

ORIGINAL ARTICLE

Características de refugios naturales usados por murciélagos en un bosque húmedo tropical (Santander, Colombia)

Darly Rodríguez-Jiménez¹, Jairo Pérez-Torres², Catalina Torres-Palacios¹

¹ Programa de Biología, Universidad Central, Bogotá, Colombia

² Laboratorio de Ecología Funcional, Unidad de Ecología y Sistemática (UNESIS), Departamento de Biología, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia

*Corresponding author:
drodriguezj1@uccentral.edu.co

DOI: <https://doi.org/10.14709/BarbJ.15.1.2022.13>

Keywords: habitat, microhabitat, roost, spatial heterogeneity, structural complexity

Palabras clave: complejidad estructural, hábitat, heterogeneidad espacial, microhábitat, percha

received: December, 17th 2021
accepted: December, 30th 2021

ABSTRACT

Understanding which variables influence bats' use of natural refuges allows us to analyse the physiological requirements that limit their permanence in a certain place. Biotic and abiotic variables were evaluated in relation to the presence of bats in the natural roosts of a humid tropical forest (Santander, Colombia) in January 2020. Natural roosts (with the presence of bats) and a control group (available roosts without the presence of bats) were located and described in forest and grassland areas. Temperature and relative humidity were measured and compared between groups. The heterogeneity index (difference in physiognomy given the diversity of plants) and the plant complexity index (degree of stratification of the plant formation) were also calculated using a principal component analysis (PCA). Significant differences were found in temperature ($t= 20.32$, $n= 287$, $g.l.= 286$, $p<0.001$ in grasslands; $t= -7.44$, $n= 287$, $g.l.= 286$, $p<0.001$ in forests) and relative humidity ($t= 7.458$, $n= 287$, $g.l.= 286$, $p<0.001$ in grasslands; $t= -15.63$, $n= 287$, $g.l.= 286$, $p<0.001$ in forests) between the occupied roosts and the control roosts. The heterogeneity index of the roosts (3,028) was higher than the controls (2,737). The complexity of the used roosts (0.127) was higher than the controls (-0.54). The dissimilarity in the variables between the shelters and the controls shows a differentiated use of the resting roosts available.

RESUMEN

Conocer qué variables influyen el uso de refugios naturales por parte de los murciélagos permite analizar las exigencias fisiológicas que limitan su permanencia en un lugar determinado. En este estudio se evaluaron variables bióticas y abióticas con relación a la presencia de murciélagos en refugios naturales de un bosque húmedo tropical (Santander, Colombia) en enero de 2020. Se localizaron y describieron los refugios naturales (con presencia de murciélagos) y un grupo control (refugios sin presencia de murciélagos) tanto en zonas de bosque como en zonas de pastizal. Se registró la temperatura y humedad relativa y se compararon como medidas apareadas entre refugios activos y controles. Se calculó el índice de heterogeneidad (diferencia en la fisionomía dado la diversidad de plantas) y el índice de complejidad vegetal (grado de estratificación de la formación vegetal) mediante un análisis de componentes principales (PCA). Entre los refugios activos y los controles se encontraron diferencias significativas en la temperatura ($t= 20,32$, $n= 287$, $g.l.= 286$, $p< 0,001$ en pastizal; $t= -7,44$, $n= 287$, $g.l.= 286$, $p< 0,001$ en bosque) y la humedad relativa ($t= 7,458$, $n= 287$, $g.l.= 286$, $p< 0,001$ en pastizal; $t= -15,63$, $n= 287$, $g.l.= 286$, $p< 0,001$ en bosque). El índice de heterogeneidad de los refugios (3,028) fue mayor en comparación a los controles (2,737). La complejidad de los refugios usados (0,127) fue mayor en comparación a los controles (-0,54). La disimilitud en las variables entre los refugios y los controles demuestran un uso diferenciado de los sitios de descanso disponibles.

INTRODUCCIÓN

Los murciélagos pueden utilizar partes de la vegetación para refugiarse (Kunz & Lumsden 2003, Rodríguez-Herrera et al. 2007), lo que les brinda tanto protección ante los depredadores como condiciones ideales para su descanso, reproducción, alimentación y cría (Kerth et al. 2001, Rodríguez-Herrera et al. 2007). Se ha reportado el uso de follaje, cavidades de árboles, hojas de gran tamaño, y madrigueras de otros mamíferos (Kunz 1982, Simmons et al. 2002, Kunz & Lumsden 2003) utilizados por aproximadamente 500 especies de murciélagos que dependen de la vegetación para refugiarse (Kunz & Lumsden 2003). El uso de un refugio responde a la sumatoria de atributos que satisfacen los requerimientos esenciales para la supervivencia (Forero 2007). Aquí, usamos el término “refugio natural” para referirnos a los refugios en fitoestructuras según la clasificación propuesta por Gaisler (1979), Rodríguez-Durán (2009) y Rodríguez-Herrera et al. (2007).

Se han documentado distintas características que pueden tener un vínculo causal con el uso de refugios naturales por murciélagos; las más estudiadas se pueden agrupar en variables microclimáticas en su interior y variables descriptivas del paisaje a diferentes escalas (Kalcounis-Rüppell et al. 2005, Fabianek et al. 2015). Las investigaciones coinciden en que los murciélagos usan refugios con temperatura y humedad elevada (<40°C, <90%) (Rodríguez-Durán & Soto-Centeno 2003, García-García & Santos-Moreno 2014, Ruczyński & Bartoń 2020), como respuesta a las necesidades termorreguladoras (Willis & Brigham 2007, Russo et al. 2017). Mantener una temperatura corporal alta es energéticamente costoso para pequeños mamíferos; por lo tanto, para minimizar los costos energéticos, los murciélagos deben permanecer en un ambiente termoneutral (Pretzlaff et al. 2010). Por otra parte, se ha demostrado que son usados con mayor frecuencia refugios en bosques menos perturbados que en bosques fragmentados con alta alteración del hábitat (Nadó & Kaňuch 2015) debido a que los hábitats menos perturbados brindan variedad de refugios potenciales y mayor disponibilidad de recursos (Martins et al. 2017). Lo anterior varía según los requerimientos de cada especie. Por ejemplo, individuos del género *Phyllostomus*, que buscan alimento en espacios abiertos, usan refugios en bosques relativamente perturbados (Cortés-Delgado & Jiménez-Ferbans 2014) mientras que especies del género *Carollia*, que buscan alimento en áreas al interior del bosque con una estructura vegetal compleja, prefieren refugiarse en áreas restauradas y remanentes de bosque secundario con sotobosque denso (Trevelin et al. 2013).

Al igual que en muchas regiones de Colombia, en el valle medio del río Magdalena se han transformado grandes extensiones de las coberturas naturales por la expansión de la frontera agrícola (Etter & Zuluaga 2018) y la explotación minera (Corzo et al. 2010), lo que limita la disponibilidad de refugios naturales y en consecuencia afecta el rol que cumplen los murciélagos en el ecosistema (Flaquer et al. 2007). Los lugares con amplia disponibilidad de refugios favorecen una mayor riqueza y diversidad de murciélagos, que, debido a la

variedad de gremios que explotan y la tolerancia a diferentes ambientes, promueven la restauración y el mantenimiento de la integridad de los bosques a partir de procesos como la dispersión de semillas y la polinización (Willig et al. 2007). Se considera que el presente estudio brinda detalles importantes sobre las características de los refugios naturales que son usados de manera diferencial por algunas especies de murciélagos, particularmente en bosques que han presentado un alto grado de perturbación (Muscarella & Fleming 2007, Rodríguez-Durán 2020). Con el fin de evaluar las características de los refugios naturales que se relacionan con el uso diferencial por parte de murciélagos, se llevó a cabo la descripción de refugios usados por murciélagos en tres coberturas; bosque alto inundable, zona transformada en pastizal para ganadería y bosque de tierra firme, ubicadas en San Juan de Cararé, Santander, Colombia. Así mismo, se analizó la relación de variables abióticas (temperatura y humedad relativa) y variables bióticas (heterogeneidad y complejidad vegetal) con la presencia o ausencia (refugio activo o control) de murciélagos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio se localiza en el municipio de Cimitarra, en Santander, Colombia sobre el valle medio del río Magdalena (6°42'58,20" N y 74°08'02,71" W). Limita con los ríos Magdalena, Carare, el río San Juan y un pequeño complejo de ciénagas (Figueroa 2014) (Fig. 1). Según Cortés & Francisco (2009) el área se caracteriza por tener zonas de bosque alto inundable (fragmento 1), zonas transformadas en pastizales para ganadería (fragmento 2) y bosque de tierra firme (fragmento 3). La delimitación de los fragmentos ha sido elaborada por los investigadores de la Fundación Proyecto Primates (Fig. 1). El área tiene una temperatura media de 27,9 °C, 80% de humedad en promedio. El régimen de distribución de lluvias es bimodal-tetraestacional (promedio anual de 3496,5 mm) con un primer periodo de lluvias entre marzo y mayo, y un segundo periodo entre octubre y noviembre, durante estos periodos se acumulan grandes cantidades de agua que provocan etapas de desbordes de los cauces (Figueroa 2014).

Descripción de refugios utilizados por murciélagos

Se realizó una salida de campo en julio del 2019 para constatar la presencia de refugios naturales en la zona. Posteriormente, en enero de 2020, durante 10 días consecutivos desde las 06:00 h hasta las 18:00 h, se realizaron recorridos libres (Kunz & McCracken 1996, Chaverri & Kunz 2006) en los tres fragmentos del área de estudio (3 horas diarias de búsqueda en cada fragmento) (Fig. 1) y se localizaron los refugios naturales a partir de búsqueda visual en hendiduras de árboles, hojas de gran tamaño y termiteros vacíos. Se consideró como refugio activo aquel donde se observaron murciélagos, se registró su ubicación mediante un GPS Garmin Colorado®. Se hizo el respectivo conteo de individuos y la toma de datos bióticos (heterogeneidad y complejidad vegetal) y abióticos (temperatura y humedad relativa). Para cada refugio activo (murciélagos presentes) se estableció un control, para lo cual se eligió un sitio con las mismas características físicas del refugio activo, pero

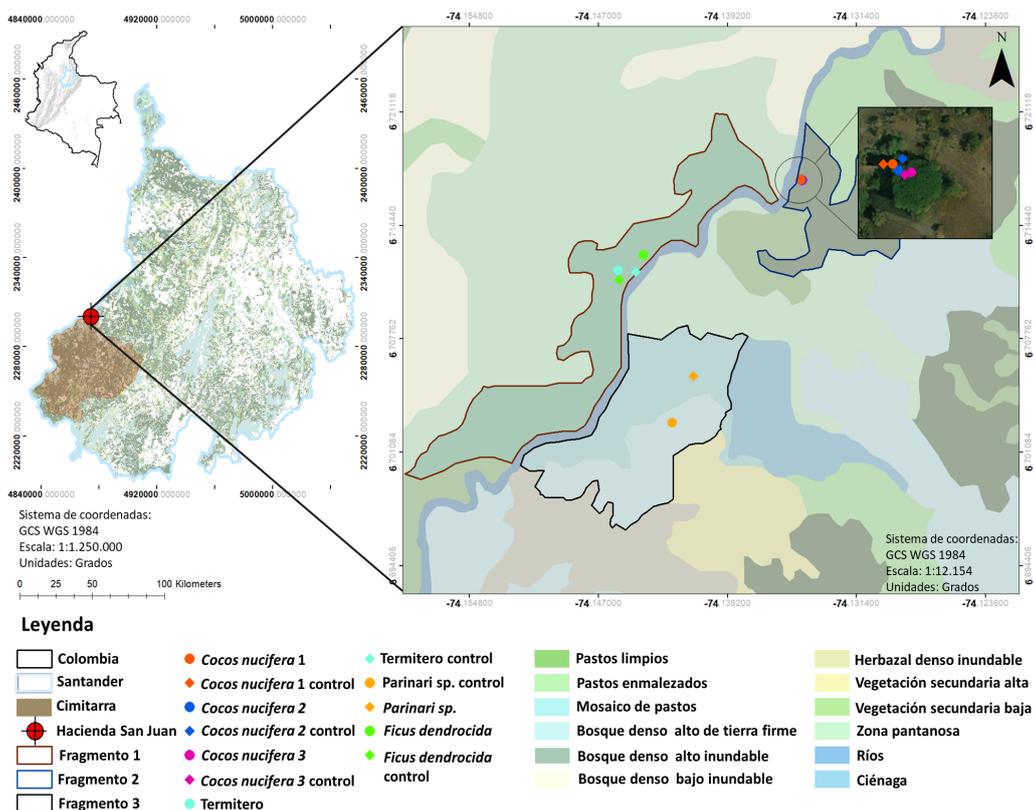


Fig. 1 - Vereda Carare, Municipio de Cimitarra, Departamento de Santander, Colombia. Elaborado empleando el software ArcGis. (ESRI 2011).

sin presencia de murciélagos para contrastar las variables evaluadas. Los murciélagos se identificaron hasta género por medio de fotografías (Fig. 2) dada la dificultad de la captura de manera manual.

Determinación de variables abióticas y bióticas

Se especificó como unidad de muestreo un cuadrante de 10m² alrededor de cada refugio o control. Como variables abióticas se registraron la temperatura y humedad relativa al interior y a cinco metros al nivel del suelo de cada refugio o control con un data logger Extech® 42280 en posición vertical evitando cualquier contacto con el sensor que permite el registro y se programó para tomar la medida cada cinco minutos (a partir de las 06:00 h) durante tres días. Adicionalmente, en cada unidad de muestreo se midieron 14 variables abióticas: altura, densidad y porcentaje de cobertura para el estrato herbáceo, arbustivo y arbóreo, cobertura del dosel, diámetro a la altura del pecho de árboles y arbustos, varianza de la distancia de los árboles al centro de la parcela y varianza de las distancias de los arbustos al centro de la parcela. Estas variables se tomaron como referencia del método propuesto por August (1983) y con modificaciones propuestas por Sánchez-Palomino et al. (1996). La finalidad de medir estas variables, según el método, es calcular el índice de heterogeneidad vegetal (variación horizontal en la fisonomía del hábitat) y el índice de complejidad vegetal (variación vertical en la forma del hábitat) a partir de un análisis de componentes principales que permiten observar la correlación de las 14 variables.

Análisis de datos

La comparación de las variables abióticas se realizó entre refugios activos y controles, tanto para sus unidades de muestreo (10m² alrededor de cada refugio o control) como para la escala de fragmentos en las que estaban posicionados: bosque (fragmento 1 y 3) y pastizal (Fragmento 2), contrastando los promedios y los valores de dispersión mediante una prueba t pareada con el software SPSS Statistics 25 (IBM Corp 2017). La evaluación de la heterogeneidad y complejidad vegetal se realizó mediante dos análisis de componentes principales (ACP) de las 14 variables registradas previamente estandarizadas con el software RStudio (RStudio Team 2021). En cuanto a los refugios y controles ubicados en el fragmento de pastizal, se consideró un valor de complejidad y heterogeneidad igual a 0. Para calcular los índices de heterogeneidad y complejidad se tomó en cuenta únicamente el primer componente principal (CP1) debido a que contiene la mayor varianza con respecto a la matriz básica de datos (Palacio et al. 2020). Según August (1983) el índice de heterogeneidad se calcula con la desviación estándar de los promedios de los valores propios, lo que permite comparar las unidades de muestreo (cuadrante de 10m² alrededor del refugio). El índice de complejidad se calcula con el promedio de las variables ponderadas por su correspondiente valor propio, lo que permite comparar las 14 variables de manera unificada en cada unidad de muestreo. Para las comparaciones, se tomaron como variables dependientes la temperatura, la humedad, el índice de heterogeneidad y el índice de complejidad, mientras que la presencia o ausencia de murciélagos (refugio activo o control respectivamente) se tomaron como variables independientes.

RESULTADOS

Se encontraron tres tipos de refugios diferentes en la hacienda San Juan de Carare (vaina foliar de palma, hendidura de árbol y termitero vacío) usados por individuos de tres especies de la familia Phyllostomidae (Fig. 2). En el fragmento 1 (Bosque alto inundable) se registró un refugio del tipo hendidura de árbol de la especie *Ficus dendrocida* con presencia de 8 murciélagos del género *Carollia*, y un termitero ocupado por 9 individuos del género *Lophostoma*. En el fragmento 2 (Bosque de tierra firme) se encontró una hendidura de árbol del género *Parinari* con la presencia de 7 murciélagos del género *Carollia*. En el fragmento 3 se encontraron 3 palmas de *Cocos nucifera* en cuyas vainas foliares albergaban 9, 8 y 5 murciélagos del género *Phyllostomus* respectivamente (Fig. 1 y 2). La temperatura y humedad interna de los refugios mostraron una tendencia diferente para cada género (Fig. 3 y 4) donde los refugios de *Phyllostomus* presentaron un rango más amplio.

Se encontraron diferencias significativas entre las variables abióticas internas de los refugios en los fragmentos de bosque (fragmentos 2 y 3) y las variables abióticas de los refugios en fragmento de pastizal ($t = 14,37$, $n = 287$, $g.l. = 287$, $p < 0,001$ y $h = -24,65$, $n = 287$, $g.l. = 287$, $p < 0,001$). En un lapso entre 06:00 h – 16:00 h, se registró un rango de temperatura interna mayor para los refugios en pastizal (26-35 °C) que para los refugios en los fragmentos de bosque (26-28°C). En contraste, la humedad al interior del refugio en zona de pastizal presentó un rango menor (40 – 90 %) que al interior del bosque (60-95%) (Fig. 5). La temperatura externa de los refugios en pastizal presentó un rango más alto (35 – 42 °C) en la jornada diurna (06:00 - 16:00 h) que los refugios del bosque (30 – 35 °C). Para la variable de humedad se registró un rango mayor al interior del bosque durante las 06:00 h – 17:00 h (25 – 41%) en comparación con lo registrado en la zona de pastizal (25 - 34%). En la jornada nocturna (18:00 h – 05:00 h) cuando los murciélagos permanecen menos tiempo en los refugios, las variables abióticas registradas presentaron rangos similares tanto en bosque como pastizal (25 °C – 30 °C, 80% -90%) (Fig. 5)

En cuanto a las comparaciones refugio-control, las palmas de *Cocos nucifera*, no presentaron variaciones considerables en la temperatura y humedad. La hendidura de *Parinari sp.*, obtuvo variaciones de temperatura similares a las del control, sin embargo, presentó mayor variación en la humedad interna (HIR: 83,7% ± 12,32, HIC: 93,33% ± 6,22). El refugio de *Ficus dendrocida* no presentó variaciones importantes de temperatura, la humedad externa presentó una menor variación (99,81% ± 1,32) que el control (97,73% ± 4,09) y la humedad interna tuvo una mayor variación en el refugio activo (99,90% ± 7,11) que en el control (96,08% ± 2,45). De todas las variables registradas, la mayor variación al comparar refugio-control, se registró en la humedad externa del termitero activo (HER: 96,92% ± 9,80, HEC: 99,81% ± 0,60). El refugio de tipo termitero no tuvo diferencias en cuanto a las demás variables abióticas (Tabla 1).

En el análisis de la heterogeneidad y complejidad vegetal se determinó un total de 27 especies vegetales distribuidas en 17 familias alrededor de los refugios activos donde se evidenció una mayor densidad y frecuencia de *Bactris*

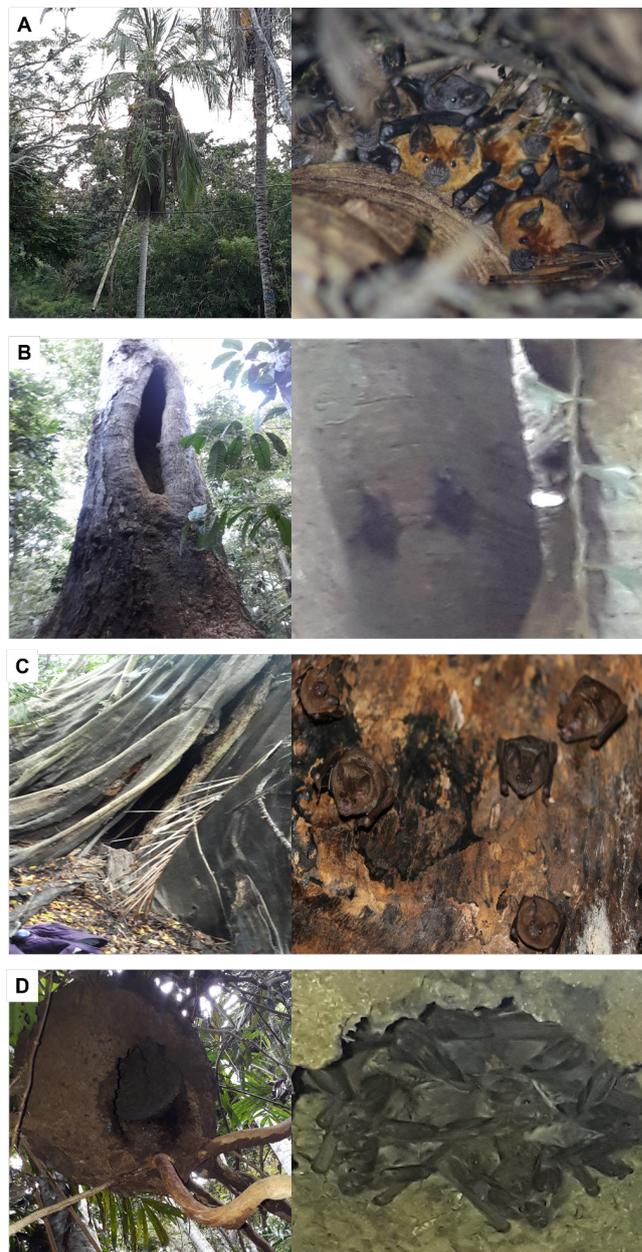


Fig. 2 - Refugios naturales usados por murciélagos en la hacienda San Juan. **A.** Refugio de *Cocos nucifera* por individuos del género *Phyllostomus*. **B.** Hendidura de árbol del género *Parinari* por individuos del género *Carollia*. **C.** *Ficus dendrocida* como refugio de individuo de *Carollia*. **D.** Termitero usado por individuos del género *Lophostoma*.

brongniartii. En cuanto a los controles, se determinó un total de 14 especies y 12 familias donde predominó *Genipa americana* (Tabla 2). En los cuadrantes de los refugios activos predominó el estrato subarbóreo (16 especies y 44 individuos), seguido del estrato arbustivo (10 especies y 69 individuos) y en menor proporción el estrato arbóreo inferior (6 especies y 9 individuos) mientras que para los cuadrantes de los controles predominó el estrato arbóreo inferior (8 especies y 39 individuos) y en menor proporción el estrato herbáceo (2 especies y 19 individuos). Para las variables descriptivas de la formación vegetal se presentó una mayor varianza en las variables de la vegetación circundante a los refugios activos (Tabla 3). El índice de heterogeneidad de los refugios (3,028) fue mayor en comparación a los controles (2,737). La complejidad de los refugios activos (0,127) fue mayor en comparación a los controles (-0,54).

Tabla 1 - Promedio de las medidas de temperatura y humedad para los refugios encontrados en la hacienda San Juan de Carare. *TER*: temperatura externa del refugio, *TEC*: temperatura externa del control, *TIR*: temperatura interna del refugio, *TIC*: temperatura interna del control, *HER*: humedad externa del refugio, *HEC*: humedad externa del control, *HIR*: humedad interna del refugio, *HIC*: humedad interna del control.

Variable	TER	TEC	TIR	TIC	HER	HEC	HIR	HIC
	Media±SD	Media±SD	Media±SD	Media±SD	Media±SD	Media±SD	Media±SD	Media±SD
Cocos nucifera 1	32,76±6,54	30,44±4,46	29,81±3,48	27,34±3,62	70,98±29,51	91,10±12,78	69,57±18,96	69,29±23,60
Cocos nucifera 2	31,45±4,34	30,03±3,29	27,89±3,27	27,45±3,12	81,93±15,20	77,88±17,62	81,39±18,57	67,19±18,29
Cocos nucifera 3	31,71±4,80	27,17±3,18	29,82±3,49	29,45±3,13	70,96±29,40	80,64±13,65	64,34±14,72	60,32±18,49
Parinari sp.	28,21±1,53	28,18±1,52	28,26±1,64	25,66±0,78	89,54±8,51	90,10±10,31	83,7±12,32	93,33±6,22
Ficus dendrocida	29,54±3,18	30,10±3,10	26,11±1,43	29,13±1,71	99,81±1,32	97,73±4,09	99,90±7,11	96,08±2,45
Termitero	29,71±3,86	29,01±3,08	27,22±1,13	28,12±2,46	96,92±9,80	99,82±0,60	91,41±3,92	98,46±3,34

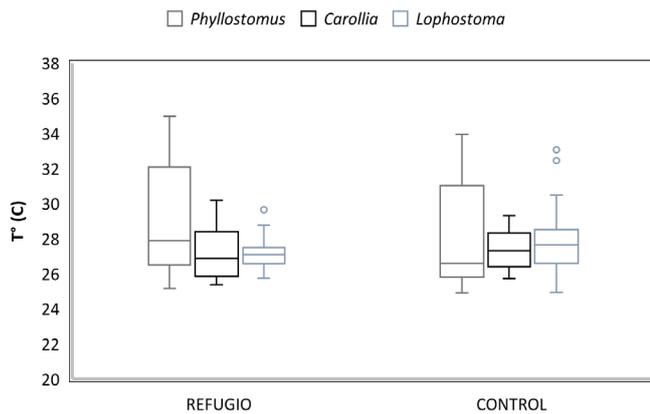


Fig. 3 - Temperatura promedio interna de los refugios usados por *Phyllostomus*, *Carollia* y *Lophostoma* y sus respectivos controles.

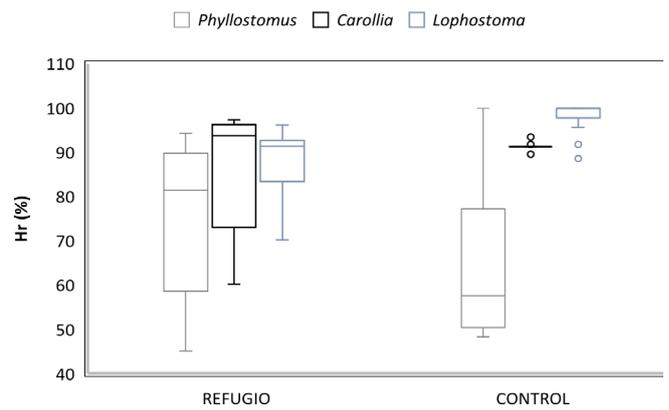


Fig. 4 - Humedad promedio interna de los refugios usados por *Phyllostomus*, *Carollia* y *Lophostoma* y sus respectivos controles.

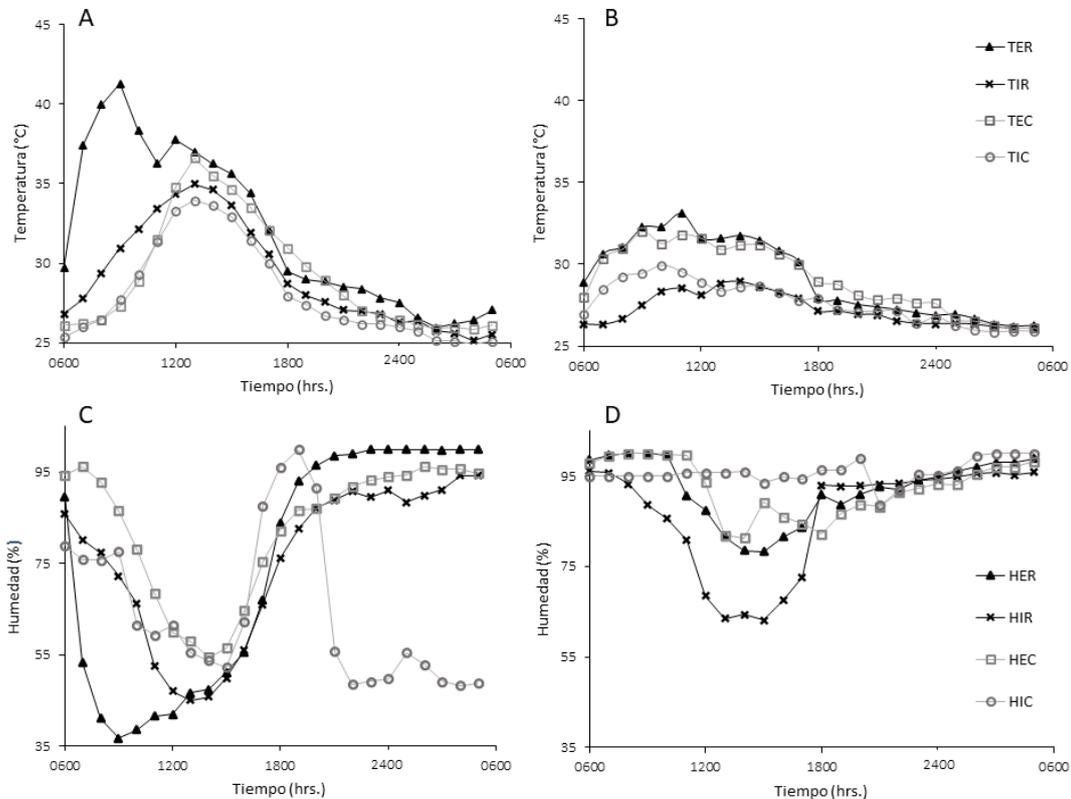


Fig. 5 - Variación promedio de la temperatura y humedad relativa a partir de las 06:00 h (t=0) durante tres días de registro (864 datos para cada refugio activo o control). **A.** Temperatura para los refugios ubicados en el fragmento 2 (Pastizal). **B.** Temperatura para los refugios ubicados en los fragmentos 1 y 3 (bosque). *TER*: temperatura externa del refugio, *TEC*: temperatura externa del control, *TIR*: temperatura interna del refugio, *TIC*: temperatura interna de control. **C.** Humedad relativa para los refugios ubicados en el fragmento 2 (Pastizal). **D.** Humedad relativa para los refugios ubicados en los fragmentos 1 y 3 (bosque). *HER*: humedad externa del refugio, *HEC*: humedad externa del control, *HIR*: humedad interna del refugio, *HIC*: humedad interna de control.

Tabla 2 - Descripción de la densidad y frecuencia de especies vegetal en cada unidad de muestreo. *Representa las especies encontradas en los cuadrantes de los controles. ^a Parcela alrededor de la *Parinari* sp., ^b Parcela alrededor de *Ficus dendrocida* y ^c Parcela alrededor de termitero.

Familia	Especie	# Indv.	Densidad		Frecuencia	
			abs.	rel.	abs.	rel.
Anacardiaceae	<i>Spondias mombin</i> ^c	3	0,01	1,96	0,13	2,20
Anacardiaceae	<i>Spondias mombin</i> ^{*b}	3	0,01	3,03	0,19	4,47
Annonaceae	<i>Xylopiá aromática</i> ^a	2	0,01	1,31	0,13	2,20
Araceae	<i>Spathiphyllum fulvovirens</i> ^a	15	0,05	9,80	0,44	7,69
Araliaceae	<i>Dendropanax arboreu</i> ^a	5	0,02	3,27	0,25	4,40
Araliaceae	<i>Dendropanax arboreu</i> ^{*bc}	12	0,04	14,29	0,38	8,95
Arecaceae	<i>Bactris brongniartii</i> ^{abc}	30	0,10	19,61	0,75	13,19
Arecaceae	<i>Elaeis oleifera</i> ^{*a}	6	0,02	7,14	0,19	4,47
Cardiopteridaceae	<i>Dendrobangia</i> sp. ^a	3	0,01	1,96	0,13	2,20
Cardiopteridaceae	<i>Dendrobangia</i> sp. ^{*ac}	13	0,01	4,76	0,19	4,47
Cyatheaceae	<i>Cyathea</i> ^a	3	0,01	1,96	0,13	2,20
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea</i> ^{*c}	4	0,03	11,90	0,31	7,46
Euphorbiaceae	<i>Alchorneopsis</i> ^{*c}	4	0,01	2,61	0,13	2,20
Euphorbiaceae	<i>Alchorneopsis</i> ^c	2	0,01	1,31	0,13	2,20
Euphorbiaceae	<i>Aparisthium cordatum</i> ^{*a}	10	0,02	7,14	0,19	4,47
Euphorbiaceae	<i>Senefeldera testiculata</i> ^a	6	0,02	5,95	0,31	7,46
Fabaceae	<i>Bauhinia guianensis</i> ^a	1	0,00	0,65	0,06	1,10
Fabaceae	<i>Dussia lehmannii</i> [*]	6	0,02	3,92	0,19	3,30
Fabaceae	<i>Dussia lehmannii</i> ^c	1	0,00	0,65	0,06	1,10
Fabaceae	<i>Inga</i> sp. ^a	2	0,01	1,31	0,06	1,10
Fabaceae	<i>Vachellia</i> sp. ^a	3	0,01	1,96	0,13	2,20
Fabaceae	<i>Zygia</i> sp. ^c	5	0,02	5,95	0,19	4,47
Lamiaceae	<i>Aegiphila integrifolia</i> ^{*b}	5	0,01	4,76	0,25	5,97
Lauraceae	sp. ^{ab}	3	0,01	1,96	0,13	2,20
Melastomataceae	<i>Miconia impetiolaris</i> ^a	5	0,02	3,27	0,19	3,30
Melastomataceae	<i>Miconia trinervia</i> ^a	8	0,03	5,23	0,19	3,30
Melastomataceae	<i>Tococa guianensis</i> ^a	5	0,02	3,27	0,25	4,40
Moraceae	<i>Brosimum</i> sp. ^a	1	0,00	0,65	0,06	1,10
Moraceae	<i>Brosimum guianens</i> ^c	2	0,01	1,31	0,13	2,20
Moraceae	<i>Brosimum utile</i> ^{*c}	3	0,01	1,96	0,19	3,30
Moraceae	<i>Ficus dendrocida</i> ^b	4	0,01	3,57	0,19	4,47
Moraceae	<i>Ficus</i> sp. ^{*a}	3	0,02	5,95	0,25	5,97
Myristicaceae	<i>Compsoeura mutisii</i> ^a	1	0,00	0,65	0,06	1,10
Myristicaceae	<i>Compsoeura mutisii</i> ^{*c}	5	0,01	4,76	0,19	4,47
Rubiaceae	<i>Amaioua corymbosa</i> ^a	7	0,02	4,58	0,25	4,40
Rubiaceae	<i>Genipa americana</i> ^b	7	0,02	4,58	0,44	7,69
Rubiaceae	<i>Genipa americana</i> ^{*b}	4	0,04	14,29	0,63	14,92
Salicaceae	<i>Casearia javitensis</i> ^a	5	0,02	3,27	0,25	4,40
Simaroubaceae	<i>Simaba cedron</i> ^a	2	0,01	1,31	0,13	2,20
Violaceae	<i>Gloeospermum falcatum</i> ^a	6	0,02	3,92	0,25	4,40
Zamiaceae	<i>Zamia incognita</i> ^{ac}	19	0,06	12,42	0,50	8,79
Zamiaceae	<i>Zamia incognita</i> ^{*c}	12	0,02	8,33	0,31	7,46

Tabla 3 - Análisis de componentes principales para la determinación de la heterogeneidad y complejidad vegetal de los refugios ubicados al interior del bosque

Abreviatura	Variable	Refugios		Controles	
		CP1	CP2	CP1	CP2
XALH	Altura media de herbáceas	0,1120	-0,4279	0,2588	0,2766
XALAR	Altura media de arbustos	0,2896	0,2184	0,3619	-0,0526
XALAR	Altura media de árboles	0,2346	-0,3201	-0,0438	0,3892
CAN	Cobertura de dosel	-0,1355	-0,4149	-0,2588	-0,2766
DA	Densidad del estrato arbóreo	-0,3282	0,0494	0,2588	0,2766
DAR	Densidad del estrato arbustivo	-0,2171	-0,3427	0,2301	-0,3044
DHR	Densidad del estrato herbáceo	-0,2995	-0,1916	0,0075	-0,3920
DAP	DAP de árboles	0,3124	-0,1471	-0,3514	0,1067
DAPa	DAP de arbustos	-0,2056	0,3560	-0,3525	0,1023
CHR	Porcentaje de cobertura herbáceo	-0,3009	-0,1872	-0,0637	-0,3860
CAR	Porcentaje de cobertura del estrato arbustivo	0,3254	0,0772	0,0937	-0,3789
CAD	Porcentaje de la cobertura del estrato arbóreo	-0,1770	0,3840	0,3289	0,1704
VDCA	Varianza de las distancias de los árboles al centro de la parcela	-0,3296	0,0279	0,3568	-0,0838
VDGAR	Varianza de las distancias de los arbustos al centro de la parcela	0,3301	0,0086	-0,3417	0,1383
Valor propio		9,17	4,83	7,5	6,5
Porcentaje de varianza		65,49	34,51	53,54	46,46
Porcentaje acumulado		65,49	100,00	53,54	100,00

DISCUSIÓN

Los resultados de esta investigación describen los tipos de refugios naturales utilizados por murciélagos de los géneros *Phyllostomus*, *Carollia* y *Lophostoma* en la Hacienda San Juan (Fig. 2). Los murciélagos de cada género usaron un solo tipo de refugio en todo el muestreo. No se evidenció el uso de hojas modificadas en *Phyllostomus* y *Carollia* como se ha descrito en investigaciones previas (Voss et al. 2016). Además de los tipos de refugios descritos en esta investigación, se ha documentado que los géneros *Phyllostomus* y *Carollia* usan litoestructuras, antropoestructuras, follaje, hendiduras de árbol y hojas modificadas como lugar de descanso (Rodríguez-Durán 2020). Sin embargo, en ambientes con mayor cantidad y variedad de refugios disponibles, las especies de *Carollia* priorizan el uso de hendiduras de árbol, *Phyllostomus* usa con mayor frecuencia el follaje (Voss et al. 2016) y *Lophostoma* solamente se ha documentado en termiteros (Esquivel et al. 2020).

Las variables abióticas analizadas presentaron valores diferenciales entre los refugios y los controles. La magnitud de estas variables depende de varios factores relacionados entre sí (Nado & Kaňuch 2015). Por ejemplo, la cantidad de individuos que ocupa un refugio ya que los costos de la termorregulación se reducen al aumentar la temperatura ambiente a través del calor corporal (Kelm et al. 2021). También depende de los requerimientos metabólicos de cada especie según su tamaño corporal (Willis & Brigham 2007). Marroquín (2020) encontró una relación significativa entre individuos con mayor tamaño corporal (menor tasa metabólica específica de masa) y refugios en ambientes más expuestos a la incidencia de luz (mayor temperatura

interna). Lo que concuerda con la diferencia en los promedios de temperatura y humedad entre especies (Fig. 4 y 5). Lo anterior resalta la importancia de la ubicación de los refugios en el paisaje (Kalcounis-Rüppell et al. 2005). Existe un patrón de uso de refugios naturales significativamente relacionado con las características del hábitat y estructura de los bosques (Nado & Kaňuch 2015), principalmente la heterogeneidad y complejidad son factores determinantes (Fabianek et al. 2015). La heterogeneidad implica diferencias en la fisionomía (mayor diversidad de plantas) por lo que ofrecerá mayor disponibilidad de refugios potenciales (Bazzaz 1975), mientras que la complejidad refleja la diferenciación de los atributos fisionómicos y por lo tanto mayor coexistencia de gremios (Badii et al. 2008). Los murciélagos por lo general exhiben preferencias únicas de descanso y algunas requieren varios dormitorios para diferentes propósitos (Sagot & Chaverri 2015). El uso de vegetación como refugio por *Phyllostomus* se ha relacionado más con variables microclimáticas (Dechmann et al. 2005), en el caso de *Carollia* con la estructura y composición de la vegetación (Martins et al. 2017) y para el género *Lophostoma* se ha documentado que el uso de termiteros puede estar más relacionado con la selección sexual (Dechmann et al. 2005) ya que los machos adecuan el termitero y lo ofrecen como recurso a las hembras (Dechmann et al. 2004).

Por lo anterior, el mantenimiento de una amplia variedad de refugios naturales en un paisaje es importante para la conservación de la diversidad de murciélagos (Sagot & Chaverri 2015). Sin embargo, en la práctica se han presentado dificultades metodológicas en cuanto al tiempo de muestreo, la cantidad de variables que se analizan y la falta de comparación con grupos control (Rodríguez-Durán & Kunz 2001), lo que impide obtener una

descripción detallada sobre lo que en definitiva diferencia un refugio potencial del uso accidental de estructuras (Rodríguez-Durán 2020). La información vigente sobre refugios naturales es más abundante en América del norte, con un gran porcentaje de estudios enfocados en especies de la familia Vespertilionidae, especialmente los géneros *Myotis* y *Eptesicus*. En cuanto a la familia Phyllostomidae, son pocos los estudios que establecen relaciones entre las características de los refugios y la presencia de murciélagos (Miller et al. 2003). La mayoría de las investigaciones que se han realizado hasta el momento, se han enfocado en acercamientos hacia posibles vínculos causales entre las variables (especialmente microclima y tipo de refugio) y la presencia de murciélagos (Voss et al. 2016).

Los resultados de esta investigación se consideran un aporte al conocimiento de los requerimientos principales para permanecer en un refugio natural, especialmente en especies de los géneros *Phyllostomus*, *Lophostoma* y *Carollia*. Además, en Colombia son pocos los estudios que describen la heterogeneidad y complejidad vegetal como posible factor que limite la selección de un refugio (Suárez-Payares & Lizcano 2011). Es importante ampliar los estudios enfocados a la ecología de los sitios de descanso de murciélagos y con esto desarrollar planes de conservación, especialmente en zonas fragmentadas del trópico donde hay muy pocos registros (Rodríguez-Durán 2020). Aunque la poca cantidad de refugios encontrados puede relacionarse con el esfuerzo de muestreo y con el impacto negativo que genera la perturbación del bosque (Fleming et al. 2005) también representa un indicio de la importancia de los refugios para especies generalistas, que toleran diferentes grados de perturbación porque pueden ser clave para procesos de sucesión forestal (Casallas-Pabón et al. 2017). Incluso, los murciélagos que usan refugios naturales pueden influenciar el aumento significativo de la densidad y diversidad de lluvia de semillas a nivel local (Martínez-Ramos & Soto-Castro 1993, Melo et al. 2009, Casallas-Pabón et al. 2017). Salazar et al. (2013) evaluaron la riqueza de especies del género *Piper* tanto en fragmentos de bosque con refugios naturales de *Carollia perspicillata* y en fragmentos de bosque sin refugios, se demostró que los lugares con refugios presentaron el doble de riqueza de *Piper*. Esto es clave en procesos de restauración ecológica, regeneración y mantenimiento de la biodiversidad (Arias 2020). Bajo este escenario, es importante que en investigaciones futuras se amplíe el número de variables, la cantidad del grupo control y el tiempo de muestreo para lograr una descripción detallada que permita determinar los parámetros de selección de refugios naturales por parte de los murciélagos.

AGRADECIMIENTOS

Al Doctor Andrés Link (Universidad de Los Andes) y a la Fundación Proyecto Primates por facilitar el acceso y el apoyo logístico en la Estación de Investigación Hacienda San Juan. A la Universidad Central y al Laboratorio de Ecología Funcional (LEF) de la Pontificia Universidad Javeriana por el acompañamiento logístico y técnico durante el proceso investigativo. Especial agradecimiento a los revisores anónimos por la lectura y las apreciaciones realizadas que contribuyeron en gran medida al desarrollo del manuscrito.

REFERENCIAS

- ARIAS, G. (2020). Ensamblaje y dispersión de semillas de murciélagos frugívoros en un paisaje fragmentado del Valle del Magdalena medio: implicaciones para su conservación. Universidad de los Andes. Bogotá, Colombia. Universidad de los Andes.
- AUGUST, P. V. (1983). The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology*, 64(6): 1495-1507. <https://doi.org/10.2307/1937504>
- BADII, M. H., LANDEROS, J. & CERNA, E. (2008). Patrones de asociación de especies y sustentabilidad. *Daena: International Journal of Good Conscience*, 3(1): 632-660.
- BAZZAZ, F. A. (1975). Plant species diversity in old-field successional ecosystems in Southern Illinois. *Ecology*, 56(2): 485-488. <https://doi.org/10.2307/1934981>
- CASALLAS-PABÓN, D., CALVO-ROA, N. & ROJAS-ROBLES, R. (2017). Seed dispersal by bats over successional gradients in the Colombian Orinoquia (San Martín, Meta, Colombia). *Acta Biol Colomb*, 22(3): 348-358. <https://doi.org/10.15446/abc.v22n3.63561>
- CHAVERRI, G. & KUNZ, T. H. (2006). Roosting ecology of the tent-roosting bat *Artibeus watsoni* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Southwestern Costa Rica. *Biotropica*, 38(1): 77-84. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2006.00107.x>
- CORTÉS, A. & FRANCISCO, F. (2009). Densidad poblacional y ecología de *Ateles hybridus* (L. Geoffroyi- St. Hilaire, 1829) en un fragmento de bosque húmedo tropical en la Hacienda San Juan de Carare, Municipio de Cimitarra, Departamento de Santander, Colombia. Universidad de los Andes. Bogotá, Colombia. Universidad de los Andes.
- CORTÉS-DELGADO, N. & JIMÉNEZ-FERBANS, L. (2014). Descripción de un refugio usado por *Phyllostomus hastatus* (Chiroptera: Phyllostomidae) en la Serranía del Perijá, La Guajira, Colombia. *Ciencia e Ingeniería*, 1(2): 10-14.
- CORZO, G., RAMÍREZ, W., SALAMANCA, B., LONDOÑO, M. C., FONSECA, C., CASTELLANOS, C., ALCÁZAR, C., LASSO, A. & GARCÍA, H. (2010). Planeación ambiental para la conservación de la biodiversidad en las áreas operativas de Ecopetrol en el Magdalena Medio y los Llanos Orientales de Colombia. ed.: Instituto de Investigación de recursos biológicos Alexander von Humboldt, Ecopetrol S.A. Bogotá, Colombia, 28 pp.
- DECHMANN, K. N., KALKO, E. K. V. & KERTH, G. (2004). Ecology of an exceptional roost: energetic benefits could explain why the bat *Lophostoma silvicolum* roosts in active termite nests. *Evol Ecol Res*, 6(7): 1037-1050.
- DECHMANN, D. K. N., KALKO, E. K. V., KÖNIG, B. & KERTH, G. (2005). Mating system of a Neotropical roost-making bat: the white-throated, round-eared bat, *Lophostoma silvicolum* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Behav Ecol Sociobiol*, 58: 316-325. <https://doi.org/10.1007/s00265-005-0913-y>
- ESQUIVEL, D. A., PEÑA, S., AYA-CUERO, C. & DA CUNHA TAVARES, V. (2020). Bats and termite nests: roosting ecology of *Lophostoma brasiliense* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Colombia. *Mastozool neotrop*, 27(1): 72-80. <https://doi.org/10.31687/saremMN.20.27.1.0.11>
- ESRI. (2011). ArcGIS Desktop: Release 10. Environmental Systems Research Institute, Redlands.

- ETTER, A. & ZULUAGA, A. F. (2018). Áreas aptas para la actividad ganadera en Colombia: análisis espacial de los impactos ambientales y niveles de productividad de la ganadería. In: Estado y tendencias de la biodiversidad continental de Colombia. ed.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia, p.403.
- FABIANEK, F., SIMARD, M. A., RACINE, E. B. & DESROCHERS, A. (2015). Selection of roosting habitat by male *Myotis* bats in a boreal forest. *Can J Zool*, 93(7): 539-546. <https://doi.org/10.1139/cjz-2014-0294>
- FIGUEROA, S. (2014). Evaluación de estructura horizontal y la diversidad florística en un bosque lluvioso del medio Magdalena, hacienda San Juan de Carare, Cimitarra Santander. Universidad del Tolima. Tolima, Colombia. Universidad del Tolima.
- FLAQUER, C., TORRE, I. & ARRIZABALAGA, A. (2007). Selección de refugios, gestión forestal y conservación de los quirópteros forestales. In: Conservación de la biodiversidad, fauna vertebrada y gestión forestal. ed.: Edicions de la Universitat de Barcelona y Centre Tecnològic Forestal de Catalunya. Barcelona, Spain, p.469-488.
- FLEMING, T. H., MUCHHALA, N. & ORNELAS, J. F. (2005). New World nectar-feeding vertebrates: community patterns and processes. ed.: contribuciones mastozoológicas en homenaje a Bernardo Villa. Instituto de Ecología, UNAM. Conabio, Mexico, p.163-186.
- FORERO, D. C. D. (2007). Preferencia de hábitat y microhábitat de algunos mamíferos pequeños en tres tipos de hábitat en el santuario de fauna y flora Otún-Quimbaya. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá, Colombia. Pontificia Universidad Javeriana.
- GAISLER, J. (1979). Ecology of bats. In: Ecology of small mammals. ed.: Springer. Dordrecht, Netherlands, p.281-342. https://doi.org/10.1007/978-94-009-5772-5_7
- GARCÍA-GARCÍA, J. L. & SANTOS-MORENO, A. (2014). Uso de la palma *Attalea butyracea* como tienda de percha por el murciélago *Uroderma bilobatum* en Oaxaca, México. *Acta Zool Mex*, 30(2): 434-438.
- IBM CORP. (2017). IBM SPSS Statistics for Windows, Version 25.0. Armonk, NY: IBM Corp.
- KALCOUNIS-RÜPPELL, M. C., PSYLLAKIS, J. M. & BRIGHAM, R. M. (2005). Tree roost selection by bats: an empirical synthesis using meta-analysis. *Wildlife Soc B*, 33(3): 1123-1132. [https://doi.org/10.2193/0091-7648\(2005\)33\[1123:TRSBBA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0091-7648(2005)33[1123:TRSBBA]2.0.CO;2)
- KELM, D. H., TOELCH, U. & JONES, M. M. (2021). Mixed-species groups in bats: non-random roost associations and roost selection in neotropical understory bats. *Front Zool*, 18: 53. <https://doi.org/10.1186/s12983-021-00437-6>
- KERTH, G., WEISSMANN, K. & KÖNIG, B. (2001). Day roost selection in female Bechstein's bats (*Myotis bechsteini*): a field experiment to determine the influence of roost temperature. *Oecologia*, 126: 1-9. <https://doi.org/10.1007/s004420000489>
- KUNZ, T. H. (1982). Roosting ecology of bats. In: Ecology of bats. ed.: Plenum Press. New York, USA, p.1-55.
- KUNZ, T. & MCCRACKEN, G. (1996). Tents and harems: apparent defence of foliage roosts by tent-making bats. *J Trop Ecol*, 12(1): 121-137. <https://doi.org/10.1017/S0266467400009342>
- KUNZ, T. H. & LUMSDEN, L. F. (2003). Ecology of cavity and foliage roosting bats. In: Bat ecology. ed.: University of Chicago Press. Chicago, USA, p.3-89.
- MARROQUÍN, C. (2020). The role of energy expenditure in roost selection by bats. The Ohio State University. Columbus, Ohio, USA. The Ohio State University.
- MARTÍNEZ-RAMOS, M. & SOTO-CASTRO, A. (1993). Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. In: Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects. Advances in vegetation science, vol 15. ed.: Springer, Dordrecht. eBook. p.299-318. https://doi.org/10.1007/978-94-011-1749-4_21
- MARTINS, A. C. M., WILLIG, M. R., PRESLEY, S. J. & MARINHOFILHO, J. (2017). Effects of forest height and vertical complexity on abundance and biodiversity of bats in Amazonia. *Forest Ecol Manag*, 391: 427-435. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.02.039>
- MELO, F. P. L., RODRIGUEZ-HERRERA, B., CHAZDON, R. L., MEDELLIN, R. A. & CEBALLOS, G. G. (2009). Small tent-roosting bats promote dispersal of large-seeded plants in a neotropical forest. *Biotropica*, 41(6): 737-743. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2009.00528.x>
- MILLER, D. A., ARNETT, E. B. & LACKI, M. J. (2003). Habitat management for forest-roosting bats of North America: a critical review of habitat studies. *Wildlife Soc B*, 31(1): 30-44.
- MUSCARELLA, R. & FLEMING, T. H. (2007). The role of frugivorous bats in tropical forest succession. *Biol Rev*, 82(4): 573-590. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00026.x>
- NAĐO, L. & KAŇUCH, P. (2015). Roost site selection in tree-dwelling bats across biogeographical regions: an updated meta-analysis with meta-regression. *Mammal Rev*, 45(4): 215-226. <https://doi.org/10.1111/mam.12044>
- PALACIO, F. X., APODACA, M. J. & CRISCI, J. V. (2020). Análisis multivariado para datos biológicos: teoría y su aplicación utilizando el lenguaje R. ed.: Fundación de Historia Natural Félix de Azara. Buenos Aires, Argentina, 271 pp.
- PRETZLAFF, I., KERTH, G. & DAUSMANN, K. H. (2010). Communally breeding bats use physiological and behavioural adjustments to optimise daily energy expenditure. *Naturwissenschaften*, 97: 353-363. <https://doi.org/10.1007/s00114-010-0647-1>
- RODRÍGUEZ-DURÁN, A. & KUNZ, T. H. (2001). Biogeography of West Indian bats: an ecological perspective. In: Biogeography of the West Indies: patterns and perspectives. ed.: CRC Press. Boca Raton, Florida, USA, p.355-368.
- RODRÍGUEZ-DURÁN, A. & SOTO-CENTENO, J. A. (2003). Temperature selection by tropical bats roosting in caves. *J Therm Biol*, 28(6-7): 465-468. [https://doi.org/10.1016/S0306-4565\(03\)00046-9](https://doi.org/10.1016/S0306-4565(03)00046-9)
- RODRÍGUEZ-DURÁN, A. (2009). Bat assemblages in the West Indies: the role of caves. In: Island bats: evolution, ecology and conservation. ed.: The University of Chicago Press. Chicago, Illinois, USA, p.265-280.
- RODRÍGUEZ-DURAN, A. (2020). Roosting ecology. The importance of detailed description. In: Phyllostomid bats: a unique mammalian radiation. ed.: The University of Chicago Press. Chicago, Illinois, USA, p. 311-324.
- RODRÍGUEZ-HERRERA, B., MEDELLÍN, R. A. & TIMM, R. (2007). Murciélagos neotropicales que acampan en hojas. ed.: INBio. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica, 178 pp.
- RSTUDIO TEAM. (2021). RStudio: Integrated Development Environment for R. Version 1.1.414.
- RUCZYŃSKI, I. & BARTOŃ, K. A. (2020). Seasonal changes and the influence of tree species and ambient temperature on the fission-fusion dynamics of tree-roosting bats. *Behav Ecol Sociobiol*, 74: 63. <https://doi.org/10.1007/s00265-020-02840-1>

- RUSSO, D., CISTRONE, L., BUDINSKI, I., CONSOLE, G., CORTE, M. D., MILIGHETTI, C., DI SALVO, I., NARDONE, V., BRIGHAM, R. M. & ANCILLOTTO, L. (2017). Sociality influences thermoregulation and roost switching in a forest bat using ephemeral roosts. *Ecol Evol*, 7(14): 5310-5321. <https://doi.org/10.1002/ece3.3111>
- SAGOT, M. & CHAVERRI, G. (2015). Effects of roost specialization on extinction risk in bats. *Conserv Biol*, 29(6): 1666-1673. <https://doi.org/10.1111/cobi.12546>
- SALAZAR, D., KELM, D. H. & MARQUIS, R. J. (2013). Directed seed dispersal of Piper by *Carollia perspicillata* and its effect on understory plant diversity and folivory. *Ecology ESA*, 94(11): 2444-2453. <https://doi.org/10.1890/12-1172.1>
- SÁNCHEZ-PALOMINO, P., DEL PILAR RIVAS PAVA, M. & CADENA, A. (1996). Diversidad biológica de una comunidad de quiropteros y su relación con la estructura del hábitat de bosque de galería, Serranía de la Macarena, Colombia. *Caldasia*, 18(3): 343-353.
- SIMMONS, N. B., VOSS, R. S. & FLECK, D. W. (2002). A new Amazonian species of *Micronycteris* (Chiroptera: Phyllostomidae) with notes on the roosting behavior of sympatric congeners. *Am Mus Novit*, 2002(3358): 1-16. [https://doi.org/10.1206/0003-0082\(2002\)358%3C0001:ANASOM%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1206/0003-0082(2002)358%3C0001:ANASOM%3E2.0.CO;2)
- SUÁREZ-PAYARES, L. M. & LIZCANO, D. J. (2011). Uso de refugios por tres especies de murciélagos filostómidos (Chiroptera: Phyllostomidae) en el Área Natural Única Los Estoraques, Norte de Santander, Colombia. *Mastozool Neotrop*, 18(2): 259-270.
- TREVELIN, L. C., SILVEIRA, M., PORT-CARVALHO, M., HOMEIM, D. H. & CRUZ-NETO, A. P. (2013). Use of space by frugivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in a restored Atlantic forest fragment in Brazil. *Forest Ecol Manag*, 291(1): 136-143. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.11.013>
- 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. *Am Mus Novit*, 2016(3870): 1-43. <https://doi.org/10.1206/3870.1>
- WILLIG, M. R., PRESLEY, S. J., BLOCH, C. P., HICE, C. L., YANOVIK, S. P., DÍAZ, M. M., CHAUCA, L. A., PACHECO, V. & WEAVER, S. C. (2007). Phyllostomid bats of Lowland Amazonia: effects of habitat alteration on abundance. *Biotropica*, 39(6): 737-746. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00322.x>
- WILLIS, C. K. R. & BRIGHAM, R. M. (2007). Social thermoregulation exerts more influence than microclimate on forest roost preferences by a cavity-dwelling bat. *Behav Ecol Sociobiol*, 62: 97-108. <https://doi.org/10.1007/s00265-007-0442-y>