

# Diversidad de murciélagos en un bosque restaurado y un relicto de bosque primario en los Andes colombianos

*Trabajo de grado para optar al título de Biólogo*

**Autor:** Samuel Morales-Romero<sup>1\*</sup>

**Directores:** Danny Rojas Martin, PhD<sup>2</sup>; Daniel Osorio Dominguez, PhD<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Programa de Biología, Facultad de Ingeniería y Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana Cali, Colombia.

<sup>2</sup> Departamento de Ciencias Naturales y Matemáticas, Facultad de Ingeniería y Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana Cali, Colombia.

\* Correo electrónico: sam0918@javerianacali.edu.co

**Resumen:** Este estudio analiza la diversidad taxonómica, filogenética y funcional de ensamblajes de murciélagos filostómidos en dos sitios de la Cordillera Occidental del Valle del Cauca, Colombia: un bosque restaurado (Bachué) y un relicto de bosque primario (Ecotonos). En Bachué se registró mayor riqueza de especies y mayor diversidad funcional, asociadas con una mayor heterogeneidad de hábitats. En Ecotonos, el ensamblaje mostró mayor equitatividad y agrupamiento filogenético, sugiriendo una especialización adaptada a condiciones estables de un bosque primario. La diversidad funcional de Bachué, más amplia, permite múltiples roles ecológicos, mientras que en Ecotonos las especies ocupan nichos más específicos. La disimilitud entre ensamblajes se debe principalmente al anidamiento, ya que Ecotonos es un subconjunto funcional y taxonómico de Bachué. Estos resultados subrayan la importancia de complementar la conservación de bosques primarios con la restauración de áreas degradadas para promover ecosistemas más diversos y funcionales. Este enfoque integrador es clave para mejorar la resiliencia y funcionalidad de los ecosistemas tropicales fragmentados.

**Palabras clave:** diversidad taxonómica, diversidad filogenética, diversidad funcional, Phyllostomidae, Andes tropicales, restauración pasiva, relicto de bosque.

**Abstract:** This study examines the taxonomic, phylogenetic, and functional diversity of phyllostomid bat assemblages in two sites of the Western Cordillera of Valle del Cauca, Colombia: a restored forest (Bachué) and a primary forest remnant (Ecotonos). Bachué exhibited higher species richness and functional diversity, linked to increased habitat heterogeneity. In Ecotonos, the assemblage showed greater evenness and phylogenetic clustering, suggesting specialization adapted to stable primary forest conditions. The functional diversity in Bachué supports multiple ecological roles, whereas species in Ecotonos occupy more specific niches. The dissimilarity between assemblages is mainly due to nestedness, as Ecotonos represents a functional and taxonomic subset of Bachué. These findings highlight the importance of complementing primary forest conservation with the

restoration of degraded areas to promote more diverse and functional ecosystems. This integrative approach is essential to enhance resilience and functionality in fragmented tropical ecosystems.

**Keywords:** taxonomic diversity, phylogenetic diversity, functional diversity, Phyllostomidae, tropical Andes, ecological restoration, forest remnant.

## **INTRODUCCIÓN**

La región andina de Colombia hace parte de los Andes tropicales, un hotspot de biodiversidad reconocido a nivel global debido a su alta concentración de especies endémicas y su gran variedad de ecosistemas (Myers et al., 2000). Sin embargo, estos ecosistemas se enfrentan a presiones antropogénicas significativas, que incluyen la deforestación, minería ilegal, turismo descontrolado, caza furtiva y expansión de la frontera agrícola (Armenteras et al., 2011). Estas actividades aceleran la pérdida de biodiversidad y ponen en riesgo los servicios ecosistémicos de los que dependen tanto las comunidades locales como el equilibrio ecológico regional. En este contexto, entender los vínculos entre la biodiversidad y el funcionamiento ecosistémico en zonas de conservación y restauración es crucial para informar estrategias de manejo y conservación efectivas (Mace et al., 2012; Gross et al., 2017).

La biodiversidad no solo se mide en términos de la riqueza de especies, sino que incluye también la diversidad filogenética y funcional, dimensiones que reflejan la historia evolutiva y los roles ecológicos de las especies, respectivamente (Cadotte et al., 2011). En particular, los estudios que integran estas tres dimensiones (taxonómica, filogenética y funcional) son esenciales para obtener una comprensión integral de la estructura y funcionamiento de las comunidades ecológicas (Moreno et al., 2018). No obstante, estos estudios son escasos en murciélagos y en especial en áreas tropicales andinas, donde los ecosistemas han sido transformados intensamente, lo cual limita el conocimiento sobre cómo estas comunidades responden a los cambios en el uso del suelo y a las intervenciones de conservación y restauración.

Los murciélagos filostómidos, un grupo altamente diverso y ecológicamente importante en los trópicos, desempeñan roles clave en los ecosistemas a través de servicios como la dispersión de semillas, la polinización y el control de insectos (Kunz et al., 2011). Estos roles los convierten en agentes importantes para la regeneración y el mantenimiento de la estabilidad del bosque tropical, especialmente en zonas afectadas por la degradación de los ecosistemas naturales y la fragmentación del paisaje (Muscarella y Fleming, 2007). En este sentido, la comparación de ensamblajes de murciélagos en áreas restauradas y conservadas puede proporcionar información valiosa sobre los efectos de la restauración ecológica y las condiciones ambientales sobre la biodiversidad funcional y filogenética. En consecuencia, un enfoque multidimensional que evalúe la diversidad taxonómica, filogenética y funcional

permitiría entender mejor cómo las especies contribuyen de manera diferenciada al ecosistema, cómo se organizan evolutivamente y cómo pueden responder a las presiones ambientales (Carvalho et al., 2021).

A pesar de la importancia de los murciélagos en la dinámica de los bosques y otros ecosistemas tropicales, pocos estudios han evaluado la diversidad de los murciélagos filostómidos considerando estas tres dimensiones de la diversidad en ecosistemas de los Andes tropicales (p. ej., Aguirre et al., 2016). Con 135 especies reportadas para el territorio nacional, esta familia representa el 60.8% de las especies de murciélagos del país y el 24.5% de las especies de mamíferos registradas en Colombia (Ramirez-Chaves et al., 2024). Sin embargo, la riqueza de especies por sí sola, aunque útil, ofrece una visión limitada al asumir que todas las especies contribuyen de igual manera al funcionamiento del ecosistema (Stevens et al., 2003). En cambio, la diversidad filogenética aporta información sobre la historia evolutiva compartida y la posibilidad de redundancia o complementariedad en los roles ecológicos de las especies (Webb et al., 2002). Por otro lado, la diversidad funcional es esencial para entender la especialización y la resiliencia de las comunidades frente a perturbaciones, ya que permite identificar el rango de funciones ecológicas que desempeñan las especies (Cadotte et al., 2011; Mello et al., 2011; Farneda et al., 2015).

En este estudio se examina la diversidad taxonómica, filogenética y funcional de dos ensamblajes de murciélagos filostómidos en dos sitios de la Cordillera Occidental del Valle del Cauca: un área de bosque restaurado (Bachué) y un relicto de bosque primario conservado (Ecotonos). Estas dos estrategias podrían tener un efecto diferencial en la composición y estructura de los ensamblajes de murciélagos. Este enfoque multidimensional permitirá comprender la variación en los ensamblajes de murciélagos bajo diferentes condiciones ecológicas, contribuirá al conocimiento de los efectos de la restauración y conservación de ecosistemas andinos y podrá aportar al diseño de estrategias de conservación basadas en la resiliencia funcional y en la historia evolutiva de las especies.

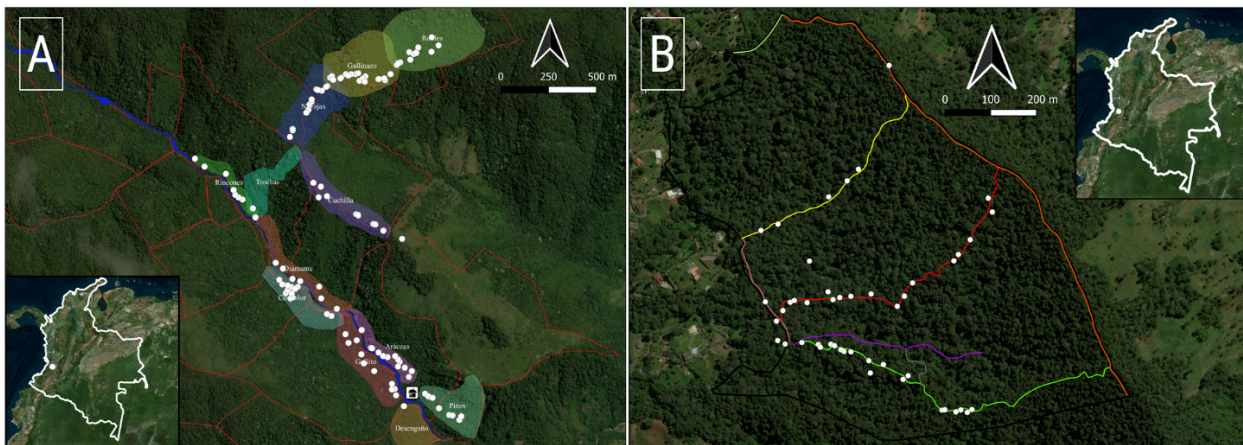
## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### **Área de estudio**

El trabajo de campo se realizó en dos localidades del departamento del Valle del Cauca, en la cordillera occidental de los Andes: en la Reserva Natural Bachué y en un predio de la Fundación Ecotonos. La Reserva Natural Bachué (en lo adelante, Bachué) se ubica en la cuenca alta del río Pance, entre los 1700 y 2400 m s. n. m. (3.339586 N, -76.658155 E) (Fig. 1A). En 1987, en esta área se inició un proceso de restauración, con el objetivo de regenerar y conservar el bosque de niebla. Los resultados de este proceso se evidencian actualmente en una riqueza de especies significativa en varios grupos taxonómicos, y en una estructura madura del bosque (Fundación Farallones, 2024). Por su parte, la reserva de la Fundación

Ecotonos (en lo adelante, Ecotonos) se ubica en la parcelación Asofloresta, Km 28.5 de la vía al mar desde la ciudad de Cali (3.574410 N, -76.604265 E) (Fig. 1), aledaña a la Reserva Protectora Regional Bitaco. El predio está incluido dentro del ecosistema de Bosque o Selva Subandina Húmeda del Pacífico y de la ecoregión Bosque montano de los Andes (SIDAP Valle del Cauca, 2024). En este predio se encuentra un relicto de bosque primario, con cursos de agua que abastecen a la comunidad.

En Bachué, la cobertura de la vegetación es variada, con un predominio de vegetación secundaria alta (35.6%), bosque denso alto de tierra firme (29.2%) y vegetación secundaria en transición (27.5%). Esto sugiere que los esfuerzos de restauración están dando frutos, favoreciendo la diversificación de especies. También se observan pequeñas proporciones de pastos limpios (2%) y mosaicos de cultivos, pastos y espacios naturales (5.5%). En contraste, Ecotonos presenta una cobertura mayoritariamente compuesta por bosque denso alto de tierra firme (90.1%), lo cual indica un hábitat más conservado y probablemente menos fragmentado. La presencia de vegetación secundaria alta es mínima (1.6%), mientras que el resto de la cobertura incluye pastos enmalezados y pequeñas áreas de mosaicos de pastos y cultivos con espacios naturales. Esta estructura, dominada por el bosque, podría ser fundamental para especies de murciélagos que prefieren hábitats cerrados y ricos en recursos. Esta caracterización de la cobertura vegetal se realizó a partir de seis puntos en el mapa de cada sitio. Con el software QGIS v3.28.3, en cada punto se realizó un buffer de 200 metros que se interceptó con las capas de cobertura de vegetación del año 2020 (IDEAM, 2024).



**Figura 1.** Localidades de muestreo. Los puntos blancos indican la ubicación de las redes de niebla. A. Reserva Natural Bachué. B. Predio de la Fundación Ecotonos.

### **Muestreo de murciélagos**

En las dos localidades se muestrearon murciélagos de la familia Phyllostomidae con redes de niebla, siguiendo la metodología propuesta por MINAM (2015). En Bachué se

realizaron cuatro muestreos, dos en temporada seca (julio de 2023 y febrero de 2024) y dos en temporada lluviosa (noviembre-diciembre de 2023 y abril de 2024). En la reserva Ecotonos se realizó un muestreo en temporada seca (septiembre de 2023) y otro en la transición entre temporada seca y temporada lluviosa (octubre de 2024).

En cada muestreo se instalaron 13 redes de niebla (2 redes de 2.6×12 m, 5 redes de 2.6×6 m y 6 redes de 2,6×9 m). Donde el espacio lo permitía, se instalaron redes dobles de seis o nueve metros de largo. Las redes de niebla se abrieron entre las 18:00 y las 00:00 horas. No en todos los casos se lograron las seis horas efectivas por día de muestreo por red, fundamentalmente por las condiciones climáticas. Las redes de niebla se ubicaron en senderos en el interior del bosque y se revisaron cada 20 o 40 minutos, según las condiciones climáticas (en condiciones lluviosas o de temperaturas muy bajas se aumentó la frecuencia de la revisión de las redes). A cada individuo adulto se le midió la masa corporal con una balanza de resorte (0.5 g de precisión) y se le tomaron medidas lineales (p. ej., longitud del antebrazo) con un pie de rey digital (0.1 mm de precisión) que se utilizaron para la identificación taxonómica. Las hembras gestantes que fueron capturadas se liberaron inmediatamente sin realizar la identificación taxonómica ni la toma de medidas. Para la identificación de los individuos se emplearon dos claves taxonómicas basadas en caracteres morfológicos externos (Lopez-Baucells et al., 2016; Díaz et al., 2021) y se siguió el criterio taxonómico de la Sociedad Estadounidense de Mamíferos (ASM, por sus siglas en inglés). Para evitar medir a un individuo más de una vez, se marcaron con esmalte de uñas y se liberaron cerca del sitio de captura.

## **Diversidad taxonómica**

La diversidad alfa taxonómica se estimó utilizando los índices de diversidad de Hill: Hill-Shannon ( $q = 1$ ) y Hill-Simpson ( $q = 2$ ), calculados con el paquete de R *iNEXT* v3.0.1 (Hsieh et al., 2016). El índice de Hill-Shannon es sensible a la equitatividad de la comunidad, proporcionando un balance entre especies comunes y raras, sin enfatizar de manera excesiva a ninguna de ellas (Roswell et al., 2021). Por su parte, el índice de Hill-Simpson otorga mayor peso a las especies más comunes, siendo útil para identificar comunidades donde las especies dominantes están equitativamente distribuidas (Roswell et al., 2021). Estos análisis se llevaron a cabo con 5000 permutaciones para garantizar la estabilidad de las estimaciones.

La diversidad beta taxonómica se evaluó a través del índice de disimilitud de Bray-Curtis, calculado con el paquete *betapart* v1.6 (Baselga, 2013). Este índice permite descomponer la disimilitud en tres componentes clave: el componente de variación equilibrada en la abundancia ( $\beta_{BC,BAL}$ ), el componente de gradientes de abundancia ( $\beta_{BC,GRA}$ ) y la disimilitud total ( $\beta_{BC}$ ). Esta descomposición facilita un análisis detallado de las diferencias entre comunidades al considerar la variación en la abundancia de las especies. Además, se calcularon las disimilitudes entre comunidades usando el índice de Sørensen, que se basa

en matrices de presencia-ausencia, para proporcionar un enfoque complementario que considere la composición taxonómica sin ponderar por la abundancia. Estos análisis se realizaron también con el paquete *betapart*.

Finalmente, se implementó un análisis de varianza multivariante permutacional (PERMANOVA) para evaluar las diferencias significativas en la composición de las comunidades, empleando el paquete *vegan* v.2.6-8 (Anderson, 2017). Este método, que utiliza permutaciones para evaluar la significancia estadística, permite analizar las diferencias en la estructura de las comunidades en función de la disimilitud de Bray-Curtis.

## **Diversidad filogenética**

La diversidad filogenética y la estructura filogenética de los ensamblajes se evaluaron a partir de la filogenia calibrada en el tiempo de la superfamilia Noctilionoidea inferida por Rojas et al. (2016), que se pudo para excluir las especies que no se registraron en las localidades (Anexo 1). En la filogenia se reemplazó *Dermanura bogotensis* por *Dermanura rosenbergi*. Esta última se registró en los muestreos, pero no se encuentra en la filogenia. Dado que en las dos localidades se registraron solo dos especies de *Dermanura*, la sustitución no afecta la topología de la filogenia.

Se calculó la diversidad filogenética (PD) de Faith (1992), que suma las longitudes de las ramas de todas las especies coexistentes en un sitio, desde las puntas hasta la raíz del árbol filogenético. Valores altos de PD indican comunidades evolutivamente más diversas y con una historia evolutiva más antigua, mientras que valores bajos indican una historia evolutiva más reciente y menor diversidad.

La estructura filogenética de los ensamblajes se evaluó mediante la distancia filogenética media entre pares de especies (MPD). Esta métrica es útil para analizar patrones filogenéticos en toda la filogenia y detectar agrupamientos o dispersiones uniformes. También se utilizó la distancia filogenética media al taxón más cercano (MNTD), que es más sensible a los cambios filogenéticos recientes. Ambos índices se calcularon con la biblioteca de R *picante* v1.8.2 (Kembel et al., 2010). En todos los análisis del presente estudio se utilizó un nivel de significación de 0.05.

La diversidad beta filogenética entre ensamblajes se midió utilizando el índice PhyloSor, un análogo del índice de Sørensen, que considera la longitud total de las ramas compartidas y no compartidas entre comunidades (Leprieur et al., 2012). Para evaluar la significancia de los patrones observados, se realizaron pruebas de modelos nulos, comparando los valores observados de PhyloSor con expectativas generadas aleatoriamente para determinar si los ensamblajes eran más similares o diferentes de lo esperado por azar. La descomposición de la diversidad beta filogenética en componentes de recambio y anidación se llevó a cabo con el paquete de R *betapart* v1.6, lo que permitió evaluar la contribución relativa de cada proceso a la disimilitud observada.

## **Diversidad funcional**

La diversidad funcional de los ensamblajes de murciélagos se evaluó mediante el registro de tres rasgos funcionales: masa corporal, longitud del antebrazo y gremio trófico. La masa corporal y la longitud del antebrazo se calcularon utilizando la mediana de los valores de todos los individuos de cada especie, mientras que el gremio trófico se asignó de acuerdo con la clasificación propuesta por Ochoa-Sanz et al. (en preparación). Esta clasificación distingue entre frugívoros estrictos y predominantes (F), nectarívoros predominantes (N), omnívoros predominantemente frugívoros (OF), omnívoros predominantemente nectarívoros (ON), omnívoros predominantemente animalívoros (OA) y animalívoros estrictos (A).

Para los análisis de diversidad funcional, se calcularon las distancias basadas en caracteres mediante la métrica de Gower, lo que permitió evaluar las similitudes y diferencias entre las especies en función de los rasgos registrados. Posteriormente, se construyeron espacios funcionales multidimensionales y se evaluó su calidad.

Con base en el espacio multidimensional de mejor calidad, se calcularon tres índices de diversidad alfa funcional: la riqueza funcional (FRic), que representa el volumen del espacio funcional ocupado por las especies; la equitatividad funcional (FEve), que mide la uniformidad en la distribución de las especies en el espacio funcional; y la divergencia funcional (FDiv), que refleja qué tan alejadas están las especies con mayor abundancia de los valores medios de los rasgos. Todos estos índices se estimaron con la biblioteca de R *mFD* v1.0.7 (Magneville et al., 2022).

Además, se evaluó la diversidad beta funcional entre comunidades con el índice de Sørensen, que permitió analizar las diferencias en la composición funcional de los ensamblajes y comprender la contribución de la diversidad funcional a las disimilitudes observadas entre ellos.

## **RESULTADOS**

### **Diversidad taxonómica**

Se registraron 239 murciélagos de la familia Phyllostomidae que representan a 18 especies (203 individuos y 17 especies en Bachué; 36 individuos y 9 especies en Ecotonos) distribuidas en 4 subfamilias: Desmodontinae (1 especie), Glossophaginae (2 especies), Carollinae (3 especies) y Stenodermatinae (12 especies) (Tabla 1).

En términos de la diversidad de Shannon, Bachué alcanzó un valor observado de 6.91 (IC al 95% de 5.94 a 8.47), reflejando alta diversidad y equitatividad. Por su parte, Ecotonos presentó un valor observado de 6.5 (IC al 95% de 5.44 a 9.84), indicando también alta diversidad. La diversidad de Simpson mostró que Bachué tiene una dominancia moderada (4.25, IC al 95% de 3.38 a 5.27), mientras que Ecotonos presentó una mayor equitatividad (5.4,

IC al 95% de 4.36 a 7.99), indicando una distribución más uniforme de las especies dominantes.

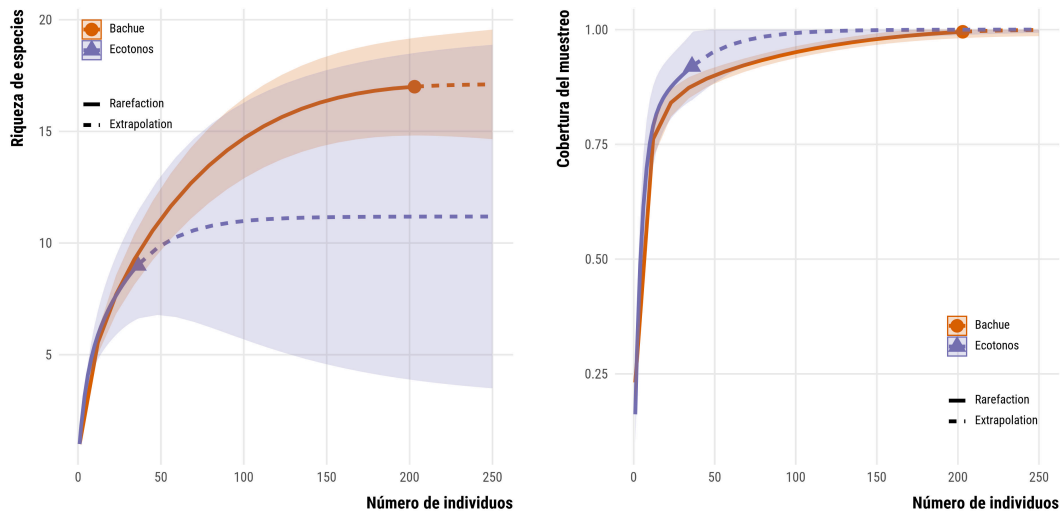
**Tabla 1.** Especies de murciélagos filostómidos y sus abundancias en dos localidades de la cordillera Occidental del Valle del Cauca. Se indica el valor típico de la masa corporal (en gramos), la longitud del antebrazo (en centímetros) y el gremio trófico de cada especie. A: animalívoros estrictos. F: frugívoros estrictos y predominantes. OF: omnívoros predominantemente frugívoros. ON: omnívoros predominantemente nectarívoros.

<b>Especie</b>	<b>Bachué</b>	<b>Ecotonos</b>	<b>masa</b>	<b>antebrazo</b>	<b>gremio</b>
<i>Anoura caudifer</i>	3	0	10.0	36.87	ON
<i>Anoura cultrata</i>	1	0	17.0	37.70	ON
<i>Artibeus lituratus</i>	3	0	59.0	70.18	OF
<i>Carollia brevicauda</i>	22	4	16.0	40.00	OF
<i>Carollia castanea</i>	2	0	15.5	38.74	OF
<i>Carollia perspicillata</i>	86	8	17.0	40.81	OF
<i>Dermanura phaeotis</i>	3	7	14.0	41.23	F
<i>Dermanura rosenbergi</i>	4	0	16.0	41.06	F
<i>Desmodus rotundus</i>	2	0	33.0	60.00	A
<i>Enchisthenes hartii</i>	2	10	26.0	47.76	F
<i>Sturnira bakeri</i>	2	0	19.0	42.13	F
<i>Sturnira bidens</i>	4	2	25.0	42.01	F
<i>Sturnira bogotensis</i>	7	1	24.0	45.95	OF
<i>Sturnira erythromos</i>	21	1	16.3	40.61	F
<i>Sturnira koopmanhilli</i>	0	1	20.0	40.28	F
<i>Sturnira ludovici</i>	35	2	25.0	46.54	F
<i>Sturnira luisi</i>	3	0	13.0	40.93	F
<i>Vampyroides major</i>	3	0	24.0	46.18	F

Bachué presentó una riqueza observada de 17 especies, con un valor estimado de 17.12 y un intervalo de confianza (IC) al 95% de 17.00 a 23.38 (Fig. 2). Esto indica que la riqueza observada se acerca al valor estimado, lo que sugiere que la mayoría de las especies del ensamblaje fueron capturadas. Ecotonos mostró una riqueza observada de 9 especies, con un valor estimado de 11.19 y un IC al 95% de 9.00 a 20.57 (Fig. 2). Este intervalo refleja mayor incertidumbre y sugiere la posible presencia de especies no detectadas en el muestreo.

El componente de gradiente de abundancia ( $\beta_{BC,GRA}$ ) fue el principal contribuyente a la disimilitud total entre los dos ensamblajes (57.73%), lo que se refleja en Ecotonos como subconjunto de Bachué en términos de abundancias. La variación equilibrada en abundancia ( $\beta_{BC,BAL}$ ) aportó el 33.49%, lo que implica que hubo cierto reemplazo de especies entre ensamblajes. La disimilitud total de Bray-Curtis fue alta (91.22%), lo que confirma diferencias significativas en la composición de los ensamblajes. Sin embargo, la prueba PERMANOVA no encontró diferencias estadísticamente significativas entre los ensamblajes

( $r^2 = 0.05$ ,  $F_{1,16} = 0.848$ ,  $P = 0.460$ ), lo que sugiere que otros factores podrían estar influyendo en la variación observada.



**Figura 2.** Estimación de la riqueza de especies y de la cobertura de muestreo de murciélagos de la familia Phyllostomidae en dos localidades de la cordillera Occidental del Valle del Cauca.

Por su parte, la diversidad beta taxonómica entre los ensamblajes de Bachué y Ecotonos, medida con el índice de Sørensen, revela una disimilitud general ( $\beta_{SOR}$ ) de 67.1%. El componente de recambio ( $\beta_{SIM}$ ) es moderado e indica que el 27.3% de la disimilitud entre ambos ensamblajes se debe a la sustitución de especies, es decir, a la presencia de especies únicas en cada ensamblaje. El componente de anidación ( $\beta_{SNE}$ ), también moderado (39.9%), es mayor que el de recambio, e indica que uno de los ensamblajes (Ecotonos) es un subconjunto del otro (Bachué). Este resultado es consistente con un escenario en el que Ecotonos posee menor riqueza de especies y podría estar sometido a condiciones ambientales más restrictivas o menos heterogéneas en comparación con Bachué.

## Diversidad filogenética

El ensamblaje de Bachué tiene una diversidad filogenética (PD) observada (208.639) que es ligeramente mayor que la esperada por azar (204.118). La diversidad filogenética observada está 0.75 desviaciones estándar por encima de la media del modelo nulo ( $z = 0.747$ ), pero esta diferencia no es significativa ( $P = 0.849$ ). Esto sugiere que el ensamblaje no presenta un sesgo filogenético marcado y es consistente con una composición de especies cercana a lo esperado por azar. Por su parte, el ensamblaje de Ecotonos muestra una diversidad filogenética observada (105.564) menor a lo que se esperaría por azar (133.824). La diversidad filogenética observada está casi 2 desviaciones estándar por debajo de la media del modelo nulo ( $z = -1.986$ ) y esta diferencia es significativa ( $P = 0.028$ ). Esto sugiere que las

especies en Ecotonos están más estrechamente relacionadas filogenéticamente entre sí de lo esperado por azar. Este patrón puede deberse a presiones ambientales o ecológicas específicas que favorecen la coexistencia de especies filogenéticamente similares, posiblemente adaptadas a un entorno particular.

El análisis de la distancia media entre pares (MPD) y la distancia media al taxón más cercano (MNTD) respalda estas observaciones. Bachué tiene una MPD de 38.424, cercana a la esperada (37.609), sin evidencia significativa de agrupamiento ni dispersión ( $z = 1.03$ ,  $P = 0.968$ ). La MNTD de 16.023 de Bachué también es similar a la esperada (15.736), confirmando una estructura filogenética aleatoria ( $z = 0.29$ ,  $P = 0.646$ ). Por su parte, Ecotonos tiene una MPD de 31.47 que, aunque inferior a la esperada (37.533), no representa una diferencia significativa ( $z = -1.77$ ,  $P = 0.052$ ). Sin embargo, la MNTD de 12.693 de Ecotonos, significativamente menor que la esperada (20.613), indica un patrón de agrupamiento filogenético ( $z = -1.93$ ,  $P = 0.025$ ).

En cuanto a la diversidad beta filogenética, los ensamblajes de Bachué y Ecotonos comparten un 68.1% de linajes filogenéticos, mientras que el 31.8% restante representa disimilitud. El bajo componente de recambio filogenético (2.5%) y el componente de anidamiento más elevado (29.3%) sugieren que la disimilitud se debe principalmente a la inclusión de subgrupos filogenéticos en Ecotonos, que parece ser un subconjunto de Bachué. No obstante, la diferencia observada en la similitud filogenética no se diferencia significativamente ( $z = -1.738$ ,  $P = 0.052$ ) de la media del modelo nulo (76.6%). El patrón observado podría no ser producto de procesos ecológicos o evolutivos específicos, sino resultado de variaciones aleatorias en la composición de los ensamblajes.

## **Diversidad funcional**

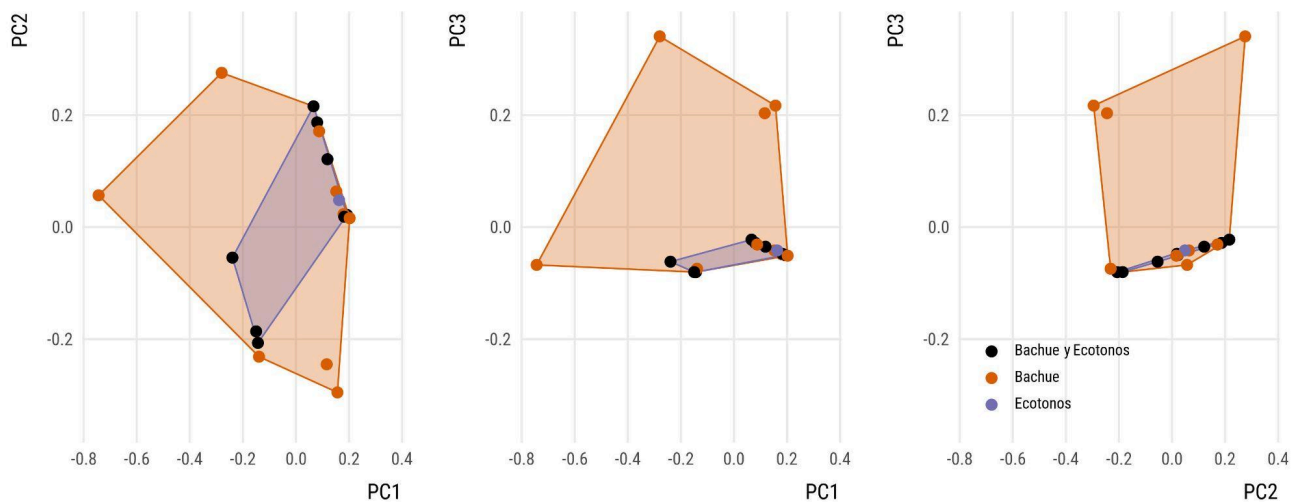
A medida que aumenta la dimensionalidad (de 1D a 3D), el valor de la desviación media absoluta (MAD) disminuye, lo que indica una mejora en la calidad de la representación del espacio funcional. La representación en 3D es la más precisa entre las opciones evaluadas, con un valor de  $MAD = 0.026$ , considerado una buena representación del espacio funcional ( $MAD < 0.05$ ). La representación en 2D ( $MAD = 0.051$ ) y el árbol funcional promedio ( $MAD = 0.053$ ) también muestran valores cercanos a este umbral, pero no así la representación en 1D ( $MAD = 0.116$ ).

En el análisis de la relación entre los ejes del espacio funcional (Fig. 3), el primer componente principal (PC1) está fuertemente influenciado por la masa corporal ( $r^2 = 0.638$ ,  $P < 0.001$ ), la longitud del antebrazo ( $r^2 = 0.66$ ,  $P < 0.001$ ) y el gremio trófico ( $\eta^2 = 0.611$ ,  $P = 0.009$ ), lo que indica que PC1 captura una combinación de características funcionales asociadas con el tamaño corporal y la función trófica. El segundo componente principal (PC2) tiene una relación moderada con la longitud del antebrazo ( $r^2 = 0.29$ ,  $P = 0.021$ ) y el gremio trófico ( $\eta^2 = 0.598$ ,  $P = 0.01$ ), lo que indica que PC2 también representa variaciones en estos rasgos, aunque en menor medida que PC1. El tercer componente principal (PC3) está

principalmente influenciado por el gremio trófico ( $\eta^2 = 0.767$ ,  $P = 0.003$ ), lo que sugiere que captura la variabilidad específica en la dieta.

En términos de riqueza funcional, Bachué ocupa todo el volumen del espacio funcional (FRic = 1.0), mientras que Ecotonos ocupa un volumen muy pequeño (FRic = 0.004). Esto sugiere que Bachué alberga especies con un rango más amplio de características funcionales. Por otro lado, la equitatividad funcional es más alta en Ecotonos (FEve = 0.622) que en Bachué (FEve = 0.329). Esto sugiere que las especies están distribuidas de manera más equitativa en el espacio funcional en Ecotonos, mientras que en Bachué las especies tienden a concentrarse en ciertas áreas del espacio. La divergencia funcional es mayor en Ecotonos (FDiv = 0.899) que en Bachué (FDiv = 0.649). Esto sugiere que las especies en Ecotonos tienden a ocupar posiciones más extremas en el espacio funcional, posiblemente por una mayor especialización en ciertos rasgos.

La disimilitud funcional beta entre los ensamblajes de Bachué y Ecotonos muestra una disimilitud funcional total  $\beta_{\text{SOR}} = 0.992$ , lo que indica una diferencia funcional muy alta (99.22%) entre ambos ensamblajes. Este valor se descompone casi completamente en el componente de anidación ( $\beta_{\text{SNE}} = 0.992$ ), mientras que el componente de recambio es prácticamente nulo ( $\beta_{\text{SIM}} = 3.74 \times 10^{-15}$ ). Estos resultados sugieren que la disimilitud funcional entre Bachué y Ecotonos no se debe a la presencia de rasgos funcionales únicos en cada ensamblaje (es decir, no hay recambio funcional), sino a que el ensamblaje de Ecotonos representa un subconjunto funcional de Bachué. Esto implica que todos los rasgos funcionales presentes en Ecotonos están contenidos dentro del espectro funcional de Bachué, sin adición de nuevas funciones o roles ecológicos.



**Figura 3.** Espacio funcional de los ensamblajes de murciélagos de la familia Phyllostomidae en dos localidades de la cordillera Occidental del Valle del Cauca. El espacio se calculó a partir de la masa corporal, la longitud del antebrazo y el gremio trófico.

## DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio revelan diferencias notables en la diversidad taxonómica, filogenética y funcional de los ensamblajes de murciélagos en los sitios de Bachué y Ecotonos. Estos patrones pudieran reflejar los efectos de diferentes grados de intervención humana en estos ecosistemas. A su vez, los resultados destacan la importancia de la restauración y la conservación del hábitat para sostener la biodiversidad y los roles ecológicos de las especies clave en ecosistemas tropicales.

En términos de diversidad taxonómica, Bachué presentó una mayor riqueza de especies en comparación con Ecotonos, lo que sugiere que el proceso de restauración pasiva ha facilitado la colonización y establecimiento de un ensamblaje de murciélagos más rico. La vegetación secundaria y los mosaicos de cultivos en Bachué pueden estar generando diferentes microhábitats y recursos que promueven la coexistencia de especies con distintos requerimientos ecológicos (Carvalho et al., 2021). Estudios previos han demostrado que la heterogeneidad de hábitats, típica en áreas en restauración, tiende a sostener una mayor diversidad de especies (Chazdon, 2008). Por otro lado, la mayor equitatividad observada en Ecotonos, un relicto de bosque primario, sugiere un ensamblaje de murciélagos más especializado, adaptado a las condiciones estables y menos fragmentadas de este bosque cerrado (Cisneros et al., 2015; Kalko, 1998).

La diversidad filogenética mostró patrones contrastantes entre ambos sitios. En Bachué, la diversidad filogenética fue cercana a la esperada bajo un modelo nulo, sugiriendo una composición evolutivamente diversa sin agrupamientos filogenéticos marcados. Esto puede ser resultado de la variedad de microhábitats y recursos en Bachué, lo cual permite la coexistencia de especies evolutivamente divergentes y reduce el sesgo hacia grupos filogenéticos específicos (Fukami y Morin, 2003; Cadotte et al., 2009). Por su parte, Ecotonos presentó un patrón de agrupamiento filogenético significativo, indicando que las especies están más estrechamente relacionadas de lo esperado por azar. Este fenómeno puede deberse a un filtro ambiental que favorece la supervivencia de especies con adaptaciones similares, adaptadas a condiciones de bosque menos perturbado (Webb et al., 2002; Cavender-Bares et al., 2009).

Los resultados de diversidad funcional revelaron que Bachué ocupa un espacio funcional amplio, lo que sugiere que las especies en este sitio desempeñan una variedad de roles ecológicos. Esto se evidencia en la presencia de los cuatro gremios tróficos en Bachué (ver Tabla 1). La amplia diversidad funcional observada en Bachué puede reflejar la capacidad de los murciélagos para adaptarse a diferentes recursos y microhábitats, siendo agentes de restauración en procesos como la dispersión de semillas y polinización, promoviendo la regeneración del bosque (Kunz et al., 2011). Por otro lado, Ecotonos mostró un ensamblaje funcional más especializado, con alta equitatividad funcional y elevada divergencia. Este patrón sugiere una distribución uniforme de las especies en el espacio funcional, ocupando posiciones extremas indicativas de una mayor especialización en ciertos rasgos funcionales

que pudieran ser específicos del bosque cerrado, como adaptaciones para vuelos que demanden alta maniobrabilidad o el consumo de frutos en el dosel de la vegetación (Díaz et al., 2013; Villéger et al., 2008).

La disimilitud beta entre los ensamblajes en ambos sitios, tanto en términos de diversidad taxonómica como funcional, estuvo dominada por el componente de anidación. Esto indica que las especies de Ecotonos representan un subconjunto funcional y taxonómico de las especies en Bachué. Este patrón es coherente con un escenario de bosque primario menos fragmentado, donde el rango de variación en funciones ecológicas es más estrecho y especializado. La anidación es consistente con un patrón en el que las especies de Ecotonos son menos diversas en términos de rasgos funcionales, adaptándose a un conjunto de recursos más homogéneo (Baselga, 2010; Leprieur et al., 2012).

Estos hallazgos subrayan el rol clave de los murciélagos en la restauración de ecosistemas tropicales, especialmente en sitios en restauración como Bachué, donde su diversidad funcional puede incrementar la resiliencia del ecosistema mediante la provisión de funciones ecológicas críticas. La diversidad funcional en ensamblajes de murciélagos no solo facilita la regeneración forestal, sino que también contribuye a la estabilidad del ecosistema frente a perturbaciones, al permitir que diferentes especies cumplan roles ecológicos complementarios (Petchey y Gaston, 2002; Muscarella y Fleming, 2007; Flynn et al., 2009). En Ecotonos, el ensamblaje especializado sugiere que las especies desempeñan roles específicos cruciales para el mantenimiento de este relicto de bosque, posiblemente adaptadas a un ambiente menos perturbado y más estable (Cavender-Bares et al., 2009).

La presente investigación destaca que los esfuerzos de restauración pasiva en sitios como Bachué pueden promover una mayor riqueza de especies y diversidad funcional, fomentando un ensamblaje ecológicamente complejo. Por otro lado, sitios como Ecotonos, con bosque primario conservado, albergan ensamblajes más especializados, adaptados a condiciones menos perturbadas. Estos hallazgos resaltan la importancia de conservar tanto los relictos de bosque primario como de restaurar áreas degradadas para maximizar la diversidad ecológica y funcional en paisajes fragmentados (Chazdon, 2008; Cadotte et al., 2011). En conclusión, la complementariedad entre conservación y restauración es fundamental para maximizar la funcionalidad y estabilidad de los ecosistemas tropicales, subrayando la necesidad de estrategias integradas de manejo y conservación en la región.

## **AGRADECIMIENTOS**

Quiero agradecerles a mis padres por todo lo que se han esforzado para darme un hogar, trabajo y estudio. A mi mamá le agradezco por todo los momentos, consejos y valores dados que me han ayudado a formarme. También, por el gran esfuerzo que ha hecho por mantener el hogar y quiero salir adelante para poderle brindar todos los lujos que quiera tener.

A mi papá le agradezco sus enseñanzas en el trabajo y al inculcarme la responsabilidad; por él entendí lo dura que es la vida y lo difícil que es tener un trabajo estable y bien

remunerado. Espero poder salir adelante y también poderle brindar una pensión para que pueda pasar sus días de paseo con mi mamá.

Le quiero agradecer a mis amigos de barrio y colegio. Agradecerle a los que están y a los que no. Me enseñaron lo que es la calle y lo sencillo que puede ser desviarse del camino. Gracias a sus consejos y experiencias pude orientar mi camino.

También le quiero agradecer a mis amigos de la universidad, que a pesar del corto tiempo me han brindado un apoyo incondicional. Son parte de lo mejor que me ha podido pasar mientras estudiaba esta maravillosa carrera que es la Biología.

Quiero agradecerle a Danny Rojas y al RojasLab por los espacios de enriquecimiento y por todo el apoyo dado durante mi trabajo de grado. De igual forma, le agradezco a Daniel Osorio por sus consejos y su tiempo brindado. Les agradezco porque me ayudaron a encaminar mi vida.

Finalmente le quiero agradecer a Saray que con su amor, apoyo y comprensión me ha ayudado a administrar un poco más mi vida. En poco tiempo se ha convertido en alguien fundamental para mí.

Gracias.

## REFERENCIAS

- Aguirre, L. F., F. Montaña-Centellas, H. Bernad y R. Quispe Garay. 2016. Functional diversity of Andean bats: Influences of environment on the traits of an assemblage. *Acta Oecologica* 74:59-68.
- Anderson, M. J. 2017. Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA). *Wiley StatsRef: Statistics Reference Online*. <https://doi.org/10.1002/9781118445112.stat07841>
- Armenteras, D., N. Rodríguez y J. Retana. 2011. Landscape changes in the Andes of Colombia: Implications for biodiversity conservation. *Journal of Biogeography* 38(5):872-885.
- Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19(1):134-143.
- Baselga, A. 2013. Separating the two components of abundance-based dissimilarity: balanced changes in abundance vs. abundance gradients. *Methods in Ecology and Evolution* 4(6):552-557.
- Cadotte, M. W., B. J. Cardinale y T. H. Oakley. 2009. Evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106(22):8903-8908.
- Cadotte, M. W., K. Carscadden y N. Mirotchnick. 2011. Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48(5):1079-1087.
- Carvalho, W. D., K. Mustin, F. Z. Farneda, I. J. de Castro, R. R. Hilário, A. Martins, J. Miguel, B. de Silva Xavier y J. de Toledo. 2021. La diversidad taxonómica, funcional y filogenética de

- los murciélagos disminuye de hábitats naturales más a menos complejos en la Amazonía. *Ecología* 197(1):223-239.
- Cavender-Bares, J., K. H. Kozak, P. V. Fine y S. W. Kembel. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters* 12(7):693-715.
- Chazdon, R. L. 2008. Beyond deforestation: Restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science* 320(5882):1458-1460.
- Cisneros, L. M., M. E. Fagan y M. R. Willig. 2015. Efectos de los paisajes modificados por el hombre en las dimensiones taxonómicas, funcionales y filogenéticas de la biodiversidad de los murciélagos. *Diversity and Distributions* 21(5):523-533.
- Díaz, S., A. Purvis, J. H. Cornelissen, G. M. Mace, M. J. Donoghue, R. M. Ewers, P. Jordano y W. D. Pearse. 2013. Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. *Ecology and Evolution* 3(2):295-309.
- Díaz, M., S. Solari, R. Gregorin, L. Aguirre y R. Barquez. 2021. *Clave de identificación de los murciélagos neotropicales / Chave de identificação dos morcegos neotropicais*. Programa de Conservación de los Murciélagos de Argentina (PCMA), Tucumán, 207 pp.
- Faith, D. P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation* 61(1):1-10.
- Farneda, F. Z., R. Rocha, A. López-Baucells, M. Groenenberg, I. Silva, J. M. Palmeirim, P. E. Bobrowiec y C. F. J. Meyer. 2015. Trait-related responses to habitat fragmentation in Amazonian bats. *Journal of Applied Ecology* 52(5):1381-1391.
- Flynn, D. F., N. Mirotchnick, M. Jain, M. I. Palmer y S. Naeem. 2009. Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity-ecosystem-function relationships. *Ecology* 90(8):1913-1920.
- Fukami, T. y P. J. Morin. 2003. Productivity-biodiversity relationships depend on the history of community assembly. *Nature* 424(6947):423-426.
- Fundación Farallones. 2024. <https://www.fundacionfarallones.org/nuestra-historia>
- Gross, N., Y. L. Bagousse-Pinguet, P. Liancourt, M. Berdugo, N. J. Gotelli y F. T. Maestre. 2017. Functional trait diversity maximizes ecosystem multifunctionality. *Nature Ecology and Evolution* 1(5):1-9.
- Hsieh, T. C., K. H. Ma y A. Chao. 2016. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution* 7(12):1451-1456.
- IDEAM. 2024. Sistema de Monitoreo de las Coberturas de la Tierra - SIMCOT. ArcGIS StoryMaps. <https://storymaps.arcgis.com/stories/6b45024fb7a247219c33adc524345589>
- Kalko, E. K. V. 1998. Organization and diversity of tropical bat communities through space and time. *Zoology* 101(4):281-297.
- Kembel, S. W., P. D. Cowan, M. R. Helmus, W. K. Cornwell, H. Morlon, D. D. Ackerly, S. P. Blomberg y C. O. Webb. 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* 26:1463-1464.
- Kunz, T. H., E. B. de Torrez, D. Bauer, T. Lobova y T. H. Fleming. 2011. Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1223(1):1-38.

- Leprieur, F., C. Albouy, J. De Bortoli, P. F. Cowman, D. R. Bellwood y D. Mouillot. 2012. Quantifying phylogenetic beta diversity: distinguishing between 'true' turnover of lineages and phylogenetic diversity gradients. *Ecography* 35(1):1-13.
- Lopez-Baucells, A., R. Rocha, P. Bobrowiec, E. Bernard, J. Palmeirim y C. Meyer. 2016. *Field Guide to Amazonian Bats*. INPA, Petrópolis, 173 pp.
- Mace, G. M., K. Norris y A. H. Fitter. 2012. Biodiversity and ecosystem services: A multilayered relationship. *Trends in Ecology and Evolution* 27(1):19-26.
- Magneville, C., N. Loiseau, C. Albouy, N. Casajus, T. Claverie, A. Escalas, F. Leprieur, E. Maire, D. Mouillot y S. Villeger. 2022. mFD: an R package to compute and illustrate the multiple facets of functional diversity. *Ecography* e05904.
- Mello, M. A. R., F. M. D. Marquitti, P. R. Guimarães Jr., E. K. Kalko, P. Jordano y M. A. M. de Aguiar. 2011. The modularity of seed dispersal: Differences in structure and robustness between bat- and bird-fruit networks. *Oecologia* 167(1):131-140.
- MINAM. 2015. Guía de inventario de la fauna silvestre. Resolución Ministerial N° 057-2015-MINAM, vol. 2, p. 84.
- Moreno, C. E., J. M. Calderón-Patrón, N. Martín-Regalado, A. P. Martínez-Falcón, I. J. Ortega-Martínez, C. L. Rios-Díaz y F. Rosas. 2018. Measuring species diversity in the tropics: a review of methodological approaches and framework for future studies. *Biotropica* 50(6):929-941.
- Muscarella, R. y T. H. Fleming. 2007. The role of frugivorous bats in tropical forest succession. *Biological Reviews* 82(4):573-590.
- Ochoa-Sanz, D. M., F. Villalobos y D. Rojas (en preparación). Efecto de la dieta en los patrones de diversificación de los murciélagos de la familia Phyllostomidae (Mammalia: Chiroptera).
- Petchey, O. L. y K. J. Gaston. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5(3):402-411.
- Ramírez-Chaves, H. E., N. G. Leuro Robles, A. Castaño Rivera, D. M. Morales-Martínez, A. F. Suárez Castro, M. E. Rodríguez-Posada, D. Zurc, D. C. Concha Osbahr, A. Trujillo, E. A. Noguera Urbano, G. E. Pantoja Peña, J. F. González Maya, J. Pérez Torres, H. Mantilla Meluk, C. López Castañeda, A. Velásquez Valencia y D. Zárrate Charry. 2024. *Mamíferos de Colombia*. v1.14. Sociedad Colombiana de Mastozoología. Dataset/Checklist. <https://doi.org/10.15472/kl1whs>
- Rojas, D., O. M. Warsi y L. M. Davalos. 2016. Bats (Chiroptera: Noctilionoidea) challenge a recent origin of extant neotropical diversity. *Systematic Biology* 65(3):432-448.
- Roswell, M., J. Dushoff y R. Winfree. 2021. A conceptual guide to measuring species diversity. *Oikos* 130(3):321-338.
- SIDAP Valle del Cauca. 2024. <https://sidap.cvc.gov.co/es/areas-protegidas/rfpr-bitaco>
- Stevens, R. D., S. B. Cox, R. E. Strauss y M. R. Willig. 2003. Patterns of functional diversity across an extensive environmental gradient: vertebrate consumers, hidden treatments and latitudinal trends. *Ecology Letters* 6(12):1099-1108.

Villéger, S., N. W. H. Mason y D. Mouillot. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89(8):2290-2301.

Webb, C. O., D. D. Ackerly, M. A. McPeck y M. J. Donoghue. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33(1):475-505.

**Anexo 1.** Filogenia en formato NEWICK de 18 especies de murciélagos de la familia Phyllostomidae que se utilizó en los análisis de diversidad filogenética.

```
((((((((Artibeus_lituratus:8.52196522,(Dermanura_phaeotis:6.48688476,Dermanura_rosenbergi:6.48688476):2.03508046):4.507729675,Enchisthenes_hartii:13.02969489):1.87722735,Vampyroides_major:14.90692225):3.017559284,((((Sturnira_ludovici:3.100767893,Sturnira_koopmanhilli:3.100767892):0.7086854929,Sturnira_bogotensis:3.809453385):1.222455796,(Sturnira_erythromos:3.372142514,Sturnira_bakeri:3.372142513):1.659766668):0.4819650539,Sturnira_luisi:5.513874235):6.139157451,Sturnira_bidens:11.65303169):6.271449843):3.47378916,((Carollia_perspicillata:2.180603268,Carollia_brevicauda:2.180603268):6.13838741,Carollia_castanea:8.318990678):13.07928001):2.662772815,(Anoura_caudifer:7.558611919,Anoura_cultrata:7.55861192):16.50243158):3.37451131,Desmodus_rotundus:27.43555481);
```