



**MURCIÉLAGOS FILOSTÓMIDOS CONSUMIDORES DE INSECTOS EN UN
PAISAJE URBANO-RURAL DEL PIEDEMONTE LLANERO COLOMBIANO**

EVER ALEXANDER FINO HERNÁNDEZ

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

2018

**MURCIÉLAGOS FILOSTÓMIDOS CONSUMIDORES DE INSECTOS EN UN
PAISAJE URBANO-RURAL DEL PIEDEMONTE LLANERO COLOMBIANO**

EVER ALEXANDER FINO HERNÁNDEZ

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

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**

AGRADECIMIENTOS

A mi madre, por enseñarme a enfrentar las adversidades con valor y amor; por su esfuerzo, dedicación y apoyo siempre que lo necesité, por ella soy quién soy,

A mis hermanos, por sus voces de apoyo y acompañamiento,

A Diana Marcela Ramírez, por su apoyo incondicional y sus valiosos consejos; todo se hizo más fácil a tu lado,

A mi director Francisco Sánchez, por darme la oportunidad de trabajar con él, por sus valiosos y oportunos consejos y comentarios al proyecto,

A mis docentes, porque cada uno contribuyó a este logro,

A mis compañeros, Alejandro, Juan, Javier y todos los demás, por los buenos momentos,

A mis compañeros del grupo de estudio por la constante retroalimentación; fue de mucha ayuda,

Y a todos los que están tomándose el tiempo de leer este trabajo.

TABLA DE CONTENIDO

CAPÍTULO 1.

1. RESUMEN.....	1
2. ABSTRACT.....	2
3. LISTA DE FIGURAS	4
4. LISTA DE TABLAS	5
5. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA	6
6. HIPÓTESIS.....	7
7. OBJETIVOS.....	8
General	8
Específicos	8
8. JUSTIFICACIÓN.....	9
9. MARCO TEÓRICO	11
9.1 Relación entre la urbanización y la diversidad de murciélagos e insectos presa	11
9.2 Diversidad trófica y servicios ecosistémicos de murciélagos consumidores de insectos	13
10. METODOLOGÍA Y ÁREA DE ESTUDIO	15
10.1 Área de estudio	15
Clasificación de los sitios de muestreo	16
10.2 Métodos.....	16
10.2.1 Medición de la urbanización en cada sitio de estudio	16
10.2.2 Captura de murciélagos	17
10.2.3 Dieta de los murciélagos	18
10.3 Análisis de los datos	18

10.3.1 Riqueza de murciélagos y de insectos presa	18
10.3.2 Amplitud y sobreposición de la dieta.	19
11. RESULTADOS.....	20
11.1 Murciélagos en el gradiente urbano-rural.....	20
11.2 Riqueza de murciélagos consumidores de insectos.....	22
11.3 Insectos consumidos por murciélagos filostómidos	24
11.4 Análisis de la dieta de los murciélagos consumidores de insectos.....	29
12. DISCUSIÓN	33
13. CONCLUSIONES.....	36
14. BIBLIOGRAFÍA	37
15. CAPÍTULO 2: MANUSCRITO CIENTÍFICO RESULTADO DE LA INVESTIGACIÓN.....	43

1. RESUMEN

La transformación del paisaje por causa de los humanos puede afectar a las especies silvestres, incluidos los murciélagos y las presas que consumen. En la Orinoquia colombiana la expansión de la frontera agropecuaria, las explotaciones petroleras y el crecimiento de la población humana han causado la reducción de los bosques húmedos y sabanas naturales, y la creación de ambientes antropizados. La respuesta a estas perturbaciones por parte de los murciélagos consumidores de insectos es desconocida en el piedemonte llanero. Por ello evalué la relación entre la riqueza de especies de murciélagos y de insectos en la dieta, como también la amplitud y solapamiento de la dieta con el grado de urbanización en un gradiente urbano-rural del municipio de Villavicencio, Meta. Esperaba que la riqueza de las especies de murciélagos y de las presas que consumieron fuera afectada negativamente a medida que aumentara el nivel de urbanización. Capturé murciélagos en cinco sitios con diferente grado de urbanización y examiné sus heces. Capturé un total de 98 individuos en los cinco sitios, que incluyen siete especies de la familia Phyllostomidae. Recolecté 56 muestras que contenían insectos y de éstas, 42 pertenecientes a siete especies de murciélagos filostómidos. Se registraron 72 morfoespecies de insectos pertenecientes a 12 familias y seis órdenes. Los órdenes con mayor número familias y morfoespecies registradas fueron Coleoptera, Hemiptera e Hymenoptera. Las familias Carabidae y Scarabidae fueron las más representadas en las muestras. Las especies de murciélagos con mayor porcentaje de muestras con insectos fueron *Carollia perspicillata* y *Gardnerycteris crenulatum*. La riqueza de morfoespecies de insectos se correlacionó negativamente con el porcentaje de área construida y positivamente con la riqueza de murciélagos en los sitios del gradiente. La amplitud y sobreposición de la dieta de la mayoría de las especies fue de intermedia a baja a lo largo del gradiente. No se encontraron correlaciones significativas entre la amplitud de la dieta y el nivel de urbanización para *Phyllostomus elongatus*. En general, la urbanización parece estar afectando la

riqueza de insectos consumidos por los murciélagos filostómidos, lo que podría modular la forma en que suplen sus requerimientos de nitrógeno los murciélagos en ambientes urbanizados. Los niveles de urbanización en el gradiente no parecen influenciar la interacción entre los murciélagos consumidores de insectos en el piedemonte llanero colombiano.

Palabras clave: Chiroptera, ecología urbana, hábitos alimentarios, urbanización.

2. ABSTRACT

The transformation of landscape due to humans activity can affect wildlife, including insectivorous bats and the prey they consume. In the Colombian Orinoquia, the expansion of the agricultural frontier, oil exploitation and the growth of the human population have caused the reduction of rainforests and natura flood plains, and the creation of anthropic environments. The response to these disturbances by bats that consume insects is unknown in the Andes foothill. Therefore, I evaluated the relationship between the species richness of bats and insects in the diet, as well as the breadth and overlap of the diet with the degree of urbanization in environments included in an urban-rural gradient of the municipality of Villavicencio, Meta. It was expected that the variables would be negatively affected as the level of urbanization increased. I captured bats in five sites with different degrees of urbanization and examined their feces. I analyzed the relation between the species richness and percentage of built area in the gradient using nonparametric correlations. I captured a total of 98 individuals at the five sites, which included seven species of the family Phyllostomidae. I collected 56 samples that contained insects and of these 42 belonging to seven bat species. There were 72 morphospecies of insects belonging to 12 families and six orders. The orders with the largest number of families and morphospecies registered were Coleoptera, Hemiptera and Hymenoptera. The families Carabidae and Scarabidae had the highest number of insects. The families Carabidae and Scarabidae were the most represented in the samples. The bat species with the highest percentage of

samples and insects were *C. perspicillata* and *Gardnerycteris crenulatum*. The sites furthest from the urban nucleus presented the greatest insect richness. The richness of insect morphospecies correlated negatively with the percentage of built area and positively with the richness of bats in the gradient sites. The breadth and overlap of the diet of most species was intermediate to low along the gradient. No significant correlations were found between the breadth of the diet and the level of urbanization for *Phyllostomus elongatus*. In general, urbanization seems to be affecting the richness of insects consumed by phyllostomid bats, which could modulate the way they supply their nitrogen requirements for bats in urbanized environments. The levels of urbanization in the gradient do not seem to influence the interaction between the insect consuming bats in the Colombian foothills

Keywords: Chiroptera, food habits, urban ecology, urbanization.

3. LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Sitios de muestreo en el municipio de Villavicencio, Meta, a lo largo del gradiente rural-urbano.

Figura 2. Curvas de rarefacción para los murciélagos filostómidos consumidores de insectos estimadas en los sitios a lo largo de un gradiente urbano-rural en Villavicencio, Meta, Colombia.

Figura 3 Variación del número de especies de murciélagos filostómidos consumidores de insectos y la cobertura del área construida a lo largo del gradiente urbano rural.

Figura 4. Porcentaje de muestras con insectos y morfoespecies de insectos registrados para los murciélagos filostómidos consumidores de insectos a lo largo del gradiente urbano-rural de Villavicencio.

Figura 5. Curvas de rarefacción para las morfoespecies de insectos encontrados en las heces de los murciélagos filostómidos consumidores de insectos estimadas en los sitios a lo largo de un gradiente urbano-rural en Villavicencio, Meta, Colombia.

Figura 6. Relación entre el número de morfoespecies de insectos, el número de muestras con insectos y el porcentaje área construida a lo largo de los sitios del gradiente.

Figura 7. Variación de la amplitud y sobreposición de la dieta de *Phyllostomus elongatus* y *Carollia perspicillata* con el nivel de urbanización en el gradiente.

4. LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Días y meses durante los cuales se hizo el muestreo de murciélagos por sitio en la ciudad de Villavicencio, Meta.

Tabla 2, Esfuerzo de muestreo para la captura de murciélagos filostómidos consumidores de insectos en un gradiente urbano-rural de Villavicencio, Meta.

Tabla 3. Especies de murciélagos filostómidos consumidores de insectos capturadas y su abundancia relativa, número de muestras con insectos y frecuencia de insectos consumidos por sitio de muestreo a lo largo del gradiente urbano-rural.

Tabla 4. Correlaciones no paramétricas de Spearman entre la frecuencia de insectos en las heces de los murciélagos, de muestras con insectos y de especies de murciélagos filostómidos consumidores de insectos, y el porcentaje de área construida total.

Tabla 5. Morfoespecies de insectos consumidos por los murciélagos filostómidos y su abundancia en los sitios de muestreo y por especie de murciélago.

Tabla 6. Amplitud de la dieta de los murciélagos consumidores de insectos en los sitios de muestreo aplicando el Índice de Levins estandarizado.

5. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Los seres humanos ocupan más del 80% de la superficie terrestre y esto ha provocado una profunda transformación del suelo y afectación sobre la flora y la fauna (Sanderson *et al.*, 2002). Un ejemplo de dicha transformación es evidente en los ambientes urbanos, y por ello representan retos para la mayoría de las especies silvestres, incluidos los murciélagos (Russo y Ancillotto, 2015; Jung y Threlfall, 2016). A nivel regional y local, las modificaciones del paisaje son evidentes en la Orinoquia colombiana, siendo una de las regiones naturales más amenazadas en el país (Romero-Ruiz *et al.*, 2012). La expansión de la frontera agropecuaria, las explotaciones petroleras y el crecimiento de la población humana han provocado el reemplazo de aproximadamente 23% de los bosques húmedos tropicales y sabanas naturales por cultivos, pastizales para la ganadería y asentamientos urbanos (Romero-Ruiz *et al.*, 2012). Adicionalmente, es poco lo que se sabe acerca de la respuesta de las especies de mamíferos silvestres a las evidentes perturbaciones a los ecosistemas orinoquenses (Fonseca *et al.*, 2014; Pardo-Vargas y Payán-Garrido, 2015; Casallas-Pabón *et al.*, 2017). Así, el tener más información sobre la ecología de las especies y sus requerimientos en estos paisajes altamente transformados debe ayudar a generar medidas de manejo que permitan su conservación. La urbanización puede tener un efecto negativo en la diversidad y riqueza de los mamíferos silvestres (McKinney, 2008). Por ejemplo, algunos estudios muestran que la actividad, riqueza y abundancia de murciélagos tiende a ser mayor en áreas naturales y decrece con la influencia de la urbanización (Hourigan *et al.*, 2010; Jung y Kalko, 2011; Threlfall *et al.*, 2011). Sin embargo, algunas especies pueden adaptarse a las características del paisaje urbano (Avila-Flores y Fenton, 2005; Hourigan *et al.*, 2010). Esto se asocia a rasgos específicos de las especies, como la morfología alar que puede explicar la movilidad y la ocurrencia de las especies en diferentes tipos de hábitat en el neotrópico (Duchamp y Swihart, 2008; Bader *et al.*, 2015).

Por otra parte, aproximadamente el 70% de los murciélagos dependen de

insectos como recurso alimentario (Whitaker, 1993). De hecho, se ha considerado que la mayoría de los murciélagos filostómidos que comen fruta no son estrictamente frugívoros, y deben usar fuentes suplementarias de proteína como insectos y polen (Gardner, 1977, Morrison, 1980). Además, algunos murciélagos consumen insectos considerados como plagas agrícolas (Lee y McCracken, 2005; Ayala *et al.*, 2013). Por lo tanto, la pérdida de murciélagos insectívoros implica también la posible pérdida de los servicios de control biológico (Cleveland *et al.*, 2006; Kunz *et al.*, 2011). La distribución y composición de los insectos pueden ser influenciadas por los cambios físicos y químicos de la urbanización, y por ejemplo el uso de plaguicidas aleja algunos insectos, mientras que las luces artificiales pueden atraer a otros (Rydell, 2006). La diversidad de insectos nocturnos tiende a decrecer cuando incrementa el nivel de urbanización, y por ello debería afectar el forrajeo de los murciélagos que consumen insectos (Coleman y Barclay, 2013; Treitler *et al.*, 2016). Hasta donde la revisión de la literatura lo indica, no existe información sobre la ecología de forrajeo de los murciélagos filostómidos, ni de los insectos incluidos en su dieta, en ambientes urbanos y rurales del piedemonte llanero colombiano. Por todo lo anterior, se propuso responder las siguientes preguntas 1) ¿varía la riqueza de murciélagos y de sus insectos presa en un gradiente urbano-rural del piedemonte llanero colombiano?, 2) ¿varía la amplitud y sobreposición de la dieta de los murciélagos consumidores de insectos en este gradiente?

6. HIPÓTESIS

La urbanización afecta la estructura comunitaria y ecología de forrajeo de los murciélagos, y la riqueza de murciélagos generalmente disminuye con el aumento de la influencia humana (Avila-Flores y Fenton, 2005; Meyer *et al.*, 2016). Por tanto, mi primera hipótesis es que la riqueza de murciélagos filostómidos varía en un gradiente rural-urbano en Villavicencio, y espero que la riqueza de murciélagos filostómidos consumidores de insectos decrezca con el aumento de la urbanización.

Por otra parte, la riqueza y abundancia de insectos también disminuyen con el aumento de la urbanización, entre otras razones, porque se modifican las características de la vegetación y se intensifica el uso de plaguicidas (Jones y Leather, 2012; New, 2015; Treitler *et al.*, 2016). Con base en lo anterior, mi segunda hipótesis es que la riqueza de insectos incluidos en la dieta de los murciélagos varía con relación al gradiente rural-urbano en Villavicencio. Espero una reducción en la riqueza de insectos encontrados en la dieta de los murciélagos filostómidos al incrementarse el grado de urbanización

7. OBJETIVOS

General

Evaluar el efecto de la urbanización sobre la riqueza, amplitud y sobreposición de la dieta de las especies de murciélagos filostómidos consumidores de insectos y la riqueza de insectos en su dieta en el piedemonte orinoquense colombiano.

Específicos

-Determinar la relación entre la riqueza de murciélagos filostómidos consumidores de insectos con el incremento de la urbanización en un paisaje de piedemonte de la Orinoquia.

-Analizar la variación de la riqueza de insectos en la dieta de murciélagos filostómidos con el incremento de la urbanización en un paisaje de piedemonte de la Orinoquia.

-Analizar la interacción entre las especies de murciélagos filostómidos y las especies de insectos encontrados en su dieta en un gradiente urbano-rural del piedemonte llanero.

8. JUSTIFICACIÓN

La transformación y modificación de los ecosistemas naturales debido a la urbanización afecta aspectos como la diversidad, movilidad, actividad y comportamiento de forrajeo de los murciélagos en diferentes partes del mundo, incluido el neotrópico (Bader *et al.*, 2015; Meyer *et al.*, 2016; Williams-Guillén *et al.*, 2016). En efecto, se ha sugerido que cambios en la cobertura del suelo pueden influir en la diversidad de insectos en la dieta de los murciélagos, por ejemplo, haciendo que sea menos variada en áreas con una mayor intensificación de la agricultura que en áreas con fragmentos de bosque mejor conservados (Clare *et al.*, 2011; Kervyn y Llobois, 2008). Dado que la diversidad de presas debe disminuir con el aumento de la agricultura (Wickramasinghe *et al.*, 2004), ciertas especies de murciélagos especialistas probablemente no usan estas zonas por falta de presas (Maine y Boyles, 2015). Sin embargo, estos estudios corresponden a evaluaciones basadas en datos disponibles en Europa y Norteamérica principalmente, por lo que el comportamiento de las especies del neotrópico, hasta donde se sabe, desconocido. Adicionalmente, el consumo de insectos por parte de los murciélagos filostómidos, y su variación con la urbanización han sido poco documentados, a pesar de que éste es un aspecto fundamental de la ecología, debido a que dicho consumo puede suplementar proteína para el mantenimiento de los individuos (Mitchell *et al.*, 1976, Gardner, 1977, Morrison, 1980). Adelantar estudios que aporten información básica sobre la variación de la dieta de las especies de murciélagos neotropicales es relevante para conocer y explicar la respuesta de éstas a las variaciones de la cobertura del suelo locales.

Por otra parte, la respuesta de las especies de murciélagos a las condiciones propias de la urbanización ha servido para sugerir estrategias de desarrollo urbano y agrícola que vayan mejor con la conservación de la biodiversidad, “land-sparing” o “land-sharing” (Caryl *et al.*, 2016; Williams-Guillén *et al.*, 2016). Por ejemplo, en Australia, luego de evaluar la actividad y ocupación de las especies de murciélagos dependiendo de la intensidad de urbanización, se sugirió la estrategia

“land-sparing”, donde es preferible mantener áreas separadas para el desarrollo urbano y la conservación de las especies. No obstante, se considera que “land-sharing” es una estrategia más apropiada para aumentar la producción agrícola, debido a que en ésta se busca disminuir la intensificación de la agricultura permitiendo la persistencia de la biodiversidad asociada a esas áreas, así los servicios ecosistémicos prestados por los murciélagos serían mejor aprovechados (Williams-Guillén *et al.*, 2016). Por tanto, obtener información básica acerca de la afectación de las especies de murciélagos por la urbanización en cuanto a riqueza y variación de la dieta en el piedemonte llanero sería uno de los primeros pasos para evaluar la viabilidad de una estrategia adecuada de desarrollo urbano o de producción agrícola en esta región.

Los murciélagos prestan múltiples servicios ecosistémicos como la polinización o dispersión de las semillas de especies económicamente importantes o plantas pioneras en la regeneración de los bosques (Kunz *et al.*, 2011). Del mismo modo, el consumo de insectos se asocia a la supresión de artrópodos plaga en las zonas agrícolas (Kunz *et al.*, 2011). No obstante, es poco lo que se sabe acerca del verdadero impacto de los murciélagos sobre las poblaciones de insectos plaga o de cuál es el valor real de este servicio (Boyles *et al.*, 2013). La mayoría de estudios que documentan el consumo de insectos plaga por murciélagos y que han estimado el valor del mismo, se concentran en Norte América (Cleveland *et al.*, 2006; Williams-Guillén *et al.*, 2008; Boyles *et al.*, 2013). En el neotrópico, incluyendo el piedemonte llanero, no existen datos suficientes de cuáles y cuántas especies de insectos componen la dieta de los murciélagos filostómidos, ni el efecto de la depredación sobre esas poblaciones de insectos (Boyles *et al.*, 2013). Por todo esto, datos básicos sobre la composición y riqueza de insectos incluidos en la dieta de los murciélagos insectívoros frugívoros ocasionales, en el piedemonte llanero ayudaría a identificar especies plaga consumidas por éstos, evaluar la variación de la dieta en ambientes con diferentes coberturas del suelo, proponer estrategias de conservación y manejo, y contribuir

a estudios posteriores que permitan estimar el valor del servicio ecosistémicos que prestan a nivel local.

9. MARCO TEÓRICO

9.1 Relación entre la urbanización y la diversidad de murciélagos e insectos presa

La urbanización se refiere a la transformación de ecosistemas naturales a ecosistemas urbanos e implica daños ecológicos provocados por el cambio en el uso del suelo (Jung y Threlfall, 2016). Aunque algunas especies pueden beneficiarse, la tendencia general es a que disminuya la biodiversidad con el incremento de áreas urbanas (McKinney, 2008; Dixon, 2012). Por otra parte, el concepto de gradiente de urbanización es considerado como un marco útil para evaluar las interacciones entre el desarrollo urbano y los procesos ecológicos de las especies, y se refiere a la variación espacial de factores medio ambientales en relación con la intensidad de la urbanización, desde paisajes naturales a las áreas más urbanizadas (Alberti *et al.*, 2001; McDonnell y Hahs, 2008; Seress *et al.*, 2014). En este sentido, el gradiente urbano más simple es un transecto lineal del centro a las afueras de la ciudad por el que la intensidad de la urbanización y sus impactos ambientales disminuyen con la distancia desde el centro (McKinney, 2006).

La urbanización del ambiente puede afectar la estructura comunitaria y ecología de forrajeo de los murciélagos (Avila-Flores y Fenton, 2005; Threlfall *et al.*, 2011, 2012a; Meyer *et al.*, 2016). En la región neotropical, la mayoría de los estudios que involucran a los murciélagos y las alteraciones del ambiente se han enfocado en los efectos de la fragmentación provocados por la tala y la agricultura (Meyer *et al.*, 2016). En general, la actividad y riqueza de especies de murciélagos dentro de paisajes urbanos es mayor en áreas más naturales y disminuye con el aumento de la influencia urbana, aunque algunas especies son capaces de adaptarse a las zonas urbanizadas (Ávila-Flores y Fenton, 2005; Duchamp y

Swihart, 2008, Jung y Kalko, 2011; Meyer *et al.*, 2016). En efecto, las áreas urbanas con iluminación artificial pueden ofrecer hábitat de forrajeo para algunos murciélagos favoreciendo su actividad (Rhodes y Catterall, 2008; Estrada-Villegas *et al.*, 2010 Williams-Guillén *et al.*, 2016). Asimismo, en zonas boscosas con un bajo impacto urbano, se ha visto una alta ocurrencia de especies de murciélagos forrajeando alrededor de las luces en el borde del casco urbano. No obstante, algunas especies que son menos tolerantes evitan por completo estas zonas (Jung y Kalko, 2010; Bunkley *et al.*, 2015). También, los caracteres morfológicos asociados a las alas de los murciélagos en el neotrópico determinan la movilidad y por tanto la respuesta a la urbanización y persistencia en ecosistemas deforestados (Meyer y Kalko 2008, Bader *et al.*, 2015). De esta forma, especies menos móviles, es decir que tienen vuelos lentos y mayor maniobrabilidad, se asocian a zonas boscosas y su ocurrencia es menor en áreas abiertas y antropogenizadas contrario a las especies más móviles, que poseen vuelos rápidos y cubren grandes distancias, esto les permite ser más tolerantes a la fragmentación y alteración del ambiente (Bader *et al.*, 2015). En resumen, los murciélagos responden generalmente de forma negativa a las alteraciones del ambiente, la intensificación de la agricultura, deforestación, fragmentación, entre otros, aunque localmente la información que se tiene es escasa (Meyer *et al.*, 2016; Williams-Guillén *et al.*, 2016, Casallas-Pabón *et al.*, 2017).

Por otro lado, la diversidad de los insectos en un paisaje urbano disminuye cuando incrementa el nivel de urbanización (Wickramasinghe *et al.*, 2004; Coleman y Barclay, 2013; Treitler *et al.*, 2016), debido a que se modifica las características de la vegetación y se intensifica el uso de plaguicidas (Jones y Leather, 2012, New, 2015). La diversidad de insectos en zonas urbanas se asocia a la calidad, forma, conectividad, distancia y tamaño de los parches de vegetación disponibles (New, 2015). Asimismo, la diversidad, biomasa y distribución temporal de los insectos se relaciona con la actividad de forrajeo y dieta de murciélagos en estos paisajes urbanos, y se ve disminuida a medida que se intensifica la

agricultura, reduciendo la disponibilidad de presas en esas áreas (Wickramasinghe *et al.*, 2004; Avila-Flores y Fenton, 2005; Coleman y Barclay, 2013).

9.2 Diversidad trófica y servicios ecosistémicos de murciélagos consumidores de insectos

La estructura comunitaria y ecología de forrajeo de los murciélagos de diferentes sitios del neotrópico se altera con la urbanización (Estrada y Coates, 2002; Avila-Flores y Fenton, 2005; Sánchez, 2011). Por esto, la supervivencia y la prestación de servicios ecosistémicos depende de la respuesta de estas especies a la alteración del paisaje en un contexto local. Los murciélagos neotropicales tienen una diversidad trófica amplia, incluyendo especies que se alimentan de insectos, frutas, néctar, vertebrados y sangre (Gardner, 1977). Particularmente los consumidores de insectos se clasifican en insectívoros aéreos, que capturan los insectos durante el vuelo y los "gleaners" o recolectores que recogen a sus presas de algún substrato (Soriano, 2000). No obstante, hay reportes del consumo de insectos por parte de murciélagos filostómidos frugívoros y esta ingestión de elementos diferentes a las frutas a menudo se asocia con una estrategia para aumentar la ingesta de nitrógeno, debido a que la mayoría de las frutas son pobres en este elemento (Gardner, 1977; Morrison, 1980). La ingestión de proteína en la dieta es necesaria para proporcionar el nitrógeno y los aminoácidos esenciales necesarios para mantener los tejidos corporales (Mitchell *et al.*, 1976). Por lo tanto, es probable que si los murciélagos frugívoros no pueden obtener suficiente proteína de los frutos que consumen, frecuente u ocasionalmente usen fuentes suplementarias de proteínas como insectos y polen (Gardner, 1977; Willig *et al.*, 1993; Herrera, 2001).

Los murciélagos que consumen insectos a menudo forrajean cerca a cuerpos de agua y sobre una variedad de ecosistemas terrestres, incluyendo campos agrícolas, bosques, y áreas urbanas (Fenton y Simmons, 2015). Se han documentado diversos órdenes de insectos que hacen parte o son suplemento de

la dieta de los murciélagos: Lepidoptera, Coleoptera, Diptera, Hemiptera, Hymenoptera, Orthoptera (Lacki *et al.*, 2007, Clare *et al.*, 2011; Fleming, 1972). A menudo, la variación en la dieta de los murciélagos se debe a sus características generalistas o especialistas, época reproductiva, hábitat de forrajeo, características del hábitat, disponibilidad de recursos, entre otros (Fleming, 1992; Clare *et al.*, 2009, Maine y Boyle, 2015). En efecto, la diversidad de la dieta puede variar dependiendo de las características del hábitat, por ejemplo, algunas especies tienen dieta más variada en sitios con amplia cobertura boscosa a diferencia de áreas de agricultura donde la riqueza de la dieta es menor (Clare *et al.*, 2011). De hecho, la mayoría de los murciélagos que consumen insectos tienen dietas amplias, esto sugiere que forrajean de manera oportunista sobre las presas disponibles (Clare *et al.*, 2009,2011). Sin embargo, se ha sugerido que la cobertura del suelo puede influenciar el comportamiento selectivo de los murciélagos (Maine y Boyle, 2015).

Los murciélagos prestan múltiples servicios ecosistémicos que se relacionan con la diversidad trófica que presentan, así, los murciélagos frugívoros al alimentarse de frutas y polen se asocian con servicios de polinización o dispersión de las semillas de especies económicamente importantes o plantas pioneras en la regeneración de los bosques (Kunz *et al.*, 2011). Los servicios ecosistémicos prestados por murciélagos insectívoros se relacionan con el consumo y la supresión de artrópodos herbívoros e insectos plaga principalmente en sistemas agrícolas (Kunz *et al.*, 2011), aunque es poco lo que se sabe acerca del aporte de los murciélagos frugívoros que consumen insectos a la supresión de plagas. La mayoría de la información acerca del consumo de especies plaga proviene de Norte América, Europa, Asia y África, donde se ha evidenciado la presencia en la dieta de especies como el gusano cogollero (*Spodoptera frugiperda*), gusano del tabaco (*Heliothis virescens*), gusano del maíz o gusano del algodón (*Helicoverpa zea*) (Lee y McCracken 2005; McCracken *et al.*, 2012; Clare *et al.*, 2011). En el neotrópico la información es escasa y se han identificado especies como

Hypothenemus hampeii y *Rhabdopterus jansoni* (Williams-Guillén *et al.*, 2016). Debido a que algunas especies de murciélagos son afectadas por los cambios en el ambiente que provocan los sistemas agrícolas, es probable que exista una pérdida de dichos servicios ecosistémicos, prestados por murciélagos insectívoros y frugívoros consumidores de insectos (Meyer *et al.*, 2016), por lo que es necesario en el contexto local, donde la producción agrícola es primordial para la economía de la región de la Orinoquia (Ayala *et al.*, 2013), adelantar acciones para conocer de qué manera se afectan éstas especies en el piedemonte llanero.

10. METODOLOGÍA Y ÁREA DE ESTUDIO

10.1 Área de estudio

Esta investigación se llevó a cabo en Villavicencio, departamento del Meta. Villavicencio tiene una geografía compleja, posee ambientes andinos hacia el occidente y llanuras hacia el oriente (Díaz-Merlano, 2004). Tiene un área aproximada de 131000 ha, y se encuentra bajo la influencia de la Cordillera Oriental de los Andes, donde dominaban los bosques húmedos que se extendían hasta aproximadamente 15-20 km de la base de la montaña, y que continuaban hacia el oriente como bosques de galería rodeados por sabana natural (Bates, 1948). La altitud varía entre los 250 y los 3700 m, y por ello tiene una temperatura del aire promedio anual de 27°C en sus zonas más bajas y de 6°C en las más altas (Villavicencio, 2013). En las zonas más cercanas a la Cordillera la precipitación media es superior a los 4600 mm/año y hacia el oriente muestra valores inferiores a 3000 mm/año (Minorta-Cely & Rangel-Ch., 2014). A mediados del siglo XX se incrementó el número de asentamientos urbanos en la región, incluido el departamento del Meta, actualmente Villavicencio tiene más de 460000 habitantes (Villavicencio, 2013; Vilorio De La Hoz, 2009). Para el estudio se escogieron cinco sitios ubicados en contextos urbanos y rurales. Estos fueron: Universidad de los Llanos sede San Antonio, Kirpas-Pinilla, Balmoral, Universidad de los Llanos sede Barcelona y Corpoica (Fig 1).



Figura 1. Sitios de muestreo en el municipio de Villavicencio (Meta) a lo largo del gradiente rural-urbano. La ciudad está rodeada de zonas rurales y remanentes naturales, y son frecuentes los parches de bosque rodeados por vegetación herbácea.

10.2 Métodos

10.2.1 Medición de la urbanización en cada sitio de estudio

Para determinar el grado de urbanización en cada sitio, se halló el porcentaje de área construida. Para esto, el área construida se midió en un círculo de 1,25 km de radio con el programa ArcGis 10.1 que tenía en el centro un sitio de muestreo. Con base en esta medición y según lo establecido por Marzluff *et al.*, (2001) se categorizaron los sitios teniendo en cuenta el porcentaje de área construida como urbanos >50%, suburbanos >20-50%, rurales 5-20%, y <5% ambientes silvestres.

Clasificación de los sitios de muestreo

La estimación del área construida en cada sitio tuvo valores de 54,40% para San Antonio (SA) y su clasificación fue de urbano (UR), 41,66% para Kirpas-

Pinilla (KP) suburbano (SU), 20,9% en Balmoral (BAL) suburbano (SU), 11,73% para Barcelona (BAR) rural (RU) y de 1,51% para Corpoica (COR) clasificado como rural (RU) y silvestre (SI), pero en este trabajo se consideró como rural RU. Lo anterior indica que, efectivamente, los sitios muestreados siguen un gradiente urbano-rural

10.2.2 Captura de murciélagos

Para la captura de murciélagos se instalaron dos redes de niebla de 12x3m y una de 6x3m en cada sitio durante cinco noches, desde las 17:30 h hasta las 01:00h. Se escogieron noches con niveles de iluminación de la luna inferiores al 60% para reducir posibles efectos de lunofobia, y cuando hubo altas precipitaciones se muestreó menos tiempo (Saldaña-Vázquez y Munguía-Rosas, 2013). El muestreo se efectuó entre enero y julio de 2016, excepto en febrero y mayo durante los cuales no se hicieron salidas de campo. En cada sitio se capturaron murciélagos una noche por mes durante los cinco meses; así, fueron cinco días efectivos de muestreo en cada sitio y 25 días en total en todo el muestro (Tabla 1). El esfuerzo de muestreo se obtuvo para cada sitio como el producto del total de metros de red y el total de horas que las redes permanecieron abiertas cada noche (m red-hora) (Medellin, 1993; Moreno y Halffter, 2000) La suma del total de m red-hora durante las cinco noches de muestreo da el esfuerzo de muestreo total para cada sitio. A los murciélagos capturados se les tomó medidas estándar y se liberaron en el área de estudio (Kunz, 2009). Algunos especímenes de referencia se conservaron y fueron depositados en el Museo de Historia Natural Unillanos (MHN-U). Los murciélagos capturados fueron identificados con bibliografía especializada (e.g., Gardner, 2007; Díaz *et al.*, 2011). El estudio se realizó bajo el permiso de recolección Resolución 0375 del 06.Abr.2016 de la Autoridad Nacional de Licencias Ambientales.

Tabla 1. Días y meses durante los cuales se realizó el muestreo de murciélagos por sitio en la ciudad de Villavicencio, Meta.

San Antonio	Kirpas-Pinilla	Balmoral	Barcelona	Corpoica
25 Enero	28 Enero	21 Enero	23 Enero	17 Marzo
16 Marzo	9 Marzo	12 Marzo	5 Marzo	17 Abril
14 Abril	10 Abril	20 Abril	4 Abril	29 Junio
1 Julio	28 Junio	30 Junio	27 Junio	5 Julio
7 Julio	4 Julio	06 Julio	03 Julio	8 Julio

10.2.3 Dieta de los murciélagos

Cada uno de los murciélagos capturados fue colocado en una bolsa de tela durante aproximadamente dos horas para recolectar muestras fecales (Whitaker *et al.*, 2009). Las muestras fecales con insectos se separaron de las muestras fecales que contenían otros recursos, y fueron almacenadas en tubos Eppendorf con etanol al 70%. Posteriormente, en cada muestra con insectos se separaron las partes de identificables con agua destilada bajo un microscopio estereoscópico. Las partes de los insectos se determinaron con la ayuda de claves de artrópodos consumidos por los murciélagos insectívoros y de morfología general de insectos (e.g., Borror y DeLong, 1971; Shiel *et al.*, 1997; Whitaker *et al.*, 2009) y por comparación con especímenes de referencia de la colección de insectos del MHN-U.

10. 3 Análisis de los datos

10.3.1 Riqueza de murciélagos y de insectos presa

Para evaluar el éxito de captura en cada sitio se calculó como el número de individuos de murciélagos filostómidos capturados que consumieron insectos respecto al esfuerzo de muestreo (individuos-noche/m red-hora). Este valor también se tomó como indicador de la abundancia relativa en cada sitio de muestreo (Medellin, 1993). Para comparar la riqueza de especies de murciélagos, todos los sitios se estandarizaron a un tamaño de muestra de 22 individuos (el

menor número de individuos capturados entre los sitios) y se usaron curvas de rarefacción de especies basadas en número de individuos (Moreno, 2001). También se hicieron curvas de rarefacción basadas en muestras para la riqueza de insectos consumidos en cada sitio de muestreo. En este caso, para comparar el número de especies de insectos, todos los sitios se estandarizaron a un tamaño de muestra de 11 muestras (el tamaño de muestra menor entre los sitios) (Moreno, 2001; Gotelli y Colwell, 2011). Adicionalmente para evaluar la representatividad del muestreo se usaron los estimadores no paramétricos de riqueza de Jackknife 1, Bootstrap y Chao 2, debido a que estos son útiles cuando se tienen tamaños de muestras pequeños, con Estimates 9.1 (Colwell, 2013).

La relación entre la riqueza de especies de murciélagos y la riqueza de presas en su dieta con el porcentaje de área construida en cada sitio se analizó mediante correlaciones no paramétricas de Spearman (Zar, 2010). Para poder comparar el número de especies de murciélagos y de insectos consumidos con el área construida entre sitios se tuvieron en cuenta los valores hallados con los tamaños de muestra estandarizados expuestos anteriormente. Se usó un nivel de significancia de $\alpha=0,05$.

10.3.2 Amplitud y sobreposición de la dieta.

Para comparar la abundancia relativa de las morfoespecies de insectos consumidos entre los murciélagos se describió la amplitud de la dieta con el índice de Levins estandarizado (B_A) y para cada especie de murciélago se calculó el grado de sobreposición o solapamiento de los componentes de la dieta entre las especies con el índice simplificado de Morisita (C_H) en cada sitio a lo largo del gradiente (Krebs, 1989). El índice de Levins estandarizado permite inferir que tan amplia es la dieta de un organismo, en donde los valores cercanos a 0 infieren una dieta poco amplia y cerca de 1 es una dieta amplia (Krebs, 1989). Para estos análisis se tuvieron en cuenta las especies con el 15% del total de insectos consumidos o más de tres muestras en el muestreo.

11. RESULTADOS

11.1 Murciélagos en el gradiente urbano-rural

El éxito de captura varió entre los sitios del gradiente (Tabla 2). Se capturaron un total de 98 individuos en todos los sitios, pertenecientes a siete especies de murciélagos de la familia Phyllostomidae (Tabla 3). Las especies más frecuentes en todos los sitios fueron *Carollia perspicillata* y *Gardnerycteris crenulatum* con el 83% (82 individuos) y 13% (13 individuos) del total de individuos capturados, respectivamente. En cuatro de los sitios del gradiente se capturó *C. perspicillata* y *Phyllostomus elongatus* en tres sitios (Tabla 3).

Tabla 2. Esfuerzo de muestreo para la captura de murciélagos filostómidos en un gradiente urbano rural de la ciudad de Villavicencio.

	San Antonio	Kirpas-Pinilla	Balmoral	Barcelona	Corpoica
m red	150	150	144	150	150
Noches	5	5	5	5	5
Horas (Promedio por noche)	34 (6,8)	34,5 (6,9)	35 (6,88)	36 (7)	35,5 (6,96)
Total individuos	0	15	22	27	48
Total especies	0	1	4	5	5
Esfuerzo de muestreo (m red-hora)	1020	1035	993	1059	1044
Éxito de captura (Individuos/m red-hora)	0,00	0,01	0,02	0,02	0,05

El número de muestras con insectos consumidos por los murciélagos filostómidos por sitio corresponde con el número de individuos que dejaron muestra fecal con insectos.

Tabla 3. Individuos de murciélagos filostómidos capturados (Ind), número de muestras con insectos (N) (cada individuo dejó una sola muestra), y número de

morfoespecies de insectos consumidos (Ins.) para las especies de murciélagos registradas en los sitios del gradiente de urbano-rural en el piedemonte colombiano. En negrita las especies con mayor porcentaje de muestras e insectos consumidos. SA=San Antonio (Urbano), KP=Kirpas-Pinilla (Suburbano), BAL=Balmoral (Suburbano-Rural), BAR=Barcelona (Rural), COR= Corpoica (Rural).

Especie	SA			KP			BAL			BAR			COR		
	Z	Ins	Ind	Z	Ins	Ind	Z	Ins	Ind	Z	Ins	Ind	Z	Ins	Ind
<i>Carollia perspicillata</i>				1	1	15	5	6	16	1	1	10	10	13	41
<i>Lophostoma brasiliense</i>													1	2	1
<i>Tonatia saurophila</i>							1	1	1				1	1	1
<i>Gardnerycteris crenulatum</i>							2	2	2	11	30	11			
<i>Phyllostomus elongatus</i>							3	4	3	1	5	1	3	8	4
<i>Phyllostomus discolor</i>										1	2	1			1
<i>Phyllostomus hastatus</i>										1	10	4			
Total	0	0	0	1	1	15	11	13	22	15	48	27	15	24	48

La riqueza de especies a lo largo del gradiente varió de 3 a 5 especies (Figura 2). Barcelona y Balmoral con 4 y 5 especies respectivamente son los de mayor riqueza, seguido de Corpoica (3), en Kirpas-Pinilla sólo se registró una especie de filostómido que consumiera insectos y en San Antonio no se registraron filostómidos con muestras con insectos. La representatividad del muestreo según los estimadores no paramétricos Chao 2, Jackknife 1 y Bootstrap reflejan valores de del 83%, 72% y 87% respectivamente en Barcelona, 100%, 80% y 88% en Balmoral y de 63%, 63% y 81% en Corpoica.

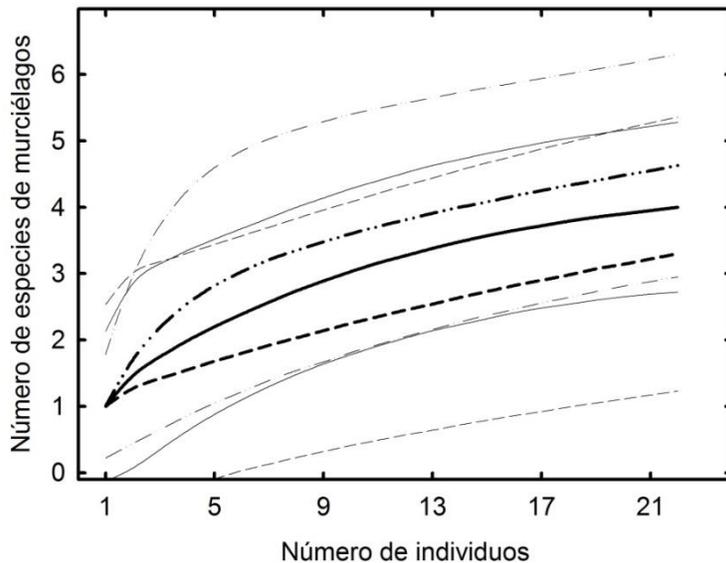


Figura 2. Curvas de rarefacción para los murciélagos filostómidos consumidores de insectos estimadas en los sitios suurbanos y rurales del gradiente urbano-rural en Villavicencio– Meta, Colombia. Para Kirpas-Pinilla sólo se registró una especie de murciélago que consumió insectos y para San Antonio no se registró ninguna especie de murciélago filostómido que consumiera insectos. Las líneas separadas por dos puntos: Barcelona; línea sólida: Balmoral; línea discontinua: Corpoica. Las líneas más delgadas corresponden a los intervalos de confianza de la riqueza para cada sitio. No hay diferencias significativas entre el número de especies de murciélagos en los sitios rurales y suurbanos del gradiente.

11.2 Riqueza de murciélagos consumidores de insectos

A lo largo del gradiente se encontraron correlaciones negativas y no significativas entre el número especies de murciélagos registrados y el porcentaje de área construida a la escala de 1,25 km en cada sitio de muestreo (Tabla 4 y Figura 3). Sin embargo, las correlaciones entre el número de muestras con insectos y el número de morfoespecies de insectos consumidos con el área construida en cada sitio fueron negativas y significativas. Entre tanto, el número de especies de murciélagos filostómidos y el número de morfoespecies de insectos consumidos se correlacionaron positivamente (Tabla 4).

Tabla 4. Correlación entre número de morfoespecies de insectos consumidos, muestras con insectos, número de especies de murciélagos y el porcentaje de área construida total a escala espacial: 1,25 km. También, entre el número de morfoespecies de insectos y de especies de murciélagos registrados en el gradiente. $S\rho$ =coeficiente de correlación de Spearman. En negrita aquellos valores de $p < 0,05$.

% Área construida (1,25 km)		
Número de morfoespecies de insectos	$S\rho$	-0,900
	P	0,037
Número de muestras con insectos	$S\rho$	-0,975
	P	0,005
Número de especies de murciélagos	$S\rho$	-0,700
	P	0,188
Número de morfoespecies de insectos		
Número de especies de murciélagos	$S\rho$	0,900
	P	0,037

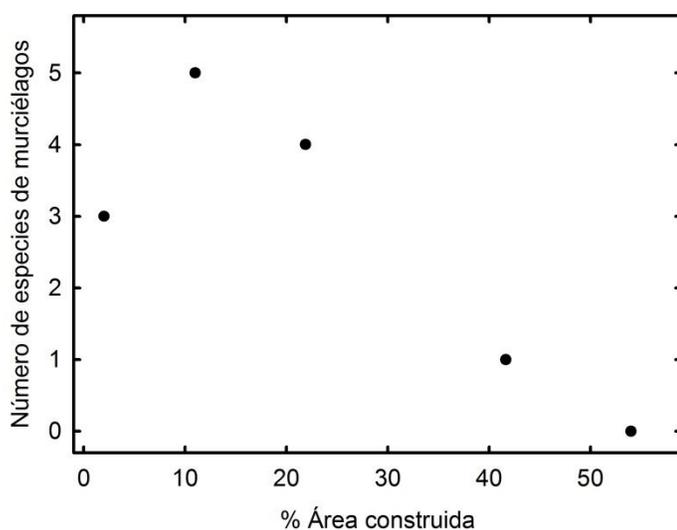


Figura 3. Relación entre el número de especies de murciélagos filostómidos consumidores de insectos y la cobertura del área construida a lo largo del

gradiente urbano-rural. La riqueza de especies de murciélagos aumenta cuando se alcanzan valores intermedios de área construida hacia los sitios suburbanos y rurales.

11.3 Insectos consumidos por murciélagos filostómidos

Se recolectaron 218 muestras fecales de los murciélagos capturados, que incluyen 162 muestras con semillas y 56 muestras (26%) contenían insectos. En 42 (19%) de las muestras se encontraron insectos pertenecientes a 42 individuos de siete especies de murciélagos filostómidos, las otras 14 muestras con insectos pertenecieron a murciélagos insectívoros vespertiliónidos y embalonúridos (Tabla 5). En este estudio se usaron las muestras con insectos provenientes únicamente de murciélagos filostómidos. En esas 42 muestras se encontraron 72 morfoespecies de insectos pertenecientes a 12 familias y seis órdenes (Tabla 5). Los órdenes con más registros de familias y morfoespecies de insectos fueron Coleoptera, Hemiptera e Hymenoptera; al menos ocho morfoespecies no se pudieron determinar a orden (Tabla 5). El mayor número de morfoespecies de insectos registrado por familia fue para Carabidae (9 morfoespecies), seguido de Scarabidae (7), Lygaeidae (5), Curculionidae y Cicadellidae (4). Las demás familias presentaron de dos a tres morfoespecies. Las morfoespecies de insectos más abundantes fueron Scarabidae sp.1 (10 individuos), Lygaeidae sp.1 (7), Cydnidae sp.1 (5) e Blattodea sp.2 (4).

Las especies que presentaron mayor porcentaje de muestras con insectos y morfoespecies de insectos fueron *C. perspicillata* (40% de las muestras y 28% de las morfoespecies), *G. crenulatum* (31% y 44%), *P. elongatus* (16% y 22%) y *P. hastatus* (3% y 14%) (Tabla 3 y Figura 4). Éstas fueron las especies seleccionadas para los análisis de la dieta. Las demás especies tuvieron porcentajes de muestras y morfoespecies de insectos menores al 3%.

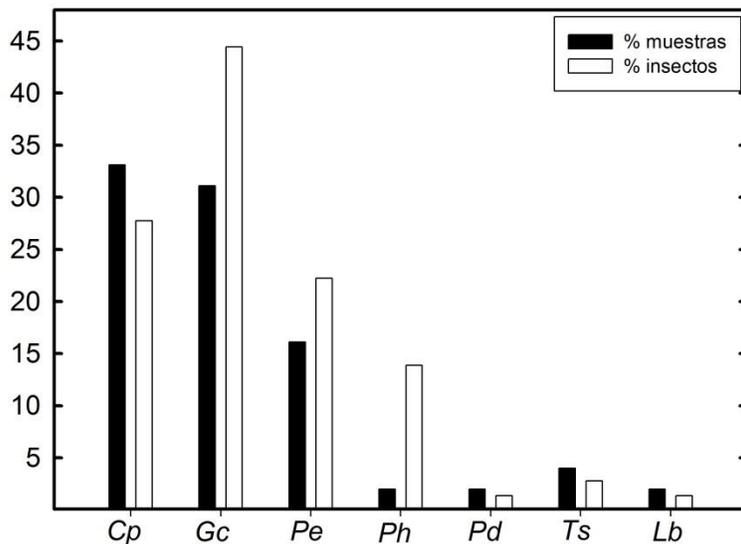


Figura 4. Porcentaje de muestras con insectos (número de muestras con insectos por especie sobre el total de muestras con insectos para todas las especies de murciélagos filostómidos) y morfoespecies de insectos registrados para los murciélagos filostómidos consumidores de insectos a lo largo del gradiente urbano-rural de Villavicencio. Cp= *C. perspicillata*; Gc= *G. crenulatum*; Lp= *L. brasiliense*; Pd= *P. discolor*; Pe= *P. elongatus*; Ph= *P. hastatus* y Ts= *T. saurophila*.

Cabe resaltar que *P. elongatus* consumió todos los órdenes de insectos registrados, *C. perspicillata* consumió cinco y *P. hastatus* cuatro órdenes (Tabla 5). Sólo *P. elongatus* y *C. perspicillata* registraron morfoespecies de insectos para tres y cuatro de los cinco sitios del gradiente, respectivamente. Por otra parte, la mayor cantidad de órdenes, familias y morfoespecies de insectos se encontraron en Barcelona (5 órdenes, 10 familias y 44 morfoespecies) y Corpoica (3, 5 y 21), que son aquellos sitios ubicados en las zonas menos urbanizadas del gradiente (Tabla 5, Figura 1)

Tabla 5. Morfoespecies de insectos consumidos por especie de murciélago filostómido y registrados en los sitios del gradiente urbano-rural. Cp=*C. perspicillata*; Gc=*G. crenulatum*; Lp=*L. brasiliense*; Pd=*P. discolor*; Pe=*P. elongatus*; Ph=*P. hastatus* y Ts=*T. saurophila*. SA=San Antonio (Urbano), KP=Kirpas-Pinilla

(Suburbano), BAL=Balmoral (Suburbano-Rural), BAR=Barcelona (Rural), COR=Corpoica (Rural).

Especie	Cp	Gc	Lb	Pd	Pe	Ph	Ts	SA	BAL	BAR	KP	COR
Coleoptera												
Carabidae sp10		1								1		
Carabidae sp12	1											1
Carabidae sp15	1											1
Carabidae sp2		2								2		
Carabidae sp3		1								1		
Carabidae sp4		1					1			2		
Carabidae sp5	1											1
Carabidae sp8							1			1		
Carabidae sp9		1								1		
Chrysomelidae sp1		1								1		
Coleoptera sp2		1								1		
Curculionidae sp1		1			1				1	1		
Curculionidae sp3							1			1		
Curculionidae sp4							1			1		
Curculionidae sp5		1								1		
Elateridae sp1		2								2		
Elateridae sp2	1								1			
Hydrophilidae sp1	1											1
Lampyridae sp1	1								1			
Lampyridae sp2	2											2
Scarabidae sp1	5		1	1	3					3		7
Scarabidae sp2					1	1				1		1
Scarabidae sp3	1	1								1		1
Scarabidae sp6							1		1			
Scarabidae sp7	1											1
Scarabidae sp8					1							1
Scarabidae sp9		1								1		
Diptera												
Chironomidae sp1					1					1		
Diptera sp1					1					1		
Diptera sp2							1			1		
Diptera sp3		1								1		
Hemiptera												
Cicadellidae sp1		1								1		
Cicadellidae sp2		3								3		
Cicadellidae sp3		1								1		
Cicadellidae sp4							1			1		

Cydnidae sp1	4		1		5		
Cydnidae sp2	2				2		
Cydnidae sp3	1				1		
Hemiptera sp1	1				1		
Hemiptera sp10			1				1
Hemiptera sp11	1						1
Hemiptera sp2	1				1		
Hemiptera sp3	1				1		
Hemiptera sp4	1				1		
Hemiptera sp5	1				1		
Hemiptera sp6	1				1		
Hemiptera sp9	1		1				2
Lygaeidae sp1	6		1		6		1
Lygaeidae sp2	2				2		
Lygaeidae sp3				1	1		
Lygaeidae sp5	1						1
Lygaeidae sp6	2				2		
Pentatomidae sp1	1				1		
Pentatomidae sp2				1	1		
Hymenoptera							
Hymenoptera sp1			1		1		
Hymenoptera sp4	1						1
Hymenoptera sp5			1				1
Hymenoptera sp6			1		1		
Blattodea							
Blattodea sp1	1		1		2		
Blattodea sp2	2		2		4		
Blattodea sp3	2				2		
Blattodea sp5	1				1		
Lepidoptera							
Lepidoptera sp1			1		1		
Lepidoptera sp2	1					1	
Sin determinar							
Sin determinar sp10			1				1
Sin determinar sp12	1						1
Sin determinar sp13						1	1
Sin determinar sp14		1					1
Sin determinar sp2	1				1		
Sin determinar sp4	1				1		
Sin determinar sp6			1		1		
Sin determinar sp9	1				1		

La riqueza de morfoespecies de insectos varió de cero a 44 especies a lo largo del gradiente y en los sitios con áreas rurales se encontró mayor cantidad de especies comparado con sitios más urbanizados (Tabla 5 y Figura 5). Barcelona presentó 44 morfoespecies, Corpoica 21, Balmoral 11, Kirpas-Pinilla una y San Antonio cero. Sin embargo, para la curva de rarefacción se estandarizó el tamaño de muestra para todos los sitios: 11 muestras en cada sitio. Los estimadores no paramétricos Chao 2, Jackknife 1 y Bootstrap muestran una representatividad de 56%, 60% y 78% respectivamente en Balmoral, 40%, 56% y 77% en Barcelona y 30%, 57% y 77% en Corpoica. No obstante, la riqueza entre Barcelona y los demás sitios difiere notoriamente, opuesto a lo observado entre Corpoica y Balmoral (Figura 5).

Por otra parte, la riqueza de morfoespecies de insectos consumidos se correlacionó negativamente con el porcentaje de área construida en los sitios del gradiente en la escala de 1,25 km ($S\rho = -0,90$; $P=0,037$; Tabla 3 y Figura 6C). Al correlacionar el número de muestras con insectos y el porcentaje de área construida se evidenció un comportamiento similar ($S\rho = -0,98$; $P<0,01$; Tabla 4 y Figura 6B). De esta forma, los datos obtenidos sugieren que a medida que el nivel de urbanización aumenta, es menos probable encontrar muestras con insectos y frecuencia de insectos consumidos por los murciélagos filostómidos. Asimismo, al correlacionar el número de especies de murciélagos capturados con el número de insectos consumidos en el gradiente, la correlación es positiva y significativa ($S\rho = 0,900$; $P=0,037$; Figura 6A).

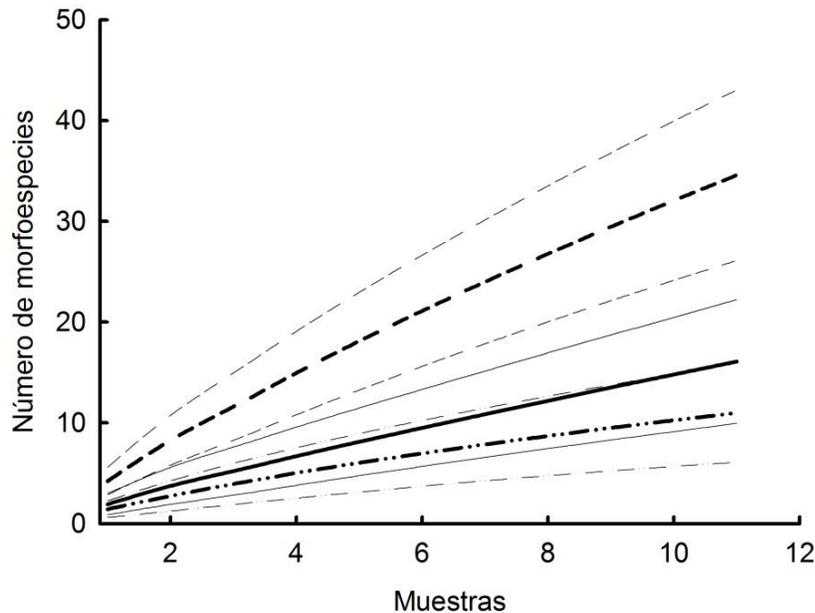


Figura 5. Curvas de rarefacción para las morfoespecies de insectos estimadas en los sitios del gradiente. Las líneas discontinuas corresponden a Barcelona, la línea sólida a Corpoica y la línea separada por puntos a Balmoral. Las líneas más delgadas corresponden a los intervalos de riqueza del 95% para cada sitio.

11.4 Análisis de la dieta de los murciélagos consumidores de insectos.

Todas las especies mostraron dietas que tienden a una baja amplitud. Entre éstas, y en los ambientes suburbanos como Balmoral, *C. perspicillata* tuvo un valor de amplitud de la dieta intermedio ($BA=0,5$) lo que refleja una baja amplitud de dieta de esta especie, mientras que *P. elongatus* ($BA=0,3$) y *G. crenulatum* ($BA=0,1$) mostraron dietas poco amplias. En Barcelona, todas las especies tuvieron dietas con una amplitud intermedia a baja. En cuanto a Corpoica, el sitio menos urbanizado, *C. perspicillata* ($BA=0,5$) y *P. elongatus* ($BA=0,4$) presentaron amplitudes intermedias (Tabla 6). La correlación no paramétrica entre la amplitud de dieta de *P. elongatus* y el porcentaje de área construida para los sitios suburbanos y rurales del gradiente fue negativa, pero no significativa ($S\rho=-0,866$

y $P= 0,333$); para *C. perspicillata*, estas variables tampoco se correlacionaron significativamente ($S\rho=0,00$; $P= 1,000$) (Figura 7A-B)

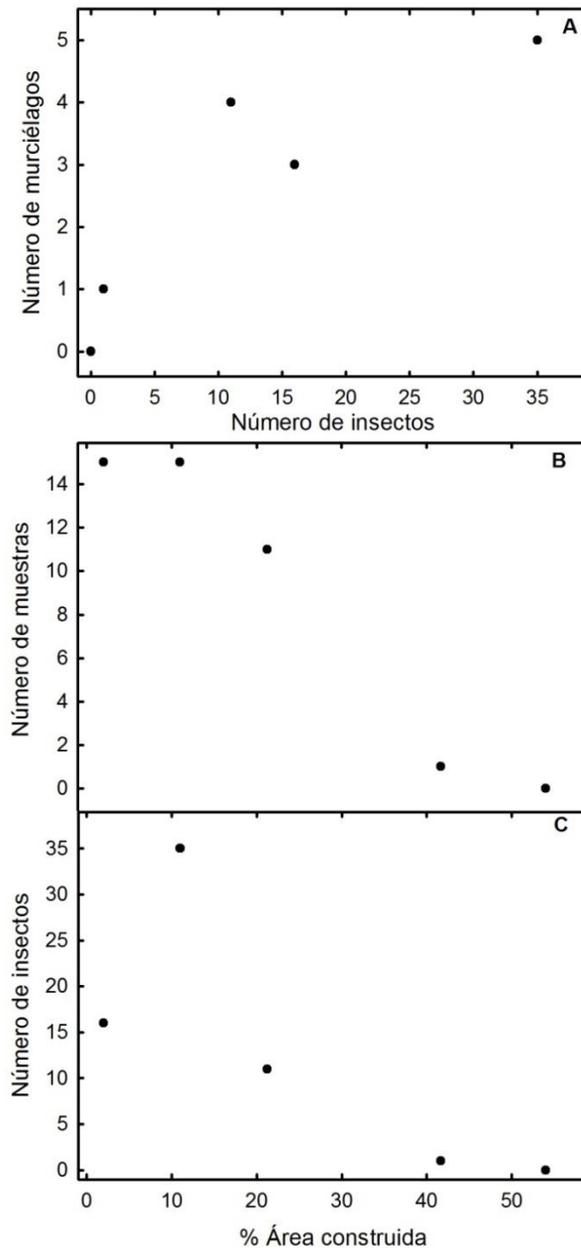


Figura 6. A. Relación entre el número especies de murciélagos filostómidos y el número de morfoespecies de insectos consumidos en los sitios suburbanos y rurales del

gradiente. B. Relación entre el número de muestras con insectos consumidos obtenidas en los sitios del gradiente urbano-rural y el porcentaje de área construida en cada sitio. C. Relación entre el número de morfoespecies de insectos consumidos con el porcentaje de área construida en cada sitio. Los valores del coeficiente de correlación de Spearman y de significancia P se encuentran en detalle en la Tabla 4.

Los índices de solapamiento de dieta encontrados muestran que las especies tuvieron bajo solapamiento en su dieta en los sitios del gradiente. Las especies que presentaron valores intermedios del índice de solapamiento de la dieta en ambientes suburbanos a rurales fueron *C. perspicillata* y *P. elongatus*, tanto en Balmoral ($CH = 0,5$), como en Barcelona ($CH = 0,3$) y Corpoica ($CH = 0,5$), aunque estos valores fueron los más altos aun así reflejan un bajo solapamiento de la dieta. Hubo un bajo solapamiento entre *G. crenulatum* en Barcelona (rural) con *P. elongatus* ($CH = 0,1$) y *P. hastatus* ($CH = 0,03$). En todos los demás casos no hubo solapamiento de la dieta entre las especies. No hubo correlación entre la sobreposición de dieta entre *P. elongatus* y *C. perspicillata* y el nivel de urbanización en la escala evaluada en los ambientes suburbanos y rurales a lo largo del gradiente ($S\rho = 0,00$; $P = 1,000$) (Figura 7C).

Tabla 6. Amplitud de la dieta de los murciélagos filostómidos consumidoras de insectos en los sitios de muestreo aplicando el Índice de Levins (B_A) estandarizado. En general, las especies muestran una dieta poco amplia a lo largo de los sitios suburbanos y rurales del gradiente.

Especie	BAL	BAR	COR
<i>C. perspicillata</i>	0,5	0,0	0,5
<i>G. crenulatum</i>	0,1	0,1	-
<i>P. elongatus</i>	0,3	0,4	0,4
<i>P. hastatus</i>	-	0,2	-

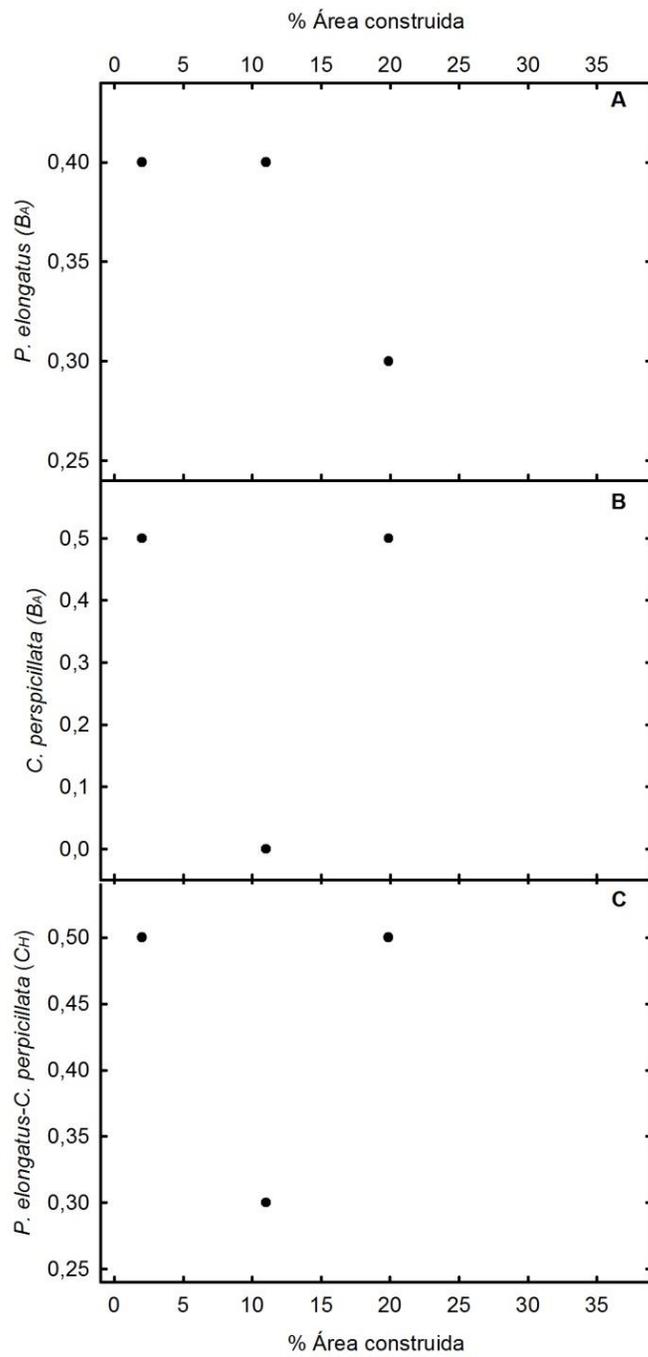


Figura 7. Variación de la amplitud de la dieta de *P. elongatus* (A) y *C. perspicillata* (B) y el nivel de urbanización en los sitios suburbanos y rurales del gradiente. *Phyllostomus elongatus* mantiene una baja amplitud de la dieta en el gradiente ($S\rho = -0,866$; $P = 0,333$), mientras que no hubo correlación entre las variables para *C. perspicillata*

($S\rho=0,00$; $P=1,000$). Sobreposición de la dieta entre *P. elongatus* y *C. perspicillata* (C) con relación al nivel de urbanización en varios sitios del piedemonte llanero colombiano. No hubo correlación entre las variables ($S\rho=0,00$; $P=1,000$). La urbanización no afecta la interacción entre estas dos especies. Los círculos negros:

12. DISCUSIÓN

Se encontró que el número de especies de murciélagos filostómidos y de las presas que consumieron tiende a reducirse al incrementarse la urbanización. La especie más abundante fue *C. perspicillata* en todos los sitios y es conocida por su alta versatilidad alimentaria y persistencia en ambientes con perturbaciones humanas (Fleming, 1988; Estrada-Villegas *et al.*, 2007; Bredt *et al.*, 2012). Por su parte, la riqueza de insectos consumidos fue afectada por la urbanización de la ciudad, el número de especies se correlacionó de forma negativa con el área construida en cada sitio de muestreo. Este resultado sugiere que la baja riqueza de insectos asociada a los paisajes urbanos (Coleman y Barclay, 2013; New, 2015) tiene un reflejo en el bajo consumo de insectos por murciélagos filostómidos en Villavicencio. También, la diversidad de insectos puede variar con una alta intensidad en el uso del suelo, donde dependiendo de la variación de la vegetación local, los insectos tienden a disminuir su riqueza y esto pudo influenciar la baja presencia de insectos en los sitios más intervenidos del gradiente (Kervyn y Libois, 2008; Treiler *et al.*, 2016).

Para las siete especies de murciélagos con muestras fecales, los órdenes de insectos presa registrados en este estudio son similares a los órdenes encontrados en la dieta de los filostómidos en diferentes sitios del neotrópico (Arata *et al.*, 1975; y Willig *et al.*, 1993; Gardner, 1977). La mayoría de los órdenes de insectos presa se encontraron asociados a zonas rurales y en menor proporción en los sitios suburbanos como Balmoral. Sin embargo, a nivel de morfoespecies, la mayoría se registraron en zonas menos urbanizadas. En San Antonio, el sitio más urbano del gradiente, ninguna de las especies de murciélagos

capturados consumió insectos, esto se debe probablemente a que los altos niveles de urbanización afectan drásticamente la riqueza de insectos y promueven la abundancia de especies particulares y esto afecta la disponibilidad de presas para los murciélagos filostómidos (New, 2015). Por otra parte, es posible que las especies de murciélagos presentes en los sitios más urbanizados no necesiten un consumo constante de insectos y los demás recursos disponibles satisfagan sus necesidades nutricionales (Herrera, 2002). No obstante, esto concuerda con estudios que muestran que a lo largo de un gradiente de urbanización, el orden Coleoptera y particularmente familia Carabidae, una de las más diversas del grupo, aumentan su riqueza de especies con mayor distancia al centro de la ciudad (New, 2015). Otras familias diversas en el estudio incluyen Scarabidae, Curculionidae, Lygaeidae y Cicadellidae, éstas incluyeron la mayoría de especies consumidas por los murciélagos. De hecho, algunas de éstas incluyen especies plaga asociadas a cultivos (McCracken *et al.*, 2012; Ayala *et al.*, 2013). Detalles adicionales en la identificación de los insectos consumidos son necesarios para corroborar la inclusión de insectos plaga en la dieta de las especies de filostómidos evaluadas en el gradiente y confirmar los servicios ecosistémicos prestados por los murciélagos frugívoros (Kunz *et al.*, 2011).

Por otra parte, los resultados del análisis de la amplitud y la sobreposición de la dieta sugieren dietas poco amplias y de explotación diferencial de los recursos en todos los ambientes. *Carollia perspicillata* y *P. elongatus* mostraron valores de amplitud bajos a intermedios en el gradiente, que parecen aumentar ligeramente de ambientes suburbanos a rurales, de manera similar al patrón de riqueza de insectos mostrada en el gradiente. Sin embargo, para *P. elongatus* no hubo una correlación significativa entre la amplitud de la dieta y el nivel de urbanización, aunque parece que la urbanización influencia una dieta especialista en esta especie. La sobreposición de la dieta fue baja en todas las especies y todos los sitios. Sólo *C. perspicillata* y *P. elongatus* incluyeron algunos elementos similares en la dieta a lo largo del gradiente (cerca del 50% en cada sitio). Sin embargo,

este valor no evidencia ninguna similitud en la dieta de estas dos especies, por el contrario, refleja la tendencia general de que los murciélagos filostómidos capturados no comparten significativamente los insectos que consumen. Para estas dos especies el nivel de urbanización no se correlacionó con la sobreposición de la dieta, lo que sugiere que probablemente la cantidad de área construida no está modelando la interacción trófica entre estas especies. Por tanto, es probable que compartan muy pocos recursos, lo que hace que no se afecten mutuamente. Dado que los ambientes más urbanizados no presentaron registros de insectos consumidos, es posible que las especies más abundantes como *C. perspicillata* estén obteniendo de manera suficiente y exclusiva sus requerimientos de proteína de las plantas disponibles en los sitios, sin tener que recurrir al consumo de insectos (Delorme y Thomas, 1999; Herrera, 2001,2002). Del mismo modo, en todos los demás sitios del gradiente (particularmente ambientes rurales) las especies de murciélagos filostómidos parecen obtener de los insectos parte del nitrógeno que requieren, y estudios más detallados pueden explicar mejor los efectos sobre estas especies por la disminución de ingesta de nitrógeno (White, 1993; Treiler *et al.*, 2016). También se recomienda adelantar estudios que evalúen el consumo y el porcentaje de nitrógeno aportado de insectos por parte de los filostómidos en diferentes épocas del año, ya que la disponibilidad de las fuentes animal y vegetal que proveen la proteína y requerimientos de nitrógeno necesarios ha mostrado fluctuar con la época del año y también algunos insectos son dependientes de la agricultura y su disponibilidad varía con la de los cultivos (Fleming, 1992; Kervyn y Labois, 2008). De igual forma, esto ayudaría a comprender cómo se afectan las especies de murciélagos, en épocas de reproducción y lactancia, en donde los requerimientos de nitrógeno para algunas especies aumentan y no son brindados completamente por las frutas que consumen (Jennes y Studier, 1978; Herrera, 2003). En este sentido y teniendo en cuenta que el desarrollo urbano del municipio de Villavicencio y la región parece avanzar con rapidez, obtener la mayor cantidad de información que permita establecer el grado de afectación de las especies de murciélagos

filostómidos en este contexto es vital para adelantar acciones que permitan su conservación

13. CONCLUSIONES

La riqueza de las especies de murciélagos filostómidos consumidores de insectos parece no afectarse dentro del gradiente de urbanización estudiado y los ambientes suburbanos y rurales tienden a mantener las condiciones propicias para permitir la persistencia de las especies de murciélagos. El análisis de los insectos consumidos por los murciélagos filostómidos a lo largo del gradiente reflejó una ligera influencia negativa de la urbanización sobre la riqueza de los insectos, dado que la mayoría de morfoespecies de insectos se registraron en los sitios con menor cantidad de área construida. Por otra parte, los murciélagos filostómidos parecen consumir especies diferentes y mantener dietas poco amplias en el gradiente, particularmente en los sitios suburbanos y rurales. Del mismo modo, el nivel de solapamiento de insectos consumidos fue poco significativo para todas las especies, sugiriendo así que en estos ambientes del gradiente las especies están explotando diferencialmente los recursos disponibles. Aunque los datos obtenidos sugieren que hubo cierta disminución de la riqueza de insectos consumidos por los murciélagos y la interacción trófica entre las especies no se afectó con la urbanización, es evidente que los datos obtenidos, relacionados con la riqueza de especies de murciélagos y de sus presas, no permiten dilucidar claramente los patrones observados a lo largo de los sitios del gradiente, por lo que se recomienda aumentar el esfuerzo de muestreo en los sitios estudiados para entender de manera más precisa dichos efectos propios de la urbanización en este sector del piedemonte llanero.

14. BIBLIOGRAFÍA

- Alberti M, Botsfort E, Cohen A. 2001. Quantifying the urban gradient: Linking urban planning and ecology. En: Marzluff JM, Bowman R, Donnelly M. (Editores.), Avian ecology and conservation in an urbanizing world. Norwell, MA, USA: Kluwer Academic Publishers, p 89–115.
- Arata AA., Vaughn JB. Thomas ME. 1967. Food habits of certain Colombian bats. *J Mamma I*, 48: 653-655.
- Borror DJ. Delong DM. 1971. An Introduction to the study of insects. Holt, Rinehart and Winston, New York, 812 pages.
- Avila-Flores R, Fenton MB. 2005. Use of spatial features by foraging insectivorous bats in a large urban landscape. *Journal of Mammalogy* 86: 1193-1204
- Ayala LD, Corrales II, Amézquita E. 2013. Evaluación de insectos plaga y benéficos en cultivos en rotación en suelos ácidos de sabanas. En: Amézquita E, Rao IM, Rivera M, et al., (Editores) *Sistemas agropastoriles: Un enfoque integrado para el manejo sostenible de Oxisoles de los Llanos Orientales de Colombia*.
- Bader E, Jung K, Kalko EKV, Page RA, Rodriguez R, Sattler T. 2015. Mobility explains the response of aerial insectivorous bats to anthropogenic habitat change in the Neotropics. *Biological Conservation* 186: 97–106
- BoylesJG, Sole CL, Cryan PM, McCracken GF. 2013. On estimating the economic value of insectivorous bats: prospects and priorities for biologists. En: *Bat Evolution, Ecology, and Conservation*, Springer New York, p501-515.
- Bunkley JP, McClure CJ, Kleist NJ, Francis CD, Barber JR. 2015. Anthropogenic noise alters bat activity levels and echolocation calls. *Global Ecology and Conservation* 3: 62-71.
- Caryl FM, Lumsden LF, Ree R, Wintle BA. 2016. Functional responses of insectivorous bats to increasing housing density support 'land-sparing' rather than 'land-sharing' urban growth strategies. *Journal of Applied Ecology* 53: 191-201.
- Casallas-Pabón D, Calvo-Roa N, Rojas-Robles R. 2017. Murciélagos dispersores de semillas en gradientes sucesionales de la Orinoquia (San Martín, Meta, Colombia). *Acta biológica Colombiana* 22:348-358.
- Clare EL, Barber BR, Sweeney BW, Herbert PDN, Fenton MB. 2011. Eating local: influences of habitat on the diet of little brown bats (*Myotis lucifugus*). *Molecular Ecology* 20: 1772–1780
- Clare EL, Fraser EE, Braid HE, Fenton MB, Herbert PDN. 2009. Species on the menu of a generalist predator, the eastern red bat (*Lasiurus borealis*): using a molecular approach to detect arthropod prey. *Molecular Ecology* 18: 2532–2542.

- Cleveland CJ, Betke M, Federico P, Frank JD, Hallara TG, Horn J, López Jr JD, McCracken GF, Medellín RA, Moreno-Valdez A, Sansone C, Westbrook J, Kunz TH. 2006. Economic value of the pest control service provided by Brazilian free-tailed bats in south-central Texas. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4: 238-243.
- Coleman JL, Barclay RMR. 2013. Prey availability and foraging activity of grassland bats in relation to urbanization. *Journal of Mammalogy* 94: 1111–1122
- Colwell RK. 2013. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples.
- Delorme M, Thomas DW. 1996. Nitrogen and energy requirements of the short-tailed fruit bat (*Carollia perspicillata*): fruit bats are not nitrogen constrained. *J Comp Phys B* 166:427–434
- Díaz-Merlano, J.M. 2004. El Meta, Colombia. iM Editores Bogotá D. C.
- Díaz MM, Aguirre LF, Barquez RM. 2011. Clave de identificación de los murciélagos del cono sur de Sudamérica. Centro de Estudios en Biología Teórica y Aplicada, Cochabamba, Bolivia. p. 94.
- Dixon MD. 2012. Relationship between land cover and insectivorous bat activity in an urban landscape. *Urban Ecosystems* 15: 683–695
- Duchamp JE, Swihart RK. 2008. Shifts in bat community structure related to evolved traits and features of human-altered landscapes. *Landscape Ecology* 23: 849-860.
- Estrada A, Coates-Estrada R. 2002. Bats in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat-island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation* 103: 237-245.
- Estrada-Villegas S, J Pérez-Torres Y P Stevenson. 2007. Dispersión de semillas por murciélagos en un borde de bosque montano. *Ecotrópicos* 20(1):1-14.
- Estrada-Villegas S, Ramírez BH. 2013. Bats of Casanare, Colombia. *Chiroptera Neotrop.*, 19:1-13.
- Fenton MB, Simmons NB. 2015. Bats: a world of science and mystery. The University of Chicago Press, Chicago and London, 120 p.
- Fenton MB. 1982. Echolocation, insect hearing and feeding ecology of insectivorous bats. En: Kunz TH (Editor) *Ecology of bats*, Plenum Press, New York and London, pp. 261-280.
- Fleming TH, Hooper ET, Wilson DE. 1972. Three Central American bat communities: structure, reproductive cycles and movements patterns. *Ecology* 53:555–569
- Fleming TH. 1988. The short-tailed fruit bat: a study in plant-animal interactions. The University of Chicago Press, Chicago
- Fleming TH. 1992. How do fruit- and nectar-feeding birds and mammals track their food resources? En: *Effects of resource distribution on animal-plant interactions* (M.D. Hunter, T. Ohgushi, and P. W. Price, Eds.). Academic Press, San Diego, California. p355-391
- Gardner AL. 1977. Feeding habits. En *Biology of Bats of the New World Family Phyllostomatidae Part II*. Editores: Baker RJ et al., Special Publications No. 13, Museum of Texas Tech University. Lubbock, USA. Pp. 293-350

- Gardner AL. 2007. Mammals of South America, volume 1: marsupials, xenarthrans, shrews, and bats. The University of Chicago Press, Chicago, 669p.
- Gotelli NJ, Colwell RK. 2011. Estimating species richness. In: Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment. Editors: Magurran AE, McGill BJ. Oxford University Press: EUA.
- Heithaus, E.R., Fleming, T.H. & Opler, P.A. 1975.- Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology*, 56: 841-854.
- Herrera LG, Hobson KA, Estrada D, Manzo A, Méndez G, Sánchez- Cordero V (2001a) The role of fruits and insects in the nutrition of frugivorous bats: evaluating the use of stable isotope models. *Biotropica* 33:520–528
- Herrera, L. Gutierrez, K. Hobson, B. Altube, W. Díaz, G and Sánchez, C. 2002 Sources of assimilated protein in five species of New World frugivorous bats. *Oecologia* 133:280–287.
- Hourigan CL, Catterall CP, Jones D, Rhodes M. 2010. The diversity of insectivorous bat assemblages among habitats within a subtropical urban landscape. *Austral Ecology* 35: 849–857
- Jenness R, Studier E. 1976. Lactation and milk. In: Baker RJ, Jones JK Jr, Carter DC (Editors) *Biology of bats in the New World family Phyllostomatidae. Part I. Special publications of the Museum of Texas Technical University.*
- Jones EL, Leather SR. 2012. Invertebrates in urban areas: A review. *European Journal of Entomology* 109: 463–478
- Jung K, Kalko EKV .2011. Adaptability and vulnerability of high flying Neotropical aerial insectivorous bats to urbanization. *Diversity and Distributions* 17: 262–274
- Jung K, Kalko EKV. 2010. Where forest meets urbanization: foraging plasticity of aerial insectivorous bats in an anthropogenically altered environment. *Journal of Mammalogy* 91: 144–153.
- Jung K, Threlfall CG. 2016. Urbanisation and its effects on bats: a global meta-analysis. En: Voigt CC, Kingston T (Editores), *Bats in the Anthropocene: conservation of bats in a changing world.* Springer International Publishing, pp. 13-33.
- Kervyn T y Libois R. 2008. The Diet of the serotine bat: A Comparison between rural and urban environments. *Belg. J. Zool.*, 138: 41-49
- Krebs CJ. 1989. *Ecological Methodology.* Harper and Row. New York, USA. 550 pp.
- Kunz TH, Braun de Torrez E, Bauer D, Lobo T, Fleming TH. 2011. Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1223: 1-38.
- Kunz TH, Parsons S. 2009. *Ecological and behavioral methods for the study of bats.* Second Edition, The Johns Hopkins University Press, p567-592
- Lee YF, McCracken GF. 2005. Dietary variation of Brazilian free-tailed bats links to migratory populations of pest insects. *Journal of Mammalogy* 86: 67–76.

- Maine JJ, Boyles JG. 2015. Land cover influences dietary specialization of insectivorous bats globally. *Mammal Research* 60: 343-351.
- Marzluff JM, Bowman R, Donnelly R. 2001. A historical perspective on urban bird research trends, terms, and approaches. En: Marzluff JM, Bowman R, Donnelly R (Editores), *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World*. Springer US, p1-17
- McCracken GF, Westbrook JK, Brown VA, Eldridge M, Federico P, et al. 2012. Bats track and exploit changes in insect pest populations. *PLoS ONE* 7: e43839.
- McDonnell MJ, Hahs AK. 2008. The use of gradient analysis studies in advancing our understanding of the ecology of urbanizing landscapes: Current status and future directions. *Landscape Ecology* 23: 1143–1155.
- McKinney ML. 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation* 127: 247–260
- McKinney ML. 2008. Effects of urbanization on species richness: A review of plants and animals. *Urban Ecosystems* 11: 161-176
- Medellín RA. 1993. Estructura y diversidad de una comunidad de murciélagos en el trópico húmedo mexicano. *Avances En El Estudio de Los Mamíferos de México*. Medellín RA, Ceballos G. (Editores), Vol. 1, pp.333-354. *Publicaciones Especiales*. Asociación Mexicana de Mastozoología, AC, México, D.F.
- Medellín RA, Equihua M, Amin A. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in neotropical rainforests. *Conserv Biol*. 6:1666-1675.
- Meyer C, Fründ J, Pineda, L.W, Kalko, E. 2008. Ecological correlates of vulnerability to fragmentation in Neotropical bats. *Journal of Applied Ecology* 45: 381–391.
- Meyer CF, Struebig MJ, Willig MR. 2016. Responses of tropical bats to habitat fragmentation, logging and deforestation. En: Voigt CC, Kingston T (Editores) *Bats in the Anthropocene: Conservation of Bats in a Changing World*, Springer International Publishing, p63-103.
- Minorta-Cely V, Rangel-Ch JO. 2014.- El clima de la Orinoquia colombiana: pp. 207-236. (en) RANGEL-CH., J.O. (ed.) *Colombia Diversidad Biótica XIV: la región de la Orinoquia de Colombia*. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C.
- Moreno CE. 2001. *Métodos para medir la Biodiversidad*. M&T-Manuales y Tesis SEA, vol. 1: Zaragoza.
- Moreno CE, Halffter G. 2001. On the measure of sampling effort used in species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology* 38:487-490.
- Morrison DW. 1980. Efficiency of food utilization by fruit bats. *Oecologia* 45:270-273.
- New TR. 2015. *Insect conservation and urban environments*. Springer International Publishing, Switzerland.

- Pardo-Vargas LE, Payán-Garrido E. 2015. Mamíferos de un agropaisaje de palma de aceite en las sabanas inundables de Orocué, Casanare, Colombia. *Biota Colombiana* 16: 54-66.
- Romero-Ruiz MH, Flantúa SGA, Tansey K, Berrio JC. 2012. Landscape transformations in savannas of northern South America: Land use/cover changes since 1987 in the Llanos Orientales of Colombia. *Applied Geography* 32: 766-776
- Russo D, Ancillotto L. 2015. Sensitivity of bats to urbanization: A review. *Mammalian Biology* 80: 205-212
- Rydell J. 2006. Bats and their insect prey at streetlights. En: Longcore RC (Editor), *Ecological consequences of artificial night lighting*. Island Press, Washington, pp. 43-60.
- Saldaña-Vázquez RA, Munguía-Rosas MA. 2013. Lunar phobia in bats and its ecological correlates: a meta-analysis. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde* 78: 216-219.
- Sánchez F. 2011. La heterogeneidad del paisaje del borde norte de Bogotá (Colombia) afecta la actividad de los murciélagos insectívoros. *Revista UDCA Actualidad y Divulgación Científica* 14: 71-80.
- Sanderson EW, Jaiteh M, Marc A. 2002. The human footprint and the last of the wild. *BioScience* 52: 891-904
- Scanlon AT, Petit S. 2008. Biomass and biodiversity of nocturnal aerial insects in an Adelaide City park and implications for bats (Microchiroptera). *Urban Ecosystems* 11: 91-106
- Seress G, Lipovitsb A, Bókony V, Czúnid L. 2014. Quantifying the urban gradient: A practical method for broad measurements. *Landscape and Urban Planning* 131: 42-50
- Shiel C, Mcaney C, Sullivan C, Fairley JF. 1997. Identification of arthropod fragments in bat droppings. *Occasional Publication No.17*. Published by The Mammal Society
- Soriano PJ. 2000. Functional structure of bat communities in tropical rainforests and Andean cloud forests. *Ecotropicos*, 13: 1-20.
- Thomas DW. 1984 Fruit intake and energy budgets of frugivorous bats. *Physiol Zool* 57:457-467
- Threlfall C, Law B, Penman T, Banks P. 2011 Ecological processes in urban landscapes: mechanisms influencing the distribution and activity of insectivorous bats. *Ecography* 34: 814-826
- Treitler JT, Heim O, Tschapka M, Jung K. 2016. The effect of local land use and loss of forests on bats and nocturnal insects. *Ecology and Evolution* 6: 4289-4297
- Villavicencio, Alcaldía. 2013.- Síntesis diagnóstica: norte Plan de Ordenamiento Territorial Villavicencio. (pp. 161). Secretaría de Planeación - Alcaldía de Villavicencio. Disponible en http://www.villavicencio.gov.co/index.php?option=com_docman&Itemid=209 Villavicencio, Meta, Colombia
- Viloria de la Hoz J. 2009. Geografía económica de la Orinoquia. *Documentos de trabajo sobre economía regional* 113: 1-88

- Whitaker JO Jr. 1993. Bats, beetles and bugs: more big brown bat mean less agricultural pests. *Bats* 11: 23.
- Whitaker JO. 2009. Food habits analysis of insectivorous bats. En: Kunz TH and Parsons S (Editores), *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Second Edition, The Johns Hopkins University Press, p567-592
- White RCT. 1993 *The inadequate environment. Nitrogen and the abundance of animals*. Springer, Berlin Heidelberg New York
- Wickramasinghe LP, Harris S, Jones G, Jennings NV. 2004. Abundance and species richness of nocturnal insects on organic and conventional farms: effects of agricultural intensification on bat foraging. *Conservation Biology* 18:1283–1292.
- Williams-Guillén K, Olimpi E, Maas B, Taylor PJ, Arlettaz R. 2016. Bats in the anthropogenic matrix: challenges and opportunities for the conservation of Chiroptera and their ecosystem services in agricultural landscapes. En: Voigt CC, Kingston T (Editores), *Bats in the Anthropocene: Conservation of Bats in a Changing World*. Springer International Publishing, p151-186.
- Willig MR, Camilo GR, Noble SJ. 1993. Dietary overlap in frugivorous and insectivorous bats from edaphic cerrado habitats of Brazil. *J Mammal* 74:117–128
- Zar JH. 2010. *Biostatistical analysis*. Pearson Prentice Hall, New Jersey, USA

15. CAPÍTULO 2: ARTÍCULO CIENTÍFICO RESULTADO DE LA INVESTIGACIÓN

Manuscrito científico resultado de la investigación; escrito siguiendo el formato de la revista Acta Biológica Colombiana.

MURCIÉLAGOS FILOSTÓMIDOS CONSUMIDORES DE INSECTOS EN UN GRADIENTE URBANO-RURAL DEL PIEDEMONTE LLANERO COLOMBIANO

RESUMEN

La urbanización se refiere a la transformación de ecosistemas naturales a ecosistemas urbanos e implica daños ecológicos provocados por cambios en el uso del suelo. Las transformaciones del paisaje causadas por los humanos pueden afectar a las especies silvestres, incluidos los murciélagos y las presas que consumen. En la Orinoquia colombiana las modificaciones del paisaje han causado la reducción de los ecosistemas naturales originales y la creación de ambientes antropizados. Se evaluó la riqueza, amplitud y sobreposición de los insectos en la dieta de los murciélagos filostómidos en un gradiente urbano-rural de una localidad del piedemonte llanero colombiano. Se esperaba que la riqueza de insectos consumidos disminuyera con el aumento del grado de urbanización. Se midió la riqueza, amplitud y sobreposición de la dieta y se correlacionaron con el nivel de urbanización en cinco sitios del gradiente. Se registraron 72 morfoespecies de insectos pertenecientes a 12 familias y seis órdenes para siete especies de murciélagos. Los órdenes Coleoptera y Hemiptera fueron los mejor representados en las muestras. *Carollia perspicillata* y *Gardnerycteris crenulatum* consumieron mayor número de insectos. La riqueza de insectos se correlacionó negativamente con el porcentaje de área construida. La amplitud y sobreposición de la dieta de la mayoría de las especies fue baja a lo largo del gradiente y las especies parecen no consumir insectos similares. En general, la urbanización parece afectar la riqueza de insectos consumidos por los murciélagos filostómidos, lo que podría modular la forma en que suplen los requerimientos de nitrógeno en ambientes urbanizados. Los niveles de urbanización en el gradiente no parecen influenciar la

interacción trófica entre los murciélagos consumidores de insectos en el piedemonte llanero colombiano.

Palabras clave. Ecología urbana, hábitos alimentarios, Orinoquia, Phyllostomidae, urbanización

ABSTRACT

Urbanization refers to the transformation of natural ecosystems to urban ecosystems and involves ecological damage caused by changes in land use. Landscape transformation caused by humans can affect many wild species, including insectivorous bats and the preys they consume. In the Colombian Orinoquia, the landscape modifications have caused the reduction of the original natural ecosystems and the creation of anthropic environments. The variation of the species richness, breadth and overlap of the insects in the diet of the phyllostomid bats was evaluated in an urban-rural gradient of a locality of the Colombian plains foothills. It was expected that the richness of insects consumed will decrease with the increase in the degree of urbanization. The richness, breadth and overlap of the diet were measured and correlated with the level of urbanization in five gradient sites. There were 72 morphospecies of insects belonging to 12 families and six orders for seven bat species. The orders Coleoptera and Hemiptera were the best represented in the samples. *Carollia perspicillata* and *Gardnerycteris crenulatum* consumed a greater number of insects. Insect richness was correlated negatively with the percentage of built area. The breadth and overlap of the diet of most of the species was low along the gradient and the species seem not to consume similar insects. In general, urbanization seems to affect the richness of insects consumed by phyllostomid bats, which could modulate the way they supply their nitrogen requirements in urbanized environments. The levels of urbanization in the gradient do not seem to influence the interaction between the insect consuming bats in the Colombian foothills.

Key words: Feeding habits, Orinoquia, Phyllostomidae, Urbanization.

INTRODUCCIÓN

La urbanización se refiere a la transformación de ecosistemas naturales a ecosistemas urbanos e implica daños ecológicos provocados por profundos cambios en el uso del suelo (Marzluff et al., 2008). En la región neotropical la urbanización puede afectar la estructura comunitaria y ecología de forrajeo de los murciélagos (Avila-Flores y Fenton, 2005; Meyer et al., 2016) y generalmente en los paisajes urbanos la diversidad de especies de murciélagos disminuye con el aumento de la influencia de la ciudad (Estrada y Coates, 2002; Meyer et al., 2016). En la Orinoquia colombiana las modificaciones del paisaje han sido provocadas principalmente por la expansión de la frontera agropecuaria, las explotaciones petroleras y el crecimiento de la población humana que han provocado el reemplazo de aproximadamente el 23% de los bosques húmedos tropicales y sabanas naturales por cultivos, pastizales para la ganadería y asentamientos urbanos (Romero-Ruiz et al., 2012). A pesar de las evidentes alteraciones de los ecosistemas naturales de la Orinoquia, es poco lo que se sabe acerca de la respuesta de las especies de mamíferos silvestres a estas perturbaciones (Estrada-Villegas y Ramírez, 2013; Pardo-Vargas y Payán-Garrido, 2015; Casallas-Pabón et al., 2017).

Los murciélagos neotropicales de la familia Phyllostomidae tienen una notable diversidad trófica, incluyendo especies que se alimentan de frutas, insectos, néctar, vertebrados y sangre, y mezclas de diferentes tipos de alimento (Gardner, 1977; Fenton y Simmons, 2015). El consumo de insectos por murciélagos filostómidos parece ser común aun entre las especies principalmente frugívoras o nectarívoras neotropicales y es aceptada como una manera de suplementar requerimientos de nitrógeno, debido a que la mayoría de las frutas son pobres en este elemento (Heithaus et al., 1975; Morrison, 1980; Thomas, 1984). De hecho, integrantes de las subfamilias Phyllostominae, Glossophaginae, Stenodermatinae y Carollinae, incluyen en su dieta diferentes cantidades de insectos y polen dependiendo de sus requerimientos nutricionales (Gardner, 1977; Willig et al., 1993; Cadena et al., 1998). Además, la ingestión de proteína en la dieta es necesaria para proporcionar el nitrógeno y

los aminoácidos esenciales necesarios para mantener los tejidos corporales (Mitchell *et al.*, 1976; White, 1993).

La variación en el consumo de insectos por los murciélagos frugívoros para satisfacer los requerimientos de nitrógeno puede fluctuar con la disponibilidad temporal y espacial de los recursos de plantas y animales que los proveen (Fleming, 1992). Para algunas especies esta ingesta puede ser necesaria en épocas como la reproducción y la lactancia (Jenner y Studier, 1978). Esto es particularmente importante para los murciélagos en ambientes transformados, debido a que la diversidad y disponibilidad de insectos puede variar con el nivel de urbanización e intensidad del uso del suelo, donde la riqueza de insectos se esperaría que fuera mayor en áreas más conservadas (Wickramasinghe *et al.*, 2004; Coleman y Barclay, 2013; Treitler *et al.*, 2016). Por tanto, los requerimientos de nitrógeno pueden variar a lo largo de un gradiente de urbanización.

Dadas las evidentes transformaciones del paisaje en la Orinoquia y el piedemonte colombiano, entender de qué manera la diversidad de insectos es afectada con estos cambios ayudaría a comprender cómo son afectados los murciélagos, ya que esto puede alterar la frecuencia con la que los murciélagos filostómidos consumen insectos y recurrir en una descompensación en los requerimientos de nitrógeno necesarios en la dieta. Con base en todo lo anterior, en este estudio se evaluó la variación en la riqueza de insectos incluidos en la dieta de los murciélagos filostómidos en diferentes ambientes transformados. Esto con el ánimo de responder a las preguntas: ¿la riqueza de insectos consumidos por murciélagos filostómidos es afectada por el nivel de urbanización en ambientes urbanos-rurales en un área del piedemonte llanero colombiano? ¿La amplitud y sobreposición de la dieta de los murciélagos filostómidos son afectadas con el nivel de urbanización en ambientes urbanos-rurales en un área del piedemonte llanero colombiano. Se espera que la riqueza de insectos consumidos disminuya con el aumento del grado de urbanización porque las áreas más alteradas generalmente poseen menor riqueza y disponibilidad de insectos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Esta investigación se llevó a cabo en Villavicencio, Meta, un municipio con una geografía compleja con ambientes andinos hacia el occidente y llanuras hacia el oriente (Díaz-Merlano, 2004). Tiene un área aproximada de 131000 ha, y se encuentra bajo la influencia de la Cordillera Oriental de los Andes, donde dominaban los bosques húmedos que se extendían hasta aproximadamente 15-20 km de la base de la montaña, y que continuaban hacia el oriente como bosques de galería rodeados por sabana natural (Boshell, 1938; Bates, 1948). La altitud oscila entre los 250 hasta los 3700 metros de elevación tiene una temperatura del aire promedio anual de 27°C en sus zonas más bajas y de 6°C en las más altas (Villavicencio, 2013). En las zonas más cercanas a la Cordillera la precipitación media es superior a los 4600 mm/año y hacia el oriente muestra valores inferiores a 3000 mm/año (Minorta-Cely y Rangel-Ch., 2014). A mediados del siglo XX se incrementó el número de asentamientos urbanos en la región, incluido el departamento del Meta, y actualmente Villavicencio tiene más de 460000 habitantes (Villavicencio, 2013; Viloría De La Hoz, 2009). Para el estudio se escogieron cinco sitios ubicados a lo largo de ambientes urbanos y rurales (Figura 1).

La siguiente es una descripción breve de cada sitio de muestreo: La Universidad de los Llanos sede San Antonio se ubica en el costado occidental del núcleo urbano de la ciudad y el área boscosa más cercana es la Reserva de Buenavista al occidente. Está a una altura de 510 m s.n.m. y es el sitio más cercano al centro de la ciudad. Kirpas-Pinilla se ubica en el costado oriental del núcleo urbano de la ciudad. El sitio es una finca ganadera rodeada por urbanizaciones. Hay remanentes de bosque de galería en la zona; está a una altura de 420 m s.n.m. Balmoral está ubicada al occidente del núcleo urbano de la ciudad. El sitio es una zona que mezcla fincas ganaderas y condominios. Hay remanentes de bosques de galería en la zona; está a una altura de 410 m s.n.m. La Universidad de los Llanos sede Barcelona se encuentra al occidente del núcleo urbano de la ciudad. El sitio es una zona que mezcla fincas ganaderas, condominios y bases militares. Hay remanentes de bosques de galería en

la zona. Está a una altura de 420 m s.n.m. Finalmente, Corpoica se ubica al occidente del núcleo urbano de la ciudad. El sitio es una zona que mezcla fincas ganaderas y áreas cultivadas. Hay remanentes de bosques de galería en la zona. Está a una altura de 320 m s.n.m.

Nivel de urbanización en los sitios de muestreo

Para determinar el grado de urbanización en cada sitio, se halló el porcentaje de área construida. Para esto, el área construida se midió en un círculo de 1,25 km de radio con el programa ArcGis 10.1 que tenía en el centro un sitio de muestreo. Con base en esta medición y según lo establecido por Marzluff et al., (2001) se categorizaron los sitios teniendo en cuenta el porcentaje de área construida como urbanos >50%, suburbanos 30-50%, rurales 5-20%, y <5% ambientes silvestres.

La estimación del área construida en cada sitio tuvo valores por encima del 54% para San Antonio (SA) y su clasificación fue de urbano (UR), 42% para Kirpas-Pinilla (KP) suburbano (SU), 21% en Balmoral (BAL) suburbano (SU), 12% para Barcelona (BAR) rural (RU) y de 2% para Corpoica (COR) clasificado como rural (RU) y silvestre (SI), pero en este trabajo se consideró como RU. Lo anterior indica que, efectivamente, los sitios muestreados siguen un gradiente urbano-rural (Figura 1).

Estudio de la dieta de los murciélagos

Para la captura de murciélagos se instalaron dos redes de niebla de 12×3m y una de 6×3m en cada sitio durante cinco noches, desde las 17:30 h hasta las 01:00h. Se escogieron noches con niveles de iluminación de la luna inferiores al 60% para reducir posibles efectos de lunofobia, y cuando hubo altas precipitaciones se muestreó menos tiempo (Saldaña-Vázquez y Munguía-Rosas, 2013). El muestreo se efectuó entre enero y julio de 2016, excepto en febrero y mayo, durante los cuales no se hicieron salidas de campo. En cada sitio se capturaron murciélagos una noche por mes durante los cinco meses; así, fueron cinco días efectivos de muestreo en cada sitio y 25 días en total en todo el muestro. El

esfuerzo de muestreo se obtuvo para cada sitio como el producto del total de metros de red y el total de horas que las redes permanecieron abiertas cada noche (m red- hora) (Medellin, 1993; Moreno y Halffter, 2000).

A los murciélagos capturados se les tomó medidas estándar (Kunz, 2009) y se liberaron en el área de estudio. Algunos especímenes de referencia se conservaron y fueron depositados en el Museo de Historia Natural-Unillanos (MHN-U). Los murciélagos capturados fueron identificados con bibliografía especializada (e.g., Gardner, 2007; Díaz *et al.*, 2011). El estudio se realizó bajo el permiso de recolección Resolución 0375 del 06.Abr.2016 de la Autoridad Nacional de Licencias Ambientales.

Cada uno de los murciélagos capturados fue colocado en una bolsa de tela durante aproximadamente dos horas para recolectar sus muestras fecales (Whitaker *et al.*, 2009). Las muestras fecales con insectos se separaron de las muestras fecales que contenían otros recursos, y fueron almacenadas en tubos Eppendorf con etanol 70%. Posteriormente, en cada muestra con insectos se separaron las partes identificables con agua destilada y bajo un microscopio estereoscópico. Las partes de los insectos se determinaron con la ayuda de claves de artrópodos consumidos por los murciélagos insectívoros y de morfología general de insectos (e.g., Borror y DeLong, 1971; Shiel *et al.*, 1997; Whitaker *et al.*, 2009) y por comparación con especímenes de referencia de la colección de insectos del MHN-U.

Análisis de datos

Para evaluar el éxito de captura en cada sitio se calculó como el número de individuos de murciélagos filostómidos capturados que consumieron insectos respecto al esfuerzo de muestreo (individuos-noche/ m red-hora). Este valor también se tomó como indicador de la abundancia relativa en cada sitio de muestreo (Medellin, 1993). Para comparar la riqueza de morfoespecies de insectos consumidos por los murciélagos filostómidos, todos los sitios se estandarizaron a un tamaño de muestra de 11 muestras (el tamaño de muestra menor entre los sitios) y se usaron curvas de rarefacción de especies basadas en muestras (Moreno, 2001). Adicionalmente para evaluar la representatividad del muestro se usaron los

estimadores no paramétricos de riqueza de Jackknife 1, Bootstrap y Chao 2, debido a que estos son útiles cuando se tienen tamaños de muestras pequeños, con Estimates 9.1 (Colwell, 2013).

La relación entre la riqueza de presas en la dieta de los murciélagos filostómidos con el porcentaje de área construida en cada sitio se analizó mediante correlaciones no paramétricas de Spearman (Zar, 2010). Para poder comparar el número de especies de insectos consumidos con el área construida entre sitios se tuvieron en cuenta los valores hallados con los tamaños de muestra estandarizados expuestos anteriormente. Se usó un nivel de significancia de $\alpha=0,05$.

El índice de Levins estandarizado permite inferir que tan amplia es la dieta de un organismo, en donde los valores cercanos a 0 infieren una dieta poco amplia y cerca de 1 es una dieta amplia (Krebs, 1989). Para comparar la abundancia relativa de las morfoespecies de insectos consumidos entre los murciélagos se tuvieron en cuenta las especies con mayores porcentajes de muestras. Se describió la amplitud de la dieta con el índice de Levins estandarizado (B_A) y para cada especie de murciélago se calculó el grado de sobreposición de los componentes de la dieta con el índice simplificado de Morisita (C_H) en cada sitio a lo largo del gradiente (Krebs, 1989). Para estos análisis se tuvieron en cuenta las especies con el 15% del total de insectos consumidos o más de tres muestras en el muestreo

RESULTADOS

El éxito de captura varió entre los sitios del gradiente (Tabla 1). Se capturaron un total de 98 individuos en todos los sitios, pertenecientes a siete especies de murciélagos de la familia Phyllostomidae (Tabla 2). Las especies más frecuentes en todos los sitios fueron *Carollia perspicillata* y *Gardnerycteris crenulatum* con el 83% (82 individuos) y 13% (13 individuos) del total de individuos capturados, respectivamente. En cuatro de los sitios del gradiente se capturó *C. perspicillata* y *Phyllostomus elongatus* en tres sitios (Tabla 2). El

número de muestras con insectos consumidos por los murciélagos filostómidos por sitio corresponde con el número de individuos que dejaron muestra fecal con insectos (Tabla 2).

INSECTOS CONSUMIDOS POR LOS MURCIÉLAGOS FILOSTÓMIDOS

Se recolectaron 218 muestras fecales de los murciélagos capturados, que incluyen 162 muestras con semillas y 56 muestras (26%) que contenían insectos. En 42 (19%) de las muestras se encontraron insectos pertenecientes a 42 individuos de siete especies de murciélagos filostómidos, las otras 14 muestras con insectos pertenecieron a murciélagos insectívoros vespertiliónidos y embalonúridos (Tabla 4). En este estudio se usaron las muestras con insectos provenientes únicamente de murciélagos filostómidos. En esas 42 muestras se encontraron 72 morfoespecies de insectos pertenecientes a 12 familias y seis órdenes (Tabla 4). Los órdenes con más registros de familias y morfoespecies de insectos fueron Coleoptera, Hemiptera e Hymenoptera; al menos ocho morfoespecies no se pudieron determinar a orden (Tabla 4). El mayor número de morfoespecies de insectos registrado por familia fue para Carabidae (9 morfoespecies), seguido de Scarabidae (7), Lygaeidae (5), Curculionidae y Cicadellidae (4). Las demás familias presentaron de dos a tres morfoespecies. Las morfoespecies de insectos más abundantes fueron Scarabidae sp.1 (10 individuos), Lygaeidae sp.1 (7), Cydnidae sp.1 (5) e Blattodea sp.2 (4).

Las especies de murciélagos que presentaron mayor porcentaje de muestras con insectos y morfoespecies de insectos fueron *C. perspicillata* (40% de las muestras y 28% de las morfoespecies), *G. crenulatum* (31% y 44%), *P. elongatus* (16% y 22%) y *P. hastatus* (3% y 14%). Éstas fueron las especies seleccionadas para los análisis de la dieta. Las demás especies tuvieron porcentajes de muestras y morfoespecies de insectos menores al 3%. Cabe resaltar que *P. elongatus* consumió todos los órdenes de insectos registrados, *C. perspicillata* consumió cinco y *P. hastatus* cuatro órdenes (Tabla 4). Sólo *P. elongatus* y *C. perspicillata* registraron morfoespecies de insectos para tres y cuatro de los cinco sitios del gradiente, respectivamente. La mayor cantidad de órdenes, familias y morfoespecies de insectos se encontraron en Barcelona (5 órdenes, 10 familias y 44 morfoespecies) y

Corpoica (3, 5 y 21), que son aquellos sitios ubicados en las zonas menos urbanizadas del gradiente (Tabla 2 y 4, Figura 1)

RIQUEZA DE INSECTOS PRESA EN EL GRADIENTE

La riqueza de morfoespecies de insectos varió de cero a 44 especies a lo largo del gradiente y en los sitios con áreas rurales se encontró mayor cantidad de especies comparado con sitios más urbanizados (Tabla 4 y Figura 2). Barcelona presentó 44 morfoespecies, Corpoica 21, Balmoral 11, Kirpas-Pinilla una y San Antonio cero. Sin embargo, para la curva de rarefacción se estandarizó el tamaño de muestra para todos los sitios: 11 muestras en cada sitio y estos valores de número de especies obtenidos se usaron para comparar la riqueza entre los sitios. Los estimadores no paramétricos Chao 2, Jackknife 1 y Bootstrap muestran una representatividad de 56%, 60% y 78% respectivamente en Balmoral, 40%, 56% y 77% en Barcelona y 30%, 57% y 77% en Corpoica. No obstante, la riqueza entre Barcelona y los demás sitios difiere notoriamente, opuesto a lo observado entre Corpoica y Balmoral (Figura 2).

Por otra parte, el número de morfoespecies de insectos consumidos por los murciélagos filostómidos se correlacionó negativamente con el porcentaje de área construida en los sitios del gradiente en la escala de 1,25 km evaluada ($S\rho = -0,90$; $p = 0,037$; Tabla 3 y Figura 3C). Al correlacionar el número de muestras con insectos y el porcentaje de área construida se evidenció un comportamiento similar ($S\rho = -0,98$; $p < 0,01$; Figura 3B). De esta forma, los datos obtenidos sugieren que a medida que el nivel de urbanización aumenta, es menos probable encontrar muestras con insectos y morfoespecies de insectos consumidos por los murciélagos filostómidos. Asimismo, se encontró una correlación positiva entre el número de especies de murciélagos filostómidos capturados con el número de morfoespecies insectos consumidos en el gradiente ($S\rho = 0,900$; $p = 0,037$) (Figura 3A).

Amplitud y sobreposición de la dieta

Todas las especies mostraron dietas que tienden a una baja amplitud. Entre éstas, y en los ambientes suburbanos como Balmoral, *C. perspicillata* tuvo un valor de amplitud de la

dieta de $B_A = 0,5$ lo que reflejan un valor intermedio de amplitud de dieta de esta especie, mientras que *P. elongatus* ($B_A = 0,3$) y *G. crenulatum* ($B_A = 0,1$) mostraron dietas poco amplias. En Barcelona, tanto *C. perspicillata* ($B_A = 0,0$), *P. elongatus* ($B_A = 0,4$), *G. crenulatum* ($B_A = 0,1$) como *P. hastatus* ($B_A = 0,2$) tuvieron dietas con una amplitud intermedia a baja. En cuanto a Corpoica, el sitio menos urbanizado, *C. perspicillata* ($B_A = 0,5$) y *P. elongatus* ($B_A = 0,4$) presentaron amplitudes intermedias. La correlación no paramétrica entre la amplitud de dieta de *P. elongatus* y el porcentaje de área construida para los sitios suburbanos y rurales fue negativa pero no significativa ($S\rho = -0,866$ y $p = 0,333$); para *C. perspicillata*, estas variables tampoco se correlacionaron ($S\rho = 0,00$; $p = 1,00$) (Figura 4A-B)

Los índices de solapamiento de dieta encontrados muestran que las especies tuvieron bajo solapamiento en su dieta en todos los sitios del gradiente. Las especies con valores intermedios del índice de solapamiento de la dieta en ambientes suburbanos a rurales fueron *C. perspicillata* y *P. elongatus*, tanto en Balmoral ($CH = 0,5$), como en Barcelona ($CH = 0,3$) y Corpoica ($CH = 0,5$), aunque estos valores fueron los más altos aun así reflejan un bajo solapamiento de la dieta. Hubo un bajo solapamiento entre *G. crenulatum* en Barcelona (rural) con *P. elongatus* ($CH = 0,1$) y *P. hastatus* ($CH = 0,03$). En todos los demás casos no hubo solapamiento de la dieta entre las especies. No hubo correlación entre la sobreposición de dieta entre *P. elongatus* y *C. perspicillata* y el nivel de urbanización en los ambientes suburbanos y rurales a lo largo del gradiente ($S\rho = 0,00$; $p = 1,00$) (Figura 4C).

DISCUSIÓN

Se encontró que el número de especies de murciélagos filostómidos y de las presas que consumieron tiende a reducirse al incrementarse la urbanización. La especie más abundante fue *C. perspicillata* en todos los sitios y es conocida por su alta versatilidad alimentaria y persistencia en ambientes con perturbaciones humanas (Fleming, 1988; Estrada-Villegas *et al.*, 2007; Bredt *et al.*, 2012). Cabe resaltar que la presencia de especies como *T.*

saurophila, *P. elongatus* y *P. bicolor* en sitios suburbanos y rurales del sugiere que los remanentes de bosque incluidos en las áreas construidas están bien conservados, ya que estas especies suelen considerarse como bioindicadores de “ecosistemas saludables” (Medellin *et al.*, 2000; Meyer y Kalko, 2008). Por su parte, la riqueza de insectos consumidos fue afectada por la urbanización de la ciudad, el número de especies se correlacionó de forma negativa con el área construida en cada sitio de muestreo. Este resultado sugiere que la baja riqueza de insectos asociada a los paisajes urbanos (Coleman y Barclay, 2013; New, 2015) tiene un reflejo en el bajo consumo de insectos por murciélagos filostómidos en Villavicencio. También, la diversidad de insectos puede variar con una alta intensidad en el uso del suelo, donde dependiendo de la variación de la vegetación local, los insectos tienden a disminuir su riqueza y esto pudo influenciar la baja presencia de insectos en los sitios más intervenidos del gradiente (Kervyn y Libois, 2008; Treiler *et al.*, 2016).

Para las siete especies de murciélagos con muestras fecales, los órdenes de insectos presa registrados en este estudio son similares a los órdenes encontrados en la dieta de los filostómidos en diferentes sitios del neotrópico (Arata *et al.*, 1975; y Willig *et al.*, 1993; Gardner, 1977). Coleoptera y Hemiptera tuvieron más registros de especies excepto en Kirpas-Pinilla (suburbano), donde sólo hubo un registro perteneciente a Lepidoptera. La mayoría de los órdenes de insectos presa se encontraron asociados a zonas rurales y en menor proporción en los sitios suburbanos como Balmoral. Sin embargo, a nivel de morfoespecies, la mayoría se registraron en zonas menos urbanizadas. En San Antonio, el sitio más urbano del gradiente, ninguna de las especies de murciélagos capturados consumió insectos, esto se debe probablemente a que los altos niveles de urbanización afectan drásticamente la riqueza de insectos y promueven la abundancia de especies particulares y esto afecta la disponibilidad de presas para los murciélagos filostómidos (New, 2015). Por otra parte, es posible que las especies de murciélagos presentes en los sitios más urbanizados no necesiten un consumo constante de insectos y los demás recursos disponibles satisfagan sus necesidades nutricionales (Herrera, 2002). No obstante, esto concuerda con estudios que muestran que a lo largo de un gradiente de urbanización, el orden Coleoptera y particularmente familia Carabidae, una de las más diversas del grupo,

aumentan su riqueza de especies con mayor distancia al centro de la ciudad (New, 2015). Carabidae presentó nueve morfoespecies, siendo la mayor riqueza de especies por familia en el estudio y todas las morfoespecies se restringieron a zonas rurales. Otras familias diversas en el estudio incluyen Scarabidae, Curculionidae, Lygaeidae y Cicadellidae, éstas incluyeron la mayoría de especies consumidas por los murciélagos. De hecho, algunas de éstas incluyen especies plaga asociadas a cultivos (McCracken *et al.*, 2012; Ayala *et al.*, 2013). Detalles adicionales en la identificación de los insectos consumidos son necesarios para corroborar la inclusión de insectos plaga en la dieta de las especies de filostómidos evaluadas en el gradiente y confirmar los servicios ecosistémicos prestados por los murciélagos frugívoros (Kunz *et al.*, 2011).

Las especies que consumieron un número mayor de insectos fueron *G. crenulatum* y *C. perspicillata*. Para esta última se ha reportado un consumo activo de distintos órdenes de insectos en Colombia y otros sitios del neotrópico (Arata *et al.*, 1967 y Willig *et al.*, 1993). En Villavicencio consumió cinco de los seis órdenes registrados que incluyen nueve familias y 21 morfoespecies, corroborando este comportamiento de consumo frecuente y no sólo ocasional de insectos. Para especies como *P. hastatus*, Arata *et al.* (1967) reporta el consumo de al menos cinco órdenes, incluidos Coleoptera y Hemiptera, mientras Willig *et al.* (1993) reportó ocho órdenes y 28 familias de insectos, destacando más del 60% insectos aportados por Coleoptera, principalmente de la familia Scarabidae, seguido de Hymenoptera con 15%. En este estudio esta especie consumió cuatro órdenes, cinco familias y diez morfoespecies repartidas entre Coleoptera y Hemiptera, principalmente en zonas rurales. En cuanto a *P. discolor*, se reportan dos órdenes en este estudio. A pesar de que se sabe del consumo de insectos por *G. crenulatum*, poco se conoce sobre la composición de la dieta, apenas sugiriendo órdenes de insectos como Coleoptera (Gardner, 1977). De manera que con este estudio se reporta el consumo de más de 30 morfoespecies de insectos, el número más alto por especie, tres órdenes y nueve familias; se destacan el aporte en mayor proporción de Hemiptera y Coleoptera. Esto comprueba las sospechas de que la especie es una feroz consumidora de artrópodos y al parecer aprovecha la mayor oferta en el área. La presa más frecuente en su dieta fue Lygaeidae sp1, que es la segunda

morfoespecie más frecuente del estudio. También cabe destacar que *P. elongatus* consumió un alto número de especies de insectos, 16 morfoespecies en total de seis familias y seis órdenes, además junto con *C. perspicillata* fueron las únicas especies en consumir insectos de tres y cuatro lugares del gradiente. Las subfamilias Carollinae y Phyllostominae son conocidas por alternar su dieta frugívora con un buen número de insectos, debido a que las frutas pueden contener bajos porcentajes de nitrógeno (Thomas, 1984).

Por otra parte, los resultados del análisis de la amplitud y la sobreposición de la dieta sugieren dietas poco amplias y de explotación diferencial de los recursos en todos los ambientes. *Carollia perspicillata* y *P. elongatus* mostraron valores de amplitud bajos a intermedios en el gradiente, que parecen aumentar ligeramente de ambientes suburbanos a rurales, de manera similar al patrón de riqueza de insectos mostrada en el gradiente. Sin embargo, para *P. elongatus* no hubo una correlación significativa entre la amplitud de la dieta y el nivel de urbanización, aunque parece que la urbanización influencia una dieta especialista en esta especie. Sólo *C. perspicillata* y *P. elongatus* incluyeron algunos elementos similares en la dieta a lo largo del gradiente (cerca del 50% en cada sitio). Sin embargo, este valor no evidencia ninguna similitud en la dieta de estas dos especies, por el contrario, refleja la tendencia general de que los murciélagos filostómidos capturados no comparten significativamente los insectos que consumen. Para estas dos especies el nivel de urbanización no se correlacionó con la sobreposición de la dieta, lo que sugiere que probablemente la cantidad de área construida no está modelando la interacción trófica entre estas especies. Por tanto, es probable que compartan muy pocos recursos, lo que hace que no se afecten mutuamente. Dado que los ambientes más urbanizados no presentaron registros de insectos consumidos, es posible que las especies más abundantes como *C. perspicillata* estén obteniendo de manera suficiente y exclusiva sus requerimientos de proteína de las plantas disponibles en los sitios, sin tener que recurrir al consumo de insectos (Delorme y Thomas, 1999; Herrera, 2001,2002). Del mismo modo, en los demás sitios del gradiente (particularmente ambientes rurales) las especies de murciélagos filostómidos parecen obtener de los insectos parte del nitrógeno que requieren, y estudios

más detallados pueden explicar mejor los efectos sobre estas especies por la disminución de ingesta de nitrógeno (White, 1993; Treiler *et al.*, 2016).

Por último, el número de especies de murciélagos filostómidos y de insectos consumidos en los sitios suburbanos y rurales de gradiente tienden a correlacionarse de manera positiva, esto sugiere que a lo largo del gradiente podría haber mayor frecuencia en el consumo de insectos con el aumento del número de especies de filostómidos, excepto para los sitios más urbanizados. No obstante, esta posible relación puede ser mejor entendida con un muestreo más intenso y representativo de la dieta de las especies de murciélagos en este sector del piedemonte. Esto es importante debido a que se ha sugerido que la transformación del ambiente debilita la relación depredado-presa entre murciélagos e insectos y las implicaciones subyacentes de esto puede afectar la viabilidad de las poblaciones de murciélagos (Treiler *et al.*, 2016). También se recomienda adelantar estudios que evalúen el consumo y el porcentaje de nitrógeno aportado de insectos por parte de los filostómidos en diferentes épocas del año, ya que la disponibilidad de las fuentes animal y vegetal que proveen la proteína y requerimientos de nitrógeno necesarios ha mostrado fluctuar con la época del año y también algunos insectos son dependientes de la agricultura y su disponibilidad varía con la de los cultivos (Fleming, 1992; Kervyn y Labois, 2008). De igual forma, esto ayudaría a comprender cómo se afectan las especies de murciélagos, en épocas de reproducción y lactancia, en donde los requerimientos de nitrógeno para algunas especies aumentan y no son brindados completamente por las frutas que consumen (Jennes y Studier, 1978; Herrera, 2003). En este sentido y teniendo en cuenta que el desarrollo urbano del municipio de Villavicencio y la región parece avanzar con rapidez, obtener la mayor cantidad de información que permita establecer el grado de afectación de las especies de murciélagos filostómidos en este contexto es vital para adelantar acciones que permitan su conservación.

CONCLUSIONES

El análisis de los insectos consumidos por los murciélagos filostómidos a lo largo del gradiente reflejó una ligera influencia negativa de la urbanización sobre la riqueza de los

insectos, dado que la mayoría de morfoespecies de insectos se registraron en los sitios con menor cantidad de área construida. Por otra parte, los murciélagos filostómidos parecen consumir especies diferentes y mantener dietas poco amplias en el gradiente, particularmente en los sitios suburbanos y rurales. Del mismo modo, el nivel de solapamiento de insectos consumidos fue poco significativo para todas las especies, sugiriendo así que en estos sitios del gradiente las especies están explotando diferencialmente los recursos disponibles. Aunque los datos obtenidos sugieren que hubo cierta disminución de la riqueza de insectos consumidos por los murciélagos y la interacción trófica entre las especies no se afectó con la urbanización, es evidente que los datos obtenidos, relacionados con la riqueza de especies de murciélagos y de sus presas, no permiten dilucidar claramente los patrones observados a lo largo de los sitios del gradiente, por lo que se recomienda aumentar el esfuerzo de muestreo en los sitios estudiados para entender de manera más precisa dichos efectos propios de la urbanización en esta área del piedemonte.

TABLAS

Tabla 1. Esfuerzo de muestreo para la captura de murciélagos filostómidos en un gradiente urbano rural de la ciudad de Villavicencio.

	San Antonio	Kirpas-Pinilla	Balmoral	Barcelona	Corpoica
m red	150	150	144	150	150
Noches	5	5	5	5	5
Horas (Promedio por noche)	34 (6,8)	34,5 (6,9)	35 (6,88)	36 (7)	35,5 (6,96)
Total individuos	0	15	22	27	48
Total especies	0	1	4	5	5
Esfuerzo de muestreo (m red-hora)	1020	1035	993	1059	1044
Éxito de captura (Individuos/m red-	0,00	0,01	0,02	0,02	0,05

hora)

Tabla 2. Total de individuos capturados (Ind.), número de muestras con insectos (N) (cada individuo dejó una sola muestra) y número de morfoespecies de insectos consumidos (Ins.) para las especies de murciélagos filostómidos registradas en los sitios del gradiente de urbano-rural en el piedemonte colombiano. En negrita las especies con mayor porcentaje de muestras e insectos consumidos. SA=San Antonio (Urbano), KP=Kirpas-Pinilla (Suburbano), BAL=Balmoral (Suburbano-Rural), BAR=Barcelona (Rural), COR=Corpoica (Rural).

Especie	SA**	KP	BAL			BAR			COR		
	Ind.	Ind.	Mue.	Ins.	Ind.	Mue.	Ins.	Ind.	Mue.	Ins.	Ind.
Familia Phyllostomidae											
Subfamilia Carrollinae											
<i>Carollia perspicillata</i> (Linnaeus, 1758)*		15	5	6	16	1	1	10	10	13	41
Subfamilia Phyllostominae											
<i>Lophostoma brasiliense</i> W. Peters, 1867									1	2	1
<i>Tonatia saurophila</i> Koopman and Williams, 1951			1	1	1				1	1	1
<i>Gardnerycteris crenulatum</i> (E. Geoffroy St.-Hilaire, 1803)			2	2	2	11	30	11			
<i>Phyllostomus elongatus</i> (É. Geoffroy Saint Hilaire, 1810)			3	4	3	1	5	1	3	8	4
<i>Phyllostomus discolor</i> (Wagner, 1843)						1	2	1			1
<i>Phyllostomus hastatus</i> (Pallas, 1767)						1	10	4			
Total	0	15	11	13	22	15	48	27	15	24	48

* *C. perspicillata* tuvo una muestra con insectos y una morfoespecie de insecto en Kirpas-Pinilla (KP). ** Para San Antonio (SA) no se registraron muestras con insectos para ninguna especie de murciélago.

Tabla 3. Correlación entre número de insectos, muestras con insectos, número de especies de murciélagos filostómidos y el porcentaje de área construida total a escala espacial: 1,25 km. También, entre el número de morfoespecies insectos consumidos y de especies de

murciélagos filostómidos capturados en el gradiente. $S\rho$ =coeficiente de correlación de Spearman. En negrita aquellos valores de $p < 0,05$.

% Área construida (1,25 km)		
Número de morfoespecies de insectos	$S\rho$	-0,900
	p	0,037
Número de muestras con insectos	$S\rho$	-0,975
	p	0,005
Número de especies de murciélagos	$S\rho$	-0,700
	p	0,188
Número de morfoespecies de insectos		
Número de especies de murciélagos	$S\rho$	0,900
	p	0,037

Tabla 4. Morfoespecies de insectos consumidos por especies de murciélagos filostómidos y registrados en los sitios del gradiente urbano-rural. Cp= *C. perpicillata*; Gc= *G. crenulatum*; Lp= *L. brasiliense*; Pd= *P. discolor*; Pe= *P. elongatus*; Ph= *P. hastatus* y Ts= *T. saurophila*. SA=San Antonio (Urbano), KP=Kirpas-Pinilla (Suburbano), BAL=Balmoral (Suburbano-Rural), BAR=Barcelona (Rural), COR= Corpoica (Rural).

Especie	Cp	Gc	Lb	Pd	Pe	Ph	Ts	SA	BAL	BAR	CR	COR
Coleoptera												
Carabidae sp10		1								1		
Carabidae sp12	1											1
Carabidae sp15	1											1
Carabidae sp2		2								2		
Carabidae sp3		1								1		
Carabidae sp4		1				1				2		
Carabidae sp5	1											1
Carabidae sp8						1				1		
Carabidae sp9		1								1		
Chrysomelidae sp1		1								1		
Coleoptera sp2		1								1		
Curculionidae sp1		1			1				1	1		
Curculionidae sp3						1				1		

Curculionidae sp4					1			1	
Curculionidae sp5		1						1	
Elateridae sp1		2						2	
Elateridae sp2	1						1		
Hydrophilidae sp1	1								1
Lampyridae sp1	1						1		
Lampyridae sp2	2								2
Scarabidae sp1	5		1	1	3			3	7
Scarabidae sp2					1	1		1	1
Scarabidae sp3	1	1						1	1
Scarabidae sp6							1	1	
Scarabidae sp7	1								1
Scarabidae sp8					1				1
Scarabidae sp9		1						1	
Diptera									
Chironomidae sp1					1			1	
Diptera sp1					1			1	
Diptera sp2						1		1	
Diptera sp3		1						1	
Hemiptera									
Cicadellidae sp1		1						1	
Cicadellidae sp2		3						3	
Cicadellidae sp3		1						1	
Cicadellidae sp4						1		1	
Cydnidae sp1		4			1			5	
Cydnidae sp2		2						2	
Cydnidae sp3		1						1	
Hemiptera sp1		1						1	
Hemiptera sp10					1				1
Hemiptera sp11	1								1
Hemiptera sp2		1						1	
Hemiptera sp3		1						1	
Hemiptera sp4		1						1	
Hemiptera sp5		1						1	
Hemiptera sp6		1					1		
Hemiptera sp9	1				1				2
Lygaeidae sp1		6			1			6	1
Lygaeidae sp2		2						2	
Lygaeidae sp3						1		1	
Lygaeidae sp5	1								1
Lygaeidae sp6		2						2	
Pentatomidae sp1		1						1	
Pentatomidae sp2					1			1	

Hymenoptera

Hymenoptera sp1			1		1	
Hymenoptera sp4	1					1
Hymenoptera sp5			1			1
Hymenoptera sp6		1			1	

Blattodea

Blattodea sp1	1		1		2	
Blattodea sp2	2		2		4	
Blattodea sp3	2				2	
Blattodea sp5	1				1	

Lepidoptera

Lepidoptera sp1			1		1	
Lepidoptera sp2	1					1

Sin determinar

Sin determinar sp10			1			1
Sin determinar sp12	1					1
Sin determinar sp13				1		1
Sin determinar sp14		1				1
Sin determinar sp2	1				1	
Sin determinar sp4	1				1	
Sin determinar sp6			1		1	
Sin determinar sp9	1				1	

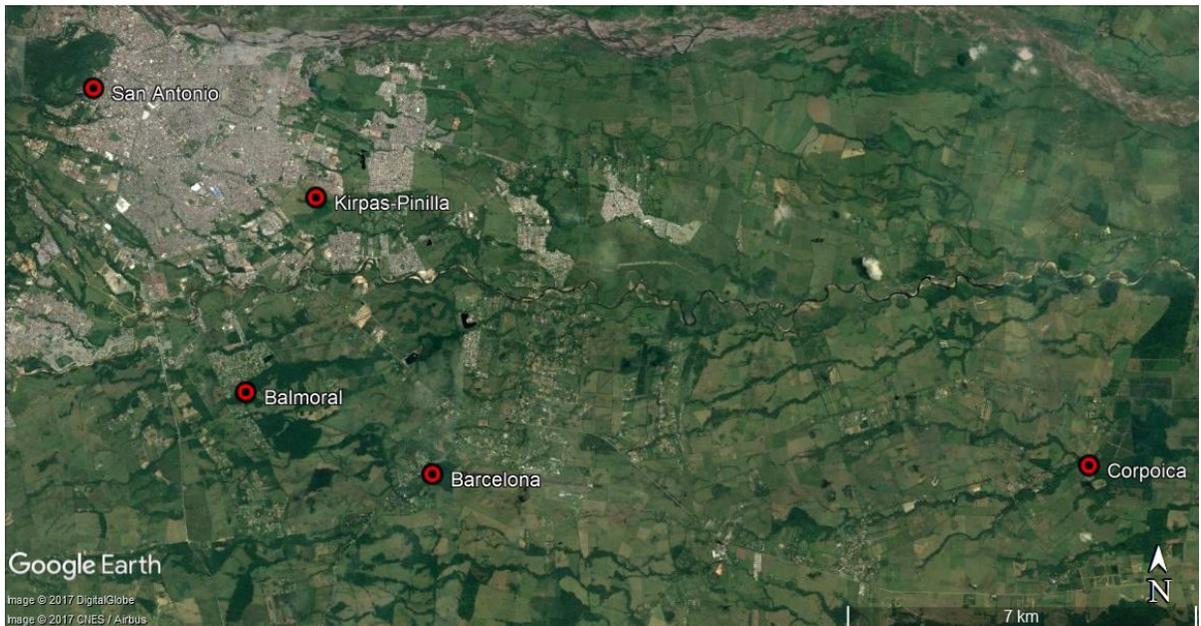


Figura 1. Sitios de muestreo en el municipio de Villavicencio (Meta) a lo largo del gradiente rural-urbano. La ciudad está rodeada de zonas rurales y remanentes naturales, y son frecuentes los parches de bosque rodeados por vegetación herbácea.

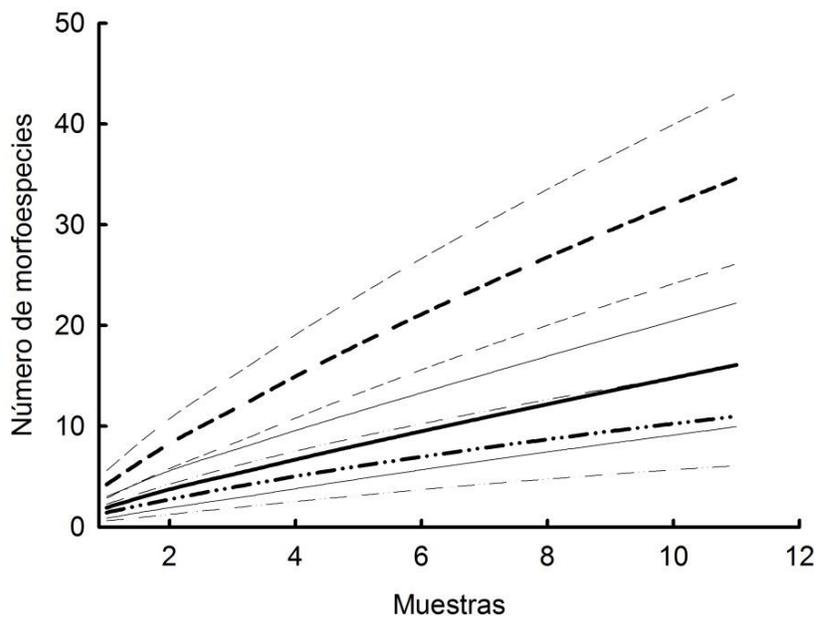


Figura 2. Curvas de rarefacción para las morfoespecies de insectos estimadas en los sitios suburbanos y rurales del gradiente. Las líneas discontinuas corresponden a Barcelona, la línea sólida a Corpoica y la línea separada por puntos a Balmoral. Las líneas más delgadas corresponden a los intervalos de riqueza del 95% para cada sitio..

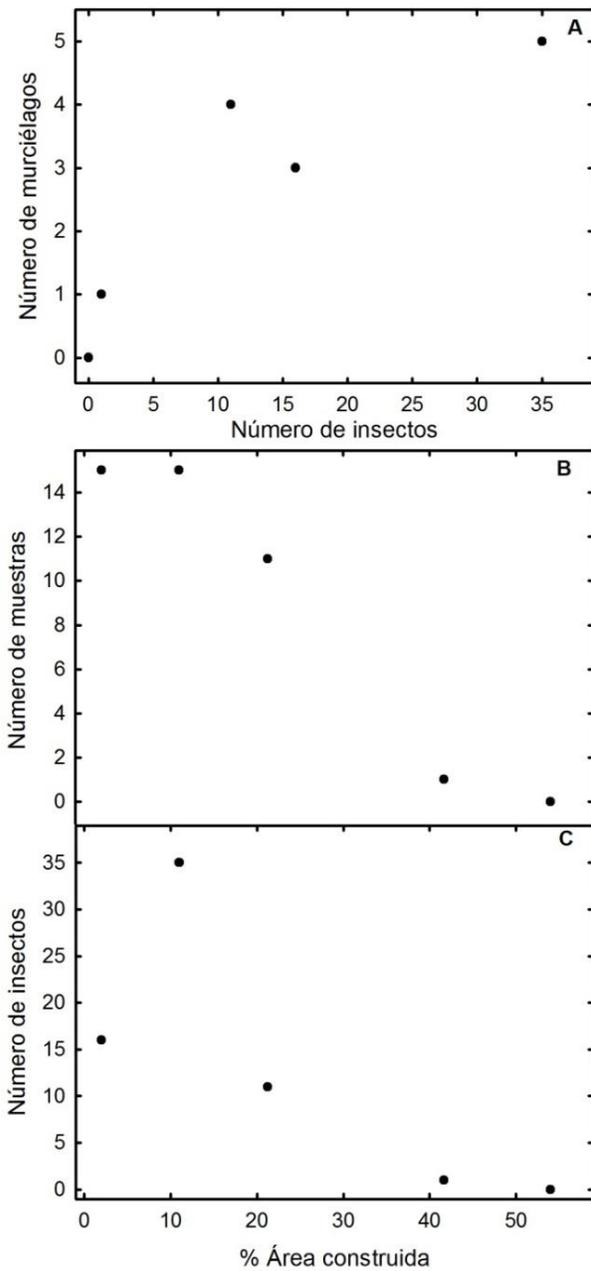


Figura 3. A. Relación entre el número de especies de murciélagos filostómidos y el número de morfoespecies de insectos consumidos en el gradiente. B-C. Relación entre el número de muestras con insectos y el número de morfoespecies de insectos encontrados en los sitios del gradiente urbano-rural con el porcentaje de área construida en la escala de 1,25 km. Los valores del coeficiente de correlación de Spearman y de significancia p se encuentran en detalle en la Tabla 3.

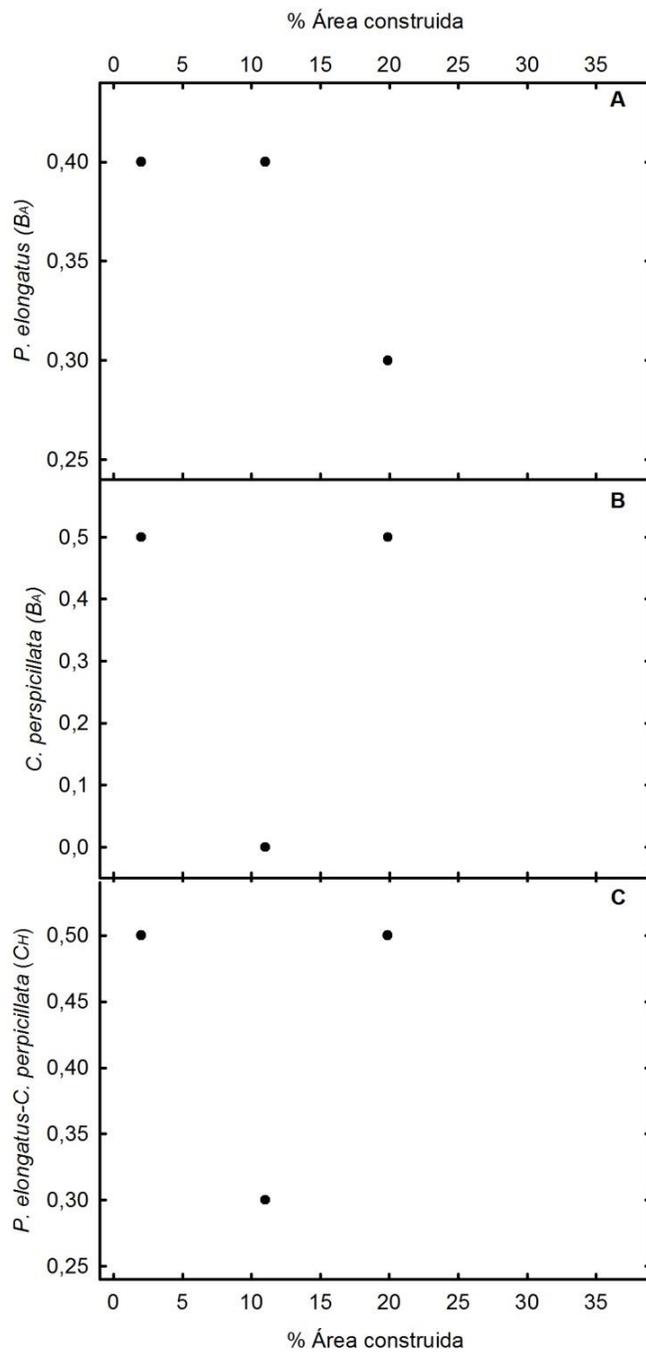


Figura 4. Variación de la amplitud de la dieta de *P. elongatus* (A) y *C. perspicillata* (B) y el nivel de urbanización en los sitios suburbanos y rurales del gradiente. *Phyllostomus elongatus* mantiene una baja amplitud de dieta en el gradiente ($S\rho = -0,866$; $p = 0,333$), mientras que no hubo correlación entre éstas variables para *C. perspicillata*

($S\rho=0,00$; $p=1,00$). C. Sobreposición de la dieta entre *P. elongatus* y *C. perspicillata* con relación al nivel de urbanización en los sitios suburbanos y rurales del gradiente. No hubo correlación entre las variables ($S\rho=0,00$; $p=1,00$). La urbanización no parece afectar la interacción entre estas dos especies.

AGRADECIMIENTOS

El autor quiere dar agradecimientos especiales a las personas que remitieron los permisos que permitieron realizar los muestreos en los sitios de estudio. A Francisco Sánchez por los comentarios y correcciones al documento además de la descripción de los sitios de estudio, a Andrés Ramírez por los análisis del nivel de urbanización en los sitios de estudio. Al Museo de Historia Natural-Unillanos (MHN-U) por el préstamo de equipos e instalaciones para la determinación de las muestras. Finalmente, a los estudiantes del grupo de estudio Mamíferos Silvestres del programa de Biología de la Universidad de los Llanos por su colaboración en la colecta de especímenes en campo.

DECLARACION DE CONFLICTO DE INTERESES

El autor declara que no hay conflicto de intereses.

REFERENCIAS

- Arata AA, Vaughn JB, Thomas ME. Food habits of certain Colombian bats. *J Mammal*. 1967;48:653-655
- Avila-Flores R, Fenton MB. Use of spatial features by foraging insectivorous bats in a large urban landscape. *J Mammal*. 2005;86:1193-1204
- Ayala LD, Corrales II, Amézquita E. Evaluación de insectos plaga y benéficos en cultivos en rotación en suelos ácidos de sabanas. En: Amézquita E, Rao IM, Rivera M, et al., (Editores) *Sistemas agropastoriles: Un enfoque integrado para el manejo sostenible de Oxisoles de los Llanos Orientales de Colombia*. 2013. p. 100-118.
- Borror DJ, DeLong DM. *An Introduction to the study of insects*. Holt, Rinehart and Winston, New York, 1971. 812 p.
- Boshell Manrique J. Informe sobre la fiebre amarilla silvestre en la región del Meta, desde julio de 1934 hasta diciembre de 1936. *Revista de la Facultad de Medicina*, 1938;6:407-427.
- Bredt A, Uieda W, Pedro WA. Plantas e morcegos na recuperacao de áreas degradadas e na paisagem urbana. *Rede de Sementes do Cerrado, Brasilia D.F., Brasil*. 2012
- Cadena A, Alvarez J, Sánchez F, Ariza C, Albesiano A. Dieta de los murciélagos frugívoros en la zona árida del Río Chicamocha (Santander, Colombia). *Boletín de la Sociedad Biológica de Concepción, Chile*, 1998;69:47-53
- Casallas-Pabón D, Calvo-Roa N, Rojas-Robles R. Murciélagos dispersores de semillas en gradientes sucesionales de la Orinoquia (San Martín, Meta, Colombia). *Act biol Colomb*, 2017;22:348-358.

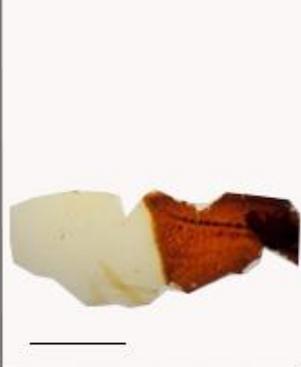
- Coleman JL, Barclay RMR. Prey availability and foraging activity of grassland bats in relation to urbanization. *J Mammal*, 2013;94:1111–1122
- Colwell RK. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. 2013. 123 p.
- Delorme M, Thomas DW. Nitrogen and energy requirements of the short-tailed fruit bat (*Carollia perspicillata*): fruit bats are not nitrogen constrained. *J Comp Phys B*, 1996;166:427–434
- Díaz-Merlano, J.M. El Meta, Colombia. iM Editores Bogotá D. C. 2004.
- Díaz MM, Aguirre LF, Barquez RM. Clave de identificación de los murciélagos del cono sur de Sudamérica. Centro de Estudios en Biología Teórica y Aplicada, Cochabamba, Bolivia, 2011. p. 94.
- Estrada A, Coates-Estrada R. Bats in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat-island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biol Conserv*, 2002;103:237-245.
- Estrada-Villegas S, J Pérez-Torres, P Stevenson. Dispersión de semillas por murciélagos en un borde de bosque montano. *Ecotrópicos*, 2007; 20:1-14.
- Estrada-Villegas S, Ramírez BH. Bats of Casanare, Colombia. *Chiroptera Neotrop*, 2013;19:1-13.
- Fenton MB, Simmons NB. Bats: a world of science and mystery. The University of Chicago Press, Chicago and London, 2015. 120 p.
- Fleming TH. The short-tailed fruit bat: a study in plant-animal interactions. The University of Chicago Press, Chicago. 1988.
- Fleming TH. How do fruit- and nectar-feeding birds and mammals track their food resources? En: Effects of resource distribution on animal-plant interactions (M.D. Hunter, T. Ohgushi, and P. W. Price, Eds.). Academic Press, San Diego, California. 1992. p355-391
- Gardner AL. Feeding habits. En *Biology of Bats of the New World Family Phyllostomatidae Part II*. Editores: Baker RJ et al., Special Publications No. 13, Museum of Texas Tech University. Lubbock, USA. 1977. p. 293-350
- Gardner AL, editor. *Mammals of South America: Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats*. Chicago: University of Chicago Press; 2008. 690 p.
- Gotelli NJ, Colwell RK. Estimating species richness. In: *Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment*. Editors: Magurran AE, McGill BJ. Oxford University Press: EUA. 2011
- Heithaus ER, Fleming TH, Opler PA. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology*, 1975;56:841-854.
- Herrera LG, Hobson KA, Estrada D, Manzo A, Méndez G, Sánchez- Cordero V. The role of fruits and insects in the nutrition of frugivorous bats: evaluating the use of stable isotope models. *Biotrop*, 2001a; 33:520–528
- Herrera, L. Gutierrez, K. Hobson, B. Altube, W. Díaz, G and Sánchez, C. Sources of assimilated protein in five species of New World frugivorous bats. *Oecologia*, 2002;133:280–287.
- Jenness R, Studier E. Lactation and milk. In: Baker RJ, Jones JK Jr, Carter DC (editors) *Biology of bats in the New World family Phyllostomatidae. Part I. Special publications of the Museum of Texas Technical University*. 1976. 110p.
- Jung K, Threlfall CG. Urbanisation and its effects on bats: a global meta-analysis. En: Voigt CC, Kingston T (Editores), *Bats in the Anthropocene: conservation of bats in a changing world*. Springer International Publishing, 2016. p. 13-33.
- Kervyn T y Libois R. The Diet of the serotine bat:: A Comparison between rural and urban environments. *Belg J Zool*, 2008;138:41-49
- Krebs CJ. *Ecological Methodology*. Harper and Row. New York, USA. 1989. 550 pp.
- 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*. Second Edition, The Johns Hopkins University Press, 2009. p. 567-592
- Marzluff JM, Bowman R, Donnelly R. A historical perspective on urban bird research trends, terms, and approaches. En: Marzluff JM, Bowman R, Donnelly R (Editores), *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World*. Springer US, 2001. p. 1-17
- Marzluff JM, Shulenberg E, Endlicher W, Alberti M, Bradley G, Ryan C, ZumBrunnen C, Simon U. *Urban ecology*. Springer Science+Business Media, New York, 2008.
- McCracken GF, Westbrook JK, Brown VA, Eldridge M, Federico P, *et al.* Bats track and exploit changes in insect pest populations. 2012. *PLoS ONE* 7: e43839.

- Medellín RA. Estructura y diversidad de una comunidad de murciélagos en el trópico húmedo mexicano. *Avances En El Estudio de Los Mamíferos de México*. Medellín RA, Ceballos G. (Editores), 1993:1:333-354. Publicaciones Especiales. Asociación Mexicana de Mastozoología, AC, México, D.F.
- Medellín RA, Equihua M, Amin A. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in neotropical rainforests. *Conserv Biol*. 2000;6:1666-1675. Doi:10.1111/j.1523-1739.2000.99068.x.
- Meyer C, Fründ J, Pineda, L.W, Kalko, E. Ecological correlates of vulnerability to fragmentation in Neotropical bats. *J Apli Ecol*,2008;45:81–391.
- Meyer CF, Struebig MJ, Willig MR. Responses of tropical bats to habitat fragmentation, logging and deforestation. En: Voigt CC, Kingston T (Editors) *Bats in the Anthropocene: Conservation of Bats in a Changing World*, Springer International Publishing, 2016 p. 63-103.
- Minorta-Cely, V. & Rangel-Ch., J.O. El clima de la Orinoquia colombiana: (en) RANGEL-CH., J.O. (ed.) *Colombia Diversidad Biótica XIV: la región de la Orinoquia de Colombia*. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C. 2014 p. 207-236.
- Moreno CE. Métodos para medir la Biodiversidad. *M&T-Manuales y Tesis SEA*, 2001:vol1, Zaragoza.
- Moreno CE, Halffter G. On the measure of sampling effort used in species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology* 2001;38:487-490.
- Morrison DW. Efficiency of food utilization by fruit bats. *Oecologia*, 1980;45:270-273.
- New TR. *Insect conservation and urban environments*. Springer International Publishing, Switzerland, 2015. p. 21-61.
- Pardo-Vargas LE, Payán-Garrido E. Mamíferos de un agropaisaje de palma de aceite en las sabanas inundables de Orocué, Casanare, Colombia. *Biota Colombiana*, 2015;16:54-66.
- Romero-Ruiz MH, Flantúa SGA, Tansey K, Berrio JC. Landscape transformations in savannas of northern South America: Land use/cover changes since 1987 in the Llanos Orientales of Colombia. *Applied Geography*, 2012;32:766-776
- Saldaña-Vázquez RA, Munguía-Rosas MA. Lunar phobia in bats and its ecological correlates: a meta-analysis. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, 2013;78: 216-219.
- Shiel C, Mcaney C, Sullivan C, Fairley JF. Identification of arthropod fragments in bat droppings. *Occasional Publication No.17*. Published by The Mammal Society,1997
- Soriano, P.J. Functional structure of bat communities in tropical rainforests and Andean cloud forests. *Ecotropicos*, 2000;13:1-20.
- Thomas DW. Fruit intake and energy budgets of frugivorous bats. *Physiol Zool*. 1984;57:457–467
- Treitler JT, Heim O, Tschapka M, Jung K. The effect of local land use and loss of forests on bats and nocturnal insects. *Ecology and Evolution*, 2016;6:4289–4297
- Villavicencio, Alcaldía. Síntesis diagnóstica: norte Plan de Ordenamiento Territorial Villavicencio. 2013, p. 161. Secretaría de Planeación - Alcaldía de Villavicencio. Disponible en http://www.villavicencio.gov.co/index.php?option=com_docman&Itemid=209 Villavicencio, Meta, Colombia
- Viloria de la Hoz J. Geografía económica de la Orinoquia. *Documentos de trabajo sobre economía regional*, 2009;113:1-88
- Whitaker JO. Food habits analysis of insectivorous bats. In: Kunz TH and Parsons S (Editors), *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Second Edition, The Johns Hopkins University Press, 2009. p 567-592
- White RCT. *The inadequate environment. Nitrogen and the abundance of animals*. Springer, Berlin Heidelberg New York. 1993
- Wickramasinghe LP, Harris S, Jones G, Jennings NV. Abundance and species richness of nocturnal insects on organic and conventional farms: effects of agricultural intensification on bat foraging. *Conser Bio*,2004;18:1283–1292.
- Willig MR, Camilo GR, Noble SJ. Dietary overlap in frugivorous and insectivorous bats from edaphic cerrado habitats of Brazil. *J Mammal*, 1993;74:117–128
- Zar JH. *Biostatistical analysis*. Pearson Prentice Hall, New Jersey, USA, 2010. p. 419-458

ANEXOS

Anexo 1. Muestra fotográfica de los fragmentos de insectos hallados en la dieta de los murciélagos filostómidos capturados. Se muestran patas, antenas, alas, cápsulas oculares, mandíbulas, muestra de élitros y cabezas. Al pie de cada figura aparece la especie de murciélago, orden y morfoespecie de insecto al que pertenecen las piezas anatómicas en la mayoría de los casos. La línea horizontal en cada recuadro equivale a 2 mm.



			
Especie: <i>G. crenulatum</i> Ord. Coleoptera Fam. Coleoptera sp2	Ord. Coleoptera Fam. Curculionidae sp1	Especie: <i>P. hastatus</i> Ord. Coleoptera Fam. Curculionidae sp3	Especie: <i>P. hastatus</i> Ord. Coleoptera Fam. Curculionidae sp4
			
Especie: <i>G. crenulatum</i> Ord. Coleoptera Fam Curculionidae sp5	Especie: <i>G. crenulatum</i> Ord. Coleoptera Fam. Curculionidae sp5	Especie: <i>P. elongatus</i> Ord. Hemiptera Fam. Cydnidae sp1	Especie: <i>G. crenulatum</i> Ord. Hemiptera Fam. Cydnidae sp1
			
Especie: <i>G. crenulatum</i> Ord. Hemiptera Fam. Cydnidae sp2	Especie: <i>G. crenulatum</i> Ord. Hemiptera Fam. Cydnidae sp3	Especie: <i>P. elongatus</i> Ord. Diptera Fam. Diptera sp1	Especie: <i>G. crenulatum</i> Ord. Diptera Fam. Diptera sp3

			
Especie: <i>G. crenulatum</i> Ord. Coleoptera Fam. Elateridae sp1	Especie: <i>M. riparius</i> Ord. Coleoptera Fam. Elateridae sp2	Especie: <i>P. hastatus</i> Ord. Hymenoptera Fam. Formicidae sp1	Especie: <i>P. hastatus</i> Ord. Hymenoptera Fam. Formicidae sp1
			
Especie: <i>G. crenulatum</i> Ord. Hemiptera Fam. Hemiptera sp5	Especie: <i>M. riparius</i> Ord. Diptera Fam. Hippoboscidae sp1	Especie: <i>C. perspicillata</i> Ord. Coleoptera Fam. Hydrophilidae sp1	Especie: <i>P. hastatus</i> Ord. Hymenoptera Fam. Hymenoptera sp1
			
Ord. Hymenoptera Fam Hymenoptera sp2	Ord. Hymenoptera Fam. Hymenoptera sp3	Especie: <i>C. perspicillata</i> Ord. Hymenoptera Fam. Hymenoptera sp4	Especie: <i>P. elongatus</i> Ord. Hymenoptera Fam. Hymenoptera sp5



