

# ECOLOGIA DE LOS MURCIÉLAGOS ANTOFILOS DEL SECTOR LA CURIA, SERRANIA LA MACARENA (COLOMBIA)

por

Yaneth Muñoz-Saba\*, Alberto Cadena\*\*, J. Orlando Rangel-Ch.\*\*\*

## Resumen

**Muñoz-Saba Y., A. Cadena & J.O. Rangel:** Ecología de los murciélagos antofilos del sector La Curia, Serranía La Macarena (Colombia). Rev. Acad. Colomb. Cienc. **21**(81): 473-486, 1997. ISSN: 0370-3908.

Las especies de murciélagos antófilos (visitantes de las flores) del Sector La Curia, Serranía La Macarena (Colombia) son *Artibeus jamaicensis*, *A. lituratus*, *A. obscurus*, *Glossophaga soricina*, *Carollia perspicillata*, *Sturnira lilium*, *Uroderma bilobatum* y *U. magnostrum*. La dieta de estas especies se compone de 83% de frutos, 8% de insectos y 9% de néctar-polen. Los hallazgos de granos de polen de las familias Compositae, Myrtaceae, Gramineae y Euphorbiaceae en las heces y en los contenidos estomacales de los individuos examinados constituyen registros nuevos de plantas visitadas por murciélagos. Estas plantas no presentan las estrategias de la quiropterofilia, sino por el contrario evidencian síndromes de anemofilia, entomofilia y ornitofilia.

**Palabras claves:** Murciélagos, ecología, quiropterofilia, néctar, polen, Serranía La Macarena, Colombia.

## Abstract

Bats species foraging on pollen and nectar in the La Curia region, Serrania La Macarena (Colombia), include *Artibeus jamaicensis*, *A. lituratus*, *A. obscurus*, *Glossophaga soricina*, *Carollia perspicillata*, *Sturnira lilium*, *Uroderma bilobatum* and *U. magnostrum*. The diet of these species is composed of 83% fruits, 8% insects and 9% nectar and pollen. Findings of pollen grains from the families Compositae, Myrtaceae, Gramineae and Euphorbiaceae represent new reports of plants visited by bats. These plants lack chiropterophilic strategies, but, they evidence anemophilous, entomophilous and ornitophilous pollination syndromes.

**Key words:** Bats, ecology, chiropterophilic, nectar, pollen, Serrania La Macarena, Colombia.

\* Instituto Alexander von Humboldt. A.A. 77038, Bogotá 2, D.C. Fax: 987-320 792. Colombia.

\*\* E-mail: acadena@ciencias.ciencias.unal.edu.co.

\*\*\* E.mail: jerangel@ciencias.ciencias.unal.edu.co Instituto de Ciencias Naturales (ICN), Universidad Nacional de Colombia. A.A. 7495. Fax: 571-316 53 65. Colombia.

## Introducción

**Sánchez-Palomino** et al. (1993) registraron para el Sector La Curía, Serranía La Macarena 44 especies de murciélagos pertenecientes a las familias Emballonuridae, Vespertilionidae y Phyllostomatidae. Dentro de esta última se encuentran las subfamilias Carollinae, Desmodinae, Glossophaginae, Phyllostominae y Stenoderminae. Hay variación estacional en la presencia de representantes de estas subfamilias, con excepción de las especies de Carollinae y Stenoderminae, que son constantes. Los murciélagos que consumen recursos florales (néctar y/o polen) son miembros de los géneros *Artibeus*, *Sturnira* y *Uroderma* (Stenoderminae), *Carollia* (Carollinae), *Glossophaga* (Glossophaginae), *Lonchophylla* y *Lionycteris* (Lonchophyllinae). En este trabajo se caracteriza la estructura trófica de los murciélagos consumidores de néctar y polen del sector La Curía, Serranía La Macarena (Colombia) y se registran nuevas plantas consumidas por estos murciélagos.

## Generalidades de la zona de estudio

El estudio se llevó a cabo en el Sector La Curía, parte norte de la Serranía La Macarena, Colombia (3° 18'N, 73° 57'W) entre 450 y 500 m de altura (fig.1). La Macarena presenta formaciones geológicas del Mesozoico y Paleozoico y está atravesada por fallas verticales que pueden ser de origen anterior al plegamiento de las cordilleras andinas (**Oppenheim**, 1941). En el extremo norte, se encuentran rocas sedimentarias cubiertas de areniscas gruesas sin fósiles, que pertenecen al Devónico (**Sánchez** et al., 1990).

En la estación meteorológica La Macarena (350 m) la temperatura promedio es 25.9°C y la precipitación media mensual es 196.2 mm. El régimen de distribución de las lluvias es unimodal, el periodo de alta precipitación va entre abril y octubre con el valor máximo en junio. La temporada seca va de noviembre a marzo y la transición de la época seca a la de lluvias se presenta entre marzo y abril. Octubre y noviembre son meses de transición entre la época de lluvias y la época seca (**Rangel-Ch.** et al., 1995).

La Serranía La Macarena ha sido señalada por **Koopman** (1982) como un sitio donde convergen la flora y fauna de tres zonas biogeográficas: la llanura amazónica, la vertiente oriental del norte de Los Andes y la Orinoquia. Para la zona de estudio se reconocieron tres tipos de hábitats en donde se hicieron las observaciones y se tomaron las muestras.

1. Sabana: Compuesta principalmente de gramíneas con una altura hasta de 60 cm, entre las cuales dominan *Axonopus pulcher*, *Trachypogon plumosus* y *Andropogon leucostachyus*. Se encuentran también algunas especies arbustivas de *Hyptis* (Labiatae) y de *Miconia* (Melastomataceae). Dentro de la sabana se encuentran parches de vegetación arborecente con un dosel de 10 a 15 m de alto, en donde las especies más frecuentes son *Didymopanax* (Schefflera) *morototoni*, *Erythroxylum macrophyllum*, *Jacaranda caucana*, *Pera arborea*, *Raimondia cherimolioides*, *Vismia macrophylla* y *Xylopia aromatica*.

2. Bosque de Galería: Vegetación con más de 20 m de altura; se diferenciaron cinco estratos. En el herbáceo, las especies dominantes pertenecen a los géneros *Ruellia* (Acanthaceae), *Pera* (Euphorbiaceae), *Stylosanthes* (Fabaceae), *Sinningia* (Gesneriaceae), *Heliconia* (Heliconiaceae), *Hyptis* (Labiatae) y *Lantana* (Verbenaceae).

En el estrato arbustivo predominan especies de *Clusia* (Clusiaceae), *Hirtella* (Chrysobalanaceae), *Davilla* (Dilleniaceae), *Siparuna* (Monimiaceae), *Piper* (Piperaceae), *Polygala* (Polygalaceae) y de *Miconia* (Melastomataceae). En el estrato subarbóreo, predominan especies de *Inga* (Mimosaceae) y *Cassia* (Caesalpinaceae). En el estrato arbóreo tanto inferior como superior, se establecen especies de *Fusaea* (Annonaceae), *Nectandra* (Lauraceae), *Machaerium* (Fabaceae), *Cecropia* (Cecropiaceae) e *Inga* (Mimosaceae). La topografía del terreno varía entre ondulada y plana. En este hábitat se observó una fuerte actividad antrópica, representada en tala y quemadas.

3. Bosque Secundario: Vegetación también con cinco estratos. En el herbáceo, las especies más frecuentes pertenecen a los géneros *Senna* (Caesalpinaceae), *Mimosa* (Mimosaceae), *Mikania* (Compositae), *Miconia* (Melastomataceae) y *Davilla* (Dilleniaceae). En el estrato arbustivo se encuentran representantes de las familias Myrsinaceae, Myrtaceae, Sapotaceae, Rubiaceae, Melastomataceae e Hypericaceae. En el estrato subarbóreo, se encuentran especies de géneros como *Inga* (Caesalpinaceae), *Miconia* (Melastomataceae), *Bunchosia* (Malphiaceae) y *Cassia* (Caesalpinaceae) y en el arbóreo inferior de *Bunchosia* (Malphiaceae). Esta zona ha sido alterada por las quemadas y la deforestación causada por los colonos de la región.

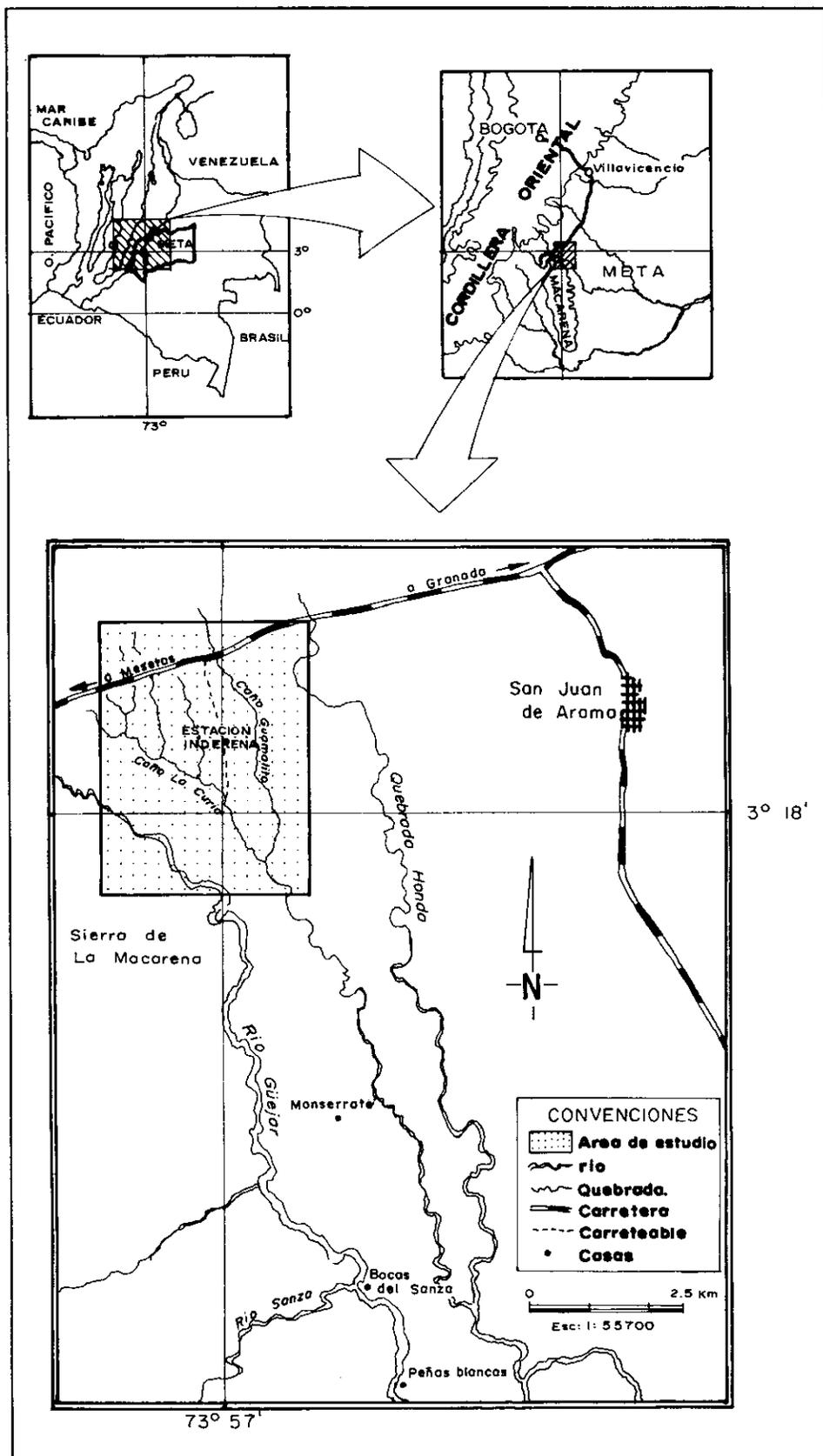


Figura 1. Ubicación de la Serranía La Macarena, (Meta, Colombia).

## Metodología

La zona de estudio fue visitada durante 1991 y 1992. Se tomaron muestras en la época de lluvias (julio), en la transición de la temporada de lluvias a la temporada seca (octubre), en la época seca (febrero) y en el inicio de la época de lluvias (mayo). El registro duró 37 noches y se llevó a cabo desde las 17:00 hasta las 24:00 horas, lo cual equivale a 201 horas de estudio (tabla 1). La captura de murciélagos se realizó con mallas de niebla (12 m x 7 m). A todos los ejemplares capturados se les colectó el polen del pelo según la técnica de **Beattie** (citado por **Thomas**, 1988). Aunque se registraron 18 especies de murciélagos (tabla 2) para el estudio sólo se tuvieron en cuenta ocho. Se capturaron 273 individuos, se marcaron 221 (81%) con un anillo en el antebrazo y luego se liberaron, de estos solamente un individuo fue recapturado. De los individuos colectados 52 (19%) fueron preservados en alcohol al 70% al igual que sus heces y sus contenidos estomacales.

La totalidad de las heces y de los contenidos estomacales se vertieron sobre una caja de petri con una mezcla de agua y alcohol y se separaron los componentes macroscópicos; sus proporciones se estimaron de acuerdo con una escala porcentual en papel milimetrado que se colocó por debajo de la caja, procedimiento que sigue las recomendaciones de **Kurhy** (1988). Se consideraron dos componentes fácilmente distinguibles: frutos, semillas e insectos y uno no diferenciable que se denominó "parte blanda" (restos de frutos + néctar-polen), de la cual se observaron muestras bajo el microscopio para detectar la presencia de granos de polen. Para el análisis palinológico (microrestos) se empleó el procedimiento

**Tabla 1.** Parámetros del proceso de toma de muestras en la comunidad de murciélagos consumidores de néctar-polen. Serranía La Macarena, Colombia. 1991-1992.

	Julio	Octubre	Febrero	Mayo	Total
Noches de registro	10	9	9	9	37
Horas de registro	50	63	40	48	201
Mallas totales	29	27	24	24	104
Individuos capturados	90	77	28	78	273
Individuos liberados	82	73	16	50	221
Individuos colectados	8	4	12	28	52
Esfuerzo de captura (Horas x malla/noche)	145	189	107	128	565
Exito de captura (Individuos/horas-mallas %)	62	41	26	61	48

**Tabla 2.** Especies de murciélagos capturadas en el Sector La Curía, Serranía La Macarena, Colombia. 1991-1992.

*Artibeus cinereus*  
*Artibeus jamaicensis* \*  
*Artibeus lituratus* \*  
*Artibeus obscurus* \*  
*Carollia brevicauda*  
*Carollia perspicillata* \*  
*Eptesicus brasiliensis*  
*Glossophaga soricina* \*  
*Lonchorhina aurita*  
*Micronycteris minuta*  
*Phyllostomus discolor*  
*Platyrrhinus helleri*  
*Saccopteryx leptura*  
*Sturnira lilium* \*  
*Tonatia bidens*  
*Tonatia brasiliensis*  
*Uroderma bilobatum* \*  
*Uroderma magnirostrum* \*

\* Consumidoras de néctar-polen

de **Erdtman** (1969). Sólomente los granos de polen encontrados tanto en el pelo como en los contenidos estomacales y en las heces se tuvieron en cuenta para el cálculo de las frecuencias absolutas.

Al porcentaje del componente "parte blanda" se le restó la frecuencia relativas de granos de polen y lo restante se le sumó al porcentaje de frutos. Cuando no se encontraron granos de polen, se consideró al componente "parte blanda" como restos de frutos (tablas 3, 4).

Con estos datos se estableció la estructura trófica (ET) de las especies de murciélagos antófilos, así:

$$ET_x = \frac{\sum_{j=1}^N \% \text{ del recurso } j, \text{ consumido por la especie de murciélago } x}{\text{No. total de individuos analizados en la especie de murciélago } x}$$

donde:

ET<sub>x</sub>: Estructura trófica de la especie de murciélago x

j: Recurso consumido: Frutos, insectos, néctar-polen

Para hallar la estructura trófica de la comunidad de murciélagos antófilos se sumó el porcentaje de cada uno de los recursos consumidos por cada especie y se dividió por el número total de especies.

**Tabla 3.** Porcentaje de «parte blanda» y granos de polen registrados para la comunidad de murciélagos consumidores de néctar-polen.

Serranía La Macarena, Colombia. 1991-1992. N= 131 individuos.

Especie	No. campo	Parte blanda*	Polen**	Polen***
<i>A. jamaicensis</i>	SN-28	100	5	16
	132	100	16	52
	141	100	2	6.5
	148	100	1	3
	152	100	5	16
	153	100	2	6.5
<b>Total</b>			<b>31</b>	
<i>A. lituratus</i>	SN-52	100	10	8
	134	100	2	2
	135	100	2	2
	137	100	9	7
	138	100	34	27
	139	100	6	5
	146	100	9	7
	147	100	6	5
	149	100	8	6
	150	100	6	5
	151	100	29	23
	154	100	2	2
	155	100	1	1
<b>Total</b>			<b>124</b>	
<i>A. obscurus</i>	140	100	13	24
	142	100	25	47
	143	100	11	21
	145	100	4	8
<b>Total</b>			<b>53</b>	
<i>G. soricina</i>	SN-24	100	15	4
	SN-33	17	15	4
	YMS 17	100	11	3
	YMS 121	100	287	73
	YMS 23	100	2	0.6
	YMS 28	100	10	2.6
	YMS 59	100	3	0.8
	23547	100	48	12
<b>Total</b>			<b>39</b>	

\* Restos de frutos + néctar-polen

\*\* Frecuencia absoluta

\*\*\* Frecuencia relativa

Especie	No. campo	Parte blanda*	Polen**	Polen***
<i>C. perspicillata</i>	SN-19	100	2	0.2
	SN-20	100	4	0.4
	SN-21	100	61	5.8
	YMS 10	100	671	63.8
	23536	100	23	2
	23544	100	10	0.9
	23545	100	3	0.3
	23546	100	5	0.5
	23549	100	1	0.1
	23551	43	41	3.9
	23554	100	2	0.2
	23555	100	7	0.7
	23559	100	1	0.1
	23560	100	102	9.7
	23561	100	58	5.6
	23562	100	1	0.1
	23563	99	7	0.7
	23565	100	51	4.8
	23570	100	2	0.2
<b>Total</b>			<b>1052</b>	
<i>S. lilium</i>	23548	100	5	26
	23550	100	7	37
	23552	100	7	37
<b>Total</b>			<b>19</b>	
<i>U. bilobatum</i>	SN-25	100	17	8
	SN-37	100	2	1
	SN-38	100	11	5
	YMS 15	100	6	3
	YMS 36	100	3	1
	YMS 52	7	7	3
	YMS 54	100	1	1
	YMS 60	11	8	4
	23536	100	12	6
	23538	100	8	4
	23539	100	16	8
	23540	100	31	15
	23541	100	17	8
	23543	100	33	16
	23553	100	33	16
	23557	100	1	1
<b>Total</b>			<b>206</b>	
<i>U. magnirostrum</i>	YMS 37	100	5	26
	YMS 38	100	2	11
	YMS 40	100	3	16
	YMS 43	100	3	16
	YMS 49	100	1	5
	YMS 50	100	5	26
<b>Total</b>			<b>19</b>	

**Tabla 4.** Recursos alimenticios (%) registrados para la comunidad de murciélagos consumidores de néctar-polen.

Serranía La Macarena, Colombia. 1991-1992. N= 131 individuos.

Especie	No. campo	Frutos-semillas	Insectos	Néctar-Polen
<i>A. jamaicensis</i> N = 11	SN-18	100	0	0
	SN-28	84	0	16
	YMS 02	2	98	0
	116	100	0	0
	122	5	95	0
	130	100	0	0
	132	48	0	52
	141	93.5	0	6.5
	148	97	0	3
	152	84	0	16
153	93.5	0	6.5	
X		73	18	9
<i>A. lituratus</i> N = 18	SN-52	92	0	8
	YMS 35	65	35	0
	102	100	0	0
	121	0	100	0
	128	100	0	0
	134	98	0	2
	135	98	0	2
	137	93	0	7
	138	73	0	27
	139	95	0	5
	146	93	0	7
	147	95	0	5
	149	94	0	6
	150	95	0	5
	151	77	0	23
	154	98	0	2
	155	99	0	1
	156	100	0	0
X		87	7	6
<i>A. obscurus</i> N = 7	103	100	0	0
	123	100	0	0
	140	76	0	24
	142	53	0	47
	143	79	0	21
	145	92	0	8
	157	100	0	0
X		86	0	14

Especie	No. campo	Frutos-semillas	Insectos	Néctar-Polen
<i>G. soricina</i> N = 12	SN-24	96	0	4
	SN-33	13	83	4
	YMS 09	100	0	0
	YMS 17	97	0	3
	YMS 121	27	0	73
	YMS 23	99.4	0	0.6
	YMS 28	97.4	0	2.6
	YMS 48	100	0	0
	YMS 59	99.2	0	0.8
	23534	60	40	0
	23535	100	0	0
	23547	88	0	12
X		81	11	8
<i>C. perspicillata</i> N = 44	SN-19	99.8	0	0.2
	SN-20	99.6	0	0.4
	SN-21	94.2	0	5.8
	SN-29	100	0	0
	SN-36	100	0	0
	SN-46	100	0	0
	SN-47	0	100	0
	SN-48	0	100	0
	SN-49	100	0	0
	SN-50	84	16	0
	SN-51	100	0	0
	YMS 01	100	0	0
	YMS 03	100	0	0
	YMS 04	100	0	0
	YMS 08	100	0	0
	YMS 10	36.2	0	63.8
	YMS 11	100	0	0
	YMS 13	100	0	0
	YMS 14	100	0	0
	YMS 16	100	0	0
	YMS 18	100	0	0
	YMS 19	100	0	0
	YMS 31	100	0	0
	YMS 32	100	0	0
	YMS 51	100	0	0
	23536	98	0	2
	23544	99.1	0	0.9
	23545	99.7	0	0.3
23546	99.5	0	0.5	
23549	99.9	0	0.1	
23551	39.1	57	3.9	
23554	99.8	0	0.2	
23555	99.3	0	0.7	
23559	99.9	0	0.1	
23560	90.3	0	9.7	
23561	94.4	0	5.6	
23562	99.9	0	0.1	
23563	98.3	1	0.7	
23565	95.2	0	4.8	
23567	0	100	0	
23569	100	0	0	
23570	99.8	0	0.2	
23571	100	0	0	
23572	100	0	0	
X		89	9	2

Especie	No. campo	Frutos-semillas	Insectos	Néctar-Polen
<i>S. lilium</i> N = 5	SN-3	100	0	0
	YMS 30	100	0	0
	23548	74	0	26
	23550	63	0	37
	23552	63	0	37
X		80	0	20
<i>U. bilobatum</i> N = 25	SN-25	92	0	8
	SN-37	99	0	1
	SN-38	95	0	5
	SN-39	100	0	0
	YMS 05	100	0	0
	YMS 07	100	0	0
	YMS 10	100	0	0
	YMS 15	97	0	3
	YMS 36	99	0	1
	YMS 42	100	0	0
	YMS 52	4	93	3
	YMS 53	79	21	0
	YMS 54	99	0	1
	YMS 60	7	89	4
	23527	100	0	0
	23528	100	0	0
	23536	94	0	6
	23538	96	0	4
	23539	92	0	8
	23540	85	0	15
	23541	92	0	8
	23543	84	0	16
	23553	84	0	16
23557	99	0	1	
23558	100	0	0	
X		88	8	4
<i>U. magnirostrum</i> N = 9	YMS 22	100	0	0
	YMS 37	74	0	26
	YMS 38	89	0	11
	YMS 39	100	0	0
	YMS 40	84	0	16
	YMS 43	84	0	16
	YMS 49	95	0	5
	YMS 50	74	0	26
	YMS 55	0	100	0
X		78	11	11

En el análisis polínico se tuvieron en cuenta los granos de polen más abundantes (más de 10 granos/especie), tanto en el contenido estomacal como en el pelo de los murciélagos. La presencia de polen en el contenido estomacal se tomó como indicativo de visita por parte del murciélago a la flor, ya sea en busca de néctar o de polen.

En el tratamiento estadístico de los datos obtenidos se emplearon los siguientes índices:

Índice de Amplitud de Nicho de Levins (B).-Basado en el índice de diversidad de Simpson ( $\lambda_j$ ), se define así:

$$B_i = \frac{1}{\sum_j (p_{ij}^2)}$$

donde:

$P_j$ : Frecuencia de utilización del recurso  $i$  por la especie de  $j$ . de murciélago

Este índice establece el grado de preferencia por el recurso alimenticio, a partir de la frecuencia de utilización del recurso por cada especie de murciélago. Se empleó este índice, para obtener una aproximación sobre la competencia interespecífica. Cuando sólo se utiliza un recurso, B es igual a 1 y significa que hay preferencia absoluta por el recurso; cuando el valor de B no es 1, pero si un valor cercano, el organismo muestra preferencia por algún recurso y se habla de organismos que tienden a ser especialistas. Cuando se utilizan todos los recursos en la misma proporción B es igual a N y significa que no hay preferencia por ningún recurso; cuando el valor de B no es igual a N, pero si un valor cercano, se habla de organismos que tienden a ser generalistas (Rudwig & Reynolds, 1988). Se habla de preferencia, pero no en el sentido estricto de la palabra ya que puede existir un valor alto en la frecuencia de uso de un recurso, como una posible respuesta a su alta disponibilidad en el ambiente.

Índice de Valor de Importancia de las Plantas (IVIP).-Planteado por Amaya (1991), permite establecer la importancia de las plantas a nivel alimenticio para la comunidad de murciélagos, también muestra cuáles son las especies de murciélagos que más utilizan un recurso. Entre mayor sea el valor del IVIP, mayor es el uso que una especie da a la planta. El valor del IVIP se puede obtener mediante una razón de amplitud (P). Este valor de P (uso) se puede hallar empleando las frecuencias de registro del polen  $i$  en la especie  $x$  de murciélago (suma del número de individuos de la especie  $x$  de murciélago que fueron encontrados con el tipo de polen  $i$ ), con rela-

ción al total de registros de polen de todos los recursos utilizados por las especies de murciélagos.

$$P_x = \frac{\sum_x^i \text{Frecuencia del recurso } i \text{ en la especie de murciélago } x}{\text{No. de recursos totales utilizados por la especie/murciélago}}$$

El IVIP suma el uso (P) que cada especie de murciélago hace sobre la planta (recurso i).

$$\text{IVIP} = \sum_x^i (P_x + P_y + \dots + P_j)$$

donde:

IVIP: Índice de Valor de Importancia del recurso floral i para la comunidad de murciélagos.

P: Grado de explotación del recurso floral i (frecuencia relativa de los granos de polen) por parte de la especie de murciélago x.

Índice de Sobreposición de Nicho de Petraitis.- Según este índice, la sobreposición entre las especies de una comunidad, es definida como la probabilidad de que las "curvas de utilización" (uso relativo que cada especie hace del recurso alimenticio) de todas las especies pueden derivarse de una "curva de utilización" común. Se empleó para establecer el grado de sobreposición de nicho en la comunidad de murciélagos antófilos (GO), cuando el estimador V es mayor que el valor de chi-cua-

drado entonces no hay sobreposición de las especies por el recurso alimenticio. También se empleó para establecer la relación de sobreposición de nicho entre pares de especies (So); cuando el valor de W es mayor de 2 entonces la relación entre pares de especies es la siguiente  $i > k > m$  (Ludwig & Reynolds, 1988).

## Resultados

Características del inventario.-El esfuerzo de captura fue de 565 horas/malla y el éxito de captura (relación entre el número de individuos totales sobre el esfuerzo de captura X 100) fue del 48%. El éxito de captura en julio fue del 62%, en mayo 61%, en octubre 41% y en febrero 26% (tabla 1).

*Carollia perspicillata* presenta la mayor abundancia relativa 38%, seguida de *Artibeus lituratus* y *Uroderma bilobatum* con 15% cada una. Los valores de abundancia relativa de *U. magnirostrum* y *Sturnira lilium* son los más bajos (tabla 5). *C. perspicillata* se registró durante todo el muestreo. Por el contrario, las especies de *Artibeus* disminuyen sensiblemente en la época seca, hasta ausentarse como lo hace *A. jamaicensis*. *U. bilobatum* se presentó durante todo el muestreo, especialmente en julio y *U. magnirostrum* en febrero y mayo. A *Glossophaga soricina* aunque en frecuencia baja se le registró durante todo el muestreo. *S. lilium* fue muy rara en la zona.

Estructura trófica.-La dieta de las ocho especies antófilas del área de estudio estaba conformada por frutos (83%), insectos (8%) y néctar-polen (9%).

La dieta de las especies de *Artibeus*, *Glossophaga*, *Carollia* y *Uroderma* se componía de frutos, insectos y

Tabla 5. Número de individuos (N) y abundancia relativa (AR %) de los murciélagos consumidores de néctar-polen, durante cuatro épocas de registro. Serranía La Macarena, Colombia. 1991-1992.

Especie	Julio		Octubre		Febrero		Mayo		Total	
	No.	AR	No.	AR	No.	AR	No.	AR	N	AR
<i>Carollia perspicillata</i>	34	38	28	37	11	39	29	37	102	38
<i>Artibeus lituratus</i>	14	16	14	18	1	4	11	14	40	15
<i>Uroderma bilobatum</i>	16	18	9	12	8	29	7	9	40	15
<i>Artibeus jamaicensis</i>	12	13	8	10	0	0	9	12	29	11
<i>Artibeus obscurus</i>	7	8	8	10	1	4	6	8	22	8
<i>Glossophaga soricina</i>	5	5	4	5	4	14	4	5	17	6
<i>Uroderma magnirostrum</i>	0	0	0	0	2	7	9	12	11	4
<i>Sturnira lilium</i>	1	1	3	4	0	0	1	1	5	2
Total	89	99	74	96	27	97	76	98	266	100

**Figura 2.** Composición de la dieta de las diferentes especies de murciélagos consumidores de néctar-polen. Serranía La Macarena, Colombia. 1991-1992.

Especie	Frutos	Insectos	Néctar-Polen
<i>C. perspicillata</i> N= 44	89	9	2
<i>U. bilobatum</i> N= 25	88	8	4
<i>A. obscurus</i> N= 7	86	0	14
<i>A. lituratus</i> N= 18	87	7	6
<i>G. soricina</i> N= 12	81	11	8
<i>S. lilium</i> N= 5	80	0	20
<i>U. magnirostrum</i> N= 9	78	11	11
<i>A. jamaicensis</i> N= 11	73	18	9

néctar-polen, en diferentes proporciones (fig. 2, tabla 4). Los frutos que consumieron los individuos del género *Artibeus* en su mayoría pertenecían a especies de *Clusia* (Clusiaceae), *Vismia* (Hypericaceae), *Miconia* (Melastomataceae) y *Ficus* (Moraceae). *G. soricina* consumió principalmente frutos de *Piper* (Piperaceae). Los frutos consumidos por *C. perspicillata* pertenecían a especies de *Clidemia* y *Miconia* (Melastomataceae), *Piper* (Piperaceae), *Vismia* (Hypericaceae) y Rubiaceae. *U. bilobatum* y *U. magnirostrum* consumieron frutos de diversas especies. *S. lilium* únicamente consumió frutos de especies de *Solanum* (Solanaceae) y de *Cecropia* (Cecropiaceae) y néctar-polen.

**Análisis palinológico.**-En las muestras del pelo y en la "parte blanda" de los contenidos estomacales de 131 murciélagos de las ocho especies estudiadas, se identificaron 19 tipos de granos de polen, que pertenecen a las familias Acanthaceae (géneros no diferenciados y *Trichanthera*), Bombacaceae (*Ochroma*), Caesalpinaceae, Cecropiaceae (*Cecropia*), Compositae, Convolvulaceae, Cruciferae, Euphorbiaceae (géneros no diferenciados y *Alchornea*), Gramineae, Lythraceae, Melastomataceae, Moraceae, Myrtaceae, Palmae, Piperaceae y Rubiaceae. Las identificaciones se hicieron al nivel más confiable familia y/o género en razón a la ausencia de un atlas palinológico regional. En la vegetación natural los representantes de estas familias se encuentran en los estratos herbáceo, arbustivo, subarbóreo y arbóreo inferior. El periodo de floración de la mayoría de las plantas de los diferentes hábitats se presentó durante la época seca (diciembre-febrero) e inicio de lluvias (abril).

### Amplitud de nicho trófico

1. Con base en la dieta integral (frutos, insectos y néctar-polen) se estableció que de las ocho especies, *S.*

*lilium* y *A. obscurus* presentaron un valor de amplitud de nicho cercano a 1 ( $Bi = 1.88$  y  $1.86$ , respectivamente), es decir que estas especies tienden a presentar una dieta especializada en el consumo de material vegetal ya sea en forma de frutos o de néctar-polen. Las otras seis especies se registraron dentro de un rango de  $Bi = 2.09-2.28$ , lo cual permite establecer que estas especies tienden a una dieta general (tabla 6).

2. Con base en el recurso néctar-polen se establecieron dos grupos de especies; en el primero se ubican las especialistas ( $Bi = 1.65-1.88$ ), que consumen en abundancia granos de polen de Gramineae, *Ochroma* cf. *lagopus* (Bombacaceae), *Cecropia* (Cecropiaceae) y *Alchornea* (Euphorbiaceae). En el segundo grupo se ubican las especies generalistas, las cuales aunque utilizan varias fuentes de polen, lo hacen en cantidades reducidas ( $Bi = 2.47-4.23$ ) (tabla 7).

**Índice de Valor de Importancia de las Plantas (IVIP).**-Según este índice, el polen de las especies de Gramineae constituyó el recurso más explotado por la comunidad de quirópteros (IVIP= 156.70) al ser portados por las ocho especies de murciélagos en algunos casos en cantidades apreciables (tabla 8). El polen de *O. cf. lagopus* (Bombacaceae) fue el segundo recurso más utilizado (IVIP= 93.18) y es consumido por *G. soricina*, *C. perspicillata* y *U. bilobatum*. El polen de *Alchornea* (Euphorbiaceae) (IVIP= 10.93) es también consumido por las ocho especies de murciélagos antófilos. Los granos de polen de Euphorbiaceae, *Cecropia* (Cecropiaceae), Myrtaceae, Caesalpinaceae y Compositae presentaron va-

**Tabla 6.** Valores de amplitud de nicho trófico de la comunidad de murciélagos consumidores de néctar-polen. Se consideran todos los recursos alimenticios (frutos, insectos, néctar-polen). Serranía La Macarena, Colombia. 1991-1992.

Especie	N	N	Frutos	Insectos	Néctar- Polen	Bi
N= 131	indi- viduos	recursos				
<i>G. soricina</i>	12	3	12	2	8	2.28
<i>A. jamaicensis</i>	11	3	11	2	6	2.24
<i>A. lituratus</i>	18	3	16	2	13	2.24
<i>U. magnirostrum</i>	9	3	8	1	6	2.23
<i>U. bilobatum</i>	25	3	25	3	16	2.17
<i>C. perspicillata</i>	44	3	41	6	19	2.09
<i>S. lilium</i>	5	2	5	0	3	1.88
<i>A. obscurus</i>	7	2	7	0	4	1.86

Bi: Índice de Levins

**Tabla 7.** Valores de amplitud de nicho trófico de la comunidad de murciélagos consumidores de néctar-polen.

Se considera únicamente el recurso alimenticio néctar-polen. Serranía La Macarena, Colombia. 1991-1992.

Especie N= 131	N individuos	N*	Bombacaceae= <i>O. cf. lagopus</i>	Caesalpinaceae	Compositae	Euphorbiaceae	Euphorbiaceae= <i>Alchornea</i>	Gramineae	Cecropiaceae= <i>Cecropia</i>	Myrtaceae	Bi
<i>A. jamaicensis</i>	11	6	0	0	8	6	5	10	1	1	4.23
<i>A. obscurus</i>	7	6	0	7	2	21	4	16	3	0	3.62
<i>S. lilium</i>	5	3	0	0	1	0	2	11	0	5	2.85
<i>A. lituratus</i>	18	6	0	14	4	5	16	75	10	0	2.47
<i>C. perspicillata</i>	44	7	<u>318</u>	0	2	2	22	<u>697</u>	9	2	<u>1.88</u>
<i>U. magnirostrum</i>	9	8	0	0	0	0	2	14	3	0	<u>1.73</u>
<i>G. soricina</i>	12	6	<u>285</u>	0	0	2	2	5	<u>96</u>	1	<u>1.69</u>
<i>U. bilobatum</i>	25	4	2	2	1	3	13	<u>135</u>	2	18	<u>1.65</u>

Bi: Índice de Levins

\* Fuentes de polen

**Tabla 8.** Valores de Importancia de las Plantas (IVIP) consumidas por la comunidad de murciélagos consumidores de néctar-polen. Serranía La Macarena, Colombia. 1991-1992.

Especie	N*	Gramineae	Bombacaceae= <i>O. cf. lagopus</i>	Euphorbiaceae= <i>Alchornea</i>	Euphorbiaceae	Cecropiaceae= <i>Cecropia</i>	Myrtaceae	Caesalpinaceae	Compositae
<i>U. magnirostrum</i>	8	16.87	0.25	1.62	0.37	0.25	2.25	0.25	0.12
<i>C. perspicillata</i>	7	99.57	45.43	3.14	0.29	1.29	0.29	0	0.29
<i>A. jamaicensis</i>	6	1.67	0	0.83	1.00	0.17	0.17	0	1.33
<i>A. lituratus</i>	6	12.50	0	2.67	0.83	1.67	0	2.33	0.67
<i>A. obscurus</i>	6	2.67	0	0.67	3.50	0.50	0	1.17	0.33
<i>G. soricina</i>	6	16.00	47.50	0.83	0.33	0.17	0.33	0	0
<i>U. bilobatum</i>	4	2.75	0	0.50	0	0	1.25	0	0.25
<i>S. lilium</i>	3	4.67	0	0.67	0	1.00	0	0	0
IVIP		156.70	93.18	10.93	6.32	5.05	4.29	3.75	2.99

\* Fuentes de polen

**Tabla 9.** Valores de sobreposición de nicho trófico de las especies de murciélagos consumidores de néctar-polen. Se considera los recursos alimenticios frutos, insectos y néctar-polen. Serranía La Macarena, Colombia. 1991-1992.

i > k	i > m	W
<i>A. jamaicensis/U. bilobatum</i>	<i>A. jamaicensis/A. obscurus</i>	4.81
<i>A. jamaicensis/A. lituratus</i>	<i>A. jamaicensis/S. lilium</i>	4.65
<i>G. soricina/U. bilobatum</i>	<i>G. soricina/A. obscurus</i>	4.13
<i>G. soricina/A. lituratus</i>	<i>G. soricina/S. lilium</i>	4.02
<i>C. perspicillata/U. bilobatum</i>	<i>C. perspicillata/A. obscurus</i>	4.10
<i>C. perspicillata/A. lituratus</i>	<i>C. perspicillata/S. lilium</i>	3.95
<i>U. magnirostrum/U. bilobatum</i>	<i>U. magnirostrum/A. obscurus</i>	2.95
<i>U. magnirostrum/A. lituratus</i>	<i>U. magnirostrum/S. lilium</i>	2.92
<i>U. bilobatum/A. lituratus</i>	<i>U. bilobatum/S. lilium</i>	2.96
<i>A. lituratus/U. bilobatum</i>	<i>A. lituratus/A. obscurus</i>	2.89
<i>A. lituratus/G. soricina</i>	<i>A. lituratus/S. lilium</i>	2.80

i > k= Relación de sobreposición de la especie i sobre la especie k

i > m= Relación de sobreposición de la especie i sobre la especie m

W= Relación de sobreposición entre pares de especies

**Tabla 10.** Valores de sobreposición de nicho trófico de las especies de murciélagos consumidores de néctar-polen. Se considera el recurso alimenticio néctar-polen. Serranía La Macarena, Colombia. 1991-1992.

i > k	i > m	W
<i>A. lituratus/U. bilobatum</i>	<i>A. lituratus/G. soricina</i>	30.51
<i>A. lituratus/A. obscurus</i>	<i>A. lituratus/U. magnirostrum</i>	14.98
<i>A. obscurus/U. bilobatum</i>	<i>A. obscurus/G. soricina</i>	28.57
<i>U. magnirostrum/U. bilobatum</i>	<i>U. magnirostrum/G. soricina</i>	22.57
<i>C. perspicillata/G. soricina</i>	<i>C. perspicillata/S. lilium</i>	22.02
<i>C. perspicillata/U. bilobatum</i>	<i>C. perspicillata/G. soricina</i>	10.67
<i>C. perspicillata/S. lilium</i>	<i>C. perspicillata/A. obscurus</i>	4.85
<i>C. perspicillata/U. magnirostrum</i>	<i>C. perspicillata/A. lituratus</i>	3.58
<i>S. lilium/U. bilobatum</i>	<i>S. lilium/G. soricina</i>	13.41
<i>S. lilium/C. perspicillata</i>	<i>S. lilium/A. obscurus</i>	11.20
<i>U. bilobatum/A. jamaicensis</i>	<i>U. bilobatum/G. soricina</i>	11.89
<i>U. bilobatum/C. perspicillata</i>	<i>U. bilobatum/U. magnirostrum</i>	7.08

i > k= Relación de sobreposición de la especie i sobre la especie k

i > m= Relación de sobreposición de la especie i sobre la especie m

W= Relación de sobreposición entre pares de especies

lores de importancia menores de siete y son consumidos por la mayoría de estas ocho especies. Es probable que estas plantas no sean un recurso indispensable en la dieta de las especies de murciélagos estudiadas.

**Sobreposición de nicho.**- Se estableció que en la comunidad de murciélagos antófilos, teniendo en cuenta los recursos frutos, insectos y néctar-polen, no se presenta competencia por el recurso alimenticio ( $GO = 0.99$ ,  $V = 5.43$ ,  $df = 14$ ,  $\alpha = 0.005$ ). Según la sobreposición específica ( $S_o$ ) entre pares de especies, se estableció la siguiente relación: *A. jamaicensis* > *G. oricina* > *C. perspicillata* > *U. magnirostrum* > *A. lituratus* > *S. lilium* > *U. bilobatum* > *A. obscurus* (tabla 9).

Teniendo en cuenta el recurso alimenticio néctar-polen tampoco se presenta competencia por este recurso ( $GO = 0.67$ ,  $V = 1491.39$ ,  $df = 49$ ,  $\alpha = 0.005$ ). Según la sobreposición específica ( $S_o$ ) entre pares de especies, se estableció la siguiente relación: *A. lituratus* > *A. obscurus* > *U. magnirostrum* > *U. bilobatum* > *A. jamaicensis* > *C. perspicillata* > *G. oricina* > *S. lilium* (tabla 10).

## Discusión

**Características del inventario.**-La baja captura de murciélagos que se presentó en febrero (época seca) se debe probablemente a la sequía intensa y a la actividad de quemadas en las zonas boscosas y sabanas que pueden ocasionar la migración de los murciélagos a áreas menos intervenidas y por consiguiente disminuyen el número de individuos y de especies en la zona. El valor más alto de éxito de captura se presentó en julio y coincidió con el predominio de especies consumidoras de frutos como *A. lituratus*, *A. jamaicensis* y *A. obscurus*, con una estrategia de alimentación en grupo; debido a esto se capturó un mayor número de individuos si se compara con especies que se alimentan en forma solitaria (*G. soricina*, *S. lilium*).

**Composición de la comunidad.**-En las diferentes épocas climáticas, *C. perspicillata* presentó valores altos de abundancia relativa, en razón a que es una especie que se adapta con facilidad a alteraciones en el hábitat (Sazima, 1976; Ibáñez, 1981) y por consiguiente a cambios de los recursos ya sean alimenticios o de refugio. Por el contrario, la abundancia de *A. jamaicensis*, *A. lituratus*, *A. obscurus*, *G. soricina*, *S. lilium*, *U. bilobatum* y *U. magnirostrum* depende del alimento disponible.

En comparación con la lista de especies que consumen néctar-polen registrada por Rivas-Pava et al. (1996) se nota la ausencia de *Lionycteris spurrelli*, *Lonchophylla robusta* y *L. thomasi*. Probablemente estas especies

migraron a zonas con mejores ofertas de alimento y de refugio, como la parte baja del río Güejar y los parches de bosque de las «matas de monte» y «bosques de galería» de otros sectores de la Serranía La Macarena. Este comportamiento permite inferir que en la zona, las especies con una dieta especializada tienden a migrar a zonas menos intervenidas.

**Estructura trófica.**-Según **Rivas-Pava et al. (1996)**, la comunidad de murciélagos de la parte norte de la Serranía La Macarena se compone de 52% de especies frugívoras, 38% de insectívoras, 6% consumidoras de néctar-polen, 2% consumen vertebrados y 2% son hematófagos. Sin embargo, hay que tener en cuenta que las especies de murciélagos, que se registraron en este trabajo, no se alimentaron únicamente de néctar-polen sino que en su dieta otros recursos como los frutos son componentes principales. La estructura trófica de la comunidad permite establecer que el néctar-polen no es el principal requerimiento sino que es un alimento ocasional. **Koopman (1981)** y **Thomas et al. (1984)** anotaron que las especies de murciélagos nectarívoros-polinívoros facultativas complementaban la fuente protéica con el consumo de insectos que atrapaban al visitar las flores.

Según **Catling (manuscrito, 1975)** los polinizadores grandes como las especies de *Artibeus* necesitan más carbohidratos para mantener su metabolismo estable, por consiguiente no pueden vivir solamente del consumo del néctar y del polen y acuden a otras fuentes de alimento como insectos y frutos. La observación anterior concuerda con los resultados de este trabajo, ya que junto con el recurso néctar-polen también fueron consumidos frutos e insectos.

*G. soricina* utiliza en su dieta frutos, néctar-polen e insectos, resultados que coinciden con los registrados por **Alvarez & González (1970)**, **Heithaus et al. (1975)** y **Rivas-Pava et al. (1996)**, que calificaron como oportunistas a los Glossophaginae al encontrar en su contenido estomacal restos de frutos, néctar-polen e insectos.

*C. perspicillata* es facultativa («oportunista») y aprovecha todos los recursos, en especial los abundantes (frutos y néctar-polen) como igualmente fue registrado por **Heithaus et al. (1975)**. Para *S. liliium* los frutos y el néctar-polen son el principal alimento, resultado también señalado por **Heithaus et al. (1975)** y por **Rivas-Pava et al. (1996)** que la consideran un consumidor importante de frutos en la época húmeda y de néctar en la época seca.

*U. bilobatum* y *U. magirostrum* consumen frutos, insectos y néctar-polen, dieta similar a la mencionada

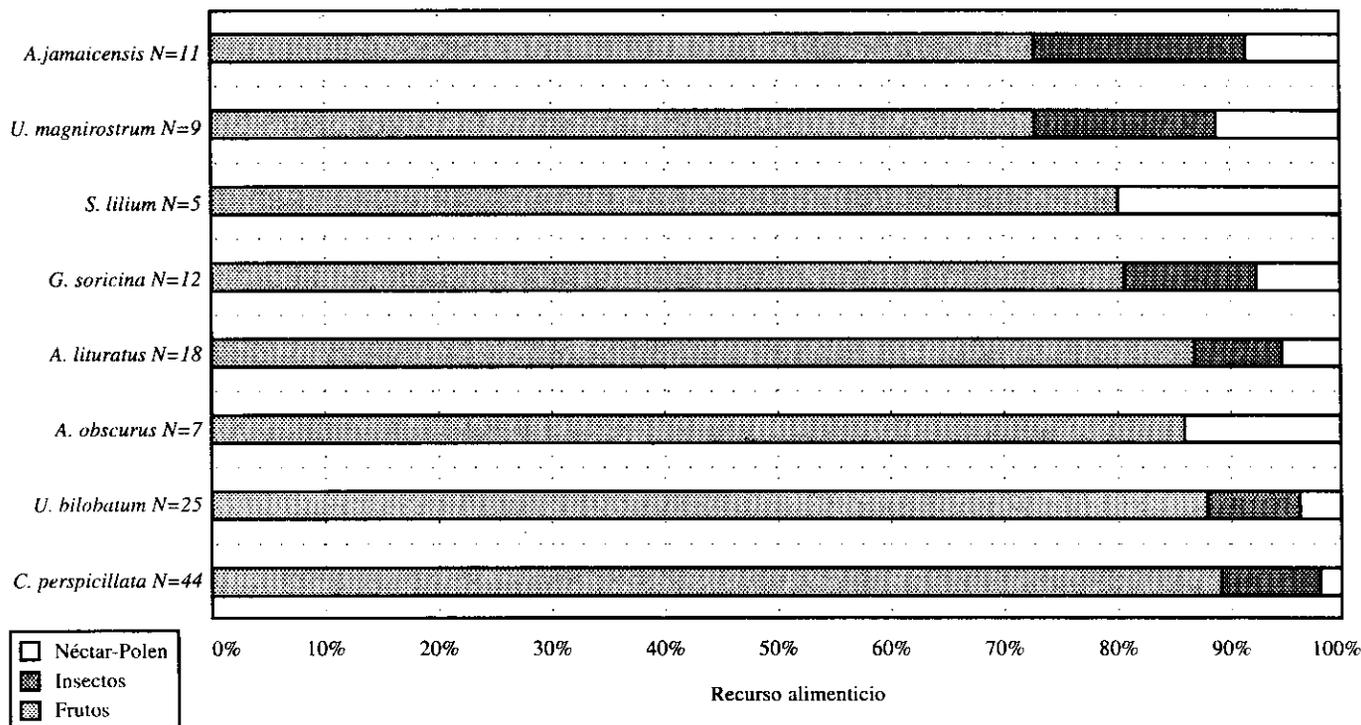
por **Eisenberg (1989)**, **Emmons & Feer (1990)** y por **Rivas-Pava et al. (1996)**

Debido a que la toma de muestras no se realizó durante un período de tiempo consecutivo, no se detectaron variaciones marcadas a lo largo del año en la dieta de los murciélagos. Sin embargo, *A. jamaicensis* y *C. perspicillata* tienden al consumo de frutos e insectos y *A. lituratus*, *U. bilobatum* y *U. magirostrum* al de néctar-polen durante la época de lluvias, este esbozo de patrón estacional detectado en el consumo de algunos recursos coincide con los registros de **Heithaus et al. (1975)**.

Hay que tener en cuenta que en el análisis del contenido estomacal es bastante improbable hallar néctar. **Catling (manuscrito, 1975)**, advirtió que en *C. perspicillata* y *G. soricina* era muy raro encontrar restos de insectos ya que sólo consumían la parte blanda y **Heithaus et al. (1975)** mencionan el paso rápido del polen por el aparato digestivo, sin embargo los resultados de nuestro estudio, muestran al polen y a los insectos como recursos utilizados por los murciélagos.

Aunque los valores de sobreposición de la comunidad (tablas 9, 10) no muestran competencia por los recursos, si se establecieron relaciones de competencia entre pares de especies. Es el caso de *A. lituratus* y *A. jamaicensis*, que sobreponen el nicho de las otras especies. La sobreposición de las especies del género *Artibeus* está determinada por el tamaño de sus individuos, por la estrategia de alimentación y por presentar una dieta poco especializada ya que consumen néctar-polen, frutos e insectos. Estas características les permiten adaptarse fácilmente a cambios en el ambiente, por consiguiente los individuos de este género son considerados dominantes (**Heithaus et al., 1975**). Nuestros resultados son preliminares por lo tanto para establecer competencia entre especies por el recurso alimenticio es necesario tener en cuenta aspectos como el estrato y la hora en que se efectúa.

Para clasificar a las especies como de comportamiento general («generalistas») o específico (especialistas) en cuanto a la alimentación, deben tener en cuenta factores como el número de individuos capturados por especie (depende de la estrategia de consumo), la disponibilidad del recurso alimenticio, la probabilidad de adhesión del polen al pelo del murciélago (depende del tipo de síndrome de polinización de la planta), el número de flores visitadas (depende de la estrategia de alimentación del murciélago y del síndrome de polinización de la planta), la hora de captura y la velocidad de digestión. Cada uno de estos factores ocasiona variaciones en la proporción de polen que se encuentra en cada especie como fue registrado



**Figura 2.** Composición de la dieta de las diferentes especies de murciélagos consumidores de néctar-polen. Serranía de la Macarena. Colombia 1991-1992.

igualmente por Heithaus et al. (1975) en *A. jamaicensis*, *A. lituratus*, *G. soricina*, *C. perspicillata* y *S. lilium*.

El polen de *Ochroma* cf. *lagopus* (Bombacaceae), especie polinizada por murciélagos (Heithaus et al., 1975), lo consumen *G. soricina*, *C. perspicillata* y *U. bilobatum* que son consideradas como sus polinizadores. La familia Leguminosae (en sentido amplio) presenta géneros con el síndrome de la quiropterofilia como *Bauhinia*, *Cassia* e *Inga* (Heithaus et al., 1975; Sazima & Sazima, 1977). Sin embargo, entre los palinómorfos identificados en el análisis no se encontró ninguno perteneciente a estos géneros.

El polen de Gramineae es transportado por el viento (síndrome de anemofilia). Sin embargo, sus granos son los más importantes para las ocho especies de murciélagos antófilos. Aunque en un comienzo, se asoció la presencia accidental de estos granos cuando los animales se alimentaban con recursos de otras especies vegetales de los estratos bajos y al consumo ocasional en el momento del acicalamiento, los hallazgos de granos de polen en el contenido estomacal y las observaciones en las sabanas del Parque Nacional Natural El Tuparro, Vichada, Colombia (Muñoz-Saba, en prep.) donde varias especies de murciélagos consumían polen de gramíneas, permiten concluir que estas plantas hacen parte de la dieta de los murciélagos. Aunque a primera vista re-

sulte muy particular este hallazgo, anteriormente Vogel (1958) había registrado en el pelo y en el contenido estomacal de los murciélagos granos de polen de plantas que no presentan las características propias del síndrome de la quiropterofilia como especies de Passifloraceae, Rutaceae, Guttiferae, Combretaceae y Sterculiaceae. Alfonso-B. & Cadena (1994) registraron polen de Gramineae y Passifloraceae en murciélagos del Parque Ucumarí, Colombia (2200-2450 m); Lemke (1984, 1985) observó a *G. soricina* consumiendo néctar y probablemente polen de la liana *Thunbergia grandiflora* (Acanthaceae) en un ambiente suburbano en los límites de la ciudad de Cartagena, Colombia (2 m); según el autor esta acción puede ser accidental en el momento de consumir los insectos que polinizan estas plantas, pero a la vez los murciélagos pueden polinizarla.

#### Agradecimientos

Los autores agradecen al Instituto de Ciencias Naturales (ICN) de la Universidad Nacional de Colombia por la colaboración durante el desarrollo de esta investigación al igual que al INDERENA. A Gary Stiles por su paciente y detallada revisión y sus comentarios que enriquecieron el manuscrito.

## Bibliografía

- Alfonso-B., A. & A. Cadena.** 1994. Composición y estructura trófica de la comunidad de murciélagos del Parque Regional Natural Ucumari. Págs. 361-373 *en*: J.O. Rangel-Ch. (ed.). Ucumari: un caso típico de la diversidad biótica andina. CARDER-Universidad Nacional, Pereira.
- Alvarez, T. & L. González.** 1970. Análisis polínico del contenido gástrico de murciélagos Glossophaginae de México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 18: 137-159.
- Amaya, M.** 1991. Análisis palinológico de la flora del Parque Nacional Natural Amacayacu (Amazonas) visitada por colibríes (Aves: Trochilidae). Trabajo de Grado, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 86 p.
- Eisenberg, J.F.** 1989. *Mammals of the neotropics: the northern neotropics.* The University of Chicago Press, Chicago. 449 p.
- Emmons, L.H. & F. Feer.** 1990. *Neotropical rainforest mammals.* The University of Chicago Press, Chicago. 281 p.
- Erdtman, G.** 1969. *Handbook of palynology, morphology - taxonomy - ecology.* An introduction to the study of pollen grains and spores. Hafner Publishing Company, New York. 486 p.
- Heithaus, E.R., T.H. Fleming & P.A. Opler.** 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology* 56 (4): 841-854.
- Ibáñez, C.** 1981. Biología y ecología de los murciélagos del Hato «El Frío». Doñana. *Acta Vertebrata* 8 (4): 1-271.
- Koopman, K.F.** 1981. The distributional patterns of New World nectar-feeding bats. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68 (2): 352-369.
- \_\_\_\_\_. 1982. Biogeography of the bats of South America. Págs. 273-302 *in*: M.A. Mares & H.H. Genoways (eds.). *Mammalian biology South America.* Spec. Publ. Sc. Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburg.
- Kuhry, P.** 1988. Paleobotanical-paleocological studies of tropical high Andean peatbog sections (Cordillera Oriental, Colombia). *The Quaternary of Colombia,* Amsterdam. 248 p.
- Lemke, T.O.** 1984. Foraging ecology of the long-nosed bat, *Glossophaga soricina*, with respect to resource availability. *Ecology* 65 (2): 538-548.
- \_\_\_\_\_. 1985. Pollen carrying by the nectar-feeding bat *Glossophaga soricina* in a suburban environment. *Biotropica* 17 (2): 107-111.
- Ludwig, J.A. & J.F. Reynolds.** 1988. *Statistical ecology: a primer on methods and computing.* John Wiley & Sons, New York. 337 p.
- Oppenheim, V.** 1941. Geología de la Cordillera Oriental entre los Llanos y el Magdalena. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales* 4 (14): 175-181.
- Rangel-Ch., J.O., M. Aguilar-P. & P. Lowy-C.** 1995. Parque Nacional Natural Sierra La Macarena. Págs. 112-120 *en*: J.O. Rangel-Ch. (ed.). Colombia: diversidad biótica I. Instituto de Ciencias Naturales-Universidad Nacional de Colombia, Santafé de Bogotá D.C.
- Rivas-Pava, P., P. Sánchez-Palomino & A. Cadena.** (En imprenta). Estructura trófica de la comunidad de quirópteros en bosques de galería en la Serranía de La Macarena (Meta-Colombia). *in*: H.H. Genoways & R. Baker (eds.). *Essays in honor to K. Knox, Jr.*
- Sánchez, H., J.I. Hernández, J.V. Rodríguez & C. Castaño.** 1990. Nuevos parques nacionales de Colombia. Instituto Nacional de los Recursos Naturales Renovables y del Ambiente-INDERENA. OP-Gráficas, Bogotá. 213 p.
- Sánchez-Palomino, P., P. Rivas-Pava & A. Cadena.** 1993. Composición, abundancia y riqueza de especies de la comunidad de murciélagos en bosques de galería en la Serranía de La Macarena (Meta-Colombia). *Caldasia* 17 (2): 301-313.
- Sazima, I.** 1976. Observations on the feeding habitats of phyllostomatid bats (*Carollia*, *Anoura*, and *Vampyrops*) in southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy* 57 (2): 381-382.
- \_\_\_\_\_. & M. Sazima. 1977. Solitary and group foraging: two flower-visiting patterns of the lesser spear-nosed bat *Phyllostomus discolor*. *Biotropica* 9 (3): 213-215.
- Thomas, D.W., B. Crawford, S. Eastman, R. Gloscheskie & M. Heir.** 1984. A reappraisal of the feeding adaptations in the hairs of nectar feeding bats. *Journal of Mammalogy* 65 (3): 481-484.
- Thomas, D.W.** 1988. Analysis of diets of plant-visiting bats. Págs. 211-220 *in*: T.H. Kunz (ed.). *Ecological and behavioral methods for the study of bats.* Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Vogel, M.** 1958. Fledermausblume in Südamerika. *Österreichischen Botanischen Zeitschrift* 491-530.