

**DIVERSIDAD FUNCIONAL Y ESTRUCTURA TRÓFICA DE UN ENSAMBLAJE
DE MURCIÉLAGOS FILOSTÓMIDOS EN EL PARQUE NACIONAL NATURAL
SERRANÍA DE LOS YARIGÜES**

ANDRÉS JULIÁN LOZANO FLÓREZ
PROYECTO DE INVESTIGACIÓN PARA OPTAR AL TÍTULO DE BIÓLOGO

**UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA
BUCARAMANGA, SANTANDER
2014**

**DIVERSIDAD FUNCIONAL Y ESTRUCTURA TRÓFICA DE UN ENSAMBLAJE
DE MURCIÉLAGOS FILOSTÓMIDOS EN EL PARQUE NACIONAL NATURAL
SERRANÍA DE LOS YARIGUÍES**

ANDRÉS JULIÁN LOZANO FLÓREZ

Proyecto de Investigación para Optar al Título de BIÓLOGO

**VÍCTOR HUGO SERRANO CARDOZO
DIRECTOR**

**DOCTOR EN CIENCIAS DE LA BIOLOGÍA UNAM
PROFESOR TITULAR
ESCUELA DE BIOLOGÍA UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER**

**RAÚL ANDRÉS RODRÍGUEZ MORENO
CO-DIRECTOR
BIÓLOGO UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER**

**UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA
BUCARAMANGA, SANTANDER**

2014

AGRADECIMIENTOS

A mi familia por el apoyo constante y el querer.

A Víctor y a Raúl que me han colaborado y guiado académicamente. También les agradezco por la paciencia que me han tenido.

A los compañeros del Laboratorio de Ecología UIS que me han ayudado en campo (Jess, Sindy, Andrés, Javier) y en el laboratorio (Fercho y Omar), por sus opiniones, charlas y la asesoría en el lenguaje de R.

A los funcionarios del Parque Nacional Natural Serranía de los Yariguíes, que nos brindaron su ayuda y colaboración en el desarrollo de este proyecto.

A los vecinos del PNN Serranía de lo Yariguíes (familia Ramírez y a Don Luis) porque compartimos momentos muy agradables en sus hogares.

A los compañeros del Herbario UIS por su colaboración en la identificación de las plantas.

A Mario Quijano por la determinación de las especies de *Piper*.

A IDEA WILD y la UIS por la financiación del proyecto.

CONTENIDO

	Pág.
INTRODUCCIÓN	12
1. OBJETIVOS	14
1.1. OBJETIVO GENERAL	14
1.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	14
2. MARCO TEÓRICO	15
3. MATERIALES Y MÉTODOS	17
3.1. ÁREA DE ESTUDIO	17
3.2. ENSAMBLAJE DE MURCIÉLAGOS DEL PNN SYA	19
3.3. ESTRUCTURA TRÓFICA	20
3.4. DIVERSIDAD FUNCIONAL	22
4. RESULTADOS	24
4.1. ENSAMBLAJE DE MURCIÉLAGOS DEL PNN SYA	24
4.2. ESTRUCTURA TRÓFICA	25
4.3. DIVERSIDAD FUNCIONAL	29
5. DISCUSIÓN	33
5.1. ENSAMBLAJE DE MURCIÉLAGOS	33
5.2. ESTRUCTURA TRÓFICA	35
5.3. DIVERSIDAD FUNCIONAL	38
CONCLUSIONES	44
RECOMENDACIONES	46
BIBLIOGRAFÍA	47
ANEXOS	61

LISTA DE TABLAS

	Pág.
Tabla 1. Índice de Levins, indicando la amplitud de nicho trófico de los murciélagos frugívoros del PNN SYA	28
Tabla 2. Media y desviación estándar de los rasgos funcionales de cada grupo funcional. LMC: Longitud mayor del cráneo, FDM: Fila Dental Superior, P: peso, E: Envergadura.	31
Tabla 3. Índices de diversidad funcional del ensamblaje de murciélagos filostómidos presentes en el PNN SYA.	32

LISTA DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1. Ubicación geográfica de las zonas de muestreo	19
Figura 2. Curvas de rarefacción basada en individuos para los ensamblajes de murciélagos filostómidos en los tres tipos de hábitat: interior del bosque, borde de bosque y cultivo mixto.	25
Figura 3. Curvas de Rango-Abundancia para los tres tipos de vegetación: Interior de Bosque (IB), Borde de Bosque (BB) y Cultivos mixtos (CM). <i>C. brevicauda</i> (<i>C.bre</i>), <i>C. perspicillata</i> (<i>C.per</i>), <i>S. liliium</i> (<i>S.lil</i>), <i>S. ludovici</i> (<i>S.lud</i>), <i>S. arathathomasi</i> (<i>S.ara</i>), <i>S. cf erythromus</i> (<i>S.ery</i>), <i>P. albericoi</i> (<i>P.alb</i>), <i>P. helleri</i> (<i>P.hel</i>), <i>P. dorsalis</i> (<i>P.dor</i>), <i>V. thyone</i> (<i>V.thy</i>), <i>E. hartii</i> (<i>E.har</i>), <i>D. bogotensis</i> (<i>D.bog</i>), <i>A. caudifer</i> (<i>A.cau</i>), <i>A. geoffroyi</i> (<i>A.geo</i>), <i>G. soricina</i> (<i>G.sor</i>), <i>L. robusta</i> (<i>L.rob</i>), <i>L. aurita</i> (<i>L.aur</i>), <i>M. crenulatum</i> (<i>M.cre</i>), <i>M. hirsuta</i> (<i>M.hir</i>), <i>M. schmidtorum</i> (<i>M.sch</i>), <i>C. salvini</i> (<i>C.sal</i>).	26
Figura 4. Consumo de <i>Vismia baccifera</i> por los murciélagos frugívoros del PNN SYA en los tres tipos de hábitats.	27
Figura 5. Análisis de conglomerados donde se observan los grupos funcionales del ensamblaje de murciélagos filostómidos y su representación en cada tipo de hábitat en el PNN SYA. Las especies que no están señaladas se encuentran ausentes.	31

LISTA DE ANEXOS

	Pág.
Anexo A. Especies de murciélagos presentes en el PNNSYA	61
Anexo B. Dieta de los murciélagos frugívoros en cada uno de los hábitats evaluados	62
Anexo C. Índice de Pianka, indicando el solapamiento de nicho trófico de las especies de frugívoros presentes en los tres tipos de hábitats estudiados.	63
Anexo D. Definición rasgos funcionales de categorías alimentarias y tipo de forrajeo según Soriano (2000)	64
Anexo E. Definición atributos funcionales de respuesta a perturbaciones de hábitat según Galindo-González (2004).	65
Anexo F. Definición rasgos funcionales basados en medidas morfométricas.	66
Anexo G. Matriz de rasgos funcionales del ensamblaje de murciélagos presentes en tres tipos de hábitats del PNN SYA.	67
Anexo H. Bibliografía utilizada para complementar los datos de los rasgos funcionales para el ensamblaje de murciélagos del PNN SYA.	68

RESUMEN

TÍTULO: Diversidad Funcional y Estructura Trófica de un Ensamblaje de Murciélagos Filostómidos en el Parque Nacional Natural Serranía de los Yariguíes*

AUTOR: Andrés Julián Lozano Flórez**

PALABRAS CLAVE: Murciélagos, estructura trófica, diversidad funcional, grupos funcionales, redundancia funcional

DESCRIPCIÓN: Las actividades humanas alteran los procesos ecológicos y la resiliencia de los ecosistemas a perturbaciones ambientales. Evaluamos la estructura trófica y la diversidad funcional de un ensamblaje de murciélagos filostómidos en tres tipos de hábitats (bosque, borde y cultivo) en el Parque Nacional Natural Serranía de los Yariguíes. Registramos 23 especies de murciélagos de las familias (Phyllostomidae y Vespertilionidae). Determinamos la dieta de nueve frugívoros que consumieron 21 especies de plantas, pertenecientes principalmente a las familias Clusiaceae, Piperaceae y Solanaceae, y el murciélago frugívoro *Carollia brevicauda* su mayor dispersor. *Vismia baccifera* representó un recurso constante para los frugívoros durante el período de estudio y fue la especie más dispersada. Los frugívoros más abundantes (*Carollia* spp y *Sturnira* spp), presentaron solapamiento de nicho trófico alto y su coexistencia en la zona, posiblemente, la permite la segregación espacial de las especies en los tres hábitats. Se definieron seis grupos funcionales. Los Frugívoros Nómadas de Gran Tamaño y los Nectarívoros, ambos beneficiados por procesos de alteración del hábitat, en contraste con los Insectívoros de Follaje Dependientes del Hábitat, que estuvieron más ligados al interior del bosque. Los Frugívoros Nómadas Medianos y Pequeños, Frugívoros y Nectarívoros Adaptables a las Perturbaciones y Frugívoros Sedentarios Vulnerables, ocurrieron en los tres tipos de hábitat en abundancias variables. Nuestro trabajo sugiere que el uso no intensificado del suelo y la proximidad de las zonas perturbadas (Cultivo mixto) a los diferentes fragmentos y el bosque continuo del área protegida, afecta de manera positiva la riqueza de especies y las funciones del ecosistema.

* Proyecto de grado

** Facultad de Ciencias. Escuela de Biología. Director: Víctor Hugo Serrano Cardozo. Codirector: Raúl Andrés Rodríguez Moreno

ABSTRACT

TITLE: Functional Diversity and Trophic Structure of Phyllostomid bats assemblage at Parque Nacional Natural Serranía de los Yariguíes*

AUTHOR: Andrés Julián Lozano Flórez**

KEY WORDS: bats, trophic structure, functional diversity, functional groups, functional redundancy.

DESCRIPTION: Human activities alter ecological processes and affect the resilience of ecosystems to environmental change. We assessed the trophic structure and functional diversity of phyllostomid bats assemblage in three habitat types (forest, edge and crop) at the Parque Nacional Natural Serranía de los Yariguíes. We recorded 23 species of bats of two families (Phyllostomidae and Vespertilionidae). Frugivores bats ate 21 species of three main plant families Clusiaceae, Piperaceae and Solanaceae, and the fruit-bat *Carollia brevicauda* was the best disperser. *Vismia baccifera* was the plant most dispersed by bats and it was an available resource throughout the study. The most abundant frugivores (*Carollia* spp and *Sturnira* spp) showed high trophic niche overlap and their coexistence in the area may be due to the spatial distribution of the species in the three habitats. Six functional groups were defined. Big Nomad Frugivores and Nectar Feeding Bats, both were benefited by habitat alteration processes. The Habitat-Dependent Gleaning Insectivores were linked to the inner forest, and the occurrence and abundance of Medium-Small Nomad Frugivores, Adaptable to Disturbances Frugivores-Nectarivores and Vulnerable Sedentary Frugivores were variable in the three habitat types. Our work suggests that moderate land use and the proximity of disturbed areas (mixed crop) to the fragments and continuous forest of the protected area, positively affects species richness and ecosystem functioning.

* Bachelor Thesis

** Science Faculty. Biology program. Víctor Hugo Serrano Cardozo. Raúl Andrés Rodríguez Moreno

INTRODUCCIÓN

Las actividades humanas generan cambios sobre el ambiente, tanto a escalas locales como globales y muchas de estas alteraciones en la biodiversidad están llevando a cambios dramáticos en la estructura y composición de la biota de muchas comunidades ecológicas, ya sea desde la pérdida de especies hasta la introducción de especies exóticas (Hooper *et al.*, 2005), conduciendo a alteraciones en los procesos ecosistémicos y a cambios en la resiliencia de los ecosistemas (Chapin *et al.*, 2000). Sala y colaboradores (2000) modelaron los cambios en la biodiversidad para el año 2100, y observaron que el cambio en el uso del suelo será el factor más importante en explicar la pérdida de la biodiversidad, tanto en el trópico como en otras regiones del mundo. Durante décadas, los cambios en la biota se han evaluado al cuantificar la diversidad de especies en diferentes escalas espaciales y temporales. La diversidad puede ser medida de varias formas, por ejemplo, la riqueza de especies, la cual ha constituido una medida fundamental en una comunidad o región, y de la cual derivan diversos modelos ecológicos y estrategias de conservación (Gotelli y Colwell, 2001). Siendo la aproximación más común, la riqueza de especies se ha relacionado al funcionamiento de los ecosistemas; no obstante, esta aproximación ha resultado insuficiente. En la actualidad se busca un enfoque más funcional, que trate de establecer relaciones causales entre las características de los organismos presentes, los procesos y servicios de los ecosistemas, es decir, la diversidad funcional (Martín-López *et al.*, 2007) y esta es definida como el valor o rango de los rasgos funcionales de las especies u organismos que influyen el funcionamiento de un ecosistema (Tilman, 2001). En aves y mamíferos, la riqueza de especies como la diversidad funcional declinan con la intensificación en el uso del suelo (Flynn *et al.*, 2009) y esto puede disminuir la resiliencia de los ecosistemas a perturbaciones futuras (Laliberté *et al.*, 2010).

Por otra parte, la biodiversidad no solo comprende la riqueza de especies también las interacciones entre estas (Olesen *et al.*, 2007), y cambios en la biota también pueden alterarlas. Las interacciones tróficas pueden tener grandes efectos sobre los procesos ecosistémicos al modificar los flujos de energía y materiales o al influenciar las abundancias de las especies que controlan estos flujos (Chapin *et al.*, 2000). Como consumidores y debido a su gran movilidad, los murciélagos pueden tener un gran impacto en la redistribución de los nutrientes y la energía a través de un paisaje (Stevens *et al.*, 2003). Entre los mamíferos, los murciélagos son reconocidos como los dispersores de semillas más importantes en el trópico (Fleming y Sosa, 1994), de esta manera, el estudio de las interacciones entre murciélagos y plantas, resulta de particular importancia para entender la dinámica del paisaje y la estructuración de las comunidades. Este trabajo evalúa la estructura trófica y la diversidad funcional de los murciélagos Filostómidos (Chiroptera: Phyllostomidae), presentes en el Parque Nacional Natural Serranía de los Yariguíes (PNNSYA), en relación con el uso del suelo. Nos enfocamos principalmente en este grupo de murciélagos, porque estos son ricos en especies y ocurren en abundancias altas en el neotrópico (Kalko, 1998), son considerados indicadores importantes de perturbaciones en los bosques (Medellín *et al.*, 2000), poseen una dieta amplia (Fenton, 1992), son fácilmente capturados mediante redes de niebla (Pech-Cande *et al.*, 2011) y constituyen un grupo ideal para estudiar preguntas ecológicas. Debido a esto, evaluamos la estructura trófica del ensamble de murciélagos frugívoros, determinando que plantas consumen y dispersan en tres tipos de hábitat diferentes en el PNNSYA y evaluamos la diversidad funcional de todo el ensamblaje de murciélagos filostómidos en cada hábitat. Centrándonos en los rasgos funcionales de cada especie, caracterizamos los grupos funcionales y cuantificamos diferentes medidas de riqueza, equidad, divergencia y dispersión funcional.

1. OBJETIVOS

1.1. OBJETIVO GENERAL

Evaluar la estructura trófica y la diversidad funcional de los murciélagos Filostómidos presentes en el Parque Nacional Natural Serranía de los Yariguíes, en relación con el uso del suelo (interior de bosque, borde de bosque y cultivo mixto).

1.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Determinar la riqueza y abundancia del ensamblaje de murciélagos en el PNN SYA.
2. Caracterizar los gremios funcionales del ensamblaje de murciélagos filostómidos para cada tipo de hábitat evaluado en el PNN SYA.
3. Cuantificar la diversidad funcional del ensamblaje de murciélagos filostómidos en cada tipo de hábitat evaluado en el PNN SYA.
4. Identificar las plantas dispersadas por el ensamble de murciélagos frugívoros en el PNN SYA.
5. Determinar la amplitud y solapamiento en el uso de recursos alimenticios en el ensamble de murciélagos frugívoros del PNN SYA.

2. MARCO TEÓRICO

En el trópico, los ensamblajes de murciélagos (*sensu* Fauth *et al.*, 1996) en el trópico, se caracterizan por su alta diversidad de especies y abundancia relativa (Kalko, 1998) y representan un grupo importante de mamíferos que prestan diversos servicios ecosistémicos (Kunz *et al.*, 2011). Su gran variedad de hábitos alimentarios, movilidad y algunas veces, su relativa facilidad para ser capturados, hacen de este grupo, un candidato ideal para estudios ecológicos (Bernard y Fenton, 2007). Los murciélagos tienen un gran potencial como bioindicadores, debido a su taxonomía estable, las tendencias en sus poblaciones pueden ser monitoreadas, los efectos a corto o largo plazo sobre las poblaciones pueden ser medidos y su distribución es amplia (Jones *et al.*, 2009). Algunas especies de murciélagos son sensibles a la deforestación, fragmentación de bosques (Roncancio y Estévez, 2007), siendo la subfamilia Phyllostominae, la más sensible a las perturbaciones de hábitat (Fenton, 1992). Sin embargo, otras especies son tolerantes a la fragmentación de bosques y pueden ocurrir en zonas como bordes de bosque, agrosistemas y bosques mixtos (ej. Galindo-Gonzales y Sosa, 2003; Galindo-Gonzales, 2004; Harvey *et al.*, 2006; Castro-Luna y Galindo-Gonzales, 2011, y Brosset *et al.*, 1996). En Colombia, los murciélagos son el grupo de mamíferos más diverso, con 198 especies registradas (Solari *et al.*, 2013) y su diversidad se ha estudiado ampliamente en zonas bajas (Cadena *et al.*, 1998; Soriano y Ruiz, 2006; Sánchez *et al.*, 2007; Ortegón-Martínez y Pérez-Torres, 2007) y a través de gradientes altitudinales (Muñoz, 1993; Bejarano-Bonilla *et al.*, 2007), sin embargo, los estudios en ecosistemas de montaña aún son escasos, tanto en diversidad (Pérez-Torres y Ahumada, 2004; Sánchez *et al.*, 2004; Otálora-Ardila y López-Arévalo, 2006), como en estructura trófica (Muñoz-Arango, 1990; Alfonso-B y Cadena, 1994; Estrada-Villegas *et al.*, 2007; Estrada-Villegas *et*

al., 2010). Por otro lado, estudios sobre diversidad funcional en grupos de vertebrados aún son escasos en nuestro país.

A pesar de la importancia ecosistémica y localización estratégica, el Parque Nacional Natural Serranía de los Yariguíes ha sido una zona escasamente estudiada; la reciente creación del parque, la presencia de grupos armados al margen de la ley durante varios años y las difíciles condiciones de acceso a muchas de las zona incluidas dentro del parque (ej. vertiente occidental), son las principales causas que han promovido esta situación. Borrero y colaboradores (1957), realizó inventarios preliminares de fauna en la Serranía de la Paz, sector colindante al PNN SYA, posteriormente, diversas instituciones de carácter principalmente académico, privadas y estatales, han realizado algunas investigaciones de fauna en los alrededores y en el interior del área protegida (Donegan *et al.*, 2003; Donegan *et al.*, 2004; Huertas y Donegan, 2006), no obstante, la mayoría, posee enfoques descriptivos, sin mencionar la dinámica de las interacciones entre la flora y la fauna. Con nuestro trabajo pretendemos resolver preguntas acerca de la ecología de murciélagos tropicales en zonas de montaña y su relación con el uso del suelo dentro y en los alrededores del PNN SYA. De igual manera, esta información contribuirá de manera positiva a conocer la quiropterofauna presente en el área natural, así como a entender parte de la dinámica entre las especies y los ecosistemas. Este tipo de información potencialmente puede influir en futuros programas de conservación y estrategias de restauración que puedan generarse en esta zona protegida.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. ÁREA DE ESTUDIO

El Parque Nacional Natural Serranía de los Yariguíes (PNN SYA) tiene una extensión de 59.063 hectáreas y hace parte de las estribaciones occidentales de la Cordillera Oriental; comprende rangos altitudinales entre los 500 y 3200 metros y presenta diferentes tipos de bosque, desde bosque húmedo tropical hasta bosques altoandinos (Díaz, 2008). El estudio se realizó en el sector Manchurrías, sobre la vertiente occidental de la Serranía, en el municipio del Carmen de Chucurí, en el departamento de Santander, Colombia.

Clima

La vertiente occidental de la Serranía es húmeda debido a la nubosidad del Valle del Magdalena que se descarga sobre la serranía y presenta un régimen bimodal de lluvias, con períodos de alta precipitación entre marzo-mayo y septiembre-noviembre y de bajas lluvias entre diciembre-febrero y junio-agosto. El mismo régimen se presenta para brillo solar y la humedad relativa (Díaz, 2008). Las zonas de vida de Holdridge para esta área específica corresponden al Bosque muy húmedo premontano, Bosque muy húmedo tropical y Bosque pluvial montano (Ayala, 2011).

Estructura vegetal

La zona de estudio presenta distintos tipos de coberturas vegetales. Ayala (2011) encontró que el Sector Manchurrías, presenta bosques con presencia de plantas pertenecientes a las familias Burseraceae, Fagaceae, Euphorbiaceae, Clusiaceae,

Lauraceae y Moraceae, que cuentan con un índice de valor de importancia alto y una estructura vertical donde la mayor parte de los individuos tienen alturas entre los 9 y 16 m de altura, también cuenta con elementos emergentes de entre 22 y 27 m que corresponden a géneros como *Ficus*, *Crepidospermum* y *Quercus humboldtii*. Dada la cercanía de colonos residentes y el uso del suelo en las inmediaciones del PNNSYA, es posible observar zonas intervenidas con cultivos, potreros en uso y abandonados y bosques secundarios en los alrededores del parque.

Sitios de muestreo

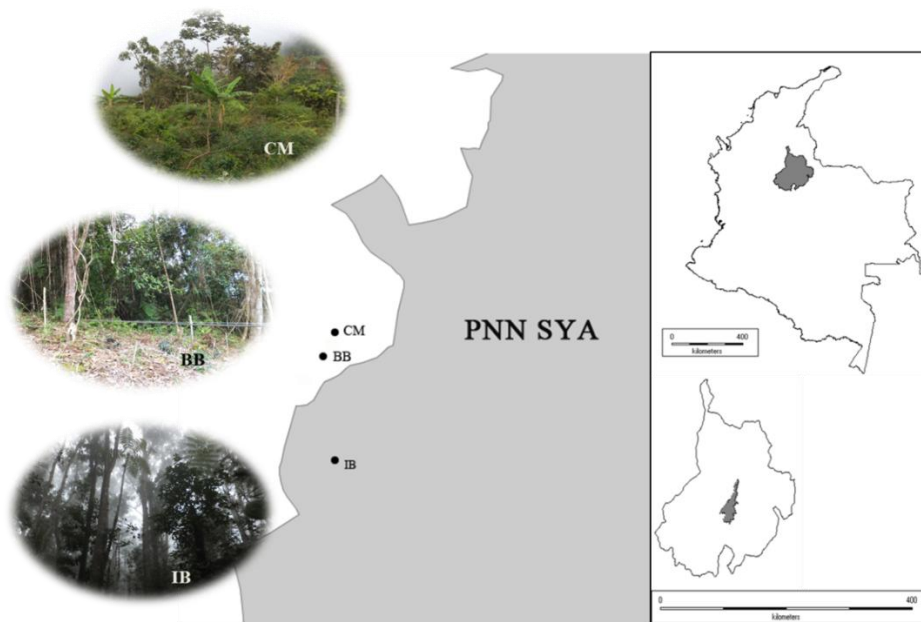
En el PNNSYA y su zona de amortiguamiento, se establecieron tres sitios de muestreo, seleccionados de acuerdo a su estructura vegetal. La primera zona corresponde al interior del bosque (IB: N 6° 40' 32.6", O 73° 26' 26.6", 1995 m), caracterizado por presentar árboles de gran altura y pocos claros de bosque generados por el viento y la topografía. El IB, se trabajó a más de 1 km (vía "camino del agua") del borde de bosque. La segunda zona se definió como el borde de bosque (BB: N 6° 41' 01.5", O 73° 26' 27.7", 1824m), corresponde al inicio del bosque, un ecotono abrupto, cercano a un cultivo de café. Se trabajó hasta aproximadamente 70m al interior del bosque secundario. Se caracterizó por ser un bosque con gran cantidad de claros y plantas jóvenes de las familias Melastomataceae, Piperaceae y Clusiaceae. Además, esta zona es aprovechada por los colonos de las inmediaciones del PNN SYA, para obtener leña para sus cocinas y construcciones. La tercera zona de trabajo, se delimitó como el área de suelo sembrada, próxima al borde de bosque y corresponde a un cultivo mixto (CM: N 6° 41' 04.2", O 73° 26' 26.4", 1797m), principalmente café, yuca, tomate de árbol, mora y con presencia de árboles nativos (*Vismia baccifera*, *Ficus sp*, *Clethra sp*, *Lauraceae*) dispersos en este.

3.2. ENSAMBLAJE DE MURCIÉLAGOS DEL PNN SYA

Captura de murciélagos

Se realizaron cuatro salidas de campo desde Mayo del 2012 a Enero del 2013. Se utilizaron diez redes de niebla (12 x 2.6m), abiertas desde las 1800 h hasta las 0000 h y se instalaron en las zonas de trabajo, de acuerdo a la estructura vegetal y vías de vuelo de los murciélagos. Las redes se alternaron de sitio ocasionalmente para disminuir los sesgos en la captura de murciélagos (*Sensu* Larsen *et al.*, 2007). Debido a las condiciones climáticas y a la predominancia de fuertes lluvias, el tiempo de muestreo varió en cada hábitat y fue de 38 noches en total. El esfuerzo de muestreo total y para cada sitio se calculó siguiendo a Straube y Bianconi (2002), siendo de 21.600 m²*h en el Interior del Bosque, 27.000 m²*h en Borde de Bosque, 19.800 m²*h en Cultivo Mixto y 64.800 m²*h en total para toda la zona.

Figura 1. Ubicación geográfica de las zonas de muestreo



Se registró la condición reproductiva y edad de los murciélagos, según Hutson y Racey, (2004). La identificación de los especímenes se realizó según Muñoz-Arango (2001), Gardner (2008) y Simmons y Voss (1998); los ejemplares colectados fueron depositados en la Colección de Referencia del Museo de Historia Natural de la Universidad Industrial de Santander. Se construyeron curvas de rarefacción basadas en individuos (*Sensu* Gotelli y Colwell, 2001), y se excluyeron los murciélagos de las familias Vespertilionidae debido a su baja probabilidad de captura de este grupo mediante el uso de redes de niebla (Kalko, 1998). Se construyeron curvas de rango abundancia y se evaluaron los modelos de abundancia para cada hábitat. Se utilizó una prueba Kruskal-Wallis para identificar posibles diferencias en las frecuencias de captura de murciélagos, entre los tres tipos de hábitat. Los análisis de rarefacción y abundancia se realizaron en el programa PAST 2.17 (Hammer *et al.*, 2001) y los gráficos en Microsoft Excel (2010).

3.3. ESTRUCTURA TRÓFICA

Dieta de los murciélagos frugívoros

Los murciélagos frugívoros capturados se mantuvieron en bolsas de tela durante 30 minutos (Galindo-Gonzales *et al.*, 2000), esperando que defecaran, luego fueron liberados. Las muestras fecales, se colectaron en recipientes plásticos con alcohol al 70%, debidamente rotulados, hasta su posterior análisis en el laboratorio. Adicionalmente, bajo las redes de niebla se instalaron plásticos de 12x1m, para recolectar las heces o los frutos, dejados por los murciélagos al ser capturados (Galindo-González *et al.*, 2009). Durante los meses de muestreo, se realizaron recorridos en la zona de estudio en busca de plantas con frutos, con el fin de generar una colección de referencia que nos permitiera identificar la dieta de

los murciélagos frugívoros. Las plantas y frutos recolectados se ingresaron en la colección del Herbario de la Universidad Industrial de Santander.

Amplitud y solapamiento de nicho trófico

Para cada tipo de hábitat se estimó la amplitud de nicho de las especies de frugívoros más comunes y se realizó mediante el índice de Levins (*sensu* Krebs, 1999).

$$\hat{B} = \frac{1}{\sum \hat{p}_j^2}$$

Donde P_j es la proporción de ocurrencia del ítem j en la dieta de cada especie. La estandarización del índice de amplitud de nicho de Levins consiste en dividir el índice de Levins (B) por el número total de recursos (n) después de hacer la corrección por un número finito de recursos; el índice estandarizado se expresa de 0 a 1 (Krebs, 1999).

$$\hat{B}_A = \frac{\hat{B} - 1}{n - 1}$$

Para evaluar el solapamiento en el uso de recursos en el ensamble de murciélagos frugívoros, se usó el índice de Pianka.

$$\hat{O}_{jk} = \frac{\sum_i^n \hat{p}_{ij} \hat{p}_{ik}}{\sqrt{\sum_i^n \hat{p}_{ij}^2 \sum_i^n \hat{p}_{ik}^2}}$$

Donde p_{ij} y p_{ik} son las proporciones de ocurrencia del ítem i en la dieta de las especies j y k . Ambos índices se calcularon usando Microsoft Excel (2010).

3.4. DIVERSIDAD FUNCIONAL

Rasgos funcionales de los murciélagos filostómidos

Los rasgos funcionales se eligieron siguiendo lo propuesto por Luck *et al.*, (2012), quienes definen diferentes tipos de rasgos efecto y respuesta en aves, de los cuales, muchos de estos rasgos funcionales pueden ser extrapolados a otros grupos de vertebrados (ej. murciélagos). Debido a las funciones ecológicas de los murciélagos y su relación con los servicios ecosistémicos que brindan, por ejemplo, dispersión de semillas, polinización y control de plagas, se eligieron las siguientes medidas morfométricas externas de los murciélagos capturados (peso [P], envergadura [E] y craneales (longitud mayor del cráneo [LMC] y la fila de dientes maxilar [FDM]), de los ejemplares colectados. La información para todas las especies se completó mediante bibliografía especializada. Para rasgos relacionados con la dieta, se asignó el índice de valor trófico para todos los filostómidos siguiendo a Soriano (2000), dónde categoriza los murciélagos dependiendo de su dieta y tipo de forrajeo. La respuesta a la fragmentación y tipo de hábitat, se definió siguiendo las categorías propuestas por Galindo-González (2004). Para este último atributo también se utilizó bibliografía relacionada y el criterio del investigador. La definición de cada atributo funcional y la bibliografía utilizada para tal fin, puede ser vista en los anexos D-G.

Gremios y Diversidad funcional

Para estimar la diversidad funcional (DF) y la riqueza funcional de gremios (RFG: basado en la clasificación funcional *a posteriori* de Petchey y Gaston, 2006) en cada tipo de hábitat, se siguió la aproximación de Laliberté y Legendre (2010). Se incluyeron variables mixtas (continuas y binarias) en los rasgos funcionales y se construyó una matriz de disimilaridad usando la distancia de Gower y se construyó un análisis de conglomerados mediante el método de Ward para identificar la

riqueza funcional de gremios (RFG). Con la matriz de distancias se realizó un análisis de coordenadas principales (PCoA) y los ejes del PCoA se utilizaron como los “nuevos rasgos funcionales” con los que se calcularon los índices de diversidad funcional. Para la estimación de los índices se pesó en consideración a la abundancia relativa de las especies. Con el fin de determinar la respuesta funcional de los gremios de murciélagos en los tres tipos de hábitats, calculamos los siguientes índices multidimensionales (Villager *et al.*, 2008; Laliberté y Legendre, 2010): Riqueza funcional (FRic), Equidad funcional (FEve), Divergencia funcional (FDiv) y Dispersión funcional (FDis). Para calcular dichos índices y grupos funcionales, se utilizaron los argumentos dbFD, fdisp y FGR del paquete FD (Laliberté y Shipley, 2011) de R Development Core Team, 2013).

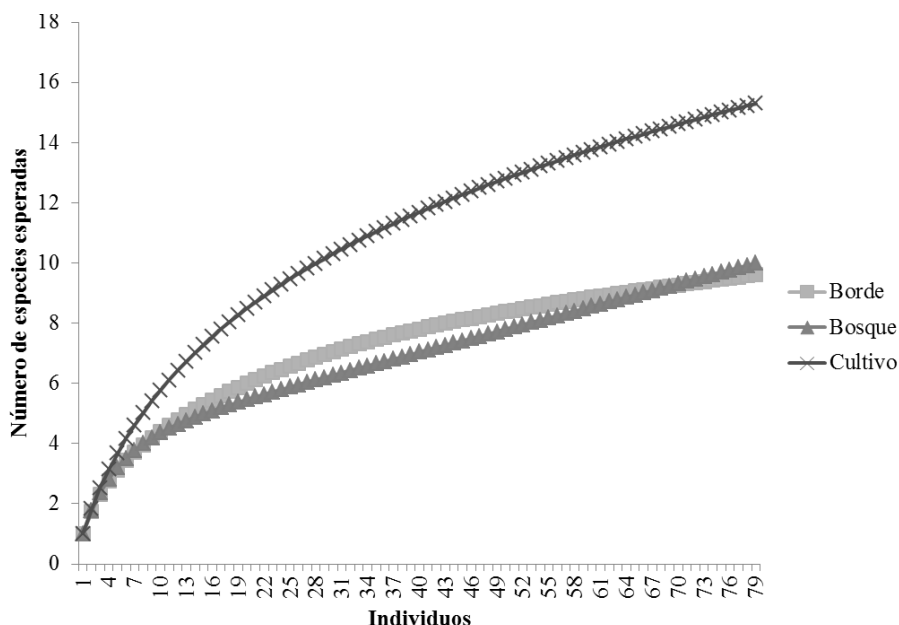
4. RESULTADOS

4.1. ENSAMBLAJE DE MURCIÉLAGOS DEL PNN SYA

Ensamblaje de murciélagos

Se capturaron 306 murciélagos pertenecientes a 23 especies y dos familias (Anexo A). La familia Phyllostomidae fue la de mayor riqueza (21 especies) y dos especies fueron de Vespertilionidae. La zona de cultivo mixto fue la que presentó mayor riqueza de especies (17), seguida del borde de bosque (12) y el interior de bosque (11). En las curvas de rarefacción basadas en individuos, los puntos de corte de las gráficas corresponden con el número de individuos del hábitat con menor riqueza de especies (IB). Las curvas de rarefacción se estandarizaron en un tamaño de muestra de 79 individuos, el mayor número esperado de especies es de 15,3 para la zona de cultivo, seguido de 10 para el interior de bosque y 9,6 para el borde de bosque (Figura 2). La mayoría de capturas se realizaron en la zona de borde (41,8%), el 30% en la zona de cultivo y el 28,2% en la zona de bosque. Las curvas de rango abundancia para los tres tipos de hábitats se ajustaron a la serie logarítmica ($p > 0,05$) y la abundancia de murciélagos no difirió entre los tres tipos de hábitats (Kruskal-Wallis $X^2=2,183$; $p=0,30$). *Carollia brevicauda*, *Dermanura bogotensis*, *Sturnira liliium* y *Sturnira ludovici* fueron las especies de mayor abundancia en la zona de estudio. Siendo la primera, la más abundante en las zonas del interior de bosque y el borde de bosque, seguida de *D.bogotensis*; la especie más abundante en la zona de Cultivo fue *S. liliium*. Diez especies se consideraron raras, debido a que solo se capturó un individuo durante el período de estudio (Figura 3).

Figura 2. Curvas de rarefacción basada en individuos para los ensamblajes de murciélagos filostómidos en los tres tipos de hábitat: interior del bosque, borde de bosque y cultivo mixto.



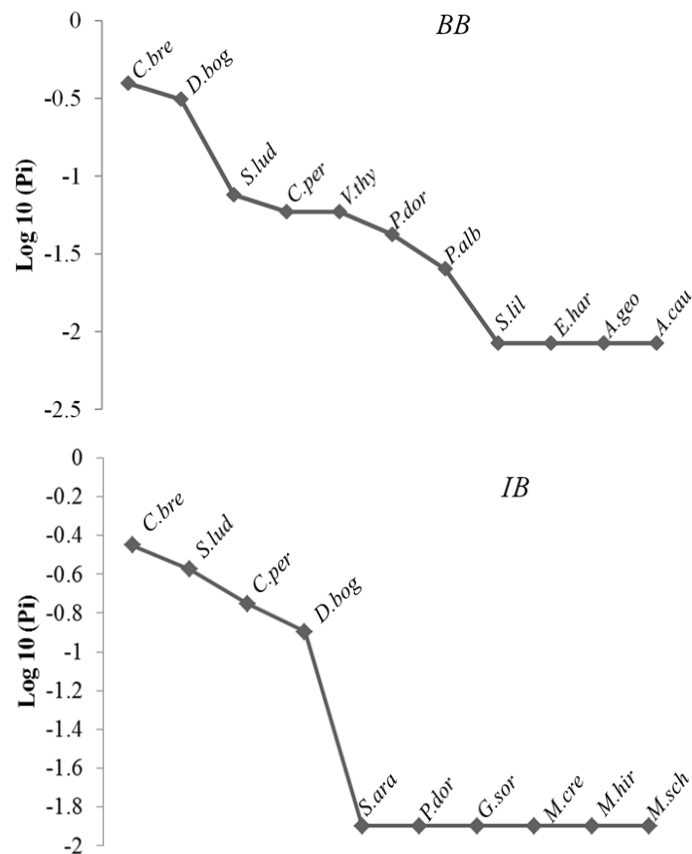
4.2. ESTRUCTURA TRÓFICA

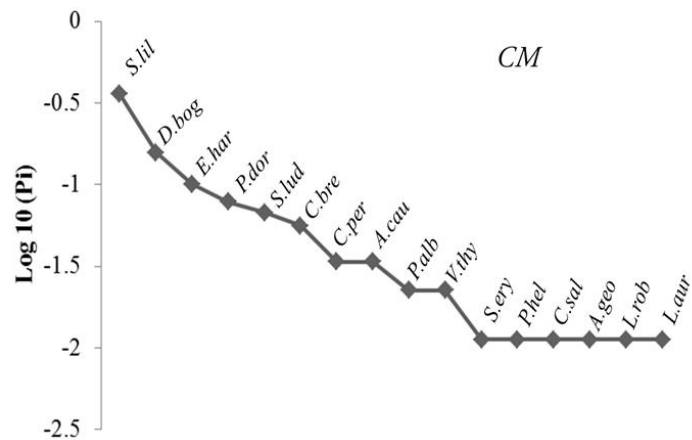
Dieta de murciélagos frugívoros

Se analizaron 164 muestras fecales pertenecientes a nueve especies de murciélagos frugívoros (Anexo B). Las muestras contenían semillas de al menos 21 especies de plantas, pertenecientes a tres familias (Clusiaceae, Piperaceae y Solanaceae), pulpa y partes de insectos. La especie más abundante y común en la dieta de la mayoría de murciélagos frugívoros fue *Vismia baccifera* (52,3%), seguida de *Piper aduncum*. *C. brevicauda* se presentó en los tres hábitats como uno de los mayores consumidores y dispersores de *Vismia baccifera* que fructificó durante todos los muestreos (figura 4). El interior de bosque es el hábitat donde se presentó un mayor número de ítems vegetales (15) en la dieta de las especies de

murciélagos, seguida del cultivo mixto (12) y en el borde de bosque se presentó un número inferior (10). En la zona de CM, la especie con mayor número de ítems alimentarios fue *S. liliium* (siete), seguida de *E. hartii* (seis), sin embargo, de esta última especie solo se obtuvieron muestras fecales

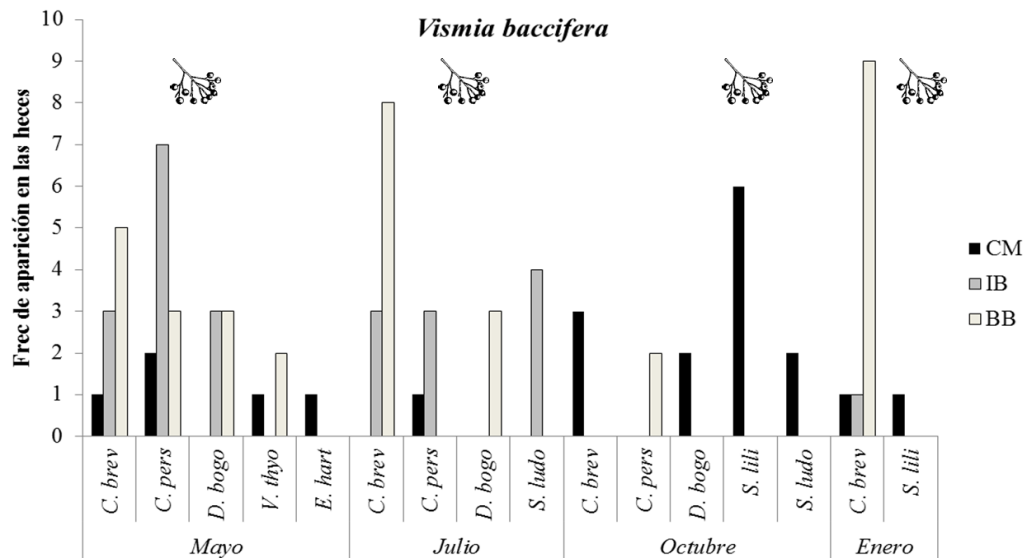
Figura 3. Curvas de Rango-Abundancia para los tres tipos de vegetación: Interior de Bosque (IB), Borde de Bosque (BB) y Cultivos mixtos (CM). *C. brevicauda* (*C.bre*), *C. perspicillata* (*C.per*), *S. liliium* (*S.lil*), *S. ludovici* (*S.lud*), *S. arathathomasi* (*S.ara*), *S. cf erythromus* (*S.ery*), *P. albericoi* (*P.alb*), *P. helleri* (*P.hel*), *P. dorsalis* (*P.dor*), *V. thyone* (*V.thy*), *E. hartii* (*E.har*), *D. bogotensis* (*D.bog*), *A. caudifer* (*A.cau*), *A. geoffroyi* (*A.geo*), *G. soricina* (*G.sor*), *L. robusta* (*L.rob*), *L. aurita* (*L.aur*), *M. crenulatum* (*M.cre*), *M. hirsuta* (*M.hir*), *M. schmidtorum* (*M.sch*), *C. salvini* (*C.sal*).





En el primer muestreo y estuvo ausente en los siguientes. En el interior del bosque *C. brevicauda* fue la especie con más ítems en su dieta (nueve) y en el borde de bosque fue *D. bogotensis* (cinco).

Figura 4. Consumo de *Vismia baccifera* por los murciélagos frugívoros del PNN SYA en los tres tipos de hábitats.



Amplitud y sobreposición de nicho

Los valores de amplitud de nicho (Índice de Levins Bi) para cada especie variaron entre hábitats (Tabla 1). Por ejemplo, *C. brevicauda* obtuvo valores bajos de

amplitud de nicho en la zona de cultivo, altos en la zona de bosque e intermedios en el borde de bosque. *C.perspicillata* presentó valores bajos en CM e intermedios en BB, pero en el IB presentó una amplitud de nicho alta. *D. bogotensis* presentó valores bajos e intermedios de amplitud de nicho y *S. ludovici* valores altos en CM e IB y bajos en el BB. La especie con mayor amplitud de nicho fue *E. hartii* la cual sólo fue capturada en la zona de cultivo.

Tabla 1. Índice de Levins, indicando la amplitud de nicho trófico de los murciélagos frugívoros del PNN SYA

	CM		IB		BB	
	Levins (B)	B estandarizado	Levins (B)	B estandarizado	Levins (B)	B estandarizado
<i>C. brev</i>	1,81	0,067	4,96	0,282	2,19	0,132
<i>C. pers</i>	1	0	5	0,285	2,13	0,125
<i>D. bogo</i>	1,8	0,066	1,6	0,042	2,81	0,201
<i>S. lili</i>	3,57	0,214	2	0,111
<i>S. ludo</i>	3,57	0,214	4,34	0,238	1	0
<i>S. arat</i>	2	0,071
<i>P. dors</i>	1	0	2	0,111
<i>V. thyo</i>	2	0,083	3,6	0,288
<i>E. hart</i>	5,33	0,360

En la zona del CM el solapamiento en la dieta de los frugívoros fue alto (Anexo C); en seis de las especies analizadas (*C. brevicauda*, *C. perspicillata*, *D. bogotensis*, *S. ludovici*, *V.thyone* y *S. liliium*) se obtuvieron valores de 0,7 o mayores en el índice de Pianka. Sólo *E. hartii* y *P. dorsalis* presentan valores de solapamiento bajos. En la zona de BB se encontró un fuerte solapamiento en la dieta de tres frugívoros (*C. brevicauda*, *C. perspicillata* y *D. bogotensis*) al obtener valores cercanos a la unidad y entre *C. brevicauda* y *V. thyone* se observaron valores de 0,75. En la zona del IB los valores de sobreposición en la dieta fueron intermedios, en la mayoría de los frugívoros el índice de Pianka osciló entre 0 y 0,6.

4.3. DIVERSIDAD FUNCIONAL

Diversidad funcional

Para el ensamblaje de murciélagos filostómidos presentes en el PNN SYA se definieron seis grupos funcionales con base en sus rasgos funcionales (figura 5 y tabla 2):

Frugívoros nómadas de gran tamaño (FNGT): este grupo funcional está conformado por una única especie (*Platyrrhinus albericoi*) y se definió por sus patrones de forrajeo, peso ($P > 50g$) y tamaño ($E > 400mm$). Esta especie está presente en el BB y CM, en abundancias muy bajas y está ausente en el interior del bosque.

Frugívoros nómadas medianos y pequeños (FNMP): conformado principalmente por murciélagos de la subfamilia Stenodermatinae. Se caracterizan por forrajear principalmente en zonas de dosel y por su alta movilidad en busca de recursos alimenticios a través de fragmentos de bosques y corredores, poseen rostros anchos y chatos, líneas faciales o dorsales en el pelaje y sus tamaños varían de medianos a pequeños. En este grupo encontramos especies como *D. bogotensis*, *E. hartii*, *V. thyone*, *P. dorsalis*, *P. helleri* y *C. salvini*. Estas especies están ausentes o en baja abundancia en el interior de bosque y al parecer se ven beneficiadas por procesos de alteración del bosque.

Insectívoros de follaje dependientes del hábitat (IFD): conformado por murciélagos de la subfamilia Phyllostominae. Se caracterizan por poseer tamaños medianos ($P < 25g$, $E < 360mm$), forrajean insectos sobre superficies como hojas o el suelo, son fuertemente dependientes del hábitat y se encuentran en bosques continuos o agrosistemas complejos. En este grupo funcional encontramos las especies *L.*

aurita, *M. crenulatum*, *M. hirsuta* y *M. schmidtorum*. Tres especies se presentan al interior del bosque y solo una en la zona de cultivo (*L. aurita*).

Frugívoros y nectarívoros adaptables (FNA): conformado por especies de las subfamilias Carolliinae, Stenodermatinae y Glossophaginae. Son murciélagos generalistas y resistentes que toleran las perturbaciones y la transformación del ambiente. Son frugívoros sedentarios y nectarívoros y ocasionalmente pueden consumir insectos. En este grupo funcional encontramos las especies *C. perspicillata*, *S. liliium* y *G. soricina*. La primera está presente en todos los hábitats y *S. liliium* es muy abundante en el cultivo mixto y está ausente en el interior del bosque, mientras *G. soricina* solo está presente en el interior del bosque.

Nectarívoros (NEC): conformado por especies de las subfamilias Glossophaginae y Lonchophyllinae. Son murciélagos que se alimentan de polen y néctar y se caracterizan por poseer rostros alargados y tamaños medianos a pequeños. Las tres especies están ausentes en el interior del bosque y presentes en el borde y el cultivo en bajas abundancias.

Frugívoros sedentarios vulnerables (FSV): conformado por especies de las subfamilias Carolliinae, Stenodermatinae. Estos murciélagos son frugívoros sedentarios y forrajean principalmente a nivel del sotobosque, utilizan recursos alimenticios de fragmentos de bosque y corredores y su tamaño va de grande a mediano. *C. brevicauda* y *S. ludovici* fueron abundantes en los tres hábitats, *S. aratathomasi* solo se presentó al interior del bosque y *S. erythromus* en la zona de cultivo.

Tabla 2. Media y desviación estándar de los rasgos funcionales de cada grupo funcional.
LMC: Longitud mayor del cráneo, FDM: Fila Dental Superior, P: peso, E: Envergadura.

Gremio	Riqueza	Abundancia	LMC	SDS	P	E
FNGT	1	5	32,84	13,89	54,5	468,38
FNMP	6	95	21,87	7,77 ($\pm 1,7$)	15,59	308,39
			20,92	7,58	18,25	($\pm 45,05$)
IFD	4	4	($\pm 2,29$)	($\pm 1,26$)	($\pm 5,44$)	340 ($\pm 25,13$)
			22,13	7,29	16,71	294,17
FNA	3	58	($\pm 0,75$)	($\pm 0,67$)	($\pm 6,02$)	($\pm 34,99$)
			25,21	9,24	299,67	
NEC	3	7	($\pm 4,26$)	($\pm 1,26$)	10 ($\pm 3,46$)	($\pm 35,28$)
			23,78	7,22	29,53	361,64
FSV	4	118	($\pm 3,75$)	($\pm 1,29$)	($\pm 18,75$)	($\pm 62,74$)

Las medidas de diversidad funcional para cada tipo de hábitat fueron variables. FRic obtuvo valores muy bajos cercanos a cero. Feve y FDis presentaron valores bajos en los tres tipos de hábitat y FDiv presentó valores mayores en la zona de cultivo que en los otros tipos de hábitats (Tabla 3).

Figura 5. Análisis de conglomerados donde se observan los grupos funcionales del ensamblaje de murciélagos filostómidos y su representación en cada tipo de hábitat en el PNN SYA. Las especies que no están señaladas se encuentran ausentes.

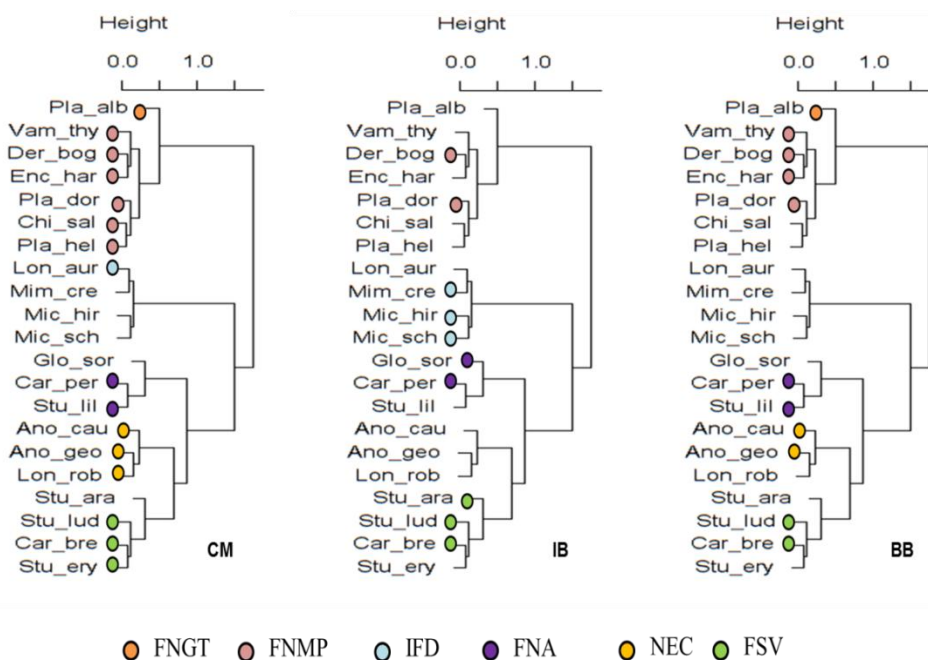


Tabla 3. Índices de diversidad funcional del ensamblaje de murciélagos filostómidos presentes en el PNN SYA.

	Riqueza S	FRic	FEve	FDiv	FDis
CM	16	1,25E-08	0,67	0,82	0,23
IB	10	6,82E-11	0,47	0,71	0,13
BB	11	6,10E-11	0,46	0,69	0,16

5. DISCUSIÓN

5.1. ENSAMBLAJE DE MURCIÉLAGOS

Ensamblaje de murciélagos

La composición y riqueza de especies en los tres tipos de hábitats estudiados fue diferente. La mayoría de especies de murciélagos pertenecen a la familia Phyllostomidae, debido a que es la más diversa y abundante en el Neotrópico (Kalko, 1998). Sólo dos especies corresponden a la Familia Vespertilionidae. Kalko (1997) encontró que las especies de la familia Phyllostomidae son fácilmente capturadas con redes de niebla, no obstante, otros grupos de murciélagos (ej. insectívoros aéreos), pertenecientes a las familias Emballonuridae, Molossidae y Vespertilionidae son subestimados o no son detectados porque forrajean en zonas inaccesibles a las redes de niebla (grandes alturas o arriba del dosel). Diferentes métodos de muestreo, como redes de dosel (Rinehart y Kunz, 2001; Tschapka, 1998), búsqueda de refugios (Simmons y Voss, 1998) y grabaciones de ultrasonido (e.j Estrada-Villegas *et al.*, 2010), pueden ayudar a registrar otras especies que complementen el ensamblaje de murciélagos presentes en el PNN SYA, porque es probable que no se pudieran registrar algunas especies, debido a su rareza, bajas abundancias y dificultad para capturarlas (Esbérard, 2009), a los métodos de muestreo utilizados (Larsen *et al.*, 2007), condiciones climáticas (Mello *et al.*, 2008) o a migraciones locales estacionales (Saavedra-Rodríguez y Rojas-Díaz, 2009). En otras regiones de los andes de Colombia con altitudes semejantes, se ha reportado una riqueza y composición de especies similar al encontrado en el PNN SYA. Bejarano-Bonilla *et al.*, (2007) analizaron ensamblajes de murciélagos en un gradiente altitudinal y encontraron que la franja de 1.000-2.000m, presentó la mayor diversidad y abundancia de especies de murciélagos

con 24 especies. Estrada-Villegas *et al.*, (2010) en una franja altitudinal entre 1.800-2.100m, encontraron 20 especies y Otálora-Árdila y López-Arévalo (2006) reportan 24 especies en fragmentos de bosques subandinos y andinos en la Cordillera Oriental. Sin embargo, comparar la riqueza de especies entre inventarios de murciélagos neotropicales es difícil, ya que existen limitaciones metodológicas, como diferencias en las características ecológicas y en la intensidad de muestreo de los ensamblajes (Bernard, 2002). Nuestro trabajo sugiere que debido a las condiciones de cobertura vegetal del cultivo (la heterogeneidad en las especies sembradas y los árboles nativos dispersos en este) y la proximidad al bosque continuo del PNN SYA, permiten que sea el hábitat con mayor riqueza de especies. La alta riqueza de especies en ensamblajes de murciélagos en sistemas agroforestales cercanos a zonas de bosque, es un patrón recurrente en el neotrópico. Estrada y Coates-Estrada (2002) observaron que el alto número de especies de murciélagos capturados en los hábitats mosaico, sugiere que estos ambientes son atractivos para los murciélagos y pueden ser adecuados para su persistencia, además, la estructura vertical de los remanentes de bosque colindantes y los sistemas agroforestales como cultivos de café y cacao con sombra pueden proveer a los murciélagos de recursos alimentarios (insectos, frutos, polen) y sitios de percha potenciales. Faria y Baumgarten (2007), encontraron que los cultivos de cacao con sombra son más diversos cuando son más próximos a fragmentos de bosque que cuando están aislados. La mayoría de los murciélagos pueden ser tolerantes a la fragmentación de bosques y habitar paisajes compuestos por mosaicos de hábitats diferentes que pueden alojar una gran cantidad de especies (Bernard y Fenton, 2007). Característicamente, las curvas de rango-abundancia en murciélagos neotropicales capturados con redes de niebla están compuestas por unas pocas especies que son capturadas frecuentemente y un gran número de especies que son raramente capturadas (Kalko y Handley, 2001). Las abundancias de los ensamblajes de murciélagos en los tres tipos de hábitats se ajustaron al modelo de serie logarítmica y no hubo diferencias en las abundancias entre hábitats. Este modelo se presenta cuando

hay un número pequeño de especies abundantes y una gran proporción de especies raras (Magurran, 2004), es similar a la serie geométrica y se presenta en etapas iniciales de sucesión (Moreno, 2001). Es probable que el ajuste del ensamblaje de murciélagos a este modelo de abundancia sea influenciado por el gradiente altitudinal, el uso histórico del suelo en la zona, la erosión constante que genera la lluvia, el viento y las pendientes pronunciadas de la serranía, que constantemente crean claros dentro del bosque y afectan la composición y abundancia de murciélagos en la zona. Según Bobrowiec y Gribel (2009), la abundancia de las especies más comunes de murciélagos, la riqueza de la subfamilia Phyllostominae y la composición del ensamblaje de murciélagos se ve significativamente influenciada por el tipo de cobertura vegetal y la cercanía a los bosques continuos. Los murciélagos frugívoros *C. brevicauda*, *D. bogotensis*, *S. liliium* y *S. ludovici* fueron las especies de mayor abundancia en el estudio. Esto es acorde con lo encontrado en otros ensamblajes tropicales en los que especies de los géneros *Carollia*, *Artibeus* (*Dermanura*) y *Sturnira*, se presentan en grandes abundancias (ej. Kalko y Handley, 2001). En general, los murciélagos frugívoros se caracterizan por su plasticidad y adaptabilidad a ambientes que han sido perturbados por actividades humanas, incluyendo agrosistemas (Brosset *et al.*, 1996).

5.2. ESTRUCTURA TRÓFICA

Dieta, amplitud y solapamiento de nicho trófico

La dieta de los murciélagos frugívoros estuvo compuesta principalmente de plantas de las familias Clusiaceae, Piperaceae y Solanaceae, también es posible que en los morfotipos encontrados en las heces de los murciélagos, existan semillas del género *Ficus* y de las familias Araceae y Gesneraceae, sin embargo, no fue posible confirmar su identificación debido al bajo número de semillas

recolectadas o porque no fueron observadas plantas en fructificación. Bernard (2002) señala sesgos potenciales que se derivan de utilizar solo el uso de muestras fecales para documentar la dieta de frugívoros, por ejemplo, se puede subestimar la ocurrencia de frutos de semillas que son demasiado grandes para ser ingeridas y de los frutos, hojas e insectos que son masticados por algunas especies de murciélagos que solo extraen sus jugos y descartan la parte sólida luego de masticarla. Las plantas más comunes en la dieta de los frugívoros fueron *Vismia baccifera* y *Piper aduncum*, consideradas como especies pioneras, típicas en estados sucesionales tempranos. Según Galindo-González *et al.*, (2000), una gran proporción de las semillas dispersadas por murciélagos en ambientes tropicales corresponden a especies pioneras de las familias Solanaceae, Piperaceae y Cecropiaceae. Además, en la dieta de murciélagos frugívoros neotropicales comúnmente se presentan asociaciones planta-animal, observadas a nivel de poblaciones (*Artibeus-Ficus*, *Carollia-Piper*, y *Sturnira-Solanum*), aunque estas plantas también son dispersadas por otros murciélagos (Mello *et al.*, 2011). En nuestro ensamble de murciélagos frugívoros *Vismia baccifera*, se presentó como un recurso constante durante todos los muestreos y fue la especie más dispersada. Marinho-Filho y Vasconcellos-Neto (1994) estudiaron las características de *Vismia cayannensis* y afirman que presenta síndrome de quiropterocoria, siendo ideal para el consumo de muchos murciélagos frugívoros. Estos rasgos podrían ser compartidos por *V. baccifera*. Otros ensambles de frugívoros también encuentran que plantas del género *Vismia* son mayormente consumidas por murciélagos (Loayza *et al.*, 2006; Bernard, 2002). En los tres tipos de hábitat, *C. brevicauda* fue el principal consumidor y dispersor de *V. baccifera*. Wieland y colaboradores (2011) encontraron que en paisajes sucesionales dominados por *Vismia* o *Cecropia*, la lluvia de semillas corresponde principalmente a plantas de bosques secundarios, lo que sugiere que los murciélagos y aves que forrajean en estas zonas dispersan pocas semillas de bosques maduros dentro de zonas en regeneración. Lo anterior se evidencia en nuestro trabajo, pues la mayor cantidad de plantas dispersadas por murciélagos corresponden a *V. baccifera* y a

especies de *Piper*, que son las que tienen una mayor frecuencia de aparición en las heces de los murciélagos y una mayor cantidad de semillas. En nuestro caso, los morfotipos sin identificar pueden corresponder a plantas de bosques maduros, no obstante, esto requiere ser verificado. La amplitud de nicho trófico de las especies de frugívoros varió entre hábitats y entre especies. *C. brevicauda* y *C. perspicillata* presentaron valores de amplitud de nicho bajos en cultivo, intermedios en el borde de bosque y altos en el interior del bosque, indicando que estos murciélagos generalistas están consumiendo un mayor número de recursos en la zona de bosque en contraste con la zona de cultivo. *S. ludovici*, *S. liliium* y *E. hartii* presentaron una amplitud de nicho alta en la zona de cultivo indicando una dieta generalista. *V. thyone* presentó una dieta generalista en la zona de borde de bosque y otros frugívoros como *P. dorsalis* y *S. aratathomasi* presentaron una amplitud de nicho baja indicando que sólo están utilizando unas pocas especies de plantas, sin embargo, el número de muestras fecales de estas especies fue muy bajo y esto limita el análisis de su dieta.

En la zona de cultivo el solapamiento en el nicho alimentario de la mayoría de frugívoros fue alto. Especies de *Carollia*, *Sturnira* y *D. bogotensis* se solaparon ampliamente en su dieta, indicando que existe una alta similaridad en sus dietas y el uso de los recursos. En la zona de borde de bosque, el solapamiento de nicho alto se dio entre las especies de *Carollia* y *D. bogotensis* indicando una alta similitud en el uso de recursos y entre las demás especies los índices fueron bajos indicando baja similitud y complementariedad en el uso de recursos. De igual manera, sucedió con las especies de frugívoros presentes en la zona de Bosque, donde los valores de solapamiento de nicho fueron bajos o intermedios. Otros trabajos han encontrado solapamiento de nicho trófico alto entre especies de *Carollia* (López y Vaughan, 2007) y entre *S. liliium*, *C. brevicauda* y *C. perspicillata* (Lou y Yurita, 2004). De acuerdo con López y Vaughan (2007), el alto solapamiento de nicho trófico entre especies del mismo género, sugieren que existe potencial competencia o que las especies coexisten en un aparente

equilibrio y otras dimensiones de nicho están envueltas en la repartición de los recursos. En nuestro ensamble la separación de nicho trófico entre especies del mismo género o de diferentes géneros, posiblemente, se está dando mediante la segregación espacial de los murciélagos, por ejemplo, especies de *Carollia*, con ocurrencia en los tres tipos de hábitat y abundancias altas en IB y BB, presentaron una dieta amplia en la zona del interior del bosque y más estrecha en borde y cultivo y *Sturnira*, con ocurrencia de casi todas sus especies en los tres hábitats, presentó abundancias altas en la zona de cultivo, donde también mostraron una dieta amplia. Sin embargo, hay que considerar que en este trabajo sólo se está evaluando una pequeña porción temporal de la dieta de las especies, para poder analizar de una manera más confiable y lograr un mayor conocimiento de la historia natural de las especies de frugívoros presentes en el PNN SYA, es necesario realizar este tipo de estudios en una escala temporal mayor y abarcar diferentes temporadas climáticas. Lo anterior se justifica debido a que los patrones de forrajeo y la dieta pueden cambiar a lo largo del año en relación a la disponibilidad del recurso (Loayza *et al.*, 2006). Además, hay murciélagos que realizan migraciones y estos movimientos geográficos responden a la disponibilidad de los recursos, los cuales pueden cambiar de acuerdo a condiciones variables, como el clima (Saavedra-Rodríguez y Rojas-Díaz, 2009).

5.3. DIVERSIDAD FUNCIONAL

Grupos funcionales

Un grupo funcional es un conjunto de organismos que comparten respuestas similares a el ambiente o generan efectos similares sobre el funcionamiento del ecosistema (Díaz y Cabido, 2001). El ensamblaje de murciélagos filostómidos presentes en el PNN SYA se clasificó en seis grupos funcionales, de acuerdo a los rasgos funcionales de sus especies. Al parecer algunos grupos funcionales

(frugívoros nómadas de gran tamaño y nectarívoros) se ven beneficiados por procesos de alteración del hábitat pues ocurren en las zonas de borde de bosque y cultivo y no al interior del bosque; otros grupos ocurren en los tres tipos de hábitats y sus especies poseen una gran abundancia (frugívoros sedentarios vulnerables, frugívoros nómadas medianos y pequeños, frugívoros y nectarívoros adaptables) y otros (insectívoros de follaje dependientes) están más ligados al interior del bosque que a los otros tipos de hábitat. El grupo funcional de los insectívoros de follaje dependientes del hábitat (IFD), está conformado por cuatro especies de la subfamilia Phyllostominae, considerada la más sensible a perturbaciones de hábitat (Fenton, 1992). En esta subfamilia encontramos especies que poseen rangos de hogar pequeños, fidelidad a sus refugios de percha y el desplazamiento a través de zonas abiertas es de distancias cortas. Sólo *Lonchorhina aurita* fue capturado en la zona de cultivo, aunque comúnmente es asociado a zonas de bosque maduro (Galindo-González, 2004), también puede atravesar pequeñas distancias de claros cercanos a bosques continuos. Meyer *et al.* (2008), encuentra que los murciélagos insectívoros que forrajean en espiguelo, son sensibles al efecto de borde y ocurren naturalmente en bajas abundancias y aunque tienen una movilidad limitada pueden mantenerse en paisajes fragmentados sólo si el grado de aislamiento y el contraste matriz-fragmentos es bajo y si existe una proximidad a grandes bosques continuos. En contraste, murciélagos frugívoros de grupos funcionales como FNMP, FSV y FNA, estuvieron presentes en los tres tipos de hábitats, debido a que la plasticidad en la dieta, el comportamiento de forrajeo y la alta movilidad de muchos murciélagos frugívoros hacen de estos menos vulnerables a perturbaciones de hábitat que otros filostómidos animalívoros (Clarcke *et al.*, 2005), además, estos frugívoros se benefician de la transformación de áreas naturales a zonas agrícolas (Willig *et al.*, 2007). El grupo funcional de los frugívoros y nectarívoros adaptables (FNA) está conformado por tres especies de amplia distribución (*C. perpicillata*, *G. soricina* y *S. liliium*) y su ocurrencia en zonas bajas neotropicales se da en altas abundancias. Castro-Luna y Galindo-Gonzalez (2012) encuentran que los

frugívoros más frecuentes en áreas de vegetación secundaria son (*C. sowelli*, *G. soricina* y *S. liliium*) y estos hacen una contribución importante a la lluvia de semillas de áreas perturbadas. *G. soricina* se presentó solo al interior del bosque y se capturó una única vez, a pesar de la baja abundancia esta especie es muy común y abundante en zonas bajas, pero en zonas de montaña existe un recambio por especies del género *Anoura*, representados en el grupo funcional de los nectarívoros (NEC). Los nectarívoros estuvieron asociados a las zonas de cultivo y borde de bosque. Avila-cavadilla y colaboradores (2009) encontró para zonas de bosques secos, que la diversidad y abundancia de los filostómidos no difirió de manera significativa entre los estadios sucesionales temprano, intermedio y maduro. Sin embargo, a nivel de gremios tróficos, los murciélagos nectarívoros fueron más abundantes en el estadio temprano que en el tardío, probablemente como consecuencia de las diferencias en la disponibilidad de alimento y Willig y colaboradores (2007) encontraron que los murciélagos frugívoros y nectarívoros son más abundantes en áreas que han sido transformadas a paisajes cultivados, lo que sugiere que estos murciélagos son más resilientes a niveles externos de perturbaciones y son importantes al promover la sucesión secundaria.

De acuerdo a Laliberté *et al.*, (2010) la intensificación en el uso del suelo puede disminuir la resiliencia de los ecosistemas a perturbaciones futuras; en el caso de aves y mamíferos, genera una disminución de la riqueza de especies y la diversidad funcional (Flynn *et al.*, 2009). En contraste, en nuestro trabajo la zona de cultivo, que corresponde al hábitat más alterado, fue la que exhibió mayor número de grupos funcionales y redundancia funcional, mientras la zona de bosque presentó una menor ocurrencia de grupos funcionales, al no poseer especies de NEC y FNGT. La no ocurrencia de estos grupos funcionales al interior del bosque plantea otras preguntas, por ejemplo, ¿la ausencia de especies de nectarívoros y de frugívoros nómadas de gran tamaño puede deberse a sesgos en el muestreo o a preferencias de hábitat de las especies de estos grupos funcionales? En No obstante, ensamblajes de murciélagos neotropicales revelan

estratificación vertical (Kalko y Handley, 2001; Sampaio *et al.*, 2003; Pereira *et al.*, 2010) y en nuestro trabajo, solo se utilizaron redes de niebla a nivel del suelo y no se muestreó el dosel. Algunas especies de la subfamilia Stenodermatinae pueden ser potenciales miembros del grupo funcional FNGT (ej. *Artibeus spp*), estos frugívoros grandes también utilizan estratos altos en el dosel y están asociados a plantas del género *Ficus* (Cosson *et al.*, 1999), dispersan frutos grandes (Melo *et al.*, 2009), pueden ser tolerantes a la fragmentación y parecen estar localmente ausentes porque no fueron registrados. La ausencia de nectarívoros también puede deberse a una aparente baja oferta de recursos florales, a migraciones de especies de nectarívoros o a preferencia de estas especies hacia zonas alteradas que ofrecen mayores recursos alimenticios. Entonces, ¿Realmente se están perdiendo las funciones que estos grupos funcionales proveen al ecosistema o la ausencia de estos grupos se debe a otros factores como efectos de muestreo, migraciones o disponibilidad de recursos alimenticios? ¿Las condiciones ambientales, de estructura vegetal y la corta distancia del cultivo a los bosques fragmentados han permitido la incorporación de otras especies y otros grupos funcionales al ecosistema? ¿Perturbaciones moderadas pueden incrementar algunas funciones ecosistémicas? Lo anterior tiene claramente, implicaciones a la hora de hablar de redundancia funcional y debe ser evaluado a mayor profundidad, porque según Díaz y Cabido (2001), la pérdida de un grupo funcional entero podría tener un gran impacto sobre el funcionamiento del ecosistema. Lo mismo es válido para la adición de especies: la incorporación de especies representando un nuevo grupo funcional podría cambiar dramáticamente el funcionamiento del ecosistema.

Diversidad funcional

La diversidad funcional comprende tres grandes componentes: riqueza, equidad y divergencia funcional (Mason *et al.*, 2005). Las tres facetas describen la distribución de las especies y sus abundancias en el espacio funcional y mediante

índices es posible revelar los procesos que estructuran las comunidades biológicas (Mouchet *et al.*, 2010). El ensamblaje de murciélagos filostomidos presentes en el PNN SYA, presentó valores bajos de FRic y FEve para todos los tipos de hábitats. Aunque el número de especies en el cultivo es mayor que en los otros tipos de ambientes y posee más grupos funcionales, obtiene valores de FRic cercanos a cero. La riqueza funcional representa la cantidad de espacio funcional lleno por una comunidad (Villéger *et al.*, 2008) y una baja riqueza funcional indica que algunos de los recursos disponibles en la comunidad aún están sin usar (Petchey, 2003). Además, comunidades con alto número de especies pero con baja diversidad funcional puede presentar una alta redundancia funcional (Petchey *et al.*, 2007). La alta redundancia funcional provee resiliencia contra la pérdida de funciones y servicios provistos por determinado grupo si diferentes especies muestran respuestas compensatorias siguiendo los cambios ambientales (Naeem 1998).

La equidad funcional se define como la regularidad de la distribución de las abundancias en el espacio funcional y su estimador FEve decrece cuando las abundancias se distribuyen menos regularmente entre especies o cuando las distancias funcionales entre especies son menos regulares (Villéger *et al.*, 2008). Este puede ser el caso de nuestro ensamblaje, donde los valores de FEve son bajos. Es posible que estos valores bajos de equidad funcional indiquen la prevalencia de filtros de hábitat (Mouchet *et al.*, 2010). La zona de cultivo presentó los valores más altos de FDiv, seguido del interior del bosque. La divergencia funcional es alta cuando las especies más abundantes tienen valores extremos de rasgos funcionales (Villéger *et al.*, 2008). Mason *et al.* (2005), afirma que la alta divergencia funcional indica un alto grado de diferenciación de nicho y una baja competencia por recursos. Comunidades con alta divergencia funcional pueden incrementar el funcionamiento del ecosistema como resultado del uso de recursos más eficiente. FDis se define como la distancia promedio en el espacio multidimensional de los rasgos de cada especie al centroide de todas las especies

y tiene valores bajos cuando la diversidad funcional es baja debido a que todas las especies con valores extremos de los rasgos están presentes en poca cantidad (Laliberté y Legendre, 2010). En general, encontramos un ensamblaje de murciélagos con valores bajos de riqueza funcional y equidad funcional en los tres tipos de hábitat y una divergencia funcional alta en el cultivo e intermedia en los otros dos hábitats. Lo anterior nos indica que el ensamblaje de murciélagos filostómidos posee especies redundantes funcionalmente y otras que se diferencian en sus rasgos funcionales, que provisionarían al ecosistema de resiliencia a perturbaciones. Además, aparentemente el uso no intensificado del suelo y la proximidad al bosque continuo afecta positivamente las funciones del ecosistema, provee a las especies de nichos funcionales potenciales, genera una baja competencia por recursos y las abundancias se distribuyen de manera más regular. No obstante, esto debe ser evaluado a mayor profundidad en ecosistemas similares y a diferentes escalas espaciales y temporales. Otros trabajos también presentan patrones similares al analizar la diversidad funcional a niveles locales o regionales, por ejemplo, Luck y colaboradores (2013) encontraron que en ensamblajes de aves a través de paisajes con múltiples usos del suelo, la equidad funcional, la divergencia funcional y la dispersión funcional presentan una disminución lineal con el incremento de la riqueza de especies, sugiriendo una substancial redundancia funcional a través de las comunidades y Karp y colaboradores (2011) encontraron que en ensambles de aves en Costa Rica, a través de un gradiente de uso del suelo, los gremios de dispersores de semillas, insectívoros y polinizadores son más resilientes a una baja intensidad en el uso del suelo que a una alta intensidad.

CONCLUSIONES

- Registramos 23 especies de murciélagos presentes en tres tipos de hábitats en el Parque Nacional Natural Serranía de los Yariguíes, que representan un aporte al conocimiento de la fauna de zonas de montaña.
- Nuestro trabajo sugiere que la heterogeneidad en el uso del suelo (variedad de plantas nativas y sembradas) y la proximidad de las zonas perturbadas (cultivo mixto) al bosque continuo del área protegida, permiten una mayor riqueza de especies en este hábitat alterado.
- Los murciélagos frugívoros dispersan en su mayoría, plantas (Clusiaceae, Piperaceae y Solanaceae) de estados sucesionales tempranos, siendo *Vismia baccifera* la especie más dispersada y *Carollia brevicauda* el murciélago que dispersó un mayor número de semillas y especies de plantas.
- Las especies de frugívoros más abundantes (ej. *Carollia* spp y *Sturnira* spp), presentaron una dieta amplia (generalista) y un solapamiento de nicho trófico alto, al parecer su coexistencia se da al segregarse espacialmente, pues la ocurrencia y abundancia de sus especies varía entre hábitats, reduciendo las interacciones y permitiéndoles explotar otros nichos.
- De acuerdo a los rasgos funcionales de las especies de murciélagos, se determinaron seis grupos funcionales: frugívoros nómadas de gran tamaño, frugívoros nómadas medianos y pequeños, insectívoros de follaje dependientes del hábitat, frugívoros y nectarívoros adaptables a las perturbaciones, frugívoros sedentarios vulnerables y nectarívoros.

- Grupos funcionales como los frugívoros nómadas de gran tamaño y los nectarívoros, se ven beneficiados por procesos de alteración del hábitat, mientras los frugívoros nómadas medianos y pequeños, frugívoros y nectarívoros adaptables a las perturbaciones, frugívoros sedentarios vulnerables y nectarívoros ocurren en los tres tipos de hábitat en abundancias variables y algunos como insectívoros de follaje dependientes del hábitat están más ligados al interior del bosque.
- Aparentemente, el uso no intensificado del suelo y la proximidad al bosque continuo, afecta de manera positiva la riqueza de especies y las funciones del ecosistema. Sin embargo, esto debe estudiarse a mayor profundidad a otras escalas espaciales y temporales.

RECOMENDACIONES

- La información generada al estudiar la estructura trófica del ensamble de murciélagos frugívoros puede contribuir en la generación de estrategias de restauración futuras en el área natural y al estudio de las interacciones planta-animal, sin embargo, solo analizamos un fragmento de la dieta de las especies de frugívoros y es recomendable ampliar el estudio abarcando las dos temporadas climáticas.
- Es necesario evaluar a mayor profundidad y a otras escalas espaciales y temporales, si el uso no intensificado del suelo y la distancia al bosque continuo, aparentemente afecta de manera positiva las funciones del ecosistema.

BIBLIOGRAFÍA

- ALFONSO-B A y A CADENA. 1994. Composición y estructura trófica de la comunidad de murciélagos del Parque Regional Natural Ucumarí. Pp. 361-373 En: RANGEL-CH JO (ed.). *Ucumarí: un caso típico de la diversidad biótica andina*. CARDER - Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Pereira.
- AVILA-CABADILLA LD, KE STONER, M HENRY y MY ALVAREZ AÑORVE. 2009. Composition, structure and diversity of phyllostomid bat assemblages in different successional stages of a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 258: 986–996.
- BEJARANO-BONILLA DA, A YATE-RIVAS, MH BERNAL-BAUTISTA. 2007. Diversidad y distribución de la fauna quiroptera en un transecto altitudinal en el departamento del Tolima, Colombia. *Caldasia*. 29(2): 297-308
- BERNARD E y MB FENTON. 2007. Bats in a fragmented landscape: Species composition, diversity and habitat interactions in savannas of Santarem, Central Amazonia, Brazil. *Biological Conservation*. 134: 332 –343.
- BERNARD E. 2002. Diet, activity and reproduction of bat species (Mammalian, Chiroptera) in Central Amazonia, Brazil. *Revta bras. Zool.* 19(1):173-188
- BOBROWIEC PED y GRIBEL R. 2009. Effects of different secondary vegetation types on bat community composition in Central Amazonia, Brazil. *Animal Conservation* 13: 204–216

- BORRERO H y CJ HERNANDEZ. 1957. Informe preliminar sobre aves y mamíferos de Santander, Colombia. An. Soc. Biol. Bogotá 7: 197–230.
- BROSSET A, P CHARLES-DOMINIQUE, A COCKLE, JF COSSON y D MASON. 1996. Bat communities and deforestation in French Guiana. Canadian Journal of Zoology 74:1974-1982.
- CADENA A, RP ANDERSON y P RIVAS-PAVA. 1998. Colombian mammals from the chochoan slopes of Nariño. Occasional Papers Museum of Texas Tech University. N° 180.
- CASTRO-LUNA AA y J GALINDO-GONZÁLEZ. 2012. Seed Dispersal by Phyllostomid Bats in Two Contrasting Vegetation Types in a Mesoamerican Reserve. Acta Chiropterologica, 14(1):133-142.
- CHAPIN FS, ES ZAVALETA, VT EVINER, RL NAYLOR, PM VITOUSEK, HL REYNOLDS, DU HOOPER, S LAVOREL, OE SALA, SE HOBBIE, MC MACK y S DÍAZ. 2000. Consequences of changing biodiversity. Nature. 405: 234-242
- CLARKE FM, LV ROSTANT y PA RACEY. 2005. Life after logging: post-logging recovery of a neotropical bat community. Journal of Applied Ecology. 42: 409–420
- COSSON JF, PONS JM, MASSON D. 1999. Effects of Forest Fragmentation on Frugivorous and Nectarivorous Bats in French Guiana. Journal of Tropical Ecology 15 (4): 515-534
- DIAZ MC. 2008. Plan de Manejo Parque Nacional Natural Serranía de los Yariguíes. Unidad de parques nacionales naturales – patrimonio natural fondo biodiversidad y áreas protegidas. 114 p.

- DÍAZ S y M CABIDO. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16 (11): 646-655
- DONEGAN TM, BC HUERTAS, EL BRICEÑO, JJ ARIAS y CE GONZÁLEZ. 2003. Search for the Magdalena Tinamou: Project Report. Colombian EBA Project Report Series No. 4. Published online by Fundación ProAves, Colombia at www.proaves.org.
- DONEGAN TM, BC HUERTAS, ER BRICEÑO, JJ ARIAS, I CAMARGO y MD DONEGAN. 2004. Threatened Species of Serranía de los Yariguíes: Project Report. Colombian EBA Project Report Series No. 5. Published online by Fundación ProAves, Colombia at www.proaves.org.
- ESBÉRARD CEL, 2009. Capture sequence and relative abundance of bats during surveys. *Zoología* 26(1): 103-108.
- ESTRADA A y 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
- ESTRADA-VILLEGAS S, CFJ MEYER y EKV KALKO. 2010. Effects of tropical forest fragmentation on aerial insectivorous bats in a land-bridge island system. *Biological Conservation*, 143: 597–608.
- ESTRADA-VILLEGAS S, J PÉREZ-TORRES J y P STEVENSON. 2010. Ensamblaje de murciélagos en un bosque subandino colombiano y análisis sobre la dieta de algunas especies. *Mastozoología Neotropical*, 17(1): 31-41.

- ESTRADA-VILLEGAS S, J PÉREZ-TORRES y P STEVENSON. 2007. Dispersión de semillas por murciélagos en un borde de bosque montano. *Ecotrópicos* 20(1):1-14.
- FARIA D Y BAUMGARTEN J. 2007. Shade cacao plantations (*Theobroma cacao*) and bat conservation in southern Bahia, Brazil *Biodiversity and Conservation*. 16:291–312. DOI 10.1007/s10531-005-8346-5
- FAUTH JE, J BERNARDO, M CAMARA, WJ RESETARITS, J VAN BUSKIRK y SA MCCOLLUM. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *American Naturalist* 147:282-286.
- FENTON M B, L ACHARYA, D AUDET, MBC HICKEY, C MERRIMAN, MK OBRIST, DM SYME, B ADKINS. 1992. Phyllostomid Bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as Indicators of Habitat Disruption in the Neotropics. *Biotropica* 24 (3): 440-446.
- FLEMING TH y VJ SOSA. 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *J. Mamm*, 75: 845-851
- FLYNN DFB, M GOGOL-PROKURAT, T NOGEIRE, N MOLINARI, BT RICHERS, BB LIN, N SIMPSON, MM MAYFIELD, F DECLERCK. 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters* 12: 22–33.
- GALINDO-GONZÁLEZ J y VJ SOSA. 2003. Frugivorous bats in isolated trees and riparian vegetation associated with human-made pastures in a fragmented tropical landscape. *The Southwestern Naturalist* 48(4):579–589

- GALINDO-GONZALEZ J, G VAZQUEZ-DOMINGUEZ, RA SALDANA-VAZQUEZ y JR HERNANDEZ-MONTERO. 2009. A more efficient technique to collect seeds dispersed by bats. *Journal of Tropical Ecology* 25(2): 205-209.
- GALINDO-GONZALEZ J, J GUEVARA y V SOSA. 2000. Bat and bird generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology* 14(6):1693-1703.
- GALINDO-GONZALEZ J. 2004. Clasificación de los murciélagos de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, respecto a su respuesta a la fragmentación del hábitat. *Acta Zoológica Mexicana*. 20(2): 239-243.
- GARDNER A (Ed). 2007. *Mammals of South America. Marsupials, Xenarthras, Shrews, and Bats*. The University of Chicago Press.
- GOTELLI NJ y RK COLWELL. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4: 379-391
- HAMMER Ø, DAT HARPER, PD RYAN. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontología Electronica* 4: 9
- HARVEY CA, A MEDINA, D MERLO SÁNCHEZ, S VÍLCHEZ, B HERNÁNDEZ, JC SAENZ, JM MAES, F CASANOVES y FL SINCLAIR. 2006. Patterns of Animal Diversity in Different Forms of Tree Cover in Agricultural Landscapes. *Ecological Applications* 16 (5): 1986-1999

- HENRY MA, COSSON JFB, PONS JMC. 2007. Abundance may be a misleading indicator of fragmentation-sensitivity: The case of fig-eating bats. *Biological Conservation* 139: 462–467
- HOOPER DU, FS CHAPIN, JJ EWEL, A HECTOR, P INCHAUSTI, S LAVOREL, JH LAWTON, DM LODGE, M LOREAU, S NAEEM, B SCHMID, H SETÄLÄ, AJ SYMSTAD, J VANDERMEER, y DA WARDLE. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75(1): 3–35
- HUERTAS BC y TM DONEGAN (eds.). 2006. Proyecto YARÉ: Investigación y Evaluación de las Especies Amenazadas de la Serranía de los Yariguíes, Santander, Colombia. BP Conservation Programme. Informe Final. Colombian EBA Project Report Series 7.
- HUTSON AM y PA RACEY. 2004. Pp 49-56 En: MITCHELL-JONES AJ y AP MCLEISH (Eds). *Bat workers' Manual*. 3 edition. Join Nature Conservation Committee.
- JONES G, DS JACOBS, TH KUNZ, MR WILLIG, PA RACEY. 2009. Carpe noctem: the importance of bats as bioindicators. *Endang Species Res.* 8:93-115.
- KALKO E, 1997. Diversity in Tropical Bats. In: Ulrich H (Eds). *Tropical biodiversity and systematics. Proceeding of the International Symposium on Biodiversity and Systematics in Tropical Ecosystems.* 13-43. Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koeng, Bonn.
- KALKO E, 1998. Organization and diversity of tropical bat communities through space and time. *Zoology* 101, 281-297.

- KARP DS, G ZIV, J ZOOKC, PR EHRLICHA, y GC DAILY. 2011. Resilience and stability in bird guilds across tropical countryside. PNAS. 108(52): 21134–21139. www.pnas.org/lookup/suppl/doi:10.1073/pnas.1118276108/-/DCSupplemental.
- KREBS CJ. 1999. Ecological Methodology, 2nd ed. Addison-Wesley Educational Publishers Inc
- KUNZ T, EB TORREZ, D BAUER, T LOVOBA y TH FLEMING. 2011. Ecosystem services provided by bats. Ann. N.Y. Acad. Sci. 1223: 1–38. doi: 10.1111/j.1749-6632.2011.06004.x
- LALIBERTÉ E y LEGENDRE PA. 2010. Distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. Ecology 91(1): 299–305
- LALIBERTÉ E y SHIPLEY B. 2011. FD: Measuring functional diversity (FD) from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version 1.0-11
- LALIBERTÉ E, JA WELLS, F DECLERCK, DJ METCALFE, CP CATTERALL, C QUEIROZ, I AUBIN, SP BONSER, Y DING, JM FRATERRIGO, S MCNAMARA, JW MORGAN, MD SÁNCHEZ, PA VESK y M MAYFIELD. 2010. Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities Ecology Letters, 13: 76–86 doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01403.x
- LARSEN RJ, KA BOEGLER, HH GENOWAYS, WP MASEFIELD, RA KIRSCH y SC PEDERSEN. 2007. Mist netting bias, species accumulation curves and

the rediscovery of two bats on Monserrat (Lesser Antilles). *Acta Chiropterologica* 9(2): 423-435.

- LOAYZA AP, RS RIOS, D LARREA-ALCAZAR. 2006. Disponibilidad de recurso y dieta de murciélagos frugívoros en la Estación Biológica Tunquini, Bolivia. *Ecología en Bolivia* 41(1): 7-23.
- LOPEZ JE y C VAUGHAN. 2007. Food niche overlap among neotropical frugivorous bats in Costa Rica. *Rev. Biol. Trop* 55 (1): 301-313.
- LOU S y CL YURRITA 2005. Análisis de nicho alimentario en la comunidad de murciélagos frugívoros de Yaxha, Peten, Guatemala. *Acta Zoologica Mexicana (nueva serie)* 21(1): 83-94
- LUCK GW, A CARTER, L SMALLBONE. 2013. Changes in Bird Functional Diversity across Multiple Land Uses: Interpretations of Functional Redundancy Depend on Functional Group Identity. *PLoS ONE* 8(5): e63671. doi:10.1371/journal.pone.0063671
- LUCK GW, S LAVOREL, S MCINTYRE y K LUMB. 2012. Improving the application of vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services *Journal of Animal Ecology*. doi: 10.1111/j.1365-2656.2012.01974.x
- MARINHO-FILHO J y VASCONCELLOS-NETO J. 1994. Dispersão de sementes de *Vismia cayannensis* (Jacq.) Pers. (Guttiferae) por morcegos na região de Manaus, Amazonas. *Act. Bot. Bras* 8 (1): 87-96.
- MARTÍN-LÓPEZ B, JA GONZÁLEZ, S DÍAZ, I CASTRO, M GARCÍA-LLORENTE. 2007. Biodiversidad y bienestar humano: el papel de la diversidad funcional. *Ecosistemas* 16 (3): 69-80.

- MASON NWH, D MOUILLOT, WG LEE, y JB WILSON. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111: 112-118.
- MEDELLÍN RA, M EQUIHUA y MA AMIN. 2000. Bat Diversity and Abundance as Indicators of Disturbance in Neotropical Rainforests. *Conservation Biology* 14 (6): 1666-1675
- MELLO MAR, FMD MARQUITTI, PRJR GUIMARAES, EKV KALKO, P JORDANO, MA MARTINEZ DE AGUIAR. 2011. The Missing Part of Seed Dispersal Networks: Structure and Robustness of Bat-Fruit Interactions. *PLOS ONE* 6(2): e17395. doi:10.1371/journal.pone.0017395
- MELLO MAR, GM SCHITTINI, P SELIG y HG BERGALLO. 2004. Seasonal variation in the diet of the bat *Carollia perpicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae) in an Atlantic Forest Area in Southeastern Brazil. *Mammalia* 68 (1): 49-55.
- MELO FPL, B RODRIGUEZ-HERRERA, RL CHAZDON, RA MEDELLIN, y GG CEBALLOS. 2009. Small Tent-Roosting Bats Promote Dispersal of Large-Seeded Plants in a Neotropical Forest. *Biotropica* 41(6): 737–743. 10.1111/j.1744-7429.2009.00528.x
- MEYER CFJ, C FRÜND, W PINEDA LIZANO y EKV KALKO. 2008 Ecological correlates of vulnerability to fragmentation in Neotropical bats. *Journal of Applied Ecology* 45: 381–391 doi: 10.1111/j.1365-2664.2007.01389.x
- MORENO CE. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T–Manuales y Tesis SEA, vol. Zaragoza.

- MOUCHET MA, S VILLÉGER¹, NWH MASON y D MOUILLOT. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24: 867–876 doi: 10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x
- MUÑOZ ARANGO J. 1990. Diversidad y hábitos alimenticios de murciélagos en transectos altitudinales a través de la Cordillera Central de los Andes en Colombia. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 25 (1): 1-17.
- MUÑOZ J. 1993. Murciélagos del norte de Antioquia (Colombia) - Bats of Northern Antioquia (Colombia). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 28: 83-93.
- MUÑOZ-ARANGO J. 2001. Murciélagos de Colombia: Sistemática, distribución, descripción, historia natural y ecología. Editorial Universidad de Antioquia.
- NAEEM S. 1998. Species Redundancy and Ecosystem Reliability. *Conservation Biology* 12(1): 39-45.
- OLESEN JM, J BASCOMPTE, Y DUPONT y P JORDANO. 2007. The modularity of pollination networks. *PNAS* (104): 50 www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0706375104
- ORTEGÓN-MARTÍNEZ DA y J PÉREZ-TORRES. 2007. Structure and composition of the bat assemblage associated to a shade coffee plantation in Mesa de los Santos (Santander), Colombia. *Actual Biol* 29 (87): 215-228
- OTÁLORA-ARDILA A y HF LÓPEZ-ARÉVALO. 2006. Pp 83-94 En: SOLANO C y VARGAS N (eds). *Memorias del I Simposio Internacional de Robles y*

Ecosistemas Asociados. Bogotá: Fundación Natura-Pontificia Universidad Javeriana.

- PECH-CANDE JM, E ESTRELLA, DL LÓPEZ-CASTILLO, SF HERNÁNDEZ-BETANCOURT Y CE MORENO. 2011. Complementarity and efficiency of bat capture methods in a lowland tropical dry forest of Yucatán, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82: 896-903
- PEREIRA MJR, JT MARQUES, JM PALMEIRIM. 2010. Vertical stratification of bat assemblages in flooded and unflooded Amazonian forests. *Current Zoology* 56 (4): 469–478
- PÉREZ-TORRES J y JA AHUMADA. 2004. Murciélagos en bosques alto-andinos, fragmentados y continuos, en el sector occidental de la sabana de Bogotá (Colombia). *Universitas Scientarium. Revista de la facultad de ciencias Pontificia Universidad Javeriana*. 9: 33-46
- PETCHEY OL y KJ GASTON. 2006. Functional diversity: back to basics and looking Forward. *Ecology Letters* 9: 741–758 doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x
- PETCHEY OL, KL EVANS, IS FISHBURN and KJ GASTON. 2007. Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *Journal of Animal Ecology* 76: 977–985
- PETCHEY OL. 2003. Integrating methods that investigate how complementarity influences ecosystem functioning. *Oikos* 101:323-330
- RINEHART JB y TH KUNZ. 2001. Preparation and Deployment of canopy mist nets made by Avinet. *Bat Research News* 42(3):85-88

- RONCANCIO N y J ESTEVEZ. 2007. Evaluación del ensamblaje de murciélagos en áreas sometidas a regeneración natural y a restauración por medio de plantaciones de aliso. Boletín Científico - Centro de Museos -Museo de Historia Natural (11): 131 – 143
- SAAVEDRA-RODRÍGUEZ CA y V ROJAS-DÍAZ. 2009. Pp 51-62 En: NARANJO LG y JD AMAYA-ESPINEL (Eds). 2009 Plan nacional de las especies migratorias. Diagnostico e identificación de acciones para la conservación y el manejo sostenible de las especies migratorias de la biodiversidad colombiana. Ministerio de ambiente, vivienda y desarrollo territorial y WWF Colombia. Primera edición. Bogotá D.C.
- SALA OE, FS CHAPIN, JJ ARMESTO, E BERLOW, J BLOOMFIELD, R DIRZO, E HUBER-SANWALD, LF HUENNEKE, RB JACKSON, A KINZIG, R LEEMANS, DM LODGE, HA MOONEY, M OESTERHELD, NL POFF, MT SYKES, BH WALKER, M WALKER y DH WALL. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. Science, 287: 1770–1774.
- SAMPAIO EM, EKV KALKO, E BERNARD, B RODRÍGUEZ-HERRERA y JrCO HANDLEY. 2003. A Biodiversity Assessment of Bats (Chiroptera) in a Tropical Lowland Rainforest of Central Amazonia, Including Methodological and Conservation Considerations Studies on Neotropical Fauna and Environment 38(1): 17–31
- SANCHEZ F, J ALVAREZ, C ARIZA y A CADENA. 2007. Bat assemblage structure in two dry forests of Colombia composition, species richness and relative abundance. Mamm. biol. 72 (2): 82–92.

- SÁNCHEZ F, P SÁNCHEZ-PALOMINO y A CADENA. 2004. Inventario de mamíferos en un bosque de los andes centrales de Colombia. *Caldasia* 26 (1): 291-301
- SIMMONS NB y RS VOSS. 1998. The Mammals of Paracou, French Guiana: a Neotropical lowland rainforest fauna. Part 1 Bats. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 237:1-219
- SOLARI S, Y MUÑOZ-SABA, JV RODRÍGUEZ-MAHECHA, TR DEFLER, HE RAMÍREZ-CHAVES y F TRUJILLO. 2013. Riqueza, endemismo y conservación de los mamíferos en Colombia. *Mastozoología Neotropical* 20(2):301-365
- SORIANO PJ y A RUIZ. 2006. A functional comparison between bat assemblages of andean arid enclaves. *Ecotropicos* 19(1):1-12
- SORIANO PJ. 2000. Functional Structure of Bat Communities in Tropical Rainforests and Andean Cloud Forests. *Ecotropicos* 13(1):1-20.
- STEVENS RD, SB COX, RE STRAUSS y WILLIG MR. 2003. Patterns of functional diversity across an extensive environmental gradient: vertebrate consumers, hidden treatments and latitudinal trends. *Ecology Letters* 6: 1099–1108 doi: 10.1046/j.1461-0248.2003.00541.x
- STRAUBE FC y GV BIANCONI. 2002. Sobre a grandeza e a unidade utilizada para estimar esforço de captura com utilização de redes de neblina. *Chiroptera Neotropical* 8:1-2.
- TILMAN D. 2001. Functional Diversity. *Encyclopedia of Biodiversity Academic Press* 3: 109-121.

- TSCHAPKA M, 1998. A compact and flexible method for mist-netting bats in the subcanopy and canopy. *Bat Research News* 39(3):140-141
- VILLÉGER S, MASON NWH, y D MOUILLOT. 2008. New Multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89(8): 2290–2301
- WIELAND LM, RCG MESQUITA, PE BOBROWIEC, TV BENTOS y GB WILLIAMSON. 2011. Seed rain and advance regeneration in secondary succession in the Brazilian Amazon. *Tropical Conservation Science* 4 (3): 300-316.
- WILLIG MR, SJ PRESLEY, CP BLOCH, CL HICE, SP YANOVIK, MM DÍAZ, LA CHAUCA, V PACHECO y SC WEAVER. 2007. Phyllostomid Bats of Lowland Amazonia: Effects of Habitat Alteration on Abundance. *Biotropica* 39(6): 737–746 10.1111/j.1744-7429.2007.00322.x

ANEXOS

Anexo A. Especies de murciélagos presentes en el PNNSYA

Especies	Abundancia			Total
	BB	IB	CM	
Familia Phyllostomidae				
Subfamilia Carolliinae				
<i>Carollia brevicauda</i>	47	28	5	80
<i>Carollia perspicillata</i>	7	14	3	24
Subfamilia Stenodermatinae				
<i>Sturnira lilium</i>	1	0	32	33
<i>Sturnira ludovici</i>	9	21	6	36
<i>Sturnira arathathomasi</i>	0	1	0	1
<i>Sturnira cf erythromus</i>	0	0	1	1
<i>Platyrrhinus albericoi</i>	3	0	2	5
<i>Platyrrhinus helleri</i>	0	0	1	1
<i>Platyrrhinus dorsalis</i>	5	1	7	13
<i>Vampyressa thyone</i>	7	0	2	9
<i>Enchistenes hartii</i>	1	0	9	10
<i>Dermanura bogotensis</i>	37	10	14	61
<i>Chiroderma salvini</i>	0	0	1	1
Subfamilia Glossophaginae				
<i>Anoura caudifer</i>	1	0	1	2
<i>Anoura geoffroyi</i>	1	0	3	4
<i>Glossophaga soricina</i>	0	1	0	1
Subfamilia Lonchophyllinae				
<i>Lonchophylla robusta</i>	0	0	1	1
Subfamilia Phyllostominae				
<i>Lonchorhina aurita</i>	0	0	1	1
<i>Mimon crenulatum</i>	0	1	0	1
<i>Micronycteris hirsuta</i>	0	1	0	1
<i>Micronycteris schmidtorum</i>	0	1	0	1
Familia Vespertilionidae				
<i>Eptesicus chiriquinus</i>	0	0	5	5
<i>Myotis keaysi</i>	9	5	0	14
<hr/>				
Capturas	128	84	94	306
Especies	12	11	17	23
Esfuerzo (m²*h)	27000	21600	19800	68400

Anexo B. Dieta de los murciélagos frugívoros en cada uno de los hábitats evaluados

Especies (plantas/murciélagos)	CM								IB					BB						
	C.bre	C.per	D.bog	S.lil	S.lud	P.dor	V.thy	E.har	C.bre	C.per	D.bog	S.lud	S.ara	C.bre	C.per	D.bog	S.lil	S.lud	P.dor	V.thy
Clusiaceae																				
<i>Vismia baccifera</i>	5	3	2	7	2		1	1	7	1	3	4		22	5	6				2
Piperaceae																				
<i>Piper aduncum</i>	1			3				1	7	1		3		6	2			2		1
<i>Piper tomas-albertoi</i>				1	1							4			1					
<i>Piper umbellatum</i>									2											
<i>Piper sp4</i>				1								1								
Solanaceae																				
<i>Solanum sp1</i>								1								1				
<i>Solanum sp2</i>				1				2	1							1	1			
<i>Solanum sp3</i>				1																
<i>Solanum sp4</i>									1											
Desconocida																				
Morfotipo 1										1										
Morfotipo 2										1										
Morfotipo 3							1												1	2
Morfotipo4								1												
Morfotipo 5	1																			
Morfotipo 6												1		1						
Morfotipo 7									3											
Morfotipo 8				1		1		2								1				
Morfotipo 9									1											
Morfotipo 10																			1	
Morfotipo 11					1															
Morfotipo 12												1								
Otros ítems																				
Pulpa			1		1				1		1	7	1	6		2	1			1
Insectos									1	1										
Total frecuencia ítem en las heces	7	3	3	15	5	1	2	8	24	5	4	20	2	35	8	11	2	2	2	6
Riqueza ítem en las heces	3	1	2	7	4	1	2	6	9	5	2	6	2	4	3	5	2	1	2	4

Anexo C. Índice de Pianka, indicando el solapamiento de nicho trófico de las especies de frugívoros presentes en los tres tipos de hábitats estudiados.

Índice de Pianka - Cultivo Mixto								
	<i>C. brev</i>	<i>C. pers</i>	<i>D. bogo</i>	<i>S. lili</i>	<i>S. ludo</i>	<i>P. dors</i>	<i>V. thyo</i>	<i>E. hart</i>
<i>C. brev</i>		0.96	0.86	0.92	0.72	0	0.68	0.14
<i>C. pers</i>			0.89	0.88	0.75	0	0.7	0.28
<i>D. bogo</i>				0.78	0.84	0	0.63	0.25
<i>S. lili</i>					0.71	0.12	0.62	0.5
<i>S. ludo</i>						0	0.53	0.21
<i>P. dors</i>							0	0.57
<i>V. thyo</i>								0.2
<i>E. hart</i>								

Índice de Pianka - Interior Bosque					
	<i>C. brev</i>	<i>C. pers</i>	<i>D. bogo</i>	<i>S. ludo</i>	<i>S. arat</i>
<i>C. brev</i>		0.62	0.64	0.54	0.06
<i>C. pers</i>			0.42	0.32	0
<i>D. bogo</i>				0.62	0.22
<i>S. ludo</i>					0.51
<i>S. arat</i>					

Índice de Pianka - Borde de Bosque							
	<i>C. brev</i>	<i>C. pers</i>	<i>D. bogo</i>	<i>S. lili</i>	<i>S. ludo</i>	<i>P. dors</i>	<i>V. thyo</i>
<i>C. brev</i>		0.94	0.93	0.17	0.25	0	0.75
<i>C. pers</i>			0.83	0	0.36	0	0.69
<i>D. bogo</i>				0.32	0	0	0.67
<i>S. lili</i>					0	0	0.22
<i>S. ludo</i>						0	0.31
<i>P. dors</i>							0.44
<i>V. thyo</i>							

Anexo D. Definición rasgos funcionales de categorías alimentarias y tipo de forrajeo según Soriano (2000)

Tipo de forrajeo y categoría alimentaria	Descripción
Frugívoro nómada (Fn)	Rango de hogar grande y ambulatorio, refugios diurnos en el follaje, rasgos morfológicos: líneas faciales, estrato preferencial: alto en el dosel, taxa en la subfamilia Stenodermatinae excepto Sturnira
Frugívoro sedentario (Fs)	Rango de hogar pequeño y permanente, refugios diurnos como troncos huecos y cuevas, rasgos morfológicos: sin líneas faciales, estrato preferencial el sotobosque, taxa en subfamilias Carollinae, Phyllostominae y Stunira
Nectarívoros (N)	Consumidores de néctar y polen, rostro y lengua alargado
Forrajeros de insectos de follaje (Fg)	Detecta y captura sus presas en el suelo o sobre hojas

Anexo E. Definición atributos funcionales de respuesta a perturbaciones de hábitat según Galindo-González (2004).

Tipo de respuesta a la perturbación de hábitat	Descripción	Literatura
Tipo I (Dependientes)	Habitan bosques continuos o grandes fragmentos, también forrajean en bosques secundarios (de más de 10 años) y agroecosistemas complejos con dosel mayor a 15m. Muy especializadas en su alimentación y requerimientos de hábitat, son las más sensibles a las modificaciones de hábitat, no toleran volar en zonas abiertas y sin cobertura vegetal.	Galindo-González, 2004; Bernard y Fenton, 2007; Faria y Baumgarten, 2007;
Tipo II (Vulnerables)	Habitan en fragmentos, sin embargo, utilizan vegetación riparia y corredores que atraviesan pastizales, pero sin salir de su protección a campo abierto	Garcia-Morales <i>et al.</i> , 2012; Lou y Yourita, 2005;
Tipo III (Adaptables)	Son especies generalistas y resistentes. Toleran la transformación del ambiente y posiblemente se benefician con la fragmentación, ya que utilizan tanto selvas, como vegetación riparia, vegetación secundaria e incluso árboles y arbustos aislados en pastizales. Consumen plantas de los géneros <i>Cecropia</i> , <i>Piper</i> y <i>Solanum</i> .	Perez-Torres y Ahumada, 2004

Anexo F. Definición rasgos funcionales basados en medidas morfométricas.

Medida Morfométrica	Tipo de rasgo (Luck <i>et al.</i> , 2010)			Literatura
	Efecto	Respuesta		
Peso (p)	x	x	Relacionado a la dieta, tipo de forrajeo, rango de hogar, tasa metabólica y longevidad.	Pacheco, Solari y Velazco, 2004; Cloutier y Thomas, 1992; Muñoz-Arango, 2001;
Envergadura (E) Desde la punta del ala derecha hasta la punta del ala izquierda	x	x	Relacionado con la capacidad de movimiento y uso de hábitats (puede indicar la capacidad de usar espacios abiertos o maniobrar en espacios cerrados).	Arrollo-Cabrales y Owen, 1997; Simmons y Voss, 1998; Giannini y Barquez, 2003; Soriano y Molinari, 1989;
Longitud mayor del cráneo (LMC) Del punto más posterior del occipucio a la parte más anterior de la maxila (excluyendo los incisivos).		x*	Relacionado a la dieta y tipo de forrajeo (puede tener influencia en el tamaño de frutos que puede consumir o dispersar)	Alvarez et al., 1991; Mantilla-Meluk y Baker, 2010; Mantilla-Meluk y Baker 2006; Albuja L y Gardner A, 2005; Velazco, 2005; Lassieur y Wilson, 1989;
Serie dental Superior (SDS) Desde el borde anterior de los caninos al borde posterior del M3		x*	Relacionado a la dieta y tipo de forrajeo (puede tener influencia en el tamaño de frutos que puede consumir o dispersar)	

*está relación no se especifica en Luck *et al.*, 2010, corresponde al criterio del autor.

Anexo G. Matriz de rasgos funcionales del ensamblaje de murciélagos presentes en tres tipos de hábitats del PNN SYA.

ESPECIE	T1	T2	T3	Fg	Nf	Sf	N	LMC	SDS	P	E
Ano_cau	0	1	0	0.5	0	0.1	0.4	21.1	7.9	8	259
Ano_geo	0	1	0	0.1	0	0.4	0.5	24.94	9.41	14	318
Car_bre	0	1	0	0.2	0	0.8	0	21.37	6.89	16.25	314.81
Car_per	0	0	1	0.2	0	0.8	0	22.9	7.95	18.50	318.06
Chi_sal	0	1	0	0	1	0	0	24.93	8.53	10	NA
Der_bog	0	1	0	0.1	0.8	0	0.1	18.36	6.3	15.10	306.76
Enc_har	0	1	0	0.1	0.9	0	0	21.12	7.3	16.96	298.4
Glo_sor	0	0	1	0.2	0	0.2	0.6	21.4	7.3	10	254
Lon_rob	0	1	0	0.1	0	0.1	0.8	29.6	10.4	8	322
Lon_aur	1	0	0	1	0	0	0	20.4	6.2	18	368
Mic_hir	1	0	0	0.8	0	0.2	0	24	9.2	14	315
Mic_sch	1	0	0	0.8	0	0.2	0	18.48	7.11	26	323
Mim_cre	1	0	0	0.8	0.2	0	0	20.8	7.8	15	354
Pla_alb	0	1	0	0	1	0	0	32.84	13.89	54.5	468.37
Pla_dor	0	1	0	0	1	0	0	27.20	10.62	24.61	342.01
Pla_hel	0	1	0	0	1	0	0	21.21	7.88	16	355
Stu_ara	0	1	0	0	0	1	0	28.8	8.8	57	452
Stu_ery	0	1	0	0	0	1	0	20.5	5.7	19	324
Stu_lil	0	0	1	0	0	1	0	22.09	6.61	21.62	310.43
Stu_lud	0	1	0	0	0	1	0	24.43	7.46	25.86	355.74
Vam_thy	0	1	0	0	1	0	0	18.4	5.96	10.83	239.75

Anexo H. Bibliografía utilizada para complementar los datos de los rasgos funcionales para el ensamblaje de murciélagos del PNN SYA.

ALBUJA L y A GARDNER. 2005. A New species of *Lonchophylla* Tomas (Chiroptera: Phyllostomidae) from Ecuador. *Proceedings of the biological society of washington*. 118(2): 442-449.

ARROLLO-CABRALES J y RD OWEN. 1997. *Enchistenes hartii*. *Mammalian Species*. No 546, pp 1-4

ALVAREZ J, MR WILLIG, JK JONES, WD WEBSTER. 1991. *Glossophaga soricina*. *Mammalian species*. No 379; pp1-7

BERNARD E y MB FENTON. 2007. Bats in a fragmented landscape: Species composition, diversity and habitat interactions in savannas of Santarem, Central Amazonia, Brazil. *Biological Conservation*. 134: 332 –343.

CLOUTIER D y DW THOMAS. 1992. *Carollia perspicillata*. *Mammalian Species*. No 417; pp 1-9

FARIA D Y BAUMGARTEN J. 2007. Shade cacao plantations (*Theobroma cacao*) and bat conservation in southern Bahia, Brazil *Biodiversity and Conservation*. 16:291–312. DOI 10.1007/s10531-005-8346-5

GALINDO-GONZALEZ J. 2004. Clasificación de los murciélagos de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, respecto a su respuesta a la fragmentación del hábitat. *Acta Zoológica Mexicana*. 20(2): 239-243.

GARCIA-MORALES R, L CHAPA-VARGAS, J GALINDO-GONZALEZ2 y EI BADANO. 2012. Seed dispersal among three different vegetation communities in the Huasteca region, Mexico, analyzed from bat feces. *Acta Chiropterologica*, 14(2): 357–367

GIANNINI N P y RM BARQUEZ. 2003. *Sturnira erythromus*. *Mammalian Species*. No 729. pp 1-5

LASSIEUR S y DE WILSON. 1989. *Lonchorhina aurita*. *Mammalian Species*. No 347, pp 1-4

LOU S y CL YURRITA 2005. Análisis de nicho alimentario en la comunidad de murciélagos frugívoros de Yaxha, Peten, Guatemala. *Acta Zoologica Mexicana (nueva serie)*. 21(1): 83-94

MANTILLA-MELUK y BAKER. 2010. New species of *Anoura* (Chiroptera: Phyllostomidae) from Colombia, with systematic remarks and notes on the distribution of the *A. geoffroyi* complex. *Occasional Papers Museum of Texas Tech University*. Number 292

MANTILLA-MELUK y BAKER 2006. Systematic of small *Anoura* (Chiroptera: Phyllostomidae) from Colombia, with description of a new species. *Occasional Papers Museum of Texas Tech University*. Number 261

MUÑOZ-ARANGO J. 2001. Murciélagos de Colombia: Sistemática, distribución, descripción, historia natural y ecología. Editorial Universidad de Antioquia.

PACHECO V, S SOLARI y P VELAZCO. 2004. A new species of *Carollia* (Chiroptera: Phyllostomidae) from the Andes of Peru and Bolivia. *Occasional Papers the Museum of Texas Tech University*. No 236

PÉREZ-TORRES J y JA AHUMADA. 2004. Murciélagos en bosques alto-andinos, fragmentados y continuos, en el sector occidental de la sabana de Bogotá (Colombia). Universitas Scientarium. Revista de la facultad de ciencias Pontificia Universidad Javeriana. 9: 33-46

SIMMONS NB y RS VOSS. 1998. The Mammals of Paracou, French Guiana: a Neotropical lowland rainforest fauna. Part 1 Bats. Bulletin of the American Museum of Natural History. 237:1-219

SORIANO PJ. 2000. Functional Structure of Bat Communities in Tropical Rainforests and Andean Cloud Forests. Ecotropicos 13(1):1-20.

SORIANO P Y J MOLINARI. 1989. *Sturnira aratathomasi*. Mammalian species 284: 1-4

VELAZCO PM. 2005. Morphological Phylogeny of the Bat Genus *Platyrrhinus* Saussure, 1860 (Chiroptera: Phyllostomidae) with the Description of Four New Species. Fieldiana Zoology. N° 105