



RIQUEZA Y VARIABILIDAD TRÓFICA DE ESPECIES DE MURCIÉLAGOS PRESENTES EN EL PARQUE NACIONAL YBYCUI Y SU ZONA DE AMORTIGUAMIENTO – DEPARTAMENTO PARAGUARÍ, PARAGUAY

TROPHIC RICHNESS AND VARIABILITY AMONG BAT SPECIES FOUND IN YBYCUI NATIONAL PARK AND ITS BUFFER ZONE – PARAGUARI DEPARTMENT, PARAGUAY

ISABEL GAMARRA DE FOX^{1,2}, MARÍA ELENA TORRES², MARÍA BELÉN BARRETO² & NATHALIA BARROZO²

¹Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay (MNHNP). Ministerio del Ambiente y Desarrollo Sostenible. E-mail: isabeldefox@yahoo.com

²Departamento de Biología. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales (FACEN), Universidad Nacional de Asunción (UNA)

Resumen.- La fauna de quirópteros del Paraguay está representada por 58 especies y por las familias: Emballonuridae, Noctilionidae, Phyllostomidae, Natalidae, Vespertilionidae y Molossidae. El Plan de Manejo del Parque Nacional Ybycui cita a 15 especies de murciélagos. El estudio se realizó en el Departamento Paraguairí, Parque Nacional Ybycui y su Zona de Amortiguamiento. El objetivo de la presente investigación ha sido identificar la riqueza, diversidad y variabilidad del gremio trófico de murciélagos, contribuir al conocimiento y conservación de la quiropterofauna local. La metodología utilizada consistió en la colecta con redes de niebla de cinco noches por salida, colocadas en los meses de febrero, marzo, abril, junio, julio, setiembre, noviembre y diciembre de 2018. Se registraron un total de 223 individuos representados por Phyllostomidae: *Chrotopterus auritus*, *Glossophaga soricina*, *Carollia perspicillata*, *Artibeus fimbriatus*, *Artibeus lituratus*, *Platyrrhinus lineatus*, *Pygoderma bilabiatum*, *Sturnira lilium*, *Desmodus rotundus*; Vespertilionidae: *Eptesicus furinalis*, *Eptesicus diminutus*, *Lasiurus blossevillii*, *Lasiurus cinereus*, *Myotis albescens*, *Myotis nigricans*; Molossidae: *Molossops temminckii*. Representan el 53% de especies citadas para el Departamento Paraguairí y el 59% de las citadas para el Parque Nacional Ybycui. Se reportan nuevos registros de distribución para el Parque: *Eptesicus diminutus*, *Lasiurus cinereus*, *Myotis albescens*, *Myotis nigricans*, *Molossops temminckii*, aumentando la composición de riqueza de especies. Según el gremio trófico los frugívoros representan el 83%, insectívoros 11%, hematófagos 5%, carnívoros 0.45% y nectarívoros 0.45%. El Parque Nacional Ybycui y su Zona de Amortiguamiento como Área Silvestre Protegida alberga una importante y alta diversidad de especies.

Palabras clave: Área Silvestre Protegida, Chiroptera, Distribución, Gremio trófico, Taxonomía

Abstract.- The Chiroptera fauna of Paraguay is represented by 58 species and by families: Emballonuridae, Noctilionidae, Phyllostomidae, Natalidae, Vespertilionidae and Molossidae. Ybycui National Park Management Plan cites 15 bat species. The study was conducted in the Department of Paraguairí, Ybycui National Park and its Buffer Zone. The objective of the present research has been to identify the richness, diversity and variability of the trophic guild of bats, the contribution to knowledge and the conservation of the local chiropterofauna. The methods consisted in the collection with mist nets during five nights per sampling session, conducted in the months of February, March, April, June, September, November and December 2018. 223 individuals were registered, including Phyllostomidae: *Chrotopterus auritus*, *Glossophaga soricina*, *Carollia perspicillata*, *Artibeus fimbriatus*, *Artibeus lituratus*, *Platyrrhinus lineatus*, *Pygoderma bilabiatum*, *Sturnira lilium*, *Desmodus rotundus*; Vespertilionidae: *Eptesicus furinalis*, *Eptesicus diminutus*, *Lasiurus blossevillii*, *Lasiurus cinereus*, *Myotis albescens*, *Myotis nigricans*; Molossidae: *Molossops temminckii*. They represent 53% of the species cited for the Paraguairí Department and 59% of the citations for the Ybycui National Park. We report new distribution records for the Park *Eptesicus diminutus*, *Lasiurus cinereus*, *Myotis albescens*, *Myotis nigricans*, *Molossops temminckii*, the increased composition of species richness. According to the trophic guild, frugivores represent 83%, insectivores 11%, hematophagous 5%, carnivores 0.45% and nectarivorous 0.45%. The Ybycui National Park and its Buffer Zone as a Protected Wild Area is home to an important and high diversity of species.

Key words: Chiroptera, Distribution, Protected Wild Area, Taxonomy, Trophic guild.



Paraguay es un país sin litoral que se encuentra entre Argentina, Bolivia y Brasil con una ubicación central dentro del esquema climático, geológico y biótico del continente Sudamericano (Willig *et al.*, 2000). Debido a sus posiciones biogeográficas, varios biomas importantes se extienden a Paraguay (Cerrado, Chaco, Pantanal y Bosque Atlántico) con una diversidad de flora y fauna (Gorham, 1973; Hayes, 1995).

Los murciélagos constituyen una parte importante en la dinámica de los bosques tropicales integrando diferentes gremios con base en los recursos disponibles y a los métodos de forrajeo utilizados, debido a que comprenden una amplia distribución espacial, ya que diversas especies adquieren una alta especificidad de hábitat (Sánchez-Palomino *et al.*, 1996; Muñoz-Saba *et al.*, 1997; Medellín *et al.*, 2000). Con relación a estas características, han desarrollado una amplia gama de gremios tróficos, tales como insectívoros, frugívoros, polinívoros, nectarívoros, piscívoros, carnívoros, omnívoros y hematófagos (Wilson, 1973; Smith, 1976; Gardner, 1977).

Los murciélagos desempeñan servicios ambientales de importancia ecológica: son controladores claves en la disminución de la densidad de poblaciones de insectos (Kalko, 1998), determinantes en los procesos de reproducción de diversas especies de plantas, como la polinización y la dispersión de semillas, promoviendo la regeneración natural de los bosques (Hill & Smith, 1984). Por otro lado, son considerados indicadores de niveles de perturbación en diferentes ambientes con relación a la característica de la estructura del hábitat que ocupan sobre la composición y la estructura de los ensamblajes (Gorresen & Willig, 2004).

Los estudios sobre murciélagos en Paraguay han abarcado diferentes enfoques que van desde estudios macroecológicos (Andelman & Willig, 2003; Presley *et al.*, 2009; Mc Culloch *et al.*, 2013), de ecología (López-González, 2004, 2005; Stevens & Willig, 2004), taxonomía (Gamarra de Fox & Martin, 1996; Gamarra de Fox

et al., 1998; López-González & Presley, 2001; López-González *et al.*, 2001; López-González, 2014; de la Sancha *et al.*, 2017), parasitología (Graciolli *et al.*, 2006; Presley, 2005, 2007; Presley & Willig, 2008), biodiversidad y conservación (Gamarra de Fox *et al.*, 1998; Myers *et al.*, 2002; Stevens & Amarilla-Stevens, 2012; Martínez *et al.*, 2017, Airaldi-Wood *et al.*, 2018). En el país están registradas 58 especies de murciélagos representadas por las familias: Emballonuridae, Noctilionidae, Phyllostomidae, Natalidae, Vespertilionidae y Molossidae (López-González, 2005; Stevens *et al.*, 2010; Owen *et al.*, 2014; Moratelli *et al.*, 2015).

Las comunidades naturales del Parque Nacional Ybycui y la Zona de Amortiguamiento se caracterizan por una gran variedad de formaciones vegetales producto de la diversidad en gradientes de altitud, tipos de suelo y humedad. Además del paisaje donde alternan remanentes de bosques altos, bosques en galería, zonas bajas húmedas (pastizales en suelos saturados o inundados), bosques bajos y cerradones, vegetación asociada a los afloramientos rocosos y la asociada a cursos y cuerpos de agua (SEAM/FCBT, 2015).

El objetivo del trabajo consistió en identificar la riqueza y la variabilidad del gremio trófico de murciélagos colectados en el Parque Nacional Ybycui y su Zona de Amortiguamiento contribuyendo al conocimiento y conservación de la quiroptero fauna local. Actualmente las Áreas Protegidas son de importancia para la protección y el fortalecimiento en la conservación de los murciélagos en sitios claves y vulnerables, principalmente el Parque Nacional Ybycui ya que es considerado un Área de Importancia para la Conservación de los Murciélagos (AICOM's A-PY-008 Parque Nacional Ybycui).

MATERIALES Y MÉTODOS

El Parque Nacional Ybycui está ubicado en 26° 04' 51,58" S y 56° 49' 22,80" W en el departamento de Paraguari, tiene una superficie de 5.124 ha, su precipitación media anual es 1400

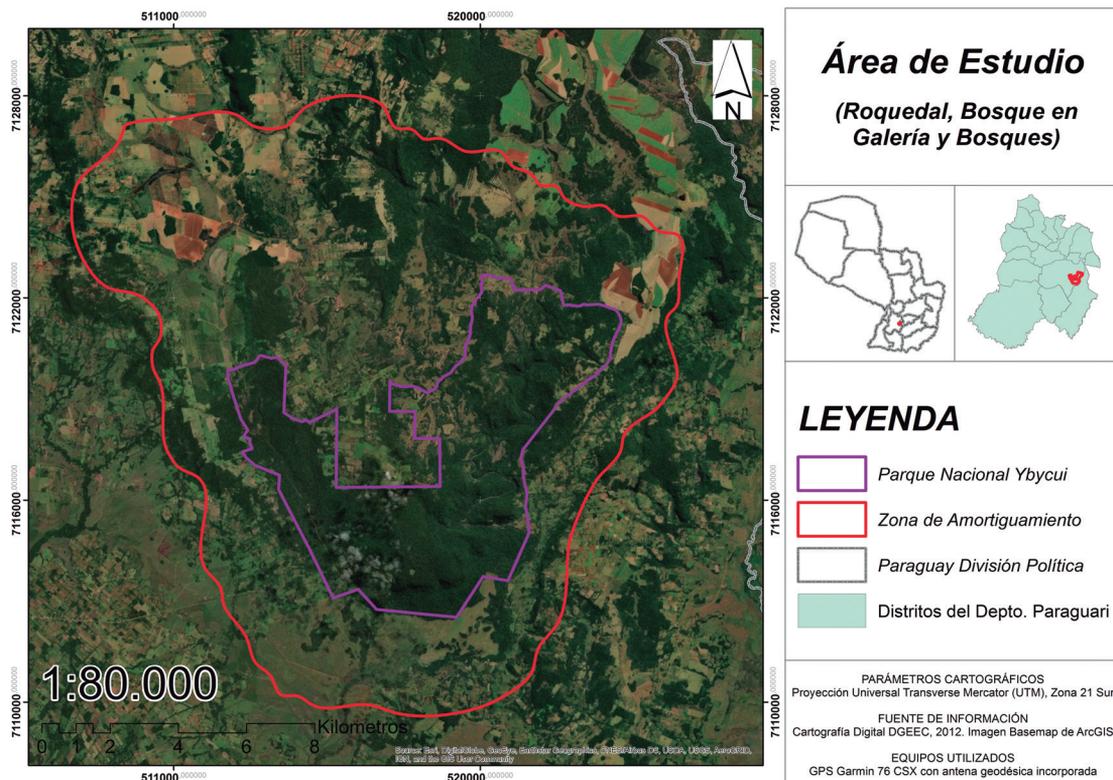


Figura 1. Mapa del área de estudio. Parque Nacional Ybycui y su Zona de Amortiguamiento.

a 1600 mm y su temperatura media anual 23°C; está cubierto de serranías, cerros, nacientes, saltos, bosques; y protege sitios de características singulares desde el punto de vista natural e histórico-cultural (SEAM/FCBT, 2015). El área de estudio fue el Parque Nacional Ybycui (PNY) y su Zona de Amortiguamiento (ZA) (Figura 1).

Se realizaron ocho salidas de campo, con 5 noches por salida cada una. Los muestreos (permiso de colecta del Ministerio del Ambiente y Desarrollo Sostenible- MADES N° 015/2018) fueron realizados en los meses de febrero, marzo, abril, junio, julio, setiembre, noviembre y diciembre. Se utilizaron para la colecta redes de niebla de 2,5 x 9 metros, se abrieron las redes a partir de las 18:00 hasta las 23:00 hs. El esfuerzo de muestreo total fue de 69,976 m²h. Los sitios de captura presentaron las siguientes comunidades naturales como Bosque Alto Semidecídido, Bosque Bajo y Abierto, Bosque

de Galería, Bosque Degradado, Arroyo, Salto, Tacuaral (*Guadua angustifolia*), Roqedal, Pastizal (SEAM/FCBT, 2015). Cabe mencionar que en la ZA se realizaron muestreos en tajamares y área peridoméstica.

El procesamiento de los ejemplares colectados consistió en la identificación siguiendo la nomenclatura taxonómica de López-González (2005) y Reis *et al.* (2013). Los especímenes fueron conservados en medio líquido y depositados en el Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay (MNHNP) y en la Colección Zoológica de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales (CZCEN).

El análisis de la curva de acumulación de especies fue realizado con el Programa EstimateS (Versión 9.1.0), utilizando los estimadores de riqueza Chao 1, Chao 2 y Jack 1 (Colwell, 2013). Para el esfuerzo de muestreo se realizó una multiplicación entre el tamaño de las redes

Taxón	PNY	ZA	Total	Gremio Trófico	Comunidades naturales
Familia Phyllostomidae					
<i>Artibeus lituratus</i> (Olfers, 1818)	39	33	72	F	PNY: Bosque en Galería, Salto ; ZA: Salto, Roquedal, Arroyo, Tajamar, Bosque en Galería, Pastizal, Bosque de Guadua angustifolia
<i>Artibeus fimbriatus</i> Gray, 1838	6	3	9	F	PNY: Bosque en Galería; ZA: Salto, Roquedal, Bosque
<i>Carollia perspicillata</i> (Linnaeus, 1758)	23	0	23	F	PNY: Bosque en Galería, Salto, Arroyo
<i>Desmodus rotundus</i> (E. Geoffroy, 1810)	10	2	12	H	PNY: Bosque en Galería, Bosque Alto Semideciduo; ZA: Bosque de Guadua angustifolia, Pastizal
<i>Sturnira lilium</i> (E. Geoffroy, 1810)	18	41	59	F	PNY: Bosque Alto Semideciduo; ZA: Roquedal, Bosque
<i>Platyrrhinus lineatus</i> (E. Geoffroy, 1810)	10	6	16	F	PNY: Bosque en Galería; ZA: Salto, Arroyo, Bosque en Galería
<i>Pygoderma bilabiatum</i> (Wagner, 1843)	4	1	5	F	PNY: Bosque en Galería; ZA: Tajamar
<i>Chrotopterus auritus</i> (Peters, 1856)	0	1	1	C	ZA: Bosque en Galería
<i>Glossophaga soricina</i> (Pallas, 1766)	0	1	1	N	ZA: Bosque en Galería
Familia Vespertilionidae					
<i>Lasiurus blossevillii</i> (Lesson y Garnot, 1826)	5	0	5	I	PNY: Bosque en Galería, Salto
<i>Lasiurus cinereus</i> (Palisot de Beauvois, 1796)	1	0	1	I	ZA: Salto
<i>Myotis nigricans</i> (Schinz, 1821)	12	2	14	I	PNY: Bosque en Galería; Bosque Alto Semideciduo
<i>Myotis albescens</i> (E. Geoffroy, 1806)	0	1	1	I	ZA: Tajamar
<i>Eptesicus diminutus</i> Osgood, 1915	0	1	1	I	ZA: Área peridoméstica
<i>Eptesicus furinalis</i> (d'Orbigny, 1847)	0	2	2	I	ZA: Tajamar
Familia Molossidae					
<i>Molossops temminckii</i> (Burmeister, 1854)	1	0	1	I	PNY: Roquedal
Total de individuos	129	94	223		

Tabla 1. Murciélagos capturados en el Parque Nacional Ybycui (PNY) y su Zona de Amortiguamiento (ZA), y comunidades naturales involucradas. Gremios tróficos: F (frugívoro), I (insectívoro), C (carnívoro), N (nectarívoro), H (hematófago).

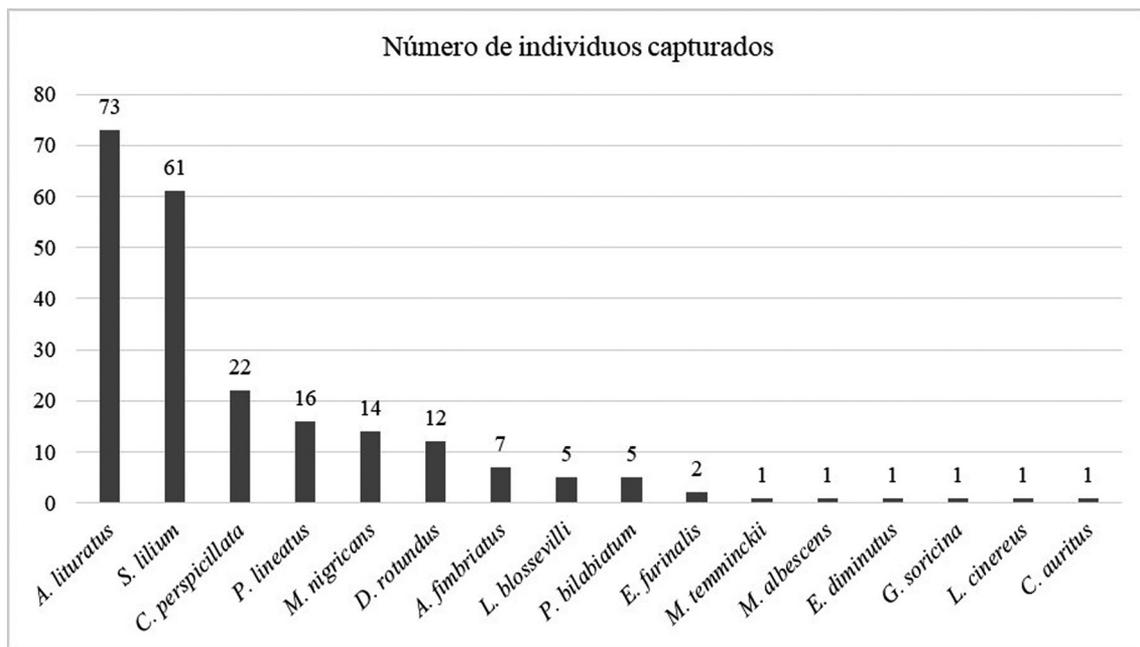


Figura 2. Número de individuos capturados durante el muestreo.

(largo x ancho), las horas de exposición de las redes por los días de muestreo, y finalmente por la cantidad de redes utilizadas (Straube & Bianconi, 2002). Para estimar la diversidad existente entre sitios de muestreo se realizó un índice de diversidad de Shannon con el Programa Past 3 (Hammer *et al.*, 2001). El nivel de significancia para el estudio fue de ($p < 0.05$).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En total se capturaron 223 murciélagos (129 individuos en el PNY y 94 individuos en la ZA), representando 3 familias, 12 géneros y 16 especies (Tabla 1). Se registraron las familias Phyllostomidae (85.27%) que fueron más abundantes, seguidas por Vespertilionidae (13.95%) y Molossidae (0.78%) dentro del PNY, para la ZA la familia Phyllostomidae (93.62%) fue más abundante que la familia Vespertilionidae (6.38%). La abundancia en cuanto a especies en el PNY: *Artibeus lituratus* (Olfers, 1818) ($n=39$, 30.23%), *Sturnira liliium* (E. Geoffroy, 1810) ($n=23$, 17.83%) y *Carollia perspicillata* (Linnaeus, 1758) ($n=18$, 13.95%). Las especies

más comunes en la ZA fueron *S. liliium* ($n= 41$, 43.62%) y *A. lituratus* ($n=33$, 35.11%). El índice de diversidad de Shannon presentó como sitio más diverso al PNY ($H'= 2,01$) seguida de la ZA ($H'= 1,50$) con baja diversidad. Sin embargo, la Zona de Amortiguamiento presenta especies únicas como *Chrotopterus auritus* (Peters, 1856), *Glossophaga soricina* (Pallas, 1766), *Myotis albescens* (E. Geoffroy, 1806), *Eptesicus diminutus* Osgood, 1915 y *Eptesicus furinalis* (d'Orbigny, 1847).

Fueron registradas con mayor frecuencia *A. lituratus*, *S. liliium* y *Platyrrhinus lineatus* (E. Geoffroy, 1810); y especies con el menor número de registro, con un solo ejemplar corresponde a: *C. auritus*, *G. soricina*, *Lasiurus cinereus* (Palisot de Beauvois, 1796), *M. albescens*, *Eptesicus diminutus* y *Molossops temminckii* (Burmeister, 1854) (Figura 2).

A nivel país existen 6 familias de las cuales fueron registradas 3 lo que corresponde el 50% del total. Las familias ausentes son Emballonuridae, Natalidae y Noctilionidae. Según López-González (2005), para el Departamento de Paraguari se registró 27 especies de murciélagos

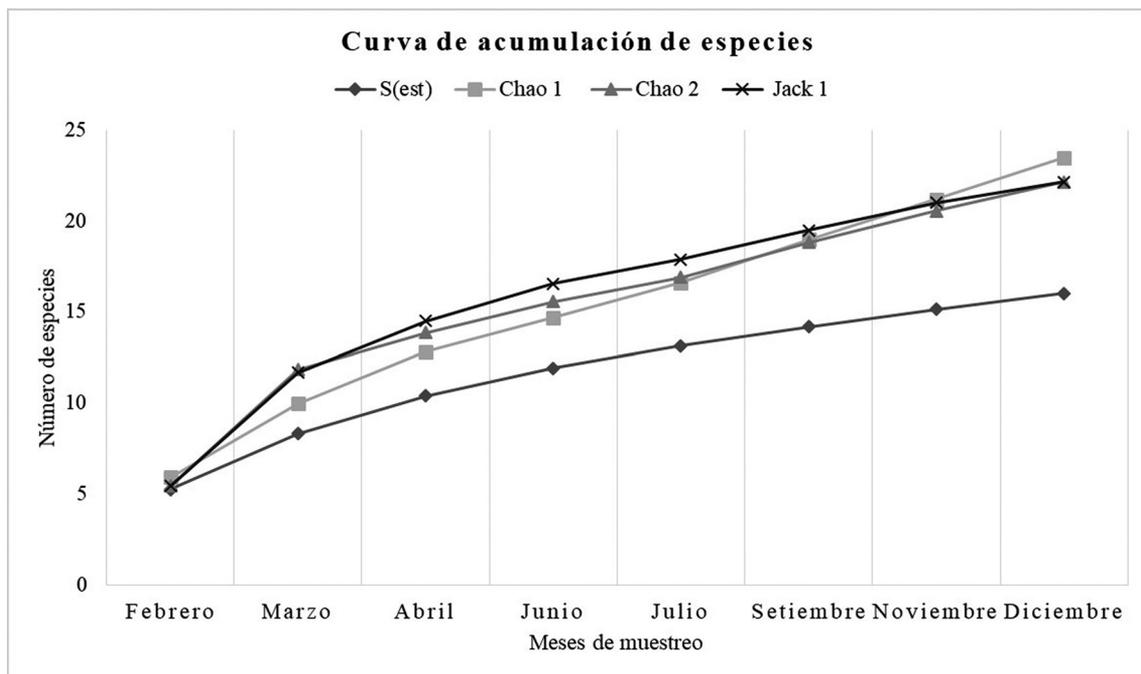


Figura 3. Curva de acumulación de especies en los meses de muestreos.

que corresponden al 47% del país, en esta investigación en el Parque Nacional Ybycuí (PNY) se registraron 16 especies representando el 59,2 % del Departamento y el 28% para el país.

Los estimadores de riqueza de especies Chao 1, Chao 2 y Jack 1 indican que entre 22 y 23 especies probablemente estén presentes en los sitios de estudios, mientras que los resultados arrojan registro de 16 especies (Figura 3). Un factor determinante para la cantidad de especies probablemente estuvo influenciado por el clima (lluvia y frío) en el momento de realizar las colectas de campo. Estos resultados son similares a los documentados en el Plan de Manejo del Parque Nacional de Ybycuí que registra 15 especies (SEAM/FCBT, 2015).

Según Kraker-Castañeda y Pérez Consuegra (2011) *Artibeus*, *Dermanura* y *Sturnira* son especies generalistas y de amplia distribución, presentes en áreas alteradas. La alta diversidad de plantas que son su principal recurso alimenticio y su amplia distribución (Tamsitt, 1966, 1967; Muñoz-Arango, 1986; Flemming, 1986; Ospina-Ante & Gómez, 1999), y la capacidad

para insertarse en nichos tróficos inexplorados (Dumont, 1999; Freeman, 2000) hacen a los filostómidos muy diversos. Los géneros *Artibeus*, *Sturnira* y *Platyrrhinus* se colectaron en comunidades naturales con cierto grado de alteración en sus bosques. Con estos resultados, la familia Phyllostomidae presentó mayor abundancia y distribución encontrándose en todas las comunidades con excepción de los roquedales.

Para los murciélagos, el tamaño corporal tiene una relación con el movimiento y comportamiento en diferentes hábitats. La masa corporal de los vertebrados es un buen predictor del área de acción y la distribución de los mismos (McNab, 1963; Swihart *et al.*, 1988; Minns, 1995). Los estudios de censo de murciélagos en el Neotrópico han revelado diferencias importantes en la diversidad y composición de la comunidad entre fragmentos de bosques y bosque continuo (Cosson *et al.*, 1999; Schulze *et al.*, 2000; Estrada & Coates-Estrada, 2002; Pineda *et al.*, 2005; Faria, 2006; Montiel *et al.*, 2006).

Se ha reportado que las especies grandes tienen mayor capacidad de desplazamiento que

las pequeñas y por eso pueden encontrarse en hábitats perturbados, a diferencia de las segundas que usan hábitats continuos debido a su baja capacidad de vuelo. En la gran mayoría de los sitios de estudio la presencia de la familia Phyllostomidae podría estar relacionada a las necesidades (dieta, refugio, hábitat de forrajeo) y son muy sensibles a los efectos de la fragmentación del hábitat. La alta tasa de deforestación ha reducido a fragmentos rodeados de pastizales con árboles aislados, lo que disminuye en la abundancia y diversidad de los murciélagos (Medellin *et al.*, 2000; Galindo-González & Sosa, 2003).

Existen diferencias importantes en la distribución espacial de los alimentos preferidos. En el caso de *Artibeus jamaicensis* Leach, 1821 cuyo consumo de frutos se da con árboles de sucesión tardía como *Ficus* spp. (Morrison, 1978; Bonaccorso, 1979), reflejando la relación entre mayor masa corporal y su rango de acción (Morrison, 1978). Por otro lado, especies más pequeñas del género *Carollia*, se alimentan frecuentemente de plantas sucesionales tempranas como *Piper* spp. (Heithaus & Fleming, 1978; Marinho-Filho, 1991). Y especies del género *Sturnira* muestran preferencia por frutos como del *Solanum* spp. (Marinho-Filho, 1991) y se encuentra comúnmente en áreas de sucesión temprana y cercana a arroyos (Emmons & Feer, 1997).

La combinación de bosques primarios y secundarios permite formar un hábitat más continuo para las especies (Pinto & Keitt, 2008). Los resultados registrados con mayor proporción fueron en la ZA con *S. lilium* representada por bosques de sucesión temprana. Esta especie puede encontrarse en hábitats fragmentados, siempre y cuando exista cerca remanentes grandes de vegetación conservada (Gorresen & Willig, 2004), esto sugiere que la Zona de Amortiguamiento donde fue documentada en mayor número, aún contienen bosques en buen estado de conservación. Sin embargo, *A. lituratus*, *Artibeus fimbriatus* Gray, 1838, *C. perspicillata*, *S. lilium* fueron registradas en mayor proporción

en el PNY con presencia de árboles de sucesión tardía y sitios mayormente conservados.

Las áreas de bosques secundarios también pueden funcionar como enlaces entre áreas de alimentación en bosques maduros (Pinto & Keitt, 2008). La investigación de estructura comunitaria de filostómidos menciona a *A. fimbriatus*, *C. perspicillata*, *G. soricina*, *P. lineatus*, *Pygoderma bilabiatum* (Wagner, 1843) y *S. lilium* como las más abundantes en los paisajes forestales con fragmentación moderada (Gorresen & Willig, 2004) coincidiendo con los resultados de nuestro estudio con respecto a las especies mencionadas.

Galindo-González *et al.* (2000) señalan también como especies generalistas a *S. lilium*, *C. perspicillata*, *A. jamaicensis* entre otras; como las más resistentes ya que pueden tolerar la transformación del ambiente y posiblemente se benefician con la fragmentación, utilizando ambientes transformados y remanentes, incluso árboles y arbustos aislados en los pastizales. En los sitios de perturbación aprovechan la vegetación secundaria y pionera de las infrutescencias (Fenton *et al.*, 1992; Medellín *et al.*, 2000; Schulze *et al.*, 2000) como especies de los géneros *Piper*, *Cecropia*, *Solanum* (Galindo-González, 1998; Galindo-González & Sosa, 2003).

La proporción de cada planta en la dieta de *G. soricina* y su variación a lo largo del año, está relacionada con la variación estacional en la disponibilidad de los recursos vegetales en el área de distribución de estos murciélagos (Sánchez-Casas & Alvarez, 2000). Se registró un individuo de *G. soricina* y *C. auritus* en la Zona de Amortiguamiento en el mes de junio y julio respectivamente. Santos-Moreno *et al.* (2010) han reportado la lluvia y el viento como factores que inciden en la actividad diaria de los murciélagos y Cabrera-Ojeda *et al.* (2016) sugieren que la baja abundancia en el bosque de Colombia de *G. soricina* es debido a una mínima presencia de recursos florales en esa zona. El bajo registro para esta especie puede deberse a las bajas temperaturas que se presentaron en

dicho mes en que fue capturada y la época de floración de las plantas utilizadas por los mismos como parte de su alimento fue mínima.

Chrotopterus auritus por sus necesidades como dieta, refugios, hábitat de forrajeo son muy sensibles a las perturbaciones del hábitat (Fenton *et al.*, 1992; Medellín *et al.*, 2000; Schulze *et al.*, 2000). El ejemplar colectado fue en la ZA en un área de transición con el PNY que presenta características de bosque en galería. Medellín (1989) menciona que la presencia de esta especie es indicador de una alta riqueza de quirópteros. Los grandes frugívoros y carnívoros (como *Chrotopterus* y *Vampyrum*) son más abundantes en la selva sin perturbación, mientras que los pequeños frugívoros son abundantes en los fragmentos o selva perturbada (Schulze *et al.*, 2000).

La familia Vespertilionidae fue documentada con las especies *L. cinereus*, *L. blossevillii* (Lesson y Garnot, 1826), *M. albescens*, *Myotis nigricans* (Schinz, 1821), *E. diminutus*, *E. furinalis*. Patterson y Hardin (1969) mencionan que especies de esta familia tienen vuelo lento

de alta maniobrabilidad que les permite moverse entre la densa vegetación y una alta actividad en sitios naturales. Schnitzler y Kalko (2001) explican que especies como *M. nigricans*, presentan características ecomorfológicas y de ecolocalización que son más adecuadas para la búsqueda de alimento en un ambiente cerrado. Esto concuerda con los resultados de este estudio, registrando la presencia de esta especie, en áreas cercanas a bosque y con cuerpos de agua.

La familia Molossidae estuvo representada por la especie *M. temminckii*. Presentan un vuelo veloz y de grandes distancias en espacios abiertos donde capturan a su presa por encima del dosel (Canals *et al.*, 2001), coincidiendo con los resultados de este estudio, donde el ejemplar capturado fue en área abierta colindante con el bosque del PNY. Los molósidos generalmente no parecen ser especies forestales abundantes, pero aprovechan rápidamente las actividades antropogénicas para forrajear en pasturas y beber de estanques de ganado recientemente formados en áreas boscosas (Willig *et al.*, 2000).

Según los gremios tróficos, fueron repre-

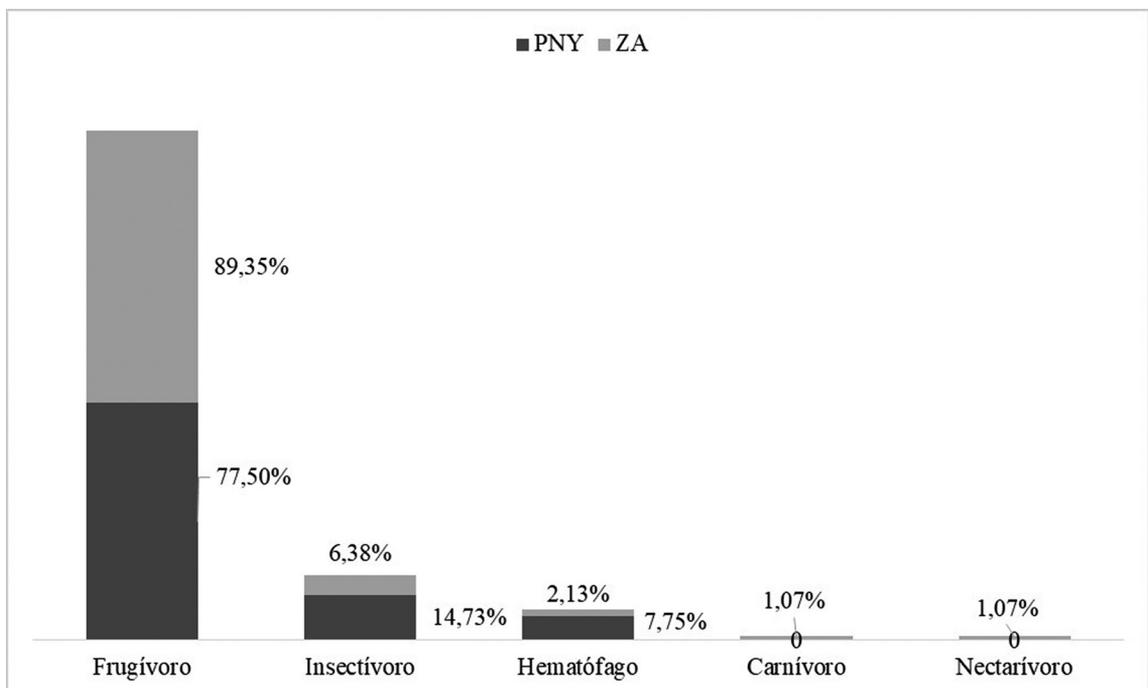


Figura 4. Porcentaje de especies según el gremio trófico.

sentados por frugívoros (n= 100, 77.52%), insectívoros (n= 19, 14.73%), hematófagos (n= 10, 7.75%) para el PNY dentro las comunidades naturales, en la Zona de Amortiguamiento a su vez estuvo constituida por frugívoros (n=84, 89.35%); insectívoros (n=6, 6.38%); hematófagos (n=2, 2.13%); nectarívoro (n=1, 1.07%); carnívoro (n=1, 1.07%) (Figura 4 y Anexo 1a).

El gremio frugívoro al ser dispersores de semillas, también incluyen el transporte a largas distancias de las mismas generando mayor proporción de flujo genético, menor competencia entre plantas progenitoras y disminución de la mortalidad de las semillas por depredadores, hongos y artrópodos (Dirzo & Domínguez, 1986; Olea-Wagner *et al.*, 2007). Las semillas trasladadas por quirópteros son la fuente más importante en la colonización temprana de hábitats perturbados (Swaine & Hall, 1983; Uhl & Clark, 1983; Lobova *et al.*, 2003). Al registrarlos en mayor porcentaje en los sitios de la Zona de Amortiguamiento y dentro del PNY se sugiere que podrían ser responsables del mantenimiento y equilibrio de la diversidad de las comunidades naturales, contribuyendo a la introducción de plantas pioneras en sitios abiertos, participando en la regeneración vegetal o sucesión secundaria (Fleming, 1981, 1988; Charles-Dominique, 1986; Young *et al.*, 1996; Galindo-González *et al.*, 2000) (Anexo 1b).

El gremio de insectívoros favorece el control de poblaciones de insectos disminuyendo el riesgo de que algunas especies se conviertan en plagas (McNab, 1982), fueron colectados pocos individuos durante el muestreo. Se podría atribuir la baja captura de los mismos debido al sistema de ecolocalización bastante desarrollado que les permite la captura de sus presas en el aire y la detección de las redes de niebla por lo que prefieren los niveles medios del bosque y el dosel para moverse y alimentarse (Reid, 1997).

Según Pech-Canche *et al.* (2010) en un estudio realizado en Yucatán, México se pudo incrementar en un 40% el inventario de murciélagos al complementarlos con detectores ultrasónicos.

En el sitio de muestreo PNY que representa el área con vegetación más conservada, fueron registradas las especies *L. cinereus* y *L. blossevilli*, concordando con lo que menciona Schnitzler y Kalko (2001) que reportan éstas especies como aquellas que forrajean entre la vegetación densa, algunos sobre sustrato, arriba del dosel y otros en bordes de vegetación (Anexo 1c).

En el gremio hematófago, la especie *Desmodus rotundus* (E. Geoffroy, 1810) es considerablemente adaptable a las transformaciones antropogénicas, con un tipo de alimentación muy especializada proporcionada principalmente por animales silvestres y el ganado (Galindo-González, 2004). Se caracteriza por la variedad de refugios (huecos de árboles, ramas, túneles, grietas de rocas y cuevas) (Greenhall *et al.*, 1983; Flores-Crespo & Arellano-Sota, 1988; Visbal, 1997; Instituto Nacional de Salud, 2004; Novaes & Uieda, 2004; Rodríguez, 2004; Bernard, 2005). Los individuos colectados en áreas conservadas como en el PNY (n=10) fueron registrados en el bosque de galería, cercanos a los arroyos en bosque alto semideciduo; y en la Zona de Amortiguamiento (n=2) roquedal y tucuaral. La mayor cantidad de colectas provenían de áreas boscosas cercanas a arroyos.

En cuanto a la situación de la ganadería en las zonas cercanas en donde se registraron las especies, no hay una producción intensiva sino que la mayoría son pequeños productores (30 – 50 cabezas de ganado, producción familiar) presentándose esta actividad en gran parte de las comunidades. Esta especie puede estar usando la ZA como áreas de tránsito desde los sitios de percha hacia las áreas de alimentación. Esto debido que la Zona de Amortiguamiento es un área de transición al PNY en donde las áreas están conservadas y presentan disponibilidad de alimento (animales silvestres) (Anexo 1d).

La subfamilia Glossophaginae (Phyllostomidae), se encuentra representada por los murciélagos nectarívoros (Muchhala & Jarrín, 2002; Muchhala, 2008; Voguel *et al.*, 2004). Arita & Santos-Del Prado (1999) señalan que especies

de esta subfamilia son bastantes vulnerables debido a los hábitos alimenticios específicos que presentan (nectarívoros- polinívoros), además son sensibles a los disturbios en sus refugios. Nuestro resultado reporta un solo ejemplar de *G. soricina* este dato podría relacionarse con los límites temporales, probablemente a una baja oferta de recurso floral en el sitio de muestreo. Por otro lado, los mismos autores también mencionan que el género *Glossophaga* es nectarívora una parte del año y el resto del año complementa su dieta con insectos y frutas (Anexo 1d).

El gremio carnívoro son considerados animalívoros, reconocido como grupo sensible al efecto de borde que responden negativamente a la perturbación y a la fragmentación (Wilson *et al.*, 1996; Medellín *et al.*, 2000). Fue colectado *C. auritus* en la Zona de Amortiguamiento sobre el arroyo próximo a un remanente boscoso, probablemente se encuentre beneficiada por la cercanía del bosque y la disponibilidad de alimento en el sitio (Anexo 1d). Según Medellín *et al.* (2000) dicha especie probablemente sea indicadora del buen estado de conservación de los bosques.

Especies nativas pueden coexistir en hábitats que se encuentran fuera del área de conservación, como es el caso observado en la Zona de Amortiguamiento en donde se mantiene la estructura y las funciones esenciales a los ecosistemas originales. Mena (2010) señala que la conservación fuera de las Áreas Protegidas, presentan una alta importancia y se ha reconocido que las áreas naturales no son suficientes para albergar la mayor parte de la biodiversidad.

CONCLUSIÓN

Se identificó la riqueza de especies y variabilidad del gremio trófico en las comunidades naturales correspondientes al PNY y su Zona de Amortiguamiento. Se considera al área de estudio con una alta diversidad de especies de murciélagos, siendo éstos de importancia ecológica en el ecosistema. Se recomienda el

monitoreo acústico para especies insectívoras a ser utilizado en estudios posteriores, como método complementario para mejorar la calidad del inventario.

Las mayor cantidad de especies colectadas estuvieron representadas por los frugívoros con un alto porcentaje en las diferentes comunidades naturales. El PNY con respecto a la ZA presenta un mayor índice de diversidad. Sin embargo, en la Zona de Amortiguamiento se registró la presencia de especies indicadoras de ambientes conservados y de una alta riqueza de quirópteros en el sitio.

La contribución al conocimiento y conservación de la quiroptero fauna local presentados en este estudio es significativa ya que actualmente la investigación científica en el país es escasa y limitada. Se resalta la importancia de implementar estrategias de protección y el correcto manejo de las Áreas Silvestres Protegidas ya que representan sitios claves para la biodiversidad de la quiroptero fauna. Además, se recomienda continuar con estudios posteriores y priorizar los esfuerzos de conservación en las Áreas Silvestres Protegidas.

AGRADECIMIENTOS

Este proyecto ha sido cofinanciado, bajo el código oficial PINV-15-397, por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), con recursos del FEEI, y la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales (FACEN). Agradecemos la colaboración del Ministerio del Ambiente y Desarrollo Sostenible (MADES) que brindó la movilidad para llegar a los distintos sitios de muestreo. Agradecemos también por el apoyo técnico y logístico a Humberto Sánchez, Jimmy Emhart, Aníbal Bogado y los Guardaparques, quienes acompañaron los estudios, y a los pobladores que nos brindaron la oportunidad de trabajar en sus propiedades. A los revisores anónimos que con su aporte colaboraron para el artículo. Finalmente gracias a Clara Echeverría (Red Paraguaya de Conservación en Tierras Privadas) y Oscar Romero por sus colaboraciones

para la elaboración de los mapas.

LITERATURA

- Airaldi-Wood K., M. E. Torres., M. B. Barreto., A. Weiler., G. González de Weston., G. Zarate & R. Stevens. 2018. Quirópteros del campus de la Universidad Nacional de Asunción-Paraguay. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay*, 22(1): 45-56.
- Andelman S.J. & M.R. Willig. 2003. Alternative conservation reserve configurations for Paraguayan bats: considerations of spatial scale. *Conservation Biology*, 16:1352-1363.
- Arita, H.T; & K. Santos del Prado. 1999. Conservation Biology of nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Mammalogy*, 80: 31-41.
- Bernard, E. 2005. Morcegos vampiros. Sangue, raiva e preconceito. *Ciencia Hoje*, 36 (214): 44-49.
- Bonaccorso, F. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bul. Florida State Mus. Biological. Science*, 24: 359-408.
- Cabrera-Ojeda C., Noguera-Urbano E., Calderón-Leytón J. & C. Paí. 2016. Ecología de murciélagos en el bosque seco tropical de Nariño (Colombia) y algunos comentarios sobre su conservación. *Revista peruana de Biología*, 23(1): 27 – 34.
- Canals, M.; Iriarte-Díaz, J.; Olivares, R.; & F.F. Novoa. 2001. Comparación de la morfología alar de *Tadarida brasiliensis* (Chiroptera: Molossidae) y *Myotis chiloensis* (Chiroptera: Vespertilionidae) representantes de dos diferentes patrones de vuelo. *Revista Chilena de Historia Natural*, 74:699-704.
- Colwell, R.K. 2013. EstimateS (Version 9.1.0). Disponible en: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>
- Cosson, J. F., Marc Pons, J., & D. Masson. Effects of forest fragmentation on frugivorous and nectarivorous bats in French Guiana. *Journal of Tropical*, 15: 515-534.
- Charles-Dominique, P. 1986. Interrelations between frugivorous vertebrates and pioneer plants: Cecropia, birds and bats in French Guyana. In *Frugivorous and seed dispersal*, A. R. Estrada and T. Fleming (eds.). Departamento de Ecología, Biología, UNAM, México, D.F., 119-135.
- de la Sancha, N.U, López-González C, D'Elia G, Myers P, Valdez L, & M.L Ortiz. 2017. An annotated checklist of the mammals of Paraguay *THERYA*, 8: 241-260.
- Dirzo, R. & C. Domínguez. 1986. Seed shadows, seed predation and advantages of dispersal. In *Frugivorous and seed dispersal*, A. R. Estrada and T. H. Fleming (eds.). Departamento de Ecología, Biología, UNAM, México, D.F., 237-249.
- Dumont, E. R. 1999. The effect of food harness of feeding behavior in frugivorous bats (Phyllostomidae): an experimental study. *Journal Zoology*, London 248, 219-229.
- In: L. Aguirre & H.G. Ercker. 1974. Der einfluss des mondlichtes auf die aktivitätsperiodik nachtaktiver saugetierte. *Oecologia*, 14:269-287.
- In: Fenton M. B. and Kunz T. H. 1997. Movements and behavior en *Biology of Bats of the New World family Phyllostomidae*. Part II. Robert Baker, J. Knox jr. And Carter D. C. Special publication the Museum Texas Tech University. No. 13.
- Emmons, L. H. & F. Feer, 1997. Neotropical forest mammals. A field guide. University of Chicago Press. 396 pp.
- Estrada, A. J. & R. Coates-Estrada. 2002. Bats in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation*, 103: 237-245.
- Faria, D. 2006. Phyllostomid bats of a fragmented landscape in the north-eastern Atlantic forest, Brazil. *Journal Tropical Ecology*, 22: 531-542.

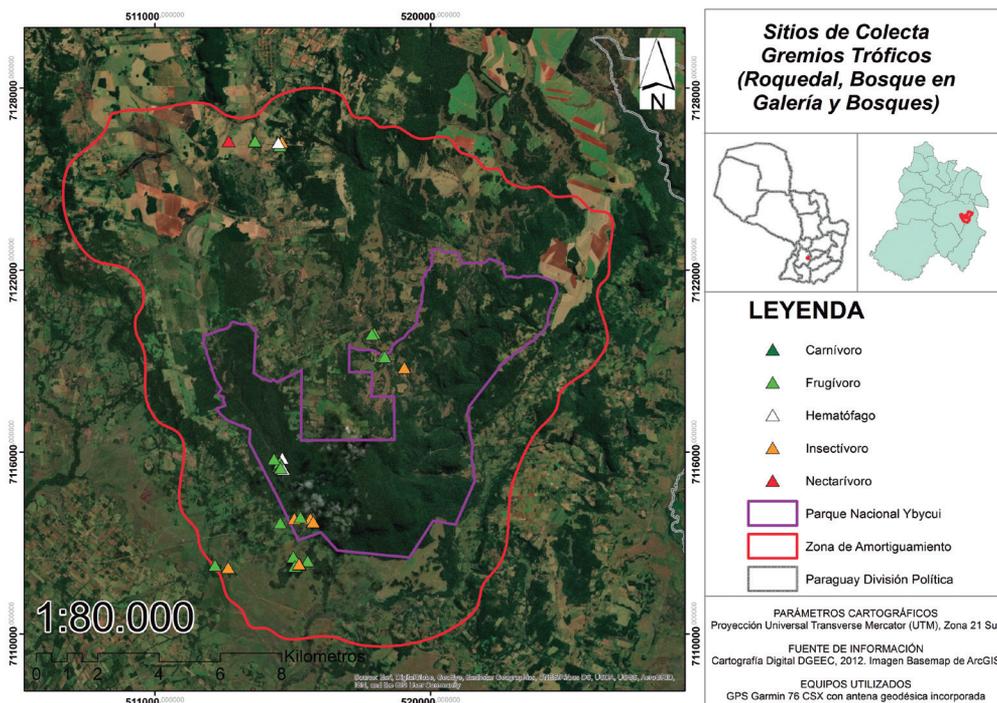
- Fenton, M.B., Acharya, L., Audet, D., Hickey, M.B.C, Merriman, C., Obrist, M.K., Syme, D.M. & B Adkins. 1992. Phyllostomid Bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as Indicators of Habitat Disruption in the Neotropics. *Biotropica*, 24:440-446.
- Fleming, T. H. 1981. Fecundity, fruiting patterns and seed dispersal in Piper amalago (Piperaceae), a bat-dispersed tropical shrub. *Oecologia*, 51:42-46.
- Fleming, T. H. 1988. The short tailed fruit bat: A study inplant animal interactions. The University of Chicago Press, Illinois. 365 pp.
- Flemming, T.H. & E.R. Heithaus. 1986. Seasonal foraging behavior of the frugivorous bat *Carollia perspicillata*. *Journal Mammalogy*, 67: 660-671.
- Flores-Crespo, R. & C. Arellano-Sota. 1988. Biology and control of the vampiro bat. In: G. M. Baer (eds.) *The natural history of rabies*. New York, NY, USA, Academic Press.
- Freeman, P. 2000. Macroevolution in microchiropteran: recoupling morphology and ecology with phylogeny. *Evolutionary Ecology Research* 2:317-335. In: Aguirre L. F., Herrel A., Van Damme R y Maticen E. 2003. The implications of hardness for diet in bats. *Functional Ecology*, 17: 201-212.
- Galindo-González, J. 1998. Dispersión de semillas por murciélagos: su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical. *Acta Zool. Mex. (n.s.)*, 73: 57-74.
- Galindo-González, J. & V.J. Sosa. 2003. Frugívoros bats in isolated trees and riparian vegetation associated with human-made pastures in a fragmented tropical landscape. *Southwest Natural*, 48: 579-589.
- Galindo-González, J. 2004. Clasificación de los murciélagos de la región de los Tuxtlas, Veracruz, respecto a su respuesta a la fragmentación del hábitat. *Acta Zool. Mex. (n.s.)*, 20: 239-243.
- Galindo-González, J., Guevara, S. & V.J. Sosa. 2000. Bat and bird generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology*, 14:1693-1703.
- Gamarra de Fox, I. & A. Martin. 1996. Mastozoología. Colecciones de Flora y Fauna del Museo de Historia Natural del Paraguay. Editor O. Romero. San Lorenzo, Paraguay: Ministerio de Agricultura y Ganadería (MAG), Sub-secretaría de Estado de Recursos Naturales y Medio Ambiente (SSRNMA), Dirección de Parques Nacionales y Vida Silvestre (DPNVS). 573 pp.
- Gamarra de Fox, I., J. Van Humbeck., W. Sosa., R. Penayo & R. Villalba. 1998. Fauna Amenazada del Paraguay. Dirección de Parques Nacionales y Vida Silvestre, Fundación Moisés Bertoni para la Conservación de la Naturaleza, USAID/Py.
- Gardner, A. L. 1977. Feeding habits. In: *Biology of bats of the New World Family Phyllostomidae* (Baker, R. J., Jones, J. K., Jr., y Carter, D. C., eds.). Part II. Special Publication 13, The Museum, Texas Tech University. Lubbock, EE.UU. 293-350 pp.
- Gorham, J. R. 1973. The Paraguayan Chaco and its rainfall. In: n J. R. Gorham. *Paraguay: Ecological Essays*. Academy of the Arts and Sciences of the Americas, Miami. 39-60 pp.
- Gorresen P. M. & M. R. Willig. 2004. Landscape responses of bats to habitat fragmentation in Atlantic Forest of Paraguay. *Journal of Mammalogy*, 85(4): 688-697.
- Graciolli G., C.W. Dick & D. Gettinger. 2006. A faunal survey of Nycteribiid flies (Diptera: Nycteridiidae) associated with bats of Paraguay. *Zootaxa*, 1220:35-46.
- Greenhall, A.M., G. Joermann, U. Schmidt, & M.R. Seidel. 1983. *Desmodus rotundus*.

- Mammalian Species, American Society of Mammalogists, 202: 1-6.
- Hammer, Ø. Harper, D.A.T. & P. D. Ryan, 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Paleontología Electrónica*, 4(1): 9 pp.
- Hayes, F. 1995. Status, Distribution and Biogeography of the Birds of Paraguay. Monographs in field Ornithology, 1. American Birding Association, Colorado Springs, Colorado, 230 pp.
- Heithaus, E. R. & T. H. Fleming. 1978. Foraging movements of a frugivorous bat, *Carollia perspicillata* (Phyllostomatidae). *Ecological Monographs*, 48: 127-143.
- Hill, J. E., & J. D. Smith. 1984. Bats, a natural history. British Museum (Natural History), London, Inglaterra.
- Instituto Nacional de Salud. 2004. La rabia transmitida por vampiro. *Biomédica*, (3): 1-8.
- Jung, K. & E. Kalko. 2010. Where forest meets urbanization: foraging plasticity of aerial insectivorous bats in an anthropogenically altered environment. *Journal of Mammalogy*, 91(1):144-153.
- Kalko E. 1998. Organization and diversity of tropical bat communities through space and time. *Zoology*, 101: 281-297.
- Kraker-Castañeda, C. & G.S Pérez-Consuegra. 2011. Contribución de los Cafetales Bajo Sombra en la Conservación de Murciélagos en la Antigua Guatemala, Guatemala. *Acta Zoológica Mexicana*, 27 (2): 291-303.
- Lobova, A. T. Mori, A.S., Blanchard, F. Peckham, H. & P. Charles-Dominique. 2003. Cecropia as food resource for bats in French Guiana and the significance of fruit structure in seed dispersal and longevity. *American Journal of Botany*, 90:388-403.
- López-González, C. & S. J. Presley. 2001. Taxonomic status of *Molossus bondae* J. A. Allen, 1904 (Chiroptera: Molossidae), with description of a new subspecies. *Journal of Mammalogy*, 82:760-774.
- López-González, C., S.J. Presley., R.D. Owen & M.R. Willig. 2001. Taxonomic status of *Myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae) in Paraguay. *Journal of Mammalogy*, 82: 138-160.
- López-González, C. 2004. Ecological zoogeography of the bats of Paraguay. *Journal of Biogeography*, 31: 33-45.
- López-González, C. 2005. Murciélagos del Paraguay. *Biosfera. Publicaciones del Comité Español del Programa Hombre y Biosfera-Red IberoMaB, UNESCO*. 300 pp.
- López-González, C., P. Myers., N. de la Sancha., Guillermo D'elia & L. Valdéz. 2014. Historia de la mastozoología en Paraguay. EN Historia de la mastozoología en Latinoamérica, las Guayanas y el Caribe. Ed. Murciélagos Blanco y Asociación Ecuatoriana de Mastozoología. Quito.
- Marinho-Filho, J. S. 1991. The coexistence of two frugivorous bat species and the phenology of their food plants in Brazil. *Journal Tropical Ecological*, 7: 59-67.
- Martínez, V., Gamarra de Fox. I., Stevens. R.D., Ortiz. M.L., de la Sancha. N.U & M. Ruíz Díaz. 2017. CHIROPTERA: los murciélagos. In: Libro Rojo de los Mamíferos del Paraguay: especies amenazadas de extinción. Asociación Paraguaya de Mastozoología y Secretaría del Ambiente. Asunción. Editorial CREATIO. 137 pp.
- McNab, B. 1963. Bioenergetics and the determination of homerange size. *American Naturalista*, 97: 133-140.
- Mena, J.L. 2010. Respuestas de los murciélagos a la fragmentación del bosque en Pozuzo, Perú. *Rev. Perú. Biol*, 17 (3): 277-284.
- Medellín, R. 1989. *Chrotopterus auritus*. *Mammalian Species*, 342: 1-5.
- Medellin, R.,. Equihua. M & M. Amin. 2000. Bat diversity and abundance as indications of disturbance in Neotropical rain-

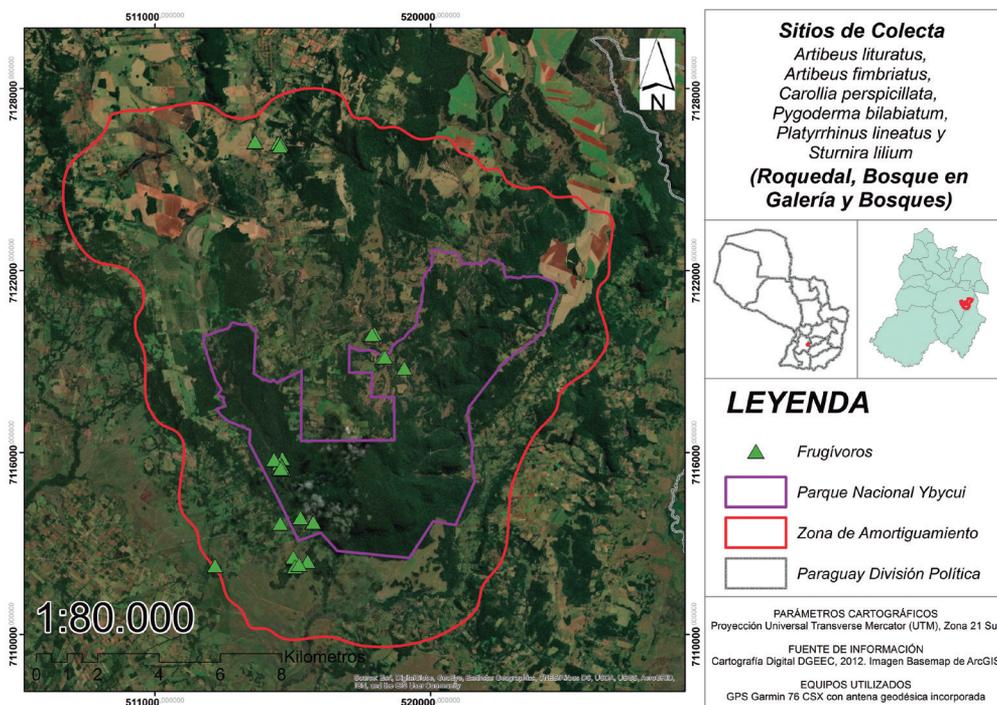
- forest. *Conserv. Biol.* 16(6): 1666-1675 pp. Meyer C.F.J., Fründ, J., Lizano W.P. & Kalko, E.K.V. 2008. Ecological correlates of vulnerability to fragmentation in Neotropical bats. *Journal of Applied Ecology*, 45: 381-39.
- Minns, C. K. 1995. Allometry of home-range size in lake and river fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52 (7): 1499-1508.
- Montiel, S., Estrada, A & P. León. 2006. Bat assemblages in a naturally fragmented ecosystem in the Yucatan peninsula, México: species richness, diversity and spatio-temporal dynamics. *Journal Tropical Ecology*, 22: 267-276.
- Moratelli R., L. Idárraga & D. Wilson. 2015. Range extension of *Myotis midastactus* (Chiroptera, Vespertilionidae) to Paraguay, *Biodiversity Data Journal* 3:e5708.
- Morrison, D. W. 1978. Foraging ecology and energetics of the frugivorous bat *Artibeus jamaicensis*. *Ecology*, 59: 716-723.
- Muchhala, N. 2008. Functional Significance of Interspecific Variation in *Burmeistera* Flower Morphology: Evidence from Nectar Bat Captures in Ecuador. *Biotropica*, (40)3: 332-337.
- Muchhala, N. & P. Jarrin. 2002. Flower Visitation by Bats in Cloud Forests of Western Ecuador. *Biotropica*, 34(3): 387-395.
- Muñoz-Arango, J. 1986. Murciélagos del Parque Natural El Refugio (Antioquia, Colombia) *Actualidades Biológicas*, 15:2634.
- Muñoz-Saba, Y., Cadena, A & J. Rangel. 1997. Ecología de los murciélagos en transectos altitudinales en un corte transversal en la Cordillera Central Colombiana. *Stud. Neotrop. Fauna Environ*, 1: 1-17 pp.
- Mc Culloch, E.S., Tello, J.S., Whitehead, A., Rolón-Mendoza, C.M.J., Maldonado-Rodríguez, M.C.D & R.D. Stevens. 2013. Fragmentation of Atlantic Forest has not affected gene flow of a widespread seed-dispersing bat. *Molecular Ecology*, 22: 4619-4633.
- McNab, B. K. 1982. Evolutionary alternatives in the physiological ecology of bats. In: Kunz, T.H. (ed.), *Ecology of bats*. Plenum Publishing Corporation, New York, 151-196 pp.
- Myers, P., Taber, A & I. Gamarra de Fox. 2002. Mamíferos de Paraguay. In: *Diversidad y Conservación de los Mamíferos Neotropicales* (Ceballos, G., and J. A. Simonetti, eds.), CONABIO-UNAM. México City, México, 453-502.
- Novaes, M & W. Uieda. 2004. Abrigo diurno, composição das colônias, dimorfismo sexual e reprodução do morcego hematófago *Desmodus rotundus* (Chiroptera, Phyllostomidae) no Estado São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 21 (3): 629-638.
- Olea-Wagner, A., Lorenzo, C., Naranjo, E., Ortiz, D & L. León-Paniagua. 2007. Diversidad de frutos que consumen tres especies de murciélagos (Chiroptera: Phyllostomidae) en la selva lacandona, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, (78): 191-200.
- Ospina-Ante, O & L.G. Gómez. 1999. Riqueza, abundancia relativa y patrones de actividad temporal de la comunidad de murciélagos de la Reserva Natural La Planada, Nariño, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 23 (Suplemento especial): 659-669.
- Owen, R. D., Smith, P., López-González, C & M. Ruiz Díaz. 2014. First records of two species of bats (Mammalia: Chiroptera: Emballonuridae and Phyllostomidae) from Paraguay. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*, 23(2): 67-73.
- Pech-Canche, J. M., Macswiney, C & E. Estrella. 2010. Importancia de los detectores ultrasónicos para mejorar los inventarios de murciélagos Neotropicales. *Therya*,

- (1): 227-234.
- Pinto, N. & T.H. Keitt. 2008. Scale-dependent response to forest cover displayed by frugivore bats. *Wiley on Behalf of Nordic Society Oikos*, 117:1725-1731.
- Pineda, E., Moreno, C., Escobar, F & G. Halffter. 2005. Frog, bat, and dung beetle diversity in the cloud forest and coffee agroecosystems of Veracruz, Mexico. *Conservation Biological*, 19: 400-410.
- Presley, S.J. & M.R. Willig. 2008. Intraspecific patterns of ectoparasite abundances on Paraguayan bats: effects of host sex and body size. *Journal of Tropical Ecology*, 24: 75-83.
- Presley, S.J., Higgins, C.L., López-González, C & R.D. Stevens. 2009. Elements of metacommunity structure of Paraguayan bats: multiple gradients require analysis of multiple axes of variation. *Oecologia*, 160: 781-793.
- Presley, S.J. 2005. Ectoparasitic assemblages of Paraguayan bats: ecological and evolutionary perspectives. *Mastozoología Neotropical*, 12: 103-105.
- Presley, S.J. 2007. Strebliid bat fly assemblage structure on Paraguayan *Noctilio leporinus* (Chiroptera: Noctilionidae): nestedness and species co-occurrence. *Journal of Tropical Ecology*, 23: 409-417.
- Reid, F.A. 1997. A field guide to the Mammals of Central America and Southern Mexico, Oxford University Press, Inc, 334 pp.
- Reis, N.R., Fregonezi, M.N., Peracchi, A.L & O.A. Shibata. 2013. *Morcegos do Brasil, Guia de campo*. Technical Books, 252 pp.
- Rodríguez, I. 2004. La rabia humana y bovina. *México Ganadero*. 4 pp.
- Sánchez-Palomino, P., Rivas, M & A. Cadena. 1996. Diversidad biológica de una comunidad de quirópteros y su relación con la estructura del hábitat de bosque de galería, Serranía La Macarena, Colombia. *Caldasia*, 18 (3): 343-353.
- Sánchez-Casas, N. & T. Alvarez. 2000. Pali-
nofagia de los murciélagos del género *Glossophaga* (mammalia: Chiroptera) en México. *Acta Zool. Mex. (n.s.)*, 81:23-62.
- Santos-Moreno, J. A. 2010. Estructura del ensamble de murciélagos de la Venta, Oaxaca, México. Tesis de Maestría. Santa Cruz Xoxocotlan. México. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional Unidad Oaxaca. 63 pp.
- SEAM/FCBT. 2015. Plan de Manejo del Parque Nacional Ybycuí 2015-2025. Asunción. 198 pp.
- Schulze, M. D., Seavy, N. E & D.F. Whittacre. 2000. A comparison of the phyllostomid bat assemblages in undisturbed Neotropical forest and in forest fragments in a slash-and-burn farming mosaic in Peten, Guatemala. *Biotropica*, 32: 174-184.
- Schnitzler, H. & E. Kalko. 2001. Echolocation by Insect-Eating Bats. *Bioscience*, (51):557-569.
- Smith, J. D. 1976. Chiroptera evolution. In *Biology of bats of the New World Family Phyllostomidae* (Baker, R.J., J. K. Jones Jr., y D. C. Carter, eds.). Part I. Especial Publications No. 10, The Museum, Texas Tech University. Lubbock, EE.UU. 49 – 70 pp.
- Stevens, R.D. & M.R. Willig. 2004. Comparative community ecology of bats in Eastern Paraguay: taxonomic, ecological, and biogeographic perspectives. *Journal of Mammalogy*, 85:698–707 .
- Stevens, R.D., López-González, C., McCulloch, E.S., Netto, F & M.L. Ortiz. 2010. *Myotis levis* (Geoffroy Saint-Hilaire) indeed occurs in Paraguay. *Mastozoología Neotropical*, 17:195-200.
- Stevens, R.D. & H.N. Amarilla-Stevens. 2012. Seasonal environments, episodic density compensation and dynamics of structure of chiropteran frugivore guilds in Paraguayan Atlantic Forest. *Biodiversity and Conservation*, 21: 267-279.

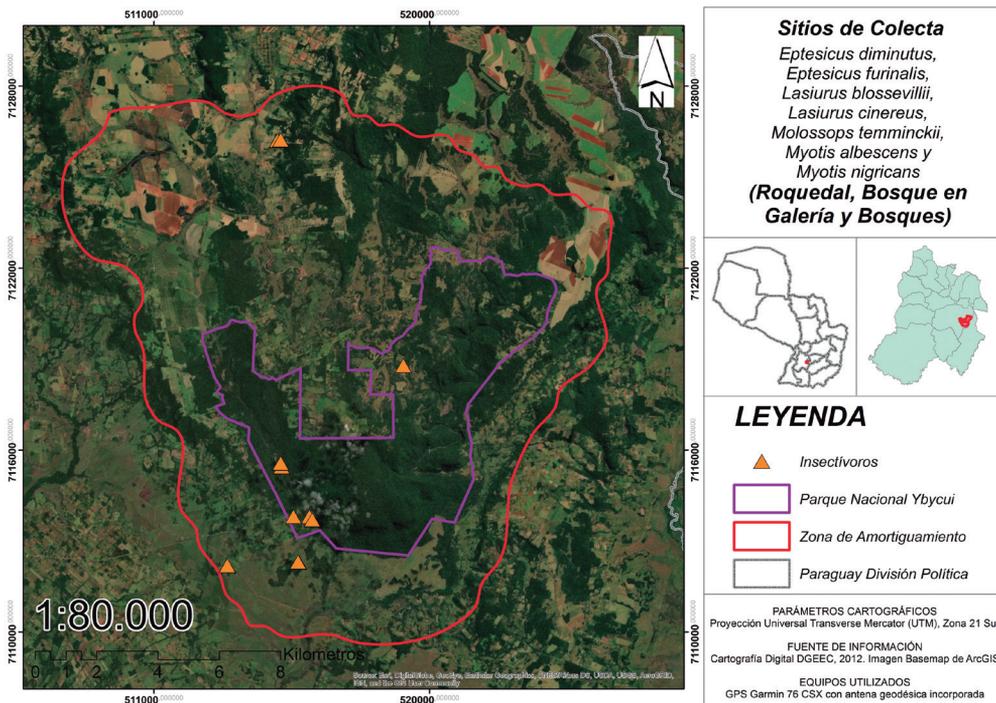
- Straube, F.C. & G.V. Bianconi. 2002. Sobre a grandeza e a unidade utilizada para estimar esforço de captura com utilização de redes-de-neblina. *Chiroptera Neotropica*, 8 (1-2): 150-152.
- Swaine, M. D. & J. B. Hall. 1983. Early successional on cleared forest land in Ghana. *Journal of Ecology*, 71:601-627.
- Swihart, R. K., Slade, N.A & B.J. Bergstrom. 1988. Relating body size to the rate of home range use in mammals. *Ecology*, 69: 393-399.
- Tamsitt, J.R. 1966. Altitudinal distribution, ecology and general life history of bats in the Andes of Colombia. *American Physiology Society. Yearbook*, 372-373.
- Tamsitt, J. R. 1967. Niche and species diversity in Neotropical bats. *Nature*, 5078(213): 784786.
- Uhl, C. & K. Clark. 1983. Seed ecology of selected Amazon Basin successional after cutting and burning in the upper Rio Negro of Amazon Basin. *Journal of Ecology*, 69:631-649.
- Visbal, J. 1997. Reconocimiento y control de murciélagos hematófagos. Mayores transmisores de la rabia bovina. *Carta Fedegan*. 8 pp.
- Voguel, S., Machado, I.C & A.L. López. 2004. *Harpochilus neesianus* and Other Novel Cases of Chiropterophily in Neotropical Acanthaceae. *Taxon*, 53(1): 55-60.
- Willig, M. R., Presley, S. J., Owen, R. D & C. López-González. 2000. Composition and structure of bat assemblages in Paraguay: A subtropical-temperate interface. *Journal of Mammalogy*, 81:386-401.
- Wilson, D. E. 1973. Bat Faunas: A Trophic Comparison. *Systematical Zoology*, 22:14- 29.
- Wilson, D.E., Ascorra, C.F., Solari, S., Wilson, D.V & A. Sandoval. 1996. Bats as indicators of habitat disturbance. In: *Manu: The Biodiversity of Southeastern Peru*. Smithsonian Institution Press, Lima, 613-625.
- Young, A., Boyle, T & T. Brown. 1996. The populations genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecological and Evolution*, 11:413-418.



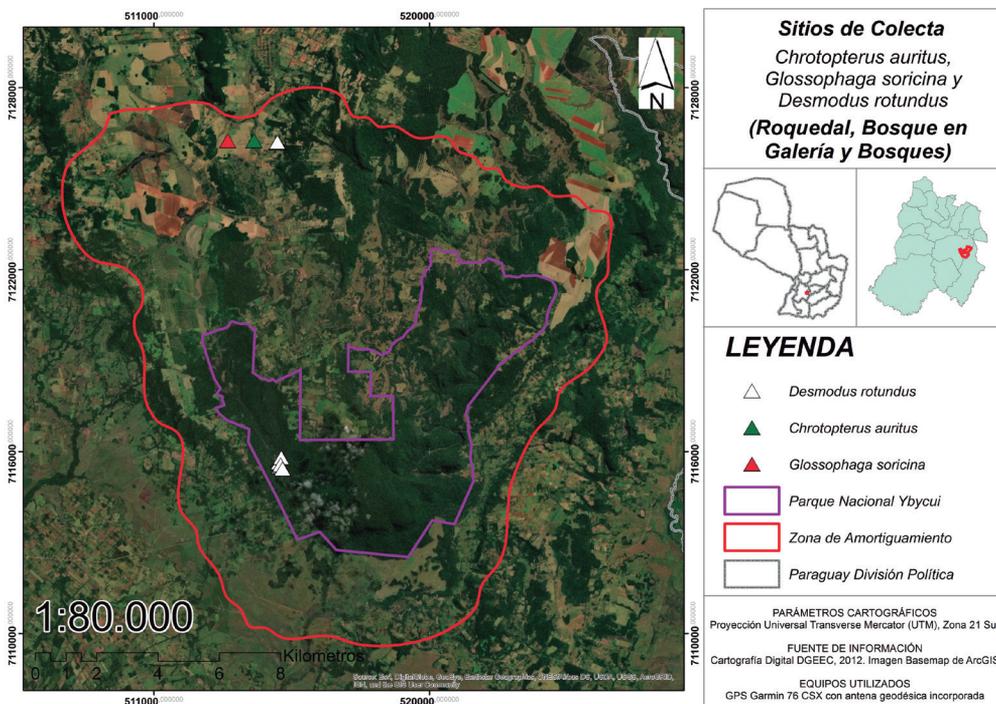
Anexo 1a. Mapa de los sitios de las especies de murciélagos capturados en el Parque Nacional Ybycui y su Zona de Amortiguamiento según gremios tróficos.



Anexo 1b. Sitios de colecta de murciélagos frugívoros.



Anexo 1c. Sitios de colecta de murciélagos insectívoros.



Anexo 1d. Sitios de colecta de murciélagos carnívoros (*Chrotopterus auritus*), nectarívoros (*Glossophaga soricina*) y hematófagos (*Desmodus rotundus*).