeling, E.C. 2009. Hear, hear: the convergent evolution of echolocation in bats?. *Trends in Ecology and Evolution* 24(7): 351-354

The Global Biodiversity Information Facility: GBIF Backbone Taxonomy, 2013-07-01.  
En: <http://www.gbif.org/species/2732335> on 2014-10-08

The Muchhala Lab. University of Missouri – St. Louis. Disponible en :[http://www.umsl.edu/~muchhalan/Bat\\_Flower\\_Pix.html](http://www.umsl.edu/~muchhalan/Bat_Flower_Pix.html). Consultado: Septiembre, 2014.

Thiele, J. y Winter, Y. 2005. Hierarchical strategy for relocation of food targets in flower bats: spatial Bmemory versus cue-directed search. *Animal Behaviour* 69:315-327.

Tirira, D. G. 2014. Lista actualizada de especies de mamíferos en el Ecuador. Versión 2014.1. Asociación Ecuatoriana de Mastozoología, Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador y Fundación Mamíferos y Conservación. Quito. <[www.mamiferosdeecuador.com](http://www.mamiferosdeecuador.com)> (actualización / updated: 2014-03-17).

Tripp, E.A. 2010. Taxonomic revision of *Ruellia* section *chiropterophila* (Acanthaceae): a lineage of rare and endemic species from Mexico. *Systematic Botany* 35(3): 629-661.

Tschapka, M. 2003. Pollination of the understory palm *Calyptranthes ghiesbreghtiana* by hovering and perching bats. *Biological Journal of the Linnean Society* 80: 281-288.

Von Helversen, D., Holderied, M.W. y Von Helversen, O. 2002. Echoes of bat-pollinated bell-shaped flowers: conspicuous for nectar-feeding bats? *The Journal of Experimental Biology* 206:1025-1034.

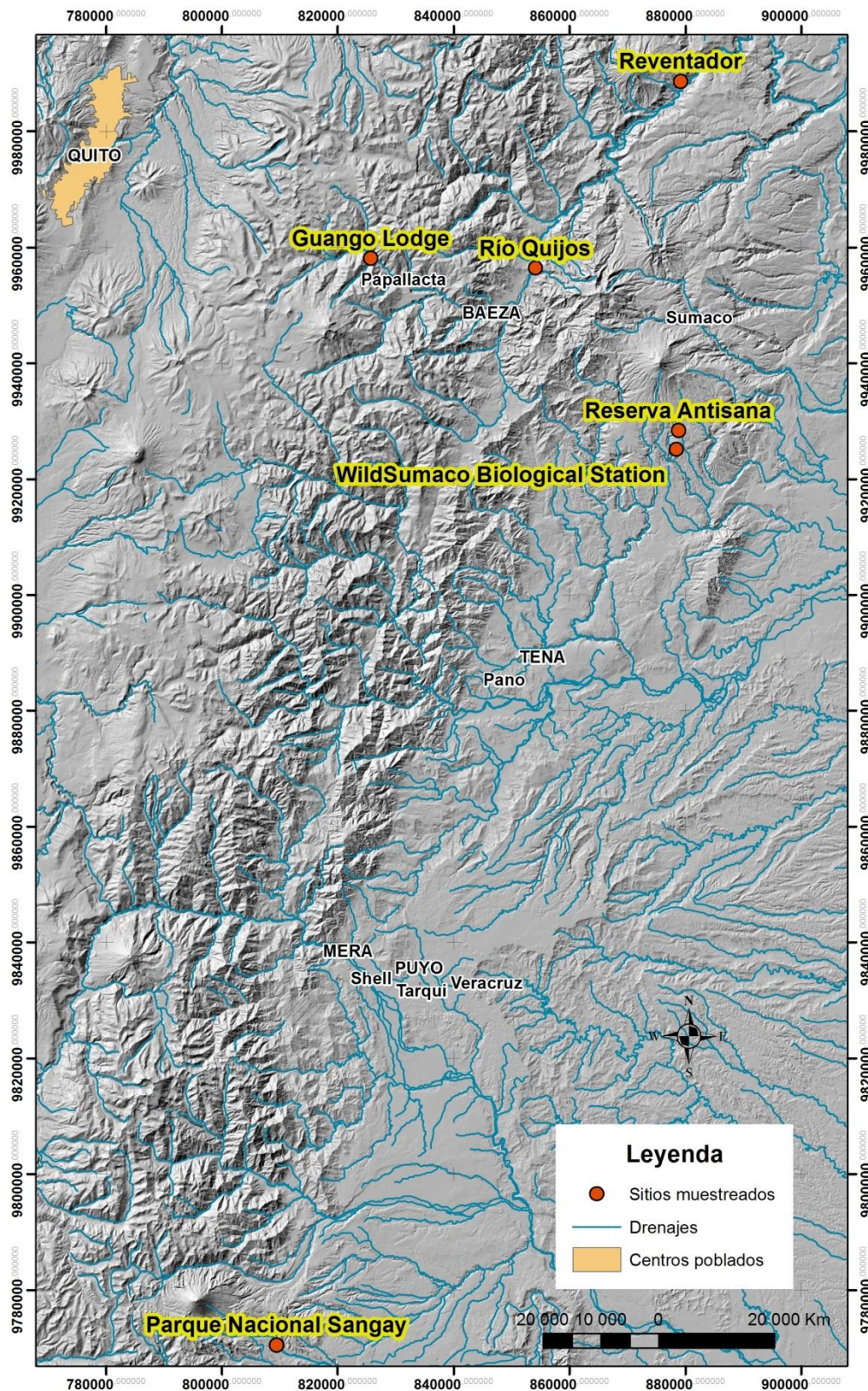
Von Helversen, D., Von Helversen, O. 2003. Object recognition by echolocation: nectar-feeding bat exploiting the flowers of a rain forest vine. *Journal of Comparative Physiology* 189:327-336.

Ward, M., Dick, C.W., Gribel, R. y Lowe, A.J. 2005. To self, or not to self... A review of outcrossing and pollen-mediated gene flow in neotropical trees. *Heredity* 95: 246–254.

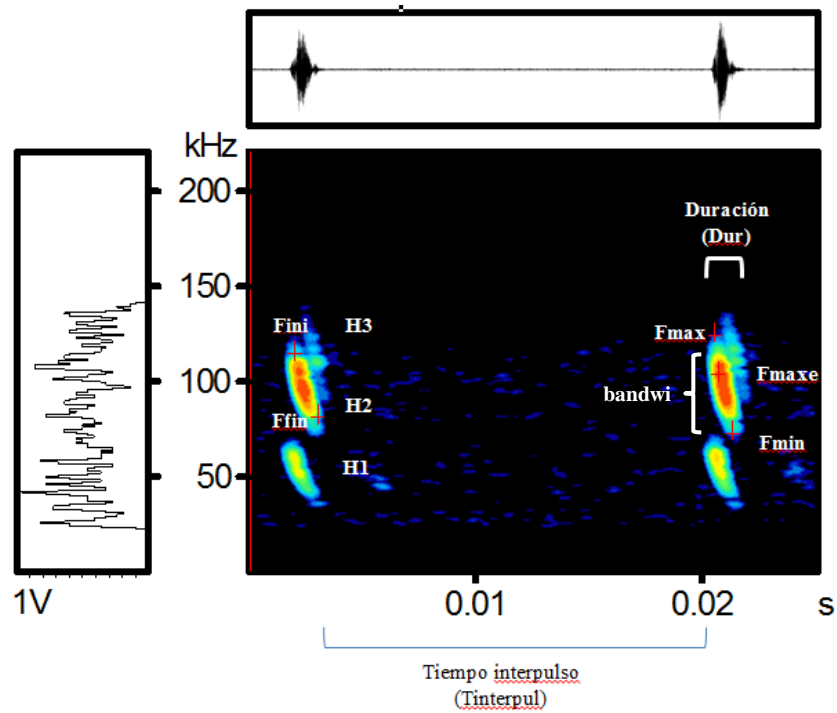
Wildsumaco Biological Station. Disponible en: [www.wildsumacobio.org](http://www.wildsumacobio.org). Consultado: Agosto, 2014.

Winter, Y. y Sitch, K.P. 2005. Foraging in a complex naturalistic environment: capacity of spatial working memory in flower bats. *The Journal of Experimental Biology* 208:539-548.

## 9. FIGURAS



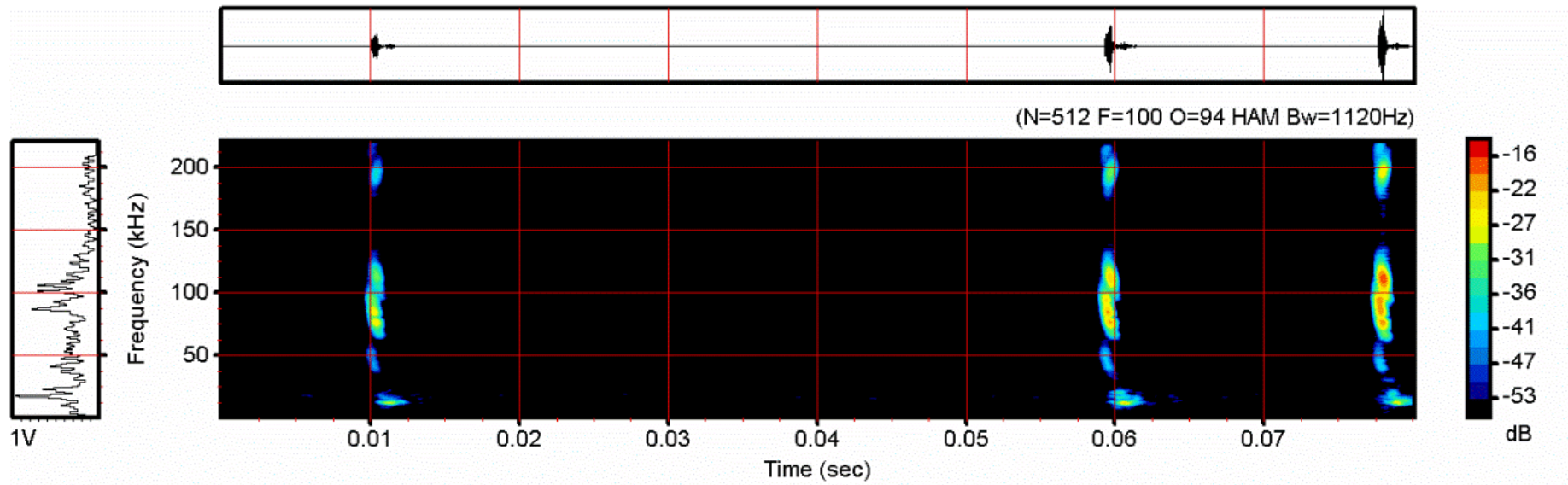
**Figura 1.** Sitios de muestreo. En la provincia de Napo: Río Quijos, Reventador, Reserva Antisana y WildSumaco Biological Station; Pichincha: Guango Lodge; Morona Santiago: Parque Nacional Sangay.



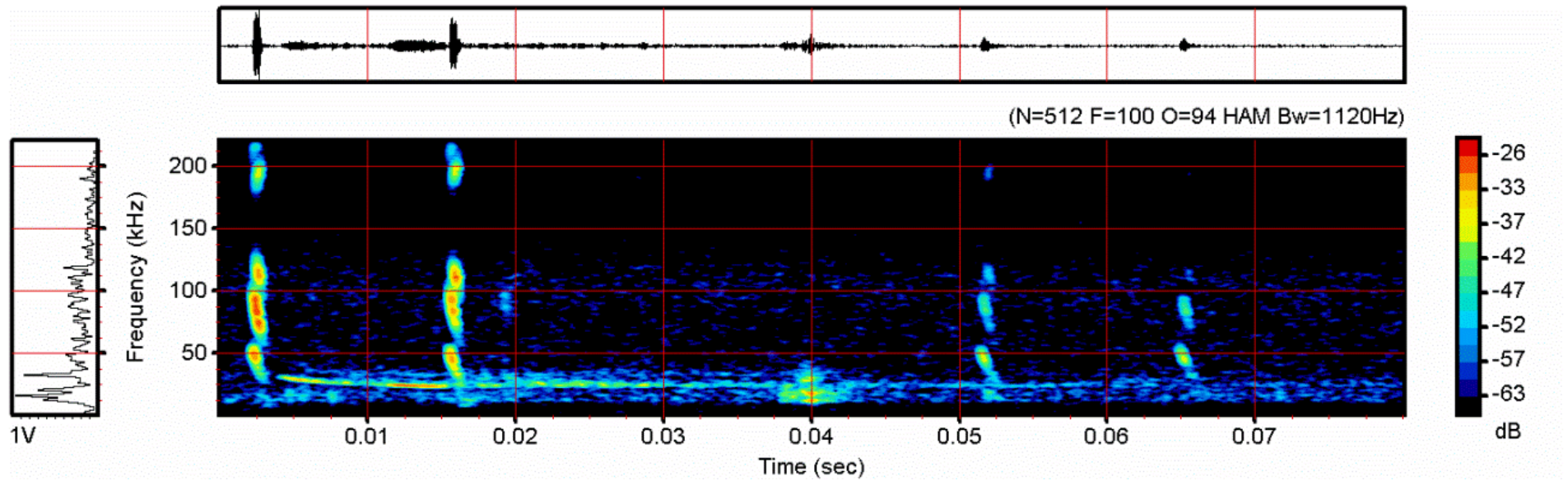
**Figura 2.** Parámetros medidos en las llamadas de ecolocación de los murciélagos de tres especies del género *Anoura*. Fini: frecuencia inicial, Ffin: frecuencia final, Fmax: frecuencia máxima, Fmin: frecuencia mínima, Fmaxe: frecuencia máxima energía, H1: armónico uno, H2: armónico dos, H3: armónico tres, Dur: duración, Tinterpul: tiempo interpulsos, bandwi: ancho de banda. El color muestra la cantidad de energía de las llamadas, mostrando rojo mayor intensidad y azul la menor.



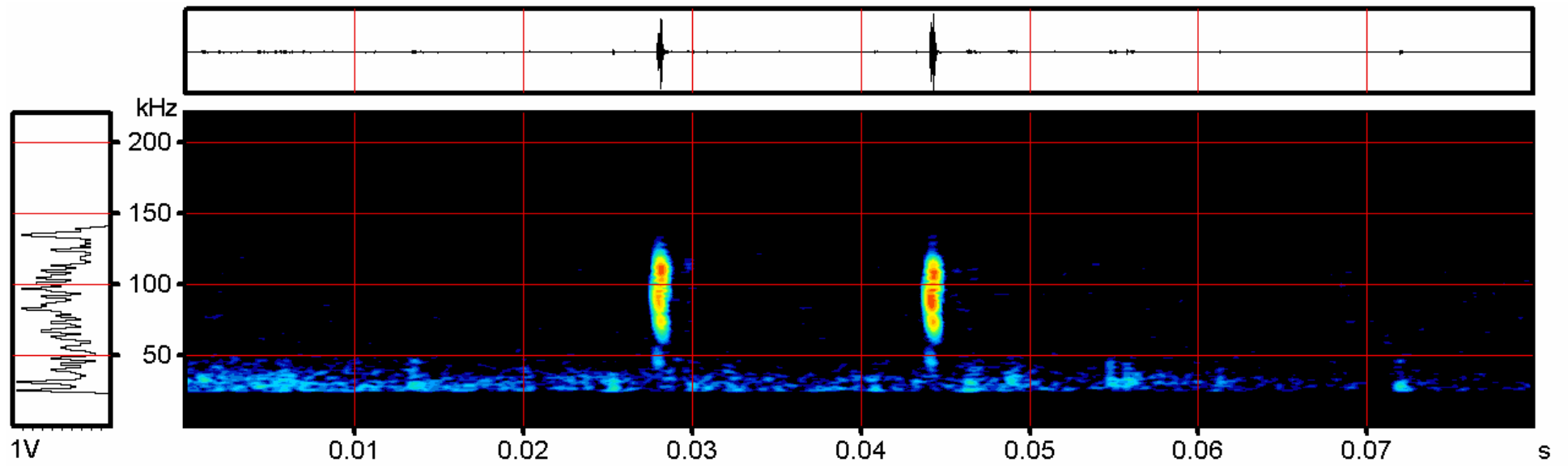
**Figura 3.** Preparación de las flores de *Burmeistera glabrata* para la experimentación: a) Seguimiento de madurez floral; b) Flores preparadas para la experimentación.



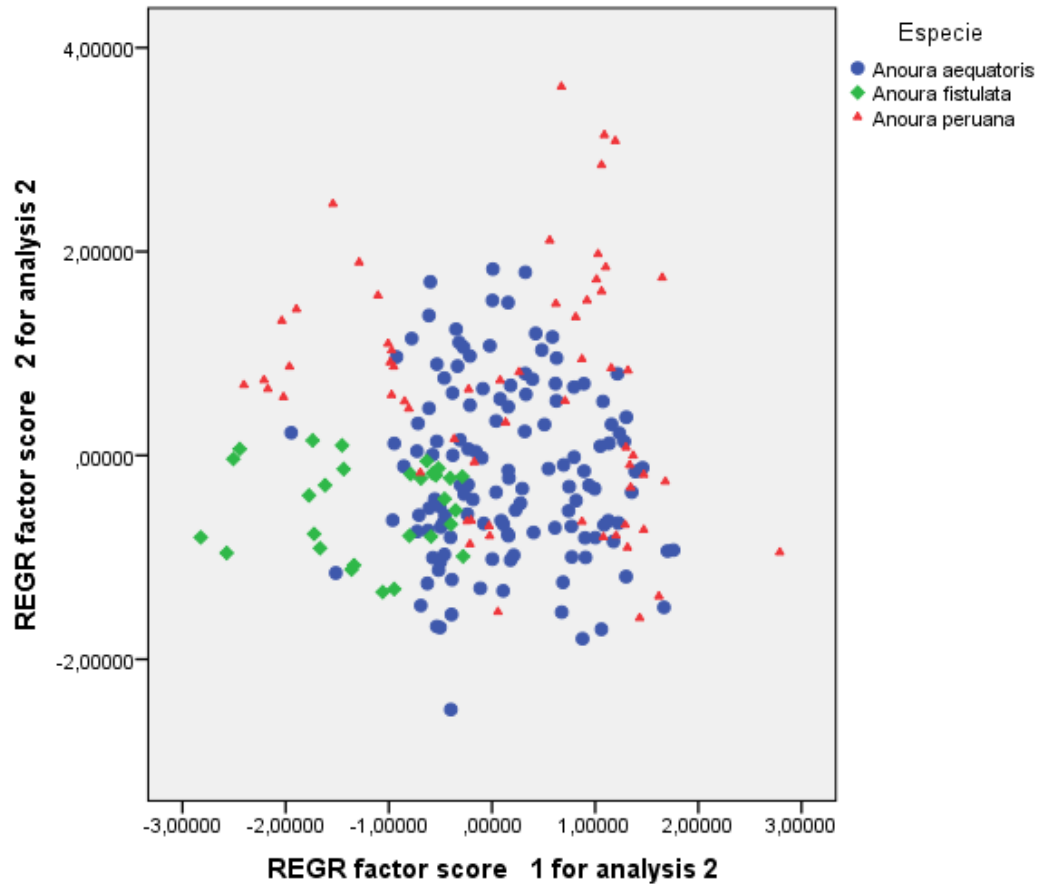
**Figura 4.** Espectrograma de las llamadas de ecolocación de *Anoura aequatoris*. Se muestran tres pulsos, uno simple y dos consecutivos, cada pulso posee tres armónicos.



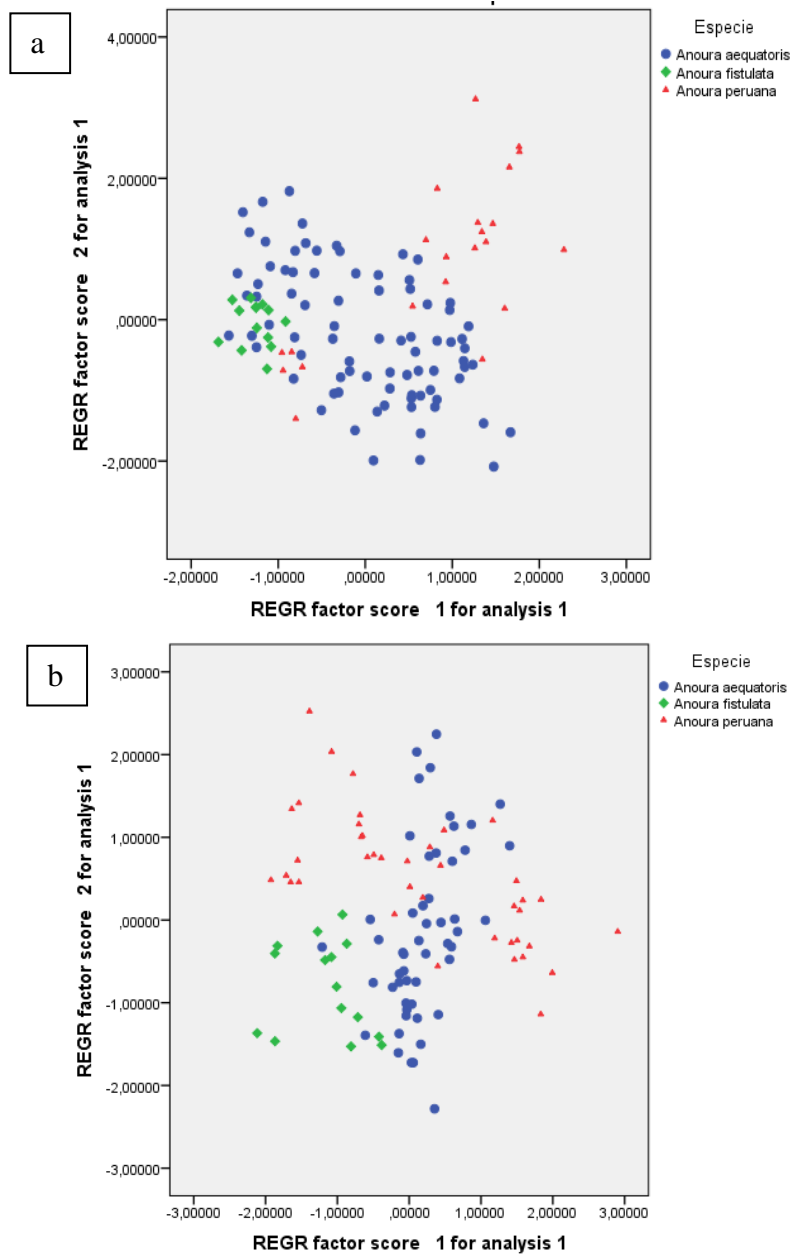
**Figura 5.** Espectrograma de las llamadas de ecolocación de *Anoura peruana*. Se muestran cuatro pulsos, dos consecutivos.



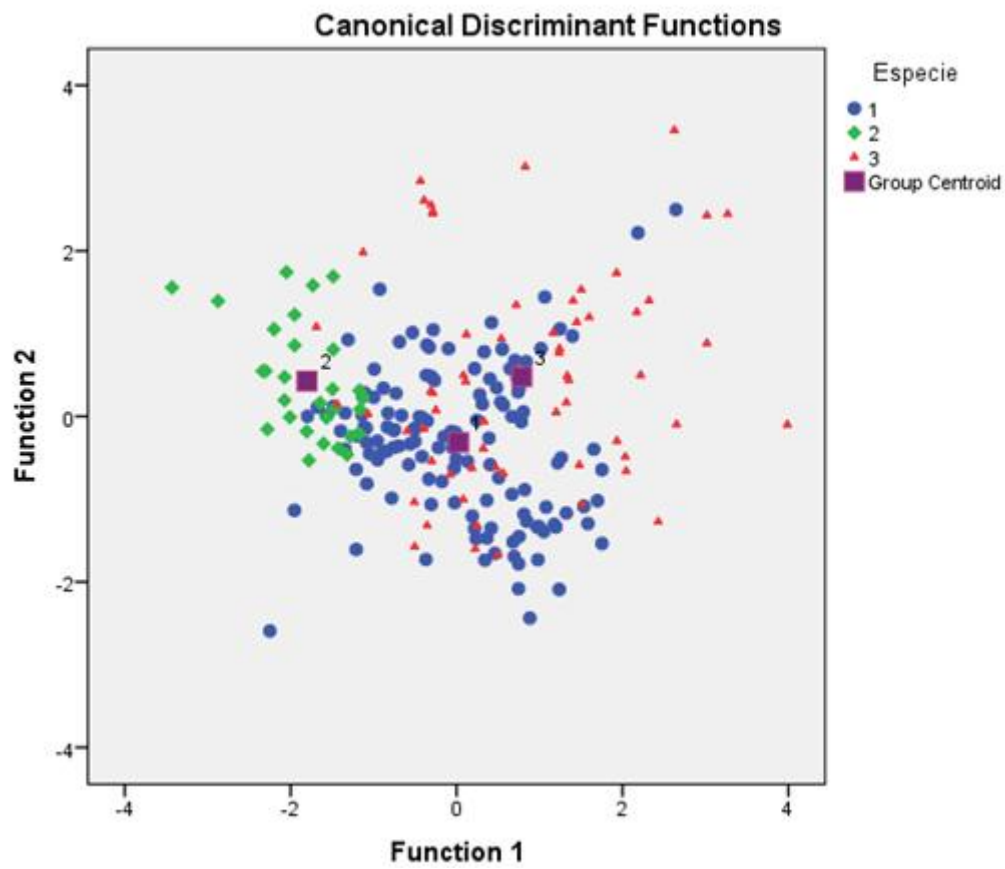
**Figura 6.** Espectrograma de las llamadas de ecolocación de *Anoura fistulata*. Se muestran dos pulsos consecutivos, con tres armónicos prominentemente inclinados.



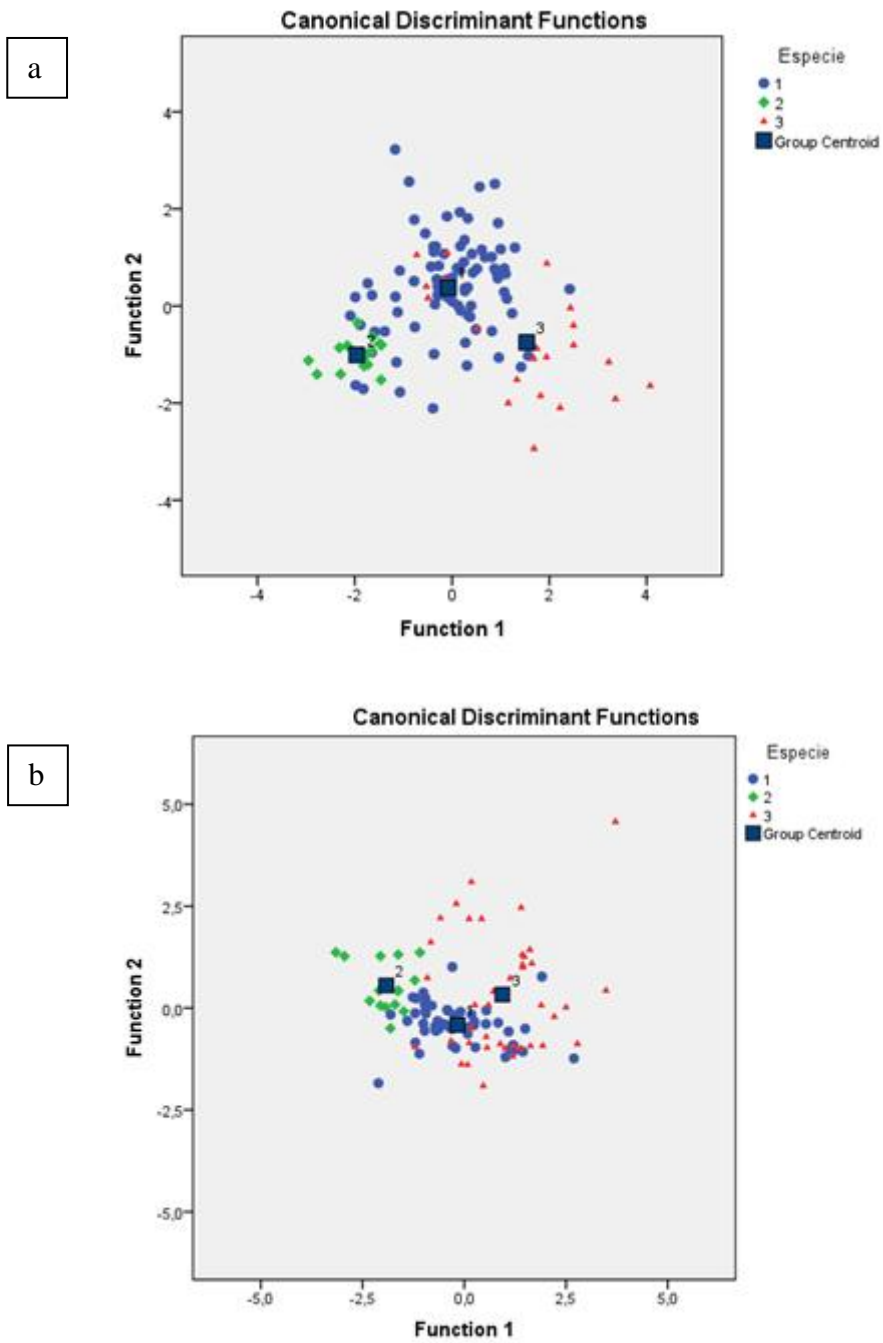
**Figura 7.** Análisis de componentes principales para las dos metodologías (combinación entre carpa y línea de vuelo).



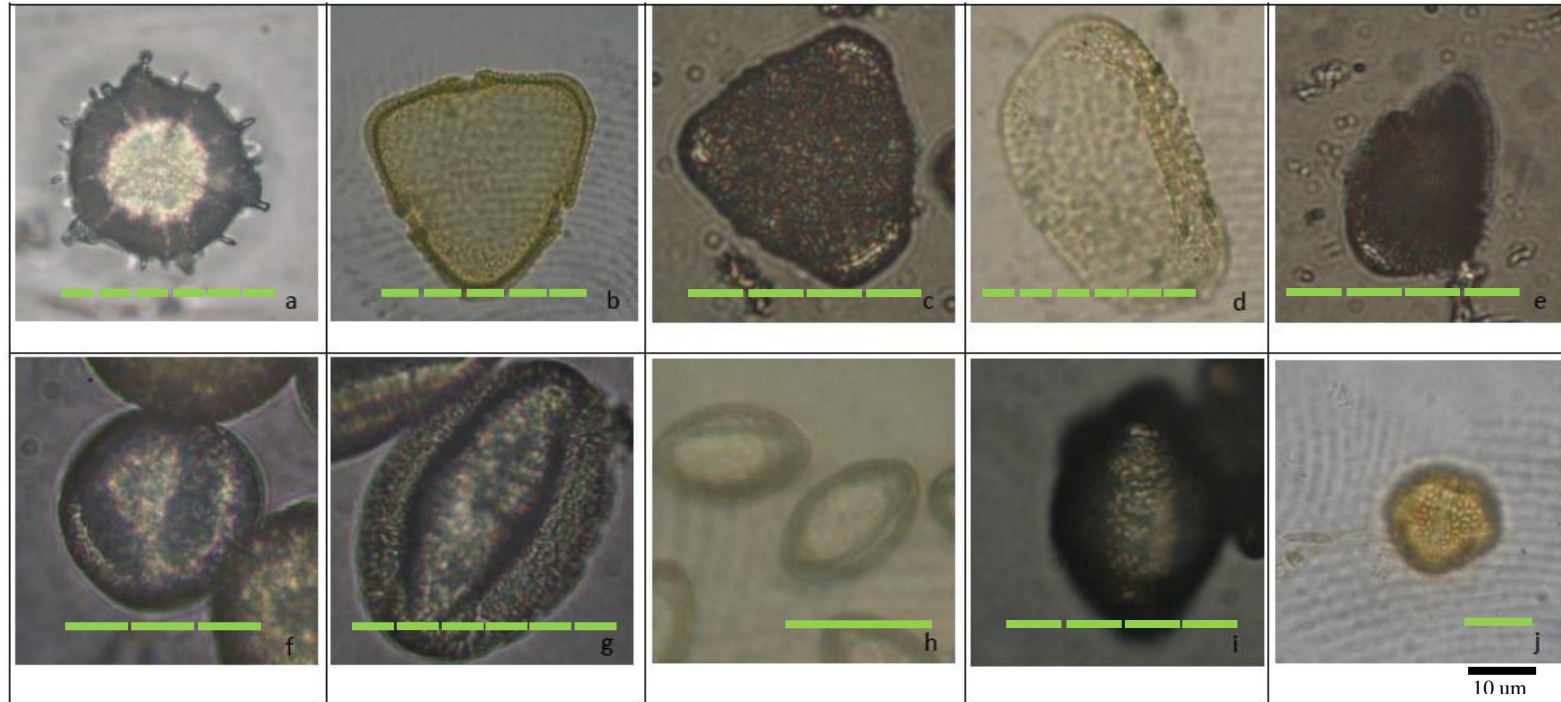
**Figura 8.** Análisis de componentes principales de los pulsos de las tres especies del género *Anoura*; a) Grabaciones en carpa, b) Grabaciones en línea de vuelo.



**Figura 9.** Análisis discriminante de todas las pistas procedentes de las tres especies del género *Anoura*. Especie 1 (círculo azul): *Anoura aequatoris*, Especie 2 (Rombo verde): *Anoura fistulata*, Especie 3 (triángulo rojo): *Anoura peruana*, y Group Centroid: indica el punto medio de cada grupo.



**Figura 10.** Análisis discriminante de los pulsos de las tres especies del género *Anoura*; a) Grabaciones en carpa, b) Grabaciones en línea de vuelo. Especie 1 (círculo azul): *Anoura aequatoris*, Especie 2 (Rombo verde): *Anoura fistulata*, Especie 3 (triángulo rojo): *Anoura peruana* y Group Centroid: indica el punto medio de cada grupo.



**Figura 11.** Granos de polen encontrados en los murciélagos; a) Arecaceae: Sp 1, b) Bombacaceae: *Pachira insignens*, c) Bombacaceae: *Pachira aquatica*, d) Bromeliaceae: Sp. 1, e) Bromeliaceae: Sp. 2, f) Campanulaceae: *Burmeistera succulenta*, g) Campanulaceae: *Burmeistera glabrata*, h) Capparaceae: *Cleome* sp., i) Morfo 1, j) Morfo 2



**Figura 12.** Estados de madurez floral de *Burmeistera borjensis* y *Burmeistera glabrata* desde su apertura hasta el cuarto día de apertura, vista lateral y frontal.

**10. TABLAS**

**Tabla 1.** Localidades, coordenadas UTM, periodos de trabajo en campo, y esfuerzo de captura.

Localidad	Coordenadas UTM		Zona	Datum	Fecha		Número de días	Esfuerzo de captura (Horas)
	Este	Norte			Desde	Hasta		
Reserva Antisana	210847	9928435	18M	WGS84	02/10/2013	12/10/2013	10	240
WildSumaco Biological Station	210755	9925707	18M	WGS84	26/11/2013	08/12/2013	13	312
Río Quijos	186185	9956428	18M	WGS84	24/02/2014	05/03/2014	9	216
Reventador	211222	9988706	18M	WGS84	26/05/2014	03/06/2014	8	192
Parque Nacional Sangay	809439	9770507	17M	WGS84	03/01/2014	11/01/2014	8	160
Guango Lodge	825707	9958127	17M	WGS84	25/08/2014	30/08/2014	5	80

**Tabla 2.** Estadísticos descriptivos de las características de las llamadas de tres especies del género *Anoura*, media, desviación estándar para cada metodología.

Especie	Número de pulsos	Método	Frecuencia máxima (Khz)	Frecuencia mínima (Khz)	Frecuencia inicial (Khz)	Frecuencia final (Khz)	Frecuencia máxima energía (Khz)	Ancho de banda (Khz)	Duración (ms)	Sweep rate (Khz/ms)	Tinterpulsos (ms)
<i>Anoura aequatoris</i>	82	Carpa	110,03 ± 5,93	65,17 ± 6,37	104,07 ± 5,2	75,82 ± 7,19	91,35 ± 6,4	44,86 ± 6,07	0,88 ± 0,23	53,98 ± 13,79	6,05 ± 7,76
	52	Zip line	105,19 ± 7,04	62,45 ± 2,33	98,48 ± 6,54	69,82 ± 3,82	84,58 ± 17,56	42,73 ± 6,56	0,86 ± 0,18	50,88 ± 9,33	7,28 ± 8,73
	134	Total	108,15 ± 6,78	64,12 ± 5,34	101,9 ± 6,35	73,5 ± 6,76	88,72 ± 12,42	44,04 ± 6,33	0,87 ± 0,22	52,78 ± 12,31	6,53 ± 8,14
<i>Anoura fistulata</i>	14	Carpa	100,64 ± 1,74	58,40 ± 2,21	97,35 ± 1,8	64,59 ± 2,02	87,5 ± 2,03	42,24 ± 2,39	0,84 ± 0,07	50,85 ± 5,52	7,42 ± 9,09
	15	Zip line	91,66 ± 5,11	52,31 ± 5,16	84,76 ± 5,04	56,62 ± 6,28	70,7 ± 4,00	39,35 ± 5,06	0,94 ± 0,15	42,74 ± 8,89	6,19 ± 10,84
	29	Total	96,00 ± 5,94	55,25 ± 5,02	90,84 ± 7,43	60,47 ± 6,17	78,81 ± 9,11	40,74 ± 4,2	0,89 ± 0,13	46,66 ± 8,41	6,78 ± 9,87
<i>Anoura peruana</i>	22	Carpa	117,88 ± 9,72	69,25 ± 3,8	111,73 ± 8,64	76,57 ± 3,85	94,59 ± 8,61	48,62 ± 8,49	1,18 ± 0,29	42,1 ± 5,86	7,88 ± 9,94
	40	Zip line	108,12 ± 8,99	61,28 ± 13,22	98,73 ± 10,94	70,26 ± 13,21	88,76 ± 10,3	46,83 ± 5,93	1,01 ± 0,31	49,75 ± 12,05	6,43 ± 8,12
	62	Total	111,58 ± 10,31	64,11 ± 11,47	103,34 ± 11,9	72,5 ± 11,22	90,83 ± 10,06	47,47 ± 6,93	1,07 ± 0,31	47,04 ± 10,88	6,94 ± 8,75

**Tabla 3.** Registro de plantas visitadas en base al polen encontrado en las tres especies del género *Anoura* y plantas con características quiropterofílicas en las seis localidades de muestreo.

Familia y Especie	Reserva Antisana	WildSumaco Biological Station	Río Quijos EcoLodge	El Reventador	Guango Lodge	Parque Nacional Sangay
<b>Campanulaceae</b>						
<i>Burmeistera glabrata</i>	x	x	x			x
<i>Burmeistera</i> sp.				x		
<i>Burmeistera sodiroana</i>					x	
<i>Burmeistera cuyujensis</i>					x	
<i>Burmeistera succulenta</i>	x					
<i>Burmeistera succulenta</i> var.	x	x				
<i>Burmeistera ceratocarpa</i>				x		
<b>Capparaceae</b>						
<i>Cleome</i> sp.					x	
<b>Marcgraviaceae</b>						
<i>Marcgravia</i> sp. 1	x		x			
<i>Marcgravia</i> sp. 2						x
<b>Malvaceae (Bombacoidea)</b>						
<i>Pachira insignens</i>						x
<i>Pachira acquatica</i>						x
<b>Bromeliaceae</b>						
Sp. 1	x		x			
Sp. 2						x
<b>Acanthaceae</b>						
<i>Aphelandra accanthus</i>					x	
<b>Arecaceae</b>						
Sp. 1		x				
<b>No identificado</b>						
Morpho 1		x				
Morpho 2		x				
Morpho 3			x			
Morpho 4						x
<b>TOTAL</b>	5	6	4	2	4	6

**Tabla 4.** Registro de polen encontrado en las tres especies del género *Anoura* en las estribaciones orientales de los Andes.

No.	Familia, Especie	1. <i>Anoura aequatoris</i>	2. <i>Anoura fistulata</i>	3. <i>Anoura peruana</i>
<b>Campanulaceae</b>				
1	<i>Burmeistera glabrata</i>	x		
2	<i>Burmeistera sodiroana</i>			x
3	<i>Burmeistera cuyujensis</i>			x
4	<i>Burmeistera succulenta</i>	x		x
5	<i>Burmeistera succulenta</i> var.	x		
<b>Capparaceae</b>				
6	<i>Cleome</i> sp.			x
<b>Marcgraviaceae</b>				
7	<i>Marcgravia</i> sp. 1	x		x
8	<i>Marcgravia</i> sp. 2		x	
<b>Malvaceae</b>				
9	<i>Pachira insignens</i>		x	
10	<i>Pachira acquatica</i>		x	
<b>Bromeliaceae</b>				
11	Sp. 1	x		x
12	Sp. 2		x	
<b>Arecaceae</b>				
13	Sp. 1	x		
<b>No identificado</b>				
14	Morpho 1	x		
15	Morpho 2	x		
16	Morpho 3	x		
17	Morpho 4		x	
<b>TOTAL</b>		9	5	7

## **11. ANEXOS**

**Anexo 1.** Análisis de varianza de las llamadas de ecolocación entre las dos metodologías usadas.

		Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Fmax	Between Groups	2016,903	1	2016,903	27,246	,000
	Within Groups	16507,643	223	74,025		
	Total	18524,546	224			
Fmin	Between Groups	1153,602	1	1153,602	19,271	,000
	Within Groups	13349,536	223	59,863		
	Total	14503,138	224			
Fini	Between Groups	3642,066	1	3642,066	52,924	,000
	Within Groups	15346,058	223	68,816		
	Total	18988,124	224			
Ffin	Between Groups	2366,390	1	2366,390	31,824	,000
	Within Groups	16581,773	223	74,358		
	Total	18948,163	224			
Fmaxe	Between Groups	2989,677	1	2989,677	22,972	,000
	Within Groups	29022,663	223	130,146		
	Total	32012,341	224			
Bandwi	Between Groups	119,798	1	119,798	2,780	,097
	Within Groups	9610,331	223	43,096		
	Total	9730,129	224			
Dur	Between Groups	,001	1	,001	,008	,928
	Within Groups	14,203	223	,064		
	Total	14,204	224			
Sweepate	Between Groups	242,422	1	242,422	1,746	,188
	Within Groups	30966,167	223	138,862		

	Total	31208,589	224			
	Between Groups	3,751	1	3,751	,052	,821
Tinterpul	Within Groups	16223,760	223	72,752		
	Total	16227,511	224			

**Anexo 2.** Análisis de componentes principales (PCA) de todas las pistas obtenidas de las tres especies del género *Anoura*.

**Total Variance Explained**

Component	Initial Eigenvalues			Extraction Sums of Squared Loadings	
	Total	% of Variance	Cumulative %	Total	% of Variance
1	4,127	45,850	45,850	4,127	45,850
2	2,108	23,422	69,272	2,108	23,422
3	1,165	12,948	82,220	1,165	12,948
4	,869	9,654	91,874		
5	,507	5,630	97,504		
6	,120	1,339	98,843		
7	,063	,695	99,538		
8	,042	,462	100,000		
9	-4,823E-016	-5,358E-015	100,000		

**Total Variance Explained**

Component	Extraction Sums of Squared Loadings
	Cumulative %
1	45,850
2	69,272
3	82,220
4	
5	
6	
7	

8	
9	

Component Matrix<sup>a</sup>

	Component		
	1	2	3
Fmax	,871	,446	,046
Fmin	,888	-,156	-,315
Fini	,910	,318	-,043
Ffin	,920	-,177	-,110
Fmaxe	,746	,080	-,037
Bandwi	,117	,806	,449
Dur	-,307	,889	-,303
Sweeprate	,480	-,484	,657
Tinterpul	-,095	,270	,569

Extraction Method: Principal Component Analysis.<sup>a</sup>

a. 3 components extracted.

**Anexo 3.** Análisis de componentes principales de las llamadas obtenidas en carpa.**Total Variance Explained<sup>a</sup>**

Component	Initial Eigenvalues			Extraction Sums of Squared Loadings	
	Total	% of Variance	Cumulative %	Total	% of Variance
1	3,709	41,216	41,216	3,709	41,216
2	2,357	26,192	67,408	2,357	26,192
3	1,295	14,388	81,795	1,295	14,388
4	,906	10,072	91,867		
5	,462	5,137	97,003		
6	,166	1,848	98,852		
7	,056	,621	99,473		
8	,047	,527	100,000		
9	4,441E-016	4,934E-015	100,000		

**Total Variance Explained<sup>a</sup>**

Component	Extraction Sums of Squared Loadings
	Cumulative %
1	41,216
2	67,408
3	81,795
4	
5	
6	
7	
8	

9	
---	--

Extraction Method: Principal Component Analysis.<sup>a</sup>

**Component Matrix<sup>a,b</sup>**

	Component		
	1	2	3
Fmax	,914	,313	,137
Fmin	,806	-,317	-,414
Fini	,943	,248	,050
Ffin	,766	-,470	-,104
Fmaxe	,769	-,178	-,065
Bandwi	,338	,690	,569
Dur	,113	,919	-,325
sweeprate	,177	-,629	,736
Tinterpul	,018	,360	,340

Extraction Method: Principal Component Analysis.<sup>a,b</sup>

**Anexo 4.** Análisis de componentes principales de las llamadas obtenidas en línea de vuelo.

**Total Variance Explained**

Component	Initial Eigenvalues			Extraction Sums of Squared Loadings	
	Total	% of Variance	Cumulative %	Total	% of Variance
1	4,513	50,143	50,143	4,513	50,143
2	1,849	20,545	70,688	1,849	20,545
3	1,109	12,318	83,006	1,109	12,318
4	,782	8,688	91,694		
5	,565	6,273	97,967		
6	,107	1,189	99,156		
7	,048	,531	99,687		
8	,028	,313	100,000		
9	-3,469E-017	-3,855E-016	100,000		

**Total Variance Explained**

Component	Extraction Sums of Squared Loadings
	Cumulative %
1	50,143
2	70,688
3	83,006
4	
5	
6	
7	
8	
9	

Extraction method: Principal Component Analysis

**Component Matrix<sup>a</sup>**

	Component		
	1	2	3
Fmax	,842	,503	-,027
Fmin	,921	-,148	-,199
Fini	,894	,317	-,085
Ffin	,947	-,067	-,067
Fmaxe	,672	,234	-,068
Bandwi	-,084	,905	,234
Dur	-,590	,722	-,301
Sweeprate	,660	-,214	,506
Tinterpul	-,125	,169	,807

Extraction Method: Principal Component Analysis.<sup>a</sup>

a. 3 components extracted.

**Anexo 5.** Análisis Discriminante de los pulsos obtenidos a partir de las tres especies del género *Anoura*

**Group Statistics**

Especien	Mean	Std. Deviation	Valid N (listwise)	
			Unweighted	Weighted
Total tinterpul	6,674978	8,5114185	225	225,000

**Variables Failing Tolerance Test<sup>a</sup>**

	Within-Groups Variance	Tolerance	Minimum Tolerance
bandwi	39,399	,000	,000

All variables passing the tolerance criteria are entered simultaneously.<sup>a</sup>

a. Minimum tolerance level is ,001.

**Eigenvalues**

Function	Eigenvalue	% of Variance	Cumulative %	Canonical Correlation
1	,598 <sup>a</sup>	80,3	80,3	,612
2	,147 <sup>a</sup>	19,7	100,0	,358

a. First 2 canonical discriminant functions were used in the analysis.

**Wilks' Lambda**

Test of Function(s)	Wilks' Lambda	Chi-square	df	Sig.
1 through 2	,545	132,452	16	,000
2	,872	29,983	7	,000

**Standardized Canonical Discriminant  
Function Coefficients**

	Function	
	1	2
Fmax	1,036	,579
Fmin	,013	,869
Fini	-1,213	-,950
Ffin	1,020	-1,063
Fmaxe	,142	,322
dur	,896	,695
sweeprate	,253	,117
tinterpul	,050	-,037

**Structure Matrix**

	Function	
	1	2
Fmax	,772*	-,191
Fini	,584*	-,345
Fmin	,464*	-,448
Fmaxe	,409*	-,161
bandwi <sup>b</sup>	,408*	,298
dur	,271	,782*
Ffin	,583	-,715*
sweeprate	,026	-,656*
tinterpul	,006	,056*

Pooled within-groups correlations between discriminating variables and standardized canonical discriminant functions

Variables ordered by absolute size of correlation within function.

\*. Largest absolute correlation between each variable and any discriminant function

b. This variable not used in the analysis.

**Functions at Group Centroids**

Especien	Function	
	1	2
1,00	,025	-,314
2,00	-1,803	,427
3,00	,788	,478

Unstandardized canonical discriminant functions evaluated at group means

## Classification Statistics

**Classification Processing Summary**

Processed	225
Missing or out-of-range group codes	0
Excluded	
At least one missing discriminating variable	0
Used in Output	225

## Prior Probabilities for Groups

Especien	Prior	Cases Used in Analysis	
		Unweighted	Weighted
1,00	,333	134	134,000
2,00	,333	29	29,000
3,00	,333	62	62,000
Total	1,000	225	225,000

**Classification Results<sup>a</sup>**

	Especien	Predicted Group Membership			Total
		1,00	2,00	3,00	
Original	Count 1,00	76	24	34	134
	2,00	0	29	0	29
	3,00	20	4	38	62
	% 1,00	56,7	17,9	25,4	100,0
	2,00	,0	100,0	,0	100,0
	3,00	32,3	6,5	61,3	100,0

a. 63,6% of original grouped cases correctly classified.

**Anexo 6.** Análisis discriminante de las llamadas obtenidas en carpa**Group Statistics**

Método	Especien	Mean	Std. Deviation	Valid N (listwise)	
				Unweighted	Weighted
Carpa	Total tinterpul	6,552034	8,3197669	118	118,000

**Variables Failing Tolerance Test<sup>a</sup>**

Método	Within-Groups Variance	Tolerance	Minimum Tolerance
Carpa bandwi	39,764	,000	,000

All variables passing the tolerance criteria are entered simultaneously.<sup>a</sup>

a. Minimum tolerance level is ,001.

**Wilks' Lambda**

Método	Test of Function(s)	Wilks' Lambda	Chi-square	df	Sig.
Carpa	1 through 2	,391	104,722	16	,000
	2	,752	31,799	7	,000

**Standardized Canonical Discriminant Function****Coefficients**

Método	Function	Function	
		1	2
Carpa	Fmax	,342	,736
	Fmin	,140	-,356
	Fini	,125	-1,529

Ffin	,634	1,248
Fmaxe	-,172	,160
dur	,568	,444
sweeprate	-,194	,528
tinterpul	,032	,021

**For Método=Carpa**

Método	Function	
	1	2
Fmax	,756*	,012
Fini	,726*	-,144
Fmin	,541*	,131
Fmaxe	,310*	,003
Carpa bandwi <sup>b</sup>	,297*	-,105
Ffin	,499	,611*
sweeprate	-,248	,528*
dur	,461	-,500*
tinterpul	,028	-,156*

Pooled within-groups correlations between discriminating variables and standardized canonical discriminant functions

Variables ordered by absolute size of correlation within function.

\*. Largest absolute correlation between each variable and any discriminant function

b. This variable not used in the analysis.

Classification Results<sup>a</sup>

Método	Especien	Predicted Group Membership			Total	
		1,00	2,00	3,00		
Carpa Original	1,00	59	14	9	82	
	Count	2,00	0	14	0	14
	3,00	6	0	16	22	
	1,00	72,0	17,1	11,0	100,0	
	%	2,00	,0	100,0	,0	100,0
	3,00	27,3	,0	72,7	100,0	

75,4% of original grouped cases correctly classified.

**Anexo 7. Análisis discriminante con la metodología línea de vuelo.****Group Statistics**

Especien	Mean	Std. Deviation	Valid N (listwise)	
			Unweighted	Weighted
Total Tinterpul	6,8106	8,75516	107	107,000

**Variables Failing Tolerance Test<sup>a</sup>**

	Within-Groups Variance	Tolerance	Minimum Tolerance
Bandwi	37,724	,000	,000

All variables passing the tolerance criteria are entered simultaneously.<sup>a</sup>

a. Minimum tolerance level is ,001.

**Wilks' Lambda**

Test of Function(s)	Wilks' Lambda	Chi-square	df	Sig.
1 through 2	,454	79,396	16	,000
2	,854	15,879	7	,026

**Standardized Canonical Discriminant  
Function Coefficients**

	Function	
	1	2
Fmax	-,108	-,543
Fmin	-,069	1,244
Fini	-,410	-1,339
Ffin	1,508	,144
Fmaxe	,231	,235
Dur	1,852	1,982
Sweeprate	1,084	1,238
Tinterpul	,070	-,124

**Structure Matrix**

	Function	
	1	2
Fmax	,714*	-,543
Bandwi <sup>b</sup>	,446*	,237
Fmaxe	,436*	-,244
Fini	,529	-,746*
Ffin	,490	-,661*
Fmin	,319	-,661*
Dur	,139	,613*
Sweeprate	,202	-,446*
Tinterpul	-,001	-,130*

Pooled within-groups correlations between discriminating variables and standardized canonical discriminant functions

Variables ordered by absolute size of correlation within function.

\*. Largest absolute correlation between each variable and any discriminant function

b. This variable not used in the analysis.

#### Classification Results<sup>a</sup>

Especien		Predicted Group Membership			Total
		1,00	2,00	3,00	
Original	Count	1,00	2,00	3,00	
		32	8	12	52
		0	15	0	15
		12	3	25	40
	%	1,00	2,00	3,00	
		61,5	15,4	23,1	100,0
	,0	100,0	,0	100,0	
	30,0	7,5	62,5	100,0	

a. 67,3% of original grouped cases correctly classified.

**Anexo 8.** Análisis descriptivo y análisis de varianza de las visitas realizadas por los murciélagos a los distintos estados de madurez.

### Report

Visitas

Madurez	Mean	N	Std. Deviation	% of Total N	% of Total Sum
1,00	5,4615	13	3,09880	25,5%	22,3%
2,00	8,5385	13	1,98391	25,5%	34,8%
3,00	5,1667	12	1,89896	23,5%	19,4%
4,00	5,7692	13	2,91987	25,5%	23,5%
Total	6,2549	51	2,82024	100,0%	100,0%

### Descriptives

Visitas

	N	Mean	Std. Deviation	Std. Error	95% Confidence Interval for Mean	
					Lower Bound	Upper Bound
1,00	13	5,4615	3,09880	,85945	3,5890	7,3341
2,00	13	8,5385	1,98391	,55024	7,3396	9,7373
3,00	12	5,1667	1,89896	,54818	3,9601	6,3732
4,00	13	5,7692	2,91987	,80983	4,0048	7,5337
Total	51	6,2549	2,82024	,39491	5,4617	7,0481

### Descriptives

Visitas

	Minimum	Maximum
1,00	,00	11,00
2,00	5,00	11,00
3,00	3,00	10,00
4,00	1,00	12,00

Total	,00	12,00
-------	-----	-------

### Test of Homogeneity of Variances

Visitas

Levene Statistic	df1	df2	Sig.
1,173	3	47	,330

### ANOVA

Visitas

	Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Between Groups	93,250	3	31,083	4,799	,005
Within Groups	304,436	47	6,477		
Total	397,686	50			

## PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

## DECLARACIÓN Y AUTORIZACIÓN

Yo, Andrea Fernanda Vallejo Vargas, CI 0603902388 autor del trabajo de graduación intitulado “Caracterización de llamadas de ecolocación e historia natural de tres especies del género Anoura (Chiroptera: Phyllostomidae)”, previa a la obtención del grado académico de LICENCIADO 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 entregar 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 Pontificia Universidad Católica del Ecuador a difundir a través de sitio web de la Biblioteca de la PUCE el referido trabajo de graduación, respetando las políticas de propiedad intelectual de la Universidad.

Quito, 25 de noviembre de 2014

Srta. Andrea Fernanda Vallejo Vargas

CI 0603902388