



Dinámica poblacional y fidelidad de refugio de *Carollia brevicauda* (Chiroptera: Phyllostomidae) en un refugio artificial, en los Andes nororientales de Colombia

Diego R. Gutiérrez-Sanabria^{1*} , Diego J. Lizcano^{1,2} 

1 Grupo de Investigación en Ecología y Biogeografía (GIEB), Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Básicas, Universidad de Pamplona, km. 1 vía Bucaramanga, Pamplona, Colombia.

2 Awake Travel. Cajicá, Cundinamarca, Colombia.

*Correspondencia: diecolo24@gmail.com

Resumen

Los refugios imponen presiones selectivas a los murciélagos. Los refugios proporcionan sitios de apareamiento, hibernación y crianza; promueven interacciones sociales, digestión de alimentos; y ofrecen protección contra el clima adverso y los depredadores. Por ende, tienen un papel importante en la ecología y evolución de estos mamíferos. En este trabajo se estudió la dinámica poblacional y fidelidad del murciélago *Carollia brevicauda* en un refugio artificial a lo largo de un año. Capturamos murciélagos con una trampa-arpa entre las 18:00 y 00:00 horas, con un esfuerzo de muestreo de 120 horas*trampa y un total de 91 individuos marcados. Los resultados mostraron que la colonia permaneció con un número de individuos poco variable (15 ± 5) a lo largo del periodo de muestreo. La mayor fidelidad de las hembras (1.25 ± 0.17) en comparación con los machos (0.85 ± 0.12) sugiere que este refugio es usado como sitio de crianza. Análisis con el método de captura-recaptura, según el modelo de Cormack-Jolly-Seber, indican que la población es de 260 individuos. La tasa de recaptura fue baja indicando una alta movilidad de los individuos, que puede estar asociada a un comportamiento social fisión-fusión de grupo. Los datos sugieren que las hembras sincronizan la gestación para dar a luz en la época de lluvias cuando hay mayor disponibilidad de recursos alimenticios y que las construcciones humanas al tener características de refugios permanentes, ofrecen condiciones propicias para la reproducción y maternidad de esta especie.

Palabras clave: Fidelidad de refugio, refugio de maternidad, captura-recaptura, programa MARK, fisión-fusión.

Abstract

Roosting sites impose selective pressure on bats. Indeed, they provide places for mating, hibernation, and rearing offspring; promote social interactions, and food digestion; they also offer protection against adverse weather and predators. Therefore, roosts play an important role in the ecology and evolution of these mammals. In this study, we analyzed the roost use by the bat *Carollia brevicauda* for a year. We captured bats using a harp-trap between 18:00 – 00:00 hours, completing 120 hours*trap and 91 marked individuals. Results showed that the colony had a nearly constant number of individuals (15 ± 5) along the sampled period. The highest fidelity of females (1.25 ± 0.17) compared with males (0.85 ± 0.12) suggests that the roosting site is used for

breeding. Analysis using the capture-recapture method, and the Cormack-Jolly-Seber model, showed a total population size of 260 individuals. The recapture rate was low suggesting high mobility of individuals, which can be associated with a fission-fusion social behavior. The data suggest that females synchronize gestation to give birth during the rainy season when there is greater availability of food resources and that human constructions, having the characteristics of permanent shelters, offer favorable conditions for the reproduction and maternity of this species.

Key words: Roost fidelity, breeding roost, capture-recapture, MARK program, fission-fusion.

1. INTRODUCCIÓN

La fidelidad al refugio se define como la permanencia de un individuo en un sitio la mayor parte de su ciclo de vida el cual puede ser a corto y largo plazo, y los murciélagos pueden usarlos intermitentemente durante varios días, pero durante un prolongado tiempo, en incluso pueden volver después de un largo periodo (Lewis 1995). La selección del refugio en murciélagos es mediada por factores tanto físicos como ambientales, y varía según la especie, dependiendo de diferencias en el clima, disponibilidad, requerimientos termoregulatorios, riesgo de depredación, cercanía a recursos hídricos y áreas de forrajeo entre otros (Kunz 1982; Brigham 1991). Por ende, los refugios tienen un papel importante en la ecología y evolución de los mamíferos y en particular los murciélagos (Kunz 1982). Los patrones espaciales y temporales del uso de refugio, específicamente la disponibilidad, fidelidad y distancia de movimiento entre ellos, definen el área mínima de hábitat requerido para resguardarse por parte de los murciélagos. Estas características hacen que la fidelidad o movilidad hacia los refugios fluctúe o varíe poco a lo largo del tiempo (Rancourt et al. 2007).

Los murciélagos neotropicales poseen una alta variabilidad en cuanto al uso y fidelidad a los refugios que habitan (Chaverri y Kunz 2006). Algunas especies como *Phyllostomus hastatus* por ejemplo, son fieles a un sitio particular dentro de una cueva por varios años (McCracken y Bradbury 1981), mientras que otras especies como *Artibeus watsoni*, cambian de refugio diariamente dependiendo de su disponibilidad (Chaverri et al. 2007).

Las especies de murciélagos del género *Carollia* son unas de las más comunes y abundantes del neotrópico (McLellan 1984). Su dieta incluye una variedad de especies de frutos, recursos florales e insectos (Fleming et al. 1977; Alviz 2014). Los murciélagos de este género habitan áreas boscosas usando como refugio, cavernas, minas, puentes, grietas de rocas y edificaciones, entre otros. Dentro de las especies de este género, el murciélago sedoso de cola corta *Carollia brevicauda*, habita en bosques perennes y semicaducifolios de tierras bajas, siendo tolerantes a áreas deforestadas y degradadas, hallándose con menos frecuencia en bosques maduros (Cloutier y Thomas 1992). A pesar de la importancia ecológica de este murciélago como dispersor de plantas pioneras, principalmente del género *Piper* (Thies y Kalko 2004), se tiene poca información respecto su demografía y uso de refugios (Emmons y Feer 1997). Especies similares del género *Carollia* tienen una estructura social basada en harenes y un patrón poliestral, usando refugios permanentes como sitios de cría (Martínez-Medina et al. 2018).

Los métodos de captura-marca-recaptura (CMR), son usados en ecología para determinar el tamaño de una población, entre otros aspectos demográficos (White y Burnham 1999). Sin embargo, estos métodos han sido poco usados en poblaciones de murciélagos neotropicales (Amstrup et al. 2005). Algunos estudios de captura-recaptura en murciélagos se han enfocado principalmente en determinar la viabilidad de las poblaciones (Sendor y Simon 2003). Trabajos recientes con ADN han mostrado la

versatilidad de los métodos de CMR para estudiar aspectos ecológicos, demográficos y de conservación (Dool 2020, Jan 2019, Ibouroi et al. 2021, Royle et al. 2018). De esta forma los métodos de captura-marca-recaptura pueden revelar aspectos adicionales relacionados con la ecología de refugio (Pryde et al. 2005, Santos-Moreno 2020).

El objetivo de este estudio fue determinar algunos aspectos de la dinámica poblacional del murciélago sedoso de cola corta documentando su tamaño poblacional, tasa de captura, supervivencia aparente, reproducción y fidelidad en un refugio artificial, usando métodos de CMR. Teniendo en cuenta que en las hembras pueden usar los refugios permanentes como sitios de crianza, por su estabilidad microclimática (Lewis 1995) nosotros hipotetizamos que las hembras serán más fieles al refugio que los machos.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Área de estudio

Este estudio se realizó en el Cordillera Country Club ubicado a 2 km. Del municipio de Bochalema, Norte de Santander-Colombia, en el kilómetro 34 en la vía que de Pamplona conduce a Cúcuta. La altitud del sitio de muestreo es 1300 m, (7.585137 N y -72.636134 W) (FIGURA 1).

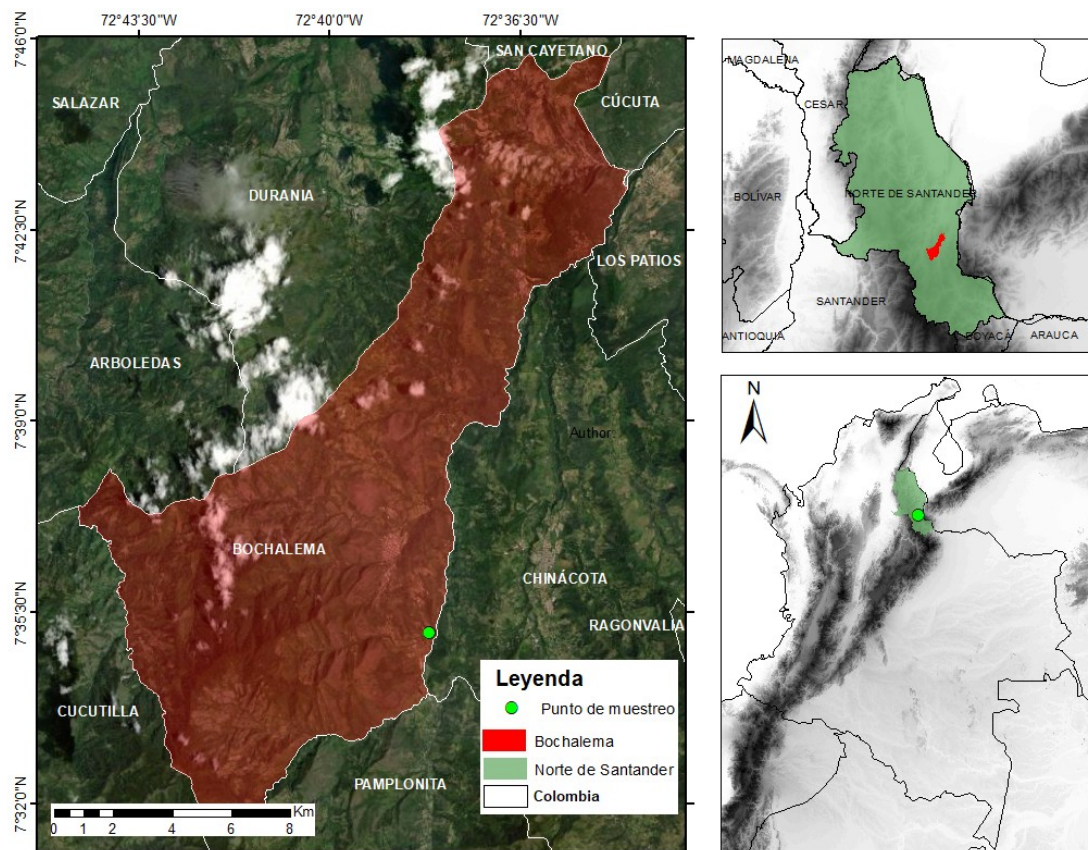


FIGURA 1. Ubicación del refugio artificial en donde se realizó el muestreo de captura-recaptura de *Carollia brevicauda*, en Norte de Santander, Colombia.

Este sitio presenta una temperatura promedio anual de 24°C, y una precipitación de patrón bimodal con dos picos de lluvia, uno entre abril- mayo y el más pronunciado entre octubre y noviembre, y periodos secos en los meses de junio y julio, y de diciembre a mediados de marzo. La precipitación anual promedio es de 1200 mm y la máxima de 250 mm en el mes de octubre, con una precipitación mínima de 35 mm en el mes de junio. Los datos de precipitación se obtuvieron de la estación meteorológica La Don Juana, Río Pamplonita (Chinacota), estación número 16017020 del Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales de Colombia (IDEAM). El área de estudio se encuentra ubicada en la zona de vida bosque húmedo montano bajo (Holdridge 1947).

La colonia del murciélago *C. brevicauda* de este estudio, estaba ubicada en un refugio artificial, un puente de concreto, con aproximadamente 10 m de largo y 2.2 m de alto en la parte más alta; el piso del refugio se encontraba parcialmente cubierto de agua estancada con una profundidad aproximada de 40 cm. El techo posee una gran cantidad de grietas que sirven como sitio de percha. El refugio presenta dos entradas, lo cual incrementa la oscuridad del mismo y facilitó el diseño del estudio. La entrada principal del refugio se encuentra a 20 m de un estanque natural y está rodeada por vegetación secundaria alta, árboles de aproximadamente 15 m. La entrada secundaria estaba bloqueada por una roca grande con una abertura de 60 x 40 cm (FIGURA 2).



FIGURA 2. Interior del refugio donde se realizó el estudio

2.2. Metodología

2.2.1 Toma de datos

Los murciélagos fueron capturados quincenalmente desde septiembre del 2007 hasta septiembre del 2008. Los murciélagos fueron capturados con una trampa-arpa (Tuttle 1976), de 1.20 m de ancho y 1 m de alto, instalada en la entrada principal del refugio. La otra entrada se cerró con plásticos para forzar a los murciélagos a salir por la trampa y aumentar el éxito de captura. El esfuerzo de muestreo fue de 140 horas-trampa desde las 18:00 hasta las 00:00. A estos murciélagos se les tomaron medidas de longitud total del cuerpo y longitud del antebrazo con un calibrador con una precisión de 0.1 mm. La masa corporal de los murciélagos se determinó con una balanza de resorte de 100 g (pesola)

con 1 g de precisión, esto con el fin de caracterizar el grupo etario (Tamsitt y Valdivieso 1986).

La condición reproductiva de los individuos capturados se determinó mediante palpación e inspección visual. En el caso de las hembras, se examinó el vientre y las mamas. A partir de esto, se definió si la hembra exhibía embrión (preñada), si se trataba de una hembra lactante (con mamas grandes con secreción de leche), si se trata de una hembra post-lactante (con mamas grandes, pero sin secreción de leche y sin pelo alrededor de las mamas) (León, 2004). Para la determinación de edad por categorías en los murciélagos se observó el tamaño y grado de osificación de las articulaciones del cuarto dígito, teniendo en cuenta ciertas características como articulación principalmente cartilaginosa, plana y translúcida para murciélagos jóvenes y subadultos, mostrándose más osificadas redondeadas y opacas en los adultos (Racey 1982).

Los murciélagos capturados se marcaron con pequeñas perforaciones en el ala “wing punch” con códigos numéricos con el fin de identificar a cada individuo por separado (Bonaccorso y Smythe 1972). En cada salida de campo se llevó un registro individual de las ocasiones de captura de cada individuo y se reforzó la marca de ser necesario.

2.2.2 Análisis de datos

A los datos de los individuos capturados se les realizó una prueba de proporciones con el 95 % de intervalo de confianza, usando la función `prop.test` en R (Delpietro et al. 2017), luego de realizar una prueba de normalidad, para determinar si el mayor número de capturas ocurría para las hembras o para los machos. Además, se usó esta prueba para encontrar diferencias en el grado de fidelidad entre machos y hembras. Asimismo, se realizó esta prueba para determinar si había diferencias en la tasa de recaptura entre la época seca y la época de lluvias. La fidelidad del refugio fue cuantificada usando el índice:

$$F = \frac{(2 * \text{Permanencia}) + (1 * \text{Retorno}) - (\text{Movimiento})}{(\text{Permanencia} + \text{Retorno} + \text{Movimiento})}$$

Donde PERMANENCIA, es el número de veces consecutivas que el murciélago estuvo en el refugio, RETORNO es el número de veces que los murciélagos retornaron al refugio y MOVIMIENTO es el número de veces que los murciélagos fueron observados en otro refugio o no se volvieron a ver. Este índice asume que los murciélagos expresan alta fidelidad cuando están durante un largo tiempo en el mismo refugio y baja cuando están intermitentemente. F asume entonces: -1 como fidelidad nula y 2 como completa fidelidad (Chaverri y Kunz 2006).

Los análisis de supervivencia y probabilidad de recaptura se estimaron con el modelo Cormack-Jolly-Seber (White y Burnham 1999). Este modelo permite que cada uno de los parámetros, tanto supervivencia (Φ) como probabilidad de recaptura (p), varíen en el tiempo (t) o bien sean constantes ($.$) en el tiempo. La combinación de estas dos condiciones, variación o no de cada uno de los parámetros, produjo cuatro modelos en total. La construcción de los modelos y la estimación de los valores de cada uno de los parámetros, se realizó con el programa MARK versión 5.1 (White y Burnham 1999). La selección del mejor modelo candidato para explicar las historias de captura se realizó con el criterio de información de Akaike, AIC, por sus siglas en inglés (Burnham y Anderson 2002). Para la estimación del tamaño poblacional se usó la fórmula $N = n/p$, donde N es el tamaño poblacional estimado, n es el número de individuos capturados y

p es la probabilidad de captura estimada a partir del modelo Cormack-Jolly-Seber en el programa Mark (Lindenmayer et al. 1998).

3. RESULTADOS

3.1 Fidelidad y parámetros poblacionales

Se capturaron 129 individuos, de los cuales 91 fueron marcados y 38 recapturados (41.8% de los individuos marcados). De las recapturas, diez individuos fueron hembras y 18 machos. El tamaño promedio de la colonia fue de 16 ± 7 murciélagos a lo largo del año de muestreo. De los individuos capturados, 46% (n= 42) fueron machos y 54% (n= 49) hembras sin mostrar diferencias significativas en la proporción de sexos ($\chi^2 = 0.53846$, $p = 0.4631$). Del total capturado, 51.2% (n= 46) de individuos fueron adultos, 28.6% (n= 26) sub-adultos y 20.2% (n= 19) juveniles. El número de individuos capturados fue superior en el primer semestre ($\chi^2 = 10.452$ $p < 0.001$), con presencia principalmente de juveniles y sub-adultos (Fig. 3).

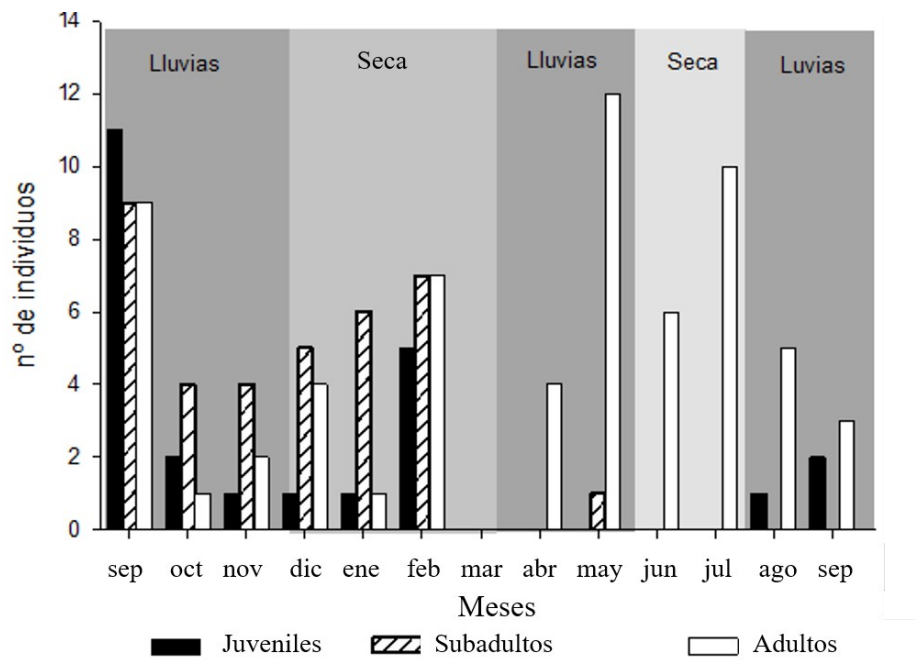


FIGURA 3. Categorías de edad del total de individuos capturados en un refugio artificial en Bóchamela Norte de Santander. Se puede observar en la escala de grises el patrón de precipitación bimodal en la zona, y como el mayor porcentaje de juveniles se capturó en la época de lluvias.

Se capturaron hembras preñadas desde finales de mayo hasta julio coincidiendo con la temporada seca del área de estudio. Las hembras lactantes aparecieron en el mes de septiembre, concordando con el inicio de la época de lluvias más pronunciada del año (Fig.4). Las hembras mostraron una fidelidad al refugio de 1.25 ± 0.17 durante el año, y su fidelidad fue mayor que la encontrada para los machos, la cual fue de 0.85 ± 0.12 (t-student=6.314, $P < 0.014$). La hembra marcada con el número 29 fue el individuo de mayor fidelidad; esta se recapturó nueve veces. Sin embargo, en ninguno de los eventos de recaptura presentó preñez. La hembra número 84 fue la segunda con mayor fidelidad al refugio; esta hembra fue recapturada cinco veces mostrando preñez en el mes de julio.

La hembra número 34 fue recapturada cuatro veces y presento preñez en junio. La hembra número 25 fue recapturada dos veces. Las demás hembras 64, 59, 48, 19, 18 y 2 sólo fueron recapturadas una vez. De éstas, la hembra 19 mostró preñez en el mes de junio y las hembras 18 y 48 se recapturaron preñadas en julio (Fig. 5).

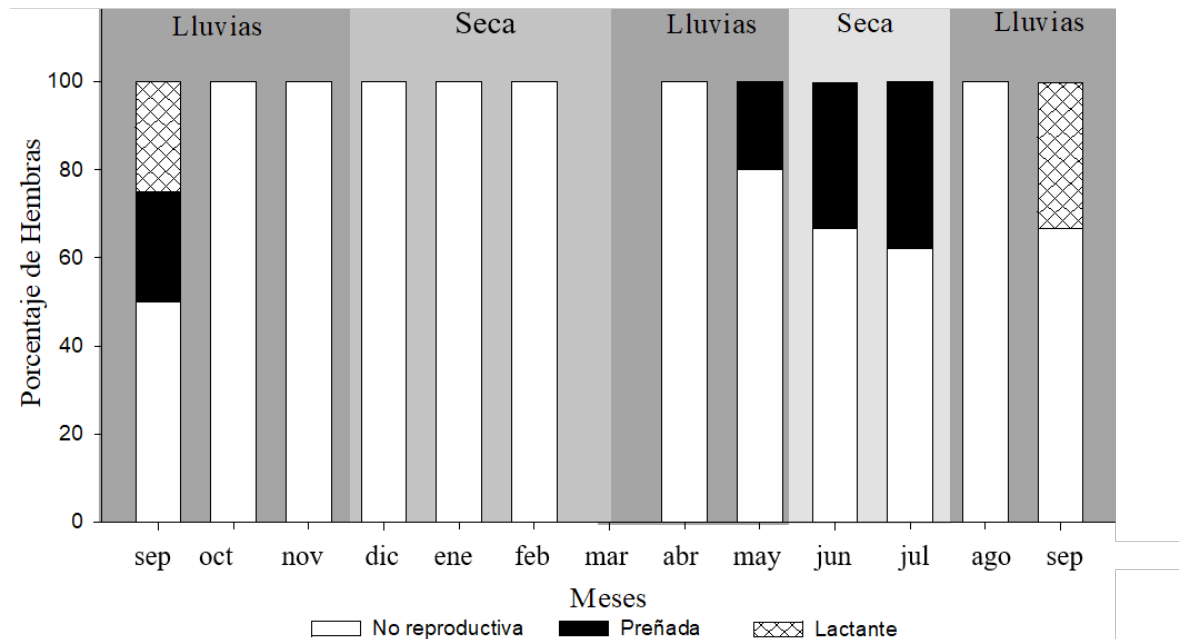


FIGURA 4 Condición reproductiva de las hembras adultas durante el año de muestreo. El mayor porcentaje de hembras preñadas está principalmente en la época seca y solo se reportaron hembras lactantes en la época de más lluvias.

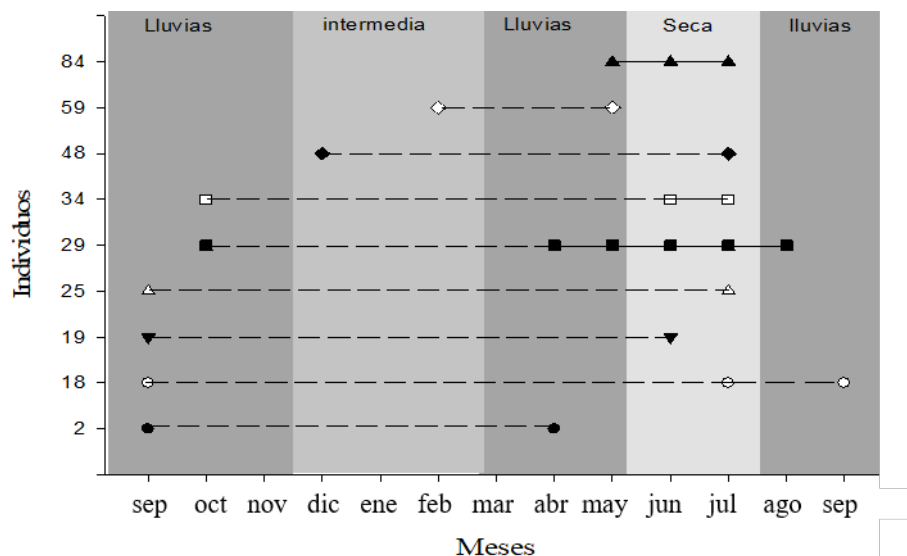


FIGURA 5. Dinámica de las hembras de *Carollia brevicauda* con más de dos capturas lo largo del periodo de muestreo y por estación climática. Los números indican la marca individual de las hembras y la línea punteada indica que posiblemente están en el área cercana en esos meses.

3.2 Captura- Marca-Recaptura

El tamaño pequeño de las recapturas (38) no permitió realizar el análisis para cada sexo por separado y tampoco por rangos de edad, así que se consideraron hembras y machos como un sólo grupo. Los intervalos de tiempo variaron en longitud durante el muestreo debido a que en marzo del 2008 no se pudo muestrear. Por esta razón la matriz de datos fue ajustada usando “set time intervals” en el análisis con el programa MARK. El modelo candidato que mejor explicó el patrón de historias de captura fue Φ pt, en donde la supervivencia fue constante a lo largo del tiempo, pero la tasa de recaptura fue dependiente del tiempo (Tabla 1). Según valor de los AIC, el modelo seleccionado es 2.51 veces más probable que el segundo mejor modelo (Tabla 1), teniendo en cuenta que cuando la diferencia en el valor de AIC entre los dos mejores modelos es menor que dos, se considera que los dos modelos tienen igual peso. Si el valor del AIC es mayor a dos y menor que siete, existen diferencias considerables entre los dos modelos (Burnham y Anderson, 2002). La tasa de supervivencia parece ser alta y constante a lo largo del año (0.948), pero la tasa de recaptura en promedio fue baja y varió en el tiempo, presentando además una probabilidad de recaptura más alta para la época seca (t-student, $p < 0.001$) (Tabla 1). El tamaño poblacional estimado (N) fue de 260 individuos que pueden usar potencialmente este refugio.

TABLA 1. Selección de modelo que más se ajusta a los datos según el criterio de información Akaike en donde (phi) indica supervivencia y (p) tasa de recaptura (En negrita el mejor modelo).

Modelo	AICc	Delta AICc	Peso AICc	Probabilidad del Modelo	# de Parámetros	Desviación
phi(.) p(t)	310,405	0,00	0,715	1,0	18	160,8
phi(.) p(.)	312,247	1,84	0,284	0,39	2	201,2
phi (t) p(t)	338,545	28,1	0,0	0,0	33	140,1
phi(t) p(.)	422,284	111,8	0,0	0,0	17	275,4

4. DISCUSIÓN

A partir de los resultados obtenidos, se sugiere que las hembras regresan de manera frecuente a los refugios como una estrategia de optimización energética. Este patrón está ocurriendo durante la temporada seca donde fue obtenida una mayor tasa de recapturas y las hembras se encontraban en estado de embarazo. A partir de los resultados se puede interpretar que el refugio es usado como sitio de crianza o guardería por estos murciélagos. Este tipo de comportamiento ha sido observado en otras especies de murciélagos como por ejemplo *Rhinolophus hipposideros* (Seckerdieck et al. 2005). Una posible explicación a este fenómeno es la disminución del costo energético que demanda la termorregulación, la cual ayuda a una producción constante de leche en las hembras, además de la supervivencia de los juveniles, ya que son mucho más susceptibles a los cambios de temperatura que los adultos (Willis y Brigham 2007). Otra

posible razón por la cual existen estos refugios de maternidad es la transferencia de información de sitios potenciales de forrajeo por parte de las hembras fieles al refugio natal como por ejemplo las hembras 29 y 84 en este estudio, las cuales pueden tener mayor conocimiento del área, que hembras jóvenes o inexpertas (Kerth and Reckardt 2003), reflejando la importancia de la cooperación por parte de las hembras en estado reproductivo en los sitios de maternidad (Kerth et al. 2002).

La alta fidelidad de las hembras en comparación con la de los machos puede atribuirse a que las hembras prefieren salir a forrajear en sitios que ya conocen, para evitar el costo energético que demandaría el forrajeo de sitios en donde desconocen la distribución de los recursos o a que las hembras cuando se encuentran lactando, no deben alejarse demasiado de los sitios de percha, ya que las crías están dependiendo de la leche materna para su supervivencia (McCracken and Bradbury 1981). Otro factor adicional que también puede explicar este fenómeno, es que las hembras lactantes prefieren evitar el cambio entre refugios debido al costo adicional que requieren para movilizar a sus crías (Kunz y Lumsden 2003). Esta alta fidelidad de las hembras también puede ser debido a la baja disponibilidad de refugios en el sitio, ya que el área de estudio es un lugar intervenido y fragmentado y a que los refugios artificiales generalmente tienen condiciones microclimáticas más estables y son más permanentes que, por ejemplo, cavidades de árboles (Sedgeley y O'Donnell 1999).

La baja tasa de recaptura encontrada en este estudio, además de su fluctuación a lo largo de los meses, puede ser un reflejo de la alta movilidad de los individuos. Un estudio de la misma especie en la cordillera central de Colombia mostró que las recapturas son de 80% en una mina y 30% en un acueducto (Torres et al. 2018). El cambio de refugio ha sido descrito como un comportamiento social que poseen especies de murciélagos como *Artibeus watsoni* (Chaverri y Kunz 2006). El periodo de estancia en cada refugio puede variar en el tiempo de acuerdo a factores como estacionalidad, estado reproductivo, disponibilidad de alimento, termorregulación, depredación, carga de parásitos y disturbios, principalmente (Lewis, 1995).

El tamaño poblacional estimado, 260 individuos, es el tamaño potencial de la colonia que podría estar usando este y otros refugios aledaños, los cuales pertenecen a un área de uso común o área de refugio (Cryan et al. 2001). Las fluctuaciones en las recapturas y el que la probabilidad de recaptura varíe con el tiempo, sugieren que existe en esta especie un comportamiento en donde grupos se dividen en subgrupos por varios periodos de tiempo, antes de volverse a unir, fenómeno conocido como fisión-fusión de grupo (Kerth y Konig, 1999). Este comportamiento de formación de grupos fue documentado en el mismo refugio (Gallardo y Lizcano 2014) y ha sido bien descrito para otras especies sociales (Couzin y Laidre 2009).

El modelo seleccionado como el que mejor explica los datos según el AICc fue supervivencia constante a lo largo del tiempo (Φ pt). Este modelo sugiere que, a pesar de que existe cierta estacionalidad en cuanto a los patrones de precipitación en la región, la precipitación parece no estar afectando la supervivencia de los individuos. La supervivencia fue alta (0.948), lo cual puede ser el reflejo de una baja abundancia de depredadores naturales en el refugio artificial. Adicionalmente, se ha encontrado que la alta movilidad de los murciélagos entre refugios disminuye el riesgo de depredación al no permanecer todo el tiempo en el mismo (Kerth y Konig, 1999). La alta supervivencia encontrada en este estudio puede estar asociada al constante cambio de refugio evidenciado por el tamaño de la población (260 individuos), la baja tasa de recaptura y el

número constante de individuos que se encontraban durante cada muestreo (15 ± 5). La alta supervivencia obtenida puede ser también producto del corto periodo de muestreo, teniendo en cuenta que, entre especies de mamíferos de comparable tamaño corporal, los murciélagos son generalmente considerados longevos (Sendor y Simon, 2003).

Los resultados obtenidos muestran que el empleo de los métodos de captura-marca-recaptura, pueden servir como complemento para entender parámetros de la ecología de uso refugio. Consideramos importante realizar muestreos a largo plazo (varios años) de forma tal que permitan comprender mejor la supervivencia. Futuros modelos deberían considerar el uso de covariables como disponibilidad de alimento o abundancia de depredadores para explicar la supervivencia. El uso de técnicas complementarias como radio-telemetría y marcadores moleculares entre otros, pueden ayudar a corroborar nuestros resultados (Metheny et al. 2008).

El número de juveniles y subadultos (40 %) encontrado en este refugio principalmente en la época de lluvias, junto con el alto grado de fidelidad de las hembras, sugiere que este refugio está siendo usado como sitio de maternidad. Además, los datos sugieren que las hembras sincronizan la gestación para dar a luz en la época de lluvias cuando hay mayor disponibilidad de recursos alimenticios y que las construcciones humanas al tener características de refugios permanentes, ofrecen condiciones idóneas para la reproducción y maternidad de esta especie.

5. AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Cordillera Country Club por permitirnos desarrollar el trabajo dentro de sus instalaciones. A Don José Gallardo y Arley Gallardo quienes nos acompañaron durante la fase de campo y a dos evaluadores anónimos que mejoraron notablemente el texto con sus comentarios.

6. REFERENCIAS

- Alviz A. 2014. Dinámica temporal de la dieta de *Carollia perspicillata* en la cueva Macaregua, Santander-Colombia. Pontificia Universidad Javeriana.
- Amstrup S, McDonald T, Manly B. 2005. Handbook of Capture-Recapture Analysis. New Jersey: Princeton university Pres.
- Bonaccorso FJ, Smythe N. 1972. Punch-Marking Bats: An Alternative to Banding. Journal of Mammalogy. 53(2):389–390. <https://doi.org/10.2307/1379186>
- Brigham RM. 1991. Flexibility in foraging and roosting behaviour by the big brown bat (*Eptesicus fuscus*). Canadian Journal of Zoology. 69(1):117–121. <https://doi.org/10.1139/z91-017>
- Burnham K, Anderson D. 2002. Model selection and multimodel inference: A practical information. Theoretic approach. Springer New York.
- Chaverri G, Kunz TH. 2006. Roosting Ecology of the Tent-Roosting Bat *Artibeus watsoni* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Southwestern Costa Rica1. Biotropica. 38(1):77–84. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2006.00107.x>
- Chaverri G., Quirós O.E., Gamba-Rios M. and Kunz, T.H. 2007, Ecological Correlates of Roost Fidelity in the Tent-Making Bat *Artibeus watsoni*. Ethology, 113: 598–605. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2007.01365.x>

- Cloutier D, Thomas DW. 1992. Mammalian Species. *Carollia perspicillata*. The American Society of Mammalogists. 417:1–9.
- Couzin ID, Laidre ME. 2009. Fission & fusion populations. *Current Biology*. 19(15):R633–R635. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.05.034>
- Cryan PM, Bogan MA, Yanega GM. 2001. Roosting habits of four bat species in the Black Hills of South Dakota. *Acta Chiropterologica*. 3(1):43–52.
- Dool SE. 2020. Conservation Genetic Studies in Bats. In: Ortega J, Maldonado JE, editors. *Conservation Genetics in Mammals*. Cham: Springer International Publishing. p. 29–62. https://doi.org/10.1007/978-3-030-33334-8_3
- Emmons L, Feer F. 1997. *Neotropical Rainforest Mammals. A field guide*. 2 edition. Illinois: The University of Chicago Press.
- Fleming TH, Heithaus ER, Sawyer WB. 1977. An Experimental Analysis of the Food Location Behavior of Frugivorous Bats. *Ecology*. 58(3):619–627. <https://doi.org/10.2307/1939011>
- Gallardo AO, Lizcano DJ. 2014. Organización social de una colonia del murciélago *Carollia brevicauda* en un refugio artificial, Bochalema, Norte de Santander, Colombia. *Acta Biológica Colombiana*. 19(2):113–121. <https://doi.org/10.15446/abc.v19n2.30207>
- Holdridge LR. 1947. Determination of World Plant Formations From Simple Climatic Data. *Science*. 105(2727):367–368. <https://doi.org/10.1126/science.105.2727.367>
- Hoyle SD, Pople AR, Toop GJ. 2001. Mark-recapture may reveal more about ecology than about population trends: Demography of a threatened ghost bat (*Macroderma gigas*) population. *Austral Ecology*. 26(1):80–92. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2001.01092.pp.x>
- Kerth G, Reckardt K. 2003. Information transfer about roosts in female Bechstein's bats: an experimental field study. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*. 270(1514):511–515. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2267>
- Kerth G, Safi K, König B. 2002. Mean colony relatedness is a poor predictor of colony structure and female philopatry in the communally breeding Bechstein's bat (*Myotis bechsteinii*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 52(3):203–210. <https://doi.org/10.1007/s00265-002-0499-6>
- Kunz T, Lumsden L. 2003. Ecology of cavity and foliage roosting bats. In: Kunz T, Fenton M, editors. *Bat Ecology*. Chicago: University of Chicago Press. p. 3–89.
- Kunz TH. 1982. *Ecology of Bats*. Boston, MA, Plenum Press.
- Kurta A, Bell GP, Nagy KA, Kunz TH. 1989. Energetics of Pregnancy and Lactation in Freeranging Little Brown Bats (*Myotis lucifugus*). *Physiological Zoology*. 62(3):804–818
- Lindenmayer DB, Lacy RC, Viggers KL. 1998. Modelling survival and capture probabilities of the mountain brushtail possum (*Trichosurus caninus*) in the forests of south-eastern Australia using trap-recapture data. *Journal of Zoology*. 245(1):1–13. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7798.1998.tb00066.x>
- Medina DM, Torres JP. 2018. Apuntes sobre la estructura social de *Carollia perspicillata* (Chiroptera, Phyllostomidae) en la cueva Macaregua, Santander, Colombia. *Revista Biodiversidad Neotropical*. 8(1):14–21.

- McCracken GF, Bradbury JW. 1981. Social organization and kinship in the polygynous bat *Phyllostomus hastatus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 8(1):11–34. <https://doi.org/10.1007/BF00302840>
- McLellan L. 1984. A morphometric analysis of *Carollia* (Chiroptera, Phyllostomidae). *American Museum of Natural History*. 279:1–5.
- Metheny JD, Kalcounis-Rueppell MC, Willis CKR, Kolar KA, Brigham RM. 2008. Genetic relationships between roost-mates in a fission–fusion society of tree-roosting big brown bats (*Eptesicus fuscus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 62(7):1043–1051. <https://doi.org/10.1007/s00265-007-0531-y>
- Ibouroi MT, Arnal V, Cheha A, Dhurham SAO, Montgelard C, Besnard A. 2021. Noninvasive genetic sampling for flying foxes: a valuable method for monitoring demographic parameters. *Ecosphere*. 12(7):e03327. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3327>
- Jan P-L, Lehnen L, Besnard A-L, Kerth G, Biedermann M, Schorcht W, Petit EJ, Le Gouar P, Puechmaille SJ. 2019. Range expansion is associated with increased survival and fecundity in a long-lived bat species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 286(1906):20190384. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0384>
- Pryde MA, O'Donnell CFJ, Barker R. 2005. Factors influencing survival and long-term population viability of New Zealand longtailed bats (*Chalinolobus tuberculatus*): implications for conservation. *Biological Conservation*. 126:175–185.
- Racey PA. 1982. Ecology of bat reproduction. In: *Ecology of bats*. New York: Plenum Press. p. 425.
- Rancourt SJ, Rule MI, O'Connell MA. 2007. Maternity roost site selection of big brown bats in ponderosa pine forests of the Channeled Scablands of northeastern Washington State, USA. *Forest Ecology and Management*. 248(3):183–192. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.05.005>
- Royle JA, Fuller AK, Sutherland C. 2018. Unifying population and landscape ecology with spatial capture–recapture. *Ecography*. 41(3):444–456. <https://doi.org/10.1111/ecog.03170>
- Santos-Moreno A, Hernández-Aguilar I. 2020. Estimation of bat colony size even with low recapture rates: an example based on the Cormack-Jolly-Seber model in Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical*. 69(1). <https://doi.org/10.15517/rbt.v69i1.38777>
- Seckerdieck A, Walther B, Halle S. 2005. Alternative use of two different roost types by a maternity colony of the lesser horseshoe bat (*Rhinolophus hipposideros*). *Mammalian Biology*. 70(4):201–209. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2004.10.002>
- Sedgeley JA, O'Donnell CFJ. 1999. Factors influencing the selection of roost cavities by a temperate rainforest bat (Vespertilionidae: *Chalinolobus tuberculatus*) in New Zealand. *Journal of Zoology*. 249(4):437–446. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1999.tb01213.x>
- Sendor T, Simon M. 2003. Population dynamics of the pipistrelle bat: effects of sex, age and winter weather on seasonal survival. *Journal of Animal Ecology*. 72(2):308–320. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00702.x>
- Tamsitt JR, Valdivieso D. 1986. Variación morfológica en el murciélago *Sturnira magna* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Caldasia*. 15(71-75 SE-):743–760.
- Thies W, Kalko EK V. 2004. Phenology of neotropical pepper plants (Piperaceae) and their association with their main dispersers, two short-tailed fruit bats, *Carollia perspicillata*

-
- and *C. castanea* (Phyllostomidae). *Oikos*. 104(2):362–376. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12747.x>
- Torres DA, Henao-Isaza JR, Castaño JH. 2018. Reproductive Pattern of the Silky Short-Tailed Bat *Carollia brevicauda* (Chiroptera: Phyllostomidae) in the Andes of Colombia. *Mammal Study*. 43(2):133–139. <https://doi.org/10.3106/ms2017-0082>
- Tuttle M. 1976. Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae. In: Baker R, Jones J, Carter D, editors. *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae*. Vol. no.13 (197. Lubbock: Museum Texas Tech University, Texas. p. 71–88.
- White GC, Burnham KP. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46 Supplement.:120–138.
- Willis CKR, Brigham RM. 2007. Social thermoregulation exerts more influence than microclimate on forest roost preferences by a cavity-dwelling bat. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 62(1):97–108. <https://doi.org/10.1007/s00265-007-0442-y>

Editor: Francisco Sánchez
Recibido: 2021-01-27
Revisado: 2021-02-15
Aceptado: 2021-03-20
Publicado: 2022-11-14