

## Apuntes sobre la estructura social de *Carollia perspicillata* (Chiroptera, Phyllostomidae) en la cueva Macaregua, Santander, Colombia

## Notes on the social structure of *Carollia perspicillata* (Chiroptera, Phyllostomidae) in the Macaregua Cave, Santander, Colombia

Daniela Martínez-Medina<sup>1</sup>, Jairo Pérez-Torres<sup>1\*</sup>, Leonardo Martínez-Luque<sup>2</sup>

### Resumen

Entender cómo se estructuran socialmente los murciélagos es muy importante para comprender aspectos reproductivos, comportamentales y ecológicos de las diferentes especies. **Objetivo:** Describir como se encuentran conformadas las agrupaciones de *Carollia perspicillata* al interior de la cueva Macaregua, determinar la proporción de sexos, la condición reproductiva y la distribución de edades de los individuos de cada agrupación. **Metodología:** Durante los meses de julio-agosto de 2010 se capturaron un total de 14 agrupaciones usando una trampa de balde. **Resultados:** La estructura social de *Carollia perspicillata* estuvo compuesta principalmente por grupos compactos conformados por un único macho adulto y un número variable de hembras preñadas (harén), y agrupaciones de solo machos. **Conclusión:** En los harenes la proporción de hembras respecto a los machos fue variable con todas las hembras adultas y en estado de preñez, lo que coincidió con la época de lluvias en la zona de estudio. Los harenes se encontraban por lo general en las cavidades del techo de la cueva, que les puede proveer mayor protección.

**Palabras clave:** Comportamiento social, Distribución de edades, Grupos de harén, Murciélagos, Proporción de sexos.

### Abstract

Understanding how bats are grouped inside a colony is very important to advance the reproductive and ecological knowledge of a species. **Objective:** To describe the composition of groups of *Carollia perspicillata* within the Macaregua cave, and for each group to determine the sex ratio, the reproductive condition and the age distribution of their individuals. **Methodology:** During the months of July and August of 2010 a total of 14 groups were captured using a bucket trap. **Results:** The social structure of *Carollia perspicillata* was composed mainly of two types of groupings. Compact groups integrated by a single adult male and a variable number of pregnant females (harem), and groups containing only males. **Conclusion:** In the harems the number of females was variable, though all the females were adults and found in pregnancy status. The captures coincided with the rainy season in the study area. Harems were usually found in cavities in the roof of the cave, which can provide them with greater protection.

**Keywords:** Age distribution, Bats, Harem groups, Sex ratio, Social behavior.

### Introducción

Los murciélagos son los mamíferos que presentan mayor variedad en la formación de sistemas sociales (Kerth 2008, Ortega *et al.* 2010), que van desde grupos de forrajeo pequeños hasta agrupaciones más estructuradas, como los harenes (Kunz y McCrac-

ken 1996, Dechmann *et al.* 2007, Chaverri *et al.* 2007, Ortega 2008). Vivir en sociedad les confiere ventajas como: la protección contra depredadores, la formación de grupos de forrajeo, el desarrollo de una óptima termorregulación y el incremento en las oportunidades de apareamiento y de la supervivencia de las crías (Ortega y Arita 2004, Voigt *et al.* 2006,

<sup>1</sup> Laboratorio de Ecología Funcional, Unidad de Ecología y Sistemática (UNESIS), Facultad de Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia. e-mail: [jaiperez@javeriana.edu.co](mailto:jaiperez@javeriana.edu.co)

<sup>2</sup> Corporación Autónoma Regional de Cundinamarca (CAR), Bogotá, Colombia.

Fecha recepción: Mayo 22, 2017

Fecha aprobación: Noviembre 15, 2017 Editor Asociado: Mantilla-Meluk H.

Willis y Brigham 2007, Sampedro *et al.* 2008). Se ha encontrado que el tamaño del grupo, así como la proporción de los sexos y de los estados de desarrollo al interior de las agrupaciones varían de acuerdo con las poblaciones y localidad geográfica (Ortega 2010). Se ha planteado que las características de los sitios de refugio (cuevas, árboles, construcciones, etc.) determinan la estructuración social. Por una parte, el tamaño de la percha incide en la cantidad de individuos que conforman el grupo y, por otra, las características del sitio de percha tanto físicas como ambientales tienen influencia dentro de los sistemas sociales (Giral *et al.* 1991, Wilson 1997, Ortega *et al.* 2008).

*Carollia perspicillata* es el miembro más abundante y ampliamente distribuido del género (Fleming 1989). Dentro de su dieta se encuentran una amplia variedad de frutos, algunas flores e insectos (Cloutier y Thomas 1992). Su gran importancia ecológica se debe a que se alimenta y dispersa gran variedad de plantas de los géneros *Piper*, *Solanum*, *Cecropia* y *Vismia* (Barboza-Márquez y Aguirre 2010, Fleming 1991), esto es importante no solo en la fenología reproductiva y en la estructura poblacional de estas

plantas, sino también en el proceso natural de regeneración de ambientes degradados del neotrópico (Medellín y Gaona 1999, Estrada y Coates-Estrada 2001, Olea-Wagner *et al.* 2007) donde se encuentra ampliamente distribuida.

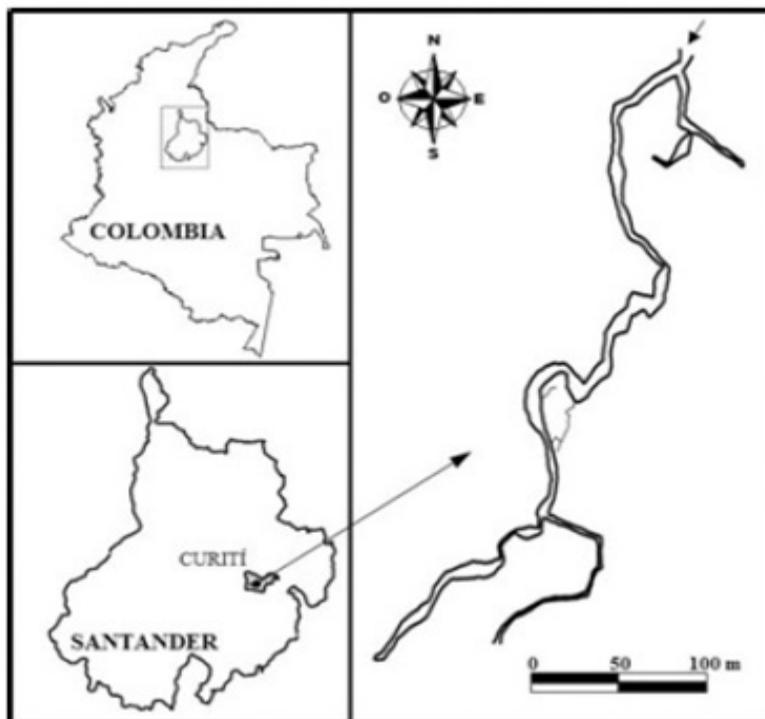
Aunque se ha descrito que esta especie conforma una estructura social tipo harén (Porter 1979a, Porter 1979b, Porter y McCracken 1983, Fleming 1989) la mayoría de estos trabajos se han realizado en condiciones de cautiverio. Este trabajo busca describir como es la estructuración social de una colonia *C. perspicillata* en condiciones naturales en la cueva Macaregua (departamento de Santander, Colombia) que contiene una población de al menos 3.000 individuos (Peñuela-Salgado y Pérez-Torres *et al.* 2015).

## Metodología

La cueva Macaregua (06° 39' 39.2" N 73° 06' 29.4" W, de 1.565 metros de elevación) se encuentra en el municipio de Curití, en la vereda Las Vueltas, departamento de Santander, Colombia (Figura 1). Cuenta con una temporada seca (de noviembre a marzo) y una húmeda (abril a octubre) (Colmenares 2008). La vegetación que rodea la entrada de la cueva es bosque seco tropical caracterizada sobre todo por especies de las familias Boraginaceae, Fabaceae, Myrsinaceae, Rubiaceae y Caesalpinaceae (Pérez-Torres *et al.* 2015). Esta cueva se encuentra reconocida como un sitio importante para la conservación de murciélagos (SICOM) desde el año 2014.

La cueva cuenta con dos galerías principales, una de estas es seca y tiene aproximadamente 80 metros de largo, la otra presenta una corriente de agua con una longitud aproximada de 610 metros de largo (Pérez-Torres *et al.* 2015). La altura media de la cueva es de 3,2 m con algunas secciones que alcanzan los 6 m (Pérez-Torres *et al.* 2015). La temperatura al interior de la cueva varía entre 21°C y 28°C, con una humedad relativa entre 70% y 80% (Pérez-Torres *et al.* 2015).

En la cueva se han identificado diez especies de murciélagos: *Desmodus*



**Figura 1.** Ubicación de la cueva Macaregua en Santander, Colombia. La flecha indica la entrada de la cueva (imagen extraída de Pérez-Torres *et al.* 2015).

*rotundus*, *Carollia perspicillata*, *Micronycteris schmidtorum*, *Micronycteris megalotis*, *Glossophaga soricina*, *Anoura caudifer* y *Dermanura bogotensis* dentro de Phyllostomidae; *Myotis nigricans*, dentro de Vespertilionidae; *Natalus tumidirostris*, dentro de Natalidae; y *Mormoops megalophylla*, dentro de Mormoopidae (Pérez-Torres et al. 2015, Rueda-Ardila y Pérez-Torres 2016). Esta información indica que la cueva Macaregua posee la comunidad de murciélagos con mayor riqueza de cualquier cueva en Colombia (Pérez-Torres et al. 2015). De igual forma, se ha reportado presencia de *Histoplasma capsulatum* (Grose y Marinkelle 1970) lo que ha hecho que no sea muy frecuentada por turistas.

Se realizaron dos salidas de campo. La primera salida tuvo lugar en el mes de marzo de 2010 con una duración de una semana; en esta salida no se realizaron capturas, el objetivo principal fue identificar y marcar con banderas en el suelo los puntos de ubicación de los diferentes grupos de *Carollia perspicillata*. Esto se realizó con el objetivo de ver diferencias en la ubicación y el número de grupos con respecto a la segunda salida, cuatro meses después.

La segunda salida, tuvo una duración de un mes y consistió en la caracterización de las agrupaciones de *Carollia perspicillata* observadas y marcadas antes. Los grupos se capturaron de los sitios de percha del techo de la cueva durante el día usando una trampa de balde, modificada de la propuesta por McCracken y Bradbury (1981). Esta trampa consistió en un balde plástico de alrededor 40 cm de diámetro por 60 cm de profundidad con el fondo abierto y una bolsa de tela de 50 cm de profundidad fijada en su posición, la boca del balde era lo suficientemente grande para rodear una agrupación entera de murciélagos y la bolsa constaba de una cremallera lateral y un cordón que la cerraba en la parte superior para evitar que los murciélagos escaparan cuando estos caían en la bols; la trampa estaba sujeta a dos varas metálicas (aproximadamente de 3 m) que permitían alcanzar una altura de 3,7 m del techo de la cueva.

A los murciélagos capturados se les registraron sus medidas morfométricas estándar (LT, LC, LP, LO y AB), peso y sexo (Simmons y Voss 1998, Sikes et al. 2016). La edad relativa de los individuos se calculó a partir de la osificación de la falange (Costa et al. 2007) y la condición reproductiva se evaluó a partir de la posición de los testículos en los machos,

por la condición de los pezones (pezón evidente, alopecico o lactante) y preñez en las hembras, este último se determinó a partir de palpación abdominal (incipiente, intermedio y avanzado). Se identificó el tipo de percha en que estaban presentes los individuos de acuerdo con la clasificación de Peñuela-Salgado y Pérez-Torres (2015). Los murciélagos se marcaron con un tatuaje en el mesopatagio indicando una numeración consecutiva.

## Resultados

Se seleccionaron 14 agrupaciones y se capturaron 67 individuos. Se identificaron dos tipos de agrupaciones: 1) Grupos compactos de murciélagos en harén perchando dentro de las cavidades y en estalactitas de la cueva. 2) Agregaciones de murciélagos indefinidas y dispersas de solo machos perchando generalmente en las estructuras rocosas del techo de la cueva.

De los 14 grupos muestreados, nueve (64%) mostraron una organización tipo harén (un único macho adulto y 2-5 hembras adultas) donde todas las hembras estaban preñadas. Tres grupos (22 %) de solo machos en diferentes estados de desarrollo, un grupo (7%) compuesto por dos hembras que no se encontraban preñadas, y un grupo (7%) con dos machos adultos y una hembra preñada.

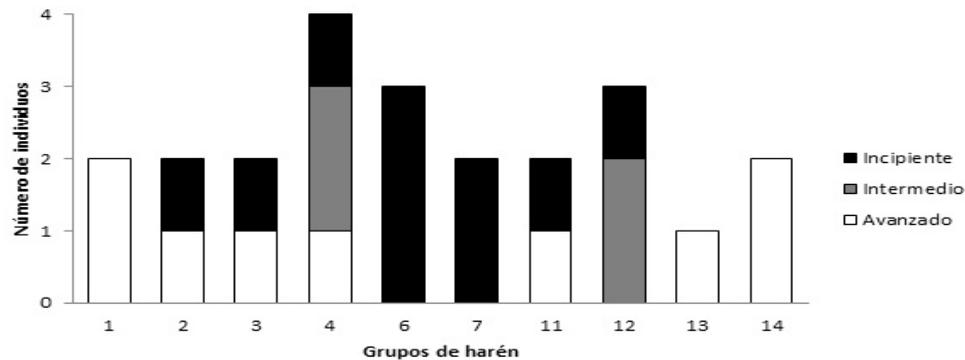
De los 81 individuos totales capturados, 52 fueron machos, 28 fueron hembras y una cría a la cual no se le determinó el sexo. Para los adultos la proporción de machos y hembras fue similar (1.1:1.0), mientras la proporción de machos fue mayor para subadultos (4.8:1.0) y juveniles (3.0:0.0) (Tabla 1).

En cuanto al estado reproductivo de los machos en los harenes, con excepción de dos individuos (grupos 1 y 7), todos presentaron testículos en posición escrotal. Los grupos conformados por solo machos presentaron individuos con testículos en todos los estados (escrotales, abdominales e inguinales) (Tabla 1). Por su parte, de las 28 hembras capturadas, 23 se encontraban preñadas. Una hembra fue capturada junto con su cría y las dos hembras que conformaban el grupo 9 no se encontraban en estado de preñez. Los estados de preñez de las hembras variaban entre los grupos. Se encontraron grupos con hembras en todos los estados de preñez (incipiente, intermedio y avanzado), y grupos donde las todas hembras capturadas se encontraban en el mismo estado (Figura 2).

**Tabla 1.** Número de machos y hembras, para *Carollia perspicillata* para los diferentes tipos de agrupaciones y categoría de edad

Grupos	Tipo de agrupación	Machos	Estado de desarrollo	Hembras	Estado de desarrollo
1	H	1	SA	2	A
2	H	1	A	3	A
3	H	1	A	2	A
4	H	1	A	4	A
5	SM	6	5SA-1A	0	-
6	H	1	A	3	A
7	H	1	A	3	A
8	SM	7	4A-3SA	0	-
9	SH	0	-	2	SA
10	SM	16	11SA-3J-2A	0	-
11	H	1	A	2	A
12	H	1	A	3	A
13	H	2	A	1	A
14	H	1	A	2	A
<b>Total</b>		<b>40</b>		<b>27</b>	

H: harén. SM: grupo de solo machos. SH: grupo de solo hembras. SA: subadulto. A: adulto. J: juvenil



**Figura 2.** Frecuencias del estado de preñez en las hembras de *Carollia perspicillata* en los grupos de harén capturados en la cueva Macaregua (Santander, Colombia).

### Discusión

La conformación de harén para *C. perspicillata* fue descrita previamente por Porter (1979a) en condiciones de cautiverio y por Williams (1986) en Santa Rosa, Costa Rica. Una hembra en el harén obtiene varios beneficios. Por ejemplo, en *Tadarida brasiliensis* se ha reportado cooperación por parte de las hembras del harén en el cuidado de las crías como estrategia contra la depredación (McCracken 1984, Ortega y Arita 2004). Se ha encontrado que las hembras de los harenes de *Phyllostomus hastatus* y *Saccopteryx bilineata* forman grupos de forrajeo en los cuales comparten información acerca de los mejores sitios de

alimentación (Bradbury y Vehrencamp 1977, Wilson 1997). Sin embargo, estos comportamientos no se han reportado para *C. perspicillata* (Fleming 1989). Desde el punto de vista reproductivo, la hembra en el harén puede asegurarse de copular con un macho que contribuya con una buena descendencia, mientras que los machos incrementan su éxito reproductivo al asegurar la transferencia de sus genes al copular con el mayor número de hembras posibles (Porter 1979a, Porter y McCracken 1983). Se ha explicado que esta es la razón por la cual los machos invierten energía en proteger y mantener su grupo de harén impidiendo que otros machos accedan a su sitio de percha o a sus hembras (Gerell y Lunderbeg 2004, Voigt *et al.* 2006, Ortega *et al.* 2008).

Los machos del harén presentaban testículos en posición escrotal, lo que indica que se encontraban sexualmente activos (Kunz *et al.* 1983, Krutzsch 2000). En los grupos de solo machos también se encontraron algunos con testículos en posición escrotal, lo cual podría sugerir que también podían estar reproduciéndose con hembras de otros grupos. Se ha reportado para *C. perspicillata* que las hembras de un harén pueden copular con diferentes machos (McCracken y Wilkinson 2000). Además, la permanencia de las hembras al interior del harén no es estable ya que se ha encontrado que en un período de seis meses pueden cambiar en promedio entre 3 y 4 veces de harén (McCracken y Wilkinson 2000). Estudios genéticos han revelado que las crías muchas veces no son del macho dominante del harén (Barclay *et al.* 2004) lo que disminuiría su éxito reproductivo. Para tratar de contrarrestar esto los machos buscan mantener sus hembras durante el embarazo y la lactancia para incrementar la probabilidad de que las hembras estén junto a ellos durante el período receptivo postparto (Porter y McCracken 1983).

El 85% de las hembras capturadas se encontraban preñadas. La temporada climática durante el segundo muestreo correspondió a la época de lluvias, que coincidía con la época de fructificación y floración de muchas plantas (Alviz-Iriarte 2014). Lo anterior refleja la posible sincronización por parte de las hembras para procurar que las crías nazcan justo en el momento en que la oferta alimenticia suple mejor sus requerimientos nutricionales debido a la lactancia (Badwaik y Rasweiler 2000, Frick *et al.* 2010). Sin embargo, no todas las hembras se encontraban en el mismo estado de preñez, lo que puede indicar que las que se tenían estados menos avanzados pudieron vincularse tardíamente al harén. Es posible también que se trate de una estrategia del harén para no tener crías lactantes al mismo tiempo y asegurar así una mayor cooperación para la crianza, o prevenir una mortalidad masiva de crías si las condiciones ambientales se vuelven adversas. Otra posibilidad es que, aunque se ha descrito que *Carollia* se alimenta en alta proporción de frutos de *Piper* (Thies *et al.* 1998), los *Carollia* de la cueva de Macaregua se alimentaban en menor proporción de esta planta (Alviz-Iriarte 2014); este autor también describió que *Ficus sp.*, *Vismia sp.* y *Acacia sp.* son los principales recursos para los *Carollia* de la cueva Macaregua. Se desconoce la razón

del consumo de otras plantas diferentes a *Piper* en esta zona, quizás sean aspectos nutricionales que valdría la pena estudiar. El que las hembras se encuentren en diferentes etapas de preñez, podría deberse a alguna limitación por compuestos nutricionales esenciales (cantidad o calidad) para el buen desarrollo de la cría durante el embarazo o lactancia.

Encontrar en la misma cueva harenes junto con agrupaciones de machos y hembras subadultas y juveniles es bastante común para *C. perspicillata* (McCracken y Wilkinson 2000). Se encontraron tres grupos con solo machos, esto se podría deber a: 1) que efectivamente el grupo esté compuesto por solo machos, o que las hembras que estaban en el grupo hayan volado a otros puntos durante el momento de captura. Se ha reportado que los machos tienden a defender sus sitios de percha y estos podrían tratar de permanecer más tiempo en la percha ante un disturbio antes de abandonarla; y 2) que se trata de una agrupación temporal mientras alguno de los machos logra establecer un sitio de percha y conformar su propio harén. Es necesario hacer posteriores seguimientos a estos grupos para confirmar si se trata o no de un tipo de agrupación social de esta especie. Un grupo de solo dos hembras subadultas no es común, y es posible que se tratara de un harén donde el macho y posiblemente otras hembras se hayan movido a otro lugar durante la captura. Sin embargo, como no se evidenció la presencia de hembras subadultas en los demás harenes, es más probable que se trate de hembras que están conformando asociaciones temporales mientras llegan al estado adulto y se ubican en algún harén. Encontrar una relación para los murciélagos adultos de casi 1:1 a nivel general se debe a la presencia de grupos de solo machos, compensando así la mayor cantidad de hembras en el harén.

Grupos compuestos por dos machos adultos y una hembra en estado de preñez ya había sido reportado para *C. perspicillata* (Williams 1986). También se han encontrado grupos de varias hembras con dos machos (Williams 1986), y se ha explicado que esta agrupación genera beneficios para un macho dominante al acceder a todas las hembras, mientras que un macho subordinado puede reemplazarlo cuando el dominante se ausenta (Ortega *et al.* 2008). En este tipo de agrupaciones dos machos podrían mantener un número mayor de hembras que en grupos donde hay un solo macho (Ortega *et al.* 2008). Sin embargo,

esta es la primera vez que este método de captura se ha implementado y puede tener algunas limitaciones, porque no en todas las ocasiones se lograba capturar el grupo completo, por lo que es importante diseñar otro tipo de estrategias de muestreo para capturar por completo grupos más grandes.

Aunque en total se capturaron más machos que hembras, como se describió antes, en los harenes la proporción de hembras era mayor. Esto puede implicar que cuando los machos alcanzan la madurez sexual posiblemente se presente competencia entre estos machos por perchas adecuadas para fundar un harén, o incluso podrían tratar de usurpar el control de un harén ya establecido. Una mayor proporción de machos capturados podría reflejar su comportamiento por permanecer en la percha más tiempo que las hembras.

Durante las capturas se observó que, durante la aproximación al sitio de percha, los machos tendían a permanecer más tiempo en la percha donde estaba el harén y a retornar más rápido si la abandonaban. Lo anterior puede estar reflejando el instinto de los machos por mantener la posesión de la percha.

Por otra parte, se ha reportado que los tiempos de forrajeo entre machos y hembras varía (Kunz *et al.* 1998). Mientras los machos del harén realizan numerosos y cortos viajes de forrajeo, las hembras realizan menos vuelos, pero más largos (Ortega y Arita 2004, Barclay *et al.* 2004). Para las hembras energéticamente puede ser mucho más rentable permanecer cerca de la fuente de alimento que retornar periódicamente al sitio de percha, especialmente si están en estado de preñez (Kunz *et al.* 1998, Gopukumar *et al.* 2005). Por su parte los machos no abandonan por mucho tiempo los sitios de percha porque pueden correr el riesgo de perderlo o que otros machos accedan a las hembras para cópula.

## Conclusiones

Se realizó el muestreo durante la época reproductiva, lo cual se evidenció por la alta cantidad de hembras preñadas en los harenes. Además, las capturas se hicieron en los sectores de la cueva donde previamente se evidenció la mayor abundancia de individuos y de harenes esto con la intención de incrementar la probabilidad de captura para tener una mejor aproximación a la estructura social. Sin

embargo, es necesario realizar muestreos en otras zonas de la cueva donde sea probable encontrar una mayor proporción de hembras, así como en temporadas diferentes para describir qué tanto cambia la estructura social con respecto a las épocas del año y la condición reproductiva de los individuos.

## Agradecimientos

Al Laboratorio de Ecología Funcional de la Pontificia Universidad Javeriana por el apoyo logístico. A Berta Calonge-Camargo, María Cristina Ríos-Blanco, Diana Brito, Laura Perlaza y Mónica Peñuela-Delgado por su colaboración en campo. A Elías Gómez y Flor Daza por permitir el ingreso a sus predios. A Eduardo Martínez y Rosalba Medina por todo su apoyo. Este trabajo hizo parte del proyecto “Ecología de murciélagos en sistemas cavernícolas en el departamento de Santander” apoyado por la Pontificia Universidad Javeriana (ID 5696).

## Literatura citada

- Alviz-Iriarte AC. 2014. *Dinámica temporal de la dieta de Carollia perspicillata en la cueva Macaregua, Santander-Colombia (Tesis de maestría)*. Bogotá: Facultad de Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana. Disponible en: <https://repository.javeriana.edu.co:8443/bitstream/handle/10554/15456/AlvisIriarteAngelaConsuelo2014.pdf?sequence=1&isAllowed=y>
- Barclay RMR, Ulmer J, MacKenzie CJA, Thompson MS, Olson L, McCool J, Cropley E, Poll G. 2004. Variation in the reproductive rate of bats. *Can J Zool.* 82 (5): 688-93. Disponible en: <https://doi.org/10.1139/z04-057>
- Badwaik NK, Rasweiler JJ. 2000. Pregnancy. Pp. 221-93. In: Crichton EG, Krutzsch PH (eds.). *Reproductive biology of bats*. London: Academic Press; 510 pp. Disponible en: <https://www.sciencedirect.com/science/book/9780121956707>
- Bradbury JW, Vehrencamp SL. 1977. Social organization and roosting in emballonurid bats: III. Mating systems. *Behav Ecol Sociobi.* 2 (4): 1-17. Disponible en: <http://www.jstor.org/stable/4599115>
- Chaverri G, Quirós OE, Gamba-Ríos M, Kunz TH. 2007. Ecological correlates of roost fidelity in the tent-making bat *Artibeus watsoni*. *Ethology* 113 (6): 598-605. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2007.01365.x>
- Colmenares G. 2008. *Plan de desarrollo municipio Curiti 2008-2011. Santander, Colombia*. Disponible en: <http://curiti-santander.gov.co/apc-aa>
- Cloutier D, Thomas DW. 1992. *Carollia perspicillata*. *Mammalian Species* 417: 1-9. Disponible en: <https://doi.org/10.2307/3504157>

- Costa LM, Almeida JC, Esbérard CEL. 2007. Dados de reprodução de *Platyrrhinus lineatus* em estudo de longo prazo no Estado do Rio de Janeiro (Mammalia, Chiroptera, Phyllostomidae). *Iheringia, Sér Zoo.* 97 (2): 152-6. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1590/S0073-47212007000200004>
- Dechmann DKN, Kalko EKV, Kerth G. 2007. All-offspring dispersal in a tropical mammal with resource defense polygyny. *Behav Ecol Sociobiol.* 61 (8): 1219-28. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s00265-007-0352-z>
- Estrada A, Coates-Estrada R. 2001. Bat species richness in live fences and in corridors of residual rain forest vegetation at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography* 24 (1): 94-102. Disponível em: <https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2001.240111.x>
- Fleming TH. 1989. *The short-tailed fruit bat. A study in plant-animal interactions.* Chicago: The University of Chicago Press; 365 pp. Disponível em: <https://doi.org/10.1017/S0266467400004703>
- Fleming TH. 1991. The relationship between body size, diet, and habitat use in frugivorous bats, genus *Carollia* (Phyllostomidae). *J Mammal.* 72 (3): 493-501. Disponível em: <https://www.jstor.org/stable/1382132>
- Frick WF, Reynolds DS, Kunz TH. 2010. Influence of climate and reproductive timing on demography of little brown myotis *Myotis lucifugus*. *J Anim Ecol.* 79 (1): 128-36. Disponível em: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/19747346>
- Gerell R, Lunderbeg KE. 2004. Social organization in the bat *Pipistrellus pipistrellus*. *Behav Ecol Sociobiol.* 16 (2): 177-84. Disponível em: <https://www.semanticscholar.org/paper/Social-organization-in-the-bat-Pipistrellus-Gerell-Lunderbeg/e38453edac44fe6a12ffce77b32338ba0222f3f7?tab=abstract>
- Giral GE, Alberico MS, Alvaré LM. 1991. Reproduction and social organization in *Peropteryx kappleri* (Chiroptera, Emballonuridae) in Colombia. *Bonn Zoo Beitr.* 42 (3-4): 225-36. Disponível em: <https://dspace.icmbio.gov.br/jspui/handle/cecv/842>
- Gopukumar N, Karuppudurai T, Nathan PT, Sripathi K, Arivarignan G, Balasingh J. 2005. Solitary adult males in a polygynous-mating bat (*Cynopterus sphinx*): A forced option or strategy? *J Mammal.* 86 (2): 281-6. Disponível em: <http://www.jstor.org/stable/4094346>
- Grose ES, Marinkelle CJ. 1970. Biospeleology of the Macaregua cave. *Mitt Inst Colombo-Alemán Invest Cient.* 4: 11-3. Disponível em: <https://www.oceandocs.org/bitstream/handle/1834/3274/macaregua.pdf?sequence=1>
- Kerth G. 2008. Causes and consequences of sociality in bats. *BioScience.* 58 (8): 737-46. Disponível em: <https://doi.org/10.1641/B580810>
- Kruttsch PH. 2000. Anatomy, physiology and cyclicity of the male reproductive tract. Pp. 91-155. In: Crichton EG, Kruttsch PH (eds.). *Reproductive Biology of Bats.* London: Academic Press; 522 pp. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/B978-012195670-7/50005-9>
- Kunz TH, August PV, Burnett CD. 1983. Harem social organization in cave roosting *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Biotropica.* 15 (2): 133-8. Disponível em: <http://www.jstor.org/stable/2387958>
- Kunz T, McCracken G. 1996. Tents and harems: Apparent defence of foliage roosts by tent-making bats. *Journal of Tropical Ecology.* 12 (1): 121-37. Disponível em: <http://www.jstor.org/stable/2560168>
- Kunz TH, Robson SK, Nagy KA. 1998. Economy of harem maintenance in the greater spear-nosed bat, *Phyllostomus hastatus*. *J Mammal.* 79 (2): 631-42. Disponível em: <http://www.jstor.org/stable/1382993>
- McCracken GF. 1984. Communal nursing in Mexican free-tailed bat maternity colonies. *Science.* 223 (4640): 1090-1. Disponível em: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17830157>
- McCracken GF, Bradbury JW. 1981. Social organization and kinship in the polygynous bat *Phyllostomus hastatus*. *Behav Ecol Sociobiol.* 8 (1): 11-34. Disponível em: <http://www.jstor.org/stable/4599353>
- McCracken GF, Wilkinson GS. 2000. Bat mating systems. Pp. 321-62. In: Crichton EG, Kruttsch PH (eds.). *Reproductive biology of bats.* London: Academic Press; 522 pp. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780121956707500096>
- Medellín RA, Gaona O. 1999. Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, Mexico. *Biotropica.* 31 (3): 478-85. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1999.tb00390.x>
- Olea-Wagner A, Lorenzo C, Naranjo E, Ortiz D, León-Paniagua L. 2007. Diversidad de frutos que consumen tres especies de murciélagos (Chiroptera: Phyllostomidae) en la selva lacandona, Chiapas, México. *Rev Mex Biodivers.* 78 (1): 191-200. Disponível em: <http://www.scielo.org.mx/pdf/rmbiodiv/v78n1/v78n1a18.pdf>
- Ortega J, Arita HT. 2004. Estructura social y movimientos de los murciélagos zapoteros (*Artibeus jamaicensis*) en un ambiente poligínico. Pp. 363-374. En: Sánchez-Cordero V, Medellín RA. (eds.). *Contribuciones mastozoológicas en homenaje a Bernardo Villa.* México: Instituto de Biología e Instituto de Ecología, UNAM; 500 pp. Disponível em: <http://www.oikos.unam.mx/macroeecologia/ArticulosArita/Cap.%20Villa.pdf>
- Ortega J, Guerrero JA, Maldonado JE. 2008. Aggression and tolerance by dominant males of *Artibeus jamaicensis*: Strategies to maximize fitness in harem groups. *J Mammal.* 89 (6): 1372-8. Disponível em: <http://www.bioone.org/doi/pdf/10.1644/08-MAMM-S-056.1>
- Ortega J. 2008. Social selection and bat mating systems. *J Mammal.* 89 (6): 1341. Disponível em: <https://doi.org/10.1644/08-MAMM-S-INTRO.1>
- Ortega J, Hernández-Chávez B, Rizo-Aguilar A, Guerrero JA. 2010. Estructura social y composición temporal en una colonia de *Nyctinomops laticaudatus* (Chiroptera: Molossidae). *Rev Mex Biodiv.* 81 (3): 853-62. Disponível em: <http://www.scielo.org.mx/pdf/rmbiodiv/v81n3/v81n3a25.pdf>
- Peñuela-Salgado M, Pérez-Torres J. 2015. Environmental and spatial characteristics that affect roost use by seba's short-tailed bat. *J Cave Karst Stud.* 77 (3): 160-4. Disponível em: [http://www.academia.edu/26782345/ENVIRONMENTAL\\_AND\\_SPATIAL\\_CHARACTERISTICS\\_THAT\\_AFFECT\\_ROOST\\_USE\\_BY\\_SEBAS\\_SHORT-TAI](http://www.academia.edu/26782345/ENVIRONMENTAL_AND_SPATIAL_CHARACTERISTICS_THAT_AFFECT_ROOST_USE_BY_SEBAS_SHORT-TAI)

[LED BAT CAROLLIA PERSPICILLATA IN A COLOMBIAN CAVE](#)

- Pérez-Torres J, Martínez-Medina D, Peñuela-Salgado M, Ríos-Blanco MC, Estrada-Villegas S, Martínez-Luque L. 2015. Macaregua: the cave with the highest bat richness in Colombia. *Check List*. 11 (2): 1-6. Disponible en: <https://biotaxa.org/cl/article/view/11.2.1616/12493>
- Porter FL. 1979a. Social behavior in the Leaf-nosed bat, *Carollia perspicillata*. I. Social organization. *Ethology*. 49 (4): 406-17. Disponible en: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.1439-0310.1979.tb00301.x>
- Porter FL. 1979b. Social behavior in the Leaf-nosed bat, *Carollia perspicillata* II. Social communication. *Ethology*. 50 (1): 1-8. Disponible en: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1439-0310.1979.tb01012.x>
- Porter FL, McCracken GF. 1983. Social behavior and allozyme variation in a captive colony of *Carollia perspicillata*. *J Mammal*. 64 (2): 295-8. Disponible en: <http://www.jstor.org/stable/1380559>
- Rueda-Ardila AL, Pérez-Torres J. 2016. Aproximación preliminar a la estructura de una colonia de *Natalus tumidirostris* (Natalidae) durante la época de lluvia en la cueva Macaregua, Santander, Colombia. *Rev Biodivers Neotrop*. 6 (2): 227-33. Disponible en: <http://revistas.utch.edu.co/ojs5/index.php/Bioneotropical/article/view/577/559>
- Sampedro AC, Martínez CM, Mercado AM, Osorio SC, Otero YL, Santos LM, et al. 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 (1): 127-34.
- Sikes RS, and The Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists. 2016. Guidelines of the American Society of Mammalogist for the use of wild mammals in research. *J Mammal*. 97 (3): 663-88. Disponible en: [https://www.mammalsociety.org/uploads/committee\\_files/CurrentGuidelines.pdf](https://www.mammalsociety.org/uploads/committee_files/CurrentGuidelines.pdf)
- Simmons NB, Voss RS. 1998. The mammals of Paracou, French Guiana, a Neotropical lowland rainforest fauna. Part 1, Bats. *Bull AMNH*. 237: 1-219. Disponible en: <http://digitallibrary.amnh.org/handle/2246/1634>
- Thies W, Kalko EKV, Schnitzler HU. 1998. The roles of echolocation and olfaction in two Neotropical fruit-eating bats, *Carollia perspicillata* and *C. castanea*, feeding on Piper. *Behav Ecol Sociobiol*, 42 (6): 397-409. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/s002650050>
- Voigt C, Heckel G, von Helversen O. 2006. Conflicts and strategies in the harem polygynous mating system of the sac-winged bat *Saccopteryx bilineat*. Pp. 269-89. In: Kunz TH, Zubaid A, McCracken GF, (eds.). *Functional and evolutionary ecology of bats*. New York: Oxford University Press; 341 pp. Disponible en: <https://boris.unibe.ch/22312/>
- Williams CF. 1986. Social organization of the bat, *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Ethology*. 71 (4): 265-82. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1986.tb00591.x>
- Willis CK, Brigham RM. 2007. Social thermoregulation exerts more influence than microclimate on forest roost preferences by a cavity-dwelling bat. *Behav Ecol Sociobiol*. 62 (1): 97-108. Disponible en: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00265-007-0442-y>
- Wilson DE. 1997. *Bats in question: The Smithsonian answer book*. Washington: Smithsonian Institution Press; 192 pp. Disponible en: <https://www.amazon.com/Bats-Question-Smithsonian-Answer-Book/dp/1560987391>