

2016

HISTORIA NATURAL

Volumen 4

1984

Número 5

ISSN 0326 - 1778

ESTRUCTURA DE UNA COMUNIDAD DE QUIROPTEROS NEOTROPICALES

Juan CARRANZA ALMANSA (1) y Luis M. ARIAS-DE-REYNA MARTINEZ (2)

SUMMARY:

Habitat selection by the species of a chiropteran community in the cattle ranch "El Frío" (Venezuela) is studied by sampling with mist nets. A high value of diversity is obtained, as well as a bigger proportion of insectivorous than frugivorous. The differences in the spacial niche width of the species are studied as well as, through multivariate analysis, their preferences of habitat in accordance with a series of variables previously established. Competition relations in the community, punctuals in the time, are discussed based on the results of habitat selection and on the differences in the diet and particle size availables in the bibliography.

RESUMEN:

Mediante muestreo con redes japonesas se estudia la selección de hábitat por parte de las especies que forman una comunidad de quirópteros en el hato "El Frío" (Venezuela). Se obtiene un alto valor de diversidad así como una mayor proporción de insectívoros que de frugívoros. Se estudian las diferencias en la amplitud del nicho espacial de las especies así como, mediante análisis multivariantes, sus preferencias de hábitat en base a una serie de variables previamente establecidas. Se discuten las relaciones de competencia de la comunidad, puntuales en el tiempo, basadas en los resultados de selección de hábitat y en las diferencias con respecto a la dieta y tamaño de partícula disponibles en la bibliografía.

INTRODUCCION

El funcionamiento de las complejas comunidades de quirópteros del neotrópico ha llamado profundamente la atención de los investigadores en los últimos años. En este sentido se han publicado trabajos tendentes a conocer los parámetros que causan la segregación y determinan la estructura de comunidades con altos valores de diversidad de especies. TAMSITT (1967) explica la coexistencia de las nutridas comunidades neotropicales en base a la diversidad de nichos disponibles y a la solapación de ellos, es decir, la coexistencia de especies con pocos recursos exclusivos. HANDLEY (1967) encuentra una segregación vertical de las especies dentro del bosque amazónico. McNAB (1971) establece como parámetros importantes en la repartición de recursos el tipo de alimento y el tamaño de partícula. En esta misma línea, FLEMING *et al.* (1972) realiza un estudio comparativo de tres comunidades de quirópteros de Centroamérica, aportando conocimientos sobre su estructura, ciclos reproductivos y patrones de actividad. Cabe destacar también en este sentido los trabajos de FENTON (1972), BLACK (1974), SMITH y GENOWAYS (1974), BONACCORSO (1975), HEITHAUS *et al.* (1975), FINDLEY (1976), LAVAL Y FITCH (1977) y FENTON

(1) Biología, Facultad de Veterinaria, Universidad de Extremadura, Cáceres, ESPAÑA.

(2) Cátedra de Fisiología Animal, Laboratorio de Etología, Facultad de Ciencias, Universidad de Córdoba, Córdoba, ESPAÑA.

Hist. Nat.	Corrientes	Argentina	v. 4	n. 5	pp. 33 - 48
------------	------------	-----------	------	------	-------------

y THOMAS (1980) entre otros; y sobre el comportamiento de forrajeo de especies determinadas, los de MORRISON (1975, 1978 y 1980) y BELL (1980).

En una publicación anterior (CARRANZA *et al.*, 1982) hemos estudiado el uso del espacio y movimientos en una comunidad de quirópteros neotropicales. El espacio, considerado como uno de los componentes del nicho ecológico, es necesario estudiarlo no solamente como una zona físicamente separable, sino además como un conjunto de características que definen el hábitat de cada especie.

En este trabajo estudiamos la componente espacial del nicho, lo que unido a los conocimientos que poseemos sobre la alimentación de las especies nos permite analizar la estructura, puntual en el tiempo, de la comunidad.

METODOS

El estudio se realizó en el hato "El Frío", en los llanos de Apure (Venezuela). Los métodos de trabajo han sido ya descritos anteriormente (CARRANZA *et al.*, 1982), con excepción de los siguientes puntos:

Una de las variables consideradas fue el tipo de red (T), de modo que el tipo 1 (T1) incluía a las redes situadas fuera de la cobertura vegetal (redes: 2, 7, 8, 12) y el tipo 2 (T2) a aquéllas situadas entre la vegetación de las "matas" (redes: 1, 3, 4, 5, 6, 9, 10, 11). La variable "paño de red" (P) se consideró de 1 a 4 en orden creciente de altura. La variable "agua" (A) se consideró en clases de valores en orden decreciente con la distancia a la misma.

De todas las especies capturadas desechamos algunas escasamente representadas, y reunimos en un solo grupo a la familia Molossidae, quedando 15 grupos o taxones de los cuales 14 son especies y 1 es familia (ver CARRANZA *et al.*, 1982, y Apéndice 1).

Los datos fueron procesados en el Centro de Cálculo de la Universidad de Sevilla utilizando el análisis en correspondencias (FERNANDEZ ALES *et al.*, 1977), el análisis factorial en agrupaciones (BMDP2M, DIXON, 1975), y el análisis discriminante (BMDP7M, DIXON, 1975).

RESULTADOS Y DISCUSION

Se obtuvo un total de 469 individuos pertenecientes a 26 especies (Fig. 1) lo que arroja un valor de diversidad (SHANNON y WEAVER, 1949: $H' = -\sum p_i \ln p_i$) de $H' = 2.411$ (Equitabilidad, PIELOU, 1969, $E = H'/H_{max}$, $E = 0.740$) para nuestra zona. Diversidad que es superior a las de otras comunidades de quirópteros que aparecen en la bibliografía (FLEMING *et al.*, 1972; BONACCORSO, 1975: Tabla I). La alta diversidad en una zona de extensión relativamente reducida como es el área de nuestro estudio, puede ser debida a la variedad de hábitats y recursos (TAMSITT, 1967); habiendo podido influir positivamente sobre el valor obtenido el hecho de haber muestreado en distintos tipos de hábitats (FLEMING *et al.*, 1972; HANDLEY, 1967), y negativamente el haber utilizado un solo método de captura (LAVAL y FITCH, 1977).

Siguiendo a GARDNER (1977) y a IBÁÑEZ (1979), hemos clasificado a las especies según sus hábitos alimenticios (Apéndice 1). Atendiendo a estos hábitos nos encontramos con una diversidad de especies insectívoras ampliamente superior a la de frugívoras (Tabla II). Este es un dato muy particular de la comunidad de quirópteros de "El Frío" que IBÁÑEZ (1979), que encuentra mayor proporción de individuos insectívoros que de frugívoros, atribuye a la ma-

spp

20

10

FIGUR

Rodman: bosq
(FLEMING *et al.*)

Sherman: bosq
(FLEMING *et al.*)

La Pacífica: b
(FLEMING *et al.*)

Barro Colorado
(BONACCORSO)

La Selva: bosq
(LAVAL y FITCH)

Monteverde: b
(LAVAL y FITCH)

El Frío: bosqu

TABLA I. Div

Inse

Fru

Tot

TAB

fren

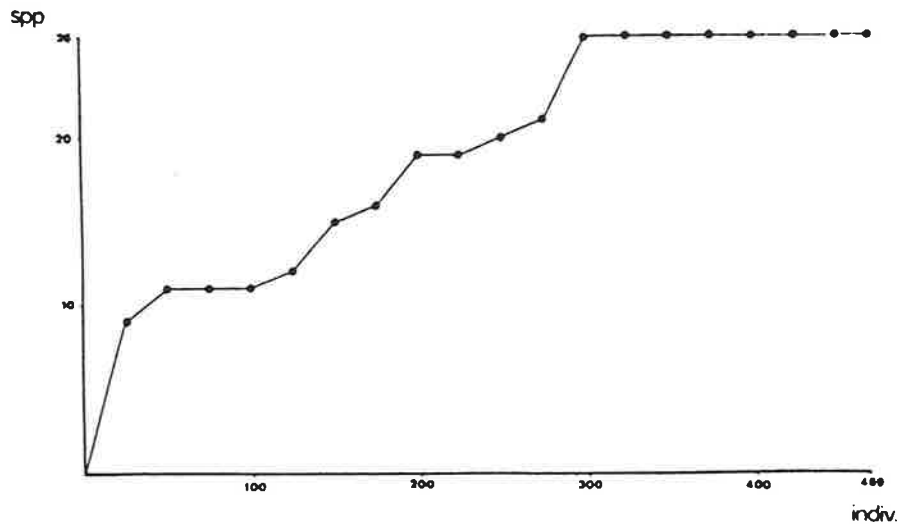


FIGURA 1. Representación gráfica del número de especies acumuladas con respecto al número de individuos capturados a lo largo del período de muestreo.

LOCALIDAD	ESTACION	Nº Especies	INDIV.	H'
Rodman: bosque seco tropical (FLEMING <i>et al.</i> , 1972)	Anual	27	1048	1'893
Sherman: bosque húmedo trop. (FLEMING <i>et al.</i> , 1972)	Anual	31	1128	1'979
La Pacífica: bosque ribereño (FLEMING <i>et al.</i> , 1972)	Anual	27	964	2'074
Barro Colorado: bosque húm. tropical (BONACCORSO, 1975)	Seca	25	304	2'147
	Transición	27	470	2'332
	Húmeda temprana	26	291	2'175
	Húmeda media	21	256	1'824
	Húmeda tardía	19	307	1'517
La Selva: bosque húmedo tropical (LAVAL y FITCH, 1977)	Anual	40	1208	2'69
	redes trampas	38	504	2'69
Monteverde: bosque húmedo subtropical (LAVAL y FITCH, 1977)	Anual	22	593	1'94
	redes trampas	14	330	1'94
El Frío: bosque seco tropical (este estudio)	Húmeda media	26	469	2'411

TABLA I. Diversidad de especies en algunas comunidades de murciélagos neotropicales, según datos bibliográficos y de este estudio.

	Nº Individuos	Nº especies	H'	E
Insectívoros	162 (34'5%)	15	1'757	0'649
Frugívoros	107 (22'8%)	4	0'818	0'590
Total área	469 (100 %)	26	2'411	0'740

TABLA II. Valores de diversidad (H') y de equitabilidad (E) de especies insectívoras frente a frugívoras. Se indican además estos valores para el total de las especies, de todos los grupos alimenticios, capturadas en el área de estudio.

ESPECIES	Mata	Sabana	Altura	Caño	NH	H'
<i>S. canescens</i> (Sc)	1'22		0'62		2	0'639
<i>N. albiventris</i> (Na)	5'83	1'45	0'22	15'29	4	0'836
<i>N. leporinus</i> (Nl)		0'73		18'82	2	0'159
<i>T. brasiliensis</i> (Tb)	0'63			0'39	2	0'665
<i>P. discolor</i> (Pd)	0'44				1	0'000
<i>P. elongatus</i> (Pe)	3'08			0'78	2	0'503
<i>P. hastatus</i> (Ph)	7'81				1	0'000
<i>T. cirrhosus</i> (Tc)	1'37			0'39	2	0'529
<i>A. jamaicensis</i> (Aj)	7'37		0'62	0'78	3	0'549
<i>S. lilium</i> (Sl)	3'53	0'73		0'39	3	0'708
<i>V. brachycephalus</i> (Vb)	0'50				1	0'000
<i>D. rotundus</i> (Dr)	9'18				1	0'000
<i>M. nigricans</i> (Mn)	0'52				1	0'000
<i>R. tumida</i> (Rt)	2'77				1	0'000
Molossidae (M)	0'42	0'36	1'53		3	0'873

TABLA III. Distribución de las 15 especies en estudio según los hábitats considerados, normalizada para 10 horas-red en cada hábitat. Se indica el número de hábitats (NH) en que fue capturada cada especie así como su amplitud de nicho espacial (H', SHANNON y WEAVER, 1949).

yor presencia en "El Frío" de espacios abiertos y desprovistos de bosque, además de la relativamente baja humedad de la zona, lo que según este autor aumenta la diversidad de nichos disponibles para las especies insectívoras, mientras que las áreas de bosque húmedo la aumentan para los frugívoros.

En la Tabla III se expresa la amplitud de nicho espacial (H') de los 15 taxones utilizados para el estudio (ver Métodos y CARRANZA *et al.*, 1982), en base a los 4 tipos de hábitats establecidos (Mata, Sabana, Altura y Caño). Así encontramos a Molossidae (H' = 0'873) y *Noctilio albiventris* (H' = 0'836) como taxones usuarios de una mayor diversidad de hábitats, seguidos de *Sturnira lilium* (H' = 0'708), *Tonatia brasiliensis* (H' = 0'665) y *Saccopteryx canescens* (H' = 0'639). Hemos de tener en cuenta, sin embargo que Molossidae es una familia, en la cual incluimos datos de 5 especies, y esto puede hacer que el valor de su amplitud de nicho espacial aparezca más alto a la hora de compararlo con el de nichos de especies aisladas.

Esta misma medida de la amplitud de nicho espacial (H'), para cada uno de los grupos alimenticios (Tabla IV), destaca a los insectívoros seguidos de los frugívoros. Este resultado pensamos se debe a que entre los primeros, además de existir especies típicas de cobertura vegetal, encontramos algunas que ocupan nichos en los espacios abiertos, frente a los frugívoros cuyos recursos se encuentran restringidos a las zonas con cubierta vegetal. Recordemos además que, como vimos anteriormente, los valores de diversidad de especies en nuestra área mantenían también este mismo orden, es decir insectívoros seguidos de frugívoros.

Para detectar la existencia de diferencias en la utilización de las diferentes características del hábitat por parte de las especies, hemos elaborado una matriz de frecuencias de captura de cada una de ellas para los distintos valores de las variables descritas en Métodos: cobertura del estrato vegetal en que está situada la red (C), cobertura del estrato que está sobre la red (S), tipo de red (T), paño de la red (P), fruto (yagrumo: Y), y agua (A).

Grupos alimenticios	Mata	Sabana	Altura	Caño	NH	H'
Insect. aéreos ráp.	0'42	0'36	1'53		3	0'872
Insect. aéreos lentos	10'53	1'45	1'28	16'07	4	0'983
Insect. terrestres	4'82			1'17	2	0'494
Total insectívoros	15'77	1'81	2'81	17'24	4	1'062
Frugívoros	11'53	1'09	0'62	1'17	4	0'713
Omnívoros	8'61				1	0'000
Ictiófagos		0'73		18'82	2	0'159
Hematófagos	9'18				1	0'000
Carnívoros	1'37			0'39	2	0'529

TABLA IV. Amplitud de nicho espacial (H') de los diferentes grupos alimenticios para los 4 hábitats considerados. Normalizado para 10 horas-red en cada hábitat. NH: nº de hábitats.

VARIABLES	F	GRADOS DE LIBERTAD	SIGNIFICAC.
T ₁	9'51	3 - 11	p < 0'01
Y ₁	4'12	3 - 10	p < 0'05
S ₃	6'60	3 - 07	p < 0'05
A ₁	12'01	3 - 04	p < 0'05

TABLA V. Resultados del análisis discriminante realizado a la matriz de frecuencias de captura de cada especie para cada uno de los valores de las variables del hábitat: valores de F para las variables significativas, en orden de entrada para la separación de los 4 grupos de especies.

Esta matriz ha sido sometida a un análisis factorial en agrupaciones cuyo dendrograma se presenta en la figura 2. A una distancia de amalgamación de 53'443 se separan dos grupos, A y B, netamente diferenciados. El grupo B está formado por *Noctilio leporinus*, *N. albiventris*, y Molossidae. Descendiendo a una distancia de amalgamación de 29'596 obtenemos una diferenciación dentro del grupo A, quedando como A₁ *Artibeus jamaicensis*, *Vampyrops brachycephalus*, *Phyllostomus hastatus*, *Saccopteryx canescens* y *Rhogeessa tumida*; y como A₂ el resto de las especies, es decir *Phyllostomus elongatus*, *Myotis nigricans*, *Trachops cirrhosus*, *Desmodus rotundus*, *Sturnira lilium*, *Phyllostomus discolor*, y *Tonatia brasiliensis*. A una menor distancia de amalgamación (25'064) encontramos al grupo A₁ escindido en dos, por un lado (A₁₁) *S. canescens*, *R. tumida* y *P. hastatus*, y por otro (A₁₂) *V. brachycephalus* y *A. jamaicensis*. Estas separaciones nos indican que existe una utilización diferente de las variables del hábitat por parte de las especies.

Con objeto de detectar la separación o solapamiento entre los cuatro grupos de especies antes descritos, hemos sometido la misma matriz a un análisis discriminante (Tabla V) a partir de cuyos resultados hemos calculado las elipses de equiprobabilidad para cada uno de los grupos, indicándonos que existe una clara separación de los mismos al nivel p < 0'05 (Fig. 3), produciéndose amplia solapación entre ellos al nivel p < 0'01.

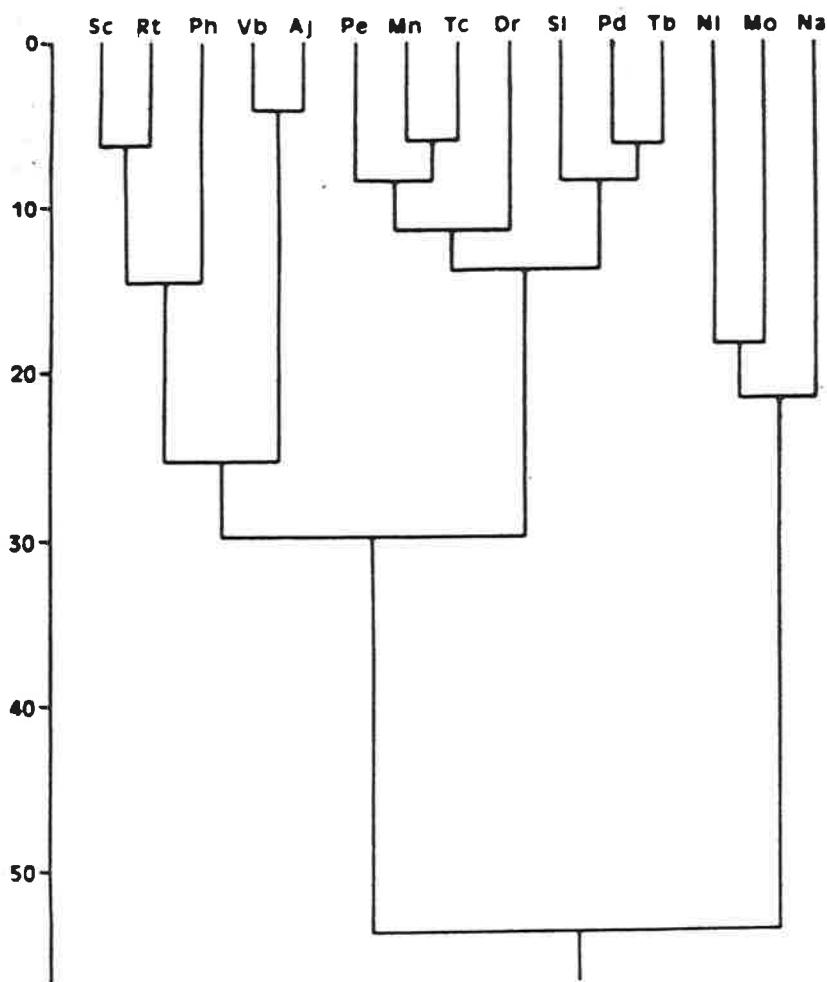


FIGURA 2. Dendrograma correspondiente al análisis factorial en agrupaciones efectuado a la matriz de frecuencias de captura de cada uno de los taxones para los diversos valores de las variables del hábitat.

Abreviaturas:

Sc	<i>Saccopteryx canescens</i>	Tc	<i>Trachops cirrhosus</i>
Rt	<i>Rhogeessa tumida</i>	Dr	<i>Desmodus rotundus</i>
Ph	<i>Phyllostomus hastatus</i>	Sl	<i>Sturnira lilium</i>
Vb	<i>Vampyrops brachycephalus</i>	Pd	<i>Phyllostomus discolor</i>
Aj	<i>Artibeus jamaicensis</i>	Tb	<i>Tonatia brasiliensis</i>
Pe	<i>Phyllostomus elongatus</i>	Nl	<i>Noctilio leporinus</i>
Mn	<i>Myotis nigricans</i>	Mo	Molossidae
		Na	<i>Noctilio albiventris</i>

Para determinar cuáles son las variables del hábitat que están afectando la separación de las especies hemos sometido a la matriz de frecuencia de captura de cada especie para cada uno de los valores de estas variables, a un análisis factorial en correspondencias. En la figura 4a hemos representado la distribución de las especies y de las variables (descompuestas en sus valores) en el plano definido por los ejes I y II del análisis. En el lado positivo se separan Molossidae, *N. albiventris* y *N. leporinus* (grupo B en el dendrograma de la Fig. 2), junto a las variables que nos indican ausencia de cobertura (T_1 , C_0 , S_0), ausencia de fruto (Y_0) y cercanía al agua (A_2 , A_3). El resto de las especies (grupo A) aparecen en

el la
otra
lium
a va
S₄)
el g
tum
bert
(Y₁
P
pres
ejes
po A
ram
de c
mod
las v

el lado negativo del eje I y asociadas a la cobertura vegetal (T_2 , C_5 , S_4 , entre otras). El grupo A_2 (*P. elongatus*, *M. nigricans*, *T. cirrhosus*, *D. rotundus*, *S. lilium*, *P. discolor* y *T. brasiliensis*) aparece en el lado positivo del eje II asociado a variables que indican vuelo a baja altura (P_1 , P_2) dentro de cobertura (C_4 , S_4) y con poca abundancia de fruto (Y_2). En el lado negativo del eje II aparece el grupo A_1 (*A. jamaicensis*, *V. brachycephalus*, *P. hastatus*, *S. canescens* y *R. tumida*) asociado a una mayor altura de vuelo (P_3 , P_4) dentro también de cobertura (C_3 , C_5 , S_2 , S_3) y, en general, con una abundancia de fruto algo mayor (Y_1 , Y_3 , Y_4).

Para diferenciar más claramente a los componentes del grupo A_1 , hemos representado la distribución de especies y variables en el plano formado por los ejes III y IV del mismo análisis (Fig. 4b). En esta representación aparece el grupo A_{12} (*A. jamaicensis* y *V. brachycephalus*) en el lado negativo del eje III; claramente separado del resto y asociado a las variables que indican valores altos de cobertura vegetal (C_5) y de abundancia de fruto (Y_4). Quedando de este modo todos los grupos que aparecían en el análisis de agrupaciones, asociados a las variables del hábitat que los separan.

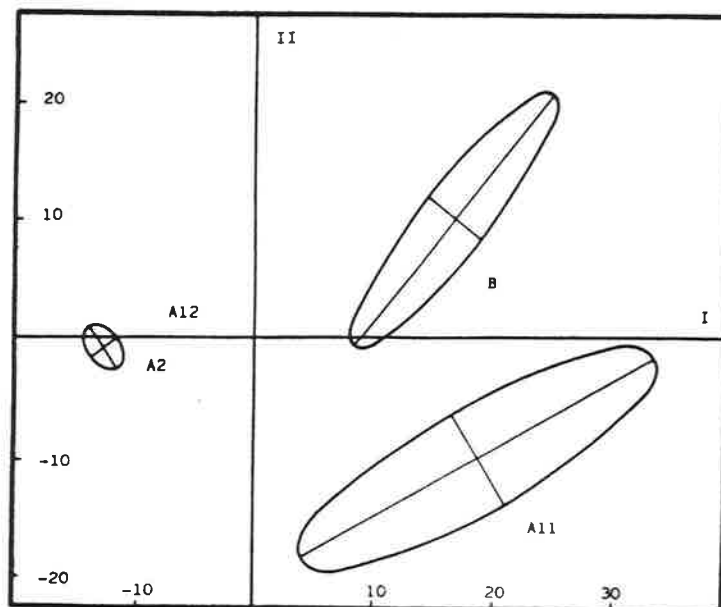


FIGURA 3. Elipses de equiprobabilidad al nivel $p < 0.05$ para los 4 grupos de especies, calculadas a partir de los resultados del análisis discriminante efectuado a la matriz de frecuencias de captura de cada especie para cada uno de los valores de las variables del hábitat.

Ecuaciones de los ejes de las elipses:

Grupo A_{11} :	Eje mayor	$1,83x + y + 19,68 = 0$
	Eje menor	$1,83x + y - 24,88 = 0$
Coordenadas del grupo A_{12} :	<i>V. brachycephalus</i>	$(-8,16, 2,83)$
	<i>A. jamaicensis</i>	$(-9,16, 2,64)$
Grupo A_2 :	Eje mayor	$0,66x - y - 20,13 = 0$
	Eje menor	$0,66x - y + 7,49 = 0$
Grupo B:	Eje mayor	$0,81x + y + 10,39 = 0$
	Eje menor	$0,81x + y - 23,39 = 0$

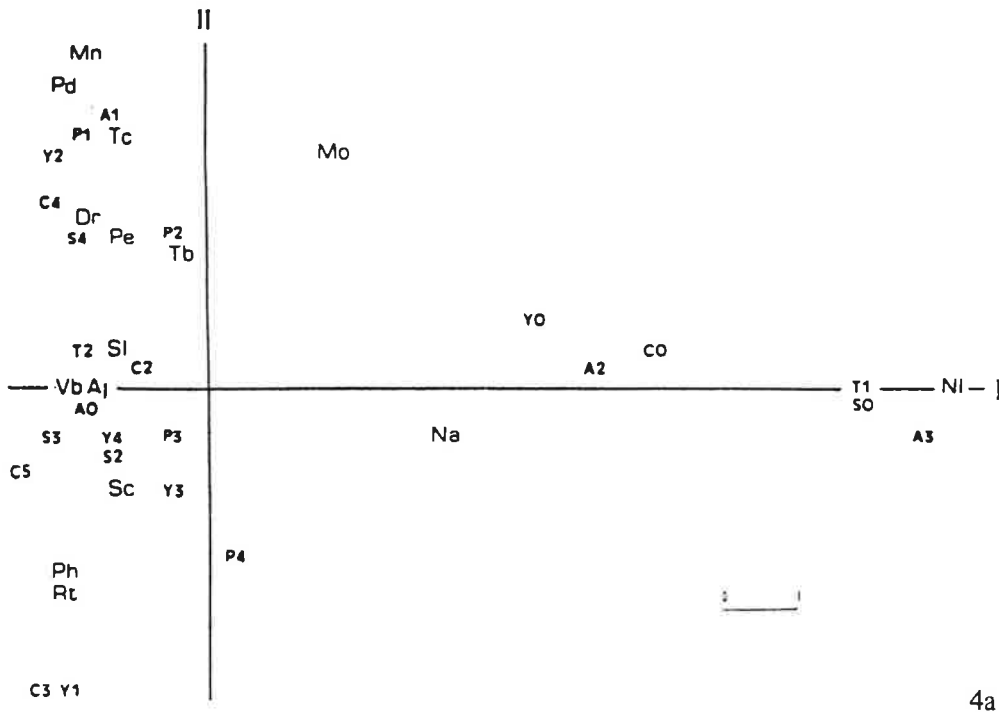


FIGURA 4. Análisis en correspondencias efectuado a la matriz de frecuencias de captura de cada especie para cada uno de los valores de las distintas variables del hábitat. Representación de especies y variables en los planos definidos por los ejes I y II (4a) y II y IV (4b) respectivamente.

				SIGNIFICACION (CUADRAS, 1981):			
EJE	VALOR PROPIO	% INERCIA	% INERCIA ACUMUL.	EJE	χ^2	GRADOS DE LIBERTAD	SIGNIFIC.
I	0,500	52,39	52,39	I	3866,00	36	$p < 0,001$
II	0,173	18,11	70,50	II	1337,64	34	$p < 0,001$
III	0,149	15,63	86,13	III	1152,07	32	$p < 0,001$
IV	0,055	5,77	91,90	IV	425,26	30	$p < 0,001$

CLAVE DE ESPECIES Y VARIABLES

- Sc *Saccopteryx canescens*
- NI *Noctilio leporinus*
- Na *Noctilio albiventris*
- Tb *Tonatia brasiliensis*
- Tc *Trachops cirrhosus*
- Ph *Phyllostomus hastatus*
- Pd *Phyllostomus discolor*
- Pe *Phyllostomus elongatus*
- Sl *Sturnira lilium*
- Aj *Artibeus jamaicensis*
- Vb *Vampyrops brachycephalus*
- Dr *Desmodus rotundus*
- Rt *Rhogeessa tumida*
- Mn *Myotis nigricans*
- M *Molossidae*

- P Paño de la red
- T Tipo de red
- C Cobertura del estrato vegetal en que está situada la red
- S Cobertura sobre la red
- Y Yagrumo
- A Agua

Si
to da
nos a
el nic
demo
tructu
El
semej
de las

VI -]

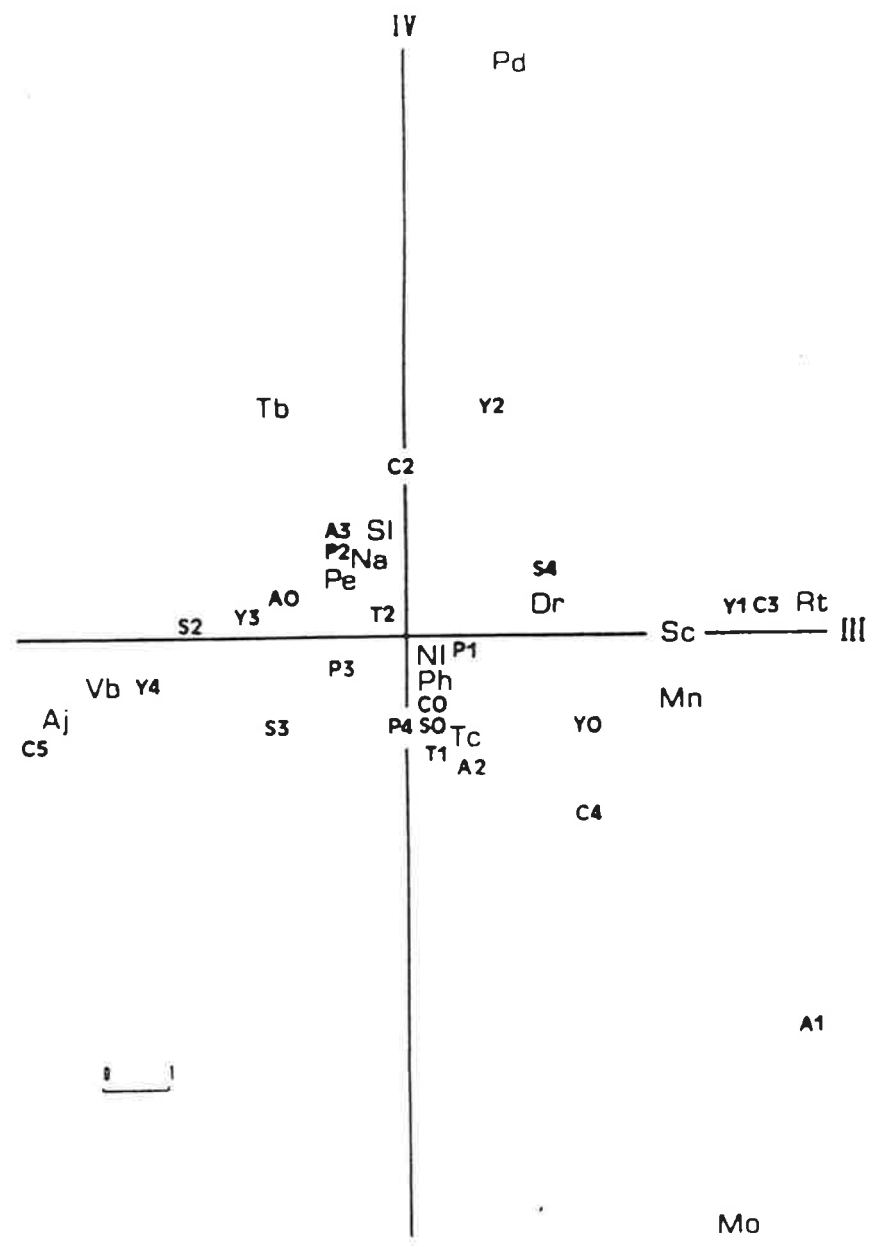
4a

especie
variables

FIC.

.001
.001
.001
.001

e está



Si tenemos datos sobre las componentes espacial y alimenticia en un momento dado del ciclo tanto anual como diario de una especie, podemos aproximarnos al conocimiento de su nicho ecológico en ese tiempo puntual. Conociendo el nicho ecológico de cada una de las especies que forman una comunidad, podemos estudiar la segregación o competencia de las mismas y, en suma, la estructura de dicha comunidad (PIANKA, 1981).

El análisis en agrupaciones (Fig. 2) reúne a las especies que utilizan hábitats semejantes. Según esto, los conocimientos que poseemos sobre la alimentación de las distintas especies pueden darnos una idea sobre la segregación o posible

competencia entre aquéllas que son muy similares en su nicho espacial. HUTCHINSON (1959) señala que en comunidades de aves de zonas templadas el cociente entre las dimensiones lineales de especies que tienen necesidades alimenticias similares ha de ser superior a $1'26$, ó a $2'0 = (1'26)^3$ si es en peso, para que puedan segregarse por el tamaño de partícula. En zonas tropicales el valor de ese cociente es inferior tanto en aves (KLOPFER y MacARTHUR, 1961) como en murciélagos (TAMSITT, 1967) oscilando entre $1'06$ y $1'16$ en medidas lineales. Para segregar las especies en comunidades de murciélagos se han utilizado dimensiones lineales (TAMSITT, 1967; FENTON, 1972; FLEMING *et al.*, 1972; SMITH y GENOWAYS, 1974) y peso (McNAB, 1971; BONACCORSO, 1975; FENTON, 1975; IBÁÑEZ, 1979). Nosotros utilizaremos el peso medio de cada especie, extraído de IBÁÑEZ (1979) (Tabla VI), y la relación de pesos de valor $2'0$ como suficiente para considerar que existe segregación en función del tamaño de partícula. Pasemos a continuación a ocuparnos de cada una de las especies que aparecen en el dendrograma que estudiamos (Fig. 2).

<i>S. canescens</i>	3'78
<i>N. albiventris</i>	29'80
<i>N. leporinus</i>	78'80
<i>T. brasiliensis</i>	11'67
<i>P. discolor</i>	38'10
<i>P. elongatus</i>	43'21
<i>P. hastatus</i>	94'90
<i>T. cirrhosus</i>	36'54
<i>S. lilium</i>	17'13
<i>V. brachycephalus</i>	13'30
<i>A. jamaicensis</i>	37'48
<i>D. rotundus</i>	32'30
<i>M. nigricans</i>	4'40
<i>R. tumida</i>	3'58
Molossidae:	
<i>Molossops planirostris</i>	11'71
<i>M. teminckii</i>	6'36
<i>Eumops bonariensis</i>	9'02
<i>E. glaucinus</i>	38'05
<i>Molossus molossus</i>	14'18

TABLA VI. Pesos medios de las especies capturadas, expresados en gramos. Extraído de IBÁÑEZ (1979).

Dentro del grupo de especies A₁₁, *S. canescens* y *R. tumida* aparecen muy cercanos. Ambos son insectívoros aéreos de vuelo lento y de tamaño muy similar (relación de pesos = $1'06$). La inexistencia de datos en la bibliografía referentes al comportamiento de caza de estas especies no nos permite postular una segregación en este aspecto. Sin embargo pensamos que *S. canescens* utiliza más el "aire libre", coincidiendo con HANDLEY (1976), que *R. tumida*, y si tenemos en cuenta que buena parte de las capturas de *S. canescens* entre la cobertura vegetal pueden deberse a movimientos relacionados con los lugares de reposo diurno (CARRANZA *et al.*, 1982), es posible que al comparar la activi-

dad ex
que inc
P. hast
mentici
menta
1975; C
un inse
so, ader
mente
ciones d
V. br
cuanto
SO, 19
RRANZ
servan d
te el vu
tran un
fruto tr
gregada
mos ob
taban fr
idea, A.
de peso
V. brach
pa, y qu
chyceph
sis (72 c
Dentr
clusivo
que se
GREEN
WEL y
clamer
nivora
1972; H
VALDE
frutos:
1972; H
1967), y
bles, lo
(TAMSIT
hace pen
sotobosq
elongatus
hace de
brasiliens
WILSON
peso (3,2
el tamaño
liensis) es

dad exclusiva de forrajeo de ambas especies aparezcan más diferencias de las que indica el dendrograma del análisis factorial en agrupaciones que nos ocupa. *P. hastatus* aparece también cercano a estas dos especies pero sus hábitos alimenticios son distintos ya que se trata de una especie omnívora. Cuando se alimenta de frutos se comporta como un frugívoro de copa (BONACCORSO, 1975; CARRANZA *et al.*, 1982) y cuando lo hace de insectos los captura como un insectívoro terrestre (GARDNER, 1977; IBAÑEZ, 1979). En este último caso, además de la técnica de captura, el tamaño de partícula lo mantiene claramente separado de las dos especies anteriores (*S. canescens* y *R. tumida*; relaciones de pesos de 25,1 y 26,5 respectivamente).

V. brachycephalus y *A. jamaicensis* (grupo A_{1 2}) aparecen muy cercanos en cuanto a la selección de hábitat. Ambos son frugívoros de copa (BONACCORSO, 1975) que utilizan en gran medida el yagrumo (*Cecropia peltata*) (CARRANZA *et al.*, 1982). HEITHAUS *et al.* (1975) y BONACCORSO (1975) observan que algunas especies de murciélagos frugívoros transportan frutos durante el vuelo para comerlos en lugares distintos a donde los han cogido, y encuentran una correlación positiva y significativa entre el peso del murciélago y el del fruto transportado, añadiendo que es posible que las especies se encuentren segregadas debido al tamaño de los frutos que seleccionan. En nuestro estudio hemos observado que algunos ejemplares de *A. jamaicensis* y *P. hastatus* transportaban frutos de yagrumo en el momento de caer en la red. Si admitimos esta idea, *A. jamaicensis* y *V. brachycephalus* estarían bien separados por la relación de pesos (2,82). De todos modos, pensamos que es posible que *A. jamaicensis* y *V. brachycephalus* compitan por el yagrumo y en general por los frutos de copa, y que sea ésta una de las presiones que expliquen el bajo número de *V. brachycephalus* (sólo 4 capturas) en la zona, frente a la abundancia de *A. jamaicensis* (72 capturas).

Dentro del grupo siguiente de especies (A₂) encontramos un hematófago exclusivo (*D. rotundus*; VILLA *et al.*, 1969; GARDNER, 1977) y un carnívoro que se alimenta fundamentalmente de anfibios (*T. cirrhosus*; GOODWIN y GREENHALL, 1961; VALDEZ y LAVAL, 1971; FLEMING *et al.*, 1972; HOWEL y BURCH, 1974; GARDNER, 1977; IBAÑEZ, 1979; TUTTLE, 1982) claramente separables del resto en base a su dieta. *P. discolor* es una especie omnívora (insectos: CARVALHO, 1961; ARATA *et al.*, 1967; FLEMING *et al.*, 1972; HOWEL y BURCH, 1974; polen y néctar: CARVALHO, 1960 y 1961; VALDEZ, 1970; HOWEL y BURCH, 1974; HEITHAUS *et al.*, 1974 y 1975; frutos: GOODWIN y GREENHALL, 1961; VILLA, 1966; FLEMING *et al.*, 1972; HOWEL y BURCH, 1974; materia vegetal sin especificar: ARATA *et al.*, 1967), y por tanto capaz de adaptar su dieta en función de los recursos disponibles, lo que disminuye su competencia con otras especies de dieta más estricta (TAMSITT, 1967). No obstante, el bajo número de capturas de esta especie nos hace pensar que es posible que exista competencia con *S. liliun* (frugívoro de sotobosque; BONACCORSO, 1975) cuando se alimenta de frutos y/o con *P. elongatus* (insectívoro terrestre, VALDEZ, 1970; IBAÑEZ, 1979) cuando lo hace de insectos (relación de pesos 1,13). Con los otros dos insectívoros (*T. brasiliensis*: insectívoro terrestre; *M. nigricans*: insectívoro aéreo de vuelo lento; WILSON, 1973; GARDNER, 1977; IBAÑEZ, 1979) guarda unas relaciones de peso (3,26 y 8,65 respectivamente) suficientes para pensar que se segregan por el tamaño de partícula. Los dos insectívoros terrestres (*P. elongatus* y *T. brasiliensis*) están claramente separados por el tamaño (relación de pesos 3,70), y

ambos también con *M. nigricans* (relación de pesos de 9,82 y 2,65 respectivamente) además de por la técnica de caza.

El grupo siguiente (B), *N. leporinus*, Molossidae, y *N. albiventris*, aparece netamente distanciado del resto (distancia de amalgamación de 53'443), e incluso existe una notable separación entre las tres especies que lo componen pero no suficiente como para separarlas entre sí (Fig. 3). No obstante, difieren claramente en sus hábitos alimenticios ya que se trata de un ictiófago, una familia de insectívoros de vuelo rápido, y un insectívoro aéreo de vuelo lento que se alimenta en buena medida de insectos acuáticos, respectivamente (VAUGHAN, 1966; IBÁÑEZ, 1979; WHITAKER y FINDLEY, 1980). Recordemos, por otra parte, que Molossidae es una familia con un considerable número de especies (unas 80 descritas, de las cuales 7 se encuentran en "El Frío" según IBÁÑEZ, 1979, y 5 fueron capturadas por nosotros) que deben guardar entre sí unas distancias que las segreguen, y que no hemos podido estudiar debido al tamaño excesivamente pequeño de la muestra obtenida de ellas. No obstante, los pesos de las especies capturadas de esta familia (Tabla VI) reflejan tamaños en general demasiado similares como para que exista una segregación en función del tamaño de partícula. Futuros estudios sobre técnicas de caza, alimentación, y selección de hábitat, deberán aportar los conocimientos necesarios para comprender las relaciones entre los miembros de esta interesante familia, lo que quizás aporte un índice de segregación utilizable para otras especies dadas sus similitudes en tamaños y técnicas de captura.

Por último, hemos de tener en cuenta que las especies a que nos hemos venido refiriendo no son las únicas que están presentes en el área de estudio. Un total de 8 especies de las que se han encontrado en esta área no han sido consideradas debido a su baja representación. De todos modos cabe pensar, para estas 8 especies, que, a menos que la técnica de muestreo sea excesivamente selectiva, su número poblacional en nuestra área es muy pequeño; y en este sentido coinciden con las más bajamente representadas en IBÁÑEZ (1979) para "El Frío".

CONCLUSIONES

En nuestra área existe una alta diversidad de especies así como un claro predominio de los insectívoros frente a los frugívoros.

Cada especie estudiada presenta una amplitud particular del nicho espacial.

Existen diferencias en las características del hábitat seleccionado por las especies de la comunidad, pudiendo establecerse al menos los siguientes grupos:

A_{1 1}: especies que vuelan entre la copa de los árboles (*S. canescens*, *R. tumida*, *P. hastatus*).

A_{1 2}: frugívoros de copa (*V. brachycephalus*, *A. jamaicensis*).

A₂: especies que vuelan a baja altura, dentro de la cobertura vegetal (*P. elongatus*, *M. nigricans*, *T. cirrhosus*, *D. rotundus*, *S. liliun*, *P. discolor*, *T. brasiliensis*).

B: especies de espacios abiertos (*N. albiventris*, Molossidae, *N. leporinus*).

Se discuten las relaciones de competencia y segregación para cada una de las especies que forman la comunidad.

AGRADECIMIENTOS

A la Estación Biológica de Doñana (Sevilla - España) y al Departamento de Recursos Naturales Renovables de la Universidad Simón Bolívar (Caracas - Venezuela), especialmente a los Dres. MARCANO y AYARZAGÜENA, por las facilidades y material proporcionados para la realización de este trabajo. Al Centro de Cálculo de la Universidad de Sevilla, donde se realizó el tratamiento matemático de los datos. A las personas de la Estación Biológica "El Frío": Esteban TORRES, R. DEL CAMPO, B. BUSTO, C. RAMO, A. GONZALEZ.

Este trabajo forma parte de la Tesis de Licenciatura de J. CARRANZA. Los gastos ocasionados por el traslado hasta la zona de estudio, no han sido cubiertos por ninguna entidad pública ni privada, habiendo corrido en su totalidad por cuenta del autor de la citada Tesis.

BIBLIOGRAFIA

- ARATA, A.A.; J.B. VAUGHN y M.E. THOMAS, 1967. Food habits of certain Colombian bats. *J. Mamm.*, 48: 635 - 655.
- BELL, G.P. 1980. Habitat use and response to patches of prey by desert insectivorous bats. *Can. Jour. Zool.*, 58 (10): 1876 - 1883.
- BLACK, H.L. 1974. A north temperate bat community: structure and prey populations. *J. Mamm.*, 55: 138 - 157.
- BONACCORSO, F.J. 1975. Foraging and reproductive ecology in a community of bats in Panama. Tesis doctoral, Univ. Florida.
- CARRANZA, J.; L. ARIAS-DE-REYNA y C. IBAÑEZ, 1982. Uso del espacio y movimientos en una comunidad de quirópteros neotropicales. *Hist. Nat.*, 2 (21): 177 - 190.
- CARVALHO, C.T. de, 1960. Das visitas de morcegos as flôres (Mammalia: Chiroptera). *An. Acad. Bras. Cienc.*, 32: 359 - 377.
- CARVALHO, C.T. de, 1961. Sôbre os habitos alimentares de Phyllostomides. *Rev. Biol. Trop. Costa Rica*, 9: 53 - 60.
- CUADRAS, C.M., 1981. Métodos de análisis multivariante. Ed. Universitaria de Barcelona (EUNIBAR). Barcelona. 642 pp.
- DIXON, W.J., 1975. BMDP Biomedical Computer Programs. Univ. Cal. Press, Los Angeles, 792 pp.
- FENTON, M.B., 1972. The structure of aerial feeding bat faunas as indicated by ears and wing elements. *Can. J. Zool.*, 50 (3): 287 - 296.
- FENTON, M.B. y D.W. THOMAS, 1980. Dry-Season Overlap in Activity Patterns Habitat Use, and Prey Selection by Sympatric African Insectivorous Bats. *Biotropica*, 12 (2): 81 - 90.
- FERNANDEZ ALES, R.; F. SANCHO ROYO y A. TORRES MARTINEZ, 1977. Introducción al análisis multivariante. Publ. Dept. Ecología, Univ. de Sevilla.
- FINDLEY, J.S., 1976. The structure of bats communities. *Amer. Natur.*, 110: 129 - 139.
- FLEMING, T.H.; E.T. HOOPER y D.E. WILSON, 1972. Three Central American Bat Communities: Structure, Reproductive Cycles and Movement Patterns. *Ecology*, 53: 555 - 569.
- GARDNER, A.L., 1977. Feeding habits. En *Biology of bats*, Part II, Spec. Publ. Mus. Tex. Tech. Univ., 13: 293 - 350.
- GOODWIN, G.G. y A.M. GREENHALL, 1961. A review of the bats of Trinidad and Tobago. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 122: 187 - 302.
- HANDLEY, C.O., 1967. Bats of the canopy of an amazonian forest. *Atas do Simpósio sôbre*

- a Biota Amazónica, 5: 211 - 215.
- HANDLEY, C.O., 1976. Mammals of the Smithsonian Venezuelan Project. Brigham Young Univ. Sci. Bull., Biol. Ser., 20 (5): 1 - 91.
- HEITHAUS, E.R.; T.H. FLEMING y P.A. OPLER, 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology*, 56: 841 - 854.
- HEITHAUS, E.R.; P.A. OPLER y H.G. BAKER, 1974. Bat activity and pollination of *Bahinia pauletia*: Plant-pollinator coevolution. *Ecology*, 55: 412 - 419.
- HOWEL, D.J. y D. BURCH, 1974. Food habits of some Costa Rican bats. *Rev. Biol. Trop.*, 21: 281 - 294.
- HUTCHINSON, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or Why are there so many kinds of animals? *Amer. Natur.*, 93: 145 - 159.
- IBAÑEZ, C., 1979. *Biología y Ecología de los murciélagos del hato "El Frío", Apure, Venezuela*. Tesis doctoral. Univ. Politéc. Madrid.
- KLOPFER, P.H. y R.H. MacARTHUR, 1961. On the causes of tropical species diversity: niche overlap. *Amer. Nat.*, 95: 223 - 226.
- LAVAL, R.K. y H.S. FITCH, 1977. Structure, Movements and Reproduction in three Costa Rican bat communities. *Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, 69: 1 - 28.
- McNAB, B.X., 1971. The structure of tropical bat faunas. *Ecology*, 52: 352 - 358.
- MORRISON, D.W., 1975. *Foraging behavior and feeding ecology of a neotropical fruit bat Artibeus jamaicensis*. Unpubl. Ph.D. disert., Cornell Univ., Ithaca, 101 pp.
- MORRISON, D.W. 1978. Lunar phobia in a neotropical fruit bat, *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Anim. Behav.*, 26: 852 - 855.
- MORRISON, D.W., 1980. Foraging and day-roosting dynamics of canopy fruit bats in Panama. *J. Mamm.*, 61 (1): 20 - 29.
- PIANKA, E.R., 1981. Competition and Niche Theory; en R.M. MAY Ed. *Theoretical Ecology: principles and applications*. Blackwell Sci. Publ., 2ª Ed., 489 pp.
- PIELOU, E.C., 1969. *An introduction to mathematical Ecology*. Wiley-Interscience, New York, 286 pp.
- SHANNON, C.E. y W. WEAVER, 1949. *The mathematical theory of communication*. Univ. Ill. Press, Urbana, 117 pp.
- SMITH, J.D. y H.H. GENOWAYS, 1974. Bats of Margarita island, Venezuela, with zoogeographic comments. *Bull. South. Cal. Acad. of Sciences*, 73 (2): 64 - 79.
- TAMSITT, J.R., 1967. Niche and Species Diversity in Neotropical Bats. *Nature*, 213: 784 - 786.
- TUTTLE, M.D., 1982. The Amazing Frog-Eating Bat. *Nat. Geographic*, 161 (1): 78 - 91.
- VALDEZ, R., 1970. *Taxonomy and geographic variation of the bats of the genus Phyllostomus*. Tesis doctoral, Texas A & M Univ.
- VALDEZ, R. y R.K. LAVAL, 1971. Records of bats from Honduras and Nicaragua. *J. Mamm.*, 52: 247 - 250.
- VAUGHAN, T.A., 1966. Morphology and flight characteristics of molossid bats. *J. Mamm.*, 47: 247 - 260.
- WHITAKER, J.O. y J.S. FINDLEY, 1980. Foods eaten by some bats from Costa Rica and Panama. *J. Mamm.*, 61 (3): 540 - 543.
- VILLA, R.B., 1966. *Los murciélagos de México*. Univ. Nac. Autón. México, 491 pp.
- WILSON, D.E., 1973. Bat faunas: a trophic comparison. *Systematic Zool.*, 22: 14 - 29.

APENDICE 1

Clasificación de las especies capturadas según sus hábitos alimenticios. Tomado de GARDNER (1977) y de IBÁÑEZ (1979).

(x) Taxones utilizados para los análisis multivariantes.

Insectívoros aéreos de vuelo rápido	Frugívoros
(x) Fam. Molossidae	Fam. Phyllostomatidae
<i>Molossops temminckii</i>	(x) <i>Sturnira lilium</i>
<i>Molossops planirostris</i>	(x) <i>Artibeus jamaicensis</i>
<i>Molossus molossus</i>	<i>Uroderma magirostrum</i>
<i>Eumops bonariensis</i>	(x) <i>Vampyrops brachycephalus</i>
<i>Eumops glaucinus</i>	Omnívoros
Insectívoros aéreos de vuelo lento	Fam. Phyllostomatidae
Fam. Emballonuridae	(x) <i>Phyllostomus discolor</i>
<i>Rhynchonycteris naso</i>	(x) <i>Phyllostomus hastatus</i>
<i>Saccopteryx leptura</i>	<i>Carollia perspicillata</i>
(x) <i>Saccopteryx canescens</i>	<i>Glossophaga longirostris</i>
Fam. Vespertilionidae	Ictiófagos
(x) <i>Rhogeessa tumida</i>	Fam. Noctilionidae
(x) <i>Myotis nigricans</i>	(x) <i>Noctilio leporinus</i>
<i>Lasiurus borealis</i>	Hematófagos
Fam. Noctilionidae	Fam. Phyllostomatidae
(x) <i>Noctilio albiventris</i>	(x) <i>Desmodus rotundus</i>
Insectívoros terrestres	Carnívoros
Fam. Phyllostomatidae	Fam. Phyllostomatidae
(x) <i>Tonatia brasiliensis</i>	(x) <i>Trachops cirrhosus</i>
<i>Micronycteris minuta</i>	
(x) <i>Phyllostomus elongatus</i>	

V REUNION ARGENTINA DE ORNITOLOGIA SAN CARLOS DE BARILOCHE – ARGENTINA

17 al 21 de septiembre de 1984

Informes:

Asociación Ornitológica del Plata

Casilla de Correo 3368

Correo Central

1000 Buenos Aires, ARGENTINA.

Comisión local:

Eduardo HEBER, Presidente Comisión Organizadora

Casilla de Correo 804

8400 San Carlos de Bariloche, Río Negro, ARGENTINA.