CARACTERIZACIÓN DEL ENSAMBLAJE DE MURCIÉLAGOS ASOCIADO A TRES CUEVAS CON INTERVENCIÓN ANTRÓPICA Y SUS ALREDEDORES, EN EL ÁREA DE INFLUENCIA DEL ENCLAVE SECO DEL CHICAMOCHA, SANTANDER

CHRISTIAN DAVID CABRERA OJEDA

UNIVERSIDAD DE NARIÑO
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE BIOLOGIA
SAN JUAN DE PASTO
2013

CARACTERIZACIÓN DEL ENSAMBLAJE DE MURCIÉLAGOS ASOCIADO A TRES CUEVAS CON INTERVENCIÓN ANTRÓPICA Y SUS ALREDEDORES, EN EL ÁREA DE INFLUENCIA DEL ENCLAVE SECO DEL CHICAMOCHA, SANTANDER

CHRISTIAN DAVID CABRERA OJEDA

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

DIRECTORES:

M.Sc. JHON JAIRO CALDERÓN LEYTON

Magíster en Ciencias Biológicas

B.Sc. MANUEL ANDRES RODRÍGUEZ ROCHA

Biólogo

UNIVERSIDAD DE NARIÑO
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE BIOLOGIA
SAN JUAN DE PASTO
2013

"Las ideas y conclusiones aportadas en el trabajo de grado, son responsabilidades exclusivas del autor".

Artículo 1º del acuerdo No. 324 de Octubre 11 de 1966, emanado del Honorable Consejo Directivo de la Universidad de Nariño.

	Nota de Aceptació
-	
-	
-	
	JHON JAIRO CALDERÓN LEYTÓ
	Director
	Director.
MAN	UEL ANDRÉS RODRÍGUEZ ROCH
	Director
	Director
	ELKIN ALEXI NOGUERA URBAN
-	Jurado
	ourado
	LUIS GONZALO LASSO LASSO
-	LUIS GONZALO LASSO LASSO

AGRADECIMIENTOS

A la Fundación Chimbilako y a la organización Bat Conservation International (BATCON) por la financiación del trabajo, y por darme esta oportunidad única de conocer lugares, gente y murciélagos que nunca imaginé, gracias por su paciencia y apoyo.

A la Universidad de Nariño por ayudarme en el proceso de convertirme en profesional.

A Manuel Rodríguez-Rocha y Santiago Castillo, por su comprensión, orientación y tiempo para llevar a cabo esta investigación.

A Jhon Jairo Calderón por el apoyo que me dio para realizar este trabajo.

A los habitantes de San Gil, Curití y Páramo, especialmente a doña Gloria, Cristian, Edison, Juan Carlos, Paula y Juan que me hospedaron y me mostraron la calidez de la gente de Santander.

A Jafet Nassar, Ariany García, Miguel Rodríguez, Diana Cardona y Jairo Pérez por proporcionarme los datos para culminar con éxito mi trabajo.

Especialmente a mis padres Guillermo y Josefina, a mis hermanos Wilson y Claudia, a mi sobrino Juan Felipe y a mi cuñada Catherine por ser los motores de mi vida y darme su amor incondicional.

A María Luisa Riascos, por acompañarme durante años y compartir conmigo momentos irrepetibles.

A mis tíos que me han apoyado incondicionalmente.

A mis amigos que me dieron todo su apoyo, Ana, Gabo, Viki, Darío, Lizeth, Eliana, Francis, Diana, Raquel, Iván y Vanesa.

A mis jurados, Elkin y Luis, que me enseñaron la vida de Biólogo y con los que aprendí la pasión por los mamíferos.

DEDICATORIA

A mis padres Guillermo y Josefina, porque a pesar de todas las dificultades, con su ejemplo y su amor me enseñaron a no bajar la cabeza, a ser fuerte y luchar por mis metas.

A mis hermanos Wilson y Claudia, y a mi cuñada Catherine por ser mis segundos papás, por darme todo su amor en cada palabra y cada acción.

A mi sobrino Juan Felipe, por tenerme tanta paciencia, y por ser el ser humano más generoso que conozco, gracias.

A María Luisa, por forjar conmigo ese lazo tan fuerte y por compartir conmigo su cariño y su alegría.

A los murciélagos, nuestros ángeles nocturnos.

CONTENIDO

	Pag.
INTRODUCCIÓN.	16
1. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN.	19
2. OBJETIVOS.	20
2.1 OBJETIVO GENERAL.	20
2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.	20
3. HIPÓTESIS.	21
4. ANTECEDENTES.	22
4.1 ECOLOGÍA DE MURCIÉLAGOS EN BOSQUES SECOS TROPICALES.	22
4.2 BIOESPELEOLOGÍA EN COLOMBIA.	23
4.3 INVESTIGACIONES DE MURCIÉLAGOS EN SANTANDER.	24
5. MARCO TEÓRICO.	26
5.1 COMUNIDAD, ENSAMBLAJE Y ENSAMBLE.	26
5.2 ATRIBUTOS EN ENSAMBLAJES DE MURCIÉLAGOS NEOTROPICALES.	27
5.3 MURCIÉLAGOS COMO BIOINDICADORES.	28
5 4 USO DE CUEVAS COMO REFUGIO POR MURCIÉI AGOS	29

6. MATERIALES Y MÉTODOS.	31
6.1 DESCRIPCIÓN GENERAL DEL ÁREA DE ESTUDIO.	31
6.2 FASE DE CAMPO.	33
6.2.1 Muestreo fuera de la cueva.	33
6.2.2 Muestreo dentro de la cueva.	34
6.3 IDENTIFICACIÓN Y CARACTERIZACIÓN DE ESPECIES	36
6.4 RIQUEZA, ABUNDANCIA, COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA TRÓFICA DE LOS ENSAMBLAJES.	36
6.5 DETERMINACIÓN DE LAS PREFERENCIAS DE USO DEL REFUGIO EN LAS CUEVAS EVALUADAS.	38
6.6 EFECTO DE LA SUSCEPTIBILIDAD AL DISTURBIO ANTRÓPICO DE LAS CUEVAS SOBRE LOS MURCIÉLAGOS QUE LAS HABITAN.	38
7. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.	42
7.1 CARACTERIZACIÓN DE LOS ATRIBUTOS DEL ENSAMBLAJE DE MURCIÉLAGOS.	42
7.1.1 Riqueza y abundancia.	42
7.1.2 Cobertura de muestreo.	43
7.1.3 Estimadores de la riqueza de especies.	47
7.1.4 Diversidad en orden de q.	49
7.1.5 Modelos de abundancia.	52
7.1.6 Composición y estructura trófica.	54
7.1.7 Diversidad beta.	60
7.1.8 Situación de los sitios evaluados frente a otros estudios en Colombia.	62

7.2 DETERMINACIÓN DE PREFERENCIAS DE USO DEL REFUGIO POR LAS ESPECIES DE MURCIÉLAGOS DENTRO DE LAS CUEVAS.	65
7.2.1 Caracterización de las variables.	65
7.2.2 Asociación de las especies a las variables en las cuevas.	66
7.3 CARACTERIZACIÓN DE LA RELACIÓN ENTRE LA SUSCEPTIBILIDAD AL DISTURBIO ANTRÓPICO DE LAS CUEVAS Y LA DIVERSIDAD DE LOS ENSAMBLAJES DE MURCIÉLAGOS QUE LAS HABITAN.	71
7.3.1 Caracterización del turismo en las cuevas.	71
7.3.2 Índice de Susceptibilidad.	71
CONCLUSIONES.	80
RECOMENDACIONES.	82
LITERATURA CITADA.	83
ANEXOS.	93

LISTA DE TABLAS

	Pag.
Tabla 1. Elementos constituyentes de Índice de Susceptibilidad al disturbio de cuevas, con las respectivas ponderaciones para cada uno de los niveles propuestos.	40
Tabla 2. Especies de murciélagos encontrados en tres cuevas y sus alrededores en tres municipios del departamento de Santander.	43
Tabla 3. Cobertura de muestreo para los alrededores y el interior de las cuevas en la zona evaluada.	44
Tabla 4. Valores de diversidad expresada como número efectivo de especies para las cuevas y sus alrededores.	49
Tabla 5. Estudios de ensamblajes de murciélagos en Colombia, reportando la riqueza encontrada, la altitud, el esfuerzo de muestreo empleado y el ecosistema predominante del sitio.	62
Tabla 6. Resumen del resultado del Análisis de Correspondencia Canónica de los datos de murciélagos asociados a variables ambientales al interior de las cuevas de estudio.	67
Tabla 7. Resultados del Índice de Susceptibilidad al disturbio de las cuevas evaluadas.	72
Tabla 8. Índice de susceptibilidad del refugio calculado según los parámetros de García-Rawlins 2011.	74

LISTA DE FIGURAS

	Pag.
Figura 1. Ubicación de los sitios de estudio en la vertiente occidental de la cordillera oriental de Colombia.	32
Figura 2. Ubicación de las cuevas analizadas, respecto al cañón del Río Chicamocha.	32
Figura 3. Diferencias en el paisaje en los alrededores de las cuevas evaluadas.	33
Figura 4. Muestreo con redes de niebla en alrededores de las cuevas.	34
Figura 5. Instalación de la trampa de arpa en la cueva del Indio.	35
Figura 6. Distribución del número de capturas total por sitio, en el interior y exteriores de la cueva.	42
Figura 7. Comparación de la riqueza de los alrededores de las tres cuevas.	44
Figura 8. Comparación de la riqueza de especies al interior de las cuevas.	45
Figura 9. Curvas de acumulación de especies con tres estimadores de riqueza diferentes para los seis sitios evaluados.	48
Figura 10. Diagrama de dispersión y barras de error de la diversidad en base a q (Número efectivo de especies) para los alrededores y para las cuevas.	50
Figura 11. Modelos de abundancias de especies para los alrededores de las cuevas estudiadas.	52
Figura 12. Gráfico de Rango-Abundancia de las especies capturadas con redes de niebla.	55
Figura 13. Gráfico de Rango-Abundancia de las especies capturadas con la trampa de arpa.	56
Figura 14. Equivalentes tróficos para los tres sitios, obtenidos a partir de los valores tróficos de las especies en cada categoría trófica.	57
Figura 15. Presencia de ganado en alrededores de la cueva de la Vaca.	59

Figura 16. Murciélago amarillo diminuto (<i>Rhogeessa minutilla</i> , Miller 1897).	60
Figura 17. Índices de diversidad Beta para los sitios.	61
Figura 18. Diagrama de cajas de los datos de temperatura y humedad relativa entre las tres cuevas de estudio.	65
Figura 19. Diagrama de cajas del promedio de la altura máxima en las tres cuevas.	66
Figura 20. Diagrama de tres ejes resultado del análisis de correspondencia canónica (ACC) para la asociación de especies según las variables ambientales evaluadas.	67
Figura 21. Percha de murciélago colicorto común (<i>Carollia perspicillata</i> , Linnaeus 1758) en la cueva La Antigua.	69
Figura 22. Índice de susceptibilidad versus riqueza de especies por cueva.	72
Figura 23. Grupos de turistas que visitan las cuevas de estudio.	73
Figura 24. Efectos del vandalismo en la cueva La Antigua.	75
Figura 25. Colonias de maternidad del murciélago nectarívoro (<i>Anoura geoffroyi</i>).	76
Figura 26. Murciélago rostro de fantasma (<i>Mormoops megalophylla</i>) y Murciélago de orejas de embudo (<i>Natalus tumidirostris</i>) capturados en la cueva La Antigua.	78

LISTA DE ANEXOS

	Pag
Anexo A. Caracterización de las variables evaluadas en las tres cuevas de estudio.	93
Anexo B. Datos de afluencia de turismo proporcionados por las empresas que utilizan las cuevas.	96
Anexo C. Fotografías de las especies reportadas en esta investigación.	97

RESUMEN

Las cuevas son ambientes semicerrados que sirven de refugio para varias especies de murciélagos. En la zona de influencia del enclave seco de Chicamocha algunas cuevas se han convertido en sitios de destino turístico, esta situación sumada a la ubicación de estos refugios en ecosistemas amenazados como el bosque seco y bosques premontanos puede tener un impacto negativo sobre las especies de murciélagos que las habitan. Se evaluaron los atributos ecológicos del ensamblaje de murciélagos y la susceptibilidad al disturbio antrópico de tres cuevas y sus alrededores en el departamento de Santander: La Antigua (municipio de San Gil), El Indio (Páramo) y La Vaca (Curití). Se utilizó captura de murciélagos con redes de niebla y trampa de arpa para alrededores y el interior respectivamente, se evaluó riqueza, estructura composición y diversidad de murciélagos para cada sitio, también se utilizó un análisis de correspondencia canónica para evaluar las preferencias de especies por variables ambientales dentro de las cuevas y se aplicó un índice de susceptibilidad de las cuevas al disturbio antrópico. Se reporta 18 especies de murciélagos para las tres cuevas evaluadas y sus alrededores, distribuidas en 4 familias: Natalidae (1 especie), Mormoopidae (1 especie), Vespertilionidae (3 especies) y Phyllostomidae (14 especies). La Antigua y sus alrededores presentaron la mayor riqueza (7 y 17 especies respectivamente), pero los alrededores del Indio fue el sitio más diverso al mostrar una distribución más equitativa de las abundancias. Las diferencias en riqueza y diversidad se pueden explicar por las diferencias a nivel de paisaje entre los sitios, la presencia de bosques de galería es fundamental para explicar la diversidad en La Antigua y El Indio. Se destaca la presencia de Rhogeessa minutilla considerada como vulnerable (VU) según el IUCN y de algunas especies raras de insectívoros como Natalus tumidirostris y Mormoops megalophylla. Con respecto a las preferencias ambientales de los murciélagos dentro de las cuevas, Artibeus jamaicensis prefirió perchas altas. La riqueza de especies en las cuevas se relaciona directamente con la temperatura media de la cueva (r=0.95, p>0.05), también se encontró una correlación negativa significativa de la riqueza con el índice de susceptibilidad al disturbio (r=-0.63 p>0.05). La cercanía de las cuevas a centros poblados aumenta la susceptibilidad del refugio al disturbio antrópico pues todas presentaron valores altos en el índice. Los atributos del ensamblaje de murciélagos si reflejan el efecto de los humanos sobre las cuevas y alrededores, las cuevas evaluadas presentan importancia como lugares de maternidad, refugio de murciélagos con alto valor en el mantenimiento de los agroecosistemas circundantes, alta abundancia, refugio de especies raras y alta diversidad.

ABSTRACT

Caves are semiclosed environments that provides shelter for many species of bats. In the influence area of the dry enclave of Chicamocha some caves has become a tourist destination, this situation added to location of this caves in threatened ecosystems as dry forests and premontane forests could have a negative impact on bat species that occur in the caves. Ecological atributes of bat assemblage and susceptibility to human disturbance of shelter of three caves and surroundings area were evaluated in the department of Santander: La Antiqua (municipality of San Gil), El Indio (M. of Páramo) and La Vaca cave (M. of Curití). Mist-netting and harp trap capture were used for surroundings and inside the cave respectively. Richness, structure, composition and diversity of bats were evaluated in each site, a canonical correspondence analysis were also conducted, in order to evaluate species preferences for environmental variables inside the cave. A susceptibility index for human disturbance in caves also was used. 18 bat species were reported for the total of caves and surroundings, spread in 4 families: Natalidae (1 species), Mormoopidae (1 species), Vespertilionidae (3 species) and Phyllostomidae (14 species). La Antigua cave and surroundings show the highest richness (7 and 17 species respectively), but El Indio cave surroundings was the most diverse site because shows most equitable distribution of abundances. Differences in richness and diversity can be explained for landscape level differences between sites, presence of riparian forests is fundamental to explain the diversity in Antiqua and El Indio cave surroundings. The presence of *Rhogeessa minutilla* is highlighted as a vulnerable (VU) species according to IUCN and some rare insectivores bat species as Natalus tumidirostris and Mormoops megalophylla. Respect to environmental preferences of bat species inside the caves, Artibeus jamaicensis prefer tall roosts. Species richness in caves seems to be influenced by cave temperature mean (r=0.95, p>0.05), also a negative significant correlation between species richness and human disturbance susceptibility index were found (r=-0.63 p>0.05). The proximity of the caves to towns enhanced the susceptibility of roost to human disturbance, all of them present high values in the index. Atributes of bat assemblage did reflect the human effect on caves and their surroundings, the evaluated caves presents importance as maternity roosts, shelter for bats with high value in maintaining of surroundings agroecosystems, high abundance, shelter for rare species and high diversity.

INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas subterráneos son sitios de interés para la investigación biológica por las estrechas relaciones de materia y energía que en ellos ocurren. Por ejemplo las cuevas son ecosistemas casi cerrados y por lo tanto el flujo de energía depende de la entrada de esta desde el exterior (IAvH 1998). En el proceso de ingreso de energía se involucran microorganismos, plantas y en especial animales que poseen alta capacidad de desplazamiento, como es el caso de los murciélagos (Arita 1996).

En Colombia los ecosistemas subterráneos se concentran en las estribaciones de las cordilleras, la mayor concentración de estas se encuentra en los departamentos de Huila, Tolima, Cundinamarca, Boyacá y Santander (IAvH 1998). La mayoría de los sistemas subterráneos reportados en Colombia se encuentra en zonas altamente transformadas, como son las cuevas en el departamento de Santander asociadas al bosque seco tropical (Bs-T) y los bosques premontanos (IAvH 1998). Estos ecosistemas se constituyen en algunos de los más amenazados del neotrópico por la fertilidad de sus suelos que han propiciado el establecimiento de comunidades humanas, se estima que en Colombia solo existe un remanente del 1.5% de la cobertura vegetal original de bosques secos y subhúmedos (GEMA 1998).

En el Departamento de Santander, se han establecido diferentes monocultivos y amplias zonas se han destinado a la ganadería, desencadenando la fragmentación y pérdida de hábitat (Estrada-Villegas y Martínez-Luque 2008), lo que ocasiona cambios en los atributos de ensamblajes animales, como por ejemplo en murciélagos (Pérez-Torres y Ahumada 2004). En las cuevas del enclave seco de Chicamocha en Santander, se han realizado algunas investigaciones sobre poblaciones de murciélagos donde resaltan los trabajos de Grose y Marinkelle en 1970. En la actualidad estudios a cargo del laboratorio de Ecología Funcional de la Universidad Javeriana y la Fundación Chimbilako han permitido profundizar en el estudio, manejo y conservación de los murciélagos en la cueva Macaregua (Martínez-Medina y Pérez-Torres 2010) (Estrada-Villegas y Martínez-Luque 2008), pero hasta ahora no se había evaluado la influencia humana sobre los murciélagos en las cuevas y sus alrededores.

La presencia de cuevas en el enclave seco de Chicamocha se ha aprovechado para actividades de ecoturismo y espeleología recreativa, principalmente en el área de influencia del cañón del rio Chicamocha y en las cercanías de centros de turismo. Estas actividades que no han tenido una adecuada regulación necesitan ser evaluadas a lo largo del año para conocer de qué manera pueden influir en la diversidad y uso de las cuevas como refugios por parte de murciélagos (Arita 1993; Sasse 2004; Kennedy 2004), aunque existen algunos estudios que sugieren que la visita no regulada a las cuevas puede influir en el uso de estas como refugio de murciélagos (Lacki 2000; Siles y Aguirre 2007) hasta el momento, no se había realizado ninguna investigación que brinde una aproximación a este fenómeno en Colombia.

Los murciélagos cumplen papeles ecológicos muy importantes como la dispersión de semillas, polinización y control de poblaciones de insectos y vertebrados de los que se alimentan (Fleming y Heithaus 1981; Tshapka y Dressler 2002; Dumont 2003; Williams-Guillén y colaboradores 2008). Estos organismos son sensibles a la intervención antrópica y tienen requerimientos específicos de humedad y temperatura (Muñoz-Saba y colaboradores 1999b; Medellín y colaboradores 2000 Ávila-Flórez y Medellín 2004; Rodríguez-Rocha y Bahamón 2010).

Las cuevas proveen varias condiciones microclimáticas favorables y se constituyen como refugios indispensables para algunas especies de murciélagos, mientras que para otras, son refugios ocasionales (Arita 1993). Dada la dinámica de uso de las cuevas en las que existen poblaciones de murciélagos, estos pueden ser bioindicadores del estado de conservación de una zona (Medellín y colaboradores 2000; Jones y colaboradores 2009). Por lo tanto el conocimiento de la estructura y funcionamiento de los ensamblajes de murciélagos y de los ecosistemas donde se encuentran, es fundamental para planear estrategias de conservación (Arita 1993).

En la zona de influencia del enclave seco Chicamocha, se han reportado especies de murciélagos dentro de la categoría de vulnerable (VU) que pueden utilizar las cuevas como refugio, entre las que se encuentran *Rhogeessa minutilla* (VU) (Soriano y Molinari 2000a) y *Leptonycteris curasoae* (VU) (Soriano y Molinari 2000b) y algunas con deficiencia de datos como *Glossophaga longirostris* (DD) (Tavares y Soriano 2008), las tres especies están asociadas a bosques secos tropicales.

Debido al poco conocimiento y la importancia de los quirópteros en las cuevas, los sistemas agrícolas y los bosques, así como su función de enlace entre los mismos, se hace necesario documentar aspectos ecológicos y de hábitat de los murciélagos en las cuevas del enclave seco del río Chicamocha en Santander. Posiblemente estas cuevas son refugios para especies amenazadas y no amenazadas pero igualmente importantes de murciélagos, así que es necesario evaluar el impacto de la intervención humana en su diversidad.

Esta investigación tuvo como objetivo principal caracterizar el ensamblaje de murciélagos asociado a tres cuevas que presentan intervención humana tanto en su interior como en los alrededores, en el área de influencia del enclave seco de Chicamocha. Para alcanzar el objetivo propuesto, se hicieron muestreos del ensamblaje de murciélagos utilizando métodos de captura como redes de niebla en alrededores y trampa de arpa y recorridos al interior de cuevas, se evaluó los atributos ecológicos de estos ensamblajes como riqueza, estructura, diversidad y composición. Además se determinaron las preferencias de las especies que habitan las cuevas.

Adicionalmente se evaluó un índice de susceptibilidad del refugio aquí propuesto y basado en García-Rawlins (2011), en el cual se incluyen factores físicos, biológicos y de intervención por turismo, con el fin de determinar si hay algún grado de relación entre la perturbación en las cuevas y la riqueza observada de murciélagos.

A través de este trabajo, se generó información acerca de las especies de murciélagos presentes en áreas urbanas y rurales de los sitios de estudio, se determinó que hubo diferencias en riqueza y composición de especies atribuibles a factores de perturbación humana. Se determinó que las especies que habitan las cuevas tienen preferencias por diferentes condiciones microclimáticas. También se encontró una relación significativa entre la susceptibilidad del refugio y la riqueza de especies, además estas tres cuevas presentan altos valores de susceptibilidad asociada a su cercanía a centros poblados y turísticos.

1. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

¿Cuál es la diversidad, composición y estructura del ensamblaje de murciélagos asociados a tres cuevas intervenidas y sus alrededores en el área de influencia del enclave seco del Chicamocha, departamento de Santander?

¿Cuál es la preferencia en el uso del refugio por los murciélagos dentro de las cuevas evaluadas?

2. OBJETIVOS

2.1 OBJETIVO GENERAL

Caracterizar el ensamblaje de murciélagos asociado a tres cuevas intervenidas y sus alrededores en el área de influencia del enclave seco de Chicamocha, Santander.

2.2 OBJETIVOS ESPECIFICOS

Caracterizar la riqueza, abundancia relativa, composición y estructura trófica de los murciélagos asociados a las cuevas estudiadas y sus alrededores.

Determinar de manera general, las preferencias de uso del refugio que presentan las especies de murciélagos dentro de las cuevas con respecto a la cantidad de luz, temperatura, humedad relativa, altura de percha y altura máxima del refugio.

Caracterizar la relación entre la susceptibilidad al disturbio antrópico de las cuevas y la diversidad de los ensamblajes de murciélagos que las habitan.

3. HIPOTESIS

La riqueza, abundancia relativa, composición y estructura trófica de los murciélagos difiere entre los alrededores de las cuevas y entre cuevas.

Los atributos evaluados del ensamblaje reflejan efectos de la intervención antrópica en las cuevas y sus alrededores.

Las especies de murciélagos que utilizan las cuevas como refugio, presentan preferencias por alguna de las variables evaluadas (cantidad de luz, temperatura, humedad relativa, altura de percha, altura máxima del refugio).

4. ANTECEDENTES

4.1 ECOLOGIA DE MURCIÉLAGOS EN BOSQUES SECOS TROPICALES (Bs-T)

El bosque seco tropical se define como una cobertura boscosa continua que se distribuye entre los 0 y 1000 metros de altitud, presenta un rango entre 250 y 2000 mm de precipitación anual y alcanza temperaturas superiores a los 24°C (GEMA 1998). Los enclaves secos en Colombia como los de los valles de los ríos Magdalena, Cauca, Patía y Chicamocha hacen parte de los bosques secos tropicales y comparten características de vegetación con las zonas áridas de la llanura del Caribe (GEMA 1998).

Los ecosistemas secos tropicales tienen condiciones particulares, entre ellas la fuerte estacionalidad de factores abióticos, la disponibilidad de agua, estructura del bosque y a diferencia de los bosques húmedos, las etapas tempranas de regeneración están dominadas por plantas anemocóras y no por plantas zoocoras, como consecuencia de esto, el recurso para los murciélagos es escaso en áreas perturbadas (Ávila-Cabadilla y colaboradores 2009).

En México se han realizado trabajos con ensamblajes de murciélagos como indicadores de la perturbación antrópica. Stoner (2005) comparó dos bosques secos tropicales y encontró diferencias en la composición de especies, siendo el sitio con mayor precipitación el más diverso, también hubo diferencias en número de especies entre temporadas, siendo las más húmedas las de mayor riqueza, lo que puede estar asociado a la mayor disponibilidad de recursos como consecuencia de las lluvias. Ávila-Cabadilla y colaboradores (2009), encontraron que la riqueza de ensamblajes de murciélagos en bosques secos tropicales está estrechamente relacionada a hábitats estructuralmente complejos, como los estados tardíos de recuperación, por el contrario, sitios con alta perturbación muestran baja riqueza y baja abundancia de murciélagos.

Rivas-Rojas (2005) resalta la importancia de los ensamblajes de murciélagos en agroecosistemas de cacao en bosques secos de Venezuela por los servicios ambientales que estos ofrecen como controladores de plagas y por el uso que estos hacen de los cacaotales como refugio. Varios trabajos se han realizado en enclaves secos del norte de Suramérica resaltando la importancia del mutualismo entre murciélagos nectarívoros y frugívoros con las cactáceas columnares (Ruiz y colaboradores 1997; Ruiz y colaboradores 2000; Soriano y

colaboradores 2000; Soriano y Ruiz 2006). Molinari y colaboradores (2012) evaluaron la importancia biológica y socioeconómica de seis especies de murciélagos que habitan cuevas en el bosque seco de la península de Paraguaná en Venezuela. Los murciélagos presentaron importancia como controladores de plagas y vectores de polinización en esa zona, además encontraron que las cuevas que habitan son vulnerables lo que permitió declarar las zonas de estudio como un SICOM (Sitio importante para la conservación de murciélagos).

Los enclaves secos son ecosistemas altamente estacionales, por lo tanto se reconoce que imponen la condición de migración sobre especies de murciélagos que pudieran evidenciar esta capacidad comportamental, sumado a esto hay evidencia que especies migratorias como *L. curasoae* utilizan casi exclusivamente las cuevas como refugio (Sánchez y Cadena 1999), por lo tanto, se evidencia un campo abierto para la investigación en ecología de la migración en el país y la recopilación de información sobre la migración como actividad altamente amenazada (Rodríguez-Rocha y colaboradores 2012)

Según Soriano y Ruíz (2006) la composición de los ensamblajes de murciélagos presentes en los enclaves secos del norte de Suramérica, es el resultado de un conjunto de especies fuertemente asociadas a bosques secos, entre las que se encuentran murciélagos insectívoros y nectarívoros, junto con otras especies pertenecientes a ambientes más húmedos próximos a los enclaves, como es el caso de los frugívoros, carnívoros y hematófagos.

4.2 BIOESPELEOLOGÍA EN COLOMBIA

A pesar que la exploración de cuevas en Colombia se viene realizando desde hace dos siglos, es escasa la investigación acerca de la biota asociada a estos hábitats. Durante el siglo XX se realizaron varias expediciones espeleológicas, resaltando los trabajos hechos por Wenceslao Cabrera y otros investigadores en las décadas de 1950, 60 y 70, en las que se describieron cuevas como la de Los Guácharos en Huila, la Cueva del Yeso en Santander, y otros sistemas subterráneos en Boyacá y Tolima (Muñoz-Saba y colaboradores 1999). El trabajo pionero en bioespeleología fue realizado por Grose y Marinkelle en 1970, en la cueva Macaregua en Santander. Ellos detectaron la presencia del hongo Histoplasma capsulatum en el guano de los murciélagos en la cueva y resumieron la dinámica de las poblaciones de los murciélagos Mormoops megalophylla y Natalus tumidirostris a lo largo de varias visitas a la cueva entre

1966 y 1968. En la misma cueva, Gómez-Laverde en 1986 realizó estudios sobre la cariología de *N. tumidirostris* (Muñoz-Saba y colaboradores 1999a).

En 1999 Muñoz-Saba y colaboradores, realizaron estudios en ecología de las comunidades de murciélagos presentes en cuevas y alrededores de la región de Río Claro en Antioquia, encontrando 18 especies de murciélagos en diferentes cavernas, la especie *Carollia perspicillata* presentó la abundancia más alta, además resaltaron la importancia de los sistemas cársticos y afloramientos rocosos para la conservación de murciélagos.

4.3 INVESTIGACIONES REALIZADAS EN SANTANDER

Varios trabajos con respecto a la quiropterofauna se han realizado en el departamento de Santander, abarcando principalmente el ecosistema de bosque seco tropical y bosque montano. Cadena y colaboradores en 1998 reportaron la dieta de especies de murciélagos frugívoros capturados en la zona de influencia del cañón del Chicamocha encontrando 14 especies de murciélagos. Sánchez y Cadena en 1999 reportaron la migración de *L. curasoae* en la zona del Chicamocha y del norte de Colombia. En el municipio del Encino (Santander) reportaron una riqueza de 24 especies de murciélagos, evaluando el efecto de borde sobre estos ensamblajes (Otálora-Ardila y López-Arévalo 2005). En 2005 se reportaron seis especies de murciélagos asociados a seis cavernas en los municipios de Charalá y Ocamonte y se obtuvieron nuevos registros de uso de cavernas para dos especies para el país (Otálora-Ardila y Rodríguez-Posada 2005).

Ortegón-Martínez y Pérez-Torres (2007) reportan 11 especies de murciélagos frugívoros principalmente en cafetales con sombrío del municipio de la Mesa de Los Santos, el estudio sugiere que algunos agroecosistemas pueden proporcionar hábitats adecuados para los quirópteros. En 2007, Sánchez y colaboradores estudiaron la quiropterofauna de los enclaves del Chicamocha y el Patía, encontraron diferencias en la composición de especies, atribuidas a las características ambientales de cada área y al disturbio ocasionado por actividades humanas. Rodríguez-Rocha y Bahamón en 2010, registraron 14 especies para la reserva El Cucarachero de Chicamocha en el municipio de Zapatoca, ellos encontraron diferencias en la composición de especies entre bosque y zonas ganaderas explicadas por diferencias en la composición vegetal de los sitios debido a la perturbación humana.

Por último, se reporta una investigación en la cueva Macaregua que evaluó la estructura social de *Carollia perspicillata*, encontraron que esta especie se agrupa en harem con un solo macho y un número variable de hembras. Gran parte de las hembras adultas se encontraron en estado de preñez en el mes de julio, en la época más húmeda (Martínez-Medina 2010). Adicionalmente, se han realizado estudios y campañas para la conservación y educación ambiental con colegios rurales y urbanos como una forma de conservar y conocer los murciélagos de esta zona (Estrada-Villegas y Martínez-Luque 2008).

5. MARCO TEORICO

5.1 COMUNIDAD, ENSAMBLAJE Y ENSAMBLE

El concepto de comunidad ha tenido varias definiciones a través del tiempo, una de las más comunes y simples es "una colección de especies que ocurren en el mismo lugar, al mismo tiempo" (Begon 1990 en Fauth y colaboradores). Krebs en 1985 da una de las definiciones más completas, la define como "Un grupo de poblaciones de plantas y animales en un lugar dado; unidad ecológica utilizada en un sentido amplio para incluir grupos de varios tamaños y grados de integración". Los términos ensamblaje y ensamble han sido utilizados como sinónimos de comunidad, sin embargo Fauth y colaboradores en 1996 discriminan los términos con base a la forma como los investigadores limitan las poblaciones de estudio, aquellos que lo hacen desde un enfoque filogenético, geográfico o de uso de recursos. De esta forma. un ensamblaje se define como "Grupos filogenéticamente relacionados dentro de una comunidad", por lo tanto un ensamblaje es un subconjunto de organismos limitados a una organización filogenética y geográfica. Por el contrario, un ensamble es el resultado de la interacción de tres enfoques, definido como "ensamblajes de especies circunscritas a nivel local y taxonómico, vistas en un sentido funcional como un conjunto de especies ecológicamente similares".

En las comunidades, existen determinados grupos o "asociaciones" de especies que tienden a repetirse en el espacio y en el tiempo. La composición de especies dependerá de las características del sitio donde se desarrolla, pero persistirán aquellas especies cuyos requerimientos en cuanto a condiciones y recursos sean satisfechos. A su vez las especies interactúan, y esas interacciones pueden impedir que algunas especies muy similares entre si coexistan (principio de exclusión competitiva), o la presencia de un depredador puede hacer que dos competidoras se mantengan en baja densidad y por lo tanto no haya exclusión. Por lo tanto, las condiciones ambientales determinan que especies pueden estar potencialmente en un sitio, mientras que las interacciones, los factores históricos y topográficos que influyen sobre la posibilidad de colonización, determinarían cuáles de ese conjunto van efectivamente a formar parte de la comunidad (Begon 2006).

La comunidad se caracteriza por determinados atributos que determinan sus propiedades, algunos de estos son:

- Riqueza de especies y composición específica: Número e identidad de las especies o grupos taxonómicos que componen la comunidad.
- Abundancias relativas: Proporción de individuos de una especie particular respecto al total de la comunidad.
- Diversidad específica: Es un atributo que integra la riqueza de especies con su abundancia relativa, de esta forma, una comunidad es más diversa cuantas más especies tenga y más equitativamente estén distribuidos los individuos entre las especies. Se entiende como una comunidad equitativa aquella en la cual las abundancias de las especies está repartida de manera similar entre las especies que la componen.
- Dominancia: Algunas especies tienen una mayor influencia en la comunidad que otras, por lo que ejercen un dominio sobre la estructura de la comunidad, esta dominancia puede ser numérica, de tamaño, o el rol ecológico.
- Estructura trófica: Conjuntos de especies que comparten un recurso y lo utilizan en forma semejante. Al analizar la estructura de las comunidades, se puede obtener información acerca de la partición del recurso y del uso de hábitat (McNab 1971; Kalko 1998).

5.2 ATRIBUTOS EN ENSAMBLAJES DE MURCIÉLAGOS NEOTROPICALES

Los murciélagos neotropicales representan un grupo de organismos que han evolucionado con un interesante conjunto de estrategias para vivir y explotar el ambiente tropical. A pesar de tener una diversidad filogenética menor, comparado con grupos como las aves, la diversidad ecológica de los murciélagos es similar a este grupo, y son los mamíferos ecológicamente más diversos (McNab 1971).

Los murciélagos presentan importantes adaptaciones en sistemas sensoriales, como también de repartición de recursos, como alimentación y hábitat, diferencias en caracteres de comportamiento como estrategias de forrajeo, selección de dietas y tamaño de áreas de forrajeo, que han permitido la coexistencia de especies ecológicamente similares (Kalko 1998). También se ha reportado en comunidades neotropicales de murciélagos que la diferencia en la

actividad de forrajeo y en la estratificación vertical minimizan la competencia interespecífica (Bernard 2001; Kalko y Handley 2001; Aguirre 2002).

Los ensamblajes de murciélagos son usualmente dominados por miembros de la familia Phyllostomidae lo que puede deberse a que la probabilidad de captura en redes es mayor debido a su sistema de ecolocalización y a hábitos de forrajeo de las especies de filostómidos, debido a que gran parte de las especies vuelan a nivel de sotobosque, aunque también utilizan el subdosel y bordes de bosque (Kalko y Handley 2001). Superados los sesgos de muestreo por captura con redes se observa una constante de la distribución de abundancias en ensamblajes de murciélagos en forma de J invertida, pocas especies con altas abundancias, especies con abundancias medias y varias especies raras con baja abundancia (Bernard 2001; Giannini y Kalko 2004).

La estructura trófica de los murciélagos neotropicales, es resultado de las diversas adaptaciones morfológicas en relación con los recursos utilizados como fuente de alimento y con la disponibilidad de nichos potenciales (Kalko y Handley 2001). Según Giannini y Kalko (2004), la estructura trófica de un ensamblaje de murciélagos está determinada por factores históricos, por esta razón los murciélagos filostómidos son un modelo ideal para estudiar la diversificación ecológica de un linaje, ya que son monofiléticos y son el componente más común y extendido de los ensamblajes de murciélagos neotropicales.

5.3 MURCIÉLAGOS COMO BIOINDICADORES

Debido a la respuesta de las especies de murciélagos a la intervención antrópica, se los ha propuesto para evaluar la fragmentación de hábitats ya que presentan diferencias en riqueza y abundancia a escala de poblaciones, gremios y ensamblajes entre diferentes ecosistemas (Faria 2006; Roncancio y Estevez 2007; Vargas-Espinoza y colaboradores 2008; Klingbeil y Willig 2010). Los murciélagos son excelentes indicadores de cambios inducidos por los humanos en el clima y la calidad del hábitat. Muestran diversidad taxonómica y funcional, proveen servicios ecosistémicos vitales y la disminución en sus poblaciones refleja factores de deterioro del hábitat que tiene impactos en un amplio rango de organismos (Jones y colaboradores 2009).

La abundancia de algunos grupos como el de la subfamilia Phyllostominae es un buen indicador de calidad de un hábitat (Medellín y colaboradores 2000). Los murciélagos son reservorios de una amplia gama de enfermedades cuya

dispersión puede deberse a deterioro en los hábitats originales y al cambio climático. Hay varios métodos que se utilizan para monitorear murciélagos, y varios países están implementando estrategias para utilizarlos como indicadores de biodiversidad (Jones y colaboradores 2009).

5.4 USO DE CUEVAS COMO REFUGIO POR MURCIÉLAGOS

El uso del refugio por murciélagos responde a una compleja interacción de adaptaciones ecológicas, comportamentales y demográficas (Brunet y Medellín 2001). Por tanto la selección del refugio es un factor que reduce potencialmente la competencia entre murciélagos. En el neotrópico la variedad de refugios es bastante amplia, incluyendo cuevas, troncos huecos, fisuras, ramas de árboles, termiteros, hojas grandes que incluso algunas especies llegan a modificar para formar tiendas (Kalko 1998; Kunz y Lumsden 2003).

Debido a que los murciélagos pasan gran parte de su vida en sus refugios, para muchas especies las cuevas son lugares propicios de maternidad, reproducción y refugio de condiciones climáticas adversas, lo que hace de las cuevas sitios primarios de pertinencia para la conservación (Brunet y Medellín 2001).

Uno de los principales factores que influye en el uso del refugio por parte de los murciélagos es la temperatura (Medellín y colaboradores 2000), pero condiciones como la entrada de luz, estructura de la caverna, humedad, también son muy importantes. Se han encontrado correlaciones positivas entre superficie disponible en las cavernas y la riqueza de especies (Brunet y Medellín 2001).

Arita en 1993 sugirió que cuevas con altos valores de riqueza y abundancia eran importantes para la conservación de varias especies de murciélagos, sin embargo en aquellas cuevas no se encontraban especies en peligro, por el contrario cuevas con riqueza y abundancias bajas albergan especies en peligro, y sugiere que debido a que las especies en riesgo tienen poblaciones pequeñas, no ocupan lugares donde hay gran cantidad de murciélagos, y que estas especies no se asocian con especies abundantes. Esto es un factor a tener en cuenta para crear un plan efectivo de conservación de murciélagos cavernícolas, la protección de cuevas con alta diversidad y grandes poblaciones multiespecie, y el manejo de cuevas de interés especial con especies frágiles, vulnerables y endémicas.

La mayoría de estudios sobre la ecología de murciélagos en cuevas se han llevado a cabo principalmente en la región neártica, donde la hibernación de los murciélagos es el fenómeno mejor estudiado, pero son escasos los trabajos

acerca del uso de las cuevas como refugios de maternidad o reproducción (Rodríguez-Durán y Soto-Centeno 2003).

En Estados Unidos principalmente se ha establecido un sistema de protección de cuevas que consiste en el diseño de puertas a las entradas de las cuevas que los humanos no puedan atravesar pero que permitan el paso libre de los murciélagos (Sasse 2004; Kennedy 2004), debido a que se ha detectado que la presencia humana por sí sola, puede afectar la dinámica de hibernación de especies, y la constante visita a estos lugares da lugar a cambios en las poblaciones de murciélagos (Thomas 1995).

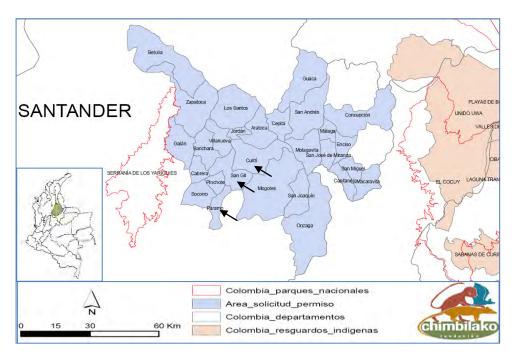
6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1 DESCRIPCIÓN GENERAL DEL ÁREA DE ESTUDIO.

La investigación se realizó en tres cuevas y sus alrededores en el departamento de Santander, Colombia, en los municipios de San Gil, Curití y Páramo, ubicados en la vertiente occidental de la cordillera oriental colombiana. El muestreo se realizó durante 54 días entre los meses de octubre a diciembre de 2012, en la transición de temporada de lluvias (finales de octubre) a temporada seca (noviembre y diciembre) (Figura 1 y 2):

- Cueva La Antigua (CA): Ubicada en el municipio de San Gil, Santander, entre las veredas la Flora y Guarigua bajo, a 5 km del centro del casco urbano del municipio, por la carretera San Gil-Barichara. Está a una altitud de 1354 m con coordenadas 6°34'37.1"N y 73°09'18.1"O. El municipio posee una temperatura promedio de 25°C y una precipitación promedio anual de 1200 mm, con dos periodos de lluvias entre abril y mayo, y otro entre septiembre y octubre. La cueva se encuentra en la zona de vida de bosque seco premontano (bs-PM) según la clasificación de Holdridge (1967). Los principales cultivos en la zona son de café con sombrío, frijol, maíz y yuca (Alcaldía de San Gil 2012).
- Cueva del Indio (CI): Se encuentra en el municipio de Páramo y pasa parcialmente por debajo del pueblo, está a una altitud de 1378 m y tiene coordenadas 6°25'3.41"N y 73°10'3.13"O. El municipio tiene una temperatura media de 22°C y precipitación de 1600 a 1900 mm anuales, los periodos de lluvias son de abril a mayo y de septiembre a noviembre. La cueva se encuentra en la zona de vida de bosque húmedo premontano (bh-PM). Los principales cultivos son café, plátano, maíz, frijol, yuca y frutales (Alcaldía de Páramo 2012).
- Cueva de La Vaca (CV): Se ubica en el municipio de Curití, Santander a una altitud de 1540 m con coordenadas 6°36'2.63"N y 73° 4'15.53"O. La temperatura media es de 19,5°C y tiene una precipitación anual de 1500 mm, La cueva se encuentra en la zona de vida de bosque seco premontano (bs-PM), los principales cultivos son similares a los otros municipios junto con el tabaco y fique (Alcaldía de Curití 2012).

Figura 1. Zona de estudio en la vertiente occidental de la cordillera oriental de Colombia. Las flechas indican las localidades de muestreo.



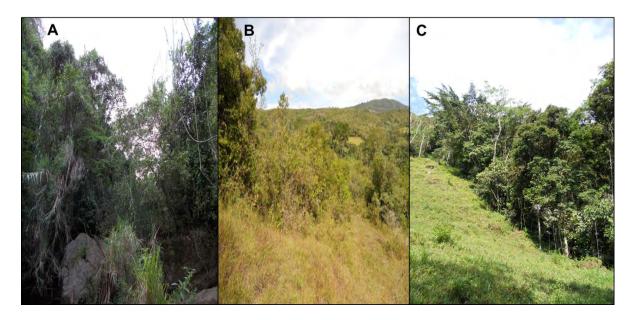
Fuente: Fundación Chimbilako.

Figura 2. Imagen satelital en la que se muestra la localización de las cuevas de estudio.



Fuente: Google Earth, 2012.

Figura 3. Paisaje en los alrededores de las cuevas evaluadas. A. Bosque de Galería en la quebrada la Laja en La Antigua, presenta un dosel alto y canales de agua. B. Relictos de bosque en La Vaca, predominancia de pastos y arbustos espinosos bajos. C. Borde de bosque de galería de la quebrada La Cueva en El Indio con pastos y vegetación ribereña principalmente. Fotos: Cabrera-Ojeda C. 2012.



Fuente: esta investigación.

6.2 FASE DE CAMPO

6.2.1 MUESTREO FUERA DE LA CUEVA

Se realizaron muestreos durante 7 a 8 días en los alrededores de las cuevas seleccionadas, donde se ubicaron redes de niebla a una distancia de 250 m desde las entradas de las cuevas, para evitar muestrear directamente los murciélagos que utilizan la cueva. Se muestrearon todos los hábitats posibles de manera equitativa, entre los que se incluyen interior de quebradas, bosque de galería, relictos de bosque, zonas de pastoreo y cultivos.

Se adaptó el cronograma de muestreo para evitar las noches de luna llena para maximizar la probabilidad de captura. Se utilizaron entre tres a seis redes de niebla dependiendo de la dificultad del terreno, las redes fueron de seis metros de largo por tres metros de alto con un ojo de malla de 38 mm ubicadas en lugares con alta probabilidad de captura siguiendo el protocolo en campo de Hoffmann y colaboradores 2010. Las redes se abrieron entre 4 y 6 horas (6 p.m. – 12 a.m., en algunas ocasiones entre 12 a.m. y 5:30 a.m.) y se revisaron cada 20 minutos aproximadamente.

Figura 4. Muestreo con redes de niebla en alrededores de las cuevas. Foto: Celis E. 2012.



Fuente: esta investigación.

6.2.2 MUESTREO DENTRO DE LA CUEVA

Se desarrollaron muestreos de siete días dentro de las cuevas, utilizando dos métodos diferentes:

- Captura de murciélagos con trampa de arpa: se construyó una trampa de arpa basada en el diseño de Crocker (2004) con medidas 1.5 m de alto y 1.5 m de largo y que consta de dos paneles paralelos de cuerdas de nylon dispuestas verticalmente, montados sobre una estructura de PVC, con una bolsa transparente en su base para recoger las capturas (Figura 5). Se ubicó la trampa de arpa al interior de las cuevas entre 5 y 50 metros de la apertura de la cueva, cubriendo los espacios vacíos con plástico para maximizar las capturas en la trampa, esta fue activada por las noches en periodos de tres horas.
- Captura con trampa manual: se construyó una red de captura o jama, la boca del aro de 30 cm se ubicaba sobre tubos de aluminio que alcanzaban una longitud de tres metros, el procedimiento de captura consistía en ubicar el aro sobre el grupo de murciélagos haciendo caer al grupo dentro de la bolsa de tela, para luego ser retirados. Se realizaron recorridos al interior de las cuevas, buscando sitios de reposo de los murciélagos, en periodos diurnos de tres horas.

Figura 5. Instalación de la trampa de arpa en la cueva del Indio. En la derecha e izquierda de la trampa se observan bolsas plásticas para bloquear los espacios para maximizar la captura. Foto: Cabrera-Ojeda C. 2012.



Fuente: esta investigación.

6.3 IDENTIFICACIÓN Y CARACTERIZACIÓN DE ESPECIES

Para la identificación taxonómica de las especies se tomaron las medidas de antebrazo, tibia, oreja, cuerpo, trago, pie entre otras con un calibrador marca Swiss Precision Instruments. Los individuos capturados fueron pesados con una balanza de resorte marca Pesola; además se determinó sexo y condición reproductiva por ubicación de los testículos en machos (escrotales o inguinales) y estado de preñez en hembras (gravida, lactante, post lactante, no reproductiva). La edad se determinó observando el grado de osificación de las epífisis (Hoffmann y colaboradores 2010). Los individuos fueron marcados con esmalte o corrector no tóxico en los tarsos y posteriormente fueron liberados dentro o fuera de las cuevas según era el sitio de captura.

Para la determinación en campo de los murciélagos se consideraron caracteres mencionados en las guías de Albuja (1999), Gardner (2007) y Tirira (2007). No se contempló el sacrificio de ejemplares en ninguna etapa de esta investigación.

6.4 RIQUEZA, ABUNDANCIA, COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA TRÓFICA DE LOS ENSAMBLAJES

Para comparar la riqueza entre alrededores se obtuvo la cobertura de muestreo para los sitios utilizando el programa iNEXT (http://chao.stat.nthu.edu.tw/blog/software-download/) (Chao y Jost 2012; Hsieh y colaboradores 2013), para las cuevas se utilizó la rarefacción basada en individuos pues las muestras no cumplieron con el parámetro de poseer especies con abundancia de 1, por lo que no fue posible aplicar cobertura de muestreo (Moreno 2001).

Para la estimación de la riqueza en cada cueva evaluada y sus alrededores, se calcularon curvas de acumulación de especies tomando como unidad de muestreo horas/red u horas/trampa y se utilizaron tres estimadores de la riqueza de especies para cada sitio, dos de ellos basados en datos de incidencia (Jackniffe de primer orden y Chao2) y uno basado en datos de abundancias (ACE) (Gotelli y Colwell 2011) en el programa StimateS v.9.0 (Colwell 2013), también se graficaron los singletons y doubletons (especies que aparecen en una y dos muestras) de las muestras para la estimación del número total de especies existentes en cada localidad en el supuesto teórico de que el esfuerzo de colecta realizado en ellas fuera máximo.

Se determinó el modelo de distribución de abundancias al que respondían los ensamblajes de murciélagos por cada sitio evaluado, teniendo en cuenta la distribución de la abundancia relativa en cada sitio dentro y en alrededores de la cueva (Gotelli y Graves 1996). Se graficaron los ensamblajes en curvas de rangoabundancia de Whittaker (Magurran 2004).

La diversidad fue medida en términos del número efectivo de especies, que expresa la diversidad que tendría una comunidad con un número de especies igualmente abundantes (Jost 2006; Moreno 2011).

Dos tipos de diversidad fueron estimadas. La diversidad alfa en cada sitio se midió teniendo en cuenta la propuesta de Jost (2006) y basada en los números de Hill, donde la diversidad se expresa como q D y q puede tomar los valores de 0: Diversidad expresada como riqueza observada, 1: Diversidad expresada como exponencial del índice clásico de Shannon exp(H') y 2: 1/Simpson. Este método tiene más sentido biológico que los índices clásicos de diversidad porque el índice se expresa en número efectivo de especies, y no en unidades de información que son complejas de interpretar (Jost 2006). La diversidad beta se comparó entre pares de cuevas y entre sitios siguiendo lo sugerido por Baselga 2010, se calculó los índices β de Sorensen (β sor) que expresa la diversidad beta total de un sitio y que se puede expresar en dos componentes: el recambio espacial de especies expresado como beta de Simpson (β sim) y anidamiento de especies entre sitios (β nes), en caso que las diferencias entre sitios estén definidas porque uno de los sitios tiene una porción de las especies presentes en el otro.

Se utilizó una prueba de Kruskal-Wallis para comparar la abundancia de especies entre cuevas y entre alrededores. La diversidad entre los sitios se graficó junto a los intervalos de confianza al 95%. Todos los análisis estadísticos se llevaron a cabo en el programa PAST v. 2.17 (Hammer 2001)

Las especies fueron categorizadas considerando las categorías tróficas propuestas por Wilson (1973) y Soriano (2000) junto con los reportes de dieta de frugívoros en la zona del Chicamocha por el trabajo de Cadena y colaboradores (1998), a partir de ello se realizó el análisis de estructura trófica.

6.5 DETERMINACION DE LAS PREFERENCIAS DE USO DEL REFUGIO EN LAS CUEVAS EVALUADAS

Para definir cambios en las condiciones climáticas de la cueva se realizaron visitas diurnas durante siete días al interior de las cuevas, en periodos de tres horas. Se ubicaron marcas cada 10 a 50 m desde la entrada de la cueva hasta el punto más alejado de esta, en cada punto se tomó datos diarios de temperatura y humedad relativa con un termohigrómetro para definir cambios en las condiciones climáticas de la cueva. Para la variable Luz se propuso 4 categorías cualitativas de entrada de luz: luz máxima (3), luz media (2), luz tenue (1) y penumbra (0). Se identificaron los sitios de percha de los murciélagos y se marcaron estos sitios con banderillas en el piso, se anotó el número de individuos, la distancia del registro hasta la salida, la altura de la percha, la altura máxima de ese punto y los datos de temperatura y humedad relativa a nivel del suelo asociados a ese punto.

Posteriormente se hizo la captura para la determinación de la especie mediante el método de captura con trampa manual descrito anteriormente, los murciélagos capturados fueron ubicados en bolsas de tela, procesados y posteriormente liberados al interior de la cueva. Se determinó si hubo diferencias significativas entre cuevas para la temperatura media y humedad relativa mediante una prueba de ANOVA previa comprobación de normalidad de los datos y homogeneidad de varianzas y una prueba Kruskal-Wallis para la altura máxima del refugio. Se realizó un análisis de correlación de Pearson para observar la relación entre la variable riqueza con la temperatura media.

La influencia del ambiente sobre la conformación de ensamblajes en las cuevas fue determinado con un análisis de correspondencia canónica que incluyó las abundancias de especies en cada percha y las variables ambientales de cada sitio (Zuur y colaboradores 2007; Suárez-Payares y Lizcano 2011). Los análisis estadísticos se realizaron en el programa PAST v.2.17 (Hammer 2001).

6.6 CARACTERIZACIÓN DE LA RELACION ENTRE LA SUSCEPTIBILIDAD AL DISTURBIO ANTRÓPICO DE LAS CUEVAS Y LA DIVERSIDAD DE LOS ENSAMBLAJES DE MURCIÉLAGOS QUE LAS HABITAN

Para comparar la susceptibilidad de las cuevas como refugio con respecto a otras cuevas evaluadas en ambientes similares, aplicamos el índice de Susceptibilidad de refugio propuesto por García-Rawlins (2011) en su tesis de maestría.

Se documentó la frecuencia de visitas de turistas a las cuevas, teniendo en cuenta los registros que proporcionaron las empresas de turismo que utilizan las cuevas en el área de estudio. Se registraron datos como: meses al año de alta afluencia de turistas, meses al año de baja afluencia de turistas, número de personas por semana en temporada alta y baja, duración del recorrido al interior de la cueva, número máximo de personas por visita a la cueva, número de grupos por día en temporada alta y baja (Anexo 2).

Se realizó modificaciones al índice de susceptibilidad de García-Rawlins (2011) para adaptarlo a las condiciones particulares de las cuevas evaluadas. Se incluyó el componente de turismo en las cuevas mediante tres subfactores: número de personas por recorrido, número de personas por semana y duración del recorrido al interior de la cueva, solo se tomaron en cuenta los datos para la época de muestreo, entre los meses de octubre a diciembre, que corresponde a una temporada de baja afluencia de turistas a las cuevas.

Para el componente físico se incluyó como subfactores la distancia de la cueva a los cursos de agua más cercanos y la conectividad entre parches de bosque alrededor de la cueva medida como porcentaje de cobertura vegetal en un radio de 1 km alrededor de la cueva, para esto se utilizaron las imágenes satelitales proporcionadas por el programa Google Earth (2013) y fueron analizadas mediante el software ImageJ v.1.47 (Rasband 2012). Los factores evaluados se presentan en la tabla 1.

Tabla 1. Elementos constituyentes de Índice de Susceptibilidad al disturbio de cuevas modificado de García-Rawlins (2011), con las respectivas ponderaciones para cada uno de los niveles propuestos. (TP: terreno plano, TE: terreno empinado, FA: fácil acceso, DA: difícil acceso, CM: colonia de maternidad, CA: colonia de apareamiento, CNR: colonia no reproductiva, EN: En Peligro, VU: Vulnerable, NT: Casi amenazado, LC: Preocupación menor.

COMPONENTE FI	SICO							
FACTOR	SUBFACTORES		NIV	ELES				
		TP/FA	TE/FA	TP/DA	TE/DA			
Factor 1	1 Dificultad de Acceso	4 ptos	3 ptos	2 ptos	1 pto			
	Distancia A:	0 a 1 km	1 a 5 km	5 a 10 km	>10 km			
Factor 2	2 Centros poblados	4 ptos	3 ptos	2 ptos	1 pto			
Factor 2	3 Vialidades	4 ptos	3 ptos	2 ptos	1 pto			
	4 Centros Turísticos	4 ptos	3 ptos	2 ptos	1 pto			
	5 Cursos de agua (quebradas o rios)	1 pto	2 ptos	3 ptos	4 ptos			
		0 a 25%	26 a 50%	51 a 75%	76 a 100%			
Factor 3	6 Conectividad alrededor de la cueva	4 ptos	3 ptos	2 ptos	1 pto			
COMPONENTE BI	OLOGICO							
FACTOR	SUBFACTORES		NIVELES					
	1 Condición reproductiva de las colonias	CM-CA	CM	CA	CNR			
		4 ptos	3 ptos	2 ptos	1 pto			
			Norte Suramérica/	,	Cosmopolita/			
Factor 4	2 Presencia de al menos 1 sp endémica	Región/País/Isla	Caribe	Suramérica	Amplia Distrib.			
		4 ptos	3 ptos	2 ptos	1 pto			
	3 Estatus de amenaza	EN	VU	NT	LC			
		4 ptos	3 ptos	2 ptos	1 pto			
COMPONENTE TO	JRISMO							
FACTOR	SUBFACTORES		NIV	ELES				
	1 Tamaño maximo del grupo por recorrido	>50	50 a 30	29 a 10	<10			
		4 ptos	3 ptos	2 ptos	1 pto			
Factor 5	2 Numero de personas por semana	>250	200 a 100	99 a 50	<50			
		4 ptos	3 ptos	2 ptos	1 pto			
	3 Duración del recorrido	>2 horas	2 a 1:30	1:29 a 0:30	<0:30			
	·	4 ptos	3 ptos	2 ptos	1 pto			

Fuente: esta investigación.

La sumatoria de los componentes resultó en el índice de susceptibilidad al disturbio antrópico de las cuevas, cuyo valor máximo puede ser de 48 puntos, se considera baja susceptibilidad si toma un valor entre 1 y 16 puntos, susceptibilidad media entre 17 y 32 puntos y alta susceptibilidad al disturbio con 33 puntos o más.

Con el resultado de cada cueva aplicamos el coeficiente de correlación lineal de Spearman para observar la relación entre el índice aplicado y la riqueza

de especies. Se analizó bajo los mismos parámetros la cueva Macaregua, en la que no hay afluencia de turismo y se ubica a pocos kilómetros de San Gil, con los datos proporcionados por el Dr. Jairo Pérez-Torres (Datos no publicados). Por último se clasificaron las especies reportadas en este estudio dentro de las categorías propuestas por Arita (1993) y Cicourel (2003) para murciélagos cavernícolas, las categorías son: segregacionistas: especies que comparten refugio con pocas especies, integracionistas: especies que comparten refugio con varias otras especies de murciélagos, indiferentes: están presentes tanto en cuevas con alta y baja riqueza de especies de murciélagos. La clasificación se hace como parte de la caracterización de las cuevas como refugio de murciélagos.

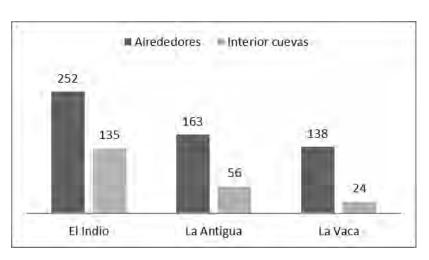
7. RESULTADOS Y DISCUSION

7.1 CARACTERIZACIÓN DE LOS ATRIBUTOS DEL ENSAMBLAJE DE MURCIÉLAGOS

7.1.1 Riqueza y abundancia

Entre los seis sitios evaluados, se capturó un total de 768 individuos (Figura 6) distribuidos entre 18 especies de murciélagos de las familias Phyllostomidae, Vespertilionidae, Mormoopidae y Natalidae. Phyllostomidae fue la familia con mayor número de especies (13), seguida de Vespertilionidae con tres especies, mientras que de Mormoopidae y Natalidae solo se registró una especie (Tabla 2).

Figura 6. Distribución del número de capturas en el interior y exterior de cada cueva.



Fuente: esta investigación.

La cueva del Indio (CI) presentó entre un 58% y un 82% más capturas con respecto a la cueva Antigua (CA) y la cueva de la Vaca (CV) respectivamente, de la misma forma los alrededores del Indio (AI) presenta entre un 35% y 45% más capturas que los alrededores de la Antigua (AA) y alrededores de la Vaca (AV). El número de especies reportadas por cada sitio, el esfuerzo de muestreo empleado,

su categoría internacional de amenaza y su distribución se observan en la tabla 3. La categoría de amenaza y su distribución se tuvieron en cuenta para el cálculo del índice de susceptibilidad del refugio.

Tabla 2. Especies de murciélagos encontrados en tres cuevas y sus alrededores en tres municipios del departamento de Santander. CA: Cueva la Antigua - CI: Cueva del Indio – CV: Cueva de la Vaca - I: Interior de la cueva - A: Alrededores de la cueva - IUCN: Categoría de la especie en la IUCN Redlist - LC: Preocupación menor - DD: Datos Deficientes – VU: Vulnerable - DIST: Distribución de la especie - SC: Sur y Centroamérica NS: Norte de Suramérica.

FAMILIA	SUBFAMILIA	ESPECIE	ANT	IGUA	INDIO		VACA		IUCN	DIST.	
			CA	AA	CI	AI	CV	AV			
Phyllostomidae	Carollinae	Carollia perspicillata	Χ	Х	Х	Х	Χ	Χ	LC	SC	
		Carollia brevicauda		Χ		X		Χ	LC	SC	
	Desmodontinae	Desmodus rotundus	Χ	Х	Χ	Χ	Χ	X	LC	SC	
	Glossophaginae	Glossophaga longirostris	Χ	Х	Χ	Χ		Χ	DD	NS	
		Anoura geoffroyi	Χ	Х	Χ	Χ			LC	SC	
	Phyllostominae	Phyllostomus discolor		Х		Χ			LC	SC	
		Micronycteris microtis		Х		Χ			LC	SC	
	Stenodermatinae	Artibeus lituratus		Х		Χ		Х	LC	SC	
		Artibeus jamaicensis		Х	Χ	Χ		Χ	LC	SC	
		Artibeus (Dermanura) glaucus		Х		Χ		Х	LC	SC	
		Platyrrhinus helleri		Х		Χ			LC	SC	
		Sturnira lillium		Х		Χ		Х	LC	SC	
		Vampyressa thyone		Х		Χ		Х	LC	SC	
Vespertilionidae		Myotis riparius	Χ	Х		Χ			LC	SC	
		Myotis nigricans						Х	LC	SC	
		Rhogeessa minutilla		Χ					VU	NS	
Natalidae		Natalus tumidirostris	Χ						LC	NS	
Mormoopidae		Mormoops megalophylla	Χ						LC	NS	
		Total de especies por sitio	7	15	5	14	2	10		18	
		Esfuerzo de muestreo (Horas/Trampa - Horas /Red)	16,5	234,5	23	255,5	16,5	236,6	Total	55,5 - 726,71	

Fuente: esta investigación.

7.1.2 Cobertura de muestreo

Se logró una cobertura de muestreo entre el 97,5% y 98,7% al comparar los alrededores a un estándar de 234,5 horas/red correspondiente al menor esfuerzo de muestreo en AA (Tabla 3). Para la cueva Antigua se alcanzó una cobertura del 96,5%. Debido a que la cobertura de muestreo se basa en la ocurrencia de

singletons, la cobertura de muestreo para la cueva El Indio y la cueva de la Vaca da un valor de 100%, pues en estas muestras no hubo especies con abundancia de 1.

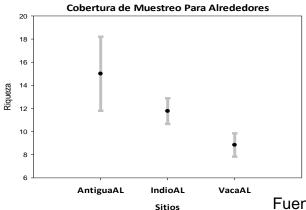
Tabla 3. Cobertura de muestreo para los alrededores y el interior de las cuevas en la zona evaluada. n: Número de individuos observados; S.obs: Número de especies observadas; C. hat: Es el estimador de cobertura de muestreo sugerido por Chao y Jost (2012). Los análisis se obtuvieron del programa iNext.

ALREDEDORES	n	S.obs	Chao1	C.hat	CUE	/A n	S.obs	Chao1	C.hat
AA	163	15	20,96	0,975	CA	56	6	7,96	0,965
Al	252	14	16,99	0,987	CI	98	5	5	1
AV	138	138 10 10,99 0,98		0,985	CV	24	2	2	1

Fuente: esta investigación.

La comparación de la riqueza observada de los alrededores de las tres cuevas se realizó a un 97,5% de cobertura de muestreo, correspondiente al menor porcentaje de cobertura obtenido en los alrededores de la cueva La Antigua (AA). La Figura 7 muestra que no hay diferencias significativas en la riqueza entre AA y AI, sin embargo AV si presenta diferencias con los otros dos sitios.

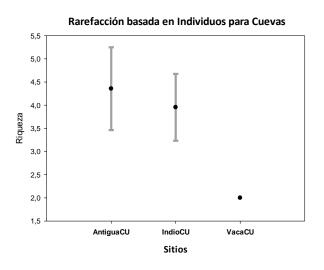
Figura 7. Riqueza de los alrededores de las tres cuevas, comparadas a un nivel de cobertura de muestreo de 97,5% correspondiente a los alrededores de la cueva La Antigua.



Fuente: esta investigación.

Debido a que no fue posible obtener los porcentajes de cobertura de muestreo para las cuevas, se aplicó la rarefacción basada en individuos para hacer la comparación. Para eso, se tomó la riqueza observada al obtener 24 individuos en cada ensamblaje, este fue el número de individuos de la muestra más pequeña correspondiente a la cueva de la Vaca. Se graficó junto con la desviación estándar arrojada después de 100 aleatorizaciones en el programa PAST. En la figura 8 se observa que los intervalos de confidencia entre la riqueza de la cueva Antigua y El Indio se superponen entre sí, esto indica que son similares. Por otra parte los intervalos de confidencia de la riqueza de las dos cuevas mencionadas están alejados de la cueva de la Vaca, esto indica que difieren significativamente.

Figura 8. Comparación de la riqueza de especies al interior de las cuevas. Se utilizó el método de rarefacción por individuos, la comparación se hizo con base a 24 individuos.



Fuente: esta investigación.

La cobertura de muestreo nos permite comparar ensamblajes a un mismo nivel de muestreo dentro de las muestras evaluadas basándose en el estimador de riqueza Chao 1 (Chao y Jost 2012), como se observa en la tabla 3, la cobertura alcanzada con los métodos utilizados fue alta. Los estimadores de riqueza Jackniffe 1 orden, Chao 2 y ACE indican que se alcanzó una completitud de muestreo superior al 76% y 77% en cuevas y alrededores respectivamente;

estos resultados sugieren que aunque el muestreo tuvo una buena representatividad, es posible que con un mayor esfuerzo de muestreo se registren especies adicionales, principalmente en la zona de La Antigua y el Indio, donde la riqueza puede ser mayor según se observa en la figura 9.

No fue posible registrar algunas especies previamente reportadas para la zona como *Leptonycteris curasoae* o *Lasiurus borealis* (Sánchez y colaboradores 2007) o *Sturnira tildae* (Rodríguez-Rocha y Bahamón 2010).

La ausencia de las dos primeras especies se explica por su comportamiento migratorio que se ha reportado en el país, donde estas especies están fuertemente asociadas con bosques secos (Rodríguez-Rocha y colaboradores 2012). Dada la importancia de las especies migratorias es necesario continuar los estudios en este tipo de bosques para establecer si estas especies aun utilizan estas zonas y establecer medidas de conservación que ayuden a mitigar el impacto de las actividades humanas sobre los ecosistemas que utilizan (Rodríguez-Rocha y colaboradores 2012).

Para el interior de la cueva esta abundancia puede estar influida por el tamaño de la cueva (~928 m lineales) (Cardona 2013) frente a las otras dos más pequeñas, lo que concuerda con lo encontrado por Arita (1996) en cuevas de Yucatán, donde las más grandes albergaban poblaciones también grandes de murciélagos. La cueva Antigua presenta menor longitud (560 m) (Cardona 2013), y además posee varios ramales de dimensiones notoriamente menores que en el Indio.

Para la cueva de la Vaca los murciélagos solo se ubican en los primeros 100 metros lineales debido a la interrupción del paso hacia las cámaras posteriores por un túnel inundado por lo que la cantidad de murciélagos que pueden aprovechar este espacio también es limitada. De acuerdo con lo sugerido por Brunet y Medellín (2001) la riqueza de especies en las cuevas está directamente relacionada con el área de la cueva. Aunque no se evaluó el área de las diferentes cuevas, la distancia lineal y la altura de los salones y pasadizos, todas mayores en la cueva del Indio sugiere que el área en esta cueva es mayor, pero en el muestreo realizado solo se reportaron 5 especies, mientras que en la Antigua se observaron 7 especies, teniendo en cuenta las colonias de maternidad de *A. geoffroyi* en el exterior. Esta diferencia no es significativa, lo que puede indicar que la cueva del Indio puede albergar un mayor número de especies, como lo predicen Brunet y Medellín (2001) respecto a su área disponible.

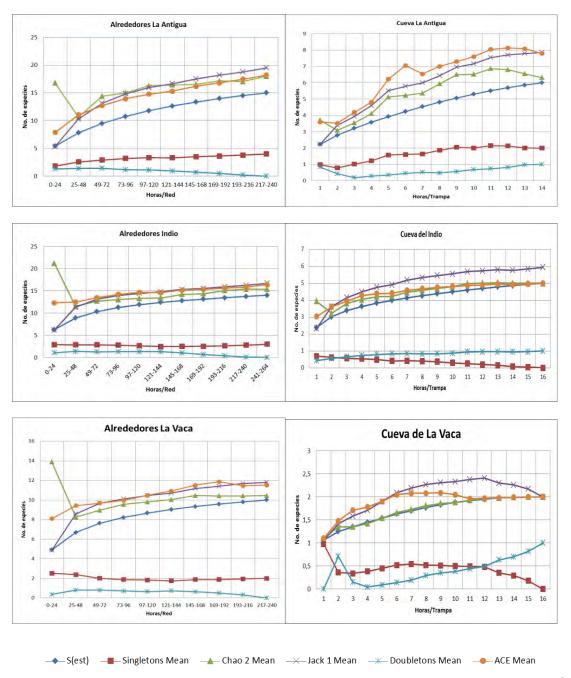
La prueba de Kruskal-Wallis indica que no existen diferencias significativas en las abundancias entre los alrededores (p_{valor} : 0,3698; α =0,05), ni entre cuevas (p_{valor} : 0,1947; α =0,05). Las diferencias en las capturas en alrededores están influidas por el esfuerzo de muestreo entre los sitios.

7.1.3 Estimadores de la riqueza de especies

En general, en los seis sitios se logró una buena completitud de muestreo bajo los dos métodos de muestreo: uso de redes de niebla en los alrededores y la trampa de arpa al interior de las cuevas.

Los porcentajes de completitud de muestreo para los sitios fueron: AA (entre 77 y 83%), AI (entre 84 y 91%), AV (entre 85 y 95%), CA (entre 76 y 95%), CI (entre 84 y 100%) y CV (100%). Estos valores indican que el esfuerzo de muestreo fue adecuado para registrar la mayoría de especies presentes en las cuevas y sus alrededores, algunas especies que no fueron registradas con redes de niebla, probablemente corresponden a insectívoros que por sus características de vuelo evaden fácilmente las redes, como se evidenció con *N. tumidirostris* la cual solo fue posible registrar al interior de la cueva y no en redes.

Figura 9. Curvas de acumulación de especies con tres estimadores de riqueza diferentes para los seis sitios evaluados, se muestran también los singletons y doubletons obtenidos con el programa StimateS v. 9.0. Todas las curvas fueron suavizadas por 100 aleatorizaciones de las muestras. S(est): Riqueza observada.



Fuente: esta investigación.

7.1.4 Diversidad en orden de q

Se observa en la Tabla 4 que el sitio AI es 1,13 veces más diverso que AA y 1,20 veces más diverso que AV. Al comparar el interior de las cuevas vemos que la más diversa, CA es 1,03 veces más diversa que CI y 2,32 veces más diversa que CV.

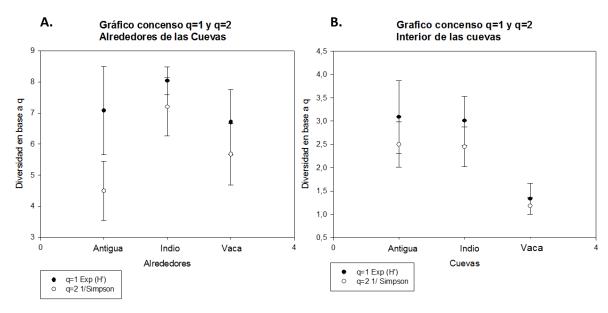
Tabla 4. Valores de diversidad expresada como número efectivo de especies, según lo sugerido por Jost (2006), para las cuevas y sus alrededores. El valor de *q* corresponde a tres medidas de la diversidad: 0: Riqueza de Especies; 1: Exp (H'); 2: 1/ Simpson.

q	ALRE	DEDC	RES	CUEVAS			
	AA	Al	AV	CA	CI	CV	
0	15	14	10	6	5	2	
1	7,1	8	6,7	3,1	3	1,3	
2	4,5	7,2	5,7	2,5	2,5	1,2	

Fuente: esta investigación.

La figura 10 representa la diversidad en función de q=1 y q=2 y sus intervalos de confianza para los sitios a fin de comparar las diversidades, no se observan diferencias significativas en la diversidad de orden q=1 para los alrededores mientras que para las cuevas, CV presenta diferencias significativas con las otras dos. En cuanto a la diversidad de orden q=2, el sitio AA presenta una mayor relación de dominancia en su estructura, respecto a los sitios AI y AV, no difiere significativamente de AV, pero sí de AI. Al interior de las cuevas la estructura de CA y CI difiere significativamente en cuanto a dominancia respecto a CV, la cual tiene una relación de dominancia más alta y además, baja diversidad.

Figura 10. A. Diagrama de dispersión con barras de error, de la diversidad en base a q (Número efectivo de especies) para los alrededores y B. Para las cuevas, se muestra las diferencias entre los diferentes valores que toma la diversidad en cada sitio.



Fuente: esta investigación.

La aproximación que se encuentra en Jost (2006) para la medición de la diversidad está basada en el concepto de número efectivo de especies y en la serie de Hill (McArthur 1965; Hill 1973). Al basar las comparaciones de diversidad en estos conceptos y no en entropía como se hace con los índices clásicos, la información que se obtiene se puede interpretar más fácilmente. El sitio más diverso es Al, debido a la mayor equitabilidad encontrada en la muestra, pero este sitio difiere significativamente de AA al darle mayor peso a las especies raras (q=2); como se esperaba, AV posee la diversidad más baja.

Debido a que no se encuentran diferencias estadísticamente significativas en riqueza ni diversidad entre los alrededores de la cueva Antigua y El Indio, podemos inferir que la diversidad observada se debe a que estos dos sitios son similares, donde se presenta alta intervención humana caracterizada por una matriz de potreros para ganadería, y también monocultivos de maíz, fique, frijol y guayaba principalmente (Alcaldías de San Gil y Páramo 2012), junto con algunos relictos de bosque premontano y bosque ribereño, y la presencia de asentamientos urbanos. Sin embargo, tanto la cueva Antigua como El Indio se

encuentran asociadas a quebradas con vegetación ribereña a diferencia de la cueva de la Vaca (Figura 3).

Durante los muestreos se detectó que se lograba registrar una mayor cantidad de especies y de individuos en los bosques de galería alrededor de las quebradas que en zonas de potreros o cerca de cultivos y edificaciones. También se observó que en los alrededores de la cueva la Vaca el alto grado de urbanización alrededor de la cueva, la potrerización, la iluminación artificial, la baja conectividad entre relictos de vegetación y la distancia a fuentes de agua eran factores que influían en la riqueza y diversidad de especies, particularmente en este sitio la vegetación ribereña era casi inexistente, estas condiciones pueden ayudar a explicar las diferencias observadas en riqueza y diversidad con respecto a los otros dos sitos.

La ausencia de especies de la subfamilia Phyllostominae como *Phyllostomus discolor* y *Micronycteris microtis* en AV y presentes en los alrededores de las otras cuevas también refleja la falta de vegetación que permita la presencia de estas especies. Los Phyllostominae son un grupo particularmente sensible a la intervención humana por lo cual ha sido ampliamente reportada como indicadora de buen estado de conservación (Fenton y colaboradores 1992; Medellín 2000; Kalko y Handley 2001; Jones 2009).

Con respecto a la vegetación ribereña y las fuentes de agua, Soriano y Ruíz (2006) afirman que la cercanía a fuentes de agua como las quebradas que mantienen estos bosques puede ser clave para el sostenimiento de la diversidad de murciélagos en estos sitios con influencia del enclave seco. Ávila-Cabadilla y colaboradores (2009) reportan resultados similares en bosques secos de México, donde estadíos avanzados de recuperación del bosque seco presentaban ensamblajes más diversos y complejos que áreas como potreros y sugiere que para mantener y recuperar la diversidad de murciélagos son importantes políticas de uso de suelo que garanticen conectividad entre parches de bosques maduros.

Una estrategia efectiva de conservación de los murciélagos en esta zona podría ser la reforestación y protección de la vegetación ribereña que permita una mayor interconexión entre parches de bosque, facilitando el paso para los murciélagos.

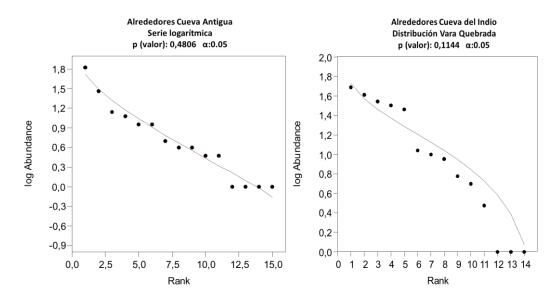
La intervención antrópica favorece la presencia de murciélagos con ciertas características como aquellos que tienen una amplia distribución, con dietas generalistas y tolerantes a una gran variedad de condiciones ecológicas (Fleming,

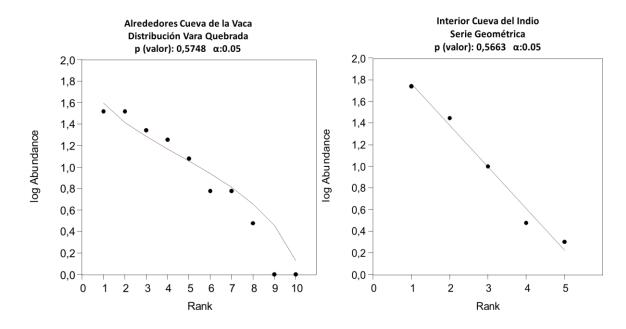
1986; Galindo 2004). Las altas abundancias encontradas de géneros como Desmodus, Glossophaga, Carollia, y Artibeus, presentes en los muestreos realizados, sugieren que los hábitats muestreados son áreas bastante intervenidas y en procesos de regeneración temprana por tanto, la proporción de especies raras que tienen requerimientos de hábitat más específicos se va a reducir mientras más intervenido este el sitio (Fleming 1986). Para la conservación de los murciélagos asociados a estos sitios es necesario el establecimiento de sistemas de producción agrícola que permitan cierta complejidad, interconexión y diversidad de hábitats, un ejemplo de esto son los cafetales con sombrío (Ortegón y Pérez-Torres 2007) o los cacaotales que se han reportado como reservorios de diversidad de quirópteros en bosques secos de Venezuela (Rivas-Rojas 2005).

7.1.5 Modelos de abundancia

Cuatro de los seis sitios evaluados se ajustaron a alguno de los modelos de distribución de abundancias, dos de los tres sitios en los alrededores se ajustaron mejor a una distribución en vara quebrada, uno de ellos se ajustó a la serie logarítmica y solo una de las muestras del interior de cuevas, la cueva del Indio, se ajustó a la serie geométrica (Figura 11).

Figura 11. Modelos de Abundancias de especies para los alrededores de las cuevas estudiadas, para el caso de las abundancias dentro de las cuevas, solo la Cueva del Indio se ajustó a un modelo.





Fuente: esta investigación.

El ajuste al modelo de vara quebrada provee evidencia de que un factor ecológico está siendo repartido más o menos equitativamente entre las especies en estos dos sitios (Magurran 2004), esta afirmación se soporta en los valores de q^2 para Al y AV (7,19 y 5,67 respectivamente, Tabla 4) que sugiere bajas relaciones de dominancia en el ensamblaje, lo que biológicamente representa a un grupo de especies igualmente competitivas (Magurran 2004).

Sin embargo, a pesar de que el ensamblaje se ajuste a cierto modelo, no quiere decir que esta sea una tendencia permanente, por esto se recomienda evaluar la distribución de las abundancias a lo largo de periodos de tiempo prolongados, pues una distribución log series o en vara quebrada, puede ser parte de una log normal evaluada a lo largo del tiempo (Gotelli y Graves 1996). A pesar de que estos modelos tienen limitaciones, son una ayuda efectiva en la interpretación de los datos que ayudan a entender la dinámica de una comunidad en el periodo que se muestrea (Gotelli y Graves 1996).

Los alrededores de La Antigua se ajustaron a la serie logarítmica, cuya interpretación biológica indica que representa comunidades pequeñas, bajo estrés o pioneras (Moreno 2001). Al observar la composición del ensamblaje observamos

que *A. lituratus* posee dominancia marcada sobre las otras especies, al ser una especie frugívora nómada, su dominancia en el muestreo puede ser explicada por su uso de estos bosques de galería como lugares de paso e interconexión entre sus áreas de alimentación, lo que concuerda con el modelo de la serie logarítmica que se explica por altas tasas de inmigración (Gotelli y Graves 1996).

Para las cuevas solo El indio se ajustó a uno de los cuatro modelos evaluados, la serie geométrica, que indica comunidades con bajo número de especies (Magurran 2004). Sin embargo es importante señalar que se observaron diferencias importantes en la abundancia de especies entre los dos métodos de muestreo utilizados dentro de las cuevas, por ejemplo, para la especie *D. rotundus* solo se obtuvieron dos capturas en la trampa de arpa, pero en los conteos se registraron colonias de más de 150 individuos, mientras que para la especie *G. longirostris* se registraron tres capturas con arpa, pero no se observó ninguna percha de esta especie en los recorridos realizados.

Estas diferencias entre métodos no permiten definir a que modelo de distribución de abundancias responde esta cueva, sin embargo, podemos atribuir la diferencia en las abundancias entre métodos a la estructura de la cueva, El Indio posee dos aberturas grandes en cada extremo del recorrido y una pequeña lateral, por lo que resultaba imposible cubrir la totalidad del sitio con el arpa (Figura 5), provocando que la evasión con este método sea alta, además en los recorridos se encuentran algunos sitios de muy difícil acceso para un humano, pero ideales para murciélagos, como cornizas altas y túneles muy estrechos, lo que puede explicar las diferencias observadas entre los dos métodos. Estas diferencias permiten sugerir que es importante emplear métodos complementarios como el arpa y captura con red manual en cuevas de esta naturaleza, pues con el arpa es posible registrar especies raras o de abundancias bajas que no se observan en los recorridos, mientras que en estos es posible obtener mayor información de las abundancias de las especies que se observen.

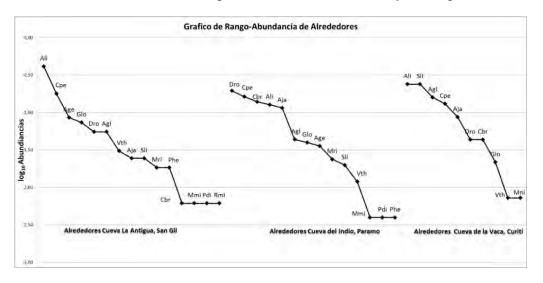
7.1.6 Composición y estructura trófica

La figura 12 corresponde al gráfico de rango-abundancia de los alrededores de las tres cuevas evaluadas. El sitio con mayor cantidad de especies raras fue AA, seguida de AI. Se observa un recambio de especies dominantes entre los tres sitios, sin embargo, especies como *A. lituratus* y *C. perspicillata* siempre presentan abundancias altas en los alrededores. La especie *Rhogeessa minutilla* fue

exclusiva para AA, mientras que *Myotis nigricans* fue exclusiva para AV, AI no presentó especies únicas. AI y AV presentan una curva similar, aunque en AV las especies capturadas fueron casi exclusivamente las que se consideraron comunes a los tres sitios.

En cuanto al interior de las cuevas de nuevo el sitio con mayor riqueza de especies fue la Cueva Antigua (CA), que también presenta mayor número de especies raras. La figura 13 corresponde al gráfico de rango-abundancia del interior de las cuevas de los tres sitios evaluados, donde se puede observar la distribución de las abundancias de las especies, expresadas como el logaritmo en base 10 de la abundancia relativa.

Figura 12. Gráfico de Rango-Abundancia. Se observa la distribución de las abundancias de las especies capturadas con redes de niebla. Ali: Artibeus lituratus - Cpe: Carollia perspicillata - Age: Anoura geoffroyi – Glo: Glossophaga longirostris – Dro: Desmodus rotundus - Agl: Artibeus glaucus – Vth: Vampyressa thyone - Aja: Artibeus jamaicensis - Sli: Sturnira lillium – Mri: Myotis riparius – Phe: Platyrrhinus helleri – Cbr: Carollia brevicauda – Mmi: Micronycteris microtis – Pdi: Phyllostomus discolor – Rmi: Rhogeessa minutilla – Mni: Myotis nigricans.



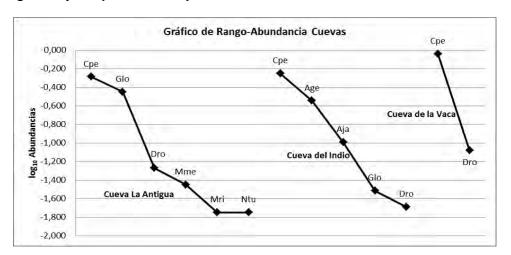
Fuente: esta investigación.

Es necesario aclarar que dentro de la Cueva Antigua no se encontró la especie *Anoura geoffroyi* y por eso no se encuentra en las capturas registradas

mediante la trampa de arpa, sin embargo, una colonia de alrededor de 50 hembras en gestación de esta especie se encontró en una pequeña caverna transversal a la entrada de la cueva, por lo tanto se la considera dentro de las especies que pueden habitar la cueva.

En las tres cuevas la especie dominante numéricamente fue *C. perspicillata* que junto con *D. rotundus* fueron las únicas dos especies que se compartieron entre las tres cuevas. La cueva que presento mayor cantidad de registros fue CI (Figura 6), sin embargo tanto en esta cueva como en CA hubo diferencias entre el muestreo con trampa de arpa y lo observado al interior de la cueva en los recorridos diurnos. Por ejemplo en CA, la especie *Glossophaga longirostris* fue la segunda más abundante, sin embargo fue muy raro encontrar colonias de esta especie durante los recorridos. De igual manera, no se observaron perchas de las especies *M. riparius, M. megalophylla* y *N. tumidirostris*. Esta situación revela la importancia de utilizar más de un método para un registro completo de las especies de murciélagos en cuevas.

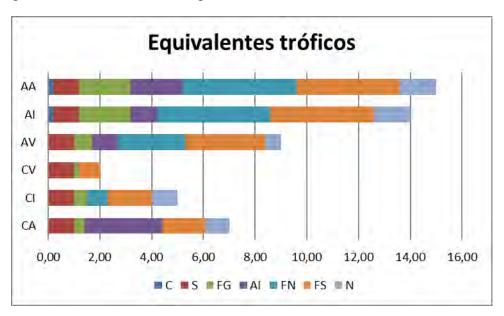
Figura 13. Gráfico de Rango-Abundancia. Se observa la distribución de las abundancias de las especies capturadas con la trampa de arpa. Cpe: Carollia perspicillata - Glo: Glossophaga longirostris – Dro: Desmodus rotundus – Mme: Mormoops megalophylla - Mri: Myotis riparius – Ntu: Natalus tumidirostris - Age: Anoura geoffroyi - Aja: Artibeus jamaicensis.



Fuente: esta investigación.

Respecto a la estructura trófica, se encontró que los sitios con mayor riqueza, AA y AI presentaron todas las categorías tróficas evaluadas, mientras que en las cuevas se observa que al disminuir la riqueza lo hace también la diversidad trófica (Figura 14). La fracción de los frugívoros sedentarios representa un componente importante en todos los sitios junto con los frugívoros nómadas que no estuvieron presentes en todas las muestras, a diferencia de estos, los sanguívoros representados en la especie *D. rotundus* estuvieron presentes en todos los sitios. Los nectarívoros y los insectívoros aéreos se encontraron en 5 y 4 sitios respectivamente, aunque los últimos presentaron importancia en la cueva la Antigua. Finalmente los Insectívoros del forraje (FG) se encontraron en todos los sitios, aunque tuvieron mayor importancia en los alrededores de la Antigua y El Indio.

Figura 14. Equivalentes tróficos para los sitios, basados en los valores tróficos de las especies para determinada categoría trófica (*Sensu* Soriano, 2000). AA: Alrededores Antigua, AI: Alrededores Indio, AV: Alrededores Vaca, CA: Cueva Antigua, CI: Cueva del Indio, CV: Cueva de la Vaca. Categorías tróficas: C: Carnívoros; S: Sanguívoros; FG: Insectívoros del Follaje; AI: Insectívoros Aéreos; FN: Frugívoros nómadas; FS: Frugívoros sedentarios; N: Nectarívoros.



Fuente: esta investigación.

En alrededores de la Antigua, la especie más abundante fue *A. lituratus*, esto se explica por su condición de frugívoro nómada, la zona muestreada es ideal para el paso de estos organismos pues utilizan el bajo dosel del bosque de galería para buscar sitios de alimentación a lo largo de la quebrada, de preferencia en sitios abiertos (Tirira 2007), esta situación también se observa en los alrededores de la Vaca, teniendo en cuenta que esta especie se registró principalmente en los bordes de los relictos de bosque. Otros frugívoros nómadas también fueron registrados como *A. glaucus* y *P. helleri* pero con abundancias bajas, lo que puede sugerir dietas más específicas (Tirira 2007)

Los frugívoros sedentarios son a menudo uno de los niveles tróficos dominantes en los ensamblajes de murciélagos neotropicales, pues se alimentan de plantas con una producción constante de frutos, y tienden a tener dietas generalistas, por lo que a menudo están presentes en zonas bastante intervenidas (Tirira 2007), Géneros como Carollia y Sturnira tuvieron una alta representatividad en todos los alrededores y también en las cuevas similar a lo reportado en otras localidades en Colombia (Sánchez-Palomino y colaboradores 1993; Moreno y colaboradores, 2005; Saavedra y Rojas, 2011) y en otros países (Bernard 2002; Moura y Marinho 2004), La especie G. longirostris que tuvo abundancias intermedias en todos los sitios también es considerada frugívora sedentaria, y varios individuos capturados defecaron semillas del género *Piper* (Obs. Pers.) que es una planta pionera, de fructificación constante. Dado que G. longirostris se ha asociado ampliamente a ambientes secos y a las cactáceas columnares (Soriano y colaboradores 1991; Sosa y Soriano 1996; Soriano y colaboradores 2000) es importante señalar que al ser un frugívoro adaptativo, también puede consumir otro tipo de vegetación, propia de ambientes más húmedos, principalmente cuando el recurso del néctar escasea (Soriano y colaboradores 2000).

Otra de las categorías tróficas presente en todos los sitios fueron los sanguívoros o hematófagos, representados por la especie *D. rotundus*, que en sitios como Al fueron abundantes, lo que indica alta perturbación (Fenton 1992). La ganadería bovina y caprina a pequeña escala practicada en las zonas de estudio es la razón de la presencia de esta especie, esto sumado con la preferencia de estos murciélagos por refugios como cuevas, puede desencadenar crecimientos poblacionales altos que deben ser controlados correctamente, sin afectar a las otras especies (Asprilla-Aguilar y colaboradores 2007) (Figura 15).

Figura 15. Presencia de ganado en alrededores de la cueva de la Vaca. La presencia de bovinos y caprinos en los alrededores de las cuevas propicia la abundancia del vampiro común *Desmodus rotundus*. Foto: Cabrera-Ojeda, 2012.



Fuente: esta investigación.

La presencia en las muestras de insectívoros aéreos es interesante debido a que se los considera de difícil captura, debido a sus hábitos de forrajeo sobre el dosel y a su habilidad para evitar redes de niebla (Fleming 1986; Sánchez-Palomino y colaboradores 1993), a pesar de esto se logró registrar cinco especies entre todos los sitios, y además, una de estas especies *Rhogeessa minutilla* (Figura 16) tiene categoría de Vulnerable (VU) en el listado mundial del IUCN (Soriano y Molinari 2008). La presencia de esta especie junto con *M. megalophylla* y *N. tumidirostris* confirma la influencia que ejerce el enclave seco del Chicamocha sobre la composición de especies en la zona muestreada, y además, le confieren a la zona de los alrededores de la Cueva Antigua en el Municipio de San Gil, la categoría de sitio de especial interés para la conservación e investigación de murciélagos según la lista creada por Arita (1993) y Willig y colaboradores (2003) pues son especies raras localmente y con distribuciones restringidas, que requieren estudios acerca de su historia natural y medidas de conservación.

La información obtenida durante esta investigación apoya en gran medida la búsqueda del establecimiento de categorías de protección de la cueva La Antigua y la cueva del Indio y sus alrededores, a través de la figura de SICOMs (Sitios Importantes para la Conservación de Murciélagos), ya que estas zonas cumplen con varios de los requisitos para aplicar esta figura (RELCOM, 2011).

Figura 16. Murciélago amarillo diminuto (*Rhogeessa minutilla*, Miller 1897). Especie en categoría vulnerable (VU) en la lista roja de especies amenazadas (IUCN), por la pérdida de su hábitat natural (Bosques secos). Foto: Cabrera-Ojeda C. 2012.



Fuente: esta investigación.

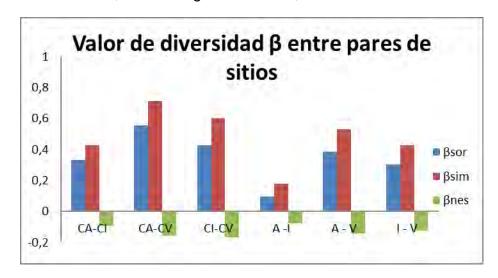
7.1.7 Diversidad beta

La diversidad beta (β) fue medida en términos de tres índices, β de Sorensen, β de Simpson y β de anidamiento, con el fin de separar el aporte del recambio real de especies entre sitios del anidamiento que produce el observar una comunidad pequeña dentro de otra más grande (Baselga 2010). En la figura 17 se observa que las comparaciones entre cuevas y entre sitios presentan valores negativos para β nes, debido a que el recambio entre estos sitios es meramente aporte del recambio espacial, no se graficó la diversidad β entre los alrededores y cuevas pues el anidamiento de especies en estos sitios es lo que determina la composición de especies dentro de la cueva.

En general se observan valores medios de diversidad β bajo los índices evaluados, los valores más altos de diferencia se dan entre cuevas, lo que puede sugerir una preferencia de ciertas especies por alguna condición particular de las

cuevas (ver desarrollo del segundo objetivo). Entre estos factores pueden estar la longitud y tamaño de la cueva como lo sugiere Cardona (2013).

Figura 12. Índices de diversidad Beta para los sitios. Los valores correspondientes a βsim (Disimilaridad de Simpson) muestran el recambio de especies entre sitios, mientras que βnes representa el anidamiento de la diversidad de una comunidad pequeña dentro de otra más grande. Estos dos valores dan como resultado el índice βsor (Disimilaridad de Sorensen). CA: Cueva Antigua; CI: Cueva del Indio; CV: Cueva de la Vaca; A: La Antigua I: El Indio; V: La Vaca.



Fuente: esta investigación.

La diversidad Beta entre sitios medida como disimilaridad, presenta valores intermedios y bajos, es decir, los sitios evaluados son similares en composición de especies, lo que se explica por el concepto de "comunidad núcleo" compuesta principalmente por la familia Phyllostomidae en los ensamblajes de murciélagos neotropicales (Fleming 1986).

Al considerar la distancia entre los sitios de muestreo, que está entre 9 y 26 kilómetros, podemos considerar que los tres puntos representan parte de un mismo ensamblaje que se mueve entre diferentes unidades de paisaje, y que utiliza los relictos de bosque premontano como hábitat general, y que hacia sitios más secos, como los alrededores de la Antigua, presenta mayor influencia del enclave seco del Chicamocha, mientras que zonas como el municipio de Páramo, son más húmedas y tienen la composición típica de los bosques premontanos (Ortegón-Martínez y Pérez-Torres 2007).

Posiblemente la zona de Curití pudiera ser más parecida a la zona de la Antigua, pues la composición vegetal también es similar, pero debido al elevado disturbio encontrado, las especies menos tolerantes a estas condiciones han desaparecido, por lo tanto este sitio es el que presenta mayores riesgos a la diversidad, y el que necesita acciones inmediatas para mitigar esta pérdida.

7.1.8 Situación de los sitios evaluados frente a otros estudios en Colombia

La riqueza de murciélagos encontrada para las tres localidades es similar a la reportada para otros sitios en el departamento de Santander. En la tabla 6 se observan los valores de riqueza de algunos estudios en comunidades de murciélagos en Colombia. La zona de estudio se encuentra en un ecotono entre los bosques secos y bosques premontanos, así que se hace necesario realizar la comparación entre los dos tipos de ecosistemas, además de sitios próximos a la zona de estudio.

Tabla 6. Estudios de ensamblajes de murciélagos en Colombia, reportando la riqueza encontrada, la altitud, el esfuerzo de muestreo empleado y el ecosistema predominante del sitio. SA: Santander; TO: Tolima. ^a: Se asume que las dos especies adicionales encontradas dentro de la cueva Antigua hacen parte del ensamblaje estudiado.

Localidad	No. spp.	Esfuerzo de Muestreo (Horas/Red)	Altitud (m)	Ecosistema	Referencia
Encino y Charalá, SA	24		1500- 2000	Bosque Subandino	Otálora-Ardila y López Arévalo 2005
Pescadero, SA	13	4864	500- 600	Bosque Seco	Sánchez y colaboradores 2007
Los Santos, SA	11	519,96	1650	Bosque Húmedo premontano	Ortegón- Martínez y Pérez-Torres 2007
Umpalá-Pescadero, SA	7	37	500- 600	Bosque ripario - Bosque Seco	Biocolombia y CDMB 2009

Reserva El Cucarachero, SA	14	181,75	300- 1200	Bosque Seco	Rodríguez- Rocha y Bahamón 2010
Pastales y Juntas, TO	24	324	1600- 1900	Bosque premontano bajo	Bejarano-B y colaboradores 2007
San Gil, SA	17 ^a	234,5	1671	Bosque ripario - Bosque Seco	Este Estudio
Páramo, SA	14	255,5	1475	Bosque ripario - Bosque Subandino	Este Estudio
Curití, SA	9	236,6	1472	Bosque seco	Este Estudio

Observamos que en localidades cercanas como Pescadero y el municipio de los Santos en el departamento de Santander se encuentran un número similar de especies reportadas para los sitios estudiados, sin embargo, en estos sitios el esfuerzo de muestreo fue mayor que las localidades evaluadas. Al comparar nuestros sitios en el contexto del gradiente de bosques secos a bosque andino, se resalta que uno de los sitios (La Antigua) presenta mayor cantidad de especies que lo reportado para el cañón del Chicamocha en otros estudios (Sánchez y colaboradores 2007; Rodríguez-Rocha y Bahamón 2010), y junto con los Alrededores del Indio, presentan una riqueza superior a la encontrada en los cafetales con sombrío del municipio de Los Santos (Ortegón-Martínez y Pérez-Torres 2007), que posee una topografía y clima similar a la Antigua y los otros sitios evaluados.

Teniendo en cuenta estos datos en la vertiente occidental de la cordillera Oriental no se aprecia ningún patrón de disminución en la riqueza de especies respecto al incremento de la altitud como se ha reportado para otras localidades neotropicales (Willig y colaboradores 2003; Fleming 1986). Esta situación se reporta también en el departamento del Tolima en un transecto altitudinal en la vertiente Oriental de la cordillera central comprendiendo los ecosistemas de bosque seco hasta páramos, donde la mayor riqueza se encontró en elevaciones intermedias, en la transición de bosque seco tropical a bosque premontano bajo (Bejarano-Bonilla y colaboradores 2007). Estos patrones de riqueza se pueden explicar porque la oferta de recursos y de condiciones climáticas que ofrecen los ecosistemas premontanos puede ser más favorable a la encontrada en sitios más secos como los enclaves áridos andinos (Soriano y Ruiz 2006), mientras que en

mayores alturas muchas especies de murciélagos se ven restringidas fisiológicamente al enfrentar temperaturas muy bajas en la noche (Fleming 1986).

La riqueza y abundancia de murciélagos encontrada en estas zonas de transición sugiere que los ecosistemas premontanos asociados a bosques secos como los estudiados pueden ser lugares claves de conservación, pues no solo albergan especies comunes y de amplia distribución, sino también a especies raras como *M. megalophylla* y *N. tumidirostris* y amenazadas como *R. minutilla*. Para corroborar estas afirmaciones, son necesarios mayor cantidad de estudios en los ecosistemas secos y sus alrededores, que ayuden a determinar si este patrón se mantiene a lo largo de las cordilleras y los enclaves secos.

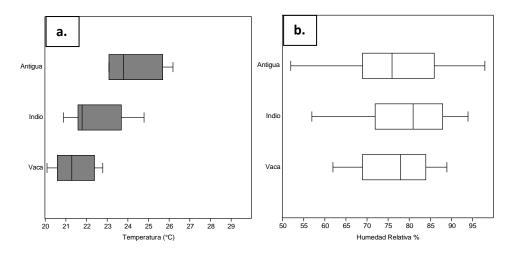
7.2 DETERMINACION DE PREFERENCIAS DE USO DEL REFUGIO POR LAS ESPECIES DE MURCIÉLAGOS DENTRO DE LAS CUEVAS

7.2.1 Caracterización de las variables evaluadas

En el anexo A se encuentran caracterizadas las variables evaluadas dentro de cada cueva, medidas en intervalos a lo largo de ellas, los valores de temperatura y humedad relativa son el promedio de varias mediciones en diferentes días. Las tres cuevas presentaron cuerpos de agua asociados a ellas, pero en la Vaca la corriente de agua era subterránea y no tenía vegetación ribereña asociada a ella.

Al comparar la temperatura media entre las tres cuevas se encontraron diferencias estadísticamente significativas (Anova, F=9,78 p<0,05) (Figura 18a), la prueba post-hoc de Tukey demuestra que la temperatura en la cueva Antigua es significativamente mayor que en las otras dos. Con respecto a la humedad relativa, el análisis de varianza indica que no hay diferencias significativas entre cuevas (Anova, F=1,57 p>0,05) (Figura 18b). También se encontró una fuerte correlación entre la temperatura media y la riqueza de cada cueva (r= 0,95 p>0.05).

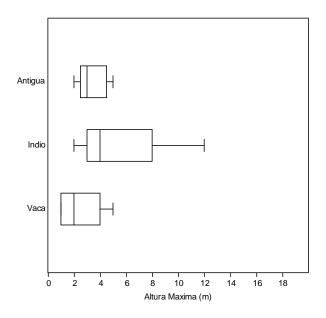
Figura 18. a. Diagrama de cajas de los datos de temperatura entre las tres cuevas de estudio, la cueva Antigua difiere significativamente de las otras dos. b. Diagrama de cajas de los datos de humedad relativa entre cuevas, no se encuentran diferencias significativas.



Fuente: esta investigación.

Se encontraron diferencias significativas en la altura máxima de las 3 cuevas (Kruskal-Wallis, H=10,47 p<0,05), siendo la cueva del Indio la que tiene el mayor promedio, y una altura máxima de 12 metros mientras que para la Vaca y la Antigua fue de 5 metros. La altura máxima de la cueva de la Vaca difiere significativamente de las otras dos cuevas según la prueba de Tukey (Figura 19).

Figura 19. Diagrama de cajas del promedio de la altura máxima en las tres cuevas, la cueva de la Vaca difiere significativamente de las demás.



Fuente: esta investigación.

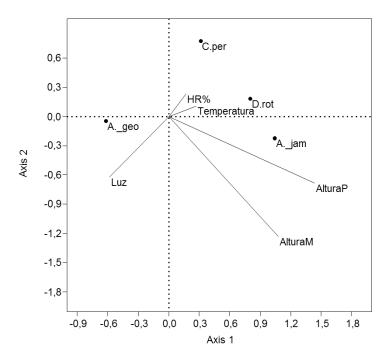
7.2.2 Asociación de las especies a las variables en las cuevas

Se obtuvieron 103 registros de perchas de las cinco especies observadas haciendo uso del refugio en las cuevas, de los cuales se utilizaron 101 registros debido a la baja representatividad de la especie *G. longirostris* por lo cual no se incluyó esta especie en el análisis. Seis registros fueron de la cueva de la Vaca, sesenta y seis de la cueva del Indio y veintinueve de la cueva Antigua.

Los dos primeros ejes explican en conjunto el 99,88% de la variación (La inercia total fue de 0,61), lo que significa que el CCA fue útil para determinar las

asociaciones de las especies al refugio en las cuevas bajo las variables evaluadas. El eje 1 estuvo determinado principalmente por las variables Altura de percha versus Luz, mientras que el eje 2 estuvo determinado principalmente por humedad relativa versus altura máxima (Figura 19).

Figura 20. Diagrama de tres ejes resultado del análisis de correspondencia canónica (ACC) para la asociación de especies a las variables ambientales evaluadas, el análisis se realizó en base al total de las tres cuevas.



Fuente: esta investigación.

Tabla 6. Resumen del resultado del ACC de los datos de murciélagos asociados a variables ambientales al interior de las cuevas de estudio. El valor p corresponde a la prueba de permutación para comprobar la significancia de las variables.

Ejes	1	2	3	Inercia Total
Eigenvalue	0,553	0,058002	0,00070885	0,61
%	90,4	9,482	0,1159	100%
P (valor)	0,009901	0,2574	0,8812	

Fuente: esta investigación.

El diagrama de tres ejes obtenido mediante el análisis de correspondencia canónica (ACC), indica que la especie *C. perspicillata* es la que aporta mayor peso a la variación total del ACC. En general las especies se comportaron de manera diferente entre sí con respecto a las variables evaluadas, sin embargo se observa que *D. rotundus* y *C. perspicillata* presentan cierta afinidad por la humedad relativa.

A. geoffroyi y D. rotundus están negativamente relacionadas en su preferencia por condiciones de refugio. A. geoffroyi presenta afinidad por perchas bajas y con buena iluminación, contrario a las otras especies según las abundancias encontradas. Por el contrario los vampiros solo se encuentra en perchas con oscuridad total, asociados a perchas con mayor humedad relativa y con mayores temperaturas que el resto de las especies. Estas dos variables muestran una baja correlación con la entrada de luz. A. jamaicensis presenta preferencias por perchas altas al igual que D. rotundus, casi siempre ubicándose en la altura máxima respectiva en cada salón.

Las cuevas constituyen algunos de los sitios más importantes para la maternidad y reproducción de los murciélagos (Racey y Entwistle 2003), entre los beneficios de este tipo de refugios están la estabilidad de la temperatura y la humedad relativa, importantes en la termorregulación de los quirópteros (Cicourel 2003; Ávila-Flores y Medellín 2004).

En el presente estudio se encontró que la cueva Antigua presenta una temperatura promedio mayor que las demás y se constituyó como la de mayor riqueza de especies (7 sp.), y presentaba dos especies usualmente asociadas a cuevas calientes como lo son *M. megalophylla* y *N. tumidirostris*.

Estas dos especies dependen en gran medida de cuevas cálidas debido a sus requerimientos termoregulatorios (Torres-Flores y Lopez-Wilchis 2010), según Rodríguez Durán 2009 la cueva Antigua se puede clasificar como "vestíbulos y cámaras calientes" con una temperatura que varía entre 23 y 28°C, siendo de las pocas cuevas de este tipo conocidas para Colombia y Suramérica, por lo que presenta un lugar de interés para la conservación, debido a que estos lugares son particularmente sensibles a la urbanización, el desarrollo agrícola, la minería y el turismo mal manejado (Ladle y colaboradores 2012).

El análisis de correlación lineal sugiere que la temperatura media de las cuevas puede ser un factor que influye en la riqueza de especies en las cuevas (r= 0,95 p>0,05), lo que coincide con lo encontrado en investigaciones de cuevas

calientes (Rodríguez-Durán y Soto-Centeno 2003; Ladle y colaboradores 2012) pero es necesario evaluar esta variable en un tamaño de muestra mayor para comprobar esta hipótesis en las cuevas del área de influencia del enclave de Chicamocha. En este caso, la riqueza de especies se ve influenciada por la presencia de insectívoros heterotermos y nectarívoros que presentan preferencia por refugios más cálidos (Ávila-Flores y Medellín 2004).

Por su parte la variación de la humedad relativa no fue significativa entre las cuevas, pero observamos que la humedad relativa presentaba valores altos y constantes a lo largo de la cueva lo que se puede explicar por la presencia de cuerpos de agua en su interior, lo que al parecer, beneficia el establecimiento de los murciélagos (Cicourel, 2003; McNab 1982).

En el ACC la especie *C. perspicillata* (Figura 21) contribuye con la mayor parte de la variación, esto se traduce en baja especificidad por alguna de las variables evaluadas, lo que concuerda con lo encontrado por Ávila-Flores y Medellín (2004), esta especie junto con *A. jamaicensis* se clasifican como homeotermos precisos, lo que significa que mantienen su temperatura corporal en un rango estrecho bajo un amplio rango de condiciones ambientales (Ávila-Flores y Medellín 2004). Esta característica hace que estas especies se adapten a variadas condiciones climáticas, y por ende, un amplio espectro de refugios.

Figura 21. Percha de murciélago colicorto común (*Carollia perspicillata*) en la cueva La Antigua. Foto: Cabrera-Ojeda C. 2012.



A. jamaicensis estuvo asociada a la altura máxima del refugio, eso explica que solo se encuentre esta especie en la cueva del Indio, cuya altura máxima fue mayor que en las otras dos cuevas, los resultados concuerdan con lo reportado por Cardona (2013) en un análisis de varias cuevas del enclave seco del Chicamocha, y son similares a lo encontrado por Suarez-Payares y Lizcano (2011) para A. lituratus en refugios exteriores. Por lo general, los Artibeus prefieren perchas altas desde las que se dejan caer para salir a forrajear (Tirira 2007). A. geoffroyi estuvo altamente asociado a la luz, lo que se explica por las altas concentraciones de hembras lactantes y crías en zonas de máxima o media luz, que coinciden con las zonas más cálidas en la cueva del Indio, favorables para el desarrollo de las crías (Racey y Entwistle 2003)(Anexo 1B). Por último *D. rotundus* aparece asociado a la temperatura y humedad relativa, lo que parece estar relacionado con su tasa metabólica, así la selección de perchas con valores altos para estas variables, permite un menor gasto de energía en el mantenimiento de su temperatura corporal ya que esta especie es menos tolerante a grandes cambios de condiciones ambientales que los frugívoros mencionados (Aguirre y colaboradores 2002; Ávila-Flores y Medellín 2004).

Adicionalmente a las variables evaluadas, Cardona (2013) evaluó otras variables en un conjunto de cuevas del enclave seco del Chicamocha encontrando que la longitud horizontal de las cuevas y la complejidad estructural interna de estas son importantes para predecir la riqueza de especies que la habitan, lo que se explica por una mayor disponibilidad de perchas mientras más grande sea la cueva.

Las cuevas tienen dinámicas particulares como sitios de refugio, la composición de murciélagos puede variar a lo largo del año, dependiendo de la época reproductiva de las especies que la habitan, algunas especies estrictamente cavernícolas, pueden presentar desbalances en la proporción de sexos, sobretodo en la época de maternidad (Torres-Flores y colaboradores 2012), por lo que es necesario evaluar la dinámica de las poblaciones a lo largo del año en estas cuevas, para poder obtener conclusiones más precisas del uso del refugio.

7.3 CARACTERIZACION DE LA RELACIÓN ENTRE LA SUSCEPTIBILIDAD AL DISTURBIO ANTRÓPICO DE LAS CUEVAS Y LA DIVERSIDAD DE LOS ENSAMBLAJES DE MURCIÉLAGOS QUE LAS HABITAN.

7.3.1 Caracterización del turismo en las cuevas

Se logró obtener datos acerca de la afluencia de turismo a las cuevas consultando a las empresas que ofrecen este servicio, mientras que para El Indio y la Vaca lo ofrecen tres empresas respectivamente, para la cueva Antigua existen alrededor de siete empresas que ofrecen recorridos, de estas, se logró obtener datos de tres. En el anexo B se encuentra el resumen de los datos suministrados por las empresas. Debido a que no llevan un registro detallado de las visitas durante el año, los valores suministrados son producto de las inferencias por parte de los guías consultados. El número de personas que entran a la cueva en temporada alta esta entre once y cincuenta personas por visita, y en temporada baja entre una y cuatro personas, los recorridos duran generalmente entre una hora y media a dos horas. Con respecto a las temporadas de turismo, varios datos coinciden en que las visitas se incrementan en temporada de vacaciones, principalmente a principio de año (diciembre-enero), semana santa (marzo-abril) y vacaciones de mitad de año (junio-julio), mientras que los meses menos concurridos son septiembre y noviembre. En general, las tres cuevas tienen una afluencia de turismo similar.

7.3.2 Índice de susceptibilidad

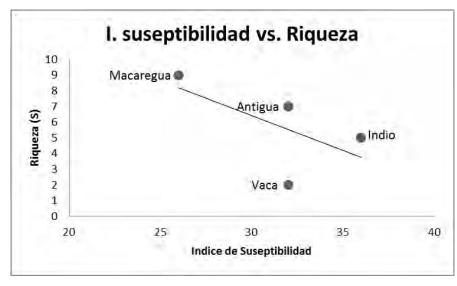
Con respecto al índice de susceptibilidad, todas las cuevas menos El Indio se ubicaron en la categoría de susceptibilidad media, la cueva del Indio presenta el valor más alto del índice en este caso, clasificándose con susceptibilidad alta mientras que Macaregua, una cueva sin ninguna afluencia de turismo, presento el valor más bajo (Tabla 7). Las tres cuevas sin embargo presentaron valores cercanos al límite inferior de susceptibilidad alta. El coeficiente de correlación de índice de susceptibilidad Spearman indica que correlaciona significativamente de forma negativa con la riqueza (r= -0,63 p>0,05) (Figura 22), es decir cuánto más alto es el índice de susceptibilidad menor es la riqueza de murciélagos en las cuevas.

Tabla 7. Resultados del índice de susceptibilidad de las cuevas, modificado de García-Rawlins 2011. Cada subfactor tiene un valor mínimo de 1 y un valor máximo de 4. Los datos de la cueva Macaregua fueron proporcionados por Jairo Pérez-Torres (Datos no publicados). A: Dificultad de acceso; Distancia a: B: Centros poblados; C: Vialidades; D: Centros turísticos; E: Cursos de agua; F: Continuidad de los fragmentos de bosque; G: Condición reproductiva de las colonias H: Presencia de al menos una especie endémica; I: Presencia de al menos una especie con categoría de amenaza; J: Tamaño máximo del grupo por recorrido; K: Número de personas por semana; L: Duración del recorrido; M: Índice de susceptibilidad; N: Riqueza de especies por cueva.

COMPONENTE			FISICO			BIOLOGICO			TURISMO					
CUEVA	Α	В	С	D	Е	F	G	Н	- 1	J	K	L	М	N
Macaregua	3	2	3	1	1	3	4	3	3	1	1	1	26	9
La Antigua	3	4	4	2	1	2	3	3	1	3	3	3	32	7
La Vaca	4	4	4	4	1	4	2	1	1	3	1	3	32	2
El Indio	3	4	4	4	1	4	4	3	1	4	1	3	36	5

Fuente: esta investigación.

Figura 22. Índice de susceptibilidad versus riqueza de especies por cueva.



Fuente: esta investigación.

La cuantificación del efecto que tienen las actividades humanas sobre los murciélagos es un factor fundamental en la toma de decisiones de conservación (García-Rawlins 2011). El índice aquí propuesto da una aproximación válida a algunos factores físicos y biológicos que contribuyen al establecimiento y permanencia de especies de murciélagos en cuevas, y toma en consideración un tercer factor particular para las cuevas estudiadas: el turismo. El área de influencia del cañon del Chicamocha es la zona con mayor desarrollo del turismo de aventura en el país, incluyendo entre sus actividades la espeleología o "espeleismo" como le han denominado los habitantes de esta región a esta práctica (EOT municipios San Gil, Curití y Páramo) (Figura 23).

Figura 23. Grupos de turistas que visitan las cuevas de estudio. Izquierda: Alrededores de la cueva Antigua; Derecha: Interior de la cueva de la Vaca. Foto: Cabrera-Ojeda C. 2012.





Fuente: esta investigación.

Al respecto, encontramos que las cuevas evaluadas presentan altos valores de susceptibilidad al disturbio como consecuencia del turismo, factores físicos y biológicos; es importante señalar que se encontró una tendencia en la que la riqueza de especies dentro de las cuevas disminuye al aumentar la susceptibilidad del refugio. Aunque según los resultados obtenidos mediante esta investigación la riqueza también puede estar relacionado con factores microclimáticos como la temperatura, se considera que esta primera aproximación al efecto que las actividades humanas pueden tener sobre los ensamblajes de murciélagos en cuevas es fundamental para entender la dinámica de uso de las cuevas como refugio. Se propone utilizar este índice para evaluar los sistemas cársticos

asociados al enclave seco de Chicamocha y en general las cuevas presentes en Colombia para comprobar esta tendencia. Al evaluar las cuevas bajo el índice original de García-Rawlins (2011), observamos que presentan valores medios y de nuevo el Indio se cataloga en alta susceptibilidad mientras que Macaregua presenta el valor más bajo (27 puntos, Datos proporcionados por Jairo Pérez-Torres, sin publicar) (Tabla 8).

Tabla 8. Índice de susceptibilidad del refugio calculado según los parámetros de García-Rawlins 2011. DP: Distancia poblado; DV: Distancia vialidad; DT: Distancia centro turístico; DA: Dificultad acceso; ABRAE: Sistema de áreas protegidas Venezuela; VR: Valor reproductivo; SSP: Número de especies; TMC: Tasa máxima de captura; ES: Estatus en UICN; EN: Endemismo; IS: Índice de Susceptibilidad. *: Valores promedio de las cuevas con menor y mayor susceptibilidad evaluadas por García-Rawlins 2011.

CUEVA	DP	DV	DT	DA	ABRAE	VR	SSP	TMC	ES	EN	IS
La Antigua	4	4	2	3	4	3	4	1	1	3	29
El Indio	4	4	4	3	4	4	4	1	1	3	32
La Vaca	4	4	4	4	4	4	2	1	1	1	29
Macaregua	2	3	1	3	4	4	4	1	2	3	27
Seru Grandi*											23,50
Watapana*											33

Fuente: esta investigación.

Observamos que los subfactores que más influyen en ambos índices son los de distancia a centros poblados, vialidades y centros turísticos, junto con el hecho de que las cuevas no se encuentran bajo ninguna figura de protección, estos factores aumentan la posibilidad de perturbaciones a las cuevas, por ejemplo, actividades de deterioro de la cueva como refugio como uso de pintura sobre las rocas, modificación de estructuras como estalactitas afectando las perchas o quema de llantas como se observó en la cueva Antigua, con el fin de controlar la población de vampiros (*D. rotundus*) (Figura 24), lo que por supuesto tiene efectos sobre las demás especies que habitan este espacio (McCracken 1989; Molinari y colaboradores 2012).

Figura 24. Arriba: Evidencia de la quema de productos químicos bajo una percha de *D. rotundus* en la cueva La Antigua; Abajo: Murciélago vampiro muerto en el piso de la cueva. Cabrera-Ojeda C. 2012.



Fuente: esta investigación.

Tres de las cuatro cuevas evaluadas para este índice (Macaregua, El Indio y La Antigua) presentaron colonias en estado reproductivo o de maternidad en el periodo octubre-diciembre que corresponde a la transición de la época lluviosa a la

época seca (Jairo Pérez-Torres com. pers.), lo que resalta la importancia de estos lugares como refugio (Figura 25).

Figura 25. Izquierda: Murciélago nectarívoro (*Anoura geoffroyi*) hembra con su cría lactante. Derecha: Colonia de hembras lactantes a las afueras de la cueva del Indio. Foto: Cabrera-Ojeda C. 2012.



Fuente: esta investigación.

De acuerdo a McCracken 1989, las consecuencias de la perturbación sobre colonias de maternidad incluyen lo siguiente: 1) Puede causar que los individuos abandonen los sitios de refugio, especialmente cuando las hembras están preñadas, lo que resulta en moverse a lugares menos aptos para el éxito de la gestación. 2) El disturbio eleva el nivel general de actividad dentro de los refugios, lo que resulta en un mayor gasto de energía y una transferencia de energía menos eficiente a los jóvenes lo que puede provocar crecimiento lento e incremento en la demanda energética de hembras, lo que incrementa el tiempo que pasan fuera del refugio y por lo tanto son más vulnerables a depredación. 3) La perturbación puede causar muerte de los jóvenes que caen de su percha al suelo de la cueva. 4) Si el tamaño de la colonia decrece, las ventajas térmicas también decrecen y puede ser energéticamente imposible para las hembras criar a los jóvenes en ese refugio. Para contrarrestar estos efectos se han propuesto categorizar las cuevas en verdes: aquellas que se pueden visitar sin que esto represente ningún peligro para murciélagos y humanos, y rojas: aquellas que no deben estar abiertas a la entrada de humanos (McCracken 1989).

Al ser estas cuevas parte importante de la economía de estos municipios no es posible aplicar estas categorías, sin embargo Arita (1996) propone aplicar este concepto a partes de la cueva, más espacios "amarillos" que solo puedan ser visitados en ciertas épocas del año cuando no se encuentre en ellos colonias reproductivas, así, es necesaria la planificación de los recorridos turísticos al interior del Indio, La Vaca y La Antigua para minimizar el efecto de las actividades humanas sobre estos entornos. Para este fin se necesita información del estado reproductivo de las colonias a lo largo del año, teniendo en cuenta los picos de actividad turística en las zonas, esta información permitiría crear un mapa de la cueva donde aparezcan las zonas rojas, verdes y amarillas.

La mayoría de estudios sobre perturbación se han focalizado en cuevas en la región neártica, y en el efecto sobre la hibernación de los murciélagos, pero no se han realizado estudios sobre el efecto en procesos como la maternidad en cuevas neotropicales. Siles y colaboradores (2007) sugieren que la ausencia de algunas especies en cuevas de Bolivia en diferentes épocas del año, se deben al turismo practicado en el interior de estas.

No todas las especies se comportan de la misma forma frente a la presencia de otras especies o respecto a la perturbación dentro de las cuevas, Arita (1993) creo una clasificación que ayuda a determinar la forma en que los murciélagos comparten el refugio, Las especies que se encontraron ocupando las cuevas se clasifican como integracionistas o indiferentes frente a otras especies, mientras que solo dos especies (N. tumidirostris, M. megalophylla) (Figura 26) utilizan las cuevas como refugio obligatorio (Cicourel 2003). En cuevas de la zona se han reportado algunas especies utilizando cuevas que no fueron encontradas en las evaluadas, pero que se reportaron en los alrededores, tal es el caso de Micronycteris megalotis (Peréz-Torres y colaboradores, datos no publicados), Phyllostomus discolor y una especie del género Platyrrhinus (Otálora-Ardila y Rodríguez-Posada 2005). El hecho de que los ambientes cársticos donde se encontraron estas especies son similares a los estudiados, y que la única diferencia es que en estos últimos hay una constante presencia humana sugiere que este factor puede afectar la composición de especies de murciélagos en las cuevas, sin embargo, investigaciones más profundas deben llevarse a cabo para comprobar estas afirmaciones.

Figura 26. Izquierda: Murciélago rostro de fantasma (*Mormoops megalophylla*). Derecha: Murciélago de orejas de embudo (*Natalus tumidirostris*), capturados en la cueva La Antigua. Estas especies son raras en Colombia, son cavernícolas y presentan prioridades de conservación a nivel mundial. Foto: Cabrera-Ojeda C. 2012.



Fuente: esta investigación.

Se resalta que junto con la cueva Macaregua (9 especies), la cueva Antigua es el sistema cárstico que reporta mayor cantidad de especies hasta el momento en el país, con 7 especies capturadas y una (*Glossophaga soricina* ICN17642-43) capturada en años anteriores para un total de 8 especies que utilizan la cueva, superando a lo reportado para cuevas en el departamento de Antioquia y Tolima (Muñoz-Saba y colaboradores 2007). Según la clasificación de Arita 1993, estas cuevas pueden clasificarse como de muy alta riqueza, por lo que su prioridad de conservación es elevada, especialmente teniendo en cuenta el factor de riesgo adicional que supone el turismo sin control. Medidas de conservación como un marco legal de protección de cuevas, instalación de rejas, guarderías de murciélagos y principalmente planes de educación ambiental, son propuestos para

lograr la protección de estas cuevas y los murciélagos que las habitan (Muñoz-Saba y colaboradores 2007; Molinari y colaboradores 2012).

La protección de las fuentes de agua circundantes a la cueva y al interior de esta también es fundamental, pues los requerimientos de humedad de los murciélagos hacen que las quebradas sean lugares claves para su establecimiento, y el uso de pesticidas y fertilizantes en zonas agrícolas como las estudiadas (IDEAM 2007) pueden tener efectos negativos sobre los murciélagos (McCracken 1989). Debido a esto, la red latinoamericana para la conservación de murciélagos RELCOM ha priorizado que la bioacumulación es una de las cinco principales amenazas para los murciélagos de latinoamericanos (Aguirre 2012).

CONCLUSIONES

- Se obtuvo un total de 18 especies para los tres sitios, se encontraron diferencias significativas en la riqueza de los alrededores y del interior de la cueva de La Vaca con respecto a los otros dos sitios. Para las cuevas Antigua y El Indio y sus alrededores, la presencia de bosques de galería es fundamental para explicar su diversidad, la cueva de La Vaca y sus alrededores carecen de esta unidad lo que se ve reflejado en los atributos evaluados.
- No se encontraron diferencias significativas en cuanto a equitabilidad entre alrededores, pero una mayor relación de dominancia en alrededores de la Antigua puede estar relacionada con la disponibilidad de recursos para especies frugívoras principalmente, y al uso de la vegetación ribereña como corredores de importancia para los murciélagos.
- Los atributos del ensamblaje de murciélagos asociados a cuevas y alrededores si reflejan efectos de la actividad humana, la escasa presencia de especies de Phyllostominae, la alta abundancia de *D. rotundus* en todos los sitios, junto con especies frugívoras ampliamente distribuidas está relacionado directamente con la alta deforestación y la cercanía a centros urbanos, sin embargo se resalta la presencia en cuevas como La Antigua de especies raras y vulnerables que hacen de esta zona un lugar de interés para la conservación e investigación de los murciélagos.
- La diversidad beta encontrada sugiere que los tres sitios son parte de un mismo ensamblaje de murciélagos presentes en bosques premontanos y bosques secos del enclave seco del Chicamocha en Santander.
- La temperatura es un factor que influye en la riqueza de especies dentro de las cuevas según los resultados obtenidos. Esta variable junto con la alta humedad relativa encontrada en las cuevas son propicias para el establecimiento de colonias de maternidad en cuevas como El Indio y La Antigua.
- Las especies tuvieron preferencia por diferentes variables en estas cuevas, siendo fundamental para los Artibeus jamaicensis la altura máxima del refugio, mientras que D. rotundus tuvo una débil asociación con la temperatura y la humedad. Otras especies como Carollia perspicillata mostraron baja

- especificidad por alguna variable que puede estar relacionada con sus hábitos generalistas de refugio.
- El índice de susceptibilidad mostró que las cuevas tienen media y alta susceptibilidad al disturbio antrópico, esta condición estuvo significativamente relacionada con la riqueza de especies que utilizan la cueva. Además el índice sugiere que la cercanía de las cuevas a asentamientos humanos intensifica algunas actividades perjudiciales para los murciélagos como el vandalismo o el turismo mal planificado.
- Todas las cuevas estudiadas son importantes para varias especies de murciélagos, tanto comunes como raras, pero es importante señalar que la cueva La Antigua presenta una riqueza de especies elevada comparada con otros sistemas kársticos reportados

RECOMENDACIONES

- Complementar esta investigación a través de estudios en otras épocas del año, principalmente la temporada de lluvias para observar si hay cambios en la composición y diversidad del ensamblaje, así como utilizar técnicas de bioacústica de ultrasonidos, para registrar especies de murciélagos de difícil captura.
- Establecer programas de monitoreo de especies en las cuevas, registrando los periodos reproductivos para determinar si coinciden y si se ven afectados por las actividades humanas que se llevan a cabo en la zona. Se podría plantear un trabajo coordinado con los guías de turismo, ya que son ellos los que permanecen a través del año en las localidades y pueden evidenciar cambios en el ensamblaje de murciélagos
- Realizar estudios sobre los servicios ecosistémicos que llevan a cabo los murciélagos en la zona, principalmente con gremios como los insectívoros, frugívoros y nectarívoros.
- Crear planes de educación ambiental con la comunidad y las empresas de turismo en la zona para hacer uso de la biodiversidad y hacer de la experiencia turística una actividad de alto valor educativo.
- Tomar acciones de conservación en sitios como La Antigua, lugar que presenta características únicas para el tránsito y establecimiento de los murciélagos, pero que a la vez se ven amenazadas por la pérdida de hábitat y el mal uso de los recursos.

LITERATURA CITADA

AGUIRRE, L. 2002. Structure of a neotropical savanna bat community. Journal of Mammalogy 83 (3): 775-784.

AGUIRRE, L. 2012. Trabajando por nuestros aliados nocturnos: La red Latinoamericana para la Conservación de los Murciélagos (RELCOM). Tercera asamblea de RELCOM, 4 al 8 de Diciembre de 2012. Villa de Leyva, Colombia.

ALBUJA, L. 1999. Murciélagos del Ecuador, segunda edición. SENACYT Y FUNDACYT.

ALCALDÍA DE CURITÍ, SANTANDER. 2012. Esquema de ordenamiento territorial Municipio de Curití, Santander.

ALCALDÍA DE PÁRAMO, SANTANDER. 2012. Plan de Desarrollo "Confianza, Trabajo y Desarrollo" del municipio de Páramo, Santander.

ALCALDIA DE SAN GIL, SANTANDER. 2012. Plan de desarrollo de San Gil, Santander "El San Gil que Merecemos".

ARITA, H. 1993. Conservation biology of the cave bats of Mexico. Journal of Mammalogy 74 (3): 693-702.

ARITA, H. 1996. The Conservation of Cave-Roosting Bats In Yucatán-Mexico. Biological Conservation 76: 177-185.

ASPRILLA-AGUILAR, A., JIMENES-ORTEGA, A., MANTILLA-MELUK, H. 2007. Analysis of the non-hematophagus bat species captured within of eradication of *Desmodus rotundus* (E. Geoffroy, 1810) in the Colombian biogeographic Chocó. Revista Institucional Universidad Tecnológica Del Chocó. 26 (1): 42 - 48.

ÁVILA-FLORES, R., MEDELLÍN, R. 2004. Ecological, taxonomic, and physiological correlates of cave use by Mexican bats. Journal of Mammalogy, 85 (4): 675-687.

ÁVILA-CABADILLA, L., STONER, K., HENRY, M., ALVAREZ-AÑORVE, M. 2009. Composition, structure and diversity of phyllostomid bat assemblages in different successional stages of a tropical dry forest. Forest Ecology and Management 258: 986-996.

BASELGA, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. Global Ecology and Biogeography 19: 134-143.

BEJARANO-BONILLA, D., YATE-RIVAS A., BERNAL-BAUTISTA M. 2007. Diversidad y distribución de la fauna Quiroptera en un transecto altitudinal en el departamento del Tolima, Colombia. Caldasia 29 (2): 297-308.

BEGON, M., TOWNSEND, C., HARPER, J. 2006. Ecology: From Individual to Ecosystems. 4^{ta} Edición. Blackwell Publishing Ltd.

BERNARD, E. 2001. Vertical stratification of bat communities in primary forest of central Amazon, Brazil. Journal of Tropical Ecology. 17: 115-126.

BERNARD, E. 2002. Diet, activity and reproduction of bat species (Mammalia, Chiroptera) in central Amazonia, Brazil. Revista Brasilera de Zoología. 19 (1): 173-188.

BRUNET, A., MEDELLÍN, R. 2001. The species-area relationship in bat assemblages of tropical caves. Journal of Mammalogy. 82 (4): 1114-1122

CADENA, A., ÁLVAREZ, J., SÁNCHEZ, F., ARIZA, C., ALBESIANO, A. 1998. Dieta de los murciélagos frugívoros en la zona árida del Rio Chicamocha (Santander, Colombia). Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción, Chile. 69: 47-53.

CARDONA, D. 2013. Patrón anidado de distribución de murciélagos en un conjunto de cuevas del enclave seco del Chicamocha (Santander-Colombia). Tesis para optar al título de Master en Ciencias. Universidad Internacional Meléndez-Pelayo.

COLWELL, R.K. 2013. *EstimateS:* Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. Persistent URL <purl.oclc.org/estimates>.

CHAO, A. and JOST, L. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. Ecology 93 (12): 2533-2547.

CICOUREL, V. 2003. Diversidad de murciélagos cavernícolas de la depresión central del estado de Chiapas. Licenciatura en Biología. Universidad Autónoma Metropolitana. Unidad Iztapalapa. Ciencias Biológicas y de la Salud.

CROCKER, A. 2004. Design and Use of a Harp Trap for Assessment of Resident Microchiropteran Species and Associated Ectoparasites at Stinking Hole, Dominica.

DUMONT, E. 2003. Chapter 9. Bats and Fruit: An ecomorphological approach. En: T.H. Kunz and M.B. Fenton (eds.) Bat ecology. Chicago: the University of Chicago Press. 398-429.

ESTRADA-VILLEGAS, S., MARTÍNEZ-LUQUE, L. 2008. Teaching Colombian children to protect the bats of Macaregua cave. Bats 26: 1.

ESTRADA-VILLEGAS, S., PÉREZ-TORRES, J., STEVENSON, P. 2010. Ensamblaje de murciélagos en un bosque subandino colombiano y análisis sobre la dieta de algunas especies. Mastozoología Neotropical 17 (1): 31-41.

FARIA, D. 2006. Phyllostomid bats of fragmented landscape in the north-eastern Atlantic forest, Brazil. Journal of Tropical Ecology 22: 531-542.

FENTON, M., ACHARYA, L., AUDET, D., HICKEY, B., MERRIMAN, C., OBRIST, M., SYME, D., ADKINS, B. 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the neotropics. Biotropica 24 (3): 440-446.

FAUTH, J., BERNARDO, J., CÁMARA, M., RESETARITS, W., VAN BUSKIRK, J., MCCOLLUM, S. 1996. Simplifying the Jargon of community Ecology: A Conceptual Approach. The American Naturalist 147 (2): 282-286.

FLEMING, T., HEITHAUS, R. 1981. Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forests. Biotropica 13 (2): 45-53.

FLEMING, T. 1986. The structure of neotropical bat communities: a preliminary analysis. Revista Chilena de Historia Natural 59: 135-150.

GALINDO, J. 2004. Clasificación de los murciélagos de la región de los Tuxlas, Veracruz, respecto a su respuesta a la fragmentación del hábitat. Acta Zoológica Mexicana (nueva serie) 20 (2).

GARCÍA-RAWLINS, A. 2011. Dinámica de uso de cuevas por murciélagos cavernícolas de zonas áridas y semiáridas del norte de Venezuela e islas vecinas. Tesis de Maestría. Postgrado en Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas, Venezuela.

GARDNER, A. 2007. Mammals of South America Volume 1: Marsupials, Xenarthrans, Shrews and Bats. The University of Chicago Press.

GIANNINI, N., KALKO, E. 2004. Trophic structure in a large assemblage of phyllostomid bats in Panama. Oikos 105: 209-220.

GOOGLE Inc. 2013. Google Earth 7.1.1.1888.

GOTELLI, N., GRAVES, G. 1996. Null models in ecology. Smithsonian Institution Press, Washington and London.

GOTELLI N.J., R.K. COLWELL. 2011. Estimating species richness. En: Magurran A. and McGill B.J., editors. Frontiers in measuring biodiversity. Oxford University Press, New York.

GROSE, E., MARINKELLE, J. 1970. Biospeleology of the Macaregua Cave (Colombia). Mitteilungen aus dem Instituto Colombo-Alemán de investigaciones. Científicas 4: 11-13.

GRUPO DE EXPLORACIONES Y MONITOREO AMBIENTAL GEMA. 1998. El Bosque seco tropical (Bs-T) en Colombia, Instituto Alexander von Humboldt.

HAMMER, O., HARPER, D., RYAN, P. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. Paleontología Electrónica 4(1):9.

HILL, M. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. Ecology 54: 427-432.

HSIEH, T.C., K. H. MA, and A. CHAO. 2013. iNEXT online: interpolation and extrapolation (Version 1.0) [Software]. Available from http://chao.stat.nthu.edu.tw/blog/software-download/.

HOFFMANN, A., J. DECHER, F. ROVERO, J. SCHAER, C. VOIGT, G. WIBBELT. 2010. Chapter 19 - Field Methods and Techniques for Monitoring Mammals. Pages 482-529. En: Manual on field recording techniques and protocols for All Taxa Biodiversity Inventories and Monitoring (J. Eymann, J. Degreef, C. Häuser, J. C. Monje, Y. Samyn, and D. VandenSpiegel, editors). Abc Taxa, Vol. 8 (Part 2): 482-529

IDEAM, IGAC, IAvH, Invemar, I. Sinchi e IIAP. 2007. Ecosistemas continentales, costeros y marinos de Colombia. Bogotá D.C., 276 p.37 hojas cartográficas.

INSTITUTO DE INVESTIGACIÓN DE RECURSOS BIOLÓGICOS ALEXANDER VON HUMBOLDT. 1998. Conservación de los Ecosistemas Subterráneos en Colombia. Boletín No. 10.

JOHNSON, S., BRACK, V., ROLLEY, R. 1998. Overwinter loss of Indiana Bats (*Myotis sodalis*) from hibernacula subjet to human visitation. The American Midland Naturalist 139 (2): 255-261.

JONES, G., JACOBS, D., KUNZ, T., WILLIG, M., RACEY, P. 2009. Carpe noctem: the importance of bats as bioindicators. Endangered Species Research 8: 93-115.

JOST, L. 2006. Entropy and diversity. OIKOS 113:2. 363-375.

KALKO, E. 1998. Organisation and diversity of tropical bat communities through space and time. Review. Zoology 101: 281-297.

KALKO, E., HANDLEY, C. 2001. Neotropical bats in the canopy: diversity, community structure and implications for conservation strategies. Plant Ecology 153: 319-333.

KENNEDY, J. 2004. Restoration, not just conservation, of bat caves — need, methods, and case study of a *Myotis sodalis* hibernaculum. Pp. 93–100, in 2003 National Cave and Karst Management Symposium Proceedings. National Cave and Karst Management Symposium Steering Committee, Gainesville, Florida. 117.

KLINGBEIL, B., WILLIG, M. 2010. Seasonal differences in population-, ensembleand community –level responses of bats to landscape structure in Amazonia. Oikos 119: 1654-1664.

KUNZ, T., LUMSDEN, L. 2003. Chapter 1: Ecology of Cavity and Foliage Roosting Bats. Pp. 3-89 En: Kunz, T y Fenton B., (eds.) Bat ecology. The University of Chicago Press.

KUNZ, T., BRAUN de TORREZ, E., BAUER, D., LOBOVA, T., FLEMING, T. 2011. Ecosystem services provides by bats. Annals of the New York Academy of Sciences 1223: 1-38.

LADLE, R., FIRMINO, J., MALHADO, A., RODRÍGUEZ-DURÁN A. 2012. Unexplored diversity and conservation potential of neotropical hot caves. Conservation Biology 26 (6): 978-982.

LACKI, M. 2000. Effect of trail users at a maternity roost of Rafinesque's big-eared bats. Journal of Cave and Karst Studies 62 (3): 163-168.

MAGURRAN, A. 2004. Measuring biological diversity. Chapter 2: The commonness, and rarity, of species. Blackwell Science Ltd.

MARTÍNEZ-MEDINA, D. 2010. Estructura social de *Carollia perspicillata* (CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE) en la cueva La Macaregua, Santander, Colombia. Tesis de Grado para optar al título de Biólogo, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá.

MacARTHUR, R. 1965. Patterns of species diversity. Biological reviews 40: 510-533.

McCRACKEN, GF. 1989. Cave conservation. Special problems of bats. National Speleological Society Bulletin 51:47-51.

McNAB, B. 1971. The structure of tropical bat faunas. Ecology 52:2. 352-358.

MEDELLÍN, R., EQUIHUA, M., AMIN, M. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in neotropical rainforests. Conservation Biology 14 (6): 1666-1675.

MOLINARI, J., NASSAR, J., GARCÍA-RAWLINS, A. MÁRQUEZ, R. 2012. Singularidad biológica e importancia socioeconómica de los murciélagos cavernícolas de la península de Paraguaná, Venezuela, con propuestas para su conservación. Revista de ecología de Latinoamérica 17 (3): 1-40.

MORENO, C. E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T–Manuales y Tesis SEA, Zaragoza, 1: 84.

MORENO, C., BARRAGÁN, F., PINEDA, E., PAVÓN N. 2011. Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información cobre comunidades ecológicas. Revista Mexicana de Biodiversidad 82: 1249-1261.

MORENO, E., ROA, Y., JIMÉNEZ, A. 2005. Murciélagos dispersores de semillas en bosques secundarios y áreas cultivadas de la cuenca del río Cabí, Choco-Colombia. Revista Institucional Universidad Tecnológica del Chocó 23: 41-50.

MOURA DE SOUZA, L., MARINHO, J. 2004. Activity patterns of nine phyllostomid bat species in a fragment of the Atlantic Forest In southeastern Brazil. Revista Brasilera de Zoología 21 (2): 385-390.

MUÑOZ-SABA, Y., BAPTISTE, L.G., ANDRADE, G. I. 1999a. Reseña histórica de la espeleología en Colombia. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias, 23 (Suplemento especial). 527-530.

MUÑOZ-SABA, Y., LÓPEZ-ARÉVALO, H., CADENA, A. 1999b. Aportes al conocimiento de la ecología de los murciélagos de los afloramientos de mármoles

y calizas, sector de Río Claro (Antioquia, Colombia). Revista de la Academia Colombiana de Ciencias 23: 651-658.

MUÑOZ-SABA, Y., HOYOS-RODRIGUEZ, M., BAPTISTE, LG. 2007. ¿Conservación de murciélagos asociados con las cavernas o conservación de las cavernas a través de los murciélagos?. FOCUS VI 1-2: 57-63.

ORTEGÓN-MARTÍNEZ, D., PÉREZ-TORRES, J. 2007. Estructura y composición del ensamblaje de murciélagos (Chiroptera) asociado a un cafetal con sombrío en la mesa de Los Santos (Santander), Colombia. Actualidades Biológicas 29 (87): 221-234.

OTÁLORA-ARDILA, A. 2003. Mamíferos de los bosques de roble. Acta Biológica Colombiana 8 (2): 57-71.

OTÁLORA-ARDILA, A., LÓPEZ-ARÉVALO. 2005. Relación del gradiente interiorborde de fragmentos de bosque andino sobre la comunidad de murciélagos en Encino (Santander, Colombia). Acta biológica Colombiana 10 (1): 79.

OTÁLORA-ARDILA, A., RODRÍGUEZ-POSADA, M. 2005. Caracterización preliminar de las comunidades de murciélagos asociados a seis cavernas en Charalá y Ocamonte (Santander, Colombia). Acta Biológica Colombiana 10 (2): 146-147.

PÉREZ-TORRES, J., AHUMADA, J. 2004. Murciélagos en bosques alto-andinos, fragmentados y continuos, en el sector occidental de la sabana de Bogotá (Colombia). Universitas Scientiarium 9: 33-46.

RACEY, P., ENTWISTLE, A. 2003. Chapter 15: Conservation ecology of bats. Pp. 680-722. En: Bat Ecology. Kunz, T y Fenton B., (eds.) The University of Chicago Press.

RASBAND, W. 2012. ImageJ 1.47v. National Institutes of Health, USA. http://imagej.nih.gov/ij.

RELCOM. 2011. Criterios y normativa para el establecimiento de AICOMs y SICOMs.

Disponible

en:
http://www.relcomlatinoamerica.net/estrategia/pdfs/2dareunion_relcom/Criterios_AI
COM_SICOMS_2011.pdf

RIVAS-ROJAS, E. 2005. Diversity bats of dry forest and cocoa plantation. Luonia 8 (2): 29-39.

RODRÍGUEZ-DURÁN, A. 2009. Bat assemblage in the West Indies: the role of caves. Pages 265-280 en T.H. Fleming and P. Racey, (eds). In island bats: evolution, ecology, and conservation. University of Chicago Press.

RODRÍGUEZ-DURÁN, A., SOTO-CENTENO, J.A. 2003. Temperature selection by tropical bats roosting in caves. Journal of Thermal Biology 28: 465-468.

RODRÍGUEZ-ROCHA, M., BAHAMÓN, E. 2010. Murciélagos de la Reserva Natural de las Aves Cucarachero de Chicamocha (Zapatoca-Colombia). Una mirada a su conservación. Boletín De La Red Latinoamericana Para La Conservación De Los Murciélagos 1 (2): 8-10.

RONCANCIO, N., ESTÉVEZ, J. 2007. Evaluación del ensamblaje de murciélagos en áreas sometidas a regeneración natural y a restauración por medio de plantaciones de aliso. Boletín Científico – Centro de Museos, Museo de Historia Natural 11: 131-143.

RUIZ, A., SANTOS, M., SORIANO, P., CAVELIER, J. 1997. Relaciones Mutualísticas entre el Murciélago *Glossophaga longirostris* y las Cactáceas Columnares en la Zona Árida de la Tatacoa, Colombia. Biotropica 29 (4): 469-479.

RUIZ, A., SANTOS, M., CAVELIER, J., SORIANO, P. 2000. Estudio Fenológico de Cactáceas en el Enclave Seco de la Tatacoa, Colombia. Biotropica 32 (3): 397-407.

SAAVEDRA-RODRIGUEZ, C., ROJAS-DIAZ, V. 2011. Chiroptera, mid-Calima River Basin, Pacific Slope of the Western Andes, Valle del Cauca, Colombia. Check List 7: (2).

SÁNCHEZ, F., ALVAREZ, J., ARIZA, C., CADENA, A. 2007. Bat assemblage structure in two dry forests of Colombia: Composition, species richness, and relative abundance. Mammalian Biology 72 (2): 82-92.

SÁNCHEZ, F., CADENA, A. 1999. Migración de *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae) en las zonas áridas del norte de Colombia. Revista de la academia Colombiana de Ciencias 23 : 683-686.

SÁNCHEZ-PALOMINO, P., RIVAS-PAVA, P., CADENA, A. 1993. Composición, abundancia y riqueza de especies de la comunidad de murciélagos en bosques de galería en la serranía de la Macarena. Caldasia 17 (2): 301-312.

- SASSE, D. B. 2004. Protecting cave bat populations with flyover barriers. Pp. 135–139, in Bat Gate Design, a technical interactive forum (K. C. Vories, D. Throgmorton, and A. Harrington, eds.). U. S. Department of the Interior, Office of Surface Mining, Alton, Illinois, and Coal Research Center, Southern Illinois University, Carbondale, Illinois. 452 pp.
- SILES, L., MUÑOZ, A., AGUIRRE, L. 2007. Bat diversity in three caves in a montane forest of Bolivia. Ecotropica 13: 67-74.
- SORIANO, P. 2000. Functional structure of bat communities in tropical rainforests and Andean cloud forests. Ecotropicos 13 (1):1-20.
- SORIANO, P., SOSA, M., ROSSELL, O. 1991. Hábitos alimentarios de *Glossophaga longirostris* Miller (Chiroptera: Phyllostomidae) en una zona árida de los Andes venezolanos. Revista de Biología Tropical., 39 (2): 263-268.
- SORIANO P., RUIZ A. 2006. A Functional comparison between bat assemblages of Andean arid enclaves. Ecotropicos 19 (1): 1-12.
- SORIANO, P., MOLINARI, J. 2008a. *Rhogeessa minutilla*. In: IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.1. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 31 August 2012.
- SORIANO, P., MOLINARI, J. 2008b. *Leptonycteris curasoae*. In: IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.1. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 31 August 2012.
- SORIANO, P., RUÍZ, A., NASSAR, J. 2000. Notes on the distribution and ecological importance of the bats *Leptonycteris curasoae and Glossophaga longirostris* in Andean arid zones. Ecotropicos 13(2): 91-95.
- SOSA, M., SORIANO, P. 1996. Resource availability, diet and reproduction in *Glossophaga longirostris* (Mammalia: Chiroptera) in an arid zone of the Venezuelan Andes. Journal of tropical Ecology 12: 805-818.
- SPEAKMAN, J., WEBB, P., RACEY, P. 1991. Effects of disturbance on the energy expenditure of hibernating bats. Journal of Applied Ecology 28: 1087-1104.
- STONER, K. 2005. Phyllostomid bat community structure and abundance in two contrasting tropical dry forests. Biotropica 37(4): 591-599.
- SUÁREZ-PAYARES, L., LIZCANO, D. 2011. Uso de refugios por tres especies de murciélagos filostómidos (Chiroptera: Phyllostomidae) en el área natural única Los

Estoraques, Norte de Santander, Colombia. Mastozoología Neotropical 18(2): 259-270.

TAVARES, V., SORIANO, P. 2008. *Glossophaga longirostris*. In: IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Versión 2012.1. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 31 August 2012.

THOMAS, D. 1995. Hibernating bats are sensitive to nontactile human disturbance. Journal of Mammalogy 76 (3): 940-946.

TIRIRA, D. 2007. Guía de campo de los mamíferos del Ecuador. Ediciones Murciélago Blanco. Quito, Ecuador.

TORRES-FLORES, JW., LÓPEZ-WILCHIS R. 2010. Condiciones microclimáticas, hábitos de percha y especies asociadas a los refugios de *Natalus stramineus* en México. Acta Zoológica Mexicana 26 (1): 191-213.

TORRES-FLORES, JW., LÓPEZ-WILCHIS, R., SOTO-CASTRUITA, A. 2012. Dinámica poblacional, selección de sitios de percha y patrones reproductivos de algunos murciélagos cavernícolas en el oeste de México. Revista de Biología Tropical. 60 (3): 1369-1389.

TSCHAPKA, M., DRESSLER, S. 2002. Chiropterophily: On Bat-Flowers and Flower Bats. Royal Botanic Gardens, Kew.

VARGAS-ESPINOZA, A., AGUIRRE, L., GALARZA, M., GARECA, E. 2008. Ensamble de murciélagos en sitios con diferente grado de perturbación en un bosque montano del parque nacional Carrasco, Bolivia. Mastozoología Neotropical 15 (2): 297-308.

WILLIAMS-GUILLÉN, K., PERFECTO, I., VANDERMEER, J. 2008. Bats Limit Insects in a Neotropical Agroforestry System. SCIENCE 320. 4 Abril 2008. www.sciencemag.org.

WILLIG, M., PATTERSON B., STEVENS R. 2003. Patterns of range size, richness, and body size in the Chiroptera 580-621. En: Kunz, T y Fenton B. (eds.). Bat ecology. The University of Chicago Press.

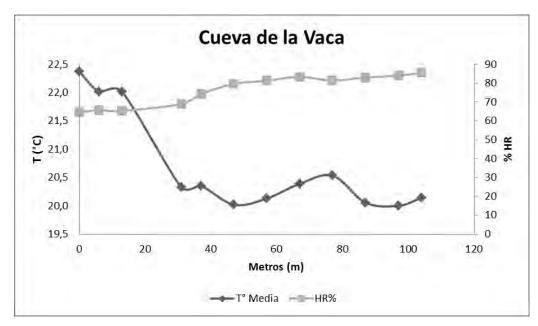
WILSON, D. 1973. Bats faunas: a trophic comparison. Systematic Zoology 22: 14-29.

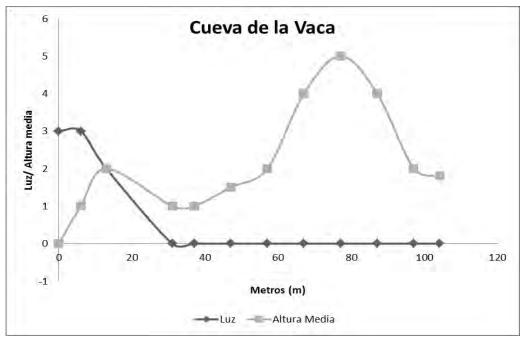
ZUUR, A., IENO, E., SMITH, G. 2007. Analysing ecological data. Springer Science + Business Media, LLC.

ANEXO A

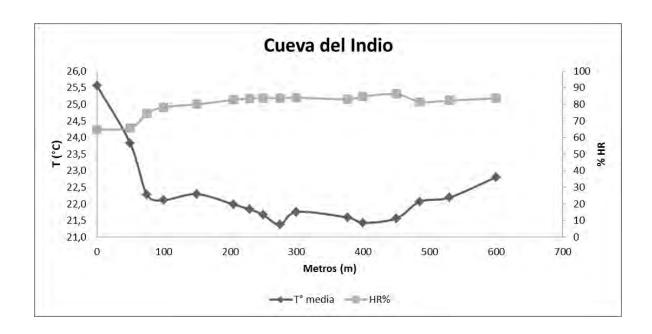
Caracterización de las variables evaluadas en las tres cuevas de estudio.

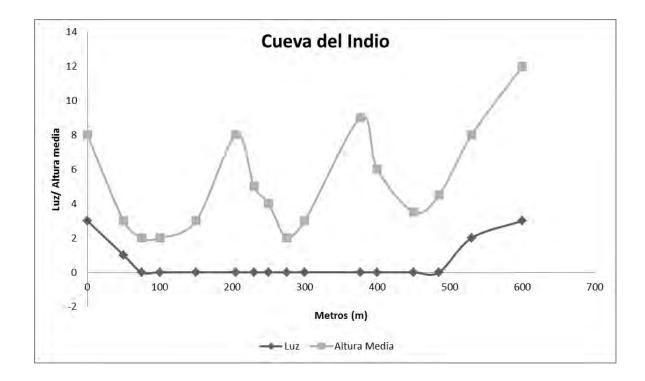
1. Cueva de la Vaca.



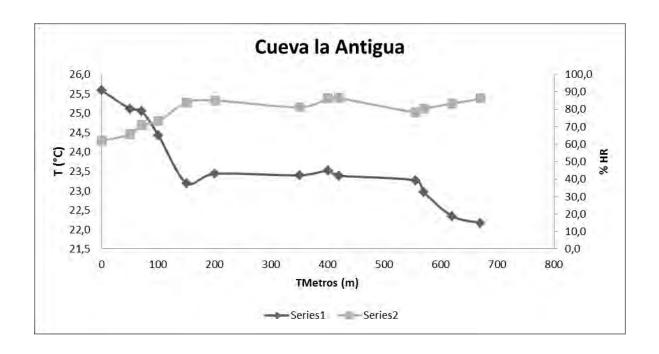


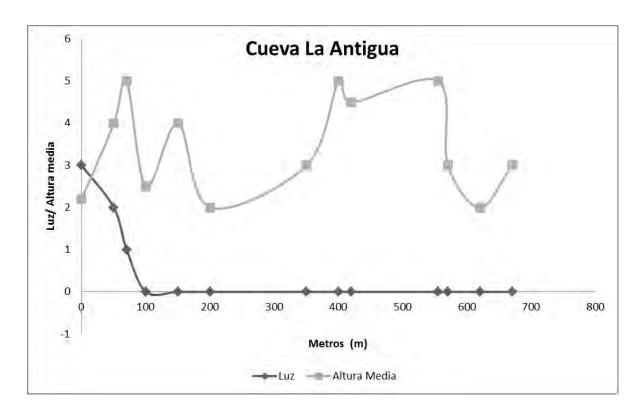
2. Cueva del Indio.





3. Cueva la Antigua.





ANEXO B

Datos de afluencia de turismo proporcionados por las empresas que utilizan las cuevas.

Municipio	Empresa	Número maximo de personas por grupo	Tamaño promedio grupo temporada alta	Tamaño promedio grupo temporada baja	Duración del recorrido	Mes de mayor afluencia	Mes de menor afluencia	Número maximo de Tamaifo promedio Tamaifo promedio Duración del recorrido Mes de mayor Mes de menor Número de personas personas personas por grupo temporada grupo temporada grupo temporada alfuencia affluencia affluencia por semana temporada por semana temporad	Número de personas por semana temporada baja	Número de personas Afluencia de Turismo Cuando por semana temporada se realizó el estudio baja
Curití, Cueva de la Vaca	Gua-ití (Datos promedio entre las tres					Enero, Primera Semana	nero, Primera Agosto-Febrero iemana			
	empresas)	30	18		2 1:30 horas - 2 horas			100	20	Baja
						Junio, Finales	Septiembre-			
	Terra-Sua	G.	01	,	1-30 horas - 2 horas	Diciembre,	Octubre	005	25	
Páramo. Cueva del Indio						١.	Aposto-			
						Semana-	Septiembre			
	X- travel	15	80	7	1:30 horas - 2 horas	d)		20	2	Baja
						Del 20 de	Octubre y			
						Diciembre- al 20 Noviembre	Noviembre			
	Karting Chicamocha	11	80	2	1:30 horas	de Enero,		200	n	
						Enero-Semana Septiembre -	Septiembre -			
						Santa - Vac.	Febrero			
San Gil, Cueva la Antigua				•		Mitad de año				
	Brujula	20	TS	4	35 minutos			300	100	
						Enero- Semana Octubre y	Octubre y			
						Santa - Junio,	Noviembre			
						Julio y Agosto				
	Ríos v Canoas	30	10		2 1:30 horas			110	4	Baia

ANEXO C

Fotografías de las especies reportadas en esta investigación.

FAMILIA PHYLLOSTOMIDAE

Subfamilia Carollinae

Carollia perspicillata

Carollia brevicauda



Subfamilia Desmodontinae – Desmodus rotundus



Subfamilia Glossophaginae

Glossophaga longirostris

Anoura geoffroyi





Subfamilia Phyllostominae

Micronycteris microtis

Phyllostomus discolor



Subfamilia Stenodermatinae

Artibeus lituratus



Artibeus (D.) glaucus





Artibeus jamaicencis

Vampyressa thyone





Platyrrhinus helleri



Sturnira lillium



FAMILIA VESPERTILIONIDAE

Myotis riparius



Myotis nigricans

