

PATRONES BIOGEOGRÁFICOS DE DIVERSIDAD ALFA, BETA Y FUNCIONAL DE ESPECIES
DE MURCIÉLAGOS (MAMMALIA, CHIROPTERA) Y SU REPRESENTATIVIDAD EN EL
SISTEMA NACIONAL DE ÁREAS PROTEGIDAS EN COLOMBIA

Presentado por:

JURANNY MILENA ASTORQUIZA ONOFRE

UNIVERSIDAD DE NARIÑO
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
SAN JUAN DE PASTO
2021

PATRONES BIOGEOGRÁFICOS DE DIVERSIDAD ALFA, BETA Y FUNCIONAL DE ESPECIES
DE MURCIÉLAGOS (MAMMALIA, CHIROPTERA) Y SU REPRESENTATIVIDAD EN EL
SISTEMA NACIONAL DE ÁREAS PROTEGIDAS EN COLOMBIA

Presentado por:

JURANNY MILENA ASTORQUIZA ONOFRE

Director:

ELKIN ALEXI NOGUERA URBANO Ph.D. M.Sc.

Co - Director:

DIEGO ANDRES MUÑOZ GUERRERO Ph.D. M.Sc.

HÉCTOR RAMÍREZ CHAVES Ph.D. M.Sc.

Trabajo de Investigación presentado como requisito parcial para optar al título de:
Magister en Ciencias Biológicas

UNIVERSIDAD DE NARIÑO
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
SAN JUAN DE PASTO

2021

NOTA DE RESPONSABILIDAD

“Las ideas y conclusiones aportadas en este trabajo de grado, son responsabilidades exclusivas de los autores”

Artículo primero del acuerdo No. 324 de octubre 11 de 1966, emanado por el Honorable Consejo Superior de la Universidad de Nariño.

NOTA DE ACEPTACIÓN

Elkin Alexi Noguera Urbano, PhD.
Firma del Director del Trabajo de Grado

Diego Andres Muñoz Guerrero Ph.D.
Firma del Co - Director del Trabajo de Grado

Héctor Ramírez Chaves Ph.D.
Firma del Co - Director del Trabajo de Grado

Tania Escalante Espinosa, PhD.
Firma del Jurado

Diego Zárrate Charry, PhD.
Firma del Jurado

Julian Alberto Rengifo Rengifo, PhD.
Firma del Jurado

San Juan de Pasto, 04 de octubre de 2021

A ZOÉ, mi infinito amor hacia a ti no alcanza en las palabras.

A mi madre, tu ausencia siempre será mi mayor pérdida.

AGRADECIMIENTOS

A mi hijo ZOÉ por sobrellevar mi ausencia en esas extensas jornadas de estudio. Por escuchar con tanta atención al hablar de los maravillosos procesos evolutivos y de murciélagos. Por su ternura, su carisma, su inteligencia y por ser el SER que es.

A mi padre por creer en mí, a su incondicionalidad, y a su contancia en todos los momentos de mi vida.

A mi hermana y a mi hermano por la fuerza que me dan, por el entero respaldo en sus palabras y su enorme amor.

A mis sobrinos quienes en sus ojos reflejan el impulso vivaz de la juventud.

A mi director del trabajo de investigación: Doctor Elkin Noguera, por sus invaluable enseñanzas, por su disposición, su paciencia y su tiempo en todo mi proceso de formación.

A mis codirectores del trabajo de investigación: Doctor Héctor Ramírez Chaves y Doctor Diego Andrés Muñoz Guerrero por sus valiosos aportes y tiempo en las revisiones del documento.

A los coordinadores de la Maestría en Ciencias Biológicas: Jhon Jairo Calderon, Edith Mariela Burbano y Sonia Mahecha, por su excelente trabajo y gestión.

A los docentes del Departamento de Biología, en especial aquellos que impartieron las asignaturas básicas y las electivas durante la maestría, sin lugar a duda todas fortalecieron mi proceso de formación académica.

A la profesora Luz Estela Lagos, Aida Baca y Mariela Burbano por su palabras y ánimos en las circunstancias más complejas de la maestría.

A mis compañeras y compañeros de estudio porque juntos logramos avanzar, crecer y aprender.

A mis jurados evaluadores: Doctora Tania Escalante, Doctor Diego Zárrate Charry y Doctor Julian Alberto Rengifo por sus aportes, disposición y tiempo en mi investigación.

A mi gran amigo e Ingeniero en Sistemas: Omar Cabrera Rosero por su cariño, incondicionalidad, apoyo y disposición de tiempo para contribuirme en esas largas jornadas de análisis de datos científicos.

A Camilo Benavides, Ingeniero en Sistemas de la Universidad de Nariño por su apoyo en la infraestructura tecnológica.

Al Doctor Hugo Mantilla Meluk por sus aportes y discusiones en este estudio.

A Luis Fernando Recalde por sus aportes en mi trabajo de investigación.

A Johana Arévalo y María Camila Delgado por sus contribuciones en algunos procesos metodológicos.

A los monitores Camilo Paz y Kevin Miramag por su colaboración en el proceso de esta investigación.

Al grupo de Investigación Ecología Evolutiva - GIEE del programa de Biología, Universidad de Nariño.

Al Instituto de investigaciones Alexander Von Humboldt, principalmente al equipo de BioModelos por aceptarme y acogerme durante la instancia de mi pasantía.

A la Fundación Alejandro Ángel Escobar - Colombia Biodiversa por su apoyo financiero.

A la Vicerrectoría de Investigaciones y Posgrados de la Universidad de Nariño por su respaldo financiero en todo el proceso de investigación.

RESUMEN

La comprensión espacial de la distribución de la diversidad biológica visto desde un enfoque taxonómico y funcional permiten tener una visión completa del grupo en estudio y ayuda a orientar estrategias para la conservación. Se tiene conocimiento acerca de las hipótesis climáticas y topográficas como determinantes de la riqueza de especies a lo largo de gradientes altitudinales, sin embargo, existen importantes vacíos de información sobre cuáles son los principales predictores ambientales en la variación de la diversidad taxonómica y funcional de murciélagos. En este estudio, recopilamos la distribución de 195 especies de murciélagos reportadas en Colombia (181 modelos establecidos con el algoritmo de MaxEnt y 14 polígonos de la UICN), estos se utilizaron para estimar la diversidad alfa, beta, y funcional de murciélagos y sus patrones geográficos en cinco regiones naturales de Colombia (Andes, Amazonas, Caribe, Orinoquia, y Pacífico). Nuestros resultados evidenciaron que la riqueza de murciélagos varía en gradientes de temperatura y precipitación. Las localidades bajas de la región de los Andes, la región de la Orinoquia, y la Amazonia albergaron el mayor número de murciélagos, siendo la temperatura media anual el predictor que mejor explicó su variación. Los resultados de la diversidad beta y la diversidad funcional fueron equivalentes. Los mayores recambios sucedieron en las regiones del Pacífico, Caribe, y Andes, coincidiendo con las áreas que contienen la mayor heterogeneidad climática y topográfica. Los predictores que mejor explicaron su variación fueron la estacionalidad en la temperatura y la precipitación. Finalmente se estableció que la representatividad de la diversidad alfa en el Sistema Nacional de Áreas Protegidas de Colombia fue alta y tuvo una mejor representatividad en las regiones de los Andes y la Orinoquia. Adicionalmente las Áreas Protegidas de estas regiones albergaron cuatro especies de murciélagos endémicas del país, sin embargo, los resultados también evidenciaron que la diversidad beta y la diversidad funcional tuvieron una baja representatividad en este sistema de protección, siendo el Caribe y el Pacífico las regiones con el menor número y tamaño de Áreas Protegidas. En este estudio se destaca la necesidad de fomentar análisis de diversidad de especies que relacionen una visión complementaria de la diversidad biológica y puedan constituirse como línea base para la planificación de la conservación de ecosistemas.

PALABRAS CLAVES: Areas protegidas, Colombia, Diversidad biológica, Murciélagos, Patrones de distribución, Predictores ambientales.

ABSTRACT

The spatial understanding of biological diversity distribution seen from a taxonomic and functional approach allows a full vision of the group under study and helps to guide conservation strategies. There is some knowledge about climatic and topographic hypotheses as determinants of species richness along altitudinal gradients; however, there are important information gaps about which are the main environmental predictors in the variation of taxonomic and functional bats diversity. In this study, we compiled the distribution of 195 bats species reported in Colombia (181 models established with the MaxEnt algorithm and 14 IUCN polygons), these were used to estimate the alpha, beta, and functional diversity of bats and their geographic patterns in five natural regions of Colombia (Andes, Amazonas, Caribbean, Orinoquia, and Pacific). Our results showed that the richness of bats varies in temperature and precipitation gradients. The low-lying localities of the Andes, the Orinoquia region, and the Amazon harbored the highest number of bats, being the annual average temperature the predictor that best explained their variation. The results of beta diversity and functional diversity were equivalent. The greatest changes occurred in the Pacific, Caribbean, and Andes regions, coinciding with the areas that contain the greatest climatic and topographic heterogeneity. The predictors that best explained the variation were seasonality in temperature and precipitation. Finally, it was established that the representativeness of alpha diversity in the National System of Protected Areas of Colombia was high and had a better representation in the Andes and Orinoquia regions. Additionally, the Protected Areas of these regions are home to four species of bats endemic to the country, However, the results also showed that beta diversity and functional diversity had a low representation in this protection system, being the Caribbean and Pacific regions with the smallest number and size of Protected Areas. This study highlights the need to promote the analysis of species diversity that relate a complementary vision of biological diversity and can become a baseline for planning the conservation of ecosystems.

Keywords: Bats, biological diversity, Colombia, distribution patterns, environmental predictors, protected areas.

TABLA DE CONTENIDO

INTRODUCCIÓN	13
2. OBJETIVOS	15
2.1 Objetivo general.....	15
2.2 Objetivos específicos	15
3. JUSTIFICACIÓN	15
4. MARCO TEÓRICO	16
4.1 Diversidad Biológica.	16
4.1.1 Diversidad taxonómica (Componentes alfa - α y beta - β).....	16
4.1.2 Diversidad funcional (DF).	19
4.1.3 Patrones geográficos de diversidad en Colombia.	22
4.2 Grupo taxonómico: Murciélagos	22
4.2.1 Murciélagos y su importancia.	22
4.2.2 Patrones de diversidad de murciélagos.	23
4.2.3 Programas de conservación de murciélagos.	25
4.3 Sistemas de áreas para la conservación en Colombia.	26
4.4 Métodos implementados para el análisis espacial de distribución de especies.....	28
4.4.1 Modelación de áreas de distribución (SDM).	28
4.4.2 Métodos de modelamiento.	29
5. MATERIALES Y MÉTODOS	30
5.1 Distribución espacial de la diversidad biológica de murciélagos en Colombia	30
5.1.1 Área de estudio.	30
5.1.2 Registros de presencias y curación de datos.	32
5.1.3 Estimación de las distribuciones geográficas de las especies.	33
5.1.3.1 Obtención de variables ambientales y determinación del área accesible (M).....	33
5.1.3.2 Modelos de distribución de especies.....	34
5.1.3.3 Mapas de distribución potencial	35
5.1.3.4 Polígonos de distribución de especies no modelables.....	35
5.1.4 Estimación de la diversidad biológica.	36
5.1.4.1 Diversidad taxonómica (componentes α y β).....	36
5.1.4.2 Diversidad funcional (DF).	37
5.2 Relación de diversidades biológicas y predictores ambientales.....	39

5.2.1 Correlación entre diversidades biológicas (α , β , DF).....	39
5.2.2 Correlación entre diversidades biológicas y predictores ambientales.....	39
5.3 Representatividad de la diversidad biológica en el SINAP Colombia.....	40
6. RESULTADOS	41
6.1 Distribución espacial de la diversidad biológica de murciélagos en Colombia.....	41
6.1.1 Diversidad alfa (α).....	41
6.1.2 Diversidad beta (β).....	41
6.1.3 Diversidad funcional (DF).....	42
6.2 Relación de diversidades biológicas y predictores ambientales.....	46
6.2.1 Correlación entre diversidades biológicas (α , β , DF).....	46
6.2.2 Correlación entre diversidades biológicas y predictores ambientales.....	47
6.3 Representatividad de la diversidad biológica en el SINAP Colombia.....	50
7. DISCUSIÓN	54
7.1 Distribución espacial de la diversidad biológica de murciélagos en Colombia.....	54
7.2 Relación de diversidades biológicas y predictores ambientales.....	56
7.3 Representatividad de la diversidad biológica en el SINAP Colombia.....	59
CONCLUSIONES	62
REFERENCIAS	64
ANEXOS	78

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Modelos predictivos y/o polígonos de distribución de especies empleados para la estimación de la diversidad biológica de murciélagos en Colombia.	36
Tabla 2. Grupos funcionales para clasificar las especies de murciélagos bajo gremios de alimentación y forrajeo.....	37
Tabla 3. Rasgos funcionales que explican la mayor varianza en los datos de rasgos escalados.....	38
Tabla 4. Relación de las diversidades biológicas (α , β y DF) de murciélagos en las cinco regiones biogeográficas de Colombia a partir de la prueba t modificada de Dutilleul.....	47
Tabla 5. Análisis de regresión parcial de las diversidades biológicas (α , β , DF) y los predictores ambientales sobre la distribución de murciélagos en Colombia	48
Tabla 6. Áreas Protegidas de Colombia presentes en cada una de las Regiones Naturales de Colombia, de acuerdo con información del RUNAP (2020).....	52

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Regiones Naturales de Colombia de acuerdo con la clasificación de: Hernández et al. (1992).	31
Figura 2. Distribución de la diversidad alfa de murciélagos de Colombia.	43
Figura 3. Distribución de la diversidad beta de murciélagos de Colombia.	44
Figura 4. Distribución de la diversidad funcional de murciélagos de Colombia.	45
Figura 5. Relación general de las tres diversidades biológicas. (a) Correlación diversidad alfa y diversidad beta. (b) Correlación diversidad alfa y funcional. (c) Correlación diversidad beta y funcional	46
Figura 6. Correlación de la diversidad biológica de murciélagos y los principales predictores ambientales a partir de la prueba Modified t- Test (Dutilleul, 1993).....	49
Figura 7. Áreas continentales protegidas de Colombia y distribución de las diversidades biológicas: a) Diversidad alfa; b) Diversidad beta y c) Diversidad funcional de murciélagos en Colombia.	51
Figura 8. Superposición de mapas de distribución potencial de murciélagos endémicos de Colombia (Ramírez-Chaves et al., 2020) y Áreas Protegidas de Colombia.	61

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1. Registros de presencias de especies de murciélagos registrados en Colombia y documentadas en diferentes bases de datos, publicaciones científicas y revisión de Colección de Mamíferos del Museo de Historia Natural de la Universidad de Nariño.....	78
Anexo 2. Polígonos de distribución de murciélagos registrados en Colombia y documentados en la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN). Modelos de distribución de especies endémicas de Colombia y documentadas en Ramírez-Chaves et al. (2020).....	85
Anexo 3. Registros de Gremios Funcionales y medidas morfométricas de murciélagos de Colombia, a partir de revisiones de publicaciones científicas y Colección de Mamíferos del Museo de Historia Natural de la Universidad de Nariño	86

INTRODUCCIÓN

Los estudios de patrones de distribución de la riqueza y diversidad de especies son importantes porque permiten comprender las variaciones geográficas, ecológicas y evolutivas que suceden al interior de las comunidades (Gaston y Blackburn, 2000). En otros casos permiten evaluar cómo se afectan o restringen a gran escala, la estructura y la diversidad de las especies en los ecosistemas (Stevens et al., 2003). Complementariamente, la biodiversidad puede ser abordada analizando sus diferentes dimensiones, entre las que se encuentran (1) la riqueza de especies (diversidad α) que mide la riqueza intrínseca de las comunidades o sitios (número de especies) (Biber et al., 2019), (2) la diversidad beta (β) que refleja los cambios espaciales en la composición de especies entre comunidades o lugares determinados (recambio de especies) (Koleff, 2002) y además facilita la identificación de zonas complejas de transición biótica entre diferentes unidades biogeográficas (Escalante et al., 2014; Ferro y Barquez, 2014; Ferro y Morrone, 2014), y (3) la diversidad funcional (DF) que representa la variabilidad de los atributos ecológicos de las especies que estructuran a las comunidades, y permiten también comprender los vínculos que existen entre organismos y el funcionamiento de los ecosistemas (Gómez-Ortiz y Moreno, 2017; McGill et al., 2006; Petchey y Gaston, 2006; Weiher et al., 2011).

La región Neotropical alberga una valiosa biodiversidad a escala global (Loyola et al., 2009) para diferentes grupos zoológicos. Por ejemplo, los murciélagos constituyen el segundo grupo de mamíferos con mayor riqueza de la región Neotropical y del mundo, después de los roedores (Burgin et al., 2018; Gardner, 2008; Lim y Engstrom, 2005; Voss y Emmons, 1996; Voss et al., 2001). En Colombia, donde se ha desencadenado unas de las diversidades fisiográficas y complejidades evolutivas más grandes del Neotrópico (Rangel, 2015), los murciélagos son el orden de mamíferos más diverso con 217 especies (Ramírez et al., 2016). La extraordinaria radiación evolutiva y ecológica de los murciélagos se refleja también en una amplitud de niveles tróficos y diferentes grados de especialización respecto a la alimentación y tipos de hábitats en los cuales viven (Patterson et al., 2003; Saldaña, 2014). En general, se ha propuesto que la distribución de la riqueza y recambio en la composición de especies de murciélagos en Colombia están influenciados fuertemente por la heterogeneidad ambiental y la elevación, siguiendo tendencias como: (1) una mayor concentración de riqueza de especies en áreas que contengan una alta variedad climática y complejidad vegetal dado que ofrecen múltiples oportunidades de nicho para los murciélagos (Región del Pacífico y Amazonía); (2) un mayor reemplazamiento de especies a lo largo de gradientes ecológicos suficientemente extensos para causar ganancia o pérdida simultánea de especies (Piedemontes Andinos con regiones vecinas) y (3) una mayor riqueza funcional asociada a áreas con mayor variabilidad de hábitats (Región del Pacífico y Amazonía) (Mantilla et al., 2009).

El análisis de la distribución geográfica de la diversidad se convierte en un indicador clave para el entendimiento de patrones evolutivos, ecológicos y estructuración de los ecosistemas (Escalante et al., 2014). Sin embargo, los análisis espaciales a gran escala de las múltiples dimensiones de la diversidad de murciélagos en Colombia no son sencillos debido a la complejidad que la representatividad de especies puede tener en cada unidad biogeográfica. Una forma de subsanar dichos vacíos es el uso de técnicas de modelamiento de distribuciones geográficas de especies (Anderson y Raza, 2010; Jeschke y Strayer, 2008; Peterson, 2006), las cuales permiten generar hipótesis y predicciones de áreas de distribución geográfica de un taxón (Escalante et al., 2014). Los modelos de distribución de especies pueden ser usados para identificar patrones biogeográficos, lo cual resulta esencial para evaluar las tendencias de la biodiversidad o identificar puntos calientes de biodiversidad a una mayor escala espacial que la de los ecosistemas (Anderson y Raza, 2010; González et al., 2015; Illoldi y Escalante, 2008). Estos modelos resultan ser muy importantes para generar propuestas biogeográficas, considerándose a su vez como un avance fundamental para la planificación integral de la conservación (Escalante et al., 2014).

Particularmente en Colombia, la biodiversidad está en riesgo constante por diferentes presiones (Davis et al. 2020; Rangel 2015) que afectan diferencialmente las regiones naturales con áreas como los Andes con ecosistemas incluidos entre los más amenazados del mundo (Ramírez et al., 2020). Por esta razón, se han desarrollado esfuerzos y herramientas claves para proteger la biodiversidad del país, como la constitución de sistemas de Áreas Naturales Protegidas. Sin embargo, se considera que este sistema de protección aún tiene vacíos de información, como es la representatividad que la biodiversidad puede tener en ellas, derivada de una carencia de lectura principalmente desde el nivel taxonómico de las especies (PNN, 2018). En su conjunto, las evaluaciones previas y estudios de prioridad de conservación para Colombia, se han centrado en medidas clásicas como la riqueza y uniformidad de especies (González et al., 2015), dándole prioridad al estudio de riqueza de especies (Brum et al., 2017), en tanto que la evaluación espacial de patrones espaciales de las distintas dimensiones de la diversidad biológica de vertebrados vista desde un enfoque integral aún es dispersa (Álvarez et al., 2019).

En ese contexto el propósito de este estudio fue evaluar los patrones de distribución de la diversidad taxonómica (α y β) y funcional de ensamblajes de murciélagos en Colombia y su variación en las regiones naturales del país, a partir de información del modelamiento de distribución de especies. Así mismo, se buscó estimar la representatividad de la diversidad biológica de murciélagos en el Sistema Nacional de Áreas Protegidas de Colombia.

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo general

Determinar los patrones biogeográficos de diversidad biológica de los murciélagos en las Regiones Naturales de Colombia y su representatividad en el Sistema Nacional de Áreas Protegidas del país.

2.2 Objetivos específicos

1. Estimar la distribución espacial de la diversidad alfa (α), beta (β) y diversidad funcional (DF) de los murciélagos en las Regiones Naturales de Colombia.
2. Relacionar los tres componentes de diversidad biológica (α , β y DF) y factores ambientales en la distribución de los murciélagos en Colombia.
3. Evaluar la representatividad de la diversidad biológica (α , β y DF) de los murciélagos en el Sistema Nacional de Áreas Protegidas de Colombia.

3. JUSTIFICACIÓN

La comprensión y descripción de los patrones de diversidad biológica, particularmente de grupos con alta riqueza de especies como los murciélagos a lo largo de un área geográfica, son un tema central en la biogeografía, macroecología y planeación de la conservación (Kattan et al., 2004). De acuerdo con Maestri y Patterson (2016), uno de los puntos centrales del conocimiento de la biodiversidad de una región es saber cómo se distribuye la riqueza de especies en el espacio y dónde varía. El conocimiento de su distribución permite comprender los principales factores que pueden estar explicando las tendencias espaciales de la diversidad que ocurren entre grupos de especies, como son los procesos evolutivos (especiación, extinción, dispersión, conservadurismo de nicho) y ecológicos (competencia, recambio de especies, productividad), por lo tanto, se constituyen en herramientas claves para identificar patrones que, de forma local, no son fácilmente detectables (Kareiva y Wennergren 1995; Maestri y Patterson, 2016).

Así mismo, se ha establecido que el estudio integral de la distribución de la diversidad de especies, es decir, vista desde un enfoque de múltiples dimensiones (por ejemplo, taxonómica como funcional), provee información complementaria porque se incluyen las especies biológicamente únicas, así como sus roles funcionales e historias evolutivas que suceden en las diferentes regiones (Brum et al., 2017). De

acuerdo con Brum et al. (2017), las especies que se observan hoy en día representan solo las puntas del árbol de la vida, por ello, si sólo se mide el número de especies, especialmente de grupos diversos como los murciélagos se pierde información ecológica y evolutiva única.

En ese sentido, comprender cómo se relacionan espacialmente las diferentes dimensiones de la diversidad de murciélagos genera un conocimiento más robusto de las especies y además se constituye como información prioritaria para su conservación. En el país, Mantilla et al. (2014 y 2009) mencionaron que la distribución de especies de murciélagos Emballonuridae y Phyllostomidae en el territorio colombiano demuestran la presencia de una alta riqueza dentro de las unidades biogeográficas de Colombia, como son los Andes, la Amazonia y el Choco biogeográfico. Sin embargo, la relación de la información biogeográfica como herramientas claves para la conservación y gestión de la biodiversidad de Colombia aún es incipiente.

En ese orden de ideas, usamos análisis espaciales de distribución de la diversidad biológica para (1) comprender cuáles son las regiones más diversas de murciélagos en Colombia y (2) identificar y comparar regiones prioritarias para la conservación de murciélagos en sus tres dimensiones claves de diversidad: alfa, beta y funcional. Esta información puede establecerse como línea base para ayudar a determinar la representatividad que tienen estas especies dentro del Sistema Nacional de Áreas Protegidas de Colombia o identificar centros de diversidad, priorización de sitios de conservación y descripción de la distribución espacial de la diversidad de murciélagos validable a lo largo del tiempo.

Finalmente, este estudio se encuentra planteado dentro de los lineamientos e iniciativas de conservación propuestos por las redes para la preservación de especies como: La Red Latinoamericana y del Caribe para la Conservación de los Murciélagos (RELCOM; <http://relcomlatinoamerica.net/>), la cual surge en la necesidad de generar conocimiento y estrategias de conservación de murciélagos en la Región Neotropical por ser un foco importante de biodiversidad y endemismo (Aguirre et al., 2014).

4. MARCO TEÓRICO

4.1 Diversidad Biológica.

4.1.1 Diversidad taxonómica (Componentes alfa - α y beta - β).

De acuerdo con la Cumbre de la Tierra de Naciones Unidas llevada a cabo en Río de Janeiro (1992) se definió a la biodiversidad como “*La variabilidad entre los organismos vivos, incluyendo ecosistemas terrestres, marinos y otros ecosistemas acuáticos, y los complejos ecológicos de los cuales forman parte: esto incluye la diversidad dentro de las especies, entre las especies y de ecosistemas*”. En las distintas áreas de la biología la diversidad es un concepto que está relacionado con la riqueza de especies o número de

“tipos” biológicos y con alguna otra medida que permita hacer comparaciones entre comunidades (Adams, 2009; Escalante et al., 2014; Magurran, 1988; Magurran y McGill, 2011). Pese a que en la actualidad la diversidad tiene un espectro mucho más amplio de interpretación y puede ser dilucidada desde otras perspectivas como la variación filogenética, funcional, morfológica u otras (Cardillo, 2015; Davies y Buckley, 2011; Magurran, 2005), se ha propuesto que en muchos casos la riqueza de especies se constituye como una medida cuantificable que puede ser fácilmente estimada y correlacionada con los diferentes tipos de diversidad (Cardillo y Meijaard, 2010; Davies y Buckley, 2011; González et al., 2016; Magurran, 2005; Willig et al., 2009).

En ese sentido, la riqueza de especies se convierte en una medida esencial dado que se constituye como un indicador del estado de los ecosistemas (Magurran, 1988; Magurran y McGill, 2011), así como un insumo fundamental para análisis regionales como indicadores de patrones y procesos biogeográficos (Escalante et al., 2014; Magurran, 1988; Whittaker, 1972; Whittaker et al., 2001) o la priorización de áreas de conservación (Orme et al., 2005; Williams et al., 1996). Sin embargo, en las últimas décadas los estudios de diversidad se han encaminado en cuantificar de mejor manera la diversidad biológica de las regiones; particularmente los estudios se han concentrado en estimar dos métricas para describir la diversidad regional como son la diversidad alfa (α) y la diversidad beta (β) (Escalante et al., 2014; Magurran, 1988; Whittaker, 1972; Whittaker et al., 2001).

La diversidad α representa el número de especies (riqueza de especies) presente en cada sitio o unidad geográfica operativa (UGO; celdas, hexágonos, entre otras), mientras que la diversidad β describe el cambio en la composición de especies entre sitios o UGOs (Escalante et al., 2014; Maestri y Patterson, 2016; Whittaker, 1972; Willig et al., 2009)

Se ha documentado que los componentes de diversidad α y β pueden combinarse de muchas maneras para obtener la diversidad gamma (Shmida y Wilson 1985; Wilson y Shmida 1984), sin embargo, dos regiones pueden contener el mismo número de especies, pero diferir en la importancia relativa de la diversidad local y el recambio de especies (Rodríguez et al., 2003). Es así como en los análisis de distribución de especies se puede tener regiones con una alta diversidad gamma que podría estar explicada por una elevada riqueza de especies en sus localidades, no obstante, la elevada riqueza de otras regiones puede estar explicada por un fuerte recambio de especies (diversidad β) aunque las localidades no fuesen particularmente diversas (Rodríguez et al., 2003).

De acuerdo con Gaston y Blackburn (2000), el recambio en la composición de especies es el componente menos comprendido y estudiado de la diversidad taxonómica, aunque debido a su importancia teórica y su estrecha relación con la conservación, actualmente existe un amplio interés en el tema, esclareciendo cada vez más su concepto. En ese sentido Arita y León (1993) y Rodríguez et al. (2003) propusieron que el área de distribución y la diversidad beta se relacionan con su tamaño de área, es decir,

si en una determinada región las especies tienen áreas de distribución pequeñas, los sitios tienden a una alta diversidad beta. Por el contrario, si las especies tienen áreas de distribución amplia, los sitios tienden a parecerse entre sí en términos de composición de especies y por lo tanto la diversidad beta es baja.

Por otra parte, teniendo en cuenta los análisis de distribución de la diversidad de especies a partir de datos espaciales vectoriales o ráster, se ha considerado que la diversidad α se estima a partir de las áreas de distribución de cada una de las especies (Escalante et al., 2014; Ojeda et al., 2015; Willig et al., 2009) o haciendo conteos de especies sobre OGU's (González et al., 2016; Pereira y Palmeirim, 2013; Rahbek, 2005; Willig et al., 2009). En tanto que la diferencia en la composición de especies entre sitios, puede estimarse a partir de índices de diversidad β (Whittaker et al., 2001). Se han desarrollado 24 índices (Koleff et al., 2003; Legendre y De Cáceres, 2013; Legendre, 2014), la mayoría de ellos originalmente para realizar comparaciones pareadas (Legendre y De Cáceres, 2013), mientras que solo unos pocos han sido modificados para realizar comparaciones entre múltiples sitios o celdas (e.g., Índice de Whittaker, Disimilitud de Harrison, Recambio de Harrison, Recambio de Williams, entre otros) (Baselga, 2010).

Un problema general de los índices de similitud y recambio de especies es su sensibilidad a la riqueza de especies y su aplicación a comparación de dos sitios (Baselga, 2010), por ello se han propuesto modificaciones a los índices de diversidad β tradicionales, como aquellos que permiten medir la diversidad total β (β SOR), anidamiento (β NES) e intercambio de especies (β SIM) entre múltiples sitios (Baselga, 2010; Baselga y Orme, 2012). Sin embargo, de acuerdo con Baselga (2010) en su conjunto estos tres elementos componen a la diversidad β , dado que β SOR permite tener un parámetro de comparación general, β NES es un indicador de pérdida de especies con respecto a otros sitios y β SIM indica el reemplazamiento de especies entre regiones.

La diversidad α y diversidad β han sido ampliamente usadas para proponer explicaciones ecológicas y evolutivas (Maestri y Patterson, 2016; Whittaker et al., 2001; Willig et al., 2009) y también han sido usadas como estrategias de conservación. Por ejemplo, regiones con alta diversidad α se han propuesto como zonas calientes de diversidad (“hotspots”) (Orme et al., 2005; Williams et al., 1996) y sitios con alta diversidad β son denominados zonas complejas o de intercambio biótico entre unidades biogeográficas diferentes (Escalante et al., 2014; Ferro y Barquez, 2014; Ferro y Morrone, 2014). Sitios con valores altos de diversidad α se relacionan con ambientes de alta energía y productividad, los cuales generalmente necesitan mayores esfuerzos de conservación (Huntley et al., 2006; Orme et al., 2005; Williams et al., 1996), y localidades con una elevada diversidad beta han sido constituidos como sitios eficientes para la protección tanto de áreas naturales como de especies particulares, dado que el establecimiento de un conjunto de área protegidas debe incluir poblaciones de todas las especies de una región, es decir, tomar en cuenta una alta complementariedad de especies entre los sitios (Rodríguez et al., 2003; Scott et al., 1999).

4.1.2 Diversidad funcional (DF).

La diversidad funcional (DF) es considerada como otra dimensión de la diversidad biológica empleada para comprender el comportamiento que las especies tienen dentro de los ecosistemas (Aguirre et al., 2016). Se ha documentado que este tipo de diversidad representa la tendencia y distribución de las funciones que cumplen los organismos en las comunidades (Maestri y Petterson, 2016; Petchey y Gaston, 2006). De acuerdo con Pla et al. (2012), la DF está determinada por el conjunto de especies que coexisten en una comunidad constituyéndose fundamentalmente en un grupo funcional; esto se cumple particularmente si comparten características funcionales similares, que a su vez pueden derivar directamente en la prestación de un servicio ecosistémico.

La DF puede definirse como la magnitud de las diferencias funcionales entre las especies de una comunidad a partir de "rasgos funcionales", los cuales se constituyen como características biológicas (fisiológicas, morfológicas, anatómicas, bioquímicas o conductuales) de las especies, relacionadas directa o indirectamente con su desarrollo o con la estructura y el funcionamiento del ecosistema (Gómez-Ortiz y Moreno, 2017; McGill et al., 2006; Weiher et al., 2011). Se ha propuesto también que los rasgos funcionales influyen en el desempeño de los organismos relacionándose directamente con los procesos ecosistémicos (flujo de materia y energía), la estabilidad de los ecosistemas (resistencia y resiliencia), las interacciones biológicas (intra e interespecíficas) y/o la modificación del hábitat (Hooper et al., 2005; Villéger et al., 2008).

En contraste Petchey et al. (2009) aseguraron que la diversidad de funciones presentes en un sistema y el efecto como respuesta de cada especie, está directamente relacionada con la dinámica y resiliencia de los sistemas. Por lo tanto, el análisis de DF se convierte en herramienta clave para los procesos de conservación (Córdoba Tapia y Zambrano, 2015), por ejemplo, desde un enfoque multidimensional la DF puede proporcionar bases claves en los modelos de conectividad para los diferentes procesos de restauración de bosques, hábitats de especies, entre otros (Cadotte et al., 2011).

En ese contexto el primer paso para evaluar la diversidad funcional de una comunidad consiste en identificar los rasgos funcionales que se considerarán para el análisis (Córdoba y Zambrano, 2015). Salgado et al. (2015) manifestaron que algunas características importantes de los rasgos funcionales están relacionadas con: (1) El valor particular que toma un rasgo en un espacio y tiempo determinado cierto atributo, a su vez este puede mostrar diferentes atributos a través de gradientes espaciales (ambientales) o temporales. (2) Los rasgos pueden asociarse a variables multiestado, por ejemplo, los agentes polinizadores (aves, insectos, murciélagos, viento) definiéndose como un rasgo cualitativo o categórico; y también pueden asociarse a partir de atributos discretos (conteos) o mediciones que se expresan en unidades, es decir variables continuas (Salgado et al., 2015). (3) Los rasgos funcionales pueden ser clasificados como

respuesta o efecto. Los rasgos funcionales exhibidos por las especies reflejan tanto la acción de interacciones bióticas (competencia, facilitación) y abióticas (filtros ambientales), como la afectación que esos mismos rasgos tienen sobre las propiedades de los ecosistemas (Pla et al., 2011; Salgado et al., 2015).

Los rasgos funcionales comúnmente empleados para los mamíferos son la biomasa, tamaño corporal, características reproductivas y del nicho trófico, distribución espacial y temporal, rango geográfico, tasa metabólica, densidad, sitios de descanso o crianza, entre otros (Gómez–Ortiz y Moreno, 2017). Sin embargo, los rasgos funcionales que se escoja de un grupo en particular deben tener relación con una función clave dentro del ecosistema. Por ejemplo, la elección de rasgos basada en rasgos eco-morfológicos toma en cuenta la relación entre la forma, el desempeño y la ecología de los organismos (Arnold 1983; Bellwood et al., 2002; Dumay 2004). Particularmente para murciélagos, Gómez–Ortiz y Moreno (2017), Pavoine et al. (2009) y Mouchet et al. (2010) describen algunos rasgos útiles para el análisis de diversidad funcional:

1. De acuerdo con sus medidas morfométricas:

- a. Talla (longitud total en mm): esta medida está relacionada con el tamaño corporal y el estado de desarrollo por lo tanto se corresponde con la demanda de recursos tróficos, gasto energético, flujo de energía entre niveles tróficos y tamaño del dominio vital.
- b. Morfometría del cráneo (longitudes en mm): estas medidas están relacionadas con el uso de recursos alimentarios incorporados en su dieta.
- c. Morfometría del ala (longitudes en mm): se relacionan con la velocidad de vuelo y capacidad de maniobra, uso de recursos, alimentarios, uso del hábitat, locomoción y gasto energético (Envergadura, longitudes del dedo 3 y 5; LD3, LD5).
- d. Biomasa (g): demanda de recursos tróficos, gasto energético y flujo de energía entre niveles tróficos, está relacionado con la tasa metabólica basal, y en la cantidad y calidad de tiempo que invierte en la alimentación.

2. De acuerdo con su historia natural:

Dieta (Nectarívoro, Frugívoro, Carnívoro, Omnívoro, Hematófago, Insectívoro y Piscívoro): uso de la estrategia de recursos alimentarios en los ensamblajes de murciélagos, y la relación con otras especies como control de poblaciones, polinización, dispersión de semillas, frutos y plasticidad trófica.

Estrategia de forrajeo (aérea, espiguelo, sotobosque y dosel): está relacionado con el uso de recursos alimentarios y hábitat.

Hábitat de forrajeo (tipo de vegetación, especialista o generalista): demanda de recursos tróficos y espaciales, y está relacionado con el tipo de ondas que emiten los murciélagos para la ecolocalización y la estrategia de forrajeo.

Tamaño del dominio vital (km²): demanda de recursos tróficos y espaciales, protección de las crías, estrategias depredatorias, antidepredatorias y territorialidad.

Por otra parte, diversos estudios (Salgado-Negret et al, 2015; Pla, Casanoves y Di, 2011) han permitido cada vez mejorar la estimación de la DF, dado que en sus inicios los estudios se enfocaron sólo en la identificación de grupos funcionales (particularmente en plantas) los cuales responden bien sea de manera similar al ambiente (*grupos respuesta*) o los efectos similares que puedan tener en el funcionamiento de los ecosistemas (*grupos efecto*) (Salgado et al., 2015). Actualmente estos análisis son aprovechados para obtener una medida de DF determinando el número de grupos funcionalmente presentes en una comunidad (Petchey y Gaston, 2006). Pese a que los análisis de grupos funcionales presentan algunas limitaciones como la exclusión de las diferencias funcionales que pueden existir al interior de las comunidades y es altamente subjetivo en la decisión del número de grupos funcionales válidos en los ensamblajes de especies (Petchey y Gaston, 2006), se ha considerado que esta agrupación puede generar análisis útiles dado que se constituyen como métricas que consideran la variabilidad funcional dentro de un grupo (Salgado et al., 2015).

Petchey y Gaston (2002) y Villéger et al. (2010) propusieron que la diversidad funcional puede calcularse con base en el índice de diversidad funcional (DF) generado a partir de la construcción de un dendrograma de atributos o rasgos funcionales de las especies y la suma de distancias entre las ramas del dendrograma en el espacio funcional hasta conectar todas las especies de una determinada comunidad, es decir un análisis multivariado de clasificación basado en rasgos funcionales. Así mismo, se ha documentado que los índices de DF pueden estar basados en la incidencia de especies, es decir: presencia o ausencia de rasgos en un área determinada, evidenciando la totalidad de la estrategia funcional (Lohbeck et al., 2012; Villéger et al., 2010) o en índices basados en abundancia de especies evidenciando la presencia de especies dominantes dentro una comunidad (Lohbeck et al., 2012). Adicionalmente, Salgado et al. (2015) sugirieron que los estudios de diversidad funcional deben contener medidas de DF continuas, tomar en cuenta la abundancia de las especies y en los posible tener estimaciones de múltiples dimensiones.

En contraste, varios autores argumentan que la diversidad funcional no puede ser resumida en un solo índice (Mason et al., 2005; Pla et al., 2011; Villéger et al., 2008; Weiher 2011), sino que pueden tomarse en cuenta diferentes componentes y estimarse de manera independiente, permitiendo proveer información necesaria en cuanto a los mecanismos que relacionan la diversidad y el funcionamiento de los ecosistemas (Mouchet, Villéger, Mason y Mouillot, 2010; Villéger et al., 2008). Finalmente, la métrica de

estos agrupamientos sugiere que valores altos de DF, pueden revelar una alta complementariedad de especies en un área común, y valores bajos evidencian taxones más similares entre sí, señalando una baja complementariedad de especies (Safi et al., 2011).

4.1.3 Patrones geográficos de diversidad en Colombia.

Algunos estudios de biodiversidad en las diferentes regiones naturales de Colombia sugieren que en la región Andina se concentra el mayor número de especies, seguida del Chocó biogeográfico (Costa Pacífica) y la Amazónica (Rangel, 2015). Así mismo, los estudios de patrones generales de la diversidad de aves, anfibios, reptiles, mamíferos y plantas en Colombia (González et al., 2016; Hernández et al., 1992; Kattan et al., 2004; Rangel, 2015; Velásquez et al., 2013) coinciden en que las zonas de piedemonte Andino y Pacífico son las zonas de mayor intercambio de especies en el país.

Con relación a las especies de mamíferos se ha documentado que Colombia presenta aproximadamente 543 especies (Ramírez et al., 2020); de estas la mayor parte están restringidas a los Andes (Solari et al., 2013). En cuanto a los estudios de patrones de diversidad de mamíferos se considera que aún son dispersos. González et al. (2016) y Kattan et al. (2004) mencionaron que hay una mayor riqueza de especies hacia las regiones de los Andes y el Pacífico, sitios para los cuales se presentan altos valores de diversidad filogenética, pero valores bajos de diversidad funcional (González et al., 2016). Por otra parte, el recambio en la composición de especies de mamíferos de Colombia evidenció un mayor reemplazo de especies hacia los costados de los Andes (Kattan et al., 2004).

Se ha sugerido que la alta heterogeneidad ambiental y geográfica de las regiones naturales del país se dan particularmente por el levantamiento de los Andes y por ende la presencia de los piedemontes Amazónico y Pacífico, constituyéndose como áreas promotoras de alta diversidad de especies en el país (González et al., 2016; Kattan et al., 2004; Mantilla et al., 2014; Ramírez et al., 2016). En contraste, Rangel (2015) mencionó que el alta de riqueza de especies puede estar explicada por cuatro elementos no excluyentes: (1) La posición geográfica (radiación) y la influencia de dos mares (precipitación); (2) La historia geológica (Paleogeno-Pleistoceno) que permitió la dispersión, intercambio y especiación de la biota; (3) La variabilidad y heterogeneidad topográfica de cinco extensas regiones naturales y (4) La variabilidad climática que exhiben los diferentes ecosistemas de las regiones naturales, la mayoría calificados como húmedos.

4.2 Grupo taxonómico: Murciélagos

4.2.1 Murciélagos y su importancia.

Los murciélagos se agrupan en el orden Chiroptera y son uno de los grupos diversos en especies (Gardner, 2008; Hutson et al., 2001, Mickleburgh et al., 2002). Se ha propuesto que presentan patrones de evolución compartida en sus áreas de distribución convirtiéndose en grupos de particular interés en los análisis de dinámica espacial (Willig et al., 2008). En Colombia se han reportado 217 especies de murciélagos (Ramírez et al., 2020), muchas de las cuales han sido recientemente descritas o se encuentran restringidas para el país como *Vampyressa sinchi* (Tavares et al., 2014) y *Lonchorhina mankomara* (Mantilla y Montenegro, 2016). La alta diversidad de murciélagos, su extraordinaria radiación evolutiva y ecológica los hace uno de los grupos de mayor importancia para su estudio y conservación en Colombia (Kunz et al., 2011; Patterson et al., 2003).

Los murciélagos desempeñan un rol importante en la cadena trófica, flujo de energía y materia, es decir en tres dimensiones de los ecosistemas tropicales. Se ha catalogado a estas especies como dispersoras efectivas de semillas (Lobova et al., 2009) y polinizadoras, por lo que proveen servicios ecológicos esenciales (Arias et al., 2006; Jiménez y Mantilla, 2008). Cumplen un papel crucial en los mecanismos de recuperación de la cobertura vegetal para áreas con algún grado de perturbación (Estrada et al., 2007; Kalka et al., 2009), además son importantes controladores de poblaciones de insectos (insectívoros) y otros organismos (carnívoros, piscívoros) (Cleveland et al., 2006; Patterson et al., 2003). Aproximadamente el 75% de las especies de murciélagos se alimentan de insectos, por lo que se consideran efectivos controladores biológicos o depredadores naturales en los procesos de agricultura (Kalka et al., 2009).

4.2.2 Patrones de diversidad de murciélagos.

De manera general se conoce que la riqueza de especies de murciélagos en el Neotrópico decrece desde los polos hacia el Ecuador (Willing et al., 2003) asumiendo una relación proporcional con una constante disponibilidad de energía y estabilidad ambiental a lo largo del año (Noguera, 2013). De manera similar los registros de murciélagos analizados por Noguera (2013) para 21 países del Neotrópico sugieren que existe una mayor concentración de riqueza en los países de: Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela y una menor concentración hacia los extremos latitudinales del Neotrópico, en el norte de México y el centro de Argentina.

Los estudios espaciales de diversidad de murciélagos realizados particularmente en Colombia y documentados por Mantilla et al. (2009) para Phyllostomidae y Mantilla et al. (2014) para Emballonuridae, evidenciaron que existe un patrón de diversidad fuertemente marcado para la región de los Andes y la Amazonia. Para Phyllostomidae los patrones de distribución potencial de especies indican una mayor concentración de riqueza hacia el corredor Guayana-Amazonas, caracterizado por las bajas alturas sobre el nivel del mar (200 a 500 m), por lo tanto, se presume que la mayor riqueza de especies puede deberse a que

estas áreas se constituyen como masas de tierra emergentes que pudieron reclutar especies de murciélagos durante las repetidas invasiones de masas de agua en las tierras bajas del noroeste de América del Sur durante el Mioceno (Mantilla et al., 2009).

Por otra parte, en términos de número de especies, Phyllostomidae presentó más representada en las regiones de los Andes y la Amazonía, respectivamente (Mantilla et al., 2009). Posteriormente, se documentó que las regiones del Pacífico y el Caribe se constituyen también como regiones biodiversas, dado que albergan una significativa diversidad de especies de Phyllostomidae (Mantilla et al., 2009). De forma complementaria, se identificó un recambio latitudinal de especies a lo largo del Chocó biogeográfico colombiano reconociendo que la parte norte de la costa del Pacífico se establece como una unidad biogeográfica importante para los murciélagos. Así mismo, el análisis de los registros reveló un fuerte recambio de especies hacia la unidad de los Andes, concentradas principalmente hacia las áreas de piedemontes y tierras bajas del área (Mantilla et al., 2009).

De manera general Jiménez y Mantilla (2008) describieron que la mayor riqueza de especies está relacionada con la heterogeneidad ambiental típicamente asociada con rangos de elevación, y bosques estratificados que prevalecen en las tierras bajas de Colombia, las cuales ofrecen múltiples oportunidades de nicho, particularmente para las formas animalívoras y frugívoras. Así mismo, se mencionó que los modelos espaciales de distribución permiten reconocer que las especies de Phyllostomidae asociadas a las regiones del Pacífico y el Caribe en Colombia extendieron sus distribuciones hacia las áreas de Centroamérica, no obstante, se prevé que especies de origen centroamericano colonizaron el país siguiendo ecosistemas áridos, mientras que especies de origen Guayano- Amazónico colonizaron el occidente de Colombia desplazándose hacia tierras bajas de los sistemas pre – Andinos (Mantilla et al., 2009).

Con respecto a Emballonuridae, los estudios de Mantilla et al. (2014) revelaron que existe una mayor distribución de la riqueza de especies en las localidades bajas de la región del alto Amazonas, seguido de los piedemontes de la Cordillera Oriental de los Andes; la porción norte de la Orinoquia colombiana; y el Chocó Biogeográfico. El estudio también registró que las regiones de la Amazonia y la Orinoquia son más similares en términos de composición de especies, mientras que el Chocó biogeográfico y la Orinoquia son las regiones más diferentes compartiendo un número muy reducido de especies (Mantilla et al., 2014).

Los estudios documentados para murciélagos en Colombia han propuesto de manera general que la distribución espacial de su diversidad, ha sido promovida por la presencia de las cordilleras de los Andes con la consecuente formación de valles interandinos, además de la presencia de las selvas en las regiones del Pacífico y la Amazonía (Kattan et al., 2004; Mantilla et al., 2009; Willig et al., 2009).

4.2.3 Programas de conservación de murciélagos.

En diversos lugares del mundo se ha aunado esfuerzos para establecer programas de conservación de murciélagos. Particularmente en Latinoamérica se ha construido una red de interacciones de varios países como estrategia que promueve el conocimiento y la conservación de las especies de murciélagos denominada: Red Latinoamericana y del Caribe para la Conservación de los Murciélagos (RELCOM <http://relcomlatinoamerica.net/>). La misión de la RELCOM es “garantizar la persistencia de especies y poblaciones saludables y viables de murciélagos en Latinoamérica y el Caribe, y lograr que en todos los países se conozca y aprecie su importancia” (Aguirre et al., 2014). Así mismo, se han construido varios objetivos en la que se incluyen principalmente la construcción de capital social (acceso a información, recursos, conocimiento), fortalecimiento de relaciones entre actividades conjuntas para lograr mayor eficiencia y transformación de los esfuerzos en acciones de conservación (Aguirre et al., 2014).

Estas iniciativas surgen en torno a la amenaza creciente que experimentan los murciélagos a lo largo de todo Latinoamérica y el Caribe, dado que enfrentan un alto nivel de destrucción de sus hábitats, y colonias, constituyéndose como uno de los ensambles de mamíferos que más rápido puede declinar (Aguirre, 2000; Aguirre et al., 2014).

La RELCOM está constituida por 20 programas para la conservación de los murciélagos (PCMs), se han promovido en 25 países (Argentina, Aruba – Bonaire - Curazao, Bolivia, Brasil Chile, Colombia, Costa Rica, Cuba, Ecuador, El Salvador, Guatemala, Honduras, México, Nicaragua, Panamá, Paraguay, Perú, Puerto Rico, República Dominicana, Trinidad y Tobago, Uruguay y Venezuela), dando importancia a los ecosistemas con alta riqueza de especies de murciélagos mediante actividades de educación e investigación. Aguirre et al. (2014) y Aguirre y Barquez (2013), mencionaron que en el 2011 se establecieron las directrices de RELCOM para la creación, consolidación y reconocimiento de lugares de importancia para la conservación de los murciélagos, registrando dos categorías de lugares: (1) AICOM (Área Importante para la Conservación de los Murciélagos) donde se incluye áreas en las que los murciélagos llevan a cabo la mayor parte de sus actividades básicas de refugio y alimentación, por lo tanto, estas áreas en su conjunto permitirán proteger la mayor cantidad de especies posibles y (2) SICOM (Sitio Importante para la Conservación de los Murciélagos), que son lugares más pequeños, sitios puntuales y/o estratégicos para el mantenimiento de especies, generalmente clasificados dentro las categorías de amenaza de la UICN o especies priorizadas para la conservación. Los lugares puntuales pueden ser cuevas, cuerpos de agua o sitios de aprovisionamiento claves como: parques, estructuras antrópicas como casas, puentes, túneles o minas abandonadas, entre otros.

De acuerdo con la RELCOM cada país puede establecer AICOMs y SICOMs que garanticen la conservación de murciélagos en su territorio, siguiendo tres criterios principales: Criterio (1) El área

contiene especies de preocupación de conservación nacional o regional. Criterio (2) Contiene refugios usados para una o más especies de preocupación de conservación. Criterio (3) El área contiene una gran riqueza de especies, independientemente de su nivel de amenaza.

Pese a esta importante iniciativa, se ha documentado que dado su alta estigmatización y conflictos socio ambientales permanentes entre murciélagos y poblaciones humanas, los establecimientos de programas de conservación en varios países latinoamericanos aún se consideran incipientes (Medellín 2000; Vargas y Rodríguez, 2014). Específicamente en Colombia se han realizado importantes esfuerzos para la conservación de murciélagos, las actividades documentadas en los diferentes boletines de RELCOM están relacionadas con labores de educación ambiental y el manejo de AICOMs y SICOMs. De acuerdo con la base de datos de RELCOM (2020), Colombia posee seis áreas AICOMs ubicadas en la: Serranía de los Yariguíes, Reserva Natural Riomanso, Pacurita Chocó-Central, Corredor Kárstico del Oriente Antioqueño, Cañón de las Iguanas, Alto Amurrapá y dos áreas SICOMs ubicadas en: Cueva Macaregua y Cueva La Alsacia. Las áreas AICOMs y SICOMs se encuentran ubicadas principalmente hacia el lado centro y norte del país.

4.3 Sistemas de áreas para la conservación en Colombia.

Las presiones que se generan a nivel antrópico son cada vez más fuertes, y amenazan la persistencia de la biodiversidad e incrementan los riesgos de extinción local de especies y por ende el equilibrio de los ecosistemas (Cardillo et al., 2006). En respuesta a esta problemática aproximadamente hace 20 años surgió la biología de la conservación, como una “disciplina de crisis” dedicada al estudio y prevención de las causas responsables de la vertiginosa declinación y extinción de numerosas especies (Primack et al., 2001; Tellería, 1999). En 1999 en Colombia se estableció la Ley 99, donde se fomentan algunos principios generales para la protección de la biodiversidad del país, constituyéndose ésta como un patrimonio nacional de interés de la humanidad. Se menciona que la biodiversidad debe ser protegida y aprovechada de manera sostenible, estableciendo acciones encaminadas a la protección y recuperación ambiental como una tarea conjunta de sectores gubernamentales y no gubernamentales (PNN de Colombia, 2015).

Dentro de las acciones para mitigar el impacto de pérdida de biodiversidad está la implementación de estrategias a largo plazo como el diseño de Áreas Protegidas para la conservación y protección de especies y ecosistemas. Los sistemas para la conservación deben establecerse como conjuntos de áreas dentro de una región y estar sujetos a una planificación constante, que deben tener prioridad en la distribución de los recursos dedicados al manejo de la biodiversidad, en ese sentido, una planificación de la conservación es identificar áreas y alejarla de los procesos que las amenazan (Margules y Sarkar, 2009).

En Colombia surge como iniciativa de protección de la biodiversidad el Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SINAP), el cual se define como el establecimiento de un conjunto de áreas protectoras del país de carácter público, privado o comunitario (PNN, 2018). Esta iniciativa se consolidó dentro de los ámbitos de gestión nacional, regional y local, donde se vinculan diferentes actores, estrategias e instrumentos de gestión, para contribuir como un todo al cumplimiento de los objetivos de conservación del país (UAESPNN, 2001). En consonancia, el gobierno nacional a través del Ministerio de Medio Ambiente y Desarrollo Sostenibles reconoce el carácter estratégico que la biodiversidad debe tener como fuente principal para el suministro de servicios ecosistémicos, indispensables para el bienestar de la sociedad colombiana (Hurtado et al., 2013).

El Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SINAP) en Colombia contempla siete categorías de protección de áreas, las cuales se encauzan principalmente en dos figuras: Áreas Protegidas Públicas (Parques Nacionales Naturales - PNN, Reservas Forestales Protectoras, Parques Naturales Regionales, Distritos de Manejo Integrado, Distritos de Conservación de Suelos y Áreas de Recreación) y Áreas Protegidas Privadas (Reservas Naturales de la Sociedad Civil). Actualmente el SINAP aunado importantes esfuerzos para consolidar procesos de conservación, siendo este un objetivo principal que contribuyan al fortalecimiento de los procesos de conservación.

Actualmente existen 1.411 áreas reportadas en el Registro Unico Naional de Áreas Protegidas (RUNAP, 2021) sin embargo, se ha considerado que menos del 25 % de las áreas protegidas reportadas tienen la información adecuada en términos de su delimitación geográfica, sus objetivos de conservación, la categoría establecida y el acto administrativo que la declara (CONPES, 2010). En ese sentido, Parques Nacionales Naturales (2018), documenta que el país actualmente cuenta con 628 áreas terrestres protegidas bien establecidas, y éstas hacen parte de las siete categorías, representando aproximadamente 17 millones de hectáreas. De este total se destacan 50 áreas continentales protegidas bajo la administración de Parques Nacionales Naturales (SPNN). Se considera que estas poseen la mayor representatividad de las áreas protegidas (128.786,7 km²) y cubren aproximadamente el 11% del territorio continental de Colombia (PNN de Colombia, 2015). Así mismo, se destaca que el SPNN cuenta con un objetivo de conservación, delimitación del área (cartografía) y un sistema de monitoreo permanente. Sin embargo, pese a los esfuerzos que se vienen implementando en el SINAP, se considera que la representatividad ecosistémica y conectividad de áreas a conservar aún es deficiente (Hurtado et al., 2013).

4.4 Métodos implementados para el análisis espacial de distribución de especies.

4.4.1 Modelación de áreas de distribución (SDM).

Un modelo se define como “una representación parcial de la realidad que refleja algunas de sus propiedades”. Así, un modelo de la distribución es una hipótesis sobre la presencia potencial de una especie, y es propuesta con el objetivo de integrar la información disponible, complementar vacíos de información o ambas (Lobo y Hortal, 2003; Pliscoff y Fuentes, 2011).

En ese sentido se han desarrollado ampliamente métodos que permitan obtener información a partir de modelos de nicho ecológico (Ecological niche models, ENM), mapas o modelos de distribución de especies (Species distribution models, SDM). Los dos modelos tienen una íntima e interesante relación entre nichos y áreas de distribución, sin embargo, es necesario aseverar que los SDM se obtienen a partir de los ENM, es decir los ENM han sido implementados para estimar las áreas de distribución potencial o el área invadible de un organismo (Soberón y Nakamura, 2009; Soberón et al., 2017). Por ello, se ha planteado que los análisis deben hacerse teniendo en cuenta diferentes conceptos de “área”, siendo necesario discriminar entre el área que ocupa una especie y el área que potencialmente podría ser ocupada por la misma especie (Escalante et al., 2014; Illoldi y Escalante, 2008). Se ha propuesto que la primera área es la región donde la probabilidad de encontrar a una especie es alta, y coinciden los factores abióticos, bióticos y de movilidad de las especies (Nakamura, 2009; Peterson et al., 2011; Soberón y Nakamura, 2009). Mientras que el área potencial es la región que tiene las condiciones idóneas o favorables para la especie, pero que puede la especie estar o no presente (Elith et al., 2011; Soberón y Nakamura, 2009).

De acuerdo con Soberón et al. (2017), existen factores que determinan causalmente el área de distribución de una especie, entre los que se encuentran sus tolerancias ambientales (su nicho fundamental), la presencia o ausencia de otras especies (polinizadoras, dispersoras, competidoras, depredadoras) y las posibilidades de dispersión en períodos de tiempo y desde áreas originales relevantes. En su conjunto estos factores expresan de manera simplificada el “diagrama BAM” (Soberón y Peterson, 2005) y, por lo tanto, un área de distribución dependerá de muchos de estos factores. En consonancia se ha documentado ampliamente que los modelos de nicho ecológico se basan en la teoría de nicho ecológico. Particularmente los conceptos desarrollados por Hutchinson, Elton y Grinnell (Soberón y Nakamura, 2009), y constituidos en teoría como el nicho Grinnelliano, es decir las condiciones climáticas y físicas que afectan la distribución de la especie (Grinnell, 1917; Soberón y Nakamura, 2009).

Grinnell (1917) definió el nicho como los factores ambientales que permiten que la especie sobrevivan y diferenció tres tipos de nicho: (1) el nicho fundamental como el conjunto de condiciones scenopoéticas necesarias para que una especie sobreviva, (2) el nicho fundamental existente como las condiciones scenopoéticas del nicho fundamental que existen en un tiempo y en un espacio dado, y (3) el

nicho realizado, como parte del nicho fundamental existente en donde se incluyen las interacciones biológicas con otras especies. El nicho climático es un aspecto del nicho realizado de un ecosistema o de un organismo, donde se excluyen varias limitaciones ambientales basadas en el suelo, la topografía, las interacciones bióticas (como la competencia o la depredación), entre otros (Pearson y Dawson, 2003).

En ese sentido, SDM, modelan principalmente una porción del “nicho fundamental” de las especies que puede definirse a su vez como “nicho climático” (Elith et al., 2011; Pearson y Dawson, 2003; Peterson et al., 2011). Con estos modelos pueden obtenerse representaciones de las condiciones ambientales idóneas para las especies, las cuales son proyectadas en un espacio geográfico (Peterson et al., 2011; Phillips et al., 2006; Soberón y Nakamura, 2009). Una vez se tienen estas proyecciones (mapa de idoneidad), es posible aplicar una regla de corte o umbral para definir los sitios potenciales de distribución de la especie o mapa de distribución potencial (Elith et al., 2011; Pearson et al., 2007; Peterson et al., 2011).

4.4.2 Métodos de modelamiento.

Actualmente existe gran variedad de técnicas de modelación de la distribución geográfica de especies o ecosistemas, las cuales se han clasificado ya sea según el fundamento matemático que utilizan, o si requieren localidades de presencia y ausencia o únicamente de presencia (Arreola, 2013). Las más utilizadas están relacionadas con modelos estadísticos de regresiones, como los modelos lineales generalizados (GLM) y los modelos aditivos generalizados (GAM), los métodos de clasificación como random forest (RF) y “Boosted Regression Trees” (BRT), los métodos de “empaquetamiento” como BIOCLIM y ENFA y los basados en algoritmos específicos como GARP (Elith et al., 2011; Peterson et al., 2011) y Máxima Entropía (Maxent) (Phillips et al., 2006).

Los SDM han tenido una importante acogida con la implementación del programa MaxEnt. Este programa es un modelo empírico que emplea un algoritmo de Máxima Entropía (máxima verosimilitud) para la elaboración de los modelos que facilitan la determinación de la distribución espacial de los nichos ecológicos; se asume que la distribución actual es un buen indicador de los requerimientos ecológicos (Dudik et al., 2004; Phillips et al., 2004; Phillips et al., 2006). También se ha documentado que el programa permite hacer predicciones o inferencias a partir de información incompleta con una formulación matemática de la entropía (Phillips et al., 2006). Éste tiene una serie de aspectos como el uso de pseudoausencias y su rendimiento eficiente con pocas muestras, que lo puede hacer adecuado para el modelado de distribución de especies (Peterson et al., 2011; Phillips et al., 2006).

En Maxent se emplean datos de presencia y “background”, donde las celdas o píxeles del área de estudio sirven para estimar la idoneidad ambiental de la especie analizada (Elith et al., 2011; Phillips et al., 2006). Las celdas con datos de presencia constituyen los puntos de muestreo y las variables que se usan para elaborar el modelo son de clima, altitud, categoría de suelo, tipo de vegetación u otras variables

ambientales (Peterson et al., 2011). Es decir, el algoritmo calcula el nicho ecológico o ambiental de una especie y lo proyecta sobre un espacio geográfico dado, mediante la relación entre las localidades de colecta y las características ambientales (Peterson y Nakazawa, 2008; Peterson et al., 2011). Mientras mejor representadas están las condiciones ambientales con los registros de presencia de la especie, habrá un pool más amplio de información, y el modelo va a estar más aproximado al nicho fundamental, generando datos más apegados a la realidad (Peterson et al., 2011; Phillips et al., 2006).

Algunas desventajas en el modelamiento de distribución de especies son la incertidumbre de los métodos, dado que no permiten modelar interacciones de especies y los errores asociados a datos de localidades y variables bioclimáticas (Anderson & Raza, 2013; Radosavljevic & Anderson, 2013). No obstante, algunas de ellas pueden ser superadas aplicando filtros taxonómicos y geográficos a los datos y disminuyendo la correlación entre variables usadas (Aiello-Lammens, et al., 2015; Radosavljevic & Anderson, 2013).

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1 Distribución espacial de la diversidad biológica de murciélagos en Colombia .

5.1.1 Área de estudio.

Colombia se encuentra ubicada en el norte de Suramérica y hace parte de la franja neotropical, localizada entre las latitudes 12° 30' 46" N y 4° 13' 30" S y longitudes 66° 50' 54" W y 79° 01' 23" W. Colombia limita al este con Venezuela y Brasil, al sur con Ecuador y Perú, al norte con el mar Caribe, al noroeste con Panamá, y al oeste con el océano Pacífico (IDEAM, 2010). La diversidad natural y la complejidad geográfica del país permite que haya una estructura horizontal y vertical que se extiende por una superficie superior a los 2.000.000 km², comprendiendo un territorio continental de 1.141.748 km², y una superficie marítima e insular de 928.660 km² que abarca el Mar Caribe y el Océano Pacífico (IDEAM, 2010). De acuerdo con las características heterogéneas de relieves, vegetación, clima, y clases de suelos, el área continental de Colombia se divide en cinco grandes regiones naturales denominadas: Amazonía, Andina, Caribe, Orinoquía y Pacífica (IGAC, 2012), cada una con atributos ecológicos únicos (Hernández et al., 1992) (Figura 1).

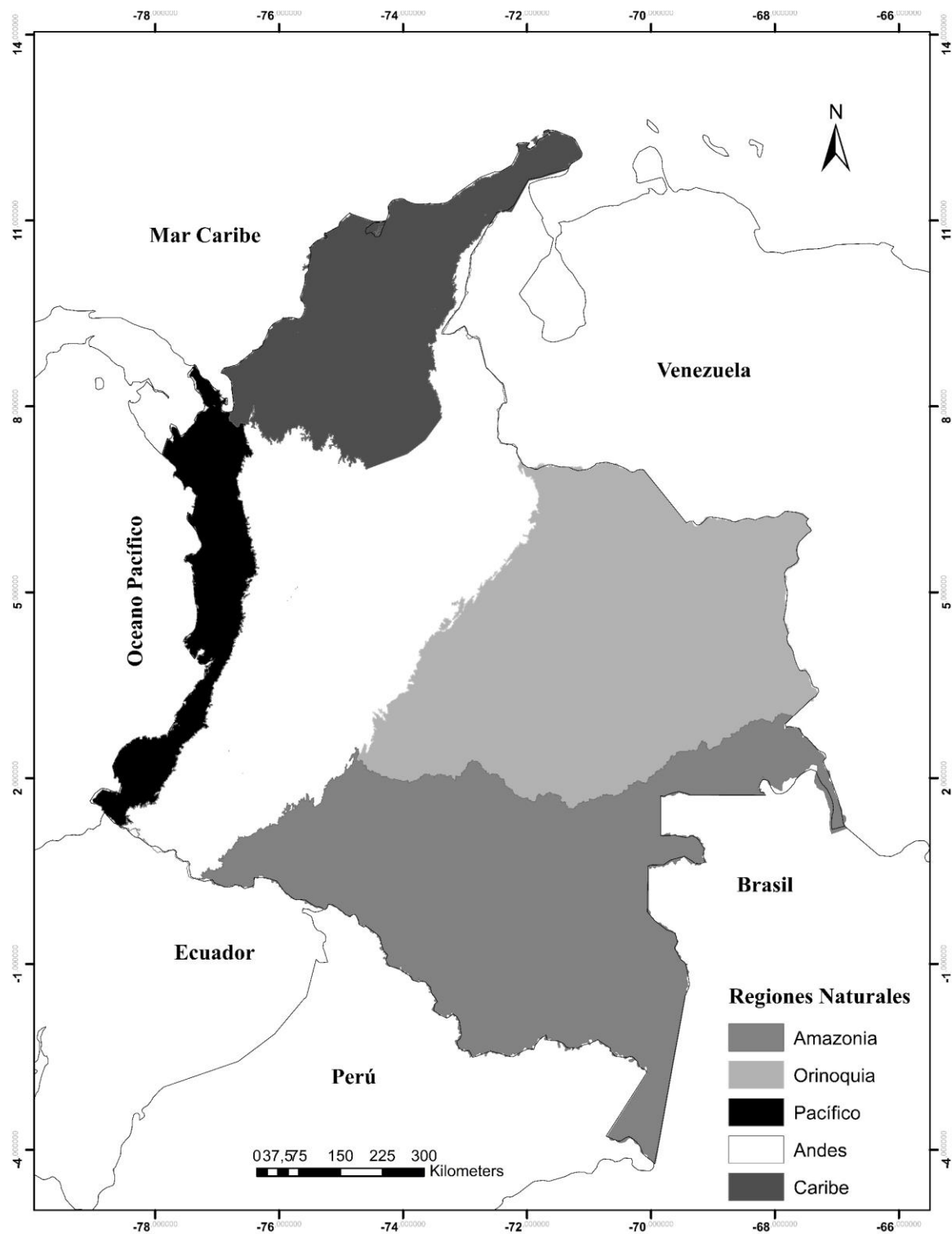


Figura 1. Regiones Naturales de Colombia de acuerdo con la clasificación de: Hernández et al. (1992).

5.1.2 Registros de presencias y curación de datos.

Se tuvo en cuenta los cambios taxonómicos más recientes incluidos en las listas de mamíferos de Colombia (Ramírez et al., 2016) del cual se extrajo un total de 204 especies de murciélagos de las 217 presentes en el país. Trece (13) especies no fueron incluidas ya que su registro en Colombia fue posterior al desarrollo de este trabajo.

Se descargaron 76.709 registros de presencia de estas especies, el mayor número de registros se encontró disponible en las bases de datos de acceso libre: Global Biodiversity Information Facility (GBIF <http://www.gbif.org>) y Sistema de Información sobre Biodiversidad de Colombia SiB - Colombia (<http://www.sibcolombia.net/web/sib/home>). En la consulta y descarga de registros se consideró la extensión completa del área de distribución de cada especie (Barve et al., 2011; Peterson y Soberón, 2012) con el propósito de evitar truncar la representatividad de los nichos. Por lo tanto, se añadieron registros de presencia de otras bases de datos como PUCE, Ecuador (Brito et al., 2019; <https://bioweb.bio/faunaweb/mammaliaweb/>), y del Sistema de Distribución de Información SpeciesLink, Venezuela (<http://splink.cria.org.br/>); además se tomó en cuenta publicaciones científicas de los registros de distribución de especies más recientes, entre los años 2015 - 2020 (Anexo 1).

Todos los registros fueron validados y georreferenciados. La extensión geográfica se corroboró con los polígonos de distribución contemplados en el libro *Mammals of South America*, volume 1 (Gardner, 2008), en la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN; <https://www.iucnredlist.org/>) y en publicaciones científicas (e.g., Calderón y Pacheco, 2012; Hurtado y Pacheco, 2014; Lim et al., 2008; Rodríguez y Ramírez, 2012). Los modelos predictivos de distribución se generaron para las especies que cumplieran los siguientes criterios: (1) Especies de murciélagos reportados para Colombia, teniendo en cuenta la información de distribución más actual posible; (2) un número de registros suficientes para la estimación confiables de los modelos, para ello, la distribución de cada especie tuvo como mínimo seis localidades espacialmente independientes, es decir, con una distancia mínima de 10 km para evitar autocorrelaciones; y (3) Taxonomía de las especies con baja incertidumbre, evitando complejos de especies, dado que estos pueden generar sesgos taxonómicos y de distribución (Cayuela et al., 2009; Guisan et al., 2007). Los datos fueron depurados en varias fases usando herramientas de lenguaje de programación R versión 3.5.2 (R Core Team, 2018), además de la herramienta de software libre para sistemas de información geográfica QGIS (Development Team, 2019). Se siguieron los protocolos de limpieza de datos propuestos por Chapman (2005) y Noguera y Escalante (2014).

En la primera fase se evaluó la consistencia nomenclatural y geográfica de registros descartando aquellos inconsistentes, como duplicados y no georreferidos. Posteriormente se excluyeron datos geográficos atípicos, es decir aquellos puntos que se encuentran fuera de su distribución natural, como en

el océano o en continentes no reportados. Así mismo, se excluyeron los valores atípicos climáticos, es decir las localidades de registro que se encuentran en zonas en las que es difícil determinar si constituyen o no parte de la distribución natural de la especie (Chapman, 2005; Noguera y Escalante 2014). Los valores atípicos fueron detectados siguiendo las sugerencias de Chapman (2005), Hijmans y Elith (2013), y Scheldeman y van Zonneveld (2011) que consisten en: (1) Aplicar el método de “Reverse jackknife” que ha sido recomendado para conjuntos de datos con una distribución normal de valores como aquellos de muchas observaciones para cada taxón ($n > 20$) y (2) Aplicar el método del 1.5x Interquartile range, que se recomienda para conjuntos de datos con poca cantidad de observaciones por taxón ($n < 20$). Los sesgos de muestreo y autocorrelación espacial fueron reducidos aplicando un filtro espacial con una distancia de 10 km entre localidades (Boria et al., 2014; Varela et al., 2014), usando el paquete R spThin (Aiello et al., 2015). Los procedimientos de curación y filtrado de registros fueron aplicados a cada una de las especies de murciélagos de Colombia.

5.1.3 Estimación de las distribuciones geográficas de las especies.

5.1.3.1 Obtención de variables ambientales y determinación del área accesible (M).

Como predictores ambientales, se usó 15 variables climáticas de la base de datos WorldClim versión 2.1 (Hijmans et al., 2005; disponible en <http://www.worldclim.org>), excluyendo las cuatro que combinan temperatura y precipitación (Mean Temperature of Wettest Quarter, Mean Temperature of Driest Quarter, Precipitation of Warmest Quarter, Precipitation of Coldest Quarter) debido a inconsistencias documentadas en Escobar et al. (2014). Se tomó en cuenta las variables con la mayor resolución disponible (30 arc, ~1 km) y con una proyección al sistema de coordenadas WGS84. Con el propósito de garantizar que Maxent seleccione los datos bioclimáticos de los píxeles del “background” de una región en la que es más probable que los registros conocidos formen una muestra representativa de las condiciones climáticas adecuadas para la especie, se definió un área de acceso o área de movilidad (M) para cada especie mediante la construcción de un Polígono Mínimo Convexo más un búfer de 1°. Igualmente, con el fin de obtener los predictores de cada especie de murciélagos las capas de las variables bioclimáticas fueron recortadas con las máscaras del Polígono Mínimo Convexo y transformadas a formato ASCII.

Teniendo en cuenta que usar un conjunto amplio de variables bioclimáticas puede conducir a errores en las predicciones por sobreajuste de los modelos (Peterson y Nakazawa, 2008), se hizo una reducción del conjunto de datos ambientales que mostraron alta multicolinealidad entre variables, calculando el Factor de Inflación de Varianza (VIF); para ello se siguió un procedimiento secuencial en el lenguaje estadístico R versión 3.5.2 (R Core Team, 2018) excluyendo las variables que arrojaran un $VIF > 10$ (Baselga y Araújo, 2009; Naimi et al., 2013; Peterson et al., 2011).

5.1.3.2 Modelos de distribución de especies.

Teniendo en cuenta las anteriores características metodológicas se obtuvieron 32.602 registros correspondientes a 177 especies modelables. El conjunto de datos de las diferentes especies de murciélagos son principalmente presencias, por lo tanto, los modelos predictivos se estimaron usando el algoritmo de máxima entropía implementado en el software Maxent (Phillips et al., 2006; Phillips y Dudik 2008). Maxent se caracteriza por su alto poder predictivo y de fácil acceso. Maxent calcula principalmente el Área Bajo la Curva (AUC), mediante la curva operacional ROC (Receiver Operating Characteristics). Un $AUC > 0.7$ representa una medida simple de la precisión del modelo (Fielding y Bell, 2002). No obstante, se ha documentado que el AUC puede ser una medida engañosa dado que pondera igual los errores de comisión (falsas presencias) y omisión (falsas ausencias) (Lobo et al., 2008). En ese sentido, se han desarrollado esfuerzos recientes para contrarrestar algunas deficiencias del programa y automatización del proceso como son el uso de otros paquetes de modelamiento de nicho ecológico como ENMeval (Muscarella et al., 2014) y KUENM (Cobos et al., 2019), ambos bajo la interfaz de Maxent como algoritmo de modelado.

La distribución potencial para las especies con datos menores a 20 registros (28 especies) se estimaron mediante el método de jackknife implementado en el paquete ENMeval (Muscarella et al., 2014) en R versión 3.5.2 (R Core Team, 2018). El método jackknife es un procedimiento especial de validación cruzada de k-grupos, donde en un conjunto de datos, el número de grupos (k) es igual al número de localidades de ocurrencia (n) (Muscarella et al., 2014). Este método arroja modelos óptimos con la menor complejidad posible, para ello se tomó en cuenta todas las posibles combinaciones de atributos o entidades de clase: FC y parámetros de regularización: RM con valores que van de 0.2 a 10 en intervalos de 0.2. Los modelos se seleccionaron tomando como referencia la métrica de evaluación del Criterio de información de Akaike corregido (AICc), para ello se escogió modelos con un $\Delta AICc = 0$. De acuerdo con Muscarella et al. (2014) el AIC para tamaños de muestra pequeños es un estadístico favorable que establece un equilibrio entre la bondad de ajuste del modelo a los datos y la complejidad del modelo, es decir, un menor valor de AIC selecciona modelos con mayor bondad de ajuste y penaliza los modelos de mayor complejidad. (Anexo 1).

Con el fin de mejorar el rendimiento de los modelos para especies con datos mayor o igual a 20 registros (149 especies) se usó el paquete kuenm (Cobos et al., 2019) en R versión 3.5.2 (R Core Team, 2018). Este paquete se caracteriza por tener un conjunto de herramientas que contrarrestan algunas deficiencias del algoritmo Maxent y permite el desarrollo detallado de modelos de nicho ecológico de forma reproducible.

La construcción de los modelos se hizo inicialmente dividiendo los registros de cada especie en datos de entrenamiento y en datos de prueba. Posteriormente se estimó la complejidad óptima de los

modelos, para ello en el paquete Kuenm se implementó tres fases de automatización que son: (1) Calibración, (2) Creación y evaluación del modelo final y (3) Análisis de extrapolación. Kuenm crea una serie de modelos candidatos a partir de todas las posibles combinaciones de los atributos o entidades de clase: FC, multiplicadores de regularización: RM (valores de 0.2 a 10 en intervalos de 0.2) y conjuntos de variables ambientales. Por cada combinación de parámetros Kuenm genera un modelo mediante el conjunto completo de ocurrencias y otro modelo basado en datos de entrenamiento. Finalmente, este paquete evalúa y selecciona los mejores modelos bajo tres criterios principales: (1) Importancia: se filtran aquellos modelos que son estadísticamente significativos mediante la ROC parcial; (2) capacidad predictiva: obtiene modelos con tasas de omisión al 5%; y (3) complejidad: selecciona modelos que tenga valores $\Delta AICc < a 2$ (Cobos et al., 2019). (Anexo 1).

5.1.3.3 Mapas de distribución potencial

Los mapas de idoneidad obtenidos con las técnicas de modelamiento correspondieron a las salidas “colog” con valores continuos. Estos mapas tienen un gradiente de idoneidad bioclimática con una escala de cero (0) a uno (1), donde uno indica la mayor idoneidad para la especie. En ese sentido, a las especies con modelos continuos derivados del paquete ENMeval se le aplicó como umbral de corte el décimo percentil de las presencias de entrenamiento y para modelos de especies derivados del paquete Kuenm se le aplicó un umbral de corte del 5%. Se aplicaron dos umbrales diferentes porque durante la etapa de modelamiento se pudo observar que las especies con pocos registros tenían mayor incertidumbre ocasionada por las fechas o la falta de segundos en las coordenadas. Con estos umbrales, se generaron raster binarios que discriminan las zonas de distribución potencial de las especies. Todos los análisis se hicieron en el programa R versión 3.5.2 (R Core Team, 2018).

5.1.3.4 Polígonos de distribución de especies no modelables.

Algunas especies de murciélagos reportadas en Colombia reflejaron inconvenientes para generar los respectivos modelos predictivos de distribución, esto causado principalmente por: (1) Especies sin datos georreferenciados; (2) Especies con menos de seis registros; y (3) Modelos de especies que no se ajustaron a unos criterios de evaluación acorde, por ejemplo, especies con $AUC < 0.7$ o especies que presentaron modelos con $\Delta AICc > a 2.0$. En ese sentido, con el fin de no subestimar la riqueza y diversidad de especies, se descargaron 14 polígonos de distribución de especies registrados en el portal de Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN; <https://www.iucnredlist.org/>), y también se incorporó cuatro (4) modelos de distribución de especies endémicas de Colombia documentadas por Ramírez et al. (2020) (Anexo 2).

5.1.4 Estimación de la diversidad biológica.

Los análisis de diversidad incluyeron 195 especies pertenecientes a ocho (8) familias taxonómicas, dentro de la cuales Phyllostomidae estuvo compuesto por el mayor número de especies (122). Otras familias fueron: Molossidae (24 especies), Vespertilionidae (20 especies), Emballonuridae (16 especies), Mormoopidae (5 especies), Natalidae (5 especies), Thyropteridae (2 especies) y Furipteridae (1 especie) (Anexo 1).

5.1.4.1 Diversidad taxonómica (componentes α y β).

La diversidad α se estimó a partir de la sumatoria de todos los mapas de distribución de los murciélagos (195) en formato raster (resolución: 1km²/celda). Para ello se superpusieron una sobre otra sumando todos los mapas binarios y polígonos de distribución de la IUCN con igual resolución en el lenguaje de programación R versión 3.5.2 (R Core Team, 2018) (Tabla 1). Las áreas con colores más cálidos se establecieron como zonas con alta riqueza de especies y las áreas con colores fríos se constituyeron como áreas con baja riqueza de especies.

La diversidad β fue estimada teniendo en cuenta la variación de la composición entre un conjunto de ensamblajes, es decir, el recambio en la composición de especies usando la función: RWTurnover del paquete SpeciesRaster implementado en el programa R versión 3.5.2 (R Core Team, 2018; https://rdr.io/github/ptitle/speciesRaster/man/betaDiversity_speciesRaster.html). De acuerdo con Laffan et al. (2016) la función RWTurnover es una métrica que mide el recambio de especies donde los taxones se ponderan de acuerdo con la inversa de su tamaño de rango, es decir, se cuantifica las áreas compartidas entre dos o más comunidades y adquiere valores de (0) cuando los ensamblajes tienden a tener la misma composición de especies a (1) cuando los ensamblajes tienen una alta variación, expresando un elevado reemplazamiento de especies (Laffan et al., 2016; Rosauer et al., 2009). (Tabla 1).

Tabla 1. Modelos predictivos y/o polígonos de distribución de especies empleados para la estimación de la diversidad biológica de murciélagos en Colombia.

Método empleado	No. de especies
Paquete Kuenm (Interfaz Maxent)	149
Paquete ENMeval (Interfaz Maxent)	28
Modelos especies endémicas *	4
Polígonos de distribución IUCN	14
No. de especies	195

* Fuente: Ramírez et al. (2020)

5.1.4.2 Diversidad funcional (DF).

La DF se estimó siguiendo los criterios documentados por Aguirre et al. (2016), donde las especies de murciélagos pueden clasificarse de acuerdo con uno o más grupos funcionales. Estos grupos son considerados como la diversidad de formas en que los murciélagos hacen parte de los procesos y servicios ecosistémicos, como la polinización, diseminación de semillas, y control de poblaciones a través de su comportamiento de alimentación (Stevens et al., 2003; Stevens et al., 2013). Por lo tanto, la clasificación de grupos funcionales se basó en sus gremios de forrajeo siguiendo a Kalko (1997), Kalko y Handley (2001), Sampaio et al. (2003), Aguirre (2007) y Aguirre et al. (2016). (Tabla 2).

Tabla 2. Grupos funcionales para clasificar las especies de murciélagos bajo gremios de alimentación y forrajeo.

No	Grupos funcionales
I	Insectívoros aéreos de espacios abiertos
II	Insectívoros aéreos en espacios pocos densos del bosque
III	Insectívoros aéreos en espacios muy densos del bosque
IV	Insectívoros recolectores en espacios muy densos del bosque
V	Carnívoros acechadores de espacios muy densos
VI	Piscívoros acechadores de espacios abiertos y cerrados
VII	Hematófagos acechadores de espacios abiertos y cerrados
VIII	Frugívoros acechadores de dosel
IX	Frugívoros acechadores en sotobosque
X	Nectarívoros/ polinívoros acechadores de espacios densos
XI	Omnívoros acechadores de espacios densos

Todas las especies de murciélagos para las cuales se contó con mapa de distribución fueron clasificadas de acuerdo con los grupos funcionales documentados en literatura científica (e.g., Aguirre et al., 2016; Aguirre, 2002; Sampaio et al., 2003). Adicionalmente, para cada especie se tuvo en cuenta los rasgos funcionales derivados de medidas morfométricas (externas y cráneodentales) de especímenes de murciélagos depositados en la colección de referencia biológica del Museo de Historia Natural de la Universidad de Nariño y complementadas con información de la base de datos PanTHERIA (Jones et al., 2009), y revisión exhaustiva de literatura científica (Anexo 3).

Teniendo en cuenta que las medidas morfométricas están asociadas a múltiples rasgos funcionales y tienen diferentes dimensiones de longitud, se siguió los lineamientos propuestos por Swenson (2014), donde los datos fueron transformados y escalados para aproximar a una distribución normal, usando las funciones “log ()”; “scale ()”; y “apply ()” en el programa R versión 3.5.2 (R Core Team, 2018).

Posteriormente se hizo un análisis de componentes principales para eliminar la redundancia de rasgos y se seleccionó las variables que tuvieron un peso $\geq 50\%$, es decir aquellas que explican la mayor varianza en los datos de rasgos escalados (Swenson, 2014) (Tabla 3).

Tabla 3. Rasgos funcionales que explican la mayor varianza en los datos de rasgos escalados

Variable	Rasgos Funcionales	Tipo de medida
1	Ancho caja craneana	Craneal
2	Longitud mayor del cráneo	Craneal
3	Longitud cóndilo basal	Craneal
4	Longitud hilera maxilar (inferior)	Craneal
5	Ancho mastoideo	Craneal
6	Postorbital	Craneal
7	Longitud del antebrazo	Externa

Una vez recopilada y procesada la información anterior se construyó una matriz de datos que contuvo variables categóricas (grupos funcionales) y variables continuas (rasgos funcionales), sin embargo, algunas medidas craneales no se encontraron disponibles en literatura, por lo tanto, algunos valores de la matriz de datos se determinaron como NAs. Con este conjunto de datos se usó el paquete FD en el programa R versión 3.5.2 (R Core Team, 2018), para construir una nueva matriz de distancia a partir de la disimilitud de Gower “gowdis ()”, posteriormente se construyó el dendrograma de rasgos con la función “hclust”, usando el método de grupo de pares no ponderados con media aritmética, denominado UPGMA (Swenson, 2014).

Finalmente, la DF se calculó con base en el índice FD propuesto por Petchey y Gaston (2002, 2006) usando la construcción de un dendrograma de atributos (rasgos y grupos funcionales) y la suma de las distancias entre las ramas del dendrograma en el espacio funcional que conecta todos los ensamblajes de especies. Este análisis se hizo usando la función phyloRWTurnover del paquete SpeciesRaster implementado en el programa R versión 3.5.2 (R Core Team, 2018; https://rdrr.io/github/ptitle/speciesRaster/man/betaDiversity_speciesRaster.html). De acuerdo con Laffan et al. (2016), esta métrica permite medir la variación funcional donde los grupos funcionales están ponderados por la inversa de su distribución geográfica. Es decir, se cuantifica las áreas que tiene dos o más gremios funcionales y adquiere valores de (0) cuando los grupos funcionales tienden hacer los mismos a (1) cuando las áreas están determinadas por una alta riqueza funcional.

5.2 Relación de diversidades biológicas y predictores ambientales.

5.2.1 Correlación entre diversidades biológicas (α , β , DF).

De acuerdo con el enfoque funcional de las especies se siguieron los parámetros establecidos por Scherer (2005), donde la asociación de la diversidad biológica puede estar relacionada con tres mecanismos básicos: (1) Las especies pueden ser principalmente redundantes, (2) las especies pueden ser principalmente únicas y (3) el efecto de las especies depende del contexto. Para ello se correlacionó las diversidades biológicas, evaluando si la variación del recambio de composición de especies y la variación de la DF se encuentran afectadas por la riqueza de murciélagos. También se evaluó la asociación entre la diversidad β y DF. En todos los casos se hizo un análisis global de correlación de diversidades y también se tomó en cuenta el análisis de correlación para cada una de las regiones biogeográficas en estudio.

Los análisis estadísticos de correlación se consideraron mediante la prueba t modificada de Dutilleul usando el paquete SpatialPack en R versión 3.5.2 (R Core Team, 2018). La prueba t modificada (función: `modified.ttest`) contempla los ajustes necesarios para evitar las autocorrelaciones generadas por patrones espaciales. Es decir, determina el número de observaciones independientes (tamaño de muestra efectivo) para evaluar correlación entre dos variables en el mismo dominio espacial (Clifford et al., 1989; Dutilleul et al., 1993). Adicionalmente, esta prueba se basa en la modificación de las varianzas y los grados de libertad de la prueba t estándar usada para evaluar significancia del coeficiente de correlación de Pearson y requiere de la estimación del tamaño efectivo de la muestra (Sadoti et al., 2010).

5.2.2 Correlación entre diversidades biológicas y predictores ambientales.

Se extrajo cinco variables ambientales siguiendo los parámetros establecidos por Maestri y Patterson (2016): (1) Temperatura media; (2) Estacionalidad en la temperatura; (3) Precipitación anual; (4) Estacionalidad en la precipitación; y (5) Elevación para usarlos como predictores de riqueza, de recambio de especies y de diversidad funcional. Se ha documentado que estas variables son predictores usados comúnmente en los análisis de patrones de diversidad dado que en diferentes estudios de mamíferos han demostrado correlacionarse con la riqueza y el recambio en la composición de especies (Maestri y Patterson, 2016; Stevens, 2013; Tognelli y Kelt, 2004). Adicionalmente corresponden a las variables usadas en la construcción de los modelos de distribución de especies (base de datos: WorldClim versión 2.1) y están estrechamente asociados con la hipótesis de la energía, efectos topográficos, productividad y clima (Badgley, 2010; Begon, 2006).

Se probó la multicolinealidad entre los predictores, examinando el factor de inflación de la varianza (VIF) en el paquete `vegan` con el programa R versión 3.5.2 (R Core Team, 2018). Se tuvo en cuenta los

valores inferiores a siete (7) como evidencia de una baja colinealidad. En ese sentido, el VIF para la Temperatura media y Elevación reflejaron una alta correlación con valores mayores a diez (10), por lo tanto, los análisis de predictores se hicieron solo con las variables climáticas eliminando la variable topográfica por tener el valor más alto de inflación (VIF de Elevación = 13.34).

Los análisis estadísticos se basaron en la construcción de regresiones parciales simples evaluando el efecto de las variables ambientales sobre la riqueza, el recambio de especies y diversidad funcional. Para ello se ajustó un modelo global independiente para cada diversidad biológica con cada una de las variables ambientales y se revisó si existe autocorrelación espacial en los residuos del modelo a partir de los correlogramas I de Moran (Sokal et al., 1998). Posteriormente se creó una matriz de distancias “truncada” usando la distancia identificada en el correlograma de Moran y se hizo un análisis de coordenadas principales (PCoA) (Borcard y Legendre, 2002; Diniz et al., 2015) seleccionando los eigenvectores basado en la minimización del índice global de Moran I (Diniz y Bini, 2005). Estos eigenvectores representan diferentes gradientes espaciales, donde aquellos con índices más altos caracterizan gradientes espaciales de gran escala, mientras que los eigenvectores con valores pequeños caracterizan gradientes de pequeña escala (Borcard y Legendre, 2002). Finalmente, se construyeron modelos incluyendo los vectores espaciales ajustados con las variables ambientales. Se escogieron los modelos con valores de $R^2 > 0.2$ y los mejores modelos se tuvieron en cuenta tomando el menor criterio de información de Akaike (AIC) (Maestri y Patterson, 2016). Los análisis se hicieron en el entorno R versión 3.5.2 (R Core Team, 2018) usando los paquetes *vegan* y *ecodist*.

5.3 Representatividad de la diversidad biológica en el SINAP Colombia.

Teniendo en cuenta que el papel de los sistemas de áreas para la conservación es el de incorporar una muestra de la diversidad biológica verdadera o “representativa, y proteger esta muestra de procesos que constituyen una amenaza y mantenerla en el futuro (Margules y Sarkar, 2009), se contrastó la diversidad biológica (α , β y DF) de murciélagos de Colombia con un mapa de 50 áreas continentales de conservación que hacen parte de la administración de Parques Nacionales Naturales (RUNAP, 2020) en el programa QGIS (Development Team, 2019).

Para ello se superpuso los mapas de diversidad biológica con resolución de 1km²/celda y las áreas protegidas de manera que fue posible realizar una selección visual de las zonas importantes por su diversidad biológica para la conservación de murciélagos, y para determinar áreas que actualmente no se encuentran protegidas. También se realizó un análisis de conteo por sobreposición en R, obteniendo el número de especies de murciélagos por área protegida, sin embargo, para eliminar el efecto del tamaño del área en los análisis de diversidad de especies, se calculó la “riqueza relativa” como la cantidad de especies

por Km². Adicionalmente se tomó en cuenta, solo las unidades establecidas en Parques Nacionales, por ser figuras estratégicas, y con mayor extensión de áreas del SINAP (Hurtado et al., 2016).

6. RESULTADOS

6.1 Distribución espacial de la diversidad biológica de murciélagos en Colombia.

6.1.1 Diversidad alfa (α).

La mayor riqueza de especies de murciélagos en Colombia se presentó en la región de los Andes (123 especies) y la Orinoquia (120 especies), seguida de la Amazónica (113 especies), Caribe (108 especies) y Pacífico (104 especies). En todas las regiones de estudio, el patrón de distribución geográfico de la diversidad α fue mayor en las localidades de elevaciones bajas e influenciadas por la heterogeneidad ambiental. En las regiones de los Andes y el Caribe, la mayor riqueza se evidenció en los valles interandinos y localidades bajas con una notable disminución hacia las áreas de mayor altitud. Adicionalmente se observó una disminución de riqueza de especies hacia las zonas más áridas de la región Caribe como la Península de La Guajira. (Figura 2).

6.1.2 Diversidad beta (β).

El modelo de distribución de diversidad β sugiere que existe un alto recambio de composición de especies en las regiones del Caribe (Coef. 0.99) y el Pacífico (Coef. 0.98) seguido de la región Andina (0.67). En contraste, el análisis espacial de las regiones de la Orinoquia (0.51) y Amazonia (0.37) mostraron un bajo recambio de especies (Figura 3).

En la región Caribe el elevado reemplazamiento de murciélagos sucedió en las áreas de transición que encierran importantes elementos de heterogeneidad, como la clina climática del noreste a suroeste (ecosistemas subxerofíticos de La Guajira a los piedemontes andinos húmedos), así como el gradiente de elevación del sistema montañoso independiente de la Sierra Nevada de Santa Marta (0-5000 msnm). De manera similar, el mayor recambio de especies en la región de los Andes sucedió a lo largo de las tres cordilleras y en las zonas de transición o ecotonos generados con las otras regiones del país (Caribe, Pacífico, Orinoquía y Amazonía). Adicionalmente, se observó un alto reemplazamiento en el norte y centro de la región Pacífico, coincidiendo con las áreas de mayor precipitación registradas para Colombia (Guzmán et al., 2014; Hernández et al. 1992).

6.1.3 Diversidad funcional (DF).

El patrón espacial de diversidad funcional fue equivalente al obtenido para la diversidad β sugiriendo que existe un mayor recambio de grupos funcionales hacia las regiones del Pacífico (Coef. 0.95) y Caribe (Coef. 0.92), seguidas por la región Andina (Coef. 0.70). En contraste el patrón espacial de DF en las regiones de la Orinoquia (Coef. 0.60) y la Amazonia (Coef. 0.50) reflejaron bajos índices de recambio funcional (Figura 4).

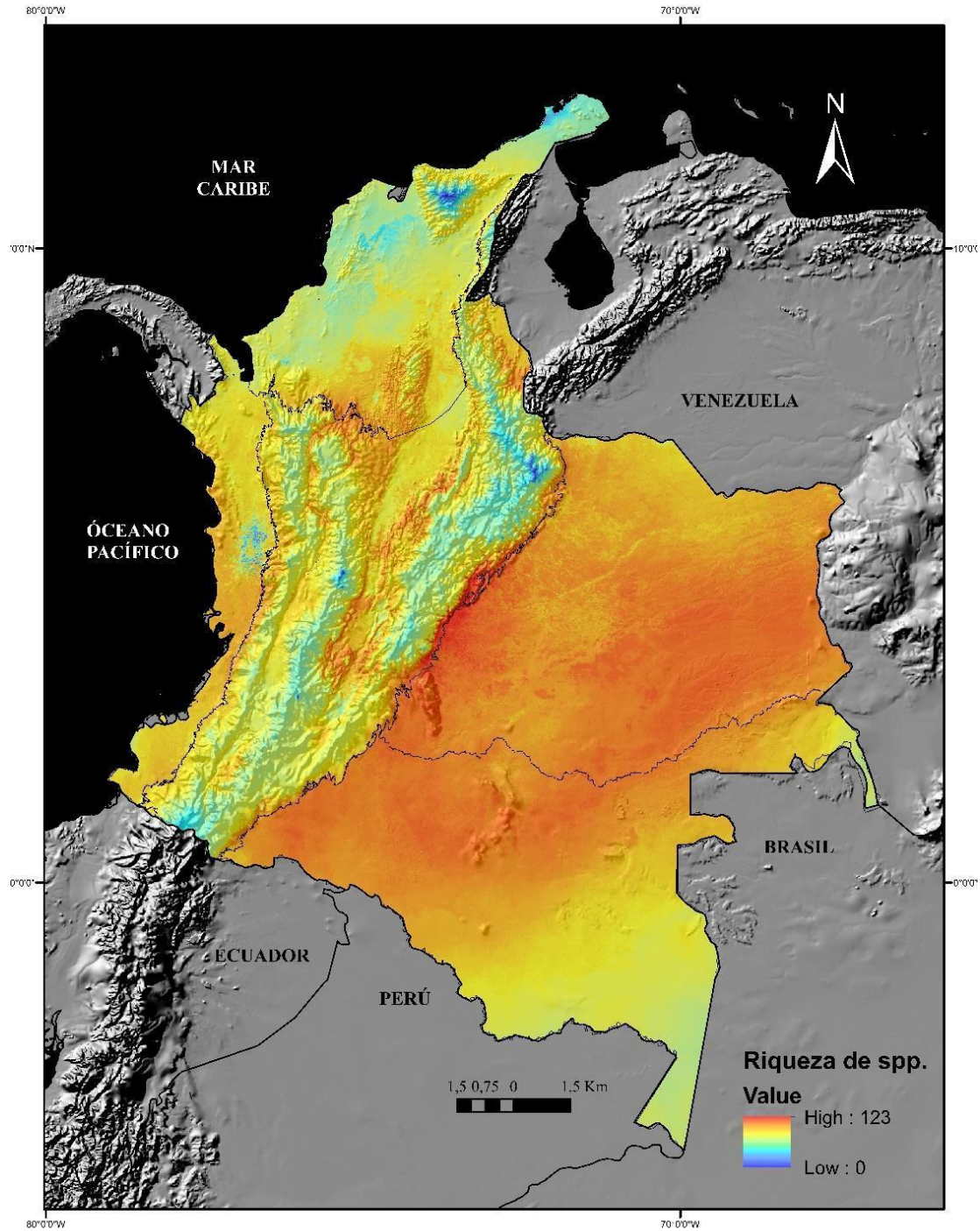


Figura 2. Distribución de la diversidad alfa de murciélagos de Colombia.

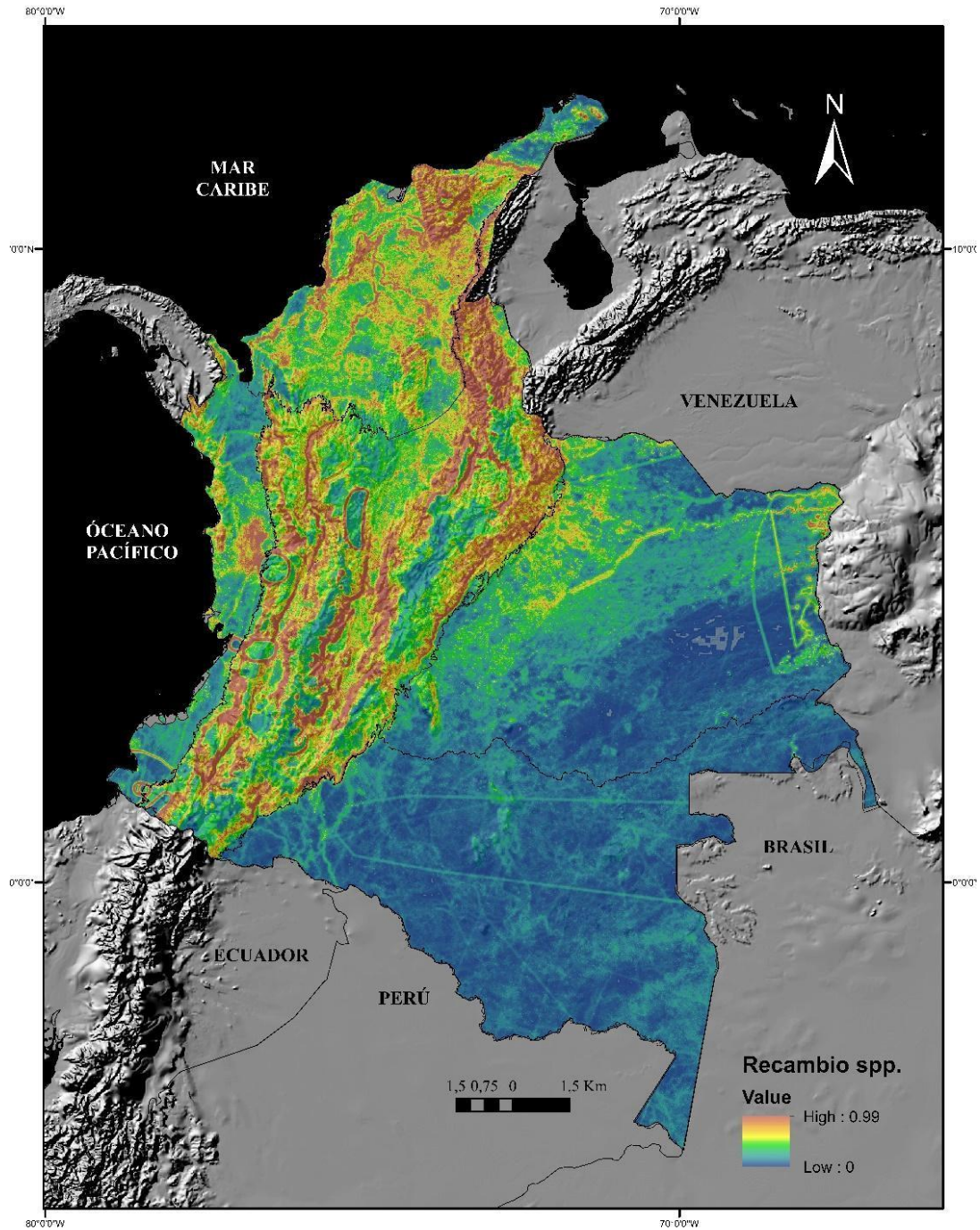


Figura 3. Distribución de la diversidad beta de murciélagos de Colombia.

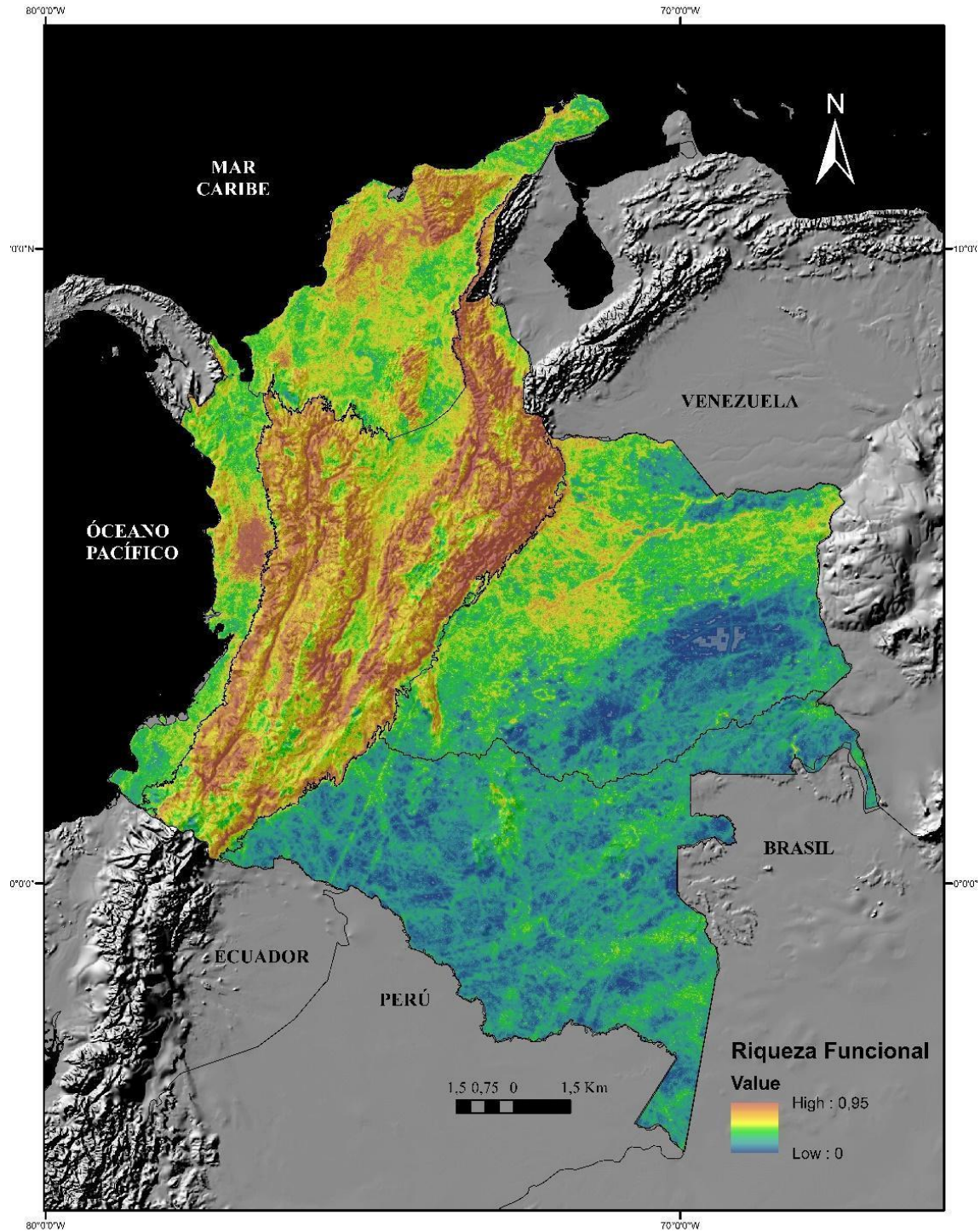


Figura 4. Distribución de la diversidad funcional de murciélagos de Colombia.

6.2 Relación de diversidades biológicas y predictores ambientales.

6.2.1 Correlación entre diversidades biológicas (α , β , DF).

El patrón espacial de correlación global de la riqueza de murciélagos en Colombia a partir de la prueba t modificada de Dutilleul, evidenció un ajuste lineal negativo y estadísticamente no significativo con la diversidad β ($r = -0.3907$; p -valor= 0.075), y con la DF ($r = -0.4592$; p -valor= 0.0691). Las Figuras 5 a y b, presentaron una dispersión de puntos lejanos de la recta, sugiriendo que los recambios en la composición de especies y grupos funcionales suceden independientemente del tamaño de la riqueza de murciélagos. En contraste los patrones de diversidad β y DF, reflejaron un ajuste lineal positivo y estadísticamente significativo ($r = 0.9326$; p -valor= 2.53E -06), indicando que los grupos funcionales incrementan proporcionalmente al recambio de especies (Figura 5 c).

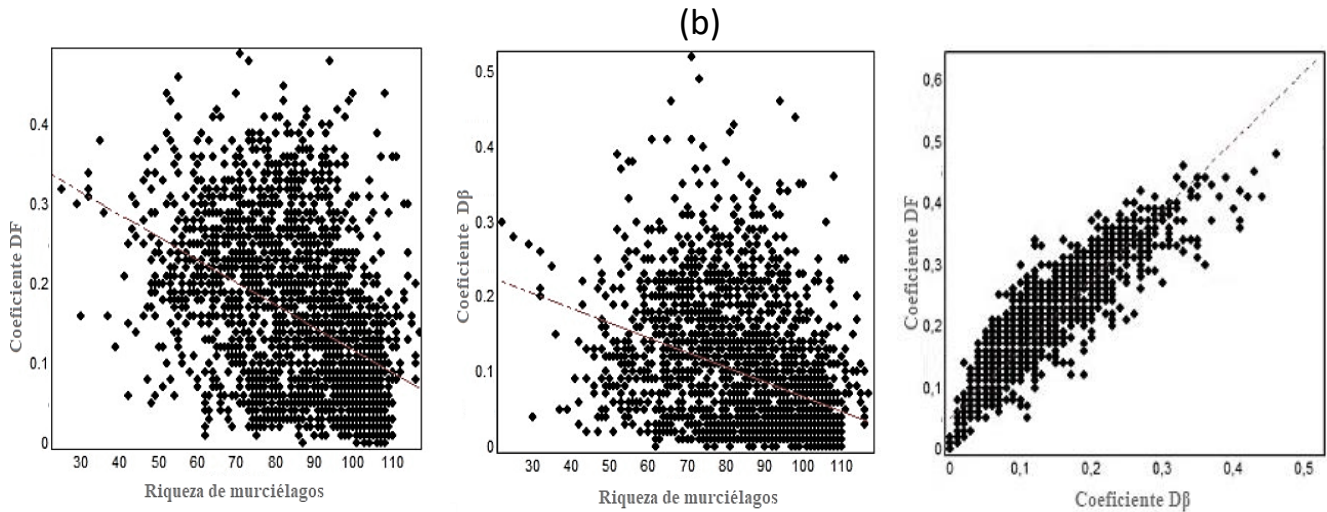


Figura 5. Relación general de las tres diversidades biológicas. (a) Correlación diversidad alfa y diversidad beta. (b) Correlación diversidad alfa y funcional. (c) Correlación diversidad beta y funcional

Los patrones de correlación espacial por regiones biogeográficas a partir del análisis de significancia r entre la riqueza de especies y la diversidad β y DF en las regiones del Caribe, Orinoquia y Amazonia dio como resultado un p -valor $>$ a 0.05 eliminando la evidencia de una correlación estadísticamente significativa entre estas diversidades (Tabla 4). Sin embargo, el análisis de correlación espacial, para las regiones del Pacífico y los Andes reveló una tendencia lineal significativa con un p -valor $<$ a 0.05. Particularmente en la región del Pacífico se observó un ajuste lineal negativo y en la región de los Andes un ajuste lineal positivo (Tabla 4). Teniendo en cuenta las diferencias en los ajustes lineales, el análisis de correlación sugiere que la

variación de la diversidad β y DF pueden estar afectadas por otros predictores y no necesariamente por la riqueza.

Adicionalmente, la correlación de los patrones de DF con respecto a la diversidad β en todas las regiones biogeográficas de Colombia mostraron una asociación positiva (p -valor < 0.05) (Tabla 4), corroborando que un alto recambio de especies afecta la presencia de una mayor riqueza de grupos funcionales.

Tabla 4. Relación de las diversidades biológicas (α , β y DF) de murciélagos en las cinco regiones biogeográficas de Colombia a partir de la prueba t modificada de Dutilleul. Se señalan con asterisco (*) las áreas que presentaron diferencias significativas ($p < 0.05$).

	Riqueza - Diversidad Beta				
	Caribe	Andes	Pacífico	Orinoquia	Amazonia
Corr.	-0.091	0,183	-0,378	-0,311	0,068
F-stat	0.008	0,034	0,167	0,106	0,005
df	75.126	921.001	111.271	24.031	87.988
p-value	0.4284	* 2.2E -08	*3.5E -05	0,123	0,524
	Riqueza - Diversidad Funcional				
	Caribe	Andes	Pacífico	Orinoquia	Amazonia
Corr.	-0.218	0.077	-0.425	-0.363	-0.005
F-stat	0.0497	0.00059	0.2206	0.1517	0.000026
df	563.546	6846.458	508.914	184.171	1111.382
p-value	0.0995	* 0.0441	* 0.0015	0.1115	0.9572
	Diversidad Beta - Diversidad Funcional				
	Caribe	Andes	Pacífico	Orinoquia	Amazonia
Corr.	0,669	0,713	0,679	0,814	0,814
F-stat	0,809	10.365	0,8575	19.638	19.614
df	753.015	538.083	34.888	257.995	752.965
p-value	* 2.73E -11	* 3.77E -85	* 3.90E -06	* 1.53 E-07	* 1.10E -179

6.2.2 Correlación entre diversidades biológicas y predictores ambientales.

La correlación de variables indicó que la elevación y la temperatura media en las regiones naturales de Colombia están fuertemente asociadas ($VIF > 10$) por lo tanto, los análisis de predictores ambientales se relacionaron con variables climáticas, eliminando la variable topográfica por tener el valor más alto de

inflación (VIF de Elevación = 13.34). De manera general los resultados indicaron que la temperatura media es la dimensión climática que mejor explica la elevación.

Los principales predictores de la diversidad α para los murciélagos fueron la temperatura media y la estacionalidad en la temperatura (Tabla 5). Los modelos con la precipitación anual y la estacionalidad en la precipitación tuvieron influencias menores sobre esta diversidad, pero en su conjunto los modelos de regresión de diversidad α revelaron mayores ajustes de R^2 con los valores de AICc más bajos con respecto a los otros modelos de diversidad biológica (Tabla 5).

Los mejores predictores de la diversidad β fueron la estacionalidad en la temperatura y la estacionalidad en la precipitación (Tabla 5). La precipitación anual reflejó una menor contribución y la temperatura media parece tener la menor influencia en el recambio de composición de especies (Tabla 5).

Los resultados para los patrones de variación de DF de murciélagos en Colombia sugieren que la estacionalidad en la temperatura y la variación de la precipitación anual son las dimensiones que mejor explican esta diversidad (Tabla 5) y la temperatura media y la precipitación estacional indicaron una menor contribución en los cambios de grupos funcionales.

Tabla 5. Análisis de regresión parcial de las diversidades biológicas (α , β , DF) y los predictores ambientales sobre la distribución de murciélagos en Colombia. Todas las regresiones espaciales fueron significativas con p-valor < 0.05. Se señala con asterisco (*) las variables que mejor explican la variación de la diversidad biológica (> R^2 ajustado).

<i>Predictores</i>	Diversidad Alfa			Diversidad Beta			Diversidad Funcional		
	R^2 aju	F	AICc	R^2 aju	F	AICc	R^2 aju	F	AICc
Modelo global.	0,74	116.844	15.482,97	0,54	50.125	-6.599	0,65	84.10	-6.610,2
Temperatura media.	* 0,81	1.921,9	15.748,98	0,55	10,41	-6.456	0,68	40.03	-6.420,8
Estacionalidad en la temperatura.	0,77	95,26	16.139,91	* 0,56	45,29	-6.510	* 0,70	85.67	-6.526,4
Precipitación media.	0,76	98,7	16.205,18	0,55	176,17	-6.507	0,69	98.42	-6.515,2
Estacionalidad en la precipitación.	0,75	30,91	16.362,56	0,56	135,84	-6.517	0,68	95.15	-6.421,6

Según el análisis de regresión parcial en los tres escenarios de diversidad biológica, la temperatura se constituyó como el principal predictor de variación de la diversidad. En el caso de diversidad α , ésta mostró una correlación positiva y significativa con la temperatura media y con la estacionalidad en la temperatura (Figuras 6 a y b). En contraste la diversidad β y DF revelaron correlaciones negativas, pero no significativas, con la estacionalidad en la temperatura (Figuras 6 c y e). y correlaciones no significativas con los segundos predictores más importantes (Figuras 6 d y f).

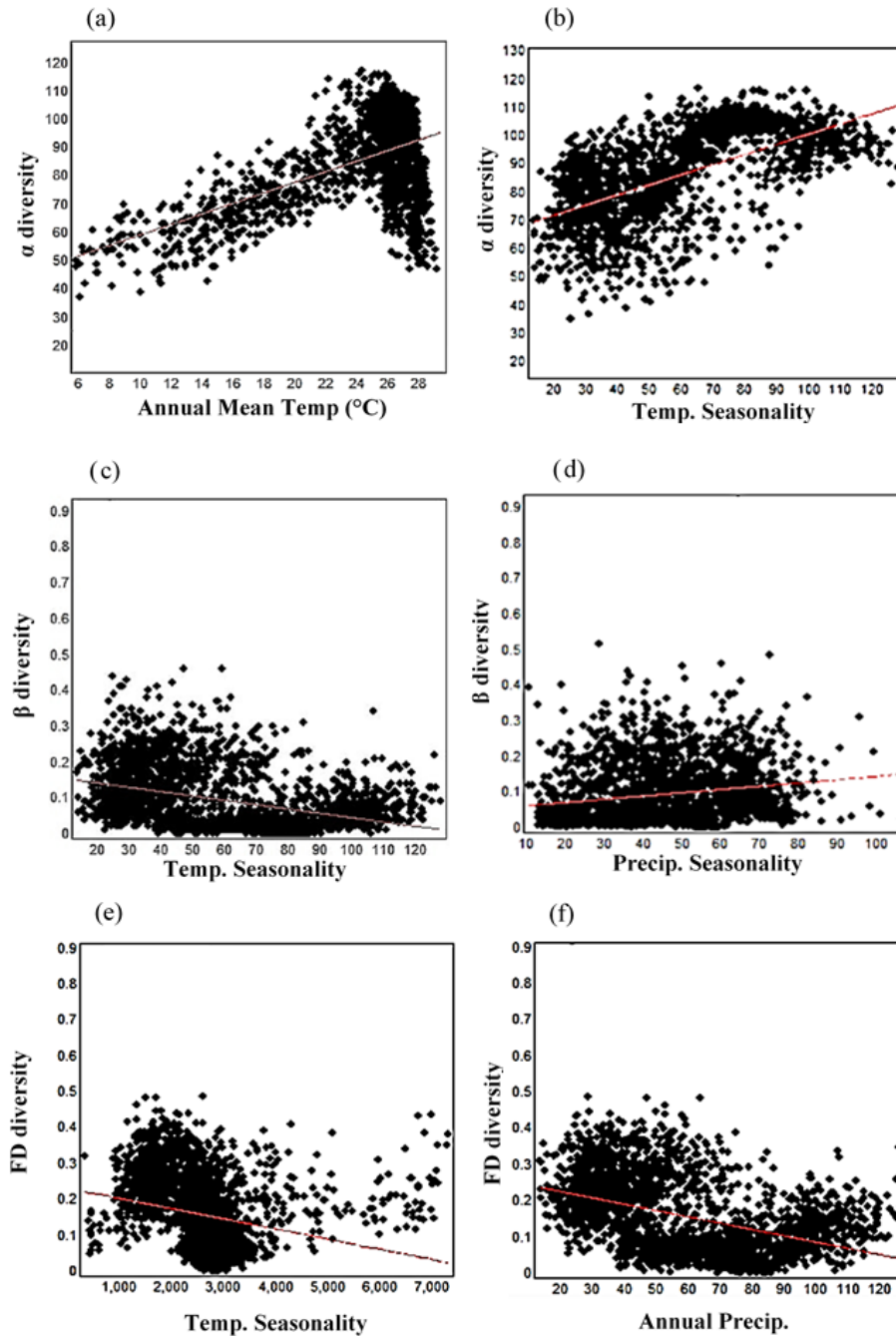


Figura 6. Correlación de la diversidad biológica de murciélagos y los principales predictores ambientales a partir de la prueba Modified t- Test (Dutilleul, 1993). (a): $r = 0.502$ p-value 0.0018; (b): $r = 0.5561$ p-value 0.0252; (c): $r = -0.3583$ p-value 0.1605; (d) $r = 0.189$ p-value 0.503; (e): $r = -0.432$ p-value 0.142; (f) $r = -0.2495$ p-value 0.0923.

6.3 Representatividad de la diversidad biológica en el SINAP Colombia.

De acuerdo con la superposición de las 50 áreas continentales protegidas de Colombia y la diversidad biológica de murciélagos, 128.786,7 km² hacen parte de las zonas protectoras del país. En términos generales la región que presentó mayor extensión de áreas protegidas fue la región de la Amazonia con 72.028 km² (siete áreas protegidas), seguida de las regiones Andina con 27.198 km² (28 áreas), Orinoquia con 22.349 km² (cuatro áreas protegidas), Caribe con 5.149 km² (ocho áreas protegidas), y la región del Pacífico con 2.063 km² (tres áreas protegidas) (Figura 7; Tabla 6).

Teniendo en cuenta la riqueza absoluta de especies, la representatividad de riqueza de murciélagos en el Sistema Nacional de Áreas Protegidas en Colombia fue mayor al 45 %. El mayor número de riqueza de especies estuvo mejor representado en las áreas protegidas asociadas a las regiones de los Andes (57.9 %), la Orinoquia (56.9 %), y la región del Pacífico (51.8 %). Las áreas protegidas con menor representatividad de especies fueron las regiones de la Amazonia (47.1 %) y Caribe (45.6 %) (Tabla 7).

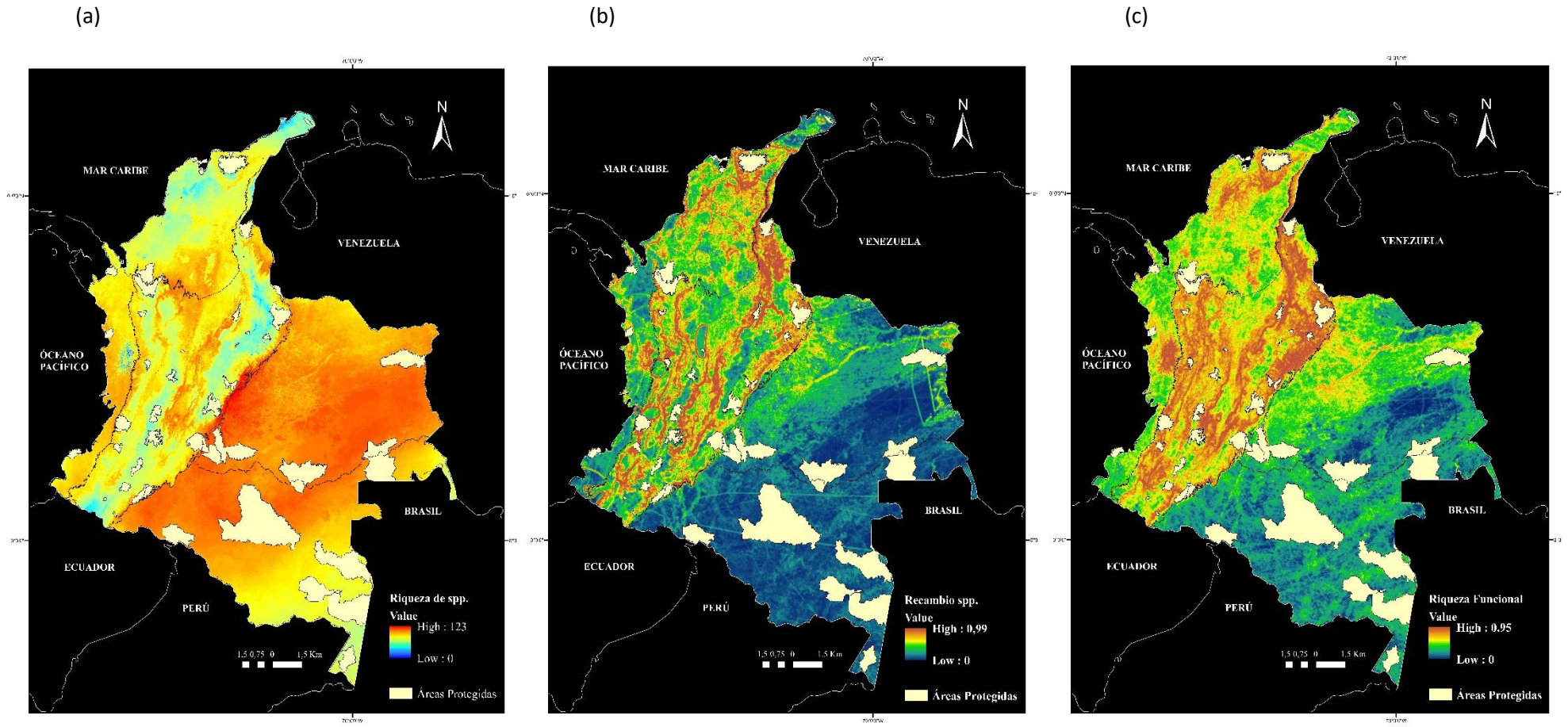


Figura 7. Áreas continentales protegidas de Colombia y distribución de las diversidades biológicas: a) Diversidad alfa; b) Diversidad beta y c) Diversidad funcional de murciélagos en Colombia.

Teniendo en cuenta los tamaños de las áreas protegidas, se observó que en la región de los Andes, Caribe y Pacífico se asocian las áreas de menor tamaño, con respecto a las áreas presentes en las regiones de la Amazonia y Orinoquia (Figura 7). Los resultados indicaron que algunas áreas de la región de los Andes como: el Área Natural Única Los Estoraques y el Santuario de Flora y Fauna Otún Quimbaya y de la región del Caribe como: el Santuario de Flora y Fauna Los Colorados y el Santuario de Flora y Fauna El Corchal “El Mono Hernández”, pese a que presentan reducidos tamaños de área, en su interior incorporan un importante número de especies representados en una alta riqueza relativa de murciélagos. En estas áreas se concentró entre 61 y 74 especies sugiriendo para estas localidades una alta probabilidad de encuentro de murciélagos (Tabla 6), no obstante, se observó que otras zonas con mayor tamaño de área, pero que no superan los 1.000km² representaron más del 50% de la riqueza de murciélagos de Colombia. Particularmente en los Parques Nacionales Naturales (PNN) Serranía de los Yariguíes y Chingaza de la región de los Andes son áreas donde se concentró un elevado número de especies (110 a 113) al igual que en el PNN Utría (101 spp) de la región del Pacífico. Otras áreas de la región de la Orinoquia y Amazonia que superan los 2.500 km² alberga un importante número de especies de murciélagos, dado que en términos absolutos en algunas de estas zonas protegidas se concentró más del 50 % de la riqueza absoluta de murciélagos reportados para el país (Tabla 6). Por otra parte, se evidenció que, si bien la riqueza absoluta de las especies de murciélagos puede tener una representación importante dentro del SINAP Colombia, la diversidad β y la DF están pobremente representadas (Figura 6), dado que un mayor recambio de especies y grupos funcionales suceden al interior de las regiones del Caribe y del Pacífico (Figuras 3 y 4).

Tabla 6. Áreas Protegidas de Colombia presentes en cada una de las Regiones Naturales de Colombia, de acuerdo con información del RUNAP (2020). Abreviaturas: **PNN:** Parque Natural Nacional; **SF:** Santuario de Flora; **SFF:** Santuario de Flora y Fauna; **ANU:** Área Natural Única; **RNN:** Reserva Nacional Natural; **Supf:** superficie de área en Km² presente en cada área protegida; **No. de especies registradas:** especies de murciélagos encontrada en cada área protegida y al final de cada Región Natural se documenta el promedio de especies presente.

Categoría	Supf (km ²)	No. especies registradas	Riqueza Relativa
REGIÓN CARIBE			
PNN Macuira	250.0	60	0.24
SFF Los Flamencos	70.0	77	1.10
PNN Sierra Nevada de Santa Marta	3830.0	89	0.02
PNN Tayrona*	120.0	84	0.70
Vía Parque Isla de Salamanca	562.0	75	0.13
SFF Ciénaga Grande de Santa Marta	268.1	72	0.27
SFF El Corchal “El Mono Hernández”	38.5	61	1.58
SFF Los Colorados	10.0	66	6.60

	Σ 5.148,6	\bar{x} 73	
REGIÓN PACÍFICO			
PNN Sanquianga	800.0	87	0.11
PNN Utría	543.0	101	0.19
PNN Los Katios	720.0	90	0.13
	Σ 2.063,0	\bar{x} 93	
REGIÓN ANDINA			
PNN Paramillo	4600.0	100	0.02
PNN El Cocuy	3060.0	102	0.03
PNN Pisba	450.0	73	0.16
PNN Catatumbo - Bari	1581.3	100	0.06
ANU Los Estoraques	6.4	72	11.24
PNN Tamá	480.0	95	0.20
PNN Serranía de los Yariguíes	590.6	110	0.19
SFF Guanenta Alto Río Foncé	104.3	60	0.58
SFF Iguaque	67.5	65	0.96
SFF Otún Quimbaya	4.9	74	15.13
PNN Los Nevados	380.0	70	0.18
PNN Las orquídeas	320.0	90	0.28
PNN Farallones de Cali	1500.0	104	0.07
PNN Munchique	440.0	94	0.21
SFF Galeras	76.2	60	0.79
PNN Puracé	830.0	70	0.08
PNN Cueva de los Guacharos	90.0	77	0.86
PNN Nevado del Huila	1580.0	68	0.04
PNN Las Hermosas Gloria Valencia de Castaño	1250.0	71	0.06
PNN Tatama	519.0	89	0.17
PNN Complejo Volcanico Doña Juana – Cascabel	660.0	80	0.12
PNN Selva de Florencia	100.2	89	0.89
PNN Sumapaz	1540.0	113	0.07
PNN Chingaza	766.0	113	0.15
PNN Cordillera de Los Picachos	4447.4	111	0.02
PNN Serrania de los Churumbelos	971.9	102	0.10
PNN Alto Fragua – Indi Wasi	680.0	100	0.15
SF Plantas Medicinales Orito Ingi Ande	102.0	96	0.94
	Σ 27.197,7	\bar{x} 87	
REGIÓN ORINOQUIA			

PNN El Tuparro	5480.0	108	0.02
RNN Nukak	8550.0	111	0.01
PNN Sierra de la Macarena	6300.0	89	0.01
PNN Tinigua	2018.8	111	0.05
	Σ 22.348,8	\bar{x} 105	
REGIÓN AMAZONÍA			
PNN Cahuinarí	5755.0	83	0.01
RNN Puinawai	10925.0	110	0.01
PNN Serranía de Chiribiquete	27634.0	113	0.00
PNN La Paya	4220.0	102	0.02
PNN Yaigojé Apaporis	10560.2	87	0.01
PNN Río Puré	9998.8	77	0.01
PNN Amacayacu	2935.0	71	0.02
	Σ 72.028,0	\bar{x} 92	

PNN Tayrona* Se tomó en cuenta sólo el área continental.

7. DISCUSIÓN

7.1 Distribución espacial de la diversidad biológica de murciélagos en Colombia.

El mayor número de murciélagos asociados a la región de los Andes corrobora que la complejidad ambiental favorece la presencia de un alto número de especies. Los estudios reportados para los grupos de mamíferos en general (Badgley, 2010) y para los taxones más diversos de mamíferos como los roedores Cricetidae (Maestri y Patterson, 2016) y murciélagos Phyllostomidae (Mantilla et al., 2009) reconocen a los Andes como el área con mayor concentración de especies por la presencia de cadenas montañosas derivada de una complejidad topográfica y climática. Estas características del relieve establecen barreras para la dispersión de especies, y aísla poblaciones, lo que potencialmente contribuye a los eventos de especiación o extinción de organismos (Badgley, 2010). De acuerdo con Mantilla et al. (2009) la formación de la región de los Andes en Colombia ha generado una barrera eficaz para el aislamiento de poblaciones naturales en las vertientes oriental y occidental, alterando el reclutamiento de especies con distintos sistemas de dispersión y también ha proporcionado una fuente de innumerables oportunidades de nichos para los murciélagos.

El análisis de riqueza de murciélagos en la región de la Orinoquia no fue similar al reportado en murciélagos Phyllostomidae de Colombia (Mantilla et al., 2009), sin embargo, los patrones de distribución registrados para los mamíferos de la Orinoquia (Ferrer et al., 2009), incluyen el corredor Guayana-Amazonas como el área más diversa de la región, caracterizándose principalmente por terrazas que van de

los 200 a los 500 msnm (Ferrer et al., 2009). Particularmente, la región de la Orinoquia en Colombia no se encuentra incorporada a una complejidad topográfica, sin embargo, se caracteriza por tener localidades de tierras bajas con temperaturas que oscilan entre los 18° y 36°C (Rangel, 2015) lo que representan condiciones ambientales de zonas bajas donde la diversidad de murciélagos es alta (Mantilla et al., 2009; Mantilla et al., 2014; Suárez-Castro et al., 2021). En el presente estudio, pese a que no se contempló la Guyana-Amazonas como unidad biogeográfica, una alta riqueza de murciélagos hacia este corredor sugiere tener importantes coincidencias. Por lo tanto, se presume que una elevada diversidad de murciélagos en la región de la Orinoquia puede obedecer a dos factores principales, el primero relacionado con áreas de bajas elevaciones y altas temperaturas, y un segundo factor estaría relacionado con la formación de corredores biológicos generados principalmente con la región de la Amazonia. Adicionalmente, los análisis de este estudio sugieren que las regiones de la Orinoquia y la Amazonia forman una sola unidad geográfica, resultando en una similitud de ensamblajes de murciélagos entre estos sitios, derivada principalmente de una autocorrelación espacial, que se constituyen como un contribuyente importante para la dinámica espacial del área como ha sido documentado en otros estudios de mamíferos para subregión guyanesa (Ferrer et al., 2009) y la Amazonia de Brasil (Simmons et al., 2000; Tavares et al., 2017).

El mayor recambio de especies y de diversidad funcional coincidieron en áreas donde existe mayor heterogeneidad ambiental típicamente asociada con intervalos de elevación. Patterson et al. (2005) manifestaron que las áreas con mayor complejidad topográfica predicen la mayor parte de la variación en la densidad de especies y la estructura ecológica de los mamíferos como ha sido evidenciado en América del Norte. Así mismo se ha documentado que los mamíferos sudamericanos han demostrado un fuerte gradiente longitudinal siendo sus recambios más evidentes a lo largo de la complejidad de los Andes que la cuenca del Amazonas en la misma latitud (Badgley, 2010; Patterson, et al., 2005).

Esto coincide con los resultados del presente estudio donde las áreas localizadas en la región del Pacífico y la región del Caribe presentaron el mayor recambio de especies y diversidad funcional. Particularmente los patrones de diversidad de la región del Pacífico reflejaron mayores recambios hacia el centro y norte de la región donde coinciden las áreas que tienen mayor complejidad ambiental como la Serranías del Darién y Baudó, y las estribaciones de la cordillera Occidental (Guzmán et al., 2014), constituyéndose esta última como áreas de transición o ecotonos. Adicionalmente, en el Pacífico se ha registrado que existe un gradiente de precipitación muy definido en dirección sur (Guzmán et al., 2014). Este régimen de precipitación coincidió con los altos recambios de composición de especies, y grupos funcionales observados en la porción noroccidental y centro del Chocó-Darién y la disminución gradual hacia las zonas de menor precipitación, en localidades del sur del Pacífico.

En el Caribe los altos índices de recambio de especies y diversidad funcional también coincidieron con las áreas más heterogéneas asociadas principalmente a la Sierra Nevada de Santa Marta, Serranía de la

Macuira, Montes de María y zonas de transición hacia la porción más septentrional y oriental de la región de los Andes. De acuerdo con Rangel (2015), el Caribe es una región que posee numerosos macizos, serranías y un mosaico de climas, que han significado la profusión de catorce (14) unidades climáticas, desde los bosques desérticos del Alta Guajira, hasta las zonas muy húmedas del sur del departamento de Córdoba. Esta heterogeneidad ambiental ha contribuido a la formación de múltiples oportunidades de nicho lo cual deriva en una composición única de especies, y una mayor diversidad funcional como lo sugerido en este estudio.

7.2 Relación de diversidades biológicas y predictores ambientales.

Correlación de diversidades. - Desde un enfoque ecológico, la correlación entre la diversidad taxonómica y la diversidad funcional determinan la forma en la que se relacionan la riqueza y el funcionamiento de los ecosistemas (Bellwood et al., 2006; Cadotte et al., 2009). Por ello, la diversidad funcional ha sido propuesta como la clave para entender la relación entre la diversidad, la estructura de las comunidades y el funcionamiento de los ecosistemas (Díaz y Cabido, 2001; Naeem y Wrigth, 2003). En este estudio el patrón de diversidad global indicó que no existe una correlación significativa entre la riqueza de murciélagos con la diversidad β y con la diversidad DF. Se ha documentado que, si la riqueza de especies no afecta principalmente la diversidad funcional, las especies se constituyen como organismos funcionalmente redundantes, dado que una modificación de la riqueza no afectaría el funcionamiento de los ecosistemas (Cadotte et al., 2009; Córdova y Zambrano, 2015). Esto resultó particularmente cierto en los análisis de correlaciones de diversidades discriminados para las regiones de la Orinoquia, Amazonia y Caribe quienes no reflejaron ninguna correlación significativa (Tabla 4). Sin embargo, el principio de presencia de especies redundantes (Córdova y Zambrano, 2015; Mouchet, Villéger, Mason y Mouillot, 2010), no se cumplió para las regiones del Pacífico y los Andes, puesto que los análisis de correlación indicaron para ambas regiones diferencias estadísticamente significativas. La asociación de riqueza y diversidades en la región de los Andes mostró una correlación positiva, sugiriendo que el aumento de la riqueza de murciélagos hacia algunas localidades de la región puede favorecer un mayor recambio de especies y grupos funcionales, como se ha observado en otros grupos de vertebrados (Flynn et al., 2009; Gómez-Ortiz y Moreno, 2017; Mouchet, Villéger, Mason y Mouillot, 2010). Empero los análisis de correlación para la región del Pacífico expresaron una tendencia inversa, y teniendo en cuenta que en esta región se presentó el índice más elevado de DF los datos sugieren que esta región alberga una composición única de especies, como lo sugerido en los estudios de Asprilla-Aguilar et al. (2016), quienes mencionan que las especies *Balantiopteryx infulsa*, *Choeroniscus periosus*, *Platyrrhinus chocoensis*, *P. ismaeli*, y *Vampyressa melissa* presentan los rangos geográficos o área de ocurrencia más pequeños (<20.000 km²) de la región. Adicionalmente afirman que

estos estrechos rangos de distribución y la creciente reducción de su hábitat hacen que se encuentren dentro de las categorías de amenaza (vulnerable - VU) nacional e internacional (IUCN) (Asprilla-Aguilar, Jiménez-Ortega y Mantilla-Meluk, 2016)

Teniendo en cuenta lo anterior, los análisis de correlación de diversidades por regiones no revelaron una sola tendencia, por lo tanto, de acuerdo con los parámetros establecidos por Scherer (2005) y Flynn et al. (2009), el efecto de correlación de la diversidad biológica de las especies dependerá del contexto, evidenciando que los patrones de distribución de la diversidad biológica poseen historias de arreglos particulares, como se ha demostrado en estudios de murciélagos (Aguirre et al., 2016) y otros vertebrados (Villéger et al., 2010). Se ha manifestado también que la diversidad funcional en las comunidades no tiene necesariamente una relación directa con la diversidad taxonómica y sus arreglos pueden estar mejor determinados por la influencia de factores ambientales (Córdova y Zambrano, 2015; Morin, 2011).

Predeictores ambientales. - Los modelos de regresión lineal evidenciaron que el conjunto de variables climáticas se establece como predictores determinantes en la variación de la diversidad biológica (Modelo global $> R^2$), como ha sido relacionado en otros estudios de mamíferos (Maestri y Patterson, 2016). No obstante, el coeficiente de ajuste (R^2) en análisis univariados, sugieren que los patrones de diversidad α de murciélagos en las regiones naturales de Colombia están mejor explicados por la variación de la temperatura media y los patrones de diversidad β y DF están mejor explicados por la estacionalidad en la temperatura.

Los análisis sugieren que la energía juega un papel fundamental en los patrones de distribución de la diversidad biológica de murciélagos como ha sido documentado en otros estudios (Alves et al., 2017), siendo la correlación espacial para la riqueza de especies consistentemente positiva y significativa con la temperatura media anual. Los datos corroboran que áreas con baja elevación y temperaturas especialmente entre los 22 y 26°C poseen el mayor número de especies de murciélagos y áreas con temperaturas entre los 6 y 15°C albergan una menor riqueza de especies (Figura 6 a), tal como ha sido desmostrad en estudios previos (Arias-Aguilar, Chacón-Madrigal, LaVal, Rodríguez-Herrera, 2020; Müller et al., 2012; Piksa, Bogdanowicz y Tereba, 2011). Adicionalmnete, la correlación de estas variables sugiere también que las localidades que superan una temperatura media anual mayor a los 28°C, disminuye drásticamente la riqueza, lo cual resultó particularmente cierto para las áreas xerofíticas de la Guajira en la región del Caribe.

Los modelos de regresión lineal para el análisis de diversidad β evidenciaron que las variables de estacionalidad en la temperatura y precipitación explican mejor los recambios de composición de murciélagos en Colombia. Estos análisis concuerdan con estudios donde se señala que la fenología de los animales está determinada por la estacionalidad climática promoviendo cambios en la abundancia de recursos alimenticios (Marques et al., 2004; Morellato et al., 2000). Así mismo, se ha documentado que a medida que las condiciones climáticas fluctúan a diferentes escalas espacio temporales las especies pueden

adaptarse o desplazarse hacia otros sitios, buscando condiciones ambientales favorables para el desarrollo de su ciclo de vida (Ferreira-García, Saldaña-Vázquez y Schondube, 2018). Adicionalmente, Stevens et al. (2013) manifiesta que la variación estacional en la precipitación crea diferencias en los esfuerzos reproductivos de murciélagos, lo cual favorece el aislamiento reproductivo y aumentan las tasas de especiación. Por otro lado, si bien la estacionalidad climática evidenció un rol determinante en el recambio de especies, similar a lo encontrado en otros estudios (Maestri y Patterson, 2016 Stevens et al., 2013), los análisis de correlación de variables distintamente con la estacionalidad de la temperatura evidenciaron una asociación negativa pero no significativa (Figure 6 c). Es posible que en algunas localidades donde suceden altos recambios de especies como en las regiones del Caribe, Pacífico y Andes estén influenciadas fuertemente por la estacionalidad climática, pero esto sucede en extensiones espaciales pequeñas.

Los análisis de DF fueron similares a la diversidad β , siendo la estacionalidad de la temperatura el predictor más influyente en el recambio funcional seguido de la Precipitación Anual. Es probable que la diferencia en la estructura trófica de la comunidad de murciélagos en las regiones naturales de Colombia sean consecuencia de la variabilidad en la temperatura y de los regímenes de precipitación distintos que las caracterizan, dado que estos estarían modulando principalmente la disponibilidad de recursos (Alves et al., 2017). En ecosistemas neotropicales la temperatura ambiental y la precipitación influyen en la composición de ensamblajes de murciélagos, se ha documentado que la fenología de los ensamblajes de especies más generalistas (omnívoras) no son afectados por una estacionalidad climática (Alves et al., 2017; Ferreira-García, Saldaña-Vázquez y Schondube, 2018). Por su parte, los ensamblajes con dietas más especializadas muestran patrones reproductivos asociados a la estacionalidad debido a que siguen rutas de recursos vegetales y animales influenciados principalmente por el aumento de temperatura y humedad (Durant et al., 2013; Ferreira-García, Saldaña-Vázquez y Schondube, 2018).

En consecuencia, se prevé que las localidades de las regiones de la Orinoquia y Amazonia pueden estar conformadas por especies más generalistas e independientes de la estacionalidad climática y las regiones del Pacífico, Caribe y Andes por especies más especialistas e influenciadas por condiciones de menor variación en la estacionalidad de la temperatura. Adicionalmente los análisis de correlación indicaron una asociación negativa con la precipitación anual sugiriendo que algunas localidades menos húmedas tendrían más riqueza funcional (Figure 6 f). No obstante, la correlación de estas variables no fue significativa lo que explica que, en localidades muy húmedas como las presentes en la región del Pacífico, favorezcan una mayor riqueza de gremios funcionales. Por ejemplo, los modelos de distribución de DF registrados en el centro de la región del Pacífico revelaron que el índice más elevado de recambio, coincide con el área de mayor precipitación del país denominada: La Pacurita. Esta área se encuentra ubicada en la zona Chocó-Central e inmersa en el corredor de conservación de la Ecorregión Terrestre Prioritaria (ETP) de Tumbes-Chocó-Magdalena, y catalogada mundialmente como una de las áreas biológicamente más

biodiversas (CEPF, 2002). Así mismo, se la ha reconocido como un área de endemismos de murciélagos (*Rhinophylla alethina*, *Choeroniscus periosus* y *Lionycteris spurrelli*), razón por la cual es catalogada como un *hotspots* de biodiversidad y como un AICOM para la protección de murciélagos amenazados en Colombia (Asprilla-Aguilar, Jiménez-Ortega, y Mantilla-Meluk (2016).

7.3 Representatividad de la diversidad biológica en el SINAP Colombia.

La diversidad α fue la diversidad biológica que mejor representatividad tuvo en el SINAP Colombia, alcanzando un 63% de representación total en las Áreas Protegidas continentales del territorio colombiano. Las regiones que mejor aportaron fueron los Andes, y la Orinoquia que coincide con las regiones que encierran las áreas con mayor riqueza potencial de murciélagos del país, seguida del Pacífico (Figura 2). Colombia en general se ajusta a los parámetros establecidos por AICOMs y SICOMs donde se afirma que es necesario establecer Áreas Prioritarias de Conservación para asegurar la protección de los murciélagos en un territorio determinado, particularmente bajo los criterios 1 y 3 (RELCOM, 2011).

En este estudio no se discriminó las especies de murciélagos asociadas a cada una de las regiones, pero se prevé que cada región aportó más del 45 % de la composición de especies registradas para el país (Tabla 6), por lo tanto, se sugiere que una importante riqueza de especies independiente de su estado de conservación estaría representada, cumpliendo el **criterio (3)** donde se menciona que: “*El área contiene una gran riqueza de especies, independientemente de su nivel de amenaza*” (RELCOM, 2011).

Los datos también se ajustaron al **criterio (1)** donde se establece que: “*El área contiene especies de preocupación de conservación nacional o regional*” (RELCOM, 2011); para dar cumplimiento a este criterio se resalta la representatividad que tuvieron las especies endémicas registradas en Colombia (Ramírez et al., 2020). Los análisis de este estudio revelaron que los modelos de distribución potencial de cuatro especies endémicas se encuentran dentro de las Áreas Protegidas de Colombia (Figura 8). De acuerdo con Ramírez et al. (2020), la mayoría de las especies endémicas son de las regiones andina e interandina del país y a nivel nacional, no están registradas bajo ninguna categoría de amenazada, sin embargo, al menos una especie (*Lonchorhina marinkellei*) está considerada como Vulnerable (VU) y una (*Saccopteryx antioquiensis*) En Peligro (EN) por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza - UICN.

De otro lado, la superposición de los modelos de distribución potencial de tres especies endémicas (*Anoura cadenai*, *Anoura carishina* y *Vampyressa sinchi*) y Áreas Protegidas indicaron que las especies se encuentran ampliamente distribuidas sobre estas áreas abarcando las tres cordilleras de la región Andina. Adicionalmente, la distribución de una especie endémica (*Lonchorhina marinkellei*) de la región de la Orinoquia - Amazonia también reflejó una importante representatividad (Figura 8). Teniendo en cuenta las localidades de distribución, los resultados de este estudio están en consonancia con lo propuesto por

Ramírez et al. (2020), quienes mencionaron que los bosques montanos podrían ser un ecosistema privilegiado para analizar la ecología de murciélagos endémicos del país, de forma complementaria otras localidades del SINAP Colombia y que albergan especies endémicas, se constituyen como zonas importantes para desarrollar estrategias de conservación.

La diversidad β y la DF reflejaron una baja representatividad en el SINAP Colombial, particularmente en áreas de las regiones del Caribe y del Pacífico las cuales contienen pocas áreas continentales protegidas, y tamaños que no superan los 4.000 km², en las figuras (6 b y c) es posible apreciar que las zonas con alto recambios de composición de especies y grupos funcionales tienen baja representatividad, evidenciando que algunas especies y grupos funcionales únicos presentes en estas regiones quedan por fuera del sistema de protección de áreas.

Los análisis de este estudio demuestran también que los ecosistemas con mayor diversidad β y DF de murciélagos respaldan las evidencias de que las estribaciones Andinas, el Pacífico y el Caribe representan zonas importantes para la diversidad de murciélagos, como ha sido sugerido en otros trabajos (Suárez-Castro et al., 2021), constituyéndose algunas áreas con **elementos subrogados** fundamentales para la conservación, en el entendido que la identificación de estos permiten representar la biodiversidad en su totalidad y facilitan que el concepto de diversidad se vuelva operativo para la planificación sistemática (Margules y Sarkar, 2009).

Margules y Sarkar (2009) afirmaron que los subrogados verdaderos pueden usarse de manera concurrente para maximizar la probabilidad de representar la biodiversidad general, por ello, los resultados de este análisis, sugieren la necesidad de generar medidas alternativas, que permitan tener estrategias complementarias para la conservación de grupos de especies que están jugando un rol ecosistémico. Para ello, hay que tener en cuenta especialmente la distribución de los gremios funcionales y las tasas de recambio que suceden en las diferentes Regiones Naturales de Colombia, porque estas se constituyen como especies únicas y de distribución restringida.

Finalmente teniendo en cuenta que existen constantemente promotores de cambios en los ecosistemas como altas tasas de deforestación (Cabrera et al., 2011; FAO, 2010; Nieves-Solarte y Ruíz-Fajardo, 2021), expansión de la frontera agropecuaria, intensificación de los procesos extractivistas y procesos de urbanización (Escobar y Martínez, 2014; Nieves-Solarte y Ruíz-Fajardo, 2021), se sugiere que la diversidad biológica de murciélagos se considere para desarrollar planes de conservación locales y nacionales. Así mismo, se sugiere que los sistemas de protección de áreas en Colombia avancen bajo los métodos iterativos de conservación, sobre todo, bajo los principios de complementariedad e irremplazabilidad (Suárez-Mota y Téllez-Valdés, 2014).

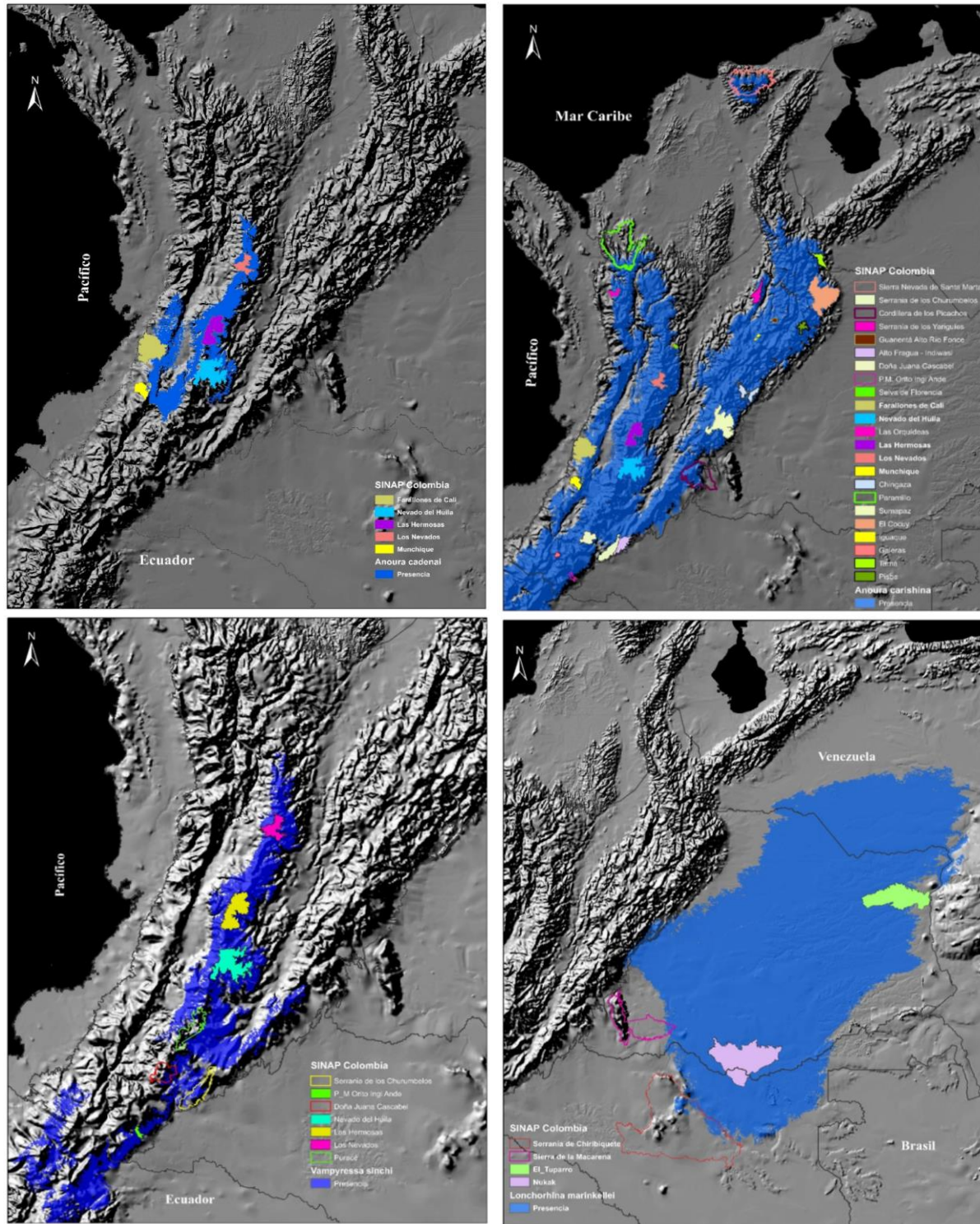


Figura 8. Superposición de mapas de distribución potencial de murciélagos endémicos de Colombia (Ramírez-Chaves et al., 2020) y Áreas Protegidas de Colombia.

CONCLUSIONES

El análisis de riqueza de especies en este estudio se apoyó en la hipótesis de energía la cual predice que las localidades con temperaturas bajas poseen el menor número de especies y localidades con temperaturas altas poseen la mayor riqueza de murciélagos. No obstante, la riqueza disminuye drásticamente en unidades xerofíticas con temperaturas mayores a los 28°C.

En este estudio la región de la Orinoquia y Amazonia se establecieron como una sola unidad geográfica conformando un corredor biológico que alberga la mayor riqueza de murciélagos de Colombia. Así mismo, las especies asociadas a estas unidades no evidenciaron influencias de la estacionalidad en la temperatura previendo que su composición está conformada principalmente por especies generalistas.

La mayor diversidad β se estableció en las regiones del Caribe, Pacífico y Andes de Colombia. Los análisis sugieren que los ensamblajes de murciélagos en estas áreas están influenciados principalmente por dos factores no excluyentes: (1) la presencia de gradientes ambientales que influye en la conformación de ecosistemas heterogéneos derivando en una mayor oferta de oportunidades de nichos para las especies y (2) una baja variación en la estacionalidad climática que garantiza la constante oferta de recursos y permite albergar una composición de especies únicas y especialistas.

Las regiones del Pacífico, Caribe y Andes presentaron la mayor DF. Los análisis de este estudio sugieren que el recambio funcional en estas áreas está influenciado principalmente por tres factores no excluyentes: (1) las áreas que presentan mayor heterogeneidad ambiental derivan en una composición trófica diversa; (2) las áreas con menor variación en la estacionalidad en la temperatura garantizan una oferta constante de alimentos y por lo tanto, el establecimiento de áreas con composiciones tróficas únicas y (3) la precipitación afecta la disponibilidad de recursos albergando a escalas espaciales pequeños grupos tróficos diferentes, evidenciados principalmente en el centro de la región del Pacífico.

La riqueza de especies o diversidad α tuvo una representatividad superior al 60 % en el SINAP Colombia, siendo las regiones de los Andes y la Orinoquia las que mejor contribución tuvieron. Adicionalmente las especies de murciélagos endémicas registradas para el país tuvieron una alta representatividad en estas regiones.

La diversidad β y la DF tuvieron una baja representatividad en el SINAP Colombia. La región del Caribe y el Pacífico fueron las regiones con mayores coeficientes de recambio de especies y grupos funcionales, pero presentaron el menor número y tamaño de Áreas Protegidas.

REFERENCIAS

- Adams, J. (2010). *Species richness: patterns in the diversity of life*. Springer Science y Business Media.
- Aguirre, L. F. (2000). El programa para la Conservación de los Murciélagos de Bolivia. *Ecología en Bolivia* 34: 3-4
- Aguirre, L. F. (2007). Historia natural, distribución y conservación de los murciélagos de Bolivia. Centro de Ecología Difusión Simón I. Patiño.
- Aguirre, L. F., y Barquez, R. M. (2013). Critical areas for bat conservation: Latin American conservationists build a grand strategy.
- Aguirre, L. F., Montaña-Centellas, F. A., Gavilanez, M. M., y Stevens, D. R. (2016). Taxonomic and Phylogenetic Determinants of Functional Composition of Bolivian Bat Assemblages. *PLoS ONE*, 11(7):e0158170. doi:10.1371/journal.pone.0158170
- Aguirre, L. F., Nassar, J. M., Barquez, R. M., Medellín, R. A., Navarro, L., Rodríguez-Durán, A., Rodríguez-Herrera, B. (2014). De esfuerzos locales a una iniciativa regional: La Red Latinoamericana y del Caribe para la Conservación de los Murciélagos (RELCOM). *Ecología en Bolivia*, 49(2), 45-50.
- Aiello-Lammens, M. E., Boria, R. A., Radosavljevic, A., Vilela, B., y Anderson, R. P. (2015). spThin: An R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. *Ecography*, 38(5), 541–545. doi: <http://doi.org/10.1111/ecog.01132>
- Alvarez Davila, E., Ajiaco, R. E., Buitrago, L., Gonzáles, M., Laverde R, O., Ortiz Gallego, R., . . . Uribe, S. (2019). Evaluación Nacional de Biodiversidad y Servicios Ecosistémicos. En E. Alvarez Davila, R. E. Ajiaco, L. Buitrago, M. Gonzáles, O. Laverde R, R. Ortiz Gallego, . . . S. Uribe, Evaluación Nacional de Biodiversidad y Servicios Ecosistémicos (pág. 211).
- Alves, D., Diniz-Filho, J. A., Souza, K., Gouveia, S., y Villalobos, F. (2017). Geographic variation in the relationship between large-scale environmental determinants and bat species richness. *Basic and Applied Ecology* (27), 1-8. doi:10.1111/btp.12056
- Anderson, R. P., y Raza, A. (2010). The effect of the extent of the study region on GIS models of species geographic distributions and estimates of niche evolution: preliminary tests with montane rodents (genus *Nephelomys*) in Venezuela. *Journal of Biogeography*, 37(7), 1378-1393. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02290.x>
- Arias-Aguilar, A., Chacón-Madrigal, E., LaVal, R., Rodríguez-Herrera, B. (2020). Diversity and activity patterns of aerial insectivorous bats along an altitudinal gradient in a tropical forest in Costa Rica. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 31(1), 58-63. <https://doi.org/10.4404/hystrix-00244-2019>
- Arias-Cóyotl, E., Stoner, K. E., y Casas, A. (2006). Effectiveness of bats as pollinators of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in wild, managed in situ, and cultivated populations in La Mixteca Baja, central Mexico. *American Journal of Botany*, 93(11), 1675-1683. doi: <https://doi.org/10.3732/ajb.93.11.1675>
- Arreola, R. (2013). Distribución Potencial de *Scolytus mundus* Wood y su comportamiento bajo escenarios de cambio climático en la reserva de la biosfera mariposa monarca (Doctoral dissertation, Tesis para obtener el Grado de Biólogo. México DF: Colegio de Postgraduados).

- Asprilla-Aguilar, A. A., Jiménez-Ortega, A. M., y Mantilla-Meluk, H. (2016). Murciélagos (Chiroptera) del departamento del Chocó, occidente colombiano. *Biodiversidad Neotropical*, 6(2), 188-211. doi:10.18636/bioneotropical.v6i2.494
- Badgley, C. (2010). Tectonics, topography, and mammalian diversity. *Ecography*, 33: 220-231, 12. doi:https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06282.x
- Barve, N., Barve, V., Jiménez-Valverde, A., Lira-Noriega, A., Maher, S. P., Peterson, A. T., ... y Villalobos, F. (2011). The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling*, 222(11), 1810-1819. doi: https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.02.011.
- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global ecology and biogeography*, 19(1), 134-143. doi: https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x
- Baselga, A., y Araújo, M. B. (2009). Individualistic vs community modelling of species distributions under climate change. *Ecography*, 32(1), 55-65. doi: 10.1111/j.1600-0587.2009.05856.x
- Baselga, A., y Orme, C. D. L. (2012). betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*. 3(1), 808–812. doi: https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00224.x
- Bellwood, D. R., Wainwright, P. C., Fulton, C. J., y Hoey, A. (2002). Assembly rules and functional groups at global biogeographical scales. *Functional Ecology*, 16(5), 557-562. doi: https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00655.x
- Bellwood, D., Wainwright, P., Fulton, C., y Hoey, A. (2006). Functional versatility supports coral reef biodiversity. *Proceedings of the Royal Society*, 273: 101-107. doi:https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3276
- Biber, M. F., Voskamp, A., Niamir, A., Hickler, T., y Hof, C. (2020). A comparison of macroecological and stacked species distribution models to predict future global terrestrial vertebrate richness. *Journal of Biogeography*, 47(1), 114-129. doi: https://doi.org/10.1111/jbi.13696
- Boria, R. A., Olson, L. E., Goodman, S. M., y Anderson, R. P. (2014). Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. *Ecological modelling*, 275, 73-77. doi: https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.12.012
- Burgin, C. J., Jocelyn P. C., Philip L. K, Nathan S. U. (2018). How many species of mammals are there? *Journal of Mammalogy*, 99(1), 1–14. doi: https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx147
- Brum, F. T., Graham, C. H., Costa, G. C., Hedges, S. B., Penone, C., Radeloff, V. C., ... y Davidson, A. D. (2017). Global priorities for conservation across multiple dimensions of mammalian diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(29), 7641-7646. doi: https://doi.org/10.1073/pnas.1706461114
- Cabrera E., Vargas D.M., Galindo G. García M.C., Ordóñez M.F. (2011). Memoria Técnica: Cuantificación de la tasa de Deforestación para Colombia, Periodo 1990-2000, 2000-2005. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales –IDEAM-. Bogotá D.C., Colombia
- Cadotte, M. W., Carscadden, K., y Mirotchnick, N. (2011). Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of applied ecology*, 48(5), 1079-1087. doi: https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x

- Cadotte, M. W., Cavender-Bares, J., Tilman, D., y Todd, H. O. (2009). Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. *PLoS ONE*, 4(5): e5695. doi:<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0005695>
- Cantú, C., Koleff, P., Tambutti, M., Lira-Noriega, A., García, M., Estrada, E., y Esquivel, R. (2007). Representatividad de las áreas protegidas en las ecorregiones terrestres de América. Halffter G., S. Guevara y A. Melic (Comps.). *Hacia una cultura de conservación de la diversidad biológica*, 6, 35-44.
- Cardillo, M. (2015). Geographic range shifts do not erase the historic signal of speciation in mammals. *The American Naturalist*, 185(3), 343-353. doi: <https://doi.org/10.1086/679663>
- Cardillo, M., y Meijaard, E. (2010). Phylogeny and co-occurrence of mammal species on Southeast Asian islands. *Global Ecology and Biogeography*, 19(4), 465-474. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00537.x>
- Cardillo, M., Mace, G. M., Gittleman, J. L., y Purvis, A. (2006). Latent extinction risk and the future battlegrounds of mammal conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(11), 4157-4161. doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.0510541103>
- Castaño, J. H., y Corrales, J. D. (2010). Mamíferos de la cuenca del río La Miel (Caldas): diversidad y uso cultural. *Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural*, 14(1), 56-75.
- Cayuela, L., Golicher, D. J., Newton, A. C., Kolb, M., De Albuquerque, F. S., Arets, E. J. M. M., ... y Pérez, A. M. (2009). Species distribution modeling in the tropics: problems, potentialities, and the role of biological data for effective species conservation. *Tropical Conservation Science*, 2(3), 319-352. doi: <https://doi.org/10.1177/194008290900200304>
- Chapman, A. D. (2005). Principles and methods of data cleaning. GBIF.
- Cleveland, C. J., Betke, M., Federico, P., Frank, J. D., Hallam, T. G., Horn, J., ... y Kunz, T. H. (2006). Economic value of the pest control service provided by Brazilian free-tailed bats in south-central Texas. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4(5), 238-243. doi : [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2006\)004\[0238:EVOTPC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2006)004[0238:EVOTPC]2.0.CO;2)
- Cobos, M. E., A. T. Peterson, N. Barve, y L. Osorio-olvera. (2019). kuenm: an R package for detailed development of ecological niche models using Maxent. *PeerJ* 7:e6281. doi: <https://doi.org/10.7717/peerj.6281>
- Córdova-Tapia, F., y Zambrano, L. (2015). La diversidad funcional en la ecología de comunidades. *Revista Ecosistemas*, 24(3), 78-87. doi: <https://doi.org/10.7818/ECOS.2015.24-3.10>
- Davies, T. J., y Buckley, L. B. (2011). Phylogenetic diversity as a window into the evolutionary and biogeographic histories of present-day richness gradients for mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1576), 2414-2425. doi: <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0058>
- Davis M., Faurby S. y Svenning J.C. (2018). Mammal diversity will take millions of years to recover from the current biodiversity crisis. *Proc. R. Soc. B*. 115(44), 11262-11267. doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.1804906115>
- Díaz, S., y Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16, 646-655. doi:[http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2)

- Dumay, O., Tari, P. S., Tomasini, J. A., y Mouillot, D. (2004). Functional groups of lagoon fish species in Languedoc Roussillon, southern France. *Journal of Fish Biology*, 64(4), 970-983. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2004.00365.x>
- Durant, K. A., Hall, R. W., Cisneros, M. L., Hyland, M. R., & Willig, R. M. (2013). Reproductive phenologies of phyllostomid bats in Costa Rica. *Journal of Mammalogy*, 94(6), 1438-1448. doi:<https://doi.org/10.1644/13-MAMM-A-103.1>
- Elith, J., Phillips, S. J., y Hastie, T. (2011). Dudl' k M, Chee YE, Yates CJ. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17, 43-57. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
- Escalante, T., Rodríguez-Tapia, G., Linaje, M., Morrone, J. J., y Noguera-Urbano, E. (2014). Mammal species richness and biogeographic structure at the southern boundaries of the Nearctic region. *Mammalia*, 78(2), 159-169. doi: DOI 10.1515/mammalia-2013-0057
- Escobar, A.; Martínez, H. (2014). El sector minero colombiano actual. En J. Benavides (Comp.) Insumos para el desarrollo del Plan Nacional de Ordenamiento Minero. (1-68). Bogotá: Ediciones Uniandes. Recuperado de <https://bit.ly/2V3zWdF>
- Escobar, L. E., Lira-Noriega, A., Medina-Vogel, G., & Peterson, A. T. (2014). Potential for spread of the white-nose fungus (*Pseudogymnoascus destructans*) in the Americas: use of Maxent and NicheA to assure strict model transference. *Geospatial Health*, 9, :221–229. doi:<https://doi.org/10.4081/gh.2014.19>
- Estrada Villegas, S., Pérez Torres, J., y Stevenson, P. (2007). Dispersión de semillas por murciélagos en un borde de bosque montano.
- FAO (2010). Evaluación de los recursos forestales mundiales 2010. Informe Nacional: Colombia. Documentos de trabajo de la Evaluación de los Recursos Forestales Mundiales.
- Ferrer Pérez, A., Beltrán, A. P. Díaz-Pulido, P. Trujillo, H. Mantilla Meluk, O. Herrera, A.F. Alfonso, y E. Payán. (2009). Lista de los mamíferos de la Cuenca del río Orinoco. *Biota*. 10 (1-2): 179 – 207. <http://revistas.humboldt.org.co/index.php/biota/article/view/223>
- Ferreira-García, D., Saldaña-Vázquez, R. A., & Schondube, J. E. (2018). Climatic seasonality does not affect the phenology of cave bats with an omnivorous diet. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89(2)(488-496), 9. doi:<https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.2.2016>
- Ferrier, S., Manion, G., Elith, J., y Richardson, K. (2007). Using generalized dissimilarity modelling to analyse and predict patterns of beta diversity in regional biodiversity assessment. *Diversity and distributions*, 13(3), 252-264. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00341.x>
- Ferro, I., y Barquez, R. M. (2014). Distributional patterns of small mammals along elevational gradients in northwestern Argentina. *Revista mexicana de biodiversidad*, 85(2), 472-490. doi: <https://doi.org/10.7550/rmb.38029>.
- Ferro, I., y Morrone, J. J. (2014). Biogeographical transition zones: a search for conceptual synthesis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 113(1), 1-12. doi: <https://doi.org/10.1111/bij.12333>
- Flynn, D. F. B., Gogol-Prokurant, M., Nogueira, T., Molinari, N., Trautman, B., Lin, B. B., Simpson, N., Mayfield, M. M. y DeClerk, F. (2009). Loss of functional diversity under land use intensification

- across multiple taxa. *Ecology Letters*, 12(1), 22–33. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01255.x>
- Game, E. T., Lipsett-Moore, G., Saxon, E., Peterson, N., y Sheppard, S. (2011). Incorporating climate change adaptation into national conservation assessments. *Global Change Biology*, 17(10), 3150–3160. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02457.x>
- Gardner, A. L. (Ed.). (2019). *Mammals of South America, volume 1: marsupials, xenarthrans, shrews, and bats*. University of Chicago Press. doi: <https://doi.org/10.7208/9780226282428-012>
- Gaston, K. J., Blackburn, T. M., Greenwood, J. J., Gregory, R. D., Quinn, R. M., y Lawton, J. H. (2000). Abundance–occupancy relationships. *Journal of Applied Ecology*, 37, 39–59. doi: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2000.00485.x>
- Gómez–Ortiz, Y., y Moreno, C. E. (2017). La diversidad funcional en comunidades animales: una revisión que hace énfasis en los vertebrados. *Animal Biodiversity and Conservation*, 40(2), 165–174. doi: <https://doi.org/10.32800/abc.2017.40.0165>
- González–Maya, J. F., Arias–Alzate, A., Granados–Peña, R., Mancera–Rodríguez, N. J., y Ceballos, G. (2016). Environmental determinants and spatial mismatch of mammal diversity measures in Colombia. *Animal Biodiversity and Conservation*, 39(1), 77–87. doi: <https://doi.org/10.32800/abc.2016.39.0077>
- Grinnell, J. (1917). Field tests of theories concerning distributional control. *The American Naturalist*, 51(602), 115–128. doi: <https://doi.org/10.1086/279591>
- Guisan, A., Zimmermann, N. E., Elith, J., Graham, C. H., Phillips, S., y Peterson, A. T. (2007). What matters for predicting the occurrences of trees: Techniques, data, or species’ characteristics? *Ecological monographs*, 77(4), 615–630. doi: <https://doi.org/10.1890/06-1060.1>
- Guzmán D.; Ruíz, J. F.; Cadena M. (2014). Regionalización de Colombia según la estacionalidad de la precipitación media mensual, a través de Análisis de Componentes Principales (Acp), 21 p.
- Hernández-Camacho, J., Quijano, R. O., Walschburger, T., y Guerra, A. H. (1992). Unidades biogeográficas de Colombia. Pp. 105–151, *en*: La diversidad biológica de Iberoamérica. Vol. I (G Halffer, ed.). *Acta Zoológica Mexicana, Nueva Serie, Vol. Especial*, México, D.F.
- Hijmans, R. J., y Elith, J. (2013). Species distribution modeling with R. R package version 0.8-11.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., y Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology: A Journal of the Royal Meteorological Society*, 25(15), 1965–1978. doi: <https://doi.org/10.1002/joc.1276>
- Hooper, D. U., Chapin Iii, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., ... y Wardle, D. A. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological monographs*, 75(1), 3–35. doi: <https://doi.org/10.1890/04-0922>
- Huntley, B., Collingham, Y. C., Green, R. E., Hilton, G. M., Rahbek, C., y Willis, S. G. (2006). Potential impacts of climatic change upon geographical distributions of birds. *Ibis*, 148, 8–28. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2006.00523.x>
- Hurtado Guerra, A., Santamaría, M., y Matallana-Tobón, C. L. (2016). Plan de investigación y monitoreo del Sistema Nacional de Áreas Protegidas (Sinap). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. doi: <http://hdl.handle.net/20.500.11761/32561>

- Hutson, A. M., y Mickleburgh, S. P. (Eds.). (2001). *Microchiropteran bats: global status survey and conservation action plan* (Vol. 56). IUCN.
- Illoldi y Escalante (2008). De los modelos de nicho ecológico a las áreas de distribución geográfica. *Biogeografía*, 3(1), 7-12.
- Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales [IDEAM]. (2010). Colombia Primera Comunicación Nacional ante la Convención Marco de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático.
- Instituto Geográfico Agustín Codazzi [IGAC]. (2003). Atlas de Colombia. (IGAC, Ed.) Bogotá: IGAC [//www.igac.gov.co:8080/igac_web/contenidos/plantilla_general_titulo_contenido.jsp?idMenu=212](http://www.igac.gov.co:8080/igac_web/contenidos/plantilla_general_titulo_contenido.jsp?idMenu=212)
- IUCN. 2020. IUCN Red List of Threatened Species. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources. <<https://www.iucnredlist.org/es>> (26 Octubre 2020).
- Jeschke, J. M., y Strayer, D. L. (2008). Usefulness of bioclimatic models for studying climate change and invasive species. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1134(1), 1-24.
- Kalka, M. B., Smith, A. R., y Kalko, E. K. (2008). Bats limit arthropods and herbivory in a tropical forest. *Science*, 320(5872), 71-71. doi: DOI: 10.1126/science.1153352
- Kalko, E. K. V. (1997). Diversity in tropical bats. In *Tropical biodiversity and systematics* (pp. 13-43). Bonn, Germany: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig.
- Kalko, E. K., y Handley, C. O. (2001). Neotropical bats in the canopy: diversity, community structure, and implications for conservation. *Plant ecology*, 153(1), 319-333. doi: <https://doi.org/10.1023/A:1017590007861>
- Kareiva, P., y Wennergren, U. (1995). Connecting landscape patterns to ecosystem and population processes. *Nature*, 373(6512), 299-302. doi: <https://doi.org/10.1038/373299a0>
- Kattan, G. H., Franco, P., Rojas, V., y Morales, G. (2004). Biological diversification in a complex region: a spatial analysis of faunistic diversity and biogeography of the Andes of Colombia. *Journal of Biogeography*, 31(11), 1829-1839. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01109.x>
- Keppel, G., Mokany, K., Wardell-Johnson, G. W., Phillips, B. L., Welbergen, J. A., y Reside, A. E. (2015). The capacity of refugia for conservation planning under climate change. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 13(2), 106-112. doi: <https://doi.org/10.1890/140055>
- Keppel, G., Van Niel, K. P., Wardell-Johnson, G. W., Yates, C. J., Byrne, M., Mucina, L., ... y Franklin, S. E. (2012). Refugia: identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 21(4), 393-404. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00686.x>
- Koleff, P., y Gaston, K. J. (2002). The relationships between local and regional species richness and spatial turnover. *Global Ecology and Biogeography*, 11(5), 363-375. doi: <https://doi.org/10.1046/j.1466-822x.2002.00302.x>
- Koleff, P., Gaston, K. J., y Lennon, J. J. (2003). Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology*, 72(3), 367-382. doi: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00710.x>
- Kunz, T. H., De Torrez, E. B., Bauer, D., Lobova, T., y Fleming, T. H. (2011). Ecosystem services provided by bats. *Europe*, 31, 32.

- Laffan, S. W., Rosauer, D. F., Di Virgilio, G., Miller, J. T., González-Orozco, C. E., Knerr, N., ... y Mishler, B. D. (2016). Range-weighted metrics of species and phylogenetic turnover can better resolve biogeographic transition zones. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(5), 580-588. doi: <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12513>
- Legendre, P. (2014). Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 23(11), 1324-1334. doi: <https://doi.org/10.1111/geb.12207>
- Legendre, P., y De Cáceres, M. (2013). Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecology letters*, 16(8), 951-963. doi: <https://doi.org/10.1111/ele.12141>
- Lim, B. K., y Engstrom, M. D. (2005). Mammals of Iwokrama forest. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 154(1), 71-108. doi: [https://doi.org/10.1635/0097-3157\(2004\)154\[0071:MOIF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1635/0097-3157(2004)154[0071:MOIF]2.0.CO;2)
- Lobo, J. M., y Hortal, J. (2003). Modelos predictivos: un atajo para describir la distribución de diversidad biológica. *Ecosistemas*, 12(1). doi: <https://www.revistaecosistemas.net/index.php/ecosistemas/article/view/332>
- Lobova, T. A., Geiselman, C. K., y Mori, S. A. (2009). Seed dispersal by bats in the Neotropics. New York Botanical Garden.
- Loyola, R., Kubota, U., Fonseca, G. y Lewinsohn, T. (2009). Key Neotropical ecoregions for conservation of terrestrial vertebrates. *Biodiversity and Conservation*. 18(8). 2017-2031. doi:10.1007/s10531-008-9570-6
- Lohbeck, M., Poorter, L., Paz, H., Pla, L., van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., y Bongers, F. (2012). Functional diversity changes during tropical forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14(2), 89-96. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.10.002>
- Maestri, R., y Patterson, B. D. (2016). Patterns of Species Richness and Turnover for the South American Rodent Fauna. *PLoS ONE* 11(3). doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0151895>
- Magurran, A. E. (1988). *Ecological diversity and its measurement*. Princeton university press.
- Magurran, A. E. (2004). Introduction: measurement of (biological) diversity. *Measuring Biological Diversity*, 1-17.
- Magurran, A. E., y McGill, B. J. (Eds.). (2011). *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. Oxford University Press.
- Mantilla-Meluk, H., y Baker, R. J. (2010). New species of Anoura (Chiroptera: Phyllostomidae) from Colombia, with systematic remarks and notes on the distribution of the *A. geoffroyi* complex. Museum of Texas Tech University.
- Mantilla-Meluk, H., Jiménez-Ortega, A. M., y Baker, R. J. (2009). Phyllostomid Bats of Colombia: Annotated Checklist, Distribution, and Biogeography. *Special Publications of the Museum of Texas Tech University* (56), 1-44. doi:<https://doi.org/10.5962/bhl.title.142854>
- Mantilla-Meluk H, y Montenegro O. (2016). Nueva especie de Lonchorhina (Chiroptera: Phyllostomidae) de Chiribiquete, Guayana colombiana, *Revista Biodiversidad Neotropical*, 6(2), 171-187. doi: 10.18636/bioneotropical.v6i2.576T

- Mantilla-Meluk, H., Ramírez-Chaves, H. E., Jiménez-Ortega, A. M., y Rodríguez-Posada, M. E. (2014). Emballonurid bats from Colombia: Annotated checklist, distribution, and biogeography. *Therya*, 5(1), 229-255. doi:10.12933/therya-14-189
- Margules, C. R., y Sarkar, S. (2009). Planeación sistemática de la conservación, unam y CONANP. México DF.
- Marqués, M. C., Roper, J. J., y Salvalaggio, A. P. (2004). Phenological patterns among plant life-forms in a subtropical forest in southern Brazil. *Plant Ecology* (173), 203–213. doi:10.1023/B:VEGE.0000029325.85031.90
- Martínez-Meyer, E., Townsend Peterson, A., y Hargrove, W. W. (2004). Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology and Biogeography*, 13(4), 305-314. doi: https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2004.00107.x
- Mason, N. W., Mouillot, D., Lee, W. G., y Wilson, J. B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111(1), 112-118. doi: https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., y Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in ecology y evolution*, 21(4), 178-185. doi: https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002
- Medellín, R. A., Equihua, M., y Amin, M. A. (2000). Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in Neotropical rainforests. *Conservation biology*, 14(6), 1666-1675. doi: https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2000.99068.x
- Mickleburgh, S. P., Hutson, A. M., y Racey, P. A. (2002). A review of the global conservation status of bats. *Oryx*, 36(1), 18-34. doi: https://doi.org/10.1017/S0030605302000054
- Morales, R., Escalante, T., Noguera-Urbano, E. A., Gámez, N., y Rodríguez-Tapia, G. (2016). Conservation biogeography in the Mexican Mountain Component: bridging conservation and patterns of endemism. *Therya*, 7(2), 215-229. doi: https://doi.org/10.12933/therya-16-329
- Morellato, L. P., Talora, D. C., Takahasi, A., Bencke, C., Romera, E. C., y Zipparro, V. B. (2000). Phenology of Atlantic Rain Forest Trees: A Comparative Study. *Biotropica*(32), 811–823. doi:https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00620.x
- Morin, P. J. (2011). *Community ecology* (2nd ed.). Estados Unidos: Wiley Blackwell.
- Mouchet, M. A., Villéger, S., Mason, N. W., y Mouillot, D. (2010). Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24(4), 867-876. doi: https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x
- Muscarella, R., Galante, P. J., Soley-Guardia, M., Boria, R. A., Kass, J. M., Uriarte, M., y Anderson, R. P. (2014). ENM eval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models. *Methods in ecology and evolution*, 5(11), 1198-1205. doi: https://doi.org/10.1111/2041-210X.12261

- Müller J., Mehr M., Bässler C., Fenton M.B., Hothorn T., Pretzsch H., Klemmt H.J., Brandl R., 2012. Aggregative response in bats: prey abundance versus habitat. *Oecologia* 169(1), 673-84. doi:10.1007/s00442-011-2247-y\
- Naeem, S. y Wright, J.P. (2003). Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters* 6, 567-579. doi: <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00471.x>
- Nieves-Solarte, F. A. y Ruiz-Fajardo, J. E. (2021). Procesos de deforestación asociados a la minería legal en la Amazonía colombiana. *Revista Ontare*, 9 (1), 1-23. doi: <https://doi.org/10.21158/23823399.v9.n0.2021.2943>
- Noguera-Urbano, E. A., y Escalante, T. (2014). Datos geográficos de los murciélagos (Chiroptera) en el Neotrópico. *Revista de Biología Tropical*, 62(1), 211-225.
- Ojeda, R. A., Novillo, A., y Ojeda, A. A. (2015). Large-scale richness patterns, biogeography and ecological diversification in caviomorph rodents. *Biology of caviomorph rodents: diversity and evolution*, 121-138.
- Orme, C.D.L., Davies, R.G., Burgess, M., Eigenbrod, F., Pickup, N., Olson, V.A., Webster, A.J., Ding, T., Rasmussen, P.C., Ridgely, R.S., Stattersfield, A.J., Bennett, P.M., Blackburn, T.M., Gaston, K.J., y Owens, I.P.F. (2005). Global hotspots of species richness are not congruent with endemism or threat. *Nature*, 436, 1016-1019.
- Ortega, A. M. J., y Mantilla-Meluk, H. (2008). El papel de la tala selectiva en la conservación de bosques neotropicales y la utilidad de los murciélagos como bioindicadores de disturbio. *Revista Institucional Universidad Tecnológica del Chocó*, 27(1), 100-108.
- PNN - Parque Nacional Natural (2018). Representatividad y Prioridades de Conservación en el SINAP. Sistema de Parque Nacional de Colombia. <https://www.parquesnacionales.gov.co/portal/es/sistema-nacional-de-areas-protegidas-sinap/representatividad-y-prioridades-de-conservacion/>
- Patterson, B. D., Willig, M. R., y Stevens, R. D. (2003). Trophic strategies, niche partitioning, and patterns of ecological organization. *Bat ecology*, 9, 536-557.
- Patterson, B., Ceballos, G., Sechrest, W., Tognelli, M., Brooks, T., Luna, L., . . . Young, B. (2005). Digital Distribution Maps of the Mammals of the Western Hemisphere. version 2.0. NatureServe. Retrieved from www.natureserve.org/
- Pavoine, S., Vallet, J., Dufour, A. B., Gachet, S., y Daniel, H. (2009). On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos*, 118(3), 391-402. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.16668.x>
- Pearson, R. G., y Dawson, T. P. (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: Are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12(5), 361-371. <http://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00042.x>
- Pearson, R. G., Raxworthy, C. J., Nakamura, M., y Townsend Peterson, A. (2007). Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of biogeography*, 34(1), 102-117. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01594.x>

- Pereira, M. J. R., y Palmeirim, J. M. (2013). Latitudinal diversity gradients in New World bats: are they a consequence of niche conservatism?. *PLoS One*, 8(7), e69245. doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0069245>
- Petchey, O. L., y Gaston, K. J. (2002). Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology letters*, 5(3), 402-411. doi: <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00339.x>
- Petchey, O. L., y Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology letters*, 9(6), 741-758. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x>
- Petchey, O. L., O’Gorman, E. J., y Flynn, D. F. (2009). A functional guide to functional diversity measures. *Biodiversity, Ecosystem Functioning, y Human Wellbeing* Naeem S, Bunker DE, Hector A, Loreau M, Perrings C, eds. Oxford University Press, Oxford, 49-59.
- Peterson, A. T. (2006). Uses and requirements of ecological niche models and related distributional models. doi: <https://doi.org/10.17161/bi.v3i0.29>
- Peterson, A. T., y Nakazawa, Y. (2008). Environmental data sets matter in ecological niche modelling: an example with *Solenopsis invicta* and *Solenopsis richteri*. *Global ecology and Biogeography*, 17(1), 135-144. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00347.x>
- Peterson, A. T., y Soberón, J. (2012). Species distribution modeling and ecological niche modeling: Getting the Concepts Right. *Natureza a Conservacao*, 10(2), 102–107. <http://doi.org/10.4322/natcon.2012.019>
- Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., y Araújo, M. B. (2011). *Ecological niches and geographic distributions (MPB-49)*. Princeton University Press.
- Phillips, S. J., y Dudík, M. (2008). Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31(2), 161-175. doi: <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x>
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., y Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological modelling*, 190(3-4), 231-259. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Phillips, S. J., Dudík, M., y Schapire, R. E. (2004). A maximum entropy approach to species distribution modeling. In *Proceedings of the twenty-first international conference on Machine learning* (p. 83). doi: <https://doi.org/10.1145/1015330.1015412>
- Piksa K., Bogdanowicz W., Tereba A., 2011. Swarming of bats at different elevations in the Carpathian Mountains. *Acta Chiropterol.* 13(1), 113–122. doi: <https://doi.org/10.3161/150811011X578660>
- Pla, L. E., Casanoves, F., y Di, R. J. (2012). *Quantifying functional biodiversity*. Dordrecht: Springer. 109p.
- Pliscoff, P., y Fuentes-Castillo, T. (2011). Modelación de la distribución de especies y ecosistemas en el tiempo y en el espacio: una revisión de las nuevas herramientas y enfoques disponibles. *Revista de Geografía Norte Grande*, (48), 61-79. doi: <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-34022011000100005>
- Primack, R., Rozzi, R. C., y Feinsinger, P. (2001). *Fundamentos de conservación biológica* (No. 333.9516 P9351f Ej. 7 019561). Fondo de cultura económica.

- Radosavljevic, A., & Anderson, R. P. (2013). Making better Maxent models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. *Journal of Biogeography*, 41(4), 629–643. doi:<https://doi.org/10.1111/jbi.12227>
- Rahbek, C. (2005). The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology letters*, 8(2), 224-239. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00701.x>
- Ramírez-Chaves, H. E. (2008). Revisión taxonómica del género de murciélagos *Eptesicus* Rafinesque, 1820 (Mammalia: Chiroptera: Vespertilionidae), para Colombia (Doctoral dissertation, Tesis de Maestría, Universidad Nacional de Colombia).
- Ramírez-Chaves, H. E., Suárez-Castro, A. F., y González-Maya, J. F. (2016). Cambios recientes a la lista de los mamíferos de Colombia. *Mammalogy notes*, 3(1-2), 1-9. doi: <https://doi.org/10.47603/manovol3n1.1-9>
- Ramírez-Chaves, H. E., Noguera-Urbano, E. A., Morales-Martínez, D. M., Zurc, D., Vargas-Arboleda, A. F., y Mantilla-Meluk, H. (2020). Endemic bats (Mammalia: Chiroptera) of Colombia: State of knowledge, distribution, and conservation. *Universitas Scientiarum*, 25(1), 55-94. doi: <https://doi.org/10.11144/Javeriana.SC25-1.ebmc>
- Ramírez-Chaves H E, Suárez Castro A F, Morales-Martínez D M, Rodríguez-Posada M E, Zurc D, Concha Osbahr D C, Trujillo A, Noguera Urbano E A, Pantoja Peña G E, González Maya J F, Pérez Torres J, Mantilla Meluk H, López Castañeda C, Velásquez Valencia A, Zárrate Charry D (2021): Mamíferos de Colombia. v1.12. Sociedad Colombiana de Mastozoología. Dataset/Checklist. <https://doi.org/10.15472/k11whs>
- Rangel-Ch., J. O. (2015). La biodiversidad de Colombia: significado y distribución regional. *Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 39(151):176-200. doi:<http://dx.doi.org/10.18257/raccefyn.136>
- RELCOM (2011). Criterios y normativa para el establecimiento de Áreas Importantes para la Conservación de los Murciélagos (AICOMs) y Sitios Importantes para la Conservación de los Murciélagos (SICOMs). Red Latinoamericana para la Conservación de los Murciélagos.
- Rodríguez, P., Soberón, J., y Arita, H. T. (2003). El componente beta de la diversidad de mamíferos de México. *Acta zoológica mexicana*, (89), 241-259.
- Rosauer, D. A. N., Laffan, S. W., Crisp, M. D., Donnellan, S. C., y Cook, L. G. (2009). Phylogenetic endemism: a new approach for identifying geographical concentrations of evolutionary history. *Molecular ecology*, 18(19), 4061-4072. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04311.x>
- RUNAP (2020). Registro Único Nacional de Áreas Protegidas – RUNAP < <https://runap.parquesnacionales.gov.co/> > (16 Noviembre 2020).
- QGIS, D. T. (2015). QGIS geographic information system. Open source geospatial Foundation project, 1(2), 1-10.
- Safi, K., Cianciaruso, M. V., Loyola, R. D., Brito, D., Armour-Marshall, K., y Diniz-Filho, J. A. F. (2011). Understanding global patterns of mammalian functional and phylogenetic diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1577), 2536-2544. doi: <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0024>

- Saldaña-Vázquez, R. A. (2014). Intrinsic and extrinsic factors affecting dietary specialization in Neotropical frugivorous bats. *Mammal Review*, 44(3-4), 215-224. doi: <https://doi.org/10.1111/mam.12024>
- Salgado-Negret, B., Gonzalez Herrera, M. A., Tenorio, E. A., Montoya, P., y Arenas-Castro, H. (2015). Protocolo y mapa de diversidad funcional. doi: <http://hdl.handle.net/20.500.11761/9588>
- Sampaio, E. M., Kalko, E. K., Bernard, E., Rodríguez-Herrera, B., y Handley, C. O. (2003). A biodiversity assessment of bats (Chiroptera) in a tropical lowland rainforest of Central Amazonia, including methodological and conservation considerations. *Studies on Neotropical fauna and environment*, 38(1), 17-31. doi: DOI: 10.1076/snfe.38.1.17.14035
- Scheldeman, X., y Zonneveld, M. V. (2011). Manual de capacitación en análisis espacial de diversidad y distribución de plantas. doi: <https://hdl.handle.net/10568/104630>
- Scherer-Lorenzen, M. (2005). Biodiversity and Ecosystem Functioning: Basic Principles. En W. Barthlott, E. Linsenmair, y S. Porembski, *Biodiversity: Structure and Function* (págs. 68-88). Oxford, Reino Unido: Eolss Publishers.
- Scott, J. M., Norse, E. A., Arita, H., Dobson, A., Estes, J. A., Foster, M., ... y Soulé, M. E. (1999). The issue of scale in selecting and designing biological reserves. *Continental Conservation, scientific foundations of regional reserve networks*. Island Press, Washington, DC, 19-37.
- Simmons, N., Voss, R., y Peckham, H. (2000). The bat fauna of the Saul region, French Guiana. *Acta Chiropterologica*(2), 23-36.
- Soberón, J., y Nakamura, M. (2009). Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(Supplement 2), 19644-19650. doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.0901637106>
- Soberón, J., y Peterson, A. T. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. doi: <https://doi.org/10.17161/bi.v2i0.4>
- Soberón, J., Osorio-Olvera, L., y Peterson, T. (2017). Diferencias conceptuales entre modelación de nichos y modelación de áreas de distribución. *Revista mexicana de biodiversidad*, 88(2), 437-441. doi: <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.03.011>
- Solari, S., Muñoz-Saba, Y., Rodríguez-Mahecha, J. V., Defler, T. R., Ramírez-Chaves, H. E., y Trujillo, F. (2013). Riqueza, endemismo y conservación de los mamíferos de Colombia. *Mastozoología neotropical*, 20(2), 301-365.
- Soule, M. E. (1986). Conservation biology. *The Science of Scarcity and Diversity*, 60-77.
- Stevens, R. (2013). Gradients of Bat Diversity in Atlantic Forest of South America: Environmental Seasonality, Sampling Effort and Spatial Autocorrelation. *Biotropica*, 45(6), 764-770. doi:<https://doi.org/10.1111/btp.12056>
- Stevens, R. D., Cox, S. B., Strauss, R. E., y Willig, M. R. (2003). Patterns of functional diversity across an extensive environmental gradient: vertebrate consumers, hidden treatments and latitudinal trends. *Ecology Letters*, 6(12), 1099-1108. doi: <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00541.x>

- Stevens, R. D., Tello, J. S., y Gavilanez, M. M. (2013). Stronger tests of mechanisms underlying geographic gradients of biodiversity: insights from the dimensionality of biodiversity. *PloS one*, 8(2), e56853. doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0056853>
- Suárez-Castro A.F., Ramírez-Chaves H.E., Noguera-Urbano E.A., Velásquez-Tibatá J., González-Maya J.F., Lizcano D.J. (2021). Vacíos de información espacial sobre la riqueza de mamíferos terrestres continentales de Colombia. *Caldasia* 43(2), 247–260. doi: <https://doi.org/10.15446/caldasia.v43n2.85443>
- Suárez-Mota, Mario Ernesto, y Téllez-Valdés, Oswaldo. (2014). Red de áreas prioritarias para la conservación de la biodiversidad del Eje Volcánico Transmexicano analizando su riqueza florística y variabilidad climática. *Polibotánica*, 38(1), 67-93.
- Swenson, N. G. (2014). Functional and phylogenetic ecology in R (pp. 64-75). New York: Springer.
- Tavares, V. D. C., Gardner, A. L., Ramírez-Chaves, H. E., y Velazco, P. M. (2014). Systematics of *Vampyressa melissa* Thomas, 1926 (Chiroptera: Phyllostomidae), with descriptions of two new species of *Vampyressa*. *American Museum Novitates*, 2014(3813), 1-27. doi: <https://doi.org/10.1206/3813.1>
- Tavares, V., Nobre, C., Palmuti, C., Nogueira, E., Gomes, J., Marcos, M., . . . Bobrowiec, P. (2017). The Bat Fauna from Southwestern Brazil and Its Affinities with the Fauna of Western Amazon. *Acta Chiropterologica*, 1. 93. doi:<http://dx.doi.org/10.3161/15081109ACC2017.19.1.007>
- Team, R. C. (2018). R version 3.5. 0. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Telleria. (1999). *Biología de la Conservación: Balances y Perspectivas*. *Ardeola*, 46(2), 239-248.
- Varela, S., Anderson, R. P., García-Valdés, R., y Fernández-González, F. (2014). Environmental filters reduce the effects of sampling bias and improve predictions of ecological niche models. *Ecography*, 37(11), 1084-1091. doi: 10.1111/j.1600-0587.2013.00441.x
- Velásquez-Tibatá, J., Salaman, P., y Graham, C. H. (2013). Effects of climate change on species distribution, community structure, and conservation of birds in protected areas in Colombia. *Regional Environmental Change*, 13(2), 235-248. doi: <https://doi.org/10.1007/s10113-012-0329-y>
- Villéger, S., Mason, N. W., y Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8), 2290-2301 doi: <https://doi.org/10.1890/07-1206.1>
- Villéger, S., Miranda, J. R., Hernández, D. F., y Mouillot, D. (2010). Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications* (20), 1512-1522. doi:<https://doi.org/10.1890/09-1310.1>
- Voss, R. S. (2009). Gardner, AL (ed.). 2007. *Mammals of South America. Volume 1: Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, and London, United Kingdom, 669 pp. doi: <https://doi.org/10.1644/08-MAMM-R-296.1>
- Voss, R. S., y Emmons, L. (1996). Mammalian diversity in Neotropical lowland rainforests: a preliminary assessment. *Bulletin of the AMNH*; no. 230. doi: <http://hdl.handle.net/2246/1671>

- Weiher, E., Freund, D., Bunton, T., Stefanski, A., Lee, T., y Bentivenga, S. (2011). Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1576), 2403-2413. doi: <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0056>
- Whittaker, R. H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21(2-3), 213-251. doi: <https://doi.org/10.2307/1218190>
- Whittaker, R. J. Willis KJ y Field R. (2001). Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 28, 453-70. doi: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00563.x>
- Williams, P., Gibbons, D., Margules, C., Rebelo, A., Humphries, C., y Pressey, R. (1996). A comparison of richness hotspots, rarity hotspots, and complementary areas for conserving diversity of British birds. *Conservation Biology*, 10(1), 155-174. doi: <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1996.10010155.x>
- Willig, M. R., Lyons, S. K., Stevens, R. D., Kunz, T., y Parsons, S. (2009). Spatial methods for the macroecological study of bats. *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, 216-245.
- Willig, M. R., Patterson, B. D., y Stevens, R. D. (2003). Patterns of range size, richness, and body size in the Chiroptera. *Bat ecology*, 580-621.

ANEXOS

Anexo 1. Registros de presencias de especies de murciélagos registrados en Colombia y documentadas en diferentes bases de datos, publicaciones científicas y revisión de Colección de Mamíferos del Museo de Historia Natural de la Universidad de Nariño

TAXÓN	No. de registros	Paquete de modelamiento	GB IF	SiB Colombia	Bioweb Ecuador	SpeciesLink	Revisión de Literatura
EMBALLONURIDAE							
<i>Peropteryx leucoptera</i>	13	EnMeval	X	X		X	Suárez et al. (2012).
<i>Centronycteris centralis</i>	16	EnMeval	X		X		
<i>Diclidurus scutatus</i>	18	EnMeval	X	X			Escobedo y Velazco (2012); Novaes et al. (2017).
<i>Cyttarops alecto</i>	32	Kuenm	X				Calderón et al. (2016); Ludeña y Medina (2017); Nunes et al. (2006); Velasco et al. (2011)
<i>Diclidurus albus</i>	45	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Peropteryx kappleri</i>	52	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Saccopteryx canescens</i>	56	Kuenm	X	X			
<i>Cormura brevirostris</i>	106	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Saccopteryx leptura</i>	212	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Peropteryx macrotis</i>	238	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Rhynchonycteris naso</i>	442	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Saccopteryx bilineata</i>	589	Kuenm	X	X	X	X	
FURIPTERIDAE							
<i>Furipterus horrens</i>	40	Kuenm	X	X	X	X	
MOLOSSIDAE							
<i>Eumops dabbenei</i>	12	EnMeval	X				
<i>Eumops nanus</i>	12	EnMeval	X		X		
<i>Cynomops greenhalli</i>	14	EnMeval	X	X	X		Salas et al. (2020).
<i>Eumops trumbulli</i>	15	EnMeval	X	X		X	

<i>Molossops neglectus</i>	16	EnMeval	X				Barquez et al. (2011); Gregorin et al. (2004); Velandia et al. (2017).
<i>Cynomops paranus</i>	21	Kuenm	X	X			
<i>Molossus coibensis</i>	23	Kuenm	X	X	X		
<i>Neoplatymops mattogrossensis</i>	28	Kuenm	X	X		X	Acosta et al. (2006); Novaes et al. (2017).
<i>Molossus bondae</i>	37	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Molossus pretiosus</i>	45	Kuenm	X	X		X	
<i>Nyctinomops aurispinosus</i>	53	Kuenm	X			X	Espinal et al. (2016); Molinari (2015).
<i>Eumops glaucinus</i>	65	Kuenm	X	X		X	
<i>Eumops auripendulus</i>	70	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Cynomops planirostris</i>	71	Kuenm	X	X		X	Novaes et al. (2017).
<i>Promops centralis</i>	75	Kuenm	X	X	X		González et al. (2016).
<i>Molossus sinaloae</i>	104	Kuenm	X				
<i>Eumops perotis</i>	137	Kuenm	X			X	
<i>Molossops temmincki</i>	138	Kuenm	X	X		X	
<i>Nyctinomops laticaudatus</i>	146	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Nyctinomops macrotis</i>	172	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Tadarida brasiliensis</i>	422	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Molossus rufus</i>	532	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Molossus molossus</i>	707	Kuenm	X	X	X	X	
MORMOOPIDAE							
<i>Pteronotus gymnonotus</i>	58	Kuenm	X			X	
<i>Pteronotus personatus</i>	202	Kuenm	X			X	
<i>Pteronotus davyi</i>	333	Kuenm	X	X		X	
<i>Mormoops megalophylla</i>	391	Kuenm	X	X	X		
<i>Pteronotus parnellii</i>	814	Kuenm	X	X		X	
NATALIDAE							
<i>Chilonatalus micropus</i>	8	EnMeval	X				
<i>Natalus mexicanus</i>	188	Kuenm	X				
<i>Natalus tumidirostris</i>	27	Kuenm	X	X			Morales et al. (2016).

<i>Noctilio albiventris</i>	249	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Noctilio leporinus</i>	330	Kuenm	X	X	X	X	
PHYLLOSTOMIDAE							
<i>Choeroniscus periosus</i>	6	EnMeval	X				Albuja (1999).
<i>Hsunycteris cadenai</i>	6	EnMeval	X		X		
<i>Anoura luismanueli</i>	7	EnMeval	X	X			
<i>Lonchophylla orienticollina</i>	9	EnMeval	X	X	X		
<i>Carollia monodezi</i>	11	EnMeval	X	X			
<i>Dermanura rosenbergi</i>	13	EnMeval	X	X	X		
<i>Sturnira aratathomasi</i>	13	EnMeval	X	X			
<i>Platyrrhinus matapalensis</i>	14	EnMeval	X		X		
<i>Glyphonycteris daviesi</i>	15	EnMeval	X		X		Morales y Suárez (2014).
<i>Lophostoma occidentale</i>	15	EnMeval	X		X		
<i>Anoura fistulata</i>	16	EnMeval	X	X	X		
<i>Lonchophylla concava</i>	19	EnMeval	X	X	X		
<i>Lonchophylla handleyi</i>	19	EnMeval	X	X	X		
<i>Lonchorhina orinocensis</i>	19	EnMeval	X	X		X	
<i>Phyllostomus latifolius</i>	19	EnMeval	X	X		X	
<i>Platyrrhinus chocoensis</i>	20	Kuenm	X	X	X		
<i>Dermanura rava</i>	21	Kuenm	X	X			
<i>Lophostoma carrikeri</i>	22	Kuenm	X	X	X		
<i>Vampyressa melissa</i>	23	Kuenm	X	X	X		
<i>Anoura latidens</i>	24	Kuenm	X	X			
<i>Platyrrhinus incarum</i>	24	Kuenm	X		X		
<i>Platyrrhinus ismaeli</i>	24	Kuenm	X		X		
<i>Vampyriscus brocki</i>	28	Kuenm	X	X			
<i>Lichonycteris obscura</i>	29	Kuenm	X	X	X		
<i>Rhinophylla alethina</i>	29	Kuenm	X	X	X		
<i>Platyrrhinus albericoi</i>	30	Kuenm	X	X	X		
<i>Artibeus amplus</i>	31	Kuenm	X	X			

<i>Dermanura bogotensis</i>	31	Kuenm	X	X			Calderón y Pacheco (2012); Lim et al. (2008).
<i>Mimon bennettii</i>	31	Kuenm	X			X	Hurtado y Pacheco (2014).
<i>Artibeus aequatorialis</i>	40	Kuenm	X	X	X		
<i>Mimon cozumelae</i>	44	Kuenm	X				Hurtado y Pacheco (2014).
<i>Sturnira bogotensis</i>	45	Kuenm	X	X	X		
<i>Glyphonycteris sylvestris</i>	46	Kuenm	X	X	X		
<i>Vampyriscus nymphaea</i>	46	Kuenm	X	X	X		Rodríguez y Ramírez (2012).
<i>Anoura aequatoris</i>	48	Kuenm	X		X		
<i>Sturnira bidens</i>	56	Kuenm	X	X	X		
<i>Choeroniscus minor</i>	58	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Sturnira luisi</i>	59	Kuenm	X	X	X		
<i>Sphaeronycteris toxophyllum</i>	60	Kuenm	X	X		X	
<i>Lamproncycteris brachyotis</i>	61	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Micronycteris schmidtorum</i>	61	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Anoura cultrata</i>	62	Kuenm	X	X	X		
<i>Platyrrhinus vittatus</i>	64	Kuenm	X	X			
<i>Rhinophylla fischeriae</i>	64	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Micronycteris hirsuta</i>	69	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Platyrrhinus umbratus</i>	70	Kuenm	X	X	X		Velazco et al. (2018).
<i>Sturnira magna</i>	76	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Lionycteris spurrelli</i>	79	Kuenm	X	X	X		
<i>Vampyrodes caraccioli</i>	79	Kuenm	X	X	X		Velazco (2011).
<i>Vampyrum spectrum</i>	79	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Ametrida centurio</i>	81	Kuenm	X	X		X	Vilar et al. (2015).
<i>Artibeus concolor</i>	83	Kuenm	X	X		X	
<i>Platyrrhinus dorsalis</i>	83	Kuenm	X	X	X		Velazco y Solari (2003).
<i>Macrophyllum macrophyllum</i>	87	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Dermanura gnoma</i>	88	Kuenm	X	X		X	
<i>Uroderma convexum</i>	89	Kuenm	X	X	X		

<i>Lonchophylla robusta</i>	94	Kuenm	X	X	X		
<i>Anoura peruana</i>	95	Kuenm	X	X	X		
<i>Phylloderma stenops</i>	100	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Choeroniscus godmani</i>	101	Kuenm	X	X		X	
<i>Platyrrhinus infuscus</i>	103	Kuenm	X	X	X		
<i>Trinycteris nicefori</i>	112	Kuenm	X	X	X		
<i>Platyrrhinus brachycephalus</i>	115	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Diaemus youngii</i>	117	Kuenm	X	X		X	Pedroso et al. (2018).
<i>Lonchorhina aurita</i>	118	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Lophostoma brasiliense</i>	120	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Vampyriscus bidens</i>	121	Kuenm	X	X	X		
<i>Chiroderma trinitatum</i>	123	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Tonatia saurophila</i>	123	Kuenm	X	X	X		
<i>Micronycteris minuta</i>	127	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Dermanura anderseni</i>	135	Kuenm	X	X			
<i>Sturnira ludovici</i>	138	Kuenm	X	X	X	X	Molinari et al. (2017).
<i>Glossophaga longirostris</i>	142	Kuenm	X	X			
<i>Hsunycteris thomasi</i>	153	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Vampyressa thylene</i>	169	Kuenm	X	X	X		
<i>Uroderma magnirostrum</i>	172	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Uroderma bilobatum</i>	180	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Sturnira tildae</i>	181	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Chrotopterus auritus</i>	184	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Mesophylla macconnelli</i>	186	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Diphylla ecaudata</i>	189	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Platyrrhinus helleri</i>	190	Kuenm	X	X	X	X	Velazco et al. (2010)
<i>Carollia brevicauda</i>	200	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Chiroderma salvini</i>	202	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Gardnerycteris crenulatum</i>	208	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Enchisthenes hartii</i>	212	Kuenm	X	X	X		

<i>Phyllostomus elongatus</i>	223	Kuenm	X	X	X	X	Rodríguez y Sánchez (2009).
<i>Dermanura glauca</i>	225	Kuenm	X	X			
<i>Sturnira erythromos</i>	236	Kuenm	X	X	X		
<i>Micronycteris microtis</i>	247	Kuenm	X	X		X	
<i>Centurio senex</i>	256	Kuenm	X	X			
<i>Lophostoma silvicolum</i>	263	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Rhinophylla pumilio</i>	263	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Leptonycteris curasoae</i>	271	Kuenm	X	X			
<i>Anoura caudifer</i>	300	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Micronycteris megalotis</i>	311	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Carollia castanea</i>	318	Kuenm	X	X	X	X	Solari y Baker (2006).
<i>Glossophaga commissarisi</i>	323	Kuenm	X		X		
<i>Artibeus obscurus</i>	341	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Chiroderma villosum</i>	344	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Trachops cirrhosus</i>	356	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Phyllostomus discolor</i>	417	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Phyllostomus hastatus</i>	454	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Artibeus planirostris</i>	465	Kuenm	X	X	X	X	Larsen et al. (2007).
<i>Dermanura phaeotis</i>	572	Kuenm	X	X			
<i>Artibeus jamaicensis</i>	1101	Kuenm	X	X		X	Larsen et al. (2007); Larsen et al. (2010).
<i>Artibeus lituratus</i>	1448	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Carollia perspicillata</i>	1561	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Desmodus rotundus</i>	1624	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Glossophaga soricina</i>	1704	Kuenm	X	X	X	X	
THYROPTERIDAE							
<i>Thyroptera discifera</i>	21	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Thyroptera tricolor</i>	82	Kuenm	X	X	X		
VESPERTILIONIDAE							
<i>Myotis nesopolus</i>	8	EnMeval	X	X			

<i>Histiotus humboldti</i>	9	EnMeval	X	X	X		
<i>Myotis caucensis</i>	10	EnMeval			X		Moratelli et al. (2013)
<i>Rhogeessa minutilla</i>	13	EnMeval	X	X			
<i>Myotis simus</i>	22	Kuenm	X	X		X	
<i>Eptesicus andinus</i>	31	Kuenm	X	X	X		
<i>Rhogeessa io</i>	32	Kuenm	X	X	X		
<i>Eptesicus chiriquinus</i>	38	Kuenm	X	X	X		
<i>Myotis oxyotus</i>	61	Kuenm	X	X	X		
<i>Histiotus montanus</i>	90	Kuenm	X	X	X		
<i>Eptesicus brasiliensis</i>	156	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Myotis riparius</i>	190	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Lasiurus ega</i>	195	Kuenm	X	X	X		Morales y Ramírez (2015).
<i>Myotis nigricans</i>	200	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Myotis albescens</i>	241	Kuenm	X	X	X	X	
<i>Myotis keaysi</i>	271	Kuenm	X	X	X		
<i>Lasiurus blossevillii</i>	363	Kuenm	X	X	X	X	Morales y Ramírez (2015).
<i>Eptesicus furinalis</i>	368	Kuenm	X	X		X	
<i>Eptesicus fuscus</i>	2449	Kuenm	X	X			Arguero y Albuja (2012).
Total número de registros	32.602						

Anexo 2. Polígonos de distribución de murciélagos registrados en Colombia y documentados en la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN). Modelos de distribución de especies endémicas de Colombia y documentadas en Ramírez-Chaves et al. (2020).

POLÍGONOS DE DISTRIBUCIÓN (IUCN)	REFERENCIA
EMBALLONURIDAE	
<i>Balantiopteryx infusca</i>	Anónimo (2015).
<i>Diclidurus ingens</i>	Lim et al. (2016).
<i>Peropteryx pallidoptera</i>	Anónimo (2016).
<i>Saccopteryx antioquiensis</i>	Anónimo (2016).
PHYLLOSTOMIDAE	
<i>Lichonycteris degener</i>	Anónimo (2019).
<i>Lonchophylla chocoana</i>	Anónimo (2016).
<i>Lonchophylla fornicata</i>	Solari (2019).
<i>Platyrrhinus angustirostris</i>	Anónimo (2017).
<i>Platyrrhinus nitelinea</i>	Solari (2016).
<i>Sturnira koopmanhilli</i>	Anónimo (2016).
<i>Sturnira mistratensis</i>	Anónimo (2015).
<i>Vampyrodes major</i>	Anónimo (2016).
MOLOSSIDAE	
<i>Eumops delticus</i>	Anónimo (2018).
VESPERTILIONIDAE	
<i>Myotis diminutus</i>	Anónimo (2017).
MURCIÉLAGOS ENDÉMICOS DE COLOMBIA	REFERENCIA
PHYLLOSTOMIDAE	
<i>Anoura cadenai</i>	Ramírez et al. (2020).
<i>Anoura carishina</i>	Ramírez et al. (2020).
<i>Lonchorhina marinkellei</i>	Ramírez et al. (2020).
<i>Vampyressa sinchi</i>	Ramírez et al. (2020).

Anexo 3. Registros de Gremios Funcionales y medidas morfométricas de murciélagos de Colombia, a partir de revisiones de publicaciones científicas y Colección de Mamíferos del Museo de Historia Natural de la Universidad de Nariño. AB: Largo Antebrazo; ACC: Ancho Caja Craneal; LMC: Longitud Mayor del Cráneo; LCB: Longitud Cóndilo Basal; LHM: Longitud Hilera Maxilar; AM: Ancho Mastoideo; PO: Postorbital

Taxón	Gremio Funcional	AB	ACC	LMC	LCB	LHM	AM	PO	Referencias
EMBALLONURIDAE									
<i>Balantiopteryx infusca</i>	Insectívoros aéreos en espacios pocos densos del bosques	39	6,75	13,2	11,65				Brito et al. (2019).
<i>Centronycteris centralis</i>	Insectívoros aéreos en espacios pocos densos del bosques / Insectívoros recolectores en espacios muy densos del bosque	45,5	6,78	15	14,385	6,105	7,66	3,185	Brito et al. (2019); Castaño y Corrales (2007).
<i>Cormura brevirostris</i>	Insectívoros aéreos en espacios pocos densos del bosques	47	7,65	15,45	14,2	6,205	8,55	2,95	Brito et al. (2019); Marques et al. (2016).
<i>Cyttarops alecto</i>	Insectívoros aéreos en espacios pocos densos del bosques	43,6	6,975	13,45	12,555	5,35	7,445		Sánchez (2017); Velazco et al. (2010).
<i>Diclidurus albus</i>	Insectívoros aéreos en espacios abiertos	66,1	9,4	18,3	17,6	8	10	5,7	Barboza et al. (2014); Brito et al. (2019).
<i>Diclidurus ingens</i>	Insectívoros aéreos en espacios abiertos/Insectívoros aéreos en espacios muy densos del bosques	69,9	9,735	18,5	16,64	9,24	8,585	5,785	Marques et al. (2016).
<i>Diclidurus scutatus</i>	Insectívoros aéreos en espacios pocos densos del bosques	54,95	8,4	15,5		6,9	9,25	4,8	Brito et al. (2019); Marques et al. (2016).
<i>Peropteryx kappleri</i>	Insectívoros aéreos en espacios muy densos del bosques	52	7,75	16,82	15,35	5,77	8,22	4,65	Aguirre et al. (2003); Aguirre (2002); Poma et al. (2021).
<i>Peropteryx leucoptera</i>	Insectívoros aéreos en espacios pocos densos del bosques	43,5	7,15	15,25	14	6,15	7,8	3,2	Brito et al. (2019); Sampaio et al. (2003).

<i>Peropteryx macrotis</i>	Insectívoros aéreos en espacios pocos densos del bosques	43,85	6,6	15,1	13,65	5,35	7,5	2,75	Aguirre et al. (2003); Aguirre (2002); Siles et al. (2006).
<i>Peropteryx pallidoptera</i>	Insectívoros aéreos en espacios muy densos del bosques	42	6,5	13,85	12,5	5,25	7,15	2,75	Brito et al. (2019); Morales (2013); Suarez et al. (2012).
<i>Rhynchonycteris naso</i>	Insectívoros aéreos en espacios pocos densos del bosques	34	6,05	11,7	10,35	4,3	6,45	2,35	Aguirre (2002); Barboza et al. (2014).
<i>Saccopteryx antioquiensis</i>	Insectívoros aéreos en espacios pocos densos del bosques	37,1	6,8	13,8	9,65				Hood y Gardner (2008); Mantilla et al. (2014); Simmons (2005)
<i>Saccopteryx bilineata</i>	Insectívoros aéreos en espacios pocos densos del bosques	49	7,6	15,6	14,65	6,7		5,75	Aguirre et al. (2003); Sampaio et al. (2003); Aguirre (2002).
<i>Saccopteryx canescens</i>	Insectívoros aéreos en espacios pocos densos del bosques	38,4	6,5	13,85	11,3	4,8		4,2	Marques et al. (2016); Lim y Engstrom (2001).
<i>Saccopteryx leptura</i>	Insectívoros aéreos en espacios pocos densos del bosques	40,5	6,95	13,9	12,85	5,5		5,65	Aguirre (2002); Sampaio et al. (2003).
FURIPTERIDAE									
<i>Furipterus horrens</i>	Insectívoros aéreos en espacios muy densos del bosques	35		11,65			6,15	3,05	Alfaro et al. (2019); Brito et al. (2019).
MOLOSSIDAE									
<i>Cynomops greenhalli</i>	Insectívoros aéreos en espacios abiertos	37	8,8	17,4	17,78	6,75	11,95	4,4	Barboza et al. (2014); Brito et al. (2019).
<i>Cynomops paranus</i>	Insectívoros aéreos en espacios abiertos	35	8,65	17,2		6,3	10,6	4,25	Giménez y Giannini (2016); Lim y Engstrom (2001); Peters et al. (2002).
<i>Cynomops planirostris</i>	Insectívoros aéreos en espacios abiertos	32,78	7,95	16,5	15,93	6,05	10,55	4,15	Barboza et al. (2014); Freeman (1981).
<i>Eumops auripendulus</i>	Insectívoros aéreos en espacios abiertos	58,625	10,72	24,725		9,36		4,57	Brito et al. (2019); Medina et al. (2014).
<i>Eumops dabbenei</i>	Insectívoros aéreos en espacios abiertos	77,1	11,16	26	20,38	13	16,4	5,06	Medina et al. (2014).

<i>Eumops delticus</i>	Insectívoros aéreos en espacios abiertos	47	11,15	18,2	17,1	6,93	10	5,05	Diaz (2011); Eger (2007).
<i>Eumops glaucinus</i>	Insectívoros aéreos en espacios abiertos	55,86	11,525	24,32	23,35	9,55	13	5,075	Aguirre (2002); Gardner et al. (1970); Sanborn (1932); Siles et al. (2006).
<i>Eumops nanus</i>	Insectívoros aéreos en espacios abiertos	39,5	8,5	16,4	15,7	6,15	10		Brito et al. (2019); Torres et al. (2014).
<i>Eumops perotis</i>	Insectívoros aéreos en espacios abiertos	76,555	13,16	31,725	30,78	12,68		5,41	Aguirre (2002); Sanborn (1932).
<i>Eumops trumbulli</i>	Insectívoros aéreos en espacios abiertos	69,65	12,2	28,475	27,29	11,11		4,99	Freeman (1981); Medina et al. (2014).
<i>Molossops neglectus</i>	Insectívoros aéreos en espacios abiertos	37,5		18,15		6,85		4,2	Lim y Engstrom (2001); Velandia et al. (2017).
<i>Molossops temminckii</i>	Insectívoros aéreos en espacios abiertos	31,75	7,26	14,2	14,32	5,8	8,57	4,12	Aguirre (2002); Aguirre et al. (2003); Siles et al. (2006).
<i>Molossus bondae</i>	Insectívoros aéreos en espacios abiertos	40,15	9,75	19,45	17,1	6,6	11,3	4,1	Gardner et al. (1970); Sampaio et al. (2003).
<i>Molossus coibensis</i>	Insectívoros aéreos en espacios abiertos	35,15	8,75	16,15	14,9			3,65	Brito et al. (2019); Lim y Engstrom (2001).
<i>Molossus molossus</i>	Insectívoros aéreos en espacios abiertos	37			15,74	6,34	10,64	3,895	Aguirre (2002); Aguirre et al. (2003); Siles et al. (2006).
<i>Molossus pretiosus</i>	Insectívoros aéreos en espacios abiertos	44,55	10,3	20,95	18,2	7,1			Jennings et al. (2000); Sánchez (2017).
<i>Molossus rufus</i>	Insectívoros aéreos en espacios abiertos	47,5	10,5	20,8	19,82	8,185	13,04	4,55	Aguirre (2002); Aguirre et al. (2003); Giménez y Giannini (2016); Souza et al. (2016).
<i>Molossus sinaloae</i>	Insectívoros aéreos en espacios abiertos	48,4		19,7	18,25	7,4			Lim y Engstrom (2001).
<i>Neoplatymops mattogrossensis</i>	Insectívoros aéreos en espacios abiertos	29,51	6,88	13,99	13,69	5,55	9,43	3,41	Gregorin (2003); Willig (1985).
<i>Nyctinomops aurispinosus</i>	Insectívoros aéreos en espacios abiertos	51,15		20,4	19,6	7,7		3,85	Espinal et al. (2016); Jones y Arroyo (1990); Sampaio et al. (2008).
<i>Nyctinomops laticaudatus</i>	Insectívoros aéreos en espacios abiertos	43	8,67	18,2	16,785	6,74	9,95	3,95	Aguirre (2002); Avila (2009); Siles et al. (2006); Giménez y Giannini (2016).
<i>Nyctinomops macrotis</i>	Insectívoros aéreos en espacios abiertos	60,1	9,53	23,24	21,9	8,86	11,55	4,8	Brito et al. (2019); Gordon et al. (2019).

<i>Promops centralis</i>	Insectívoros aéreos en espacios abiertos	53	9,95	19,1	19,01	7,58	11,84	4,28	Colección Zoológica de UDENAR (MUN-PSO); Lim y Engstrom (2001); Siles et al. (2006).
<i>Tadarida brasiliensis</i>	Insectívoros aéreos en espacios abiertos	40,5	9,6	16,75	16,35	6,35	9,295	4,22	Gordon et al. (2019); Siles et al. (2006).
MORMOOPIDAE									
<i>Mormoops megalophylla</i>	Insectívoros aéreos en espacios muy densos del bosques	55,5			14,7	8,74			Brito et al. (2019).
<i>Pteronotus davyi</i>	Insectívoros aéreos en espacios muy densos del bosques	57,5	10,2	21,7	19,45	8,6	11,45	4,4	Torres et al. (2012).
<i>Pteronotus gymnotus</i>	Insectívoros aéreos en espacios pocos densos del bosques	49,78	8,27	16,14	15,38	6,96	9,11	4,15	Pavan y Tavares (2020); Rocha et al. (2011); Sampaio et al. (2003).
<i>Pteronotus parnellii</i>	Insectívoros aéreos en espacios muy densos del bosques	57,5	10,2	21,7	19,45	8,6	11,45	4,4	Aguirre et al. (2016); Sampaio et al. (2003).
<i>Pteronotus personatus</i>	Insectívoros aéreos en espacios muy densos del bosques	44,35	7,4	14,9	14,15	6,05	8		Rocha et al. (2011).
NATALIDAE									
<i>Chilonatalus micropus</i>	Insectívoros aéreos en espacios muy densos del bosques/Insectívoros aéreos en espacios pocos densos del bosques	32,9	6,1	14,1					Tejedor (2011).
<i>Natalus mexicanus</i>	Insectívoros aéreos en espacios muy densos del bosques/Insectívoros aéreos en espacios pocos densos del bosques	37,3	7,6	15,85		6,7		3,1	Torres y López (2019).
<i>Natalus tumidirostris</i>	Insectívoros aéreos en espacios pocos densos del bosques	38,8	8	16,4	15,24	6,9	7,51	3,5	Morales et al. (2016); Soriano y Ruiz (2006).
NOCTILIONIDAE									

<i>Noctilio albiventris</i>	Insectívoros aéreos en espacios pocos densos del bosques	60,6		19,9	18,8	7,6	15,6		Aguirre (2002); Aguirre et al. (2016).
<i>Noctilio leporinus</i>	Piscívoros acechadores de espacios abiertos y cerrados	85,5		24,4	23,5	9,9	16,9		Aguirre (2002); Aguirre et al. (2016).
PHYLLOSTOMIDAE									
<i>Ametrida centurio</i>	Frugívoros acechadores de dosel	28,75	8,5	15,6	12,75				Sampaio et al. (2003).
<i>Anoura aequatoris</i>	Nectarívoros/ polinívoros acechadores de espacios muy densos	35	8,83	22	21,32	8,11	8,34	4,53	Mantilla et al. (2014).
<i>Anoura cadenai</i>	Nectarívoros/ polinívoros acechadores de espacios muy densos	36,465	9,115	22,78	22,05	8,6	9,345	4,675	Mantilla et al. (2014); Moreno (2011).
<i>Anoura carishina</i>	Nectarívoros/ polinívoros acechadores de espacios muy densos	42,65	9,55	24,12	23,21	9,18	10,05	5,07	Calderón et al. (2018); Mantilla et al. (2014).
<i>Anoura caudifer</i>	Nectarívoros/ polinívoros acechadores de espacios muy densos	35,5	8,65	21,85	21	8,18	8,4	4,4	Aguirre et al. (2016); Mantilla et al. (2014); Vargas et al. (2008).
<i>Anoura cultrata</i>	Nectarívoros/ polinívoros acechadores de espacios muy densos	42,4	9,95	25,85	25,2	8,55	10,25	4,95	Gardner et al. (1970); Mantilla et al. (2014).
<i>Anoura fistulata</i>	Nectarívoros/ polinívoros acechadores de espacios muy densos	37,5	9,45	24,5	23,7	8,6	9,02	4,75	Mantilla et al. (2014).
<i>Anoura latidens</i>	Nectarívoros/ polinívoros acechadores de espacios muy densos	43,14	9,61	24,22	24,23	9,27	10,19	5,04	Calderón et al. (2018); Mantilla et al. (2014).
<i>Anoura luismanueli</i>	Nectarívoros/ polinívoros acechadores de espacios muy densos	35,14	8,785	21,27	20,745	7,77	9,01	4,565	Mantilla et al. (2014).
<i>Anoura peruana</i>	Nectarívoros/ polinívoros acechadores de espacios muy densos	46	9,68	25,16	24,22	9,48	10,29	4,93	Colección Zoológica de UDENAR (MUN-PSO); Calderón et al. (2018); Mantilla et al. (2014).
<i>Artibeus aequatorialis</i>	Frugívoros acechadores de dosel	64,3	13,945	29,52	26,46	10,56	15,52	7,37	Larsen et al. (2010).

<i>Artibeus amplus</i>	Frugívoros acechadores de dosel	69,15		31,85		11,35	16,25	7,9	Lim y Wilson (1993); Soriano y Ruíz (2006).
<i>Artibeus concolor</i>	Frugívoros acechadores de dosel	46,22	10,08	22,08	19,34	7	11,48	5,6	Brito et al. (2019); Sampaio et al. (2003).
<i>Artibeus jamaicensis</i>	Frugívoros acechadores de dosel	59,7	13,34	28,23	25,25	10,095	14,84	7,51	Aguirre (2002); Larsen et al. (2010).
<i>Artibeus lituratus</i>	Frugívoros acechadores de dosel	69,65	14,865	30,8	27,275	10,97	16,88	6,61	Aguirre et al. (2016); Vargas et al. (2008).
<i>Artibeus obscurus</i>	Frugívoros acechadores de dosel	59,4	12	28,35	25	10,3	15,05	6,6	Aguirre et al. (2016); Michelle y Thomas (2004).
<i>Artibeus planirostris</i>	Frugívoros acechadores de dosel	66,3	13,3	30,8	26,2	11,35	16,7	7,55	Aguirre et al. (2016); Hollis (2005).
<i>Carollia brevicauda</i>	Frugívoros acechadores en sotobosque	39,55	9,43	21,36	17,08	8	10,9	5,565	Aguirre et al. (2016); Muñoz et al. (2017); Zorc y Velazco (2010); Muñoz et al. (2004).
<i>Carollia castanea</i>	Frugívoros acechadores en sotobosque	35,5	9,025	19,57	19,075	6,905	10,3	4,72	Aguirre et al. (2016); Muñoz et al. (2004); Muñoz et al. (2017); Zorc y Velazco (2010).
<i>Carollia monohernandezii</i>	Frugívoros acechadores en sotobosque	42,45	10,2	23,64	21,78	8,25	11,4	5,96	Muñoz et al. (2017); Zorc y Velazco (2010).
<i>Carollia perspicillata</i>	Frugívoros acechadores en sotobosque	42,75	9,845	22,37	17,75	8,69	11,2	5,605	Aguirre (2002); Aguirre et al. (2016); Muñoz et al. (2004); Muñoz et al. (2017).
<i>Centurio senex</i>	Frugívoros acechadores de dosel	42,9		18	14,8		11,8		Villalobos et al. (2016).
<i>Chiroderma salvini</i>	Frugívoros acechadores de dosel	49,6	11,21	26,1	23	9,4		6,2	Aguirre (2002); Aguirre et al. (2016); Lim et al. (2020)
<i>Chiroderma trinitatum</i>	Frugívoros acechadores de dosel	40,6		21,235	19,795	7,23		5,065	Aguirre et al. (2016); Moya et al. (2008).
<i>Chiroderma villosum</i>	Frugívoros acechadores de dosel	47,3	11	24,63	22,25	8,8	12,4	5,88	Aguirre et al. (2016); Gardner et al. (1970).
<i>Choeroniscus godmani</i>	Nectarívoros/ polinívoros acechadores de espacios muy densos	33,52	8,25	20,35	19,57	7,2			Gardner et al. (1970).
<i>Choeroniscus minor</i>	Nectarívoros/ polinívoros acechadores de espacios muy densos	34,5	8,65	23,3	22,65	8,2	8,75		Aguirre et al. (2016); Moya et al. (2008); Nogueira et al. (2012); Vargas et al. (2008).

<i>Choeroniscus periosus</i>	Nectarívoros/ polinívoros acechadores de espacios muy densos	40,5	9,9	30,3		10,8		4,7	Brito et al. (2019); Griffiths y Gardner (2007); Handley (1966).
<i>Chrotopterus auritus</i>	Carnívoros acechadores de espacios muy densos	82,6	13,7	36,9	31,65	13,25	17	6,2	Aguirre (2002); Aguirre et al. (2016); Sampaio et al. (2003).
<i>Dermanura anderseni</i>	Frugívoros acechadores de dosel	37,5	8,75	19,06	16,85	5,9		4,945	Aguirre (2002); Rocha et al. (2017).
<i>Dermanura bogotensis</i>	Frugívoros acechadores de dosel	39,455	9,08	20,25	17,415	6,48	9,625	5,205	Cardona et al. (2016); Lim et al. (2008).
<i>Dermanura glauca</i>	Frugívoros acechadores de dosel	36,64	8,25	18,75	16,65	6,1	10,8	4,6	Aguirre et al. (2016); Colección Zoológica de UDENAR (MUN-PSO); Soriano y Ruíz (2006).
<i>Dermanura gnoma</i>	Frugívoros acechadores de dosel	40,3	7,97	18,59	16,58	5,77	9,7	4,7	Brito et al. (2019); Rodríguez (2007).
<i>Dermanura phaeotis</i>	Frugívoros acechadores de dosel	41,63	9	20,25	17,8	6,81	11,3	5,03	Colección Zoológica de UDENAR (MUN-PSO).
<i>Dermanura rava</i>	Frugívoros acechadores de dosel	37,75	8,5	19,7	17,5	6,1	10,6	5	Colección Zoológica de UDENAR (MUN-PSO).
<i>Dermanura rosenbergi</i>	Frugívoros acechadores de dosel	38	8,72	19,82	17,56	6,62	11,08	4,84	Colección Zoológica de UDENAR (MUN-PSO).
<i>Desmodus rotundus</i>	Hematófagos acechadores de espacios abiertos y cerrados	57,5	12,08	25,125	22,36		13,02	5,4	Aguirre (2002); Aguirre et al. (2016); Colección Zoológica de UDENAR (MUN-PSO).
<i>Diaemus youngi</i>	Hematófagos acechadores de espacios abiertos y cerrados	52,96	13,27	25,49	22,89	3,37	13,25	6,67	Aguirre (2002); Aguirre et al. (2016); Gardner et al. (1970).
<i>Diphylla ecaudata</i>	Hematófagos acechadores de espacios abiertos y cerrados	53	11,3	21,73	16,11	3,42	12		Aguirre et al. (2016); Magaña et al. (2010).
<i>Enchisthenes hartii</i>	Frugívoros acechadores de dosel	39,8	9,65	21,05	18,9	6,95	10,6	6,15	Aguirre et al. (2016); Gardner et al. (1970).
<i>Gardnerycteris crenulatum</i>	Omnívoros acechadores de espacios muy densos	48,65	8,3	21,805	19,615	7,82	11,5	4	Aguirre (2002); Aguirre et al. (2016); Gardner et al. (1970).
<i>Glossophaga commissarisi</i>	Nectarívoros/ polinívoros acechadores de espacios muy densos	35,5	8	20,05	18,35	6,7	9	4,4	Brito et al. (2019).
<i>Glossophaga longirostris</i>	Nectarívoros/ polinívoros acechadores de espacios muy densos	37,2	8,55	23,15		7,9		4,45	Soriano y Ruíz (2006).

<i>Glossophaga soricina</i>	Nectarívoros/ polinívoros acechadores de espacios muy densos	34,5	8,5	20,35	18,85	6,95	8,8		Aguirre (2002); Aguirre et al. (2016).
<i>Glyphonycteris daviesi</i>	Insectívoros recolectores en espacios muy densos del bosque	55,3	11,15	25,88	24,5	10,95	10,75		Brito et al. (2019); Sampaio et al. (2003).
<i>Glyphonycteris sylvestris</i>	Insectívoros recolectores en espacios muy densos del bosque	40,45	8,45	19,5	18,4	7,9	8,65	4,65	Brito et al. (2019); Morales et al. (2020).
<i>Hsunycteris cadenai</i>	Nectarívoros/ polinívoros acechadores de espacios muy densos	32,15	8,7	21,2	19,45	6,85	9,2		Brito et al. (2019); Colección Zoológica de UDENAR (MUN- PSO).
<i>Hsunycteris thomasi</i>	Nectarívoros/ polinívoros acechadores de espacios muy densos	32	8,2	20,75	19	6,65	8,5		Brito et al. (2019); Morales et al., (2020).
<i>Lamproncycteris brachyotis</i>	Omnívoros acechadores de espacios muy densos	41	8,7	21,8	19,1	8,25	9,7		Medellin et al. (1985); Sampaio et al. (2003); Vargas et al. (2008).
<i>Leptonycteris curasoae</i>	Nectarívoros/ polinívoros acechadores de espacios muy densos	54,65			27,5	9,6	11,05		Soriano y Ruíz (2006); Wilson (2009).
<i>Lichonycteris degener</i>	Nectarívoros/ polinívoros acechadores de espacios muy densos	33,25	8,15	19	17,68	6,02	8,09	3,84	Miller (1931); Nogueira et al. (2012).
<i>Lichonycteris obscura</i>	Nectarívoros/ polinívoros acechadores de espacios muy densos	35,3	8,2	18,9	18,1	6	8,2	4,3	Aguirre et al. (2016); Gardner et al. (1970); Lim y Engstrom (2001); Zamora y Ortega (2020).
<i>Lionycteris spurrelli</i>	Nectarívoros/ polinívoros acechadores de espacios muy densos	34,5	8,25	19,8	18,55	6,1	8,45	4,05	Aguirre et al. (2016); Sampaio et al. (2003).
<i>Lonchophylla chocoana</i>	Nectarívoros/ polinívoros acechadores de espacios muy densos	46,5	10,35	27,75	27,15	10,75	6,95	5,3	Brito et al. (2019); Davalos (2009); Mantilla et al. (2010).
<i>Lonchophylla concava</i>	Nectarívoros/ polinívoros acechadores de espacios muy densos	33,65	8,95	23,1	21,35	7,65	9,25	4,5	Gardner et al. (1970).
<i>Lonchophylla fornicata</i>	Nectarívoros/ polinívoros acechadores de espacios muy densos	34,3	9,25	24,55	23,2	8,15	9,5	4,6	Brito et al. (2019); Mantilla et al. (2010).

<i>Lonchophylla handleyi</i>	Nectarívoros/ polinívoros acechadores de espacios muy densos	45,9	9,9	26,6	26,45	10	6,75	5,05	Brito et al. (2019); Mantilla et al. (2010).
<i>Lonchophylla orienticollina</i>	Nectarívoros/ polinívoros acechadores de espacios muy densos	43,5	10,15	25,7	23,1	9,1	10,4	5,05	Brito et al. (2019); Mantilla et al. (2010).
<i>Lonchophylla robusta</i>	Nectarívoros/ polinívoros acechadores de espacios muy densos	43,6	10	26	25	10,2	6,25	5,3	Brito et al. (2019); Colección Zoológica de UDENAR (MUN-PSO).
<i>Lonchorhina aurita</i>	Insectívoros aéreos en espacios pocos densos del bosques	51,7	8,5	21,1	19,25	6,9	10,7	4,4	Brito et al. (2019).
<i>Lonchorhina marinkellei</i>	Insectívoros aéreos en espacios pocos densos del bosques	61,7		25,335	24,3	8,5			Handley y Ochoa (1997); Suárez et al. (2017); Williams y Genoways (2008).
<i>Lonchorhina orinocensis</i>	Insectívoros aéreos en espacios pocos densos del bosques	42,5	8,6	18,9	16,75	6,1	10,65	4,04	Hernández y Cadena (1978); Lassieur y Wilson (1989); Mantilla y Montenegro (2016).
<i>Lophostoma brasiliense</i>	Omnívoros acechadores de espacios muy densos	35	8,05	20,2	17,35	7,05	8,5	3,1	Brito et al. (2019); Sampaio et al. (2003).
<i>Lophostoma carrikeri</i>	Omnívoros acechadores de espacios muy densos	45,935	9,7	24,15	20,4	8,25	9,55	3,7	Brito et al. (2019); Sampaio et al. (2003).
<i>Lophostoma occidentalis</i>	Omnívoros acechadores de espacios muy densos	54	10,5	27,1	22,6	9,6	10,7	4,15	Brito et al. (2019); Marin et al. (2015).
<i>Lophostoma silvicolum</i>	Omnívoros acechadores de espacios muy densos	52,45	10,85	27,95	23,55	9,8	11,1	4,1	Aguirre (2002); Sampaio et al. (2003).
<i>Macrophyllum macrophyllum</i>	Insectívoros aéreos en espacios muy densos del bosques	37,3		17,4	14,9	5,6	8,9		Brito et al. (2019).
<i>Mesophylla macconnelli</i>	Frugívoros acechadores de dosel	31,75	7,55	17,9		6,05	8,75		Aguirre et al. (2016); Moya et al. (2008).
<i>Micronycteris hirsuta</i>	Insectívoros recolectores en espacios muy densos del bosque	43,225	9,245	24,325	21,625	9,085	10,3	4,95	Gardner et al. (1970); Sampaio et al. (2003).
<i>Micronycteris megalotis</i>	Insectívoros recolectores en espacios muy densos del bosque	33,245	7,655	18,55	16,71	7	8,165	3,94	Aguirre et al. (2016); Gardner et al. (1970); Siles et al. (2006).
<i>Micronycteris microtis</i>	Insectívoros recolectores en espacios muy densos del bosque	32,38	7,36	18,145	16,16	6,94	8,21	3,735	Moras et al. (2014); Sampaio et al. (2003).

<i>Micronycteris minuta</i>	Insectívoros recolectores en espacios muy densos del bosque	36,135	7,865	19,635	17,65	6,825	8,53	4,17	Aguirre (2002); Aguirre et al. (2016); Gardner et al. (1970); Lim y Engstrom (2001).
<i>Micronycteris schmidtorum</i>	Insectívoros recolectores en espacios muy densos del bosque	34,95	7,86	19,605	17,41	7,59	8,75	4,195	Brito et al. (2019); Sampaio et al. (2003).
<i>Mimon bennettii</i>	Insectívoros recolectores en espacios muy densos del bosque	57,65	9,6	26,35	22,55	9,35	11,4	4,55	Hoppe y Ditchfield (2015).
<i>Mimon cozumelae</i>	Insectívoros recolectores en espacios muy densos del bosque	56		26,7		9,4	11,8	4,7	Gardner et al. (1970).
<i>Phylloderma stenops</i>	Frugívoros acechadores en sotobosque	77,5	12,45	31,95	26,8	7,2	14,7	9,6	Aguirre et al. (2016); Sampaio et al. (2003).
<i>Phyllostomus discolor</i>	Omnívoros acechadores de espacios muy densos	61,44	12,18	30,805	27,87	13,89	15,165	6,625	Aguirre (2002); Aguirre et al. (2016).
<i>Phyllostomus elongatus</i>	Omnívoros acechadores de espacios muy densos	66,5	11,6	28,815	25,77	10,145	14,48	5,475	Aguirre (2002); Aguirre et al. (2016); Rodríguez y Sánchez (2009).
<i>Phyllostomus hastatus</i>	Omnívoros acechadores de espacios muy densos	86,5	14,14	30,05	33,315	9,8	19,385	7,035	Aguirre (2002); Aguirre et al. (2016); Colección Zoológica de UDENAR (MUN-PSO).
<i>Phyllostomus latifolius</i>	Omnívoros acechadores de espacios muy densos	56,79	10,35	26,215	24,075	9,98	13,315	5,06	Rodríguez y Sánchez (2009); Morales et al. (2020).
<i>Platyrrhinus albericoi</i>	Omnívoros acechadores de espacios muy densos	60	13,55	32,8	30,3	13,65	14,85	7,25	Brito et al. (2019); Ramírez et al. (2018); Velazco (2005).
<i>Platyrrhinus angustirostris</i>	Omnívoros acechadores de espacios muy densos	37	9,1	20,8	19,05	7,55	9,85	5,3	Velazco et al. (2010); Velazco y Lim (2014); Brito et al. (2019).
<i>Platyrrhinus brachycephalus</i>	Frugívoros acechadores de dosel	37,95	9,4	21,25	18,85	7,4	10,7	5,55	Aguirre et al. (2016); Vargas et al. (2008).
<i>Platyrrhinus chocoensis</i>	Frugívoros acechadores de dosel	48,8	11,75	27,75	24,75	10,7	12,55	6,4	Velazco et al. (2018); Palacios et al. (2020).
<i>Platyrrhinus dorsalis</i>	Frugívoros acechadores de dosel	48,05	11,35	27,05	24,75	10,7	12,35	6,25	Brito et al. (2019); Colección Zoológica de UDENAR (MUN-PSO).
<i>Platyrrhinus helleri</i>	Frugívoros acechadores de dosel	38,65	9,35	21,65	19,75	8,05	10,05	5,45	Sampaio et al. (2003); Vargas et al. (2008).
<i>Platyrrhinus incarum</i>	Frugívoros acechadores de dosel	37,5	9,35	20,9	18,6	7,4	9,85	5,3	Brito et al. (2019); Velazco et al. (2010); Velazco y Lim (2014).

<i>Platyrhinus infuscus</i>	Frugívoros acechadores de dosel	57,85	12,75	30,8	27,9	12,3	13,85	6,95	Aguirre et al. (2016); Vargas et al. (2008).
<i>Platyrhinus ismaeli</i>	Frugívoros acechadores de dosel	52,7	12,05	29,2	26,6	11,85	13	6,55	Brito et al. (2019); Colección Zoológica de UDENAR (MUN-PSO).
<i>Platyrhinus matapalensis</i>	Frugívoros acechadores de dosel	38,3	9,6	22,4	20,2	8,35	10,9	5,55	Brito et al. (2019); Colección Zoológica de UDENAR (MUN-PSO).
<i>Platyrhinus nitelinea</i>	Frugívoros acechadores de dosel	55,65	12,75	30,6	28,25	12,6	13,8	7,1	Brito et al. (2019); Velazco y Gardner (2009).
<i>Platyrhinus umbratus</i>	Frugívoros acechadores de dosel	44,9	11	25,9	23,7	10,1	11,8	6,1	Brito et al. (2019); Soriano y Ruíz (2006).
<i>Platyrhinus vittatus</i>	Frugívoros acechadores de dosel	59,3	13,15	31,7	29,2	13	14,4	7,65	Brito et al. (2019); Colección Zoológica de UDENAR (MUN-PSO); Soriano y Ruíz (2006).
<i>Rhinophylla alethina</i>	Frugívoros acechadores en sotobosque	34	8,9	19,5		4,9		5,3	Colección Zoológica de UDENAR (MUN-PSO); Handley (1966)
<i>Rhinophylla fischeriae</i>	Frugívoros acechadores en sotobosque	32		16,8	14,9	4,5	8,7		Brito et al. (2019); McLellan y Koopman (2007); Mumford (1975).
<i>Rhinophylla pumilio</i>	Frugívoros acechadores en sotobosque	35,5	8,38	19		5	9,13	4,85	Aguirre et al. (2016); Sampaio et al. (2003).
<i>Sphaeronycteris toxophyllum</i>	Frugívoros acechadores de dosel	40,05	9,25	16,3	14,35	4,4	9,7	6,25	Aguirre et al. (2016); Soriano y Ruíz (2006).
<i>Sturnira aratathomasi</i>	Frugívoros acechadores en sotobosque	58,9		28,55	27,25		15,25	8	Brito et al. (2019).
<i>Sturnira bidens</i>	Frugívoros acechadores en sotobosque	40,4	10	21,32	19,7	6,47	11,3	5,3	Colección Zoológica de UDENAR (MUN-PSO).
<i>Sturnira bogotensis</i>	Frugívoros acechadores en sotobosque	41,22	9,46	21,32	19,34	6,2	12,26	5,62	Colección Zoológica de UDENAR (MUN-PSO).
<i>Sturnira erythromos</i>	Frugívoros acechadores en sotobosque	40,55	9,65	21,40	18,085	6,05	11,14	5,8	Aguirre et al. (2016); Colección Zoológica de UDENAR (MUN-PSO); Moya et al. (2008).
<i>Sturnira koopmanhilli</i>	Frugívoros acechadores en sotobosque	50,85	11,4	25,35	23,31	7,1	13,3	6,2	Brito et al. (2019); Martínez y Solari (2013); McCarthy et al. (2006).
<i>Sturnira ludovici</i>	Frugívoros acechadores en sotobosque	45,7	10,9	25,15	22,65	7,15	12,65	6,15	Aguirre et al. (2016); Colección Zoológica de UDENAR (MUN-PSO).

<i>Sturnira luisi</i>	Frugívoros acechadores en sotobosque	42,35	10,48	23,21	20,3	6,69	12,23	5,98	Velazco y Patterson (2014); Brito et al. (2019).
<i>Sturnira magna</i>	Frugívoros acechadores en sotobosque	58,3	12,2	28,8	28,45	7,6	14,9	7,05	Aguirre et al. (2016); Moya et al. (2008); Tamsitt y Valdivieso (1986).
<i>Sturnira mistratensis</i>	Frugívoros acechadores en sotobosque	42,7		22,4	20,39			6,04	Colección Zoológica de UDENAR (MUN-PSO); Contreras y Cadena (2000); Simmons (2005).
<i>Sturnira tildae</i>	Frugívoros acechadores en sotobosque	46,71	10,63	24,265		6,79	12,61	6,36	Aguirre et al. (2016); Moya et al. (2008).
<i>Tonatia saurophila</i>	Insectívoros recolectores en espacios muy densos del bosque	56,5	11	28,8	23,95	9,75	13,15	5,55	Brito et al. (2019); Sampaio et al. (2003).
<i>Trachops cirrhosus</i>	Insectívoros recolectores en espacios muy densos del bosque	61,09	11,69	28,02	24,9	10,31	5,28	13,7	Aguirre (2002); Aguirre et al. (2016); Gardner et al. (1970).
<i>Trinycteris nicefori</i>	Insectívoros recolectores en espacios muy densos del bosque	37	8,09	20,015	18,53	7,275	8,74	4,065	Aguirre et al. (2016); Sampaio et al. (2003).
<i>Uroderma bilobatum</i>	Frugívoros acechadores de dosel	41,35	10,2	23,65	19,8	6,4		5,15	Aguirre et al. (2016); Vargas et al. (2008); William (1968).
<i>Uroderma convexum</i>	Frugívoros acechadores de dosel	42	9,75	22,6	21,06	7,95	13,4	5,3	Davis (1968); Herrera et al. (2018).
<i>Uroderma magnirostrum</i>	Frugívoros acechadores en sotobosque	43,13	9,75	23,15		8			Aguirre (2002); Aguirre et al. (2016); William (1968).
<i>Vampyressa melissa</i>	Frugívoros acechadores en sotobosque	36	4,9	21,9	19,6	7,3	10,65	5,15	Soriano y Ruíz (2006); Brito et al. (2019).
<i>Vampyressa sinchi</i>	Frugívoros acechadores de dosel	40,3		23,5	21,65	7,6	11,1	5,4	Tavares et al. (2014).
<i>Vampyressa thyone</i>	Frugívoros acechadores de dosel	30,8	8,15	18,15	15,95	6	9	4,7	Brito et al. (2019); Morales et al. (2020).
<i>Vampyriscus bidens</i>	Frugívoros acechadores de dosel	36,3		19,95		6,41	9,91	5,18	Aguirre et al. (2016); Sampaio et al. (2003).
<i>Vampyriscus brocki</i>	Frugívoros acechadores de dosel	31,63	8,33	18,185	13,905	6,56	9,045	4,94	Sampaio et al. (2003); Ruelas y Pacheco (2015).
<i>Vampyriscus nymphaea</i>	Frugívoros acechadores de dosel	36,935	9,14	20,88	18,76	7,24	10,42	4,79	Gardner et al. (1970).
<i>Vampyrodes caraccioli</i>	Frugívoros acechadores de dosel	52,05	11,9	26,8	23,85	9,3		6,5	Aguirre et al. (2016); Moya et al. (2008); Lim y Engstrom (2001).

<i>Vampyrodes major</i>	Frugívoros acechadores en sotobosque	55	11,895	27,66	24,4	10,295	12,915		Gardner et al. (1970).
<i>Vampyrum spectrum</i>	Carnívoros acechadores de espacios muy densos	105,8	16,26	51,4	43,15	20,7	21,9	8,1	Aguirre (2002); Aguirre et al. (2016); Esquivel et al. (2020); Gardner et al. (1970).
THYROPTERIDAE									
<i>Thyroptera discifera</i>	Insectívoros aéreos en espacios pocos densos del bosques	6,7	14,5	13,4	5,7	6,85	2,6	33,2	Brito et al. (2019); Sampaio et al. (2003).
<i>Thyroptera tricolor</i>	Insectívoros aéreos en espacios pocos densos del bosques	7,15	14,65	13,65	5,9		2,65	36,75	Brito et al. (2019); Sampaio et al. (2003).
VESPERTILIONIDAE									
<i>Eptesicus andinus</i>	Insectívoros aéreos en espacios abiertos/Insectívoros aéreos en espacios muy densos del bosques	44,38	8	16,74	15,92	5,9	8,64	4,39	Moya et al. (2008); Ramírez (2008); Vargas et al. (2008).
<i>Eptesicus brasiliensis</i>	Insectívoros aéreos en espacios abiertos/Insectívoros aéreos en espacios muy densos del bosques	40,89	7,27	16,59	15,41	6,23	8,42	3,81	García et al. (2007); Ramírez (2008).
<i>Eptesicus chiriquinus</i>	Insectívoros aéreos en espacios pocos densos del bosques	45,27	7,73	17,5	16,42	6,65	8,85	4,14	Ramírez (2008); Sampaio et al. (2003).
<i>Eptesicus furinalis</i>	Insectívoros aéreos en espacios muy densos del bosques	39,5	7,35	15,3	14,65	5,8	8,4	4	Aguirre et al. (2003); Aguirre (2002); Ramírez (2008).
<i>Eptesicus fuscus</i>	Insectívoros aéreos en espacios abiertos/Insectívoros aéreos en espacios muy densos del bosques	50,21	8,82	20,06	18,67	8,4	10,09	4,27	Gordon et al. (2019); Ramírez (2008).
<i>Histiotus humboldti</i>	Insectívoros aéreos en espacios abiertos	45,2	7,6	17,05	15,75	5,55	7	4	Ramírez (2008).
<i>Histiotus montanus</i>	Insectívoros aéreos en espacios	48,5	8,3	18,45	16,8	6,25	8,1	4,45	Brito et al. (2019); Soriano y Ruíz (2006).

abiertos/Insectívoros aéreos en espacios muy densos del bosques									
<i>Lasiurus blossevillii</i>	Insectívoros aéreos en espacios abiertos/Insectívoros aéreos en espacios muy densos del bosques	39,1	8,08	12,01	11,125	3,67	6,905	4,265	Moya et al. (2008); Soriano y Ruíz (2006).
<i>Lasiurus ega</i>	Insectívoros aéreos en espacios pocos densos del bosques	44,905	11,105	15,59	15,185	5,755	8,605	4,67	Gardner, et al. (1970); Moya et al. (2008); Siles et al. (2006).
<i>Myotis albescens</i>	Insectívoros aéreos en espacios pocos densos del bosques	34,9	7,1	14,05	11,95	4,95	7,3	3,9	Aguirre (2002); Aguirre et al. (2003); Moratelli y Oliveira (2011); Gardner et al. (1970).
<i>Myotis caucensis</i>	Insectívoros aéreos en espacios pocos densos del bosques	37		14,4					Brito et al. (2019); Moratelli et al. (2013).
<i>Myotis diminutus</i>	Insectívoros aéreos en espacios pocos densos del bosques	33,35	5,85	12,5	11,35	4,6	6,25	3,25	Brito et al. (2019); Moratelli y Wilson (2015).
<i>Myotis keaysi</i>	Insectívoros aéreos en espacios muy densos del bosques	35,5	6,5	13,55	12,65	4,9	7,1	3,3	Moya et al. (2008); Vargas et al. (2008).
<i>Myotis nesopolus</i>	Insectívoros aéreos en espacios pocos densos del bosques	29,7	6,62	13,89	12,93	6,54	6,98	3,43	Muñoz y Mantilla (2012); Novaes et al. (2021); Soriano y Ruíz (2006).
<i>Myotis nigricans</i>	Insectívoros aéreos en espacios pocos densos del bosques	34,45	6,55	13,6	12,55	5,05	6,95	3,4	Aguirre (2002); Aguirre et al. (2003); Siles et al. (2006).
<i>Myotis oxyotus</i>	Insectívoros aéreos en espacios pocos densos del bosques	35,85	6,75	14,45	13,4	5,45	7,15	3,6	Brito et al. (2019); Colección Zoológica de UDENAR (MUN-PSO).
<i>Myotis riparius</i>	Insectívoros aéreos en espacios pocos densos del bosques	36,05	6,5	14,2	12,9	5,2	7,3	3,5	Sampaio et al. (2003); Siles et al. (2006);
<i>Myotis simus</i>	Insectívoros aéreos en espacios pocos densos del bosques	37,45	7,01	14,36	12,09	5,195	7,6	3,87	Aguirre et al. (2003); Moratelli et al. (2011); Moratelli (2012).

<i>Rhogeessa io</i>	Insectívoros aéreos en espacios pocos densos del bosques	29		12,15	8,8	4,25	7,04	3,17	Moya et al. (2008); Vargas et al. (2008).
<i>Rhogeessa minutilla</i>	Insectívoros aéreos en espacios pocos densos del bosques	27,1	5,55	12,35	9,25	5,65	6,45	3,1	Genoways y Baker (1996); Ruedas y Bickham (1992); Soriano y Ruíz (2006).