

DIVERSIDAD TAXONÓMICA Y FUNCIONAL DE MURCIÉLAGOS EN UN GRADIENTE
DE ELEVACIÓN EN EL SUR DE LOS ANDES COLOMBIANOS

JOHANA ALEJANDRA ARÉVALO CORTÉS

UNIVERSIDAD DE NARIÑO
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
PROGRAMA DE BIOLOGÍA
2022

DIVERSIDAD TAXONÓMICA Y FUNCIONAL DE MURCIÉLAGOS EN UN GRADIENTE
DE ELEVACIÓN EN EL SUR DE LOS ANDES COLOMBIANOS

JOHANA ALEJANDRA ARÉVALO CORTÉS

Trabajo de grado presentado como Cumplimiento Parcial de los Requisitos
Para Optar al Título de Magister en Ciencias Biológicas

Directores:

Dr. Ronald A. Fernández-Gómez
Instituto de Neuroetología, Universidad Veracruzana, México

Dr. Carlos A. Cultid-Medina
Cátedra CONACYT
Instituto de Ecología, A.C. Centro Regional del Bajío
Red de Diversidad Biológica del Occidente Mexicano, México.

Dr. Arsenio Hidalgo Troya
Universidad de Nariño, Colombia

UNIVERSIDAD DE NARIÑO
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
PROGRAMA DE BIOLOGÍA

2022

Nota de responsabilidad

“Las ideas y conclusiones aportadas en el trabajo de grado, son responsabilidades exclusivas de su autor”.

Artículo 1 del Acuerdo N°. 324 de octubre 11 de 1966 emanado del Honorable Consejo Directivo de la Universidad de Nariño.

Nota de Aceptación

Ronald A. Fernández-Gómez

Director

Carlos Cultid Medina

Co-director

Arsenio Hidalgo troya

Co-director

Jhon Jairo Calderón
Jurado

Elkin Noguera
Jurado

Fabricio Villalobos
Jurado

San Juan de Pasto, 2022.

Agradecimientos

A la Fundación CEIBA por el apoyo y financiamiento (BNA-1-1-029) para el desarrollo de mis estudios de maestría

Al Centro de estudios Ambientales CEA de la Universidad de Nariño, por el apoyo y financiamiento para la realización de esta investigación.

A la Universidad de Nariño por brindarme todas las herramientas necesarias para cultivar el conocimiento en la formación como biólogos.

Al grupo de Investigación en Ecología Evolutiva (GIEE) por brindarme la oportunidad de adquirir nuevos conocimientos en sus proyectos y a la línea en comunicación y comportamiento Animal

Al Museo de Historia Natural PSO CZ - Colección mastozoológica por ofrecer el espacio y formación para la identificación de las especies.

Agradezco en especial a mis asesores, Ronald Fernández, Carlos Cultid Medina y Arsenio Hidalgo, por confiar y apoyar las nuevas ideas generando espacios y oportunidades para la investigación, por su orientación, compañía y apoyo en este trabajo.

A los jurados evaluadores, Jhon Jairo Calderón, Elkin Noguera y Fabricio Villalobos, por sus valiosos comentarios, recomendaciones y conocimientos que fueron una contribución importante para la culminación de este documento.

A todas las familias que me abrieron las puertas de sus hogares y me acompañaron en la fase de campo pues gracias a ellos fue posible la ubicación de los ejemplares.

A todas aquellas personas que fueron parte de este proceso: Osvaldo Arcos, Camilo Paz, Orlando Castro, Yenni Tumbaqui, Luis Recalde, y Jhon Tulcan.

A nuestros compañeros por su amistad en el proceso de aprendizaje.

Mil gracias a todos y que Dios los bendiga.

Dedicatoria

Esta investigación está dedicada a mis padres y mi hermana, por ser el pilar fundamental en todo lo que soy, con todo el amor les digo muchas gracias por todo el apoyo que me han brindado en el transcurso de mi vida, y ahora que hago realidad uno de mis más grandes anhelos quiero agradecer todo el amor, paciencia y comprensión para conmigo por todo y mucho más muchas gracias.

Abstract

The effect of elevation on diversity has been examined using the richness-elevation relationship. This relationship can have at least five possible scenarios: null, monotonic, with a symmetric mean peak, asymmetric mean peak, and low elevation plateau. There are different factors that can modulate richness -elevation patterns: 1) the extent of the elevation gradient; 2) the orientation and latitudinal position of the mountains or biogeographic context; 3) taxonomic group and 4) diversity measures. Taking into account the above, it was hypothesized that in tropical mountains the richness of bats reaches its maximum in intermediate elevations and that this hump pattern is associated with the joint contribution of the vertical and horizontal colonization processes, and it is expected that : i) other expressions of taxonomic diversity (eg, estimated based on the proportional abundance of the species) will follow the same pattern but with different magnitudes (eg, slopes); ii) functional diversity will remain constant along the elevation gradient and iii) compositional dissimilarity along the gradient will be mainly due to the spatial exchange of species between each elevation rather than due to differences in richness. For the evaluation of the patterns of taxonomic and functional diversity of bats along an elevation gradient of the Andes of southern Colombia. Seven samplings were carried out between 500 and 3,500 m.a.s.l in intervals of 500 m with a sampling effort of 116,640 mist-net hours. Linear models were adjusted to assess the relationship between diversity (taxonomic and functional) and elevation. The compositional dissimilarity patterns along the gradient were analyzed with respect to spatial rotation and differences in richness between elevations. 33 species of bats were recorded, where the Phyllostomidae family was dominant. The

taxonomic diversity under the expressions of the Hill series (for q equal to 0, 1, and 2) tended to follow a negative linear pattern. We did not detect changes in functional diversity along the elevation gradient. The spatial turnover of the species contributes 72% to the total dissimilarity between elevations. It is proposed that this may contribute to the non-variation of functional diversity with elevation, that is, species rotation. We can call this "compensation for species rotation", where the species change, but there is always at least one representative of each functional group at each elevation.

Keywords: Empirical models, echolocation pulses, functional traits, Neotropical mountains, community structure.

Resumen

El efecto de la elevación sobre la diversidad se ha examinado mediante la relación riqueza-elevación. Dicha relación puede tener al menos cinco formas posibles: nula, monótona, con pico medio simétrico, pico medio asimétrico y meseta de baja elevación. Existen diferentes factores que pueden modular los patrones de riqueza – elevación: 1) la extensión del gradiente de elevación; 2) la orientación y posición latitudinal del contexto montañoso o biogeográfico; 3) el grupo taxonómico y 4) las medidas de diversidad. Teniendo en cuenta lo anterior, se planteó la hipótesis de que en las montañas tropicales la riqueza de murciélagos alcanza su máximo en elevaciones intermedias y que este patrón de joroba se asocia al aporte conjunto de los procesos de colonización vertical y horizontal, y se espera que: i) otras expresiones de diversidad taxonómica (e.g., estimadas con base a la abundancia proporcional de las especies) seguirán el mismo patrón pero con diferentes magnitudes (e.g., pendientes); ii) la diversidad funcional permanecerá constante a lo largo del gradiente de elevación y iii) la disimilitud composicional a lo largo del gradiente se deberá principalmente al recambio espacial de especies entre cada elevación que por las diferencias de riqueza. Para la evaluación de los patrones de diversidad taxonómica y funcional de los murciélagos a lo largo de un gradiente de elevación de los Andes del sur de Colombia, se realizaron siete muestreos entre 500 y 3500 m.s.n.m en intervalos de 500 m con un esfuerzo de muestreo de 116,640 horas-red. Los modelos lineales se ajustaron para evaluar la relación entre diversidad (taxonómica y funcional) y elevación. Los patrones de disimilitud composicional a lo largo del gradiente se analizaron con respecto a la rotación espacial y las diferencias de riqueza entre elevaciones. Se registraron 33

especies de murciélagos, donde la familia Phyllostomidae fue dominante. La diversidad taxonómica bajo las expresiones de las series de Hill (para q igual a 0,1 y 2) tendieron a seguir un patrón lineal negativo. No detectamos cambios en la diversidad funcional a lo largo del gradiente de elevación. El recambio espacial de las especies contribuye en un 72% a la disimilitud total entre elevaciones. Se propone que esto puede contribuir a la no variación de la diversidad funcional con la elevación, es decir, rotación de especies. Podemos llamar a esto "compensación por la rotación de especies", en donde las especies cambian, pero siempre hay al menos un representante de cada grupo funcional en cada elevación.

Palabras clave: Modelos empíricos, pulsos de ecolocalización, rasgos funcionales, montañas neotropicales, estructura de la comunidad.

Tabla de contenido

1. Introducción.....	20
2. Preguntas de investigación.....	24
3. Hipótesis.....	25
4. Objetivos	26
4.1. Objetivo general	26
4.2. Objetivos específicos.....	26
5. Marco teórico.....	27
5.1. Diversidad Taxonómica	27
5.2. Diversidad Funcional	29
5.3. Patrones de diversidad a lo largo de un gradiente de elevación	35
5.4. Los murciélagos como grupo de estudio.....	38
6. Antecedentes	42
7. Materiales y métodos.....	44
7.1. Diseño de muestreo	44
7.2. Identificación de especies	47
7.3. Análisis estadísticos	48
7.3.1. Objetivo específico 1: Estimar la diversidad taxonómica y funcional de murciélagos a lo largo de un gradiente de elevación en los Andes del sur de Colombia.	48
7.3.1.1. Diversidad taxonómica	48
7.4. Objetivo específico 2: Evaluar la consistencia de los patrones altitudinales entre la diversidad taxonómica y funcional de murciélagos a lo largo de un gradiente de elevación en los Andes del sur de Colombia.....	52
7.5. Objetivo específico 3: Examinar la disimilitud composicional (taxonómica) a lo largo de un gradiente de elevación en los Andes del sur de Colombia	53
RESULTADOS	54
Objetivo específico 1.	54
7.6. Diversidad taxonómica	54

7.6.1.	Riqueza de especies	54
7.6.2.	Número efectivo de especies según la aproximación de la serie de Hill (Hill, 1973)	57
7.6.3.	Abundancia	59
7.7.	Diversidad funcional	62
	Objetivo específico 2.	65
7.8.	Evaluación de la relación diversidad taxonómica – elevación	65
7.9.	Evaluación de la relación diversidad Funcional – elevación	68
	Objetivo específico 3.	70
7.10.	Disimilitud composicional taxonómica.....	70
8.	DISCUSIÓN	74
8.1.	Diversidad taxonómica	74
8.1.1.	Riqueza de especies	74
8.1.2.	Diversidad en número efectivo de especies según la aproximación de la serie de Hill	78
8.1.3.	Abundancia	78
8.2.	Diversidad Funcional	80
8.3.	Evaluación de la relación diversidad taxonómica – elevación	82
8.4.	Evaluación de la relación diversidad funcional – elevación	84
8.5.	Disimilitud composicional taxonómica.....	86
9.	Conclusiones	89
13.	Perspectivas de investigación	91
14.	Bibliografía	93
15.	Anexos	122

Lista de figuras

Figura 1. Conjunto de modelos de la forma en la relación diversidad (eje y) – elevación (eje x), (Tomado y modificado de McCain & Grytnes, 2010).	37
Figura 2. Espectograma perteneciente al género <i>Myotis</i> indicando las fases de búsqueda, detección de la presa y terminal (García-Rojas & López-González, 2018). 40	
Figura 3. Tipos de pulsos: A: Frecuencia modulada, B: Frecuencia constante y C: Frecuencia cuasi constante (Kalko & Aguirre, 2007), citado por Figueroa, (2017).	41
Figura 4. A) Sitios de muestreo en la región Andina del suroccidente colombiano, B) región Andina del departamento de Nariño, C) Departamento de Nariño ubicado en Colombia. Datum Bogotá. Proyección Transversal de Mercator. Fuente IGAC.....	46
Figura 5. Pulsos de ecolocalización de especies de murciélagos pertenecientes a la familia Vespertilionidae	56
Figura 6. Pulsos de ecolocalización de especies de murciélagos pertenecientes a la familia Molossidae	57
Figura 7. Pulsos de ecolocalización de la especie <i>M. megalophylla</i> representante de la familia Mormoopidae.....	57
Figura 8. Abundancia de las especies de murciélagos en las siete estaciones del gradiente de elevación. Las barras de error indican la desviación estándar.....	60
Figura 9. Curva de rango-densidad a lo largo de un gradiente de elevación en el suroccidente colombiano. Elevación (A) 500 m, (B) 1000 m (C) 1500 m (D) 2000 m (E) 2500 m (F) 3000 m y (G) 3500 m. Las especies se identifican con la primera letra del nombre genérico seguida de la primera letra del nombre específico: Mm: <i>Molossus molossus</i> , Eb: <i>Eptesicus brasiliensis</i> , Arl: <i>Artibeus lituratus</i> , Tb: <i>Tadarida brasiliensis</i> , Cp: <i>Carollia perspicillata</i> , Ef: <i>Eptesicus fuscus</i> , Aj: <i>Artibeus jamaicensis</i> , Pc: <i>Promops centralis</i> , Mo: <i>Myotis oxyotus</i> , Cb: <i>Carollia brevicauda</i> , Mn: <i>Myotis nigricans</i> , Me: <i>Mormoops megalophylla</i>	61
Figura 10. Análisis de componentes principales para las especies pertenecientes a las familias Phyllostomidae (circulo morado), Vespertilionidae, Molossidae y Mormopidae (circulo verde). Eje x: componente 1, eje y: componente 2. Rasgos funcionales: ENV(Envergadura), LCC (Largo cabeza- cuerpo), CO (Cola), AB (Antebrazo), Cal (Calcáneo), LMC (Longitud mayor del cráneo).....	63

Figura 11. Dendograma de similaridad según los rasgos funcionales del ensamblaje de murciélagos presente a lo largo del gradiente de elevación (500 – 3500 m), utilizando como índice el porcentaje de similaridad de Bray-Curtis. Los valores de cada grupo formado indica el soporte por Bootstrap: G1:0.90, G2:0.98, G3:0.95, G4:0.96. En la parte inferior se encuentra representada la presencia de las especies por cada elevación y su abundancia dependiendo de la intensidad del color 64

Figura 12. Modelos exponenciales (con intervalos de confianza del 95%, color azul datos extrapolados y color naranja interpolados) entre la elevación (eje x) y la riqueza de especies (eje y). A) series de Hill bajo la expresión $q=0$, B) $q=1$, C) $q=2$ 67

Figura 13. Relaciones lineales (con intervalos de confianza del 95%, color azul datos extrapolados y color naranja interpolados) entre la elevación (eje x) y la riqueza de especies (eje y). A) series de Hill bajo la expresión $q=0$, B) $q=1$, C) $q=2$ 68

Figura 14. Modelos nulos (con intervalos de confianza del 95%) entre la elevación (eje x) y los índices multidimensionales de la diversidad funcional (eje y). Fric) Riqueza funcional, Fdis) Dispersión funcional, Fequ) Equitatividad funcional, Fdiv) Divergencia funcional. 70

Figura 15. Disimilitud composicional taxonómica. β_{total} : Diversidad beta total, β_{repl} : disimilitud debido al reemplazo y β_{rich} : disimilitud debida a las diferencias en riqueza, las barras de error indican la desviación estándar. 71

Figura 16. Dendogramas de disimilitud composicional A: β_{total} : beta total, B: β_{repl} : disimilitud debido al reemplazo y C: β_{rich} : disimilitud debida a las diferencias en riqueza 72

Figura 17. Análisis de escala multidimensional no métrica (NMDS) basado en el índice de Jaccard considerando cada evento de muestreo por zona (Estrés 0.13. Sxt_500: Subxerofítico tropical 500 m, Sxt_1000: Subxerofítico tropical 1000 m, Osa_1500: Oroboma subandino 1500 m, Osa_2000: Oroboma subandino 2000 m, An_2500: Altoandino 2500 m, An_3000: Altoandino 3000 m, P_3500: Paramo 3500 m. 73

Lista de Tablas

Tabla 1. Índices de diversidad (Tomado de Jost,(2006)).....	28
Tabla 2. Rasgos funcionales y valor funcional, utilizados en la medición de diversidad funcional en vertebrados especialmente en murciélagos (Tomado de Gómez–Ortiz & Moreno, 2017).	33
Tabla 3. Localidades en donde se realizó el muestreo a lo largo de un gradiente de elevacion en la región Andina del departamento de Nariño. Las elevaciones son enumeradas secuencialmente, desde la menor 500 m hasta la más alta 3500 m.....	46
Tabla 4. Atributos funcionales que reflejan los componentes funcionales (Cisneros et al., 2014).....	50
Tabla 5. Riqueza de especies de murciélagos presentes a lo largo de un gradiente de elevacion en la región Andina al suroccidente colombiano.	55
Tabla 6. Diversidad (qD) de murciélagos a lo largo de un gradiente de elevación. Se usaron Dos tipos de métodos 1 = extrapolación 2 = interpolación.....	58
Tabla 7.Índices multidimensionales de la diversidad funcional. Riqueza funcional (Fric), Dispersión funcional (Fdisp), Equitatividad funcional (Feve) y Divergencia funcional (Fdiv). En negrita se indica los valores más altos dentro del gradiente para cada índice.	62
Tabla 8. Modelos de regresión de primero a quinto orden, entre elevación y diversidad de orden q. Se compararon modelos lineales, exponenciales, polinomiales (cuadráticos y cúbicos) y nulos. La selección del modelo se basó en el valor AICc más bajo (criterio de información de Akaike para muestras pequeñas). El modelo seleccionado para cada caso está en negrita y cursiva. Modelos con $\Delta AICc < 2$ son igualmente compatibles ..	65
Tabla 9. Modelos de regresión de primero a quinto orden, entre elevación e índices de diversidad funcional. Se compararon modelos lineales, exponenciales, polinomiales (cuadráticos y cúbicos) y nulos. La selección del modelo se basó en el valor AICc más bajo (criterio de información de Akaike para muestras pequeñas).	69

Lista de anexos

Anexo 1. Características de los pulsos de ecolocalización de murciélagos en vuelo libre. Fstar: Frecuencia inicial; Fend: Frecuencia final; Fpmin: Frecuencia minima; Fpmax: Frecuencia maxima; Fpmean: Frecuencia media; Fppeak: Frecuencia pico; Duración: Duración de cada pulso; Intervalo: intervalo entre pulsos; n: promedio de pulsos analizados; SD: Desviación estándar..... **¡Error! Marcador no definido.**

Anexo 2. Resultados Análisis de Componentes Principales para las 33 especies de murciélagos registradas en este estudio en donde los primeros componentes resaltados en negrita explican la mayor parte de la varianza de los datos. **¡Error! Marcador no definido.**

Anexo 3. Tabla de pesos de los componentes. Valores en negrita presentan un peso alto para explicar ese componente **¡Error! Marcador no definido.**

Anexo 4. Rasgos funcionales utilizados para la construcción del dendograma. Comp. 1 y 2 son los valores de los componentes principales obtenidos del PCA **¡Error! Marcador no definido.**

Anexo 5. Fotografías de quirópteros registrados en un gradiente altitudinal de los 500 a 3500 m en un gradiente altitudinal en el suroccidente colombiano.....129

Glosario

Riqueza funcional: (FRic) es la cantidad de espacio funcional ocupado por las especies de una comunidad independientemente de sus abundancias (Villéger et al., 2010). Una baja riqueza funcional indica que algunos de los recursos potencialmente disponibles no están siendo explotados y podría tener como consecuencia una reducción en la productividad de un ecosistema (Mason et al., 2005).

Equidad funcional: (FEve) es la homogeneidad en la distribución de las abundancias de las especies de una comunidad en un espacio funcional (Villéger et al., 2010). Una baja equitatividad implica que algunas partes del nicho funcional están siendo ocupadas, pero subutilizadas (Mason et al., 2005).

Divergencia funcional: (FDiv) es un índice que cuantifica cómo las especies divergen en sus distancias (ponderadas por su abundancia) desde el centro de gravedad en el espacio funcional (Villéger et al., 2010). Una alta divergencia refleja un alto grado de diferenciación de nicho en las especies dominantes, lo que podría reducir la competencia e incrementar la magnitud de los procesos del ecosistema como resultado de un uso más eficiente de los recursos (Mason et al., 2005).

Dispersión funcional: Es la distancia promedio de las especies individuales al centroide de todas las especies en el espacio funcional de la comunidad (Mason et al., 2005).

Ecolocalización: Es la ubicación de los objetos a través de ecos, que implica la transmisión de pulsos de sonido usando la laringe y las cuerdas vocales. Estos pulsos se reflejan en el murciélago como ecos de los objetos. Las orejas del murciélago detectan estos ecos y el cerebro analiza las diferencias espectrales entre el pulso de salida y el eco de retorno para formar una imagen tridimensional de su ambiente (Martínez-Medina et al., 2021).

Frecuencia constante: (CF, por sus siglas en inglés) son pulsos de larga duración sin variación en frecuencias (Martínez-Medina et al., 2021).

Frecuencia modulada: (FM) son pulsos que empiezan con una frecuencia alta y descienden rápidamente alcanzando una frecuencia menor en un corto periodo de tiempo (Martínez-Medina et al., 2021).

Frecuencia cuasi constante: (QCF) que son un punto intermedio entre CF y FM, las cuales pueden presentar variaciones en duración, frecuencia y ancho de banda (Martínez-Medina et al., 2021).

Fstart: Frecuencia de inicio de la selección que se analiza.

Fend: Frecuencia final de la selección que se analiza.

Fpmin: Frecuencia mínima del espectro completo, es la estimación de la frecuencia de señal mínima.

Fpmax: Frecuencia máxima del espectro completo es la estimación de la frecuencia de señal máxima.

Fpmean: Frecuencia media del espectro completo es la frecuencia media ponderada de potencia del espectro.

Fppeak: Frecuencia pico del espectro completo es la frecuencia máxima del espectro.

Duración: la cual es el periodo de tiempo comprendido entre el punto inicial y el punto final del pulso medidos en milisegundos)

Ensamblaje: Los organismo comparten recurso en un mismo contexto geográfico y se encuentran relacionados filogenéticamente (Fauth et al., 1996).

Comunidad: Grupo de poblaciones de diferentes especies, que viven en un mismo lugar o biotopo.

1. Introducción

Los sistemas montañosos son un laboratorio natural para estudiar cómo responde la diversidad biológica a lo largo de gradientes ambientales. En particular, los gradientes de elevación imponen rápidos cambios en variables bióticas (e.g., adaptación al suelo, interacción con polinizadores, dispersión y conservación del nicho) y abióticas (e.g., relieve, energía disponible, tiempo, precipitación, temperatura, área, estacionalidad, tipo de suelo, frecuencia y grado de perturbación, cambios hidrológicos y geológicos). Por lo cual, las comunidades locales se estructuran como resultado de la presión de selección que estos factores imponen según la elevación (Cisneros et al., 2014; Körner, 2007; Lomolino, 2001; McCain & Grytnes, 2010). Por ejemplo, en el sistema montañoso Andino, se ha detectado que los patrones de diversidad pueden variar con la elevación afectando atributos de la biodiversidad como la riqueza y el alto nivel de recambio a lo largo del gradiente (Scatena et al., 2010; Tejedor Garavito et al., 2012).

El efecto de la elevación sobre la biota se ha examinado principalmente a través de la relación riqueza de especies – elevación (e.g., Rahbek, 2005; Terborgh, 1977). En primera instancia, a finales de los años 70's se propuso que esta relación siempre seguía un patrón lineal negativo (Terborgh, 1977). Sin embargo, se ha demostrado que dicha relación puede presentar al menos cinco formas: i) nulo (la riqueza de especies no cambia a lo largo de un gradiente de elevación), ii) monótono (la riqueza disminuye de forma directa y gradual con el aumento de la elevación), iii) de pico medio simétrico (la riqueza es máxima a mitad del gradiente y disminuye hacia las partes bajas y altas), iv) pico medio asimétrico (mayor riqueza en bajas elevaciones) y por último, v) meseta de baja elevación con pico medio (mayor riqueza en elevaciones bajas e

incrementando en elevaciones intermedias) (McCain & Grytnes, 2010; Rahbek, 1995, 2005).

La detección de una u otra forma de la relación riqueza – elevación parece depender de: i) la extensión del gradiente, ii) la orientación y posición latitudinal de la montaña (o contexto biogeográfico) y iii) el grupo taxonómico evaluado (Rahbek, 2005). Además, se propone que la forma de la relación, en un mismo sistema montañoso y para un mismo grupo taxonómico, puede ser diferente según el atributo de la comunidad evaluado (e.g., riqueza vs. diversidad funcional) (Cisneros et al., 2014). Por ejemplo, se ha evidenciado que la riqueza disminuye monótonamente o alcanza su punto máximo en elevaciones intermedias (referencias en Martins et al., 2015), mientras que la diversidad funcional puede incrementarse o disminuir con la elevación (Cisneros et al., 2014; Graham, 1983; Soriano, 2000).

La diversidad funcional es una faceta de las comunidades que ha llamado la atención recientemente en el estudio de gradientes ambientales. No obstante, apenas durante la última década se ha empezado a entender la magnitud y forma de la relación entre los cambios en la diversidad funcional y la elevación (Galetti et al., 2017). En este sentido, el análisis de la diversidad funcional a lo largo de gradientes de elevación, es un enfoque complementario a los estudios tradicionales de riqueza de especies y puede ayudar a dilucidar las causas de la variación en la diversidad biológica en sistemas montañosos como la región Andina (Stevens, 2004).

En comunidades de murciélagos, se han observado dos patrones de la relación riqueza – elevación: el primero es el monotónico; que consiste en una disminución lineal en la riqueza y abundancia de especies a medida que aumenta la elevación (Kaňuch & Krištín, 2006; Patterson et al., 1996, 1998; Stevens, 1992) generalmente observado en montañas tropicales, las cuales presentan un clima templado (Graham, 1983; McCain, 2007). En este tipo de ecosistemas también se ha evidenciado el segundo patrón unimodal, en donde la mayor riqueza y abundancia tienden a concentrarse en elevaciones intermedias por encima de los 1000 m (Goodman et al., 1996; Heaney, 2001; McCain, 2007; Rahbek, 1995, 2005).

En cuanto a los estudios de diversidad funcional de murciélagos a lo largo de gradientes de elevación, son escasos y los existentes se han centrado en especies a nivel de sotobosque (Cisneros et al., 2014), dejando un vacío de información sobre la porción de la comunidad que vuela sobre dosel y que presentan otro tipo de atributos funcionales (e.g Dieta, morfología, nicho temporal y/o espacial, ubicación y estrategias de forrajeo). Esta falta de información se debe en gran medida, a la dificultad logística que impone el muestreo de murciélagos en los estratos superiores de los bosques (Gómez–Ortiz & Moreno, 2017). Por esta razón, en los últimos años se han implementado herramientas acústicas para tener una estimación más precisa de la diversidad taxonómica y funcional de los quirópteros (Idoeta et al., 2012; McCracken et al., 1997; Ochoa et al., 2000; Russo & Jones, 2002). No obstante, son escasos los estudios donde se incluyan datos bioacústicos para analizar la relación diversidad funcional – elevación y los existentes se han enfocado en determinar la sensibilidad de los murciélagos a actividades antrópicas (e.g. (Wordley et al., 2017).

Para explicar los diferentes patrones de la diversidad en las montañas, Lobo y Halffter (2000) utilizando como modelo a los escarabajos propusieron dos procesos biológicos: la colonización vertical y horizontal. El primero asume que los linajes en las montañas se originan principalmente a partir de elementos que habitan áreas de tierras bajas adyacentes en la misma latitud, y que las condiciones ambientales (e.g temperatura, precipitación) a través de las montañas limitan su dispersión a las tierras altas. En contraste, la colonización horizontal por elementos de linajes que habitan en latitudes más frías hacia el norte o sur, sugiere el desplazamiento geográfico de taxones o de sus ancestros en diferentes épocas paleoclimáticas (Escobar et al., 2007; Lobo & Halffter, 2000). Por lo tanto, si estos dos procesos operan en las montañas, esto indicaría un alto reemplazo de elevación entre taxones de nivel superior con diferentes historias evolutivas y adaptaciones ecofisiológicas.

Esta investigación permitió obtener información inédita sobre la magnitud y forma de la relación diversidad – elevación para murciélagos de los Andes del sur de Colombia. En particular, se identificó el grado de consistencia en la forma de la relación diversidad (taxonómica vs. funcional) – elevación y cómo dicha consistencia puede depender de los cambios en la composición de especies a lo largo del gradiente. Para esto, se implementó una aproximación mixta, donde la diversidad taxonómica se examinó bajo el marco conceptual del número efectivo de especies (e.g., Serie de Hill, 1973) y para la diversidad funcional se incluyeron atributos funcionales, tales como medidas morfológicas y estrategias de forrajeo, lo cual, fue soportado a través del uso de herramientas de registro y análisis acústicos de los pulsos de ecolocalización. La implementación de estos parámetros acústicos permitió registrar especies con baja

probabilidad de detección con métodos de muestreo convencionales (e.g., redes de niebla o trampas arpa).

Esta investigación permitió obtener información inédita sobre la magnitud y forma de la relación diversidad – elevación para murciélagos de los Andes del sur de Colombia. En particular, se identificó el grado de consistencia en la forma de la relación diversidad (taxonómica vs. funcional) – elevación y cómo dicha consistencia puede depender de los cambios en la composición de especies a lo largo del gradiente. Para esto, se implementó una aproximación mixta, donde la diversidad taxonómica se examinó bajo el marco conceptual del número efectivo de especies (e.g., Serie de Hill, 1973) y para la diversidad funcional se incluyeron atributos funcionales, tales como medidas morfológicas y estrategias de forrajeo, lo cual, fue soportado a través del uso de herramientas de registro y análisis acústicos de los pulsos de ecolocalización. La implementación de estos parámetros acústicos permitió registrar especies con baja probabilidad de detección con métodos de muestreo convencionales (e.g., redes de niebla o trampas arpa).

2. Preguntas de investigación

¿Cómo difiere la forma de la relación diversidad – elevación según la estructura taxonómica y funcional de las comunidades de murciélagos en un gradiente de elevación en los Andes del sur de Colombia?

¿Cómo cambia la composición de especies de murciélagos a lo largo de un gradiente de elevación en los Andes del sur de Colombia?

3. Hipótesis

Teniendo en cuenta que en las montañas tropicales la riqueza de murciélagos alcanza su máximo en elevaciones intermedias y que este patrón de joroba se asocia al aporte conjunto de los procesos de colonización vertical y horizontal, se espera que: i) otras expresiones de diversidad taxonómica (e.g., estimadas con base a la abundancia proporcional de las especies) seguirán el mismo patrón pero con diferentes magnitudes (e.g., pendientes); ii) la diversidad funcional permanecerá constante a lo largo del gradiente de elevación y iii) la disimilitud composicional a lo largo del gradiente se deberá principalmente al recambio espacial de especies a lo largo del gradiente de elevación que por las diferencias de riqueza.

4. Objetivos

4.1. Objetivo general

Evaluar los patrones de diversidad taxonómica y funcional de murciélagos a lo largo de un gradiente de elevación en los Andes del sur de Colombia.

4.2. Objetivos específicos

Estimar la diversidad taxonómica y funcional de murciélagos a lo largo de un gradiente de elevación en los Andes del sur de Colombia.

Evaluar la consistencia de los patrones altitudinales entre la diversidad taxonómica y funcional de murciélagos a lo largo de un gradiente de elevación en los Andes del sur de Colombia.

Examinar la disimilitud composicional (taxonómica) a lo largo de un gradiente de elevación en los Andes del sur de Colombia.

5. Marco teórico

La diversidad biológica se refiere a la variación en todos los niveles de la organización biológica, esto incluye organismos vivos, ecosistemas y complejos ecológicos de los que forman parte (Gaston & Spicer, 2004). La diversidad como variable ecológica de respuesta, se compone de tres elementos: riqueza, abundancia y composición de elementos diferentes (Gaston & Spicer, 2004). La riqueza de especies actúa como una medida de la variación en la diversidad biológica y se define como el número de elementos (categorías) diferentes presentes a una escala y nivel de organización determinados (Cultid & Escobar, 2019). En cuanto a la composición, hace referencia a la identidad taxonómica de los diferentes elementos que componen a la riqueza y la abundancia, representa el “peso” o “aporte relativo” de cada elemento en la muestra (e.g., número de individuos de una especie) (Magurran, 2004).

5.1. Diversidad Taxonómica

La diversidad taxonómica o de organismos incluye la clasificación, desde individuos hasta especies, es decir las “entidades” que se definen bajo algún criterio taxonómico o sistemático. En esta investigación, se estimó y comparó la diversidad taxonómica en unidades de número efectivo de especies según la serie de Hill (Hill, 1973; Jost, 2006) (Ver tabla 1). Más allá de la riqueza de especies, medir la diversidad es equivalente a evaluar cómo se distribuye la abundancia entre las especies presentes en una muestra, lo que equivale a evaluar la estructura de la comunidad. Sin embargo, el uso directo de índices de entropía como el índice de Shannon-Wiener no ofrece una descripción

intuitiva de la estructura de la comunidad, debido a que este índice sólo expresa el grado de incertidumbre asociado a que un individuo seleccionado al azar de la muestra pertenezca a una determinada especie. Por lo tanto, en la presente investigación se implementó la estimación de la diversidad siguiendo la serie de Hill y la notación matemática propuesta por Jost (2006).

$$q_D = \left(\sum_{i=1}^s p_i^q \right)^{\frac{1}{(1-q)}}$$

Tabla 1. Índices de diversidad (Tomado de Jost,(2006))

Índices	Diversidad en términos de Pi
Riqueza de especies	$q_0 = \sum_{i=1}^s p_i^0$
Entropía de Shannon	$q_1 = \exp \left(- \sum_{i=1}^s p_i \ln p_i \right)$
Simpson	$q_2 = \frac{1}{\sum_{i=1}^s p_i^2}$

donde p es la abundancia relativa de la especie i , es decir, la abundancia de la especie i dividida entre la suma de las abundancias de las S especies que componen la comunidad. q representa las series de Hill ($q= 0, 1, 2$) (Hill, 1973); a través de esta ecuación se puede representar la diversidad en términos de especies (Jost, 2007). Esto con el fin de que todas las expresiones sean del mismo orden q . De hecho, Jost, (2007; 2009) propone que los índices de diversidad tradicionalmente calculados son

superfluos, es decir, sólo sus números equivalentes de especies igualmente comunes tienen significado real como medidas de la diversidad.

El orden q de una medida de diversidad D indica su mayor o menor sensibilidad a la rareza de las especies. La diversidad de orden cero ($q = 0$: 0D) analiza la riqueza de especies. La riqueza pondera a todas las especies con el mismo valor; todos los valores $q < 1$ ponderan más a las especies raras según su abundancia en la comunidad de interés, mientras que todos los valores $q > 1$ dan importancia a las especies comunes. Sólo hay un valor q que da a todas las especies un peso igual a su abundancia relativa, sin favorecer o penalizar ni a las especies raras ni a las frecuentes: $q = 1$ (Jost, 2007).

5.2. Diversidad Funcional

La diversidad funcional analiza la estructura de las comunidades y el funcionamiento de los ecosistemas a través del uso de rasgos funcionales que pueden estar asociados a características morfológicas, fisiológicas, de comportamientos, o hábitats, medibles a nivel individual (Ballerteros Correa & Perez Torres, 2016). Los rasgos funcionales se clasifican en duros y suaves (Hodgson et al., 1999), los rasgos duros, se asocian a la fisiología de los organismos (e.g., tasa de asimilación y de desecho de los recursos alimenticios) (Violle et al., 2007); en cuanto a los rasgos suaves se asocian a la función de forma indirecta, un ejemplo de este rasgo son las características morfológicas (Violle et al., 2007). En estudios de diversidad funcional con mamíferos especialmente con murciélagos, los rasgos funcionales utilizados son: morfología del cráneo y alar,

estrategias de forrajeo, estrato vertical usado y tipo de percha (Gómez–Ortiz & Moreno, 2017) (Ver tabla 2).

Por otra parte, un grupo funcional, se define como agrupaciones de especies que poseen propiedades equivalentes (morfológicos, fisiológicos, conductuales, historia de vida y adaptaciones a través de una historia evolutiva común) y que desempeñan papeles ecológicos semejantes (Blondel, 2003); tales como la polinización, producción o descomposición, proporcionando una serie de servicios ecosistémicos (Blondel, 2003; Hooper & Vitousek, 1997). Estos grupos funcionales pueden identificarse por sus efectos sobre las propiedades de las comunidades bióticas y de los ecosistemas, así como sus respuestas a cambios en el ambiente (factores naturales o de origen antrópico) (Hooper et al., 2005).

La presencia de grupos funcionales y sus interacciones, determinan la capacidad de resiliencia de un ecosistema (Peterson et al., 1998). Por ejemplo, existen algunas especies que son funcionalmente bastante similares y algunas que son diferentes; cada especie similar accede al mismo grupo de recursos, por lo que, si se pierde una de estas especies no se produce una reducción en el uso de ese grupo de recursos, aumentando, su uso del mismo recurso y reduciendo en menor medida diversidad funcional, ya que la especie perdida no era única en sus características funcionales. Sin embargo, si la especie perdida era diferente a otras en sus rasgos funcionales, tanto la diversidad funcional como el uso del conjunto de recursos disminuirán significativamente (Walker, 1995).

La evaluación de la diversidad funcional se realiza a través de la medición de rasgos funcionales de las especies y sus respectivas abundancias. Existen dos

aproximaciones principales para evaluar la estructura funcional de las comunidades: el primero se enfoca en determinar el valor de los rasgos de cada especie y el segundo se basa en dendrogramas (construido a partir de un algoritmo de agrupamiento a la matriz de distancia por pares de especies) (Rao, 1982; Ricotta & Szeidl, 2009; Walker et al., 1999). Hay varios índices para el análisis de la diversidad funcional, uno de ellos es la riqueza funcional, el cual permite examinar las características de algunas especies y asignarlas a grupos funcionales (o gremios) (Root, 1967). La riqueza funcional ha sido utilizada ampliamente en la evaluación de función de ecosistema y diversidad; sin embargo, este método tiene inconvenientes relacionados en el cómo asignar especies a grupos. Por esta razón, se impulsó la búsqueda de mejores alternativas pensando en las especies como puntos en el espacio de rasgos n-dimensionales; una de las primeras soluciones fue propuesta por Walker et al. (1999), seguido por el uso de un método para medir la diversidad filogenética para resolver el problema (Petchey & Gaston, 2002). Desde entonces, han surgido nuevas medidas tales como:

- ✓ Divergencia funcional (FDvar) (Mason et al., 2003)
- ✓ Diversidad de atributos funcionales (FAD) (Walker et al., 1999)/ Disimilitud media (MD) (Heemsbergen et al., 2004)
- ✓ Entropía cuadrática de Rao (Q) (Botta-Dukát, 2005)
- ✓ Diversidad funcional (FD) es la longitud total de la rama de un dendrograma funcional (Petchey & Gaston, 2002).

FDvar se usa con un solo rasgo y puede considerarse como la suma de las desviaciones al cuadrado de las especies de la media ponderada de las especies

(Mason et al., 2003). Por lo tanto, es relativamente similar a la varianza. La ponderación de los valores de los rasgos por especie puede ser por abundancia y, por lo tanto, proporciona una medida de diversidad funcional que puede explicar las diferencias en abundancia entre especies. Esta métrica solo se utiliza para trabajar con rasgos únicos, lo que restringe considerablemente su utilidad; la solución utilizada es promediar los valores de FD_{var} en múltiples rasgos. MD y FAD se calculan como la distancia media entre especies en el espacio multivariado (Heemsbergen et al., 2004; Walker et al., 1999); no obstante, FAD no tiene en cuenta la abundancia de las especies. Por otro lado, está el índice de entropía cuadrática Q de Rao (Rao, 1982) que fue propuesto como una medida de diversidad funcional por Botta-Dukát (2005); es la suma, a través de pares de especies, del producto de la distancia entre las dos especies en el espacio de rasgos y sus dos abundancias relativas. Sin embargo, otros investigadores han implementado una versión modificada de Q , utilizando valores de ponderación arbitrarios en lugar de utilizar abundancias relativas, que luego se modifican hasta que se alcanza el máximo poder explicativo para la función de interés del ecosistema (Weigelt et al., 2008). FD se define como la longitud total de la rama del dendrograma funcional que se puede construir a partir de información sobre los rasgos funcionales de las especies. El dendrograma funcional se puede considerar como una descripción de las relaciones funcionales compartidas por las especies (Petchey & Gaston, 2007).

Tabla 2. Rasgos funcionales y valor funcional, utilizados en la medición de diversidad funcional en vertebrados especialmente en murciélagos (Tomado de Gómez–Ortiz & Moreno, 2017).

Rasgo Funcional	Valor funcional
Morfológicos o morfométricos	
Biomasa	Demanda de recursos tróficos, gasto energético y flujo de energía entre niveles tróficos
Talla (categórica o longitud total en mm)	Demanda de recursos tróficos, gasto energético, flujo de energía entre niveles tróficos y tamaño del dominio vital
Morfometría del cráneo o cabeza (longitudes en mm)	Uso de recursos alimentarios
Morfometría del ala (índices de carga alar, forma de la punta, proporción de aspecto, etc.)	Velocidad de vuelo y capacidad de maniobra, uso de recursos alimentarios, uso del hábitat y locomoción
Reproductivos y de estrategia de vida	
Tamaño y número de camadas o nidadas	Éxito reproductivo, disponibilidad y demanda de recursos tróficos y espaciales
Periodo de gestación	Demanda de recursos tróficos y espaciales, protección de las crías
Madurez sexual (años o talla)	Éxito reproductivo y demanda de recursos tróficos y espaciales

Conducta reproductiva y cuidado parental	Éxito reproductivo y protección de las crías
--	--

Longevidad (años)	Demanda de recursos tróficos y espaciales
-------------------	---

Fisiológicos

Tasa metabólica (kcal/día)	Demanda de recursos tróficos y gasto energético
----------------------------	---

Conductuales

Migración, hibernación, torpor y aletargamiento (meses o estaciones)	Demanda de recursos tróficos, espaciales y temporales, segregación temporal
--	---

Conducta social (parejas, manadas, solitarios o grupos de caza)	Demanda de recursos tróficos y espaciales, éxito reproductivo, protección de las crías
---	--

Estrategia de forrajeo (aérea, espigueo, flotante; activo o pasivo)	Uso de recursos alimentarios
---	------------------------------

Nicho trófico

Nivel trófico (consumidor primario, secundario, etc.)	Uso de recursos alimentarios y flujo de energía entre niveles tróficos
---	--

Alimentación (tipos de alimentos, frecuencia de consumo, gremios tróficos, amplitud trófica, etc.)	Uso de recursos alimentarios, control de poblaciones y plagas, polinización, dispersión de semillas y frutos y plasticidad trófica
--	--

Nicho temporal

Patrón de actividad (nocturno, diurno, crepuscular o catemeral)	Estrategias predatorias y antipredatorias y segregación temporal
Nicho espacial	
Tamaño del dominio vital (km ²)	Demanda de recursos tróficos y espaciales, protección de las crías, estrategias predatorias y antipredatorias y territorialidad
Estrato vertical usado (dosel, sub-dosel o sotobosque)	Demanda de recursos tróficos y espaciales, protección de las crías, estrategias predatorias y antipredatorias
Hábitat (tipo de vegetación, especialista o generalista)	Demanda de recursos tróficos y espaciales, protección de crías, estrategias predatorias y antipredatorias
Micro-hábitat (en actividades de forrajeo, crianza, descanso o sitio de percha)	Demanda de recursos tróficos y espaciales, protección de crías, estrategias predatorias y antipredatorias

5.3. Patrones de diversidad a lo largo de un gradiente de elevación

La biota no está homogéneamente distribuida, por ello, la diversidad se comporta siguiendo patrones de distribución altitudinal (Gaston, 2000). Uno de los primeros patrones altitudinales descritos por Terborgh (1977) fue la disminución de la riqueza con el incremento de la elevación (Lomolino, 2001). Sin embargo, investigaciones más

recientes, han revelado que la riqueza de especies puede comportarse de acuerdo con cinco patrones (Longino & Branstetter, 2019; McCain & Grytnes, 2010):

- I. Modelo nulo: si bien la riqueza de especies puede variar con la elevación, la densidad de las especies no cambia significativamente, o no alcanza su punto máximo en una elevación intermedia (donde la pendiente es igual a 0).
- II. Monótono: La riqueza disminuye gradualmente con el aumento de la elevación. La desaparición de la riqueza de los elementos con la elevación podría estar relacionada con la reducción de la temperatura con la elevación y la reducción de la productividad. Sin embargo, otros factores, como las perturbaciones geológicas, las alteraciones en la precipitación, etc., podrían estar involucrados, probablemente con un impacto variable de un caso a otro.
- III. Pico medio asimétrico (unimodal): La riqueza es máxima y constante en las partes bajas y posteriormente disminuye monótonamente con la elevación (“mayor riqueza en bajas elevaciones”)
- IV. Pico medio simétrico (unimodal): La riqueza es máxima a mitad del gradiente y disminuye hacia las partes bajas y altas (“mayor riqueza en elevaciones intermedias”)
- V. Meseta: La riqueza es alta en elevaciones bajas, alcanza su máximo a mitad del gradiente y entonces disminuye monótonamente con la elevación (“mayor riqueza en bajas elevaciones con incremento en elevaciones intermedias”)

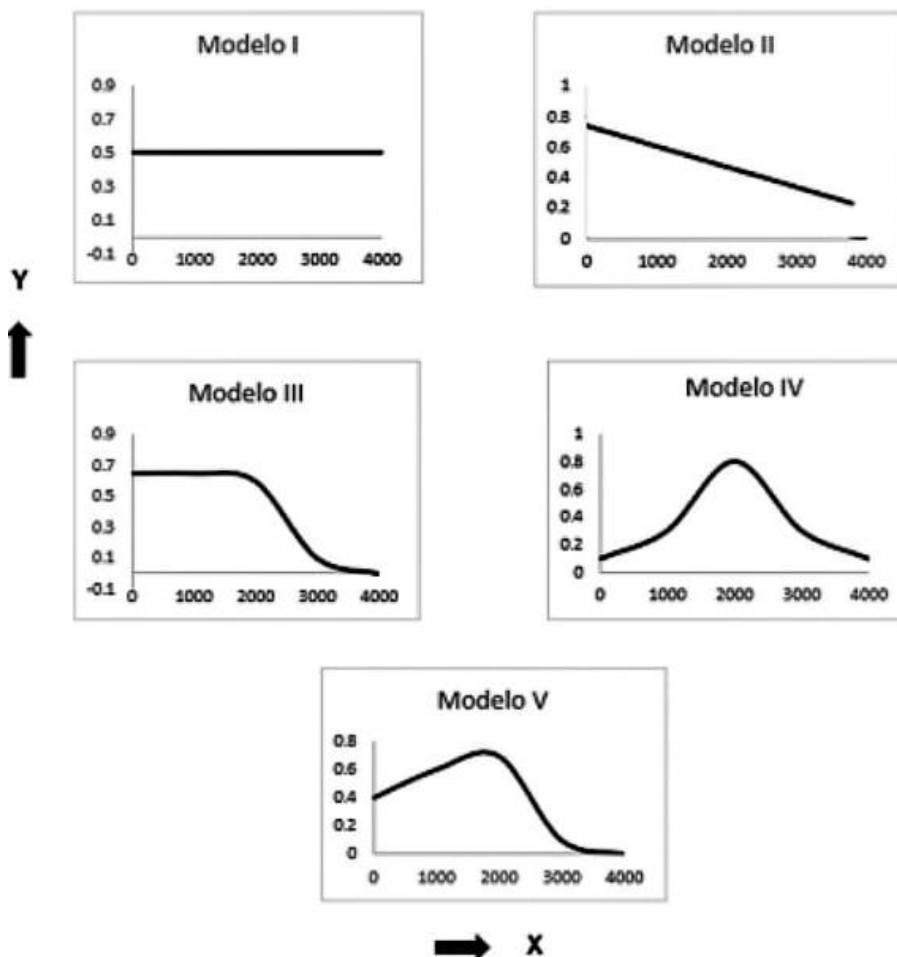


Figura 1. Conjunto de modelos de la forma en la relación diversidad (eje y) – elevación (eje x), (Tomado y modificado de McCain & Grytnes, 2010).

La frecuencia con la que se presenta cada patrón varía de acuerdo con el grupo taxonómico estudiado y a distintos factores, como escala de estudio, extensión de las áreas, clima, productividad, factores bióticos o la historia evolutiva (Rahbek, 1995); y también puede variar con la intensidad de muestreo (medida como el tiempo o el esfuerzo gastado por sitio, transecto o cuadrante).

Para explicar los patrones de la relación riqueza – elevación en los andes orientales de Colombia, Escobar y colaboradores (2007) evaluaron el potencial aporte de los

procesos de colonización vertical y horizontal. En el primero, la fauna de montaña está compuesta por un número menor de especies relacionadas con la fauna de elevaciones más bajas; por lo cual, se espera que tenga lugar una sustitución lenta de especies y disminución notable de la riqueza con el aumento de la elevación (Huston, 1999). En este sentido, la colonización vertical estará limitada por las restricciones ambientales impuestas en los ecosistemas de alta-montaña, especialmente en las regiones tropicales (Kattan & Franco, 2004). En el segundo proceso, la fauna de montaña se compone de elementos con diferentes historias evolutivas y orígenes en comparación con la fauna de tierras bajas, por lo tanto, se espera encontrar una rápida sustitución de especies y una disminución menos pronunciada en la riqueza de especies a medida que aumenta la elevación. Sin embargo, no existe consenso sobre la universalidad de estos procesos a través de los diferentes sistemas de montaña, esto se debe, en parte, a qué la forma de la relación riqueza – elevación depende del grupo taxonómico, el contexto biogeográfico de las montañas y la historia de uso antrópico (uso de suelo, cobertura vegetal) (Arias et al., 2011; Brown, 2001; Rahbek, 1995).

5.4. Los murciélagos como grupo de estudio

Los murciélagos o también llamados mamíferos voladores (Orden Chiroptera) constituyen el segundo grupo más diversificado de la clase Mammalia en la región neotropical, constituido por dos subórdenes: Yinpterochiroptera y Yangochiroptera, este último se caracteriza por presentar tamaños pequeños y con un sistema de ecolocalización basado en sonidos que se producen en la laringe (Torres Flores &

Guevara Chumacero, 2010). Los murciélagos son un componente clave en la dinámica de los ecosistemas terrestres debido a la función que cumplen como dispersores de semillas, polinizadores, control de poblaciones de insectos, entre otros (Altringham, 2011; Pérez-Torres & Ahumada, 2004).

El orden Chiroptera es uno de los más diversos en ecosistemas neotropicales; para Colombia se registra aproximadamente 205 especies de murciélagos los cuales poseen una gran variación ya sea en sus dietas (hematófagos, frugívoros, nectarívoros, insectívoros y carnívoros), morfología o tamaño corporal; lo cual les permite ocupar diferentes hábitats encontrándose desde tierras bajas hasta bosques montanos (Díaz et al., 2016; Ramírez-Chaves & Noguera-Urbano, 2010). Para el departamento de Nariño se reportan seis familias (Phyllostomidae, Molossidae, Noctilionidae, Emballonuridae, Thyropteridae y Vespertilionidae) con una riqueza de 76 especies de murciélagos (Ramírez-Chaves & Noguera-Urbano, 2010).

A diferencia de la familia Phyllostomidae, las familias Molossidae, Noctilionidae, Emballonuridae, Thyropteridae y Vespertilionidae, son difíciles de registrar a través de métodos convencionales de captura tales como redes de niebla, trampas arpa o redes entomológicas, ya que vuelan a grandes alturas. No obstante, su especializado sistema de ecolocalización permite identificar especies a través de patrones de la estructura de los pulsos al emplear herramientas de detección acústica (Natural, 2012).

El sistema de ecolocalización de los murciélagos posee dos componentes principales, un elemento emisor de sonidos de alta frecuencia y un elemento receptor, en donde el murciélago recibe los pulsos y el cerebro analiza las diferencias espectrales creando una imagen tridimensional de su entorno (Stoffberg, 2007). En

cuanto al elemento emisor los murciélagos producen vocalizaciones que varían en duración (desde 0.2 a 50 ms), frecuencia (20 a 200 kHz) y también, cambian dependiendo de la función (i.e., ubicación, alimentación y sociales). Según Neuweiler (2000) y Jung et al., 2007, en vocalizaciones de ubicación y alimentación se puede encontrar tres fases: pulsos de búsqueda, pulsos de acercamiento a la presa y pulsos de fase terminal. En la Figura 2 se ilustran los pulsos en fase de búsqueda del género *Myotis*, usados para ubicarse en el espacio y forrajear se caracterizan por presentar un rango de frecuencia estrecho con una duración más larga. La fase de detección se refiere al acercamiento a la presa y se caracteriza por el aumento en el rango de frecuencia y disminuye su duración. La fase terminal es el tren de alimentación está por capturar su presa, aquí el rango de frecuencia disminuye y la duración es mínima (Ossa, 2010).

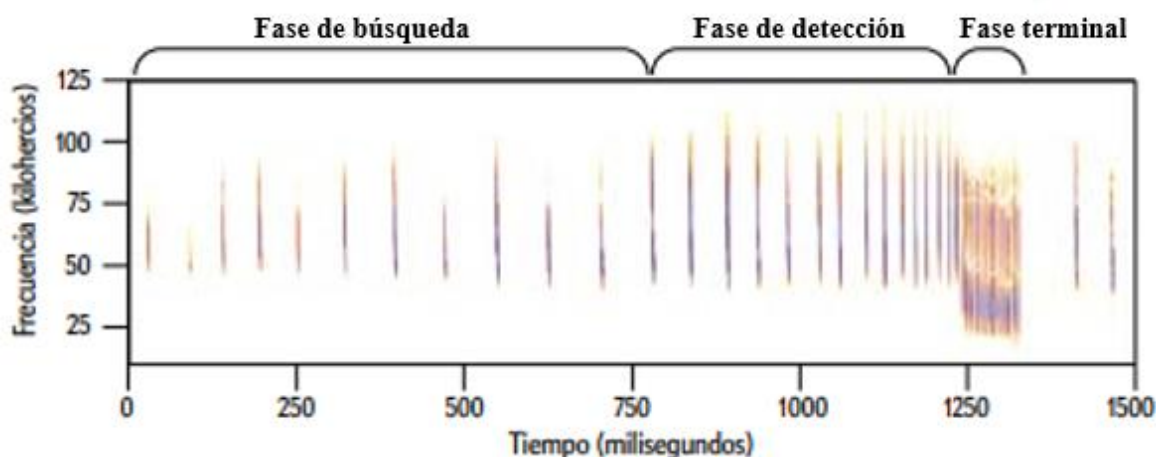


Figura 2. Espectrograma perteneciente al género *Myotis* indicando las fases de búsqueda, detección de la presa y terminal (García-Rojas & López-González, 2018).

Los pulsos de ecolocalización de ubicación y alimentación pueden ser de tres tipos:

a) frecuencia modulada, son pulsos que empiezan con una frecuencia alta y descienden rápidamente alcanzando una frecuencia menor en un corto periodo de tiempo (Figura 3.A); b) frecuencia constante, son pulsos con una larga duración sin variación en frecuencias (Figura 3.B) y c) frecuencia cuasi constante, (QCF por sus siglas en inglés) que son un punto intermedio entre frecuencia constante y frecuencia modulada, las cuales pueden presentar variaciones en duración, frecuencia y ancho de banda (Rivera, 2011) (Figura 3.C).

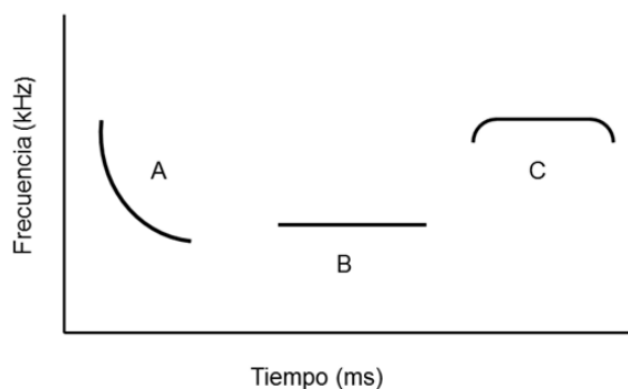


Figura 3. Tipos de pulsos: A: Frecuencia modulada, B: Frecuencia constante y C: Frecuencia cuasi constante (Kalko & Aguirre, 2007), citado por Figueroa, (2017).

6. Antecedentes

Los análisis de diversidad biológica realizados en un gradiente de elevación se han enfocado en resaltar solo la variación de atributos como la riqueza de especies dejando por fuera una visión más completa de los procesos que operan en la naturaleza (Cisneros et al., 2014). Rahbek, (1995, 2005) analizando un gradiente de extensión menor a 1000 m evidenció que el patrón de riqueza – elevación tiende a disminuir a medida que la elevación se incrementa; así mismo, McCain (2007) indica que los murciélagos presentan una disminución monótona de la riqueza de especies con la elevación. Estos resultados en quirópteros han sido atribuidos a factores como limitaciones fisiológicas, temperatura, disponibilidad de recursos, cambios en la productividad, cambios en el hábitat y complejidad del hábitat (Graham, 1983; Sánchez-Cordero, 2001).

En cuanto a la diversidad funcional, estudios realizados con roedores (Dreiss et al., 2015) indican que los gradientes de elevación han actuado como filtro, en donde un conjunto de rasgos específicos causó ventajas competitivas en ambientes más fríos y estructuralmente más simples para algunas especies. Para el caso de murciélagos distribuidos en los trópicos, los estudios dirigidos a la diversidad funcional se han enfocado principalmente en el registro de especies a nivel de sotobosque (Cisneros et al., 2014; García-Morales et al., 2016), abarcando solo una parte de la comunidad de murciélagos. Para llenar este vacío de datos funcionales en los últimos años se ha empleado herramientas adicionales como la bioacústica, ya que permite incluir información de la identidad de las especies a través de sus rasgos funcionales (Mancini et al., 2019).

Según Kluge y Kessler (2011), la diversidad funcional debería aumentar con la riqueza de especies; sin embargo, este aumento tiene que ser asintótico ya que la probabilidad de agregar especies a un ensamblaje con nuevas características funcionales disminuye a medida que aumenta la riqueza; a esto se le llama redundancia ecológica (i.e., cuando varias especies realizan una misma función ecológica) (Lawton & Brown, 1994). Esto implica que se incrementa la resiliencia y estabilidad de sistemas ecológicos, ya que la pérdida de una o pocas especies no resulta en pérdida de funciones (Gómez-Ortiz et al., 2019).

Por otro lado, al analizar la disimilitud composicional se ha encontrado que responde a diferentes factores como: i) la capacidad de dispersión del organismo; ii) la escala espacial, incluidas las variaciones en el grano y/o la extensión del estudio según Barton et al. (2013); iii) la historia biogeográfica de la especie y; iv) las limitaciones del nicho. Por ejemplo, organismos con una especialización de recursos más limitada tienden a una mayor heterogeneidad de ocurrencia a una escala dada en contraste a organismos con un uso amplio de recursos, de modo que un aumento relativamente pequeño en el área muestreada resultará en una acumulación relativamente rápida de nuevas especies. Por lo tanto, para organismos con una amplia capacidad de dispersión se encuentran valores de diversidad beta más bajos (Baselga et al., 2012; Qian, 2009).

7. Materiales y métodos

7.1. Diseño de muestreo

La región Andina en Nariño comprende el Nudo de los Pastos y la parte sur del Macizo Colombiano, de donde se desprenden la cordillera Occidental y la cordillera Centro-Oriental. Esta región está constituida por dos vertientes: la vertiente del Pacífico (Intra Andina) que comprende los ríos Patía, Guáitara, Mayo, Juanambú, Pasto, Iscuandé, Mira y Mataje y la vertiente del Amazonas formada por los ríos Guamuez, Churuyaco, San Miguel, Patascoy, Afiladores y Lora (Delgado et al., 2008). Las zonas presentes en este territorio (páramo, altiplanos, valles secos, cañones y vertientes andinas), se ubican a diferentes alturas que van desde los 400 m hasta su mayor elevación el volcán Cumbal a 4.764 m (Figura 4), sus precipitaciones anuales van desde los 1000 a los 6000 mm y su temperatura va desde los 6°C hasta los 24°C (Delgado et al., 2008).

Para establecer la forma de la relación entre diversidad – elevación, se tomaron datos desde enero hasta marzo del 2020 realizados en 7 estaciones distribuidas entre los 451 m y 3950 m, en intervalos de 500 m (Figura 4). Los intervalos con una amplitud menor a 500 m pueden ofrecer información no adecuada debido a la relativamente alta capacidad de dispersión local de los murciélagos (Bonaccorso et al., 2007; York & Papes, 2007). A lo largo del gradiente de elevación las estaciones de muestreo fueron ubicadas abarcando los siguientes ecosistemas (Holderied, 1982)

1. Subxerofítico tropical del río Patía: esta formación se ubica desde los 400 y los 1.300 m. Cubre un área de colinas sedimentarias y formaciones aluviales, con una precipitación que fluctúa entre los 500 y los 1.000 mm (Delgado et al., 2008).
2. Orobioma subandino: ubicado desde los 1.300 hasta los 2.100 m. En su flanco occidental (cuenca del Pacífico).
3. Altoandino: ubicado entre los 2.100 y los 3.200 m.
4. Orobioma de páramo: En Nariño se restringe al sector sur de los Andes, entre el cerro de Petacas y el volcán nevado de Chiles – Cumbal entre los 3.100- 4764 m

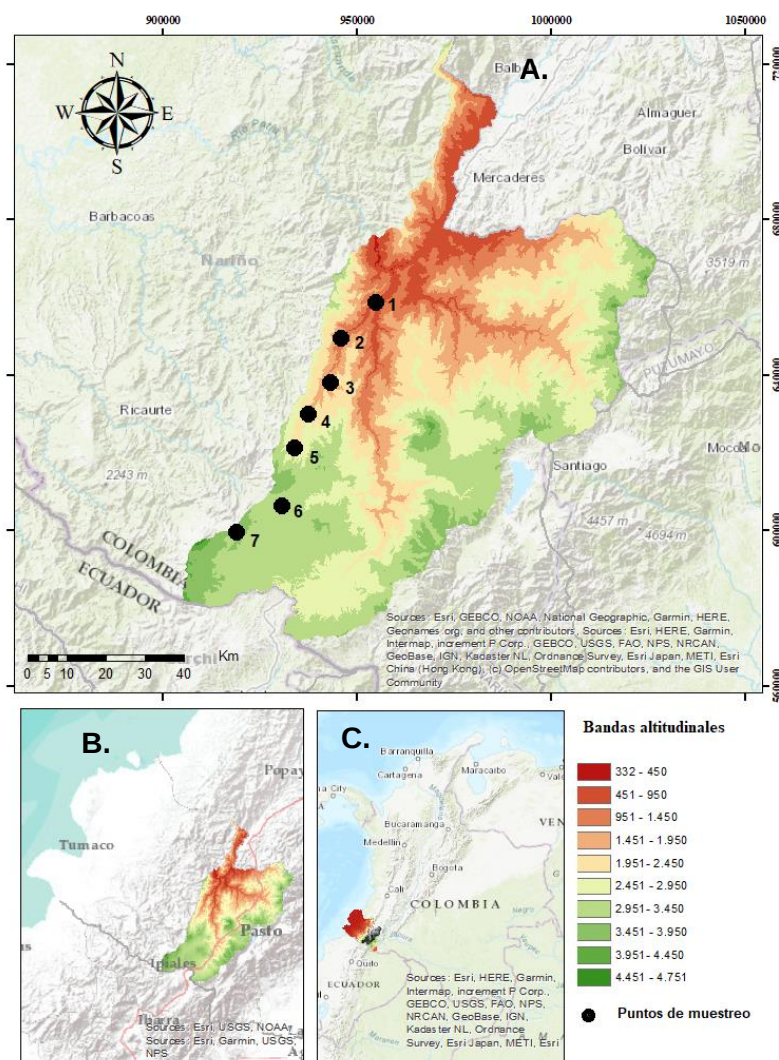


Figura 4. A) Sitios de muestreo en la región Andina del suroccidente colombiano, B) región Andina del departamento de Nariño, C) Departamento de Nariño ubicado en Colombia. Datum Bogotá. Proyección Transversal de Mercator. Fuente IGAC

Tabla 3. Localidades en donde se realizó el muestreo a lo largo de un gradiente de elevación en la región Andina del departamento de Nariño. Las elevaciones son enumeradas secuencialmente, desde la menor 500 m hasta la más alta 3500 m.

Nº	Localidad	Municipio	Latitud	Longitud	Elevación (m.s.n.m)
1	Vereda Pangus	Sotomayor	1.5081331	-77.48247611	500
2	Vda. La Peña	Samaniego	1.4304483	-77.56461361	1000
3	Vda. Obando	Samaniego	1.3252158	-77.58948527	1500
4	Vda. Pueranquer	Túquerres	1.250045	-77.63178722	2000
5	Vda. Candagan	Santa Cruz de Guachavés	1.1673583	-77.67408583	2500
6		El Espino	1.0370742	-77.69895000	3000
7	Resguardo Indígena Muellamués	Cumbal	0.981935	-77.803474722	3500

El registro de murciélagos fue realizado durante cinco días por cada punto de muestreo, excluyendo los días de luna llena. Para la captura de individuos, en cada localidad se instalaron 9 redes de niebla, que permanecieron activas entre las 18:00 y 6:00 horas, con revisiones cada hora. Las redes se instalaron cerca a fuentes de agua o en lugares que fuesen refugio para los murciélagos para un total de esfuerzo de muestreo de 116,640 horas-red.

De forma complementaria, en cada sitio de muestreo se obtuvieron grabaciones de los pulsos de ecolocalización emitidos por murciélagos insectívoros registrados a través de las grabadoras automatizadas: Echo Meter touch 2 Pro y Song Meter SM4BAT (Wildlife Acoustics, Inc, Maynard, MA, USA); todas se grabaron en formato WAV de 16 bits con

una frecuencia de muestreo de 256 Khz y luego fueron analizadas y visualizadas en el programa Kaleidoscope versión 4.5.0.

Se tomaron secuencias de grabaciones a lo largo de recorridos nocturnos de las 18:00 a 6:00 h con el equipo Echo Meter Touch 2 Pro durante el tiempo de muestreo en redes en espacios abiertos y cerrados, para esto, se procedió a hacer grabaciones en recorridos libres con el fin de obtener la mayor cantidad de vocalizaciones, para un total de 420 h. Por otro lado, la grabadora Song Meter fue instalada en una estación fija en espacios cerrados para hacer registro acústico pasivo. Las grabaciones obtenidas fueron guardadas y se les asignó un código único de identificación (año _ mes _ día_hora_localidad_ punto de geo-referenciación_# grabación). Las secuencias se obtuvieron en diferentes fechas y recorridos con el fin de tener la certeza de que fueron emitidas por individuos diferentes.

Posteriormente, se realizó el análisis de las grabaciones para identificar los siguientes rasgos funcionales: patrones de actividad y tipo de hábitat (espacio abierto o cerrado).

7.2. Identificación de especies

La identificación de los ejemplares se llevó a cabo mediante las claves taxonómicas y literatura como los libros de Mammals of South America, Vol 1 (Gardner, 2007) y Clave de Identificación Taxonómica de Mamíferos de Sudamérica (Díaz et al., 2016). La identificación de las especies a partir de los pulsos de ecolocalización se realizó con base en comparaciones de grabaciones en literatura especializada, con el análisis previo de algunas especies de murciélagos de la región Andina y Pacífica del departamento de Nariño (Arevalo & Tulcan, 2018) y la revisión de Dr. Danny Zurc.

7.3. Análisis estadísticos

7.3.1. Objetivo específico 1: Estimar la diversidad taxonómica y funcional de murciélagos a lo largo de un gradiente de elevación en los Andes del sur de Colombia.

7.3.1.1. Diversidad taxonómica

A partir de las capturas realizadas con redes de niebla y grabaciones de los pulsos de ecolocalización, la diversidad taxonómica se estimó en número efectivo de especies según la siguiente aproximación de la serie de Hill (Hill 1973; Jost 2009):

$$q_D = \left(\sum_{i=1}^s p_i^q \right)^{\frac{1}{(1-q)}}$$

Donde S es el número total de especies, p_i es la abundancia proporcional de cada especie y el exponente q determina el peso relativo de cada especie según su abundancia dentro de la muestra (Moreno et al., 2011). El exponente q puede tomar valores entre cero y el infinito, pero para este análisis solo se estimaron tres expresiones de diversidad: 0D , 1D y 2D . Cuando, $q = 0$ se obtiene el número de especies en la muestra (riqueza). Cuando $q = 1$, se obtiene el número efectivo de especies igualmente comunes y equivale a la exponencial de Shannon; y cuando $q = 2$, se obtiene el número efectivo de especies abundantes y equivale al recíproco de Simpson (Jost, 2006). Todos los análisis estadísticos se realizaron en R v 3.6.1 (R Core

Team, 2019); para el análisis de la diversidad taxonómica bajo las series de Hill se utilizó el paquete '*lnext*' (Hsieh et al., 2015). La estimación de la diversidad (${}^qD \pm 95\%$ IC) se realizó con curvas de rarefacción donde el eje X está representado por la cobertura de muestreo ($\hat{C}_m$) y el eje Y es el número efectivo de especies acumulado. La cobertura de muestreo es una medida de completitud del muestreo e indica el porcentaje de la comunidad representado por las especies presentes en la muestra; Así, $\hat{C}_m$ oscila entre 0 (mínima completitud) y 100 (máxima completitud) (Chiu & Chao, 2014).

Para evaluar las diferencias en abundancia y la incidencia de taxones a lo largo del gradiente de elevación, se construyeron curvas de rango-abundancia por zona de muestreo. Las especies se clasificaron en orden descendente según la abundancia (y-eje en escala logarítmica). Estas curvas no solo permiten visualizar la distribución de abundancia, sino también determinar qué taxones desaparecen o aparecen y las posiciones relativas que ocupan en cada elevación, según su abundancia (Feinsinger, 2004).

Para explorar los patrones de la distribución de la diversidad de especies a lo largo del gradiente de elevación se realizó un escalamiento multidimensional no-métrico (NMDS, por sus siglas en inglés), utilizando la matriz de distancia euclidiana de la abundancia de las especies. Este método de ordenación multivariante se basa en la proximidad entre objetos y permite reducir la dimensionalidad de los datos sin una transformación a priori (Clarke, 1993). El método NMDS es reconocido como un método no paramétrico robusto para la representación de los valores globales de rotación dentro de una matriz en un espacio de baja dimensión (Faith et al., 1987). Los

ejes de las figuras resultantes están en unidades arbitrarias donde las elevaciones similares se encuentran uno cerca de la otra en el espacio bidimensional y las elevaciones menos similares se encuentran más separados.

7.3.1.2. Análisis de la diversidad funcional.

La dimensión funcional se estimó utilizando dos tipos de datos: atributos categóricos y continuos (Tabla 4). Cada atributo funcional se asignó a un grupo que refleja un eje de nicho particular y define un componente funcional de la diversidad biológica. Los componentes categóricos se asocian con (i) dieta basados en la clasificación de Simmons & Voss (1998), (ii) estrategia de alimentación, (iii) tipo de hábitat, (iv) estrato vertical. Los componentes continuos se asocian con (i) tamaño corporal, (ii) modo masticatorio (es decir, características del cráneo) y (iii) modo aerodinámico (es decir, características del ala) (Cisneros et al., 2014).

Tabla 4. Atributos funcionales que reflejan los componentes funcionales (Cisneros et al., 2014).

Tipo de datos	Componente funcional	Atributo	Valor del rasgo
Categórico	Dieta	Frutas, plantas	0,1
		Néctar, polen	0,1
		Invertebrados	0,1
		Vertebrados	0,1
		Peces	0,1
		Sangre	0,1
		Sobre el dosel	0,1
	Ubicación de forrajeo	Dosel	0,1
		Subdosel	0,1
		Sotobosque	0,1
	Estrategias de forrajeo	Aéreo	0,1
		Cazadores	0,1

	Acechadores	0,1
	Longitud de Antebrazo	Valor medio (mm)
	Longitud cabeza - cuerpo	Valor medio (mm)
Tamaño	Longitud de oreja	Valor medio (mm)
	Longitud de tibia	Valor medio (mm)
	Longitud pie	Valor medio (mm)
Continuos	Longitud mayor del cráneo	Valor medio (mm)
	Longitud condilobasal	Valor medio (mm)
	Longitud de la hilera maxilar	Valor medio (mm)
Cráneo	Ancho a través de los molares superiores	Valor medio (mm)
	Ancho a través de la constricción post-orbital	Valor medio (mm)
	Ancho de la caja craneana	Valor medio (mm)
Alas	Envergadura	Valor medio (mm)

Estos componentes funcionales reflejan limitaciones fisiológicas, dieta y comportamiento de alimentación, respectivamente. Para cada atributo continuo, se obtuvo un valor promedio para cada especie basado en mediciones de múltiples adultos machos y hembras y para identificar aquellos rasgos que mejor explican la formación de agrupaciones rasgos que mejor explican la formación de agrupaciones, se llevó a cabo un análisis de componentes principales (PCA por sus siglas en inglés) utilizando el paquete ‘*ggfortify*’ (McGarigal et al., 2009).

La diversidad funcional se estimó a partir de sus componentes (i.e., índices, multidimensionales) como la riqueza funcional (FRic), la uniformidad funcional (FEve),

la divergencia funcional (FDiv), y la dispersión funcional (FDis) los cuales se calculan con índices multivariados (Mouchet et al., 2010; Mouillot et al., 2005; Pavoine & Bonsall, 2011; Schleuter et al., 2010; Villéger et al., 2008). Todos los índices funcionales se calcularon con la función dbFD del paquete '*FD*' (Laliberte & Legendre, 2010).

Adicionalmente, se seleccionó el método propuesto por Casanoves et al, (2011) en donde analizaron la diversidad funcional basado en la distancia (FAD) (Diversidad de rasgos funcionales), se combinan la distancia funcional y la abundancia de especies, los cuales permiten describir la relación de cada rasgo, ya que no todos se relacionan igual, la medida de distancia utilizada fue *Gower* ya que se tiene variables cuantitativas y cualitativas (Casanoves et al., 2008). Previo al análisis de distancia se redujeron variables cuantitativas mediante un análisis de componentes principales y de esta forma asegurar la inclusión de los rasgos funcionales explicativos.

7.4. Objetivo específico 2: Evaluar la consistencia de los patrones altitudinales entre la diversidad taxonómica y funcional de murciélagos a lo largo de un gradiente de elevación en los Andes del sur de Colombia

Para evaluar la consistencia de la forma en la relación diversidad – elevación, para cada expresión de diversidad (taxonómica y funcional), se ajustaron cinco modelos siguiendo el consenso de (McCain & Grytnes, 2010; Rahbek, 2005): i) nulo (i.e., la diversidad no cambia con la elevación); ii) lineal; iii) cuadrático (i.e., modelo de joroba simple); iv) cubico (i.e., joroba asimétrica) y v) exponencial negativo. La selección de la especificación mínima del modelo por expresión de diversidad se realizó con base al

criterio de información de Akaike modificado para muestras pequeñas (AICc; $n < 15$) (Richards, 2015) y a la normalidad de los residuales. Modelos con un delta de AICc < 2 y residuales normales (Shapiro-Wilk test, $p > 0.05$) fueron seleccionados.

7.5. Objetivo específico 3: Examinar la disimilitud composicional (taxonómica) a lo largo de un gradiente de elevación en los Andes del sur de Colombia

Para evaluar la disimilitud composicional taxonómica, se empleó la propuesta de Carvalho et al (2013), la cual, descompone a la diversidad β en dos componentes: la disimilitud debida por recambio y la disimilitud debida a las diferencias en la riqueza, la medida de disimilitud total se basa en el índice de Jaccard de la siguiente manera:

$$\beta_{cc} = \beta_{-3} + \beta_{rich}$$

Donde: β_{cc} es la disimilitud total, β_{-3} = disimilitud debida al reemplazo y β_{rich} = disimilitud debida a las diferencias en riqueza. Esta aproximación de análisis de β se utilizó debido a que el interés de esta investigación es establecer como los cambios en la composición pueden asociarse al grado de consistencia entre diversidad taxonómica y funcional a través de un gradiente de elevación.

Para examinar el patrón de agrupamiento de acuerdo con la disimilitud total, se utilizó el método promedio. Se aplicó el remuestreo Bootstrap con 1000 réplicas para examinar la estabilidad del clúster (es decir, una medida de la robustez de un clúster en varios niveles de la jerarquía construida). Obtuvimos los valores de disimilitud usando el paquete ‘BAT’ (Cardoso et al., 2020) y dendrograma con el paquete ‘vegan’ (Oksanen et al., 2018).

RESULTADOS

Objetivo específico 1.

Estimar la diversidad taxonómica y funcional de murciélagos a lo largo de un gradiente de elevación en los Andes del sur de Colombia.

7.6. Diversidad taxonómica

7.6.1. Riqueza de especies

En este estudio se registró 1019 individuos pertenecientes a 33 especies de murciélagos a lo largo del gradiente de elevación en la región Andina de Nariño. Las familias dominantes fueron Phyllostomidae (21 especies), seguida de Vespertilionidae (6 especies), Molossidae (5 especies) y Mormoopidae (1 especie) (Tabla 5).

Phyllostomidae mostro la mayor riqueza en las zonas de menor elevación y disminuyó al aumentar la elevación. Por otro lado, las familias Vespertilionidae y Molossidae presentaron mayor riqueza en elevaciones intermedias (1500) y disminuyo a los extremos del gradiente.

En total se identificaron 430 secuencias de pulsos de ecolocalización de murciélagos, correspondientes a tres familias (Vespertilionidae, Molossidae y Mormoopidae), 8 géneros y 11 especies (Figura 5), siendo la familia Vespertilionidae la más representativa, con un 54.5% de los registros (figura 5), mientras que la familia Molossidae representó 45.5% con cuatro especies (figura 6) y la familia Mormoopidae representó el 1% con una especie (figura 7). Las especies con mayor número de

registros (pases) en todos los sitios fueron: *Eptesicus fuscus*, *E. brasiliensis* y *Tadarida brasiliensis*. Mediante este método se registra una nueva especie para el departamento de Nariño, *Mormoops megalophylla* perteneciente a la familia Mormopidae el cual fue registrado ocasionalmente a una elevación de 2500 m (Municipio de Santa Cruz de Guachaves, Candagan) y 3000 m (Municipio de Cumbal, Muellamues) (Tabla 3). los valores de sus parámetros acústicos para la posterior identificación de las especies registradas se muestran en el anexo 1.

Se capturaron un total de 197 individuos, los cuales se agruparon en dos familias (Phyllostomidae y Vespertilionidae), 9 géneros y 22 especies.

Tabla 5. Riqueza de especies de murciélagos presentes a lo largo de un gradiente de elevación en la región Andina al suroccidente colombiano.

Familia	Subfamilia	Especies
Phyllostomidae	Glossophaginae	<i>Anoura latidens</i>
		<i>Anoura peruana</i>
		<i>Anoura cadenai</i>
		<i>Artibeus jamaicensis</i>
		<i>Artibeus lituratus</i>
		<i>Dermanura anderseni</i>
		<i>Dermanura cinerea</i>
		<i>Enchisthenes hartii</i>
		<i>Phyllostomus discolor</i>
		<i>Platyrrhinus dorsalis</i>
	Stenodermantinae	<i>Platyrrhinus matapalensis</i>
		<i>Platyrrhinus vittatus</i>
		<i>Sturnira bogotensis</i>
		<i>Sturnira erytromos</i>
		<i>Sturnira tildae</i>
		<i>Sturnira ludovici</i>
		<i>Sturnira luisi</i>
		<i>Sturnira bidens</i>
		<i>Sturnira koopmanhilli</i>
		<i>Carollia brevicauda</i>
	Carollinae	<i>Carollia perspicillata</i>

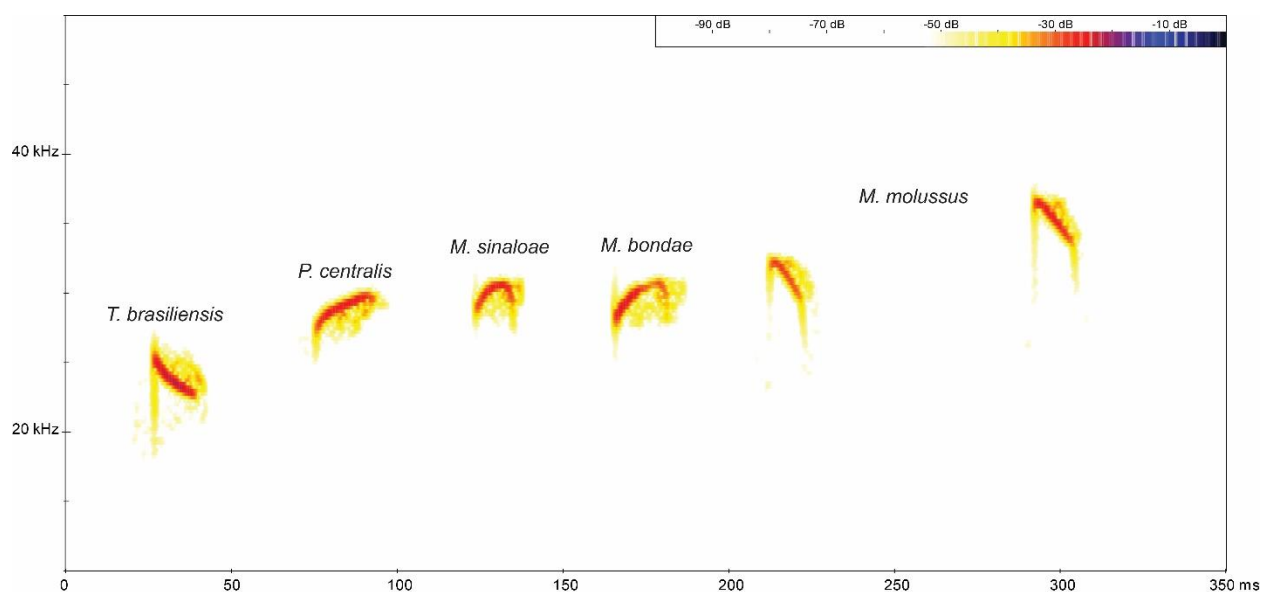


Figura 6. Pulsos de ecolocalización de especies de murciélagos pertenecientes a la familia Molossidae

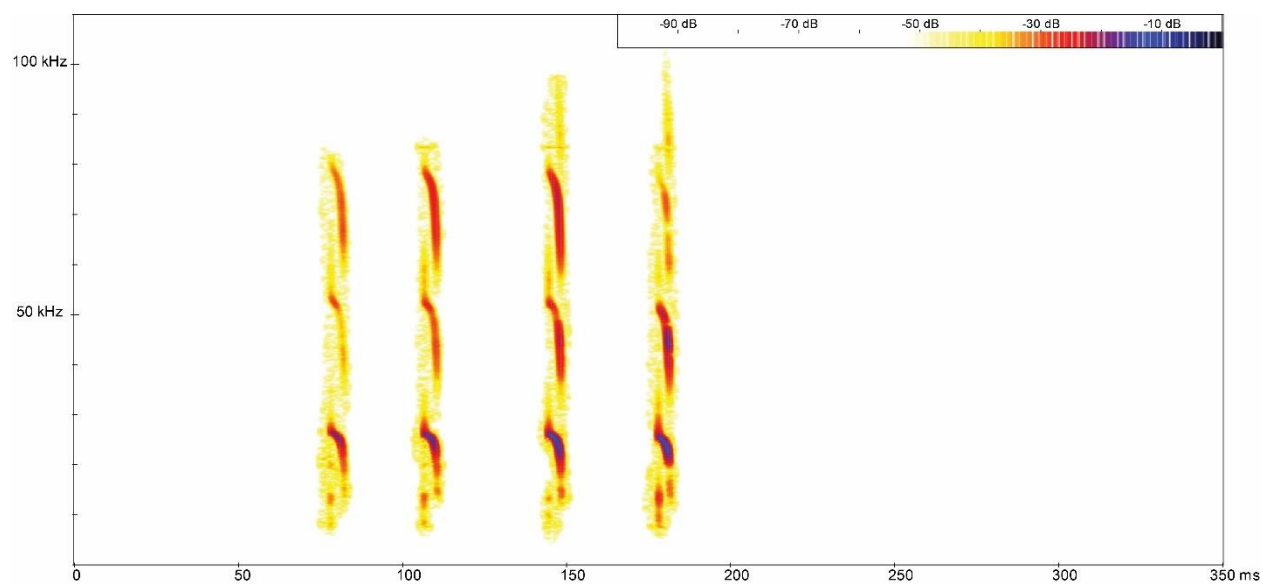


Figura 7. Pulsos de ecolocalización de la especie *M. megalophylla* representante de la familia Mormoopidae

7.6.2. Número efectivo de especies según la aproximación de la serie de Hill (Hill, 1973)

Para la comparación de la diversidad en unidades de número efectivos de especies se realizó la interpolación y extrapolación de las estimaciones a partir de curvas de rarefacción de la diversidad $qD \pm IC\ 95\%$. De esta forma, la comparación entre elevaciones se realizó bajo la misma cobertura de muestreo (Ver tabla 6).

Tabla 6. Diversidad (qD) de murciélagos a lo largo de un gradiente de elevación. Se usaron dos tipos de métodos: 1 = extrapolación; 2 = interpolación.

	Elevación	SC	q_0	q_1	q_2
1	500	0.99	16 $\pm$ 2.07	7.55 $\pm$ 0.80	5.19 $\pm$ 0.70
	1000	0.99	14 $\pm$ 2.12	6.47 $\pm$ 1.10	4.34 $\pm$ 0.80
	1500	0.98	12 $\pm$ 2.64	7.74 $\pm$ 1.10	6.4 $\pm$ 1.00
	2000	0.73	6 $\pm$ 2.70	3.86 $\pm$ 2.30	2.72 $\pm$ 2.10
	2500	0.97	9 $\pm$ 2.20	4.68 $\pm$ 0.80	3.64 $\pm$ 0.70
	3000	0.99	6 $\pm$ 0.71	3.18 $\pm$ 0.40	2.47 $\pm$ 0.40
	3500	0.98	7 $\pm$ 0.95	4.07 $\pm$ 0.60	3.23 $\pm$ 0.60
2	500	0.83	7.32 $\pm$ 0.5	5.50 $\pm$ 0.5	4.30 $\pm$ 0.47
	1000	0.84	6.93 $\pm$ 0.9	4.90 $\pm$ 0.8	3.80 $\pm$ 0.60
	1500	0.83	6.74 $\pm$ 0.59	5.60 $\pm$ 0.5	4.85 $\pm$ 0.55
	2000	0.83	8.88 $\pm$ 5.18	4.79 $\pm$ 3.5	2.90 $\pm$ 2.50
	2500	0.83	4.01 $\pm$ 0.43	3.30 $\pm$ 0.4	2.90 $\pm$ 0.40
	3000	0.82	2.75 $\pm$ 0.24	2.30 $\pm$ 0.3	1.99 $\pm$ 0.23
	3500	0.83	3.57 $\pm$ 0.34	2.98 $\pm$ 0.4	2.56 $\pm$ 0.32

De acuerdo con los valores obtenidos de q_0 es posible determinar únicamente la riqueza de especies, sin considerar las abundancias obtenidas en cada sitio. En ese sentido, los sitios con mayor riqueza de especies fueron las elevaciones de 500 y 1.000 m (tabla 6). Por otra parte, los valores de exponencial de Shannon (q_1) muestra el número efectivo de especies comunes en los sitios, ya que considera las especies en proporción de sus abundancias. Por lo que podemos contrastar que, aunque el sitio con mayor riqueza de especies (500 m) tiene 16 especies, la comunidad está representada

en su mayoría por 7 de ellas. De manera adicional podemos usar los valores de diversidad de Simpson (q_2) para señalar a la dominancia de cada sitio.

7.6.3. Abundancia

La abundancia fue mayor en 500 m en donde se registraron 370 individuos con 14 especies y menor en 2000 m con una abundancia de 14 individuos representado por 6 especies (Figura 8). Los gráficos de rango-abundancia permiten visualizar la estructura comunitaria en cada sitio de estudio, así como los cambios en la riqueza, composición y dominancia de las especies entre los sitios de cada elevación estudiada. La especie *T. brasiliensis* fue dominante a lo largo del gradiente, especies como *A. lituratus* fue dominante a elevaciones bajas (500, 1000 y 1500 m) (Figura 9), en cuanto a la elevación 2000 m presento la mayor cantidad de especies raras y dominancia por la especie *S. ludovici*. A partir de los 2000 m la comunidad de murciélagos cambia casi completamente su composición específica, empobreciéndose notablemente en el número de especies; las especies insectívoras tienden a ser dominantes en elevaciones bajas (500 y 1000 m) y altas (2500, 3000 y 3500 m).

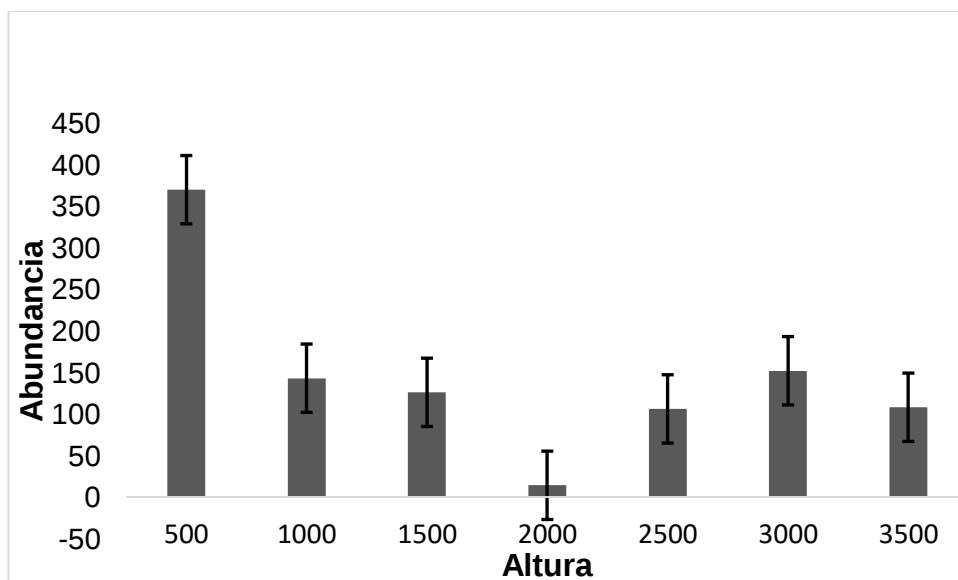


Figura 8. Abundancia de las especies de murciélagos en las siete estaciones del gradiente de elevación. Las barras de error indican la desviación estándar

c

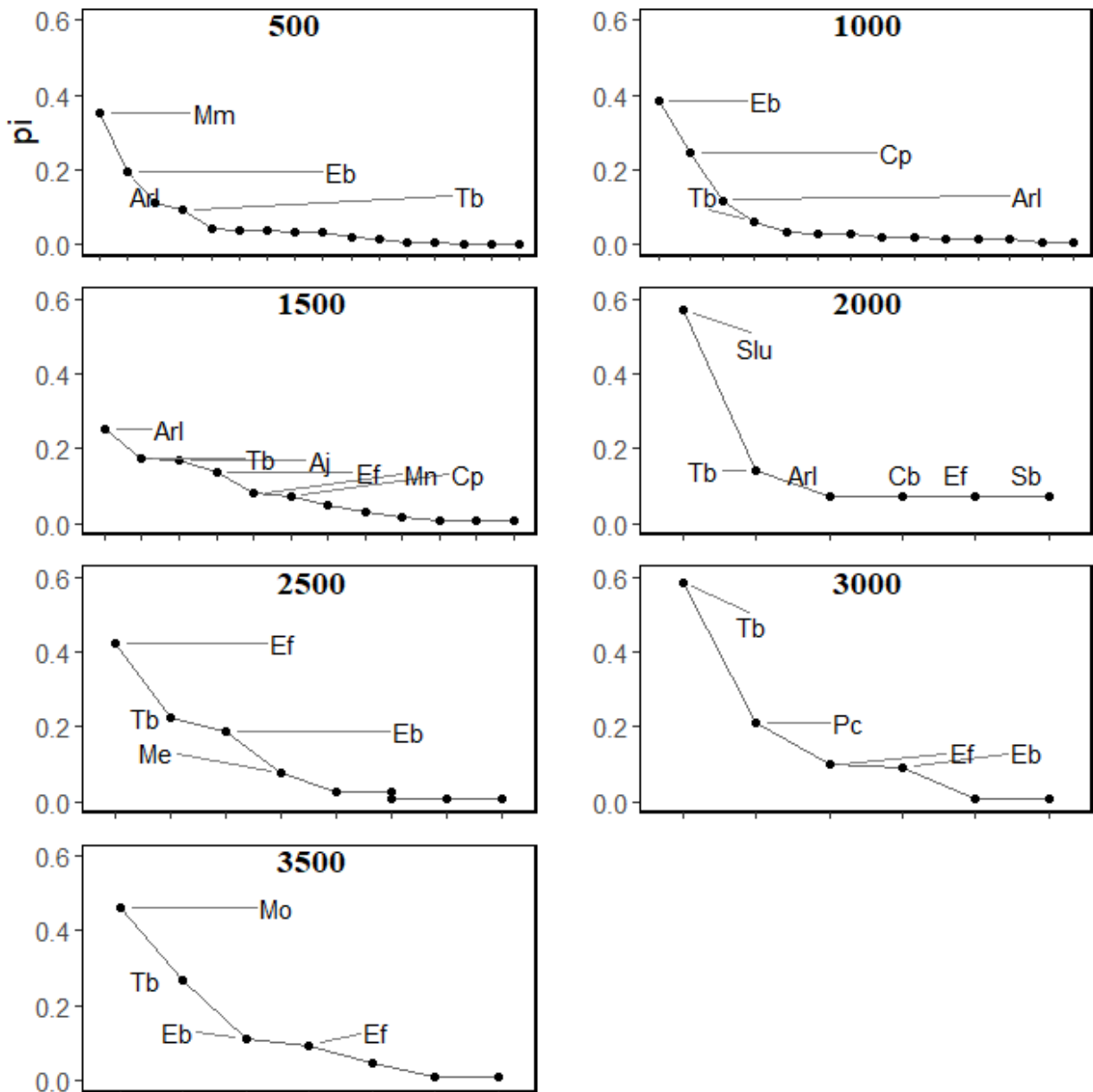


Figura 9. Curva de rango-densidad a lo largo de un gradiente de elevación en el suroccidente colombiano. Elevación (A) 500 m, (B) 1000 m (C) 1500 m (D) 2000 m (E) 2500 m (F) 3000 m y (G) 3500 m. Las especies se identifican con la primera letra del nombre genérico seguida de la primera letras del nombre específico: Mm: *Molossus molossus*, Eb: *Eptesicus brasiliensis*, Arl: *Artibeus lituratus*, Tb: *Tadarida brasiliensis*, Cp: *Carollia perspicillata*, Ef: *Eptesicus fuscus*, Aj: *Artibeus jamaicensis*, Pc: *Promops centralis*, Mo: *Myotis oxyotus*, Cb: *Carollia brevicauda*, Mn: *Myotis nigricans*, Me: *Mormoops megalophylla*.

7.7. Diversidad funcional

Se evaluó los índices de diversidad funcional para cada banda de elevación (tabla 7), en donde se obtuvo los valores más altos de riqueza funcional y divergencia funcional a una elevación de 500 m, en cuanto a la dispersión funcional fue alta a los 1500 m y la equitatividad funcional fue mayor a los 2000 m. Por el contrario, los valores más bajos se presentaron a una elevación de 3000 m para dispersión, equitatividad y divergencia funcional y la riqueza funcional fue baja a los 2000 m.

Tabla 7. Índices multidimensionales de la diversidad funcional. Riqueza funcional (FRic), Dispersión funcional (FDisp), Equitatividad funcional (FEve) y Divergencia funcional (FDiv). En negrita se indica los valores más altos dentro del gradiente para cada índice.

Altura	FRic	FDisp	FEve	FDiv
500	12.08	3.71	0.54	0.88
1000	10.37	3.86	0.46	0.81
1500	4.89	5.83	0.55	0.82
2000	0.03	2.8	0.69	0.67
2500	5.53	2.98	0.41	0.74
3000	0.05	2.03	0.23	0.52
3500	0.84	3.42	0.35	0.72

Con el fin de reducir variables se realizó un PCA dando como resultado la formación de dos grupos definidos, en donde el componente 1 explica la mayor variación (93.89 %), mientras que en el componente 2 explica el 4.11 %; ambos componentes explican el 98.0 % de la variación de los datos (Anexo 1) los rasgos que presentaron un peso mayor en los dos componentes son la envergadura, cola, longitud

mayor del cráneo, longitud cabeza – cuerpo, longitud de la cola, calcáneo y antebrazo, (Figura 10, Anexo 2)

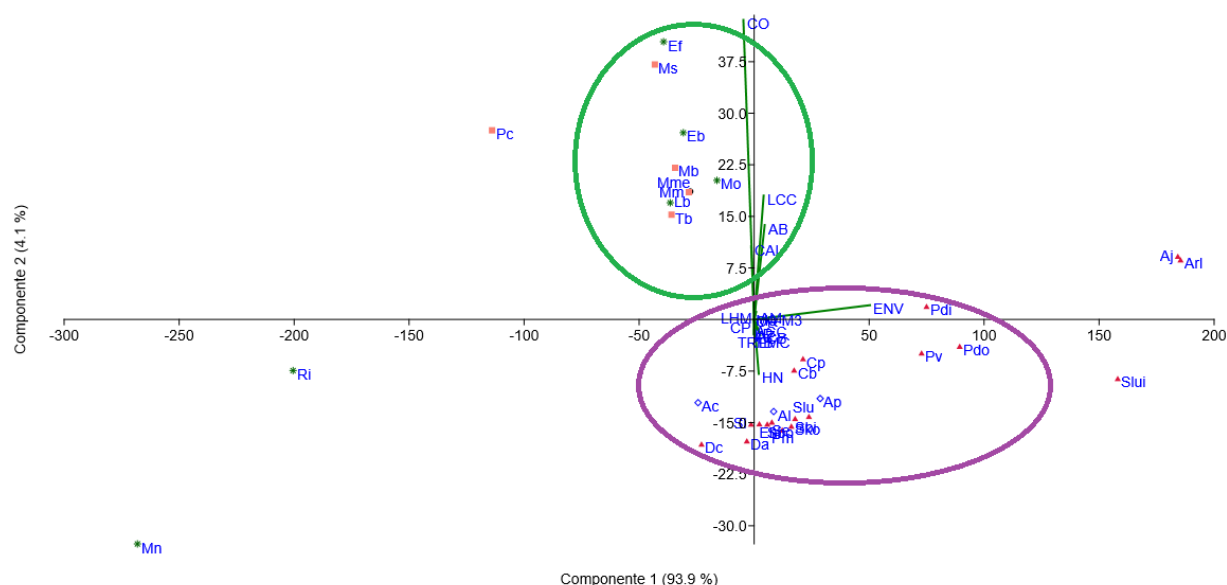


Figura 10. Análisis de componentes principales para las especies pertenecientes a las familias Phyllostomidae (circulo morado), Vespertilionidae, Molossidae y Mormopidae (circulo verde). Eje x: componente 1, eje y: componente 2. Rasgos funcionales: ENV(Envergadura), LCC (Largo cabeza- cuerpo), CO (Cola), AB (Antebrazo), Cal (Calcáneo), LMC (Longitud mayor del cráneo).

A partir de los scores de los primeros dos componentes principales producto del PCA y de los rasgos categóricos (Ver anexo 3) se realizó matrices de distancia de los rasgos funcionales, que permiten describir la relación de cada rasgo, ya que no todos se relacionan igual. Dando como resultado cuatro grupos (Figura 11), el primer grupo distintivo presento el soporte más bajo (90 %), en donde se agruparon especies del gremio nectarívoro e insectívoros de sotobosque y dosel, debido a que los murciélagos de espacio estrecho están adaptados para maniobrar a través de un denso follaje mientras buscan alimento, y así tener alas cortas y anchas. Por otro lado, el grupo dos

con el más alto soporte (98 %) se agruparon especies de murciélagos frugívoros que forrajean sobre el dosel y de gran tamaño, en cuanto al grupo tres presento un soporte de 95 % y se encuentra especies frugívoras que forrajean a nivel de sotobosque y finalmente, el grupo cuatro presento un soporte del 96 % y se agruparon especies insectívoras que forrajean a nivel de dosel o sobre espacios abiertos.

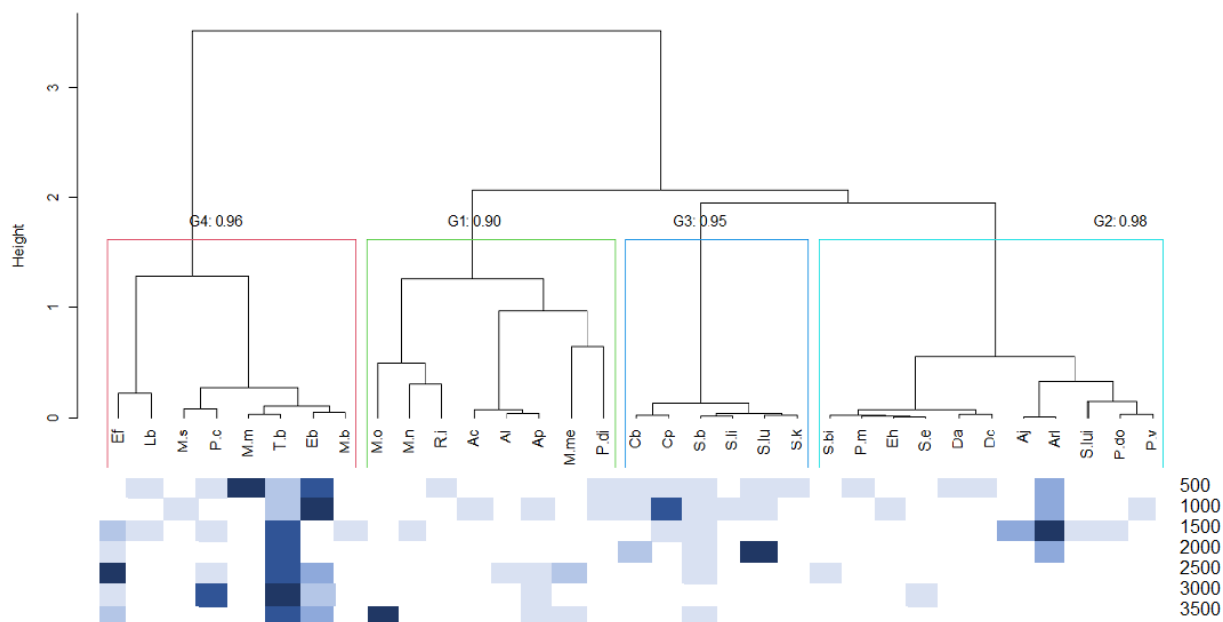


Figura 11. Dendrograma de similitud según los rasgos funcionales del ensamblaje de murciélagos presente a lo largo del gradiente de elevación (500 – 3500 m), utilizando como índice el porcentaje de similitud de Bray-Curtis. Los valores de cada grupo formado indica el soporte por Bootstrap: G1:0.90, G2:0.98, G3:0.95, G4:0.96. En la parte inferior se encuentra representada la presencia de las especies por cada elevación y su abundancia dependiendo de la intensidad del color

Objetivo específico 2.

Evaluar la consistencia de los patrones altitudinales entre la diversidad taxonómica y funcional de murciélagos a lo largo de un gradiente de elevación en los Andes del sur de Colombia.

7.8. Evaluación de la relación diversidad taxonómica – elevación

Para evaluar la consistencia de la forma en la relación diversidad – elevación entre expresiones de la diversidad taxonómica a lo largo del gradiente, se ajustaron cinco modelos i) nulo (e.i., la diversidad no cambia con la elevación); ii) lineal (relación monotónica); v) exponencial negativo, iii) cuadrático (e.i. modelo de joroba simple); iv) cubico (e.i. joroba asimétrica). Dando como resultado un buen ajuste de los modelos lineal y exponencial (ver tabla 6). El modelo exponencial se ajusta a los datos, como indican los valores de AICCc y los valores-p asociados al estadístico-F; no obstante, este ajuste no es el mejor, dado que existen valores de qD a la elevación de 2000 m más bajos que pueden estar influenciando este modelo (Figura 12).

Tabla 8. Modelos de regresión de primero a quinto orden, entre elevación y diversidad de orden q. Se compararon modelos lineales, exponenciales, polinomiales (cuadráticos y cúbicos) y nulos. La selección del modelo se basó en el valor AICc más bajo (criterio de información de Akaike para muestras pequeñas). El modelo seleccionado para cada caso está en **negrita y cursiva**. Modelos con $\Delta AICc < 2$ son igualmente compatibles

orden q	Modelo	r ²	P-modelo	P-shapiro	AICc	Delta AICc
q0 extrapolado	Nulo	0	Na	0.297	45.340	
	Lineal	0.770	0.009	0.063	42.020	3.320
	Cuadrático	0.860	0.018	0.590	52.240	-10.223
	Cubico	0.873	0.073	0.590	93.880	-41.640
	Exponencial	0.753	0.016	0.254	10.380	31.640

q0 interpolado	Nulo	0	Na	0.440	37.370	
	Lineal	0.559	0.053	0.050	38.540	-1.170
	Cuadrático	0.635	0.133	0.366	51.320	-12.780
	Cubico	0.687	0.267	0.022	92.220	-40.900
	Exponencial	0.473	0.087	0.668	16.630	75.590
q1 extrapolado	Nulo	0	Na	0.260	34.490	
	lineal	0.692	0.019	0.959	32.980	1.510
	Cuadrático	0.708	0.085	0.699	46.880	-13.900
	Cubico	0.774	0.169	0.989	87.077	-87.030
	Exponencial	0.651	0.028	0.509	10.570	87.066
q1 interpolado	Nulo	0	Na	0.290	26.630	
	Lineal	0.779	0.008	0.437	26.060	0.570
	Cuadrático	0.793	0.042	0.556	39.610	-13.550
	Cubico	0.884	0.065	0.234	77.570	-37.960
	Exponencial	0.608	0.039	0.656	11.340	66.230
q2 extrapolado	Nulo	0	Na	0.623	30.650	
	Lineal	0.456	0.096	0.596	33.390	-2.740
	Cuadrático	0.457	0.295	0.477	47.370	-13.980
	Cubico	0.557	0.427	0.866	87.950	-40.580
	Exponencial	0.455	0.096	0.394	13.590	74.360
q2 interpolado	Nulo	0	Na	0.75	26.040	
	Lineal	0.667	0.025	0.197	25.340	0.70
	Cuadrático	0.668	0.110	0.219	39.330	-13.990
	Cubico	0.777	0.166	0.909	78.540	-39.210
	Exponencial	0.583	0.046	0.445	10.330	68.210

Dado que qD a la elevación de 2000 m (extrapolados) presento valores bajos (ver tabla 6) y esto se ve reflejado en la cobertura de muestreo, se realizó la interpolación de las muestras más completas, estos valores respetan el principio de replicación y muestran un resultado consistente en el modelo de regresión lineal, por tanto ambos podrían ser válidos; no obstante, el valor atípico a la elevación de 2000 m cuando se realiza la extrapolación puede generar un mayor sesgo, por tanto se tomara los valores interpolados (Figura 13, intervalos de confianza del 95%, color naranja interpolados)

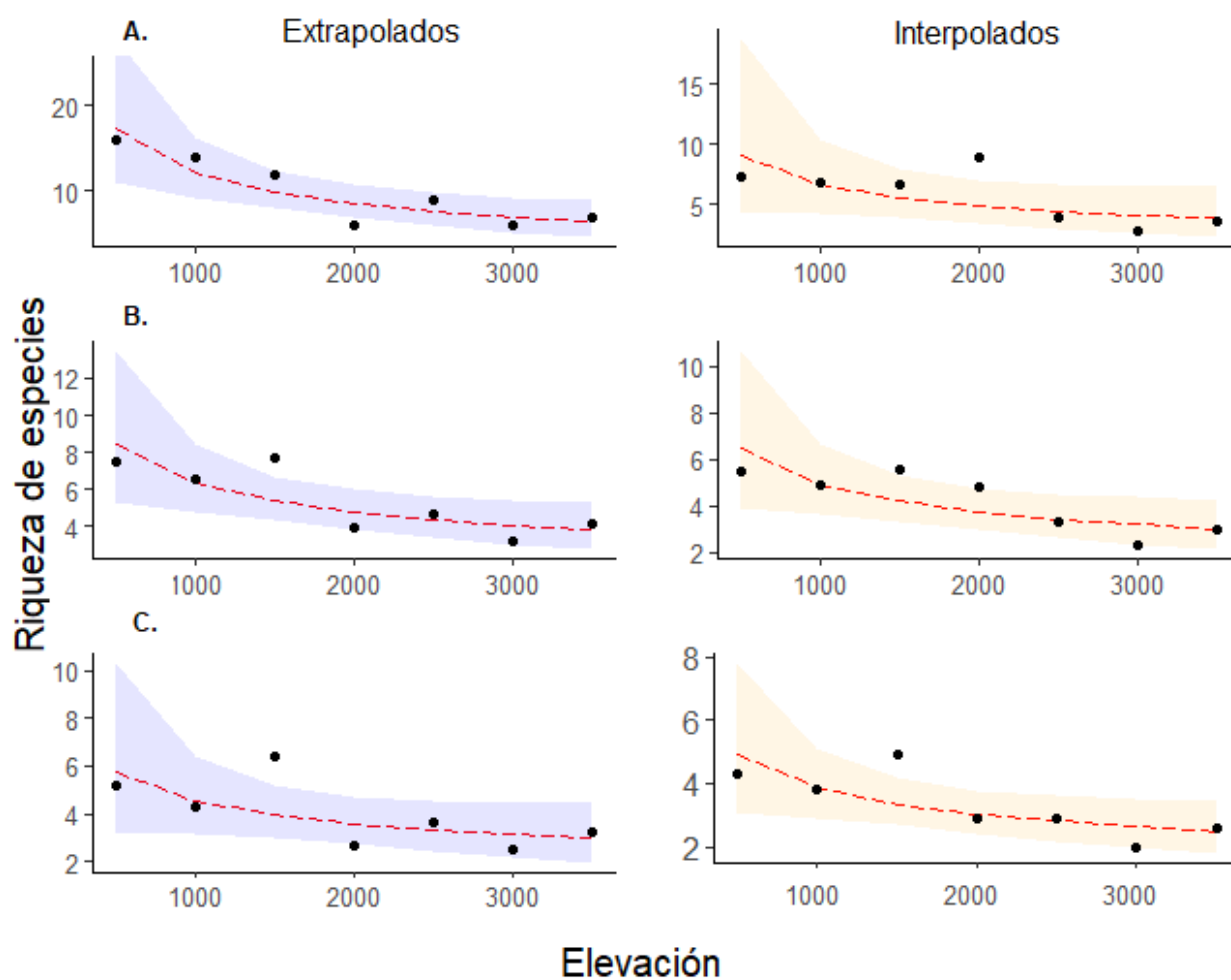


Figura 12. Modelos exponenciales (con intervalos de confianza del 95%, color azul datos extrapolados y color naranja interpolados) entre la elevación (eje x) y la riqueza de especies (eje y). A) series de Hill bajo la expresión $q=0$, B) $q=1$, C) $q=2$

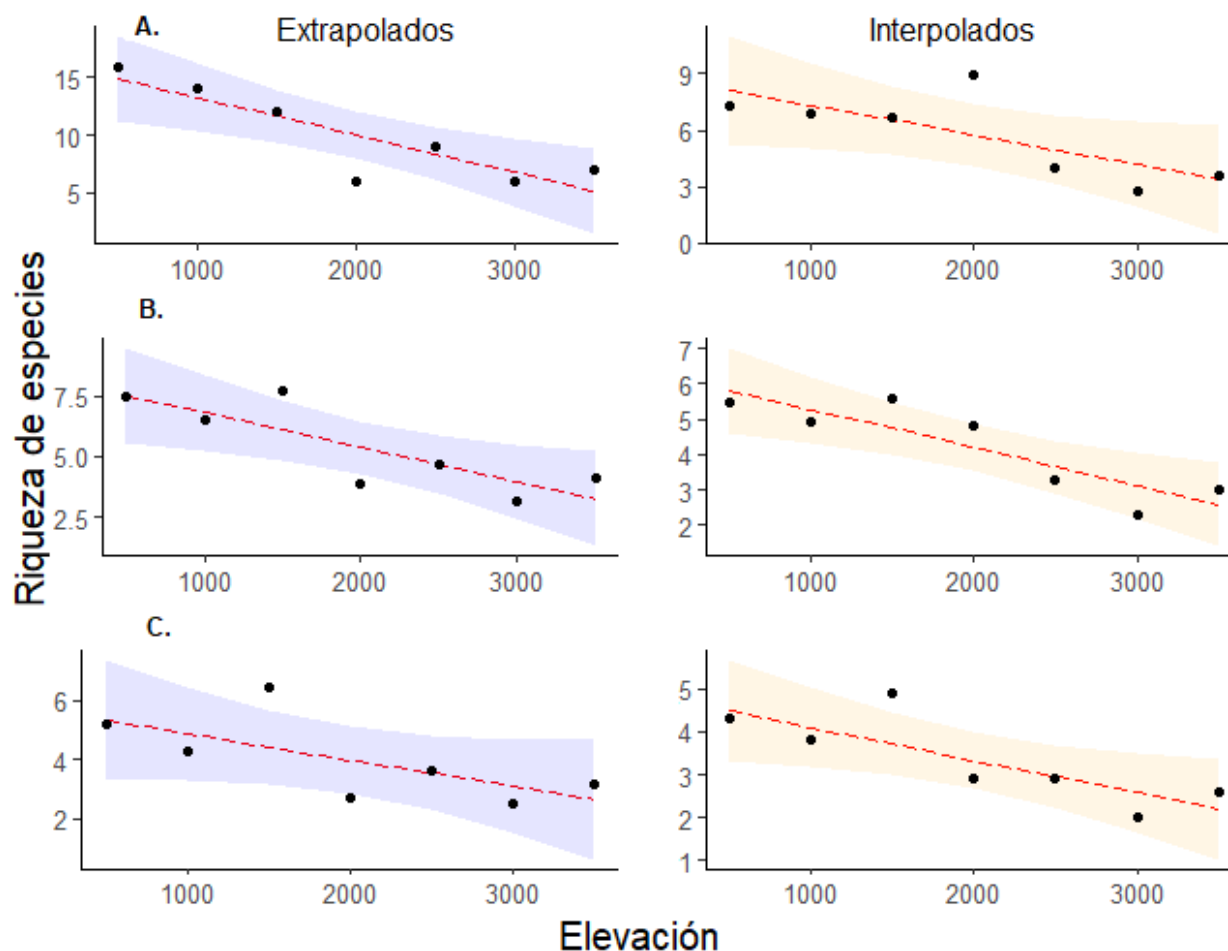


Figura 13. Relaciones lineales (con intervalos de confianza del 95%, color azul datos extrapolados y color naranja interpolados) entre la elevación (eje x) y la riqueza de especies (eje y). A) series de Hill bajo la expresión $q=0$, B) $q=1$, C) $q=2$

7.9. Evaluación de la relación diversidad Funcional – elevación

Con los índices multidimensionales de la diversidad funcional se evaluó cada uno de los modelos (Tabla 7), dando como resultado que ninguna de las medidas de diversidad funcional siguió un modelo empírico (lineal, exponencial negativo, cuadrático o cubico) planteado, gráficamente la divergencia funcional parece tener una relación

monotónica, es decir, que disminuye conforme aumenta la elevación (figura 14), sin embargo, este modelo no fue significativo (p valor del modelo 0.05).

Tabla 9. Modelos de regresión de primero a quinto orden, entre elevación e índices de diversidad funcional. Se compararon modelos lineales, exponenciales, polinomiales (cuadráticos y cúbicos) y nulos. La selección del modelo se basó en el valor AICc más bajo (criterio de información de Akaike para muestras pequeñas).

	Modelo	r²	P-model	P-shapiro	AICc
Riqueza funcional	Nulo	0	Na	0.0031	65.77
	Lineal	0.19	0.33	0.19	71.31
	Cuadrático	0.25	0.56	0.08	84.73
	Cubico	0.42	0.60	0.29	124.97
	Exponencial	0.32	0.19	0.59	44.86
Dispersión funcional	Nulo	0	Na	0.43	28.24
	Lineal	0.23	0.28	0.12	33.42
	Cuadrático	0.23	0.59	0.14	47.37
	Cubico	0.61	0.36	0.75	84.65
	Exponencial	0.27	0.23	0.65	14.83
Equitatividad funcional	Nulo	0	Na	0.99	-0.74
	Lineal	0.35	0.16	0.49	3.19
	Cuadrático	0.48	0.27	0.97	15.7
	Cubico	0.52	0.47	0.47	57.09
	Exponencial	0.41	0.12	0.93	14.61
Divergencia funcional	Nulo	0	Na	0.68	-3.95
	Lineal	0.56	0.05	0.77	-2.69
	Cuadrático	0.62	0.15	0.17	10.34
	Cubico	0.69	0.25	0.88	50.62
	Exponencial	0.51	0.07	0.78	3.43

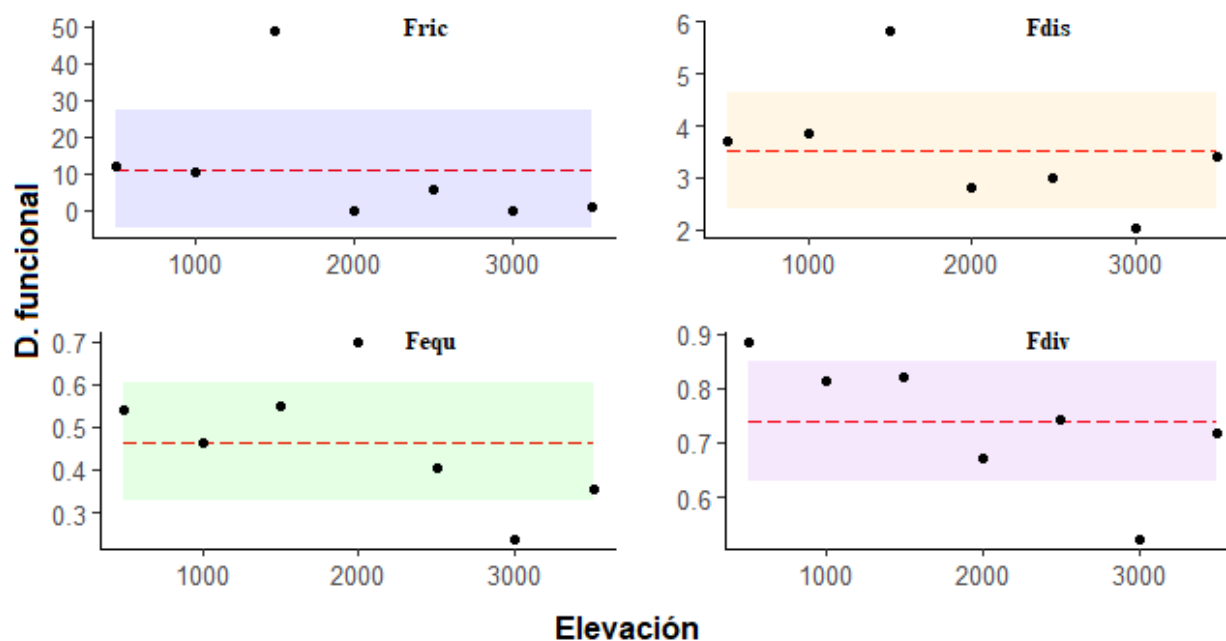


Figura 14. Modelos nulos (con intervalos de confianza del 95%) entre la elevación (eje x) y los índices multidimensionales de la diversidad funcional (eje y). Fric) Riqueza funcional, Fdis) Dispersión funcional, Fequ) Equitatividad funcional, Fdiv) Divergencia funcional.

Objetivo específico 3.

Examinar la disimilitud composicional, en términos taxonómicos a lo largo de un gradiente elevación en los Andes del sur de Colombia.

7.10. Disimilitud composicional taxonómica

La diversidad beta total (β_{total}) ($0,72 \pm 0,12$) fue explicada por el reemplazamiento de especies, ya que presenta la mayor contribución a la diversidad β_{total} ($0,42 \pm 0,09$) sin embargo, la diferencia de especies presenta un promedio de $0,29 \pm 0,077$ (Figura

15), si bien, la contribución es pequeña, la diferencia en la riqueza puede ser igualmente importante.

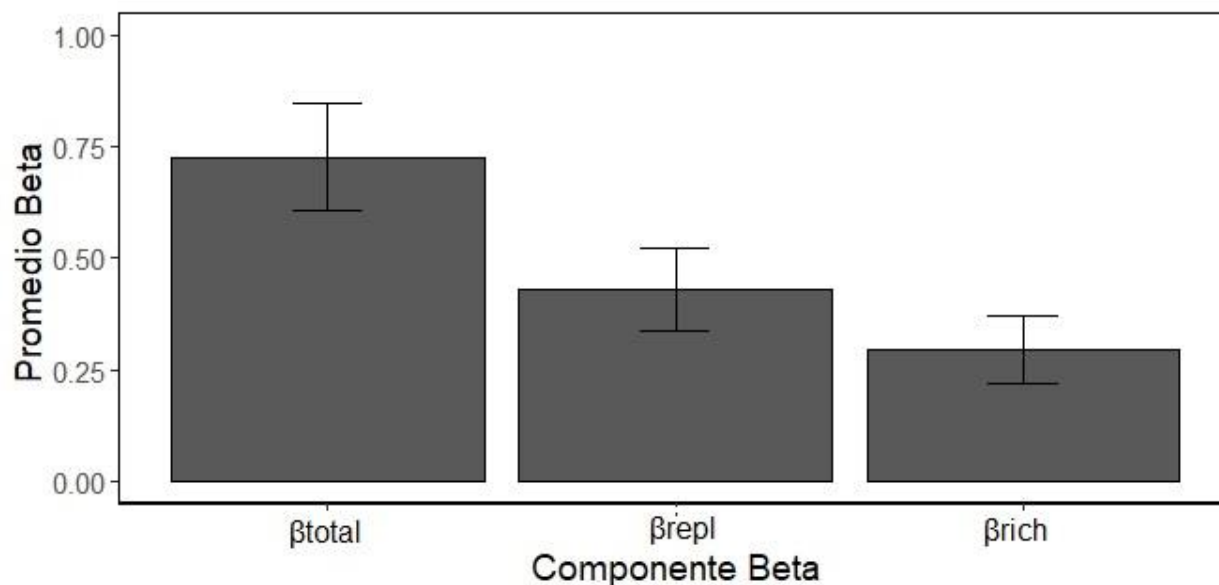


Figura 15. Disimilitud composicional taxonómica. β_{total} : Diversidad beta total, β_{repl} : disimilitud debido al reemplazo y β_{rich} : disimilitud debida a las diferencias en riqueza, las barras de error indican la desviación estándar.

Con el análisis de disimilitud composicional promedio por pares entre las elevaciones de β_{total} se obtuvo una disimilitud alrededor del 80% que permite la separación de las elevaciones en dos grupos: bajas e intermedias (500 a 2000 m) y altas (2500 a 3500 m) (Figura 16A líneas color rojo, color azul respectivamente), en donde elevaciones bajas e intermedias son más disimiles entre ellas (>60%) mientras que la disimilitud en elevaciones altas está por debajo del 60%.

En cuanto a la disimilitud composicional debido al reemplazo de especies, la elevación de 1500 m (intermedia) (Figura 16B, línea color rojo), presento una mayor disimilitud (50%) con una separación en dos grupos: bajas y altas elevaciones (Figura

16B, líneas color verde y azul respectivamente) con una disimilitud de alrededor del 30%. La disimilitud debido a la riqueza muestra dos grupos; el primero de elevaciones bajas (500 a 1500 m) donde la disimilitud composicional es menor al 15% y el segundo de intermedias y altas (2000 a 3500 m) en donde dicha disimilitud es mayor al 20% (Figura 16C líneas color rojo y azul respectivamente).

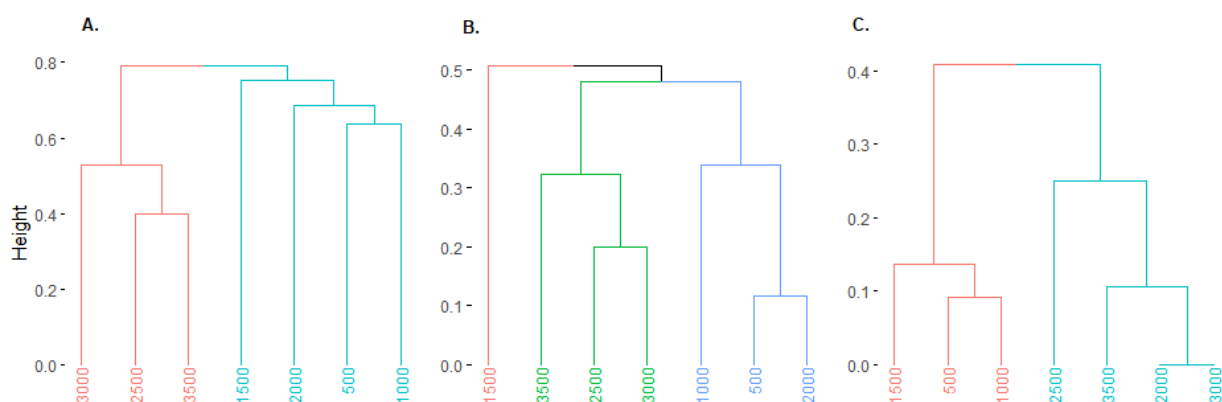


Figura 16. Dendrogramas de disimilitud composicional A: β_{total} : beta total, B: β_{repl} : disimilitud debido al reemplazo y C: β_{rich} : disimilitud debida a las diferencias en riqueza

El escalamiento multidimensional no-métrico (NMDS) de la abundancia de las especies por cada elevación, evidenció una ordenación informativa (Figura 17; Estrés = 0.13), es decir la ordenación proporciona una buena representación de la variación de

los datos en términos de composición, observándose una separación entre las elevaciones bajas (500-1000 m) intermedias (1500 – 2000 m) y altas (2500-3500 m).

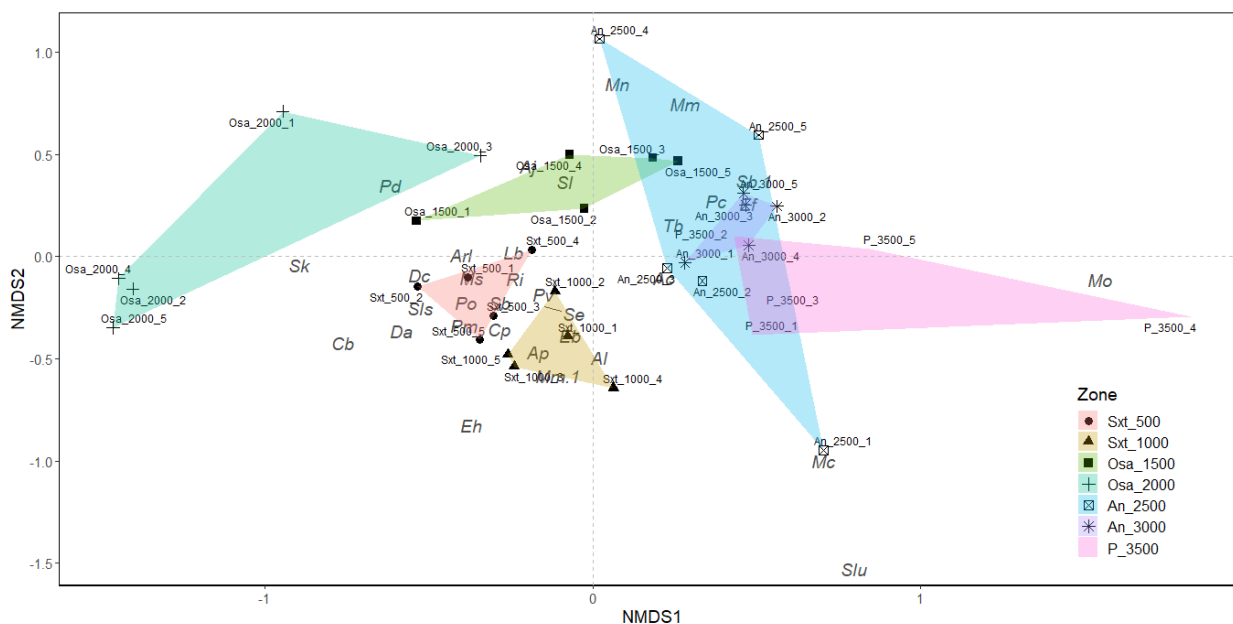


Figura 17. Análisis de escala multidimensional no métrica (NMDS) basado en el índice de Jaccard considerando cada evento de muestreo por zona (Estrés 0.13. Sxt_500: Subxerofítico tropical 500 m, Sxt_1000: Subxerofítico tropical 1000 m, Osa_1500: Orobioma subandino 1500 m, Osa_2000: Orobioma subandino 2000 m, An_2500: Altoandino 2500 m, An_3000: Altoandino 3000 m, P_3500: Paramo 3500 m.

8. DISCUSIÓN

Mediante el estudio de un gradiente de elevación (500 a 3500 m) con 7 sitios de muestreo en la región Andina del departamento de Nariño, se obtuvo que la diversidad taxonómica bajo las expresiones de las series de Hill, tendieron a seguir un patrón lineal negativo y no se detectaron cambios en la diversidad funcional a lo largo del gradiente de elevación. En su lugar, se detectó una incidencia constante de cuatro grupos funcionales. En cuanto a la disimilitud taxonómica, esta se debió principalmente por el reemplazamiento de especies, no obstante, la contribución de la riqueza puede ser igualmente importante. Además, la riqueza de especies estuvo representada principalmente por la familia Phyllostomidae.

8.1. Diversidad taxonómica

8.1.1. Riqueza de especies

Ramírez & Noguera, (2010) elaboraron una listado de mamíferos presentes en el departamento de Nariño resaltando que la riqueza es aproximadamente de 76 especies para el orden Chiroptera, basados en esta información, en este estudio se detectó cerca del 43% de las especies, en donde la familia Phyllostomidae fue la más representativa, esto obedece a su distribución en la región neotropical (Gardner, 2007; Ortega, Jiménez, 2013; Ramírez-Chaves & Noguera-Urbano, 2010), ya que en esta zona se estima que entre el 50% y 90% de las plantas del neotrópico requieren de

animales como los murciélagos para dispersar sus semillas, y la dieta de los filostomidos se basa principalmente de plantas pioneras promoviendo así la regeneración de los bosques (Ortega, Jiménez, 2013).

Al analizar en detalle las especies que componen a la familia Phyllostomidae se logró evidenciar que hay una dominancia por especies que forrajea a nivel de sotobosque, como los miembros de los géneros *Sturnira* y *Carollia*. En el caso de murciélagos frugívoros que forrajea a nivel de dosel (*Artibeus*, *Platyrrhinus*), si bien para ciertas elevaciones (bajas e intermedias) fueron dominantes, no estuvieron presentes a lo largo del gradiente. Esto podría estar evidenciando que el recurso disponible en cada elevación es un factor importante en la presencia de estas. Por ejemplo, en un estudio donde evaluaron el papel de los murciélagos frugívoros como dispersores de semillas en un gradiente de elevación en el cinturón árido del cañón del Chicamocha, en la Mesa de Xéridas en Santander, encontraron que la densidad y diversidad de animales frugívoros, cambian con la altura, pero estas variaciones no son constantes y se pueden ver influenciadas por características geográficas de las regiones, grupos taxonómicos y relaciones tróficas (Segura Linares, 2017). Tal como se evidencio en nuestro estudio, los murciélagos frugívoros tienden a dominar los ensamblajes en los bosques secos de tierras bajas y se encuentran fuertemente asociados a temperaturas elevadas y disponibilidad de agua.

Además, se ha evaluado que los cambios originados por el régimen pluviométrico marcadamente estacional en los bosques secos, influyen en la actividad de los animales dispersores (Zelikova et al., 2008). La dispersión de semillas de plantas pioneras por parte de murciélagos frugívoros sugiere que hay un compartimiento de

dieta que puede estar dado por una alta disponibilidad de frutos, lo que evita la competencia e incrementa la preferencia de estos animales por los mismos recursos (Rios Blanco, 2010). Las especies de plantas pioneras se caracterizan por una alta productividad con periodos de fructificación superpuestos, lo que las convierte en un alimento abundante y continuo. En estos casos, la abundancia de los murciélagos frugívoros coincide con el pico de fructificación de diferentes especies clave (e.g. cactáceas), lo que resulta en un mayor uso del recurso frutal disponible (López & Pérez, 2003).

Por otro lado, están las familias Vespertilionidae, Molossidae, y Moormopidae, de entre las cuales, la última familia no presentaba registros para el departamento de Nariño (Ramírez-Chaves et al., 2021), resaltando a *Moormops megalophylla*, lo cual, sería el primer registro para esta zona (Municipio de Santacruz de Guachaves 2500 m y Cumbal 3500 m), la distribución de esta especie en Sudamérica es discontinua y en Colombia solo se ha registrado en los departamentos de Santander, Sucre y la Guajira; lo más próximo al departamento de Nariño es en la provincia del Carchi en Ecuador, a 58.87 kms del registro reportado en este trabajo (Gardner, 2007). A partir de representaciones culturales de los antiguos Nariñenses (época prehispánica), Noguera (2016), menciona que esta especie podría estar presente en los ecosistemas nariñenses y que en el presente no ha sido registrada con anterioridad debido a las metodologías tradicionales usadas para la detección de murciélagos como redes de niebla y/o trampas de arpa, las cuales, si bien son buenas para registrar especies que forrajea a nivel de sotobosque, se convierten en una limitante para el registro de

especies de murciélagos insectívoros que se alimentan sobre dosel o en espacios abiertos.

De la misma forma, a partir del análisis de pulsos de ecolocalización, se logró identificar la especie *Lasiurus blossevillii*, la cual es un nuevo registro para el departamento de Nariño, localizada a los 500 my 1500 m en las localidades de Sotomayor y Samaniego respectivamente, lo cual indica que se amplía sus rangos de distribución a lo largo de la región Andina para el departamento de Nariño. Por lo anterior, es necesario complementar los muestreos con el análisis de los pulsos de ecolocalización, como base para la identificación taxonómica y de esta forma tener una información más acertada de lo que se encuentra en la zona de estudio (Arévalo-Cortes, *et al. In Rev.*).

Por otro lado, la especie *Lasiurus blossevillii* también es nuevo registro (Arévalo-Cortes, *enviado para publicación*). En este estudio a partir del análisis de los pulsos de ecolocalización también se logró localizar a esta especie a los 500 m y 1500 m en las localidades de Sotomayor y Samaniego respectivamente, lo cual indica que se amplía sus rangos de distribución a lo largo de la región Andina para el departamento de Nariño. Por lo anterior, es necesario complementar los muestreos con el análisis de los pulsos de ecolocalización, como base para la identificación taxonómica y de esta forma tener una información más acertada de lo que se encuentra en la zona de estudio (Arévalo-Cortes, *et al. In Rev.*).

8.1.2. Diversidad en número efectivo de especies según la aproximación de la serie de Hill

La diversidad taxonómica expresada bajo la serie de Hill evidenció que son las elevaciones bajas (500 y 1000 m) las que presentan una mayor diversidad, estos resultados son acordes con lo obtenido en la región tropical (Graham, 1983; Medellín & Ceballos, 1993; Navarro López & León Paniagua, 1995; Patterson et al., 1996), en donde, factores como la temperatura podrían estar limitando la distribución de especies en elevaciones por encima de los 2500 m, ya que a medida que se asciende en elevación, la temperatura disminuye y se incrementan costos de termorregulación también disminuyen la productividad primaria y la heterogeneidad de hábitat, lo cual se traduce en menor alimento y sitios de refugio disponibles, restringiéndose el movimiento ascendente de muchas de las especies propias de las tierras bajas tropicales como *A. lituratus*, *A. jamaicensis*, *D. anderseni*, *D. cinérea*, *P. discolor*, *P. dorsalis*, *P. vittatus*, *C. brevicauda*, *C. perspicillata* (Graham, 1983; Patterson et al., 1996), tal como se evidencio en nuestro estudio sugiriendo que los factores abióticos y bióticos son determinantes a la hora ofrecer una mayor disponibilidad y diversidad de recursos alimentarios, particularmente para las especies insectívoras, frugívoras y omnívoras.

8.1.3. Abundancia

El ensamblaje de murciélagos a lo largo del gradiente de elevación varió en la abundancia, siendo la elevación de 500 m la que presentó el valor más alto; probablemente sea el resultado de una mayor disponibilidad de alimento (Grindal & Brigham, 1999) como resultado de temperaturas más altas y la disponibilidad de agua, que facilitan el crecimiento y desarrollo tanto de frutos como de algunos insectos voladores (Grindal et al., 1999). Por otro lado, la abundancia más baja se registró a los 2000 m. la diferencia de abundancia de murciélagos entre los 500 y 2000 m puede ser explicada por diferentes factores como el estado de la cobertura vegetal y no por la elevación. El sitio de muestreo a los 2000 m ubicada el municipio de Túquerres, ha sufrido cambios históricos en su cobertura natural y modificaciones en la textura y densidad del suelo para la implementación de cultivos rotativos, ganadería, tala de madera y asentamiento humano (Arteaga & Burbano, 2018). Este tipo de actividades podrían haber provocado que los murciélagos respondan de manera negativa a disturbios como la fragmentación y transformación de los hábitats naturales (Grindal & Brigham, 1999), por tanto estos resultados irían en contra de los patrones reportados en donde la abundancia es inversamente proporcional con respecto a la elevación (Lomolino, 2001; Rahbek, 1995).

A partir de las curvas rango - abundancia se evidencia la presencia de especies características de las diferentes elevaciones. Las especies abundantes tienden a jugar un papel importante en la funcionalidad del ecosistema. Sin embargo, especies poco abundantes, como *A. peruana*, *A. latidens*, *A. cadenai*, *D. anderseni*, *D. cinerea*, *E. hartii*, *R. io* y *M. megalophylla* cumplen funciones primordiales como polinizadores, dispersores de semillas y regular poblaciones de insectos. No obstante, estas especies

poco abundantes o raras (con distribución restringida o vinculadas a un hábitat específico) son más susceptibles a la perturbación del hábitat y a la extinción local (Turner, 1996). Los murciélagos del gremio insectívoro (*E. fuscus*, *E. brasiliensis*, *L. blossevillii*, *M. oxyotus*, *T. brasiliensis*, *M. molossus* y *P. centralis*) en elevaciones bajas (500 y 1000 m) y altas (3000 y 3500 m) fueron dominantes; esto podría deberse a que la riqueza de murciélagos principalmente insectívoros, se incrementa con la presencia de cuerpos de agua (Grindal et al., 1999). Según Janzen, (2015) en las montañas tropicales generalmente experimentan una menor variación estacional de temperatura, lo cual indica que existe una mayor estratificación térmica a lo largo de los gradientes de elevación y es esta estratificación la que selecciona organismos con tolerancias térmicas más estrechas en las montañas, esto estaría explicando el por qué algunas especies presentan una dispersión reducida en pasos de alta (y baja) elevación.

Por otro lado, la abundancia de murciélagos insectívoros puede responder a la técnica de muestreo utilizada a partir del análisis de los pulsos de ecolocalización, dado que este ha sido uno de los métodos complementarios para registrar especies que son difícil de capturar a partir de redes de niebla dispuestas en sotobosque y/o dosel, además se ha evidenciado que el uso de esta herramienta incrementa en un 40% el listado de especies registradas (Pech-Canche et al., 2010).

8.2. Diversidad Funcional

La diversidad funcional analizada a partir de la riqueza funcional (FRic) en donde los valores más bajos (2000 m), indica que los quirópteros no explotan todos los

recursos disponibles en el área (Mogro, 2020), esto se relaciona con la ausencia de especies y la redundancia funcional que ofrece un grupo específico de especies (*A. lituratus*, *S. ludovici*, *S. bogotensis*, *C. brevicauda*, *T. brasiliensis*) que pueden suplir los servicios ecosistémicos de otras y se adaptan fácilmente a los cambios (García-Morales et al., 2016), especialmente ocasionados por intervención antrópica tal como se registró en este sitio de muestreo (Pueranquer, Túquerres); además, a esta elevación (2000 m) se presentaron especies en su mayoría frugívoros de sotobosque, los cuales se alimentan de las plantas pioneras, explotando estos recursos con mayor incidencia, reduciendo la productividad ecosistémica (Gonçalves et al., 2017).

En cuanto al índice de dispersión funcional (FDisp) los resultados indican una distribución más amplia de especies en el espacio funcional, con más individuos ocupando los márgenes del espacio funcional en relación con su centroide (Laliberte & Legendre, 2010). Los valores de FDis fueron más altos en elevaciones intermedias (1500 m), lo que sugiere que las especies de murciélagos que habitan a esta elevación exhiben una partición de recursos más fuerte y explotan los recursos disponibles de diferentes maneras (e.g., gremios tróficos, patrones de forrajeo, actividad nocturna). Por el contrario, los valores de equitabilidad funcional (FEve) fueron más bajos a una elevación de 3000 m, lo que indica que en esos conjuntos algunas partes del espacio del nicho, aunque ocupadas, están poco utilizadas (Villéger et al., 2008). En consecuencia, cuando los valores de FEve son más altos (2000 m), se maximiza el uso de recursos, mientras que una reducción en estos valores significa que algunos recursos están disponibles para ser utilizados.

A la elevación de 500 m se presentaron los valores de divergencia funcional (FDiv) más altos, lo cual implica que existe diferenciación entre los nichos y coexistencia entre las especies por los recursos (Mouchet et al., 2010; Ramirez-Mejia, 2017), lo cual contribuye a mejorar el funcionamiento del ecosistema al emplear de manera equitativa los recursos.

Los resultados obtenidos a partir de los índices multidimensionales de la diversidad funcional permiten dar a conocer que localidades como Pueranquer, Túquerres (2000 m) o El Espino (3000 m), presentan una notoria disminución de poblaciones de murciélagos, a raíz que existen diferentes amenazas que afectan a este grupo, como la pérdida del hábitat natural, el conflicto entre los humanos y los murciélagos por las enfermedades zoonóticas; el uso intensivo de agrotóxicos que son nocivos cuando los murciélagos consumen estos alimentos (Burneo et al., 2015). Por otro lado, ecosistemas de bosque seco, son lugares potenciales para la conservación de murciélagos, ya que las presiones antrópicas son moderadas y pueden ser controladas priorizando este tipo de ecosistemas (Moncada Rasmussen et al., 2020).

8.3. Evaluación de la relación diversidad taxonómica – elevación

A partir del análisis de la relación diversidad taxonómica – elevación se obtuvo un patrón lineal negativo. Este resultado contrasta con el patrón esperado, en donde se planteó que la diversidad taxonómica alcanza su máximo en elevaciones intermedias (Rahbek, 2005). El patrón encontrado (lineal negativo) en este estudio, por lo general ha sido explicado por el área, es decir, el área de ocupación de una especie disminuye rápidamente al aumentar la elevación (Jones et al., 2003; Lomolino, 2001).

Por otro lado, existen diferentes mecanismos como las tasas de especiación, extinción o colonización que pueden varían con las condiciones ambientales a lo largo de los gradientes de elevación, lo que hace que varíe el número de especies que podrían ocurrir en cualquier punto a lo largo del gradiente. El patrón registrado en este estudio podría estar respondiendo a la tasa de diversificación de linajes (el equilibrio de especiación y extinción) y el tiempo que los linajes han persistido en una parte del gradiente (Wiens et al., 2007).

La colonización puede influir en los patrones de riqueza de especies, porque si las especies colonizadoras se adaptan a las condiciones en una parte particular del gradiente, entonces es más probable que se establezcan y se diversifiquen potencialmente en estas condiciones (Donoghue, 2008). Nuestros resultados son acordes con el modelo de colonización vertical propuesto por Escobar et al., (2005) en donde se indica que los linajes en las montañas se originan principalmente a partir de elementos que habitan áreas de tierras bajas adyacentes en la misma latitud, y son las condiciones ambientales a través de las montañas las que limitan su dispersión a las tierras altas, lo que significa que los filtros ecológicos juegan un papel importante en la región Andina; la disminución acelerada de la riqueza de murciélagos con el aumento de la elevación se debe en gran parte a la rápida pérdida de especies que ocupan solo las elevaciones bajas e intermedias de la montaña (por debajo de 2500 m) como por ejemplo especies de los géneros *Artibeus* y *Carollia*.

8.4. Evaluación de la relación diversidad funcional – elevación

Los patrones de diversidad funcional pueden ser afectados por dos fuerzas i) el filtrado ambiental, es decir que existe una tolerancia al estrés, lo cual permite que la similitud de especies aumente a través de restricciones abióticas (Cornwell et al., 2006; Weiher & Keddy, 1995), y ii) las interacciones competitivas, esto implica la partición de nicho limitando de esta forma la similitud entre especies coexistentes (Chesson, 2000; MacArthur & Levins, 2008). Con base en estos supuestos, una expectativa generalizada es que la diversidad funcional, es baja en regiones de fuerte estrés abiótico y aumente en regiones donde las interacciones competitivas son relativamente más fuertes (Weiher & Keddy, 1995). Por otro lado, si el filtrado ambiental es el mecanismo predominante que estructura un ensamblaje local y los rasgos funcionales se conservan en la filogenia, entonces se prevé que coexistan especies estrechamente relacionadas con rasgos similares. Por el contrario, las interacciones bióticas, incluida la competencia o la dependencia de la diversidad negativa mediada por el enemigo, deberían dar como resultado la coexistencia de especies no relacionadas (Emerson y Gillespie 2008, Cavender-Bares et al. 2009).

En este estudio la diversidad funcional permaneció constante a lo largo del gradiente de elevación, este puede ser un fenómeno común, ya que se han observado pocos cambios en la diversidad funcional a lo largo de los gradientes ambientales para una variedad de ensamblajes como por ejemplo en plantas (Mason et al., 2007; Spasojevic & Suding, 2012). Para el caso particular de murciélagos se ha determinado que dentro de una misma ecorregión los valores de diversidad funcional son similares. Esto fue particularmente evidente entre los sitios de los Yungas bolivianos, lo que sugiere una

estructura funcional convergente en las regiones montañosas (Aguirre et al., 2016). Otra de la explicación es la coexistencia entre especies, lo cual estaría mostrando una partición del nicho o adaptación de cada una a una sección de aprovechamiento óptimo de los recursos (Chesson, 2000).

Todos los atributos de la dieta y la estrategia de forrajeo presentes a 500 m (bosque seco) también estaban presentes en el límite superior 3500 (páramo), lo que confirma que la diversidad funcional basada en estos rasgos funcionales no aumentó debido a la adición de nuevos atributos funcionales. La variación en las proporciones de los atributos de la dieta o la estrategia de alimentación sugiere que el aumento de la competencia interespecífica reduce el número de especies funcionalmente redundantes. Cabe resaltar que ensamblajes de murciélagos en cada estación de muestreo fueron dominadas por especies tanto frugívoras como insectívoras que forrajea sobre dosel y/o sotobosque, esto genera proporciones más uniformes de atributos de dieta o estrategias de alimentación a lo largo del gradiente de elevación (Soriano, 2000).

Por otro lado, (Graham, 1983; Kalko, 1998; Patterson et al., 1996) indica que los diferentes grupos funcionales de murciélagos no disminuyen proporcionalmente con el gradiente, tal como se evidencio en nuestro estudio a lo largo del gradiente se presentó una uniformidad en dietas y patrones de forrajeo, solo a elevaciones intermedias como 2000 m (Pueranquer, Túquerres) mostro una baja abundancia y la dominancia se presentó en especies frugívoras, esto estaría confirmando que a esta elevación se presentó una mayor intervención de tipo antrópica (González et al., 2002) y métodos complementarios como la detección acústica permitieron además de detectar especies, identificar nuevos caracteres funcionales que pueden ampliar la comprensión de la

dimensionalidad funcional tal como lo evidencio Soriano (2000), en donde afirma que existen limitaciones metodológicas por lo que la mayoría de las especies de las familia Molossidae, Emballonuridae y Vespertilionidae que desarrollan su actividad por encima de dosel (Fleming et al., 1972; Voss & Emmons, 1996), en su mayoría no son detectados lo que genera que su representatividad y caracteres funcionales en los muestreos sea baja o nula.

8.5. Disimilitud composicional taxonómica

En general cuando la capacidad de dispersión es limitada, la diversidad beta tiende a ser alta. Por ejemplo, entre los vertebrados terrestres, la diversidad beta más baja ocurre en las aves, esto se debe a que tienen la mayor vagilidad. En el caso de los mamíferos presentan valores intermedios de diversidad beta, y los anfibios tienen los valores más altos, debido a su limitada capacidad de dispersión (Dobrovolski et al., 2012; Koleff et al., 2008). En este estudio la diversidad beta es alta, contrariamente a los resultados de varios estudios de vertebrados terrestres que informan una mayor diversidad beta en organismos con baja capacidad de dispersión (Dobrovolski et al., 2012; Keil et al., 2012; Koleff et al., 2008; Mac Nally et al., 2004), se demostró que los murciélagos tienen una alta diversidad beta. Por lo tanto, la capacidad de dispersión no parece ser un determinante para explicar estos resultados. No obstante, la historia biogeográfica juega un papel crucial en los patrones de diversidad beta, por ejemplo, la variación en la diversidad beta puede resultar de las fluctuaciones de temperatura durante los eventos de glaciación y los correspondientes procesos de extinción y colonización (Baselga, 2010; Baselga et al., 2012; Dobrovolski et al., 2012).

En cuanto a la disimilitud total se explicó principalmente por el reemplazo; aunque las diferencias en la riqueza presentó una contribución más baja puede ser igualmente importante, por lo cual, la disimilitud de especies se deriva claramente tanto del reemplazamiento de especies como de las diferencias de riqueza, estos resultados también podrían ser explicados con la historia biogeográfica del departamento de Nariño, ya que el levantamiento de los Andes junto a la actividad volcánica constante, y los cambios climáticos ocurridos por ciclos interglaciares, han impulsado la especiación y la dinámica en la distribución de muchas especies presente hoy en Nariño (Noguera-Urbano, 2016). En los pasados 2 Ma la elevación de los Andes no ha sufrido cambios importantes, por lo cual las especies de mamíferos que habitan hoy están adaptadas a hábitats particulares y diversificados en evolución conjunta de la geológica, topográfica y clima de la zona (Gregory-Wodzicki, 2000). Es posible que la especiación y la capacidad de dispersión de los vertebrados en la región obstaculizaran el ensamblaje de faunas anidadas hasta cierto punto y, por lo tanto, la disimilitud debida a las diferencias de riqueza no es demasiado alta. Esto es bastante diferente de los patrones reportados para el norte de Europa y América del Norte, donde la glaciación causó los fenómenos de extinción y colonización, influyendo en la estructura de las actuales faunas de escarabajos y vertebrados (Baselga, 2010; Dobrovolski et al., 2012).

Por otro lado, analizando cada una de las bandas altitudinales se evidencia que el recambio de especies disminuye y el anidamiento de especies aumenta con la elevación; esto se puede deber a la sensibilidad sustancial de las especies de murciélagos a la temperatura, lo cual, está asociado a los cambios climáticos ocurridos por ciclos interglaciares del Pleistoceno (Benavides et al., 2010). Esto posiblemente influyó en las

altas tasas de diversificación en las poblaciones de mamíferos (Noguera-Urbano, 2016) el retroceso de los glaciares crearía un fuerte patrón de anidamiento para ciertas especies con una baja dispersión. En contraste, elevaciones bajas habrían experimentado un cambio climático menos dramático, un hecho que habría favorecido la persistencia a largo plazo de los ensamblajes. Por lo tanto, los conjuntos de especies en elevaciones bajas serían más antiguos que los conjuntos en las regiones de elevaciones altas (Hawkins et al., 2006), patrón que está de acuerdo con la hipótesis de la “estabilidad climática” (Pianka, 1966). Se esperaría que el recambio de especies fuera mayor en áreas con ensamblajes más antiguos porque los eventos de especiación se acumulan con el tiempo. Esta acumulación daría lugar a nuevas especies con rangos más pequeños que las especies ancestrales porque los procesos evolutivos (es decir, eventos de especiación y extinción) adquieren relevancia como impulsores de la composición del ensamblaje con el tiempo (Pianka, 1966).

9. Conclusiones

La diversidad taxonómica bajo las expresiones de las series de Hill (para q igual a 0,1 y 2) presentó los mayores valores en elevaciones bajas, sugiriendo que los factores abióticos y bióticos son determinantes a la hora ofrecer una mayor disponibilidad y diversidad de recursos alimentarios, particularmente para las especies insectívoras, frugívoras y omnívoras.

La riqueza de especies a lo largo del gradiente de elevación en la región Andina del sur occidente colombiano presentó una dominancia de la familia Phylllostomidae, esto obedeciendo a su distribución en la región neotropical. Por otro lado, para la familia Moormopidae, no se habían registrado especies para el departamento de Nariño, resaltando a *Moormops megalophylla*, siendo este el primer registró para esta zona en elevaciones altas (Santacruz de Guachaves, 2500 m y Cumbal, 3500 m), registrado a través de herramientas acústicas.

El ensamblaje de murciélagos a lo largo del gradiente de elevación varió en la abundancia con el mayor porcentaje en la elevación de 500 m; probablemente sea el resultado de una mayor disponibilidad de alimento como resultado de temperaturas más altas y del agua, que facilitan el crecimiento y desarrollo tanto de frutos como de algunos insectos voladores por otro lado, especies poco abundantes, como las especies *A. peruana*, *A. latidens*, *A. cadenai*, *D. anderseni*, *D. cinerea*, *E. hartii*, *R. io* y *M. megalophylla* cumplen funciones primordiales como polinizadores, dispersores de semillas y regular poblaciones de insectos. No obstante, estas especies poco

abundantes o raras (con distribución restringida o vinculadas a un hábitat específico) son más susceptibles a la perturbación del hábitat y a la extinción local.

La diversidad funcional explicada a partir de los índices multidimensionales como riqueza funcional y divergencia funcional a una elevación de 500 m presento los valores más altos, por el contrario, la dispersión funcional fue alta a los 1500 m y la equitatividad funcional fue mayor a los 2000 m. Por otro lado, los rasgos funcionales que explican la mayor variación de los datos (93.89 %) son la envergadura, cola, longitud mayor del cráneo, longitud cabeza – cuerpo, cola, calcáneo y antebrazo. En la matriz de distancia se evidenciaron cuatro grupos los cuales estuvieron asociados al gremio al que pertenece y a la forma de utilización del recurso.

El comportamiento de la diversidad taxonómica de especies de murciélagos a lo largo del gradiente en los Andes del departamento de Nariño, exhibe un patrón lineal negativo, es decir la riqueza es decreciente a medida que incrementa la elevación. Este resultado sigue el modelo de colonización vertical, en donde factores como la temperatura y la disponibilidad de agua, explican una gran cantidad de variación en la riqueza de especies de murciélagos.

La relación entre la diversidad funcional y la elevación no presentó ninguna relación, es decir no fue significativamente diferente de la expectativa nula; esto estaría explicado por la estructura funcional convergente en las regiones montañosas o la coexistencia entre especies, lo cual estaría mostrando que hubo una fuerte competencia que permeó la exclusión competitiva dando esa partición del nicho o adaptación de cada una a una sección de aprovechamiento óptimo de los recursos.

La disimilitud taxonómica fue explicada por el reemplazamiento de especies, no obstante, la contribución de la riqueza puede ser igualmente importante. Así mismo, la β total fue alta para los murciélagos, y esto se explica tanto por la disimilitud debida a las diferencias de riqueza como por la disimilitud derivada del recambio de especies. Estos resultados se relacionan historia biogeográfica del departamento de Nariño ya que el levantamiento de los Andes junto a la actividad volcánica constata, y los cambios climáticos ocurridos por ciclos interglaciares se cree han impulsado la especiación y la dinámica en la distribución de muchas especies presente hoy en Nariño.

El recambio de especies disminuye y el anidamiento de especies aumenta con la elevación lo cual puede estar relacionado con la sensibilidad sustancial de las especies de murciélagos a la temperatura, lo cual, está asociado a los cambios climáticos ocurridos por ciclos interglaciares del Pleistoceno; en donde elevaciones bajas habrían experimentado un cambio climático menos dramático, un hecho que habría favorecido la persistencia a largo plazo de los ensamblajes.

13. Perspectivas de investigación

Actualmente se carece de inventarios completos de quirópteros para la mayoría de los sitios en la región Andina del departamento de Nariño, debido a la dificultad de acceder a ciertas zonas y en parte al uso tradicional de las técnicas de captura convencionales (redes de niebla). Por ello, para incrementar la eficiencia de los inventarios se debe optimizar la metodología de muestreo implementando una

combinación de métodos de registro, incluyendo distintos métodos de captura (ej. Redes de niebla) y métodos indirectos (detectores ultrasónicos), con los cuales se obtiene una mejor caracterización del ensamble de murciélagos.

Un mejor análisis de los efectos del gradiente de elevación sobre los murciélagos, principalmente sobre la diversidad funcional, debería realizarse incluyendo una mayor cantidad de sitios de muestreo a lo largo de la región Andina, así mismo, es necesario determinar datos ambientales a escala fina en escalas de tiempo evolutivas y comparar múltiples transectos dentro de una región montañosa, así como múltiples regiones montañosas. con diferentes características con el fin de evaluar la generalidad de diferentes impulsores de la diversidad.

La alta diversidad de mamíferos en los Andes del suroccidente colombiano y la importancia biogeográfica de la región Andina incentivan a incrementar los estudios en esta zona, con el fin de conocer la verdadera diversidad y los factores que rigen su distribución espacial, a medida que nuestra investigación se expanda para incluir diferentes sistemas montañosos, predecimos que se identificarán los mecanismos generales subyacentes a los patrones de diversidad montañosa.

14. Bibliografía

- Aguirre, L. F., Montaña-Centellas, F. A., Gavilanez, M. M., & Stevens, R. D. (2016). Taxonomic and phylogenetic determinants of functional composition of Bolivian bat assemblages. *PLoS ONE*, 11(7), 158170.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0158170>
- Altringham, J. D. (2011). Bats: From Evolution to Conservation. *Bats: From Evolution to Conservation*, 1–352.
<https://doi.org/10.1093/acprof:osobl/9780199207114.001.0001>
- Arevalo, J., & Tulcan, J. (2018). *Analisis de los pulsos de ecolocalización de las especies de murciélagos presentes en la Región Andina y Pacífica del Departamento de Nariño - Colombia*. Universidad de Nariño.
- Arias, J. S., Szumik, C. A., & Goloboff, P. A. (2011). Spatial analysis of vicariance: A method for using direct geographical information in historical biogeography. *Cladistics*, 27(6), 617–628. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2011.00353.x>
- Arteaga, L. E., & Burbano, J. E. (2018). Efectos del cambio climático: Una mirada al Campo Effects of climate change: A look to Agriculture. *Revista de Ciencias Agrícolas*, 35(2), 79–91. <https://doi.org/10.22267/rcia.183502.93>
- Ballerteros Correa, J., & Perez Torres, J. (2016). Functional diversity: a key aspect in the provision of ecosystem services. *Revista Colombiana de Ciencia Animal*, 8(1), 1–94. <https://doi.org/10.24188/recia.v8.n1.2016.232>

- Barton, P. S., Cunningham, S. A., Manning, A. D., Gibb, H., Lindenmayer, D. B., & Didham, R. K. (2013). The spatial scaling of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 22(6), 639–647. <https://doi.org/10.1111/geb.12031>
- 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., Gómez-Rodríguez, C., & Lobo, J. M. (2012). Historical legacies in world amphibian diversity revealed by the turnover and nestedness components of beta diversity. *PLoS ONE*, 7(2), e32341. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0032341>
- Benavides, F., Burbano, J., Burbano, D., Prieto, R., & Torres, C. (2010). Inferir una posible divergencia poblacional en *Espeletia pycnophylla* (Asteraceae) mediante enfoques morfométricos y paleogeográficos. *Revista de Biología Tropical*, 58(4), 1261-1270. https://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-77442010000400018
- Blondel, J. (2003). Guilds or functional groups: Does it matter? In *Oikos* (Vol. 100, Issue 2, pp. 223–231). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12152.x>
- Bonaccorso, F. J., Winkelmann, J. R., Shin, D., Agrawal, C. I., Aslami, N., Bonney, C., Hsu, A., Jekielek, P. E., Knox, A. K., Kopach, S. J., Jennings, T. D., Lasky, J. R., Menesale, S. A., Richards, J. H., Rutland, J. A., Sessa, A. K., Zhaurova, L., & Kunz, T. H. (2007). Evidence for Exploitative Competition: Comparative Foraging

- Behavior and Roosting Ecology of Short-Tailed Fruit Bats (Phyllostomidae). *Biotropica*, 39(2), 249–256. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2006.00251.x>
- Botta-Dukát, Z. (2005). Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science*, 16(5), 533–540. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02393.x>
- Brown, J. H. (2001). Mammals on mountainsides: Elevational patterns of diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 10(1), 101–109. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822x.2001.00228.x>
- Burneo, S. F., Proaño, M. D., & Tirira, D. (2015). *Plan de acción para la conservación de los murciélagos del Ecuador* (Programa p).
- Carvalho, J. C., Cardoso, P., Borges, P. A. V., Schmera, D., & Podani, J. (2013). Measuring fractions of beta diversity and their relationships to nestedness: a theoretical and empirical comparison of novel approaches. *Oikos*, 122(6), 825–834. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20980.x>
- Casanoves, F., Pla, L., Di Rienzo, J. A., & Díaz, S. (2011). FDiversity: A software package for the integrated analysis of functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 2(3), 233–237. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00082.x>
- Casanoves, F., Rienzo, J., & Pla, L. (2008). *Statistical software for the analysis of functional diversity. Argentina*. <https://www.researchgate.net/publication/283506640>
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of*

Ecology and Systematics, 31, 343–366.

<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343>

Chiu, C. H., & Chao, A. (2014). Distance-based functional diversity measures and their decomposition: A framework based on hill numbers. *PLoS ONE*, 9(7), e100014.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0100014>

Cisneros, L. M., Burgio, K. R., Dreiss, L. M., Klingbeil, B. T., Patterson, B. D., Presley, S. J., & 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>

Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Austral Ecology*, 18(1), 117–143. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x>

Cornwell, W. K., Schwilk, D. W., & Ackerly, D. D. (2006). A Trait-Based Test For Habitat Filtering: Convex Hull Volume. In *Ecology* (Vol. 87, Issue 6). <http://www.pricklysoft.org/software/traithull.html>

Cultid, C., & Escobar, F. (2019). Pautas para la estimación y comparación estadística de la diversidad biológica. In C. Moreno (Ed.), *La Biodiversidad en un mundo cambiante* (pp. 175–202).

Delgado, A., Ruiz, S., Arévalo, L., Castillo, G., & Viles, N. (2008). *Plan de Acción en Biodiversidad*.

- Díaz, M. M., Solari, S., Aguirre, L. F., Aguiar, L. M. S., & Barquez, R. M. (2016). *Clave de Identificación de los Murciélagos de Sudamérica*. Programa de Conservación de los Murciélagos de Argentina.
- Dobrovolski, R., Melo, A. S., Cassemiro, F. A. S., & 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>
- Donoghue, M. J. (2008). A phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(Supplement 1), 11549–11555. <https://doi.org/10.1073/PNAS.0801962105>
- Dreiss, L. M., Burgio, K. R., Cisneros, L. M., Klingbeil, B. T., Patterson, B. D., Presley, S. J., & Willig, M. R. (2015). Taxonomic, functional, and phylogenetic dimensions of rodent biodiversity along an extensive tropical elevational gradient. *Ecography*, 38(9), 876–888. <https://doi.org/10.1111/ecog.00971>
- Escobar, F., Halffter, G., & Arellano, L. (2007). From forest to pasture: An evaluation of the influence of environment and biogeography on the structure of dung beetle (Scarabaeinae) assemblages along three altitudinal gradients in the Neotropical region. *Ecography*, 30(2), 193–208. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2007.04818.x>
- Escobar, F., Lobo, J. M., & Halffter, G. (2005). Altitudinal variation of dung beetle (Scarabaeidae: Scarabaeinae) assemblages in the Colombian Andes. *Global*

Ecology and Biogeography, 14, 327–337. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822x.2005.00161.x>

Faith, D. P., Minchin, P. R., & Belbin, L. (1987). Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Vegetatio*, 69(1–3), 57–68.
<https://doi.org/10.1007/BF00038687>

Fauth, J. E., Bernardo, J., Camara, M., Resetarits, W. J., Van Buskirk, J., & McCollum, S. A. (1996). Simplifying the Jargon of Community Ecology: A Conceptual Approach. <https://doi.org/10.1086/285850>, 147(2), 282–286.
<https://doi.org/10.1086/285850>

Feinsinger, P. (2004). *El diseño de estudios de campo para la conservación de la biodiversidad*. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia : Editorial FAN.

Figueroa, N. (2017). *Murciélagos insectívoros en dos condiciones ambientales en el municipio de Tuxpan de Rodríguez Cano, Veracruz*.

Fleming, T. H., Hooper, E. T., & Wilson, D. E. (1972). Three Central American Bat Communities: Structure, Reproductive Cycles, and Movement Patterns. *Ecology*, 53(4), 555–569. <https://doi.org/10.2307/1934771>

Galetti, M., Brocardo, C. R., Begotti, R. A., Hortenci, L., Rocha-Mendes, F., Bernardo, C. S. S., Bueno, R. S., Nobre, R., Bovendorp, R. S., Marques, R. M., Meirelles, F., Gobbo, S. K., Beca, G., Schmaedecke, G., & Siqueira, T. (2017). Defaunation and biomass collapse of mammals in the largest Atlantic forest remnant. *Animal Conservation*, 20(3), 270–281. <https://doi.org/10.1111/acv.12311>

- García-Morales, R., Moreno, C. E., Badano, E. I., Zuria, I., Galindo-González, J., Rojas-Martínez, A. E., & Ávila-Gómez, E. S. (2016). Deforestation impacts on bat functional diversity in tropical landscapes. *PLoS ONE*, *11*(12), e0166765. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0166765>
- García-Rojas, Á., & López-González, C. (2018). Principios de acústica para la comprensión y análisis de llamados de ecolocalización en murciélagos. *Vidsupra, Visión Científica*, *10*(2).
- Gardner, A. (2007). *Mammals of South America, Volume 1 Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats* (The University of Chicago Press (ed.)).
- Gaston, K. (2000). Global patterns in biodiversity. *Nature*, *405*(6783), 220–227. <https://doi.org/10.1038/35012228>
- Gaston, K., & Spicer, J. (2004). Biodiversity, an introduction. In *Biological Conservation* (Blackwell, Vol. 122, Issue 2). <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.07.009>
- Gómez-Ortiz, Y., Martín-Regalado, C., Ortega-Martínez, I., & Pérez-Hernández, C. (2019). La diversidad funcional de las comunidades ecológicas. In *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio* (Universida, pp. 237–263).
- Gómez-Ortiz, 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), 1–10. http://abc.museucienciasjournals.cat/files/ABC_40-2_pp_165-174.pdf

- Gonçalves, F., Fischer, E., & 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>
- González, H., Zapata, G., & Montoya, D. M. (2002). *Geología y geomorfología de la plancha 428 Túquerres Departamento de Nariño Ministerio de minas y energía Instituto Colombiano de Geología y Minería.*
- Goodman, S. M., Andrianarimisa, A., Olson, L. E., & Soarimalala, V. (1996). Patterns of elevational distribution of birds and small mammals in the humid forests of Montagne d'Ambre, Madagascar. In *Ecotropica* (Vol. 2, Issue 2, pp. 87–98).
c:\$%5C%5Cbackslash\$PDFs\$%5C%5Cbackslash\$Goodman%5C%5C_et%5C%5C_al%5C%5C_1996.pdf
- Graham, G. L. (1983). Changes in Bat Species Diversity along an Elevational Gradient up the Peruvian Andes. *Journal of Mammalogy*, 64(4), 559–571.
<https://doi.org/10.2307/1380511>
- Gregory-Wodzicki, K. M. (2000). Uplift history of the Central and Northern Andes: A review. *Geological Society of America Bulletin*, 112(7), 1091–1105.
http://geomorphology.sese.asu.edu/Papers/gregory-wodzicki_andes_uplift_gsab00.pdf
- Grindal, S. D., & Brigham, M. (1999). Impacts of forest harvesting on habitat use by foraging insectivorous bats at different spatial scales. *Ecoscience*, 6(1), 25–34.
<https://doi.org/10.1080/11956860.1999.11952206>

- Grindal, S. D., Morissette, J. L., & Brigham, R. M. (1999). Concentration of bat activity in riparian habitats over an elevational gradient. *Canadian Journal of Zoology*, 77(6), 972–977. <https://doi.org/10.1139/cjz-77-6-972>
- Hawkins, B. A., Diniz-Filho, J. A. F., Jaramillo, C. A., & Soeller, S. A. (2006). Post-Eocene climate change, niche conservatism, and the latitudinal diversity gradient of New World birds. *Journal of Biogeography*, 33(5), 770–780. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01452.x>
- Heaney, L. R. (2001). Small mammal diversity along elevational gradients in the Philippines: An assessment of patterns and hypotheses. *Global Ecology and Biogeography*, 10(1), 15–39. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822x.2001.00227.x>
- Heemsbergen, D. A., Berg, M. P., Loreau, M., Van Hal, J. R., Faber, J. H., & Verhoef, H. A. (2004). Biodiversity effects on soil processes explained by interspecific functional dissimilarity. *Science*, 306(5698), 1019–1020. <https://doi.org/10.1126/science.1101865>
- Hill, M. O. (1973). Diversity and Evenness: A Unifying Notation and Its Consequences. *Ecology*, 54(2), 427–432. <https://doi.org/10.2307/1934352>
- Hodgson, J. G., Wilson, P. J., Hunt, R., Grime, J. P., & Thompson, K. (1999). Allocating C-S-R Plant Functional Types: A Soft Approach to a Hard Problem. *Oikos*, 85(2), 282. <https://doi.org/10.2307/3546494>
- Holderied, M. (1982). *Ecosistemas colombianos*.

- Hooper, D., Chapin, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J. H., Lodge, D. M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A. J., Vandermeer, J., & Wardle, D. A. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75(1), 3–35. <https://doi.org/10.1890/04-0922>
- Hooper, D., & Vitousek, P. M. (1997). The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*, 277(5330), 1302–1305. <https://doi.org/10.1126/science.277.5330.1302>
- Hsieh, T. C., Ma, K. H., & Chao, A. (2015). *Interpolation and extrapolation for species diversity (Version 2.0.5) Package for R*. [Http://Chao.Stat.Nthu.Edu.Tw/Blog/Software-](http://Chao.Stat.Nthu.Edu.Tw/Blog/Software-).
- Huston, M. A. (1999). Local Processes and Regional Patterns: Appropriate Scales for Understanding Variation in the Diversity of Plants and Animals. *Oikos*, 86(3), 393. <https://doi.org/10.2307/3546645>
- Idoeta, F., De Santis, L., & Barquez, R. (2012). El género *Cynomops* (Chiroptera, Molossidae) en misiones, argentina: comentarios sobre su distribución e historia natural. *Mastozoología Neotropical*, 19(2), 321–326.
- Janzen, D. H. (2015). Why Mountain Passes are Higher in the Tropics. *The American Naturalist*, 101(919), 233–249. <https://doi.org/10.1086/282487>
- Jones, J. I., Li, W., & Maberly, S. C. (2003). Area, altitude and aquatic plant diversity. *Ecography*, 26(4), 411–420. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2003.03554.x>

- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. In *Oikos* (Vol. 113, Issue 2, pp. 363–375). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>
- Jost, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 88(10), 2427–2439. <https://doi.org/10.1890/06-1736.1>
- Jost, & Lou. (2009). Mismeasuring biological diversity: Response to Hoffmann and Hoffmann (2008). *Ecological Economics*, 68(4), 925–928. <https://ideas.repec.org/a/eee/ecolec/v68y2009i4p925-928.html>
- Kalko, E. 1998. (1998). Organization and diversity of tropical bat communities through space and time. *Zoology* 101, 101, 281–297.
- Kalko, E., & Aguirre, L. . (2007). Comportamiento de ecolocación para la identificación de especies y evaluación de la estructura de comunidades de murciélagos insectívoros en Bolivia. In Centro Patiño de Ecología y Difusión Simón I (Ed.), *Historia natural, distribución y conservación de los murciélagos de Bolivia*. Editorial (pp. 41–53).
- Kaňuch, P., & Krištín, A. (2006). Altitudinal distribution of bats in the Pol'ana Mts area (Central Slovakia). *Biologia*, 61(5), 605–610. <https://doi.org/10.2478/s11756-006-0097-6>
- Kattan, G. H., & Franco, P. (2004). Bird diversity along elevational gradients in the Andes of Colombia: Area and mass effects. *Global Ecology and Biogeography*, 13(5), 451–458. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2004.00117.x>

- Keil, P., Schweiger, O., Kühn, I., Kunin, W. E., Kuussaari, M., Settele, J., Henle, K., Brotons, L., Pe'er, G., Lengyel, S., Moustakas, A., Steinicke, H., & Storch, D. (2012). Patterns of beta diversity in Europe: The role of climate, land cover and distance across scales. *Journal of Biogeography*, 39(8), 1473–1486.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2012.02701.x>
- Kluge, J., & Kessler, M. (2011). Phylogenetic diversity, trait diversity and niches: Species assembly of ferns along a tropical elevational gradient. *Journal of Biogeography*, 38(2), 394–405. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02433.x>
- Koleff, P., Soberón, J., Arita, H., Dávila, P., & Flores-Villela, O. (2008). Patrones de diversidad espacial en grupos selectos de especies. In *Llorente-Bousquets. Capital Natural de México Vol. I. Conocimiento de la Biodiversidad México*. (pp. 323-364.). CONABIO.
https://www.uaeh.edu.mx/investigacion/icbi/LI_DiversidadBiol/claudia_moreno/Koleff.pdf
- Körner, C. (2007). The use of “altitude” in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution*, 22(11), 569–574. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006>
- Laliberte, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1), 299–305.
<https://doi.org/10.1890/08-2244.1>
- Lawton, J. H., & Brown, V. K. (1994). Redundancy in Ecosystems. In *Biodiversity and Ecosystem Function* (pp. 255–270). Springer Berlin Heidelberg.

https://doi.org/10.1007/978-3-642-58001-7_12

Lomolino, M. (2001). Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography*, 10(1), 3–13.

<https://doi.org/10.1046/j.1466-822x.2001.00229.x>

Longino, J. T., & Branstetter, M. G. (2019). The truncated bell: an enigmatic but pervasive elevational diversity pattern in Middle American ants. *Ecography*, 42(2), 272–283. <https://doi.org/10.1111/ecog.03871>

López, J. E., & Pérez, S. G. (2003). *Análisis biogeográfico y ecológico de ensambles de quirópteros en cuatro bosques secos de Guatemala*. Universidad De San Carlos De Guatemala.

Mac Nally, R., Fleishman, E., Bulluck, L. P., & Betrus, C. J. (2004). Comparative influence of spatial scale on beta diversity within regional assemblages of birds and butterflies. *Journal of Biogeography*, 31(6), 917–929. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01089.x>

Macarthur, R., & Levins, R. (2008). The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. In *The American Naturalist* (Vol. 101, Issue 921).

Magurran, A. (2004). Measuring Biological Diversity. In *Blackwell Publishing* (p. 256).

Mancini, M. C. S., Laurindo, R. de S., Hintze, F., Mello, R. de M., & Gregorin, R. (2019). Different bat guilds have distinct functional responses to elevation. *Acta*

Oecologica, 96, 35–42. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2019.03.004>

Martinez-Medina, D., Sánchez, J., Zurc, D., Sánchez, F., Otálora- Ardila, A., Restrepo-Giraldo, C., Acevedo-Charry, O., Hernández Leal, F., & Lizcano, D. J. (2021). Estándares para registrar señales de ecolocalización y construir bibliotecas de referencia de murciélagos en Colombia. *Biota Colombiana*, 22(1), 36–56.

<https://doi.org/10.21068/c2021.v22n01a03>

Martins, M. A., Carvalho, W. D. De, Dias, D., Franca, D. D. S., Oliveira, M. B. D., & Peracchi, A. L. (2015). Bat Species Richness (Mammalia, Chiroptera) Along an Elevational Gradient in the Atlantic Forest of Southeastern Brazil. *Acta Chiropterologica*, 17(2), 401–409.

<https://doi.org/10.3161/15081109ACC2015.17.2.016>

Mason, N. W. H., Lanoiselée, C., Mouillot, D., Irz, P., & Argillier, C. (2007). Functional characters combined with null models reveal inconsistency in mechanisms of species turnover in lacustrine fish communities. *Oecologia*, 153(2), 441–452.

<https://doi.org/10.1007/s00442-007-0727-x>

Mason, N. W. H., MacGillivray, K., Steel, J. B., & Wilson, J. B. (2003). An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science*, 14(4), 571–578.

<https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02184.x>

Mason, N. W. H., Mouillot, D., Lee, W., & Wilson, B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity. *Oikos*, 111(1), 112–118.

https://www.researchgate.net/publication/227723313_Functional_richness_functional_evenness_and_functional_divergence_The_primary_components_of_functional_diversity

McCain, C. M. (2007). Area and Mammalian elevational diversity. *Ecology*, 88(1), 76–86. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2007\)88\[76:AAMED\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2007)88[76:AAMED]2.0.CO;2)

McCain, C. M., & Grytnes, J.-A. (2010). Elevational Gradients in Species Richness. In *Encyclopedia of Life Sciences*. John Wiley & Sons, Ltd.
<https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0022548>

McCracken, G. ., Hayes, J. ., Cevallos, J., Guffey, S. ., & Romero, C. . (1997). Observations on the distribution, ecology, and behaviour of bats on the Galapagos Islands. *The Zoological Society of London*, 243(1 997), 757–770.

McGarigal, K., Tagil, S., & Cushman, S. A. (2009). Surface metrics: An alternative to patch metrics for the quantification of landscape structure. *Landscape Ecology*, 24(3), 433–450. <https://doi.org/10.1007/s10980-009-9327-y>

Medellín, R., & Ceballos, G. (1993). Estructura y diversidad de una comunidad de murciélagos en el trópico húmedo Mexicano. In *Avances en el estudio de los mamíferos de México* (pp. 333–354). Asociacion Mexicana de Mastozoología, A. C.

Mogro, E. (2020). *Diversidad funcional y gremios alimenticios de los murciélagos filostómidos (Chiroptera: Phyllostomidae) de Oglán Alto, cantón Arajuno, Pastaza-Ecuador*.

- Moncada Rasmussen, D. M., Borda, A. C., Vieira, M. I., Alcázar, C., & González, R. (2020). *Elevando La Acción Colectiva Empresarial Para La Gestión Integral Del Bosque Seco Tropical En Colombia*.
- Moreno, C., Barragán, F., Pineda, E., & Pavon, N. (2011). Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Rev. Mex. Biodiv*, 82(4).
http://www.scielo.org.mx/scielo.php?pid=S1870-34532011000400019&script=sci_arttext
- Mouchet, M. A., Villéger, S., Mason, N. W. H., & 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., Stubbs, W., Faure, M., Dumay, O., Tomasini, J. A., Wilson, J. B., & Chi, T. Do. (2005). Niche overlap estimates based on quantitative functional traits: A new family of non-parametric indices. *Oecologia*, 145(3), 345–353.
<https://doi.org/10.1007/s00442-005-0151-z>
- Natural, M. D. H. (2012). *Detección ultrasónica de murciélagos insectívoros en cafetales de La Antigua Guatemala , Ultrasonic detection of insectivorous bats in coffee crops of La Antigua Guatemala , Guatemala Abstract Insectivorous bats were studied in three coffee crops of La An*. 22(1), 43–53.
- Navarro López, D., & León Paniagua, L. (1995). Community structure of bats along an

altitudinal gradient in tropical eastern Mexico. *Revista Mexicana de Mastozoología (Nueva Epoca)*, 1(1), 9. <https://doi.org/10.22201/ie.20074484e.1995.1.1.156>

Neuweiler, G. (2000). *The Biology of Bats*. Oxford University Press,.

[https://books.google.es/books?hl=es&lr=&id=gl-](https://books.google.es/books?hl=es&lr=&id=gl-Sly7oq7QC&oi=fnd&pg=PR7&dq=Neuweiler,+G.+(2000).+The+Biology+of+Bats.+Oxford+University+Press,+New+York,+United+States+of+America.&ots=nL_XfMPCsw&sig=mbul0BULjK6zASe7J90K0tBYhXA#v=onepage&q&f=false)

[Sly7oq7QC&oi=fnd&pg=PR7&dq=Neuweiler,+G.+\(2000\).+The+Biology+of+Bats.+Oxford+University+Press,+New+York,+United+States+of+America.&ots=nL_XfMPCsw&sig=mbul0BULjK6zASe7J90K0tBYhXA#v=onepage&q&f=false](https://books.google.es/books?hl=es&lr=&id=gl-Sly7oq7QC&oi=fnd&pg=PR7&dq=Neuweiler,+G.+(2000).+The+Biology+of+Bats.+Oxford+University+Press,+New+York,+United+States+of+America.&ots=nL_XfMPCsw&sig=mbul0BULjK6zASe7J90K0tBYhXA#v=onepage&q&f=false)

Noguera-Urbano, E. A. (2016). Mastozoología en Nariño y algunos comentarios sobre la biogeografía de la región. *Revista de Ciencias*, 7(1).

Ochoa, J., Farrell, M., & Bruce, M. (2000). Contribución de los métodos acústicos al estudio de la diversidad de murciélagos insectívoros en áreas protegidas del norte de Venezuela. *Acta Chiropterologica*, 2(2), 171–183.

Oksanen, Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., & McGlinn, D. (2018). *vegan: Community ecology package. R package version 2.4-6*. <https://cran.r-project.org/package=vegan>

Ortega, Jiménez, M. A. (2013). *Conocimiento y conservación de los murciélagos filostómidos (Chiroptera: Phyllostomidae) y su utilidad como bioindicadores de la perturbación de los bosques Neotropicales*. Universidad Autónoma de Madrid.

Ossa, G. (2010). *Métodos bioacústicos: una aproximación a la ecología de comunidades de murciélagos en las eco-regiones mediterránea y el bosque templado de Chile*. (Issue 12). Pontificia Universidad Católica de Chile.

Patterson, B. D., Stotz, D. F., Solari, S., Fitzpatrick, J. W., & Pacheco, V. (1998).

Contrasting patterns of elevational zonation for birds and mammals in the Andes of southeastern Peru. *Journal of Biogeography*, 25(3), 593–607.

<https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1998.2530593.x>

Patterson, Pacheco, V., & Solari, S. (1996). Distributions of bats along an elevational

gradient in the Andes of south-eastern Peru. *Journal of Zoology*, 240(4), 637–658.

<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1996.tb05313.x>

Pavoine, S., & Bonsall, M. B. (2011). Measuring biodiversity to explain community

assembly: A unified approach. *Biological Reviews*, 86(4), 792–812.

<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00171.x>

Pech-Canche, J. M., MacSwiney G., C., & Estrella, E. (2010). Importancia de los

detectores ultrasónicos para mejorar los inventarios de murciélagos Neotropicales.

Therya, 1(3), 221–228. <https://doi.org/10.12933/therya-10-17>

Pérez-Torres, J., & Ahumada, J. A. (2004). *Occidental De La Sabana De Bogotá (Colombia)*.

Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2002). Functional diversity (FD), species richness and

community composition. *Ecology Letters*, 5(3), 402–411.

<https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00339.x>

Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2007). Dendrograms and measuring functional

diversity. *Oikos*, 116(8), 1422–1426. [https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-](https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15894.x)

[1299.15894.x](https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15894.x)

- Peterson, G., Allen, C. R., & Holling, C. S. (1998). Ecological resilience, biodiversity, and scale. *Ecosystems*, 1(1), 6–18. <https://doi.org/10.1007/s100219900002>
- Pianka, E. R. (1966). Latitudinal Gradients in Species Diversity: A Review of Concepts. *The American Naturalist*, 100(910), 33–46. <https://doi.org/10.1086/282398>
- Qian, H. (2009). Beta diversity in relation to dispersal ability for vascular plants in North America. *Global Ecology and Biogeography*, 18(3), 327–332. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00450.x>
- Rahbek, C. (1995). The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography*, 18(2), 200–205. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1995.tb00341.x>
- Rahbek, C. (2005). The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. In *Ecology Letters* (Vol. 8, Issue 2, pp. 224–239). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00701.x>
- Ramírez-Chaves, H. E., Suárez Castro, A. F., Morales-Martínez, D. M., Rodríguez-Posada, M. E., Zurc, D., Osbahr, D. C., Concha Trujillo, A., Noguera -Urbano, E. A., Pantoja Peña, G. E., González Maya, J. F., Torres, J. P., Mantilla Meluk, H., López Castañeda, C., Velásquez Valencia, A., & Zárrate Charry, D. (2021). *Mamíferos de Colombia*. Sociedad Colombiana de Mastozoología. <https://doi.org/10.15472/KL1WHS>
- Ramírez-Chaves, H., & Noguera-Urbano, E. A. (2010). Lista preliminar de los mamíferos (Mammalia : Theria) del departamento de Nariño , Colombia. *Biota Colombiana*, 11(1–2), 117–140.

Ramirez-Mejia, F. (2017). *Diversidad funcional, taxonómica y dispersión de semillas por murciélagos filostómidos en un paisaje antropizado: un análisis multi-escala.*

Pontificia Universidad Javeriana, Facultad de Estudios Ambientales y Rurales.

Rao, C. R. (1982). Diversity and dissimilarity coefficients: A unified approach.

Theoretical Population Biology, 21(1), 24–43. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(82\)90004-1](https://doi.org/10.1016/0040-5809(82)90004-1)

Ricotta, C., & Szeidl, L. (2009). Diversity partitioning of Rao's quadratic entropy.

Theoretical Population Biology, 76(4), 299–302.

<https://doi.org/10.1016/j.tpb.2009.10.001>

Rios Blanco, M. (2010). *Dieta Y Dispersión Efectiva De Semillas Por Murciélagos Frugívoros En Un Fragmento De Bosque Seco Tropical. Córdoba, Colombia.*

Pontificia Universidad Javeriana.

Rivera, P. (2011). *Caracterizacion de la fauna de quiropteros del Parque Nacional Yasuni en base a llamadas de ecolocacion.* Pontificia Universidad Catolica del Ecuador.

Root, R. B. (1967). The Niche Exploitation Pattern of the Blue-Gray Gnatcatcher.

Ecological Monographs, 37(4), 317–350. <https://doi.org/10.2307/1942327>

Russo, D., & Jones, G. (2002). Identification of twenty-two bat species (Mammalia: Chiroptera) from Italy by analysis of time-expanded recordings of echolocation calls. *Journal of Zoology*, 258, 91–103.

<https://doi.org/10.1017/S0952836902001231>

- Sánchez-Cordero, V. (2001). Elevation gradients of diversity for rodents and bats in Oaxaca, Mexico. *Global Ecology and Biogeography*, 10(1), 63–76.
<https://doi.org/10.1046/j.1466-822x.2001.00235.x>
- Scatena, F. ., Bruijnzeel, L. ., & Hamilton, L. . (2010). Setting the stage. In *Tropical Montane cloud Forests* (pp. 3–13). Cambridge University Press.
- Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F., & Argillier, C. (2010). A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs*, 80(3), 469–484.
<https://doi.org/10.1890/08-2225.1>
- Segura Linares, C. A. (2017). *Dispersión de semillas por aves y murciélagos frugívoros en un gradiente altitudinal en un enclave seco del cañón de Chicamocha Santander, Colombia* [Universidad de la Salle].
<https://ciencia.lasalle.edu.co/biologia>
- Simmons, N., & Voss, R. . (1998). The mammals of Paracou, French Guiana: a Neotropical lowland rainforest fauna, Part 1 Bats. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 237(237), 1–215.
https://www.researchgate.net/publication/286726408_The_mammals_of_Paracou_French_Guiana_a_Neotropical_lowland_rainforest_fauna_Part_1_Bats
- Soriano, P. J. (2000). Functional structure of bat communities in tropical rainforests and Andean cloud forests. *Ecotropicos*, 13, 1–20.
- Spasojevic, M. J., & Suding, K. N. (2012). Inferring community assembly mechanisms from functional diversity patterns: the importance of multiple assembly processes.

Journal of Ecology, 100(3), 652–661. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01945.x>

Stevens. (2004). Untangling latitudinal richness gradients at higher taxonomic levels: Familial perspectives on the diversity of New World bat communities. In *Journal of Biogeography* (Vol. 31, Issue 4, pp. 665–674). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2003.01042.x>

Stevens, G. (1992). The Elevational Gradient in Altitudinal Range: An Extension of Rapoport's Latitudinal Rule to Altitude on JSTOR. *American Naturalist*, 140, 893–911. <https://www.jstor.org/stable/2462925?seq=1>

Stoffberg. (2007). *Molecular Phylogenetics And The Evolution Of High- Frequency Echolocation In Horseshoe Bats (Genus Rhinolophus)*. University Of Cape Town.

Tejedor Garavito, N., Álvarez, E., Arango Caro, S., Araujo Murakami, A., Blundo, C., Boza Espinoza, T., La Torre Cuadros, M., Gaviria, J., Gutiérrez, N., Jørgensen, P., León, B., López Camacho, R., Malizia, L., B. Millán, B., Moraes, M., Pacheco, S., Rey Benayas, J., Reynel, C., Timaná de la Flor, M., ... Newton, A. (2012). Evaluación del estado de conservación de los bosques montanos en los Andes tropicales. *Ecosistemas*, 21(1–2). <http://revistaecosistemas.net/index.php/ecosistemas/article/view/34>

Terborgh, J. (1977). Bird species diversity on an andean elev ational gradient. *Ecology*, 58(5), 1007–1019. <https://doi.org/10.2307/1936921>

Torres Flores, W., & Guevara Chumacero, L. M. (2010). Perspectivas sobre el origen y

la filogenia de los murciélagos. *ContactoS*, 77, 5–9.

Turner, I. M. (1996). Species Loss in Fragments of Tropical Rain Forest: A Review of the Evidence. *The Journal of Applied Ecology*, 33(2), 200.

<https://doi.org/10.2307/2404743>

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. <https://doi.org/10.1890/07-1206.1>

Villéger, S., Miranda, J. R., Hernández, D. F., & Mouillot, D. (2010). Contrasting changes in taxonomie vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications*, 20(6), 1512–1522.

<https://doi.org/10.1890/09-1310.1>

Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! In *Oikos* (Vol. 116, Issue 5, pp. 882–892). Blackwell Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>

Voss, R. S., & Emmons, L. H. (1996). *Mammalian Diversity In Neotropical Lowland Rainforests: A Preliminary Assessment Bulletin Of The American Museum Of Natural History Number: 230*. [New York] : American Museum of Natural History. <https://digitallibrary.amnh.org/handle/2246/1671>

Walker, B. (1995). La conservación de la diversidad biológica a través de la resiliencia de los ecosistemas. *Conservation Biology*, 9(4), 747–752.

<https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1995.09040747.x>

- Walker, B., Kinzig, A., & Langridge, J. (1999). Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: The nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems*, 2(2), 95–113. <https://doi.org/10.1007/s100219900062>
- Weigelt, A., Schumacher, J., Roscher, C., & Schmid, B. (2008). Does biodiversity increase spatial stability in plant community biomass? *Ecology Letters*, 11(4), 338–347. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01145.x>
- Weiher, E., & Keddy, P. A. (1995). Assembly Rules, Null Models, and Trait Dispersion: New Questions from Old Patterns. *Oikos*, 74(1), 159–164. [http://traits-dgs.nceas.ucsb.edu/workspace/readings/weiher and keddy Oikos 1995.pdf/attachment_download/file](http://traits-dgs.nceas.ucsb.edu/workspace/readings/weiher%20and%20keddy%20Oikos%201995.pdf/attachment_download/file)
- Wiens, J. J., Parra-Olea, G., García-París, M., & Wake, D. B. (2007). Phylogenetic history underlies elevational biodiversity patterns in tropical salamanders. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1612), 919–928. <https://doi.org/10.1098/RSPB.2006.0301>
- Wordley, C. F. R., Sankaran, M., Mudappa, D., & Altringham, J. D. (2017). Bats in the Ghats: Agricultural intensification reduces functional diversity and increases trait filtering in a biodiversity hotspot in India. *Biological Conservation*, 210, 48–55. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.03.026>
- York, H. A., & Papes, M. (2007). Limiting similarity and species assemblages in the short-tailed fruit bats. *Journal of Zoology*, 273(3), 249–256. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2007.00321.x>

Zelikova, T. J., Dunn, R. R., & Sanders, N. J. (2008). Variation in seed dispersal along an elevational gradient in Great Smoky Mountains National Park. *Acta Oecologica*, 34, 155–162. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2008.05.002>

15. Anexos

Anexo 1. Características de los pulsos de ecolocalización de murciélagos en vuelo libre. Fstar: Frecuencia inicial; Fend: Frecuencia final; Fpmin: Frecuencia mínima; Fpmax: Frecuencia máxima; Fpmean: Frecuencia media; Fppeak: Frecuencia pico; Duración: Duración de cada pulso; Intervalo: intervalo entre pulsos; n: promedio de pulsos analizados; SD: Desviación estándar.

Altitud	Especie	n	Fstart	Fend	Fpmin	Fpmax	Fp mean	Fp peak	Duración	Intervalo	Ancho de banda
500	<i>T. brasiliensis</i>	13	22.387±2.06	15.449±1.63	16.012±1.44	24.019±2.70	18.456±1.58	18.452±1.57	0.00315±0.002	0.113±0.19	6.938±1.28
1000		6	23.402±1.34	15.592±2.49	15.693±0.93	24.033±1.55	18.953±1.42	18.981±1.44	0.00236±0.0005	0.112±0.004	8.097±1.03
1500		11	24.100±2.42	14.924±1.66	16.320±1.70	24.174±1.62	18.882±1.71	18.933±1.66	0.00285±0.0009	0.0625±0.001	9.183±1.22
2000		4	22.438±0.72	13.167±0.88	14.320±1.23	23.000±1.06	17.475±0.44	17.468±0.45	0.0036±0.006	0.051±0.009	9.270±1.45
2500		9	22.215±1.23	13.225±0.83	14.084±1.37	23.213±0.90	17.254±0.56	17.365±0.62	0.0035±0.0005	0.0544±0.01	8.989±1.26
3000		49	22.268±1.16	13.396±1.29	14.192±0.91	23.670±1.00	17.483±0.85	17.487±0.84	0.00326±0.001	0.04524±0.008	8.892±1.60
3500		15	26.322±1.34	16.176±0.90	16.842±1.22	26.003±0.93	20.499±1.02	20.427±0.99	0.003±0.0006	0.0352±0.01	10.388±1.56
500	<i>M. molossus</i>	24	26.322±1.34	16.176±0.90	16.843±1.22	26.003±0.93	20.499±1.02	20.426±0.99	0.003±0.0006	0.0352±0.01	10.388±1.56
1500		2	20.155±4.14	30.027±2.79	21.840±3.28	28.400±1.92	25.255±2.13	25.237±1.90	0.0029±0.001	0.0315±0.005	9.872±1.35
1500	<i>M. nigricans</i>	6	41.058±0.81	67.749±5.19	42.107±0.56	51.653±0.69	46.635±1.33	45.177±0.82	0.0010±0.0001	0.017±0.005	26.691±4.58
500	<i>E. brasiliensis</i>	39	22.457±1.77	43.939±3.03	26.396±1.46	39.623±2.27	32.898±2.75	31.740±3.06	0.0015±0.0005	0.015±0.003	21.482±2.64
1000		29	21.966±2.36	44.259±2.76	25.899±1.32	40.217±0.84	33.885±3.04	33.721±2.76	0.0011±0.0004	0.0128±0.004	22.217±1.12
1500		6	23.245±2.97	42.417±0.62	27.667±1.25	39.193±0.98	33.828±4.15	33.851±4.47	0.00093±0.0002	0.0110±0.0025	20.838±3.84
2500		31	18.188±1.26	54.466±7.73	18.377±1.93	29.964±1.30	24.520±2.07	22.822±1.21	0.00160±0.0003	0.0159±0.004	36.277±7.22
3000		10	18.366±0.78	42.798±5.6	19.067±0.90	31.664±1.76	22.084±3.06	21.979±0.42	0.0017±0.0002	0.022±0.008	24.432±5.89
3500		9	24.382±1.06	63.562±7.63	25.733±0.97	39.413±1.19	33.058±1.35	31.835±1.52	0.00093±0.0018	0.012±0.0008	39.180±7.38
500	<i>E. fuscus</i>	6	27.411±2.02	59.262±2.11	37.320±1.89	49.573±4.18	46.452±2.03	46.421±4.24	0.00054±0.0005	0.0181±0.008	31.850±1.98

2000		4	23.136±0.79	53.930±2.90	23.680±0.71	30.400±1.95	27.936±0.81	26.756±1.16	0.0001±0.003	0.011±0.003	30.793±2.98
2500		11	24.836±1.67	71.223±7.98	25.600±1.77	40.494±0.94	35.198±1.69	34.021±1.59	0.00083±0.0002	0.011±0.003	46.386±8.38
3000		17	23.875±1.87	71.654±1.11	24.912±1.96	39.777±0.93	34.342±2.03	32.780±1.86	0.00094±0.0002	0.0112±0.002	47.777±1.07
3500		7	20.983±1.61	56.930±1.34	22.188±1.67	34.423±4.14	25.938±2.68	30.074±8.75	0.0014±0.0005	0.0149±0.003	33.040±1.42
2500	<i>M.</i>	5	11.562±2.67	24.284±0.48	14.816±1.22	23.488±0.67	19.620±0.17	20.114±0.14	0.0017±0.0007	0.00786±0.003	12.721±3.05
3500	<i>megalonghylla</i>	4	24.121±1.78	46.710±0.65	28.640±0.66	44.640±0.88	36.683±1.12	37.238±2.72	0.00079±0.0003	0.0072±0.002	22.589±2.01
3500	<i>M. oxyotus</i>	23	30.697±1.61	88.645±6.38	37.310±5.27	54.806±5.19	48.959±5.45	46.418±4.63	0.0056±0.0011	0.010±0.0026	57.947±6.12
500		7	30.551±0.49	63.728±1.05	31.725±0.63	40.640±0.34	36.772±1.04	35.061±0.69	0.0014±0.0005	0.011±0.002	33.177±1.08
1000	<i>L. blossevillii</i>	4	32.406±2.15	51.017±4.57	31.721±4.08	43.360±2.44	37.221±1.79	36.447±1.71	0.0012±0.0008	0.026±0.01	18.610±2.69
500	<i>R. io</i>	14	34.616±1.82	75.827±3.28	35.178±1.95	47.440±5.97	41.543±1.13	39.422±0.73	0.00084±0.0001	0.009±0.001	41.361±4.66
500		12	26.946±1.60	35.415±1.41	27.910±1.18	34.026±1.58	31.058±1.69	31.003±1.90	0.0030±0.0016	0.022±0.006	8.468±1.83
1500	<i>P. centralis</i>	2	18.787±0.50	26.800±0.54	20.000±0.68	28.160±1.13	22.638±0.05	22.793±0.07	0.0080±0.001	0.029±0.0007	8.137±1.22
2500		3	18.158±1.01	27.110±1.07	19.946±1.21	26.667±0.94	22.886±0.59	22.938±0.56	0.0040±0.001	0.029±0.008	8.951±1.30
3000		25	17.532±0.77	26.262±0.80	17.906±1.25	26.675±1.06	21.771±0.34	21.859±0.35	0.003±0.0009	0.0300±0.003	8.073±1.35
1000	<i>M. sinaloe</i>	4	19.321±0.48	26.638±1.14	21.060±0.80	27.970±4.07	23.134±0.91	23.376±0.89	0.0033±0.001	0.036±0.02	7.317±0.73
1500	<i>M. bondae</i>	10	22.201±2.70	44.609±2.55	26.992±0.99	39.568±2.82	34.245±3.27	33.305±4.34	0.00156±0.0019	0.0102±0.006	22.408±3.03

Anexo 2. Resultados Análisis de Componentes Principales para las 33 especies de murciélagos registradas en este estudio en donde los primeros componentes resaltados en negrita explican la mayor parte de la varianza de los datos.

PC	Eigenvalue	% variance
1	7856.42	93.897
2	343.901	4.1102
3	79.571	0.951
4	26.2296	0.31349
5	21.4685	0.25658
6	12.4132	0.14836
7	9.80366	0.11717
8	6.15875	0.073607
9	2.99348	0.035777
10	2.74644	0.032824
11	2.15217	0.025722
12	1.39176	0.016634
13	0.689735	0.0082435
14	0.430791	0.0051487
15	0.287665	0.0034381
16	0.220598	0.0026365
17	0.137154	0.0016392
18	0.0352282	0.00042103

Anexo 3. Tabla de pesos de los componentes. Valores en negrita presentan un peso alto para explicar ese componente

	PC 1	PC 2
HN	0.039019	-0.15459
OR	0.012046	0.019775

TR	-0.0026684	-0.042432
AB	0.089807	0.26865
TB	0.00065202	-0.04039
LP	0.0038149	-0.017142
CAL	-0.024864	0.20805
CO	-0.091655	0.85205
LCC	0.080682	0.35245
ENV	0.98468	0.040699
LMC	0.05245	-0.044223
LCB	0.03229	-0.028625
AZ	0.018098	-0.023635
ACC	0.012865	-0.012647
AM	0.018888	0.00058516
CP	0.0057965	-0.026538
M3-M3	0.017003	0.021398
LHM	0.012666	0.0011048

Anexo 4. Rasgos funcionales utilizados para la construcción del dendograma. Comp. 1 y 2 son los valores de los componentes principales obtenidos del PCA

Especies	Insectívoros aéreos espacios despejados	Insectívoros aéreos de sotobosque	Frugívoros del dosel	Insectívoros aéreos espacios altamente desordenados	Omnívoros espacios cerrados	Frugívoros de sotobosque	Nectarívoros espacios cerrados	Comp.1	Comp.2
<i>A. latidens</i>	0	0	0	0	0	0	1	8.509.337	13.384.813
<i>A. peruana</i>	0	0	0	0	0	0	1	28.722.760	11.498.411
<i>A. cadenai</i>	0	0	0	0	0	0	1	-24.362.293	12.089.708
<i>A. jamaicensis</i>	0	0	1	0	0	0	0	184.205.529	-9.200.082

<i>A. lituratus</i>	0	0	1	0	0	0	0	185.398.837	-8.680.345
<i>C. brevicauda</i>	0	0	0	0	0	1	0	17.391.619	7.333.951
<i>C. perspicillata</i>	0	0	0	0	0	1	0	21.274.736	5.686.998
<i>D. anderseni</i>	0	0	1	0	0	0	0	-3.165.390	17.641.031
<i>D. cinerea</i>	0	0	1	0	0	0	0	-22.889.088	18.109.180
<i>E. hartii</i>	0	0	1	0	0	0	0	2.258.282	15.159.992
<i>E. fuscus</i>	1	1	0	0	0	0	0	-39.347.361	-40.399.232
<i>E. brasiliensis</i>	1	0	0	0	0	0	0	-30.795.173	-27.160.182
<i>L. blosevillii</i>	1	1	0	0	0	0	0	-36.471.792	-16.982.573
<i>M. megalophylla</i>	0	1	0	0	0	0	0	-27.765.340	-18.623.430
<i>M. bondae</i>	1	0	0	0	0	0	0	-34.349.136	-22.071.498
<i>M. Molossus</i>	1	0	0	0	0	0	0	-28.361.686	-18.517.703
<i>M. sinaloe</i>	1	0	0	0	0	0	0	-43.128.533	-37.081.254
<i>M. nigricans</i>	0	0	0	1	0	0	0	-268.100.839	32.646.744
<i>M. oxyotus</i>	0	0	0	1	0	0	0	-16.138.179	-20.224.590
<i>P. centralis</i>	1	0	0	0	0	0	0	-113.931.196	-27.509.800
<i>P. discolor</i>	0	0	0	0	1	0	0	74.966.750	-1.922.363
<i>P. dorsalis</i>	0	0	1	0	0	0	0	89.385.527	3.889.068
<i>P. matapalensis</i>	0	0	1	0	0	0	0	12.224.013	16.054.321
<i>P. vittatus</i>	0	0	1	0	0	0	0	72.788.046	4.856.718
<i>R. io</i>	0	0	0	1	0	0	0	-200.451.701	7.437.110
<i>S. bogotensis</i>	0	0	0	0	0	1	0	5.719.528	15.197.580
<i>S. erythromos</i>	0	0	1	0	0	0	0	7.702.886	14.900.603
<i>S. tildae</i>	0	0	0	0	0	1	0	-1.329.069	15.191.315
<i>S. ludovici</i>	0	0	0	0	0	1	0	23.835.344	14.087.333
<i>S. luisi</i>	0	0	1	0	0	0	0	158.078.697	8.573.857
<i>S. bidens</i>	0	0	1	0	0	0	0	17.823.019	14.380.619
<i>S. koopmanhilli</i>	0	0	0	0	0	1	0	16.175.325	15.496.719
<i>T. brasiliensis</i>	1	0	0	0	0	0	0	-35.873.460	-15.243.019

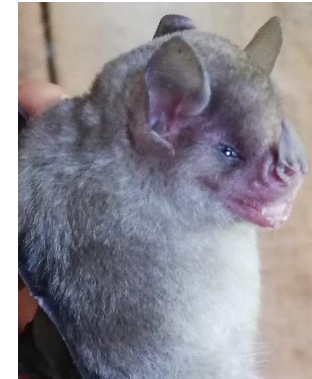
Anexo 5. Fotografías de quirópteros registrados en un gradiente altitudinal de los 500 los 3500 m en un gradiente altitudinal en el suroccidente colombiano



Dermanura cinerea



Dermanura anderseni



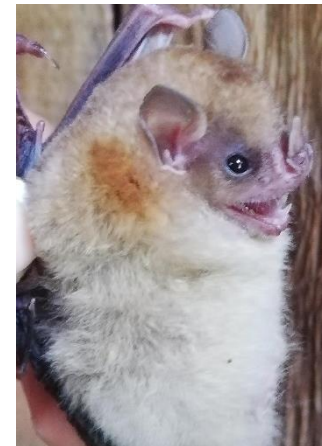
Sturnira bidens



Platyrrhinus vittatus



Sturnira luisi



Sturnira tildae



Sturnira ludovici



Sturnira erythromos



Sturnira bidens



Sturnira koopmanhilli



Sturnira bogotensis



Phyllostomus discolor



Anoura cadenai



Anoura peruana



Anoura latidens



Enchisthenes hartii



Artibeus lituratus



Platyrrhinus dorsalis



Carollia brevicauda



Carollia perspicillata



Promops centralis



Rhoguesia io



Myotis oxyotus