

Diversidad taxonómica y funcional de murciélagos filostómidos (Chiroptera: Phyllostomidae) en el área de influencia del embalse Topocoro, Santander, Colombia

Telma Camila Forero Mantilla

Trabajo de Grado para Optar al Título de Bióloga

Director

Víctor Hugo Serrano Cardozo

Doctor en Ciencias Biológicas

Codirectora

Martha Patricia Ramírez Pinilla

Doctora en Ciencias Biológicas

Universidad Industrial de Santander

Facultad de Ciencias

Escuela de Biología

Bucaramanga

2025

Dedicatoria

Dedico este trabajo a mis padres, Martha Liliana y Juan Carlos, y a Edna y Nicolás. Gracias por confiar en mí y brindarme siempre todo su apoyo y motivación para seguir adelante.

A mis hermanas, Antonia y Guadalupe, por darme momentos de juegos y sonrisas que ayudaron a despejar mi mente.

A mi novio, Edinson, por estar siempre a mi lado apoyándome con paciencia y cariño.

A mis nonos, por su amor y sus mensajes de ánimo.

A mis amigos, Silvia, Yesid, Laura y Kiara, con quienes comparto lindos recuerdos en la universidad que hicieron más llevaderos los días de estudio.

Y a mis pequeños seres peluditos de cuatro patas, mis conejitas, perros y gatas, que con su compañía me dieron alegría en los momentos más difíciles.

Agradecimientos

Agradezco a mi director, Víctor Hugo Serrano, y a mi codirectora Martha Patricia Ramírez por brindarme su tiempo, por guiarme y por sus valiosas enseñanzas que hicieron posible la elaboración de este trabajo.

A mis compañeros de laboratorio, por su colaboración durante la fase de muestreo en campo y su apoyo durante las diferentes etapas de esta investigación.

Tabla de Contenido

	Pág.
Introducción	12
1. Objetivos	15
1.1 Objetivo General	15
1.2 Objetivos Específicos.....	15
2. Competencias	16
3. Metodología	17
3.1 Área de estudio	17
3.2 Toma de datos	19
3.2.1 Caracterización de la estructura del bosque.....	19
3.2.2 Muestreo de murciélagos	20
3.2.3 Rasgos funcionales.....	21
3.3. Análisis de datos	24
3.3.1 Análisis de diversidad taxonómica	24
3.3.2 Análisis de diversidad funcional	25
3.4 Estructura del bosque y su relación con la diversidad taxonómica y funcional	26
3.4.1 Análisis de correspondencia canónica (CCA)	26
3.4.1 Análisis RLQ y Cuatro Esquinas	26
4. Resultados	28
4.1 Características de la estructura del bosque	28

4.2 Diversidad taxonómica	29
4.2.1 Composición de especies	29
4.2.2 Diversidad alfa	32
4.2.3 Diversidad beta	36
4.3 Diversidad funcional	39
4.3.1 Diversidad funcional alfa	39
4.3.2 Diversidad funcional beta	42
4.4 Estructura del bosque y su relación con la diversidad taxonómica y funcional	44
4.4.1 Análisis de correspondencia canónica (CCA)	44
4.4.2 Análisis RLQ y análisis de la cuarta esquina	46
5. Discusión	50
5.1 Diversidad taxonómica	50
5.2 Diversidad funcional	54
5.3 Estructura del bosque y su relación con la diversidad taxonómica y funcional	57
6. Conclusiones	59
7. Recomendaciones	60
Referencias bibliográficas	61
Apéndices	74

Lista de Tablas

	Pág.
Tabla 1. Descripción de los rasgos funcionales seleccionados para estimar la diversidad funcional de murciélagos filostómidos en dos sitios con diferente cobertura vegetal ubicados en el área de influencia del embalse Topocoro	23
Tabla 2. Promedios de las distintas variables registradas en cada punto de muestreo para la caracterización de la estructura del bosque.....	29
Tabla 3. Valores de diversidad beta global calculados mediante el índice de disimilitud de Jaccard comparando entre las dos localidades y entre los puntos de muestreo de cada localidad	36
Tabla 4. Índices de diversidad funcional del ensamble de murciélagos filostómidos entre los puntos de muestreo cada una de las dos localidades	42

Lista de Figuras

	Pág.
Figura 1. Mapa del área de estudio; localidades El Ramo y La Chafarota	18
Figura 2. Representación gráfica que muestra la disposición de los cuadrantes (10 x 10 m) en cada punto de muestreo, donde se tomaron datos sobre la estructura del bosque.....	20
Figura 3. Imágenes de algunas especies de murciélagos de la familia Phyllostomidae registradas durante los muestreos.....	30
Figura 4. Curvas de rango-abundancia de las especies de murciélagos filostómidos registradas en las localidades de El Ramo y La Chafarota	31
Figura 5. Rarefacción y extrapolación de la diversidad de murciélagos filostómidos mediante números de Hill en las localidades de El Ramo y La Chafarota.....	32
Figura 6. Rarefacción y extrapolación de la diversidad de murciélagos filostómidos mediante números de Hill en los diferentes puntos de muestreo de la localidad de El Ramo	34
Figura 7. Rarefacción y extrapolación de la diversidad de murciélagos filostómidos mediante números de Hill en los diferentes puntos de muestreo de la localidad de La Chafarota	35
Figura 8. Valores de diversidad beta por pares calculados mediante el índice de disimilitud de Jaccard comparando entre los puntos de muestreo de la localidad de El Ramo.....	37
Figura 9. Valores de diversidad beta por pares calculados mediante el índice de disimilitud de Jaccard comparando entre los puntos de muestreo de la localidad de El Ramo.....	38
Figura 10. Gráfico de los cuatro índices de diversidad funcional del ensamble de murciélagos filostómidos entre El Ramo y La Chafarota	40

Figura 11. Gráfica de diversidad funcional beta del ensamble de murciélagos filostómidos entre El Ramo y La Chafarota	43
Figura 12. Análisis de correlación canónica (CCA) que ilustra la relación entre la abundancia de murciélagos filostómidos y las variables de la estructura de la vegetación registradas en cada punto de muestreo	45
Figura 13. Análisis RLQ mostrando las relaciones entre las variables de la estructura del bosque, los rasgos funcionales y la abundancia de especies	48
Figura 14. Análisis de la cuarta esquina de las relaciones individuales entre los rasgos funcionales y las variables ambientales (a) relacionando los ejes de la matriz ambiental R con los rasgos funcionales usando el modelo 4 (b) y los ejes de la matriz de rasgos Q con las variables de la estructura del bosque usando el modelo 2 (c).....	49

Lista de Apéndices

	pág.
Apéndice A. Abundancia de las especies de murciélagos de la familia Phyllostomidae registradas en las dos localidades muestreadas: La Chafarota y El Ramo.....	74
Apéndice B. Representación gráfica de la calidad de los espacios funcionales	75
Apéndice C. Ilustración de las correlaciones entre los ejes del análisis PCoA y los rasgos funcionales utilizados en el estudio	76
Apéndice D. Especímenes colectados en las dos localidades de muestreo	77

Resumen

Título: Diversidad taxonómica y funcional de murciélagos filostómidos (Chiroptera: Phyllostomidae) en el área de influencia del embalse Topocoro, Santander, Colombia*

Autor: Telma Camila Forero Mantilla**

Palabras Clave: Diversidad funcional, diversidad taxonómica, filostómidos, estructura del bosque.

Descripción: Los ecosistemas han sido profundamente transformados por actividades humanas como la intensificación agrícola, la urbanización y la construcción de grandes infraestructuras, entre ellas las centrales hidroeléctricas. Estas alteraciones generan efectos ambientales negativos, como la fragmentación o reducción de hábitats, que afectan especialmente a especies sensibles como los murciélagos filostómidos, los cuales desempeñan funciones ecológicas clave. El objetivo de este estudio fue evaluar la diversidad taxonómica y funcional de murciélagos filostómidos en dos sitios con diferente estructura de bosque, ubicados en el área de influencia del embalse Topocoro, en Santander (Colombia), una región caracterizada por una alta perturbación antrópica. Se realizaron muestreos en bosques secundarios y fragmentados, registrando tanto las especies presentes como sus rasgos morfométricos y de historia de vida. A partir de estos datos, se calcularon índices de diversidad taxonómica y funcional, y se analizaron las relaciones entre la abundancia, los rasgos funcionales y las variables estructurales del bosque mediante análisis de correspondencia canónica (CCA) y análisis de coinerencia (RLQ). En total, se registraron 334 individuos pertenecientes a 19 especies de murciélagos filostómidos. En el sitio de El Ramo, caracterizado por una vegetación más heterogénea y presencia de cultivos, predominaron especies frugívoras y nectarívoras. En cambio, en La Chafarota, donde el bosque está más conservado, se identificaron algunas especies insectívoras. Los resultados mostraron mayor riqueza y diversidad taxonómica y funcional en El Ramo, mientras que en La Chafarota se observó una mayor equitatividad funcional. Aunque se identificaron ciertas asociaciones entre la composición de especies, los rasgos funcionales y la estructura del bosque, los análisis estadísticos no arrojaron resultados significativos. Esto podría explicarse por las respuestas específicas de cada especie frente a la perturbación, o por la escala en la que se realizaron los análisis.

* Trabajo de Grado

** Facultad de Ciencias. Escuela de Biología. Director: Víctor Hugo Serrano Cardozo. PhD. Codirectora: Martha Patricia Ramírez Pinilla. PhD.

Abstract

Title: Taxonomic and functional diversity of phyllostomid bats in the area of influence of the Topocoro reservoir, Santander, Colombia*

Author(s): Telma Camila Forero Mantilla**

Key Words: Functional diversity, taxonomic diversity, phyllostomids, forest structure.

Description: Ecosystems have been transformed by human activities such as agricultural intensification, urbanization and the construction of large-scale infrastructure including hydroelectric power plants. These modifications produce adverse environmental effects that lead to the fragmentation or reduction of habitats, affecting sensitive species such as phyllostomid bats that perform important ecological functions. The objective of this study was to evaluate the taxonomic and functional diversity of phyllostomid in two sites with different forest structures, located in the area of influence of the Topocoro reservoir in Santander (Colombia), a region characterized by high anthropogenic disturbances. Sampling was conducted in secondary and fragmented forests, recording both the species and their morphometric and life history traits. From this data, taxonomic and functional diversity indices were calculated, and the relationships between abundance, functional traits and forest structure variables were analyzed using canonical correspondence analysis (CCA) and coinertia analysis (RLQ). A total of 334 individuals and 19 species of phyllostomid bats were recorded. In El Ramo site, characterized by more heterogeneous vegetation and the presence of crops, frugivorous and nectarivorous species predominated. In contrast, in La Chafarota site, where the forest is conserved, some insectivorous species were found. The results showed higher taxonomic and functional richness and diversity in El Ramo, while higher functional evenness was observed in La Chafarota. Although certain associations between species composition, functional traits and forest structure were identified, statistical analyses did not yield significant results. This could be explained by the species-specific responses to disturbance or by the scale at which the analyses were conducted.

* Degree Work

** Science Faculty. School of Biology. Director. Víctor Hugo Serrano Cardozo, PhD. Codirector: Martha Patricia Ramírez Pinilla, PhD.

Introducción

Cuantificar la biodiversidad no es una tarea sencilla debido a la amplitud y complejidad de su concepto. Esta se ha evaluado en diferentes niveles: la diversidad alfa, que representa la cantidad de especies en una comunidad (Whittaker, 1972); la diversidad gamma, que corresponde a la riqueza de especies en una región, conformada por varias comunidades biológicas y la diversidad beta, que es la variación en la composición de especies entre diferentes comunidades (Baselga y Gómez-Rodríguez, 2019). Sin embargo, autores como Córdova-Tapia y Zambrano (2015) destacan la importancia de analizar la biodiversidad a partir de los rasgos fenotípicos y comportamentales de las especies presentes en una comunidad, a través del enfoque de diversidad funcional. Estos rasgos, medibles a nivel individual, se relacionan con el desempeño de los organismos y resultan importantes para comprender la relación entre la diversidad, la estructura de las comunidades y las dinámicas de los ecosistemas.

El enfoque funcional, además de complementar los estudios centrados en la diversidad taxonómica, la cual se refiere al número de especies en una comunidad y su abundancia relativa (Moore, 2013), ha sido útil en áreas como la biogeografía, la evolución, la biología de la conservación, la macroecología y la ecología de las comunidades. Su uso ha permitido estimar patrones de biodiversidad a nivel de ensamblajes y comprender su relación con variables ambientales, principalmente frente a cambios ambientales rápidos (Froidevaux et al., 2023), como aquellos ocasionados por las actividades antropogénicas.

En las últimas décadas, los ecosistemas han presentado cambios debido al aumento de las poblaciones humanas, la intensificación de la agricultura, la transformación de bosques en pastizales para ganadería, la urbanización y la construcción de infraestructuras como centrales hidroeléctricas (García-García y Santos-Moreno, 2014; Rahman et al., 2022; Ramírez-Mejía et al.,

2020; Rodríguez-Eraso et al., 2013). Las actividades antrópicas, además de generar efectos ambientales adversos como la producción de gases de efecto invernadero o la erosión del suelo, resultan en la fragmentación o reducción de hábitats, lo que puede llevar a la pérdida de la biodiversidad (Fahrig, 2003; Gonçalves et al., 2017). Estas modificaciones afectan a las especies que son sensibles a variaciones en las características del entorno, como los murciélagos, que tienen un papel importante en la dinámica de los ecosistemas al realizar diversos procesos como la dispersión de semillas, la polinización y el control de plagas (Kasso y Balakrishnan, 2013).

En el neotrópico se encuentra la familia de quirópteros que destaca por tener el mayor número de especies y una amplia variedad ecológica, la familia Phyllostomidae. Este taxón es un excelente modelo para realizar estudios sobre los efectos de las actividades humanas en las poblaciones naturales, ya que tienen un extenso rango de distribución, una gran cantidad de especies, una diversificación ecológica considerable y utilizan una amplia variedad de recursos alimenticios (García-García y Santos-Moreno, 2014; Meyer y Kalko, 2008). Los estudios sobre la fragmentación del paisaje provocada por la deforestación han demostrado consecuencias negativas, como la disminución en la riqueza de especies, y la pérdida de rasgos funcionales en las comunidades biológicas (Farneda et al., 2015; 2020; García-Morales et al., 2016).

Sin embargo, es importante tener en cuenta que las modificaciones en el paisaje no afectan a todas las especies de la misma manera, debido a las diferencias en sus características morfológicas y en sus estrategias alimenticias. Por ejemplo, las especies animalívoras son más sensibles a la fragmentación ya que suelen tener mayor especialización en su dieta, mientras que las especies fitófagas son más tolerantes a los cambios en el paisaje, debido a su capacidad de desplazarse mayores distancias y alimentarse de frutos de distintos árboles (Farneda et al., 2015; Ramírez-Mejía et al., 2020).

Considerando la relevancia de estudiar la biodiversidad a partir de los rasgos funcionales de los organismos en conjunto con la diversidad taxonómica, así como la importancia de los murciélagos filostómidos como un modelo clave en estudios ecológicos sobre los efectos de las actividades humanas en los ecosistemas, el objetivo de esta pasantía de investigación es comparar la diversidad taxonómica y funcional de murciélagos filostómidos en dos sitios con diferente estructura del bosque en el área de influencia del embalse Topocoro en Santander, Colombia. Esto se hará mediante la evaluación de la diversidad alfa (riqueza de especies a nivel local) y beta (diferencia en la composición de especies entre comunidades), junto con la medición de rasgos morfométricos y de historia de vida, los cuales serán asociados a las variables de la estructura del bosque en cada sitio de muestreo. Esto permitirá comprender cómo los cambios en el uso del suelo y de la cobertura vegetal pueden afectar los ensamblajes de murciélagos y cómo estos responden frente a dichas perturbaciones.

1. Objetivos

1.1 Objetivo General

Evaluar la diversidad taxonómica y funcional de murciélagos filostómidos asociados a dos sitios con diferente estructura del bosque, ubicados en el área de influencia del embalse Topocoro en Santander, Colombia.

1.2 Objetivos Específicos

Caracterizar la estructura del bosque en cada uno de los puntos de muestreo.

Evaluar la diversidad alfa y beta de murciélagos filostómidos en cada sitio de muestreo.

Determinar la diversidad funcional de los murciélagos filostómidos encontrados en los sitios de muestreo.

Establecer la relación entre la diversidad taxonómica y funcional con la estructura del bosque.

2. Competencias

Emplea técnicas para el muestreo, la toma de datos y la identificación taxonómica de especies de murciélagos.

Aplica de manera adecuada análisis estadísticos mediante el uso de software, para evaluar la diversidad taxonómica y funcional de murciélagos presentes en el lugar de estudio.

Interpreta de forma acertada y otorga un significado biológico a los resultados de los análisis realizados.

Escribe un informe final de manera clara y concisa con la información obtenida sobre la diversidad taxonómica y funcional de murciélagos, siguiendo el formato establecido por la universidad.

3. Metodología

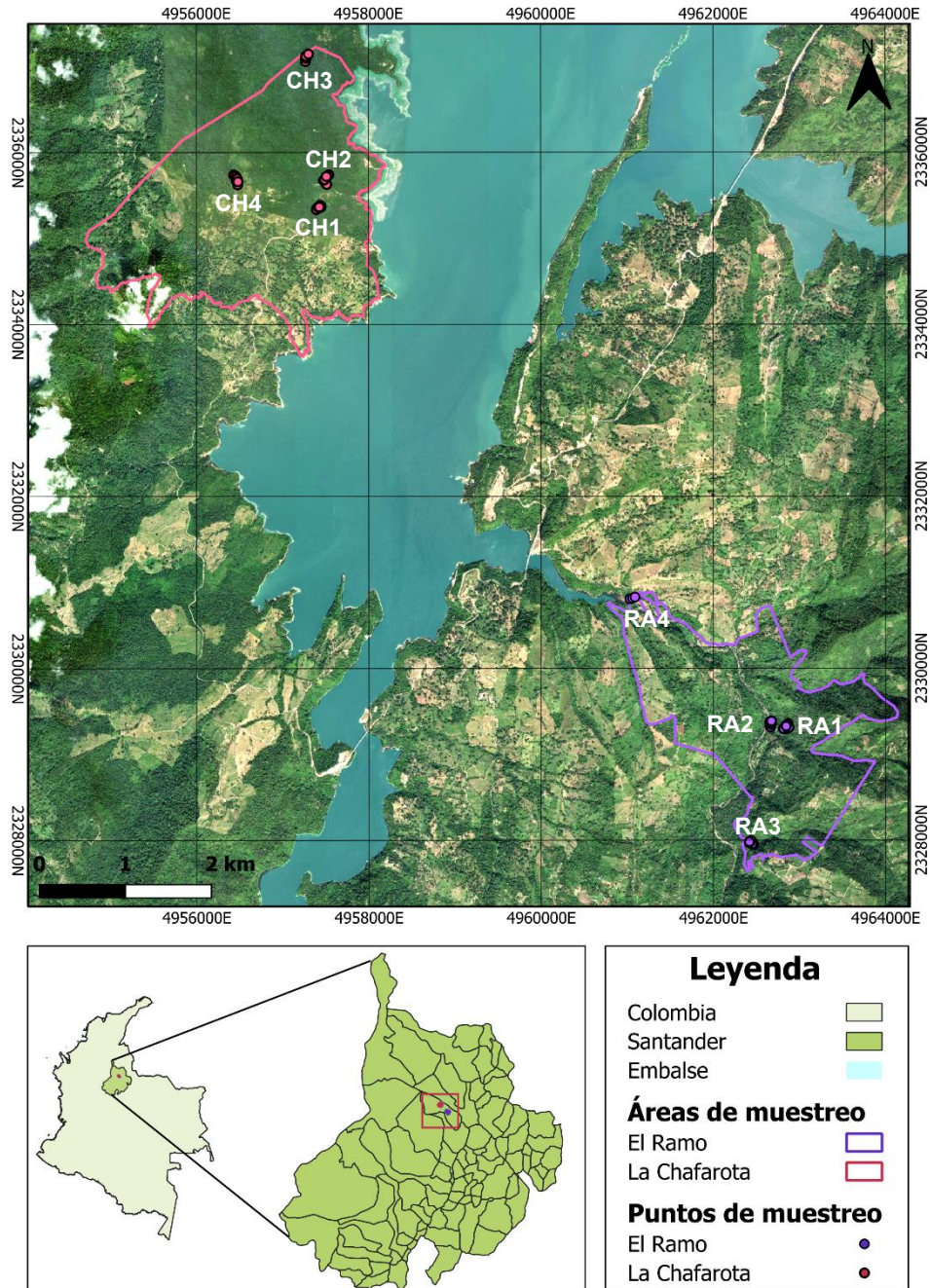
3.1 Área de estudio

La central Hidroeléctrica Sogamoso se ubica en la zona donde se entrelazan el cañón del río Sogamoso con la Serranía de la Paz en el departamento de Santander. Su embalse, conocido como Topocoro, tiene una extensión de 7.000 hectáreas y se encuentra en jurisdicción de los municipios de Betulia, Girón, Zapatoca, Los Santos y San Vicente de Chucurí (ISAGEN, 2023).

Este estudio se llevó a cabo utilizando la información recolectada en dos zonas cercanas al embalse (Figura 1) durante los monitoreos de fauna silvestre realizados por el Grupo de Estudios en Biodiversidad (GEBIO), durante el transcurso del año 2023. La primera localidad estudiada corresponde a la cuenca de la quebrada El Ramo y zonas aledañas en la vereda Peña Morada del municipio de Betulia en el margen oriental del embalse, lugar en donde predominan los sistemas silvopastoriles y agroforestales que albergan cultivos de cítricos, plátano, cacao y aguacate, además de algunas áreas con relictos de bosque secundario. La segunda localidad corresponde a la cuenca de la quebrada La Chafarota, situada al margen occidental del embalse entre las veredas Altamira y Sogamoso del municipio de Betulia. Esta localidad se caracteriza por la presencia del bosque ripario asociado a la quebrada y por tener un mayor estado de conservación, en donde prevalecen los fragmentos de bosque secundario denso con una altura considerable (15 m), algunos cultivos de cacao, pastizales con árboles dispersos y potreros abandonados (GEBIO, 2023). La distancia mínima entre los bordes de las dos localidades es de aproximadamente 4.5 km.

Figura 1

Mapa del área de estudio; localidades El Ramo y La Chafarota



Nota: En el mapa se muestran las dos localidades con sus respectivos puntos de muestreo. RA = El Ramo y CH = La Chafarota

Ambos sitios se encuentran en una región con un clima cálido y semihúmedo con lluvias que se distribuyen en un patrón bimodal, presentando dos temporadas lluviosas y dos temporadas secas. La primera temporada de lluvias ocurre entre los meses de marzo y mayo mientras que la segunda temporada transcurre entre octubre y noviembre. En cuanto a las temporadas secas, la principal ocurre de diciembre a febrero, mientras que una segunda temporada se presenta entre junio y agosto (IDEAM, 2023). La temperatura media anual en la localidad de El Ramo es de 24.5°C y la precipitación total anual es de 1751 mm, mientras que, en La Chafarota, la temperatura promedio es 25.2 °C y la precipitación total anual alcanza los 1944 mm (Karger et al., 2017).

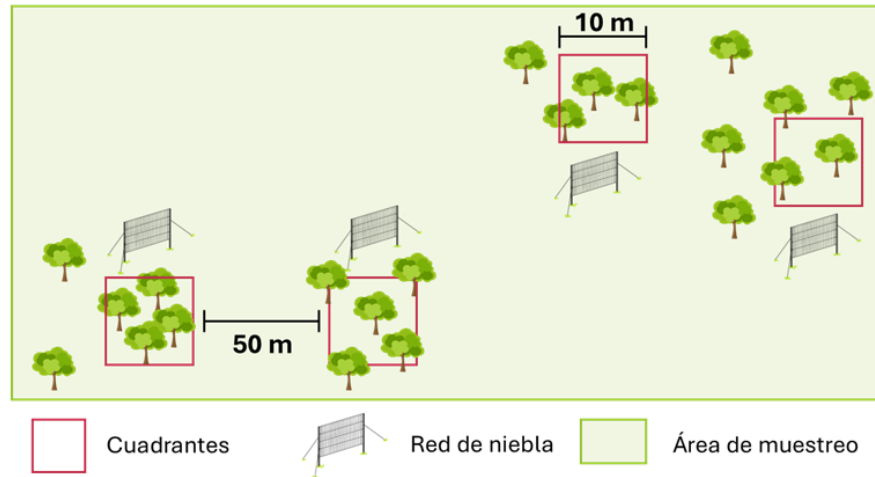
3.2 Toma de datos

3.2.1 Caracterización de la estructura del bosque

La estructura de la vegetación se caracterizó de acuerdo con la metodología propuesta por Mendes et al. (2017) realizando algunas adaptaciones. En ambas localidades se establecieron cuatro puntos de muestreo: RA1, RA2, RA3 Y RA4 en El Ramo y CH1, CH2, CH3 y CH4 en la Chafarota. En cada uno de estos puntos se instalaron redes de niebla y, cerca de cada red, se delimitó un cuadrante de 10 m x 10 m (Figura 2). Dentro de cada cuadrante se midió el diámetro a la altura del pecho (DAP) de los árboles utilizando una cinta métrica, se estimó su altura y se contó el número de árboles con un DAP superior a los 10 cm. Adicionalmente, en el centro de cada cuadrante se evaluó el porcentaje de cobertura del dosel mediante la aplicación Canopeo (Patrignani y Ochsner, 2015) la cual procesó las imágenes de la cobertura capturadas con un lente ojo de pez.

Figura 2

Representación gráfica que muestra la disposición de los cuadrantes (10 x 10 m) en cada punto de muestreo, donde se tomaron datos sobre la estructura del bosque.



3.2.2 Muestreo de murciélagos

La metodología que se utilizó para el muestreo de los murciélagos fue la siguiente: en las dos localidades de muestreo, El Ramo y La Chafarota, se establecieron cuatro puntos de muestreo en cada una. Posteriormente, en cada punto de muestreo, se instalaron a nivel de suelo, entre 2 y 6 redes de niebla (12 x 2.5 m) separadas por al menos 50 metros, con el objetivo de abarcar los distintos microhábitats y coberturas vegetales presentes. Las redes fueron revisadas cada 15 a 20 minutos durante un periodo de 5 horas, entre las 17:30 y las 22:30. Ambas localidades fueron muestreadas en las temporadas de lluvias y de sequía. En La Chafarota, el muestreo se realizó en agosto y diciembre (temporada seca) y en noviembre (temporada de lluvias), mientras que en El Ramo se llevó a cabo en agosto (temporada seca) y mayo (temporada de lluvias).

Los murciélagos capturados pertenecientes a la familia Phyllostomidae se pusieron en bolsas de tela, y posteriormente, a cada individuo se le registraron datos de peso y sexo, además

de algunas medidas morfométricas: longitud total (LT), longitud del antebrazo (AB), longitud de la pata (LP), longitud de la oreja (LO) y longitud del trago (LTr), necesarias para la identificación taxonómica, la cual se realizó utilizando la “Clave de identificación de los murciélagos neotropicales” de Díaz et al. (2021). El peso fue medido con balanzas de resorte (PESOLA LightLine, 100 y 500 g) y las medidas morfométricas con un calibrador de dial (SPI, 150 mm). Adicionalmente, antes de ser liberado, a cada individuo se le realizó una marca en la parte posterior del mesopatagio con un tatuador de orejas de conejo, la cual consistió en una combinación numérica de dos dígitos únicos de cada localidad, con el propósito de evitar el recuento que podría afectar la medición de la abundancia.

A los individuos que no pudieron ser identificados en campo, se les realizó el procedimiento de eutanasia mediante inyección cardíaca de lidocaína al 2% y se prepararon como especímenes de colección siguiendo el protocolo de piel rellena descrito por Nagorsen y Peterson (1980). Además, se conservaron el cráneo y tejidos (corazón, hígado y músculo) en viales con etanol 96% para la colección de tejidos. Los ejemplares y los viales fueron depositados en la Colección Mastozoológica de la Universidad Industrial de Santander. Estos especímenes fueron colectados durante el convenio con ISAGEN, titulado “Monitoreo de la Fauna terrestre existente en la franja de protección del embalse de la Central Hidroeléctrica Sogamoso y áreas de reserva protectora y compensación” realizado por parte del Grupo de Estudios en Biodiversidad (GEBIO), y durante la salida de campo de la asignatura de Métodos en análisis de poblaciones de vertebrados.

3.2.3 Rasgos funcionales

Los rasgos funcionales fueron seleccionados siguiendo la metodología de (Cisneros et al. (2015), teniendo en cuenta que estos rasgos debían ser medibles a nivel de individuo y estar

relacionados de forma directa con alguna función ecológica (Violle et al., 2007). Se eligieron en total nueve rasgos funcionales, de los cuales dos son categóricos y siete son morfométricos. Los rasgos categóricos están relacionados con la historia de vida: la dieta y la estratificación vertical. Estos fueron obtenidos a partir de la literatura (Carvalho et al., 2021; Presley et al., 2018).

En cuanto a los rasgos morfométricos, dos están relacionados con el tamaño corporal: el peso y la longitud del antebrazo, los cuales fueron medidos directamente en murciélagos filostómidos capturados en campo. Tres rasgos están relacionados con medidas craneales: la longitud del cráneo, la longitud de la fila de dientes y el ancho del paladar (Castillo-Figueroa y Pérez-Torres, 2018; Gómez-Ortiz y Moreno, 2017). Estos fueron obtenidos a partir de medidas tomadas con un calibrador de dial, a los cráneos de especímenes que se encuentran en la Colección de Mamíferos del Museo de Historia Natural de la Universidad Industrial de Santander.

Finalmente, se incluyeron dos rasgos asociados a las alas y características de vuelo: la relación aspecto del ala y la carga alar. Para obtenerlos, algunos individuos fueron colocados en posición ventral sobre una hoja de papel milimétrico y se les tomó una fotografía que luego fue procesada con el programa ImageJ (Schneider et al., 2012), con el cual se calculó el área del ala. La carga alar se determinó dividiendo el producto del peso del individuo y la aceleración de la gravedad (9.8 m/s^2) entre el área alar, mientras que la relación de aspecto se obtuvo dividiendo el cuadrado de la envergadura entre el área alar (Norberg y Rayner, 1987). Además, los datos completos de morfología alar de algunas especies también fueron obtenidos de este estudio.

En la tabla 1 se presenta información detallada sobre cada rasgo seleccionado, destacando su posible relación con el funcionamiento del ecosistema. Esta información se basa en los trabajos de (Gómez-Ortiz y Moreno, 2017) y (Castillo-Figueroa y Pérez-Torres, 2018).

Tabla 1

Descripción de los rasgos funcionales seleccionados para estimar la diversidad funcional de murciélagos filostómidos en dos sitios con diferente cobertura vegetal ubicados en el área de influencia del embalse Topocoro.

Tipo de rasgo	Complejo	Rasgo	Escala	Atributo	Justificación ecológica
Morfométrico	Tamaño corporal	Peso	Continua	Gramos (g)	Relacionado con la demanda de recursos tróficos, consumo energético y flujo de energía entre niveles tróficos.
		Longitud del antebrazo	Continua	Milímetros (mm)	Relacionado con la disponibilidad, el tamaño y la cantidad de recursos alimenticios que pueden obtener.
	Cráneo	Longitud del cráneo	Continua	Milímetros (mm)	Asociados con la fuerza de mordida y el uso de recursos alimenticios.
		Longitud de la fila de dientes	Continua	Milímetros (mm)	
		Ancho del paladar	Continua	Milímetros (mm)	
	Alas	Carga alar	Continua	Kg / m ²	Relacionado con la velocidad del vuelo y la capacidad de llevar ítems durante el vuelo (ej.: frutos pequeños).
		Relación aspecto del ala	Continua	Adimensional (numérico)	Relacionado con la velocidad y eficiencia de vuelo.
		Dieta	Categórica	Frugívoro, nectarívoro, hematófago, carnívoro y omnívoro	Asociado con procesos como polinización, dispersión de semillas y el control natural de

Historia de vida				poblaciones y plagas (ej.: insectívoros).
	Estratificación vertical	Categórica	Sin preferencia, dosel y sotobosque	Asociado con la demanda de recursos tróficos y espaciales, protección de crías, refugios y sitios de descanso.

3.3. Análisis de datos

3.3.1 Análisis de diversidad taxonómica

Todos los análisis de diversidad taxonómica se realizaron empleando diferentes librerías del software R (versión 4.4.1; R Core Team, 2024) a través de la interfaz gráfica de RStudio (versión 2024.4.2.7648; Posit Team, 2024).

Con los datos recolectados en campo, se determinó la abundancia relativa de cada especie de murciélago. Esto se logró dividiendo el número de individuos de cada especie por el total de individuos presentes de todas las especies en cada localidad. Utilizando las abundancias relativas calculadas, se generaron gráficos de curvas de rango-abundancia con la librería “ggplot2” (Wickham, 2016).

Para evaluar la diversidad alfa, se construyeron matrices de abundancia para cada sitio y punto de muestreo. En estas matrices, las columnas representaban los sitios o puntos de muestreo y las filas, las especies con sus respectivas abundancias. Se utilizó la librería “iNEXT” (Chao et al., 2014, 2016) para llevar a cabo los análisis, la cual permite realizar curvas de rarefacción y extrapolación para estimar la diversidad de especies mediante el uso de números de Hill (Jost, 2007) los cuales se centran en la riqueza de especies ($q=0$), que cuenta las especies diferentes que hay en un ensamblaje sin importar su abundancia relativa; el potencial de entropía de Shannon

($q=1$), interpretado como el número efectivo de especies comunes en el ensamblaje; y la diversidad de Simpson ($q=2$), que representa el número efectivo de especies dominantes dentro del ensamblaje y representa la equidad (Chao et al., 2016).

Los análisis de diversidad beta entre localidades y puntos de muestreo se llevaron a cabo con la librería “betapart” (Baselga y Orme, 2012) utilizando el índice de disimilitud de Jaccard (Jaccard 1912; Baselga, 2012). Dado que la diversidad beta (β JAC) refleja tanto el reemplazo de especies entre sitios (recambio) como las diferencias en riqueza de especies de un lugar a otro (anidamiento), se calcularon sus 2 componentes: el recambio espacial (β JTU) y el anidamiento de especies o diferencia en la riqueza entre dos sitios (β JNE)(Baselga, 2012).

3.3.2 Análisis de diversidad funcional

Los datos obtenidos tras la medición de los rasgos funcionales se analizaron utilizando el paquete mFD del software R (versión 4.4.1; R Core Team, 2024) a través de la interfaz gráfica de RStudio (versión 2024.4.2.7648; Posit Team, 2024), el cual permite determinar la diversidad funcional mediante distintos índices que evalúan la distribución y la dominancia de especies en un espacio funcional (Magneville et al., 2022). Para poder realizar este análisis, se construyeron tres matrices: una matriz de abundancia, una segunda matriz con las especies y sus rasgos funcionales y otra matriz con los rasgos funcionales donde se especificó de que tipo son (categóricos o continuos). Luego de obtener las matrices, se calculó la disimilitud entre pares de especies utilizando una métrica denominada distancia de Gower (Gower, 1971), adecuada para variables de distinto tipo, ya sean ordinales, categóricas o continuas (Maire et al., 2015). Posteriormente, se realizó un análisis de coordenadas principales (PCoA) para evaluar la calidad de los datos, así como para construir un espacio multidimensional donde fueron evaluados los índices de diversidad

(Mouchet et al., 2010). Los índices evaluados fueron los siguientes: riqueza funcional (FRic), equitatividad funcional (FEve), divergencia funcional (FDiv) y especialización funcional (FSpe) (Mouillot et al., 2013).

3.4 Estructura del bosque y su relación con la diversidad taxonómica y funcional

3.4.1 Análisis de correspondencia canónica (CCA)

Se llevó a cabo un análisis de correspondencia canónica (CCA) utilizando el paquete VEGAN (Oksanen et al., 2025) en Rstudio (versión 2024.4.2.7648; Posit Team, 2024), con el objetivo de explorar la relación entre las variables asociadas a la vegetación en cada punto de muestreo (variables explicativas) y la abundancia de murciélagos filostómidos encontrados en los puntos de muestreo (variable de respuesta) de las dos localidades. Para ello, se usaron dos matrices: en la primera, las filas representaban los puntos de muestreo y las columnas las variables asociadas a la vegetación; en la segunda matriz, las filas correspondían a los puntos de muestreo, mientras que las columnas representaban la abundancia de las especies registradas. Ambas matrices fueron estandarizadas mediante la transformación de Hellinger.

Este análisis multivariado permite comprender la estructura de la comunidad de murciélagos al identificar patrones de variación en la composición de especies explicados por variables ambientales (Ter Braak, 1986).

3.4.1 Análisis RLQ y Cuatro Esquinas

Utilizando el paquete ade4 (Dray y Legendre, 2008) del software R (versión 4.4.1; R Core Team, 2024) a través de la interfaz gráfica de RStudio (versión 2024.4.2.7648; Posit Team, 2024), se realizó un análisis de ordenación RLQ (Dolédec et al., 1996) con el objetivo de evaluar las

relaciones entre los rasgos funcionales de las especies y las variables de la vegetación, mediados por la abundancia de especies (Dray et al., 2014). Este análisis se basó en tres matrices: una matriz que corresponde a las características ambientales (R), una matriz de abundancia de especies por punto de muestreo (L) y una matriz de rasgos funcionales (Q). Para construir el análisis RLQ el cual analiza de manera conjunta las tres matrices, a la matriz L se le realizó un análisis de correspondencia (CA), a las matrices R se le hizo un análisis de componentes principales (PCA) y la matriz Q se le realizó un análisis de componentes principales de Hill-Smith el cual combina variables numéricas y categóricas (Hill and Smith, 1976). Para evaluar la significancia global del análisis, se realizó una prueba de permutación (*randtest*) y el estadístico S_{RLQ} (Dray y Legendre, 2008) usando el modelo 6 por defecto y aplicando 49999 permutaciones (Dray et al., 2014).

Posteriormente, se llevó a cabo un análisis de la cuarta esquina (Legendre et al., 1997) con el fin de evaluar la significancia de las asociaciones entre las variables de la vegetación y los rasgos funcionales de las especies, considerando su abundancia en los puntos de muestreo. Así mismo, se realizaron pruebas por ejes para evaluar las asociaciones entre los ejes del análisis con la matriz de rasgos funcionales y la matriz de las variables ambientales (Dray et al., 2014). Siguiendo lo propuesto (Dray et al., 2014), se aplicaron 49999 permutaciones y se utilizó la corrección FDR (False Discovery Rate) para el control de errores múltiples (Benjamini y Hochberg, 1995). El análisis se basó en el modelo 6 (Ter Braak et al., 2012), el cual combina el modelo 2, que asume que la distribución de las especies de un ensamblaje depende de las características ambientales del sitio en el que se encuentran, y el modelo 4 que plantea que la composición de especies está influenciada por los rasgos funcionales que poseen (Legendre et al., 1997).

4. Resultados

4.1 Características de la estructura del bosque

Según los datos registrados de las distintas variables de la estructura del bosque medidas en cada punto de muestreo en las dos localidades, La Chafarota presentó el mayor número de árboles, el mayor porcentaje de cobertura de dosel y árboles de mayor altura. En esta localidad, los puntos CH1 a CH3 se ubicaron a lo largo de un sendero de bosque fragmentado con vegetación secundaria en proceso de recuperación: CH1 estaba próximo al borde del bosque, sobre un camino de pastos arbolados con vegetación alta y hojarasca, mientras que CH2 y CH3 se encontraban más hacia el interior del bosque. El punto CH4 se localizaba en un segundo sendero, en una zona más elevada y poco transitada, también con presencia de bosque fragmentado y vegetación secundaria alta. En contraste, la estructura del bosque en El Ramo se caracterizó por tener árboles con un mayor diámetro a la altura del pecho (DAP) (Tabla 2). En esta localidad, el punto RA1 correspondía a una zona con mosaico de cultivos y espacios naturales. El punto RA2 se encontraba también en zona de cultivos y espacios naturales con un cultivo de aguacate próximo a una quebrada. El punto RA3 se ubicaba en un bosque de galería y ripario con vegetación alta, cercano una quebrada, mientras que el punto RA4 estaba en una zona de bosque de galería y ripario con vegetación baja, próxima a un río.

Tabla 2

Promedios de las distintas variables registradas en cada punto de muestreo para la caracterización de la estructura del bosque.

Localidad	Punto de muestreo	Número de árboles	Altura (cm)	DAP (cm)	Cobertura (%)
El Ramo	RA1	16	611	46.13	9.76
	RA2	8	1040	72.92	2.1
	RA3	17	1109	59.19	12.8
	RA4	19	1372	39.51	7.82
La Chafarota	CH1	19	1294	42.89	7.25
	CH2	27	1082	38.8	9.37
	CH3	19	1062	38.47	9.63
	CH4	19	1232	37.12	9.8

4.2 Diversidad taxonómica

4.2.1 Composición de especies

En este estudio se registraron en total 334 individuos de murciélagos de la familia Phyllostomidae distribuidos en siete subfamilias (Carollinae, Desmodontinae, Glossophaginae, Lonchophyllinae, Lonchorhininae, Phyllostominae y Stenodermatinae) y 19 especies (apéndice A). Estos murciélagos representan cinco gremios alimenticios: frugívoros, nectarívoros, insectívoros, omnívoros y hematófagos. La especie más abundante en ambas localidades fue *Carollia perspicillata* (Figura 3b), con un total de 116 registros, mientras que solo hubo un registro de *Lonchorhina aurita* (Figura 3f).

Figura 3

Imágenes de algunas especies de murciélagos de la familia Phyllostomidae registradas durante los muestreos. a) Carollia castanea; b) Carollia perspicillata con cría; c) Gardnerycteris crenulatum; d) Glossophaga soricina; e) Micronycteris microtis; f) Lonchorhina aurita; g) Sturnira lilium; h) Vampyressa thuyone.



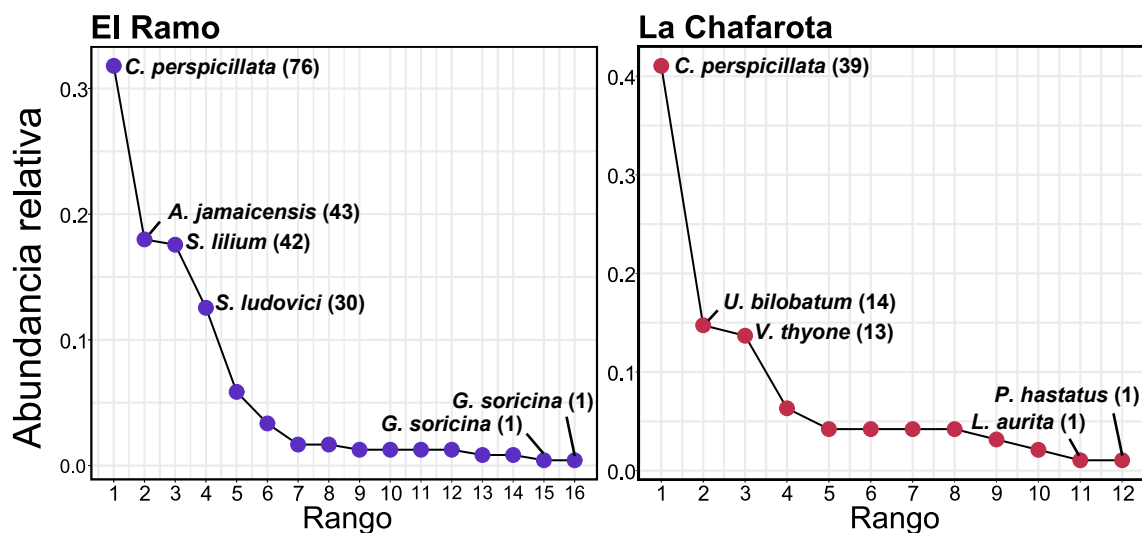
La localidad de El Ramo presentó la mayor abundancia y riqueza de murciélagos con un total de 239 individuos y 16 especies que pertenecen a cuatro gremios alimenticios: frugívoros, nectarívoros, omnívoros y hematófagos. Las especies más abundantes fueron: *Carollia perspicillata*; con 76 individuos; *Artibeus jamaicensis*, con 43; *Sturnira lilium*, con 42; *Sturnira ludovici* con, 30; y *Carollia castanea*; con 14 (Figura 4). Por el contrario, las especies menos abundantes fueron *Artibeus lituratus* y *Glossophaga soricina*, con un solo registro cada una. Además, siete especies se registraron únicamente en esta localidad: *Desmodus rotundus* (especie

hematófaga), *Choeroniscus godmani*, *Lonchophylla robusta*, *Phyllostomus discolor*, *Artibeus obscurus*, *Dermanura anderseni* y *Sturnira ludovici* (Figura 4).

En La Chafarota se registraron 95 individuos y 12 especies pertenecientes a cuatro gremios alimenticios: frugívoros, nectarívoros, insectívoros, omnívoros. Las especies más abundantes en esta localidad fueron *Carollia perspicillata*, con 39 individuos; *Uroderma bilobatum*, con 14; *Vampyressa thylene*, con 13; y *Carollia castanea*, con 6 individuos (Figura 4). Las especies menos abundantes, con un solo individuo registrado, fueron *Phyllostomus hastatus* y *Lonchorhina aurita*. Además, tres especies insectívoras se registraron únicamente en esta localidad: *Lonchorhina aurita*, *Micronycteris microtis* y *Gardnerycteris crenulatum* (Figura 4).

Figura 4

Curvas de rango-abundancia de las especies de murciélagos filostómidos registradas en las localidades de El Ramo y La Chafarota



Nota: En las gráficas se muestran las especies más abundantes en cada localidad, junto con el número de individuos registrados y las especies representadas por un solo individuo.

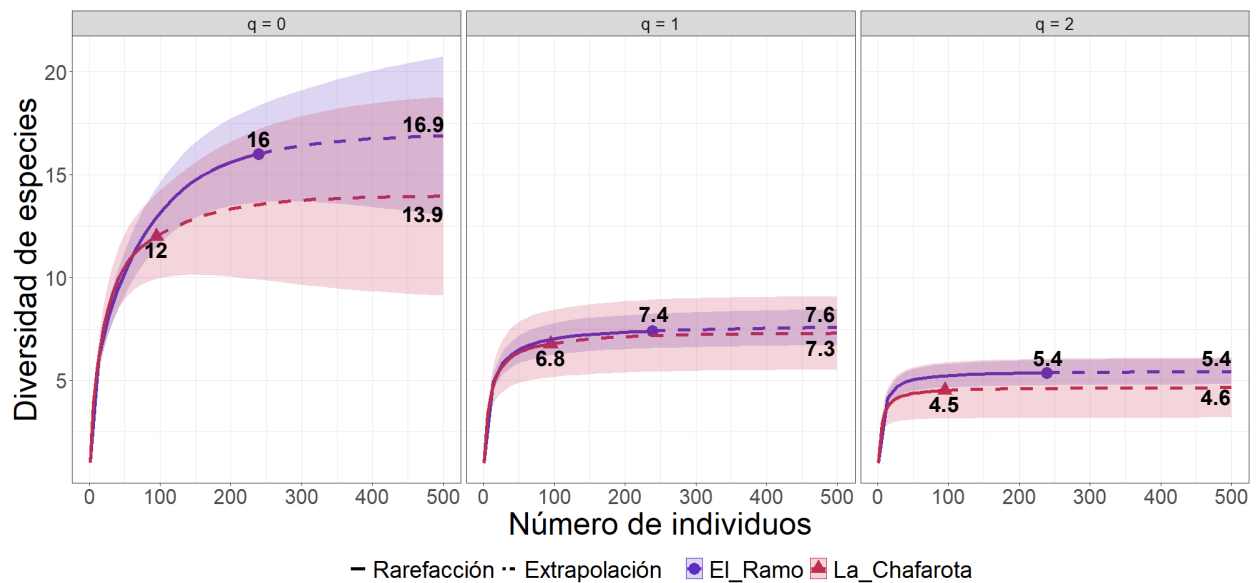
4.2.2 Diversidad alfa

El estimador de cobertura de muestreo (SC) indicó valores de 0.98 (98%) para La Chafarota y 0.99 (99%) para El Ramo, lo que sugiere que el muestreo en ambas localidades fue representativo, con valores superiores al 80%. El Ramo fue la localidad que presentó los valores más altos para cada uno de los órdenes de diversidad; no obstante, se puede observar un solapamiento de las áreas sombreadas que representan los intervalos de confianza, lo cual sugiere que las diferencias en la diversidad alfa entre ambas localidades no son significativas.

En el orden $q=0$, la riqueza efectiva fue de 16 especies observadas de las 16.9 esperadas en El Ramo, mientras que en La Chafarota fue de 12 especies observadas de 13.9 esperadas. Para $q=1$, que representa la diversidad en términos de número efectivo de especies, El Ramo alcanzó un valor de 7.4, mientras que La Chafarota obtuvo 6.8. En el orden $q=2$, los valores de equidad fueron de 5.4 para El Ramo y 4.5 para La Chafarota (Figura 5).

Figura 5

Rarefacción y extrapolación de la diversidad de murciélagos filostómidos mediante números de Hill en las localidades de El Ramo y La Chafarota.



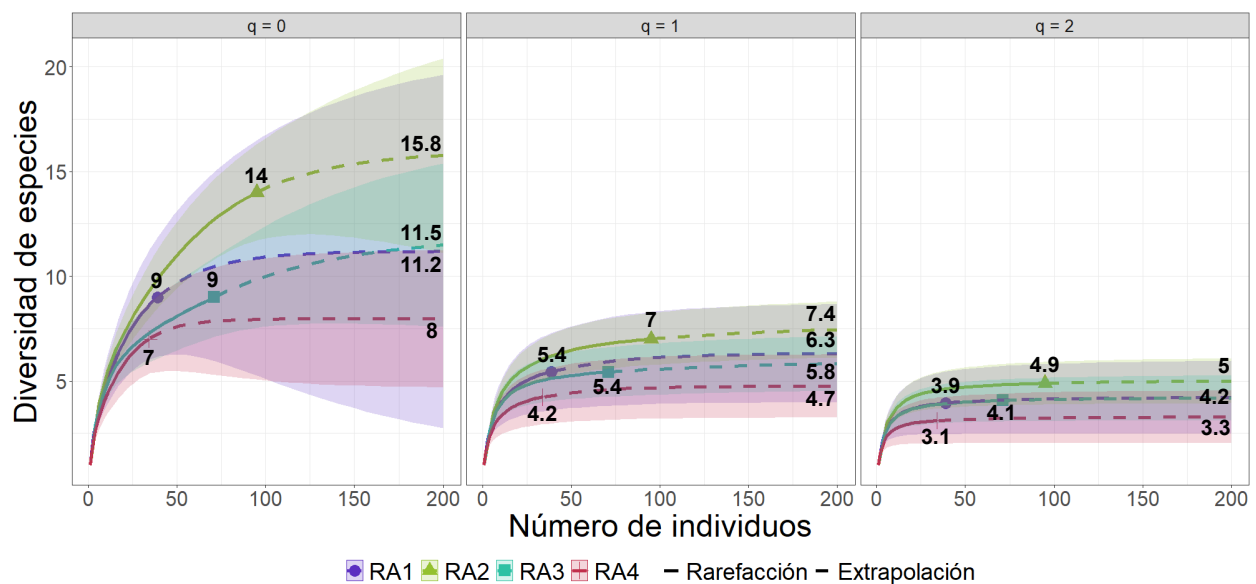
Nota: Las gráficas muestran los índices: $q = 0$ (riqueza de especies), $q = 1$ (diversidad), y $q = 2$ (equidad–dominancia).

El estimador de cobertura de muestreo (SC) para cada punto de El Ramo, indicó valores de 0.92 (92%) para RA1, 0.96 (96%) para RA2 y RA3, y 0.94 (94%) para RA4, lo que sugiere que el muestreo fue representativo, con valores superiores al 80%. Para el orden $q=0$ (riqueza efectiva de especies), el punto RA2 registró el valor más alto, con 14 especies observadas de 15.8 esperadas, seguido por RA3 con nueve especies de las 11.5 esperadas y RA4 con nueve especies de 11.2 esperadas. Para $q=1$, que representa la diversidad en términos del número efectivo de especies, RA2 presentó el valor más alto con siete especies efectivas, seguido de RA1 y RA3, ambos con 5.4, mientras que RA4 obtuvo el valor más bajo, con 4.2. Por último, para $q=2$ el valor de equidad más alto se registró en RA2 con 4.9, seguido de RA3 con un valor de 4.1, RA1 con 3.9, y finalmente RA4 con el valor más bajo, 3.1 (Figura 6). Además, para los tres órdenes de diversidad se observa solapamiento en las áreas sombreadas que representan los intervalos de confianza,

sugiriendo que las diferencias en la diversidad alfa entre los puntos de muestreo de esta localidad no son estadísticamente significativas (Figura 6).

Figura 6

Rarefacción y extrapolación de la diversidad de murciélagos filostómidos mediante números de Hill en los diferentes puntos de muestreo de la localidad de El Ramo.



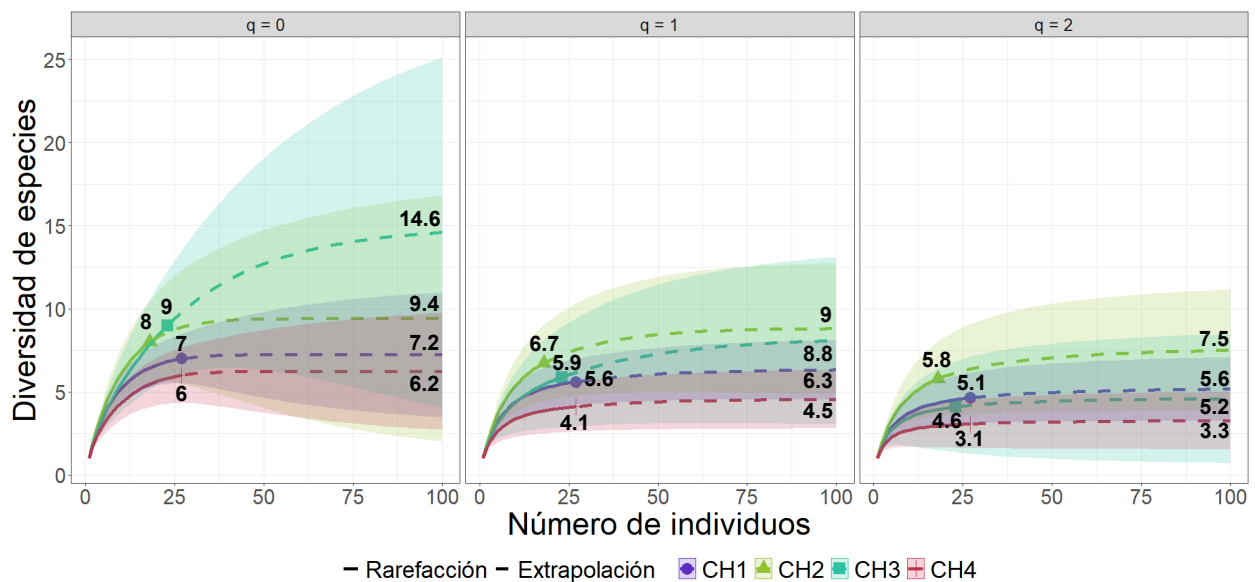
Nota: Las gráficas muestran los índices: $q = 0$ (riqueza de especies), $q = 1$ (diversidad) y $q = 2$ (equidad–dominancia). Las abreviaciones RA1, RA2, RA3 y RA4 corresponden a los cuatro puntos de muestreo de esta localidad.

Para los puntos de muestreo de La Chafarota, el estimador de cobertura de muestreo (SC) arrojó valores de 0.97 (97%) para CH1 y CH4, y de 0.85 (85%) para CH2, lo que indica que el muestreo fue representativo en esos tres puntos, con valores superiores al 80%. En el punto CH3 el estimador de cobertura de muestreo indicó un valor de 0.79 (79%), ligeramente inferior al valor mínimo de representatividad. Según los valores registrados, en el orden $q=0$ la riqueza efectiva fue

mayor en el punto CH3 con ocho especies observadas de 14.6 esperadas, seguido de CH2 con ocho de 9.4 especies esperadas, CH1 con 7 de 7.2, y finalmente CH4, que presentó el menor valor de riqueza se presentó en el punto CH4, con seis especies de 6.2 esperadas. Por otro lado, para $q=2$, el punto CH2 mostró el mayor valor de equidad con 5.8, mientras CH4 registró el valor más bajo, 3.1 (Figura 7).

Figura 7

Rarefacción y extrapolación de la diversidad de murciélagos filostómidos mediante números de Hill en los diferentes puntos de muestreo de la localidad de La Chafarota.



Nota: Las gráficas muestran los índices: $q = 0$ (riqueza de especies), $q = 1$ (diversidad) y $q = 2$ (equidad–dominancia). Las abreviaciones CH1, CH2, CH3 y CH4 corresponden a los cuatro puntos de muestreo de esta localidad.

4.2.3 Diversidad beta

La diversidad beta global entre El Ramo y La Chafarota indica una diferenciación del 52% (β_{JAC}), la cual se da principalmente por el recambio, que presenta un valor de 40% (β_{JTU}), mientras que el anidamiento contribuye en menor medida con un 12% (β_{JNE}) (Tabla 3). Entre los puntos de muestreo de El Ramo, el valor de diversidad beta general indica una diferenciación en la riqueza del 66% (β_{JAC}), atribuida principalmente al recambio, con un valor de 54% (β_{JTU}), y en menor medida al anidamiento o diferencia en la riqueza entre los sitios, con un 11% (β_{JNE}) (Tabla 3). Por último, entre los puntos de muestreo de La Chafarota, el índice de diversidad beta general indica una diferenciación en la riqueza de especies del 59% (β_{JAC}), explicada principalmente por el recambio con un 47% (β_{JTU}), mientras que el anidamiento contribuye con un 12% (β_{JNE}) (Tabla 3).

Tabla 3

Valores de diversidad beta global calculados mediante el índice de disimilitud de Jaccard comparando entre las dos localidades y entre los puntos de muestreo de cada localidad.

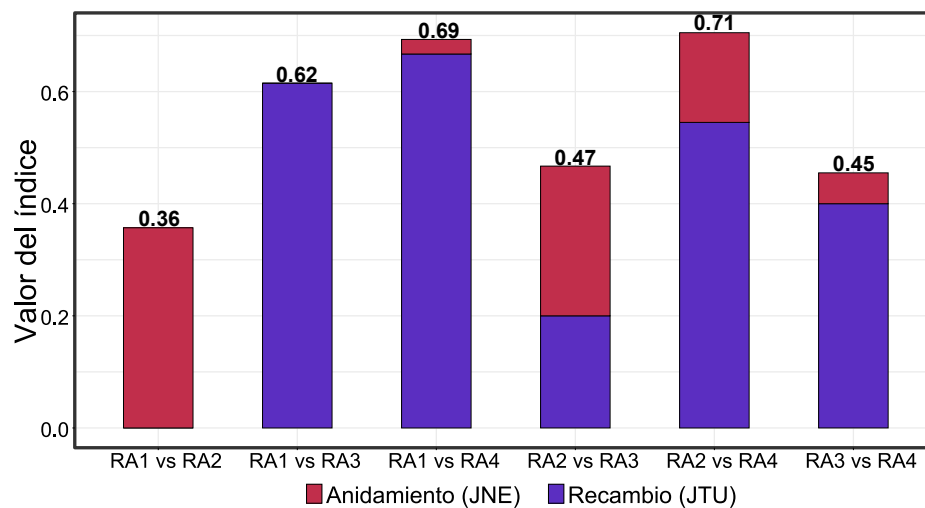
	β_{JAC}	β_{JNE}	β_{JTU}
Entre El Ramo y La Chafarota	0.53	0.13	0.4
Entre puntos de muestreo de El Ramo	0.67	0.12	0.55
Entre puntos de muestreo de La Chafarota	0.59	0.12	0.47

Nota: Los estimadores presentados en la tabla corresponden a la diversidad beta general (β_{JAC}), y los componentes de anidamiento o diferencia en la riqueza (β_{JNE}) y recambio (β_{JTU}).

En cuanto a la diversidad beta por pares calculada para los puntos de muestreo de El Ramo, se observa que en tres de las seis comparaciones (RA1-RA3, RA1-RA4 y RA2-RA4), la diferenciación en la riqueza de especies (β JAC) es igual o superior al 60%. Además, en la mayoría de los pares de puntos, la diferenciación se debe principalmente al recambio (β JTU) y, en menor medida, al anidamiento (β JNE). Sin embargo, en los pares RA1-RA2 y RA2-RA3 la diferenciación se explica por el anidamiento (Figura 8).

Figura 8

Valores de diversidad beta por pares calculados mediante el índice de disimilitud de Jaccard comparando entre los puntos de muestreo de la localidad de El Ramo.

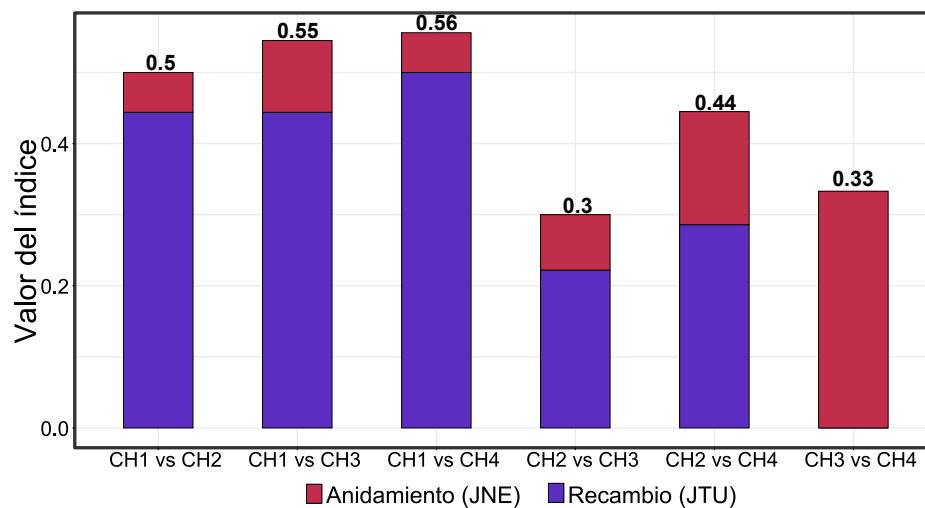


Nota: El valor que se encuentra en la parte superior de las barras corresponde a la diversidad beta general (β JAC).

En los puntos de muestreo de La Chafarota, la diversidad beta por pares no presentó valores de diversidad beta general (β_{JAC}) superiores al 60%. No obstante, cuatro de los seis pares de puntos comparados mostraron una diferenciación superior al 40% (CH1-CH2, CH1-CH3, CH1-CH4 y CH2-CH4). En la mayoría de los pares de puntos, esta diferencia en la riqueza de especies se atribuye principalmente al recambio (β_{JTU}), con una menor contribución del anidamiento (β_{JNE}), sin embargo, en el par CH3-CH4, fue el anidamiento el que predominó (Figura 9).

Figura 9

Valores de diversidad beta por pares calculados mediante el índice de disimilitud de Jaccard comparando entre los puntos de muestreo de la localidad de El Ramo.



Nota: El valor que se encuentra en la parte superior de las barras corresponde a la diversidad beta general (β_{JAC}).

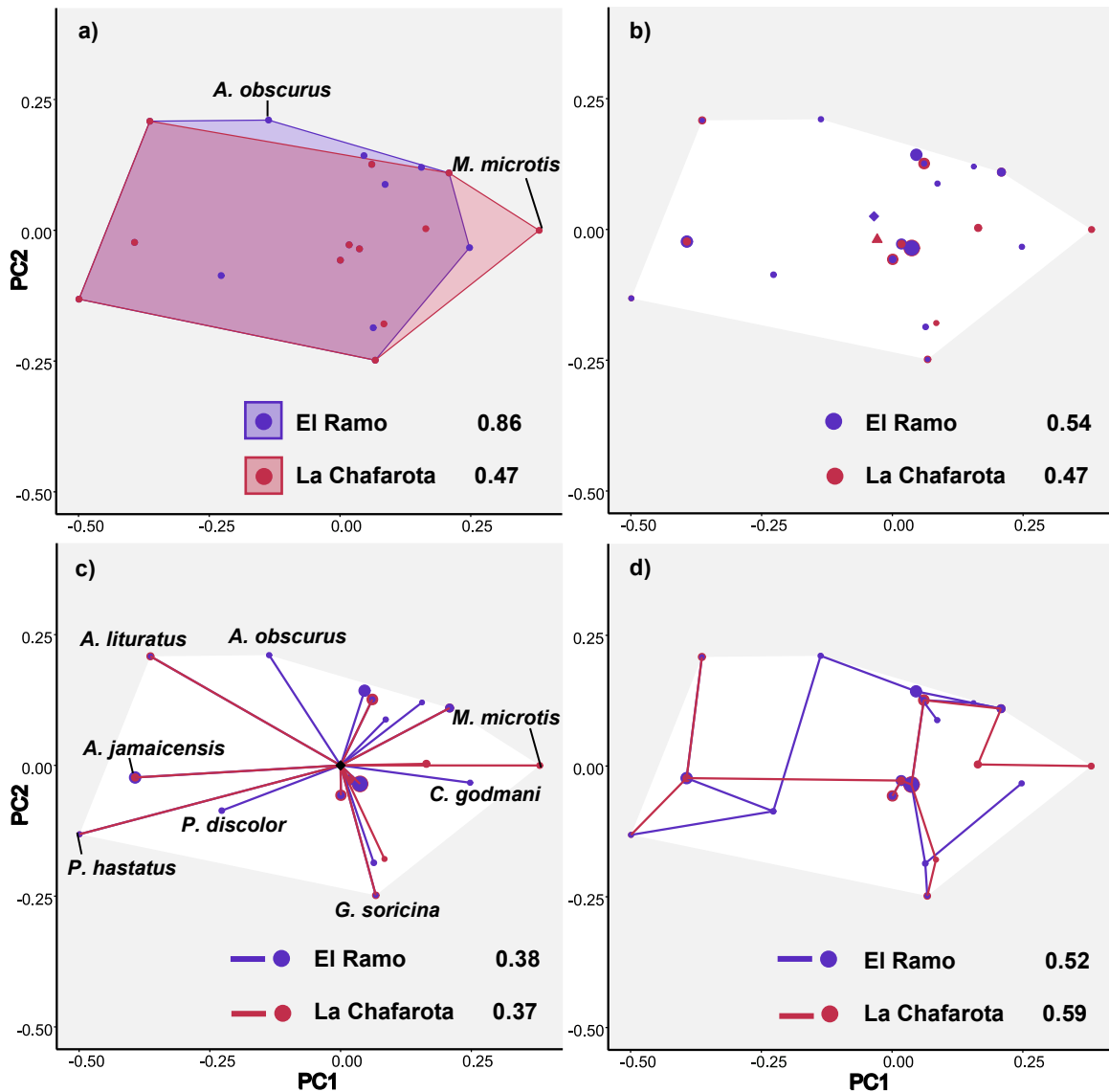
4.3 Diversidad funcional

4.3.1 *Diversidad funcional alfa*

En los índices multivariados de diversidad funcional, El Ramo presentó una mayor riqueza funcional, con un valor de 0.86 ocupando un espacio funcional más amplio con mayor variedad de rasgos ecológicos, en comparación con La Chafarota que obtuvo un valor de 0.47 (Figura 10a). En cuanto al índice de divergencia funcional, los valores fueron similares, aunque El Ramo registró un valor ligeramente más alto (0.54) que La Chafarota (0.47) (Figura 10b). De manera similar, en la especialización funcional también se obtuvieron valores cercanos, El Ramo presentó un valor ligeramente superior que La Chafarota, con 0.38 y 0.37 respectivamente (Figura 10c). Por último, en el índice de equitatividad funcional, se observaron valores similares, sin embargo, en este caso, la equitatividad funcional fue mayor en La Chafarota (0.59) en comparación con El Ramo (0.52) (Figura 10d).

Figura 10

Gráfico de los cuatro índices de diversidad funcional del ensamble de murciélagos filostómidos entre El Ramo y La Chafarota. a) Riqueza funcional, b) Divergencia funcional, c) Especialización funcional y d) Equitatividad funcional.



Nota: En la esquina inferior derecha de cada índice se indica el nombre y el valor del índice correspondiente para cada sitio de muestreo.

En los índices multivariados de diversidad funcional entre los puntos de muestreo de El Ramo, RA2 presentó la mayor riqueza funcional, con un valor de 0.67. En cuanto a los índices de divergencia funcional y especialización funcional, RA1 registró los valores más altos con, 0.65 y 0.41 respectivamente mientras que RA2 obtuvo el valor mas alto de equitatividad funcional. Por otra parte, el punto RA4 presentó los valores mas bajos de divergencia funcional (FDiv) con 0.43 y especialización funcional con 0.32, mientras que el valor mas bajo de equitatividad funcional se observó en el punto RA2 (Tabla 3).

Entre los puntos de muestreo de La Chafarota, los índices multivariados de diversidad funcional mostraron que el punto CH3 presentó la mayor riqueza funcional, con un valor de 0.22, mientras que CH4 registró el valor mas bajo, 0.02, no obstante, ambos valores reflejan una riqueza funcional baja en ambos sitios. En el índice de divergencia funcional, CH2 obtuvo el valor más alto con 0.56, mientras que CH3 tuvo el valor más bajo con 0.51. Por otro lado, la especialización funcional más alta se observó en el punto CH2 con un valor de 0.44, mientras que la más baja fue en CH4, con un valor de 0.31. Finalmente, en el índice de equitatividad funcional, el punto CH3 mostró el valor más alto con 0.68, mientras que CH1 tuvo el valor mas bajo con 0.55 (Tabla 3).

Tabla 4

Índices de diversidad funcional del ensamble de murciélagos filostómidos entre los puntos de muestreo cada una de las dos localidades.

	Riqueza	FRic	FDiv	FSpe	FEve
Entre puntos de muestreo de El Ramo					
RA1	9	0.11	0.65	0.41	0.67
RA2	14	0.67	0.59	0.39	0.49
RA3	9	0.05	0.61	0.35	0.68
RA4	7	0.08	0.43	0.32	0.51
Entre puntos de muestreo del La Chafarota					
CH1	7	0.05	0.54	0.35	0.55
CH2	8	0.09	0.56	0.44	0.66
CH3	9	0.22	0.49	0.38	0.68
CH4	6	0.02	0.51	0.31	0.57

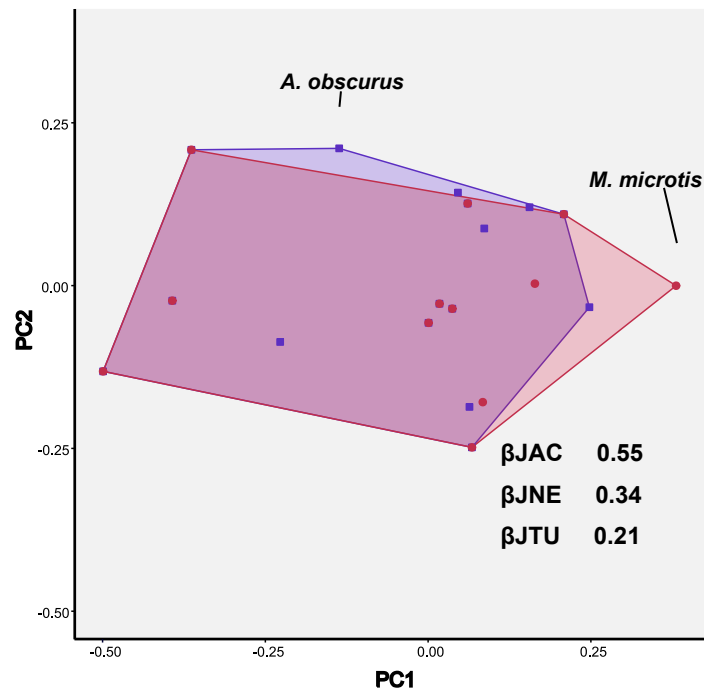
Nota: Las abreviaturas corresponden los índices de diversidad funcional analizados: FRic corresponde a la riqueza funcional, FDiv se refiere a divergencia funcional, FSpe indica la especialización funcional y FEve la equitatividad funcional. Los valores en negrita señalan los valores más altos para cada índice.

4.3.2 Diversidad funcional beta

El análisis de diversidad funcional beta mostró que la composición funcional entre El Ramo y La Chafarota difiere en un 55% (β JAC). Esta diferencia se atribuye principalmente al componente de anidamiento o diferencia en la riqueza de los dos sitios (β JNE) aportando un 34% mientras que el recambio funcional (β JTU) aportó el 21% (Figura 11).

Figura 11

Gráfica de diversidad funcional beta del ensamble de murciélagos filostómidos entre El Ramo y La Chafarota.



Nota: El Ramo esta representado en color violeta y La Chafarota en color rojo. En la esquina inferior derecha se indica el nombre y el valor de cada componente de diversidad.

4.4 Estructura del bosque y su relación con la diversidad taxonómica y funcional

4.4.1 Análisis de correspondencia canónica (CCA)

Los valores de inflación de varianza (VIF) obtenidos en el análisis de correspondencia canónica (CCA), indicaron que no hay colinealidad debido a que fueron inferiores a 10 para las cuatro variables de la estructura de la vegetación: número de árboles (3.76), altura (1.16), DAP (3.14) y cobertura (1.79). Solo una de las cuatro variables fue significativa, el número de árboles ($F = 2.046, p = 0.048$). El modelo que incluyó las cuatro variables explicó únicamente el 31% de la varianza y no fue significativo ($F = 1.37, p = 0.198$), lo que sugiere que no existe una asociación clara entre las variables de la estructura del bosque y la composición de especies de murciélagos filostómidos en los sitios de muestro.

Aunque el modelo no fue significativo, en la gráfica se observa que algunas especies presentan cierta asociación con variables específicas de la estructura del bosque. *Sturnira lilium* (*S_lil*), *Artibeus obscurus* (*A_obs*), *Artibeus jamaicensis* (*A_jam*), *Phyllostomus hastatus* (*P_has*) y *Sturnira ludovici* (*S_lud*) muestran una relación con el diámetro a la altura del pecho (DAP). Además, en los puntos RA1 y RA2 donde se agrupan las especies *Choeroniscus godmani* (*C_god*), *Desmodus rotundus* (*D_rot*), *Lonchophylla robusta* (*L_rob*) y *Phyllostomus discolor* (*P_dis*) también se muestra una fuerte relación con el diámetro a la altura del pecho (DAP).

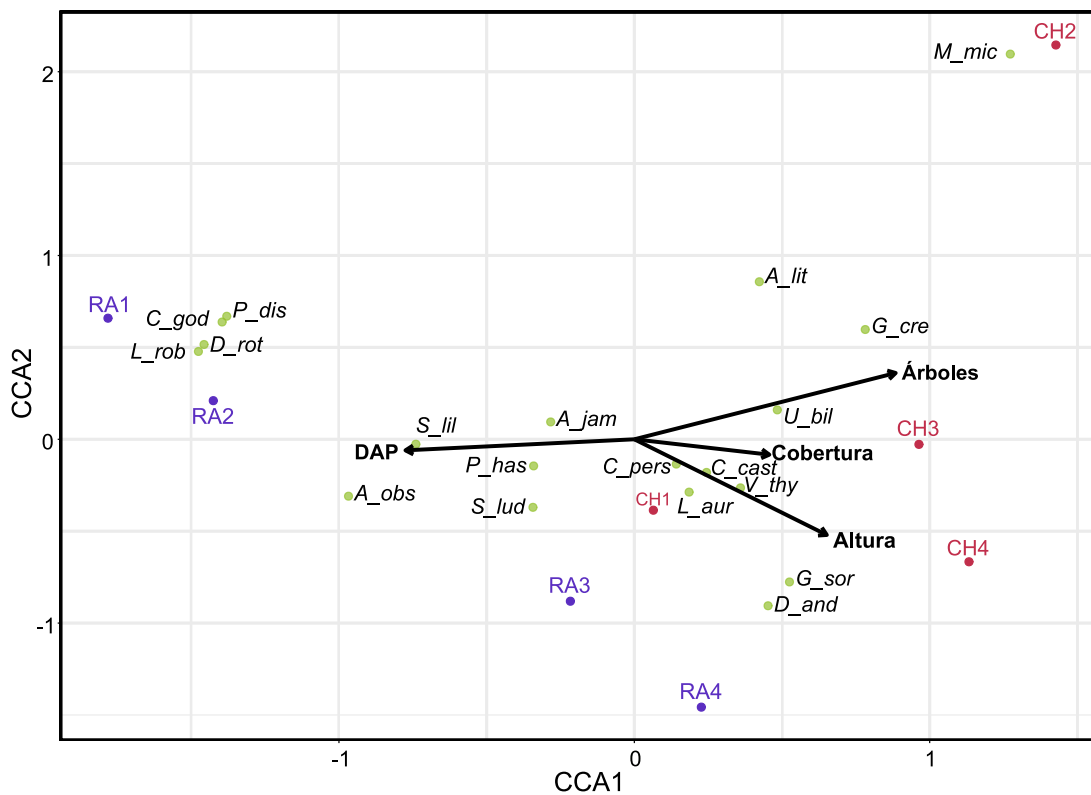
Especies como *Gardnerycteris crenulatum* (*G_cre*), *Artibeus lituratus* (*A_lit*) y *Uroderma bilobatum* (*U_bil*) se asocian con el número de árboles, agrupándose hacia el extremo derecho del eje y coincidiendo con el punto de muestro CH3. Asimismo, *Micronycteris microtis* (*M.mic*) presenta una fuerte influencia de esta variable y se ubica en el punto CH2. Por otro lado,

Glossophaga soricina (*G_sor*) y *Dermanura anderseni* (*D_and*) muestran una relación con la altura de los árboles, ubicándose especialmente entre los puntos CH4 y RA4.

Finalmente, especies como *Carollia perspicillata* (*C_pers*) y *Lonchorhina aurita* (*L_aur*) también se asocian con el número de árboles cerca del punto CH1, y *Carollia castanea* (*C_cas*), y *Vampyressa thylene* (*V_thy*), se posicionan entre las variables de altura de los árboles y cobertura, entre los puntos CH3 y CH4 (Figura 12).

Figura 12

Análisis de correlación canónica (CCA) que ilustra la relación entre la abundancia de murciélagos filostómidos y las variables de la estructura de la vegetación registradas en cada punto de muestreo.



Nota: Los puntos violetas representan los puntos de muestreo de la localidad de El Ramo (RA), mientras que los rojos corresponden a los puntos de muestreo de La Chafarota (CH). Las flechas negras indican la dirección e intensidad del efecto de las variables de la estructura del bosque y los puntos verdes muestran posición de las especies de murciélagos registradas en los sitios de muestreo.

4.4.2 Análisis RLQ y análisis de la cuarta esquina

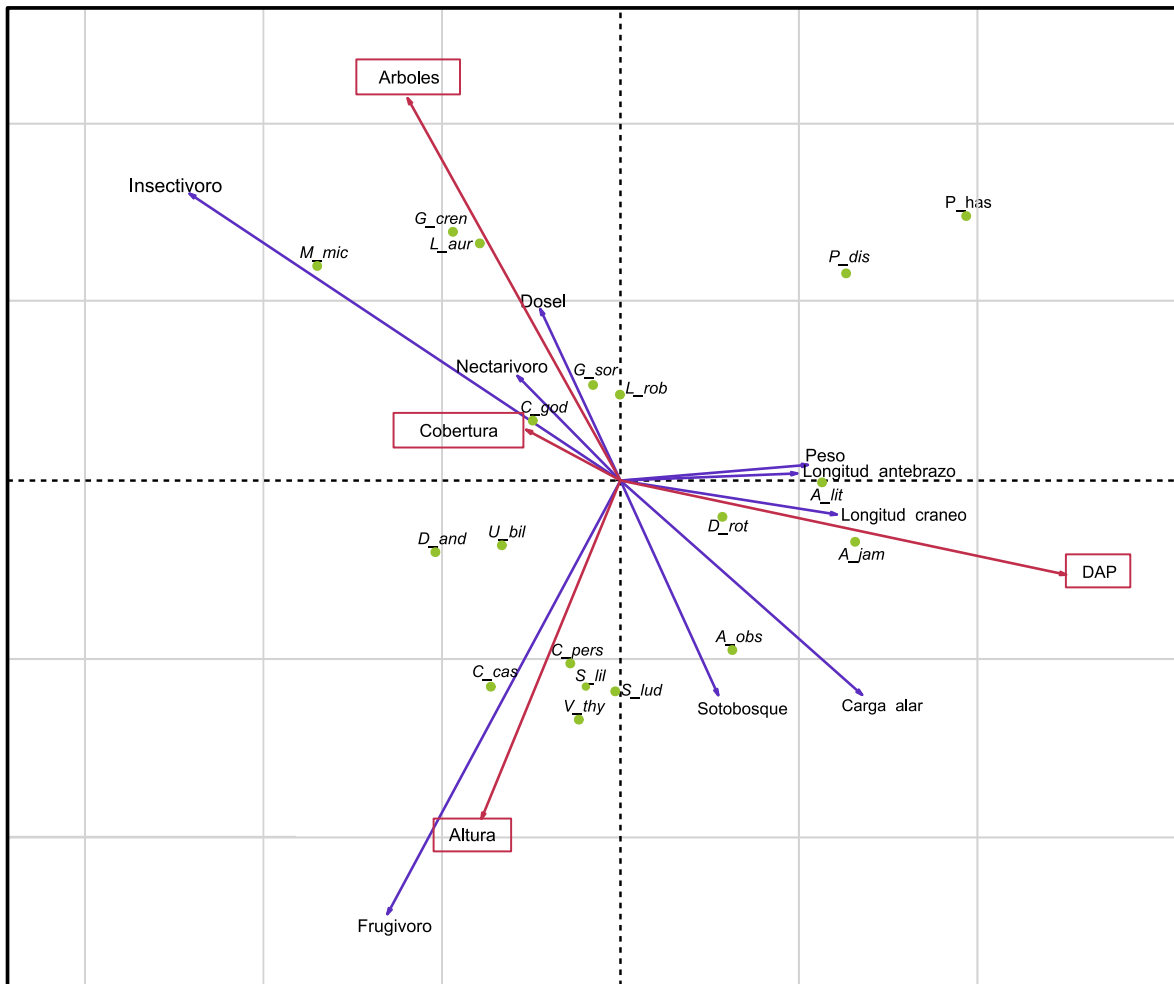
En el análisis RLQ, el primer eje explicó el 90.98% de la covariación total (inercia total = 1.017) entre la matriz ambiental (R), la matriz de especies (L) y la matriz de rasgos funcionales (Q), mientras que el segundo eje explicó un 7.33% de la covariación. La prueba de permutación mostró que el modelo 2 fue significativo ($p = 0.0003$), mientras que el modelo 4 no lo fue ($p = 0.82$), sugiriendo que el ambiente influye en la distribución de especies, mientras que los rasgos no influyen en la composición de especies. Sin embargo, el estadístico S_{RLQ} mostró que la significancia global del análisis con el modelo 6 (unión de modelos 2 y 4) no fue significativa ($p = 0.821$), lo que indica que la distribución de especies no está mediada por las características ambientales ni por sus rasgos.

En cuanto a la interpretación de los ejes del análisis, en el eje 1 se encontró una alta correlación negativa con la cobertura del dosel ($r = -0.930$), con el número de árboles ($r = -0.957$) y con la altura de los árboles ($r = -0.802$), mientras que el diámetro a la altura del pecho (DAP) mostró una correlación positiva alta ($r = 0.940$). En el gráfico del análisis RLQ (Figura 13), se observa que, en los sitios con mayor número de árboles y cobertura del dosel, se asocian principalmente especies insectívoras como *Gardnerycteris crenulatum* (*G_cren*), *Lonchorhina aurita* (*L_aur*) y *Micronycteris microtis* (*M_mic*) y especies insectívoras como *Choeroniscus*

godmani (*C_god*), *Glossophaga soricina* (*G_sor*) y *Lonchophylla robusta* (*L_rob*). Por otro lado, especies frugívoras como *Carollia perspicillata* (*C_pers*), *Carollia castanea* (*C_cas*), *Sturnira ludovici* (*S_lud*), *Sturnia lilium* (*S_lil*) y *Vampyressa thyone* (*V_thy*), son frugívoros que se relacionan con sitios que presentan árboles de mayor altura. Especies más robustas, con mayor peso, carga alar y mayor longitud del cráneo como *Artibeus jamaicensis* (*A_jam*) y *Desmodus rotundus* (*D_rot*), así como especies con mayor longitud del antebrazo como *Artibeus lituratus* (*A_lit*), se asocian a sitios con mayor diámetro a la altura del pecho (DAP) (Figura 13).

Figura 13

Análisis RLQ mostrando las relaciones entre las variables de la estructura del bosque, los rasgos funcionales y la abundancia de especies.

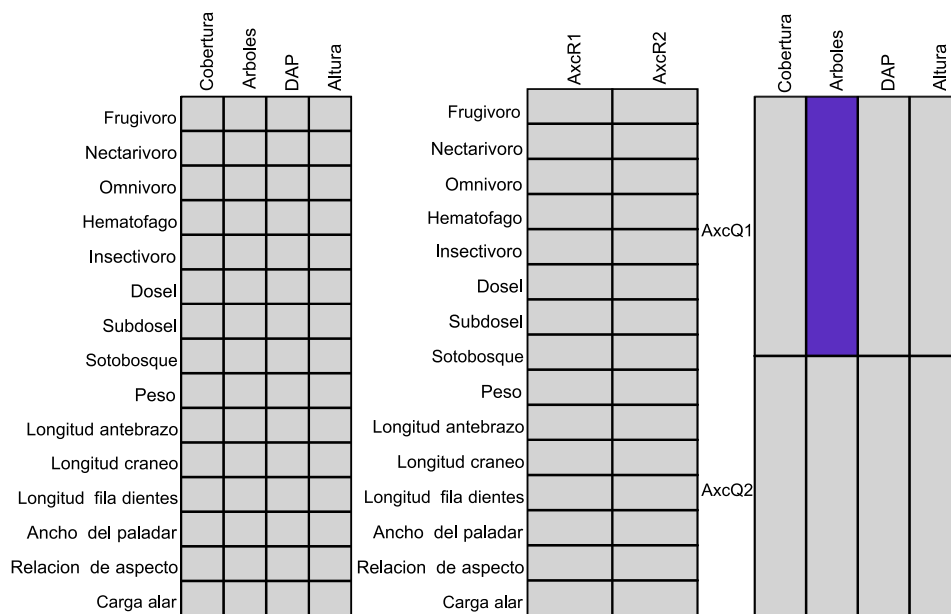


Nota: Los puntos verdes corresponden a agrupaciones por centroide que representan las especies y las variables de la estructura del bosque (flechas rojas) y los rasgos funcionales (flechas violetas) se muestran como vectores. Únicamente se incluyen las relaciones más destacadas que se encontraron en el análisis, con el fin de facilitar la visualización de los resultados.

En el análisis de la cuarta esquina, al aplicar cada modelo para evaluar la significancia de las asociaciones entre las variables de la vegetación y los rasgos funcionales, no se evidenciaron asociaciones significativas ($p > 0.05$) (Figura 14a). Al realizar los análisis por eje, utilizando el modelo 4 para la matriz de rasgos funcionales (Q), no se evidenciaron relaciones significativas entre los ejes y los rasgos (Figura 14b). Sin embargo, con el modelo 2 para la matriz ambiental (R), se observó que la variable “número de árboles” presentó una asociación negativa significativa con los ejes del análisis ($p = 0.0016$) (Figura 14c).

Figura 14

Análisis de la cuarta esquina de las relaciones individuales entre los rasgos funcionales y las variables ambientales (a) relacionando los ejes de la matriz ambiental R con los rasgos funcionales usando el modelo 4 (b) y los ejes de la matriz de rasgos Q con las variables de la estructura del bosque usando el modelo 2 (c).



Nota: Las celdas grises representan la ausencia de asociación, las celdas violetas indica asociación negativa y las celdas rojas indica asociación positiva.

5. Discusión

5.1 Diversidad taxonómica

En este estudio realizado en dos localidades cercanas al embalse Topocoro, se registraron 19 especies de murciélagos, pertenecientes a siete subfamilias de la familia Phyllostomidae y categorizados dentro de cinco gremios alimenticios (omnívoros, frugívoros, nectarívoros, insectívoros y hematófagos). En monitoreos realizados en años anteriores habían sido registradas 42 especies (Grupo de Estudios en Biodiversidad 2011, 2014, 2017; Biótica, 2019), una diferencia que puede atribuirse a que los monitoreos abarcaron más localidades de muestreo alrededor del embalse, se llevaron a cabo durante varios años y con un esfuerzo de muestreo considerablemente mayor, mientras que los datos del presente estudio corresponden únicamente al año 2023.

En cuanto a la diversidad alfa, se esperaba que La Chafarota presentara la mayor riqueza de especies dado que es el sitio con un menor grado de intervención humana, caracterizado por la presencia de bosque con vegetación secundaria y en proceso de recuperación, lo cual debería ofrecer mayor disponibilidad de recursos y sitios de refugio para los murciélagos. Sin embargo, El Ramo, la localidad con mayor fragmentación del paisaje, presentó una riqueza efectiva más alta ($q=0$) con 16 especies registradas, en contraste con las 12 encontradas en La Chafarota. La alta riqueza en El Ramo puede ser interpretada a través de la hipótesis de la perturbación intermedia, la cual sugiere que hay mayor riqueza de especies a un nivel de perturbación moderada que en un hábitat no perturbado, especialmente en la presencia de un ecosistema más heterogéneo y con una

mezcla de sitios con diferentes etapas de bosque en sucesión que favorecen la coexistencia de diversas especies (Castro-Luna et al., 2007; Connell, 1978; Roxburgh et al., 2004). Además, la presencia de cultivos como el de plátano, representan una fuente importante de alimento debido a la disponibilidad de flores y frutos, los cuales son utilizados por murciélagos nectarívoros como *Glossophaga soricina* (Alpizar et al., 2020), murciélagos frugívoros como *Artibeus jamaicensis* y murciélagos omnívoros como *Phyllostomus hastatus*, posiblemente también relacionado con la presencia de artrópodos en este tipo de plantaciones (Luz et al., 2021; Willig et al., 1993).

En los análisis por puntos de muestreo, el punto con mayor riqueza (14 especies) correspondió al de mosaico de cultivos y espacios naturales con cultivo de aguacate próximo a una quebrada (RA2), ubicado en El Ramo. Esta alta riqueza se puede explicar por la presencia de especies arbóreas, varias de ellas utilizadas para dar sombra a los cultivos, las cuales ofrecen variedad de recursos alimenticios, así como una mayor complejidad vertical que provee sitios de refugio y de descanso para diversas especies de murciélagos (Estrada & Coates-Estrada, 2002; Faria, 2006; Martins et al., 2017). La presencia de cuerpos de agua, como la quebrada presente en este punto, favorece la riqueza, abundancia y actividad de murciélagos, representando un sitio de transición donde pueden encontrarse especies asociadas a espacios abiertos y especies de bosque (Torrent et al., 2018). Asimismo, algunas especies de murciélagos tienen preferencia por descansar en proximidad a cuerpos de agua ya que estos sitios ofrecen oportunidades de forrajeo y bebida sin necesidad de movilizarse grandes distancias, reduciendo el gasto energético (Korine et al., 2015).

Aunque los bosques de galería y riparios están asociados a cuerpos de agua que pueden favorecer la presencia de diversas especies, principalmente para murciélagos insectívoros (Hagen & Sabo, 2011; Torrent et al., 2018) debido a su gran abundancia de insectos (Fukui et al.,

2006) estos puntos (RA3 y RA4) presentaron menor riqueza que el punto de mosaico de cultivos asociado a una quebrada, el cual tiene mayor disponibilidad de recursos alimenticios especialmente para especies frugívoras y nectarívoras.

Los valores de diversidad ($q = 1$) y equidad ($q = 2$) fueron similares entre los sitios y sus intervalos de confianza se solaparon, indicando que las diferencias observadas no fueron significativas. Esto podría ser explicado por la dominancia de especies pertenecientes al gremio frugívoro en ambas localidades, las cuales se caracterizan por su alta tolerancia a ambientes perturbados, logrando adaptarse gracias a su plasticidad ecológica y su dieta flexible basada en una gran variedad de frutos, principalmente de plantas pioneras que abundan en hábitats perturbados o en estados de sucesión temprana o intermedia (Clarke et al., 2005; Medellín et al., 2000). Entre estas especies frugívoras, *Carollia perspicillata* fue la más abundante, consumiendo principalmente frutos de los géneros *Piper*, *Solanum* y (Bonaccorso et al., 1979), además de otras especies del gremio frugívoro de la subfamilia Stenodermatinae, como *Artibeus jamaicensis*, *Sturnira lilium*, *Uroderma bilobatum* y *Vampyressa thuyone*, los cuales forrajean en distintos estratos de bosque, y que a pesar de que cada especie tiene diferentes preferencias en su dieta, también incluyen en su alimentación frutos de especies de plantas pioneras como *Ficus sp*, *Piper sp*, *Vismia sp* y plantas de la familia Solanaceae (García-Herrera et al., 2023).

La diversidad beta registrada entre ambas localidades fue del 52% y estuvo explicada principalmente por el recambio de especies. Esto indica que la composición de un sitio no constituye un subgrupo de otro, sino que existe una sustitución de especies entre localidades (Baselga, 2010), lo cual sugiere que estas diferencias en la composición pueden estar siendo causadas por procesos de selección ambiental, en este caso por posibles diferencias en la estructura del bosque y los recursos disponibles en cada sitio, o por procesos de dispersión (Baselga, 2010,

2012; J. M. Calderón-Patrón y Moreno, 2019). Este patrón puede ser explicado por las especies que fueron encontradas únicamente en solo una de las localidades: en El Ramo destacó la presencia de una especie hematófaga, *Desmodus rotundus*, la cual cuenta con una gran capacidad de adaptación a sitios con perturbaciones antrópicas encontrándose en hábitats como sistemas agroforestales, sistemas silvopastoriles, pastizales o bosques secundarios (Bolívar-Cimé et al., 2019). Por otro lado, en La Chafarota destacó la presencia de tres pequeñas especies insectívoras pertenecientes a la subfamilia Phyllostominae, *Lonchorhina aurita*, *Gardnerycteris crenulatum*, y *Micronycteris microtis*. Esta subfamilia ha sido considerada como una especie indicadora de la calidad de hábitat debido a su alta sensibilidad a las perturbaciones (Fenton et al., 1992; Medellín et al., 2000) y su presencia esta más relacionada a áreas con vegetación más densa y de dosel más cerrado (Falcão et al., 2018; Gorresen & Willig, 2004; Klingbeil et al., 2009) et al., 2018). La diversidad beta también se dio principalmente por el componente de recambio al hacer los análisis entre los puntos de muestreo de El Ramo y La Chafarota.

Otro factor importante en los patrones de recambio y anidamiento de la diversidad beta es la historia de vida de las especies. Particularmente, aquellas especies con una capacidad de dispersión limitada pueden verse influenciadas por las distancias espaciales (Batista et al., 2021; Dobrovolski et al., 2012). Los murciélagos en general tienen una capacidad de dispersión alta, sin embargo, especies altamente asociadas a un tipo de hábitat, como por ejemplo algunas especies de la familia Phyllostominae asociadas a mayor cobertura de bosque y con una morfología adaptada a vuelos lentos y de corta distancia (Belwood, 1988), tienen poca capacidad para adaptarse a hábitats perturbados y de cruzar entre fragmentos, por lo tanto, un espacio abierto como un embalse el cual genera una reconfiguración drástica en el paisaje, podría representar un factor limitante para su desplazamiento (Bobrowiec et al., 2025).

5.2 Diversidad funcional

La localidad de El Ramo registró valores más altos tanto en riqueza específica como en riqueza funcional ($FRic = 0.85$), respaldando lo propuesto por (Villéger et al., 2008), quienes señalan que existe una correlación positiva fuerte entre ambos componentes. Esto indica que, a mayor número de especies presentes en la comunidad, mayor es el espacio funcional ocupado en función de sus rasgos. En contraste, en La Chafarota la menor riqueza funcional podría indicar que no todos los nichos funcionales están siendo ocupados (Mason et al., 2005; Petchey, 2003).

En El Ramo, varias especies se encuentran más dispersas dentro del polígono del espacio funcional, y algunas especies exclusivas de esta localidad se ubican en vértices, como *Artibeus obscurus*, la especie más pequeña del género *Artibeus* registrada en este estudio, asociada a forrajeo en sotobosque (Haynes y Lee, 2004) y *Choeroniscus godmani*, un pequeño murciélago nectarívoro de pequeño tamaño de la familia Glossophaginae. Así mismo, este patrón de riqueza funcional también se observó por puntos de muestreo de cada localidad, donde aquellos con mayor riqueza de especies también presentaron valores más altos de riqueza funcional y especies exclusivas de cada punto, y se encuentran asociados a sitios con mayor heterogeneidad en la estructura del bosque y mayor disponibilidad de recursos alimenticios como árboles frutales y plantas pioneras.

El índice de divergencia funcional (FDiv) mide la similitud funcional entre las especies dominantes de una comunidad y la equitatividad funcional (FEve), se define como la homogeneidad en la distribución de las abundancias de las especies en dicho espacio (Córdova-Tapia y Zambrano, 2015a; Villéger et al., 2010). Ambos índices varían entre 0 y 1, al igual el índice de especialización funcional (Villéger et al., 2008). Los resultados mostraron que ambas

localidades presentaron valores similares de divergencia funcional, con 0.54 en El Ramo y 0.47 en La Chafarota, encontrándose en un nivel intermedio. La divergencia funcional es alta cuando las especies dominantes de la comunidad presentan valores extremos de rasgos funcionales (Villéger et al., 2008) e indicaría que hay un alto grado de diferenciación entre los nichos ocupados por las especies y poca competencia por los recursos disponibles (Mason et al., 2005). En este caso, los valores intermedios sugieren que algunos rasgos y funciones se repiten en los ensamblajes de murciélagos de ambas localidades, reflejando el uso compartido de ciertos recursos.

Por otro lado, la equitatividad funcional registró un valor ligeramente mayor en La Chafarota, lo que sugiere que este hábitat podría ser menos complejo y con pocas interacciones entre especies, presentando un número limitado de nichos, pero ocupados de manera uniforme (Schleuter et al., 2010). Esto también podría evidenciar un cierto grado de redundancia funcional, en el que la desaparición de una especie puede ser compensada por otra con funciones similares, incluso si la riqueza de especies es menor que la de otro ensamblaje (García-Morales et al., 2016). En contraste, la dominancia de unas pocas especies como los frugívoros generalistas en El Ramo, podría indicar que no todos los nichos funcionales están siendo ocupados (Mason et al., 2005; Petchey, 2003), aumentando la sensibilidad a las perturbaciones y ocasionando efectos negativos en funciones ecológicas (García-Morales et al., 2016; Mouillot et al., 2013).

Además, también es importante tener en cuenta que el índice de riqueza funcional utiliza datos de presencia/ausencia para su cálculo, mientras que la equitatividad y la divergencia son índices que reflejan la distribución de abundancia en el espacio funcional, por lo que la contribución de cada especie es proporcional a su abundancia (Magneville et al., 2022; Villéger et al., 2008). Por este motivo, algunas especies con rasgos funcionales muy específicos (ej. hematófagas o insectívoras) podrían no estar haciendo un aporte significativo debido a la poca

cantidad de individuos encontrados en el estudio o especies bastante abundantes como algunos frugívoros podrían estar reduciendo valores de uniformidad.

En cuanto a la especialización funcional, esta mide las diferencias generales entre las especies (Córdova-Tapia y Zambrano, 2015). Aunque El Ramo presentó un valor ligeramente más alto de especialización, ambas localidades, así como los puntos de muestreo de cada una, mostraron valores bajos, lo cual indica que la mayoría de las especies registradas se encuentran ubicadas cerca del centro de gravedad de la comunidad regional, predominando las especies generalistas o con rasgos funcionales similares (Córdova-Tapia y Zambrano, 2015; Villéger et al., 2010). Algunas de las especies más alejadas del centroide para ambas localidades fueron: *Phyllostomus hastatus* y *Artibeus lituratus*, especies con distintas dietas (omnívoro y frugívoro) y preferencias de estrato vertical, los cuales ocuparían distintos nichos dentro de la comunidad. En La Chafarota la especie exclusiva más alejada del centroide fue *Micronycteris microtis*, el insectívoro más pequeño registrado en el estudio y con una morfología alar especializada para vuelo y forrajeo en espacios más cerrados (Norberg y Rayner, 1987). En El Ramo las especies exclusivas más alejadas fueron *Artibeus obscurus* y *Choeroniscus godmani*. *Desmodus rotundus*, otra especie exclusiva de esta localidad podría ser considerada especialista debido a su característica alimenticia única que es la hematofagia, sin embargo, esta pudo ser subestimada debido a que sus rasgos morfológicos pueden ser similares a las de otros murciélagos, como los frugívoros de tamaño medio, presentes en el ensamblaje.

La diversidad funcional beta entre ambas localidades mostró una disimilitud funcional atribuida principalmente al anidamiento, el cual se relaciona con las diferencias en el espacio funcional ocupado por los ensamblajes (Villéger et al., 2013). Aunque ambas comunidades comparten varias especies y rasgos funcionales, algunos de estos difieren entre ellas. Por ejemplo,

en El Ramo se presenta una especie hematófaga y varias especies nectarívoras que no se encuentran en La Chafarota. Asimismo, en La Chafarota se encuentran tres especies insectívoras de pequeño tamaño, un rasgo que no se presenta El Ramo.

5.3 Estructura del bosque y su relación con la diversidad taxonómica y funcional

En este estudio se evaluó la relación entre la diversidad taxonómica y funcional con las variables asociadas a la estructura del bosque mediante tres enfoques multivariados: análisis de correspondencia canónica (CCA), de coinerencia (RLQ) y de la cuarta esquina. Estos análisis no fueron estadísticamente significativos a nivel global, lo que sugiere que las variables asociadas a la estructura del bosque no explican los rasgos funcionales ni la composición de murciélagos en los sitios de muestreo. Algunos estudios han reportado efectos de la estructura del paisaje en la variación de la diversidad en la dieta y de los rasgos funcionales basados en comportamientos de alimentación (Cisneros et al., 2014) y efectos generalizados de la estructura de la vegetación, en donde los ensamblajes de murciélagos pueden presentar pérdida de rasgos funcionales como consecuencia de la fragmentación y la deforestación (Farneda et al., 2015). Sin embargo, las respuestas de los murciélagos a los cambios o perturbaciones en los ecosistemas pueden variar en función de la escala espacial (Gorresen y Willig, 2004), motivo por el cual, en este estudio realizado a nivel local, con datos de parcelas pequeñas, es posible que no se detecten efectos significativos de las variables medidas de la estructura de la vegetación en la composición y rasgos funcionales de los ensamblajes. Otro motivo, es que las respuestas antes las perturbaciones pueden ser específicas a nivel de grupos, como es el caso de las especie animalívoras y de pequeños insectívoros que se ven más afectados por la fragmentación, mientras que algunos frugívoros y nectarívoros pueden beneficiarse e incrementar su abundancia gracias a estos cambios (Farneda

et al., 2015; Medellín et al., 2000; Meyer y Kalko, 2008), e incluso, muchas de las respuestas a la fragmentación pueden ser especie-específicas (Klingbeil et al., 2009; Meyer et al., 2015).

Aunque no hubo significancia estadística, se pudieron explorar y analizar ciertos patrones relevantes sobre cómo se asociaron las especies y sus rasgos con las variables evaluadas de la estructura del bosque. A nivel de significancia individual de las variables, el análisis de la cuarta esquina mostró una asociación negativa significativa entre el número de árboles y los ejes del análisis. Este resultado es consistente con lo reportado por García-García y Santos-Moreno (2014), quienes encontraron que la abundancia de murciélagos se relaciona con el aumento de la cobertura del dosel y con la disminución de la densidad arbórea, posiblemente debido a la disponibilidad de recursos alimenticios, principalmente de frutos de plantas pioneras, asociados a estas dos variables (Castro-Luna et al., 2007).

En los análisis, la variable de número de árboles se relaciona de forma positiva principalmente a la presencia de tres especies insectívoras encontradas en el estudio, *Gardnerycteris crenulatum*, *Lonchorhina aurita* y *Micronycteris microtis* las cuales se encuentran principalmente en los puntos de muestreo de bosque secundario. Estos murciélagos poseen una morfología alar con relación de aspecto baja, priorizando maniobrabilidad en el vuelo, y su estrategia de forrajeo que consiste principalmente en capturar presas en el aire o en el suelo mientras revolotean o vuelan despacio (Norberg & Rayner, 1987). También se presenta una asociación menor con las especies nectarívoras, las cuales también tienen una relación de aspecto baja: *Lonchophylla robusta*, *Choeroniscus godmani* y *Glossophaga soricina*.

Adicionalmente, en este análisis se mostraron otras asociaciones, que, aunque no fueron significativas, mostraron ciertas agrupaciones de especies en relación con sus rasgos y la estructura del bosque. Especies como *Desmodus rotundus*, *Artibeus jamaicensis* o *Artibeus lituratus*

asociadas a un mayor diámetro a la altura del pecho (DAP), ya que posiblemente estos sitios pueden ofrecer mayor disponibilidad de refugios y sitios de descanso para estas especies.

6. Conclusiones

La caracterización de la estructura del bosque en cada uno de los puntos de muestreo de las dos localidades mostró diferencias en la estructura del bosque entre la zona con bosques fragmentados y la de bosque secundario. En el Ramo, sitio con el mayor grado de intervención antrópica, se encontró mayor heterogeneidad, presentando mosaicos de cultivos, zonas abiertas y bosques riparios y de galería. Por otro lado, en la Chafarota donde predomina el bosque secundario, la vegetación fue más homogénea, con un alto porcentaje de cobertura del dosel, más árboles y de mayor altura.

En cuanto a la diversidad alfa, el Ramo presentó mayor riqueza, abundancia, diversidad y equidad de especies de murciélagos filostómidos que La Chafarota, aunque estas dos últimas no fueron significativas posiblemente por la gran abundancia de especies frugívoras que dominan en ambos sitios. En la diversidad beta se obtuvo una diferenciación del 52% en la composición de especies dada por el recambio, posiblemente por la presencia de especies insectívoras poco tolerantes a la perturbación encontradas únicamente en La Chafarota y por la presencia de una especie hematófaga registrada únicamente en El Ramo.

El Ramo fue la localidad con la mayor riqueza de rasgos funcionales. En ambas localidades la divergencia y la especialización estuvieron en niveles bajos o intermedios, con valores ligeramente más altos en el Ramo. La Chafarota obtuvo un valor más alto de equitatividad funcional. Por otra parte, la diversidad funcional beta indicó que el componente de anidamiento es el que influye en la diferenciación de ambas localidades.

Finalmente, aunque el número de árboles fue una de las variables ambientales significativas en el análisis de correspondencia (CCA), coinercia (RLQ) y en el de la cuarta esquina, a la que se asocian principalmente algunas especies insectívoras, a nivel global estos análisis estadísticos no fueron significativos, sugiriendo que las variables de la estructura del bosque evaluadas en este estudio no influyen en la composición ni en los rasgos funcionales de las especies de murciélagos filostómidos.

7. Recomendaciones

Para investigaciones futuras, se recomienda ampliar el tiempo y la extensión del área de muestreo, así como ampliar la metodología de muestreo usando redes a nivel de dosel, con el fin de obtener un registro de especies más completo y representativo. Asimismo, se recomienda incluir un mayor número de variables asociadas a la estructura del bosque, así como variables de la estructura del paisaje, evaluadas a una escala espacial más amplia, con el propósito de comprender mejor cómo estas características influyen en los rasgos funcionales y en la composición de especies de murciélagos filostómidos en las áreas de monitoreo cercanas al embalse.

Referencias bibliográficas

- Alpízar, P., Schneider, J., y Tschapka, M. (2020). Bats and bananas: Simplified diet of the nectar-feeding bat *Glossophaga soricina* (Phyllostomidae: Glossophaginae) foraging in Costa Rican banana plantations. *Global Ecology and Conservation*, 24. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01254>
- Willig, M. R., Camilo, G. R., y Noble, S. J. (1993). Dietary overlap in frugivorous and insectivorous bats from edaphic cerrado habitats of Brazil. *Journal of Mammalogy*, 74(1), 117–128.
- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19(1), 134–143. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x>
- Baselga, A. (2012). The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Global Ecology and Biogeography*, 21(12), 1223–1232. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00756.x>
- Baselga, A., y Gómez-Rodríguez, C. (2019). Diversidad alfa, beta y gamma: ¿cómo medimos diferencias entre comunidades biológicas? Alpha, beta and gamma diversity: measuring differences in biological communities. *Nova Acta Científica Compostelana*, 26, 39–45.
- Baselga, A., y Orme, C. D. L. (2012). betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(5), 808–812. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00224.x>

- Batista, C. B., de Lima, I. P., y Lima, M. R. (2021). Beta diversity patterns of bats in the Atlantic Forest: How does the scale of analysis affect the importance of spatial and environmental factors? *Journal of Biogeography*, 48(1), 1–10. <https://doi.org/10.1111/jbi.13928>
- Belwood, J. J. (1988). Foraging behavior, prey selection, and echolocation in phyllostomine bats (Phyllostomidae). En *Animal sonar: processes and performance* (pp. 601-605). Boston, Ma. Springer US.
- Benjamini, Y., y Hochberg, Y. (1995). Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal statistical society: Series B (Methodological)*, 57(1), 289-300.
- Biótica consultores LTDA. (2019). Ejecución de labores correspondientes al estudio de la fauna silvestre existente en la franja de protección del embalse y áreas de reserva protectora, durante la operación de la Central Hidroeléctrica Sogamoso, Informe final.
- Bobrowiec, P. E. D., Ponzio, R. Di, Colombo, G. T., Peres, C. A., & Benchimol, M. (2025). Taxonomic, functional, and phylogenetic diversity of aerial insectivorous bats decay on forest islands created by a mega Amazonian dam. *Global Ecology and Conservation*, 58. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2025.e03488>
- Bolívar-Cimé, B., Flores-Peredo, R., García-Ortíz, S. A., Murrieta-Galindo, R., & Laborde, J. (2019). Influence of landscape structure on the abundance of *Desmodus rotundus* (Geoffroy 1810) in northeastern Yucatan, Mexico. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*, 6(17), 263–271. <https://doi.org/10.19136/era.a6n17.1968>
- Bonaccorso, F. (1979). Foraging and reproductive ecology in a panamanian bat community. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History*, 24(4), 359-408.

- Calderón-Patrón, J. M., & Moreno, C. E. (2019). Diversidad beta basada en índices de disimilitud: su partición en componentes de recambio y diferencias en riqueza. En *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio* (pp. 203-222). Libermex.
- Carvalho, W. D., Mustin, K., Farneda, F. Z., de Castro, I. J., Hilário, R. R., Martins, A. C. M., Miguel, J. D., da Silva Xavier, B., y de Toledo, J. J. (2021). Taxonomic, functional and phylogenetic bat diversity decrease from more to less complex natural habitats in the Amazon. *Oecologia*, 197(1), 223–239. <https://doi.org/10.1007/s00442-021-05009-3>
- Castillo-Figueroa, D., y Pérez-Torres, J. (2018). Respuestas funcionales de murciélagos asociados a fragmentos de bosque seco tropical de Córdoba (Colombia): implicaciones del tipo de manejo en sistemas de ganadería extensiva. *Revista Biodiversidad Neotropical*, 8(3), 197-211. <https://doi.org/10.18636/bioneotropical.v8i3.724>
- Castro-Luna, A. A., Sosa, V. J., y Castillo-Campos, G. (2007). Bat diversity and abundance associated with the degree of secondary succession in a tropical forest mosaic in south-eastern Mexico. *Animal Conservation*, 10(2), 219–228. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2007.00097.x>
- Chao, A., Chiu, C. H., y Jost, L. (2014). Unifying species diversity, phylogenetic diversity, functional diversity, and related similarity and differentiation measures through Hill numbers. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45(1), 297–324. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091540>
- Chao, A., Ma, K. H., y Hsieh, T. C. (2016). User's Guide for iNEXT Online: Software for Interpolation and Extrapolation of Species Diversity. *Code*, 1-14. <https://chao.shinyapps.io/iNEXTOnline/>

- Cisneros, L. M., Burgio, K. R., Dreiss, L. M., Klingbeil, B. T., Patterson, B. D., Presley, S. J., y Willig, M. R. (2014). Multiple dimensions of bat biodiversity along an extensive tropical elevational gradient. *Journal of Animal Ecology*, 83(5), 1124–1136. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12201>
- Cisneros, L. M., Fagan, M. E., y Willig, M. R. (2015). Effects of human-modified landscapes on taxonomic, functional and phylogenetic dimensions of bat biodiversity. *Diversity and Distributions*, 21(5), 523–533. <https://doi.org/10.1111/ddi.12277>
- Clarke, F. M., Pio, D. V., y Racey, P. A. (2005). A comparison of logging systems and bat diversity in the neotropics. *Conservation Biology*, 19(4), 1194–1204. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00170.x>
- Connell, J. H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. En *Foundations of Ecology II* (pp. 114-122). University of Chicago Press.
- Córdova-Tapia, F., & Zambrano, L. (2015). Functional diversity in community ecology. *Ecosistemas*, 24(3), 78–87. <https://doi.org/10.7818/ecos.2015.24-3.10>
- Díaz, M.-M., Solari, S., Gregorin, R., Aguirre, L.-F., y Barquez, R.-M. (2021). Clave de identificación de los murciélagos neotropicales.
- Dobrovolski, R., Melo, A. S., Cassemiro, F. A., y Diniz-Filho, J. A. F. (2012). Climatic history and dispersal ability explain the relative importance of turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 21(2), 191–197. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00671.x>
- Dolédec, S., Chessel, D., Ter Braak, C. J. F., & Champely, A. (1996). Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics*, 3(2), 143-166.

- Dray, S., Choler, P., Dolédec, S., Peres-Neto, P. R., Thuiller, W., Pavoine, S., y Ter Braak, C. J. F. (2014). Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation. *Ecology*, *95*(1). <https://doi.org/10.1890/13-0196.1>
- Dray, S., y Legendre, P. (2008). Testing the species traits-environment relationships: the fourth-corner problem revisited. *Ecology*, *89*(12).
- Estrada, A., y Coates-Estrada, R. (2002). Bats in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat-island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation*, *103*(2), 237–245.
- Fahrig, L. (2003). Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *34*(1), 487–515. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>
- Falcão, L. A., Espírito-Santo, M. M., Fernandes, G. W., y Paglia, A. P. (2018). Effects of habitat structure, plant cover, and successional stage on the bat assemblage of a tropical dry forest at different spatial scales. *Diversity*, *10*(2). <https://doi.org/10.3390/D10020041>
- Faria, D. (2006). Phyllostomid bats of a fragmented landscape in the north-eastern Atlantic forest, Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, *22*(5), 531–542. <https://doi.org/10.1017/S0266467406003385>
- Farneda, F. Z., Meyer, C. F., y Grelle, C. E. (2019). Effects of land-use change on functional and taxonomic diversity of Neotropical bats. *Biotropica*, *52*(1), 120–128. <https://doi.org/10.1111/btp.12736>
- Farneda, F. Z., Rocha, R., López-Baucells, A., Groenenberg, M., Silva, I., Palmeirim, J. M., Bobrowiec, P. E. D., y Meyer, C. F. (2015). Trait-related responses to habitat fragmentation

- in Amazonian bats. *Journal of Applied Ecology*, 52(5), 1381–1391.
<https://doi.org/10.1111/1365-2664.12490>
- Fenton, M. B., Acharya, L., Audet, D., Hickey, M. B. C., Merriman, C., Obrist, M. K., Syme, D. M., y Adkins Reviewed, B. (1992). Phyllostomid Bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as Indicators of Habitat Disruption in the Neotropics. *Biotropica*, 440-446.
- Froidevaux, J. S., Toshkova, N., Barbaro, L., Benítez-López, A., Kerbiriou, C., Le Viol, I., ...y Razgour, O. (2023). A species-level trait dataset of bats in Europe and beyond. *Scientific data*, 10(1), 253.
- Fukui, D., Murakami, M., Nakano, S., y Aoi, T. (2006). Effect of emergent aquatic insects on bat foraging in a riparian forest. *Journal of Animal Ecology*, 75(6), 1252–1258.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01146.x>
- García-García, J. L., y Santos-Moreno, A. (2014). Efectos de la estructura del paisaje y de la vegetación en la diversidad de murciélagos filostómidos (Chiroptera: Phyllostomidae) de Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical*, 62(1), 217–239.
- García-Herrera, L. V., Ramírez-Fráncel, L. A., Guevara, G., Lim, B. K., & Losada-Prado, S. (2023). Wing morphology is related to niche specialization and interaction networks in stenodermatine bats (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy*, 104(2), 347–360.
<https://doi.org/10.1093/jmammal/gyac112>
- García-Morales, R., Moreno, C. E., Badano, E. I., Zuria, I., Galindo-González, J., Rojas-Martínez, A. E., y Ávila-Gómez, E. S. (2016). Deforestation impacts on bat functional diversity in tropical landscapes. *PloS one*, 11(12). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0166765>

- Gómez-Ortiz, Y., y Moreno, C. E. (2017). La diversidad funcional en comunidades animales: una revisión que hace énfasis en los vertebrados. *Animal Biodiversity and Conservation*, 40(2), 165–174.
- Gonçalves, F., Fischer, E., y Dirzo, R. (2017). Forest conversion to cattle ranching differentially affects taxonomic and functional groups of Neotropical bats. *Biological Conservation*, 210, 343–348. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.04.021>
- Gorresen, P. M., y Willig, M. R. (2004). Landscape responses of bats to habitat fragmentation in atlantic forest of Paraguay. *Journal of Mammalogy*, 85(4), 688–697.
- Gower, J. C. (1971). A General Coefficient of Similarity and Some of Its Properties. En *Source: Biometrics*, 857-871.
- Grupo de Estudios en Biodiversidad. (2011). Estudio de la vegetación y fauna terrestre, incluyendo insectos, presentes en la franja de protección, áreas de reserva protectora y vaso del embalse del Proyecto Hidroeléctrico Sogamoso, Informe final. Universidad Industrial de Santander.
- Grupo de Estudios en Biodiversidad. (2014). Estudio de la fauna terrestre presente en la franja de protección, áreas de reserva protectora y vaso del embalse del Proyecto Hidroeléctrico Sogamoso, Informe final. Universidad Industrial de Santander.
- Grupo de Estudio en Biodiversidad. (2017). Monitoreo de la fauna terrestre existente en la franja de protección del embalse de la Central Hidroeléctrica Sogamoso y áreas de reserva protectora, Informe final. Universidad Industrial de Santander.
- Hagen, E. M., y Sabo, J. L. (2011). A landscape perspective on bat foraging ecology along rivers: Does channel confinement and insect availability influence the response of bats to aquatic resources in riverine landscapes?. *Oecologia*, 166(3), 751–760. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1913-4>

- Haynes, M. A., y Lee, T. E. (2004). *Artibeus obscurus*. *Mammalian Species*, 752, 1–5.
<https://doi.org/10.1644/752>
- IDEAM (2023, 28 de abril). *Atlas Climatológico de Colombia*.
<http://atlas.ideam.gov.co/visorAtlasClimatologico.html>
- ISAGEN (2023, 13 de octubre). *Generamos energía*. <https://www.isagen.com.co/es/nuestro-negocio/generamos-energia>
- Jost, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 88(10), 2427–2439.
- Kasso, M., y Balakrishnan, M. (2013). Ecological and Economic Importance of Bats (Order Chiroptera). *International Scholarly Research Notices*, 2013(1), 187415.
<https://doi.org/10.1155/2013/187415>
- Klingbeil, B. T., Willig, M. R. (2009). Guild-Specific Responses of Bats to Landscape Composition and Configuration in Fragmented Amazonian Rainforest. *Conditions Journal of Applied Ecology*, 46(1), 203–213. <https://doi.org/10.1136/ajae.46.1.203>
- Korine, C., Adams, R., Russo, D., Fisher-Phelps, M., y Jacobs, D. (2015). Bats and water: Anthropogenic alterations threaten global bat populations. En *Bats in the Anthropocene: Conservation of Bats in a Changing World* (pp. 215–241). Springer International Publishing.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-25220-9_8
- Legendre, P., Galzin, R., y Harmelin-Vivien, M. (1997). Relating behavior to habitat: solutions to the fourth-corner problem. *Ecology*, 78(2), 547–562.
- Luz, J. L., Costa, L.D.M., y Esbérard, C. E. L. (2021). Influence of banana plantations on bat assemblages (Chiroptera). *Austral Ecology*, 46(3), 349–358.
<https://doi.org/10.1111/aec.12989>

- Magneville, C., Loiseau, N., Albouy, C., Casajus, N., Claverie, T., Escalas, A., Leprieur, F., Maire, E., Mouillot, D., y Villéger, S. (2022). mFD: an R package to compute and illustrate the multiple facets of functional diversity. *Ecography*, 2022(1). <https://doi.org/10.1111/ecog.05904>
- Maire, E., Grenouillet, G., Brosse, S., y Villéger, S. (2015). How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces. *Global Ecology and Biogeography*, 24(6), 728–740. <https://doi.org/10.1111/geb.12299>
- Martins, A. C., Willig, M. R., Presley, S. J., y Marinho-Filho, J. (2017). Effects of forest height and vertical complexity on abundance and biodiversity of bats in Amazonia. *Forest Ecology and Management*, 391, 427–435. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.02.039>
- Mason, N. W. H., Mouillot, D., Lee, W. G., y Wilson, B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *OIKOS*, 111(1), 112-118.
- Medellín, R. A., Equihua, M., y Amin, M. A. (2000). Bat Diversity and Abundance as Indicators of Disturbance in Neotropical rainforests. *Conservation Biology*, 14(6), 1666-1675.
- Mendes, P., With, K. A., Signorelli, L., y De Marco, P. (2017). The relative importance of local versus landscape variables on site occupancy in bats of the Brazilian Cerrado. *Landscape Ecology*, 32(4), 745–762. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0483-6>
- Meyer, C. F., y Kalko, E. K. V. (2008). Assemblage-level responses of phyllostomid bats to tropical forest fragmentation: land-bridge islands as a model system. *Journal of Biogeography*, 35(9), 1711–1726. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01916.x>

- Meyer, C. F., Struebig, M. J., y Willig, M. R. (2015). Responses of tropical bats to habitat fragmentation, logging, and deforestation. En *Bats in the Anthropocene: Conservation of Bats in a Changing World* (pp. 63–103). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-25220-9_4
- Moore, J. C. (2013). Diversity, Taxonomic versus Functional. En *Encyclopedia of Biodiversity: Second Edition* (pp. 648–656). Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00036-8>
- Mouchet, M. A., Villéger, S., Mason, N. W. H., y Mouillot, D. (2010). Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24(4), 867–876. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x>
- Mouillot, D., Graham, N. A. J., Villéger, S., Mason, N. W. H., y Bellwood, D. R. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology and Evolution*, 28(3), 167–177. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.004>
- Nagorsen, D. W., y Peterson, R. L. (1980). *Mammal collector's manual: a guide for collecting, documenting, and preparing mammal specimens for scientific research*. Royal Ontario Museum.
- Norberg, U. M., y Rayner, J. M. V. (1987). Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological sciences*, 316(1179), 335–427.
- Oksanen, J., Simpson, G. L., Blanchet, F. G., Roeland, K., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M.,

- Bolker, B., Borcard, D., Borman, T., y Carvalho, G. (2025). Package vegan: Community Ecology Package, *2*(9), 1-295.
- Patrignani, A., y Ochsner, T. E. (2015). Canopeo: A powerful new tool for measuring fractional green canopy cover. *Agronomy Journal*, *107*(6), 2312–2320. <https://doi.org/10.2134/agronj15.0150>
- Petchey, O. L. (2003). Integrating methods that investigate how complementarity influences ecosystem functioning. *Oikos*, *101*(2), 323-330.
- Presley, S. J., Cisneros, L. M., Higgins, C. L., Klingbeil, B. T., Scheiner, S. M., y Willig, M. R. (2018). Phylogenetic and functional underdispersion in Neotropical phyllostomid bat communities. *Biotropica*, *50*(1), 135–145. <https://doi.org/10.1111/btp.12501>
- R Core Team (2024). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rahman, A., Farrok, O., y Haque, M. M. (2022). Environmental impact of renewable energy source based electrical power plants: Solar, wind, hydroelectric, biomass, geothermal, tidal, ocean, and osmotic. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, *161*. <https://doi.org/10.1016/j.rser.2022.112279>
- Ramírez-Mejía, A. F., Urbina-Cardona, J. N., y Sánchez, F. (2020). Functional diversity of phyllostomid bats in an urban–rural landscape: A scale-dependent analysis. *Biotropica*, *52*(6), 1168–1182. <https://doi.org/10.1111/btp.12816>
- Rodríguez Eraso, N., Armenteras-Pascual, D., y Alumbroeros, J. R. (2013). Land use and land cover change in the Colombian Andes: Dynamics and future scenarios. *Journal of Land Use Science*, *8*(2), 154–174. <https://doi.org/10.1080/1747423X.2011.650228>

- Roxburgh, S. H., Shea, K., y Wilson, J. B. (2004). The intermediate disturbance hypothesis: patch dynamics and mechanisms of species coexistence. *Ecology*, *85*(2), 359-371.
- Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F., y Argillier, C. (2010). A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs*, *80*(3), 469–484.
- Schneider, C. A., Rasband, W. S., & Eliceiri, K. W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, *9*(7), 671–675.
- Ter Braak, C. J., Cormont, A., y Dray, S. (2012). Improved testing of species traits-environment relationships in the fourth-corner problem. *Ecology*, *93*(7), 1525–1526. <https://doi.org/10.1890/12-0126.1>
- Ter Braak, C. J. (1986). Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, *67*(5), 1167-1179.
- Torrent, L., López-Baucells, A., Rocha, R., Bobrowiec, P. E. D., y Meyer, C. F. J. (2018). The importance of lakes for bat conservation in Amazonian rainforests: an assessment using autonomous recorders. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, *4*(4), 339–351. <https://doi.org/10.1002/rse2.83>
- Villéger, S., Grenouillet, G., y Brosse, S. (2013). Decomposing functional β -diversity reveals that low functional β -diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography*, *22*(6), 671–681. <https://doi.org/10.1111/geb.12021>
- Villéger, S., Mason, N. W. H., & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, *89*(8), 2290-2301.
- Villéger, S., Miranda, J.R., Hernández, D.F., y Mouillot, D. (2010). Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications*, *20*(6), 1512–1522.

Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., y Garnier, E. (2007).

Let the concept of trait be functional! *Oikos*, *116*(5), 882–892.

<https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x>

Whittaker, R. H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, *21*(2), 213–251.

Wickham, H. (2016). Data analysis. En *ggplot2: elegant graphics for data analysis* (pp. 189-201).

Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-24277-4>

Apéndices

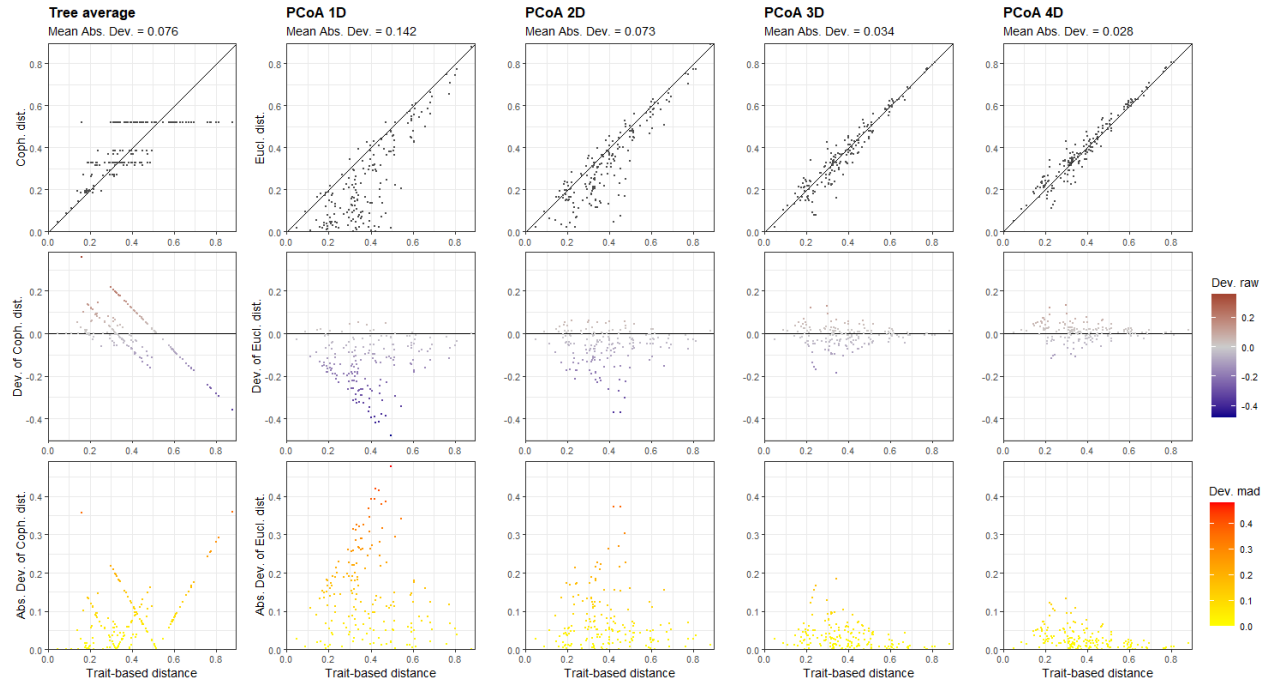
Apéndice A

Abundancia de las especies de murciélagos de la familia Phyllostomidae registradas en las dos localidades muestreadas: La Chafarota y El Ramo.

Subfamilia	Especie	Localidad	
		La Chafarota	El Ramo
Carolliinae	<i>Carollia castanea</i>	6	14
	<i>Carollia perspicillata</i>	39	76
Desmodontinae	<i>Desmodus rotundus</i>	0	3
Glossophaginae	<i>Choeroniscus godmani</i>	0	3
	<i>Glossophaga soricina</i>	3	1
Lonchophyllinae	<i>Lonchophylla robusta</i>	0	4
Lonchorhininae	<i>Lonchorhina aurita</i>	1	0
Phyllostominae	<i>Gardnerycteris crenulatum</i>	4	0
	<i>Micronycteris microtis</i>	2	0
	<i>Phyllostomus discolor</i>	0	4
	<i>Phyllostomus hastatus</i>	1	2
	<i>Artibeus lituratus</i>	4	1
Stenodermatinae	<i>Artibeus jamaicensis</i>	4	43
	<i>Artibeus obscurus</i>	0	3
	<i>Dermanura anderseni</i>	0	2
	<i>Sturnira lilium</i>	4	42
	<i>Sturnira ludovici</i>	0	30
	<i>Uroderma bilobatum</i>	14	3
	<i>Vampyressa thyone</i>	13	8

Apéndice B

Representación gráfica de la calidad de los espacios funcionales.

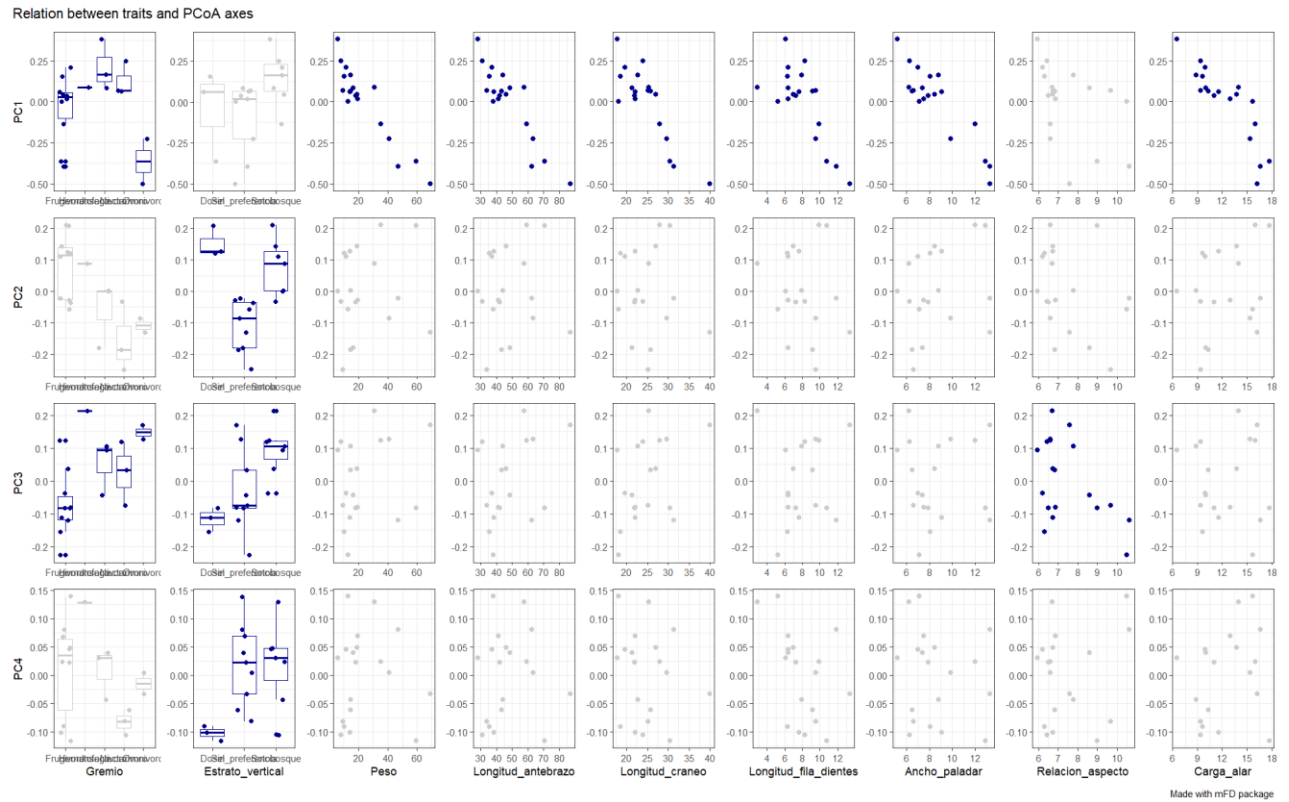


Made with mfd

Nota: Cada columna representa un espacio funcional mientras que el eje X representa las distancias basadas en rasgos. El eje Y varia en cada fila: en la primera fila representa las distancias funcionales de las especies en el espacio multidimensional; en la segunda fila, indica la desviación bruta de las distancias entre especies en el espacio funcional frente a las distancias basadas en rasgos; y en la tercera fila, muestra la desviación absoluta.

Apéndice C

Ilustración de las correlaciones entre los ejes del análisis PCoA y los rasgos funcionales utilizados en el estudio.



Nota: En color azul oscuro están señalados los rasgos significativos para cada uno de los ejes.

Fueron seleccionados los primeros cuatro ejes.

Apéndice D

Especímenes colectados en las dos localidades de muestreo.

Código de colección	Código colector	Especie	Sexo	Coordenadas	Altitud (msnm)
UIS-MHN-M- 2254	TCF004	<i>Micronycteris microtis</i>	Macho	7° 02' 05.6" N, 73° 23' 08.6" W	405
UIS-MHN-M- 2254	LMA010	<i>Gardnerycteris crenulatum</i>	Hembra	7° 02' 17.6" N, 73° 23' 40.94" W	546
UIS-MHN-M- 2254	LMA011	<i>Uroderma bilobatum</i>	Hembra	7° 02' 05.67" N, 73° 23' 07.6" W	380