



**USO DEL ESPACIO POR MURCIÉLAGOS INSECTÍVOROS EN UN
GRADIENTE URBANO-RURAL EN VILLAVICENCIO-META**

KAREN ANDREA BERNAL CONTRERAS

**UNIVERSIDAD DE LOS LLANOS
FACULTAD DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA Y QUÍMICA
PROGRAMA DE BIOLOGÍA
VILLAVICENCIO, COLOMBIA
2018**

Agradecimientos

En primer lugar, agradezco el apoyo de la persona más importante, mi madre Elizabeth Contreras, que con amor, dedicación y esfuerzo me ha brindado las bases para guiar mi vida. También quiero agradecerle a mi papá Carlos Arturo Bernal, quien a pesar de no acompañarme en vida ahora, en su momento me brindó el mejor ejemplo del trabajo con esfuerzo y un carácter de admirar para afrontar las dificultades. Así mismo, a mi hermanito Carlos Andrés Bernal, quien además de ser mi compañero de vida, me ha apoyado y mostrado el ejemplo de la dedicación en el estudio.

De la misma forma, expresar mi agradecimiento a Fabián Barrios por brindarme su cariño y apoyo en los momentos difíciles, así como su compañía en campo. También les agradezco a mis amigos, quienes me acompañaron en gran parte del desarrollo de la carrera y me brindaron sus consejos Liz Pulido, Diana Ramírez, Diana Buitrago, Nancy Ramírez y Luiyer Ceballos.

Extender mis agradecimientos a los profesores que me formaron y guiaron en este campo de la biología, Claudia Yara, Andrea Morales, Jorge Astwood, Jorge Avendaño, Elizabeth Aya. También, un agradecimiento especial al profesor Francisco Sánchez por brindarme sus consejos, tiempo, paciencia y sus valiosos conocimientos, además por depositar su confianza en mi trabajo. Por último, pero no menos importantes, La Universidad de los Llanos, al profesor Jorge Pachón y todos los profesores que me acompañaron en mí formación, al grupo de estudio Mamíferos Silvestres-Unillanos, cuyos integrantes, con sus preguntas y consejos me ayudaron a mejorar.

USO DEL ESPACIO POR MURCIÉLAGOS INSECTÍVOROS EN UN GRADIENTE URBANO-RURAL EN VILLAVICENCIO-META

KAREN ANDREA BERNAL CONTRERAS

Trabajo de grado presentado como requisito parcial para optar al título de Bióloga

Director:
Francisco Alejandro Sánchez Barrera, Ph.D.

**UNIVERSIDAD DE LOS LLANOS
FACULTAD DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA Y QUÍMICA
PROGRAMA DE BIOLOGÍA
VILLAVICENCIO, COLOMBIA
2018**

RESUMEN

Este documento se dividió en tres capítulos, el capítulo 1 es el informe final de investigación, el cual es complementario de los capítulos 2 y 3. Resumen del capítulo 2: el aumento en la población humana ha generado la reducción, fragmentación y aislamiento de ecosistemas. En Colombia estos cambios son evidentes en la Orinoquia, particularmente en su ciudad más poblada, Villavicencio. Esos cambios pueden favorecer insectos considerados plaga, aunque también hay murciélagos insectívoros que pueden prestar servicios a los humanos al controlar poblaciones de insectos. Sin embargo, la presencia y actividad de los murciélagos pueden ser afectadas por el aumento de la urbanización. Con base en lo anterior, se propuso como hipótesis que la urbanización afecta el uso del espacio de los murciélagos insectívoros de Villavicencio. Se escogieron cinco sitios con distintos porcentajes de área construida y se usó seguimiento acústico en cada uno. Se contabilizó el número de fases terminales de los murciélagos insectívoros. Cada fase terminal indicó un intento por capturar una presa por parte del murciélago, y por ello indicó la calidad de cada sitio en términos de forrajeo. Los murciélagos insectívoros forrajearon en todos los sitios, y contrario a lo esperado, no se evidenció que el porcentaje de área construida afectara el forrajeo de los murciélagos insectívoros. Por lo tanto, se sugiere que los murciélagos aún encuentran parches de forrajeo a lo largo de la ciudad, y probablemente diferentes especies aprovechen diferentes sectores. Villavicencio cuenta con al menos 19 especies de murciélagos insectívoros. Así, pueden haber respuestas diferentes ante la urbanización entre las especies insectívoras de la ciudad, que permiten en el momento tener potenciales controladores de insectos en todo el municipio, pero esto podría cambiar si se incrementan demasiado la densidad de construcciones. Resumen del capítulo 3: Los murciélagos, excepto la mayoría de los integrantes de la familia Pteropodidae, emiten señales ultrasónicas para ubicarse en el espacio y/o buscar su alimento. Estas señales son producto de presiones selectivas asociadas a ambientes específicos, y por ello ofrecen información para estudiar la biología y ecología de los murciélagos, y también para identificar a las especies que las emiten. En el neotrópico se han realizado pocos trabajos de descripción de dichas señales, y Colombia no es la excepción. Por ello se describieron los chillidos de ecolocalización de siete especies de murciélagos en Villavicencio. Se usó un micrófono Petterson M500 para grabar los chillidos de los murciélagos y para analizar las grabaciones BatSound Touch Lite y BatSound 4.2. se describen los chillidos de *Noctilio albiventris*, *N. leporinus*, *Saccopteryx leptura*, *Carollia castanea*, *C. perspicillata*, *Molossus molossus*, y *Artibeus planirostris*. Se presentan sonogramas, y las siguientes mediciones: frecuencia con mayor energía, la frecuencia mínima y máxima, la duración de cada pulso y la duración entre pulsos. Dichas mediciones concuerdan con los trabajos disponibles para el neotrópico, aunque se evidenció diferencias en algunas variables. Estas diferencias posiblemente se deban a las condiciones de grabación o por posibles variaciones geográficas. Adicionalmente, se presenta el primer trabajo que confirma *N. albiventris* en el municipio de Villavicencio.

Palabras clave

Chiroptera, forrajeo, chillidos, Orinoquia, urbanización.

TABLA DE CONTENIDO

LISTA DE FIGURAS	2
Capítulo 2.....	2
Capítulo 3.....	2
LISTA DE TABLAS	3
Capítulo 2.....	3
Capítulo 3.....	3
ANEXOS	4
Capítulo 2. USO DEL ESPACIO POR MURCIÉLAGOS INSECTÍVOROS EN UN PAISAJE URBANO-RURAL DEL PIEDEMONTE LLANERO COLOMBIANO	4
CAPÍTULO 1	5
1. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA	5
Planteamiento del problema Capítulo 2. USO DEL ESPACIO POR MURCIÉLAGOS INSECTÍVOROS EN UN PAISAJE URBANO-RURAL DEL PIEDEMONTE LLANERO COLOMBIANO	5
Planteamiento del problema Capítulo 3. CHILLIDOS DE ECOLOCALIZACIÓN DE SIETE ESPECIES MURCIÉLAGOS DEL PIEDEMONTE LLANERO COLOMBIANO	6
2. OBJETIVOS	7
Objetivo general	7
Objetivos específicos	7
3. JUSTIFICACIÓN	7
Justificación Capítulo 2. USO DEL ESPACIO POR MURCIÉLAGOS INSECTÍVOROS EN UN PAISAJE URBANO-RURAL DEL PIEDEMONTE LLANERO COLOMBIANO	7
Justificación Capítulo 3. CHILLIDOS DE ECOLOCALIZACIÓN DE SIETE ESPECIES MURCIÉLAGOS DEL PIEDEMONTE LLANERO COLOMBIANO	9
4. MARCO CONCEPTUAL	9
5. METODOLOGÍA Y ÁREA DE ESTUDIO	10
Área de estudio (Capítulos 2, y 3).....	10
Muestreo Capítulo 2:	11
Muestreo capítulo 3:.....	12
6. RESUMEN DE RESULTADOS	12
Capítulo 2:.....	12
Capítulo 3:.....	12

7. DISCUSIÓN - RESUMEN	12
Discusión capítulo 2:.....	12
Discusión capítulo 3:.....	13
8. CONCLUSIONES	13
Conclusión capítulo 2:.....	13
Conclusión capítulo 3:.....	13
9. BIBLIOGRAFÍA	14
CAPÍTULO 2	18
CAPÍTULO 3	37

LISTA DE FIGURAS

Capítulo 2. USO DEL ESPACIO POR MURCIÉLAGOS INSECTÍVOROS EN UN PAISAJE URBANO-RURAL DEL PIEDEMONTE LLANERO COLOMBIANO

Figura 1. Ubicación de los cinco sitios muestreados a lo largo de un gradiente urbano-rural en Villavicencio, Meta, Colombia.....	31
Figura 2. Variación del uso del espacio de los murciélagos insectívoros, indicada por la cantidad de fases terminales por unidad de tiempo.....	32
Figura 3. Variación del uso del espacio, indicado por el número fases terminales por unidad de tiempo, en los seis períodos de muestreo.....	33
Figura 4. Correlación entre el uso del espacio con la precipitación.....	34
Figura 5. Correlaciones entre el uso del espacio con la temperatura.....	35

Capítulo 3. CHILLIDOS DE ECOLOCALIZACIÓN DE SIETE ESPECIES DE MURCIÉLAGOS DEL PIEDEMONTE LLANERO COLOMBIANO

Figura 1. Sonograma de <i>Saccopteryx leptura</i> de Villavicencio.....	42
Figura 3. Sonograma de <i>Noctilio albiventris</i> de Villavicencio.....	43
Figura 3. Sonograma de <i>Noctilio leporinus</i> de Villavicencio.....	44

Figura 4. Sonograma de <i>Carollia castanea</i> de Villavicencio.....	45
Figura 5. Sonograma de <i>Carollia perspicillata</i> de Villavicencio.....	46
Figura 6. Sonograma de <i>Artibeus planirostris</i> de Villavicencio.....	47
.....	
Figura 7. Sonograma de <i>Molossus molossus</i> de Villavicencio.....	48

LISTA DE TABLAS

Capítulo 2. USO DEL ESPACIO POR MURCIÉLAGOS INSECTÍVOROS EN UN PAISAJE URBANO-RURAL DEL PIEDEMONTE LLANERO COLOMBIANO

Tabla 1. Esfuerzo de muestreo total de los cinco sitios muestreados.....	31
---	----

Capítulo 3. CHILLIDOS DE ECOLOCALIZACIÓN DE SIETE ESPECIES MURCIÉLAGOS DEL PIEDEMONTE LLANERO COLOMBIANO

Tabla 1. Características de los pulsos de <i>Saccopteryx leptura</i> grabados en la Universidad de los Llanos sede rural.....	42
--	----

Tabla 2. Características de los pulsos de <i>Noctilio albiventris</i> grabados en la Universidad de los Llanos sede urbana.....	43
--	----

Tabla 3. Características de los pulsos de <i>Noctilio leporinus</i> en (Walsberg y Hoffman) grabados en la Universidad de los Llanos sede rural.....	44
---	----

Tabla 5. Características de los pulsos de <i>Noctilio leporinus</i> (CF) grabados en la Universidad de los Llanos sede rural.....	45
--	----

Tabla 6. Características de los pulsos de <i>Carollia castanea</i> grabados en Corpoica-La libertad.....	45
---	----

Tabla 6. Características de los pulsos de <i>Carollia perspicillata</i> grabados en la Universidad de los Llanos sede urbana.....	46
--	----

Tabla 7. Características de los pulsos de *Artibeus planirostris* grabados en la Universidad de los Llanos sede urbana 47

Tabla 8. Características de los pulsos de *Molossus molossus* grabados en la Universidad de los Llanos sede rural48

ANEXOS

Capítulo 2. USO DEL ESPACIO POR MURCIÉLAGOS INSECTÍVOROS EN UN PAISAJE URBANO-RURAL DEL PIEDEMONTE LLANERO COLOMBIANO

Anexo 1. Promedio mensual de precipitación para los meses de muestreo (2016 y 2017).....36

CAPÍTULO 1

Informe final de investigación. Esta sección es complementaria a los siguientes capítulos de este documento.

1. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Planteamiento del problema Capítulo 2. USO DEL ESPACIO POR MURCIÉLAGOS INSECTÍVOROS EN UN PAISAJE URBANO-RURAL DEL PIEDEMONTE LLANERO COLOMBIANO

El incremento de la población humana ha generado paisajes complejos con diferentes grados de intervención por actividades como la agricultura y la urbanización (Vizzari y Sigura, 2015). Estas actividades conllevan a la reducción, fragmentación y aislamiento de áreas naturales y la competencia de especies silvestres con exóticas (Soulé, 2008). Dichos fenómenos son particularmente evidentes en las ciudades. Por tanto, la ecología urbana brinda herramientas para buscar alternativas de conservación en áreas con alta concentración de humanos y donde se pueda manejar o conservar la biodiversidad (Cengiz, 2013). A su vez, el estudio de los sistemas urbanos se puede usar para mejorar las condiciones de vida de los seres humanos; por ejemplo, hay especies tolerantes a los cambios del paisaje, y aumentan sus poblaciones en respuesta a la reducción de depredadores, convirtiéndose en plaga (Dent, 2000). Estas pueden transmitir enfermedades, afectar alimentos o cultivos (Vázquez, 2010). Entre las especies que pueden adaptarse a los espacios urbanos y brindar control de las poblaciones de insectos, son algunos murciélagos insectívoros, que por ejemplo toleran las urbanizaciones y se benefician de la presencia de luces artificiales, las cuales atraen insectos para su consumo (Jung y Kalko, 2010). En la actualidad es limitada la información sobre cómo la heterogeneidad ambiental en áreas urbano-rurales afectan a los murciélagos insectívoros en Colombia y por lo tanto se desconoce cómo aprovechar los servicios brindados por estos mamíferos.

En Colombia, los cambios del uso del suelo son evidentes alrededor de las ciudades más grandes del país, y en la Orinoquia la ciudad más grande es Villavicencio, capital del Meta. Esta ciudad pasó de tener 253.480 habitantes en el área urbana y 23.758 en la rural en 1993, a 455.171 y 24.967, respectivamente, en 2012 (Meta, 2005). Este aumento de la población humana ha tenido un consecuente incremento en la demanda por recursos naturales y el uso del suelo. Lo que puede afectar el forrajeo de los murciélagos insectívoros, por disminución de áreas verdes (Russo y Jones, 2003). Así como el incremento de áreas abiertas y vías concurridas que pueden perjudicar a los murciélagos por riesgo a depredación o colisión con autos (Gaisler *et al.*, 2009 2010). Por todo esto, en el **Capítulo 2** se propuso estudiar el uso del espacio por murciélagos insectívoros en Villavicencio.

Planteamiento del problema Capítulo 3. CHILLIDOS DE ECOLOCALIZACIÓN DE SIETE ESPECIES MURCIÉLAGOS DEL PIEDEMONTE LLANERO COLOMBIANO

Los murciélagos, exceptuando la mayoría de los miembros de la familia Pteropodidae, usan chillidos de ecolocalización para ubicarse en el espacio y/o buscar y capturar su alimento (Fenton, 1982). Las características de los chillidos de los murciélagos reflejan adaptaciones a ambientes específicos y definen las posibilidades de explotación de recursos por los murciélagos (Arita y Fenton, 1997). En consecuencia, dichos chillidos tienen características que pueden usarse, no solo para describir e identificar las especies de murciélagos insectívoros (Fenton y Bell, 1981) sino también, para adquirir información sobre la biología y ecología de estos animales. La revisión bibliográfica indica que Colombia tiene dos estudios relacionados a la descripción e identificación de especies de murciélagos por medio de la ecolocalización. El primero fue hecho en Cundinamarca, en los Andes, donde se describen las características ultrasónicas de los pulsos emitidos por el murciélago *Philostomus hastatus*. (Pinilla *et al.*, 2013) El segundo estudio se realizó en el Sucre, en el Caribe, y describe las características de las llamadas de seis

especies de la familia Emballonuridae (Zurc *et al.*, 2017). Además, sólo hay un trabajo que ha utilizado métodos bioacústicos para estudiar la ecología de los murciélagos colombianos (Sánchez, 2011). Esto a pesar de que en Colombia hay al menos 205 especies de murciélagos (Solari *et al.*, 2013). Además, para el piedemonte llanero colombiano no hay descripciones de las señales ultrasónicas de estas especies, y por ello en el **Capítulo 3** se describieron los chillidos de ecolocalización de siete murciélagos de una ciudad en esta región de Colombia.

2. OBJETIVOS

Objetivo general

Estudiar la relación entre el uso del espacio de los murciélagos insectívoros y el gradiente urbano-rural en la ciudad de Villavicencio, Meta, Colombia.

Objetivos específicos

- 1 Estudiar el uso del espacio por los murciélagos insectívoros al incrementarse el área construida en un gradiente urbano-rural de la ciudad de Villavicencio.
2. Realizar un catálogo de llamadas de murciélagos presentes en un gradiente urbano-rural de la ciudad de Villavicencio.

3. JUSTIFICACIÓN

Justificación Capítulo 2 USO DEL ESPACIO POR MURCIÉLAGOS INSECTÍVOROS EN UN PAISAJE URBANO-RURAL DEL PIEDEMONT LLANERO COLOMBIANO

La influencia del ser humano sobre el paisaje es evidente en los gradientes urbano-rurales (Torres-Gómez *et al.*, 2009). Un ejemplo, es la ciudad de Villavicencio, que concentra cambios en el uso del suelo asociados a la urbanización y la agricultura (Mora y González, 2014). Estos cambios pueden llevar a las especies a adaptarse o extinguirse, a causa de los desafíos para adquirir alimento, refugio, o tolerar las

estresantes condiciones (Soulé, 2008)

Entre las especies que pueden adaptarse a los espacios urbanos y potencialmente brindar servicios ecosistémicos como el control de plagas están algunos murciélagos insectívoros (Kunz *et al.*, 2011). En efecto, algunos de ellos pueden tolerar las urbanizaciones y parecen beneficiarse con la presencia de luces artificiales que atraen insectos (Gehrt y Chelsvig, 2003, Jung y Kalko, 2010). En las ciudades los murciélagos también pueden aprovechar las estructuras hechas por los humanos para refugiarse (Evelyn *et al.*, 2004). Sin embargo, las ciudades son ambientes altamente heterogéneos, dependiendo por ejemplo de la concentración de humanos y la distribución de ambientes similares a los naturales (Alberti, 2005). Un estudio hecho en México D.C muestra que la riqueza de especies de murciélagos insectívoros es mayor en áreas naturales que en áreas urbanizadas (Avila-Flores y Fenton, 2005). Además, su actividad es mayor en grandes zonas verdes con iluminación artificial que en áreas residenciales. La respuesta de estos murciélagos insectívoros neotropicales hacia la urbanización varía entre especies, considerando que en su mayoría forrajean alrededor de la iluminación artificial y cambian de microhábitat, alternando su forrajeo entre el bosque y las zonas con esa iluminación (Gaisler *et al.*, 1998, Avila-Flores y Fenton, 2005, Jung y Kalko, 2010). También, el incremento en la urbanización puede variar la actividad de los murciélagos insectívoros, por la escasez de áreas verdes fuentes de insectos presa (Fenton, 1997). La presencia de grandes áreas abiertas y las vías concurridas pueden perjudicar su forrajeo por riesgo a depredación o colisión con autos (Gaisler *et al.*, 2009, Zurcher *et al.*, 2010). La revisión bibliográfica arrojó que solo un estudio ha examinado el efecto sobre los murciélagos de la heterogeneidad ambiental asociada a las urbanizaciones colombianas. Este trabajo realizado en un área urbano-rural de Bogotá sugiere que la actividad de los murciélagos insectívoros puede ser afectada por las vías concurridas y la presencia de lámparas (Sánchez, 2011). Así, en la actualidad es limitada la información sobre cómo la heterogeneidad ambiental en áreas urbano-rurales afectan a los murciélagos insectívoros en Colombia y por lo tanto se desconoce cómo aprovechar los servicios brindados por

estos mamíferos. Es por esto que para poder aprovechar dichos servicios es necesario tener información sobre los factores que afectan a los murciélagos. Por esto, es importante realizar estudios sobre el uso del espacio de murciélagos insectívoros en paisajes urbano-rurales.

Justificación Capítulo 3. CHILLIDOS DE ECOLOCALIZACIÓN DE SIETE ESPECIES MURCIÉLAGOS DEL PIEDEMONTES LLANERO COLOMBIANO

Los murciélagos insectívoros usan chillidos de ecolocalización para buscar y capturar presas, ubicarse en el espacio y emitir vocalizaciones sociables (Neuweiler, 1984). En consecuencia, estos chillidos de los murciélagos, son producto de adaptaciones a ambientes específicos (Arita y Fenton, 1997) y tienen características que pueden usarse, no solo para describir e identificar las especies de murciélagos insectívoros (Fenton y Bell, 1981), sino también, para adquirir información relevante de la biología y ecología de estos mamíferos (Neuweiler, 1984, Arita y Fenton, 1997). Por tanto, es importante realizar estudios relacionados con la descripción de llamadas de murciélagos insectívoros. Ya que en Colombia y específicamente en el municipio de Villavicencio estos trabajos son escasos.

4. MARCO CONCEPTUAL

El **paisaje** se puede definir como una configuración topográfica, con un patrón de cobertura de vegetación y uso del espacio, la cual delimita acorde a procesos naturales y actividades antrópicas (Green *et al.*, 1996). Dicho concepto se aplica en este trabajo ya que el estudio se desarrolla alrededor del uso del espacio de los murciélagos insectívoros en un gradiente urbano-rural de Villavicencio.

La **ecología urbana** estudia los sistemas urbanos y se puede usar para mejorar las condiciones de vida de los seres humanos (Cengiz, 2013). Esta se puede definir como el estudio de la distribución y abundancia de los organismos en y alrededor de las ciudades (Pickett *et al.*, 2008). La ecología urbana brinda herramientas para buscar alternativas de conservación en áreas con alta concentración de humanos y gran biodiversidad como Villavicencio (Camacho y Villa García, 2017). Para este

trabajo se usa la ecología urbana como herramienta de conservación para estudiar a los murciélagos insectívoros con base a su posible adaptación en sistemas urbanos (Jung y Kalko, 2010).

El **forrajeo** se puede definir como el conjunto de comportamientos, los cuales incluyen en momentos distintos, búsqueda, localización o encuentro; persecución, captura, u otra forma de obtención, manipulación, y finalmente ingestión (Grier y Burk 1992). Es importante estudiar el forrajeo de los murciélagos insectívoros en Villavicencio, ya que si estos se adaptan a la urbanización gracias a las zonas verdes e iluminación artificial, estos murciélagos pueden brindar servicios como control de insectos (Avila-Flores y Fenton, 2005, Sánchez, 2011).

Como ya se mencionó, los murciélagos insectívoros además de adaptarse a los espacios urbanos, brindan **servicios ecosistémicos**. Éstos son los beneficios que los seres humanos obtienen directa e indirectamente de los ecosistemas (Daily 1997). Según Charles y Dukes (2007), hay cuatro tipos de servicios ecosistémicos, los primeros son de tipo provisional, son los productos obtenidos desde los ecosistemas como lo es la comida, el agua. Los segundos los beneficios obtenidos desde la regulación de procesos ecosistémicos, unos ejemplos son la purificación del agua y polinización o el control de plagas. Los terceros son de soporte, este es importante y necesario para la producción de todos los demás servicios ecosistémicos y por último el servicio ecosistémico cultural, donde se obtienen servicios no materiales a partir de los ecosistemas, por ejemplo, la recreación y el ecoturismo. Entre estos servicios ecosistémicos los murciélagos se pueden ubicar en los servicios de regulación por la polinización y el control de plagas (Cleveland *et al.*, 2006). Algunos ejemplos de servicios ecosistémicos brindados por los murciélagos son el control de plagas (Guzmán *et al.*, 2001, Cleveland *et al.*, 2006), la dispersión de semillas y el movimiento de nutrientes (Kunz *et al.*, 2011).

5. METODOLOGÍA Y ÁREA DE ESTUDIO

Área de estudio (Capítulos 2, y 3)

El municipio de Villavicencio está entre los ríos Guatiquía y Guayuriba (Viloria de la Hoz, 2009). Por su posición geográfica, Villavicencio fue trayecto de comerciantes

y ganaderos desde el siglo XIX, (Villavicencio, 2013). Fisiográficamente, Villavicencio presenta dos grandes unidades: la parte llana y la vertiente de cordillera que incluye el piedemonte (Viloria de la Hoz, 2009). El clima de Villavicencio se divide en alta y baja precipitación, abarcando los meses de abril-octubre y de diciembre-marzo respectivamente. Y este último mes las precipitaciones aumentan gradualmente hasta los 405,3 mm (Bates, 1948). Para el desarrollo de este trabajo se tomaron cinco sitios distribuidos del más urbano hasta el más rural. En el **capítulo 2** se explica el método que se usó para obtener su grado de urbanización por el cual se categorizaron en urbano, suburbano y rural.

Sitios de muestreo Capítulos 2 y 3.

A continuación se presenta una corta descripción de los sitios de muestreo.

-Ciudad real: se encuentra en el costado oriental del centro urbano de la ciudad. Es una finca ganadera con urbanizaciones alrededor. Presenta remanentes de bosque de galería.

-Balmoral: presenta una mezcla de condominios y fincas ganaderas, también tiene remanentes de bosque de galería, adicional a esto en periodo de lluvias tiene un cuerpo de agua.

-Universidad de los Llanos sede Barcelona: presenta remanentes de bosque de galería, también modificaciones en su cobertura vegetal, allí dominaban sabanas inundables y bosques las cuales se destinaron a áreas de cultivos, urbanización y estanques para la cría de peces.

-Universidad de los Llanos sede San Antonio: Entre los cuatro sitios éste es el más cercano al centro de Villavicencio. Por ende, tiene presencia vehicular.

-Corpoica-La Libertad: Es el sitio más apartado del perímetro urbano. Presenta una mezcla de fincas ganaderas y áreas de cultivo, también tiene remanentes de bosque de galería.

Muestreo Capítulo 2:

Para los capítulos 2 y 3 se realizaron seguimientos acústicos en las áreas urbana y rural de Villavicencio, en cinco sitios con diferentes grados de urbanización. Se calculó el grado de urbanización de los sitios, y con base en esto se categorizaron

siguiendo a Marzluff (2001). En el **Capítulo 2** se explica en detalle la medición del porcentaje de área construida para los cinco sitios muestreados y los detalles del seguimiento acústico. Para el análisis de las llamadas de ecolocalización, se tuvo en cuenta la presencia de lámparas de luz urbana, el porcentaje de iluminación lunar, el porcentaje de área construida, la precipitación y temperatura.

Muestreo capítulo 3:

En cuatro sitios de Villavicencio, se llevaron a cabo capturas e identificaciones de varios murciélagos insectívoros, así mismo en su respectiva liberación, se grabaron sus emisiones ultrasónicas. De dichas emisiones se obtuvieron características que permitieron realizar una descripción de las llamadas de los murciélagos insectívoros capturados. En el **Capítulo 3**, se explica en detalle la forma de captura, las condiciones en que se realizaron las grabaciones y por supuesto las características ultrasónicas de las llamadas de dichos murciélagos.

6. RESUMEN DE RESULTADOS

Capítulo 2:

Se evidenció un efecto negativo de la lluvia y la fecha de muestreo. Pero el porcentaje de área construida, la presencia de lámpara de luz urbana y el porcentaje de iluminación lunar, no tuvieron efecto en el número de fases terminales de los murciélagos insectívoros.

Capítulo 3:

Se obtuvo la descripción de la vocalización de siete especies de murciélagos:

Noctilio leporinus, *N. albiventris*, *Saccopteryx leptura*, *Carollia castanea*, *C. perspicillata*, *Molossus molossus*, y *Artibeus planirostris*.

7. DISCUSIÓN - RESUMEN

Discusión capítulo 2:

El forrajeo de los murciélagos insectívoros no se afecta por la urbanización, lo que refleja que Villavicencio conserva suficientes remanentes naturales, aprovechables en el forrajeo de los murciélagos (Sánchez, 2011). Así mismo, el forrajeo no varió por la presencia de lámpara. De manera que los murciélagos siguen aprovechando

las zonas verdes de Villavicencio como fuentes de insectos presa. En el **Capítulo 2** se observa en detalle la discusión completa con las posibles explicaciones a los resultados de este trabajo.

Discusión capítulo 3:

Los datos obtenidos de FME, Fmin, Fmax, Dp e Ip, del primer armónico, están en los rangos reportados para la subfamilia Stenodermatinae en Trinidad (Dorothea *et al.*, 2010). De acuerdo a nuestra revisión bibliográfica, este es el primer documento que describe las señales ultrasónicas de *Artibeus planirostris*. Para *Carollia perspicillata*, los datos de frecuencia máxima y mínima junto con la duración, coinciden con el trabajo de Thies *et al.* (1998) hecho en Panamá. Así como estas especies, las demás cinco se compararon con diferentes autores, y se obtuvieron varias similitudes. La discusión completa se puede observar en el **Capítulo 3**.

8. CONCLUSIONES

Conclusión capítulo 2:

Hasta donde la revisión bibliográfica indica, este es el primer trabajo en una ciudad de la Orinoquia donde se relaciona el uso del espacio por murciélagos insectívoros en un mosaico urbano-rural. Los resultados de este trabajo sugieren que los servicios de control de poblaciones de insectos estarían disponibles actualmente en la ciudad, pero incrementos a los niveles de perturbación podrían modificar este patrón de manera negativa como se ha reportado en otras zonas neotropicales (Avila-Flores y Fenton, 2005, Jung y Kalko, 2010, Sánchez, 2011) en el **Capítulo 2** se puede observar la conclusión detallada de este trabajo.

Conclusión capítulo 3:

El piedemonte llanero y amazónico colombiano están entre las zonas con mayor diversidad del país (Kattan *et al.*, 2004). Hasta donde la revisión bibliográfica indica, este es el primer estudio que describe chillidos de murciélagos en el piedemonte, y en Villavicencio en particular. Este trabajo debe considerarse preliminar en vista de la diversidad de murciélagos en Villavicencio, donde se han reportado al menos 62

especies de murciélagos (Sánchez, 2017). Por lo anterior, se espera que este trabajo sirva como punto de partida para futuros estudios sobre bioacústica y ecología de los murciélagos colombianos y de diferentes regiones de la Orinoquia, en el **Capítulo 3** puede observar la conclusión detallada para este trabajo.

9. BIBLIOGRAFÍA

Alberti M. The effects of urban patterns on ecosystem function. *International Regional Science Review*. 2005;28:168-192.Doi:10.1177/0160017605275160.

Altringham. Echolocation. In: Press OU, editor. *Bats: Biology and behavior*. New York: 1996. p. 262.

Arita HT, Fenton MB. Flight and echolocation in the ecology and evolution of bats. *Trends in ecology & evolution*. 1997;12:53-58.Doi:10.1016/S0169-5347(96)10058-6.

Avila-Flores R, Fenton MB. Use of spatial features by foraging insectivorous bats in a large urban landscape. *Journal of Mammalogy*. 2005;86(6):1193-1204.

Avila-Flores R, Fenton MB. Use of spatial features by foraging insectivorous bats in a large urban landscape. *Journal of Mammalogy*. 2005;86:1193-1204.

Bates M. Climate and Vegetation in the Villavicencio Region of Eastern Colombia. *Geographical Review*. 1948;38:555-574.

Camacho A, Villa García CM. Plan de acción regional en biodiversidad de la Cuenca del Orinoco-Colombia 2005-2015. 2017.

Cengiz C. Urban ecology. In: *Advances in Landscape Architecture*. InTech, 2013.

Cleveland CJ, Betke M, Federico P, Frank JD, Hallam TG, Horn J, *et al*. Economic value of the pest control service provided by Brazilian free-tailed bats in south-central Texas. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2006;4(5):238-243.

Charles H, Dukes JS. 13 Impacts of Invasive Species on Ecosystem Services. *Biological Invasions*. 2007;193:217-237.Doi:10.1007/978-3-540-36920-2_13.

Dent D. *Insect pest management*. Cabi; 2000.

Dorothea VV, Clarke FMP, Mackie I, Racey PA. Echolocation Calls of the Bats of Trinidad, West Indies: Is Guild Membership Reflected in Echolocation Signal Design? *Acta Chiropterologica*. 2010;12:217-229. Doi:10.3161/150811010X504716.

Evelyn MJ, Stiles DA, Young RA. Conservation of bats in suburban landscapes: roost selection by *Myotis yumanensis* in a residential area in California. *Biological Conservation*. 2004;115:463-473.

Fenton MB. Echolocation, insect hearing, and feeding ecology of insectivorous bats. In: Kunz TH, editor. *Ecology of bats*. New York: Plenum Press, 1982. p. 261-285.

Fenton MB. Science and the conservation of bats. *Journal of Mammalogy*. 1997;78:1-14.

Fenton MB, Bell GP. Recognition of species of insectivorous bats by their echolocation calls. *Journal of Mammalogy*. 1981;62:233-243.

Gaisler J, Řehák Z, Bartonička T. Bat casualties by road traffic (Brno-Vienna). *Acta Theriologica*. 2009;54:147-155. Doi:10.1007/BF03193170.

Gaisler J, Zúkal J, Řehák Z, Homolka M. Habitat preference and flight activity of bats in a city. *Journal of Zoology, London*. 1998;244:439-445.

Gehrt SD, Chelsvig JE. Bat activity in an urban landscape: patterns at the landscape and microhabitat scale. *Ecological Applications*. 2003;13:939-950.

Green E, Mumby P, Edwards A, Clark C. A review of remote sensing for the assessment and management of tropical coastal resources. *Coastal management*. 1996;24(1):1-40.

Guzmán MG, Kourí G, Pelegrino JL. Enfermedades virales emergentes. *Rev Cubana Med Trop*. 2001;53(1):5-15.

Jung K, Kalko EKV. Where forest meets urbanization: foraging plasticity of aerial insectivorous bats in an anthropogenically altered environment. *Journal of Mammalogy*. 2010;91:144-153.

Kalko EKV, Schnitzler H-U, Kaipf I, Grinnell AD. Echolocation and foraging behavior of the lesser bulldog bat, *Noctilio albiventris*: preadaptations for pscivory? *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 1998;42:305-319.

Kattan GH, Franco P, Rojas V, Morales G. Biological diversification in a complex region: a spatial analysis of faunistic diversity and biogeography of the Andes of Colombia. *Journal of Biogeography*. 2004;31:1829-1839. Doi:10.1111/j.1365-2699.2004.01109.x.

Kunz TH, Braun De Torrez E, Bauer D, Lobova T, Fleming TH. Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2011;1223:1-38.

Macswiney G MC, Clarke FM, Racey PA. What you see is not what you get: The role of ultrasonic detectors in increasing inventory completeness in Neotropical bat assemblages. *Journal of Applied Ecology*. 2008;45:1364-1371. Doi:10.1111/j.1365-2664.2008.01531.x.

Marzluff JM. Worldwide urbanization and its effects on birds. In: Marzluff JM, Bowman R, Donnelly R, editors. *Avian ecology and conservation in an urbanizing world*. Norwell, MA:: Kluwer Academic, 2001. p. 19-47.

Meta GD. Unidad xi c. In: Villavicencio: 2005. p. 1-5.

Mora MaT, González JMT. La ciudad y su dinámica. *Orinoquia*. 2014;18(2):7.

Neuweiler G. Foraging, echolocation and audition in bats. *Natur wissen schaften*. 1984;71:446-455. Doi:10.1007/BF00455897.

Pickett STA, Cadenasso ML, Grove JM, Nilon CH, Pouyat RV, Zipperer WC, *et al.* Urban ecological systems: linking terrestrial ecological, physical, and socioeconomic components of metropolitan areas. In: Marzluff JM, Shulenberger E, Endlicher W, Alberti M, Bradley G, Ryan C, *et al.*, editors. *Urban ecology*. New York: Springer Science+Business Media, 2008. p. 99-122.

Pinilla C, Rodríguez-Bolaños A, Vogtschmidt S. (Pallas , 1767) en un bosque húmedo tropical de San Francisco (Pallas , 1767) in a tropical rain forests of San Francisco Resumen Introducción Metodología. 2013;3:130-136.

Russo D, Jones G. Use of foraging habitats by bats in a Mediterranean area determined by acoustic surveys: conservation implications. *Ecography*. 2003;26:197-209.

Sánchez F. La heterogeneidad del paisaje del borde norte de Bogotá (Colombia) afecta la actividad de los murciélagos insectívoros. *Revista U.D.C.A.: Actualidad & Divulgación Científica*. 2011;14:71-80.

Sánchez F. La heterogeneidad del paisaje del borde norte de Bogotá (Colombia) afecta la actividad de los murciélagos insectívoros. *Revista UDCA Actualidad & Divulgación Científica*. 2011;14(1):71-80.

Sánchez F. Murcielagos de Villavicencio (Meta, Colombia): evaluación preliminar de su diversidad trófica y servicios ecosistémicos. *Boletín Científico del Centro de Museos*. 2017;21:96-111. Doi:10.17151/bccm.2017.21.1.8.

Silva CR, Bernard E. Bioacoustics as an Important Complementary Tool in Bat Inventories in the Caatinga Drylands of Brazil. *Acta Chiropterologica*. 2017;19:409-418. Doi:10.3161/15081109ACC2017.19.2.017.

Solari S, Muñoz-Saba Y, Rodríguez-Mahecha JV, Defler TR, Ramírez-Chaves HE, Trujillo F. Riqueza, endemismo y conservación de los mamíferos de Colombia. 2013;20:301-365.

Soulé ME. Land Use Planning and Wildlife Maintenance. In: *Urban Ecology*. Springer, 2008. p. 699-713.

Thies W, Kalko EKV, Schnitzler H-U. The roles of echolocation and olfaction in two Neotropical fruit-eating bats, *Carollia perspicillata* and *C. castanea*, feeding on *Piper*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 1998;42:397-409.

Vázquez L. Boletín Manejo de plagas en la agricultura ecológica. *Boletín Fitosanitario*. 2010;15:120.

Viloria De La Hoz J. Geografía económica de la Orinoquia. Documentos de trabajo sobre economía regional. 2009;113:1-88.

Villavicencio SDPD. Síntesis Diagnóstica Plan NORTE de ordenamiento territorial. In: 2013.

Vizzari M, Sigura M. Landscape sequences along the urban–rural–natural gradient: A novel geospatial approach for identification and analysis. *Landscape and Urban Planning*. 2015;140:42-55.

Zurc D, Guillén A, Solari S. Chillidos De Ecolocación De Murciélagos Emballonuridae En Una Sabana Xerófila-Semiseca Del Caribe Colombiano. *Mastozoología Neotropical*. 2017;24:201-218.

Zurcher AA, Sparks DW, Bennett VJ. Why the Bat Did Not Cross the Road? *Acta Chiropterologica*. 2010;12:337-340. Doi:10.3161/150811010X537918.

CAPÍTULO 2

Artículo 1.

Formato de la revista Acta Biológica Colombiana

USO DEL ESPACIO POR MURCIÉLAGOS INSECTÍVOROS EN UN PAISAJE URBANO-RURAL DEL PIEDEMONTE LLANERO COLOMBIANO

USE OF SPACE BY INSECTIVOROUS BATS IN AN URBAN-RURAL LANDSCAPE IN THE COLOMBIAN, ANDEAN FOOTHILLS

Karen A Bernal-Contreras^{1*}, Francisco Sánchez²
*kanbercont@gmail.com

¹Grupo de Estudio Mamíferos Silvestres-Unillanos, Programa de Biología, Facultad de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad de Los Llanos, km 12 vía Puerto López, vereda Barcelona, Villavicencio-Meta, Colombia.

² Grupo ECOTONOS, Museo de Historia Natural-Unillanos, Programa de Biología, Facultad de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad de Los Llanos

RESUMEN

El aumento en la población humana ha generado la reducción, fragmentación y aislamiento de ecosistemas. En Colombia estos cambios son evidentes en la Orinoquia, particularmente en su ciudad más poblada, Villavicencio. Esos cambios pueden favorecer insectos considerados plaga, aunque también hay murciélagos insectívoros aéreos que pueden tolerar las modificaciones y prestar servicios a los humanos al controlar las poblaciones de insectos voladores. Sin embargo, la presencia y forrajeo de los murciélagos pueden ser afectadas por el aumento de la urbanización. Con base en lo anterior, nuestra hipótesis es que la urbanización afecta el uso del espacio para forrajear de los murciélagos insectívoros de Villavicencio. Escogimos cinco sitios con distintos porcentajes de área construida y usamos seguimiento acústico en cada uno y contabilizamos el número de fases terminales de los murciélagos insectívoros. Dado que cada fase terminal indica un intento por capturar una presa por parte de un murciélago, el número de fases terminales emitidas por unidad de tiempo indica la calidad de cada sitio en términos de forrajeo. Los murciélagos insectívoros forrajearon en todos los sitios, y contrario a lo esperado, no evidenciamos que el porcentaje de área construida afectara el uso del espacio de los murciélagos insectívoros. Por lo tanto, los murciélagos aún encuentran parches de forrajeo a lo largo de la ciudad, aunque probablemente diferentes especies aprovechen diferentes sectores. Villavicencio cuenta con al menos 19 especies de murciélagos insectívoros aéreos. Así, tal vez hubo respuestas diferentes ante la urbanización entre las especies insectívoras de la ciudad, que permiten en el momento tener potenciales controladores de insectos en todo el municipio. Sin embargo, esto podría cambiar al expandirse la urbanización, como ha sido reportado en otras áreas neotropicales.

Palabras clave. Chiroptera, ecología urbana, forrajeo, Orinoquia, urbanización.

ABSTRACT

Human population increase has caused reduction, fragmentation and isolation of natural ecosystems. In Colombia, such changes are evident in the Orinoquia region, particularly in its most populated city, Villavicencio. In Villavicencio, those changes may favor some insect species considered as agricultural plagues, although in that city, there are also several aerial insectivorous bats which may provide services to humans by controlling populations of flying insects. However, the presence and activity of bats may be influenced by the increase of urbanization. In light of the above, we hypothesized that urbanization affects the use of space for foraging by aerial insectivorous bats in Villavicencio. To test this idea, we chose five sites with different percentages of built area, and used acoustic monitoring at each site. We counted the number of feeding buzzes made by the bats through acoustic monitoring, since a feeding buzz indicate an attempt to catch a prey by an insectivorous bat. Therefore, the amount of feeding buzzes emitted per unit of time indicates the site's quality in terms of foraging. We found bats foraging in all sampling sites, and contrary to our expectation, there was no evidence that increasing urbanization affected bats' foraging. This suggests that bats find foraging opportunities throughout Villavicencio, but probably different species use different parts of the municipality. Villavicencio has at least 19 species of aerial insectivorous bats. Thus, different species may have specific responses to urbanization, thus providing potential insect controllers in all the municipality at the moment. However, this could change if construction density increases continue expanding, as has been reported in other Neotropical areas.

Key words: Chiroptera, foraging, Orinoquia, urban ecology, urbanization.

INTRODUCCIÓN

El incremento de la población humana ha generado paisajes complejos con diferentes grados de intervención por actividades como la agricultura y la urbanización (Vizzari y Sigura, 2015). Algunas consecuencias de la expansión humana son la reducción, fragmentación y aislamiento de áreas naturales, y la competencia de especies silvestres con especies exóticas (Soulé, 1991). Dichos fenómenos son particularmente evidentes en las ciudades y la ecología urbana ofrece herramientas para buscar alternativas de conservación de la biodiversidad en áreas con alta concentración de humanos (Cengiz, 2013). A su vez, el estudio de los sistemas urbanos se puede usar para mejorar las condiciones de vida de los seres humanos. Por ejemplo, hay especies tolerantes a esos cambios del paisaje, y aumentan sus poblaciones en respuesta a la reducción de depredadores, convirtiéndose en plaga (Dent, 2000). Estas especies pueden transmitir enfermedades, afectar alimentos o cultivos (Vázquez, 2010). Sin

embargo, también hay especies insectívoras que pueden tolerar la urbanización, y así, potencialmente, pueden prestar servicios de control para los humanos.

Entre las especies que pueden adaptarse a los espacios urbanos y potencialmente brindar servicios ecosistémicos como el control de insectos están algunos murciélagos insectívoros (Kunz *et al.*, 2011). En efecto, algunos de ellos pueden tolerar las urbanizaciones y parecen beneficiarse con la presencia de luces artificiales que atraen insectos (Gehrt y Chelsvig, 2003, Jung y Kalko, 2010). En las ciudades los murciélagos también pueden aprovechar las estructuras hechas por los humanos para refugiarse (Evelyn *et al.*, 2004). Sin embargo, las ciudades son ambientes altamente heterogéneos, dependiendo por ejemplo de la concentración de humanos y la distribución de ambientes similares a los naturales (Alberti, 2005). Un estudio hecho en México D.C muestra que la riqueza de especies de murciélagos insectívoros aéreos, i.e., que capturan presas en vuelo, es mayor en áreas naturales que en áreas urbanizadas (Avila-Flores y Fenton, 2005). Además, su forrajeo es mayor en grandes zonas verdes con iluminación artificial que en áreas residenciales. La respuesta de los murciélagos insectívoros neotropicales hacia la urbanización varía entre especies, y algunas pueden forrajear alrededor de la iluminación artificial y alternan su forrajeo entre el bosque y las zonas con esa iluminación (Gaisler *et al.*, 1998, Avila-Flores y Fenton, 2005, Jung y Kalko, 2010). También, el incremento en la urbanización puede variar el forrajeo de los murciélagos insectívoros, por la escasez de áreas verdes fuentes de insectos presa (Fenton, 1997). La presencia de grandes áreas abiertas y las vías concurridas pueden perjudicar su forrajeo por riesgo a depredación o colisión con autos (Gaisler *et al.*, 2009, Zurcher *et al.*, 2010).

Por otra parte, los murciélagos usan la ecolocalización para capturar presas o ubicarse en el espacio, exceptuando la familia Pteropodidae donde sólo los miembros del género *Roussettus* ecolocalizan (Fenton, 1982, Jones y Teeling, 2006). Así, la gran mayoría de los murciélagos usan un complejo proceso donde el animal emite señales generalmente de alta frecuencia y analiza los ecos de dichas señales para ubicarse en el espacio y/o capturar presas (Altringham, 1996). Para el caso de los murciélagos insectívoros que cazan sus presas en el aire, ellos cambian las señales y se pueden reconocer tres fases: de búsqueda, de enfoque y terminal (Altringham, 1996). La fase de búsqueda ayuda al murciélago a obtener información sobre sus alrededores, incluyendo la presencia de presas. Los pulsos en esta fase tienen generalmente rangos de frecuencias, duración de los pulsos y la distancia entre estos poco variables. La fase de enfoque se da cuando el murciélago detecta una presa y cambian las características de los pulsos, reduciendo el rango de frecuencias usadas, disminuyendo su duración y distancia, para obtener más información de la presa. Esas variables logran puntos extremos durante la fase terminal, indicando que el murciélago intentó capturar a una presa. Así, la cantidad de fases terminales se puede usar para medir el uso del espacio y actividad de forrajeo de los murciélagos insectívoros (Griffin *et al.*, 1960)

Una búsqueda por Google Académico (<https://scholar.google.com/>) muestra que el uso del espacio por los murciélagos insectívoros en áreas urbanas, ha sido estudiado en al menos 600 trabajos y en distintas partes del mundo. Por ejemplo, Threlfall *et al.* (2012) sugieren que para los murciélagos insectívoros aéreos en Australia tal vez no hayan presas disponibles en los sitios más urbanos. Además, proponen actividades de restauración en zonas ribereñas y boscosas dentro de ambientes urbanos para mantener el papel ecológico de los murciélagos insectívoros. Duchamp *et al.* (2004) en Canadá encontraron que *Nycticeius*

humeralis tiende a forrajear en zonas boscosas y rurales, y puede ser sensible a las áreas suburbanas, alrededor de sus refugios. Así mismo, trabajos como el Furlonger *et al.* (1987) en Canadá, Gehrt y Chelsvig (2003) Estados Unidos y Jung y Kalko (2010) en Panamá, reportan que las especies de murciélagos insectívoros responden diferente ante la urbanización y enfatizan que las respuestas dependen de la presencia de microhábitat naturales dentro de la zona urbana.

Por otro lado, en Colombia, solo un estudio ha examinado el efecto de la heterogeneidad ambiental sobre los murciélagos. Este trabajo realizado en un área urbano-rural de Bogotá sugiere que el forrajeo de los murciélagos insectívoros puede ser afectado por las vías concurridas y la presencia de lámparas (Sánchez, 2011). Así, en la actualidad es limitada la información sobre cómo la heterogeneidad ambiental en áreas urbano-rurales afectan a los murciélagos insectívoros en Colombia. Adicional a esto, en este país los cambios del paisaje son evidentes alrededor de las ciudades más pobladas, y en la Orinoquia la ciudad más grande es Villavicencio, capital del departamento del Meta. Esta ciudad pasó de tener 253.480 habitantes en el área urbana y 23.758 en la rural en 1993, a 455.171 y 24.967, respectivamente, en 2012 (Villavicencio, 2013). Este aumento de la población humana ha tenido un consecuente incremento en la demanda por recursos naturales y el uso del suelo, lo que puede influir en el forrajeo de los murciélagos insectívoros (Russo y Jones, 2003). Con base en todo lo anterior, propusimos estudiar el uso del espacio por los murciélagos insectívoros en Villavicencio. Con base en los trabajos de Avila-Flores y Fenton (2005) Jung y Kalko (2010) y Sánchez (2011), realizados en otras zonas del neotrópico, planteamos que el incremento en la urbanización afecta negativamente el uso del espacio de los murciélagos insectívoros aéreos en Villavicencio.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El municipio de Villavicencio fue fundado el 6 de abril de 1840, se encuentra al noroccidente del departamento del Meta entre los ríos Guatiquía y Guayuriba (Viloria de la Hoz, 2009). Por su posición geográfica, fue trayecto de comerciantes y ganaderos, principalmente provenientes de Bogotá, capital de Colombia, desde el siglo XIX. Fisiográficamente, Villavicencio presenta dos unidades principales: la parte llana y la vertiente de la cordillera oriental que incluye el piedemonte (Viloria de la Hoz, 2009). El clima del piedemonte se caracteriza por presentar periodos de alta precipitación de abril a octubre, con mayo como el mes con mayor precipitación con ~405,3 mm y de diciembre a marzo hay baja precipitación, siendo enero el mes más seco con ~40,7 mm (Minorta-Cely y Rangel-Ch, 2014).

Medición del grado de urbanización

Hicimos muestreos en cinco sitios con diferentes grados de urbanización (Fig. 1, Tabla 2), y los categorizamos con base en el porcentaje de área construida en 1 km²; esta medida fue nuestro índice de urbanización (Marzluff *et al.*, 2001). Dicho porcentaje en cada punto de muestreo lo medimos en imágenes satelitales obtenidas de Google Earth Pro 2013, con imágenes del año 2016. Para la medición trazamos una ventana circular de 1 km², con las coordenadas de cada sitio en el centro de cada polígono. El centro del polígono correspondía a un sitio para el muestreo del uso del espacio de los murciélagos. De acuerdo con Marzluff *et al.* (2001) y de acuerdo con el porcentaje urbanizado un sitio se puede categorizar como:

silvestre (0-2%), rural (5-20%), suburbano o exurbano (30-50%) y urbano (>50%). A continuación, mostramos la categoría de urbanización y una breve descripción de cada sitio de muestreo:

-Universidad de los Llanos sede San Antonio. 4° 8' 46.18" N - 73° 38' 35.12" W; ~510 m.s.n.m. Sitio de muestreo más cercano al centro urbano de Villavicencio; 57% de área construida por tanto la categorizamos como sitio urbano.

-Ciudad real. 4° 7' 40.0" N - 73° 36' 33" W; ~510 m.s.n.m. Sitio ubicado en el costado oriental del centro urbano de la ciudad. Finca ganadera rodeada por urbanizaciones; 35% de área construida, categorizada como sitio suburbano.

-Balmoral. 4° 5' 31.3" N - 73° 36' 57.2" W; ~410 m.s.n.m. Mezcla de condominios y fincas ganaderas, con remanentes de bosque de galería; 30% de área construida, categorizado como sitio suburbano.

-Universidad de los Llanos sede Barcelona. 4° 4' 33.5" N - 73° 34' 50.8" W, ~420 m.s.n.m. Zona con cultivos, pastizales, zonas con edificios, remanentes de bosque en regeneración asociados a cursos de agua y estanques para el cultivo de peces; 8% de área construida, categorizado como sitio rural-ex urbano, debido a la cercanía e influencia de la ciudad de Villavicencio.

-Corpoica. 4° 03' 6.93" N - 73° 29' 1.29" W, 330 m.s.n.m. Sitio más apartado del perímetro urbano. Zona con fincas ganaderas, áreas de cultivo, y bosques de galería. 2% de área construida. Según la clasificación de Marzluff *et al.* (2001) sería un ambiente silvestre, pero como ha sido transformado para hacer cultivos, lo consideramos como silvestre-rural.

Muestreo de los murciélagos y análisis de las llamadas de ecolocalización

Los muestreos los realizamos entre enero-julio 2016 y febrero 2017. En cada uno de los cinco sitios de muestreo, establecimos dos estaciones de grabación usando un detector Batbox Duet®, para registrar las llamadas ultrasónicas emitidas por los murciélagos (Kunz y Parsons, 2009). El detector, lo ubicamos perpendicular al suelo, lo conectamos a un computador portátil Samsung y grabamos las llamadas con el programa BatSound (Versión 4.2.1). Con este mismo programa analizamos las llamadas grabadas, escuchando y contando la cantidad de fases terminales de las grabaciones. Todas las grabaciones las hicimos sin capturar murciélagos. Hicimos la identificación de las fases terminales con base a las características que menciona Altringham (1996): reducción del rango de frecuencia de los pulsos, se acorta su distancia y duración de forma extrema. De las dos estaciones de grabación, una estación tuvo al menos una lámpara de luz artificial, y la otra estuvo cerca de vegetación arbórea y sin luz artificial. En la primera estación direccionamos el detector hacia la lámpara de luz artificial, y en la otra estación, lo direccionamos hacia la vegetación arbórea para grabar los murciélagos insectívoros que pasaban sobre esas zonas. El detector limitó la posibilidad de identificar especies debido a que su sistema heterodino conlleva a tener menor detalle en las grabaciones, es decir, además de dividir por 10 la frecuencia original del murciélago, no es posible detallar la forma de los pulsos. Por tanto, no pudimos identificar las especies de murciélagos insectívoros, ni el número de individuos.

Las grabaciones las hicimos desde las 18:00h hasta las 20:30h, porque es una franja de tiempo de alto forrajeo para los murciélagos insectívoros (Jung y Kalko, 2010, Sánchez, 2011), y por la duración de la batería del computador donde guardábamos las grabaciones.

Cada estación tuvo una duración de 15 minutos, y en cada estación hicimos tres grabaciones de cinco minutos continuos de grabación; el receso entre cada grabación duró menos de un minuto, mientras se creaba una nueva ventana en el programa para iniciar con otra grabación. En Ciudad Real, San Antonio y Corpoica hicimos seis muestreos, i.e., seis noches de grabación para cada sitio y un esfuerzo de muestreo total de 900 minutos de grabación. En Barcelona y Balmoral hicimos cinco muestreos, i.e., cinco noches de grabación en cada uno y un esfuerzo de muestreo total de 750 minutos debido a limitaciones logísticas. El muestreo total de los muestreos corresponde a la multiplicación del número de estaciones de 15 minutos por el número de noches en cada sitio (Tabla 1).

Análisis estadísticos

Usamos un modelo lineal generalizado (MLG) con el programa SPSS-PASW (Versión 18.0.0), debido a que los datos no cumplían con los supuestos de un modelo lineal general (McCullagh, 1984). El número de fases terminales por minuto lo usamos como índice de uso del espacio y lo tomamos como variable dependiente. Para calcular este índice, en cada estación usamos el número de fases terminales y lo dividimos por cinco minutos, que fue la duración de cada grabación. El porcentaje de área urbanizada y el porcentaje de iluminación de la luna entraron como covariables. Incluimos el porcentaje de iluminación lunar porque se ha reportado que la iluminación lunar puede afectar negativamente el forrajeo de los murciélagos insectívoros (Lang *et al.*, 2006). La iluminación de la luna la obtuvimos para cada noche de muestreo de la página “time and date” (www.timeanddate.com). La presencia de lámparas de luz y la noche de muestreo fueron factores fijos en el modelo lineal generalizado. Posterior a esto realizamos correlaciones bivariadas no paramétricas de Kendall (Arndt *et al.*, 1999) con la tasa de fases terminales por minutos y las covariables del modelo.

El muestreo realizado entre 2016 y 2017 abarcó la transición de baja a alta precipitación. Dicha variación en la precipitación podría afectar el forrajeo de los murciélagos (Erickson y West, 2002). Por ello, obtuvimos el promedio mensual de precipitación con base en los datos de cuatro estaciones del IDEAM ubicadas a un máximo de 2,06 km de cada uno de los cinco sitios muestreados (Anexo 1). Para San Antonio tomamos los datos de la estación IDEAM código 35030380, para Balmoral y Barcelona la estación IDEAM código 35035070, para Ciudad Real la estación IDEAM código 35030370 y por último para Corpoica usamos los datos de la estación IDEAM código 35030050. Para cada una de las estaciones del IDEAM tomamos la precipitación total de los meses de muestreo (enero-julio 2016 y febrero 2017), y calculamos un promedio de la precipitación mensual. Con dicho promedio hicimos correlaciones no paramétricas entre el índice de uso del espacio. También hicimos correlaciones entre la temperatura media del día de muestreo, el día anterior al muestreo, el mes del muestreo y mes anterior, y el uso del espacio. Esto porque los cambios del clima se pueden relacionar con la abundancia de insectos (Wolda, 1988), y pueden haber efectos retrasados en su reproducción (Thompson y Ollason, 2001), lo cual podría afectar el forrajeo de los murciélagos insectívoros (Brooks, 2009). Todas las hipótesis estadísticas se evaluaron con un nivel de significancia de $\alpha=0,05$.

RESULTADOS

El uso del espacio no fue afectado por la presencia de lámparas en cada sitio de muestreo (X^2 de Wald = 0,300 $p= 0,584$). El MLG (X^2 de Wald = 0,720 $p= 0,346$) y las correlaciones no paramétricas no sugieren que el uso del espacio de los murciélagos insectívoros aéreos fuera afectado por el porcentaje de área construida (Coeficiente de correlación Tau $\tau = -0,77$, $p= 0,448$; Fig. 2A) y el porcentaje de iluminación de la luna MLG (X^2 de Wald = 0,243 $p= 0,622$), ($\tau = 0,140$, $p=0,427$; Fig. 2B). En el modelo lineal generalizado, sólo el factor fijo noche de muestreo tuvo un efecto marginalmente significativo sobre el uso del espacio de los murciélagos insectívoros (X^2 de Wald= 13,969, $p= 0,057$).

Si encontramos diferencias en los niveles de uso del espacio entre los muestreos MLG (X^2 de Wald= 13,969, $p= 0,057$), siendo el muestreo 1, realizado entre enero y marzo del 2016, significativamente diferente a los muestreos 2, 3, 4 y 5 (marzo, abril, junio, julio del 2016) (Fig.3). En adición, el uso del espacio del muestreo 1 fue significativamente semejante al muestreo 6 realizado en febrero del 2017. (Fig. 3). Dada la variación entre dichos muestreos exploramos el posible efecto de la variación temporal de la precipitación y temperatura media sobre el forrajeo de los murciélagos. Hubo una correlación negativa significativa entre nuestro índice de tasas terminales por minuto y la precipitación, en todas las escalas temporales analizadas (Fig. 4). Por otra parte, hubo correlación positiva significativa entre el la tasa de fases terminales y la temperatura media del día de muestreo, día anterior y mes anterior al muestreo (Fig. 5).

DISCUSIÓN

Los resultados sugieren que hay murciélagos insectívoros disponibles para forrajear en el paisaje examinado, y así, probablemente en todo el municipio de Villavicencio. En efecto, encontramos evidencias de forrajeo de los murciélagos insectívoros aéreos en todos los sitios de muestreo y no encontramos evidencias de que éste disminuyera al incrementarse la urbanización. Este resultado coincide parcialmente con lo reportado por Jung y Kalko (2010) y Avila-Flores y Fenton (2005), quienes indican que algunas especies de murciélagos insectívoros neotropicales tienen un alto potencial para aprovechar ambientes transformados. Sin embargo, también difiere de esos estudios, en que allí el mayor uso del espacio se concentró en los bosques, grandes parques y lagos. Se ha sugerido que los murciélagos insectívoros pueden tolerar ambientes perturbados mientras se conserven zonas verdes que sean fuente de insectos (Fenton, 1997). Así, una posible explicación a nuestros resultados es que los árboles, jardines y demás zonas verdes presentes en los sitios muestreados, mitigaron el efecto de la urbanización en los murciélagos y por esto no hubo diferencia del uso del espacio de los murciélagos a lo largo del paisaje (Russo y Jones, 2003). En otras palabras, los resultados sugieren que, para los murciélagos, un porcentaje de urbanización de 57%, aún es pequeño y las perturbaciones no han sido suficientes para generar diferencias notables en el uso del espacio de los murciélagos.

El patrón observado también puede reflejar la resiliencia ecológica asociada con la alta diversidad de murciélagos presente en Villavicencio (Sánchez, 2017). En efecto, las zonas con alta biodiversidad cuentan con especies ecológicamente redundantes, es decir, especies que cumplen con funciones ecológicas similares, lo que permitiría mantener niveles de funcionalidad ecológica a pesar de las perturbaciones (Naeem, 1998). En Villavicencio

hay al menos 62 especies de murciélagos, y de estos, alrededor de 19 son insectívoros aéreos. Esto ayudaría a que los servicios ecosistémicos prestados por los murciélagos insectívoros se conserven en zonas urbanas y rurales, al haber diferentes especies usando diferentes áreas del paisaje.

Algunos trabajos reportan que las especies de murciélagos insectívoros responden diferente ante la urbanización y enfatizan que las respuestas dependen de la presencia de microhábitats naturales dentro de la zona urbana (Furlonger *et al.*, 1987, Gehrt y Chelsvig, 2003). Por ejemplo, estudios hechos en el neotrópico reportan respuestas positivas ante la urbanización por *Molossus molossus*, *Tadarida brasiliensis*, *Saccopteryx leptura*, *Nyctinomops macrotis*, *Eptesicus fuscus* (Avila-Flores y Fenton, 2005, Jung y Kalko, 2011). Las dos últimas especies pueden alternar su forrajeo entre áreas urbanas y rurales (Avila-Flores y Fenton, 2005, Jung y Kalko, 2011). Por otra parte, *Noctilio albiventris*, *Noctilio leporinus*, *Myotis nigricans*, *Myotis lucifugus* responden negativamente a la urbanización (Avila-Flores y Fenton, 2005, Jung y Kalko, 2011). Ya que Villavicencio es rico en especies de murciélagos insectívoros (Sánchez, 2017), el patrón observado puede ser producto de la unión de las respuestas de diferentes especies ante la urbanización. El trabajo de Gehrt y Chelsvig (2004), concuerda con nuestra sugerencia, pues en su estudio la urbanización tampoco tuvo efecto, porque los murciélagos insectívoros allí identificados tuvieron diferentes respuestas y algunas especies exploraron tanto las zonas urbanas como las rurales.

Adicional a esto, es importante tener presente que este estudio lo hicimos a una escala espacial de 1km² y con base en Gaston (2000) sugerimos que las especies de murciélagos insectívoros, respondieron a la perturbación de acuerdo a la escala espacial empleada. Es decir, que las especies pueden percibir de distinta forma el espacio y los recursos que encuentran allí pueden afectar sus respuestas ante los cambios del paisaje de acuerdo a la escala espacial. Por ejemplo, las especies con distintos tamaños corporales, pueden requerir tamaños de parche diferente, por lo cual deben variar su respuesta ante las perturbaciones a distintas escalas espaciales.

Por otra parte, la iluminación lunar no afectó el uso del espacio de los murciélagos insectívoros en Villavicencio. Sugerimos dos posibles explicaciones a este resultado. La primera, es que el efecto de la iluminación lunar puede variar entre especies de murciélagos insectívoros y nuestra incapacidad de identificar individualmente las especies puede confundir los resultados (Lang *et al.*, 2006). La segunda, es que la iluminación lunar no afectó el uso del espacio de los murciélagos porque tal vez la abundancia de insectos presa no varió en noches de alta iluminación lunar como ha sido reportado en algunos trabajos del neotrópico (Lang *et al.*, 2006, Appel *et al.*, 2017).

Tampoco hubo efecto de la iluminación artificial sobre el uso del espacio de los murciélagos insectívoros. Además, no encontramos en los sitios de nuestro solamente lámparas de luz blanca, sino que también hubo lámparas de luz naranja. De acuerdo con Jung y Kalko (2010), los murciélagos insectívoros, según la especie y su selección de presa, varían su forrajeo entre luz blanca o vegetación arbórea. Además, la luz artificial naranja no parece ser tan atractiva para los insectos o los murciélagos, como la luz blanca (Rydell, 1992, Gaisler *et al.*, 1998). Por ello, tal vez no hubo efecto de la iluminación artificial en el forrajeo de los murciélagos, porque tal vez la combinación entre iluminación artificial blanca y naranja no atrajo los insectos suficientes para los murciélagos (Gaisler *et al.*, 1998).

Encontramos efectos a nivel temporal puesto que el uso del espacio en el primer muestreo fue mayor que en la mayoría de los muestreos. Esto motivó a analizar el efecto de la precipitación y la temperatura media en el forrajeo de los murciélagos insectívoros, para explicar un posible efecto temporal provocado por el clima (Thompson y Ollason, 2001). El efecto de la temperatura a diferentes escalas temporales fue mayormente positivo sobre el uso del espacio. Los trabajos de Anthony *et al.* (1981) ; Wolbert *et al.* (2014) en Norte América, y en el Neotrópico Graham (1983) sugieren que los incrementos de temperatura afectan la disponibilidad de insectos presa, provocando un efecto positivo sobre el forrajeo de los murciélagos insectívoros.

Por su parte, la precipitación tuvo un efecto negativo en todas las escalas temporales analizadas. Para el efecto del día del muestreo, sugerimos dos explicaciones. Primera, el exceso de humedad puede ser perjudicial en la ecolocalización de esos murciélagos, debido a que se atenúan los sonidos de alta frecuencia, es decir se produce el efecto de múltiples ecos, complicando el procesamiento de la información y por tanto reduciendo el uso del espacio (Griffin, 1971, Fenton y Kunz, 1977). También puede haber reducción en la cantidad de insectos cada noche, ya que los insectos responden rápidamente a los cambios del clima, en especial en paisajes transformados como Villavicencio (Wilson *et al.*, 2007). En las demás escalas temporales analizadas, el efecto puede relacionarse con la abundancia de los insectos presa (Erickson y West, 2002, Brooks, 2009). De acuerdo con Pinheiro *et al.* (2002), algunos órdenes de insectos disminuyen su abundancia en el neotrópico en la época de alta precipitación. Además Wolda (1988), sugiere que el clima influye en diferentes características del ciclo de vida de los insectos, por tanto puede variar su abundancia. En consecuencia, nuestros resultados sugieren que la disminución del forrajeo de los murciélagos por los cambios climáticos pueden deberse a efecto de retraso en la reproducción de los insectos (Thompson y Ollason, 2001).

CONCLUSIÓN

Hasta donde sabemos, este es el primer trabajo en una ciudad de la Orinoquia donde se analiza el uso del espacio por murciélagos insectívoros en un mosaico urbano-rural. Nuestros resultados sugieren que los servicios de control de poblaciones de insectos estarían disponibles actualmente en la ciudad, pero incrementos de los niveles de perturbación en la ciudad podrían modificar este patrón de manera negativa como se ha reportado en otras zonas neotropicales (Avila-Flores y Fenton, 2005; Jung y Kalko, 2010; Sánchez, 2011). Por otro lado, Villavicencio alberga aproximadamente 19 especies de murciélagos insectívoros, quienes pueden exhibir diferentes respuestas ante la urbanización. Lo que permitiría en el momento tener potenciales controladores de insectos en esta ciudad. Sin embargo, este trabajo debe considerarse preliminar y próximos estudios deben incrementar el tiempo de grabación, la cantidad de puntos de muestreo y mejorar la calidad del micrófono para reconocer efectos de la urbanización, la iluminación de la luna o el clima sobre especies particulares de murciélagos aéreos.

AGRADECIMIENTOS

Este manuscrito deriva del proyecto “Diversidad funcional y servicios ecosistémicos de los murciélagos frugívoros e insectívoros en un paisaje de la Orinoquia” C03-F02-31-2015, financiado por Unillanos. Agradecemos la participación de estudiantes del Grupo de estudio “Mamíferos Silvestres- Unillanos”, por su compañía en campo. Gracias a los dueños y encargados de los sitios de muestreo por permitirnos acceder a sus predios: administración y grupos de seguridad de los campus Unillanos-Barcelona y Unillanos-San Antonio, a Rubén Valencia y Luisa Posada de Corpoica, la familia Mesa y la administración del conjunto campestre Balmoral y al señor Nelson Clavijo.

BIBLIOGRAFÍA

Alberti M. The effects of urban patterns on ecosystem function. *International Regional Science Review*. 2005;28:168-192.Doi:10.1177/0160017605275160.

Altringham. Echolocation. In: Press OU, editor. *Bats: Biology and behavior*. New York: 1996. p. 262.

Anthony ELP, Stack MH, Kunz TH. *Oecologia*. 1981;51:151-152.

Appel G, López-Baucells A, Magnusson WE, Bobrowiec PED. Aerial insectivorous bat activity in relation to moonlight intensity. *Mammalian Biology*. 2017;85:37-46.Doi:10.1016/j.mambio.2016.11.005.

Arndt S, Turvey C, Andreasen NC. Correlating and predicting psychiatric symptom ratings: Spearman's ρ versus Kendall's tau correlation. *Journal of Psychiatric Research*. 1999;33:97-104.Doi:10.1016/S0022-3956(98)90046-2.

Avila-Flores R, Fenton MB. Use of spatial features by foraging insectivorous bats in a large urban landscape. *Journal of Mammalogy*. 2005;86:1193-1204.

Brooks RT. Habitat-associated and temporal patterns of bat activity in a diverse forest landscape of southern New England, USA. *Biodiversity and Conservation*. 2009;18:529-545.Doi:10.1007/s10531-008-9518-x.

Cengiz C. Urban ecology. In: *Advances in Landscape Architecture*. InTech, 2013.

Cleveland CJ, Betke M, Federico P, Frank JD, Hallam TG, Horn J, *et al*. Economic value of the pest control service provided by Brazilian free-tailed bats in south-central Texas. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2006;4(5):238-243.

Dent D. *Insect pest management*. Cabi; 2000.

Duchamp JE, Sparks DW, Whitaker JO, Jr. Foraging-habitat selection by bats at an urban-rural interface: comparison between a successful and less successful species. *Canadian Journal of Zoology*. 2004;82:1157-1164.

Erickson JL, West SD. The Influence of Regional Climate and Nightly Weather Conditions on Activity Patterns of Insectivorous Bats. *Acta Chiropterologica*. 2002;4:17-24. Doi:10.3161/001.004.0103.

Evelyn MJ, Stiles DA, Young RA. Conservation of bats in suburban landscapes: roost selection by *Myotis yumanensis* in a residential area in California. *Biological Conservation*. 2004;115:463-473.

Fenton MB. Echolocation, insect hearing, and feeding ecology of insectivorous bats. In: Kunz TH, editor. *Ecology of bats*. New York: Plenum Press, 1982. p. 261-285.

Fenton MB. Science and the conservation of bats. *Journal of Mammalogy*. 1997;78:1-14.

Fenton MB, Kunz TH. Movements and behavior. In: Baker RJ, Jones Jr. JK, Carter DC, editors. *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae*. Lubbock, Texas, USA: Special Publications, The Museum, Texas Tech University, 1977. p. 351-364.

Furlonger CL, Dewar HJ, Fenton MB. Habitat use by foraging insectivorous bats. *Canadian Journal of Zoology*. 1987;65:284-288. Doi:10.1139/z87-044.

Gaston KJ. Global patterns in biodiversity. *Nature*. 2000;405:220-227.

Gaisler J, Řehák Z, Bartonička T. Bat casualties by road traffic (Brno-Vienna). *Acta Theriologica*. 2009;54:147-155. Doi:10.1007/BF03193170.

Gaisler J, Zukal J, Rehak Z, Homolka M. Habitat preference and flight activity of bats in a city. *Journal of Zoology*, London. 1998;244:439-445.

Gehrt SD, Chelsvig JE. Bat activity in an urban landscape: patterns at the landscape and microhabitat scale. *Ecological Applications*. 2003;13:939-950.

Gehrt SD, Chelsvig JE. Species-specific patterns of bat activity in an urban landscape. *Ecological Applications*. 2004;14:625-635.

Graham GL. Changes in Bat Species Diversity along an Elevational Gradient up the Peruvian Andes. *Journal of Mammalogy*. 1983;64:559-571. Doi:10.2307/1380511.

Griffin DR, Webster F, Charles M. The echolocation of flying insects by bats. *Newsletter for ornithologists*. 1960;1:53-54. Doi:10.1016/0003-3472(60)90022-1.

Griffin DR. The importance of atmospheric attenuation for the echolocation of bats (Chiroptera). *Animal Behaviour*. 1971;19:55-61. Doi:10.1016/S0003-3472(71)80134-3.

Jones G, Teeling EC. The evolution of echolocation in bats. *Trends in Ecology and Evolution*. 2006;21:149-156.

Jung K, Kalko EKV. Where forest meets urbanization: foraging plasticity of aerial insectivorous bats in an anthropogenically altered environment. *Journal of Mammalogy*. 2010;91:144-153.

Jung K, Kalko EKV. Adaptability and vulnerability of high flying Neotropical aerial insectivorous bats to urbanization. *Diversity and Distributions*. 2011;17:262-274. Doi:10.1111/j.1472-4642.2010.00738.x.

Kunz TH, Braun De Torrez E, Bauer D, Lobova T, Fleming TH. Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2011;1223:1-38.

Kunz TH, Parsons S. *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. 2nd ed. Baltimore, USA: The Johns Hopkins University Press; 2009.

Lang AB, Kalko EKV, Römer H, Bockholdt C, Dechmann DKN. Activity levels of bats and katydids in relation to the lunar cycle. *Oecologia*. 2006;146:659-666. Doi:10.1007/s00442-005-0131-3.

Marzluff JM, Bowman R, Donnelly R. A historical perspective on urban bird research: trends, terms, and approaches. In: Marzluff JM, Bowman R, Donnelly R, editors. *Avian ecology and conservation in an urbanizing world*. Norwell, MA.: Kluwer Academic, 2001. p. 1-17.

Mccullagh P. Generalized linear models. *European Journal of Operational Research*. 1984;16:285-292.

Minorta-Cely V, Rangel-Ch J. El clima de la Orinoquia colombiana. *Colombia Diversidad Biótica*. 2014;XIV:207-236.

Naeem S. Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation Biology*. 1998;12:39-45. Doi:10.1046/j.1523-1739.1998.96379.x.

Pickett STA, Cadenasso ML, Grove JM, Nilon CH, Pouyat RV, Zipperer WC, *et al.* Urban ecological systems: linking terrestrial ecological, physical, and socioeconomic components of metropolitan areas. In: Marzluff JM, Shulenberger E, Endlicher W, Alberti M, Bradley G, Ryan C, *et al.*, editors. *Urban ecology*. New York: Springer Science+Business Media, 2008. p. 99-122.

Pinheiro F, Diniz IR, Coelho D, Bandeira MPS. Seasonal patter of insect abundance in the Brazilian cerrado. *Austral Ecology*. 2002;27:132-136.Doi:10.1046/j.1442-9993.2002.01165.x.

Russo D, Jones G. Use of foraging habitats by bats in a Mediterranean area determined by acoustic surveys: conservation implications. *Ecography*. 2003;26:197-209.

Rydell J. Exploitation of Insects around Streetlamps by Bats in Sweden. *Functional Ecology*. 1992;6:744.Doi:10.2307/2389972.

Sánchez F. La heterogeneidad del paisaje del borde norte de Bogotá (Colombia) afecta la actividad de los murciélagos insectívoros. *Revista U.D.C.A.: Actualidad & Divulgación Científica*. 2011;14:71-80.

Sánchez F. Murcielagos de Villavicencio (Meta,Colombia):evaluacion preliminar de su diversidad trofica y servicios ecosistemicos. *Boletin Cientifico del Centro de Museos*. 2017;21:96-111.Doi:10.17151/bccm.2017.21.1.8.

Soulé ME. Land use planning and wildlife maintenance. *Journal of the American Planning Association*. 1991;57:313-323.

Thompson PM, Ollason JC. Lagged effects of ocean climate change on fulmar population dynamics. *Nature*. 2001;413:417-420.Doi:10.1038/35096558.

Threlfall CG, Law B, Banks PB. Influence of Landscape Structure and Human Modifications on Insect Biomass and Bat Foraging Activity in an Urban Landscape. *PLoS ONE*. 2012;7:e38800.Doi:10.1371/journal.pone.0038800.

Vázquez L. Boletín Manejo de plagas en la agricultura ecológica. *Boletín Fitosanitario*. 2010;15:120.

Viloria De La Hoz J. Geografía económica de la Orinoquia. *Documentos de trabajo sobre economía regional*. 2009;113:1-88.

Villavicencio SDPD. Síntesis Diagnóstica Plan NORTE de ordenamiento territorial. In: 2013.

Vizzari M, Sigura M. Landscape sequences along the urban-rural-natural gradient: A novel geospatial approach for identification and analysis. *Landscape and Urban Planning*. 2015;140:42-55.Doi:10.1016/j.landurbplan.2015.04.001.

Wilson RJ, Davies ZG, Thomas CD. Insects and Climate Change: Processes, Patterns and Implications for Conservation. *The Royal Entomological Society*. 2007;23:245-279.

Wolbert SJ, Zellner AS, Whidden HP. Bat Activity, Insect Biomass, and Temperature Along an Elevational Gradient. *Northeastern Naturalist*. 2014;21:72-85. Doi:10.1656/045.021.0106.

Wolda H. Insect seasonality: Why? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 1988;19:1-18.

Zurcher AA, Sparks DW, Bennett VJ. Why the Bat Did Not Cross the Road? *Acta Chiropterologica*. 2010;12:337-340. Doi:10.3161/150811010X537918.

TABLAS Y FIGURAS

Tabla 1. Esfuerzo de muestreo total de los cinco sitios en Villavicencio al multiplicar el número de estaciones de 15 minutos por el número de noches en cada sitio.

Sitio	Estaciones de 15 minutos	# noches	Total minutos
Ciudad Real	10	6	900
San Antonio	10	6	900
Corpoica	10	6	900
Barcelona	10	5	750
Balmoral	10	5	750

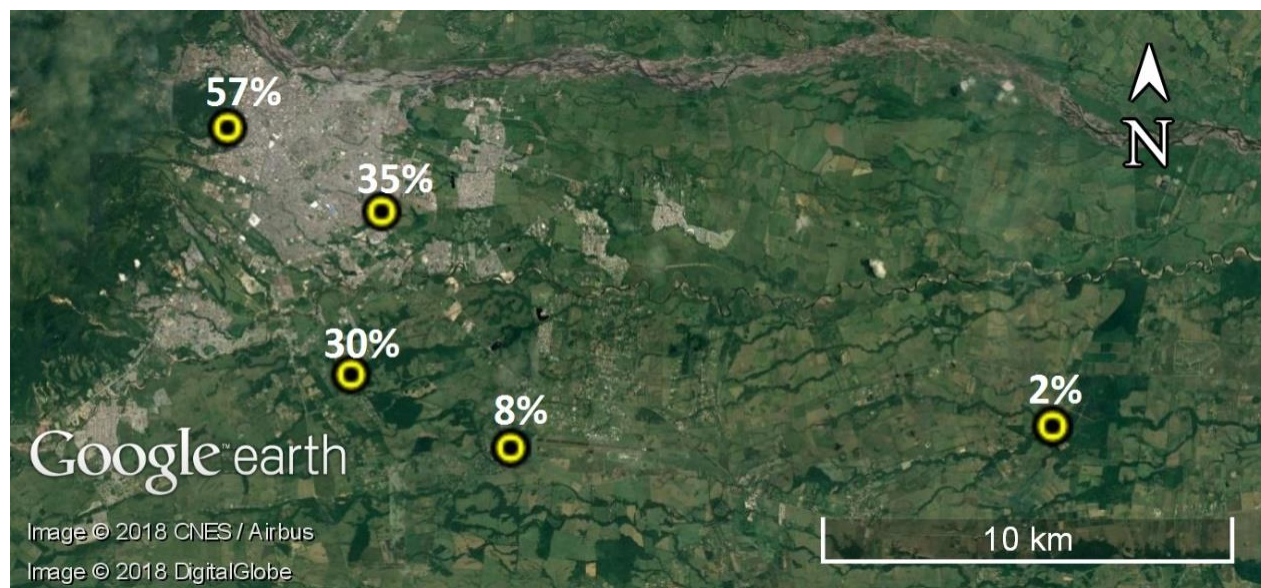


Figura 1. Ubicación de los cinco sitios muestreados y su porcentaje de área construida a lo largo de un paisaje urbano-rural en Villavicencio, Meta, Colombia. Imagen tomada de Google earth, cuyos proveedores de datos son DigitalGlobe y CNEs/Airbus. Fecha de la imagen, diciembre 17, 2017.

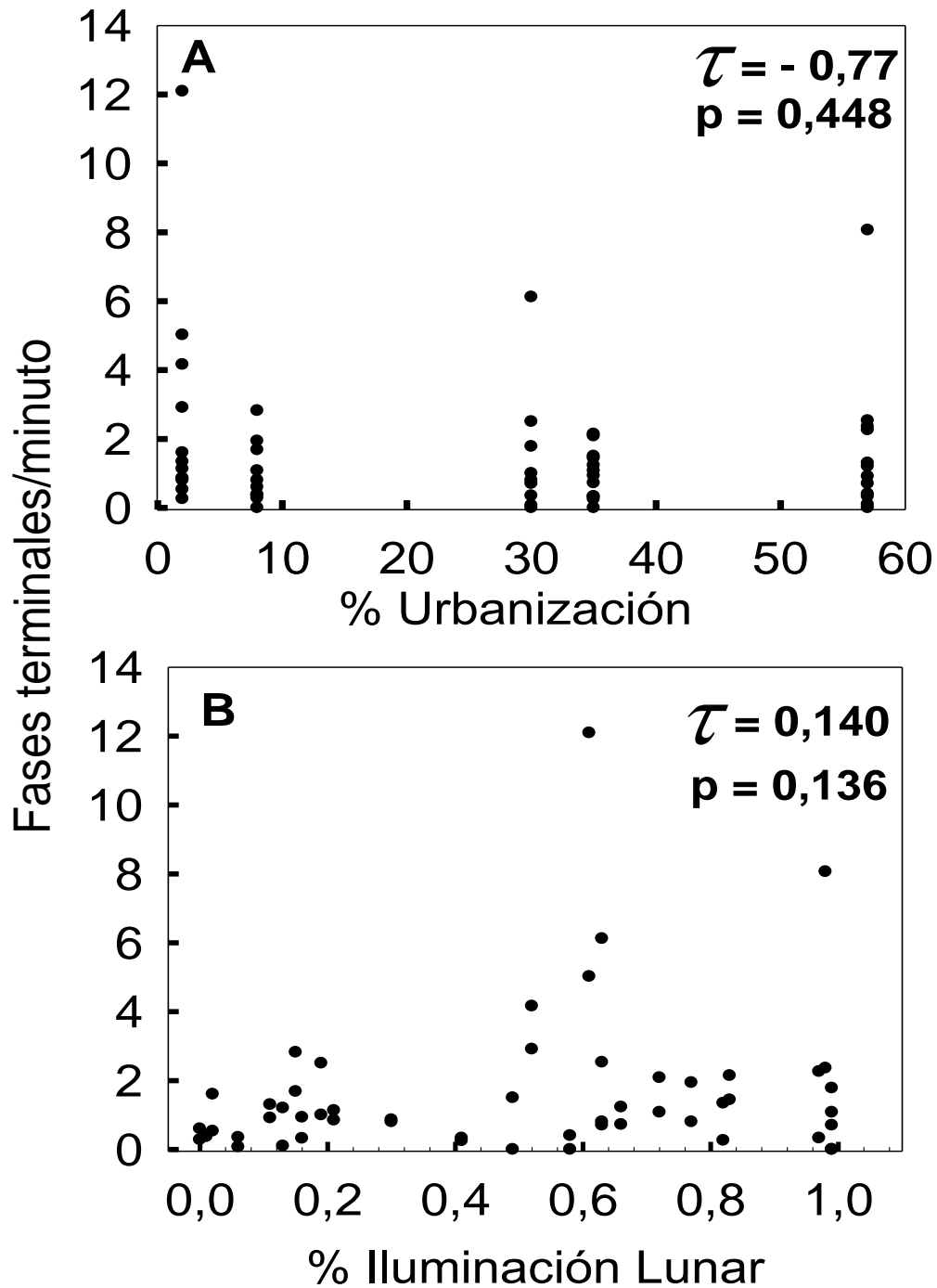


Figura 2. Variación del uso del espacio de los murciélagos insectívoros, indicado por la cantidad de fases terminales por minuto, con respecto al porcentaje de área construida (A) y el porcentaje de iluminación lunar (B). No hubo una correlación significativa en ambos casos.

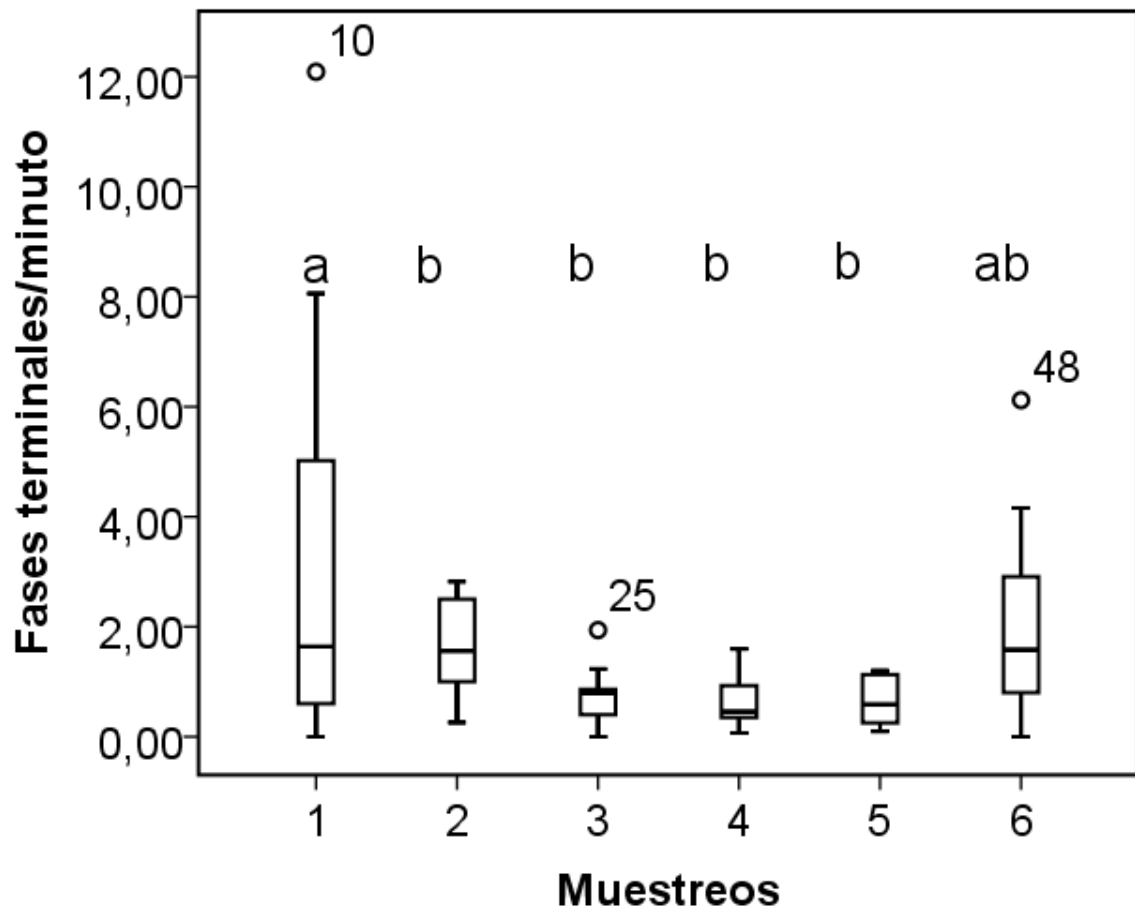


Figura 3. Variación del uso del espacio, indicado por el número fases terminales por minuto, en los seis períodos de muestreo. Las cajas con letras diferentes indican diferencias significativas, esto con base en el Modelo lineal generalizado ($p < 0,05$). Ya que en el mismo el muestreo 1 fue semejante al muestreo 6, pero significativamente distinto a los muestreos 2, 3, 4 y 5.

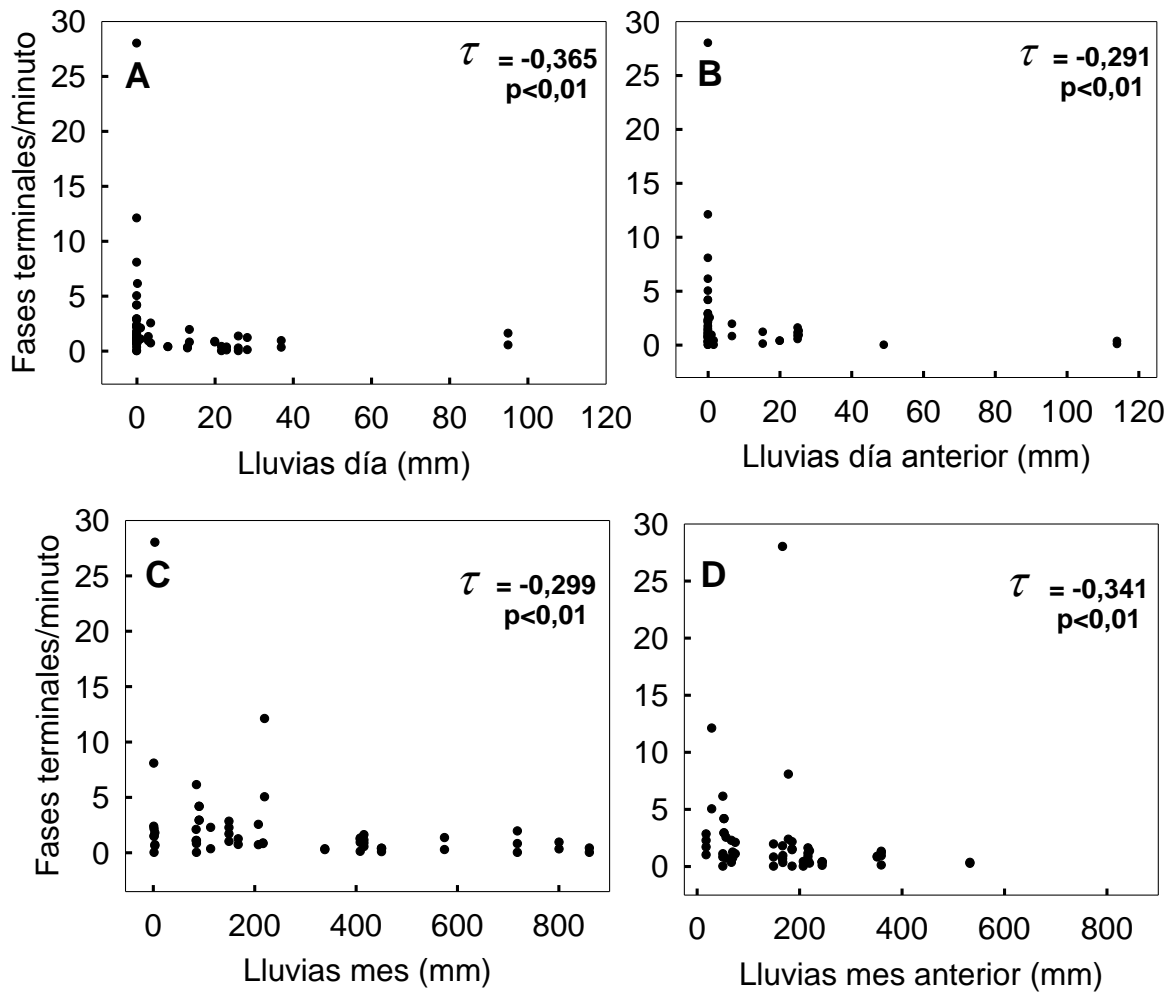


Figura 4. Correlaciones del uso del espacio de los murciélagos insectívoros, indicado por las fases terminales/minuto, y la precipitación del día de muestreo, día anterior, el mes de muestreo y mes anterior al muestreo. En todos los casos las relaciones fueron negativas y significativas, indicando un posible efecto negativo sobre el uso del espacio de los murciélagos a diferentes escalas temporales.

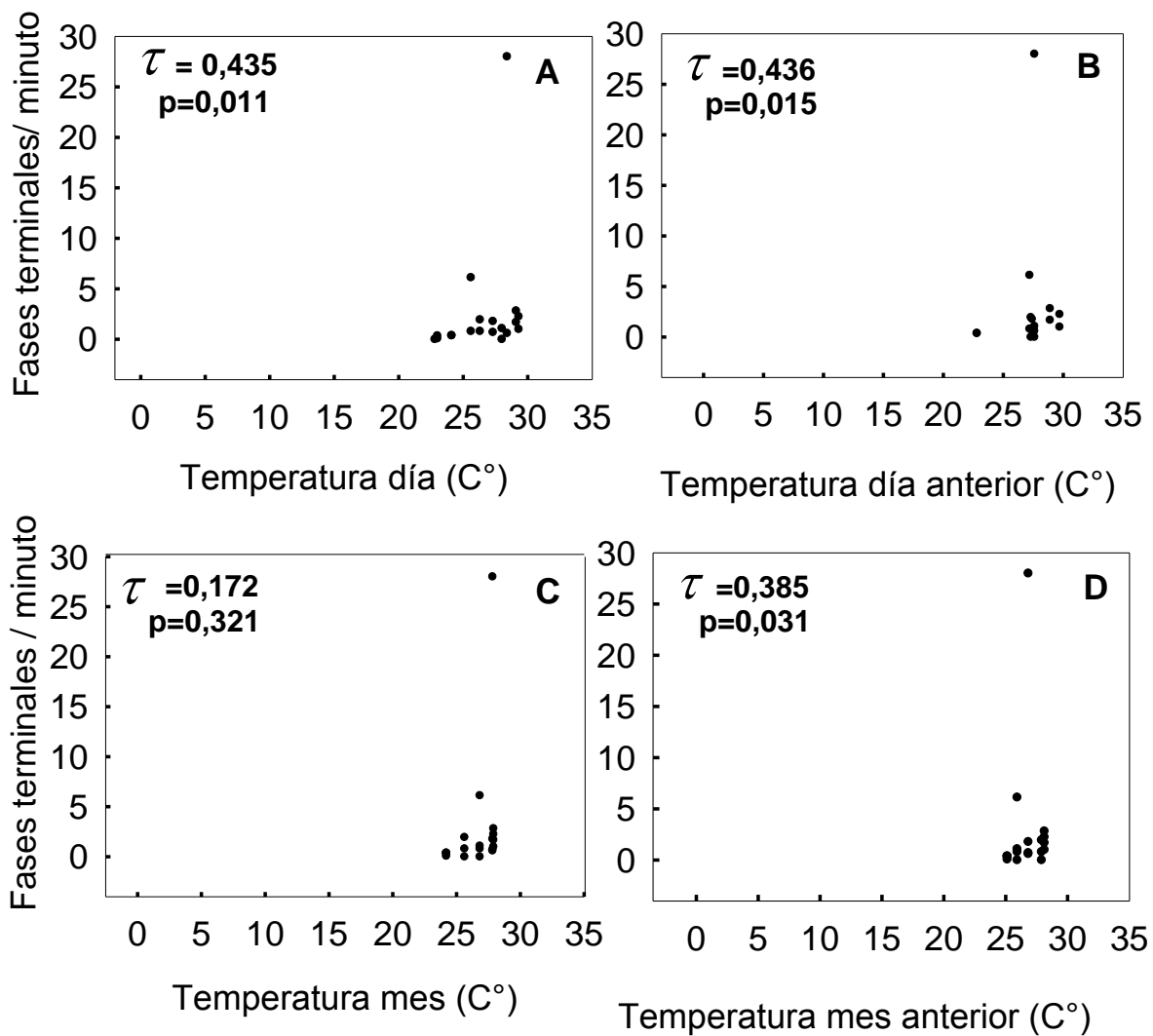


Figura 5. Correlaciones del uso del espacio de los murciélagos insectívoros, indicado como fases terminales/minuto y la temperatura media del día de muestreo, día anterior, el mes de muestreo y mes anterior. En todos los casos las relaciones fueron positivas y significativas, excepto la temperatura media del mes de muestreo (C).

ANEXOS

Anexo 1. Promedio mensual de precipitación para los meses de muestreo (2016 y 2017) de cuatro estaciones meteorológicas del IDEAM en Villavicencio cercanas a los sitios de muestreo.

Estaciones	Enero	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Febrero
35030380	1,4	57	207,8	860,8	639,6	360	408,7	113,6
35035070	3,53	18,1	149,7	718,7	493,2	244,6	450,8	85,6
35030370	2	70	168	801	533	339	402	85
35030050	0	29	220	575	352	217	416	91
Promedio mensual precipitación (mm)	1,73	43,53	186,38	738,9	504,5	290,2	419,4	93,8

CAPÍTULO 3

Artículo 2.

Formato de la revista Acta Biológica Colombiana

CHILLIDOS DE ECOLOCALIZACIÓN DE SIETE ESPECIES DE MURCIÉLAGOS DEL PIEDEMORTE LLANERO COLOMBIANO

ECHOLOCATION CALLS OF SEVEN BAT SPECIES FROM THE COLOMBIAN, ANDEAN FOOTHILLS

Karen Bernal-Contreras^{1*}, Francisco Sánchez²
*Kanbercont@gmail.com

¹ Grupo Mamíferos Silvestres-Unillanos, Programa de Biología, Facultad de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad de los Llanos, km 12 vía Puerto López, vereda Barcelona, Villavicencio-Meta, Colombia

² Grupo ECOTONOS, Museo de Historia Natural-Unillanos, Programa de Biología, Facultad de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad de los Llanos, km 12 vía Puerto López, vereda Barcelona, Villavicencio-Meta, Colombia

RESUMEN

En el neotrópico se han realizado pocos trabajos de descripción de señales ultrasónicas en murciélagos, y Colombia no es la excepción. A pesar de tener alrededor de 205 especies de murciélagos, de acuerdo a nuestra revisión bibliográfica, sólo se han hecho dos estudios que describen e identifican especies de murciélagos por medios bioacústicos. Este tipo de estudios brindan información para estudiar la biología y ecología de los murciélagos. Por ejemplo, los chillidos de ecolocalización pueden usarse para la identificación de las especies que las emiten, pues son producto de presiones selectivas asociadas a ambientes específicos. Por esto grabamos y describimos los chillidos de ecolocalización de siete especies de murciélagos en Villavicencio, Meta, piedemonte llanero colombiano. Usamos un micrófono Peterson M500 para grabar los chillidos de los murciélagos y para analizar las grabaciones BatSound Touch Lite y BatSound 4.2. Describimos los chillidos de *Noctilio albiventris*, *N. leporinus*, *Saccopteryx leptura*, *Carollia castanea*, *C. perspicillata*, *Molossus molossus*, y *Artibeus planirostris*. Presentamos sonogramas, y las siguientes mediciones: frecuencia con mayor energía, la frecuencia mínima y máxima, la duración de cada pulso y la duración entre pulsos. En general, nuestras mediciones concuerdan con los trabajos disponibles para el neotrópico, aunque evidenciamos diferencias en algunas variables. Adicionalmente, presentamos el primer trabajo que confirma la presencia de *N. albiventris* en el municipio de Villavicencio. Así, esperamos que nuestro trabajo anime a otros investigadores a usar

métodos de seguimiento acústico para ampliar nuestro conocimiento de la distribución y ecología de las especies insectívoras colombianas.

Palabras clave

Bioacústica, Colombia, Chiroptera, distribución, Orinoquia,

ABSTRACT

In the Neotropics, there are few studies describing such calls. Colombia is not the exception, despite having more than 205 species bats, according to our bibliographic review, there are only two studies that described and identified the species of bats using bioacoustic methods. These studies provide information to learn about of the biology and ecology of bats. For example, echolocation calls may has used to identify the species that emitting them. For this reason, we recorded and described the calls of seven bat species in Villavicencio, Meta, Andean foothills. We used a Petterson M500 microphone to record bat calls, and BatSound Touch Lite and BatSound 4.22 to analice them. We describe the echolocation calls of *Noctilio albiventris*, *N. leporinus*, *Saccopteryx leptura*, *Carollia castanea*, *C. perspicillata*, *Molossus molossus*, *Artibeus planirostris*. We present sonograms, and the following measurements: frequency with the highest energy, minimum and maximum frequency, pulse duration, and time between pulses. Most of our measurements are in agreement with those reported in previous studies, although we found some differences. The differences may be associated to either recording conditions or geographic variations. In addition, we confirm the presence of *N. albiventris* in Villavicencio. Thus, we hope this work will encourage other researchers to apply acoustic methods to widen our knowledge on the distribution and ecology of insectivorous bat species in Colombia.

Keywords

Bioacoustics, Colombia, Chiroptera, distribution, Orinoquia.

INTRODUCCIÓN

Los murciélagos, exceptuando la mayoría de los miembros de la familia Pteropodidae, usan chillidos de ecolocalización para ubicarse en el espacio y/o buscar y capturar su alimento (Fenton, 1982, Jones y Teeling, 2006). Las características de los chillidos de los murciélagos reflejan adaptaciones a ambientes específicos y definen las posibilidades de explotación de recursos por los murciélagos (Arita y Fenton, 1997). En consecuencia, dichos chillidos tienen características que pueden usarse, no solo para describir e identificar las especies de murciélagos insectívoros (Fenton y Bell, 1981) sino también para adquirir información sobre la biología y ecología de estos animales (Neuweiler, 1984, Arita y Fenton, 1997). Para Europa y Norte América hay un conocimiento considerable de la diversidad de murciélagos y las señales ultrasónicas que usan. Por ejemplo, Fenton y Bell (1981), describieron 39 especies de murciélagos de Norteamérica y África, por medio de características de sus señales ultrasónicas. Adicionalmente, se han utilizado las señales de ecolocalización como herramienta para descubrir nuevas especies de murciélagos (Parijs y Sofie, 1993). También, en Suiza, Obrist *et al.* (2004) identificaron 26 especies de murciélagos por sus señales ultrasónicas, usando clasificadores sinérgicos. Grilliot *et al.* (2009) estudiaron el dimorfismo

sexual en señales ultrasónicas de *Eptesicus fuscus* para la época de reproducción. En Estados Unidos, Murray *et al.* (2001), estudiaron la variación en las fases de búsqueda entre siete especies de murciélagos vespertilionidos. Una búsqueda en Google Académico (<https://scholar.google.com/>) usando los descriptores “bats bioacoustics Europe” o “bats bioacoustics North America” arroja un total de más de 2700 referencias para cada búsqueda. Esto demuestra el considerable avance en el estudio de los murciélagos en estas regiones.

Si se hace el mismo ejercicio con “bats bioacoustics Neotropics” se obtienen cerca de 1600 referencias. Algunos de esos estudios han descrito las llamadas ecolocalización de especies de murciélagos neotropicales. En Belice se describieron y analizaron las llamadas de ecolocalización de dos embalonúridos y tres mormópidos (O'Farrell y Miller, 1997). En Choluteca, Honduras, se identificaron cinco especies no reportadas para este departamento por métodos bioacústicos (Espinal y Mora, 2015). En Yucatán, México, se comparó la eficacia de detectores de murciélagos con respecto a dos métodos de captura tradicionales (red de niebla y arpa), se obtuvieron 14 especies de murciélagos y cinco sonotipos con un detector ultrasónico, mientras que con los métodos de captura se registraron 26 especies (Clarke y Racey, 2008). Para cuatro áreas protegidas de Venezuela se identificaron 30 especies por métodos acústicos y 19 de esas fueron verificadas por métodos de captura (Ochoa *et al.*, 2000). También, en el suroeste de América Central, el diseño de las llamas de búsqueda de 10 murciélagos embalonúridos se relacionó con su uso de hábitat (Jung *et al.*, 2007). En Costa Rica y Panamá se estudió el comportamiento de forrajeo de *Noctilio albiventris* por medio de sus señales ultrasónicas (Kalko *et al.*, 1998). También en Costa Rica, se estudió el comportamiento de forrajeo de *Noctilio leporinus* por medio de sus señales ultrasónicas (Schnitzler *et al.*, 1994). En Panamá investigaron el comportamiento de forrajeo y ecolocalización de *Myotis nigricans* (Vespertilionidae), encontrando semejanzas en sus señales de ecolocalización y comportamiento de forrajeo, con otros murciélagos vespertilionidos (Siemers *et al.*, 2001). Sin embargo, a pesar de estos estudios y debido a la alta diversidad de especies de la región, aún hay amplios vacíos de conocimiento sobre las señales ultrasónicas usadas por los murciélagos neotropicales (O'Farrell y Miller, 1997, Kalko y Handley, 2001).

Nuestra revisión bibliográfica indica que Colombia tiene dos estudios relacionados a la descripción e identificación de especies de murciélagos por medio de la ecolocalización. El primero fue hecho en Cundinamarca, en los Andes, donde se describen las características ultrasónicas de los pulsos emitidos por el murciélago *Phyllostomus hastatus* (Pinilla *et al.*, 2013). El segundo estudio se realizó en el departamento de Sucre y describe las características de las llamadas de seis especies de la familia Emballonuridae (Zurc *et al.*, 2017). Hasta donde sabemos, sólo hay un trabajo que ha utilizado métodos bioacústicos para estudiar la ecología de los murciélagos colombianos (Sánchez, 2011). Esto, a pesar de que en Colombia hay al menos 205 especies de murciélagos (Solari *et al.*, 2013, Ramírez-Chaves *et al.*, 2016). Además, para el piedemonte llanero colombiano no hay descripciones de las señales ultrasónicas de estas especies, y por ello en este trabajo describimos los chillidos de ecolocalización de siete murciélagos de una ciudad en esta región de Colombia.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Las grabaciones las realizamos en el municipio de Villavicencio, que está entre los ríos Guatiquía y Guayuriba, incluye alturas entre 200 y 3700 msnm, y por ello tiene temperaturas promedio anuales de 27°C (Villavicencio, 2013). Tiene dos unidades fisiográficas: la parte llana constituye aproximadamente el 75% del territorio, mientras que la cordillera, que incluye el piedemonte, es alrededor del 25% (Viloria de la Hoz, 2009, Villavicencio, 2013). Villavicencio es la ciudad de mayor tamaño en la Orinoquia y su población para el año 2018 según una estimación del DANE es de 516.831 humanos (Fuente: www.dane.gov.co). En esta ciudad se desarrollan actividades económicas como la explotación de petróleo, agricultura comercial y ganadería. Su uso del suelo se divide en urbano con 5.454,98 ha y rural con 124.629,88 ha (Villavicencio, 2013).

Hicimos grabaciones en tres sitios de Villavicencio:

- Universidad de los Llanos sede San Antonio. 4° 8' 46.18" N – 73° 38' 35.12" W; ~510 m.s.n.m. Sitio ubicado en el área urbana de la ciudad y con mayor cantidad de edificaciones.
- Universidad de los Llanos sede Barcelona. 4° 4' 33.5" N – 73° 34' 50.8" W; ~420 m.s.n.m. Sitio de muestreo con cultivos, pastizales, zonas con edificios, remanentes de bosque de galería en regeneración y estanques para cultivo de peces.
- Corpoica-La Libertad. 4° 03' 6.93 N – 73° 29' 1.29" W; 330 m.s.n.m. Sitio más apartado del perímetro urbano. Zona con fincas ganaderas, áreas de cultivo y bosques de galería.

Capturas y grabaciones. Usamos redes de niebla de 12×3 m y 6×3 m para la captura de murciélagos; éstas las ubicamos en zonas con vegetación arbórea, y las abrimos desde 17:30 h hasta 01:00 h. Capturamos tres especies, los identificamos usando literatura especializada, tomando medidas estándar (Gardner, 2007, Díaz *et al.*, 2011, Díaz *et al.*, 2016). Luego las liberamos frente a un micrófono (ver siguiente párrafo) ubicado a ~5 m de distancia. También realizamos grabaciones de cuatro especies mientras emergían de su refugio, y estas especies fueron previamente capturadas e identificadas con literatura especializada (Gardner, 2007, Díaz *et al.*, 2011, Díaz *et al.*, 2016).

Para las grabaciones usamos un detector Petterson M500 y para el análisis de las grabaciones usamos BatSound Touch Lite y BatSound 4.2. Los dos programas los usamos también para obtener sonogramas. Para los análisis escogimos secuencias de mínimo cinco pulsos, de estas medimos la frecuencia con mayor energía (FME), la frecuencia mínima (Fmin) y la frecuencia máxima (Fmax). También medimos la duración de cada pulso (Dp) sobre el sonograma desde en el inicio hasta el fin de un pulso, y el intervalo entre pulsos (Ip) del inicio de un pulso hasta el inicio del siguiente. Todas las mediciones las hicimos con base en Fenton y Bell (1981). Por último, para cada especie de murciélago registramos la forma de los pulsos y las clasificamos en cuatro categorías: frecuencia constante (CF), frecuencia modulada (FM), frecuencia quasi constante (QCF) y frecuencia constante y modulada (CF-FM).

A continuación, detallamos las condiciones de grabación y/o captura para cada especie descrita:

Familia Emballonuridae

Saccopteryx leptura. La grabación fue hecha a las 18:26 h en La Universidad de los Llanos, sede Barcelona. Una colonia de 9 individuos, capturamos dos individuos con mallas de niebla para identificarlos meses antes de hacer las grabaciones. Las grabaciones las hicimos mientras emergían de su refugio, el cual se encontraba en un edificio.

Familia Noctilionidae

Noctilio albiventris. La grabación la hicimos en la Universidad de los Llanos sede Barcelona a las 18:38 h. Los individuos los grabamos mientras forrajeaban sobre estanques con cachamas (*Piaractus brachypomus*) y la iluminación de la luna era del 95,8%

Noctilio leporinus. La grabación la hicimos a las 18:28 h en la Universidad de los Llanos sede Barcelona, con una iluminación de la luna de 4,6%. Los individuos los grabamos mientras volaban sobre estanques piscícolas con cachamas (*Piaractus brachypomus*).

Familia Phyllostomidae

Subfamilia Carrollinae

Carollia castanea. La liberación y posterior grabación las hicimos en Corpoica-La Libertad, a las 23:29 h, con una iluminación de la luna de 21%. Después de liberada, la hembra voló hacia un remanente de bosque.

Carollia perspicillata. La captura y liberación las realizamos en la sede de San Antonio de la Universidad de los Llanos a las 23:50 h y con una iluminación de la luna de 11%. La hembra la capturamos al volar en medio de algunas plantas de plátano y aguacate sembradas alrededor de edificios.

Subfamilia: Stenodermatinae

Artibeus planirostris. La captura y liberación las realizamos en un ambiente urbano de Villavicencio, en la sede San Antonio de la Universidad de los Llanos a las 23:49 h y con una iluminación de la luna de 11%. Capturamos una hembra al volar entre plantas de plátano y aguacate sembradas alrededor de edificios. La grabación la hicimos durante la liberación del animal.

Familia Molossidae

Molossus molossus. La grabación la hicimos a las 18:15 h en La Universidad de los Llanos, sede Barcelona. Colonia de cinco individuos los cuales capturamos con redes de niebla para identificarlos meses antes de hacer la grabación. Luego grabamos los individuos mientras dejaban el refugio ubicado en el cuarto piso de un edificio.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Familia Emballonuridae

Saccopteryx leptura. Para esta especie obtuvimos una secuencia de siete pulsos, los cuales tuvieron frecuencia cuasi-constante (CCF), y en todas las secuencias hubo un pulso bajo seguido de un pulso alto (primer y segundo armónico). Nuestra forma del pulso y los promedios e intervalos de F_{min} e I_p para el segundo armónico de *S. leptura* coinciden con lo presentado por Dorothea *et al.* (2010) quienes para esta especie obtuvieron una sola línea de pulsos y grabaron esta especie mientras la liberaban en medio de un bosque, ellos reportan para esta especie F_{min} entre 41–45 kHz y I_p entre 18.8–129.7 ms. Nuestro promedio de FME del segundo armónico, concuerda con los chillidos de frecuencia alta de Zurc *et al.* (2017),

45,6-50,9 kHz. También, nuestra medida de Dp fue mayor a la de Dorothea *et al.* (2010) quienes reportan 3.1–7.3 ms, así mismo superó por 22 ms el Dp obtenido por Zurc *et al.* (2017).

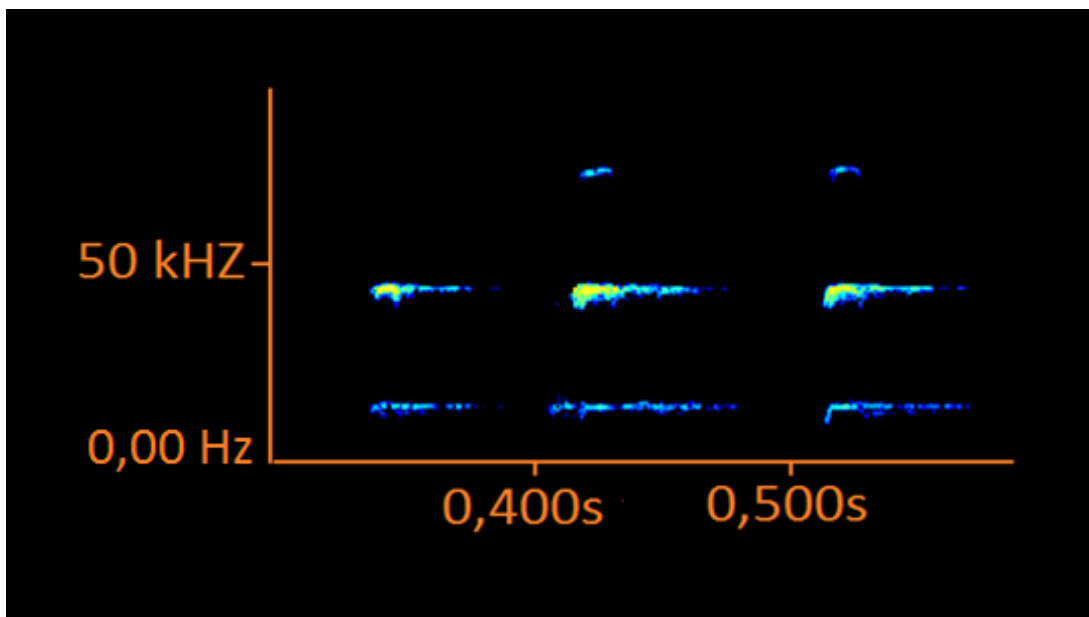


Figura 1. Sonograma de tres pulsos emitidos por *Sacopteryx leptura* mientras dejaba un refugio en un edificio de Villavicencio, Colombia. Todos los pulsos tuvieron frecuencia quasi constante.

Tabla 1. Características de los pulsos del primer armónico y segundo armónico de *Sacopteryx leptura* grabados mientras dejaban el refugio en la Universidad de los Llanos sede Barcelona. FME: frecuencia con mayor energía; Fmin: frecuencia mínima, Fmax: frecuencia máxima, Dp: duración entre pulsos, Ip: intervalo entre pulsos. Para cada variable presentamos: promedio (\bar{x}), desviación estándar (DE) y rango (Min-Max).

Número de pulsos	FME (kHz)		Fmin (kHz)		Fmax (kHz)		Dp (ms)		Ip (ms)	
	$\bar{x} \pm$ DE	Min- Max	$\bar{x} \pm$ DE	Min- Max	$\bar{x} \pm$ DE	Min- Max	$\bar{x} \pm$ DE	Min- Max	$\bar{x} \pm$ DE	Min- Max
7										
Segundo armónico	47 \pm 0,8	45,8 - 48	42 \pm 1,2	40 - 44	48,4 \pm 0,9	47 - 50	31 \pm 10,9	16 - 45	98,6 \pm 46	37 - 172
7 primer armónico	23,2 \pm 0,4	22,5 - 24	20,3 \pm 2,4	19 - 22	24,5 \pm 0,5	24 - 25	33 \pm 6	26 - 40	99,8 \pm 40,8	48 - 167

Familia Noctilionidae

Noctilio albiventris. Para esta especie obtuvimos una secuencia 10 pulsos, que incluyeron pulsos en CF y CF-FM. Nuestras mediciones de FME y Fmax concuerdan con Kalko *et al.* (1998), quienes grabaron esta especie mientras forrajeaba también en cuerpos de agua, obteniendo una FME y Fmax en CF entre 66-72 kHz, que incluye nuestro resultado de 71 kHz. Sin embargo, nuestra duración e intervalo de pulsos no concuerdan con los autores, pues sobrepasan por 5 ms sus datos. Por otra parte, nuestra revisión bibliográfica indica que este es el primer registro confirmado de *N. albiventris* para Villavicencio (Sánchez, 2017).

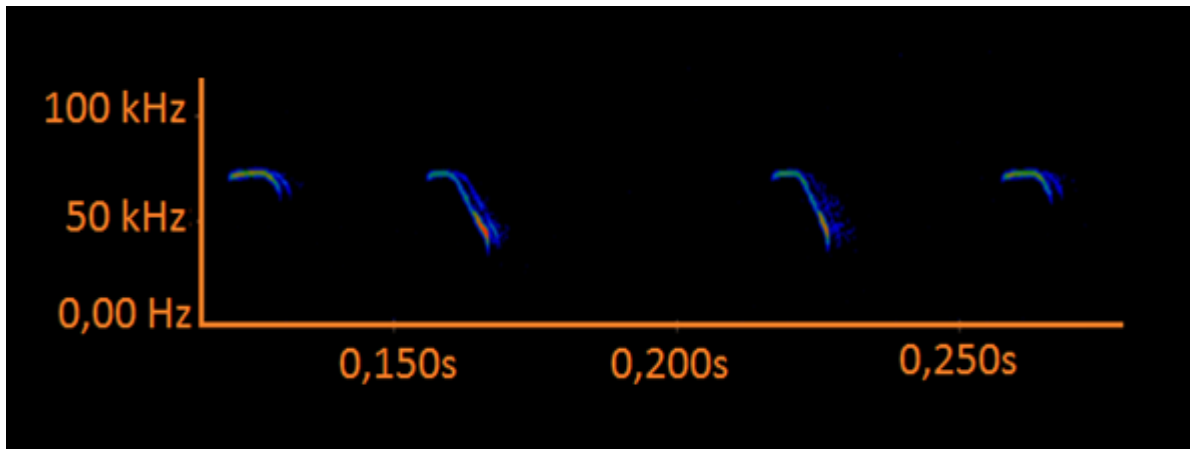


Figura 2. Sonograma de cuatro pulsos emitidos por *Noctilio albiventris* al forrajear libremente en un cuerpo de agua en Villavicencio, Colombia. Los pulsos fueron en CF y CF-FM.

Tabla 2. Características de los pulsos del primer armónico en frecuencia constante de *Noctilio albiventris* grabados mientras volaban sobre estanques piscícolas de la Universidad de los Llanos sede Barcelona. FME: frecuencia con mayor energía; Fmin: frecuencia mínima, Fmax: frecuencia máxima, Dp: duración entre pulsos, Ip: intervalo entre pulsos. Para cada variable presentamos: promedio (\bar{x}), desviación estándar (DE) y rango (Min-Max).

Número de pulsos	FME (kHz)		Fmin (kHz)		Fmax (kHz)		Dp (ms)		Ip (ms)	
	$\bar{x} \pm DE$	Min-Max	$\bar{x} \pm DE$	Min-Max	$\bar{x} \pm DE$	Min-Max	$\bar{x} \pm DE$	Min-Max	$\bar{x} \pm DE$	Min-Max
10	71,9±0,51	71-73	39,8±	32-59	71,4±0,5	71-72	11±3	10-20	65,5±38,6	10-70

Noctilio leporinus. Para esta especie obtuvimos una secuencia de seis pulsos, los cuales tuvieron frecuencia constante. El rango de nuestro Ip y FME concuerdan con lo reportado por Schnitzler *et al.* (1994), quienes grabaron esta especie forrajeando también sobre cuerpos de agua. Además, nuestra Fmax de 52,6 kHz concuerda con la presentada por los autores,

i.e., 52,8-56.2 kHz. Nuestra duración entre pulsos concuerda con lo reportado por Schnitzler *et al.* (1994): 5,4-8,9ms.

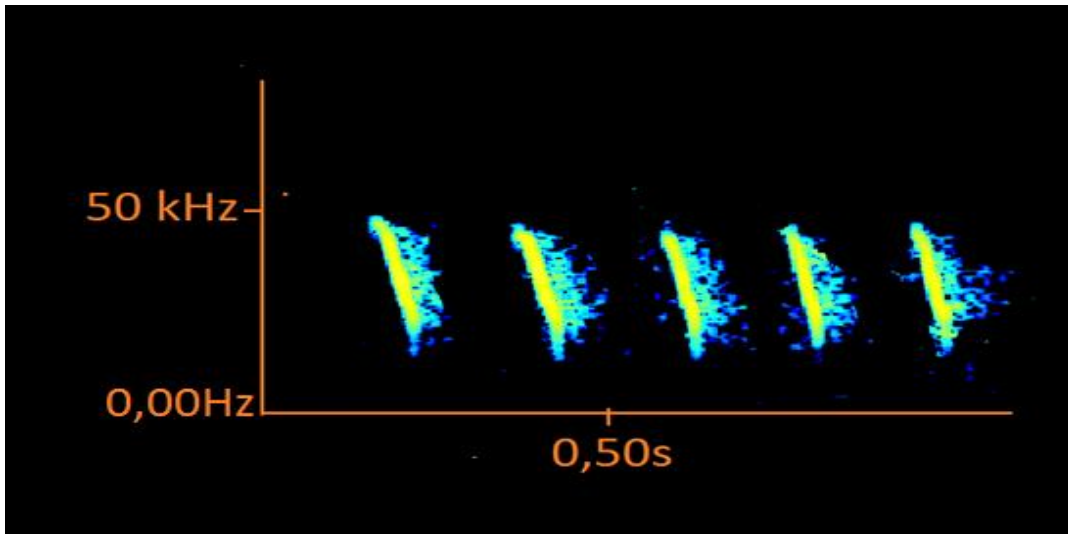


Figura 3. Sonograma de tres pulsos emitidos por *Noctilio leporinus* al forrajear libremente sobre un cuerpo de agua en Villavicencio, Colombia.

Tabla 3. Características de los pulsos del primer armónico de *Noctilio leporinus* grabados mientras volaban sobre estanques piscícolas de la Universidad de los Llanos sede Barcelona. FME: frecuencia con mayor energía; Fmin: frecuencia mínima, Fmax: frecuencia máxima, Dp: duración entre pulsos, Ip: intervalo entre pulsos. Para cada variable presentamos: promedio (\bar{x}), desviación estándar (DE) y rango (Min-Max).

	FME (kHz)		Fmin (kHz)		Fmax (kHz)		Dp (ms)		Ip (ms)	
	$\bar{x} \pm DE$	Min-Max	$\bar{x} \pm DE$	Min-Max	$\bar{x} \pm DE$	Min-Max	$\bar{x} \pm DE$	Min-Max	$\bar{x} \pm DE$	Max - Min
6 pulsos	36 $\pm 1,4$	33-37	20,5 \pm 1,4	19,8- 21,3	52,6 \pm 3,3	51-55	5,3 \pm 0,2	4,9- 5,6	7,7 \pm 1,6	5,4- 9,9

Familia Phyllostomidae

Subfamilia Carollinae

Carollia castanea. Para esta especie obtuvimos una secuencia de nueve pulsos; todos en FM. Los resultados de Fmin-Fmax, intervalo entre pulsos y forma del pulso para *C. castanea*, concuerdan con un trabajo de Panamá, donde grabaron murciélagos de esta misma especie, mientras forrajeara en medio de plantas del género *Piper* (Thies *et al.*, 1998). Sin embargo, nuestra medición de la duración fue mayor por 0,8 ms al dato de Thies *et al.* (1998) 1,2 ms.

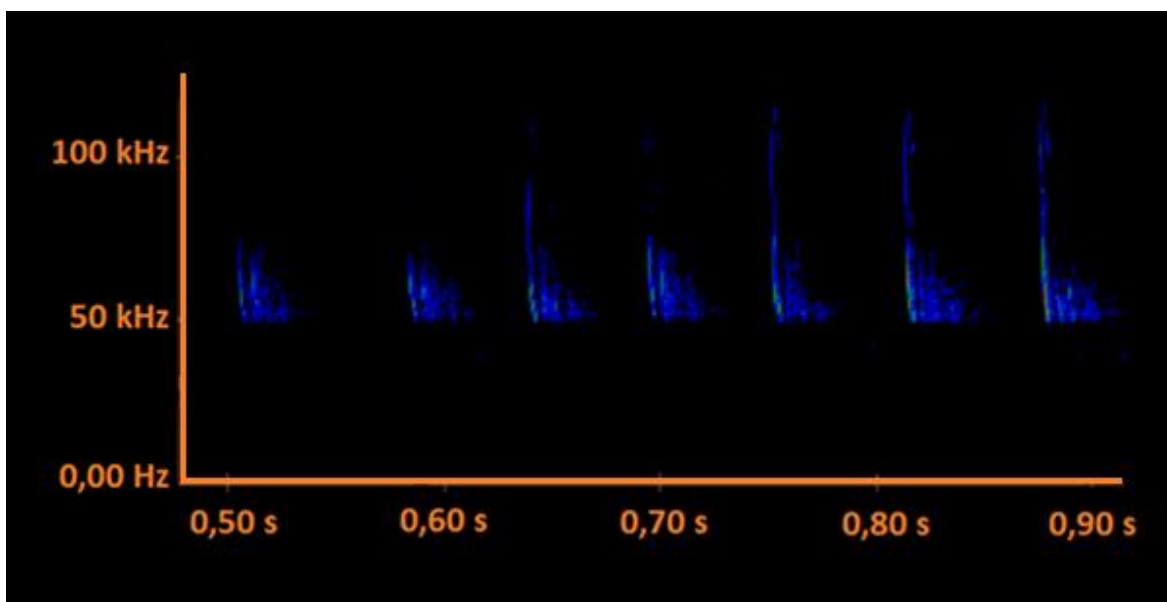


Figura 4. Sonograma de siete pulsos emitidos por *Carollia castanea* luego de ser liberado en Villavicencio, Colombia. Todos los pulsos fueron en FM.

Tabla 5. Características de los pulsos del primer armónico de *Carollia castanea*, grabados luego de liberarlo en Corpoica-La libertad. FME: frecuencia con mayor energía; Fmin: frecuencia mínima, Fmax: frecuencia máxima, Dp: duración entre pulsos, Ip: intervalo entre pulsos. Para cada variable presentamos: promedio (\bar{x}), desviación estándar (DE) y rango (Min-Max).

Número de pulsos	FME (kHz)		Fmin (kHz)		Fmax (kHz)		Dp (ms)		Ip (ms)	
	$\bar{x} \pm$ DE	Min- Max	$\bar{x} \pm$ DE	Min- Max	$\bar{x} \pm$ DE	Min- Max	$\bar{x} \pm$ DE	Min- Max	$\bar{x} \pm$ DE	Min- Max
9	55,6 \pm 2,7	51 - 59	50 \pm 0	50 - 50	84,4 \pm 17,7	70 - 100	27,7 \pm 4,1	20 - 30	65 \pm 12	50 - 90

***Carollia perspicillata*.** Obtuvimos una secuencia de seis pulsos, todos en FM, luego de la liberación. Los valores que obtuvimos de FME, Fmin, Fmax, Ip y Dp fueron similares a los reportados para *C. perspicillata* en Trinidad, grabados mientras eran liberados (Dorothea *et al.*, 2010). También nuestros valores de Fmin y Fmax fueron similares a los reportados para *C. perspicillata* de Panamá, grabados mientras los murciélagos forrajeaban en un área con plantas del género *Piper* en fruto (Thies *et al.*, 1998). Sin embargo, nuestra medición de duración de pulsos fue mayor a la obtenida en Panamá, que fue de 1,5 ms.

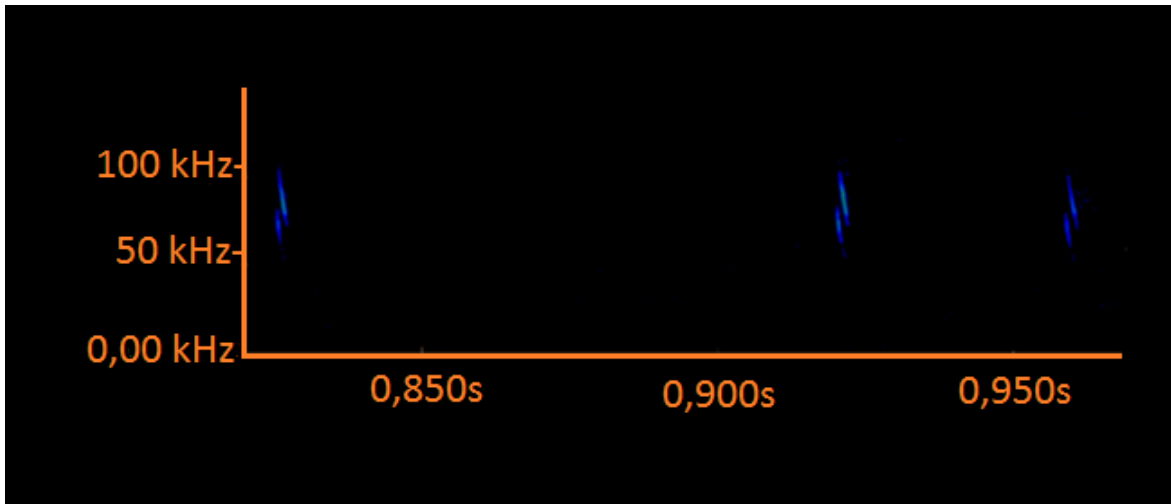


Figura 5. Sonograma con tres pulsos emitidos por *Carollia perspicillata* luego de ser liberado en Villavicencio, Colombia. Todos los pulsos fueron en FM.

Tabla 6. Características de los pulsos de *Carollia perspicillata* grabados luego de liberarlo en la Universidad de los Llanos sede San Antonio. FME: frecuencia con mayor energía; Fmin: frecuencia mínima, Fmax: frecuencia máxima, Dp: duración entre pulsos, Ip: intervalo entre pulsos. Para cada variable presentamos: promedio (\bar{x}), desviación estándar (DE) y rango (Min-Max).

	FME (kHz)		Fmin (kHz)		Fmax (kHz)		Dp (ms)		Ip (ms)	
	$\bar{x} \pm DE$	Min-Max	$\bar{x} \pm DE$	Min-Max	$\bar{x} \pm DE$	Min-Max	$\bar{x} \pm DE$	Min-Max	$\bar{x} \pm DE$	Min-Max
6 pulsos	$59,9 \pm 27,6$	10 - 90	$60,6 \pm 1,79$	59 - 64	$94,5 \pm 7,01$	83 - 103	2 ± 0	2 - 2	$75 \pm 19,2$	39 - 95

Subfamilia: Stenodermatinae

Artibeus planirostris. Obtuvimos dos secuencias seguidas de 14 pulsos en el primer armónico en FM. Nuestros datos de FME, Fmin, Fmax, Dp e Ip, del primer armónico, están en los rangos reportados para la subfamilia Stenodermatinae en Trinidad (Dorothea *et al.*, 2010). De acuerdo a nuestra revisión bibliográfica, este es el primer documento que describe las señales ultrasónicas de *Artibeus planirostris*.

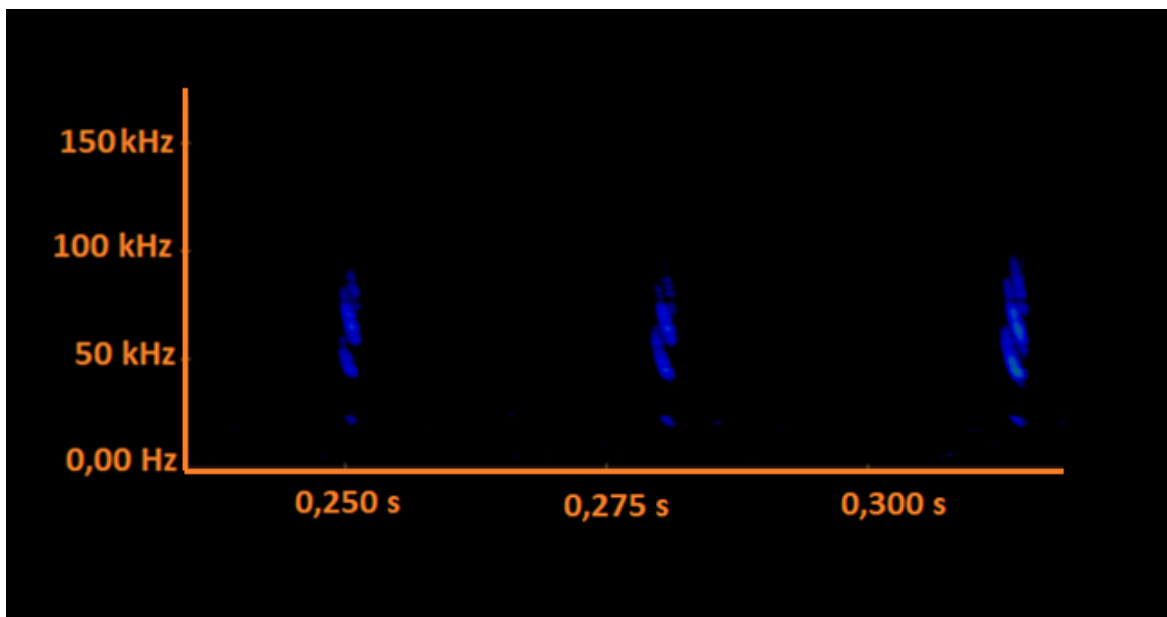


Figura 6. Sonograma con tres pulsos emitidos por *Artibeus planirostris* después de ser liberado en Villavicencio, Colombia. Todos los pulsos fueron en FM.

Tabla 7. Características de los pulsos del primer de *Artibeus planirostris* grabados luego de liberarlo en el campus San Antonio de Unillanos, Villavicencio. FME: frecuencia con mayor energía; Fmin: frecuencia mínima, Fmax: frecuencia máxima, Dp: duración entre pulsos, Ip (ms): intervalo entre pulsos. Para cada variable presentamos promedio (\bar{x}), desviación estándar (DE) y rango (Min-Max).

	FME (kHz)		Fmin (kHz)		Fmax (kHz)		Dp (ms)		Ip (ms)	
	$\bar{x} \pm DE$	Min-Max	$\bar{x} \pm DE$	Min-Max	$\bar{x} \pm DE$	Min-Max	$\bar{x} \pm DE$	Min-Max	$\bar{x} \pm DE$	Min-Max
14 pulsos	$79,8 \pm 13,61$	56-93	40 ± 0	40 - 40	$98,14 \pm 12,7$	74 - 110	3 ± 0	2,3 - 4	$52,8 \pm 21,3$	30 - 94

Familia Molossidae

***Molossus molossus*.** Para esta especie obtuvimos una secuencia de siete pulsos en frecuencia cuasi constante (CCF) con modulación ascendente. Nuestros promedios de FME, Dp, e Ip concuerdan con los datos de Dorothea *et al.* (2010) de Trinidad, al grabar esta especie cuando era liberada. También, nuestro promedio de Fmax es inferior por 1kHz al Fmax reportado por Kossl *et al.* (1999) en Cuba, donde grabaron esta especie mientras cazaba insectos. El promedio de Ip también concuerda con los valores de fase de búsqueda obtenidos por Jung *et al.* (2014) en el Neotrópico, cuando liberaron individuos de esta especie. La forma CCF

de los pulsos de Jung *et al.* (2014), tienen modulación descendente, diferente a la nuestra. Además, nuestro promedio de duración de pulsos (Dp) es mayor por 22,4 ms al obtenido por Jung *et al.* (2014), ya que ellos tuvieron un Dp de 0,5 ms.

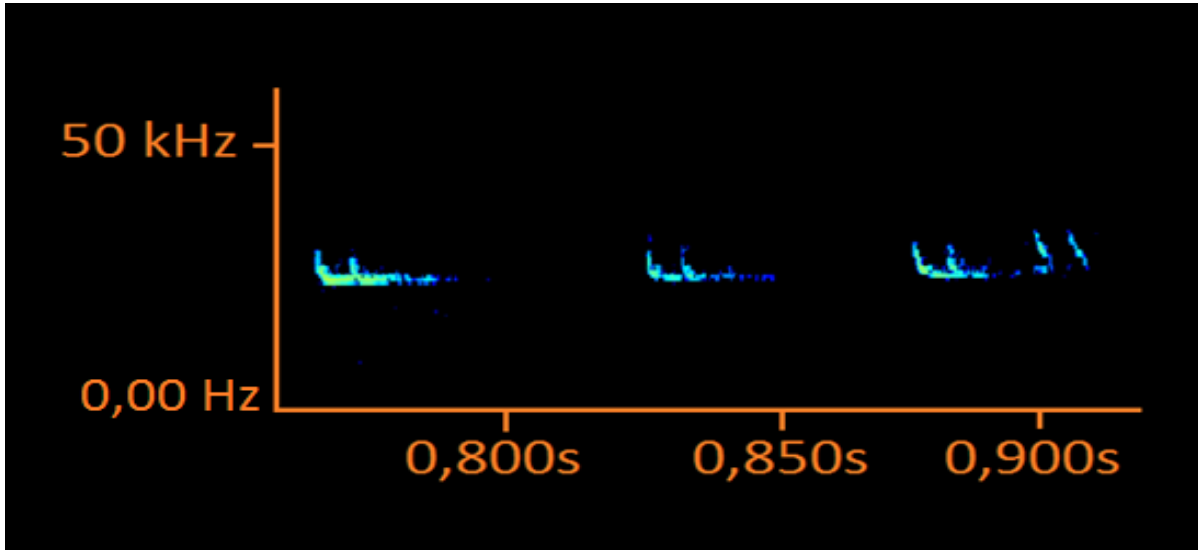


Figura 7. Sonograma de dos pulsos emitidos por *Molossus molossus* al salir de su refugio en un edificio de Villavicencio, Colombia. Todos los pulsos fueron en QCF.

Tabla 8. Características de los pulsos del primer armónico de *Molossus molossus* grabados mientras dejaban el refugio en la Universidad de los Llanos sede Barcelona. FME: frecuencia con mayor energía; Fmin: frecuencia mínima, Fmax: frecuencia máxima, Dp: duración entre pulsos, Ip: intervalo entre pulsos. Para cada variable presentamos: promedio (\bar{x}), desviación estándar (DE) y rango (Min-Max).

	FME (kHz)		Fmin (kHz)		Fmax (kHz)		Dp (ms)		Ip (ms)	
7 pulsos	Valor $\bar{x} \pm$ DE	Min- Max	$\bar{x} \pm$ DE	Min- Max	$\bar{x} \pm$ DE	Min- Max	$\bar{x} \pm$ DE	Min- Max	$\bar{x} \pm$ DE	Min- Max
	26,9 \pm 0,7	26 - 27	25,35 \pm 2,8	16 - 16	30,3 \pm 0,4	30 - 31	20 \pm 0	14 - 27	92,7 \pm 10,7	76 - 108

COMENTARIOS FINALES

El piedemonte llanero y amazónico colombiano están entre las zonas con mayor diversidad del país (Kattan *et al.*, 2004). Hasta donde nuestra revisión bibliográfica indica, este es el primer estudio que describe chillidos de murciélagos en el piedemonte, y en Villavicencio en particular. Este trabajo debe considerarse preliminar en vista de la diversidad de murciélagos en Villavicencio, donde se han reportado al menos 62 especies de murciélagos (Sánchez,

2017). Por lo anterior, esperamos que este trabajo sirva como punto de partida para futuros estudios sobre bioacústica y ecología de los murciélagos colombianos y de diferentes regiones de la Orinoquia.

Nuestro trabajo también resalta la utilidad de los métodos bioacústicos para complementar inventarios de biodiversidad (MacSwiney G *et al.*, 2008, Silva y Bernard, 2017). En efecto, aquí presentamos el primer registro de *N. albiventris* para Villavicencio, además, según nuestra revisión este es el primer trabajo que describe los chillidos ultrasónicos de *Artibeus planirostris*. La especie *N. albiventris*, es fácilmente identificable por métodos bioacústicos (Kalko *et al.*, 1998), y por ello la aplicación de estos métodos en otras áreas de la Orinoquia, podrían llevar a una idea más completa de su distribución. Similar es el caso *M. molossus* y *N. leporinus*, que no son generalmente fáciles de capturar con redes de niebla (MacSwiney G *et al.*, 2008). También por lo anterior, los métodos bioacústicos podrían ser usados para entender mejor, por ejemplo, el uso del tiempo y del espacio por estas especies. Así, queremos animar a otros investigadores a usar métodos de seguimiento acústico para ampliar nuestro conocimiento de la distribución y ecología de las especies insectívoras colombianas.

Evidenciamos diferencias en algunas variables de las especies descritas, como en los casos de *A. planirostris* y *N. albiventris*. Sugerimos que tal vez, los murciélagos enfrentan tareas de ecolocalización que provocan la variación de la estructura de la señal en sus chillidos. Además, circunstancias como el forrajeo, dieta y tipo de hábitat, también pueden provocar diferencias en sus señales (Schnitzler y Kalko, 2001, Jennings *et al.*, 2004). Una de esas diferencias puede verse en la forma de los pulsos, que puede dar información de las estrategias de forrajeo de los murciélagos (Kalko, 1995, Arita y Fenton, 1997). Para finalizar, nuestras mediciones concuerdan en parte con la literatura, pero también dejan en evidencia diferencias que probablemente indican la variabilidad de algunas de las características de los pulsos usados por los murciélagos. Es por esto, que para futuros estudios, sugerimos concentrarse en reconocer: 1) Posibles variaciones geográficas, ya que Aspetsberger *et al.* (2003) reportan que para una misma especie, pueden haber diferencias de tamaño y tipo de alimento en sus distribuciones geográficas, lo que puede provocar diferencias en sus señales ultrasónicas. 2) De acuerdo con Neuweiler (1984), la correlación que puede haber entre la zona de forrajeo y la señal acústica emitida por el murciélago. Por último, esperamos que con nuestro trabajo animemos a otros investigadores a usar métodos de seguimiento acústico para ampliar nuestro conocimiento de la distribución y ecología de las especies insectívoras colombianas.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos la participación de estudiantes del Grupo “Mamíferos Silvestres- Unillanos”, por su compañía en campo. En especial a Angélica Yantén y Juan David Rodríguez por las grabaciones de *N. albiventris* y *N. leporinus*. Gracias a los dueños y encargados de los sitios de muestreo por permitirnos acceder a sus predios: administración y grupos de seguridad de los campus Unillanos-Barcelona y Unillanos-San Antonio, a Rubén Valencia y Luisa Posada de Corpoica, la familia Mesa y la administración del conjunto campestre Balmoral.

BIBLIOGRAFÍA

- Alberti M. The effects of urban patterns on ecosystem function. *International Regional Science Review*. 2005;28:168-192.Doi:10.1177/0160017605275160.
- Altringham. Echolocation. In: Press OU, editor. *Bats: Biology and behavior*. New York: 1996. p. 262.
- Anthony ELP, Stack MH, Kunz TH. *Oecologia*. 1981;51:151-152.
- Appel G, López-Baucells A, Magnusson WE, Bobrowiec PED. Aerial insectivorous bat activity in relation to moonlight intensity. *Mammalian Biology*. 2017;85:37-46.Doi:10.1016/j.mambio.2016.11.005.
- Arita HT, Fenton MB. Flight and echolocation in the ecology and evolution of bats. *Trends in ecology & evolution*. 1997;12:53-58.Doi:10.1016/S0169-5347(96)10058-6.
- Arndt S, Turvey C, Andreasen NC. Correlating and predicting psychiatric symptom ratings: Spearman's ρ versus Kendall's tau correlation. *Journal of Psychiatric Research*. 1999;33:97-104.Doi:10.1016/S0022-3956(98)90046-2.
- Aspetsberger F, Brandsen D, Jacobs DS. Geographic variation in the morphology, echolocation and diet of the little free-tailed bat, *Chaerephon pumilus* (Molossidae). *African Zoology*. 2003;38:245-254.Doi:10.1080/15627020.2003.11407278.
- Avila-Flores R, Fenton MB. Use of spatial features by foraging insectivorous bats in a large urban landscape. *Journal of Mammalogy*. 2005;86(6):1193-1204.
- Avila-Flores R, Fenton MB. Use of spatial features by foraging insectivorous bats in a large urban landscape. *Journal of Mammalogy*. 2005;86:1193-1204.
- Bates M. Climate and Vegetation in the Villavicencio Region of Eastern Colombia. *Geographical Review*. 1948;38:555-574.
- Brooks RT. Habitat-associated and temporal patterns of bat activity in a diverse forest landscape of southern New England, USA. *Biodiversity and Conservation*. 2009;18:529-545.Doi:10.1007/s10531-008-9518-x.
- Camacho A, Villa García CM. Plan de acción regional en biodiversidad de la Cuenca del Orinoco-Colombia 2005-2015. 2017.
- Cengiz C. Urban ecology. In: *Advances in Landscape Architecture*. InTech, 2013.

Clarke FM, Racey PA. What you see is not what you get: the role of ultrasonic detectors in increasing inventory completeness in Neotropical bat assemblages. *Journal of applied Ecology*. 2008;45(5):1364-1371.

Cleveland CJ, Betke M, Federico P, Frank JD, Hallam TG, Horn J, *et al.* Economic value of the pest control service provided by Brazilian free-tailed bats in south-central Texas. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2006;4(5):238-243.

Charles H, Dukes JS. 13 Impacts of Invasive Species on Ecosystem Services. *Biological Invasions*. 2007;193:217-237. Doi:10.1007/978-3-540-36920-2_13.

Dent D. *Insect pest management*. Cabi; 2000.

Díaz MM, Aguirre LF, Barquez RM. Clave de identificación de los murciélagos del cono sur de Sudamérica. Cochabamba, Bolivia: Centro de Estudios en Biología Teórica y Aplicada; 2011.

Díaz MM, Solari S, F AL, Aguiar LMS, M BR. Clave de identificación de los murciélagos de Sudamérica. *Publicación Especial No 2*. 2016:160.

Dorothea VV, Clarke FMP, Mackie I, Racey PA. Echolocation Calls of the Bats of Trinidad, West Indies: Is Guild Membership Reflected in Echolocation Signal Design? *Acta Chiropterologica*. 2010;12:217-229. Doi:10.3161/150811010X504716.

Duchamp JE, Sparks DW, Whitaker JO, Jr. Foraging-habitat selection by bats at an urban-rural interface: comparison between a successful and less successful species. *Canadian Journal of Zoology*. 2004;82:1157-1164.

Erickson JL, West SD. The Influence of Regional Climate and Nightly Weather Conditions on Activity Patterns of Insectivorous Bats. *Acta Chiropterologica*. 2002;4:17-24. Doi:10.3161/001.004.0103.

Espinal M, Mora JM. Ampliación en la Distribución de Cinco Especies de Murciélagos en Honduras Basada en Detección por Medios Acústicos. *Ceiba*. 2015;53:30. Doi:10.5377/ceiba.v53i1.2014.

Evelyn MJ, Stiles DA, Young RA. Conservation of bats in suburban landscapes: roost selection by *Myotis yumanensis* in a residential area in California. *Biological Conservation*. 2004;115:463-473.

Fenton MB. Echolocation, insect hearing, and feeding ecology of insectivorous bats. In: Kunz TH, editor. *Ecology of bats*. New York: Plenum Press, 1982. p. 261-285.

Fenton MB. Science and the conservation of bats. *Journal of Mammalogy*. 1997;78:1-14.

- Fenton MB, Bell GP. Recognition of species of insectivorous bats by their echolocation calls. *Journal of Mammalogy*. 1981;62:233-243.
- Fenton MB, Kunz TH. Movements and behavior. In: Baker RJ, Jones Jr. JK, Carter DC, editors. *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae*. Lubbock, Texas, USA: Special Publications, The Museum, Texas Tech University, 1977. p. 351-364.
- Furlonger CL, Dewar HJ, Fenton MB. Habitat use by foraging insectivorous bats. *Canadian Journal of Zoology*. 1987;65:284-288.Doi:10.1139/z87-044.
- Gaisler J, Řehák Z, Bartonička T. Bat casualties by road traffic (Brno-Vienna). *Acta Theriologica*. 2009;54:147-155.Doi:10.1007/BF03193170.
- Gaisler J, Zúkal J, Řehák Z, Homolka M. Habitat preference and flight activity of bats in a city. *Journal of Zoology, London*. 1998;244:439-445.
- Gardner AL. *Mammals of South America, volume 1: marsupials, xenarthrans, shrews, and bats*. Chicago: The University of Chicago Press; 2007.
- Gaston KJ. Global patterns in biodiversity. *Nature*. 2000;405:220-227.
- Gehrt SD, Chelsvig JE. Bat activity in an urban landscape: patterns at the landscape and microhabitat scale. *Ecological Applications*. 2003;13:939-950.
- Gehrt SD, Chelsvig JE. Species-specific patterns of bat activity in an urban landscape. *Ecological Applications*. 2004;14:625-635.
- Graham GL. Changes in Bat Species Diversity along an Elevational Gradient up the Peruvian Andes. *Journal of Mammalogy*. 1983;64:559-571.Doi:10.2307/1380511.
- Green E, Mumby P, Edwards A, Clark C. A review of remote sensing for the assessment and management of tropical coastal resources. *Coastal management*. 1996;24(1):1-40.
- Griffin DR. The importance of atmospheric attenuation for the echolocation of bats (Chiroptera). *Animal Behaviour*. 1971;19:55-61.Doi:10.1016/S0003-3472(71)80134-3.
- Grilliot ME, Burnett SC, Mendonça MT. Sexual Dimorphism in Big Brown Bat (*Eptesicus fuscus*) Ultrasonic Vocalizations is Context Dependent. *Journal of Mammalogy*. 2009;90:203-209.Doi:10.1644/07-MAMM-A-161.1.
- Guzmán MG, Kourí G, Pelegrino JL. Enfermedades virales emergentes. *Rev Cubana Med Trop*. 2001;53(1):5-15.

- Jennings NV, Parsons S, Barlow KE, Gannon MR. Echolocation calls and wing morphology of bats from the West Indies. *Acta Chiropterologica*. 2004;6:75-90.
- Jones G, Teeling EC. The evolution of echolocation in bats. *Trends in Ecology and Evolution*. 2006;21:149-156.
- Jung K, Kalko EKV. Where forest meets urbanization: foraging plasticity of aerial insectivorous bats in an anthropogenically altered environment. *Journal of Mammalogy*. 2010;91:144-153.
- Jung K, Kalko EKV. Adaptability and vulnerability of high flying Neotropical aerial insectivorous bats to urbanization. *Diversity and Distributions*. 2011;17:262-274. Doi:10.1111/j.1472-4642.2010.00738.x.
- Jung K, Kalko EKV, Von Helversen O. Echolocation calls in Central American emballonurid bats: Signal design and call frequency alternation. *Journal of Zoology*. 2007;272:125-137. Doi:10.1111/j.1469-7998.2006.00250.x.
- Jung K, Molinari J, Kalko EKV. Driving factors for the evolution of species-specific echolocation call design in new world free-tailed bats (Molossidae). *PLoS ONE*. 2014;9. Doi:10.1371/journal.pone.0085279.
- Kalko EKV. Echolocation signal design, foraging habitats and guild structure in six Neotropical sheath-tailed bats (Emballonuridae) In: *Ecology, Evolution and Behaviour of Bats*. 1995. p. 259-273.
- Kalko EKV, Handley COJ. Neotropical bats in the canopy: diversity, community structure, and implications for conservation. *Plant Ecology*. 2001;153:319-333.
- Kalko EKV, Schnitzler H-U, Kaipf I, Grinnell AD. Echolocation and foraging behavior of the lesser bulldog bat, *Noctilio albiventris*: preadaptations for pscivory? *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 1998;42:305-319.
- Kattan GH, Franco P, Rojas V, Morales G. Biological diversification in a complex region: a spatial analysis of faunistic diversity and biogeography of the Andes of Colombia. *Journal of Biogeography*. 2004;31:1829-1839. Doi:10.1111/j.1365-2699.2004.01109.x.
- Kossl M, Mora E, Coro F, Vater M. Two-Toned Echolocation Calls from *Molossus molossus* in Cuba. *Journal of Mammalogy*. 1999;80:929-932. Doi:10.2307/1383262.
- Kunz TH, Braun De Torrez E, Bauer D, Lobova T, Fleming TH. Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2011;1223:1-38.
- Kunz TH, Parsons S. *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. 2nd ed. Baltimore, USA: The Johns Hopkins University Press; 2009.

- Lang AB, Kalko EKV, Römer H, Bockholdt C, Dechmann DKN. Activity levels of bats and katydids in relation to the lunar cycle. *Oecologia*. 2006;146:659-666.Doi:10.1007/s00442-005-0131-3.
- Macswiney G MC, Clarke FM, Racey PA. What you see is not what you get: The role of ultrasonic detectors in increasing inventory completeness in Neotropical bat assemblages. *Journal of Applied Ecology*. 2008;45:1364-1371.Doi:10.1111/j.1365-2664.2008.01531.x.
- Marzluff JM. Worldwide urbanization and its effects on birds. In: Marzluff JM, Bowman R, Donnelly R, editors. *Avian ecology and conservation in an urbanizing world*. Norwell, MA.: Kluwer Academic, 2001. p. 19-47.
- Marzluff JM, Bowman R, Donnelly R. A historical perspective on urban bird research: trends, terms, and approaches. In: Marzluff JM, Bowman R, Donnelly R, editors. *Avian ecology and conservation in an urbanizing world*. Norwell, MA.: Kluwer Academic, 2001. p. 1-17.
- Mccullagh P. Generalized linear models. *European Journal of Operational Research*. 1984;16:285-292.
- Meta GD. Unidad xi c. In: Villavicencio: 2005. p. 1-5.
- Minorta-Cely V, Rangel-Ch J. El clima de la Orinoquia colombiana. *Colombia Diversidad Biótica*. 2014;XIV:207-236.
- Mora MaT, González JMT. La ciudad y su dinámica. *Orinoquia*. 2014;18(2):7.
- Murray KL, Britzke ER, Robbins LW. Variation in Search-Phase Calls of Bats. *Journal of Mammalogy*. 2001;82:728.Doi:10.1644/1545-1542(2001)082<0728:VISPCO>2.0.CO;2.
- Naeem S. Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation Biology*. 1998;12:39-45.Doi:10.1046/j.1523-1739.1998.96379.x.
- Neuweiler G. Foraging, echolocation and audition in bats. *Natur wissen schaften*. 1984;71:446-455.Doi:10.1007/BF00455897.
- O'farrell MJ, Miller BW. A New Examination of Echolocation Calls of Some Neotropical Bats (Emballonuridae and Mormoopidae). *Journal of Mammalogy*. 1997;78:954-963.Doi:10.2307/1382955.
- Obrist MK, Boesch R, Flückiger PF. Variability in echolocation call design of 26 Swiss bat species: consequences, limits and options for automated field identification with a synergetic pattern recognition approach. *Mammalia*. 2004;68.Doi:10.1515/mamm.2004.030.

Ochoa, O'Farell, Bruce. Contribution of acoustic methods to the study of bat diversity. 2000;2:172-183.

Parijs GJ, Sofie M. Echolocation bimodal en murciélagos Pipistrelle: ¿están presentes las especies crípticas? *Procedimientos: Ciencias Biológicas*. 1993;251:119-125. Doi:10.2307/49608.

Pickett STA, Cadenasso ML, Grove JM, Nilon CH, Pouyat RV, Zipperer WC, *et al.* Urban ecological systems: linking terrestrial ecological, physical, and socioeconomic components of metropolitan areas. In: Marzluff JM, Shulenberger E, Endlicher W, Alberti M, Bradley G, Ryan C, *et al.*, editors. *Urban ecology*. New York: Springer Science+Business Media, 2008. p. 99-122.

Pinheiro F, Diniz IR, Coelho D, Bandeira MPS. Seasonal patten of insect abundance in the Brazilian cerrado. *Austral Ecology*. 2002;27:132-136. Doi:10.1046/j.1442-9993.2002.01165.x.

Pinilla C, Rodríguez-Bolaños A, Vogtschmidt S. (Pallas , 1767) en un bosque húmedo tropical de San Francisco (Pallas , 1767) in a tropical rain forests of San Francisco Resumen Introducción Metodología. 2013;3:130-136.

Ramírez-Chaves H, Suárez-Castro A, González-Maya JF. Cambios recientes a la lista de los mamíferos de Colombia. *Notas Mastozoológicas*. 2016;3:1-20. Doi:2382-3704.

Russo D, Jones G. Use of foraging habitats by bats in a Mediterranean area determined by acoustic surveys: conservation implications. *Ecography*. 2003;26:197-209.

Rydell J. Exploitation of Insects around Streetlamps by Bats in Sweden. *Functional Ecology*. 1992;6:744. Doi:10.2307/2389972.

Sánchez F. La heterogeneidad del paisaje del borde norte de Bogotá (Colombia) afecta la actividad de los murciélagos insectívoros. *Revista U.D.C.A.: Actualidad & Divulgación Científica*. 2011;14:71-80.

Sánchez F. La heterogeneidad del paisaje del borde norte de Bogotá (Colombia) afecta la actividad de los murciélagos insectívoros. *Revista UDCA Actualidad & Divulgación Científica*. 2011;14(1):71-80.

Sánchez F. Murcielagos de Villavicencio (Meta, Colombia): evaluación preliminar de su diversidad trófica y servicios ecosistémicos. *Boletín Científico del Centro de Museos*. 2017;21:96-111. Doi:10.17151/bccm.2017.21.1.8.

Schnitzler H-U, Kalko EKV. Echolocation by Insect-Eating Bats. *BioScience*. 2001;51:557. Doi:10.1641/0006-3568(2001)051[0557:EBIEB]2.0.CO;2.

Schnitzler HU, Kalko EKV, Kaipf I, Grinnell AD. Fishing and echolocation behavior of the greater bulldog bat, *Noctilio leporinus*, in the field. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 1994;35:327-345. Doi:10.1007/BF00184422.

Siemers BM, Kalko EKV, Schnitzler H-U. Echolocation behavior and signal plasticity in the Neotropical bat *Myotis nigricans* (Schinz, 1821) (Vespertilionidae): a convergent case with European species of *Pipistrellus*? *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2001;50:317-328.

Silva CR, Bernard E. Bioacoustics as an Important Complementary Tool in Bat Inventories in the Caatinga Drylands of Brazil. *Acta Chiropterologica*. 2017;19:409-418. Doi:10.3161/15081109ACC2017.19.2.017.

Solari S, Muñoz-Saba Y, Rodríguez-Mahecha JV, Defler TR, Ramírez-Chaves HE, Trujillo F. Riqueza, endemismo y conservación de los mamíferos de Colombia. *Mastozoología Neotropical*. 2013;20(2):301-365.

Solari S, Muñoz-Saba Y, Rodríguez-Mahecha JV, Defler TR, Ramírez-Chaves HE, Trujillo F. Riqueza, endemismo y conservación de los mamíferos de Colombia. 2013;20:301-365.

Soulé ME. Land use planning and wildlife maintenance. *Journal of the American Planning Association*. 1991;57:313-323.

Soulé ME. Land Use Planning and Wildlife Maintenance. In: *Urban Ecology*. Springer, 2008. p. 699-713.

Thies W, Kalko EKV, Schnitzler H-U. The roles of echolocation and olfaction in two Neotropical fruit-eating bats, *Carollia perspicillata* and *C. castanea*, feeding on *Piper*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 1998;42:397-409.

Thompson PM, Ollason JC. Lagged effects of ocean climate change on fulmar population dynamics. *Nature*. 2001;413:417-420. Doi:10.1038/35096558.

Threlfall CG, Law B, Banks PB. Influence of Landscape Structure and Human Modifications on Insect Biomass and Bat Foraging Activity in an Urban Landscape. *PLoS ONE*. 2012;7:e38800. Doi:10.1371/journal.pone.0038800.

Vázquez L. Boletín Manejo de plagas en la agricultura ecológica. *Boletín Fitosanitario*. 2010;15:120.

Viloria De La Hoz J. Geografía económica de la Orinoquia. Documentos de trabajo sobre economía regional. 2009;113:1-88.

Villavicencio SDPD. Síntesis Diagnóstica Plan NORTE de ordenamiento territorial. In: 2013.

Villavicencio SDPDM. Síntesis Diagnóstica Plan NORTE de ordenamiento territorial. In: Gobernación del Meta, 2013.

Vizzari M, Sigura M. Landscape sequences along the urban-rural-natural gradient: A novel geospatial approach for identification and analysis. *Landscape and Urban Planning*. 2015;140:42-55. Doi:10.1016/j.landurbplan.2015.04.001.

Vizzari M, Sigura M. Landscape sequences along the urban-rural-natural gradient: A novel geospatial approach for identification and analysis. *Landscape and Urban Planning*. 2015;140:42-55.

Walsberg GE, Hoffman TCM. Direct calorimetry reveals large errors in respirometric estimates of energy expenditure. *Journal of Experimental Biology*. 2005;208:1035-1043.

Wilson RJ, Davies ZG, Thomas CD. *Insects and Climate Change: Processes, Patterns and Implications for Conservation*. The Royal Entomological Society. 2007;23:245-279.

Wolbert SJ, Zellner AS, Whidden HP. Bat Activity, Insect Biomass, and Temperature Along an Elevational Gradient. *Northeastern Naturalist*. 2014;21:72-85. Doi:10.1656/045.021.0106.

Wolda H. Insect seasonality: Why? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 1988;19:1-18.

Zurc D, Guillén A, Solari S. Chillidos De Ecolocación De Murciélagos Emballonuridae En Una Sabana Xerófila-Semiseca Del Caribe Colombiano. *Mastozoología Neotropical*. 2017;24:201-218.

Zurcher AA, Sparks DW, Bennett VJ. Why the Bat Did Not Cross the Road? *Acta Chiropterologica*. 2010;12:337-340. Doi:10.3161/150811010X537918.