



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

Estrategias para la restauración ecológica de bosques tropicales mediante la dispersión de semillas por murciélagos frugívoros

Diego Fernando Casallas-Pabón

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias, Departamento de Biología
Instituto de Ciencias Naturales
Bogotá D.C., Colombia
2016

Estrategias para la restauración ecológica de bosques tropicales mediante la dispersión de semillas por murciélagos frugívoros

Diego Fernando Casallas-Pabón

Tesis presentada como requisito para optar al título de:
Doctor en Ciencias – Biología

Directora:

María del Rosario Rojas-Robles

Bióloga, Magister en Ecología, Doctora en Ciencias – Biología
Profesora Asociada – Facultad de Ciencias

Línea de Investigación:
Biodiversidad y Conservación

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias, Departamento de Biología
Instituto de Ciencias Naturales
Bogotá, Colombia
2016

Dedico estos años de investigación a mi familia. A las fuerzas elementales de la naturaleza. A la Ciencia en Colombia. A todos aquellos que trabajan por la conservación de la Diversidad Biológica y Cultural en el neotrópico.

A los que creen que es posible... y lo hacen.

Agradecimientos

Agradecemos a las instituciones y las personas que hicieron posible el planteamiento y ejecución de la presente investigación. *Applied Biodiversity Foundation* – ABF Colombia. Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá y sede Orinoquía. Vicerrectoría académica de sede con el sistema nacional de becas para estudiantes sobresalientes de posgrado (SBESP). Instituto de Ciencias Naturales. Dirección de Investigación de la sede Bogotá (DIB). Profesor Jaime Aguirre-Ceballos Vicedecano Académico de la Facultad de Ciencias. *Idea Wild*. Red Latinoamericana de Conservación de Murciélagos (RELCOM), Bat Conservation International (BCI), Programa para la conservación de los murciélagos de Colombia (PCMCo). Mi directora y maestra Rosario Rojas-Robles. El incondicional apoyo de familiares y amigos: Nancy Pabón, Jorge E. Casallas, Diana Casallas, Manuel Hoyos, Nathaly Calvo-Roa, David Franco, David Puentes, Orlando Casallas, Iván Pabón, Omar Casallas. El apoyo en campo y laboratorio de los biólogos y amigos: Daniel Hernández, Alejandro Pinto, Edgar Linares, José Rozo, Verónica Rocha, José Avendaño, Valentina Castro-Huertas, Fabián Gómez, Daniel León, Samir Guiza Romero, Valeria Castillo, Andrés Martínez, Gonzalo Pinilla, Mario García-Mora, July Franco, Fabiola Moreno, Ingrid Leiva, Vanessa Sarmiento, Daniel David, Mauricio Segura, Darwin Morales, Wilber Yela, Olga León, Patricia Velazco, Verónica Plata, Sergio Estrada, Mary Ruth García Conde, Eduardo Enciso (Reserva las Unamas), Cesar Barrera (Reserva Rey Zamuro), Miguel Suárez (Reserva el Caduceo), Alexander Torres y Ángela Suárez (Fundación ATTAS), Gloria Méndez, Juan y Manuel Torres, Estudiantes de corresponsabilidad UN. Y los valiosos comentarios de: Yaneth Muñoz-Saba, Thomas Defler, Manuel Hoyos, Nathaly Calvo-Roa, Merlin Tuttle, Oscar Rojas, Jennifer Insuasty, Orlando Vargas, Orlando Rangel-Ch, Detlev Kelm, Leighton Reid, Vinicio Sosa, Romeo Saldaña y María Sagot.

Resumen

La deforestación elimina los hábitats más adecuados para la fauna, disminuyendo la calidad de los mismos para la alimentación, la reproducción y en general el mantenimiento de poblaciones saludables. La eliminación de los árboles de mayor porte en los bosques tropicales, afecta la calidad y cantidad de refugios naturales para murciélagos frugívoros que en ellos habitan, lo cual indirectamente está disminuyendo la lluvia de semillas chiropterocóricas transportadas por estos animales, afectando así la regeneración natural de los bosques. Esta investigación busca evaluar estrategias para incrementar y mantener la dispersión de semillas, y el establecimiento de plántulas de especies consumidas por quirópteros, utilizando refugios artificiales, para ser ocupados por murciélagos frugívoros en potreros abandonados, como herramienta de restauración ecológica en bosques neotropicales. Se instalaron refugios en tres coberturas vegetales: Bosque, Mata de monte y Árbol Aislado, así como trampas de semillas a su alrededor. Se evaluó: (1) La diversidad de murciélagos; (2) Las ocupación de los refugios artificiales para murciélagos a lo largo del tiempo, y su relación con la humedad, temperatura y ubicación espacial en el paisaje; (3) La lluvia de semillas alrededor de las estaciones antes y después de la instalación de los refugios para murciélagos; y (4) La remoción de semillas y supervivencia de plántulas de *Cecropia engleriana*, una de las especies importante en la dieta de los murciélagos de esta región. Se registra un aumento en la diversidad de semillas en los puntos más cercanos a los refugios ocupados, en las coberturas boscosas y en el arbustal. Los refugios más utilizados fueron los más frescos y menos húmedos. Se resalta el papel de las Matas de Monte en términos de diversidad de semillas, mas no en el establecimiento de plántulas. Se registra una lluvia de semillas diversa, pero altos porcentajes de remoción y bajos porcentajes de supervivencia de plántulas de *C. engleriana*. Es fundamental enfocar esfuerzos en estrategias para aumentar el establecimiento de plántulas bajo árboles aislados y núcleos de bosque.

Palabras clave: Dispersión de semillas, Establecimiento, Murciélagos, Refugios artificiales, Restauración, Sucesión.

Contenido

	Pág.
Resumen	IX
1. CONTEXTUALIZACIÓN	1
1.1 Introducción	1
1.2 Objetivos	5
1.2.1 Objetivo general	5
1.2.2 Objetivos específicos	5
1.3 Área de estudio	6
1.3.1 Coberturas vegetales	9
2. MURCIÉLAGOS DISPERSORES DE SEMILLAS EN GRADIENTES SUCESIONALES DE LA ORINOQUÍA (SAN MARTÍN META, COLOMBIA)	13
2.1 Resumen	13
2.2 Introducción	14
2.3 Metodología	15
2.3.1 Sitios de muestreo	15
2.3.2 Técnicas de muestreo	16
2.3.3 Análisis de datos	17
2.4 Resultados	19
2.4.1 Murciélagos	19
2.4.2 Semillas	25
2.5 Discusión	31
2.6 Conclusiones	35
3. SELECCIÓN DE REFUGIOS ARTIFICIALES PARA MURCIÉLAGOS EN DIFERENTES COBERTURAS VEGETALES DE LA ORINOQUÍA (San Martín, Meta)	37
3.1 Resumen	37
3.2 Introducción	38
3.3 Metodología	41
3.3.1 Área de estudio	41
3.3.2 Refugios artificiales	42
3.3.3 Variables monitoreadas	44
3.3.4 Análisis estadísticos	45
3.4 Resultados	47
3.4.1 Variables microambientales	47
3.4.2 Índice de cercanía a bosque (ICB)	49
3.4.3 Ocupación de refugios	50
3.5 Discusión	57
3.6 Conclusiones	66
4. LLUVIA DE SEMILLAS ASOCIADAS A REFUGIOS ARTIFICIALES PARA MURCIÉLAGOS EN DIFERENTES TIPOS DE COBERTURA DE LA ORINOQUÍA COLOMBIANA 68	68
4.1 Resumen	68
4.2 Introducción	69
4.3 Metodología	71
4.3.1 Métodos de Campo	72

4.3.2	Métodos de Laboratorio	73
4.3.3	Análisis estadísticos	74
4.4	Resultados	74
4.5	Discusión	83
4.6	Conclusiones	87
5.	REMOCIÓN DE SEMILLAS Y ESTABLECIMIENTO DE PLÁNTULAS DE <i>Cecropia engleriana</i> EN SUELOS CON DIFERENTES CONDICIONES AMBIENTALES DE LA ORINOQUÍA COLOMBIANA	90
5.1	Resumen	90
5.2	Introducción	91
5.3	Metodología	96
5.3.1	Métodos de Campo	96
5.3.2	Métodos de Laboratorio	99
5.3.3	Análisis estadísticos	100
5.4	Resultados	101
5.4.1	Características del suelo	101
5.4.2	Remoción de semillas	104
5.4.3	Establecimiento de plántulas	105
5.4.4	Crecimiento de plántulas	110
5.5	Discusión	113
5.6	Conclusiones	118
6.	CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	121
7.	BIBLIOGRAFÍA	129
8.	ANEXOS	159
A.	Anexo: Morfoespecies de semillas reportadas en trampas de semillas	159
B.	Anexo: Índices de diversidad para la Cobertura, Distancia y Ocupación	161

1. CONTEXTUALIZACIÓN

1.1 Introducción

Alrededor del mundo existe un gran número de áreas deforestadas, degradadas y fuertemente intervenidas. En el caso puntual colombiano tal fenómeno implica la pérdida del 32% al 46% de las áreas con bosques, es decir cerca de 32.000.000 ha deforestadas (Rangel-Ch. 2005), dentro de las cuales existen miles de hectáreas de bosque primario y bosque secundario que se convierten en cultivos de coca cada año en Colombia (Cárdenas-Torres 2006). Solo en el 2013, se registró la deforestación de 120.933 hectáreas en la geografía nacional (MAVDT 2013), el 95% de la deforestación en Colombia está concentrada en tan sólo 30 municipios y el 60.2% corresponde a la región del Amazonas (EL ESPECTADOR 2017). De mantenerse así los patrones de deforestación, en algunos años quedarán muy pocos bosques tropicales fuera de las áreas protegidas. Por ello, las prioridades de conservación de la biodiversidad en los países neotropicales, en primera instancia, deben propender por detener las altas tasas de deforestación, para de esta manera ahondar en esfuerzos de conservación, manteniendo la integralidad de los bosques remanentes y de las áreas protegidas ya existentes.

Cada día es mayor el área cubierta por potreros en el país, esta situación es preocupante ya que los suelos de estos potreros son compactados, pobres en nutrientes y poco aptos para fines agrícolas; además, los potreros contienen solo una fracción de la biodiversidad que se encontraba en el bosque original. Por ello es crítico conservar la mayor cantidad de bosques nativos en el Neotrópico. Así como preservar la biodiversidad en los trópicos mediante la restauración de estas zonas de potrero (Aide y Cavelier 1994).

Se espera que luego de que un área de potrero es abandonada, se inicie un proceso sucesional natural, direccionado hacia la recuperación de la estructura boscosa a largo plazo. En sitios donde las barreras para la dispersión son

mínimas, los bosques pueden recuperarse por sí mismos si se les da el tiempo suficiente. No obstante, no siempre suele ocurrir esta situación ideal, y en ocasiones estas áreas quedan en un estancamiento sucesional que las mantiene como potreros por muchos años. En sitios con barreras a la dispersión más severas pueden requerirse tratamientos (como introducción de semillas, limpieza con fuego o introducción de especies pioneras) para permitir al sistema “dar el salto” y facilitar así la sucesión hacia el bosque (Vargas-Ríos 2011, Vargas-Ríos 2007, Aide y Cavelier 1994).

Considerando que el futuro a largo plazo de la biología de la conservación es la restauración ecológica (Young 2000), es de vital importancia iniciar esfuerzos para recuperar la mayor cantidad de bosque en un corto tiempo. Tomando en cuenta que la restauración ecológica es el proceso de ayudar el restablecimiento de un ecosistema que se ha degradado, dañado o destruido (SER 2004), cualquier acción para restaurar un ecosistema boscoso debe ser tomada en el sentido de acelerar la sucesión propiciando el aumento de biodiversidad, lo más rápidamente posible (De Morales *et al.* 2006). Para ello, es fundamental el establecimiento de estrategias prácticas y eficientes de restauración ecológica, con las cuales esta disciplina se nutra, no solamente de la comprensión de aspectos sucesionales en términos de vegetación, sino también, incluyendo factores faunísticos relacionados, entre otros, con procesos de dispersión de semillas.

La devastación generada por las tasas de deforestación, conllevan a la necesidad de ahondar en proyectos de restauración, los cuales deben ser apoyados con diferentes herramientas ecológicas. Los murciélagos son unos de los animales más importantes en la regeneración natural de bosques neotropicales (Muscarella y Fleming, 2007). Sin embargo, la tala selectiva de especies forestales de gran porte, implica la pérdida de refugios naturales para murciélagos, afectando sus poblaciones e indirectamente la lluvia de semillas y la regeneración natural. Es

aquí donde cobra importancia la investigación en la instalación y seguimiento de refugios artificiales que subsanen estas limitaciones de la dispersión. Por otra parte, los problemas en el establecimiento de plántulas en potreros generados por especies invasoras o por factores micro ambientales del suelo, pueden ser una fase limitante de importancia equivalente y requiere igualmente de investigación a fondo.

Para que los murciélagos sean un componente útil en la restauración, se requiere que sean dispersores efectivos sobre un área determinada de potrero, por eso deben verse obligados a volar con frecuencia sobre estas áreas objetivo. Bianconi *et al.* (2007), utilizaron aceites esenciales de frutas comúnmente consumidas por murciélagos para atraerlos. Otra alternativa para asegurar la llegada de semillas, ha sido ubicar refugios artificiales para murciélagos al interior de los pastizales (Reid *et al.* 2013, Kelm *et al.* 2008), la dificultad de ello radica en el éxito de colonización de estos refugios, por ello la medición de otros factores como el sitio de instalación y el microambiente al interior de los refugios es muy valiosa para cuantificar y estandarizar estas variables y así aumentar las tasas de ocupación y la colonización permanente de los refugios.

Para el fortalecimiento de la ecología de la restauración en nuestro país, se hace necesario implementar experimentos que ayuden a entender cómo se ensamblan y funcionan los componentes de los compartimentos de los ecosistemas (Barrera-Cataño y Valdés-López 2007). Así mismo, es fundamental la comprensión de procesos ecológicos y la interacción de los mismos con la fauna propia de cada ecosistema. Los proyectos de restauración ecológica implican grandes inversiones económicas y de tiempo. La búsqueda de herramientas que aceleren los procesos ecológicos de manera económica y sencilla, valida la importancia de dar bases científicas para la orientación y seguimiento del papel del gremio de murciélagos frugívoros dispersores de semillas, como potenciales instrumentos que aceleren la sucesión.

En este contexto el presente proyecto toma importancia cardinal, pues implica una investigación pionera para el país en ecología aplicada, usando murciélagos como grupo focal para abordar el problema de conservación y abordando el ecosistema tropical como un todo. Es bien sabido que la biología de la conservación ha sido más zoológica, descriptiva y teórica, centrada en determinados niveles de organización (poblaciones o especies) y sus propiedades emergentes, mientras que la ecología de la restauración, ha sido más botánica, más experimental, centrada en niveles de organización más amplios (poblaciones, especies y comunidades) y estudios de ecosistemas (Young 2000). Este proyecto es particular por que comprende objetivos de restauración circunscribiendo los niveles de organización involucrados al nivel de especies, poblaciones y comunidades a la vez que se enfoca en taxones tanto vegetales como animales sin dejar de lado las herramientas de la restauración ecológica. Es decir, buscando un enfoque transversal del estudio del problema de la pérdida de la cobertura vegetal en zonas de ganadería y de la eficiencia de la solución propuesta en el trabajo.

Con este estudio se busca plantear y evaluar estrategias para incrementar y mantener la dispersión de semillas, y propiciar el establecimiento de plántulas de especies dispersadas por quiropterocoria, al incentivar la colonización y ocupación de refugios artificiales por murciélagos frugívoros en potreros abandonados. Para ello se espera estimar la efectividad de colonización u ocupación de dos tipos de refugios artificiales, considerando las condiciones microambientales de los sitios de instalación (bosque, potrero y árboles aislados), así como la diversidad de la lluvia de semillas dispersadas por quirópteros, alrededor de los refugios artificiales en cada sitio. Igualmente se evaluará la remoción de semillas y el establecimiento de plántulas de la especie *Cecropia engleriana* dispersadas por murciélagos, bajo diferentes microambientes y coberturas vegetales. Todo esto en el marco de la generación de herramienta de restauración ecológica, en los bosques neotropicales.

1.2 Objetivos

1.2.1 Objetivo general

Plantear estrategias para incrementar y mantener la dispersión de semillas, y el establecimiento de plántulas de especies consumidas por quirópteros, al incentivar la colonización de refugios artificiales por murciélagos frugívoros en potreros abandonados, como herramienta de restauración ecológica de bosques neotropicales.

1.2.2 Objetivos específicos

- **Capítulo 1:** Caracterizar el ensamblaje de murciélagos frugívoros y las semillas que ellos consumen y dispersan al interior del área de estudio.

- **Capítulo 2:** Estimar la efectividad de colonización de refugios artificiales por parte de los murciélagos, considerando el tipo de cobertura y las condiciones microambientales del sitio de instalación y el diseño del refugio.

- **Capítulo 3:** Evaluar la diversidad de la lluvia de semillas dispersadas por quirópteros, alrededor de los refugios artificiales para murciélagos instalados en bosque, potrero y árboles aislados.

- **Capítulo 4:** Diagnosticar el establecimiento de plántulas de especies potencialmente dispersadas por murciélagos, bajo los tratamientos de remoción de pastos con des compactación de suelos, y presencia de especies pioneras en potreros abandonados.

1.3 Área de estudio

El área de estudio se ubica en la Orinoquía colombiana, departamento del Meta, en la cuenca del Río Camoa, al interior de las Reservas Naturales “Las Unamas – Rey Zamuro”, ubicadas en el municipio de San Martín, vereda La Novilla aproximadamente a 130 km de Villavicencio, entre los 3°31' y los 3°35' latitud norte y entre 73°23' y 73°29' de longitud oeste. Hace parte de la Red de Reservas de la Sociedad Civil Colombiana. La altitud oscila entre 260 y 300 msnm. El promedio de temperatura anual fluctúa entre 25°C y 28°C. Está ubicada en el zonobioma húmedo tropical del piedemonte del Meta (Figura 1-1).

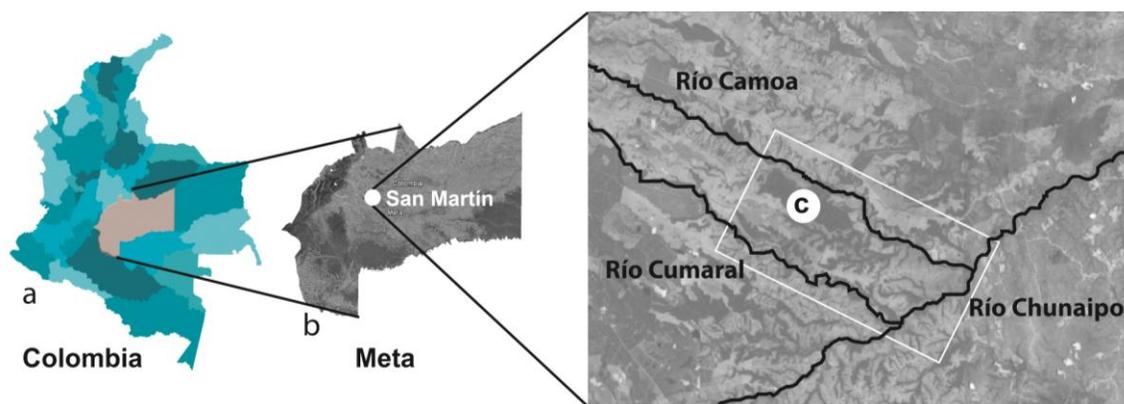


Figura 1-1: Área de estudio, San Martín, Meta, Colombia. a) Ubicación del Meta en Colombia, b) Ubicación de San Martín en el departamento del Meta, c) Ubicación de las Reservas Las Unamas-Rey Zamuro en San Martín.

La llanura de la Orinoquía cubre aproximadamente la tercera parte del territorio colombiano, es una región de poca elevación (entre 60 y 500 msnm), de relieve plano u ondulado, situado entre Los Andes y el Escudo Guayanés. En los llanos el basamento continental granítico se halla recubierto de gravas, arcillas y arenas de origen continental provenientes del Escudo Guayanés, acumuladas principalmente durante el terciario inferior y cubiertas por corazas lateríticas del mismo periodo. A éstas se superponen sedimentos cuaternarios provenientes de Los Andes en el piedemonte, vegas y planicies aluviales de los grandes ríos de origen andino (Galvis-Vergara *et al.* 2007).

La unidad paisajística predominante es la de tierras planas con formaciones de sabanas herbáceas y mixtas. Se diferencian tres subregiones, definidas con base en su fisonomía y composición florística: llanura aluvial, altillanura y piedemonte. Dentro de éstas, se han clasificado diez tipos de sabanas y seis tipos de bosques, de los cuales tres son relictuales. Los tipos de sabana se distribuyen a lo largo de un gradiente de humedad y se diferencian en sabanas secas, húmedas e inundables (Rangel-Ch *et al.* 1995).

Las sabanas son ecosistemas con vegetación herbácea debido a factores edáficos y climáticos, dentro de los que encontramos la dinámica de fuegos naturales en la época seca. La sucesión avanza de sabana pastizal (ausencia de elementos leñosos) hasta sabana cerrada (donde los árboles constituyen un elemento importante), incluso hasta arbustal y finalmente bosque en sitios específicos (Monasterio 1970), en especial donde se han intervenido las sabanas con maquinaria, para generar potreros de pastos cultivados. Estos últimos en ausencia de limpieza por parte de los ganaderos o sin presión de pastoreo, suelen permitir lentamente el avance de la sucesión vegetal. En el presente trabajo se asumen las sabanas y/o potreros, como un estado basal en la trayectoria sucesional de este ecosistema, que posee determinadas y equiparables características ecológicas y de recursos, para los mamíferos frugívoros voladores de grandes distancias.

El aporte de biomasa suele ser escaso, en sabanas herbáceas y potreros (2,2 a 3,8 ton/ha/año), sin embargo, se incrementa a 28 o más ton/ha/año, bajo otras coberturas boscosas en función del régimen de lluvias, duración de la estación seca y los nutrientes disponibles. Ello genera un horizonte ócrico en la superficie de los suelos, que aumenta su contenido en materiales orgánicos transicionalmente hacia las zonas con mayor precipitación o zonas bajas y esteros, donde la formación vegetal asociada al “bosque de galería” aporta mayor

biomasa, e incrementan radicalmente los contenidos de humedad, generando suelos con horizontes úmbricos o hísticos (Malangón-Castro 2003).

Uno de los principales ríos de la zona de estudio es el Río Metica, el cual recibe aguas de diferentes tributarios del interior de las reservas, entre ellos el Río Camoa, el Río Chunaipo y el Río Cumaral, estos últimos encajonan el área de estudio, que cuenta con una extensión aproximada de 7.000 ha, se trata de un área extensa donde encontramos diferentes tipos de hábitat y coberturas vegetales, que permitieron una escala amplia de trabajo dentro del paisaje, lo cual se hacía indispensable considerando el extenso rango de acción de los murciélagos (Figura 1-2).



Figura 1-2: Ubicación espacial de las estaciones de muestreo al interior del área de estudio. B: Bosque primario intervenido. M: Mata de Monte, P: Árbol Aislado.

La vegetación de la zona presenta coberturas con aproximadamente el 60% de áreas de sabanas naturales y pastos introducidos, el resto se encuentra bajo

cobertura boscosa, diseminada a lo largo de las corrientes de agua (Bosque de galería) y pequeños núcleos boscosos aislados por la sabana (Matas de monte).

1.3.1 Coberturas vegetales

Bosque primario intervenido: cuenta con un área continúa de 1,000 hectáreas; donde se destaca la presencia de elementos florísticos típicos de la Orinoquía y fuertemente relacionados con la vegetación Amazónica como los bosques donde dominan —en el estrato arbóreo inferior— *Protium tenuifolium*, *Handroanthus serratifolius*, *Calliandra surinamensis* especies de *Virola*, *Pouteria* y *Nectandra*. Otras especies importantes son *Spondias mombin* e *Himatanthus articulatus*. Las especies de palmeras especialmente *Socratea exorrhiza*, *Astrocaryum chambira* y *Oenocarpus bataua* son muy frecuentes. Acompañadas de especies como *Vismia baccifera* y los géneros *Brosimum* y *Eugenia* (Rangel-Ch. y Minorta-Cely 2014). En el área de estudio se realizaron muestreos en un parche de bosque ripario maduro levemente intervenido, en estado de recuperación y que pertenece a la franja de bosque, hoy casi extinto del Río Camoa; este último es el fragmento de bosque en mejor estado de conservación de la región con aproximadamente 1300 hectáreas.

Bosque ripario: formación vegetal caracterizada por su vinculación a la ribera de un río, no asociado con suelos anegados. Se identifican claramente en el paisaje por ceñirse al curso del río, formando un pasillo o corredor completamente distintivo en el paisaje al resto de la vegetación circundante. Se trata de áreas de bosque más delgadas y con menores extensiones comparadas con los bosques primarios intervenidos. Se destaca la presencia de elementos florísticos típicos de la Orinoquía como: *Caraipa llanorum*, *Protium heptaphyllum*, *P. llanorum*, *Himatanthus articulatus*, *Byrsonima crassifolia*, *Bowdichia virgilioides*, *Calophyllum brasiliense*, entre otros (Figura 1-3).

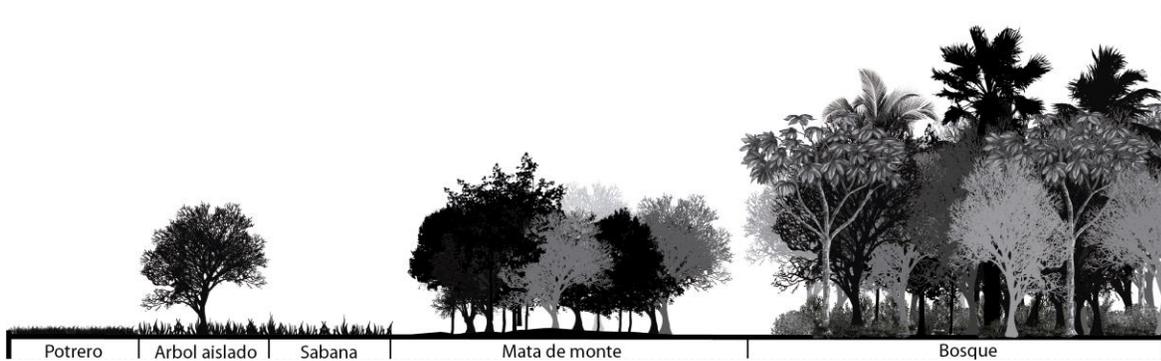


Figura 1-3: Perfil de vegetación ejemplificado de los tres tipos de cobertura vegetal de las sabanas orinocenses considerados en el presente estudio.

Borde de bosque: punto intermedio ecotonal entre bosques y sabanas naturales o arbustales. Su estatura baja y su composición representan una mezcla entre especies vegetales de interior de bosque y especies del borde del bosque. En el área de estudio, muchos de los bosques asociados a pequeños cuerpos de agua no tienen el tamaño suficiente para ser bosques de galería y su composición es esencialmente de borde. Se caracterizan por mantener el contacto constante con la matriz de sabana y sostener especies que dependen esencialmente de la humedad del suelo y no necesariamente por la pluviosidad. Se destaca la presencia de elementos florísticos como: *Miconia minutiflora*, *Miconia trinervia*, *Nectandra cuspidata*, *Psychotria buchtienii*, *Xylopia aromatica*, *Cissus erosa* y *Selaginella asperula*, en el estrato rasante.

Arbustales: zonas de vegetación arbustiva de 2 a 5 m de altura, en ocasiones consecuencia de antiguos potreros en barbecho o sucesión, y algunos de ellos formando “matas de monte” que es el término local utilizado para referirse a pequeñas agrupaciones de árboles o pequeñas islas de arbustos altos rodeadas de sabanas, que en los primeros estados pueden tener entre 2 y 10 m de diámetro y suelen ser perfectamente circulares que con el tiempo incrementan en tamaño de forma irregular. Los arbustales se forman mediante un complejo proceso sucesional relacionado con las hormigas y las especies de matorrales y árboles pioneros (Cortéz-Perez y Leon-Sicard 2003). Se destaca la presencia de

elementos florísticos como: *Vismia cayennensis*, *Vismia gracilis*, *Doliodocarpus dentatus*, *Clidemia rubra* y *Clidemia sericea*.

Mata de monte: el término “matas de monte” es localmente utilizado para referirse a pequeñas agrupaciones de árboles o pequeñas islas de arbustos altos rodeadas de sabanas, en los estados primarios pueden tener entre 2 y 10 m de diámetro, con un área circular que al incrementar de tamaño tiende hacia formas irregulares. Se forman mediante un complejo proceso de sucesión relacionado con las hormigas y las especies de matorrales y árboles pioneros. Su origen y desarrollo sucesional es muy diferente a fragmentos de bosque del mismo tamaño, aunque en apariencia puedan ser similares (Figura 1-4).



Figura 1-4: Estaciones de muestro. En cuatro tipos de cobertura vegetal. A) Árbol aislado. B) mata de monte. C) bosques de piedemonte.

Árboles aislados: al interior de los potreros usualmente se dejan árboles aislados para generar sombrío al ganado, estos árboles solitarios en el potrero son potencialmente generadores de pequeños núcleos de regeneración. Al instalar en estos árboles aislados un refugio artificial para murciélagos, estos cuentan con protección contra la radiación directa y un microambiente ideal, no solo para aumentar la probabilidad de ocupación u colonización del refugio artificial, sino útil para la generación de micrositos de establecimiento de plántulas, así como percha de aves y murciélagos, aumentando la deposición local de semillas (Figura 1-4).

Sabanas naturales o potreros: son áreas abiertas que dominan la matriz de paisaje de esta región, y poseen un estrato herbáceo rasante de gramíneas bien sean nativas o cultivadas con fines de pastoreo. En ocasiones cuentan con árboles aislados que proveen sombrío al ganado, estos árboles solitarios en el potrero o sabanas son potencialmente generadores de microambientes propicios para la germinación y establecimiento de plántulas. En esta región se cuenta con algunas sabanas disectadas o sabanas colindadas, que usualmente son atravesadas por delgados bosques lineales asociados a quebradas. Se destaca la presencia de elementos florísticos como: *Andropogon* cf. *leucostachyus*, *Trachypogon* cf. *vestitus*, *Panicum* cf. *cyanescens*, *Paspalum* cf. *delicatum* y *Axonopus* cf. *fissifolius* entre otras herbáceas, y en ocasiones un estrato leñoso dominado por *Curatella americana*, *Bowdichia virgilioides* y *Byrsonima crassifolia*.

2. MURCIÉLAGOS DISPERSORES DE SEMILLAS EN GRADIENTES SUCESIONALES DE LA ORINOQUÍA (SAN MARTÍN META, COLOMBIA)

2.1 Resumen

La dispersión de semillas por fauna juega un papel fundamental en la reproducción vegetal. Los murciélagos son unos de los dispersores de semillas más importantes en los ecosistemas neotropicales, El objetivo en esta investigación fue describir la comunidad de murciélagos y las semillas que potencialmente dispersan, en el gradiente sucesional (sabana, arbustal, borde de bosque y bosque ripario), de una localidad de la altillanura colombiana. Se midió abundancia, riqueza, diversidad de murciélagos y las semillas de sus heces. Se capturaron 534 individuos pertenecientes a 4 familias y 39 especies. Las especies más abundantes fueron *Carollia perspicillata*, *Artibeus obscurus* y *Molossus molossus*. Estos dos primeros presentaron los mayores valores en el índice de dispersión de semillas (DII). Los registros pertenecen a seis gremios, siendo más abundantes los frugívoros (sedentarios y nómadas). El hábitat con mayor abundancia y riqueza de especies de murciélagos fue el borde de bosque. Se recolectaron un total de 11808 semillas, siendo *Cecropia engleriana* la especie más abundante. Los estados sucesionales difieren significativamente en abundancia de semillas, mas no en riqueza; mostrando dominancia de determinados géneros de semillas. Se resalta el arbustal como dinamizador de la sucesión, con un flujo potencial de semillas diversas, donde los murciélagos juegan un papel clave para su dispersión, pues aquellos que vuelan sobre las áreas abiertas tienen la misma carga de semillas para dispersar que los hallados en el bosque, indicando un potencial de regeneración coadyuvado por una comunidad de murciélagos con una estructura diversa en grupos tróficos y especies.

Palabras Claves: Chiroptera, Dispersión, Restauración Ecológica, Sucesión.

2.2 Introducción

Los murciélagos son abundantes en los ecosistemas neotropicales y poseen una nutrida gama de variaciones morfológicas, conforman un grupo diverso que integra una gran variedad de gremios tróficos, tipos de refugio y hábitats (Kalko 1998), dentro de éstos, la familia Phyllostomidae (murciélagos de hoja nasal), es la más diversa. Colombia es el segundo país con mayor riqueza de murciélagos con 207 especies, que corresponden a cerca del 40% de las especies de mamíferos registradas para el país (Molinari *et al.* 2017, Ramírez-Chávez *et al.* 2016, Mantilla-Meluk y Montenegro 2016, Solari *et al.* 2013). Sólo en la región de la Orinoquía colombiana encontramos 114 especies, 55% de los murciélagos del país (Pardo y Rangel 2014).

Entre 70 - 98% de las especies de árboles de los bosques de las tierras bajas tropicales producen semillas y frutos con adaptaciones para ser dispersadas por zoocoria, muchas de ellas distribuidas dentro y fuera de los bosques, favorecidas por los movimientos de los animales (Terborgh *et al.* 2002; Howe 1984). Los murciélagos han generado importantes mutualismos para la biología reproductiva de algunas plantas neotropicales (Fleming y Heithaus 1981). Los frutos consumidos por los murciélagos tienen variadas adaptaciones morfológicas para atraerlos (Fleming 2005), se caracterizan por tener colores poco llamativos, como verde o café, y olores fuertes (Kalko *et al.* 1996). Por su parte, se reconoce que los murciélagos utilizan tanto el olfato como la ecolocación para detectar los frutos maduros (Thies *et al.* 1998). El paso de las semillas por el tracto digestivo de los murciélagos y la eliminación de la pulpa, aumenta su probabilidad de germinación y disminuye la probabilidad de que sean depredados o infectados por hongos (Lobova *et al.* 2009), convirtiéndose en un componente clave en la regeneración de los bosques y la preservación de la diversidad de la flora en el Neotrópico (Kalko 1997).

Los murciélagos frugívoros neotropicales pueden ser percibidos como muy tolerantes a la fragmentación del bosque y excelentes modelos de dispersión de semillas a larga distancia, en áreas abiertas donde otros dispersores no llegan; ya que muchos de ellos dispersan regularmente frutos de plantas características de los primeros estadios sucesionales, que crecen en los bordes del bosque y en parches con vegetación en regeneración (Ludica y Bonaccorso 1997). Las plantas más abundantes dispersadas por murciélagos en el Neotrópico son de los géneros *Cecropia*, *Ficus*, *Piper*, *Solanum* y *Vismia* (Fleming 1988). Otros murciélagos con mayor grado de especialización de recursos, suelen alimentarse en el dosel, y se encuentran fuertemente asociados con bosques maduros. No obstante, con frecuencia dichas especies penetran en las zonas perturbadas (Casallas-Pabón 2009), permitiendo el flujo de semillas y el avance de la sucesión, lo que implica un importante papel ecológico en los claros, donde la dispersión de semillas por murciélagos suele ser mayor que la de las aves, los primates y otros mamíferos (Medellín y Gaona 1999, Charles-Dominique 1986).

Considerando que cada estado sucesional del ecosistema brinda recursos diferentes para los murciélagos, se esperaría que la comunidad de murciélagos presente un comportamiento característico de acuerdo al estado sucesional en el que se encuentre la vegetación. El objetivo en esta investigación fue describir la composición de la comunidad de murciélagos y las semillas potencialmente dispersadas por ellos, en el gradiente sucesional entre sabanas disectadas y bosques riparios de una localidad del piedemonte llanero colombiano.

2.3 Metodología

2.3.1 Sitios de muestreo

Se muestrearon cuatro diferentes estados sucesionales: Pastizales, Arbustales, borde de bosque y bosque ripario, realizando 16 salidas de campo entre

noviembre de 2011 hasta septiembre de 2014, aproximadamente cada dos meses, para un total de 68 noches de muestreo (Figura 2-1).

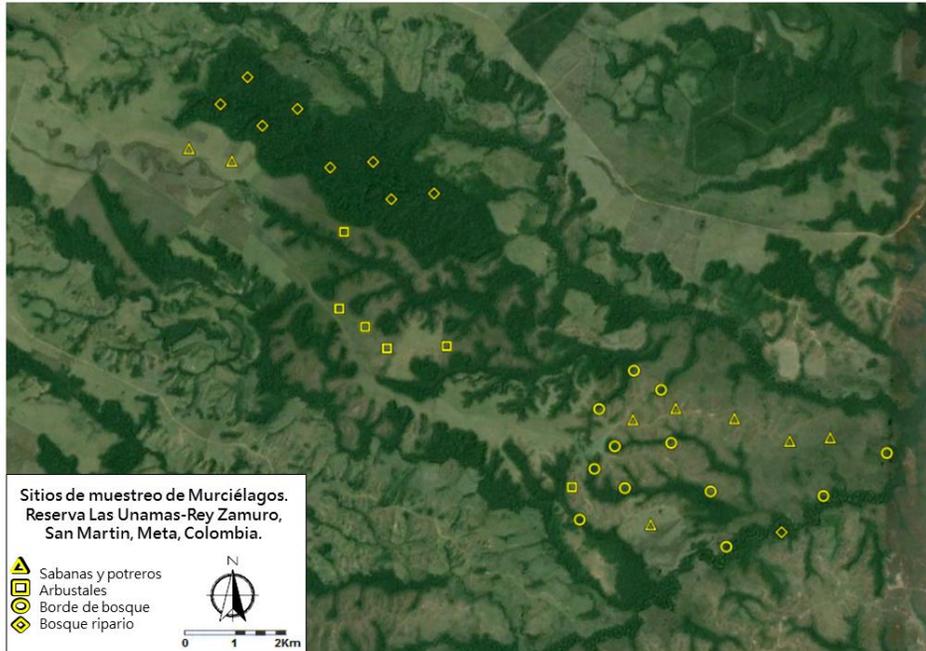


Figura 2-1: Área de estudio, ubicada en San Martín, Meta, Colombia; y puntos de muestreo de murciélagos en diferentes estados sucesionales.

2.3.2 Técnicas de muestreo

Se instalaron diez redes de niebla (12 x 3 m, con ojo de malla de 1,5 x 1,5 cm) entre las 17:30 y las 23:00 horas. A todos los individuos capturados se les registraron las dimensiones morfométricas siguiendo a Nagorsen y Peterson (1980). Se ha reportado que el tiempo promedio de tránsito intestinal de los murciélagos frugívoros es de 15-30 minutos (Fleming 1988), por lo tanto, cada murciélago se dejó por un lapso de 30-60 minutos en una bolsa de tela, para recuperar las semillas del guano. Posteriormente se liberaron en el sitio de captura luego de ser marcados en el plagiopatagio derecho utilizando un tatuador. Se usó un plástico de 2 x 12 m bajo las redes, para evitar la pérdida de las excretas que caían al momento de liberar cada individuo de la red; del plástico sólo se recuperaron las excretas asociadas a los individuos manipulados en el momento. Las semillas recolectadas de muestras fecales, fueron lavadas con

Etanol al 50% y llevadas al estereoscopio donde se observaron, contaron e identificaron basados en el catálogo de semillas elaborado durante la investigación, las semillas fueron depositadas en la carpoteca del Herbario Nacional Colombiano (COL). Para la determinación de los murciélagos, se siguió la taxonomía y la clave de Gardner (2008). El arreglo sistemático siguió la más reciente revisión de los mamíferos de Colombia de Solari *et al.* (2013), y para los gremios tróficos se siguió la propuesta de Soriano (2000).

2.3.3 Análisis de datos

Se calculó el esfuerzo de muestreo $E_m = m^2 h$ y el éxito de captura $E_c = N_i / E_m * 100$ donde: N_i = Número de capturas (Straube y Bianconi 2002). Se estandarizaron los esfuerzos de muestreo, trabajando 17 noches en promedio por cada estado sucesional evaluado, en toda la extensión del área de estudio. Se realizó una curva de acumulación de especies, evaluando los datos observados $S_{(est)}$ y los estimadores de riqueza Bootstrap, Chao 1 y Jackknife 1, así como las especies únicas (Singletons), se realizó la rarefacción de los datos con una aleatorización (1000 veces). Se evaluó la diversidad con el índice de equidad (Shannon H') La dominancia a través del índice de Simpson (D) número efectivo de especies también conocido como el número de Hill 1 o especies igualmente comunes o número de especies equivalentes (Hill 1973, Heip *et al.* 1998), calculados como $1H = \exp(H')$, donde H' es el valor de la función de Shannon-Wiener. Este último cuenta con una ventaja frente a otros índices, al expresar la diversidad mediante una comparación directa entre comunidades (Pereyra y Moreno 2013).

Tabla 2-1: Esfuerzo y éxito de muestreo de murciélagos en cuatro estados sucesionales en los llanos orientales colombianos ($m^2 \times h$).

	Sabana	Arbustal	Borde de bosque	Bosque ripario	Total
No. Noches	16	16	21	15	68
Esfuerzo	37.440	37.440	49.140	35.100	159.120
No. Capturas	149	155	140	90	534
Éxito de captura	0,398	0,414	0,285	0,256	0,336

Se analizaron las curvas de rango-abundancia para comparar la composición, abundancia y la uniformidad de especies en los diferentes estados sucesionales (Feinsinger 2001). Éstas curvas muestran de manera gráfica la equitatividad de las especies teniendo en cuenta su identidad y secuencia según su abundancia. Para realizar la gráfica se calcularon los logaritmos en base 10 de la proporción de cada especie p_i (n_i/N) y se ordenaron de mayor a menor (Siles *et al.* 2003). Se comparó la distribución de las curvas con Kolmogorov-Smirnov la distribución entre estados sucesionales, con $Val-p$ y $Val-D$, como estadísticos de contraste (Magurran 2004), en este último si el valor D obtenido es mayor que el D crítico calculado, se puede concluir que las frecuencias se distribuyen de manera diferente. Se estimó el coeficiente de similitud de Sørensen entre los estados sucesionales, con agrupamiento jerárquico acorde al método de la varianza mínima *sensu* Ward (1963). Todo lo anterior con los programas EstimateS 9.1.0 (Colwell 2013) y R (R Development Core Team 2010).

El registrar una especie de semilla en las excretas de los murciélagos capturados en un determinado estado sucesional, no es indicativo *per se* de dispersión, pero supone una carga de semillas potencial para ser depositada en dicho ecosistema. Para identificar la especie de murciélago con mayor potencial de dispersión de semillas, se calculó el Índice de dispersión, $DII=(S*B)/1000$; donde S es el porcentaje de semillas encontradas en las muestras para cada especie de murciélago y B es la abundancia relativa de las especies capturadas. El rango de valores del DII es entre 0 y 10, donde 0 se interpreta como ninguna de las semillas en las muestras fecales de alguna especie en particular y 10 representa que dicha especie es la única que dispersa todas las semillas (Galindo-González *et al.* 2000).

Se evaluó la diferencia de la riqueza de las especies de semillas entre estados sucesionales, para esto se calculó la homogeneidad de varianza a través de la

prueba de Levene. Al no presentar normalidad, se realizó la prueba de Kruskal Wallis. Así mismo, buscando diferencias significativas en términos de abundancia de semillas entre los estados sucesionales, mediante la prueba de Levene previa transformación $\sqrt[2]{x + 0,5}$, con la corrección de Welch (1951) para un ANOVA, en presencia de heterogeneidad; y la prueba de comparaciones múltiples de Games-Howell (Toothaker 1993), con corrección por presencia de heterocedasticidad, evaluando todas las posibles combinaciones para encontrar diferencias significativas entre los estados sucesionales. Por último, mediante la prueba de independencia ji-cuadrado se evaluó la dependencia de la abundancia de semillas, entre la cobertura vegetal y el género de la planta.

2.4 Resultados

2.4.1 Murciélagos

El esfuerzo total de muestreo fue de 159.120 m²red*hora, con un éxito de captura de 0,336 individuos/m²red*h (Tabla 2-1). En total se capturaron 534 murciélagos pertenecientes a cuatro familias, 24 géneros y 39 especies (Tabla 2-2). El hábitat con mayor esfuerzo de muestreo fue el borde de bosque (49.140 m²red*h) y el de menor fue el bosque ripario (35.100 m²red*h). Comparativamente, el bosque ripario presentó el menor éxito de captura (0,256) mientras que el hábitat con mayor éxito de captura fue el arbustal (0,414).

Tabla 2-2: Abundancia absoluta y abundancia relativa de murciélagos en cuatro estados sucesionales en los llanos orientales colombianos.

#	ESPECIE	GREMIO	DII	Sabanas		Arbustales		Borde de bosque		Bosque ripario		Total	
				Abun	A-Rel	Abun	Ab-Rel	Abun	Ab-Rel	Abun	Ab-Rel	Abun	Ab-Rel
1	<i>Artibeus lituratus</i>	Fru-Nom	0,008					6	4,29	7	7,78	13	2,43
2	<i>Artibeus obscurus</i> *	Fru-Nom	0,147	24	16,11	26	16,77	11	7,86	4	4,44	65	12,17
3	<i>Artibeus planirostris</i>	Fru-Nom	0,063	6	4,03	24	15,48	4	2,86			34	6,37
4	<i>Carollia brevicauda</i>	Fru-Sed	0,056	1	0,67	13	8,39	9	6,43	3	3,33	26	4,87
5	<i>Carollia castanea</i>	Fru-Sed	0,072					10	7,14	8	8,89	18	3,37

6	<i>Carollia perspicillata</i> *	Fru-Sed	1,536	54	36,24	28	18,06	39	27,86	25	27,78	146	27,34
7	<i>Dermanura anderseni</i>	Fru-Nom	0,003					6	4,29	2	2,22	8	1,50
8	<i>Dermanura glauca</i>	Fru-Nom	0,005					3	2,14			3	0,56
9	<i>Desmodus rotundus</i>	Hem						2	1,43	3	3,33	5	0,94
10	<i>Eptesicus brasiliensis</i>	Ins		8	5,37			1	0,71			9	1,69
11	<i>Eumops glaucinus</i>	Ins		6	4,03							6	1,12
12	<i>Glossophaga soricina</i>	Nec	0,010					5	3,57	3	3,33	8	1,50
13	<i>Lasiurus cinereus</i>	Ins				2	1,29					4	0,75
14	<i>Lasiurus ega</i>	Ins		1	0,67	1	0,65					4	0,75
15	<i>Lophostoma silvicolum</i>	Ins						4	2,86			4	0,75
16	<i>Mesophylla macconnelli</i>	Fru-Nom	0,002							3	3,33	3	0,56
17	<i>Micronycteris hirsuta</i>	Ins								2	2,22	2	0,37
18	<i>Micronycteris megalotis</i>	Ins						2	1,43			2	0,37
19	<i>Mimon crenulatum</i>	Ins						2	1,43			2	0,37
20	<i>Molossus bondae</i>	Ins						2	1,43	6	6,67	8	1,50
21	<i>Molossus molossus</i> *	Ins		15	10,07	28	18,06	4	2,86	12	13,33	59	11,05
22	<i>Myotis nigricans</i>	Ins		2	1,34	2	1,29					4	0,75
23	<i>Myotis riparius</i>	Ins		4	2,68	9	5,81	2	1,43			15	2,81
24	<i>Peropteryx leucoptera</i>	Ins						2	1,43			2	0,37
25	<i>Phyllostomus discolor</i>	Car		6	4,03	2	1,29	1	0,71			9	1,69
26	<i>Phyllostomus elongatus</i>	Car		6	4,03			3	2,14	1	1,11	10	1,87
27	<i>Phyllostomus hastatus</i>	Car						2	1,43	1	1,11	3	0,56
28	<i>Platyrrhinus dorsalis</i>	Fru-Nom	0,0005					6	4,29			6	1,12
29	<i>Platyrrhinus angustirostris</i>	Fru-Nom	0,010	3	2,01			1	0,71			4	0,75
30	<i>Platyrrhinus brachycephalus</i>	Fru-Nom	0					1	0,71	1	1,11	2	0,37
31	<i>Rhinophylla pumilio</i>	Fru-Sed	0,001							2	2,22	2	0,37
32	<i>Rhynchonycteris naso</i>	Ins		1	0,67	2	1,29	1	0,71	1	1,11	5	0,94
33	<i>Saccopteryx bilineata</i>	Ins		5	3,36	8	5,16					13	2,43
34	<i>Sphaeronycteris toxophyllum</i>	Fru-Nom	0	1	0,67							1	0,19
35	<i>Sturnira lilium</i>	Fru-Sed	0,003	1	0,67	9	5,81			2	2,22	12	2,25
36	<i>Sturnira ludovici</i>	Fru-Sed	0,002	3	2,01	1	0,65					4	0,75
37	<i>Sturnira tildae</i>	Fru-Sed	0,004	2	1,34					2	2,22	4	0,75

38	<i>Trachops cirrhosus</i>	Car		3	2,14	2	2,22	5	0,94
39	<i>Uroderma bilobatum</i>	Fru-Nom	0,005	8	5,71			8	1,50
Total:				149	155	140	90	534	
Índice Shannon				2,22	2,19	2,76	2,52		
Índice Simpson inv.				5,55	7,43	9,21	8,12		
Numero de Hill				9,20	8,91	15,82	12,41		

*Especies con mayores abundancias dentro del presente estudio.

DII: Índice de dispersión. Abun: Abundancia General. Ab-Rel: Abundancia Relativa. Ins: Insectívoro.

Fru-Nom: Frugívoro nómada. Fru-Sem: Frugívoro sedentario, Car: Carnívoro, Nec: Nectarívoro.

La especie más frecuente en el muestreo fue *Carollia perspicillata* (27% de las capturas), seguida por *Artibeus obscurus* (12%) y *Molossus molossus* (11%). Las tres especies fueron registradas en los cuatro hábitats muestreados. Vale la pena resaltar la presencia de murciélagos poco comunes como *Sphaeronycteris toxophyllum* (un individuo) capturado en la sabana y los murciélagos migratorios *Lasiurus cinereus* (2 hembras capturadas en arbustales) y *Lasiurus ega* (2 hembras capturadas en sabanas y arbustales; *Aeorestes villosissimus* y *Dasypterus ega* respectivamente *sensu* Baird *et al.* (2015).

Sphaeronycteris toxophyllum suele encontrarse en zonas de bosques densos conservados amazónicos, sabanas y bosques riparios orinocences, entre otros (Tavares y Lewis 2008). Es una especie frugívora especialista (Angulo *et al.* 2008), ello la hace una especie rara, con bajas abundancias dadas las restricciones de su dieta, la cual depende de la disponibilidad de los frutos que consumen, al igual que ocurre con otros murciélagos frugívoros pequeños (Kalko 1998) como *Mesophylla macconnelli*, *Dermanura* sp., *Uroderma bilobatum* y *Platyrrhinus angustirostris*, también reportados en este estudio, cuya presencia junto con *S. toxophyllum*, ratifica un ecosistema con diversidad de oferta florística para estos pequeños frugívoros.

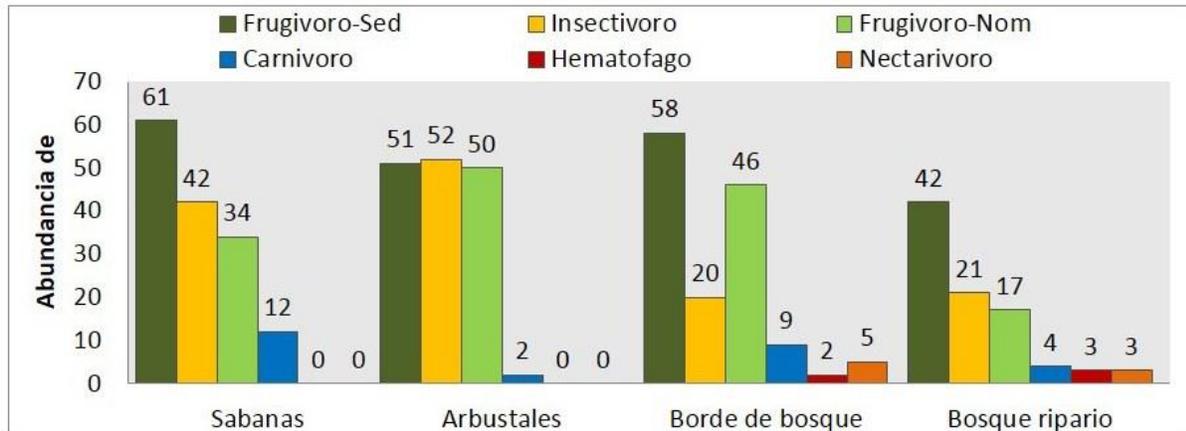


Figura 2-2: Abundancia de murciélagos de diferentes gremios en cuatro estados sucesionales.

Frugívoro-Sed: frugívoro Sedentario. Frugívoro-Nom: Frugívoro nómada *sensu* Soriano (2000).

Se conoce que *Peropteryx leucoptera* sólo habita las selvas húmedas de las cuencas del Amazonas y del Orinoco (Lim *et al.* 2010, McDonough *et al.* 2011). Nuestros datos reafirman la presencia de la especie en un ecosistema distinto a la selva tropical de tierras bajas de la cuenca del Amazonas. Este sería el segundo registro de esta especie para las sabanas de los llanos de Colombia, pues Suárez-Castro *et al.* (2012), presentan los primeros registros para las sabanas llaneras. La presencia de *P. leucoptera* ratifica el área de estudio como un punto con influencia Orinocense-Amazónica, apoyado por la presencia de algunos elementos florísticos propios de la Amazonía en el área de estudio, como: *Astrocaryum gynacanthum*, *Capirona decorticans*, *Hymenaea oblongifolia*, *Teobroma subicanum*, *Parkia* sp. y *Couma macrocarpa*, interactuando con especies comunes para ambas regiones como: *Oenocarpus mapora*, *Oenocarpus bataua*, *Bactris brongniartii*, *Mabea nitida*, *Byrsonima japurensis*, *Terminalia amazonia*, *Dialium guianensi* (Rangel-Ch. y Minorta-Cely 2014).

Los individuos capturados se agruparon en seis gremios, más de la mitad (67,23%) corresponden a frugívoros ya sean sedentarios (39,70%) o nómadas (27,53%) y los demás se agruparon dentro de las categorías de insectívoros (25,28%), carnívoros (5,06%), nectarívoros (1,50%) y hematófagos (0,94%). Los

frugívoros sedentarios se registraron mayoritariamente en los estados sucesionales de sabana (40,9%), borde de bosque (41,4%) y bosque ripario (46,7%); fueron el grupo mejor representado en los bosques riparios, bordes de bosque y sabanas, mientras que en los arbustales la distribución de gremios estuvo pareja entre frugívoros sedentarios, nómadas e insectívoros. (Figura 2-2). En los arbustales aun cuando predominaron los insectívoros (33,5%), estos se encontraron casi en igual proporción que los frugívoros sedentarios (32,9%) y los frugívoros nómadas (32,3%).

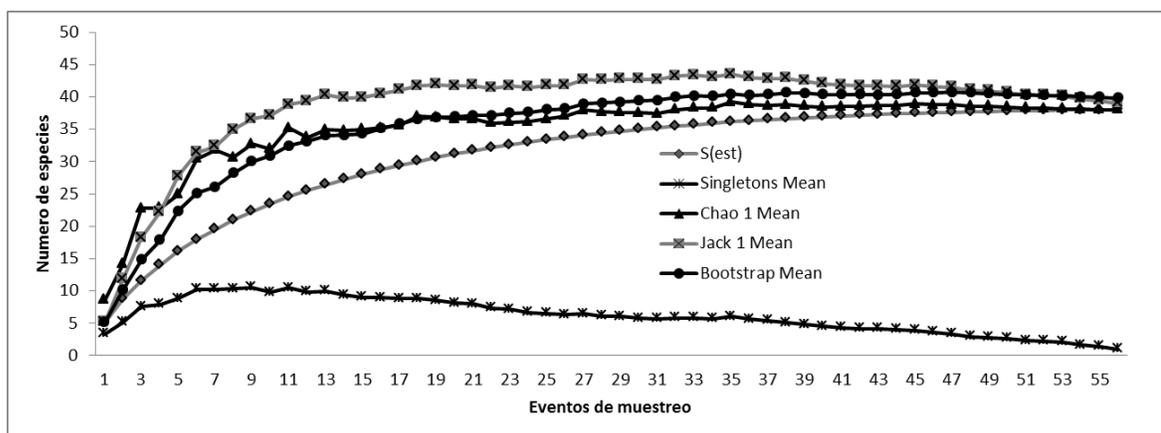


Figura 2-3: Curva de acumulación de especies de murciélagos y su respectiva representatividad para todos los estados sucesionales.

La curva de acumulación de especies para todo el estudio se aproximó mucho a la asíntota, lo cual indica que el muestreo tiene una buena representación de la comunidad. Este resultado se confirmó ya que se capturaron 39 especies de las 39-40 esperadas según los estimadores de riqueza (Figura 2-3). La diversidad y equidad más alta fue hallada en el borde de bosque, según los índices de dominancia y equidad de Shannon, Simpson y el número de Hill, ($H' = 2,76$, $D' = 9,21$, Hill = 15,82). El bosque ripario le siguió en diversidad y equidad al borde del bosque (Tabla 2-2). Esto evidencia la importancia de los bosques, posiblemente asociada a la disponibilidad de recursos para estos animales. Por su parte, analizando cada tipo de hábitat independientemente, no se observa una estabilización completa de las curvas graficadas por cada tipo de cobertura

vegetal, capturando entre el 74% y el 94% de las especies esperadas (Figura 2-4).

Tabla 2-3: Comparación del comportamiento de rango abundancia, mediante Kolmogorov-Smirnov, con los estadísticos de contraste P-val y D-val en cuatro estados sucesionales en los llanos orientales colombianos.

Valor de P				
	Sabanas	Arbustales	Borde de bosque	Bosque ripario
Sabanas		0.8882	0.09972	0.3243
Arbustales	0.1447		0.1993	0.6942
Borde de bosque	0.2593	0.25		0.0695
Bosque ripario	0.2158	0.175	0.2704	

Valor de D				
------------	--	--	--	--

Al comparar las curvas de rango abundancia entre los cuatro estados sucesionales, estos exhibieron una alta uniformidad (Tabla 2) la prueba de Kolmogorov-Smirnov, indico que ninguna de las distribuciones presenta diferencias significativas entre si, (Valor P < 0,05), El estadístico de contraste D, corroboró el análisis en el mismo sentido (Figura 2-5).

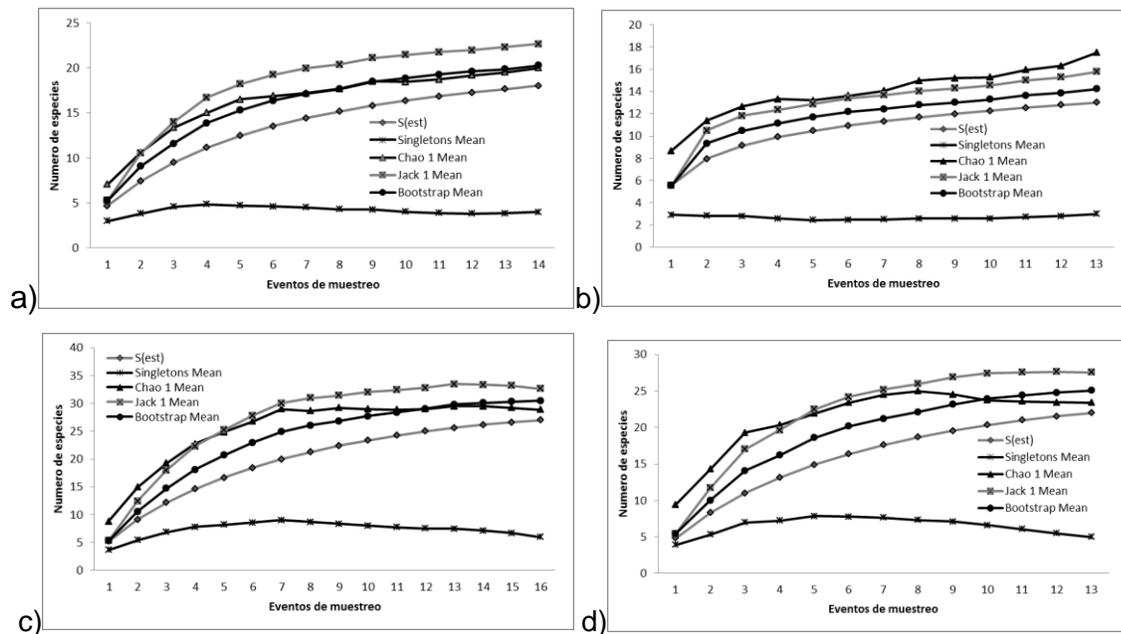


Figura 2-4: Curvas de acumulación de especies de cuatro estados sucesionales en los llanos orientales colombianos. a) Sabana, b) Arbustal, c) Borde de bosque, d) Bosque ripario.

El hábitat de arbustal es el único que posee una curva con saltos entre especies de abundancias intermedias, dicha tendencia se suele relacionar con estados de sucesión secundaria, propios de una comunidad en estabilización. Por su parte los análisis de similitud entre curvas de rango abundancia de murciélagos indican asociaciones entre los estados sucesionales de áreas abiertas con una menor complejidad vegetal, las sabanas y los arbustales ($I_s = 0,813$) a diferencia de los estados sucesionales de borde de bosque y bosque ripario ($I_s = 0,638$).

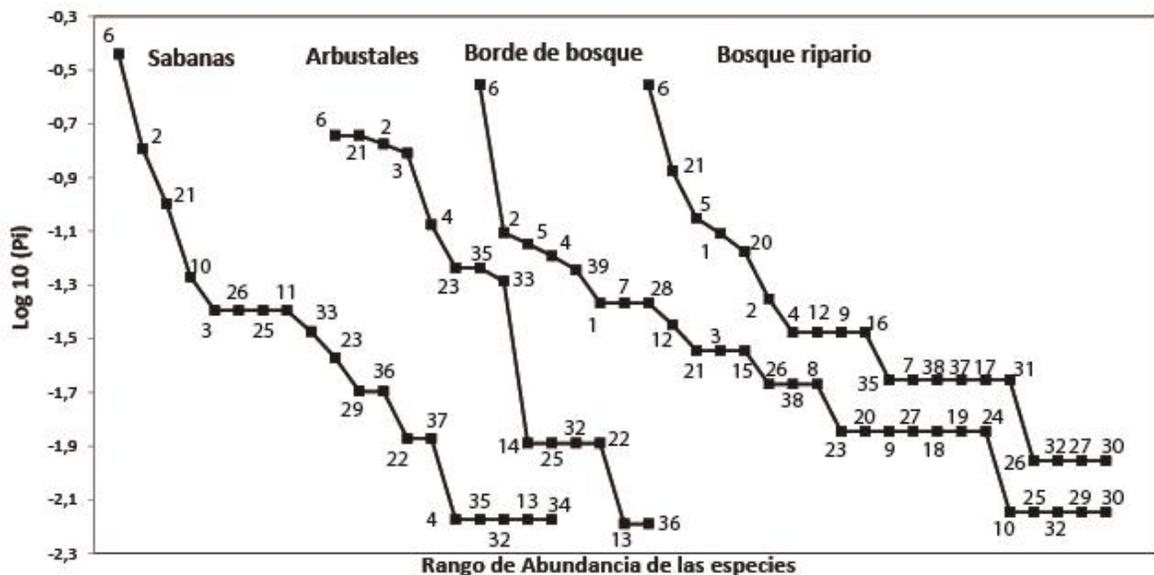


Figura 2-5: Curvas de rango abundancia. La numeración de las especies se puede consultar en la Tabla 2-2

2.4.2 Semillas

Se recolectaron 318 muestras fecales de los murciélagos capturados, de las cuales 234 (73,5%) pertenecían a murciélagos frugívoros. En 150 (64,1%) de las muestras se encontraron semillas consumidas por estos animales. Las especies de murciélagos que más muestras proporcionaron fueron *C. perspicillata* con 61 (40,7% de las plantas reportadas en este estudio) y *A. obscurus* con 20 (13,3%) (Figura 2-6).

Tabla 2-4: Semillas encontradas en las muestras fecales de murciélagos en cuatro estados sucesionales en los llanos orientales colombianos.

Familia de planta	Especie de planta	Sabanas			Arbustales			Borde de bosque			Bosque ripario			Total		
		muestra con semillas	%	Abundancia	muestra con semillas	%	Abundancia									
Araceae	<i>Philodendron</i> sp	1	3,4	1	2	5,6	516	3	6,8	409	2	4,9	165	8	5,3	1091
	<i>Vismia baccifera</i>	1	3,4	263				3	6,8	37	6	14,6	172	10	6,7	472
Clusiaceae	<i>Vismia cayennensis</i>							2	4,5	85				2	1,3	85
	<i>Vismia gracilis</i>							1	2,3	11	1	2,4	3	2	1,3	14
	<i>Vismia guianensis</i>	3	10,3	220	2	5,6	58	2	4,5	33	5	12,2	94	12	8,0	405
	<i>Vismia japurensis</i>	3	10,3	428	3	8,3	362	1	2,3	75	1	2,4	25	8	5,3	890
	<i>Vismia tomentosa</i>	4	13,8	517	1	2,8	12	2	4,5	10	1	2,4	45	8	5,3	584
	<i>Ficus maxima</i>							1	2,3	3	3	7,3	260	4	2,7	263
	<i>Ficus</i>															
Moraceae	<i>nymphaeifolia</i>	2	6,9	163	1	2,8	113	1	2,3	3	1	2,4	28	5	3,3	307
	<i>Ficus paraensis</i>							3	6,8	141	2	4,9	240	5	3,3	381
	<i>Ficus</i> sp							1	2,3	23				1	0,7	23
	<i>Piper aduncum</i>										1	2,4	27	1	0,7	27
Piperaceae	<i>Piper aequale</i>	5	17,2	394										5	3,3	394
	<i>Piper arboreum</i>				1	2,8	62	1	2,3	212	1	2,4	88	3	2,0	362
	<i>Piper hispidum</i>				3	8,3	184	2	4,5	312	1	2,4	16	6	4,0	512
	<i>Piper marginatum</i>							3	6,8	521	2	4,9	311	5	3,3	832
	<i>Piper obliquum</i>							4	9,1	351				4	2,7	351
	<i>Piper peltatum</i>	2	6,9	78	3	8,3	384	2	4,5	143	3	7,3	67	10	6,7	672
	<i>Piper</i> sp										1	2,4	1	1	0,7	1
Solanaceae	<i>Solanum americanum</i>										1	2,4	1	1	0,7	1
	<i>Solanum grandiflorum</i>										4	9,8	199	4	2,7	199
	<i>Solanum rugosum</i>				1	2,8	17	2	4,5	40				3	2,0	57
	<i>Solanum</i> sp										1	2,4	13	1	0,7	13
Urticaceae	<i>Cecropia engleriana</i>	3	10,3	18	11	30,6	1634	4	9,1	207				18	12,0	1859
	<i>Cecropia ficifolia</i>	1	3,4	17	3	8,3	727	2	4,5	37				6	4,0	781
	<i>Cecropia insignis</i>	1	3,4	2	2	5,6	522	2	4,5	88	1	2,4	1	6	4,0	613
	<i>Cecropia peltata</i>	2	6,9	51	2	5,6	403	2	4,5	61	1	2,4	1	7	4,7	516
	<i>Cecropia sararensis</i>										1	2,4	1	1	0,7	1
	<i>Cecropia</i> spp1	1	3,4	28	1	2,8	33				1	2,4	41	3	2,0	102
Total		29	15,2	2.180	36	42,6	5.027	44	23,7	2.802	41	18,5	1.799	150	100	11.808

Estas dos últimas presentaron los mayores valores en el índice de dispersión (DII) con 1,536 y 0,147 respectivamente (Tabla 2-2). Así mismo las especies de murciélagos que mayor abundancia de semillas presentaron fueron *C. persicillata*, 4685 (39,7%) *A. obscurus* 1366 (11,6%), *Artibeus planirostris* (Spix, 1823) 1123 (9,5%) y *Carollia brevicauda* (Schinz, 1821) 1100 (9,6%).

Los estados sucesionales con mayor riqueza de semillas son el bosque ripario y el borde bosque con 22 (75,9%) y 21 (72,4%) especies, seguido por los arbustos con 14 (48,3%) especies y finalmente las sabanas con 13 (44,8%) especies. Por su parte el estado sucesional con mayor abundancia de semillas fueron los arbustales y el borde de bosque con 5027 (42,6%) y 2802 (23,7%) respectivamente, seguido de sabanas y bosque ripario con 2180 (15,2%) y 1799 (18,5%) (Tabla 2-4).

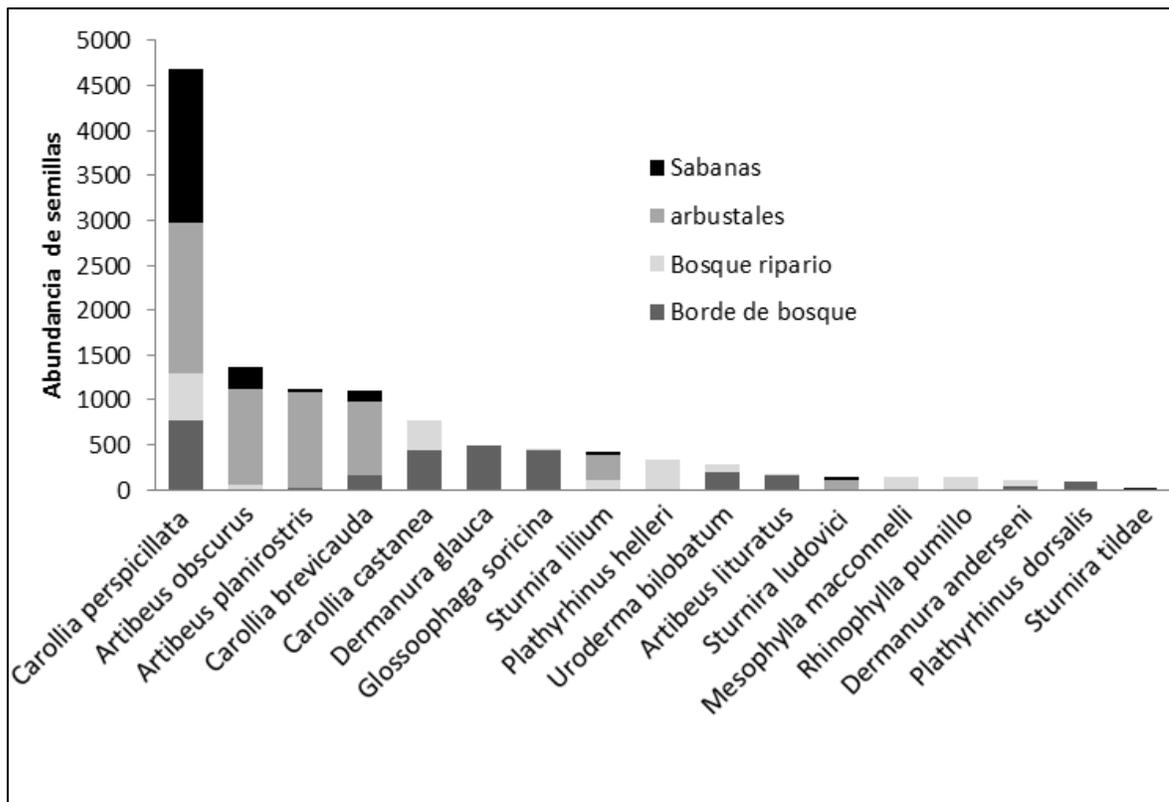


Figura 2-6: Abundancia de semillas dispersadas por murciélagos en cuatro estados sucesionales en los llanos orientales colombianos.

Las especies de plantas preferidas por los murciélagos en este estudio fueron *Cecropia engleriana* Snethl., *Philodendron* sp., *Piper marginatum* Jacq. y *Vismia japurensis* Rchb. (Tabla 2-5).

Tabla 2-5: Abundancia relativa de semillas recolectadas de muestras fecales de murciélagos.

Familia de planta	Especie de planta	Forma de vida	Abundancia relativa	Especies de Murciélagos
Araceae	<i>Philodendron</i> sp	Epífita	9,24	C.bre, C.cas, C.per, D.and, S.lil.
Clusiaceae	<i>Vismia baccifera</i>	Arbusto	4,00	A.pla, C.cas, C.per, D.and.
	<i>Vismia cayennensis</i>	Arbusto	0,72	A.obs, C.per.
	<i>Vismia gracilis</i>	Arbusto	0,12	C.per, P.hel.
	<i>Vismia guianensis</i>	Arbusto	3,43	A.lit, A.obs, C.cas, C.per.
	<i>Vismia japurensis</i>	Arbusto	7,54	A.lit, A.obs, A.pla, C.per.
	<i>Vismia tomentosa</i>	Arbusto	4,95	C.bre, C.cas, C.per.
	Moraceae	<i>Ficus maxima</i>	Árbol	2,23
<i>Ficus nymphaeifolia</i>		Árbol	2,60	C.bre, C.per, D.and, M.mac.
<i>Ficus paraensis</i>		Árbol	3,23	C.per, D.and, P.hel, U.bil.
<i>Ficus</i> sp		Árbol	0,19	C.per.
Piperaceae	<i>Piper aduncum</i>	Arbusto	0,23	C.cas.
	<i>Piper aequale</i>	Arbusto	3,34	A.obs, C.per, S.til.
	<i>Piper arboreum</i>	Arbusto	3,07	C.per.
	<i>Piper hispidum</i>	Arbusto	4,34	C.bre, C.cas, C.per, G.sor, S.lud.
	<i>Piper marginatum</i>	Arbusto	7,05	C.cas, C.per, D.and, G.sor.
	<i>Piper obliquum</i>	Arbusto	2,97	C.bre, C.cas, C.per, U.bil.
	<i>Piper peltatum</i>	Arbusto	5,69	A.pla, C.bre, C.per, D.and, G.sor, S.lil, S.lud.
	<i>Piper</i> sp	Arbusto	0,01	C.per.
Solanaceae	<i>Solanum americanum</i>	Subarbusto	0,01	S.til.
	<i>Solanum grandiflorum</i>	Subarbusto	1,69	P.hel, S.lil, U.bil.
	<i>Solanum rugosum</i>	Subarbusto	0,48	C.per.
	<i>Solanum</i> sp	Subarbusto	0,11	G.sor.
Urticaceae	<i>Cecropia engleriana</i>	Árbol	15,74	A.obs, A.pla, C.per.
	<i>Cecropia ficifolia</i>	Árbol	6,61	A.obs, A.pla, C.bre, C.per, S.lil.
	<i>Cecropia insignis</i>	Árbol	5,19	A.obs, A.pla, C.bre, C.per, P.dor.
	<i>Cecropia peltata</i>	Árbol	4,37	A.obs, A.pla, C.cas, C.per.
	<i>Cecropia sararensis</i>	Árbol	0,01	C.per.
	<i>Cecropia</i> spp1	Árbol	0,86	A.obs, C.per.

A.lit: *Artibeus lituratus*; A.obs: *Artibeus obscurus*; A.pla: *Artibeus planirostris*; C.bre: *Carollia brevicauda*; C.cas: *Carollia castanea*; C.per: *Carollia perspicillata*; D.and: *Dermanura anderseni*; G.sor: *Glossophaga soricina*; M.mac: *Mesophylla macconnelli*; P.dor: *Platyrrhinus dorsalis*; P.hel: *Platyrrhinus angustirostris*; R.pum: *Rhinophylla pumilio*; S.lil: *Sturnira lilium*; S.lud: *Sturnira ludovici*; S.til: *Sturnira tildae*; U.bil: *Uroderma bilobatum*.

En general el género de planta con mayor frecuencia de aparición en las heces de los murciélagos fue *Cecropia* (32.79%), seguido por *Piper* (26.69%) y *Vismia* (20,75%). No obstante, de acuerdo al estado sucesional se encontró una dominancia de determinados géneros de semillas, de los que se están alimentando los murciélagos (Tabla 2-5).

No obstante de acuerdo al estado sucesional se encontró una dominancia de determinados géneros de semillas en las heces. El 46,3% de las muestras de *Cecropia*, fueron reportadas de murciélagos al interior del arbustal donde se presentó el 85,7% de la abundancia de este género. Mientras que un 34,2% de las muestras del género *Piper* se reportaron en el borde de bosque aportando un 48,9% de la abundancia de semillas de este género. Por su parte el 26,1% de las muestras en las sabanas correspondieron al género *Vismia* que aportó un 58,3% de la abundancia en este estado sucesional. Finalmente en el bosque ripario dominaron los géneros *Piper* y *Ficus* con 16,2% y 54,2% respectivamente. La prueba de independencia ji-cuadrado entre género de planta y el estado sucesional, rechazó la hipótesis nula de independencia ($X^2=9252,4$. $p=2.2 \cdot e^{-16}$). Por tanto, indica que en términos de abundancia existe cierta dependencia entre el género de planta y el estado sucesional (Figura 2-7).

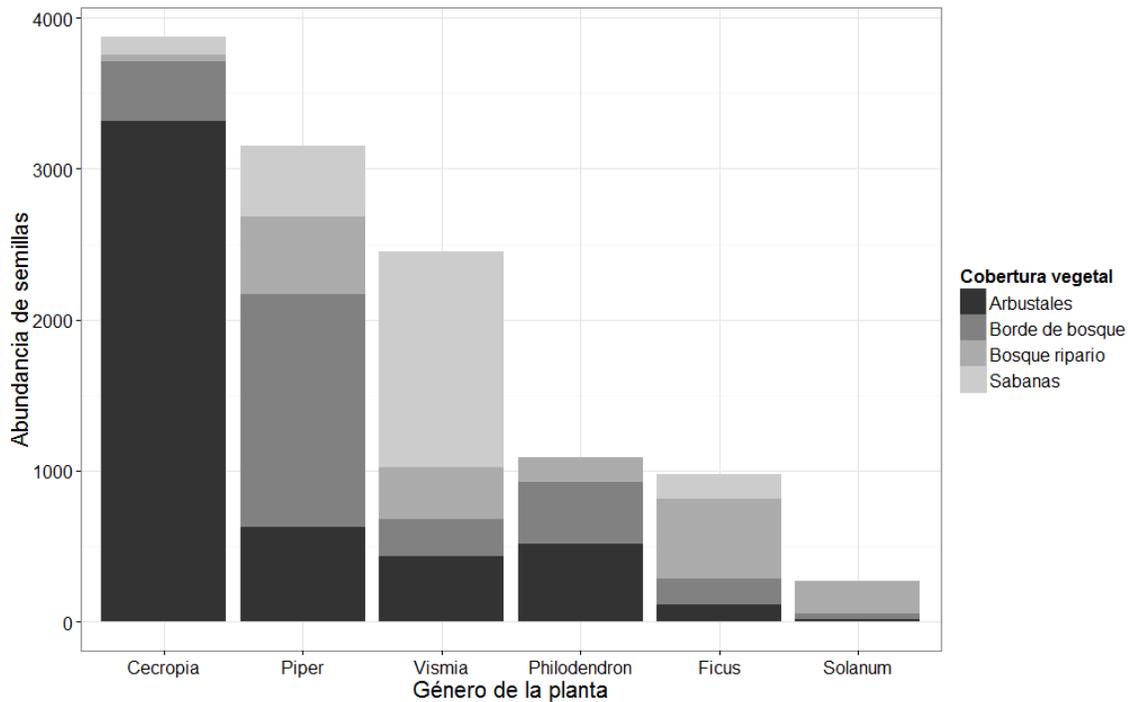


Figura 2-7: abundancia de los principales géneros de semillas consumidas por murciélagos en cuatro estados sucesionales de los llanos orientales colombianos.

Con respecto a la diferencia en riqueza de especies de semillas entre estados sucesionales; la prueba de Levene para la homogeneidad de varianzas, no rechazó la hipótesis nula de homogeneidad (0,1935. $p= 0,9001$. 3 g.l), mostrando que no hay normalidad en datos. La prueba de Kruskal Wallis no rechazó H_0 , (4,0087. $p= 0,2605$. 3 g.l), concluyendo así que en términos de riqueza de semillas colectadas, no existen diferencias significativas entre los estados sucesionales.

Por su parte, la diferencia en abundancia de semillas entre los estados sucesionales que arroja la prueba de Levene, rechazó H_0 de homogeneidad de varianzas (6,3569. $p= 0,0005$. 3 g.l). La ANOVA con corrección *sensu* Welch (1951) rechazó H_0 (4,2507 $p= 0,0093$. 3 g.l), concluyendo así que existen diferencias significativas entre los estados sucesionales en términos de abundancia. Por ello se aplica la prueba de Games-Howell (Tabla 2-6), el cual rechazó H_0 al comparar arbustales con borde de bosque ($p= 0,033$) y arbustales

con bosque ripario ($p= 0,011$), siendo estos los estados sucesionales estadísticamente diferentes en términos de abundancia de semillas.

Tabla 2-6: Prueba de Games-Howell evalúa todas las posibles combinaciones para determinar cuál estado sucesional presenta diferencias significativas. P = probabilidad de rechazar la H_0 de no diferencia entre medias a un límite de $\alpha = 0,05$. t = estadístico de prueba t de Student.

t				
	Sabanas	Arbustales	Borde de bosque	Bosque ripario
Sabanas		1,76	0,95	1,54
Arbustales	0,305		2,90	3,38
Borde de bosque	0,777	0,033*		1,15
Bosque ripario	0,430	0,011*	0,662	
P				

2.5 Discusión

En los estados sucesionales de las Reservas Naturales “Las Unamas - Rey Zamuro”, se presentaron dos tendencias de comportamiento en la comunidad de murciélagos, por un lado, las sabanas y arbustales y por otro el bosque ripario y el borde de bosque. La diversidad de murciélagos se relaciona con la complejidad, estructura y composición vegetal, aumentando a medida que la sucesión progresa (de pastizal a arbustal, de allí a borde de bosque y finalmente hacia bosque ripario), y ofrece mayores nichos para los murciélagos con una mayor disponibilidad de recursos (Aguilar-Garavito *et al.* 2014, Estrada-Villegas *et al.* 2007).

En los arbustales, se reportó una comunidad con altas abundancias de murciélagos; mientras que en el borde de bosque los frugívoros presentaron las mayores abundancias, riquezas y diversidades. Los estados sucesionales con coberturas boscosas mostraron mayor diversidad funcional de murciélagos. Si bien, la complejidad vegetal no es el único patrón determinante en las variaciones de las comunidades al interior de los estados sucesionales (Flores-Saldaña

2008), si dirige el comportamiento de las mismas moldeando las tendencias en función de la disponibilidad de recursos, la movilidad vertical y horizontal, la capacidad de vuelo de los animales y las distancias entre tipos de cobertura (McCulloch 2013), entre otros. Existe una predilección de los murciélagos frugívoros, tanto nómadas como sedentarios, a forrajear con preferencia hacia los estratos subarbóreos, Pero algunos como *Sturnira lilium* (É. Geoffroy Saint Hilaire, 1810) y *Sturnira magna* de la Torre, 1959, tienen una marcada tendencia a evitar los estratos bajos y otros como los de la subfamilia Carollinae forrajea tanto en estratos altos como bajos (Casallas-Pabón 2009).

La abundancia relativa de algunas especies numéricamente dominantes y muchas especies poco frecuentes y raras en la comunidad de murciélagos (Figura 2-5), así como la dominancia de frugívoros (67,2%); son un patrón consistente con otros ecosistemas tropicales, (Aguilar-Garavito *et al.* 2014, Avila-Cabadilla *et al.* 2009, Castro-Luna *et al.* 2007) debido a la alta disponibilidad de hábitat y recursos para este gremio; en general la biomasa total anual de frutos es mayor a la de otros recursos como néctar o insectos (el 1,5% de las capturas correspondieron a nectarívoros y el 25,3% a insectívoros) (Kalko y Handley 2001). Dentro de éste grupo, los frugívoros sedentarios fueron más abundantes (39,7%), lo que se podría atribuir a una mayor disponibilidad de especies de sucesión temprana en el área de estudio (e.g. *Piper*, *Solanum*, *Vismia*, *Cecropia*). Estos resultados son consistentes con lo que han encontrado otros autores dentro de los ítems alimentarios consumidos por murciélagos de estrategia sedentaria (Lindner y Morawetz 2006, Soriano 2000, Kalko *et al.* 1996).

Conforme avanza el estado sucesional, aumenta la complejidad ecosistémica, cambiando la proporción de rango y abundancia de especies, de esta manera comunidades mas equitativas implican mayor estabilidad ecosistémica, diversidad funcional y aseguran los servicios ecosistémicos (Cadotte *et al.* 2011), como se evidencio en los estados sucesionales de borde de bosque y bosque ripario. La

configuración de la comunidad de murciélagos y su ubicación temporal en la dinámica sucesional, evidenciadas por curvas de rango abundancia con pendientes similares, poco pronunciadas, indican comportamientos acordes a ambientes conservados, con pocas especies dominantes y raras, ya que las especies más abundantes no difirieron mucho de aquellas con abundancias intermedias; sin mostrar una tendencia a manera de serie geométrica, que implicaría una diversidad y riquezas bajas, propias de ecosistemas degradados. El arbustal es el único que posee una curva con saltos entre especies de abundancias intermedias, dicha tendencia se suele relacionar con estados de sucesión secundaria, ello podría interpretarse como una comunidad en un proceso de transito sucesional, bien sea por una perturbación reciente o en proceso de recuperación.

Cada uno de los estados sucesionales mostró un género de planta altamente abundante en las heces de los murciélagos, ello implica que cada estado sucesional tiene un ensamble de murciélagos que aprovechan sus recursos y potencialmente se moverá en el paisaje con su carga de semillas por dispersar. Si bien los estados sucesionales no muestran diferencias significativas en número de especies de semillas, los murciélagos capturados en las coberturas boscosas, tienen la mayor riqueza de semillas. Las mayores abundancias de semillas se reportaron en los arbustales, respondiendo a su carácter ecotonal, con varias especies dominantes y sólo un par raras, evidenciando gran cantidad de flujo potencial de semillas diversas a lo largo del paisaje y de la sucesión.

La composición del ensamblaje de murciélagos fue dominada por las especies frugívoras *C. perspicillata* (sedentario), *A. obscurus* (nómada). Las cuales suelen ser abundantes en ambientes sucesionales primarios (Tschapka 2005). Su elevada abundancia y alta frecuencia de consumo de plantas pioneras en este estudio, sugiere que existe un potencial regenerativo en estos ecosistemas. Se considera que la disponibilidad alimenticia de frutos promueve la presencia y

abundancia de murciélagos generalistas con capacidad de atravesar áreas abiertas y disturbadas (Estrada y Coates-Estrada 2002, Medellín *et al.* 2000). Por su parte, la especie insectívora *M. molossus* se encuentra asociada comúnmente con ambientes antrópicos conformando grandes colonias (Ramírez-Chaves *et al.* 2008, Alberico *et al.* 2005), aunque también habitan en palmas y árboles huecos, su alta abundancia en el muestreo está influenciada por la cercanía a las casas y fincas de la reserva, en cuyos techos se hallaron refugiándose.

El conteo de las especies raras (con pocos registros), puede estar influenciado tanto por factores ecológicos como metodológicos. Por ejemplo, en el caso de murciélagos depredadores o especialistas como *Trachops cirrhosus*, *Phyllostomus discolor* o *Phyllostomus hastatus*, especies carnívoras y omnívoras, cuya baja abundancia puede estar relacionada con las amplias áreas de forrajeo y rangos de movimiento que requieren (Kwiecinski 2006, Santos *et al.* 2003, Kalko *et al.* 1999). Otra explicación, puede estar relacionada con la escasez local o temporal de recursos alimenticios, de refugio o hábitat, como en el caso de las migratorias altitudinales *Sphaeronycteris toxophyllum* y *Plathyrrhinus dorsalis* (Naranjo y Amaya 2009). Por otra parte, se reportaron especies insectívoras cazadoras en vuelo como *Peropteryx leucoptera*, *Micronycteris hirsuta*, *Mimon crenulatum*, *Lasiurus cinereus* y *Lasiurus blossevillii*.

El que la abundancia de semillas en los pastizales no se diferencie estadísticamente de las unidades boscosas, evidencia que los murciélagos que vuelan sobre las áreas abiertas tienen la misma carga de semillas para dispersar que los que vuelan al interior del bosque, implicando un potencial de dispersión sobre las áreas abiertas. Se debe resaltar las altas abundancias de semillas de especies como *C. engleriana*, que por ser un árbol pionero, implica un salto sucesional potencial en el proceso de regeneración del bosque sobre áreas abiertas y de borde.

Los arbustales presentaron la mayor abundancia tanto de murciélagos como de semillas; estos son un estado de transición del ecosistema, cargado de propiedades emergentes que repercuten sobre la presencia de los murciélagos y las semillas que ellos dispersan; se trata de potenciadores que incentivan el avance hacia la complejidad vegetal, cuyo equilibrio también está supeditando y estabilizando por variables climáticas, edáficas y microambientales que determinan el establecimiento de las plántulas.

2.6 Conclusiones

La existencia y conservación de una heterogeneidad estructural en la vegetación a lo largo del paisaje (arbustales y matas de monte), permite el potencial desarrollo sucesional del ecosistema, y en última instancia se refleja en comunidades saludables de fauna dispersora que aportan al mantenimiento del mismo. En los arbustales, se reportó una comunidad de murciélagos en transición, con altas abundancias. Pero las mayores abundancias, riquezas y diversidades de murciélagos frugívoros, se encontraron en el borde de bosque. *C. perspicillata* fue la especie con mayor IID Seguida por *A. obscurus*.

Se encontró dependencia entre abundancia de los géneros de plantas y el estado sucesional. Los géneros más abundantes en las heces de murciélagos fueron *Cecropia*, *Piper*, y *Vismia*. Las mayores riquezas de semillas se reportaron en las coberturas boscosas, siendo *C. engleriana*, *P. marginatum*, *V. japurenesis* y *Philodendron* sp., las especies de plantas mas frecuentemente consumidas por los murciélagos.

Las semillas obtenidas de los murciélagos en arbustal fueron significativamente más abundantes que los demás estados sucesionales. Los pastizales no se diferenciaron de las unidades boscosas. Es decir que los murciélagos que vuelan

sobre las áreas abiertas tienen la misma carga de semillas para dispersar que los que vuelan al interior del bosque, evidenciando un potencial de dispersión.

3. SELECCIÓN DE REFUGIOS ARTIFICIALES PARA MURCIÉLAGOS EN DIFERENTES COBERTURAS VEGETALES DE LA ORINOQUÍA (San Martín, Meta)

3.1 Resumen

En sus refugios, los murciélagos llevan a cabo actividades sociales, se protegen contra depredadores, se alimentan y escupen o excretan semillas. La deforestación acaba con las especies arbóreas de mayor porte, disminuyendo la disponibilidad de refugios para murciélagos y con ello es probable que se afecte la dispersión de semillas que ellos generan. En ecosistemas llaneros de San Martín, Meta, se instalaron 36 refugios artificiales para murciélagos en tres tipos de cobertura vegetal (Árbol aislado, Mata de monte y Bosque) la mitad de ellos con diseño de acceso lateral y la mitad con acceso inferior. Se midió humedad y temperatura (*Dataloggers* EXTECH® RHT10), cada 30 minutos durante once meses, al interior y exterior de un refugio de cada tratamiento. Los refugios se monitorearon cada tres meses desde noviembre 2012 hasta octubre 2014. Mediante el Índice de cercanía al bosque (ICB) se cuantificaron las diferencias entre las estaciones acorde a su ubicación en el paisaje y su relación en términos de distancia y calidad con los fragmentos aledaños. En un total de trece refugios artificiales, se reporta ocupación por murciélagos, la mayoría ubicados al interior del bosque. El diseño de entrada del refugio no tuvo influencia sobre la ocupación. Los refugios ocupados mostraron menores temperaturas, menores porcentajes de humedad y mayor ICB. Aquellos con entrada inferior, e instalados en los árboles aislados mostraron las más altas temperaturas y las peores respuestas frente a la ocupación. La ocupación de los refugios artificiales dependió del tiempo en que demoraron en ser encontrados y de las características micro ambientales de los mismos.

Palabras Claves: Humedad, Murciélagos, Refugios, Semillas, Temperatura.

3.2 Introducción

La degradación de los ecosistemas naturales, y en especial, la deforestación y pérdida de hábitat, está generando fragmentación en los bosques tropicales y extinción de especies (Wright y Muller-Landau, 2006). Adicionalmente se pueden afectar procesos como la dispersión de semillas, indispensable para la reproducción y sucesión de las plantas (Ferreira y Melo, 2016). Por lo anterior, la restauración ecológica se convierte en una herramienta fundamental para la regeneración de los bosques degradados (Vargas, 2008), la recuperación y restauración de los servicios ecosistémicos.

En la época de los ochenta tomó fuerza la idea de la necesidad, no solo de la conservación sino también de la reparación o la remediación de los daños ambientales causados por actividades humanas (Bradshaw 1984). Es en este contexto que surge la restauración ecológica como una actividad para contrarrestar los efectos acumulativos que amenazan la propia supervivencia humana (Vargas-Ríos 2008), entendida la restauración ecológica como el proceso de ayudar el restablecimiento de un ecosistema que se ha degradado, dañado o destruido (SER 2004), cualquier acción para restaurar un ecosistema boscoso debe ser tomada en el sentido de acelerar la sucesión propiciando el aumento de biodiversidad lo más rápidamente posible (De Moraes et al. 2006). Para ello, es fundamental el establecimiento de estrategias prácticas y eficientes de restauración ecológica, con las cuales esta disciplina se nutra, no solamente de la comprensión de aspectos sucesionales en términos de vegetación, sino también incluyendo factores faunísticos relacionados, entre otros, con procesos de dispersión de semillas.

Las prioridades de conservación de la biodiversidad en los países neotropicales, en primera instancia deben propender por detener las altas tasas de deforestación, para de esta manera ahondar en esfuerzos de conservación, manteniendo la integralidad de las áreas protegidas ya existentes. En segunda

instancia, considerando que el futuro a largo plazo de la biología de la conservación es la restauración ecológica (Young 2000), es de vital importancia iniciar esfuerzos para recuperar la mayor cantidad de bosque en un corto tiempo. Las plantaciones forestales y los bosques restaurados pueden mejorar los servicios ecosistémicos y conservación de la biodiversidad, pero no coincidirán con la composición y estructura de la cubierta forestal original. Los nuevos bosques requerirán manejo adaptativo como sistemas dinámicos y resistentes que puedan soportar las tensiones del cambio climático, la fragmentación del hábitat y otros efectos antropogénicos (Chazdon *et al.* 2008).

En los bosques secundarios las actividades de entresaca y la deforestación selectiva, han acabado con las especies arbóreas de mayor porte, con lo cual se genera una variación en el tipo de oferta de refugios naturales para los murciélagos. Adicionalmente en matorrales y rastrojos de estados sucesionales tempranos, no existen muchas alternativas de refugio para algunas especies de murciélagos. Esto podría tener un impacto negativo en las poblaciones de murciélagos, que a su vez podría disminuir los procesos de dispersión de semillas y la regeneración del bosque en las áreas afectadas (Evelyn y Stiles 2003). Por lo tanto, investigadores como Reid *et al.* (2013) y Kelm *et al.* (2008), han desarrollado ideas sobre el uso de refugios artificiales como herramienta para atraer murciélagos a estos sitios y aumentar así la dispersión de semillas en áreas fragmentadas o abiertas como los potreros con árboles aislados.

La dispersión de semillas es un proceso fundamental (Nathan *et al.*, 2002) en la regeneración natural. Los vertebrados son los principales dispersores de semillas en los trópicos (Kelm *et al.*, 2008), en especial los murciélagos (Medellín y Gaona 1999, Galindo-González 1998, Fleming y Sosa 1994, Gorchov *et al.* 1993, Fleming y Heithaus 1981), debido a su efectividad, abundancia y presencia en casi todos los ecosistemas de bosque tropical. Además, la habilidad de volar les

permite visitar áreas abiertas, en las cuales gran porcentaje de la dispersión de semillas es aportada por los murciélagos (Kelm *et al.*, 2008).

Sin embargo, una de las limitantes para que los murciélagos dispersen semillas es la ausencia de refugios, en los cuales llevan a cabo actividades sociales, se protegen contra depredadores y en general, pasan largos periodos de tiempo (Mering y Chambers, 2014). Los murciélagos tienen diferentes refugios, que van desde cuevas y cavernas (ecosistemas subterráneos) hasta huecos en los árboles (Voss *et al.* 2016, Casallas-Pabón *et al.* 2013), minas abandonadas y modificaciones de hojas de palmas y ciclantáceas a manera de “toldos”, estos últimos refugios naturales se suelen ubicar casi exclusivamente en bosques maduros o de estadios sucesionales avanzados donde los árboles de mayor diámetro son más abundantes (Ortiz-Ramírez *et al.* 2006, Evelyn y Stiles 2003, Bennett *et al.* 1994).

Los murciélagos que requieren de refugios en árboles son más susceptibles de sufrir impactos poblacionales negativos, debido a que el avance de la deforestación y la fragmentación de los ambientes afectan de manera directa sobre sus refugios. (Díaz y Linares 2012). Considerando que el establecimiento de una población de murciélagos en un bosque, está determinada por la calidad de los recursos y los refugios disponibles; en ocasiones se hace necesario el mejoramiento del hábitat mediante el uso de refugios artificiales para murciélagos. La instalación de refugios artificiales tiene la potencialidad no solo de mejorar la calidad y cantidad de refugios diurnos y nocturnos y con ello la calidad de hábitat de la comunidad de murciélagos, sino también de atraerlos y obligarles a volar sobre zonas blanco de restauración como los potreros. El reto técnico en el diseño y construcción de refugios artificiales para murciélagos es entonces conseguir un equilibrio entre tamaño y practicidad de los refugios. Surgen diversos desafíos, incluso después de encontrar los diseños más adecuados, debe considerarse la disponibilidad del materiales en la zona, que sean lo

suficientemente económicos para que campesinos y comunidad local los puedan adquirir o construir, y sean lo suficientemente ligeros como para llevarlos a áreas de difícil acceso. Además deben soportar el clima tropical y las termitas (Reid y Casallas-Pabón 2012) y hormigas abundantes en estos ecosistemas.

El objetivo de este trabajo es evaluar la ocupación de los refugios artificiales y su efecto en diferentes coberturas vegetales: bosque, fragmentos de bosque (mata de monte) y árboles aislados, teniendo en cuenta para cada refugio variables microclimáticas de temperatura y humedad. Adicionalmente se desarrollaron dos diseños de refugios artificiales con el fin de evaluar preferencias por parte de los murciélagos en cuanto al tipo de entrada al refugio.

3.3 Metodología

3.3.1 Área de estudio

Al interior de las reservas Las Unamas-Rey Zamuro se ubicaron un total de 36 estaciones de muestreo, para monitorear el comportamiento de los refugios artificiales para murciélagos. Se instalaron 12 refugios en cada uno de los tres diferentes tipos de cobertura vegetal: B) Bosque, M) Mata de monte y P) Árbol aislado en el potrero (Figura 1-3). Se trabajó a una escala del paisaje acorde a los requerimientos ecológicos de los murciélagos y el extenso *home range* de este particular grupo en comparación con otros mamíferos. El muestreo se ubicó en una extensión de 7.000 ha, donde se ubicaron las 36 estaciones. Seleccionando estaciones (Árboles aislados y matas de monte) separadas entre sí, con una distancia no menor a 250 m, para evitar un posible traslape de sus áreas de atracción hacia murciélagos (Figura 3-1).

desde el suelo hasta la entrada del refugio (Figura 3-2), en tres tipos de cobertura: Bosque, Mata de monte y Árbol aislado (Tabla 3-1).

Tabla 3-1: Número y distribución de los diferentes diseños de refugios en los tipos de cobertura

Tipo de cobertura	Diseño de Refugio	Número de refugios	Subtotal	refugios ocupados	%
Árbol aislado	Entrada inferior	6	12	0	0
Árbol aislado	Entrada lateral	6		2	5,56
Mata de Monte	Entrada inferior	6	12	2	5,56
Mata de Monte	Entrada lateral	6		2	5,56
Bosque	Entrada inferior	6	12	3	8,33
Bosque	Entrada lateral	6		5	13,89
TOTAL	Entrada inferior		36	14	36,11

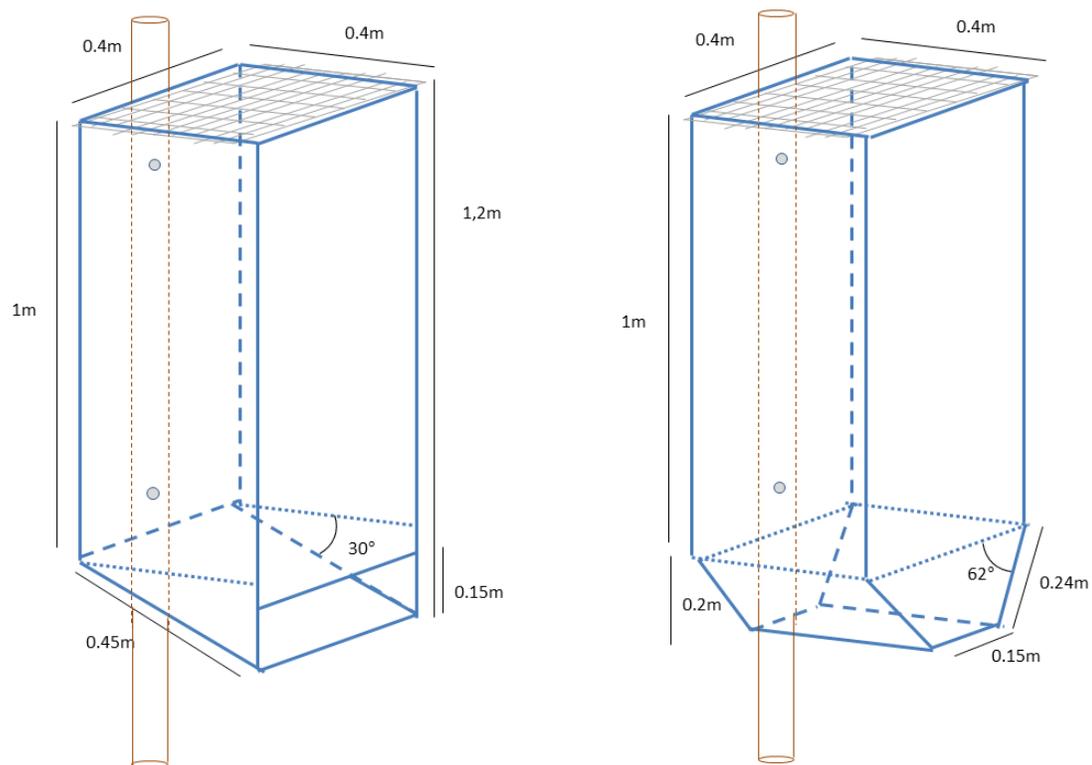


Figura 3-2: Diseños de refugios artificiales para murciélagos variando la orientación de salida. (Izq.) Diseño salida lateral, (Der) Diseño salida inferior.

El material de construcción de los refugios busca generar un micro ambiente interno apropiado y fresco para que los murciélagos duerman durante el día. Si bien la dimensión de la entrada de ambos refugios es la misma (0,15 m X 0,4 m), su orientación es diferente y con ella la incidencia de luz al interior del refugio. Por ello en cada tipo de cobertura la mitad de los refugios se construyeron de acuerdo al diseño de entrada inferior y la otra mitad de acuerdo al diseño de entrada lateral (Figura 3-2).

3.3.3 Variables monitoreadas

- Ocupación de refugios

Luego de la instalación se realizaron 7 monitoreos cada 3 ó 4 meses, en las fechas nov-2012, feb-2013, may-2013, oct-2013, feb-2014, jun-2014 y oct-2014. Se interpretó la presencia de guano (heces de murciélagos) fresco y la acumulación del mismo en las rampas de salida del refugio como evidencia de que el refugio fue ocupado por murciélagos. El guano se limpió luego de cada revisión para evitar confusión en posteriores mediciones.

- Humedad y temperatura

Se instalaron al interior de algunos refugios artificiales seleccionados, *Dataloggers* - medidores de humedad y temperatura (EXTECH® modelo RHT10), los cuales midieron la humedad y temperatura cada 30 min durante 11 meses, de marzo 2013 hasta febrero 2014, con una capacidad total de 16.000 datos en cada Termo-higrómetro. Se instalaron 3 Termo-Higrómetros en cada tipo de cobertura, uno para cada diseño de caja y uno en el exterior como testigo, para un total de 9 aparatos en el estudio.

3.3.4 Análisis estadísticos

- Variables microambientales

Debido a la gran cantidad de datos recolectados por los *dataloggers* en cada estación (16.000), se resumió el comportamiento de la temperatura y la humedad de un día en cuatro valores correspondientes al promedio de estas variables en cuatro intervalos de tiempo: 12:01am-6:00am, 6:01am-12.00pm, 12:01pm-6:00pm y 6:01-12:00am. Sobre esta modificación se realizó una comparación de la temperatura y la humedad interna y externa de los refugios en cada una de las coberturas, mediante la prueba no paramétrica de Mann-Whitney-Wilcoxon (Wilcoxon 1945).

- Índice de cercanía a bosque (ICB)

Se propuso la creación de un índice de cercanía a bosque (ICB), para el cual, se midió la distancia al bosque más cercano, en ocho direcciones (cuatro puntos cardinales e intermedios), desde cada una de las estaciones de muestreo, en las coberturas de mata de monte y árbol aislado, ponderando dichos datos con un valor calculado de calidad del fragmento de bosque hallado en cada dirección, basado en el perímetro y el área del mismo.

Las distancias se midieron en metros, y se calificaron posteriormente con puntajes (δ) en una escala de 1 a 5. Los puntajes se asignaron por medio del algoritmo de medias móviles, a través del cual se crearon 5 conglomerados de datos y dependiendo del centroide de cada uno de estos, se asignó el puntaje a cada distancia. Donde 5 corresponde a las distancias más cortas y 1 a las más lejanas del bosque.

Acorde a la teoría del efecto de borde (Yahner 1988, Leopold 1933), se calificaron los parches de bosque bajo las premisas de que entre más redondo y grande el

fragmento de bosque será catalogado como de mejor calidad; mientras entre más alargado, fractal y pequeño, el fragmento tendrá un mayor efecto de borde y menor calidad. El valor de calidad para cada fragmento de bosque (β) es calculado como el producto del cociente entre el área y el perímetro por un octavo del área del bosque. Donde el cociente mide la forma del fragmento y el octavo del área puntúa por tamaño. En términos de interpretación: entre más cercano a 1 sea el valor, mejor será el puntaje del bosque.

El ICB se da para cada estación como un promedio de las ocho distancias ponderadas por el puntaje de calidad dado al bosque ubicado en dicha dirección. A continuación se presenta la expresión para calcular el ICB para un refugio:

$$ICB = \frac{\sum(\delta * \beta)}{\sum \beta}$$

Donde:

$\beta = \left(\frac{A}{P}\right) * \left(\frac{A}{8}\right)$ de cada una de los 8 fragmentos de bosque.

δ = Puntuación de 1 a 5 de cada una de las 8 distancias del refugio al bosque.

A= Área de cada una de los 8 fragmentos de bosque.

P= Perímetro de cada una de los 8 fragmentos de bosque.

El índice toma valores de 0 a 1, con 1 siendo la distancia más corta entre un refugio y un fragmento de bosque de óptima calidad y 0 siendo la mayor distancia a un fragmento de muy baja calidad.

▪ Ocupación de refugios

Se utilizaron dos metodologías propias del análisis longitudinal de datos para encontrar las asociaciones entre las variables. Primero, se planteó un modelo logístico para dos factores: el tipo de cobertura y el diseño de refugio, donde la variable respuesta es la ocupación del refugio, evidenciada por la presencia de excretas. Se utilizaron Ecuaciones de Estimación Generalizadas (GEE) como una

extensión de los modelos lineales generalizados en presencia de datos correlacionados (Hedeker y Gibbons, 2006).

En segundo lugar, se utilizó la técnica de modelos logísticos con efectos mixtos, la cual permite ver la correlación temporal existente en cada estación a través de efectos aleatorios (Hedeker y Gibbons 2006) modelando el efecto de la asociación de las covariables, sobre la ocupación de los refugios, considerando intercepto aleatorio. En principio evaluando la Cobertura vegetal, el ICB y el Diseño de refugio; y en segunda instancia un modelo relacionando la temperatura y la humedad.

Finalmente para los modelos obtenidos, se utilizó el Criterio de información de Akaike (AIC) (Akaike, 1973), con el fin de determinar el modelo que mejor se ajustara. Entre más pequeño los valores (AIC) indica que es un mejor modelo. Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando el programa estadístico R (R Development Core Team 2010).

3.4 Resultados

3.4.1 Variables microambientales

Los refugios presentan temperaturas externas promedio ligeramente mayores que las internas por tipo de cobertura, pero en general en cada cobertura se observan pocas diferencias (Tabla 3-2). La humedad, muestra un amplio rango de valores con máximos de 100% y mínimos de 10,22%. Las diferencias en humedad entre refugios son claras, en especial para la cobertura de bosque, que presentó un porcentaje de humedad promedio de 65,98% en refugio de entrada lateral y de 95,08% para el refugio de entrada inferior. Esta diferencia es aún mayor comparada con las mediciones externas (Tabla 3-2).

Tabla 3-2 Estadística descriptiva para los datos de temperatura y humedad relativa en los refugios artificiales para murciélagos

Cobertura	Refugio	Locación	Temperatura (°C)			Humedad (%)		
			Mín	Media	Máx	Mín	Media	Máx
Bosque	Lateral	Interna	18,84	23,92	32,32	20,08	74,34	100
Bosque	Inferior	Interna	19,55	24,32	31,19	59,69	95,08	100
Bosque		Externa	17,08	24,46	33,67	10,22	45,69	97,62
Mata de monte	Lateral	Interna	19,12	25,44	37,42	40,29	86,83	100
Mata de monte	Inferior	Interna	19,77	25,62	37,42	41,33	87,39	100
Mata de monte		Externa	19,42	26,21	38,61	31,11	80,29	98,21
Árbol aislado	Lateral	Interna	19,62	25,75	35,63	45,4	89,34	100
Árbol aislado	Inferior	Interna	19,84	26,23	36,8	27,96	87,26	100
Árbol aislado		Externa	22,54	28,46	43,32	21,33	84,92	100

La prueba de Mann-Whitney-Wilcoxon indica que los refugios con diseño de entrada lateral en todas las coberturas, presenta diferencias significativas ($\alpha = 0,05$) entre la temperatura interna y externa, siendo mas fresco el interior. Similar situación presenta el refugio de entrada inferior ubicado en la mata de monte. Así mismo las diferencias entre las temperaturas internas y externas de los refugios de entrada inferior en bosque y árbol aislado no son significativas. Por su parte, suele ser más húmedo el interior, presentando diferencias significativas de humedad para los dos diseños de refugios ubicados en bosque y árbol aislado, mas no para los refugios ubicados en mata de monte (Tabla 3-3).

Tabla 3-3: Valores de probabilidad (P) de no rechazar la H_0 , en las pruebas de Mann-Whitney-Wilcoxon para temperatura (T) y humedad (H) dentro y fuera de refugio ($\alpha = 0,05$). El asterisco indica significancia estadística.

Cobertura	Diseño	P para T	P para H
Bosque	Lateral	5,62E-12 *	2,20E-16 *
Bosque	Inferior	0,1692	2,20E-16 *
Mata de Monte	Lateral	2,20E-16 *	0,3359
Mata de Monte	Inferior	2,20E-16 *	0,05048
Árbol aislado	Lateral	0,0007646 *	2,20E-16 *
Árbol aislado	Inferior	0,3767	2,20E-16 *

Al comparar la temperatura y humedad entre diseños de refugio de cada cobertura, se observan diferencias significativas en todos los casos, con excepción de la humedad entre los diseños colocados en árbol aislado ($P = 0,3353$).

3.4.2 Índice de cercanía a bosque (ICB)

El análisis de las distancias a los bosques mas cercanos a las estaciones, arrojó 5 rangos o conglomerados de datos que mostraron las siguientes medias: (1) 2.314 metros $N = 6$, (2) 1.420 metros $N = 18$, (3) 923,78 metros $N = 38$, (4) 487,80 metros $N = 61$ y (5) 177,49 metros $N = 69$. Donde N es el número de distancias asociadas a dicho grupo de magnitudes. Ello indica que un tercio (32,3%) de los refugios se encuentran a distancias superiores de 920 metros del bosque más cercano, el 31,8% de los refugios se encuentra a una distancia de 487 metros y el 35,9% restante se encuentra a distancias de 177 metros o menos.

La ubicación espacial a escala del paisaje, de los bosques, fragmentos y potreros, es determinante y tiene gran influencia en la dispersión de semillas y desplazamiento de la fauna, el Índice de cercanía a bosque (ICB), como una medida numérica para cuantificar dicha influencia espacial muestra los valores de calidad para cada fragmento de bosque (β) (Tabla 3-4), indicando que a mayor tamaño y menor efecto de borde aumenta el puntaje. El fragmento de bosque (A) al interior del cual se instalaron las estaciones de bosque, tiene la mayor área y obtuvo el puntaje más alto. Seguido de los fragmentos F y B, resaltando la importancia del tamaño del fragmento en su puntuación (Figura 3-1).

Tabla 3-4: Puntaje de fragmentos de bosques periféricos a las estaciones donde se instalaron los refugios artificiales para murciélagos, basado en área y perímetro de los mismos.

Fragmento	Puntaje	Fragmento	Puntaje	Fragmento	Puntaje	Fragmento	Puntaje
A	0,648	D	0,054	G	0,047	J	0,017
B	0,097	E	0,070	H	0,043	K	0,006
C	0,015	F	0,106	I	0,032		

Los valores del ICB se ubicaron entre 0,418 para M3 como la estación más desconectada y 0,945 para P4 y P2 como las más conectadas. Los fragmentos de bosque que tuvieron mayor número de estaciones cercanas fueron F, E e I (Figura 3-1). Más del 75% de las estaciones tienen ICB > 0,7 este comportamiento puede deberse al hecho de que alrededor del 66% de las distancias tienen puntajes 4 y 5 (cerca de bosque). A las estaciones ubicadas al interior del bosque se les asignó un ICB =1. Las estaciones de árbol aislado mostraron en general mayor ICB que las de mata de monte (Tabla 3-5).

Tabla 3-5: Índice de cercanía a bosque (ICB) para las estaciones donde se instalaron los refugios artificiales para murciélagos (exceptuando las ubicadas en cobertura de bosque).

Estación	Índice	Estación	Índice	Estación	Índice	Estación	Índice
M3	0,418	M11	0,718	P9	0,823	P3	0,897
M7	0,533	M1	0,723	M2	0,835	P7	0,915
P11	0,557	M6	0,728	M12	0,845	P5	0,924
P10	0,577	M9	0,771	P6	0,885	M5	0,925
P12	0,604	M4	0,789	P8	0,891	P2	0,945
M10	0,668	M8	0,801	P1	0,897	P4	0,945

3.4.3 Ocupación de refugios

Del total de refugios artificiales instalados (36) de ambos diseños en todas las coberturas vegetales, únicamente un 36,1% fueron ocupados en algún momento (Figura 3-3).



Figura 3-3: Refugio artificial para murciélagos con evidencias de ocupación por parte de murciélagos.

Los refugios que reportaron ocupación fueron aquellos que se encontraron dentro de los bosques (66,6%), por su parte los ubicados en las mata de monte tuvieron un porcentaje de ocupación intermedia (33,3%) mientras que los árboles aislados presentaron las tasas más bajas de ocupación (16,7%) (Tabla 3-1). El 22,2% de los refugios con entrada inferior tuvieron ocupación, mientras que el 50,0% de los refugios de entrada lateral tuvieron ocupación (Figura 3-4).

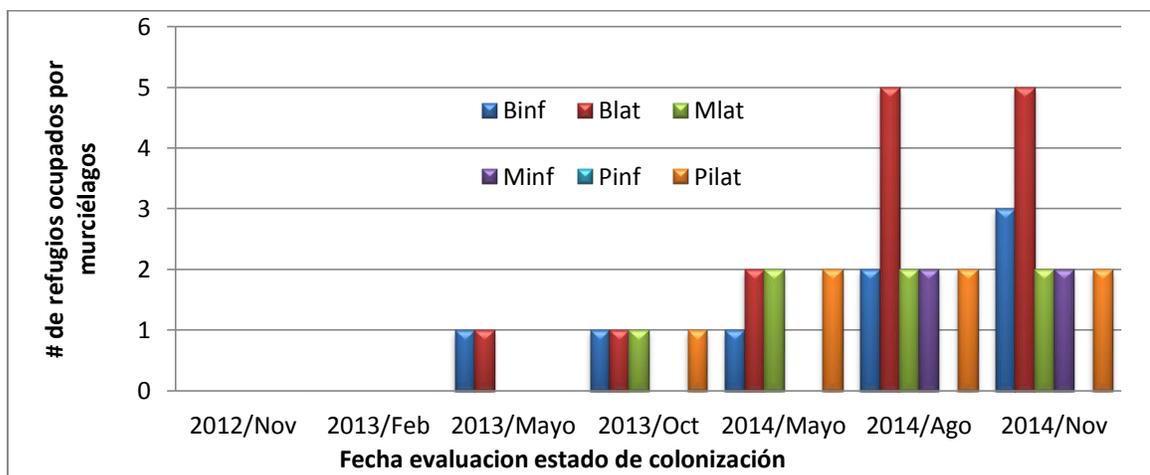


Figura 3-4: Monitoreo de ocupación a refugios artificiales para murciélagos. B) Bosque, M) Mata de monte, P) Árbol Aislado. lat) Diseño salida Lateral. inf) diseño salida Inferior.

Se modeló la oportunidad de que el refugio sea ocupado por murciélagos a la luz de diferentes variables de análisis (cobertura, diseño, tiempo), indicando que, el aumentar una unidad de tiempo hace que los refugios tengan el doble de oportunidad de ser ocupados ($P = 1,3e-14$). En la variable cobertura la mata de monte y el bosque no presentan diferencias estadísticamente significativas en términos de ocupación ($P = 0,44$) mientras que el árbol aislado y el bosque sí presentan diferencias ($P = 2e-16$). Por su parte el diseño del refugio no muestra diferencias estadísticas en términos de ocupación (Tabla 3-6).

Tabla 3-6: Modelo de regresión logística para dos factores (cobertura y diseño de refugio) con ocupación como variable respuesta.

	Coficiente	Coficiente original ▲	Error estándar	Estadístico de prueba	P
Intercepto	-5,0229	0,0066	0,893	31,670	1,8 e-08
Tiempo	0,7316	2,0784	0,095	59,440	1,3 e-14
Cobertura: Mata vs Bosque	-0,8220	0,4396	10,734	0,590	0,44
Cobertura: Árbol vs Bosque	-42,8232	2,524E-19	0,616	4839,780	< 2e-16
Cobertura: Mata vs Árbol	-	1,742E+18	-	-	< 2e-16
Refugio: lateral vs Inferior	1,1245	3,0787	0,923	1,490	0,22
Mata-lateral vs Bosque lateral	-0,6146	0,5409	15,178	0,160	0,69
Árbol-lateral vs Bosque lateral	41,3866	9,4183E+17	12,500	1096,230	< 2e-16

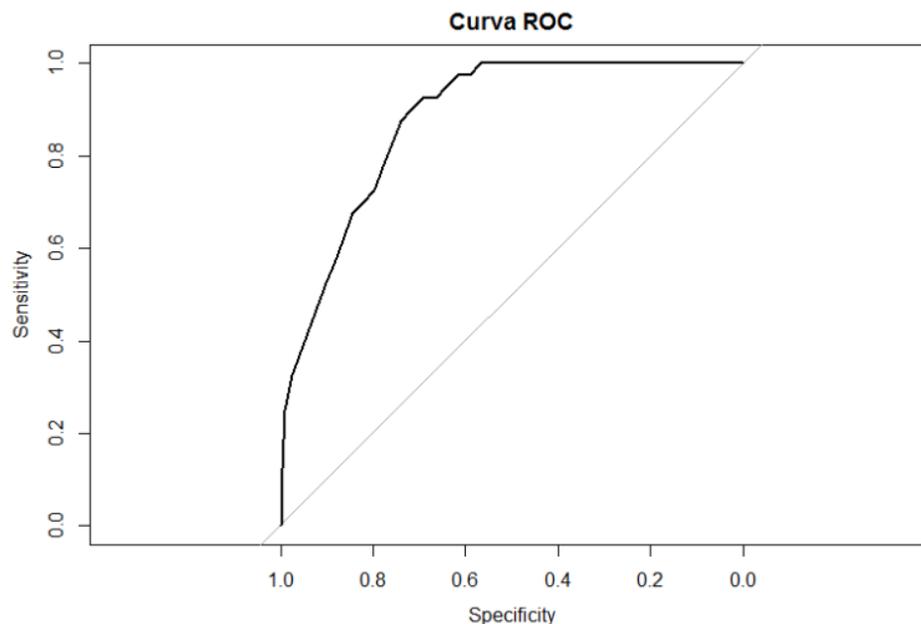
▲ Los coeficientes originales se obtienen extrayendo la función exponencial de los coeficientes del modelo, para hacer la interpretación correcta del modelo en términos de la oportunidad de ocupación. P = probabilidad

El análisis de varianza, evaluó la significancia de cada una de las fuentes de variación del modelo (variables e interacciones) a través del estadístico χ^2 de Pearson, donde ($\alpha = 0,1$), mostrando un efecto significativo de la cobertura y el refugio, adicionalmente, ($\alpha = 0,05$) muestra que existe al menos una interacción doble significativa (Tabla 3-7).

Tabla 3-7: Análisis de varianza de los factores del modelo utilizar el estadístico χ^2 de Pearson.

Fuente de variación	Grados de libertad	χ^2	Valor p
Tiempo	1	76	<2e-16
Cobertura	2	5	0.089
Refugio	1	4	0.053
Interacción	2	1393	<2e-16

Se ajustó un modelo de regresión logística utilizando las ecuaciones de estimación generalizadas (GEE), teniendo en cuenta dos factores (cobertura y diseño de refugio) y la interacción de éstos, (Tabla 3-7). La bondad de ajuste del modelo se graficó mediante la curva operativa del receptor (ROC por sus siglas en inglés) (Figura 3-5), obteniendo un área bajo la curva de 0.88, que implica un buen poder de predicción del modelo pues este valor es cercano a 1.

**Figura 3-5:** Bondad de ajuste del modelo, curva operativa del receptor (ROC). Área bajo la curva 0,88.

No obstante, analizando los resultados del modelo GEE, concluimos que en términos generales el diseño de la orientación de la entrada, bien sea inferior o lateral, no presenta diferencias, a la luz de la ocupación por murciélagos. Sin embargo, las comparaciones múltiples apuntan a que el refugio con entrada

inferior instalado en la cobertura de árbol aislado en el potrero, es significativamente diferente a los demás tratamientos y muestra los coeficientes con el mayor efecto negativo sobre la probabilidad de que un murciélago visite un refugio artificial (Tabla 3-8).

Tabla 3-8: Comparaciones múltiples de los refugios de acuerdo a su diseño y al tipo de cobertura en que se instalaron.

Estadístico – Pearson						
	B-inf	B-lat	M-inf	M-lat	P-inf	P-lat
B-inf		1,14	0,77	0,68	69,57*	2,56
B-lat	0,9789		2,05	1,34	79,85*	1,29
M-inf	11,523	0,9017		0,43	56,29*	0,40
M-lat	0,2122	11,437	14,142		55,07*	0
P-inf	0,3789	0,3029	0,5566	0,8786		46,06*
P-lat	14,815	12,474	16,505	19,397	0,8519	

Varianza

B: Bosque, M: Mata P: árbol aislado en potrero. lat: diseño entrada lateral. inf: diseño entrada inferior. * Altas diferencias entre refugios.

Los refugios con ocupación por murciélagos presentaron temperaturas con una mediana levemente inferior en aquellos no ocupados. Así mismo, las humedades bajas (60-75%) no son un comportamiento atípico en los refugios ocupados, cuya humedad es inferior en comparación con aquellos no escogidos por los murciélagos. Por su parte, los refugios que presentan un ICB más alto tienden a tener una probabilidad más alta de ocupación por murciélagos (Figura 3-6).

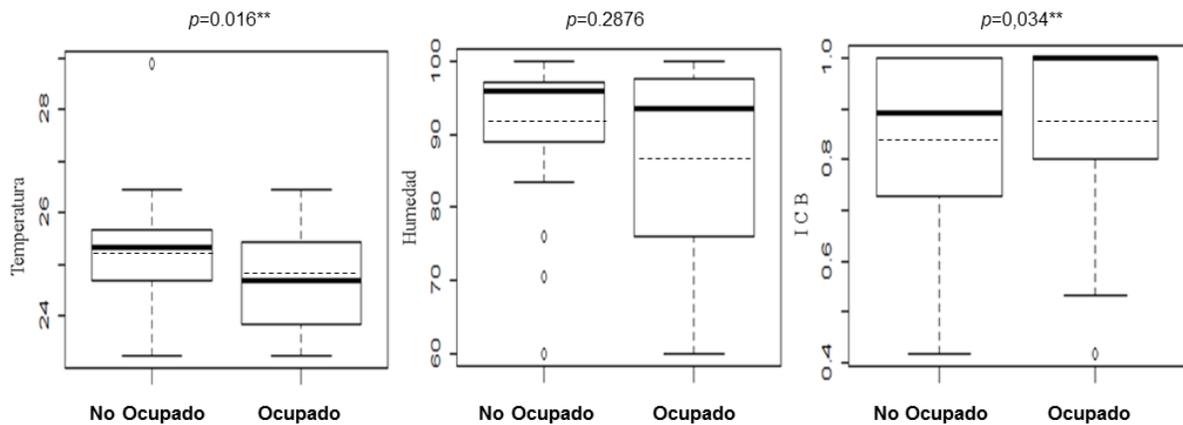


Figura 3-6: *Boxplots* de a) Temperatura b) Humedad c) Índice de cercanía al bosque; respecto a la ocupación de los refugios. Val- p diferencias en las medianas de *Mann-Whitney-Wilcoxon*. Línea punteada Media.

Considerando que la categoría mata de monte no fue significativa, se unió con la categoría árbol aislado; para evaluar un nuevo modelo, en este caso sin incluir las variables ICB ni diseño de refugio, arrojando un AIC menor que el modelo anterior (AIC = 116,3), lo cual ratifica una mejor calidad del mismo. La varianza del efecto aleatorio fue 55,5, y el coeficiente de correlación intraclase fue 0,94, es decir que el 94% de la variabilidad total que se quiere explorar viene explicada por el efecto de cada estación, lo que indica que utilizar un modelo con efectos mixtos es una buena aproximación. Apoyado a su vez por la significancia ($p = 0,000213$), que implica un efecto de correlación entre refugios por los tiempos, en términos de ocupación (Tabla 3-9).

Tabla 3-9: Resultados del modelo con intercepto aleatorio.

	Coeficiente	Coeficiente original ▲	Error Estándar	Estadístico de prueba	P
Intercepto	-23,7342	4,92E-11	6,4101	-3,703	0,00021
Tiempo	2,2241	9,2452	0,5327	4,175	0,00003
UbicaciónMM+AA vs B	-6,5678	1,40E-03	3,0028	-2,187	0,0287

▲ Los coeficientes originales se obtienen extrayendo la función exponencial, sobre los coeficientes del modelo, para hacer la interpretación correcta del modelo en términos de la oportunidad de ocupación.

A la luz de este análisis, un refugio tiene una oportunidad 9,2 veces mayor de ser ocupado a medida que avanza una unidad de tiempo de medición (3 meses). Por su parte, el bosque es estadísticamente diferente ($p = 0,0287$) de las otras coberturas conjugadas, en términos de ocupación. El hecho de que una estación esté ubicada en mata de monte o árbol aislado es un factor que disminuye la oportunidad en un 99,8% de ser ocupado en comparación a los refugios ubicados en bosque.

Desde la misma perspectiva de análisis se planteó un segundo modelo asociando temperatura y humedad con respecto a la ocupación. Donde la temperatura no fue una variable significativa (AIC = 116,8). Por tanto se ajustó el modelo, sin tener en cuenta la temperatura, y se obtuvo un AIC = 113,8; al ser menor evidenció mejor calidad del modelo ajustado (Tabla 3-10).

Tabla 3-10: Resultados del modelo temperatura y humedad con respecto a la ocupación.

	Coficiente	Coficiente original ▲	Error Estándar	Estadístico de prueba	P-valor
Intercepto	-18,1949	1,25E-08	9,422	-1,931	0,05347
Tiempo	2,5994	13,4557	0,7459	3,485	0,00049
Humedad	-0,1725	0,8416	0,0834	-2,069	0,03858

▲ Los coeficientes originales se obtienen sacando la función exponencial, sobre los coeficientes del modelo, para hacer la interpretación correcta del modelo en términos de la oportunidad de ocupación.

El modelo con intercepto aleatorio de dos covariables: el tiempo y la humedad, muestra que cada tres meses que se deje el refugio instalado (una unidad de tiempo), aumenta 13,4 veces la oportunidad de que un refugio sea ocupado por murciélagos. Y que el aumento de una unidad en la humedad, disminuye en un 15% ($1 - 0,8416$) la oportunidad de que el refugio sea ocupado con una significancia de ($p = 0,03858$).

3.5 Discusión

Esta investigación aporta información valiosa sobre la colonización de refugios artificiales, la preferencia de microambientes y las consideraciones de esta estrategia frente a la restauración de áreas degradadas o fragmentadas, mediante la dispersión de semillas aportadas por murciélagos. La mayoría de los refugios artificiales ocupados por murciélagos se ubicaron al interior del bosque, y los restantes están distribuidos entre las coberturas de mata de monte y árbol aislado. La distribución de la ocupación de los refugios es concordante con lo reportado por Reid *et al* (2013), donde se menciona que los refugios ubicados en bosque son ocupados más frecuentemente, y los refugios ubicados en zonas fuera del bosque son poco ocupados, por ende presentan una colonización baja.

A diferencia de los murciélagos, otros frugívoros como aves y mamíferos terrestres y arborícolas muy rara vez se atreven a aventurarse fuera de los bosques, hacia áreas de potreros abiertos (Cardoso-Da Silva *et al.* 1996; Holl 1999), que son las zonas blanco de deposición de semillas. Si bien la ocupación de los refugios artificiales ubicados en bosque es importante, se esperaba que la ocupación fuera mayor en las áreas abiertas, donde se pretenden restaurar los ecosistemas. No obstante las matas de monte se comportaron significativa y similarmente a la cobertura boscosa, lo cual en alguna medida resalta la importancia de estas áreas como núcleos de regeneración y establecimiento de propágulos.

Uno de los resultados más importantes de esta investigación es que los refugios ubicados en mata de monte o árbol aislado disminuyen su oportunidad de ocupación en un 99,8% en comparación a los refugios ubicados en bosque. Lo que implica también que el hecho de capturar murciélagos frugívoros en hábitats poco forestados, donde probablemente forrajeen, buscan comida, pareja o

simplemente van de paso, no implica que sea un hábitat adecuado para su persistencia. Pues no hay refugios o las condiciones microambientales de éstos no son adecuadas; además que el gasto energético dado por la distancia a sus áreas de actividad (las boscosas) puede ser muy alto. Similar a lo concluido por Cortés-Delgado y Sosa (2014) en agroecosistemas cafeteros de México.

Sin embargo, las coberturas vegetales no son la única característica que influencia la ocupación de los refugios. Según Díaz y Linares (2012), la colonización de refugios depende de factores como las preferencias metabólicas de las especies de murciélagos, su organización social, la forma del refugio y el riesgo a la depredación entre otras. Los murciélagos que viven en grupos pueden cambiar de refugio, como un conjunto o como individuos. Aquellos que se mudan como un grupo pueden moverse entre una selección particular de sitios, usando los mismos refugios a través del tiempo. La fidelidad al refugio difiere entre especies (Lewis 1995), se asocia con las relaciones sociales de los individuos, el nivel de sedentarismo de la especie, pero también con la disponibilidad de refugios y el estado de conservación del ecosistema. Con dificultad un grupo de murciélagos dejará un refugio que les esté brindando las condiciones óptimas que requieren en términos de seguridad y reproducción. Las búsquedas activas de refugios se producen mayormente en ecosistemas con procesos de deforestación activa o altamente alterados, especialmente para murciélagos, con requerimientos de refugios, más estrictos, como arboles o vegetación específica. Este factor también puede influenciar fuertemente en la ausencia de colonización de refugios artificiales para murciélagos, más aún si estos están ubicados en medio de los potreros, distantes de los sitios de alimentación. Es así como los murciélagos que cambian de refugio como parte de un grupo, deben gastar energía en la comunicación para promover la cohesión del grupo, energía que no sería gastada por los grupos fieles al sitio o por los individuos que cambian de refugio sin respeto a la estructura del grupo (Lewis 1995).

Estudios realizados por Sedgely y O'Donnell (1999), y Lumsden *et al.* (2002) con los murciélagos *Chalinolobus tuberculatus* y *Nyctophilus geoffroyi* (Vespertilionidae) en zonas templadas, mencionan que estos animales suelen tener refugios en cavidades de árboles, y rotar sus sitios de refugio frecuentemente, a menudo a diario; demostrando a su vez que la temperatura también juega un papel fundamental en la elección y uso de los refugios. Los refugios con altas temperaturas no serán colonizados con facilidad, no obstante pueden ser ocupados a manera de perchas de alimentación en horas de la noche, en momentos en que la temperatura del mismo sea moderada y no afecte la permanencia del murciélago. En este caso las semillas llegaron a destinos deseados en medio del potrero pero en mucha menor abundancia.

Otros autores como Mering y Chambers (2014) exponen la importancia de las variables microclimáticas de temperatura y humedad en la colonización de refugios, ya que estas juegan un papel determinante en la selección de los mismos. En el estudio se evidenció específicamente que los refugios con humedades internas más bajas, fueron los que obtuvieron una mayor oportunidad de ser ocupados. Ortiz-Ramírez *et al.* (2006) reporta al murciélago *Artibeus lituratus* como la especie más resistente a altas humedades (90.1%) y mayores fluctuaciones de temperatura (20,4°C a 24,3°C) al interior del refugio; en comparación con *Sturnira lilium* y *Carollia perspicillata*, especies frecuentes en el área de estudio que pudieron ocupar los refugios. Cavernas que cuentan con condiciones ideales para albergar varias especies de murciélagos muestran fluctuaciones de temperatura entre 23,2 y 27,3 °C, así como humedad relativa entre 84,5 y 97,2% (Peñuela-Salgado y Pérez-Torres 2015). Por su parte Suárez-Payares y Lizcano (2011) demuestran que la abundancia relativa de *C. brevicauda* se asocia a la temperatura de los refugios, mientras que *A. jamaicensis*, a la humedad relativa.

En murciélagos filostómidos la capacidad para regular la temperatura corporal esta relacionada con la masa corporal y el hábito alimenticio, los murciélagos grandes regulan mejor su temperatura corporal que los pequeños (Soriano *et al.*, 2002). Murciélagos pequeños (tipo *Mesophylla macconnelli*) y medianos (tipo *C. brevicauda*) resulta menos eficiente regulando su temperatura, lo cual sugiere que temperaturas mas estables en los refugios, pueden ser determinantes para la selección y uso de los mismos (Payares y Lizcano 2011).

Los refugios en las coberturas de mata de monte (o pequeños fragmentos menores de 100 m², equivalentes para otros ecosistemas) mantienen la misma humedad independiente de la orientación de la entrada, mientras que en las coberturas de bosque y en los árboles aislados en medio de la sabana, sí se presentan diferencias en el porcentaje de humedad según la orientación de la entrada. Otros investigadores como Kelm *et al.* (2008) usaron estructuras huecas de concreto con una malla en el techo en donde los murciélagos se pudieran colgar para hacer refugios. En pocas semanas, los refugios fueron ocupados por diferentes especies de murciélagos, y la dispersión de semillas aumentó en el área circundante. Por su parte Reid *et al.* (2013) asegura que sus refugios monitoreados durante dos años no aceleran la regeneración del bosque al interior de potreros, pues en raras ocasiones fueron utilizados los refugios ubicados en zonas abiertas. Además que el aumento de la lluvia de semillas debajo de los refugios no se tradujo en mayor reclutamiento de plántulas.

Reid *et al.* (2013) se basó en una modificación del diseño de refugios planteado por Kelm *et al.* (2008) en Costa Rica, con un volumen menor (96,000 cm³ vs 565,704 cm³) y la entrada con orientación inferior, a diferencia de Kelm cuya entrada fue lateral. Nuestros refugios presentaron un tamaño intermedio entre ambas propuestas con un volumen de 416,000 cm³ para el refugio con entrada lateral y 422,000 cm³ para el de entrada inferior, ambos más cercanos a la propuesta de Kelm, sin embargo con entradas más pequeñas 15 x 40 cm (0,06

m²) que evita el ingreso de exceso de luz y procura mejores condiciones microambientales.

En términos de ocupación, para los murciélagos resultó indistinta la orientación de la entrada del refugio. Sin embargo, los refugios con entrada inferior e instalados en los árboles aislados en medio del potrero mostraron las más altas temperaturas y las peores respuestas frente a la ocupación, caso similar a los resultados reportados por los refugios de Reid *et al.* (2013), también ubicados en potrero y con entrada inferior. Esto puede relacionarse a las altas temperaturas que se alcanzan durante el día en áreas abiertas de potreros; una caja con la entrada orientada hacia el suelo recibe toda la radiación del suelo caliente, llegando a temperaturas máximas de 36,8°C, convirtiendo el refugio en un sitio de baja calidad para ser colonizado. La instalación adecuada de los refugios artificiales para murciélagos, en términos de ubicación, distancia al bosque y exposición a la radiación, no solo es fundamental con objetivos de incrementar la lluvia de semillas; pues un refugio para murciélagos mal ubicado y expuesto a condiciones inadecuadas, se puede convertirse con el tiempo en una trampa ecológica para la colonia que lo habite. Flaquer *et al* (2014) reportan refugios artificiales para murciélagos en los que los animales cayeron del refugio por deshidratación dadas las altas temperaturas, en épocas de sobrecalentamiento.

En nuestro estudio los refugios ocupados mostraron menores temperaturas y menores porcentajes de humedad respecto a los refugios no ocupados. Las entradas ubicadas lateralmente hicieron significativamente más fresco el refugio para todas las coberturas vegetales. Mientras que únicamente el refugio ubicado en mata de monte con entrada inferior fue significativamente más fresco. Reid *et al.* (2013) también reportan que los refugios con mayor ocupación fueron los más frescos (max. temp. día < 24 C), en este estudio se reporta que al interior del refugio hay menor temperatura que en el exterior, en todos los tipos de cobertura, pero con diferencias más extremas en los árboles aislados por las características

mencionadas anteriormente. Los sitios de refugio son elegidos tomando en cuenta finas características de estabilidad en temperatura, ubicación del refugio, tamaño de la cavidad, orientación óptima de la entrada, y dimensiones de la misma, que proporcionen protección a depredadores (McCracken *et al.* 2006).

Otro factor a tener en cuenta es que varias familias de murciélagos, frugívoros, insectívoros y hematófagos en el neotrópico prefieren refugios en lugares grandes y oscuros (Muñoz-Saba *et al.*, 2013, Ferrara y Leberg 2005, Aguirre *et al.*, 2003), por lo que asumimos que los murciélagos preferirán cajas de mayor tamaño, donde la temperatura del día sea fresca y se tenga una humedad menor al exterior. Esto dificulta el experimento, debido a que el tamaño de los refugios y los materiales de construcción lo hacen muy pesado, al punto que al aumentar más el tamaño se verá afectada la posibilidad de colgar los refugios en los árboles, especialmente en las coberturas de mata de monte y de árbol aislado que cuentan con pocos individuos arbóreos que cumplan con características de robustez suficiente, permitiendo la instalación de los refugios y asegurando su permanencia en el tiempo. Aún si estas características se encontraran, es difícil establecer una combinación adecuada de factores microambientales para la simulación de un refugio ideal y duradero para una población de murciélagos, lo que ratifica la importancia de la conservación de la estructura del bosque, los árboles de mayor porte al interior del mismo, así como la protección de otros refugios naturales como las cuevas y cavernas (Casallas-Pabón *et al.* 2013).

Muchas especies de murciélagos en México y Colombia prefieren alojarse en cuevas cuyas temperaturas suelen ser $<20^{\circ}$ C (Muñoz-Saba *et al.* 2013; Ávila-Flores y Medellín 2004). Los refugios de mayor tamaño son preferidos por los murciélagos para tener guaridas permanentes en las que duermen en el día, mientras que las cajas pequeñas se usan como perchas de alimentación nocturna. (Reid *et al.* 2013, Kelm *et al.* 2008), No se pudo comprobar visualmente la presencia de los murciélagos al interior de las cajas; las ocupaciones de

refugios reportadas en esta investigación fueron puntuales, mediante evidencias como la presencia de guano, probablemente utilizadas en general como perchas de alimentación nocturna. En el tiempo de este estudio no se consiguió una fidelización de los murciélagos a los refugios. Por ello la selección y la constancia en los refugios es un elemento importante que permite el ensamblaje de especies de murciélagos en algunos lugares (Aguirre *et al.* 2003), se debe trabajar no solo en estrategias para atraer los murciélagos, sino en lograr esta fidelidad al refugio que probabilísticamente tendrá consecuencias positivas sobre la dispersión de semillas en la periferia de los refugios. Investigadores en Brasil diseñaron un método para atraer a los murciélagos en pastizales usando aceites esenciales de frutas consumidas por murciélagos, como *Piper* y *Ficus* (Bianconi *et al.* 2007). Cuando estos aceites se colocaron en potreros y campos agrícolas, la actividad de los murciélagos aumentó significativamente. Los murciélagos capturados defecaron semillas viables, lo que sugiere que los aceites esenciales podrían aumentar la dispersión de semillas por los murciélagos en hábitats degradados.

Si bien los atributos físicos de los refugios usados por murciélagos como el diámetro y número de aperturas al exterior, la altura y diámetro del árbol donde se encuentra, también la ubicación espacial del mismo y la ubicación de los sitios de forrajeo, pueden tener un efecto directo sobre las condiciones microambientales y afectar el *fitness* al influenciar la selección de refugio (Ortiz-Ramírez *et al.* 2006, Burland y Worthington 2001), un índice de cercanía a bosque (ICB) alto implica sitios en promedio más cercanos a los bosques periféricos, pero también rodeados de bosques de buena área y calidad ecológica. Los refugios que expresaron un alto ICB mostraron mayores oportunidades de ocupación; no solo porque aumenta la probabilidad de ser encontrados por los murciélagos sino porque estos animales los prefieren al implicar para ellos un ahorro energético de desplazamiento a los sitios de alimentación. Este factor también favorece una mayor tasa de ocupación de los refugios ubicados al interior del bosque. Al escoger un refugio para vivir, los murciélagos pueden obtener ventajas

(Altringham *et al.* 1998) entre ellas, la protección contra el clima, protección contra depredadores, menor gasto energético en termorregulación, reducción de costos de viajes a sitios de alimentación, incremento de posibilidades de encontrar pareja y reproducirse, mejorar el cuidado parental, entre otros (Aguirre 2007).

La elección del sitio de refugio, el desplazamiento entre refugios y la asociación entre murciélagos individuales es cualquier cosa menos aleatoria. (McCracken *et al.* 2006). Murciélagos como *A. lituratus* suelen refugiarse tanto en cavidades como en el exterior sobre lianas o ramas (Morrison 1980), sin embargo en el exterior tiene una mayor probabilidad de ser depredado por aves, serpientes, murciélagos carnívoros y mamíferos medianos (Ortiz-Ramírez *et al.* 2006). Por ello la mayoría de los refugios naturales se ubican en árboles con abundancia de plantas epífitas y lianas, haciendo más críptica la entrada al refugio, esto parece reducir significativamente el riesgo de depredación (Ortiz-Ramírez *et al.* 2006, Evelyn y Stiles 2003). Algunas de las especies arbóreas en donde se reportan refugios con frecuencia son: *Metopium browniei*, *Pseudobombax ellipticum*, *Manilkara zapota* y *Pouteria reticulata* (Ortiz-Ramírez *et al.* 2006).

Los refugios pueden ser colonizados por especies de murciélagos de interés, como los frugívoros en general o los insectívoros, no obstante, estos animales suelen tener refugios compartidos con otras especies, dependiendo del tamaño del refugio y de las características sociales y comportamentales de las especies que lo habitan. En ocasiones el murciélago hematófago *Desmodus rotundus*, coloniza refugios, acompañando a frugívoros como *Sturnira lilium* y *Uroderma bilobatum* (Sampedro Marín *et al.* 2008). Esta situación, aunque natural, no es ideal en los refugios artificiales, ya que implica una posible relación negativa con los habitantes de la región, lo cual a mediano plazo puede implicar la destrucción o desinstalación de los refugios por parte de las personas de la comunidad.

En los tres modelos presentados para comprender la ocupación de los refugios, la magnitud del efecto del tiempo sobre la ocupación es diferente, no obstante, se obtiene la misma conclusión en los tres escenarios, conforme aumenta el tiempo en que el refugio está disponible, aumenta la probabilidad de que sea visitado u ocupado. Las diferencias que se presentan en las predicciones de los modelos con respecto a las probabilidades de ocupación conforme pasa el tiempo, se deben a que los análisis toman distintas covariables en cada uno de los modelos. En los procesos de estimación estadística, siempre habrá una dependencia de los coeficientes con las respectivas variables independientes.

Las diferencias en la selección de percha y refugio entre las especies de murciélagos pueden estar relacionadas con el tamaño corporal, la morfología, la fisiología, la estructura social, la ecología de la alimentación y la conducta (Evelyn y Stiles 2003). La ecología de los hábitos de refugio de los murciélagos debe ser vista como una interacción compleja de respuestas fisiológicas, comportamentales y adaptaciones morfológicas; los refugios califican como un recurso que puede ser limitante y que influye en el éxito reproductivo de los individuos (Aguirre 2007, McCracken *et al.* 2006). Para todas las especies de murciélagos, la ecología de sus refugios refleja un equilibrio en la dinámica de oposición frente a las presiones selectivas originadas por los factores propios de los sitios ideales para refugio y los no aptos para refugio; en última instancia, es moderado por los límites de la inercia filogenética (Kunz y Lumsden 2003).

Así mismo la selección del refugio se relaciona con la presencia y disponibilidad de los mismos en el paisaje, pero también con la probabilidad de ser encontrados por el animal, frente a ello actúan factores estocásticos, que determinan el hecho de que el animal encuentre el refugio en la complejidad ecosistémica del paisaje, supeditando el éxito de colonización en el tiempo. Es interesante realizar monitoreos en intervalos de tiempo más amplios y evaluar el comportamiento de

ocupación y colonización de los refugios y las posibles tendencias de estabilización de acuerdo al efecto de las diferentes variables.

3.6 Conclusiones

Son diversos los factores que determinan la colonización u ocupación de un refugio por parte de las diferentes especies de murciélagos, en general los murciélagos prefieren refugios que los protejan de las altas temperaturas, y que no acumulen excesos de humedad. La economía del vuelo y los desplazamientos de los murciélagos dependen de la distancia desde el sitio de alimentación al refugio, y la energía obtenida de la pulpa de las frutas que consumen (Janzen 1976), por ello fueron preferidos los refugios más cercanos a bosques de buena calidad.

La efectividad de ocupación de los refugios artificiales en este estudio indico en términos generales que: 1) Es mayor en Bosque y Arbustales / Matas de monte, a diferencia de los arboles aislados. 2) Aumenta en los refugios con temperatura más frescas y Humedades bajas. 3) No responde a los diseños del refugio. Pero el mejor comportamiento lo presentó la entrada lateral, que mostro temperaturas más frescas. 4) Aumenta en refugios con un ICB más alto, es decir ubicados mas cerca a bosques de mejor calidad. 5) Aumentara conforme pasen las unidades de tiempo.

La fidelidad al refugio y la periodicidad de cambio del mismo por parte de los grupos de murciélagos podría ser un factor etológico determinante en la intensidad de búsqueda de nuevos refugios por parte de los murciélagos, ello varía de acuerdo a la especie y el sexo; por ejemplo *Carollia perspicillata*, presenta diferencias entre los sexos en términos de fidelidad del refugio, siendo los machos territoriales más fieles al sitio que las hembras (Lewis 1995). Las

mayores tasas de ocupación de refugios se presentaron al interior del bosque, seguidas de las matas de monte y los árboles aislados.

La oportunidad de ocupación del refugio fuera de las áreas boscosas es baja (0,2%), no obstante una vez ocurre, esta debe multiplicarse por la probabilidad de establecimiento de las plántulas, y las miles de semillas que llegan gracias a la presencia del refugio. Los murciélagos frugívoros que se hallan en hábitats poco forestados, probablemente se encuentran forrajeando, o van de paso; dichas zonas abiertas no son un hábitat adecuado para su persistencia. Pues hacen falta los refugios o las condiciones microambientales de son poco adecuadas.

4. LLUVIA DE SEMILLAS ASOCIADAS A REFUGIOS ARTIFICIALES PARA MURCIÉLAGOS EN DIFERENTES TIPOS DE COBERTURA DE LA ORINOQUÍA COLOMBIANA

4.1 Resumen

Los procesos de pérdida de cobertura boscosa en la Orinoquía Colombiana, han generado paisajes deforestados y fragmentados, dominados principalmente por la agricultura y los pastos para ganadería. Esta pérdida del hábitat, afecta la intensidad y calidad de las interacciones biológicas, convirtiendo la regeneración natural del hábitat en un proceso lento. La falta de semillas parece ser el factor más limitante en la regeneración de estas zonas, así que tanto la lluvia y dispersión de semillas, como los agentes dispersores son elementos fundamentales que pueden acelerar estos procesos de regeneración. En la búsqueda de alternativas para acelerar estos procesos, instalamos refugios artificiales, como incentivo para que los quirópteros depositen semillas en áreas deforestadas, y monitoreamos antes, durante y después de la instalación de los refugios, la lluvia de semillas mediante la instalación de trampas de semillas. Instalamos tanto trampas como refugios en tres tipos de cobertura vegetal: bosque, matas de monte y árboles aislados. Evaluamos las relaciones entre: tipo de cobertura, distancia de la trampa de semillas, tiempo de observación, ocupación de los refugios y la cercanía al bosque con la calidad de lluvia de semillas. Tanto la riqueza como la abundancia de las semillas provenientes de lluvia de semillas aumentaron luego de la instalación de los refugios y así mismo la diversidad de murciélagos dispersores. En términos generales la presencia de los refugios tiene un efecto positivo sobre la diversidad de la lluvia de semillas para todos los refugios instalados, pero este efecto se ve mucho más fuerte en la periferia de los refugios que fueron ocupados por murciélagos. Las matas de monte tuvieron mejor calidad de lluvia de semillas, mientras que árboles aislados y bosque no presentaron diferencias en la calidad de lluvia de semillas.

Palabras claves: Dispersión, Lluvia de semillas, Murciélagos, Refugios, Regeneración.

4.2 Introducción

Los paisajes de la Orinoquía consisten en un mosaico de bosques, fragmentos de bosque, sabanas y pastos para agricultura y ganadería. Como resultado de la pérdida de cobertura vegetal natural y la degradación de los bosques para convertirlos en pastizales, se genera en la mayoría de las situaciones una escasez en los recursos para la regeneración natural del bosque (ej. Banco de semillas) y se afecta la sucesión natural de los bosques que puede depender de la llegada de semillas (Nepstad *et al.*, 1996). Por lo tanto, para el restablecimiento de la cobertura de bosque en estas áreas degradadas, la llegada de semillas desde fuentes adyacentes juega un rol importante (Nepstad *et al.*, 1990).

Las semillas son la mayor fuente de propágulos para la regeneración del bosque. La lluvia de semillas producida por los árboles y dispersada por agentes bióticos y abióticos representa en sí misma un potencial para la regeneración y se convierte en un proceso esencial en todas las áreas naturales. Su resultado es la deposición de semillas de una manera heterogénea en el paisaje (Henry y Jouard, 2007; Fuentes, 2000), lo que puede limitar la presencia de muchas especies pioneras en bosques tropicales (Hubbell, *et al.* 1999) y la presencia o ausencia de propágulos en un banco de semillas, alterando drásticamente la trayectoria de la recuperación del bosque (Schoennagel *et al.*, 2003). La llegada de semillas desde el bosque es fundamental aunque se deben considerar otros mecanismos asociados con el establecimiento de plántulas que se afectan o eliminan después que los potreros han sido sometidos a años de pastoreo (Holl 1999); por ejemplo el banco de semillas del suelo de las plantas forestales leñosas suele agotarse y la colonización por germinación directa generalmente no es posible debido a la falta de árboles parentales (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993, Garwood 1989).

Algunos estudios sugieren que la lluvia de semillas en pastizales incluye un pequeño número de especies leñosas y un alto número de especies dispersadas por viento, creando un déficit en el banco de semillas (Holl, 1999, Martínez-Garza y Gonzalez-Montagut 1999) y que la calidad de la lluvia de semillas tiende a disminuir rápidamente conforme se aumenta la distancia desde la fuente de dispersión (Aide y Cavelier 1994, Gorchoy, *et al.* 1993). Esta relación inversa de la distancia de dispersión de semillas con respecto a la fuente de dispersión puede hacer que la regeneración natural de bosques sea extremadamente lenta en áreas que han sido perturbadas, y dependa en ocasiones de las interacciones planta-animal (Holl, *et al.* 2012). Se identifica entonces que las bajas tasas de lluvias de semillas en áreas perturbadas, son una barrera natural para la regeneración de los bosques en el Neotrópico (Holl, 1999). En ese sentido la dispersión de semillas por animales frugívoros puede jugar un rol determinante en el éxito de la restauración pasiva de los bosques y sirve para la regeneración y el mantenimiento de las poblaciones de especies nativas, así como para su expansión, definiendo con ello la recuperación de la composición de una comunidad vegetal en el tiempo (Hernández-Ladrón de Guevara, *et al.* 2012, Ponce *et al.*, 2012).

Agentes dispersores como los quirópteros pueden iniciar los procesos de sucesión, dispersando semillas de árboles pioneros a nuevos sitios, generando una mejor lluvia de semillas en términos de cantidad y calidad en sitios alejados de la fuente de dispersión y ayudando a superar este primer factor limitante que es el déficit de semillas (Reid, *et al.* 2013). Sin embargo existen otros factores que juegan un rol de igual importancia y que constituyen las barreras para el establecimiento de la semilla luego de su deposición y de los cuales depende el éxito a largo plazo para la restauración de la vegetación (McAlpine *et al.* 2016) (Ver Cap 5.2)

Las especies vegetales pioneras facilitan la llegada y el establecimiento de otras especies de etapas sucesionales tardías (Vandermeer *et al.*, 1990). En muchos potreros se suele dejar árboles aislados para generar sombra al ganado y varios estudios documentan una mayor cantidad de lluvia de semillas de especies dispersadas por animales bajo árboles o arbustos de pastos aislados (Holl 2002, Nepstad *et al.*, 1996), de esta manera se puede incentivar la creación de núcleos de regeneración (Galindo-González, *et al.* 2000). Algunos autores (Guevara y Laborde 1993, Guevara *et al.* 2004, 1986) han propuesto que estos también pueden tener papeles fundamentales en acelerar la regeneración pues funcionan como “facilitadores” o “catalizadores” (Meli 2003, Aide *et al.* 2000, Otsamo 2000, Zimmerman *et al.* 2000, Holl *et al.* 2000), al reducir la cobertura y competitividad del pasto; así, las semillas depositadas bajo las copas de estos árboles tienen las condiciones adecuadas para la germinación y el establecimiento de las plántulas (Chapman *et al.* 2002, Peterson y Haines 2000, Posada *et al.* 2000).

Evaluar la calidad de la lluvia de semillas en paisajes fragmentados, presenta un reto para entender y agilizar los procesos de regeneración de bosques. Este trabajo busca evaluar la diversidad de la lluvia de semillas dispersadas por quirópteros, alrededor de los refugios artificiales para murciélagos instalados en bosque, potrero y árboles aislados, mediante un monitoreo de la lluvia de semillas previo y posterior a la instalación de refugios artificiales. Se espera obtener información del aporte de quirópteros a la lluvia de semillas en términos de cantidad y calidad en función del tipo de cobertura.

4.3 Metodología

4.3.1 Métodos de Campo

Se utilizaron trampas de semillas, constituidas por bolsas de tela en forma de poliedro piramidal de 0.5 m de alto, con una boca cuadrada de 0,5 m X 0,5 m. Las bolsas poliédricas se instalaron con la base invertida (Fig. 4-1). Las trampas se extendieron a 60 cm del suelo, sostenidas por soportes de madera aferrados al suelo, lo anterior con el fin de evitar pérdidas de semillas por efectos de rebote, viento, lluvia o remoción por predadores (Stevenson y Vargas 2008, Muller-Landau *et al.* 2002, Harms *et al.* 2000).

Las trampas permanecieron abiertas desde febrero 2012 hasta agosto 2013 para un total de 19 meses y fueron revisadas y recolectado su contenido cada 3 meses, para procesar en laboratorio. La instalación de las trampas se hizo alrededor de los refugios artificiales para murciélagos previamente instalados (ver capítulo 3), en cada uno de los tipos de vegetación, a distancias de 0 m ($n = 1$): 5 m ($n = 4$), 10 m ($n = 4$) y 15 m ($n = 4$) (Fig. 4-1B). De esta manera se pudo determinar si la distancia al refugio es un factor que incide en la abundancia y riqueza de semillas capturadas en las trampas y en última instancia dispersadas en los potreros.

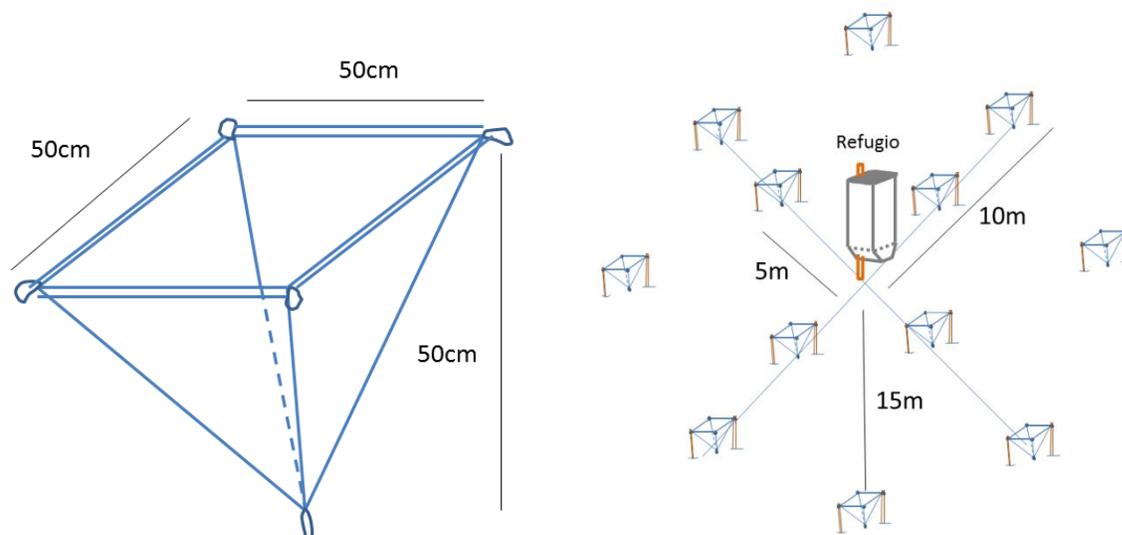


Figura 4-1: a) Diseño en tela de la trampa de semillas a utilizar en el estudio. b) Distribución de las trampas a 5 m, 10 m, y 15 m, en la periferia de los refugios artificiales para murciélagos

La activación de las trampas de semillas se realizó 9 meses antes de instalados los refugios para murciélagos, con el fin de determinar el estado inicial de la lluvia de semillas. Luego de instalados los refugios se monitorearon las trampas durante 10 meses más, cada tres meses, para medir el cambio en la lluvia de semillas asociado con la presencia y ocupación de los refugios por parte de los murciélagos. La lluvia de semillas fue monitoreada por un total de 19 meses. Se instalaron 13 trampas de semillas al alrededor de los 36 refugios artificiales, para un total de 468 trampas de semillas (Fig. 4-1B).

4.3.2 Métodos de Laboratorio

El contenido de las trampas fue transportado en bolsas plásticas de cierre hermético (*ziplock*). En el laboratorio fueron secadas en un horno a 60°C durante 2 días, pesando el contenido de cada muestra. Se cernió cada muestra en un tamiz de cuatro filtros, con el fin de facilitar la búsqueda de semillas. El filtro más pequeño corresponde a 250 micras- por tanto, semillas menores a este tamaño no están incluidas en este estudio.

Las trampas colectaron semillas dispersadas por gravedad, viento, aves y quirópteros. Las semillas se separaron de acuerdo a sus síndromes de dispersión apoyados con literatura (Conceição *et al.* 2011, Link y Stevenson 2004, Vargas-Ríos 2000) y asociando aquellas dispersadas por aves de acuerdo al trabajo de Pinto-Gómez (2013) y las dispersadas por murciélagos basados en el análisis de excretas (ver Capítulo 2). Se identificaron y contaron el número de semillas por especie de cada una de las muestras, elaborando un catálogo; todas las semillas fueron fotografiadas e identificadas al estereoscopio. Para la determinación del material nos basamos en la guía de semillas de plantas amazónicas (Cornejo y Janovec, 2010), así como el trabajo de Lobo *et al.* (2009), catálogos de semillas de la zona (Pinto-Gómez 2013, Hernández 2012), así mismo como en la comparación con material de referencia de la carpoteca del herbario nacional colombiano (COL).

4.3.3 Análisis estadísticos

- Diversidad de semillas

La calidad de la lluvia de semillas se describió desde la perspectiva de Diversidad, riqueza y abundancia de propágulos colectados en las trampas de semillas durante el estudio. La diversidad se calculó con la comparación de 4 índices, Simpson, Shannon, Número de Hill 1 (número de especies abundantes) y Número de Hill 2 (número de especies muy abundantes) (Villareal *et al.* 2004). El comportamiento general de la diversidad de todas las muestras de las trampas de semillas, se plasmó en histogramas, discriminados por cobertura vegetal.

- Efecto de las variables en la calidad de la lluvia de semillas.

Considerando que existe una correlación entre los datos asociados a una misma estación (Estación = refugio rodeado de trampas de semillas), no se viola el supuesto de independencia entre estaciones de un modelo lineal clásico. Se utilizó un modelo de efectos mixtos, para encontrar las relaciones entre las variables (Cobertura vegetal, Distancia de la trampa, Tiempo de observación, vista del refugio, índice de cercanía al bosque [ICB], con la calidad de la lluvia de semillas. En este estudio entenderemos calidad de la lluvia de semillas como alta diversidad, representada en el índice de Diversidad de Shannon.

4.4 Resultados

En los seis tiempos de recolección de semillas se colectaron, procesaron y analizaron 864 muestras, de las cuales en 41 no se encontró ninguna semilla y en 14 solo se presentó una semilla. Se colectaron, separaron e identificaron un total de 393.739 semillas pertenecientes a 255 morfotipos, de los cuales 35 presentaron síndromes de dispersión primaria mediante autocoria, 27 de anemocoria, 142 de zoocoria y 51 de otros síndromes. Muchas de ellas representadas por solo un individuo. Para los análisis estadísticos se tomaron

solo las semillas de especies con síndrome de zoocoria y con posibilidad de ser consumidas y/o transportadas por frugívoros voladores. Cerrando la ventana de análisis a 137 morfoespecies de semillas (53,72% del total) pertenecientes a 17 familias; y una abundancia total de 370.758 (94,16% del total). Dispersadas por fauna, bajo los árboles aislados se están depositando 6,6 (23,7) semillas mensuales por metro cuadrado; en las matas de monte 9,2 (33,1%) semillas mes*m² y al interior del bosque 12 (43,3%) semillas mes*m². Las especies más abundantes fueron *Schefflera morototoni* (5,4%) seguida por *Miconia cf rufescens* (5,0%) y *Ficus maxima* (4,7%).

De acuerdo con los índices de diversidad, la calidad de la lluvia de semillas en cada estación presentó en términos generales un comportamiento variable: Simpson ($\bar{X} = 0,4678$, $\sigma^2 = 0,0645$), Shannon ($\bar{X} = 1,0330$, $\sigma^2 = 0,3306$), N° 1 de Hill ($\bar{X} = 3,3110$, $\sigma^2 = 3,5425$), N° 2 de Hill ($\bar{X} = 2,6440$, $\sigma^2 = 1,9848$). Alrededor del 17% de las muestras tienen baja diversidad. Acorde a los números de Hill, el 50% de las muestras tienen 3 ó menos especies abundantes y 2 ó menos especies muy abundantes. Así mismo los índices tienen un comportamiento variable de acuerdo a la cobertura vegetal (Figura 4-2). En general altas diversidades en los bosques, seguidos de matas de monte, por su parte las estaciones de árbol aislado muestra una mayor frecuencia de muestras con las más bajas diversidades.

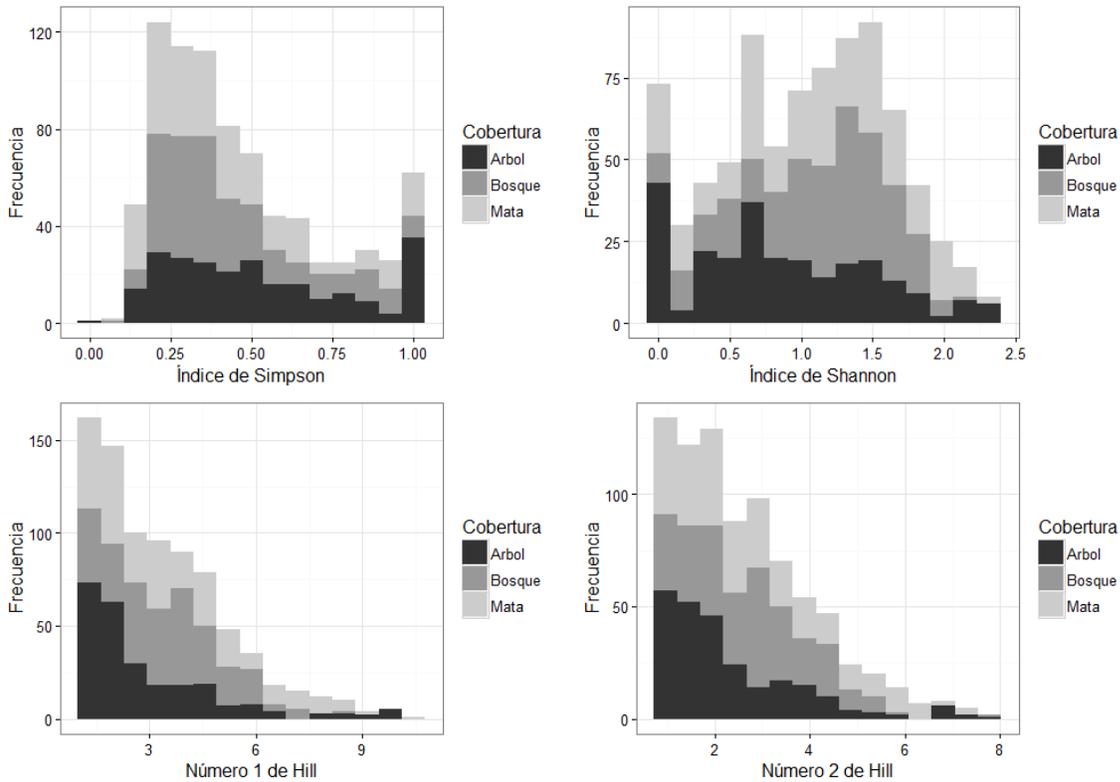


Figura 4-2: Histograma de frecuencias de valores de diversidad, para los 4 índices: Simpson, Shannon, Número de Hill 1 y Número de Hill 2; calculados para los propágulos capturados en trampas de semillas en las tres coberturas vegetales del estudio.

En términos generales para todo el muestreo, las muestras que presentan mayor diversidad de semillas son aquellas que se recolectaron en trampas ubicadas a 5 metros del refugio. Así mismo comparando las diferentes distancias, es claro que a medida que las muestras están más distantes del refugio, la calidad de lluvia de semillas, expresada con los índices de diversidad disminuye. (Tabla 4-1). Por su parte la comparación general entre coberturas vegetales posiciona a la mata de monte como la cobertura con estaciones más diversas y rica en especies, mientras que el bosque solamente expresa las mayores abundancias de semillas; por su parte el árbol aislado tiene un comportamiento ligeramente inferior al bosque en todos los índices.

Tabla 4-1: Índices de diversidad de semillas colectadas en trampas asociadas a refugios artificiales para murciélagos, de acuerdo a la cobertura vegetal y la distancia al refugio.

	Abundancia	Riqueza	Simpson	Shannon	N° de Hill 1	N° de Hill 2
0 m	117.121	103	0,10	2,67	14,42	9,95
5 m	122.919	120	0,07	3,03	20,66	14,86
10 m	75.146	112	0,10	2,89	17,90	10,20
15 m	55.572	94	0,12	2,61	13,59	8,08
Árbol aislado	87.748	93	0,11	2,70	14,89	9,15
Bosque	160.354	107	0,08	2,77	15,97	11,85
Mata	122.656	118	0,06	3,19	24,31	17,32

La diversidad de semillas es inversamente proporcional a la distancia de la trampa de semillas con respecto al refugio. Siendo mayor la diversidad a 0 metros y más bajas a 15 metros del refugio. Estas tendencias son variables dependiendo de la cobertura vegetal y del tiempo (Figura 4-4). En la cobertura de bosque las distancias 10 y 15 metros expresan comportamientos distintos con respecto a otras coberturas, mostrando diversidades equivalentes a las demás distancias. Por su parte, para las distancias 0 y 5 metros en las coberturas bosque y mata de monte, los altos valores de diversidad resultan atípicos, pero en la cobertura árbol aislado no muestran dicho comportamiento (Figura 4-3). Es decir, entre más lejos se encuentre la trampa de la estación la diversidad es menor y por tanto la calidad de la lluvia de semillas decae. Se resaltan diferencias entre las unidades árbol aislado y bosque a las distancias 10 y 15 metros, adicionalmente en mata de monte se observan valores más altos del índice de Shannon que en árbol aislado. Finalmente, al comparar Bosque y Mata de monte se observan diferencias a la distancia de 15 metros.

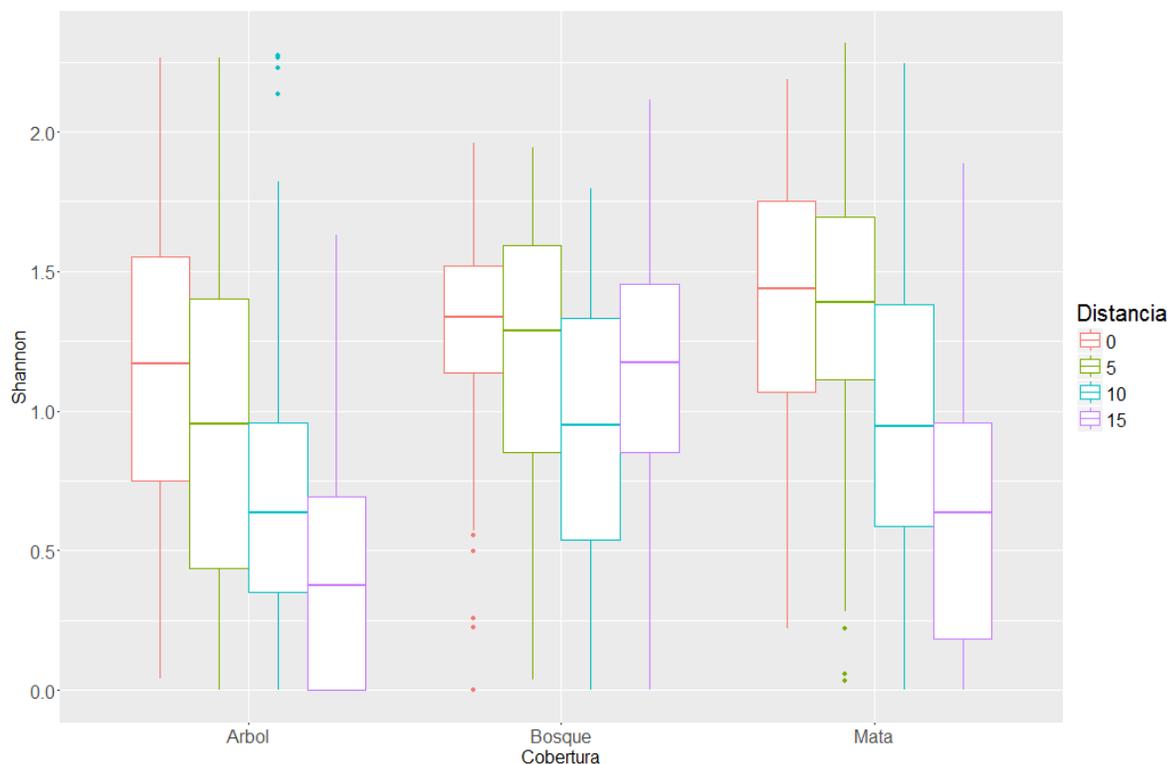


Figura 4-3: Box-plot del índice de Shannon, evaluado por cobertura vegetal y distancia desde el refugio.

Considerando que los refugios artificiales para murciélagos fueron instalados a partir del tiempo 7, y que no todos ellos fueron ocupados por murciélagos (Tabla 3-1). Todo indica que el índice de Shannon es mayor en los tiempos en que se encontraban instalados los refugios, además de esto, comparando las observaciones en los tiempos 7, 8 y 9 entre estaciones con refugios ocupados vs no ocupados, existe un efecto positivo de la ocupación sobre el índice de Shannon, y a su vez sobre la calidad de la lluvia de semillas. Es decir que la presencia de los refugios tiene un efecto positivo sobre la diversidad de la lluvia de semillas para todos los refugios instalados, pero este efecto se ve mucho más fuerte en la periferia de los refugios que fueron ocupados por murciélagos (Figura 4-3).

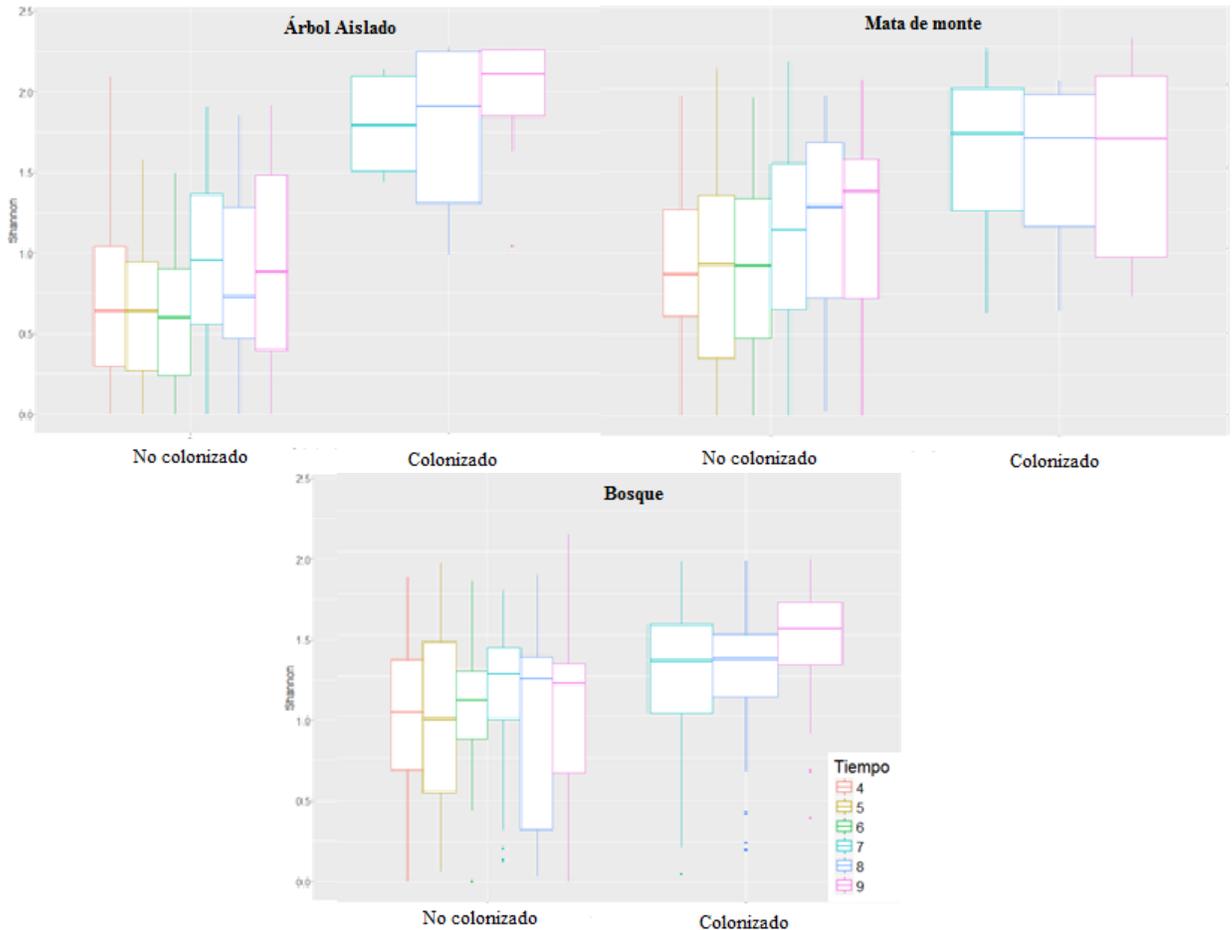


Figura 4-4: *Boxplot* del índice de Shannon, evaluado por cobertura vegetal, el tiempo desde la instalación del refugio y ocupación del mismo por murciélagos.

El comportamiento de la diversidad varía de acuerdo a la cobertura vegetal, en todas las coberturas se aprecia un efecto positivo de la ocupación sobre la calidad de la lluvia de semillas, las diferencias en términos del índice de Shannon entre refugios ocupados y no ocupados es grande, especialmente en Árbol aislado y mata de monte. Por otro lado, el efecto de la instalación de los refugios, así estos no estén colonizados es positivo, en Árbol aislado y Mata de monte, donde se aprecia que hay valores más altos del índice de Shannon en los últimos tres tiempos, situación que no se refleja en el bosque. Esta gráfica, nos permite intuir un efecto positivo tanto de la instalación de los refugios como de la tasa de ocupación a éstos sobre la calidad de lluvia de semillas (Figura 4-4).

La pregunta de si existen diferencias estadísticamente significativas del comportamiento del índice de Shannon, Simpson, los números 1 y 2 de Hill, abundancia y riqueza entre coberturas y distancias no pudo ser respondida. Ello debido a que estas variables tienen desvíos de normalidad y presencia de heterocedasticidad (Las varianzas de las observaciones no son constantes) los cuales no pudieron ser corregidos con una transformación evitando así que se pueda hacer uso de metodologías como el ANOVA, Kruskal-Wallis o el ANOVA de Welch. Por tal motivo se utilizó un modelo de efectos mixtos para encontrar las relaciones entre las variables, donde los efectos fijos corresponden a las covariables y el efecto aleatorio corresponde a la estación, es decir que se asume que existe una correlación entre las muestras provenientes de una misma estación.

Entre los cuatro índices de diversidad (índice de Simpson, índice de Shannon, Números 1 y 2 de Hill) así como la abundancia y riqueza, el índice de Shannon es el que mejor representa la calidad de lluvia de semillas (Tabla 4-2), ya que existe una fuerte correlación entre las principales medidas de diversidad y esta variable. Por tal motivo se tomó el índice de Shannon como variable dependiente.

Tabla 4-2: Evaluación de la correlación de Pearson entre las cuatro medidas de diversidad

Coefficiente de correlación de Pearson						
	Abundancia	Riqueza	Simpson	Shannon	N° 1 de Hill	N° 2 de Hill
Abundancia						
Riqueza	0,501					
Simpson	0,046	-0,514				
Shannon	0,069	0,731	-0,927			
Hill 1	0,151	0,785	-0,815	0,952		
Hill 2	0,094	0,673	-0,836	0,928	0,974	

Se ajustó un modelo de efectos mixtos, que asume una correlación entre las muestras provenientes de una misma estación (Estación = efecto aleatorio). Los efectos fijos fueron la cobertura, distancia de la trampa, ocupación del refugio, Índice de Cercanía al Bosque (ICB); (ver capítulo 3) y tiempo. El intercepto del modelo y el efecto aleatorio no son significativos; el coeficiente de correlación intraclase (0,07461) indica que el 7,5% de la variabilidad de los datos viene explicada por el efecto de la estación. Al no cumplirse el supuesto de homocedasticidad no es posible escoger un modelo de regresión lineal; por tal motivo se mantiene el análisis por la línea del modelo de efectos mixtos (Tabla 4-3).

Tabla 4-3: Resultados de ajuste del modelo de efectos mixtos.

	Coeficiente	Error estándar	Estadístico de prueba	Valor p
Intercepto	0,1003	0,195236	0,514	0,3489
Cobertura: Bosque vs Árbol	0,0378	0,074358	0,508	0,3524
Cobertura: Mata vs Árbol	0,346765	0,064999	5,335	0,0064**
Distancia: 5m vs 0m	-0,111885	0,044836	-2,495	0,065*
Distancia: 10m vs 0m	-0,422027	0,045545	-9,266	0,0013**
Distancia: 15m vs 0m	-0,548729	0,046414	-11,823	0,0006**
Tiempo: 5 vs 4	-0,003284	0,056424	-0,058	0,478
Tiempo: 6 vs 4	0,007671	0,057047	0,134	0,4493
Tiempo: 7 vs 4	0,170276	0,060933	2,794	0,0191**
Tiempo: 8 vs 4	0,140729	0,06096	2,309	0,0344**
Tiempo: 9 vs 4	0,230168	0,0611	3,767	0,0065**
ICB	1,040179	0,224231	4,639	0,0676*
Ocupación	0,378257	0,056913	6,646	0,0475**

El modelo arroja que para la variable cobertura (categoría de referencia = árbol aislado), no se encontraron diferencias en la calidad de lluvia de semillas entre las coberturas de árbol aislado y bosque, ello indica que los árboles en medio de los potreros atraen suficientes dispersores para ser similares al aporte de semillas al

interior del bosque. No obstante, el mayor aporte de semillas lo dan las matas de monte, la diversidad de semillas (Shannon) aumenta en 0,3467 unidades cuando las muestras se ubican en Mata de monte y no en árboles aislados. Ello significa que mata de monte tiene un efecto positivo en la calidad de lluvia de semillas al compararla con la de Árbol aislado (Figura 4-5).

Con respecto a la distancia desde el refugio (categoría de referencia 0 metros), a medida que se tiene una muestra más distante, el índice de Shannon disminuye, los coeficientes estimados son menores, y el efecto negativo se hace mayor. Entre más cercana la muestra al refugio, mejor es la calidad de la lluvia de semillas. Se probó si había efecto de la interacción entre coberturas y distancias, pero no la hubo, para ninguna de las posibles combinaciones presentó un efecto significativo.

Los tiempos 7, 8 y 9 tienen un efecto positivo sobre la lluvia de semillas, presentan diferencias significativas con respecto al tiempo 4, a diferencia de los tiempos 5 y 6 que no muestran dichas diferencias significativas. Este resultado está relacionado con el hecho de que los refugios artificiales para murciélagos fueron instalados desde el séptimo periodo de observación; apuntando a que la instalación de los refugios tuvo un efecto significativo y positivo en la calidad de la lluvia de semillas. A su vez, el efecto de la ocupación del refugio en el periodo de medición de semillas es positivo, puesto que el índice de Shannon aumenta en 0,378 unidades en comparación a las estaciones en donde el refugio no fue ocupado.

Se aprecia un efecto significativo en el aumento de la calidad de la lluvia de semillas (índice de Shannon) para aquellas muestras que son tomadas en estaciones que están más cercanas a bosques de óptima calidad, es decir aquellas con mayores ICB. El aumento de una unidad en el ICB hace que

aumente 1,04 unidades en el índice de Shannon. La mayoría de los refugios ubicados en mata de monte tuvieron un valor del ICB alto.

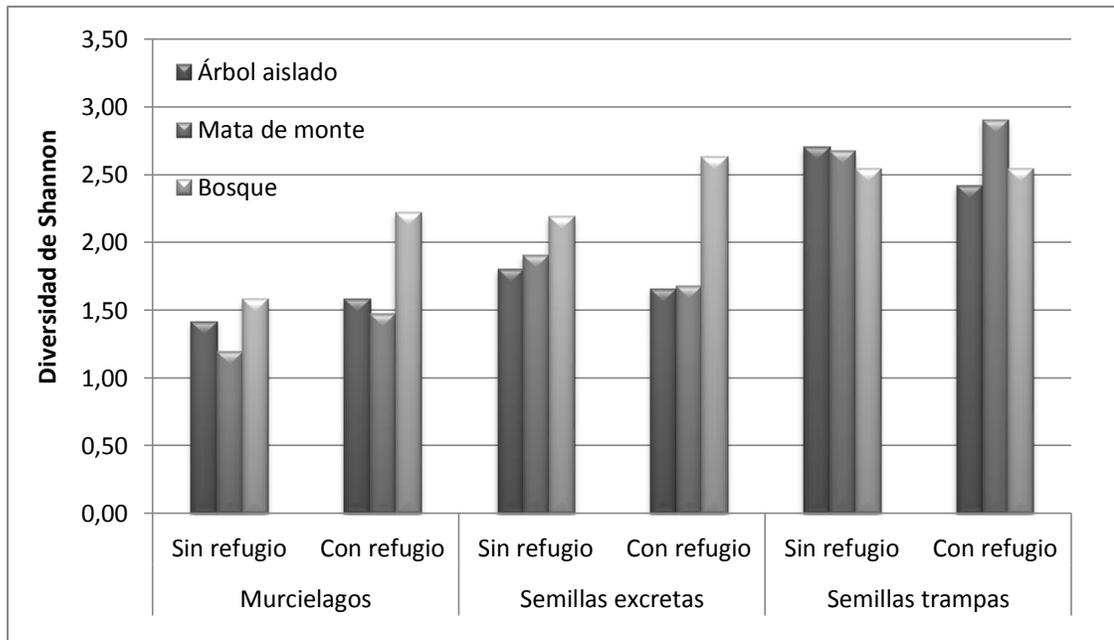


Figura 4-5: Diversidad de Shannon para murciélagos, semillas de sus excretas y semillas en trampas; antes y después de la instalación de los refugios artificiales para murciélagos.

4.5 Discusión

Finalmente en un análisis general de la información, a la luz de la lluvia de semillas, la comunidad de murciélagos y las semillas colectadas en el guano (ver Capítulo 2), se tiene que en el periodo comprendido entre noviembre de 2011 y septiembre de 2014 se capturaron un total de 574 murciélagos, de los cuales 150 presentaron semillas en sus excretas. En las excretas se presentaron 29 especies de semillas, de las cuales 17 especies eran comunes con las que se encontraron en las trampas de semillas. Antes de la instalación de los refugios se reportó en las excretas de los murciélagos una riqueza de 24 especies de semillas y una abundancia de 4949 semillas; después de la instalación de los refugios se

encontró riqueza de 25 especies de semillas y abundancia de 6859 semillas. Luego de la instalación de los refugios aumentó la diversidad de murciélagos, especialmente al interior del bosque; ello implicó un aumento en la diversidad de semillas halladas en las excretas luego de la instalación de los refugios. A su vez, en términos generales la diversidad de semillas en las matas de monte aumentó luego de la instalación de los refugios para murciélagos (Figura 4-5).

En conclusión el modelo indica que las muestras que presentan una mejor lluvia de semillas son aquellas que están ubicadas en la cobertura mata de monte, a 0 metros del refugio artificial para murciélagos, que se ubican en estaciones cercanas a buenos fragmentos de bosque y cuyos refugios fueron ocupados.

El efecto del cambio en la diversidad en la lluvia de semillas, a diferentes distancias desde el refugio responde no solo a las visitas a los refugios o su ocupación por parte de los murciélagos, sino a otros tantos efectos ecológicos estocásticos propios de las estaciones en general. Inicialmente se midió un efecto, relacionado con la tendencia natural de la dispersión de semillas realizada por fauna bajo perchas naturales como árboles aislados, y pequeños núcleos de bosque (Mata de monte). La diversidad de la lluvia de semillas en las estaciones de árbol aislado tiene relación, con que las mediciones más cercanas al refugio se ubicaron bajo la sombra de semillas del árbol (en donde se perchan aves y murciélagos que defecan gran cantidad de semillas). Una situación similar se presenta para las matas de monte, cuyas mediciones lejanas de 10 y 15 metros presentaron menor diversidad de semillas. En general a medida que las muestras están más distantes del refugio, la calidad de lluvia de semillas, disminuye. No obstante, posterior a la instalación de los refugios esta tendencia se mantuvo, incrementando la diversidad. Es así que la presencia de los refugios tiene un efecto positivo sobre la diversidad de la lluvia de semillas para todas las estaciones monitoreadas, pero este efecto se ve mucho más fuerte a pocos metros de las estaciones con refugios que fueron ocupados por murciélagos,

pues el índice de Shannon es mayor en los tiempos en que se encontraban instalados los refugios.

La abundancia de murciélagos suele ser inversamente proporcional a la distancia del fragmento de bosque más cercano (Galindo-González y Sosa. 2003.), ello tiene consecuencias sobre la lluvia de semillas. A medida que las muestras están más distantes del refugio, la abundancia de semillas disminuye, esto se podría relacionar con un comportamiento acorde al modelo de Janzen-Connell (Connell 1971, Janzen 1970), de manera que el refugio estaría actuando como fuente de semillas, similar que un árbol parental. Se requieren estudios posteriores y a largo plazo para evaluar si al igual que en el modelo propuesto se presenta una mortandad mayor de plántulas a mayor cercanía a la fuente. Ello implica en todos los casos un establecimiento exitoso de plántulas, el cual está supeditado por otros factores bióticos y abióticos como se detalla en el siguiente capítulo.

Se ratifica la importancia en el paisaje de los árboles aislados y arbustales ubicados en medio de sabanas y potreros, como fuente de semillas, muchas de ellas dispersadas por fauna bajo árboles o arbustos en pastos aislados (Holl 2002, Nepstad *et al.*, 1996) y esto se sustenta en los trabajos previos de la zona donde no se encontraron diferencias significativas en la calidad de la lluvia de semillas entre coberturas de mata de monte, árboles aislados y bosque (Pinto-Gómez, 2013. Hernández, 2012) y en otros trabajos que han demostrado que los árboles aislados, (e.j., Schlawin and Zahawi 2008, Hooper *et al.* 2005, Slocum 2001, Galindo-González *et al.* 2000, Duncan and Chapman 1999, Otero-Arnaiz *et al.* 1999, Guevara *et al.* 1992), las áreas en estados tempranos de colonización (Puyravaud *et al.* 2003, Holl 2002, Vieira *et al.* 1994), y los troncos en descomposición (Peterson and Haines 2000, Slocum 2000) aceleran la lluvia de semillas y el establecimiento de plántulas a su alrededor

Los árboles en medio de los potreros atraen suficientes dispersores para tener una calidad de semillas estadísticamente equiparable al aporte de semillas al interior del bosque, ello ratifica el importante papel de los árboles a escala del paisaje, aunque son poco tomados en cuenta en la dinámica ecológica de los ecosistemas en recuperación. Por su parte el mayor aporte en diversidad y riqueza de semillas lo dan las matas de monte, mientras que las mayores abundancias de semillas las encontramos al interior del bosque. Es así que nuestros resultados asumen que inclusive en coberturas con pocos o nulos elementos boscosos se puede generar una lluvia de semillas de buena calidad, si bien, esta lluvia presenta valores de diversidad más altos en fragmentos de bosque (matas de monte) que estén más cercanos a fuente de semillas (bosque), las tendencias se ven modificadas por la influencia de la instalación de refugios artificiales, mostrando variaciones con otros estudios (e.j. Holl 1999, Gorchov *et al.* 1993) donde el número de semillas dispersadas por animales decrece dramáticamente al alejarse del bosque. Se podría sugerir que el reclutamiento debajo de los árboles puede no ser fuertemente dependiente del bosque como fuente de semilla, dependiendo de las distancias (Guevara *et al.* 1992).

La mayoría de estudios previos que soportan el modelo de núcleo de regeneración, han demostrado un alto establecimiento y supervivencia de plántulas debajo de árboles aislados y matorrales, comparado con áreas abiertas (Schlawin y Zahawi 2008, Russell-Smith *et al.* 2004, García y Obeso 2003, Carriere *et al.* 2002, Verdu y García-Fayos 1996, Debussche y Isenmann 1994,). Otros autores ponen a prueba el papel de los árboles aislados en la recuperación del bosque (Zahawi and Augspurger 2006). Las estaciones en los árboles aislados mostraron que la dispersión de semillas tiende a disminuir conforme se aleja de la zona central. Este estudio evidenció que los árboles aislados son elementos del paisaje que por sí solos aumentan la lluvia de semillas bajo su sombra y en su periferia, antes y después de la instalación de los refugios artificiales para murciélagos.

Las fluctuaciones observadas en la diversidad de la lluvia de semillas, para los tiempos en que se instalaron los refugios y en la periferia de aquellos que fueron ocupados, puede también responder otras variables bióticas, así como a los diversos efectos ambientales, climáticos y ecológicos que determinan la presencia y abundancia de semillas de diferentes especies vegetales en un ecosistema. El presente monitoreo de la lluvia de semillas a lo largo de los 19 meses de muestreo, arroja conclusiones únicamente equiparables en dicha escala temporal. Es bien sabido que algunas especies presentan picos de fructificación multianuales que pueden interferir con las tendencias observadas. Se destaca la importancia de monitoreos de la fenología de algunas especies focales para otros estudios futuros. Así mismo considerando que pueden variar la abundancia de murciélagos, al interior de los refugios dependiendo de la época climática (Suárez-Payares y Lizcano 2011), y con ello generar fluctuaciones en la lluvia de semillas. Para tener certeza del comportamiento de estas tendencias se sugiere realizar monitoreos en escalas temporales mayores que puedan eliminar este efecto de incertidumbre.

4.6 Conclusiones

En conclusión, la Mata de monte es la cobertura, de núcleo arbustivo y arbóreo aislado en medio de los pastizales, que presenta las estaciones más diversas y ricas en especies de semillas, mientras que al interior del bosque se expresan las mayores abundancias. Por su parte el árbol aislado tiene un comportamiento de lluvia de semillas similar al bosque, lo cual lo reafirma como receptor de semillas dispersadas por fauna en áreas abiertas. La diversidad de semillas alrededor de las estaciones, fue mayor en los tiempos en que se encontraban instalados los refugios. Adicionalmente la ocupación de los refugios por parte de los murciélagos, actuó como un potenciador del efecto positivo de la diversidad de

semillas; especialmente en Árbol aislado y mata de monte. Es así como la diversidad de la lluvia de semillas, disminuye a medida que aumenta la distancia al refugio.

Los resultados en términos de abundancia y diversidad de semillas, resaltan la importancia en el paisaje de los árboles aislados y las matas de monte ubicados en medio la de matriz de potrero y sabana. Se trata de fuentes importantes, generadoras de una lluvia de semillas de buena calidad. Los árboles aislados en medio de los potreros atraen suficientes dispersores para generar una diversidad en la lluvia de semillas similar a la que ocurre bajo la cobertura de bosque, donde a su vez se presentan las mayores abundancias de semillas. Mientras que el mayor aporte en diversidad y riqueza de semillas lo dan las matas de monte.

Gracias a la lluvia de semillas natural en la zona, y a la dispersión de semillas por parte de aves y murciélagos, bajo árboles aislados y matas de monte (perchas naturales), se evidenció una tendencia en la que la calidad de lluvia de semillas disminuye, a medida que las muestras están más distantes del centro de la estación. Posterior a la instalación de los refugios esta tendencia se mantuvo, presentando un incremento en los valores de diversidad. Ello afirmaría a la luz de este análisis que la presencia de los refugios tiene un efecto positivo sobre la diversidad de la lluvia de semillas para todas las estaciones monitoreadas. Este efecto se ve mucho más fuerte a pocos metros de las estaciones donde se instalaron los refugios, en que se registro ocupación por murciélagos. No obstante se debe considerar que el refugio es solo una variable que pueden explicar las tendencias y fluctuaciones en la lluvia de semillas, y existen otras fuerzas ecológicas no medidas en este estudio cuyo efecto pueda traslaparse con el de los refugios, y determinar en mayor o menor medida la abundancia de semillas en el paisaje.

Se sugiere que una mejor lluvia de semillas se presentará bajo las estaciones de mata de monte, que se encuentren a poca distancia de buenos parches de bosque. Especialmente bajo el refugio que a su vez haya sido ocupado por murciélagos. Serán entonces otros factores (suelos, fuegos, herbivoría, competencia), los que están atacando la alta diversidad de semillas que se están depositando bajo esta cobertura vegetal y que puedan establecer plántulas, generando aun mas preguntas de interés para futuras investigaciones. No obstante en otros ecosistemas tropicales de tierras bajas donde la matriz dominante sean pasturas diferentes a sabanas naturales, los parches de bosque (homólogos a matas de monte), podrían avanzar periféricamente con mayor velocidad sobre los potreros abandonados, más aun si estos son potencializados por refugios artificiales para murciélagos.

5. REMOCIÓN DE SEMILLAS Y ESTABLECIMIENTO DE PLÁNTULAS DE *Cecropia engleriana* EN SUELOS CON DIFERENTES CONDICIONES AMBIENTALES DE LA ORINOQUÍA COLOMBIANA

5.1 Resumen

Los murciélagos son dispersores efectivos de muchas plantas de estados sucesionales iniciales. Entre ellas, el género *Cecropia* ha sido ampliamente reportado como parte de la dieta de murciélagos y aves. Son muchas las investigaciones relacionadas con dispersión de semillas por murciélagos, pero muy pocas abordan la pos-dispersión, que en última instancia determina el éxito del proceso de dispersión. Se hace necesario ahondar en el efecto de la remoción de semillas y supervivencia de plántulas como eventos posteriores a la dispersión que determinan la regeneración natural. Para ello se instalaron siete parcelas (1 m²) en 1) Bosque, 2) Borde del bosque, 3) Mata de Monte, 4) Árbol aislado, 5) Suelo desnudo, 6) Potrero, 7) Hormiguero abandonado en las cuales se sembraron 50 plántulas de *Cecropia engleriana* de (altura 1,5 cm), en hileras separadas 15 cm. Semanalmente se monitoreó la supervivencia de plántulas por un período de 7 semanas, midiendo altura y número de hojas. Se evaluaron curvas de supervivencia comparándolas, y calculando el tiempo de vida media residual a la luz de la influencia de factores físico-químicos del suelo y la cuantificación de lluvia de materia orgánica. La remoción de semillas también se cuantificó. Las semillas del árbol pionero *Cecropia engleriana*, dispersadas por zoocoria, tuvieron más éxito al ser depositadas sobre los bordes de bosque, teniendo en cuenta la remoción, la supervivencia y la velocidad de crecimiento; mientras que en los hormigueros y suelos desnudos se presentaron altos porcentajes de remoción y mortandad de plántulas.

Palabras clave: Orinoquía, Suelo, Supervivencia, Yarumo.

5.2 Introducción

La dispersión de semillas es un proceso fundamental en la estructura y supervivencia de las poblaciones vegetales (Franco-Quimbay y Rojas-Robles 2015). Este no sería otra cosa que flujo de materia orgánica, si al final del proceso no se lograsen establecer plántulas, desarrollando plantas adultas que ayuden a reclutar nuevos individuos en el futuro. Por ello dentro de las investigaciones de dispersión de semillas es fundamental complementar los estudios básicos de frugivoría con investigaciones post-dispersión, donde se realice el seguimiento del destino de las semillas dispersadas y el éxito de establecimiento de las plántulas en la sucesión ecológica.

Existen muchos factores que limitan el desarrollo de la sucesión ecológica en procesos de restauración y regeneración en ambientes alterados. Los principales factores que impiden la regeneración de los bosques e influyen en el curso de la sucesión en áreas de potreros abandonados (Nepstad *et al.* 1996), incluyen factores bióticos (como: la dispersión de semillas, la competencia con pastos invasivos, la depredación de semillas y plántulas), y factores abióticos (como: luz, temperatura, disponibilidad de nutrientes, compactación de suelos y la disponibilidad de agua) (Holl 1998, Nepstad *et al.* 1996, Aide y Cavelier 1994,).

Las consecuencias de la potrerización sobre los terrenos son amplias, generan cambios en el microclima y las propiedades del suelo, modificando la actividad biótica de los macro invertebrados (anélidos, hormigas, termitas) y microorganismos (bacterias, hongos, micorrizas), generando a largo plazo efectos de reducción de la fertilidad del suelo en los potreros, así como la disminución de materia orgánica, capacidad de intercambio catiónico, cambios en pH, problemas de compactación del suelo, bajos niveles de nutrientes y en algunos casos la desaparición de los horizontes A y B del suelo en los potreros (Aide y Cavelier

1994); esto tiene influencia sobre el crecimiento de las plántulas de las especies de bosque (Aide y Cavelier 1994, Kapos 1989, Lal 1987, Janos 1980).

La importancia relativa de cada uno de los diferentes controles bióticos y abióticos sobre el suelo, puede cambiar con el transcurso de la sucesión en un sitio determinado (Finegan 1984). La identificación y remediación de estos factores es fundamental para la recuperación de cualquier ecosistema. Por ello algunos autores como Bradshaw (1984) aseguran que el éxito de la restauración de un ecosistema disturbado es el “*test ácido*” de nuestra comprensión de ese ecosistema.

Al suelo llegan semillas dispersadas por el viento, el agua y los animales, que se van acumulando a través del tiempo y que pueden germinar rápidamente o quedar en período de latencia, hasta que las condiciones ambientales sean propicias para la geminación (Hopkins y Graham 1983), dependiendo de factores bióticos y abióticos del medio. En algunas zonas perturbadas puede llegar a afectarse fuertemente la composición de semillas en el suelo, lo cual se convierte en factor limitante para la regeneración en las zonas tropicales (Acosta y Vargas-Ríos 2008), pues los bancos de semillas son fundamentales para el mantenimiento a largo plazo de la composición y estructura naturales de los diferentes ecosistemas (Acosta y Vargas-Ríos 2008). Por ello si el banco de semillas fuese agotado o deteriorado, los eventos de dispersión son la única fuente para la regeneración natural, por lo tanto, la influencia de las aves y los murciélagos es fundamental para los procesos de sucesión secundaria (Medellín y Gaona 1999).

Otro destino que podría tomar la semilla se relaciona con la remoción, bien sea por escorrentía, insectos o aves. Esta remoción podría llevar a la semilla a nuevos microsítios de germinación o destruirla dependiendo del agente. Una vez que la semilla ha llegado a un sitio donde pueda germinar y ha escapado de la

depredación, supera su etapa más vulnerable y se establecerá si las condiciones del sitio son las adecuadas (Muller-Landau *et al.*, 2002). La fase de establecimiento comprende la germinación de las semillas y el crecimiento y supervivencia de las plántulas (Walker y Del Moral 2003). La remoción de semillas y la herbivoría son procesos clave en la transición semilla - plántula (Schmitz, 2008, Jordano *et al.*, 2007, Janzen, 1970).

En ocasiones, aunque exista una abundante dispersión de semillas, no hay un exitoso establecimiento de plántulas, esto puede deberse a varios factores que inhiben este establecimiento en los potreros. En primera instancia, las semillas en potreros de las zonas tropicales suelen estar sometidas a altas tasas de depredación por roedores e insectos entre otros (Holl y Lulow 1997, Aide y Cavelier 1994, Nepstad *et al.* 1990, Uhl 1987, Janzen 1971), lo cual eventualmente conlleva una baja proporción de germinación (Holl 1998, Aide y Cavelier 1994). En segunda instancia, la competencia con la vegetación herbácea y los pastos invasivos, puede convertirse en uno de los mayores factores limitantes del crecimiento de especies forestales en potreros (Holl 1998, Sun y Dickson 1996, Guariguata *et al.* 1995, Aide y Cavelier 1994, Nepstad *et al.* 1991). Por último, las condiciones de estrés microclimático, herbivoría, compactación de suelo y limitación de nutrientes como nitrógeno (N) y especialmente potasio (P), pueden condicionar o limitar el establecimiento de las plántulas (Ceccon *et al.* 2003, 2004, Miriti 1998, Holl 1998, Aide y Cavelier 1994, Nepstad *et al.* 1990, Uhl 1987), así como disminuir la probabilidad de encontrar micrositios adecuados para su desarrollo.

La lluvia de semillas y el banco de semillas son los dos motores principales de la regeneración de los bosques, la importancia de cada uno de ellos sobre el establecimiento de plántulas forestales, varía dependiendo de los tipos de hábitat y los grupos ecológicos (sucesión temprana, sucesión tardía) de las especies vegetales. (Benítez-Malvido *et al.* 2001). Las áreas recientemente restauradas y

las zonas con vegetación pionera pueden aumentar significativamente el reclutamiento de especies leñosas (Leitao *et al.* 2010) a diferencia de los potreros abandonados carentes de sombra; estas coberturas iniciales deben considerarse como un paso importante para la restauración de pastizales (Leitao *et al.* 2010).

Enfocarse en incentivar el establecimiento de plántulas, maximiza la cobertura vegetal e incentiva la creación de “núcleos de restauración” (Brown y Lugo 1994). En muchos potreros se suele dejar árboles aislados para generar sombra al ganado. Algunos autores como Guevara y Laborde (1993) y Guevara *et al.* (2004, 1986), han propuesto que estos también suelen tener papeles fundamentales en acelerar la regeneración, pues pueden funcionar como “facilitadores” o “catalizadores” (Meli 2003, Aide *et al.* 2000, Otsamo 2000, Zimmerman *et al.* 2000, Holl *et al.* 2000), al reducir la cobertura y competitividad del pasto. Así, las semillas depositadas bajo las copas de estos árboles tienen las condiciones adecuadas para la germinación y el establecimiento de las plántulas (Chapman *et al.* 2002, Peterson y Haines 2000, Posada *et al.* 2000). Así mismo se modifican variables físicas (estructura y heterogeneidad) y químicas (flujo de nutrientes, agua, y materia orgánica) del suelo, favoreciendo la interacción con micorrizas e influenciando aspectos del microclima al disminuirse la radiación solar directa (Loik y Holl 1999) y las fluctuaciones fuertes de temperatura y humedad en el día. Esta capacidad potencial de los árboles como núcleos de regeneración en los bosques tropicales lluviosos, está presente desde el momento en que el árbol es aislado en el medio del potrero, hasta después de la muerte del mismo (Guevara *et al.* 2004), ya que son perchas que atraen fauna frugívora (aves y murciélagos) y las semillas que ellos dispersan (Aide y Cavelier 1994, Meli 2003).

El paso por el tracto digestivo del murciélago puede aumentar de manera significativa la velocidad de germinación (Moreno-Mosquera 2011). Se ha reportado al murciélago *Glossophaga longirostris* como un dispersor eficiente de

las semillas de *Subpilocereus repandus* (Cactaceae) en términos de calidad del tratamiento, pues incrementa la velocidad de germinación y disminuye el tiempo de imbibición (Naranjo *et al.* 2003). Caso similar ocurre con murciélagos como *Carollia brevicauda*, *Dermanura phaeotis*, *Chiroderma salvini*, *Artibeus jamaicensis*, *Platyrrhinus vittatus*, *Sturnira liliium* y *Sturnira ludovici* en los que se reporta que el paso de las semillas por el tracto digestivo aumenta la probabilidad de germinación con respecto al control (Moreno-Mosquera 2011, Heer *et al.* 2010, López y Vaughan 2004), aunque esto únicamente fue significativo en pocas especies como *Piper multiplinervium* consumida por *Carollia brevicauda* y *Ficus insipida* consumida por *Artibeus jamaicensis*. Sin embargo, en ningún caso las semillas se vieron afectadas negativamente (López y Vaughan 2004).

El Yarumo (*Cecropia engleriana*) es un árbol pionero de entre 20 y 30 m de altura, se distribuye en bosques de tierras bajas, particularmente amazónicas, con tendencia a encontrarse en algunas partes de la Orinoquía en bosques riparios (Berg *et al.* 2005). En el Parque Nacional Natural Tinigua es dispersado por el mono lanudo *Lagothrix lagothricha* (Stevenson 2000). Como muchas especies de su género *C. engleriana* cuenta con fuertes interacciones mirmecofílicas para defenderse de la herbivoría (Folgarait y Davidson 1994).

Muy pocas investigaciones asociadas con la dispersión de semillas por murciélagos han evaluado el reclutamiento de plántulas, asociado a la dispersión de semillas (Reid y Holl 2013). El presente capítulo busca aislar algunos de los factores que afectan el establecimiento de plántulas, en particular evaluando la remoción de semillas y la supervivencia de plántulas de *C. engleriana*; donde semillas y plántulas estarán bajo el efecto natural de diferentes microambientes y coberturas vegetales.

5.3 Metodología

5.3.1 Métodos de Campo

Para la evaluación de la remoción natural de semillas *in situ*, y el establecimiento de plántulas de *Cecropia engleriana* (Snethlage 1923), se instalaron siete parcelas en microambientes con diferentes características ecológicas: **1) BO** = Interior del bosque, **2) BB** = Borde del bosque, **3) MM** = Mata de Monte, **4) AA** = Árbol aislado en medio del potrero, **5) SD** = Potrero eliminando el pasto, dejando el suelo desnudo, **6) PP** = Potrero con pasto. **7) HO** = Tierra de Hormiguero abandonado.

La remoción de semillas se midió, instalando en cada parcela 10 tubos plásticos de 5 cm de diámetro y 10 cm de largo, enterrados verticalmente con la boca a ras de suelo para facilitar la entrada y salida de removedores y evitar la pérdida de semillas en el sustrato o por el viento (Figura 5-1). Los tubos se llenaron con tierra propia de cada parcela ubicando una delgada tela en el extremo inferior.

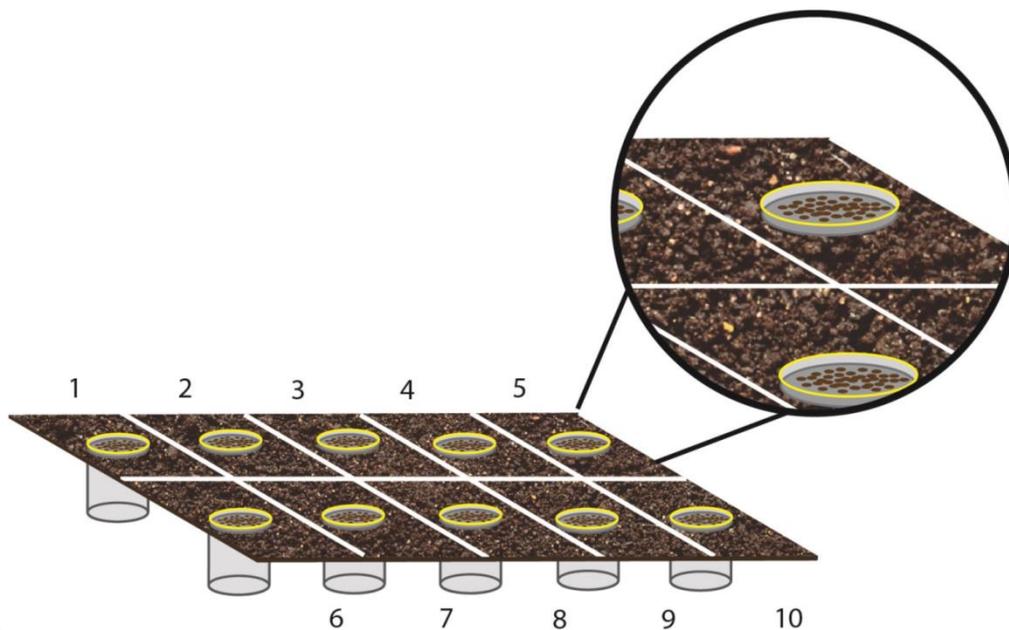


Figura 5-1: Representación gráfica de la parcela de remoción de semillas de *C. engleriana*, con 10 tubos a nivel del suelo, cada uno de ellos con 50 semillas.

Cada tubo corresponde a una repetición de los microambientes, allí se depositaron superficialmente 50 semillas de *Cecropia engleriana*. Posteriormente luego de dos meses se retiraron los tubos tamizando el contenido de cada tubo (Figura 5-5) con el fin de cuantificar el número de semillas removidas (Figura 5-2). La variable respuesta es el porcentaje de semillas removidas en cada tubo. Este procedimiento se realizó en dos ocasiones para la obtención de una mayor cantidad de datos.



Figura 5-2: Metodología de evaluación de remoción de semillas, a) esquema de tubo enterrado a nivel del suelo. b) extracción del montaje para conteo de semillas.

Para evaluar el establecimiento de las plántulas, de *Cecropia engleriana* en cada parcela se sembraron 50 plántulas de 1,5 cm de altura en promedio (Figura 5-3), las cuales fueron germinadas bajo condiciones estándar, con temperatura y humedad local, en camas ubicadas al interior del área de estudio, y posteriormente relocalizadas con extrema precaución de no lastimar la raíz de la plántula. Se sembraron en hileras separadas por 15 cm de distancia entre sí. Cada semana se evaluó la supervivencia de las plántulas por un periodo de 7 semanas, midiendo a su vez la altura y el número de hojas de cada plántula (Figura 5-4).

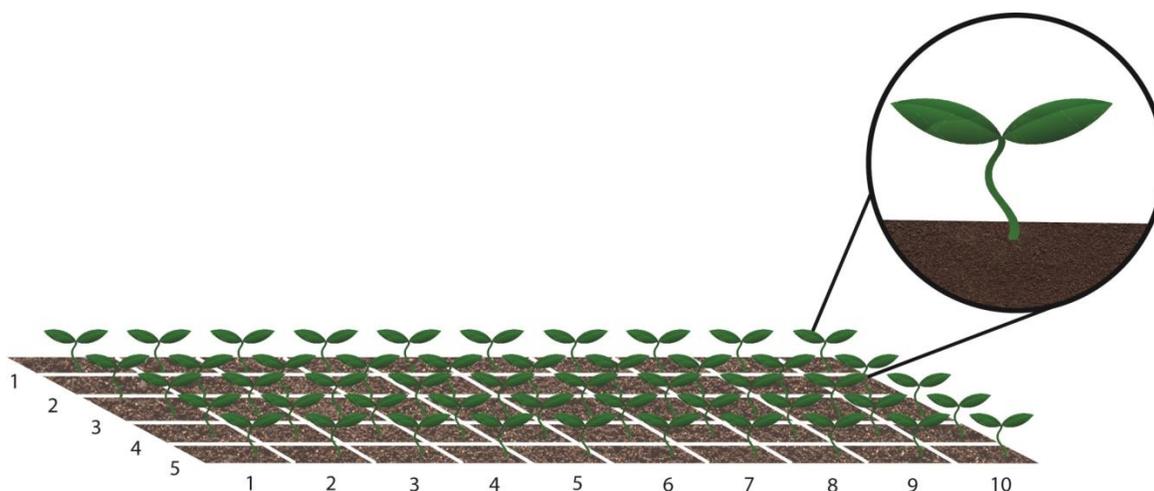


Figura 5-3: Parcela de evaluación de supervivencia de plántulas de *C. engleriana* con 50 plántulas de 1,5 cm de altura promedio.

Con el fin de evaluar las características de los sustratos, se tomó una muestra de suelo aledaño a cada parcela. Cada calicata con dimensiones 10 cm x 20 cm x 10 cm de profundo, con un peso aproximado de un kg. Las muestras se empacaron en bolsas de cierre hermético, y se llevaron al laboratorio donde se realizaron análisis físico-químicos del suelo (ver más abajo).



Figura 5-4: Detalle del monitoreo de las parcelas de establecimiento de plántulas de *C. engleriana*, A) Plántula, B) parcela con anillos fluorescentes para ubicar las pequeñas plántulas entre la hojarasca.

Mediante el uso de trampas de tela, con un esfuerzo de muestreo de (3 m²*día) por cada sitio, se evaluó el peso seco en gramos de la lluvia de hojarasca que se depositaba sobre cada uno de estos microambientes, estimando la cantidad de materia orgánica depositada en el tiempo en que se realizó el estudio de establecimiento de las plántulas.

5.3.2 Métodos de Laboratorio

La tierra proveniente de cada tubo de la prueba de remoción fue cernida en el laboratorio con un tamiz de cobre con tamaño de poro de 250 µm, y revisada al estetoscopio con el fin de encontrar y cuantificar las semillas no removidas.

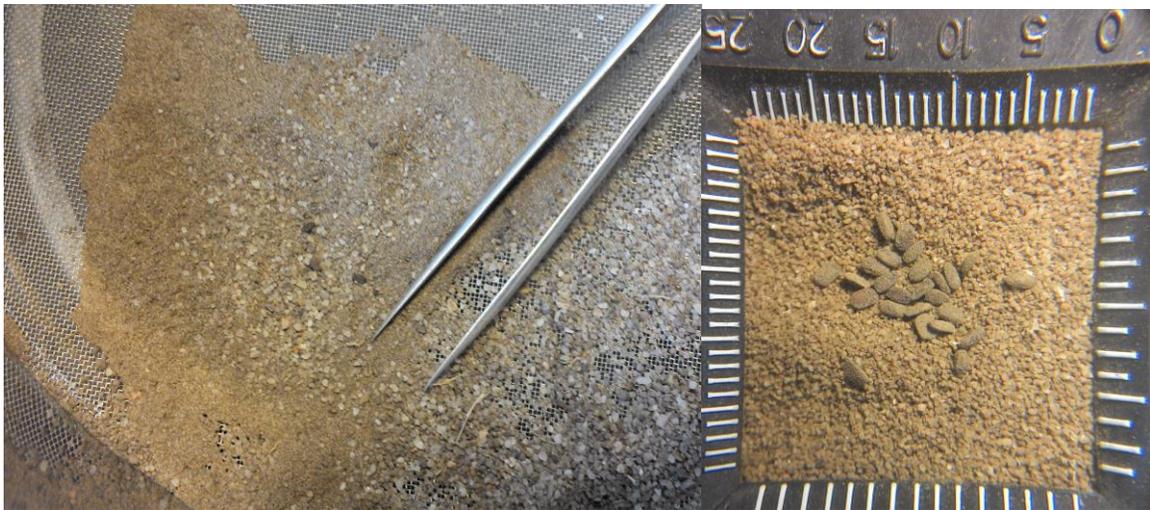


Figura 5-5: Metodología de cernido de bloques de suelo y conteo de semillas de *C.engleriana*.

Los análisis físico-químicos del suelo, se realizaron en el laboratorio en condiciones de Temperatura: 10-40°C y Humedad relativa no superior al 85% las variables analizadas fueron: pH medido con el método potenciométrico en Agua (incertidumbre estimada = 0,5). Carbón orgánico, medido con el método de Walkley Black (% p/v; incertidumbre estimada = 0,0056). CIC (capacidad de intercambio catiónico) medido con el método de Calcio y Acetato de amonio (AcNH₄) (incertidumbre estimada = 1,6 cmol+/Kg). Fósforo, Calcio, Sodio, Potasio, Magnesio, por Bray II (incertidumbre estimada = 1,42 mg/Kg suelo).

Textura del suelo, por granulometría, Bouyoucos (incertidumbre estimada = UK +/- 1,3% Ar).

5.3.3 Análisis estadísticos

- Análisis descriptivo de suelos

El comportamiento físico-químico del suelo se evaluó mediante un Análisis de Componentes Principales (ACP), buscando reducir la dimensión de los datos, para obtener una visualización del comportamiento de los suelos y la relación de las variables (Peña 2002). Se evaluaron tres variables físicas, el pH, la capacidad de intercambio catiónico (CIC), la hojarasca (HO). También se midió el porcentajes de Carbono (C), Nitrógeno (N), Azufre (S), Fósforo (P) y Potasio (K). Así mismo se realizó un análisis de Pearson con las variables Físico-Químicas del suelo y la supervivencia, en busca de posibles correlaciones.

- Remoción de semillas

Con el objetivo de encontrar si los microambientes tienen un efecto sobre la remoción de semillas, se realizó un Análisis de Varianza (ANOVA) para un diseño de experimentos completamente aleatorizado con sub-muestreo. La ventaja de esta técnica radica en separar el componente de la varianza del error experimental y muestral (Melo *et al* 2007). Los tratamientos son los diferentes microambientes y las unidades experimentales son los tubos.

- Establecimiento de plántulas

El análisis de supervivencia de plántulas en los siete microambientes para encontrar diferencias estadísticamente significativas, se realizó comparando las curvas de supervivencia $S(t)$, la cual se define como la probabilidad de que la variable aleatoria "Tiempo de vida" sea mayor que un tiempo dado t (Collett 2003).

El análisis usado, asume que el tiempo de muerte es exactamente el momento en que se realizaron las mediciones en campo, utilizando la estimación no paramétrica Kaplan – Meier, para la curva de sobrevivencia y la prueba de *Log-rank* para concluir si existen diferencias significativas entre las curvas debidas al tipo de suelo. Para obtener un $\alpha=0.05$, se ajustó el nivel de significancia para cada una de las pruebas dos a dos, siendo este $\alpha=0.0023$, se debe tener un $p\text{-val}<0.0023$ para concluir sobre la existencia de diferencias significativas entre dos curvas.

Así mismo, se realizó un análisis de los tiempos medios de vida y la distribución en cada uno de los microambientes y finalmente se estimaron las funciones de riesgo acumulado haciendo uso de la identidad $H(t) = -\log[S(t)]$ (Collett 2003). Por otro lado, se analizó el crecimiento de las plántulas en términos de la altura absoluta, calculando la diferencia entre la máxima altura alcanzada y la altura inicial, (debido a que las alturas iniciales no fueron exactamente iguales, y muchas presentaron crecimiento cero). Igualmente se registró la variación temporal en el número de hojas, evaluando en ambos casos diferencias significativas entre microambientes, mediante la prueba de comparaciones múltiples de Games-Howell (Toothaker 1993), aplicando la transformación $\sqrt[3]{x + 0.5}$ para normalizar la variable número de hojas.

5.4 Resultados

5.4.1 Características del suelo

En general se trata de suelos arenosos con cantidades menores de limo y arcilla en proporciones similares. Se presentaron valores de pH extremadamente ácidos en todas las parcelas ($\sigma^2 = 0,39$), lo cual es normal para este tipo de suelos de la Orinoquia Colombia (Malagon-Castro 2003). Los elementos que se presentaron en menor porcentaje en el suelo fueron el aluminio, el calcio, el magnesio, el sodio, el potasio, el nitrógeno y el azufre. Los suelos de los microambientes borde

de bosque, hormiguero abandonado y árbol aislado son clasificados con baja capacidad de intercambio catiónico (CIC); mata de monte, suelo desnudo y potrero con capacidad media y bosque con capacidad alta. En términos del porcentaje de fósforo y saturación de bases todos los microambientes presentan valores bajos. En la Tabla 5-1 se presenta un resumen de las medidas descriptivas para todas las variables físicas y químicas.

Tabla 5-1: Medidas descriptivas de las variables físico químicas de los microambientes.

	SD	HO	PO	AA	MM	BB	BO	Media
Arena	54,9	72,4	56,4	85,9	74,1	84,2	73,6	71,64
Limo	19,3	12,3	19,4	9	13,8	9	19,4	14,6
Arcilla	25,8	15,4	24,2	5,1	12,1	6,8	7	13,77
pH	4,1	4,3	5,1	4	4,4	4,7	4,1	4,39
Aluminio	3,8	1,9	0,46	2	3,2	1	3,7	2,29
SAI	95	95	8,8	84,4	85,1	68,5	81,7	74,07
CO	1,8	0,46	2,6	1,1	3	0,95	5,3	2,17
CIC	10,5	3,7	16,7	4,7	14,5	4,6	20,4	10,73
Calcio (Ca)	0,04	0,03	4,1	0,11	0,12	0,09	0,2	0,67
Magnesio (Mg)	0,05	0,02	0,43	0,06	0,14	0,13	0,03	0,12
Potasio (K)	0,1	0,03	0,17	0,06	0,29	0,23	0,26	0,16
Sodio (Na)	0,01	0,02	0,04	0,14	0,01	0,01	0,07	0,04
Bases totales (BT)	0,2	0,1	4,7	0,37	0,56	0,46	0,83	1,03
% saturación bases (sb)	1,9	2,7	28,4	7,9	3,9	10	4,1	8,41
Fósforo (P)	2,4	1,3	10,1	3,5	7,2	5,8	10,3	5,8
Carbono (C)	1,8	0,46	2,6	1,1	3,1	0,95	5,4	2,2
Nitrógeno (N)	0,16	0,06	0,25	0,12	0,24	0,09	0,4	0,19
Azufre (S)	0,02	0,01	0,03	0,01	0,03	0,01	0,04	0,02

SAI = % saturación acidez intercambiable. CIC = Capacidad de intercambio catiónico. CO=Carbono orgánico

La matriz de correlación de Pearson (Figura 5-6), Existe una relación inversamente proporcional entre la presencia de arena y arcilla, así mismo, existe una alta correlación entre las variables químicas. Se correlacionan los suelos arcillosos con altas supervivencias de plántulas; siendo a su vez inversamente proporcional con las altas concentraciones de K, Na, y P.

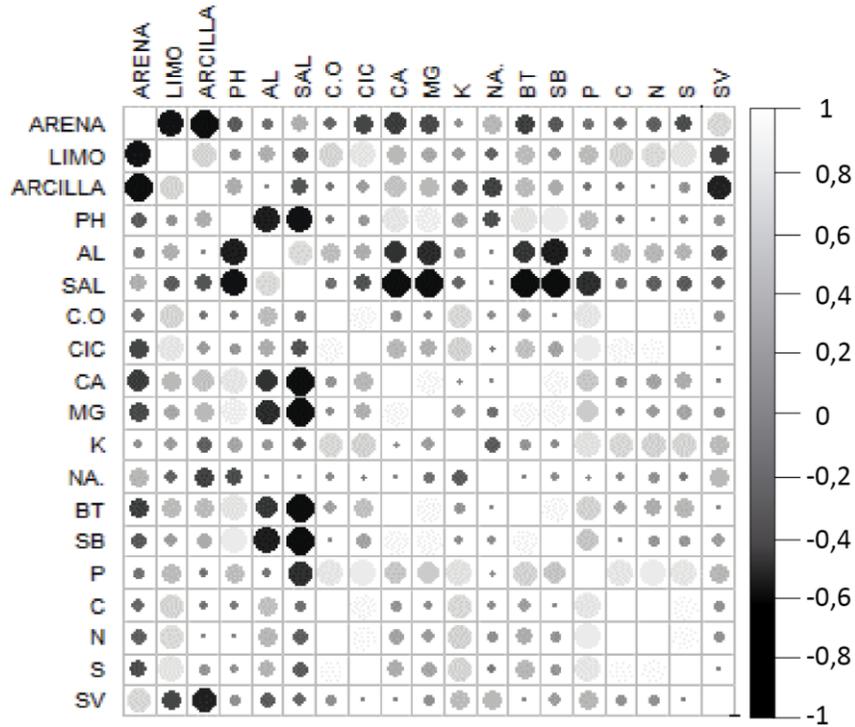


Figura 5-6: Matriz de correlación entre las variables del suelo, la remoción de semillas (RM) y supervivencia de plántulas (SV).

Los 3 primeros componentes, del ACP corresponden a aproximadamente el 97,11% de la variabilidad total. El primer eje (56,23%) es un factor de magnitud para las variables químicas (K, C, P, N, S, CIC), el segundo eje (28,78%) viene representado por el porcentaje de arena y arcilla; y el tercer eje (12,10%) es representado solo por la variable pH.

Las parcelas de Mata de monte, Bosque y Potrero son las que presentan porcentajes más altos de las variables químicas, las parcelas Árbol aislado y Borde de bosque presentaron mayores porcentajes de arena y menores de arcilla. Así mismo, dado el ángulo vectorial se muestra una relación inversa entre arena y arcilla, y una alta correlación directamente proporcional entre los elementos químicos, todos ellos correlacionados inversamente con el pH. Los suelos con características más similares, frente al resto de los suelos, muy disímiles, fueron el borde de bosque y el árbol aislado (Figura 5-7).

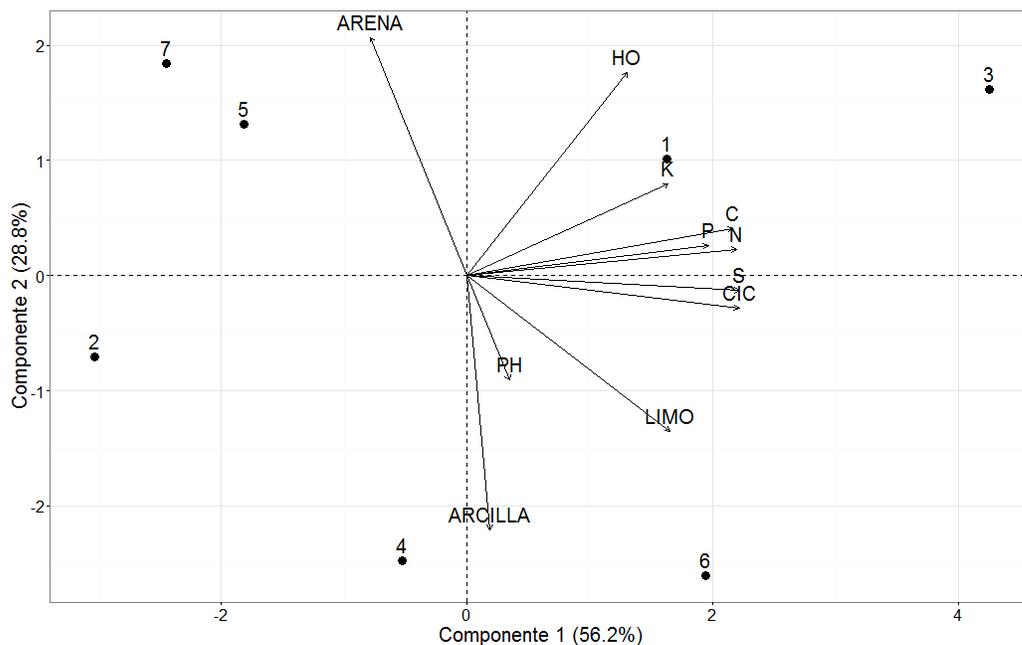


Figura 5-7: Representación factorial del primer y segundo componente del ACP realizado a las variables Físico-Químicas, de las muestras de suelo de los diferentes microambientes. 1 = Mata de monte, 2= Hormiguero, 3= Bosque, 4= Suelo desnudo, 5= Borde de bosque, 6= Potrero y 7=Árbol aislado.

5.4.2 Remoción de semillas

El análisis de varianza indica diferencias significativas en el porcentaje de remoción de semillas entre los 7 microambientes ($p\text{-val } 0,000907$, $\alpha=0,05$). Mostrando una gran variabilidad en el porcentaje de remoción entre los tubos: Varianza observacional ($\sigma_o^2= 118,2$). Así mismo, el resultado de la varianza experimental ($\sigma_e^2= 1,78$) muestra que la homogeneidad entre unidades experimentales garantiza la confiabilidad de los resultados. (Tabla 5-2).

Tabla 5-2: Porcentajes de remoción de semillas promedio de acuerdo al microambientes en parcela

Parcela	Experimento 1	Experimento 2	Total
Árbol aislado (AA)	0.57	0.54	0.552
Borde de bosque (BB)	0.39	0.49	0.442
Bosque (BO)	0.33	0.35	0.339
Hormiguero (HO)	0.85	0.7	0.776
Mata de monte (MM)	0.50	0.4	0.449
Potrero (PP)	0.69	0.67	0.678
Suelo desnudo (SD)	0.81	0.76	0.765

Cada microambiente presenta un comportamiento distinto, siendo los microambientes hormiguero y suelo desnudo, aquellos en donde se presentan mayores porcentajes de remoción de semillas (Tabla 5-2), en contraposición está Bosque, Borde de bosque y Mata de monte en donde las semillas fueron menos removidas. (Figura 5-8).

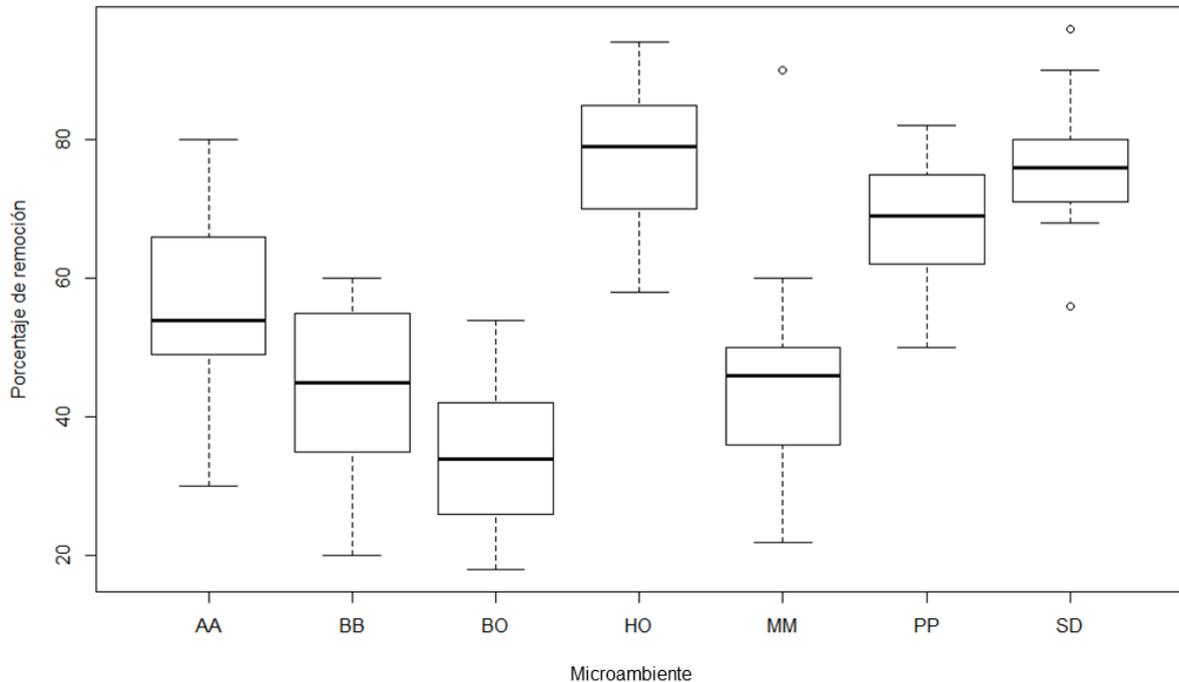


Figura 5-8: Boxplot del porcentaje de remoción de semillas por microambiente AA: Árbol aislado, BB: Borde de bosque, BO: Bosque, HO: Hormiguero, MM: Mata de Monte, PP: Potrero con pasto, SD: Suelo desnudo.

5.4.3 Establecimiento de plántulas

Los microambientes que tuvieron la supervivencia de plántulas más alta fueron Borde de bosque (20%) y árbol aislado (16%). Opuesto a esto, se encuentran los suelos Hormiguero, potrero y suelo desnudo. Se detalla el número de plántulas que murieron en cada uno de los periodos de tiempo observados y el número de plántulas sobrevivientes, en la Tabla 5-3.

Tabla 5-3: Número de plántulas muertas en cada periodo de observación y el número de plántulas sobrevivientes.

Parcela	P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7	plántulas vivas	Porcentaje de supervivencia
Borde de bosque (BB)	0	4	16	9	6	3	2	10	20%
Árbol aislado (AA)	0	17	9	5	2	4	5	8	16%
Bosque (BO)	0	12	18	5	0	3	3	7	14%
Mata de monte (MM)	0	15	18	5	0	4	3	5	10%
Potrero (PP)	0	4	7	37	0	0	0	2	4%
Hormiguero (HO)	0	20	23	5	1	1	0	0	0%
Suelo desnudo (SD)	0	15	19	13	2	0	1	0	0%

Por su parte en la curva de sobrevida de acuerdo a las estimaciones de Kaplan-Meier, las probabilidades de supervivencia de las plántulas de *Cecropia engleriana* más allá de tres y cuatro semanas son casi nulas, para las parcelas de hormiguero, potrero y suelo desnudo. Por su parte las estaciones de borde de bosque y árbol aislado presentan una baja notable, en la probabilidad de sobrevivir en la segunda y primera semana (respectivamente), después de estos periodos la probabilidad de supervivencia de las plántulas de *Cecropia engleriana* empieza a decrecer de manera relativamente constante (Figura 5-9).

El log Rank test de comparaciones múltiples dos a dos entre las curvas de sobrevida estimadas vía Kaplan-Meier ($\alpha=0,0023$), indica que todos los microambientes presentaron diferencias respecto a hormiguero y suelo desnudo, mientras que no se rechaza la hipótesis nula de igualdad de curvas de sobrevida para las plántulas de *Cecropia engleriana* ubicadas en las parcelas de: árbol aislado, borde de bosque y bosque (Tabla 5-4).

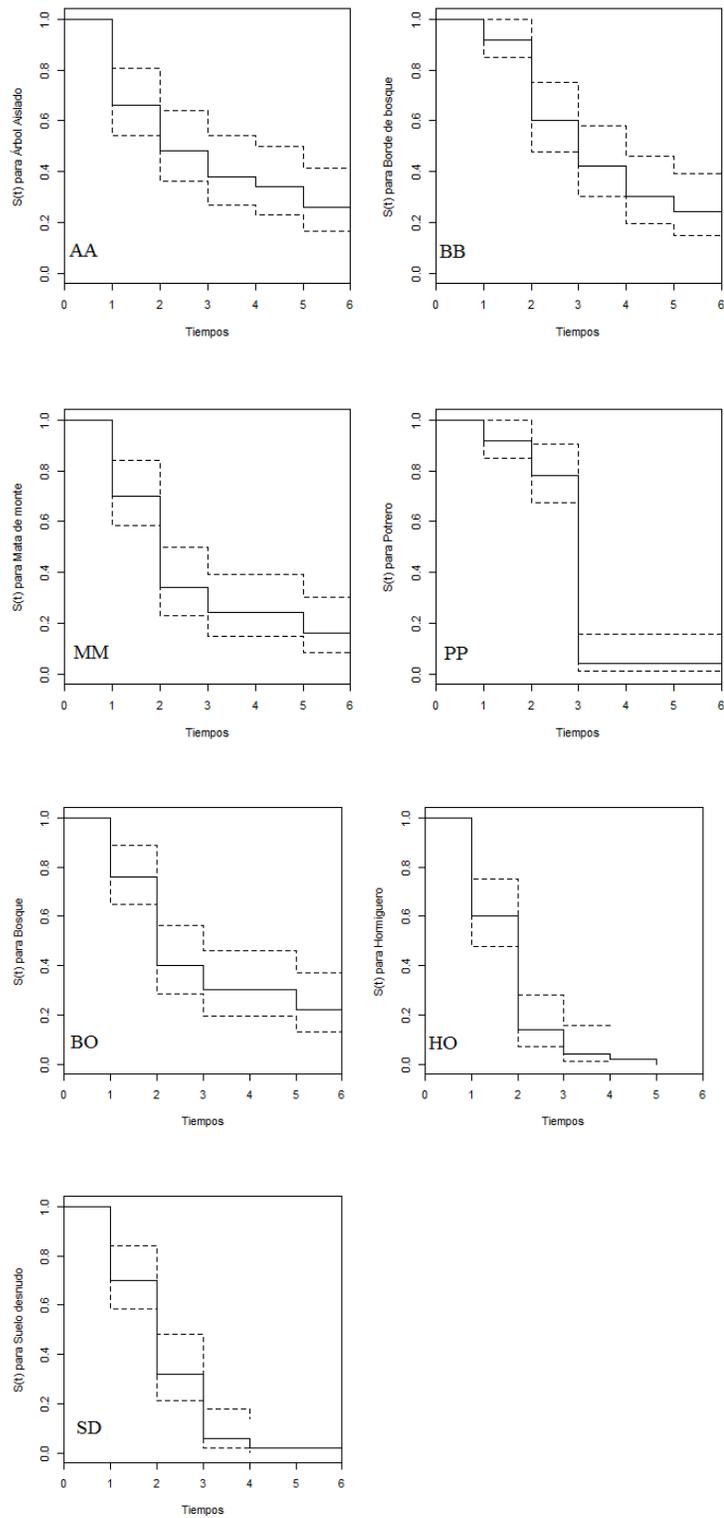


Figura 5-9: Estimaciones no paramétricas de la curva de sobrevida. Para las parcelas de establecimiento. AA: Árbol Aislado, BB: borde de bosque. BO: Bosque. HO: Hormiguero. MM: Mata de monte. PP: Potrero. SD: Suelo desnudo. Punteada=intervalo de confianza. Kaplan-Meier.

Las curvas de sobrevida muestran que las parcelas con mejores condiciones ecológicas para el establecimiento de plántulas de *Cecropia engleriana* durante el periodo de observación son las estaciones de árbol aislado, borde de bosque y bosque. Así mismo, ambos enfoques afirman que el tipo de microambiente tiene influencia estadísticamente significativa sobre la supervivencia de las plántulas.

Tabla 5-4: Valores de probabilidad de la comparación múltiple de curvas de sobrevida estimadas por el estimador de Kaplan Meier.

	BB	BO	HO	MM	PP	SD
AA	0,348289	0,846448	0,000076 *	0,317592	0,0790182	0,001854 *
BB		0,846448	0,000076 *	0,317592	0,079018	0,001854 *
BO			0,000112 *	0,401668	0,0497	0,005910 *
HO				0,002444 *	0,000000 *	0,007307 *
MM					0,006738 *	0,006207 *
PP						0,000025 *

AA: Árbol Aislado, BB: borde de bosque. BO: Bosque. HO: Hormiguero. MM: Mata de monte. PP: Potrero. SD: Suelo desnudo.

Las parcelas con los tiempos promedio máximos de vida (TMS), más altos fueron borde de bosque (3,7), árbol aislado (3,3) y Bosque (3,1), seguidos de Potrero (2,9) mata de Monte (2,8) y los menores valores las estaciones de Suelo desnudo (2,1) y Hormiguero abandonado (1,8). Se aprecia que aunque las plántulas ubicadas en el borde de bosque tienen una probabilidad más alta de sobrevivir hasta el periodo 3, después de éste las probabilidades son más altas para las plántulas ubicadas en árbol aislado.

El tiempo medio de vida de las plantas, presenta una distribución, para los suelos árbol aislado, borde de bosque, bosque y mata de monte, más suave y toma valores más altos que en las parcelas de hormiguero abandonado, potrero y suelo desnudo. Estos tres últimos microambientes tienen distribuciones que tienden a ser más sesgadas e irregulares dada la muerte prematura de estas plántulas en dichos suelos (Figura 5-10).

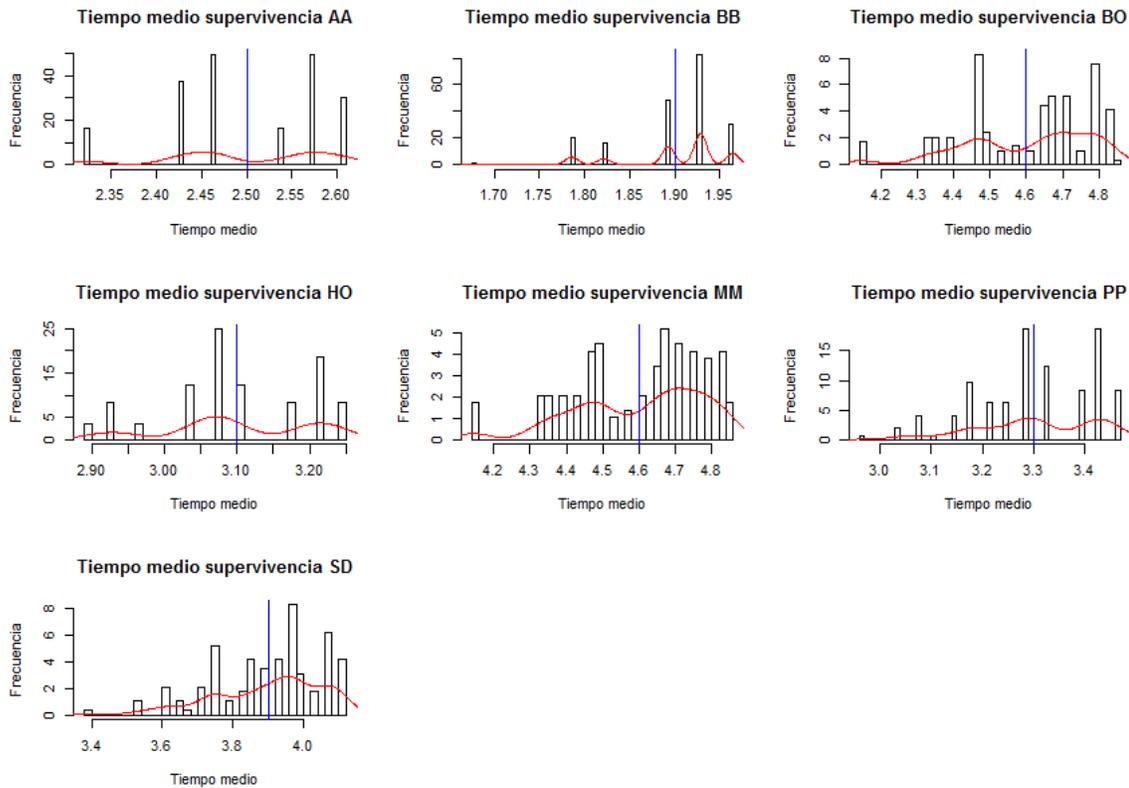


Figura 5-10: Distribuciones del tiempo medio de supervivencia de plántulas de *Cecropia engleriana* por microambientes. AA: Árbol Aislado, BB: borde de bosque. BO: Bosque. HO: Hormiguero. MM: Mata de monte. PP: Potrero. SD: Suelo desnudo.

En la función de riesgo acumulada (Figura 5-11), 1 es el valor de referencia por encima del cual la probabilidad de morir es mayor, mientras valores inferiores a 1 implican mayor probabilidad de supervivencia. La gráfica confirma que desde el periodo 2 ó 3 el riesgo probabilidad de no supervivencia aumenta. Donde las parcelas de suelo desnudo, hormiguero y potrero presentan los riesgos más altos a medida que el tiempo avanza, disminuyendo la idoneidad de estos para el establecimiento de las plántulas. La parcela de potrero presenta el mayor aumento del riesgo de muerte en el periodo 3, perdiendo el 74% de las plántulas, de las cuales sobrevivirán hasta el final solo el 4% del total.

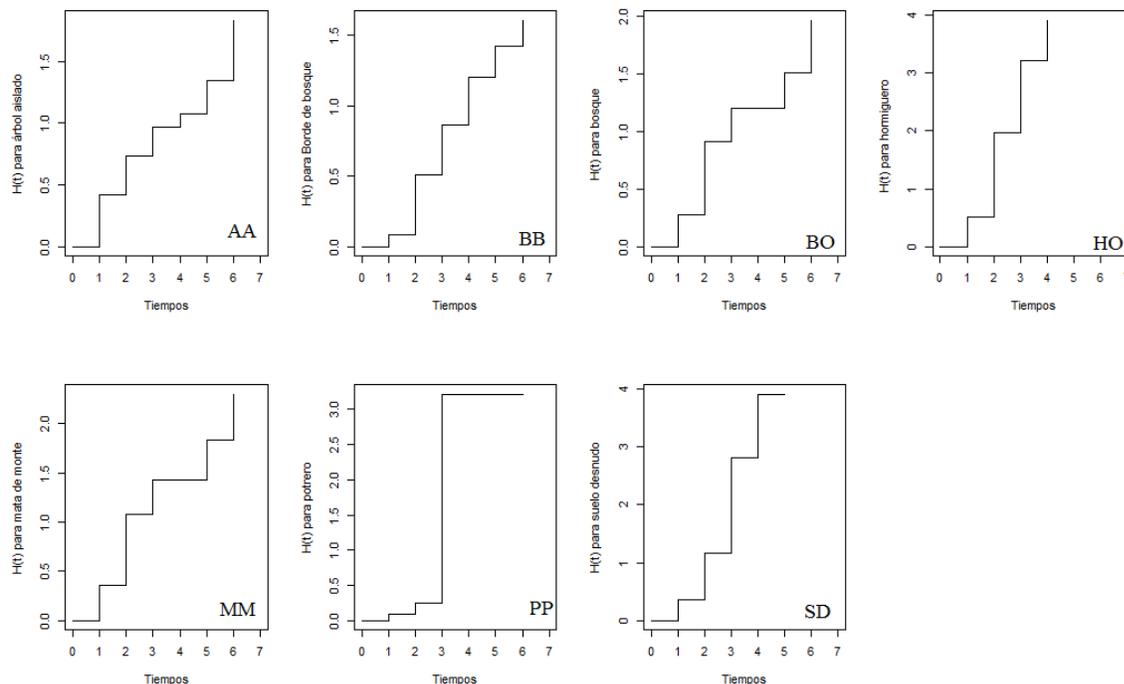


Figura 5-11: Función de riesgo acumulado para la supervivencia de plántulas de *Cecropia engleriana* los diferentes microambientes. AA: Árbol Aislado, BB: borde de bosque. BO: Bosque. HO: Hormiguero. MM: Mata de monte. PP: Potrero. SD: Suelo desnudo.

5.4.4 Crecimiento de plántulas

Con respecto al crecimiento de las plántulas, en cinco de los siete microambientes la mediana es 0, (Figura 5-12). Bien sea porque las plántulas no presentaron crecimiento o porque presentó herbivoría por hormigas (*Atta laevigata*) disminuyendo su tamaño. Las parcelas de borde de bosque y potrero presentan los valores más altos de crecimiento en términos de altura. Seguido por comportamientos similares de crecimiento entre hormiguero, Mata de monte y Árbol aislado. Mientras que se afirma que el suelo desnudo no presenta condiciones ideales para el crecimiento de las plántulas, pues presenta las alturas más bajas y la mayor variabilidad.

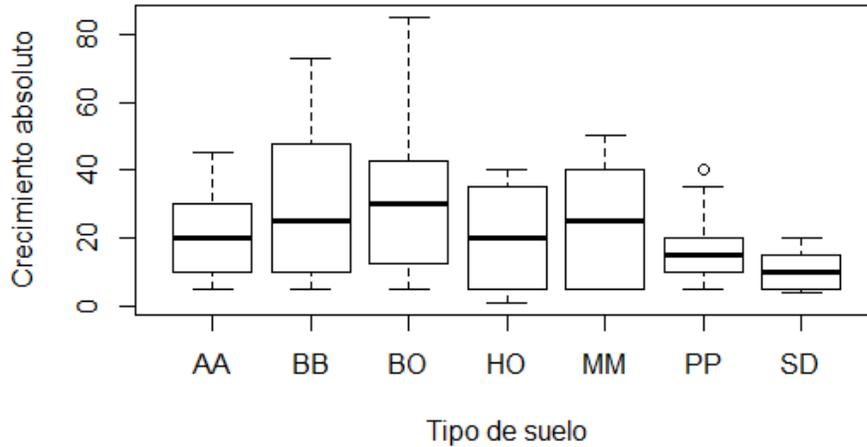


Figura 5-12: Boxplot de la altura absoluta de plántulas de *Cecropia engleriana* estrictamente mayor a cero en los diferentes microambientes. AA: Árbol Aislado, BB: borde de bosque. BO: Bosque. HO: Hormiguero. MM: Mata de monte. PP: Potrero. SD: Suelo desnudo.

La prueba de Games-Howell con el que se realizan las comparaciones múltiples de altura absoluta de plántulas de *Cecropia engleriana* (Tabla 5-5), muestra que todos los microambientes a excepción de potrero presentan diferencias significativas con el suelo desnudo, mientras que el borde de bosque y el bosque son estadísticamente diferentes al potrero. Corroborando que tanto el potrero como el suelo desnudo presentan plántulas con alturas significativamente bajas con respecto a los demás suelos evaluados.

Tabla 5-5: La prueba de Games-Howell para comparaciones múltiples entre los microambientes, para establecer diferencias significativas en la altura de las plántulas. Niveles de significancia: $\alpha=0,05$ **. $\alpha=0,10$ *.

		Probabilidad					
	AA	BB	BO	HO	MM	PP	SD
AA		0,35	0,42	1,00	0,96	0,93	0,104*
BB	2,14		1,00	0,37	0,95	0,028**	0,001**
BO	2,02	0,00		0,44	0,96	0,06*	0,002**
HO	0,03	2,10	1,98		0,96	0,92	0,102*
MM	0,97	1,02	0,97	0,94		0,46	0,033**
PP	1,10	3,30	3,06	1,11	1,96		0,30
SD	2,84	4,68	4,36	2,82	3,36	2,27	

Estadístico de prueba t

AA: Árbol Aislado, BB: borde de bosque. BO: Bosque. HO: Hormiguero. MM: Mata de monte. PP: Potrero. SD: Suelo desnudo.

La tendencia en el tiempo del número de hojas en los diferentes microambientes (Figura 5-13) presenta comportamientos similares entre borde de bosque, bosque y potrero; así como entre árbol aislado, hormiguero y mata de monte.

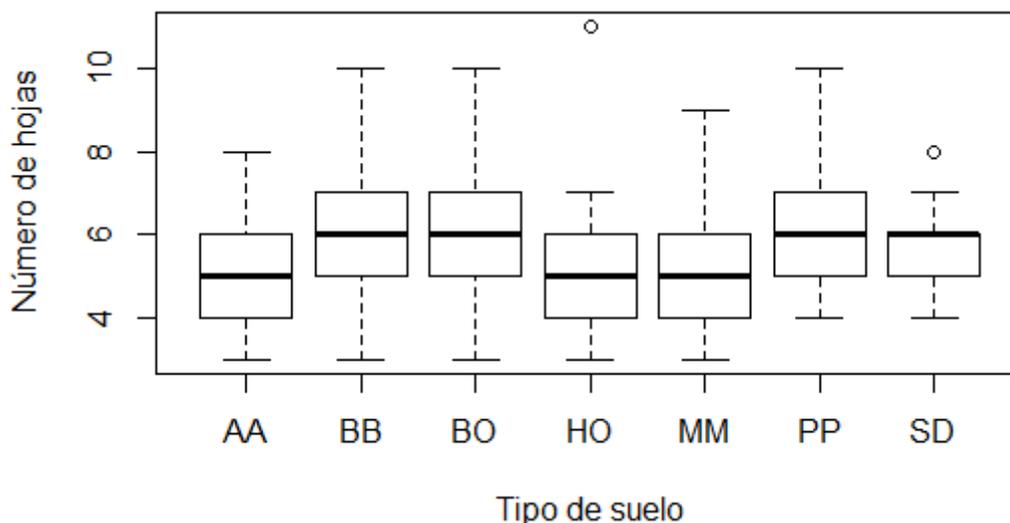


Figura 5-13: Boxplot de número de hojas de plántulas de *Cecropia engleriana* en los diferentes microambientes. AA: Árbol Aislado, BB: borde de bosque. BO: Bosque. HO: Hormiguero. MM: Mata de monte. PP: Potrero. SD: Suelo desnudo.

Acorde a la prueba de Games-Howell (Tabla 5-6) se presentan diferencias significativas en la variación temporal del número de hojas de las plántulas de *Cecropia engleriana*. En especial las parcelas ubicadas en Hormiguero y Mata de monte, presentando un menor aumento del número de hojas.

Tabla 5-6: Prueba de Games-Howell de comparaciones múltiples entre los microambientes, para establecer diferencias en número de hojas de las plántulas. P-val: $\alpha=0,05$ **, $\alpha=0,10$ *.

	Probabilidad						
	AA	BB	BO	HO	MM	PP	SD
AA		0,32	0,27	0,32	0,98	0,046**	0,64
BB	2,17		1,00	0,002**	0,08*	1,00	1,00
BO	2,27	0,07		0,002**	0,061*	1,00	1,00
HO	2,17	3,99	4,11		0,84	<,001**	0,045**
MM	0,82	2,83	2,94	1,32		0,005**	0,32
PP	3,05	0,38	0,31	5,13	3,78		1,00
SD	1,66	0,05	0,01	3,07	2,18	0,23	

Estadístico de prueba t

AA: Árbol Aislado, BB: borde de bosque. BO: Bosque. HO: Hormiguero. MM: Mata de monte. PP: Potrero. SD: Suelo desnudo.

5.5 Discusión

Con esta investigación se evaluó el establecimiento de plántulas, pocos días luego de su germinación, imitando un sistema natural de dispersión por murciélagos o aves. Con seguridad, con vegetación sembrada dentro de un proyecto de restauración, las plántulas tendrán un mayor porte y serán menos vulnerables a herbivoría, así como a los factores micro climáticos, y seguramente, su respuesta será diferente al sembrarlas en parcelas distintas. Los esfuerzos de restauración ecológica incluyen tradicionalmente la siembra de plántulas, que incrementen la cobertura de dosel y aceleran así, el ritmo de recuperación de los bosques (Chazdon, 2008), como en el caso de la especie pionera *Cecropia engleriana*, analizada en esta investigación. Holl (2002) reporta la supervivencia de tan solo 0,1% de las semillas en experimentos en Costa Rica, durante 18 meses. Nuestro estudio reporta el 20% (en bosque) y el 16% (en árbol aislado) como las mayores supervivencias de plántulas en un tiempo de 7 semanas.

La mayor remoción de semillas ocurrió en las parcelas ubicadas en zonas abiertas y expuestas, como el hormiguero abandonado y el suelo desnudo. Esto puede estar relacionado con la herbivoría por las hormigas del género *Atta* ya que la depredación realizada por insectos en las selvas es alta y puede incrementar la pérdida de semillas (Notman y Gorchov, 2001, Howe 1990). En otros estudios Gutiérrez-Granados y Dirzo (2009) y Franco-Quimbay y Rojas-Robles (2015), reportan mayores y más rápidas remociones de semillas en zonas de bosques, más intervenidos y que sufrieron mayores tasas de extracción forestal, probablemente relacionado con una menor oferta en diversidad y cantidad de recursos.

La remoción de semillas es un proceso altamente variable y que dependerá de la especie a remover (tamaño e historia natural), del agente removedor, del sistema natural donde se realice el proceso y del grado de perturbación que éste

presente. (Gutiérrez-Granados y Dirzo 2009). Es así como las parcelas con mayor cantidad de hojarasca en el suelo y con mayor aporte de hojarasca por unidad de área, evitaron la pérdida de semillas y mostraron los menores valores de remoción; tal es el caso del bosque ($9,2 \text{ g} \cdot \text{día} \cdot \text{m}^2$), borde de bosque ($2,43 \text{ g} \cdot \text{día} \cdot \text{m}^2$) y mata de monte ($7,68 \text{ g} \cdot \text{día} \cdot \text{m}^2$) (Casallas-Pabón *datos no publicados*).

No hay certeza absoluta de cuáles factores bióticos o abióticos son los responsables de cerca del 80% de mortandad de las plántulas. Las parcelas donde las plántulas permanecieron expuestas a radiación solar directa (106 KLux promedio a medio día en la sabana abierta) mostraron las tasas más bajas de supervivencia. Seguidas por la estación de mata de monte. Esta última no presentó una supervivencia similar a las estaciones de cobertura boscosa como se esperaría, sino un nivel más bajo, probablemente relacionado con otros factores. Por ejemplo, la estación de mata de monte reportó unos de los más altos niveles de lluvia de hojarasca, con $7,68 \text{ g} \cdot \text{día} \cdot \text{m}^2$ en promedio, de los 26 meses cuantificados; valor equiparable al aporte de hojarasca medido al interior de bosque conservado $9,2 \text{ g} \cdot \text{m}^2$ (Casallas-Pabón *datos no publicados*). La observación directa y el seguimiento de las plántulas en las parcelas de mata de monte, con el fin de medir su evolución, reveló que la gran cantidad de hojarasca que caía cubrió las plántulas de *Cecropia engleriana* afectando el establecimiento de algunas de ellas.

El constante aporte de materia orgánica en las matas de monte y en las coberturas boscosas, hace que estas tengan suelos ideales para la germinación. Dichos suelos al interior del bosque mostraron los niveles más altos de elementos químicos, afectando positivamente la supervivencia y el crecimiento de las plántulas. En los bosques tropicales, en general existen plantas de crecimiento rápido y de crecimiento lento de acuerdo con sus rasgos de historia de vida; las plantas pioneras de crecimiento rápido suelen sufrir un mayor índice de daño por

herbivoría (Coley *et al.* 1985), requiriendo una mayor tasa de recambio de tejidos (Grime 1977, Chapin 1980), por tanto, un mayor aporte de materia orgánica en forma de hojarasca en el suelo. Un bajo aporte de materia orgánica al suelo, o en general una baja fertilidad del suelo, un drenaje deficiente, o la deficiente aireación del suelo (asociada a la topografía plana) pueden estar limitando el crecimiento de las plantas leñosas (Blydenstein 1967). No obstante, en medio de las sabanas surgen las matas de monte, como estados sucesionales intermedios con una tendencia de expansión, limitada por factores edáficos, pero cuya composición vegetal muestra especies de borde de bosque y pirófilas.

Las matas de monte tienen un diámetro promedio de 20 m, lo cual las hace ejemplos excelentes para evaluar en campo la dispersión semillas y establecimiento de plántulas de acuerdo con la teoría de núcleos. El tamaño ideal recomendado de un núcleo para restauración dentro del potrero es de 100 m² (Zahawi *et al.* 2012, Rey-Benayas *et al.* 2008). Las matas de monte, son formaciones vegetales de un poco menos de 100 m², a manera de núcleos naturales de edad avanzada, dominadas por arbustos y arbolitos pirófilos (Etter y Botero 1990); estos parches se forman naturalmente en los ecosistemas orinocenses. Etter y Botero (1990) aseguran que constituirían la etapa intermedia entre pradera y bosque propiamente dicho. Ellos veían un proceso sucesional de sabana a mata de monte y de allí a bosque; sin considerar otros factores como por ejemplo, el efecto de la dinámica del fuego (recurrente en las sabanas naturales) que elimina la vegetación leñosa no pirófila, que logra establecerse en las sabanas. Como ocurrió en el presente estudio, cerca de la cuarta semana, en que el fuego afectó la parcela de potrero generando una mortandad considerable y repentina de plántulas. En esta región la dinámica de fuegos es natural, por tanto se han generado medidas de manejo de las pasturas, para provocarlo de manera controlada.

Se debe considerar que el crecimiento de las matas de monte, para formar bosques depende de múltiples factores ecológicos. No se puede desconocer las características propias que diferencian sabanas naturales de potreros con pastos cultivados o de áreas potrerizadas posteriores a la deforestación. Y las profundas diferencias ecológicas que tienen consecuencias sobre la trayectoria sucesional de estos ecosistemas. En ese sentido, algunos autores aseguran que las hormigas arrieras (*Atta* sp), juegan un papel clave en la transición desde ecosistemas de pradera hacia formaciones boscosas. Las hormigas evitan la contaminación de su hongo mirmecófilo (*Rhizites gongylophora*) eliminando sus excretas y desechos hacia la superficie. Ésto y la translocación de horizontes del suelo proporcionan una cantidad enorme de nutrientes. Lo cual sumado al efecto de la acumulación de semillas traídas a las inmediaciones de la colonia ayuda a que, sobre montículos de colonias abandonadas de arrieras (*Atta laevigata*), comiencen a proliferar gran cantidad de plántulas, que probablemente, con el correr del tiempo forman las conocidas matas de monte (Cortés-Pérez y León-Sicard 2003, Etter y Botero 1990).

Son entonces las hormigas actores ecológicos polifacéticos en el equilibrio dinámico de las sabanas orinocenses. Por una parte impulsan la sucesión secundaria, al remover semillas y transportarlas a diferentes destinos, incluyendo hormigueros que al ser abandonadas generaran matas de monte, pero por otra parte mediante la herbívora, bajo efecto denso-dependiente (Schmitz 2008) son agentes controladores de las plántulas, defoliando algunas de ellas en especial las que se establecen en la periferia de colonias activas, como ocurrió en la parcela de Hormiguero, podría suponerse que así mantienen limpia la superficie de futuros árboles que puedan profundizar raíces y deteriorar las cámaras subterráneas. De esta manera, la actividad de las arrieras ayudaría al mantenimiento de la fisionomía y la composición florística típica de los ecosistemas de sabana estacional en la Orinoquía colombiana (Cortés-Pérez y León-Sicard 2003).

Por la naturaleza pionera de *C. engleriana*, puede que las matas de monte no le brinden la radiación solar suficiente (0,5 Klux) para un crecimiento pleno, lo cual, combinado con un exceso de hojarasca sobre las plántulas, evita una correcta fotosíntesis. Ello no posiciona a la mata de monte como una cobertura ideal para el eficiente establecimiento de esta especie. Por su parte, en potrero y suelo desnudo, las plántulas presentaron los crecimientos absolutos significativamente más bajos. Un punto intermedio en que la plántula no sufre de exceso de radiación, pero recibe la luz suficiente es árbol aislado y el borde de bosque, este último presentó el mayor crecimiento, para esta especie.

La presencia de las matas de monte al igual que los árboles aislados tiene una fuerte influencia sobre la lluvia de semillas y el aporte de materia orgánica en su periferia, propiciando no solo la llegada de los propágulos vegetales sino protección contra la radiación solar directa y el acondicionamiento de los entornos microambientales y micrositos, para una supervivencia y un crecimiento de las mismas. En última instancia, tanto los factores de remoción como los de mortandad en las coberturas ecotonaes y de sucesión intermedia, son las que están facilitando un avance de la sucesión y un aumento de la diversidad, en una comunidad a la luz de la teoría del disturbio intermedio. Cuando los agentes causantes de la mortalidad actúan con intensidades intermedias, evitan que las especies más competitivas excluyan a las demás, permitiéndoles permanecer en la comunidad. Si la intensidad del disturbio fuera baja, las especies más competitivas no serían inhibidas; si fuera alta, ninguna de las especies podría compensar la gran mortalidad causada por el disturbio (Connell 1978, Lubchenco 1978).

El mejor microambiente para el establecimiento de *Cecropia engleriana* teniendo en cuenta la remoción, la supervivencia y la velocidad de crecimiento, es el borde de bosque, puesto que presentó el segundo mayor tiempo medio de vida, el

segundo porcentaje de remoción más bajo, uno de los riesgos más bajos de muerte y los crecimientos más altos en número de hojas y altura. Al ser un árbol pionero las condiciones microclimáticas y edáficas del borde lo favorecen y la generación de dosel y por lo tanto sombra a mediano plazo de su establecimiento favorecerá la llegada y el establecimiento de otras especies vegetales. Caso similar ocurre con el árbol aislado, un elemento que está subvalorado en el paisaje, pero cuyo papel puede entenderse como una forma transicional de mata de monte inmersa en el equilibrio dinámico entre el fuego y el establecimiento de plántulas, bajo el supuesto de eliminar los principales factores tensionantes, dentro de ellos la ganadería, que es el de mayor impacto.

Cuando se desvía el avance de la sucesión del bosque, la formación de sabana se puede acelerar a través de un aumento de herbáceas combustibles, que produzcan incendios más frecuentes (Blydenstein 1967). Por otra parte, también es posible, aunque de una manera más lenta, llevar la sucesión hacia el bosque, mediante el avance de los bordes de bosque, la unión de matas de monte y la conversión de árboles aislados en matas de monte. Las especies pirófilas juegan un papel fundamental en esta etapa inicial, pero especialmente la llegada de semillas por zoocoria, son las que hacen esto posible.

5.6 Conclusiones

En áreas abiertas sin sombra la remoción de semillas fue mayor. A mayor complejidad estructural de la vegetación disminuyó la remoción de semillas. El mejor microambiente para el establecimiento de *Cecropia engleriana* teniendo en cuenta la remoción, la supervivencia y la velocidad de crecimiento, es el **borde de bosque**, puesto que presentó el segundo mayor tiempo medio de vida, el segundo porcentaje de remoción más bajo, uno de los riesgos más bajos de muerte y los crecimientos más altos en número de hojas y altura. Al ser un árbol pionero las condiciones microclimáticas y edáficas del borde lo favorecen. La

generación de dosel y el efecto niñera favorecerá la llegada y el establecimiento de otras especies vegetales.

Considerando que el objetivo de restauración son las áreas abiertas, el centro de la **mata de monte** presento una remoción y un crecimiento que no difiere de la reportada en borde de bosque, tiene supervivencia intermedia, unos de los porcentajes más altos de elementos químicos en el suelo y un número de hojas estable. Probablemente el comportamiento en el borde de la mata de monte beneficiara a las plántulas como ocurre en el borde del bosque

Los suelos de los microambientes Árbol aislado y Borde de bosque se mostraron como suelos muy similares, mientras que los demás presentaron diferencias, al mostrar unos de los niveles más bajos de presencia de los elementos químicos y de arcilla, a diferencia del bosque, no obstante, para especies pioneras como *Cecropia engleriana* esto no se traduce en un impedimento para la supervivencia de las plántulas.

Las plántulas de *C. engleriana* expuestas a fuertes radiaciones solares presentaron bajas supervivencias, pero aquellas bajo mata de monte, recibieron un aporte excesivo de hojarasca cubriendo el aparato fotosintético y matándolas. Ese exceso de hojarasca a su vez fue favorable para mejorar la calidad y fertilidad del suelo así como disminuir la remoción de semillas y protegerlas contra depredadores, a diferencia de las áreas abiertas, donde las semillas fueron activamente removidas, probablemente por aves y hormigas. Los resultados indican que plántulas del árbol pionero *Cecropia engleriana*, dispersadas por zoocoria, tendrán más éxito al ser depositadas sobre los bordes de bosque y bajo árboles aislados, pues presentan las más altas probabilidades de sobrevivir, con mayores tiempos medios de supervivencia, aunque en general todas las parcelas tienen un riesgo alto de no sobrevivir después de la semana 3 y 4.

En estudio se evaluaron algunos mecanismos relacionados con el establecimiento de las plántulas, como la remoción natural y la supervivencia bajo diferentes escenarios de posible sitio final de dispersión, no obstante son muchos los otros factores por controlar asociados a una exitosa regeneración de bosque, como la viabilidad de las semillas, la capacidad de germinación, la herbivoría; que pueden ser abordados en posteriores investigaciones.

Pocos estudios de dispersión de semillas incluyen un componente que evalúe el establecimiento de plántulas. Se requiere abordar esta investigación conjuntamente con otras de las principales especies consumidas y dispersadas por la fauna. El conocer los sitios y las características microambientales en las que estas especies son más exitosas permite tomar decisiones con respecto a los sitios ideales para la instalación de los refugios artificiales para murciélagos. No obstante para la especie de estudio (*Cecropia engleriana*) son los bordes de bosque como ambientes ecotonales aquellos que presentan condiciones ideales para su establecimiento.

6. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

La generación de herramientas de restauración, basadas en la ecología aplicada de los murciélagos es tan compleja y variable como el ecosistema mismo. Por tanto debe considerar diferentes piezas clave para estimular el avance de la sucesión ecológica. El factor tiempo es fundamental para la ocupación y posterior colonización de los refugios artificiales para murciélagos. Este está supeditado por el diseño de los refugios, que debe ser acorde con las necesidades ecológicas de estos animales; considerando la ubicación del mismo en el espacio, para mitigar factores micro ambientales como la temperatura, la humedad; y a su vez considerando los tiempos y gastos energéticos de desplazamiento a los sitios de forrajeo.

El comportamiento heterogéneo de la lluvia de semillas asociadas a murciélagos responde a patrones ecológicos que buscamos entender en esta investigación, la comprensión de algunas de estas variables permite la toma de decisiones estratégicas para dirigir parte de la lluvia de semillas, con el objetivo de incrementar y mantener su abundancia y diversidad en áreas abiertas (potreros abandonados) objeto de restauración, así como propender el arribo de las semillas a micrositios donde se facilite su germinación y establecimiento.

La estrategia de restauración ecológica que se propone en esta investigación, no es únicamente la instalación de refugios artificiales para murciélagos, sino la ubicación estratégica de los mismos como mecanismo de acompañamiento en procesos de restauración ecológica. Donde se pueden aprovechar coberturas en estado sucesional intermedio, como arbustales o matas de monte, para instalar refugios con salida lateral y fomentar el crecimiento de dichos núcleos, mediante la llegada de abundantes semillas a la periferia del refugio, asegurando bajas remociones de semillas y altas supervivencias de plántulas en especial en zonas de ecotonos o bordes, ideales para especies arbóreas y arbustivas, que actuarán

como especies nodriza en el avance sucesión y que son consumidas y preferidas por murciélagos frugívoros sedentarios.

La presente investigación inició a finales de 2011 y culminó a finales del 2016. Se trata de un completo monitoreo del comportamiento de un interesante fenómeno ecológico como es la dispersión de semillas por murciélagos y a grandes rasgos la sucesión ecológica en estos ecosistemas orinocenses; mediado alrededor de la instalación de refugios artificiales como tratamiento de restauración asistida (Figura 6-1). No obstante los largos períodos de monitoreo, las escalas temporales de los ecosistemas presentan períodos mucho más extensos, en los que se podría medir no solo el factor de traslado o cambio de refugios, sino un posible aumento en las poblaciones de murciélagos asociados a los refugios, de darse las condiciones ecológicas para ello. Considerando que la restitución como tal de las interacciones ecológicas es un proceso recubierto de mayor complejidad y que implica escalas temporales mayores a las abarcadas en el presente estudio.

Si bien son muy bajos los porcentajes de semillas que llegarían a una exitosa dispersión y establecimiento en medio del potrero, nuestros resultados apuntan a que este fenómeno efectivamente ocurre, aunque en contadas ocasiones. Ello no es suficiente para asegurar que se acelera la restauración ecológica, pero sí que se posibilitan eventos de dispersión que de otra manera tendrían aun más bajas probabilidades de ocurrir. Este tipo de fenómenos son los que permiten que a largo plazo se rompan las barreras que generan los estancamientos sucesionales en los ecosistemas.

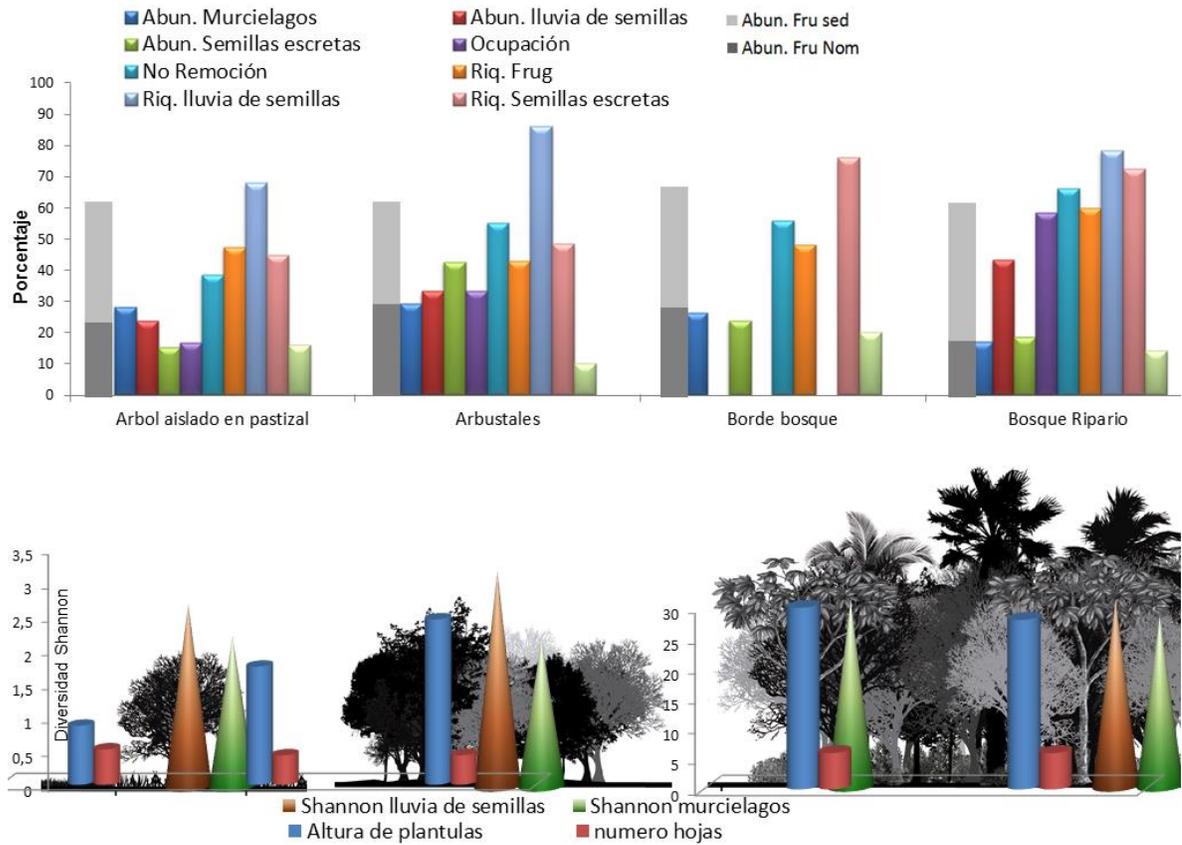


Figura 6-1: Diagrama de barras, resumen del comportamiento de los tipos de cobertura vegetal, con respecto a las variables medidas en toda la investigación. Datos superiores en porcentajes. Datos inferiores en Diversidad de Shannon.

La presente investigación es la primera en su tipo en estos ecosistemas y pionera para Colombia. Los ecosistemas orinocenses y sus formaciones de núcleos naturales a manera de matas de monte, son un escenario experimental perfecto para evaluar las hipótesis sobre el efecto de los murciélagos en la dispersión y establecimiento de semillas, así como la importancia de los refugios artificiales para atraer a este importante grupo de dispersores, en el proceso de regeneración natural de estos ambientes. Las sabanas de la altillanura orinocense tienen sus particularidades en términos climáticos y edáficos, que mantienen el equilibrio dinámico en el que actualmente se encuentran. Sorprende las altas diversidades y abundancias de semillas encontradas en las diferentes coberturas vegetales, y genera nuevos retos de investigación el entender cómo

los factores bióticos y abióticos propios de este ecosistema modelan la presencia, tamaño y ubicación de los bosques.

Las sabanas naturales son el resultado de varios factores ambientales que limitan la sucesión natural de la vegetación boscosa. Independientemente estos factores no son suficientes para evitar el desarrollo forestal, pero en combinación tienen un efecto adverso (Blydenstein 1967). En ese sentido, nuestros resultados, especialmente aquellos relacionados con las abundancias de semillas, preferencias de visita y ocupación de refugios por murciélagos frente a factores micro ambientales, sitios de instalación, orientación de las entradas, influencia del paisaje y tendencias generales de dispersión de semillas (limitado al estado de conservación de los ecosistemas), pueden ser equiparables a otros ecosistemas de tierras bajas neotropicales, donde se puedan encontrar o generar árboles aislados y núcleos de recuperación de bosque.

No obstante, algunas conclusiones que no son posibles de equiparar, frente a otros ecosistemas, son aquellas que responden a factores de escala puntual, como los relacionados con el establecimiento de plántulas. Se asocian directamente con los rasgos de historia de vida de cada una de las especies vegetales, lo cual determina su respuesta frente al comportamiento ambiental, micrombiental y las interacciones con los elementos ecológicos de cada ecosistema. Puntualmente se abordaron las preguntas de remoción y establecimiento con *C. engleriana* por ser una de las especies de importancia para la alimentación de varios murciélagos frugívoros, además de ser una especie arbórea y pionera, que tiene un mayor efecto positivo sobre la aceleración de la sucesión al ser generadora de dosel.

Adentrándonos en la dinámica de la sucesión ecológica de este ecosistema en particular, encontramos que la llegada de propágulos y semillas dispersadas por frugívoros voladores (aves y murciélagos) es cuantitativa y cualitativamente

importante, aun antes de instalar los refugios para murciélagos. La evaluación de estos tres tipos de cobertura, se realizó esperando obtener datos básicos del bosque a manera de información patrón, para ser comparada con la mata de monte y el árbol aislado como dos elementos atípicos de interés, inmersos en la matriz de sabanas y potreros.

El comportamiento de la diversidad de semillas bajo los árboles aislados es equiparable al que ocurre dentro del bosque, lo cual ratifica su importancia como fuente de semillas, mientras que es en las matas de monte, donde llega una mayor cantidad de semillas. Son estos parches o núcleos de bosque fundamentales para la recuperación del bosque. Sin embargo, es conocido que muchos de ellos continúan con el mismo tamaño al pasar de los años, y no se reporta crecimiento alguno en sus extensiones. ¿Qué está impidiendo el avance de la sucesión? Probablemente son los factores edáficos los que en el caso de estas sabanas orinocenses evitan el crecimiento y el avance del bosque, acompañado del efecto de fuegos estacionales, que eliminan las plántulas que logran establecerse en las zonas de sabanas y potreros.

Es probable que los porcentajes de éxito de ocupación y colonización de estos refugios no sean los esperados, pensando en la rapidez y efectividad del proceso de restauración ecológica; ello también puede tener relación con la disponibilidad natural de refugios en esta región, al ser una reserva con parches de bosque de buen tamaño y sin presiones de deforestación. Probablemente en escenarios de deforestación activa el desplazamiento y ahuyentamiento de fauna puede aumentar la colonización de refugios al convertirse ellos en un factor realmente limitante en el ecosistema. De esta manera, a la luz de los presentes resultados se requiere continuar con investigaciones más detalladas para incrementar la presencia de murciélagos y la colonización de los refugios artificiales en zonas deforestadas, esto ayudará a aumentar la llegada de semillas y así superar las principales barreras a la restauración (Kelm *et al.* 2008).

Sin embargo, se debe considerar que la falta de dispersión de semillas es sólo una de las barreras para la recuperación del bosque tropical en hábitats degradados (Holl 2008). No se debe suponer que únicamente mejorando la lluvia de semillas se facilitará la recuperación del bosque; considerando que muy pocas investigaciones se enfocan en la competencia de las plántulas con pastos o herbáceas (Meli 2003, Otsamo 2000, Peterson y Haines 2000, Holl y Quiros-Nietzen 1999), ya que factores como la depredación de semillas, herbivoría sobre plántulas y la competencia con pastos (Holl 1998), pueden ser factores letales en la regeneración. Se hace necesario medir la regeneración en términos de establecimiento de plántulas y supervivencia de las mismas, en diferentes especies de interés para la restauración ecológica, con rasgos de historia de vida útiles para la generación de dosel y síndromes zoocóricos para atraer dispersores. La presente investigación evaluó el comportamiento de *C. engleriana* como objeto de estudio, por su importancia para esta comunidad de murciélagos. Probablemente las respuestas de otros árboles pioneros se comportaran de manera similar frente a los factores ambientales o micro ambientales a escala local, aunque se deben considerar las particularidades de cada ecosistema.

Desde un análisis general la remoción y el establecimiento indican que es el borde de bosque el lugar en que las plántulas de *Cecropia engleriana* tienen más éxito, pero es la mata de monte la cobertura más prometedora para llevar semillas en medio del potrero. Es por ello que se recomienda a las personas o proyectos que deseen implementar refugios artificiales para murciélagos ubicarlos en fragmentos de bosque (matas de monte) no muy distantes de bosques fuente de semillas, pero utilizando el diseño con acceso lateral instalado en la periferia de dichos pequeños fragmentos, a manera de borde de bosque. Se debe estudiar a profundidad la calidad de los suelos y las características generales de los mismos, así como las especies invasoras o dominantes de las pasturas, que puedan estar afectando el establecimiento de las plántulas. No siempre la

remoción de pastos es una estrategia óptima, ya que los suelos desnudos se deshidratan con facilidad afectando las plántulas.

En el caso colombiano y en el neotropical en general, la situación ambiental es preocupante, nuestra labor desde la academia, implica tomar toda la información que nos brinda el ambiente y analizarla desde un nivel de comprensión ecosistémicos amplio, en pro de una urgente intervención para la recuperación de ecosistemas boscosos. Herramientas como los refugios artificiales para murciélagos se convierten en metodologías muy llamativas (Reid y Casallas-Pabón 2012) que pueden ser utilizadas a la par con la comunidad para la generación y seguimiento de programas locales de conservación de murciélagos, con el fin de eliminar los prejuicios y las supersticiones, que siguen determinando la relación entre los murciélagos y los seres humanos. La circulación de la información científica correcta alrededor del monitoreo de los refugios, es una de las principales oportunidades a considerar para la conservación de los murciélagos (Agnelli *et al.* 2011). Es fundamental generar una apropiación de la importancia de la Biodiversidad nacional en el grueso de la población, pues en última instancia la mayor barrera a la restauración ecológica son las decisiones de las comunidades y las voluntades políticas, sobre el manejo de los territorios y los ecosistemas, impregnado de fuertes conveniencias económicas, así como la falta de apropiación de la diversidad biológica por parte de las comunidades, tanto rurales como urbanas.

No se trata solo de la conservación de los murciélagos, se trata de una visión ecosistémica mas holística en la que se puedan identificar los mecanismos sencillos (tipo de suelo, época climática de siembra) o complejos (implementación de refugios artificiales para murciélagos) para poder acelerar los procesos de sucesión ecológica. La reconstrucción de la armonía entre el hombre y la naturaleza en nuestro país implica empezar por conocer las peculiaridades del medio en el cual nos corresponde vivir. Esto lleva a investigaciones científicas

independientes dirigidas a conocer la intrincada realidad natural y nuestro desenvolvimiento social y cultural. Ello puede hacerse dentro del marco de una concepción holística y sistémica que advierta sobre la inconveniencia de generalizar los conocimientos de un fragmento de la realidad a toda ella (Mora-Osejo y Fals-Borda 2004).

7. BIBLIOGRAFÍA

- ACOSTA, M., Y J. VARGAS-RÍOS, 2008. *El banco de semillas germinable (BSG)*. En: Vargas-Ríos, O. (Ed) Estrategias para la restauración ecológica del bosque altoandino. El caso de la Reserva Forestal Municipal de Cogua, Cundinamarca. pp. 251 – 265, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- AGNELLI P, MALTAGLIATI G, DUCCI L, CANNICCI S. 2011. *Artificial roosts for bats: education and research. The “be a bat’s friend” project of the Natural History Museum of the University of Florence*. *Hystrix Italian Journal of Mammalogy* 22:215–223.
- AGUILAR-GARAVITO, M., L.M. RENJIFO, J. PÉREZ-TORRES. 2014. *Seed dispersal by bats across four successional stages of a subandean landscape*. *Biota Colombiana* 15 (2): 85 – 101.
- AGUIRRE, L., 2007. *Historia natural, distribución y conservación de los murciélagos de Bolivia*. Editorial: Centro de Ecología y Difusión Simón I. Patiño. Santa Cruz, Bolivia.
- AGUIRRE, L.F., A. HERREL, R.V. DAMME, Y E. MATTHYSEN, 2003. *The implications of food hardness for diet in bats*. *Functional Ecology* 17: 201-212.
- AIDE, T.M., J.K. ZIMMERMAN, J.B. PASCARELLA, L. RIVERA, Y H. MARCANO-VEGA, 2000. *Forest Regeneration in a Chronosequence of Tropical Abandoned Pastures: Implications for Restoration Ecology*. *Restoration Ecology* 8: 328-338.
- AIDE, T.M., Y J. CAVELIER. 1994. *Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia*. *Restoration Ecology* 2:219–229.
- AKAIKE, H. 1973. "Information theory and an extension of the maximum likelihood principle", En: Petrov, B.N.; Csáki, F., 2nd International Symposium on Information Theory, Tsahkadsor, Armenia, USSR, September 2-8, 1971, Budapest: Akadémiai Kiadó, pp. 267–281.

- ALBERICO, M., C.A. SAAVEDRA-R., H. GARCÍA-PAREDES. 2005. *Murciélagos caseros de Cali (Valle del Cauca – Colombia)*. *Caldasia* 27(1): 117-126.
- ALTRINGHAM, J.D., T. MCOWAT, Y L. HAMMOND, 1998. *Bats: biology and behaviour*, Oxford University Press, USA.
- ANGULO S.R., J.A. RÍOS, M.M. DÍAZ. 2008. *Sphaeronycteris toxophyllum* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Mammalian Species* 814: 1-6.
- ARTEAGA, L., AGUIRRE, L. F., Y MOYA, M. I. 2006. *Seed Rain Produced by Bats and Birds in Forest Islands in a Neotropical Savanna*, *Biotropica*. 38(6): 718–724.
- AVILA-CABADILLA, L. STONER, K. HENRY, M. 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(6), 986-996.
- AVILA-FLORES R, MEDELLÍN RA. 2004. *Ecological, Taxonomic, and Physiological Correlates of Cave Use by Mexican Bats*. *Journal of Mammalogy* 85:675–687.
- BAIRD, A.B., J.K. BRAUN, M.A. MARES, J. C. MORALES, J. C. PATTON, C. Q. TRAN, J.W. BICKHAM. 2015. *Molecular systematic revision of tree bats (Lasiurini): doubling the native mammals of the Hawaiian Islands*. *Journal of Mammalogy*, GYV135.
- BAKER, R. J., 1956, *Mammals of Coahuila, Mexico*. University of Kansas Publications. Museum of Natural History, 9: 125-335.
- BARRERA-CATAÑO, J.I., Y C. VALDÉS-LÓPEZ, 2007. *Herramientas para abordar la restauración ecológica de áreas disturbadas en Colombia*. *Universitas Scientiarum* 12: 11 - 24.
- BENITEZ-MALVIDO, J., M. MARTÍNEZ-RAMOS, Y E. CECCON, 2001. *Seed rain vs. seed bank, and the effect of vegetation cover on the recruitment of tree seedlings in tropical successional vegetation*. *Dissertatione Botanicae* 346: 285–203.

- BENNETT, A.F., L.F. LUMSDEN, Y A.O. NICHOLLS, 1994. *Tree hollows as a resource for wildlife in remnant woodlands: spatial and temporal patterns across the northern plains of Victoria, Australia*. *Pacific Conservation Biology* 1: 222–235.
- BERG CC, ROSSELLI PF, DAVIDSON DW. 2005. *Cecropia*. *Flora Neotropica* 94:1–230.
- BIANCONI GV, MIKICH SB, TEIXEIRA SD, MAIA BHLNS. 2007. *Attraction of fruit-eating bats with essential oils of fruits: A potential tool for forest restoration*. *Biotropica* 39:136–140
- BLAKESLEY D, ELLIOTT S, KUARAK C, NAVAKITBUMRUNG P, ZANGKUM S, ANUSARNSUNTHORN V. 2002. *Propagating framework tree species to restore seasonally dry tropical forest: implications of seasonal seed dispersal and dormancy*. *Forest Ecology and Management* 164:31–38.
- BLYDENSTEIN J. 1967. *Tropical Savanna Vegetation of the Llanos of Colombia*. *Ecology* 48:1–15.
- BRADSHAW, A.D., 1984. *Technology Lecture: Land Restoration: Now and in the Future*. Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences 223: 1–23.
- BROWER, J. E. Y J. H. ZAR. 1984. *Field and laboratory methods for general ecology*. Wm. C. Brown Co. Dubuque, Iowa. 226 pp.
- BROWN, S., Y A.E. LUGO, 1994. *Rehabilitation of Tropical Lands: A Key to Sustaining Development*. *Restor Ecology* 2: 97-111.
- BURLAND, T.M., Y W. WORTHINGTON, 2001. *Seeing in the dark: molecular approaches to the study of bat populations*. *Biol. Rev.* 76: 389-409.
- CADOTTE, M. CARSCADDEN, K. Y MIROTCHEV, N. 2011. *Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services*. *Journal of Applied Ecology*. 48: 1079–1087

- CARDENAS-TORRES, M.A., 2006. *Estimación de la deforestación por cultivos ilícitos en la zona de reserva forestal del río Magdalena*. Revista Colombia forestal 9: 136 - 154.
- CARDOSO-DA SILVA, J.M., C. UHL, Y G. MURRAY, 1996. *Plant succession, landscape management, and the ecology of frugivorous birds in abandoned Amazonian pastures*. Conservation biology 10: 491–503.
- CARLSON W.P. Y ROOT R.B. 2000. *Herbivory and plant species coexistence: community regulation by an outbreaking phytophagous insect*. Ecological Monographs 70:73-99.
- CARRIÈRE, S. M., LETOURMY, P., Y MCKEY, D. B. 2002. *Effects of remnant trees in fallows on diversity and structure of forest regrowth in a slash-and-burn agricultural system in southern Cameroon*. Journal of tropical ecology, 18(03), 375-396.
- CASALLAS-PABÓN D, HOYOS-RODRÍGUEZ M, MUÑOZ-SABA Y, BAPTISTE LG, SALAS D. 2013. *Conservación de las cavernas en Santander*. Pages 57–62. En: Muñoz-Saba, y., i. González-Sánchez, y N. Calvo-Roa (eds)., 2013. Cavernas de Santander, Colombia: Guía de campo. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Instituto de Ciencias Naturales, Espeleocol, Federación Espeleológica de América Latina y del Caribe, Bogotá D.C, Colombia.
- CASALLAS-PABÓN, D. 2009. *Estratificación vertical y horario de actividad del ensamble de murciélagos en un bosque primario del trapecio Amazónico Colombiano*. Trabajo de grado en Biología. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia. 47p.
- CASTRO-LUNA A, SOSA V, CASTILLO-CAMPOS G. 2007. Bat diversity and abundance associated with the degree of secondary succession in a tropical forest mosaic in south-eastern Mexico. Animal Conservation. 10: 219–228.
- CECCON, E., P. HUANTE, Y J. CAMPO, 2003. *Effects of nitrogen and phosphorus*

- fertilization on the survival and recruitment of seedlings of dominant tree species in two abandoned tropical dry forests in Yucatán, Mexico. Forest Ecology and Management* 182: 387-402.
- CECCON, E., S. SÁNCHEZ, Y J. CAMPO, 2004. *Tree seedling dynamics in two abandoned tropical dry forests of differing successional status in Yucatán, Mexico: a field experiment with N and P fertilization. Plant Ecology* 170: 277–285.
- CHAPIN, F.S. 1980. *The Mineral Nutrition of Wild Plants. Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 233 – 260.
- CHAPMAN, C.A., 1995. *Primate seed dispersal: Coevolution and conservation implications. Evol. Anthropol.* 4: 74-82.
- CHAPMAN, C.A., L.J. CHAPMAN, A. ZANNE, Y M.A. BURGESS, 2002. *Does Weeding Promote Regeneration of an Indigenous Tree Community in Felled Pine Plantations in Uganda? Restor Ecology* 10: 408-415.
- CHAPMAN, C.A., Y D.A. ONDERDONK, 1998. *Forests without primates: Primate/plant codependency. Am. J. Primatol.* 45: 127-141.
- CHARLES-DOMINIQUE, P., 1986. *Inter-relations between frugivorous vertebrates and pioneer plants: Cecropia, birds and bats in French Guyana. En: Estrada, A. y T. H. Fleming (Eds). Frugivores and seed dispersal, pp. 119–135, The Netherlands.: Dr W. Junk Publishers, Dordrecht. P.119-135*
- CHAZDON, R. L. 2008. Beyond Deforestation: *Restoring Forests and Ecosystem Services on Degraded Lands. Science,* 320, 1458-1460. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1155365>
- COLEY PD, BRYANT JP, CHAPIN FS. 1985. *Resource Availability and Plant Antiherbivore Defense. Science* 230:895–899.
- COLLETT, D. 2003, *Modelling Survival Data in Medical Research.* Chapman & CRC Press. ISBN: 978-158-488-325-8.

- COLWELL, R. K. 2013. *EstimateS: Statistical estimation of richness and shared species from samples*. Versión 9. Consultado en: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- CONCEIÇÃO, G.M. DA; RUGGIERI, A.C.; SILVA, E.O.; GOMES, E.C.; ROCHE, H.M. 2011. Especies vegetales y síndromes de dispersión del área de protección ambiental municipal de Inhamum, Caxias, Maranhão, Brasil. *Ambi-Agua*, Taubaté, 6(2), p. 129-142. doi:10.4136/ambi-agua.190.
- CONNELL JH. 1971. *On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees*. Pages 298–312. *En: Den Boer, P. J. y Gradwell, G. (Eds), Dynamics of populations*. PUDOC.
- CONNELL, M.L. 1978. *Diversity in tropical rain forest and coral reefs*. *Science* (Washington, D.C.) 199:1302-1310.
- CORNEJO, F., Y JANOVEC, J. 2010. *Seeds of Amazonian plants*. Princeton University Press.
- CORTÉS-DELGADO Y SOSA, V. 2014. Do Bats Roost and Forage in Shade Coffee Plantations? A Perspective from the Frugivorous Bat *Sturnira hondurensis*. *Biotropica* 46(5): 624-632. DOI: 10.1111/btp.12142
- CORTÉS-PÉREZ F, LEÓN-SICARD TE. 2003. *Modelo conceptual del papel ecológico de la hormiga arriera (Atta laevigata) en los ecosistemas de sabana estacional (Vichada, Colombia)*. *Caldasia* 25:403–417.
- CRYAN, P. M., Y B. O. WOLF. 2003. *Sex differences in the thermoregulation and evaporative water loss of a heterothermic bat, Lasiurus cinereus, during its spring migration*. *Journal of Experimental Biology* 206:3381–3390.
- DE MORAES, L.F., J.M. ASSUMPCAO, T.S. PEREIRA, Y C. LUCHIARI, 2006. *Manual técnico para a restauração de áreas degradadas no estado do Rio de Janeiro*, Instituto de pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro.

- DEBUSSCHE M, ISENMANN P. 1994. *Bird-Dispersed Seed Rain and Seedling Establishment in Patchy Mediterranean Vegetation*. *Oikos* 69:414–426.
- DÍAZ M.M, LINARES GARCÍA V.H. 2012. *Refugios naturales y artificiales de Murciélagos (Mammalia: Chiroptera) en la selva baja en el Noroeste de Perú*. *Gayana (Concepción)* 76:117–130.
- DIRZO R. 1984. *Herbivory, a phytocentric overview*. En: Dirzo R. y Sarukhan J. (Eds). *Perspectives in plant population biology*, pp. 279-289, Sinauer Assoc. Inc. Publ., Sunderland, Mass, USA.
- DUCHAMP, J.E. SPARKS, D.W. SWIHART, R.K. 2010. *Exploring the “nutrient hot spot” hypothesis at trees used by bats*. *J. Mammal.* 91. 48-53
- DUMONT, E.R., 2003. *Bats and fruit: an ecomorphological approach*. En: Kunz, T.H. y M.B. Fenton (Eds). *Bat Ecology*. pp. 398–429, The University of Chicago, Chicago y Londres.
- DUNCAN R.S, CHAPMAN C.A. 1999. *Seed dispersal and potential forest succession in abandoned agriculture in tropical Africa*. *Ecological Applications* 9:998–1008.
- EL ESPECTADOR. 2017. Los ocho puntos críticos de la deforestación en Colombia. Periódico EL ESPECTADOR. Sección Medio Ambiente. 1 Jun 2017 - 1:41PM. Bogotá D.C. Colombia. Disponible en: <http://www.elespectador.com/noticias/medio-ambiente/los-ocho-puntos-criticos-de-la-deforestacion-en-colombia-articulo-696457>
- ESBÉRARD, C.E.L., Y MOREIRA, S.C. 2006. *Second record of *Lasiurus ega* (Gervais) (Mammalia, Chiroptera, Vespertilionidae) over the south Atlantic. Brazilian*. *Journal of Biology*, 66(1A), 185-186.
- ESTRADA A, COATES-ESTRADA R. 2002. *Bats in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat-island at Los Tuxtlas, Mexico*. *Biological Conservation* 103:237–245.

- ESTRADA-VILLEGAS, S., J. PÉREZ-TORRES, P. STEVENSON 2010. *Ensamble de murciélagos en un bosque subandino colombiano y análisis sobre la dieta de algunas especies*. Mastozoología Neotropical 17(1): 31-41.
- ESTRADA-VILLEGAS, S., J. PÉREZ-TORRES, P. STEVENSON. 2007. *Dispersión de semillas por murciélagos en un borde de bosque montano*. Ecotropicos 20(1): 1–14.
- ETTER A, MCALPINE C, POSSINGHAM H. 2008. *Historical Patterns and Drivers of Landscape Change in Colombia since 1500: A Regionalized Spatial Approach*. Annals of the Association of American Geographers 98:2–23.
- ETTER, A. Y P. J. BOTERO. 1990. *La actividad edáfica de hormigas (Atta laevigata) y su relación con la dinámica sabana/bosque en los Llanos Orientales (Colombia)*. Colombia Amazónica 4: 77-95.
- EVELYN, D.J., STILES, D.A. 2003. *Roosting requirements of two frugivorous bats (Sturnira liliium and Artibeus intermedius) in fragmented neotropical forest*. Biotropica 35. 405-418.
- EVELYN, M.J., 2002. *Ecological consequences of forest fragmentation: bats and birds in human-dominated landscapes*. Ph. D. dissertation. Stanford University, Stanford, California.
- FARIA, D. 2006. *Phyllostomid bats of a fragmented landscape in the north-eastern Atlantic forest, Brazil*. Journal of Tropical Ecology 22: 531-542
- FEINSINGER, P. 2001. *Designing field studies for diversity conservation*. Island, Washington D.C., EEUU.p216.
- FERRARA, F. J., Y LEBERG, P. L. 2005. *Characteristics of positions selected by day-roosting bats under bridges in Louisiana*. Journal of Mammalogy, 86(4), 729-735.
- FERREIRA, G. A., MELO, C. 2016. *Artificial roosts as seed dispersal nuclei in a cerrado área in Triangulo mineiro, Brazil*. Bioscience Journal. Vol 32, pag 514-523.

- FINEGAN, B., 1984. *Forest succession*. Nature 312: 109-114.
- FLAQUER, C., PUIG-MONTSERRAT, X., LÓPEZ-BAUCELLS, A., TORRE, I., FREIXAS, L., MAS, M., Y ARRIZABALAGA I BLANCH, A. 2014. *Could overheating turn bat boxes into death traps*. *Barbastella*, 7, 46-53.
- FLEMING, T.H., 1988. *The short-tailed fruit bat: a study in plant-animal interactions*, University of Chicago Press.p.370.
- FLEMING, T.H., 1991. *The relationship between body size, diet, and habitat use in frugivorous bats, genus Carollia (Phyllostomidae)*. *Journal of Mammalogy* 72: 493–501.
- FLEMING, T.H., 2005. *The relationship between species richness of vertebrate mutualists and their food plants in tropical and subtropical communities differs among hemispheres*. *Oikos* 111: 556–562.
- FLEMING, T.H., V.J. SOSA, 1994. *Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants*. *Journal of Mammalogy* 75: 845–851.
- FLEMING, T.H., Y E.R. HEITHAUS, 1981. *Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forests*. *Biotropica* 13: 45–53.
- FLEMING, T.H., Y E.R. HEITHAUS, 1986. *Seasonal Foraging Behavior of the Frugivorous Bat Carollia perspicillata*. *Journal of Mammalogy* 67: 660-671.
- FLORES-SALDAÑA, M.G. 2008. *Estructura de las comunidades de murciélagos en un gradiente ambiental en la Reserva de la Biosfera y Tierra Comunitaria de Origen Pilon Lajas, Bolivia*. *Mastozoología Neotropical*, 15 (2): 309-322
- FOLGARAIT PJ, DAVIDSON DW. 1994. *Antiherbivore Defenses of Myrmecophytic Cecropia under Different Light Regimes*. *Oikos* 71:305–320.
- FRAGOSO, J.M., K.M. SILVIUS, Y J.A. CORREA, 2003. *Long-distance seed dispersal by tapirs increases seed survival and aggregates tropical trees*. *Ecology* 84: 1998–2006.
- FRAGOSO, J.M.V., Y J.M. HUFFMAN, 2000. *Seed-Dispersal and Seedling*

- Recruitment Patterns by the Last Neotropical Megafaunal Element in Amazonia, the Tapir*. *Journal of Tropical Ecology* 16: 369-385.
- FRANCO-QUIMBAY J, ROJAS-ROBLES R. 2015. *Frugivoría y dispersión de semillas de la palma Oenocarpus bataua en dos regiones con diferente estado de conservación*. *Actualidades Biológicas* 37:273–285.
- FUENTES, M. 2000. *Frugivory, seed dispersal and plant community*. *Ecology*, 15(12).
- GALINDO-GONZÁLEZ, J., 1998. *Dispersión de semillas por murciélagos: su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical*. *Acta Zoológica Mexicana* 73: 57–74.
- GALINDO-GONZÁLEZ, J., S. GUEVARA, Y V.J. SOSA, 2000. *Bat- and Bird-Generated Seed Rains at Isolated Trees in Pastures in a Tropical Rainforest*. *Conservation Biology* 14: 1693-1703.
- GALINDO-GONZÁLEZ, J., Y SOSA, V. J. 2003. *Frugivorous bats in isolated trees and riparian vegetation associated with human-made pastures in a fragmented tropical landscape*. *The Southwestern Naturalist*, 48(4), 579-589.
- GALVIS-VERGARA, G., J. MOJICA-CORSO, F. PROVENZANO-RIZZI, C. LASSOALCALA, D. TAPHORN, R. ROYERO, C. CASTELLANOS-CASTILLO, A.I. SANABRIA-OCHOA, P. VICTORIA-DAZA, Y I.C. BELTRÁN, 2007. *Peces de la Orinoquia colombiana con énfasis en especies de interés ornamental generales: Sanabria-Ochoa AI, Victoria-Daza P. Beltrán IC*). Instituto Colombiano de Desarrollo Rural INCODER y Universidad Nacional de Colombia.
- GARCÍA, D., Y RAMÓN OBESO, J. 2003. *Facilitation by herbivore-mediated nurse plants in a threatened tree, Taxus baccata: local effects and landscape level consistency*. *Ecography*, 26(6), 739-750.
- GARDNER, A. L. (Ed). 2008. *Mammals of South America: Marsupials, xenarthrans, shrews, and bats*. University of Chicago Press. p.690.

- GARWOOD NC. 1989. *Tropical soil seed banks: a review. Ecology of soil seed banks*:149–209.
- GIANNINI N, KALKO E. 2004. *Trophic structure in a large assemblage of phyllostomid bats in Panama. Oikos*, 105(2), 209-220.
- GORCHOV, D.L., F. CORNEJO, C. ASCORRA, M. JARAMILLO. 1993. *The role of seed dispersal in the natural regeneration of rain forest after strip-cutting in the Peruvian Amazon. Plant Ecology* 107: 339–349.
- GRIME, J.P., 1977. *Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. Am. Nat.* 111: 1169 -1194
- GUARIGUATA, M.R., R. RHEINGANS, Y F. MONTAGNINI, 1995. *Early woody invasion under tree plantations in Costa Rica: implications for forest restoration. Restoration Ecology* 3: 252–260.
- GUEVARA, S., J. LABORDE, Y G. SANCHEZ-RIOS, 2004. *Rain Forest Regeneration beneath the Canopy of Fig Trees Isolated in Pastures of Los Tuxtlas, Mexico. Biotropica* 36: 99-108.
- GUEVARA, S., J. MEAVE, P. MORENO-CASASOLA, Y J. LABORDE. 1992. *Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in Neo-tropical pastures. Journal of Vegetation Science* 3:655–664.
- GUEVARA, S., S.E. PURATA, Y E. MAAREL, 1986. *The role of remnant forest trees in tropical secondary succession. Plant Ecology* 66: 77–84.
- GUEVARA, S., Y J. LABORDE, 1993. *Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. Plant Ecology* 107-108: 319-338.
- GUTIÉRREZ-GRANADOS G, DIRZO R. 2009. *Remoción de semillas, herbivoría y reclutamiento de plántulas de Brosimum alicastrum (Moraceae) en sitios con manejo forestal contrastante de la selva maya, Quintana Roo, México.*

- Boletín de la Sociedad Botánica de México:51–58.
- HARMS, K.E., S.J. WRIGHT, O. CALDERÓN, A. HERNÁNDEZ, Y E.A. HERRE, 2000. *Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest*. *Nature* 404: 493–495.
- HEDEKER, D Y GIBBONS, 2006. *R. Longitudinal Data analysis. Wiley Series in Probability and Statistics*. ISBN: 978-0-47 1-42027-9.
- HEER, K., L. ALBRECHT, Y E.K.V. KALKO, 2010. *Effects of ingestion by neotropical bats on germination parameters of native free-standing and strangler figs (Ficus sp., Moraceae)*. *Oecologia* 163: 425-435.
- HEIP, C.H.R., P.M.J. HERMAN, K. SOETAERT. 1998. *Indices of diversity and evenness*. *Oceanis*, 24 (4): 61-87.
- HENRY, M., Y JOUARD, S. 2007. *Effect of Bat Exclusion on Patterns of Seed Rain in Tropical Rain Forest in French Guiana*. *Biotropica*, 39(4), 510–518.
- HERNÁNDEZ, D. 2012. *Caracterización de la lluvia de semillas generada en diferentes coberturas vegetales en el piedemonte de los llanos orientales, en san Martín, meta, Colombia*. Tesis de grado para obtener título de biólogo. Universidad Nacional de Colombia - Bogotá
- HERNÁNDEZ-LADRÓN DE GUEVARA, I., ROJAS-SOTO, O., LÓPEZ-BARRERA, F., PUEBLA-OLIVARES, F., Y DÍAZ-CASTELAZO, C. 2012. *Dispersión de semillas por aves en un paisaje de bosque mesófilo en el centro de Veracruz, México: Su papel en la restauración pasiva*. *Revista Chilena de Historia Natural*, 85, 89–100.
- HERRERA, C.M., 2002. *Seed dispersal by vertebrates*. En: Herrera C.M. y O. Pellmyr (Eds). *Plant–Animal Interactions: An evolutionary approach*. pp. 185–208.
- HILL, M.O. 1973. *Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences*. *Ecology*, 54: 427-432.

- HOLL, K. D. 2002. *Long-term vegetation recovery on reclaimed coal surface mines in the eastern USA*. Journal of Applied Ecology, 39(6), 960-970.
- HOLL, K. D. ZAHAWI, R. STOUT V, REID.L. 2012. *Does restoring tropical forest using an applied nucleation approach enhance habitat heterogeneity and seedling recruitment?*. Conference: 97th ESA Annual Convention 2012.
- HOLL, K.D. 1999. *Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned tropical pastures: seed rain, seed germination, microclimate and soil*. Biotropica 31 229-242.
- HOLL, K.D., 1998. *Do bird perching structures elevate seed rain and seedling establishment in abandoned tropical pasture?*. Restor Ecology 6: 253-261.
- HOLL, K.D., 2008. *Are There Benefits of Bat Roosts for Tropical Forest Restoration?* Conservation Biology 22: 1090.
- HOLL, K.D., M.E. LOIK, E.H. LIN, Y I.A. SAMUELS, 2000. *Tropical montane forest restoration in Costa Rica: overcoming barriers to dispersal and establishment*. Restoration Ecology 8: 339–349.
- HOLL, K.D., Y E. QUIROS-NIETZEN, 1999. *The effect of rabbit herbivory on reforestation of abandoned pasture in southern Costa Rica*. Biological Conservation 87: 391-395.
- HOLL, K.D., Y M.E. LULOW, 1997. *Effects of Species, Habitat, and Distance from Edge on Post-dispersal Seed Predation in a Tropical Rainforest*. Biotropica 29: 459-468.
- HOOPER, D. U., CHAPIN, F. S., EWEL, J. J., HECTOR, A., INCHAUSTI, P., LAVOREL, S., ... Y SCHMID, B. 2005. *Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge*. Ecological monographs, 75(1), 3-35.
- HOPKINS, M.S., Y A.W. GRAHAM, 1983. *The species composition of soil seed banks beneath lowland tropical rainforests in North Queensland, Australia*. Biotropica 15: 90–99.

- HOWE, H.F., J. SMALLWOOD. 1982. *Ecology of seed dispersal*. Annual Review of Ecology and Systematics. 13: 201-228.
- HOWE, H.F. 1984. Constraints on the Evolution of Mutualisms. The American Naturalist. 123(6):764-777.
- HOWE, H.F., 1984. *Implications of seed dispersal by animals for tropical reserve management*. Biological Conservation 30: 261–281.
- HOWE H.F. 1990. *Seed dispersal by birds and mammals: Implications for seedling demography*. En: Bawa K.S. y Handley M. (Eds). Reproductive Ecology of tropical forest plants, pp. 191-218, UNESCO and Parthenon Publishing Group, Paris.
- HUBBELL, S. P., FOSTER, R. B., O'BRIEN, S. T., HARMS, K. E., CONDIT, R., WECHSLER, B.Y DE LAO, S. L. 1999. *Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest*. Science, 283(5401), 554-557.
- IUDICA, C.A., Y F.J. BONACCORSO, 1997. *Feeding of the bat, Sturnira lilium, on fruits of Solanum riparium influences dispersal of this pioneer tree in forests of northwestern Argentina*. Studies on Neotropical Fauna and Environment 32: 4–6.
- JANOS, D.P., 1980. *Mycorrhizae influence tropical succession*. Biotropica 12: 56–64.
- JANSON, C.H., 1983. *Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a neotropical forest*. Science 219: 187.
- JANZEN DH. 1970. *Herbivores and the number of tree species in tropical forests*. American Naturalist 104:501-528.
- JANZEN DH. 1970. *Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests*. The American Naturalist 104:501–528.

- JANZEN, D. H., MILLER, G. A., HACKFORTH-JONES, J., POND, C. M., HOOPER, K., Y JANOS, D. P. 1976. *Two Costa Rican bat-generated seed shadows of Andira inermis (Leguminosae)*. Ecology, 57(5), 1068-1075.
- JANZEN, D.H., 1971. *Seed Predation by Animals*. Annual Review of Ecology and Systematics 2: 465-492.
- JORDANO P., GARCÍA C., GODOY J.A. Y GARCÍA-CASTAÑO J.L. 2007. *Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns*. Proceedings of the National Academy of Sciences 104: 3278-3282.
- KALKO E.K. 1998. *Organization and diversity of tropical bat communities through space and time*. Zoology: Analysis of Complex Systems, 101(4), 281-297.
- KALKO, E.K., 1997. *Diversity in tropical bats*. En: Tropical biodiversity and systematics: proceedings of the International Symposium on Biodiversity and Systematics in Tropical Ecosystems, Bonn 2-7 May 1994. p. 13.
- KALKO, E.K., C.O. HANDLEY. 2001. *Neotropical bats in the canopy: diversity, community structure, and implications for conservation*. Plant Ecology, 153: 319-333
- KALKO, E.K., D. FRIEMEL, C.O. HANDLEY JR., H.U. SCHNITZLER. 1999. *Roosting and Foraging Behavior of Two Neotropical Gleaning Bats, Tonatia silvicola and Trachops cirrhosus (Phyllostomidae)*. Biotropica 31(2): 344-353
- KALKO, E.K., J. HANDLEY, D. HANDLEY. 1996. *Organization, diversity and long-term dynamics of a Neotropical bat community*. En: CODY ML, SMALLWOOD JA (Eds.). Long-term studies of vertebrate communities. Academic Press. San Diego, U.S.A. 504-555.
- KALKO, E.K.V., Y M.A. CONDON, 1998. *Echolocation, olfaction and fruit display: how bats find fruit of flagellichorous cucurbits*. Functional Ecology 12: 364-372.
- KAPOS, V., 1989. *Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon*. Journal of tropical Ecology 5: 173-185.

- KELM, D., WIESNER, K., VON HELVERSEN, O. 2008. *Effects of Artificial Roosts for Frugivorous Bats on Seed Dispersal in a Neotropical Forest Pasture Mosaic*. Conservation biology, Vol 22 No 3. 733 – 741 pp.
- KELM, D.H. 2014. Not every box makes a suitable bat roost for supporting forest recovery-Reply to Reid et al. 2013. Biological Conservation 170: 329.
- KUNZ, T.H., Y L.F. LUMSDEN, 2003. *Ecology of cavity and foliage roosting bats*. En: Kunz, T.H. y M.B. Fenton (Eds.). Bat ecology. pp. 156-189, Illinois: University of Chicago Press.
- KURTA, A. Y LEHR, G. C., 1995, *Lasiurus ega*. Mammalian Species, 515: 1-7.
- KWIECINSKI, G.G. 2006. *Phyllostomus discolor*. Mammalian Species, 801: 1-11.
- LAL, R., 1987. *Tropical ecology and physical edaphology*, New York.: John Wiley and Sons.
- LEITAO, F.H., M.C. MARQUES, Y E. CECCON, 2010. *Young restored forests increase seedling recruitment in abandoned pastures in the Southern Atlantic rainforest*. Rev. Biol. Trop 58: 1271–1282.
- LEOPOLD, A. 1933. *Game management*. John Wiley, New York. 481 pp.
- LEVEY, D.J., W.R. SILVA, Y M. GALETTI, 2002. *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution, and conservation*, CABI.
- LEWIS SE. 1995. *Roost fidelity of bats: a review*. Journal of Mammalogy 76:481–496.
- LIM, B., M.D. ENGSTROM, F.A. REID, N.B. SIMMONS, R.S. VOSS, D.W. FLECK. 2010. *A new species of Peropteryx (Chiroptera: Emballonuridae) from western Amazonia with comments on phylogenetic relationships within the genus*. American Museum Novitates 3686:1-20
- LINARES, O. J. 1998. *Mamíferos de Venezuela*. Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela. Caracas. Venezuela.

- LINDNER, A., W. MORAWETZ. 2006. *Seed dispersal by frugivorous bats on landslides in a montane rain forest in Southern Ecuador*. *Chiroptera Neotropical*. 1: 232-237.
- LOBOVA, T., C. GEISELMAN, Y A. MORI, 2009. *Seed dispersal by bats in the Neotropics* 1st ed., Bronx N.Y.: New York Botanical Garden. 471 pp.
- LOIK, M.E., Y K.D. HOLL, 1999. *Photosynthetic Responses to Light for Rainforest Seedlings Planted in Abandoned Pasture, Costa Rica*. *Restor Ecology* 7: 382-391.
- LOPEZ, J., Y C. VAUGHAN, 2004. *Observations on the role of frugivorous bats as seed dispersers in Costa Rican secondary humid forests*. *Acta Chiropterologica* 6: 111-119.
- LUBCHENCO, J. 1978. *Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities*. *American Naturalist*. 112:23-39.
- LUMSDEN, L.F., A.F. BENNETT, Y J.E. SILINS, 2002. *Selection of roost sites by the lesser long-eared bat (*Nyctophilus geoffroyi*) and Gould's wattled bat (*Chalinolobus gouldii*) in south-eastern Australia*. *J. Zoology* 257: 207-218.
- MAGURRAN, A.E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell, Oxford, United Kingdom. 2004.
- MAGURRAN, A. E. 2005. *Species abundance distributions: pattern or process?*. *Functional Ecology*, 19(1), 177-181.
- MALAGÓN-CASTRO, D., 2003. *Ensayo Sobre Tipología De Suelos Colombianos - Énfasis En Génesis Y Aspectos Ambientales*. *Revista academia Colombiana de Ciencias*. 27: 319-341.
- MANTILLA-MELUK, H Y MONTENEGRO, O. 2016. *Nueva especie de Lonchorhina (Chiroptera: Phyllostomidae) de Chiribiquete, Guayana colombiana*.

- Revista Biodiversidad Neotropical. 6(2), 171-187.
- MARQUIS R.J. 1984. *Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant*. Science 226:537-539.
- MARTÍNEZ-GARZA C, OSORIO-BERISTAIN M, VALENZUELA-GALVÁN D, NICOLÁS-MEDINA A. 2011. *Intra and inter-annual variation in seed rain in a secondary dry tropical forest excluded from chronic disturbance*. Forest Ecology and Management 262:2207–2218.
- MARTÍNEZ-GARZA, C., Y GONZÁLEZ-MONTAGUT, R. 1999. *Seed rain from forest fragments into tropical pastures in Los Tuxtlas, Mexico*. Plant Ecology, 145(2), 255-265.
- MATÍAS, L., R. ZAMORA, I. MENDOZA, Y J.A. HÓDAR, 2010. *Seed Dispersal Patterns by Large Frugivorous Mammals in a Degraded Mosaic Landscape*. Restoration Ecology 18: 619-627.
- MCALPINE, C., CATTERALL, C. P., NALLY, R. M., LINDENMAYER, D., REID, J. L., HOLL, K. D. Y SEABROOK, L. 2016. *Integrating plant-and animal-based perspectives for more effective restoration of biodiversity*. Frontiers in Ecology and the Environment, 14(1), 37-45.
- MCCRACKEN, G.F., L.F. LUMSDEN, Y T.H. KUNZ, 2006. *Roosting ecology and population biology*. Functional and evolutionary ecology of bats.179.
- MCCULLOCH, E.S. TELLO, J. WHITEHEAD, A, ROLÓN-MENDOZA, C.M. MALDONADO-RODRÍGUEZ M.C., & STEVENS, R.D. Fragmentation of Atlantic Forest has not affected gene flow of a widespread seed-dispersing bat. Molecular ecology, 2013;22(18), 4619-4633.
- MCDONOUGH, M.M., B.K. LIM, A.W. FERGUSON, C.M. BROWN, S.F. BURNEO, L.K. AMMERMAN. 2011. *Mammalia, Chiroptera, Emballonuridae, Peropteryx leucoptera* Peters, 1867 and *Peropteryx pallidoptera*, Lim, Engstrom, Reid, Simmons, Voss y Fleck, 2010: Distributional range extensions in Ecuador. Check List 6(4):639-643

- MEDELLÍN, R.A., M. EQUIHUA, A. AMIN. 2000. *Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in neotropical rainforests*. Conservation Biology, 6: 1666-1675.
- MEDELLIN, R.A., Y O. GAONA, 1999. *Seed dispersal by bats and Birds in Forest and Disturbed Habitats of Chiapas, Mexico*. Biotropica. 31: 478–485.
- MELI, P., 2003. *Restauración ecológica de bosques tropicales. Veinte años de investigación académica*. Interciencia 28: 581–589.
- MELO, O. LÓPEZ, L. MELO, S. 2007. *Diseño de Experimentos (Métodos y aplicaciones)*. Universidad Nacional de Colombia.. ISBN: 978-958-701-815-8.
- MERING, E.D., Y CHAMBERS, C.L. 2014. *Thinking outside the box: a review of artificial roosts for bats*. Wildlife Society Bulletin, 38(4), 741-751.
- MIRITI, M.N., 1998. *Regeneração florestal em pastagens abandonadas na Amazonia Central: competição, predação, e dispersão de sementes*. Floresta Amazonica: Dinamica, Regeneração E Manejo.179–191.
- MOLINARI, J., 1993. *El mutualismo entre frugívoros y plantas en las selvas tropicales: aspectos paleobiológicos, autoecologías, papel comunitario*. Acta Biológica Venezolana. 14: 1–44.
- MOLINARI, J., BUSTOS, X.E., BURNEO, S.F., CAMACHO, M.A., MORENO, S.A., & FERMIN, G. 2017. *A new polytypic species of yellow-shouldered bats, genus Sturnira (Mammalia: Chiroptera: Phyllostomidae), from the Andean and coastal mountain systems of Venezuela and Colombia*. Zootaxa, 4243(1), 75-96.
- MONASTERIO M. 1970. *Ecología de las sabanas de América Tropical II. Caracterización ecológica del clima en los Llanos de Calabozo, Venezuela*. Revista Geográfica 21:5–38.

- MORA-OSEJO Y FALS-BORDA. 2004. *La superación del eurocentrismo enriquecimiento del saber sistémico y endógeno sobre nuestro contexto tropical*. Polis. Revista Latinoamericana, (7).
- MORENO CE. 2001. *Manual de métodos para medir la biodiversidad*. M&T–Manuales y Tesis SEA, Vol. 1. CYTED, Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA), UNESCO. Zaragoza, España. 84 pp.
- MORENO, C.E., BARRAGÁN, F., PINEDA, E., & PAVÓN, N.P. 2011. *Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas*. Revista mexicana de biodiversidad, 82(4), 1249-1261
- MORENO-MOSQUERA, E., *Efecto de los murciélagos sobre la germinación de las semillas de los frutos que consumen*. Tesis de Maestría no publicada, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias. Bogota. D.C: Universidad Nacional de Colombia.
- MORRISON, D.W., 1980. *Foraging and Day-Roosting Dynamics of Canopy Fruit Bats in Panama*. Journal of Mammalogy 61: 20-29.
- MULLER-LANDAU, H.C., S.J. WRIGHT, O. CALDERÓN, S.P. HUBBELL, R.B. FOSTER, D.J. LEVEY, W.R. SILVA, Y M. GALETTI, 2002. *Assessing recruitment limitation: concepts, methods and case-studies from a tropical forest*. En: Levey, D. J., Silva, W. R. y Galetti, M. (Eds.). Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution, and conservation. pp. 35–53, Wallingford.: CABI Publishing.
- MUÑOZ-SABA Y, HOYOS-RODRÍGUEZ M, CASALLAS-PABÓN D, CALVO-ROA N. 2013. *Murcielagos (Orden Chiroptera)*. Pages 57–62. Muñoz-Saba, y., I. González-Sánchez, y N. Calvo-Roa (Eds.), 2013. Cavernas de Santander, Colombia: Guía de campo. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Instituto de Ciencias Naturales, Espeleocol, Federación Espeleológica de América Latina y del Caribe, Bogotá D.C, Colombia.

- MURTAGH, F., P. LEGENDRE. 2014. *Ward's hierarchical agglomerative clustering method: which algorithms implement Ward's criterion?* Journal of Classification. 31: 274-295.
- MUSCARELLA, R., & FLEMING, T. H. 2007. *The role of frugivorous bats in tropical forest succession.* Biological Reviews, 82(4), 573-590.
- MAVDT. 2013. "Colombia revela su primera tasa anual de deforestación" .[Medio electrónico] Bogotá D.C. Colombia. Disponible en: <https://www.minambiente.gov.co/index.php/component/content/article?id=1236:el-uso-sostenible-de-los-bosques-prioridad-de-minambiente-531>
- NAGORSEN, D.W., Y R.L. PETERSON, 1980. *Mammal collector's manual*, Royal Ontario Museum of Zoology.
- NARANJO, L.G., J.D. AMAYA. 2009. *Plan Nacional de las especies migratorias. Diagnóstico e identificación de acciones para la conservación y el manejo sostenible de las especies migratorias de la biodiversidad en Colombia.* Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial, WWF - Colombia. Bogotá. Colombia. 214 p.
- NARANJO, M.E., C. RENGIFO, Y P.J. SORIANO, 2003. *Effect of ingestion by bats and birds on seed germination of Stenocereus griseus and Subpilocereus repandus (Cactaceae).* J. Trop. Ecol. 19: Available at: http://www.journals.cambridge.org/abstract_S0266467403003031.
- NATHAN, R. HORN, H.S., CHAVE, J., LEVIN, S.A. 2002. *Seed dispersal and frugivory: Ecology, Evolution and Conservation.* Pag 69 – 82.
- NEPSTAD, D., C. UHL, E.A. SERRAO, Y A.B. ANDERSON, 1990. *Surmounting barriers to forest regeneration in abandoned, highly degraded pastures: a case study from Paragominas, Pará, Brazil.* En: Anderson, A.B. (Ed). Alternatives to deforestation. pp. 215-229, New York, NY, USA.: Columbia University Press.
- NEPSTAD, D.C., C. UHL, C.A. PEREIRA, Y J.M.C.D. SILVA, 1996. *A Comparative*

- Study of Tree Establishment in Abandoned Pasture and Mature Forest of Eastern Amazonia*. *Oikos* 76: 25-39.
- NEPSTAD, D.C., C. UHL, Y E.A. SERRAO, 1991. *Recuperation of a degraded Amazonian landscape: forest recovery and agricultural restoration*. *Ambio* 20: 248–255.
- NOTMAN E. Y GORCHOV D.L. 2001. *Variation in post-dispersal seed predation in mature Peruvian lowland tropical forest and fallow agricultural sites*. *Biotropica* 33:621-636.
- OROZCO-SEGOVIA, A., GONZÁLEZ-ZERTUCHE, L., MENDOZA, A., Y OROZCO, S. 1996. *A mathematical model that uses Gaussian distribution to analyze the germination of Manfreda brachystachya (Agavaceae) in a thermogradient*. *Physiologia Plantarum*, 98(3), 431-438.
- OROZCO-SEGOVIA, A., SÁNCHEZ-CORONADO, M. E., Y VÁZQUEZ-YANES, C. 1993. *Effect of maternal light environment on seed germination in Piper auritum*. *Functional Ecology*, 395-402.
- ORTIZ-RAMÍREZ, D., LORENZO, C, NARANJO, E, LEÓN-PANIAGUA, L. 2006. *Selección de refugios por tres especies de murciélagos frugívoros (Chiroptera: Phyllostomidae) en la Selva Lacandona*. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 77: 261-270. Chiapas, México.
- OTERO-ARNAIZ, A., CASTILLO, S., WEAVER, J., Y IBARRA-MANRÍQUEZ, G. 1999. *Isolated Pasture Trees and the Vegetation under their Canopies in the Chiapas Coastal Plain, Mexico*. *Biotropica*, 31(2), 243-254.
- OTSAMO, R., 2000. *Secondary forest regeneration under fast-growing forest plantations on degraded Imperata cylindrica grasslands*. *New Forests* 19: 69–93.
- PARDO, A. & J.O. RANGEL-CH. Mamíferos de la Orinoquia. En: Rangel-Ch (ed). *Colombia Diversidad Biótica XIV*. Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de

- Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C. Colombia. 2014; Pp. 751-784.
- PEÑA, D. 2002. *Análisis de datos multivariantes*. McGraw Hill. ISBN: 978-844-813-610-9.
- PEÑUELA-SALGADO M, PÉREZ-TORRES J. 2015. *Environmental and spatial characteristics that affect roost use by seba's short-tailed bat (Carollia perspicillata) in a colombian cave*. Journal of Cave and Karst Studies 77:160.
- PEREYRA, L.C., Y MORENO, C.E. 2013. *Divide y vencerás: revisión de métodos para la partición de la diversidad regional de especies en sus componentes alfa y beta*. Revista chilena de historia natural, 86(3), 231-240.
- PETERSON, C.J., Y B.L. HAINES, 2000. *Early Successional Patterns and Potential Facilitation of Woody Plant Colonization by Rotting Logs in Premontane Costa Rican Pastures*. Restor Ecology 8: 361-369.
- PINTO-GÓMEZ, A. 2013. *Caracterización de la lluvia de semillas mediada por aves en bosques y sabanas del pie de monte llanero colombiano*. Tesis de grado para obtener título de biólogo. Universidad Nacional de Colombia - Bogotá
- PONCE, A.M., GRILLI, G., Y GALETTO, L. 2012. *Frugivoría y remoción de frutos ornitócoros en fragmentos del bosque chaqueño de Córdoba (Argentina)*, 33(1), 33–41.
- POSADA, J.M., T.M. AIDE, Y J. CAVELIER, 2000. *Cattle and Weedy Shrubs as Restoration Tools of Tropical Montane Rainforest*. Restor Ecology 8: 370-379.
- PUYRAVAUD, J. P., DUFOUR, C., Y ARAVAJY, S. 2003. *Rain forest expansion mediated by successional processes in vegetation thickets in the Western Ghats of India*. Journal of Biogeography, 30(7), 1067-1080.

- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2010. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- RAMÍREZ-CHAVES, H., O. MEJÍA-EGAS, G. ZAMBRANO-G. 2008. *Anotaciones sobre dieta, estado reproductivo, actividad y tamaño de colonia del murciélago mastín común (Molossus molossus: Molossidae) en la zona urbana de Popayán Departamento del Cauca, Colombia*. *Chiroptera Neotropical* 14(2): 384 – 390.
- RAMÍREZ-CHAVES, H.E., A.F. SUÁREZ-CASTRO, J.F. GONZÁLEZ-MAYA. 2016. *Cambios recientes a la lista de los mamíferos de Colombia*. *Mammalogy Notes* 3(1): 1-9.
- RANGEL-CH. J.O. Y MINORTA-CELY, V. 2014. *Los tipos de vegetación de la Orinoquia colombiana*. Pp. 533-612 *En: J.O. RANGEL-CH. (Ed.). Colombia Diversidad Biótica XIV: la región de la Orinoquia de Colombia*. Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C., Colombia, 857p.
- RANGEL-CH., J.O., H. SÁNCHEZ-C., P. LOWY-C., M. AGUILAR-P. Y A. CASTILLO-G. 1995. *Región de la Orinoquía*. Pp 239-254. *En: J.O. RANGEL-CH. (Ed.). Colombia Diversidad Biótica I*. Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia..
- REID JL, CASALLAS-PABÓN D. 2012. *Designing homes for tropical bats. Scientific explore artificial roosts for rebuilding forest*. *BATS MAGAZINE* 30:6–9.
- REID JL, HOLL KD. 2013. *Arrival vs survival*. *Restoration Ecology* 21:153–155.
- REID JL, HOLSTE EK, ZAHAWI RA. 2013. *Artificial bat roosts did not accelerate forest regeneration in abandoned pastures in southern Costa Rica*. *Biological conservation* 167:9–16.
- REID, JL, HOLSTE EK, HOLL KD Y ZAHAWI RA. 2014. *Does any bat box facilitate forest recovery?-Reply to Kelm*. *Biol. Conserv.* 170: 330–331.

- REY-BENAYAS, J.M., BULLOCK, J.M. Y NEWTON, A.C. 2008. *Creating woodland islets to reconcile ecological restoration, conservation, and agricultural land use*. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6, 329 – 336.
- RUSSELL-SMITH, J., STANTON, P. J., EDWARDS, A. C., Y WHITEHEAD, P. J. 2004. *Rain forest invasion of eucalypt-dominated woodland savanna, Iron Range, north-eastern Australia: II. Rates of landscape change*. *Journal of Biogeography*, 31(8), 1305-1316.
- RUSSO, S.E., C.J. CAMPBELL, J.L. DEW, P.R. STEVENSON, Y S.A. SUAREZ, 2005. *A Multi-Forest Comparison of Dietary Preferences and Seed Dispersal by Ateles spp.* *Int J Primatol* 26: 1017-1037.
- SAMPEDRO MARÍN AC, MARTÍNEZ BRAVO CM, RICARDO M, MILENA A, OSORIO OZUNA SC, OTERO FUENTES YL, SANTOS ESPINOSA LM, DÍAZ TONO R. 2008. *Refugios, período reproductivo y composición social de las poblaciones de Desmodus rotundus (geoffroy, 1810) (chiroptera: phyllostomidae), en zonas rurales del departamento de Sucre, Colombia*. *Caldasia* 30:127–134.
- SANTOS, M., L.F. AGUIRRE, L.B. VÁSQUEZ, J. ORTEGA. 2003. *Phyllostomus hastatus*. *Mammalian Species* 722: 1-6.
- SCHLAWIN, J.R., Y ZAHAWI, R.A. 2008. *'Nucleating' succession in recovering neotropical wet forests: The legacy of remnant trees*. *Journal of Vegetation Science*, 19(4), 485-492.
- SCHMITZ O.J. 2008. *Herbivory from individuals to ecosystem*. *Annual Review in Ecology, Evolution and Systematics* 39:133-152.
- SCHOENNAGEL, T., TURNER, M. G., Y ROMME, W. H. 2003. *The influence of fire interval and serotiny on postfire lodgepole pine density in Yellowstone National Park*. *Ecology*, 84(11), 2967-2978.
- SEDGELEY, J.A., Y C.F.J. O'DONNELL, 1999. *Factors influencing the selection of roost cavities by a temperate rainforest bat (Vespertilionidae: Chalinolobus*

- tuberculatus*) in New Zealand. *J Zoology* 249: 437-446.
- SER, S.F.E.R.I. ed., 2004. *Principios de SER International sobre la restauración ecológica*, www.ser.org y Tucson: Society for Ecological Restoration International.
- SILES, L., N. ROCHA, A. SELAYA, L. ACOSTA. 2003. *Estructura de la comunidad, monitoreo y conservación de los murciélagos del PN-ANMI Kaa Iya del Gran Chaco (Bolivia)*. *Revista Electrónica Manejo de Fauna Silvestre en Latinoamérica (Perú)* 1:101-110.
- SLOCUM, M.G. 2001. *How tree species differ as recruitment foci in a tropical pasture*. *Ecology*, 82(9), 2547-2559.
- SLOCUM, M.G., Y HORVITZ, C.C. 2000. *Seed arrival under different genera of trees in a neotropical pasture*. *Plant ecology*, 149(1), 51-62.
- SOLARI, S., Y. MUÑOZ-SABA, J.V. RODRÍGUEZ-MAHECHA, T.R. DEFLER, H.E. RAMÍREZ-CHAVES, F. TRUJILLO. 2013. *Riqueza, endemismo y conservación de los mamíferos de Colombia*. *Mastozoología Neotropical* 20(2): 301-365.
- SORIANO, P. 2000. *Functional structure of bat communities in tropical rainforests and andean cloud forests*. *Ecotrópicos* 1: 1-20.
- SORIANO, P.J. A, RUÍZ Y A, ARENDS. 2002. *Physiological responses to ambient temperature manipulation by three species of bats from Andean cloud forests*. *Journal of Mammalogy* 83:445-457.
- STEVENSON P. 2000. *Seed dispersal by woolly monkeys (Lagothrix lagothricha) at Tinigua National Park, Colombia: Dispersal distance, germination rates, and dispersal quantity*. *American Journal of Primatology* 50:275–289.
- STEVENSON, P.R., M.C. CASTELLANOS, J.C. PIZARRO, Y M. GARAVITO, 2002. *Effects of seed dispersal by three ateline monkey species on seed germination at Tinigua National Park, Colombia*. *International Journal of Primatology* 23: 1187–1204.

- STEVENSON, P.R., Y I.N. VARGAS, 2008. *Sample size and appropriate design of fruit and seed traps in tropical forests*. Journal of tropical ecology 24: 95–105.
- STRAUBE, F. C., & BIANCONI, G. V. 2002. *Sobre a grandeza e a unidade utilizada para estimar esforço de captura com utilização de redes-de-neblina*. Chiroptera Neotropical, 8(1/2), 150-152.
- SUAREZ-CASTRO, A. F., RAMÍREZ-CHAVES, H. E., RODRÍGUEZ-POSADA, M. E., Y GARCÍA, J. 2012. *Nuevo registros de Peropteryx leucoptera y primer registro de Peropteryx pallidoptera (Chiroptera-Emballonuridae) para Colombia*. Mastozoología Neotropical, 19(1), 165-171.
- SUÁREZ-PAYARES LM, LIZCANO DJ. 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 18:259–270.
- SUN, D., Y G.R. DICKSON, 1996. *The competition effect of Brachiaria decumbens on the early growth of direct-seeded trees of Alphitonia petriei in tropical north Australia*. Biotropica 27:272–276.
- TAVARES, V. Y LEWIS, D. 2008. *Sphaeronycteris toxophyllum*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008: e.T20599A9213038. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T20599A9213038.en>. Downloaded on 24 November 2015.
- TERBORGH, J., PITMAN, N., SILMAN, M., SCHICHTER, H., & NÚÑEZ, P. Maintenance of tree diversity in tropical forests. En: Levey, D.J. Silva, W.R. Galetti, M. (Eds). Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation, CABI Publishing. Wallingford, Reino Unido. 2002;1-17.
- THIES, W., E.K. KALKO, Y H.U. SCHNITZLER, 1998. *The roles of echolocation and olfaction in two Neotropical fruit-eating bats, Carollia perspicillata and C. castanea, feeding on Piper*. Behavioral Ecology and Sociobiology 42: 397–409.

- THOMAS, D.W., D. CLOUTIER, M. PROVENCHER, Y C. HOULE, 1988. *The Shape of Bird- and Bat-Generated Seed Shadows Around a Tropical Fruiting Tree*. *Biotropica* 20: 347-348.
- TOOTHAKER, L. 1993. *Multiple Comparison Procedures*. Sage University Papers Series. Quantitative Applications in the Social Sciences. isbn13:9780585180991
- TSCHAPKA, M. 2005. *Reproduction of the bat Glossophaga commissarisi (Phyllostomidae: Glossophaginae) in the Costa Rican rain forest during frugivorous and nectarivorous periods*. *Biotropica* 37: 409-415.
- TURNBULL, B.W. 1976. *The empirical distribution function with arbitrarily grouped, censored and truncated data*. *J. R. Statist. Soc. B* 38, 290-295.
- UHL, C., 1987. *Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia*. *The Journal of Ecology* 75: 377–407.
- VALDEZ, E. W., Y P. M. CRYAN. 2009. *Food Habits of the Hoary Bat (Lasiurus cinereus) during Spring Migration through New Mexico*. *The Southwestern Naturalist* 54:195–200.
- VAN DER MEER, J., ZAMORA, N., YIH, K., Y BOUCHER, D. 1990. *Regeneración inicial en una selva tropical en la costa caribeña de Nicaragua después del huracán Juana*. *Rev. Biol. Trop.* 38(2B), 347-359.
- VARGAS-RÍOS, J.O. (Ed). 2007. *Guía metodológica para la restauración ecológica del bosque altoandino*. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Bogotá.
- VARGAS-RÍOS, J.O. (Ed). 2008. *Estrategias para la restauración ecológica del bosque altoandino. El caso de la Reserva Forestal Municipal de Cogua, Cundinamarca*, Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Bogotá.
- VARGAS-RÍOS, J.O. 2000. Síndromes de dispersión, polinización y sistemas

sexuales de los árboles nativos de la Estación Biológica La Selva y áreas circundantes. Informe técnico. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Bogotá. 1–15.

VARGAS-RÍOS, J.O. 2011. *Restauración ecológica: biodiversidad y conservación*. Acta biológica colombiana, 16(2), 221-246.

VÁZQUEZ-YANES, C., Y A. OROZCO-SEGOVIA, 1993. *Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest*. Annual Review of Ecology and Systematics 24: 69–87.

VELANDIA-PERILLA, J.H., M.F. GARCÉS-RESTREPO, M.C. MOSCOSO, A. GIRALDO. 2012. *Estructura y composición del ensamblaje de murciélagos de sotobosque en Isla Palma, Bahía Málaga, Valle del Cauca*. Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural 16(1): 215-225.

VERDU, M., Y GARCÍA-FAYOS, P. 1996. *Nucleation processes in a Mediterranean bird-dispersed plant*. Functional Ecology, 275-280.

VIEIRA ICG, UHL C, NEPSTAD D. 1994. *The role of the shrub Cordia multispicata Cham. as a “succession facilitator” in an abandoned pasture, Paragominas, Amazonia*. Plant Ecology 115:91–99.

VILLAREAL H, ÁLVAREZ M, CÓRDOBA S, ESCOBAR F, FAGUA G, GAST F, MENDOZA H, OSPINA M, UMAÑA AM. 2004. *Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad*. Programa de Inventarios de Biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia 236:37–38.

VOSS, R.S., FLECK, D.W., STRAUSS, R.E., VELAZCO, P.M., & SIMMONS, N.B. 2016. *Roosting Ecology of Amazonian Bats: Evidence for Guild Structure in Hyperdiverse Mammalian Communities*. American Museum Novitates, (3870), 1-43.

WALKER, L.R., Y R. DEL MORAL, 2003. *Primary succession and ecosystem*

- rehabilitation*, Cambridge Univ Pr.
- WARD, J. H., JR. 1963. *Hierarchical grouping to optimize an objective function*. Journal of the American Statistical Association, 58, 236–244.
- WELCH B. 1951. *On the comparison of several mean values: an alternative approach*. Biometrika 38:330–336.
- WILCOXON F. 1945. *Individual comparisons by ranking methods*. Biometrics bulletin 1:80–83.
- WILLIG, M., S. PRESLEY, C. BLOCH, C. HICE, S. YANOVIK, M. DÍAZ, L. CHAUCA, V. PACHECO Y S. WEAVER. 2007. *Phyllostomid bats of lowland Amazonia: Effects of habitat alteration on abundance*. Biotropica 39: 737-746.
- WRIGHT, S.J., MULLER-LANDAU, HC. 2006. *The future of tropical forest species*. *Biotropica*, Volumen 38, pag 287-301.
- YAHNER RH. 1988. *Changes in wildlife communities near edges*. Conservation Biology 2:333–339.
- YOUNG, T.P., 2000. *Restoration ecology and conservation biology*. Biological Conservation 92: 73-83.
- ZAHAWI RA, AUGSPURGER CK. 2006. *Tropical forest restoration: tree islands as recruitment foci in degraded lands of Honduras*. Ecological Applications 16:464–478.
- ZAHAWI RA, HOLL KD, COLE RJ, REID JL. 2012. *Testing applied nucleation as a strategy to facilitate tropical forest recovery*. Journal of Applied Ecology: 50(1), 88-96.
- ZAR, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. Fourth Edition. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.
- ZIMMERMAN, J.K., J.B. PASCARELLA, Y T.M. AIDE, 2000. *Barriers to Forest Regeneration in an Abandoned Pasture in Puerto Rico*. Restoration Ecology 8: 350-360.

8. ANEXOS

A. Anexo: Morfoespecies de semillas reportadas en trampas de semillas.

ANEXO A: Abundancia absoluta y abundancia relativa de semillas colectadas en trampas de semillas en los tres tipos de cobertura vegetal en los Llanos orientales colombianos.

#	Morfoespecie	Árbol aislado		Mata de monte		Bosque		Total	
		Abun	%	Abun	%	Abun	%	Abun	%
1	Otras	63350	42,101	86151	41,572	130549	44,902	280050	43,188
2	<i>Schefflera morototoni</i>	21876	14,538	9584	4,625	3456	1,189	34916	5,385
3	<i>Miconia cf rufescens</i>	4042	2,686	12588	6,074	15904	5,470	32534	5,017
4	<i>Ficus cf maxima</i>	3813	2,534	7087	3,420	19316	6,644	30216	4,660
5	<i>Clidemia cf sericea</i>	582	0,387	10983	5,300	17917	6,162	29482	4,547
6	<i>Vismia baccifera</i>	6352	4,221	8745	4,220	12621	4,341	27718	4,275
7	<i>Cecropia peltata</i>	4741	3,151	3046	1,470	18429	6,339	26216	4,043
8	<i>Solanum</i> Sp1	10949	7,276	9938	4,796	2950	1,015	23837	3,676
9	<i>Clidemia</i> Sp1	8	0,005	4051	1,955	17789	6,118	21848	3,369
10	<i>Miconia cf stenostachya</i>	1349	0,897	1800	0,869	15395	5,295	18544	2,860
11	<i>Piper obliquum</i>	8074	5,366	7753	3,741	960	0,330	16787	2,589
12	<i>Piper aequale</i>	6756	4,490	6934	3,346	1169	0,402	14859	2,291
13	<i>Miconia cf minutiflora</i>	921	0,612	8241	3,977	4603	1,583	13765	2,123
14	<i>Miconia</i> Sp2	892	0,593	5947	2,870	3712	1,277	10551	1,627
15	<i>Ficus paraensis</i>	28	0,019	374	0,180	9486	3,263	9888	1,525
16	<i>Sapindaceae</i> Sp1	4474	2,973	3023	1,459	40	0,014	7537	1,162
17	<i>Solanum cf grandiflorum</i>	1942	1,291	1563	0,754	1837	0,632	5342	0,824
18	<i>Piper</i> Sp.	1503	0,999	1485	0,717	394	0,136	3382	0,522
19	Morfo Sp166	1	0,001	2	0,001	3173	1,091	3176	0,490
20	<i>Vismia tomentosa</i>	980	0,651	678	0,327	1293	0,445	2951	0,455
21	<i>Piper aduncum</i>	1228	0,816	1567	0,756	100	0,034	2895	0,446
22	<i>Miconia cf trinervia</i>	14	0,009	365	0,176	2060	0,709	2439	0,376
23	<i>Solanum</i> Sp2	0	0,000	1836	0,886	0	0,000	1836	0,283
24	<i>Cecropia engleriana</i>	886	0,589	845	0,408	67	0,023	1798	0,277
25	<i>Clidemia cf rubra</i>	266	0,177	533	0,257	966	0,332	1765	0,272
26	<i>Solanum</i> Sp4	962	0,639	644	0,311	78	0,027	1684	0,260
27	<i>Ficus</i> Sp1	455	0,302	1007	0,486	25	0,009	1487	0,229
28	<i>Philodendron</i>	424	0,282	362	0,175	680	0,234	1466	0,226
29	<i>Vismia cayennensis</i>	25	0,017	1383	0,667	20	0,007	1428	0,220
30	Morfo Sp52	23	0,015	1398	0,675	4	0,001	1425	0,220

31	<i>Piper tuberculatum</i>	268	0,178	364	0,176	776	0,267	1408	0,217
32	Morfo Sp42	52	0,035	1177	0,568	1	0,000	1230	0,190
33	Morfo Sp117	20	0,013	1	0,000	1179	0,406	1200	0,185
34	<i>Schefflera</i> Sp1	831	0,552	69	0,033	21	0,007	921	0,142
35	Morfo Sp90	614	0,408	249	0,120	14	0,005	877	0,135
36	<i>Vismia japurensis</i>	10	0,007	741	0,358	4	0,001	755	0,116
37	<i>Cecropia angustifolia</i>	27	0,018	400	0,193	255	0,088	682	0,105
38	<i>Cecropia sciadophylla</i>	39	0,026	13	0,006	610	0,210	662	0,102
39	<i>Vismia confertiflora</i>	17	0,011	541	0,261	41	0,014	599	0,092
40	Euphorbiaceae Sp3	4	0,003	586	0,283	1	0,000	591	0,091
41	Asteraceae Sp2	0	0,000	0	0,000	577	0,198	577	0,089
42	<i>Piper hispidum</i>	0	0,000	0	0,000	566	0,195	566	0,087
43	<i>Solanum</i> Sp3	135	0,090	190	0,092	211	0,073	536	0,083
44	Rubiaceae Sp1	3	0,002	509	0,246	1	0,000	513	0,079
45	Morfo Sp108	36	0,024	453	0,219	0	0,000	489	0,075
46	Morfo Sp100	465	0,309	7	0,003	0	0,000	472	0,073
47	Humiriaceae Sp1	201	0,134	3	0,001	258	0,089	462	0,071
48	<i>Cecropia marginalis</i>	12	0,008	4	0,002	336	0,116	352	0,054
49	<i>Ficus</i> Sp5	34	0,023	23	0,011	255	0,088	312	0,048
50	<i>Ficus</i> Sp4	1	0,001	99	0,048	206	0,071	306	0,047
51	Morfo Sp23	10	0,007	243	0,117	35	0,012	288	0,044
52	Fabaceae Sp1	3	0,002	249	0,120	29	0,010	281	0,043
53	Morfo Sp111	222	0,148	21	0,010	9	0,003	252	0,039
54	<i>Vismia guianensis</i>	4	0,003	193	0,093	34	0,012	231	0,036
55	Morfo Sp161	0	0,000	222	0,107	0	0,000	222	0,034
56	Morfo Sp1	196	0,130	17	0,008	4	0,001	217	0,033
57	Sapindaceae Sp3	183	0,122	0	0,000	6	0,002	189	0,029
58	Morfo Sp34	0	0,000	146	0,070	36	0,012	182	0,028
59	Euphorbiaceae Sp2	0	0,000	41	0,020	141	0,048	182	0,028
60	<i>Vismia gracilis</i>	14	0,009	131	0,063	19	0,007	164	0,025
61	<i>Cecropia sararensis</i>	32	0,021	111	0,054	15	0,005	158	0,024
62	Morfo Sp177	0	0,000	137	0,066	2	0,001	139	0,021
63	<i>Ficus</i> Sp6	0	0,000	123	0,059	4	0,001	127	0,020
64	Burseraceae	0	0,000	126	0,061	0	0,000	126	0,019
65	Morfo Sp104	16	0,011	103	0,050	2	0,001	121	0,019
66	Morfo Sp24	103	0,068	15	0,007	2	0,001	120	0,019
67	<i>Trattinnickia</i> sp	3	0,002	13	0,006	101	0,035	117	0,018
TOTAL		150471		207233		290744		648448	

B.Anexo: Índices de diversidad para la Cobertura, Distancia y Ocupación.

ANEXO B: Cálculo de los índices de diversidad para la interacción de cobertura, distancia y ocupación.

Cobertura	Distancia	Ocupación	Simpson	Shannon	N° 1 de Hill	N° 2 de Hill	Abundancia	Riqueza
(P) Árbol	0	No ocupado	0,153	2,501	6,539	12,196	11149	384
(P) Árbol	0	Ocupado	0,189	2,074	5,29	7,954	29416	123
(P) Árbol	5	No ocupado	0,112	2,755	8,945	15,727	5744	285
(P) Árbol	5	Ocupado	0,186	2,134	5,362	8,447	25352	127
(P) Árbol	10	No ocupado	0,208	2,106	4,801	8,219	4531	156
(P) Árbol	10	Ocupado	0,109	2,526	9,139	12,506	7332	90
(P) Árbol	15	No ocupado	0,117	2,374	8,388	10,742	411	75
(P) Árbol	15	Ocupado	0,337	1,536	2,969	4,647	3811	54
(B)Bosque	0	No ocupado	0,177	2,404	5,642	11,064	8397	309
(B)Bosque	0	Ocupado	0,245	1,729	4,075	5,634	33801	257
(B)Bosque	5	No ocupado	0,166	2,328	6,018	10,260	12906	295
(B)Bosque	5	Ocupado	0,145	2,309	6,890	10,067	27380	266
(B)Bosque	10	No ocupado	0,276	1,697	3,620	5,459	18611	220
(B)Bosque	10	Ocupado	0,248	1,849	4,032	6,351	27105	186
(B)Bosque	15	No ocupado	0,430	1,569	2,324	4,801	14282	286
(B)Bosque	15	Ocupado	0,399	1,427	2,508	4,166	17872	185
(M) Mata	0	No ocupado	0,075	3,011	13,310	20,313	7854	451
(M) Mata	0	Ocupado	0,141	2,262	7,093	9,600	26504	156
(M) Mata	5	No ocupado	0,224	2,280	4,456	9,781	26096	457
(M) Mata	5	Ocupado	0,107	2,559	9,348	12,925	25441	208
(M) Mata	10	No ocupado	0,150	2,527	6,678	12,517	11942	238
(M) Mata	10	Ocupado	0,115	2,570	8,707	13,068	5625	134
(M) Mata	15	No ocupado	0,206	2,038	4,855	7,672	15641	158
(M) Mata	15	Ocupado	0,161	2,244	6,199	9,428	3553	82

B) Bosque, M) Mata de monte, P) Árbol Aislado. 0, 5, 10, 15 metros de distancia al refugio.

A. Anexo externo: Fotografías investigación

Capítulo 1. Generalidades y contextualización.





1) Detalle interior bosque de galería. 2) Arbustal. 3) Morichal. 4) Bosque de galería. 5) Mata de monte 6) Árbol aislado.



1, 2 y 3) Sabanas disectadas (colinas) de San Martín, Meta. 4) Sabanas arboladas. 5 y 6) Hormiguero de *Atta leviegata*

Capítulo 2. Murciélagos dispersores de semillas en gradientes sucesionales de la Orinoquía (San Martín META, Colombia).

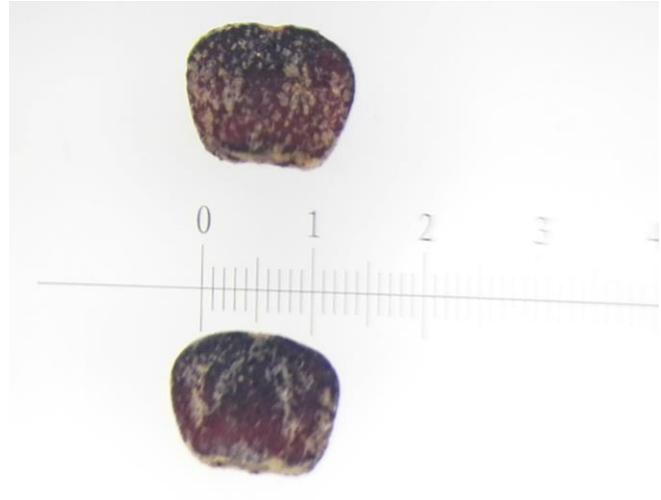
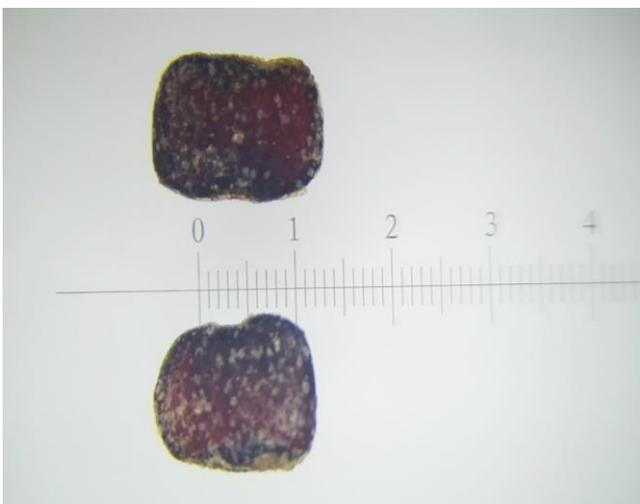




1) Actividad de docencia con murciélagos. 2) *Rhynchonycteris naso*. 3) *Trachops cirrhosus*. 4) *Saccopteryx bilineata*. 5) *Lasiurus cinereus*. 6) *Lasiurus ega*



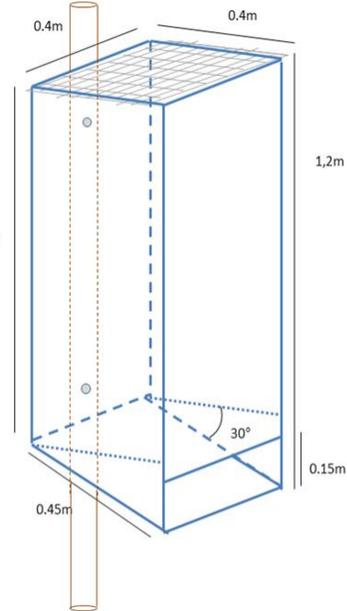
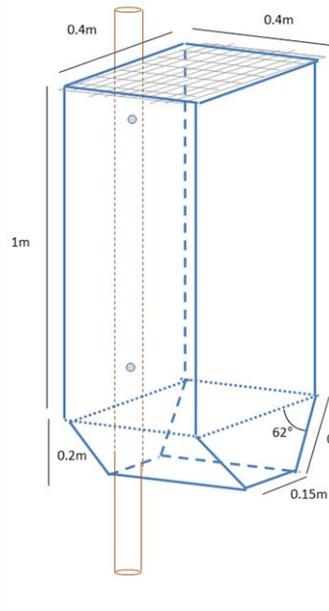
1) *Platyrrhinus angustirostris*. 2) *Sturnira lilium*. 3) *Carollia brevicauda*. 4) *Phyllostomus discolor*. 5) *Platyrrhinus dorsalis*. 6) *Artibeus obscurus*



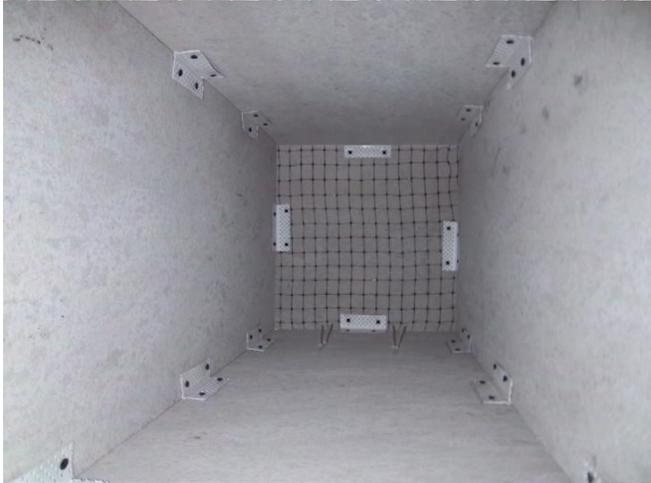
1) *Vismia guianensis* 2) *Piper peltatum* 3) *Cecropia engleriana* 4) *Piper obliquum* 5) *Piper hispidum* 6) *Vismia bacífera*

Capítulo 3. Selección de refugios artificiales para murciélagos en diferentes coberturas vegetales de la Orinoquia (San Martín, META)





1) Refugio artificial para murciélagos – entrada lateral. 2) Refugio artificial para murciélagos – entrada inferior. 3) Refugio artificial para murciélagos en mata de monte. 4) Refugio artificial para murciélagos al interior del bosque



1) Refugio artificial para murciélagos – entrada lateral. 2) Refugio artificial para murciélagos – entrada inferior.3) Refugio artificial para murciélagos en mata de monte. 4) Refugio artificial para murciélagos al interior del bosque



1) Instalación de refugio para murciélagos en árbol aislado. 2 y 3) Refugio para murciélagos en árbol aislado. 4) Refugio para murciélagos instalado al interior de mata de monte. 5 y 6) Evidencias de guano en plataforma de refugio

Capítulo 4. Lluvia de semillas asociadas a refugios artificiales para murciélagos en diferentes tipos de cobertura de la Orinoquía colombiana.





1) *Cecropia engleriana*. 2) *Schefflera morototoni*. 3) Estación al interior del Bosque. 4) Estación alrededor de "Mata de Monte". 5) Trampas de semillas a diferentes distancias en estación de bosque. 6) Detalle de trampa de semillas



1) Trampa de semillas atacada por hormiga *Atta laevigata*. 2) Detalle de semillas de *Cecropia*. 3) Trampa de semillas al interior del bosque. 4) Muestra de trampas de semillas con plaqueta metálica. 5 y 6) Estaciones de muestreo



1) *Schefflera morototoni*. 2) *Vismia cayennensis*. 3) *Passiflora* sp. 4) *Cecropia ficifolia*. 5) *Miconia* cf. *rufescens*. 6) *Ficus* sp.

Capítulo 5. Remoción de semillas y establecimiento de plántulas de *Cecropia engleriana* en suelos con diferentes condiciones ambientales de la Orinoquía colombiana.

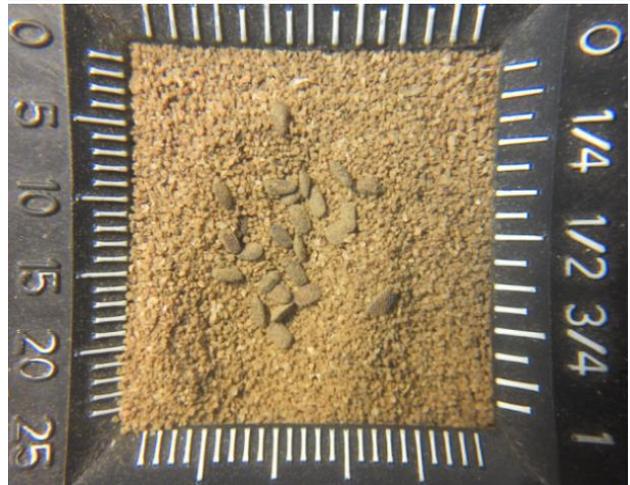




1) Plántula de *Cecropia engleriana*. 2 y 3) Camas de germinación de semillas de *Cecropia engleriana* vivero en campo. 4) Trasplante de plántulas en estación de borde de bosque. 5) Estación bosque. 6) Estación mata de monte.



1 y 2) Trasplante de plántulas a borde de bosque. 3 y 4) Trasplante de plántulas a pastizal. 5) Monitoreo de plántulas de *Cecropia engleriana* en hormiguero. 6) Monitoreo de plántulas de *Cecropia engleriana* en interior de bosque.



1) Anillos de colores para ubicación de plántulas. 2) Parcela de remoción "mata de monte". 3) Tubo ensayo de remoción de semillas 4) Parcela de remoción: borde de bosque. 5) Parcela de remoción: árbol aislado 6) Proceso de conteo de semillas, Cernido final del ensayo de remoción.

