

Universidad del Valle



Influencia de la fragmentación sobre las redes de interacción, la diversidad funcional y filogenética de murciélagos frugívoros en el bosque seco tropical

Leidy Tatiana Velásquez Roa

Dirigido: Oscar E. Murillo García PhD.

Maestría en Ciencias Biología, Sede Cali

Facultad de Ciencias Naturales y Exactas
13 de Mayo de 2024

Contenido

Introducción general	6
Capítulo 1.	9
Influencia de la fragmentación sobre las redes de interacción murciélago-planta	9
Resumen	9
Abstract.....	10
Introducción.....	10
Materiales y métodos.....	13
Área de estudio	13
Fase de campo	14
Fase de laboratorio.....	15
Características del paisaje.....	15
Redes de interacción.....	16
Análisis de datos.....	Error! Bookmark not defined.
Redes de interacción multicapa	18
Diversidad Beta	19
Resultados.....	20
Redes de interacción.....	20
Redes de interacción del múltiples capas	22
Diversidad beta	25
Efecto de la fragmentación sobre las propiedades estructurales de la red de interacción	26
Discusión	29
Bibliografía.....	35
Capítulo 2	43
Resumen	43
Abstract.....	44
Introducción.....	44
Materiales y métodos.....	47
Área de estudio	47
Fase de campo	48
Fase de laboratorio.....	49
Características del paisaje.....	50
Índices diversidad funcional	50
Índices diversidad filogenética	52

Análisis de datos.....	53
Resultados.....	53
Efecto de la fragmentación sobre la diversidad funcional y filogenética de murciélagos frugívoros	55
Discusión	58
Bibliografía.....	63
Discusión general	69
Conclusiones generales.....	72
Bibliografía general	73
Anexos	78

Lista de Figuras

Figura 1. 1. Área de estudio con la ubicación geográfica de los 10 remanentes de BsT que se seleccionaron para la investigación.	14
Figura 1. 2. Red general de interacción entre murciélagos frugívoros (rombos) y plantas (cuadrados) en remanentes de Bosque Seco Tropical del Valle del Cauca, Colombia. El color indica las especies de plantas y murciélagos que pertenecen al mismo módulo.....	21
Figura 1. 3. Afiliación de las especies de murciélagos y plantas a diferentes módulos representados por colores a través del enfoque de máxima modularidad de redes multicapa; en 10 remanentes de BsT. Donde A: Mateguadua, B: Valenzuela, C: El Volcán, D: La Venta, E: La Gitana, F: Chimbilaco, G: Vínculo, H: Higueroncito, I: Medio, J: Verdún. El módulo 8 (color rosa) incluye a todas las especies que se encuentran en un módulo diferente. Error! Bookmark not defined.	
Figura 2. 1. Área de estudio con la ubicación geográfica de los 10 remanentes de BsT que se seleccionaron para la investigación.	48
Figura 2. 2. Definición de variables morfológicas utilizadas para describir la morfología alar de murciélagos. Donde, B: Envergadura, Ts: Radio de la punta del ala, Tl: Radio de la longitud de la punta del ala, Shw: es el área distal al quinto dígito, Saw: área distal entre el quinto dígito, el cuerpo y las piernas, lhw y law son las longitudes correspondientes. Estas cantidades se utilizan para calcular el índice de forma de la punta del ala, I. Tomado de Norberg & Rayner (1987).....	52
Figura 2. 3. Abundancia de especies de murciélagos frugívoros en cada remanente de BsT estudiado.....	61

Lista de Tablas

Tabla 1. 1. Estructura de la red de interacción entre murciélagos y plantas en 10 remanentes de BsT con base en los índices de anidamiento (WNODF), modularidad (DIRT_LPAwb+) y robustez (R). Representados con el código de letra asignado y para el conjunto de datos de la red general. A: Mateguadua, B: Valenzuela, C: El Volcán, D: La Venta, E: La Gitana, F: Chimbilaco, G: Vínculo, H: Higueroncito, I: Medio, J: Verdún. Observado: valor observado del índice, IC-MN: Intervalo de confianza del modelo nulo, P: Plantas, M: Murciélagos. .	22
--	----

Tabla 1. 2. Valores de modularidad promedio, número de módulos y flexibilidad promedio para murciélagos y plantas a través del enfoque de redes multicapa.	23
Tabla 1. 3. Resultado del análisis de componentes principales para las métricas del paisaje en las escalas evaluadas. P : cálculo de métricas a nivel de remanente, B2 : cálculo de métricas en un buffer de 2.5 km, B5 : cálculo de métricas en un buffer de 5 km.....	27
Tabla 1. 4. Efecto de las métricas del paisaje sobre las propiedades estructurales de las redes de interacción murciélago-planta. Los asteriscos (*) indican los modelos para los cuales el intervalo de confianza no incluye el valor cero (0) y por lo tanto son significativos.....	28
Tabla 2. 1. Rasgos funcionales cuantitativos para evaluar diversidad funcional a través de índices (dispersión, divergencia funcional y especialización).	51
Tabla 2. 2. Resultado del análisis de componentes principales para las métricas del paisaje en las escalas evaluadas.	54
Tabla 2. 3. Efecto de la fragmentación sobre la diversidad funcional (craneal y alar) de murciélagos frugívoros a escala de fragmento (PC2P) y paisaje (PC1B5 y PC2B5).	56
Tabla 2. 4. Efecto de la fragmentación sobre la diversidad filogenética de murciélagos frugívoros. MNTD: Distancia promedio al taxón más cercano, MPD: Distancia filogenética promedio.	58

Lista de Anexos

Anexo 1. Diversidad beta (Índice de Jaccard).	78
Anexo 2. Resultados Características del paisaje	79

Lista de Figuras Anexos

Figura A 1. PCA a nivel polígono para cada uno de los remanentes muestreados, los números indican los remanentes. Donde 1: Mateguadua, 2: Valenzuela, 3: El Volcán, 4: La Venta, 5: La Gitana, 6: Chimbilaco, 7: El Vínculo, 8: Higueroncito, 9: El Medio y 10: Verdún. área de cada parche (area_mn), densidad de borde (ed), distancia euclidiana al vecino más cercano (enn_mn), índice de forma (lsi), densidad de parches (pd), borde total (te), relación área-perímetro (para_mn), índice de diversidad de Simpson (sidi), índice de diversidad de Shannon (shdi) y densidad de riqueza de parches (prd).	79
Figura A 2. PCA a nivel buffer 2.5 k, para cada uno de los remanentes muestreados, los números indican los remanentes. Donde 1: Mateguadua, 2: Valenzuela, 3: El Volcán, 4: La Venta, 5: La Gitana, 6: Chimbilaco, 7: El Vínculo, 8: Higueroncito, 9: El Medio y 10: Verdún. área de cada parche (area_mn), densidad de borde (ed), distancia euclidiana al vecino más cercano (enn_mn), índice de forma (lsi), densidad de parches (pd), borde total (te), relación área-perímetro (para_mn), índice de diversidad de Simpson (sidi), índice de diversidad de Shannon (shdi) y densidad de riqueza de parches (prd).	80
Figura A 3. PCA a nivel buffer 5 km, para cada uno de los remanentes muestreados, los números indican los remanentes. Donde 1: Mateguadua, 2: Valenzuela, 3: El Volcán, 4: La Venta, 5: La Gitana, 6: Chimbilaco, 7: El Vínculo, 8: Higueroncito, 9: El Medio y 10: Verdún. área de cada parche (area_mn), densidad de borde (ed), distancia euclidiana al vecino más cercano (enn_mn), índice de forma (lsi), densidad de parches (pd), borde total (te), relación área-perímetro (para_mn), índice de diversidad de Simpson (sidi), índice de diversidad de Shannon (shdi) y densidad de riqueza de parches (prd).	82

Lista de Tablas Anexos

Tabla A 1. Matriz de similitud para murciélagos	78
Tabla A 2. Matriz de similitud para plantas	78

Introducción general

La fragmentación del hábitat implica la división de grandes áreas naturales en segmentos más pequeños y aislados, a menudo debido a actividades humanas como la urbanización o la agricultura. Esta fragmentación es crucial para la biodiversidad, ya que puede reducir drásticamente las poblaciones de especies, limitar su capacidad de movimiento y reproducción, y alterar las interacciones ecológicas, lo que lleva a una disminución en la diversidad biológica (Haddad *et al.* 2015, Fletcher *et al.* 2018). Para entender cómo la fragmentación conduce a la pérdida de biodiversidad es necesario comprender sus efectos a diferentes escalas espaciales (Bhakti *et al.* 2018, Vergara *et al.* 2020). A escala de parche, el área del fragmento determina cuántas especies persisten (Ferraz *et al.* 2007, Rueda-Hernández *et al.* 2015, Ulrich *et al.* 2016), mientras los cambios en las condiciones bióticas y abióticas cerca del borde ("efectos de borde"; Pfeifer *et al.* 2017) pueden afectar negativamente a las especies de interior de bosque y positivamente a las especies de la matriz (Manu *et al.* 2007, Banks-Leite *et al.* 2010). Adicionalmente, la fragmentación aumenta la facilidad de acceso humano al interior de los bosques tropicales, lo que genera impactos adicionales como la tala selectiva (Barlow *et al.* 2016, Alroy 2017), la cual cambia la composición y estructura de las comunidades vegetales, promoviendo la conformación de bosques secundarios (Aubad *et al.* 2008) y cambiando la riqueza y la composición de las comunidades (Thiollay 1997, Burivalova *et al.* 2014, Arcilla *et al.* 2015).

A nivel del paisaje, el aislamiento generado por la fragmentación afecta la dispersión de los organismos, influenciando la distribución y abundancia de las especies (Clinchy *et al.* 2002) y causando efectos negativos sobre la riqueza de especies (McCoy & Mushinsky 1999, Rukke 2000, Virgós 2001). El aislamiento de las poblaciones dificulta el intercambio de individuos entre parches de bosque, reduciendo la probabilidad de colonización de los fragmentos más alejados (Hanski & Gaggiotti 2004, Hanski 2005), conllevando a la pérdida de especies en áreas altamente fragmentadas. Por lo cual los parches de bosque que están conectados tienen más especies que los que se encuentran aislados, aunque el efecto del aislamiento sobre las poblaciones es dependiente de la especie y de la escala de análisis (Fahring 2003, Martínez *et al.* 2011). Adicionalmente, uno de los resultados de la

fragmentación es la homogenización biótica generada por el incremento en la dispersión de especies nativas comunes y generalistas y la disminución de especies raras y especialistas (Lôbo *et al.* 2011), lo cual se ha reconocido como uno de los procesos generados por los humanos que contribuye a la actual crisis de la biodiversidad (Olden 2006). A pesar de los efectos negativos sobre la biodiversidad, muchos ecosistemas han sido alterados convirtiéndose en paisajes fragmentados, lo que implica una pérdida de biodiversidad debido a la reducción de superficie, el aumento del aislamiento, la pérdida de calidad del hábitat y los cambios en las condiciones bióticas y abióticas (Forman 1995).

Los cambios ocasionados por la fragmentación sobre riqueza y composición de la diversidad, a diferentes escalas espaciales, pueden potencialmente alterar las interacciones entre animales y plantas (Aguilar *et al.* 2009). La agregación de interacciones entre pares de especies en las comunidades naturales forma redes con una estructura distintiva, que provee una visión general de la organización y la dinámica de estas interacciones (Bascompte y Jordano 2008). Desde una perspectiva evolutiva, se ha observado que las redes de interacción mutualista presentan una mayor resiliencia ante la extinción de especies con características evolutivas únicas, en comparación con la pérdida de especies que desempeñan roles funcionales singulares en el ecosistema (Bastazini *et al.* 2019). Esta distinción subraya la importancia de conservar la integridad de estas redes para el mantenimiento de la biodiversidad y la salud de los ecosistemas. Sin embargo, la degradación del hábitat induce cambios en la interacción de las especies de plantas y sus animales mutualistas (Albrecht *et al.* 2014), así como en el número de plantas dispersadas (Hagen *et al.* 2012); tendiendo a simplificar las redes interacción entre plantas y dispersores (Nielsen & Totland 2014). Las interacciones planta-animal se pueden concentrar hacia los bordes de bosque debido a los cambios en la estructura vegetal, a la respuesta de las especies y a la disponibilidad de los recursos (Saavedra *et al.* 2013, Hagen & Kraemer 2010). La dispersión de semillas en particular, influencia el mantenimiento y la regeneración de la estructura de los ecosistemas (Chautá-Mellizo *et al.* 2012, Segura-Linares 2017, Vergara & Badano 2009, Vilhena *et al.* 2012) y está estrechamente relacionada con la diversidad de polinizadores y dispersores, y con las características que determinan el uso de los recursos (Hoehn *et al.* 2008). La fragmentación afecta la frugivoría y la dispersión de semillas, ya que provoca cambios en los

rasgos funcionales de las especies (Marjakangas *et al.* 2019). Por lo cual, la variación en la diversidad de grupos de organismos ecológicamente importantes es útil para evaluar el efecto de alteraciones en la biodiversidad de organismos sobre el funcionamiento de los ecosistemas (González-Maya *et al.* 2016). En el caso particular de los murciélagos, se ha encontrado que la fragmentación reduce el número de recursos consumidos y dispersados, lo que puede tener un impacto negativo en la dinámica del bosque y el funcionamiento del ecosistema (Laurindo *et al.* 2019). Además, los roles ecológicos de los murciélagos pueden cambiar en sitios altamente fragmentados, ya que la estructura de las redes de interacción es menos especializada (Castaño-Salazar *et al.* 2020, Regolin *et al.* 2020).

Con el objetivo de entender la influencia de las perturbaciones antrópicas sobre los procesos ecológicos importantes para los ecosistemas, se evaluó el efecto de la fragmentación sobre: (1) la estructura de las redes de interacción mutualista murciélago-planta y (2) la diversidad funcional y filogenética de murciélagos. Para lo cual se realizaron capturas de murciélagos con redes de niebla en fragmentos de bosque seco tropical para determinar la estructura de las redes de interacción murciélago-planta y para calcular la diversidad funcional y filogenética. Se espera que la reducción en el tamaño de los fragmentos y el mayor aislamiento entre estos causados por la fragmentación (1) resulte en un mayor número de interacciones entre especies generalistas que entre especialistas y, (2) reduzca la diversidad funcional y filogenética de los murciélagos.

Capítulo 1.

Influencia de la fragmentación sobre las redes de interacción murciélago-planta

Resumen

La fragmentación reduce la riqueza y modifica la composición de las especies que habitan el interior del bosque, causando cambios significativos en las redes de interacción entre especies. Estas alteraciones pueden tener consecuencias directas en procesos críticos para la reproducción de las plantas y el mantenimiento de los bosques. Ante esta situación, es crucial examinar cómo la fragmentación afecta la estructura de las redes de interacción entre plantas y animales, especialmente en ecosistemas bajo amenaza como los Bosques Secos Tropicales (BsT). Para ello, se recolectó información sobre las interacciones entre especies de murciélagos y las plantas que consumen en 10 remanentes de BsT de Colombia. Adicionalmente, se realizó la caracterización de cada remanente a través de métricas del paisaje y se relacionó con propiedades estructurales de las redes de interacción (anidamiento, modularidad y robustez). Asimismo, con el fin de incluir el efecto de la variación espacial en las interacciones planta-murciélagos sobre la modularidad, se utilizó un enfoque de redes de interacción de múltiples capas. Finalmente, se calculó la diversidad beta de las interacciones entre los fragmentos y se descompuso en los componentes del recambio de especies y el recambio de interacciones, y se evaluó si estos están asociados con la distancia entre los fragmentos. En total se capturaron 1142 individuos de 36 especies de murciélagos de las cuales 28 especies pertenecen a la familia Phyllostomidae y 19 especies presentaron hábitos frugívoros, obteniendo de sus heces más de 19600 semillas. Se encontró que la fragmentación afecta el anidamiento y la robustez a las diferentes escalas evaluadas (fragmento, buffer de 2.5 km y buffer de 5 km). Se encontró que en los fragmentos más cercanos tiende a existir una composición similar de especies y de interacciones. Los resultados sugieren que, aunque la fragmentación afecta el anidamiento y la robustez de las redes de interacción de los remanentes, la alta flexibilidad de las interacciones de plantas y murciélagos enmascara un efecto de la disminución del hábitat y el aislamiento sobre la estructura modular.

Palabras clave: Alteración del hábitat, Disimilaridad, Mutualismo, Métricas del paisaje.

Abstract

Fragmentation continues to reduce the number of species and change the species composition within the forest, causing changes in the structure of interaction networks, which could promote changes in important processes for plant reproduction and forest maintenance. However, there is currently a need to characterize the effects of fragmentation on the structure of plant-animal interaction networks in threatened ecosystems such as the tropical dry forests (TDF). For this purpose, information on the interactions between bat species and the plants consumed by them was collected in ten remnants of TDF in Colombia. In addition, a characterization of each remnant was done using landscape metrics, and it was related to structural properties of the interaction networks (nestedness, modularity and robustness). In addition, for the purpose of including the effect of spatial variation in the interaction bat-plant on the modularity, the multilayer interaction network focus was used. Finally, we calculated the beta diversity of interactions between remnants, decomposed it into species and interaction turnover components, and assessed whether it was associated with remnant distance. We captured 1142 bat individuals grouped into 36 species (28 phyllostomids/19 frugivorous) and collected more than 19600 seeds from their droppings. Our results suggest that fragmentation influences nestedness and robustness at the different scales studied (remnant, 2.5 km and 5 km buffer). We find that the species and interaction composition became similar in the nearby remnants. Our results suggests that, although fragmentation has effect on the nestedness and robustness of remnant's interaction networks, the interactions' high flexibility between bats and plants masks a diminution habitat effect and the isolation on the modular structure.

Key words: Dissimilarity, Habitat alteration, Landscape metrics, Mutualism.

Introducción

La fragmentación, la pérdida y la degradación de hábitats alteran la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas al generar cambios en la composición de especies y la consecuente desaparición de las interacciones que involucran especies raras o un alto nivel de especialización (Aizen *et al.* 2012). Las interacciones entre los organismos y su ambiente son claves para mantener la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas, pues generan procesos ecológicos relacionados, principalmente, con el control de plagas y la

reproducción de las plantas (Groot *et al.*. 2002, Kunz *et al.* 2011). Cuando dos grupos de organismos interactúan, la suma de las interacciones individuales entre sus especies genera redes complejas de interdependencia con estructuras características dependiendo de la naturaleza de las interacciones (Chesson & Kuang 2008, Jordano *et al.* 2009, Thierry *et al.* 2019). En particular, se destacan las interacciones que son benéficas para ambas especies (mutualistas) pues generan procesos ecológicos indispensables para el funcionamiento de los ecosistemas como la polinización y la dispersión de semillas (Bascompte & Jordano 2014, Fleming 1988, Kunz *et al.* 2011). Sin embargo, la fragmentación del hábitat disminuye la riqueza, la abundancia y la diversidad funcional de las comunidades generando ensamblajes menos especializados en términos funcionales (Blackburn *et al.* 2005, Cisneros *et al.* 2015, Farias & Jaksic 2011, Flynn *et al.* 2009, García-Morales *et al.* 2016, Mendoza-Sáenz 2016, Trimble & van Aarde 2014), afectando la estructura de las redes de interacción mutualista, la fuerza de las interacciones entre especies y la persistencia de estas (Fortuna & Bascompte 2006). Por lo tanto, el conocimiento de las redes de interacción mutualistas puede ser útil para evaluar los efectos de perturbaciones antrópicas como la fragmentación y la degradación de hábitat sobre la funcionalidad de los ecosistemas y su capacidad para recuperarse o proveer servicios.

Las interacciones mutualistas entre plantas y animales promueven procesos vitales para el funcionamiento de los ecosistemas como son la polinización y la dispersión de semillas (Bascompte *et al.* 2006, Fleming *et al.* 2009, Herrera 1995, Jouard 2007, Rohr *et al.* 2014). Además, estos procesos generan beneficios económicos y son considerados servicios ecosistémicos de regulación (FAO 2020, Mace *et al.* 2011). La dispersión de semillas, en particular, tiene implicaciones importantes para la estructura demográfica y genética de las poblaciones involucradas, por lo cual influye en el mantenimiento y la regeneración de la estructura de los ecosistemas (Chautá-Mellizo *et al.* 2012, Segura-Linares 2017, Vergara & Badano 2009, Vilhena *et al.* 2012). El funcionamiento de estos procesos está estrechamente relacionado con la diversidad de polinizadores y dispersores, y con las características morfológicas, ecológicas y evolutivas de estos; las cuales determinan el uso de los recursos (Hoehn *et al.* 2008). La fragmentación afecta la frugivoría y por ende la dispersión de semillas, a través de cambios en los rasgos funcionales de las especies, tales como el

comportamiento de forrajeo del dispersor y la fenología de las plantas (Marjakangas *et al.* 2019). Por lo que, la variación en la diversidad de grupos de organismos ecológicamente importantes puede ser útil para evaluar el efecto de alteraciones en la biodiversidad de organismos sobre el funcionamiento de los ecosistemas (González-Maya *et al.* 2016).

Los murciélagos tropicales desempeñan roles cruciales en el equilibrio y la salud de los ecosistemas, gracias a la amplia variedad de sus dietas y la significativa abundancia local de sus poblaciones (Paterson *et al.* 2003, Solari *et al.* 2013); desempeñando un papel crucial en la dispersión de semillas (Bascompte 2007, Fleming & Sosa 1994, Castaño-Salazar 2009) en áreas alteradas y durante los estados iniciales de sucesión de los bosques (Galindo-González 1998). Los efectos de la fragmentación en los ensamblajes de murciélagos varían según la especie y la escala a la que se analiza. Características del paisaje a una escala mayor a 5 km influyen en las características ecológicas o evolutivas de las especies de murciélagos, mientras que a una escala más pequeña (≤ 5 km) influyen en la composición de especies (Cisneros *et al.* 2016). A pesar de la importancia crítica de la fragmentación del hábitat en la reconfiguración de los ecosistemas, aún existe un entendimiento limitado de cómo esta afecta la diversidad funcional y filogenética, y, a su vez, cómo estas alteraciones impactan los procesos ecológicos. Por lo cual, los cambios en la composición y diversidad de los ensamblajes de frugívoros pueden servir para predecir los impactos de la fragmentación sobre el proceso de dispersión de semillas, lo cual es de gran importancia para ecosistemas con alto grado de amenaza como el Bosque seco Tropical (BsT).

El BsT es uno de los ecosistemas más amenazado a nivel global por la pérdida de cobertura vegetal (Pizano & García 2014); en Colombia, ha disminuido drásticamente en los últimos años quedando menos del 8% de esta cobertura en todo el territorio (Cotler & Ortega-Larrocea 2006, Pizano & García 2014). El deterioro de este ecosistema se debe principalmente a actividades humanas tales como la ganadería, la expansión agrícola, la minería legal e ilegal y la extracción de madera (Alvarez-Alvarez *et al.* 2018, Scolozzi *et al.* 2012, Ruiz *et al.* 2013). En el departamento del Valle del Cauca, la distribución histórica del BsT está asociada al valle geográfico del río Cauca y el piedemonte de ambas cordilleras. Actualmente en esta zona, su cobertura se ha reducido a unos pocos relictos que se encuentran

bajo alguna figura de conservación por tener mayor cobertura vegetal y preservar áreas representativas de las formaciones vegetales típicas de este bioma (Alvarado-Solano & Otero-Ospina 2015, Armbrrecht & Ulloa-Chacón 1999, Alvarado-Solano & Otero-Ospina 2015, CVC 1990, González & Devia 1995, Salazar *et al.* 2002, IAvH 2011). Sin embargo, existe poca información sobre los relictos de menor tamaño; adicionalmente, se desconoce el efecto de la fragmentación sobre la diversidad funcional y filogenética de los ensamblajes y sobre sus interacciones mutualistas.

Para entender el efecto de la fragmentación sobre la provisión de servicios ecosistémicos, se evaluó el efecto del tamaño y aislamiento de fragmentos de BsT sobre la estructura de las redes mutualistas de murciélagos frugívoros y plantas. Se capturaron murciélagos a través del uso de redes de niebla y se recolectaron e identificaron las semillas encontradas en sus heces, con las cuales se crearon las redes de interacción. Se predice que las propiedades estructurales de las redes de interacción se verán afectadas por la fragmentación evidenciando una menor resiliencia a la pérdida de especies en los sitios más pequeños y aislados, asimismo, se predice que, en los fragmentos más cercanos, la composición de especies y de interacciones será similar.

Materiales y métodos

Área de estudio

Se seleccionaron diez remanentes de Bosque seco Tropical (BsT) ubicados en la región centro-norte del departamento del Valle del Cauca, Colombia. El BsT del Valle del Cauca se caracteriza por presentar un régimen climático bimodal, con épocas lluviosas entre abril – mayo y octubre – noviembre, que representa el 70 % de la precipitación anual, y dos temporadas secas entre enero – febrero y julio – agosto (Armbrrecht & Ulloa-Chacón 1999). En promedio la altitud de los sitios visitados fue de 1050 m. Los remanentes de BsT muestreados representan fragmentos de bosque ubicados en áreas protegidas, entre matrices de cultivos, o en predios privados. A todos los remanentes de BsT se les asignó una letra con el fin de codificar los individuos capturados en cada sitio, siendo (A) Parque Natural Regional Mateguadua, (B) Reserva Forestal Protectora Nacional Quebrada La Valenzuela, (C) Hacienda El Volcán, (D) Hacienda La Venta, (E) Predio La Gitana, (F) Reserva Natural

Chimbilaco, (G) Parque Natural Regional El Vínculo, (H) Bosque comunitario de Higueroncito, (I) Hacienda El Medio y (J) Hacienda Verdún. Los remanentes abarcan los municipios de Andalucía, Bugalagrande, Guadalajara de Buga, Riofrío, Roldanillo, San Pedro, Tuluá, Yotoco y Zarzal (**Error! Reference source not found..1**).

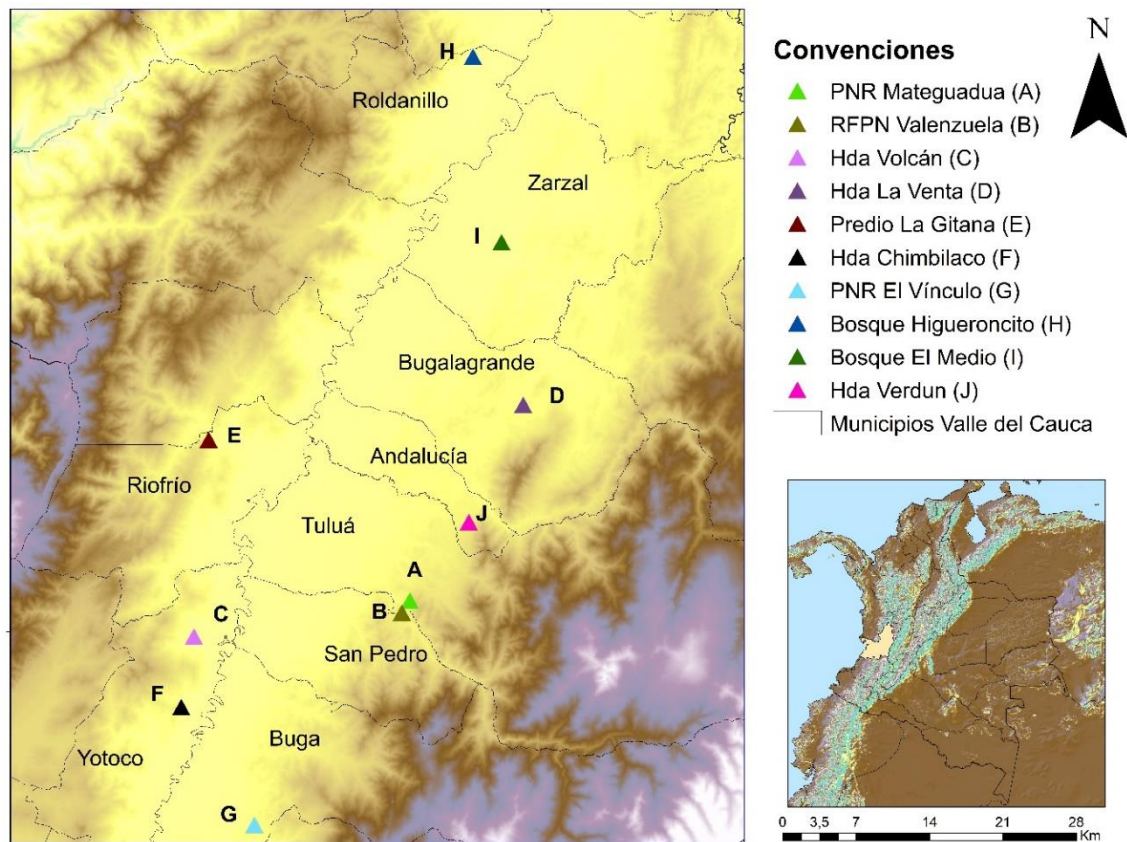


Figura 1. 1. Área de estudio con la ubicación geográfica de los 10 remanentes de BsT que se seleccionaron para la investigación.

Trabajo de campo

En cada fragmento se capturaron murciélagos utilizando 10 redes de niebla, las cuales estuvieron activas entre las 18:00 y 24:00 horas y fueron revisadas cada 30 minutos para un esfuerzo de muestreo de 4800 horas.red⁻¹. Las redes se ubicaron de manera *ad libitum* a nivel de sotobosque, considerando que los murciélagos frugívoros tienden a forrajear a esta altura (Bernard 2001, Kalko *et al.* 2008); en sitios con presencia de plantas en fructificación, en claros y bordes de bosque o cerca a refugios potenciales. Los muestreos se llevaron a cabo en dos fases que abarcaron las dos temporadas climáticas para el área, cada fase consistió en cuatro noches efectivas de muestreo para un total de ocho noches por remanente. Los

murciélagos capturados se mantuvieron de forma individual en bolsas de tela con el fin de recolectar muestras de sus heces, estas se depositaron en bolsas de papel y se rotularon con un código único correspondiente a cada individuo. Cuando fue posible, los capturados se identificaron en campo, se marcaron y liberaron; pero algunos se recogieron cuando se requirió la revisión de caracteres craneales y se depositaron en el Museo de Ciencias Naturales Federico Carlos Lehmann Valencia (IMCN) o en la Colección de Mamíferos de la Universidad del Valle (UV). Adicionalmente, se realizó la caracterización vegetal de cada remanente de BsT y se recolectaron frutos de plantas potencialmente consumidas por murciélagos (Lobova *et al.* 2009, Mello *et al.* 2011, Saldaña-Vázquez *et al.* 2013), para ser utilizadas como referencia en la identificación de las semillas encontradas en las heces de los murciélagos. Tanto los murciélagos capturados como las semillas recolectadas se identificaron hasta el menor nivel taxonómico posible. El muestreo se llevó a cabo entre diciembre del 2019 y septiembre del 2021.

Fase de laboratorio

En primera instancia, se corroboró la identidad taxonómica de las especies de murciélagos colectados siguiendo literatura especializada (Díaz *et al.* 2016, Díaz *et al.* 2021, Gardner 2007) y comparando contra los especímenes de la colección de mamíferos de la Universidad del Valle (UV). Por otro lado, las muestras de heces previamente colectadas se diluyeron en agua para separar las semillas del resto de materia orgánica, utilizando pinzas y punzones. Para la identificación taxonómica, las semillas se observaron en un estereoscopio Leica EZ4 y se siguieron las guías de semillas de Lobova *et al.* (2009), Ríos *et al.* (2004) y las semillas de referencia obtenidas durante la fase de campo.

Características del paisaje

Las características de un paisaje pueden cuantificarse a través de métricas, las cuales han sido utilizadas ampliamente para relacionar patrones espaciales con procesos o funciones ecológicas (Altamiro *et al.* 2012). Para la caracterización del paisaje se calcularon métricas del paisaje de la matriz en el cual están inmersos los remanentes a partir de archivos *raster* para cada sitio a tres escalas espaciales (fragmento, buffer de 2.5 km y buffer de 5 km) con las coberturas Corine Land Cover del Valle del Cauca en el software ArcMap 10.5. Las

métricas del paisaje se calcularon con el paquete *landscapemetrics* (Hesselbarth *et al.* 2019) del lenguaje de programación R (R Core Team 2022). De la totalidad de métricas disponibles se seleccionaron 10 que describen las características de composición y configuración del paisaje y que son comparables entre sitios con tamaños diferentes: el área de cada parche (*area_mn*), la densidad de borde (*ed*), la distancia euclidiana al vecino más cercano (*enn_mn*), el índice de forma (*lsi*), la densidad de parches (*pd*), la cantidad de borde total (*te*), la relación área-perímetro (*para_mn*), el índice de diversidad de Simpson (*sidi*), el índice de diversidad de Shannon (*shdi*) y la densidad de riqueza de parches (*prd*). Posteriormente, debido a que las métricas se correlacionaron entre sí, se realizó un análisis de componentes principales (con la función *princomp* en R) con las métricas del paisaje de cada sitio en cada una de las escalas evaluadas, y se usaron los dos primeros componentes principales para los análisis posteriores con el fin de obtener variables no correlacionadas. Se utilizaron los dos primeros componentes principales como variables independientes en análisis posteriores, pues estos contienen el mayor porcentaje de variación para cada nivel.

Análisis de datos

Redes de interacción

Con el fin de caracterizar la estructura de la red de interacción resultante entre murciélagos frugívoros y las plantas que consumen, se calculó el anidamiento, la modularidad y la robustez. Para esto se elaboraron matrices de interacción cuantitativas, en las cuales las filas representaron las especies de plantas, las columnas las de murciélagos (Medel *et al.* 2007) y en la intersección entre filas y columnas se registró el número de semillas encontradas en las heces como una medida de la fuerza de la interacción entre cada par de especies (Memmott 1999, Bascompte *et al.* 2006, Medel *et al.* 2007).

Para cuantificar el anidamiento de las redes de cada sitio se usó el índice WNODF (Almeida-Neto & Ulrich 2011), el cual varía entre 0, cuando no existe anidamiento, y 100, cuando el anidamiento es perfecto. Para cuantificar la modularidad se utilizó el algoritmo DIRT-LPAwb+ (Beckett 2016), que maximiza la modularidad en redes bipartitas y que es una modificación del algoritmo LPAwb+ (Beckett 2016). DIRTLPAbw+ calcula varias veces LPAwb+ (sensible a la inicialización de módulos) con diferentes inicializaciones aleatorias

de módulos del nodo, elegidas entre μ posibles etiquetas únicas; y devuelve la solución que encuentra el mayor puntaje de modularidad. La significancia de los índices WNODF y DIRT-LPA-wb+ se estimó con un modelo nulo en el cual se generan 1000 matrices aleatorias a partir de la matriz original con el algoritmo de Patfield (1981), implementado en la función *r2dtable* del paquete *stats* del lenguaje de programación R (R Core Team 2022). Posteriormente, se comparó el valor observado con el intervalo de confianza del 95% para los valores de WNODF y DIRT-LPA-wb+ del modelo nulo, de tal forma que si el valor observado es mayor a los valores del intervalo de confianza se considera una red anidada o modular, si el valor observado es menor a los valores del intervalo de confianza se considera una red menos anidada o modular de lo esperado al azar, y si el valor observado está dentro del intervalo de confianza se considera que la red no es anidada o modular.

Con el fin de evaluar la robustez de la red de interacciones a la pérdida de murciélagos frugívoros y plantas, se utilizó un procedimiento basado en la extracción al azar de especies de la red (Burgos *et al.* 2007). Primero se extrajo una especie de un lado de la red, por ejemplo, un murciélago (extracción primaria), esto causa la “extinción” de una especie de planta del otro lado de la red, si esta es su única conexión en la red (extracción secundaria) (Mello *et al.* 2011). Este proceso es iterativo y sin reemplazo hasta que se eliminan todas las especies del lado de extracción primaria, con el fin de determinar a cuál de los dos grupos es más susceptible la red de interacciones; este procedimiento se realiza para ambos grupos, murciélagos y plantas. Este procedimiento genera una curva para cada grupo que relaciona el número de especies extintas de un grupo, en función del número de especies removidas por extracción primaria del otro. El área debajo de cada curva es una medida de la robustez de toda la red (R), donde R cercano a 1.0 representa un sistema en el que la mayoría de las plantas o animales permanecen después de las extracciones, mostrando una mayor robustez. Por el contrario, R cercano a 0.0 representa un sistema que se derrumba después de haber eliminado las primeras especies, mostrando una menor robustez. La robustez se calculó a través de un proceso de 1000 repeticiones con el paquete bipartite (Dorman *et al.* 2017) del lenguaje de programación R (R Core Team 2022).

Para determinar el efecto de la fragmentación sobre la estructura de las redes de interacción mutualistas de murciélagos de los remanentes de bosque, se realizaron modelos lineales

mixtos generalizados con los índices de la estructura de las redes (WNODF, DIRT-LAP-wb+ y R) como variables dependientes y los valores de los dos primeros componentes principales, basados en las métricas del paisaje, como variables predictoras (PC1P, PC2P, PC1B2, PC2B2, PC1B5 y PC2B5). Para el anidamiento (WNODF) se implementó el modelo con distribución normal y en caso de detectar el incumplimiento de los supuestos del modelo (homogeneidad de varianza y normalidad de los errores), se usaron modelos de mínimos cuadrados generalizados con la función *gls* para modelar la relación entre los residuales y las variables independientes. Para las demás variables dependientes, que presentan valores entre 0 y 1, se realizaron modelos mixtos con distribución beta y función de enlace *logit*, usando la función *glmmTMB* del paquete *glmmTMB* (Brooks *et al.* 2017). Para evaluar el ajuste de los modelos a los datos se utilizó el Criterio de Información de Akaike corregido para muestras pequeñas (AICc). La cercanía espacial entre algunos de los remanentes, y su falta de independencia, se incluyó como un factor aleatorio al incluir una variable en la que los remanentes cercanos se codificaron con el mismo nivel de dicho factor. Todos los análisis se realizaron en el lenguaje de programación R (R Core Team 2022).

Redes de interacción multicapa

Las redes de interacción de múltiples capas son útiles para abordar y comprender las dinámicas complejas de sistemas ecológicos interconectados. Estas se caracterizan por su capacidad para incorporar de manera explícita la conectividad entre diversas capas, ofreciendo la oportunidad para explorar interrogantes relacionados con los procesos que se desarrollan dentro y entre redes que están separadas espacialmente (Pilosof *et al.* 2017). Dentro de los esquemas de estratificación más significativos para la ecología, el modelo que más fielmente representa los datos de este estudio es el de la red multicapa con acoplamiento diagonal. En este modelo, cada interacción ecológica se asigna a una capa específica, mientras que la conexión entre las capas se establece mediante las especies que son comunes a varias de ellas (Pilosof *et al.* 2017). Este enfoque permite una representación más detallada de las interacciones ecológicas, facilitando un análisis más profundo de cómo las especies interactúan y se influyen mutuamente a través de diferentes contextos y escalas. Dentro de este enfoque se calculó la modularidad siguiendo la metodología propuesta por Pilosof *et al.* (2017), donde de la matriz de datos de interacciones general se usó para crear las matrices

de abundancia por sitio utilizando el software estadístico R y posteriormente se calculó la estructura modular de todas las redes en Matlab R2011a (MathWorks®). Para las redes de interacción de los remanentes se calculó la cantidad de módulos, la asignación de cada especie a los módulos encontrados y la flexibilidad de las especies en la asignación de los módulos. Estas métricas también se calcularon para el modelo nulo descrito por Pilosof *et al.* (2017), a partir del cual se evalúa la hipótesis de que la partición más modular de la red observada es más modular que la partición de las redes simuladas. La significancia de la modularidad de la red observada se evalúa como la proporción de las 100 redes simuladas que tienen una modularidad menor que la de la red observada. El modelo nulo 1 se implementó para evaluar la hipótesis de que la estructura modular no es el resultado de asociaciones aleatorias entre los murciélagos y las plantas en los remanentes.

Diversidad Beta de las interacciones

Se calculó la diversidad beta (β) para medir el cambio en la composición de plantas, de murciélagos y de las interacciones entre los remanentes de BsT. Para esto, la diversidad β de murciélagos y plantas fue calculada con el índice de Jaccard usando la función *vegdist* del paquete *vegan* (Oksanen *et al.* 2018), mientras la diversidad β de las interacciones se calculó entre pares de todas las redes de interacciones resultante para cada remanente a través de la función *network_betadiversity* del paquete *betapart* (Poisot *et al.* 2012). Adicionalmente, la β -diversidad de interacciones (β WN) se particionó entre los componentes debido a la disimilitud o recambio de especies (β ST - turnover) y a la disimilitud en las interacciones de las especies compartidas entre los remanentes (β OS - rewiring). La métrica de la diversidad β toma valores de 0.0 cuando las interacciones o la composición de las especies son iguales entre los fragmentos, mientras que los valores cercanos a 1.0 indican una composición/interacciones completamente diferentes entre los fragmentos. Además, para evaluar si la distancia entre los remanentes está relacionada con la β -diversidad de las especies y las interacciones, se evaluó si las distancias entre los remanentes se correlacionan con las diferencias en la composición de especies e interacciones a través de pruebas de Mantel (Mantel 1967, Legendre & Legendre 2012).

Resultados

Redes de interacción

En total se capturaron 1142 individuos de 36 especies de murciélagos, 28 de las cuales pertenecen a la familia Phyllostomidae y de estas, 19 presentaron hábitos frugívoros. En total se registraron 85 interacciones entre 18 especies de murciélagos y 19 especies de plantas, identificadas a partir de 19669 semillas encontradas en las heces; 50% de las cuales pertenecían a la planta *Piper aduncum* (11636 semillas) y 52% fueron encontradas en el murciélago *Carollia perspicillata* (10228 semillas).

Las especies de murciélagos con mayor número de interacciones (semillas de diferentes especies de plantas) fueron *Carollia perspicillata* (14), *Artibeus lituratus* (13), *Dermanura phaeotis* (11), *Carollia brevicauda* (10) y *Carollia castanea* (9), las demás presentaron seis interacciones o menos. En cuanto a las plantas, las que más interacciones presentaron fueron *Piper aduncum*, *Muntingia calabura*, *Piper umbellatum*, *Piper arboreum* y *Solanum rugosum*. Se registraron interacciones para especies de murciélagos que no son frugívoros estrictos tales como *Glossophaga soricina* que presentó interacción con seis especies de plantas (513 semillas), *Glossophaga commissarisi* que interactuó con *Muntingia calabura* (140 semillas) y *Phyllostomus hastatus* que presentó relación con *Ficus maxima* (1 semilla) (Figura 1.2).

La red general (las interacciones de todos los remanentes combinados) y las redes de cada uno de los remanentes presentaron una estructura menos anidada (antianidada) y más modular de lo esperado al azar (**Error! Reference source not found..1**). La red general presentó un mayor valor del índice WNODF que los remanentes y un menor valor del índice DIRT_LPAwb+ que la mayoría de los remanentes (**Error! Reference source not found..1**). En esta red se evidencia la conformación de tres módulos (Figura 1.2): (1) un módulo que muestra la afinidad entre plantas del género *Piper* y murciélagos de los géneros *Carollia* y *Sturnira* (color violeta); (2) un módulo en el cual se agrupan los murciélagos frugívoros (Subfamilia Stenodermatinae) y no frugívoros junto con especies de plantas de diferentes familias (color azul); y (3) un módulo que agrupa las plantas *P. umbellatum* y *P. dilatatum* con el murciélago *C. Castanea* (color amarillo). En el primer módulo, se encontraron las

especies de murciélagos *Carollia brevicauda*, *C. perspicillata* y cuatro especies del género *Sturnira* (*S. giannae*, *S. ludovici*, *S. luisi*, *S. parvidens*) con seis especies de plantas pertenecientes al género *Piper* (*P. holtonii*, *P. aduncum*, *P. crassinervium*, *P. hispidum*, *P. arboreum*, *P. pessaesanum*) y con *Philodendron* sp. En el módulo 2 se encontraron las especies de los géneros *Artibeus*, *Dermanura*, *Glossophaga*, *Platyrrhinus*, *Phyllostomus*, *Uroderma* y una especie de *Sturnira* (*S. lilium*) con las plantas pertenecientes al género *Ficus*, *Muntingia*, *Maclura*, *Psidium*, *Solanum* y dos especies del género *Piper* (*P. amalago*, *P. aequale*). Por último, en el módulo 3 solo se encontró a *Carollia castanea* con *P. dilatatum* y *P. umbellatum*.

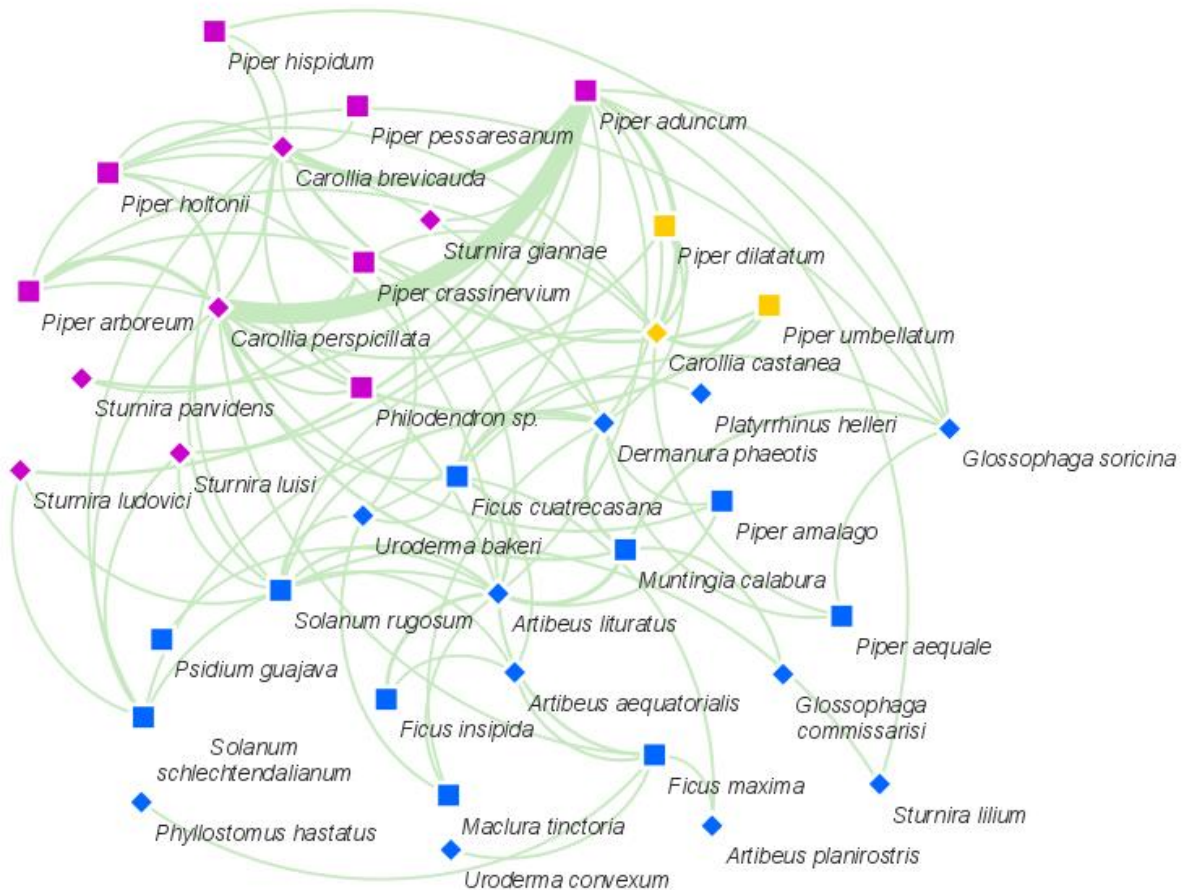


Figura 1. 2. Red general de interacción entre murciélagos frugívoros (rombos) y plantas (cuadrados) en remanentes de Bosque Seco Tropical del Valle del Cauca, Colombia. El color indica las especies de plantas y murciélagos que pertenecen al mismo módulo.

Por otro lado, la robustez (R) para la red de interacción total, después de la extracción de especies al azar, muestra que tanto las especies de plantas como de murciélagos presentaron alta robustez; aunque los murciélagos podrían llegar a ser más susceptibles ante cambios drásticos en sus interacciones (**Error! Reference source not found..1**). Sin embargo, para la mayoría de los fragmentos los valores de robustez de los murciélagos fueron similares o levemente mayores a los de plantas con excepción de los remanentes de Mateguadua (A) y El Volcán (C) (**Error! Reference source not found..1**).

Tabla 1. 1. Estructura de la red de interacción entre murciélagos y plantas en 10 remanentes de BsT con base en los índices de anidamiento (WNODF), modularidad (DIRT_LPAwb+) y robustez (R). Representados con el código de letra asignado y para el conjunto de datos de la red general. A: Mateguadua, B: Valenzuela, C: El Volcán, D: La Venta, E: La Gitana, F: Chimbilaco, G: Vínculo, H: Higueroncito, I: Medio, J: Verdún. Observado: valor observado del índice, IC-MN: Intervalo de confianza del modelo nulo, P: Plantas, M: Murciélagos.

RED	WNODF		DIRT_LPAwb+		R	
	Observado	IC-MN	Observado	IC-MN	P	M
A	23.73	71.60, 83.38	0.44	0.010, 0.030	0.77	0.69
B	22.64	58.04, 72.31	0.40	0.010, 0.030	0.56	0.62
C	22.13	70.95, 89.20	0.32	0.010, 0.030	0.71	0.65
D	23.39	59.02, 82.38	0.28	0.020, 0.040	0.64	0.68
E	26.19	48.41, 84.12	0.06	0.002, 0.008	0.59	0.65
F	9.30	61.36, 81.63	0.55	0.020, 0.050	0.65	0.66
G	17.54	49.71, 76.90	0.40	0.050, 0.100	0.61	0.62
H	16.66	44.44, 66.67	0.17	0.010, 0.100	0.46	0.43
I	25.00	37.50, 81.25	0.29	0.008, 0.034	0.61	0.65
J	15.27	63.20, 84.19	0.42	0.060, 0.060	0.60	0.62
General	30.29	73.20, 82.16	0.31	0.010, 0.020	0.79	0.74

Redes de interacción de múltiples capas

Se encontró que la red del área de estudio que considera la separación espacial de las interacciones de los remanentes presentó una modularidad (0.60) mayor a la esperada al azar (0.41) y se recuperaron 53 módulos, de los cuales realmente siete corresponden a módulos con más de una interacción y los restantes representan a especies que se encuentran en un solo módulo (Figura 1.3). Adicionalmente, se encontró que la flexibilidad en la asignación de módulos fue mayor para las plantas que para los murciélagos, es decir que las plantas pueden cambiar más fácilmente de interacciones entre los diferentes remanentes que los

murciélagos (**Error! Reference source not found.**). Sin embargo, la flexibilidad de las plantas no fue diferente de la esperada al azar, mientras que los murciélagos presentaron una menor flexibilidad de lo esperado al azar. Los murciélagos fueron menos flexibles en su asignación a los módulos, lo cual sugiere que las interacciones entre los murciélagos son menos cambiantes a lo largo de los remanentes, mientras que las plantas presentaron un 21% más flexibilidad con respecto a los murciélagos ($0.79/0.65 = 1.21$).

Tabla 1. 2. Valores de modularidad promedio, número de módulos y flexibilidad promedio para murciélagos y plantas a través del enfoque de redes multicapa.

	Modularidad Promedio	Número de Módulos	Flex promedio murciélagos	Flex promedio plantas
Observado	0.60	53.56	0.65	0.79
Modelo Nulo	0.41	26.83	0.70	0.80

Las especies de plantas se asignaron en promedio a 2.2 módulos (min. - max., 1.0 – 5.0) y los murciélagos a 2.0 (1.0 – 4.0.) módulos. Por otra parte, en los fragmentos se encontraron en promedio 4 módulos (1.0 - 5.0), 3.6 módulos en promedio para murciélagos (3.0 - 5.0) y 3.5 módulos en promedio para las plantas (2.0 - 6.0) (Figura 1. 3). Para los murciélagos, las especies que estuvieron presentes en más módulos fueron *Carollia perspicillata* y *Glossophaga soricina* (cuatro módulos), mientras que *C. castanea*, *Glossophaga commissarisi*, *Platyrrhinus helleri*, *Phyllostomus hastatus*, *Sturnira luisi*, *S. lilium*, *S. giannae* y *Uroderma convexum* constituyeron a un módulo cada una. Para las plantas, las especies que pertenecieron a más módulos fueron *Solanum rugosum*, *Piper holtonii*, *P. Arboreum* y *P. aduncum* (cuatro módulos cada una) y las que pertenecieron a menos módulos fueron *Psidium guayaba*, *P. umbellatum*, *P. pessaresanum*, *P. aequale*, *Phyllodemdrum* sp. y *Maclura tinctoria* (un módulo cada una). Teniendo en cuenta la asignación a los módulos de las especies por remanente, se encontró que: en Valenzuela (B) y El Volcán (C) se formaron cinco módulos en cada remanente, entre 12 especies de plantas y nueve especies de murciélagos para Valenzuela y entre 8 especies de plantas y nueve especies de murciélagos para El Volcán. Seguido por La Gitana (E) y el Vínculo (G) donde hubo la conformación de cuatro módulos, entre seis especies de plantas y cuatro especies de

murciélagos y entre nueve especies de plantas y siete especies de murciélagos, respectivamente (Figura 1.3).

En Mateguadua (A), La Venta (D), Chimbilaco (F) y El Medio (I) se conformaron tres módulos y cada uno presentó una asignación diferente de especies. En Mateguadua los módulos fueron compuestos por nueve especies de plantas y 13 especies de murciélagos, en La Venta por nueve especies de plantas y siete de murciélagos, en Chimbilaco por ocho especies de plantas y seis especies de murciélagos y en El Medio por cinco especies de plantas y cuatro especies de murciélagos. En Higueroncito (H) y Verdún (J) se recuperaron dos módulos, conformados por tres especies de plantas y cuatro especies de murciélagos en Higueroncito; y por nueve especies de plantas y nueve especies de murciélagos en Verdún (**Error! Reference source not found.**).

La asignación de las especies de plantas y murciélagos indica que las especies pueden cambiar de afiliación de módulo entre remanentes (**Error! Reference source not found.**), sugiriendo que la misma especie es funcionalmente diferente en diferentes fragmentos. *Carollia perspicillata* estuvo presente en todos los remanentes haciendo parte de cuatro módulos, en siete de los diez fue la única especie de murciélago en el módulo e interactuó con plantas de los géneros *Piper* y *Solanum*, manteniendo su asignación al módulo 5, en seis de los 10 remanentes evaluados. Por el contrario, *A. lituratus* también estuvo presente en todos los fragmentos haciendo parte de tres módulos, en los cuales siempre se presentaron otras especies de murciélagos. Adicionalmente, en los módulos se observan las asociaciones esperadas entre géneros de murciélagos y de plantas. Las especies de *Carollia* se asociaron con especies del género *Piper*, las especies de *Artibeus* se asociaron con especies de *Ficus* y *Sturnira ludovici* se asoció con especies del género *Solanum*. Finalmente, con el enfoque de múltiples capas se encontró un mayor número de módulos (7) en comparación con la red general, en la cual se agruparon todas las interacciones de los fragmentos en solo tres módulos.



Figura 1. 3. Afiliación de las especies de murciélagos y plantas a diferentes módulos representados por colores a través del enfoque de máxima modularidad de redes multicapa; en 10 remanentes de BsT. Donde A: Mateguadua, B: Valenzuela, C: El Volcán, D: La Venta, E: La Gitana, F: Chimbilaco, G: Vínculo, H: Higueroncito, I: Medio, J: Verdún. El módulo 8 (color rosa) incluye todas las especies de un módulo diferente.

Diversidad beta

Se encontró que la diversidad β (índice de Jaccard) de murciélagos en los fragmentos presentó un valor promedio de 0.66 ± 0.138 (Anexo 1, Tabla A 1Error! Reference source

not found.), lo que indica que en general la composición de especies fue cambiante entre los remanentes evaluados. Además, se observa que el predio La Gitana presentó mayor diferencia en la composición de sus especies respecto a los demás remanentes, mientras que en la Hacienda el Volcán y La Venta se observó un valor menor a 0.40, que indica que ambos remanentes comparten más especies.

En el caso de las plantas, se observó que la diversidad β promedio en los fragmentos (0.86 ± 0.089) fue mayor a las de los murciélagos. El Vínculo e Higueroncito presentaron un valor de diversidad β de 0.95 lo que implica que las especies de plantas de estos dos remanentes es muy diferente a las encontradas en los demás sitios evaluados, mientras que entre Verdún y La Venta y entre Mateguadua y Valenzuela se comparte una mayor cantidad de especies con valores de 0.54 y 0.52 respectivamente (Anexo 1, Tabla A 2).

Al calcular la β -diversidad de interacciones (β_{WN}), se encontró que la beta diversidad de interacciones fue alto ($\beta_{WN} = 0.79 \pm 0.01$) y que este tiene contribución similar del recambio de especies ($\beta_{ST} = 0.37 \pm 0.03$) así como del recableado de interacciones ($\beta_{OS} = 0.41 \pm 0.06$). Adicionalmente, la prueba de Mantel indicó que la distancia entre los fragmentos está correlacionada con la composición de especies de plantas ($r = 0.426$, $p = 0.034$) y tiende a estarlo con la de murciélagos ($r = 0.298$, $p = 0.103$). Se tiende al efecto de la distancia sobre la diversidad beta de interacciones ($r = 0.327$, $p = 0.102$) y el recambio de especies ($r = 0.215$, $p = 0.143$), pero no con el recableado de interacciones entre estos ($r = -0.659$, $p = 0.659$). En los remanentes cercanos tiende a existir una composición similar de especies y de interacciones y, por tanto, hay menos recambio.

Efecto de la fragmentación sobre las propiedades estructurales de la red de interacción

Al realizar el análisis de componentes principales para cada una de las tres escalas espaciales (remanente, buffer de 2.5 km y buffer de 5 km) se encontró que los dos primeros componentes principales contienen un alto porcentaje de la variación en los datos (82.3% a nivel de remanente, 76% a nivel de buffer de 2.5km y 77% a nivel de buffer de 5 km). Para el nivel de remanente, el primer componente principal (PC1P) indicó que al aumentar el tamaño de los fragmentos aumenta la cantidad de borde y la heterogeneidad del hábitat, pero disminuye

la relación área-perímetro; mientras que el segundo componente (PC2P) al aumentar el borde disminuye la diversidad de hábitats y la relación área-perímetro (Anexo 2, Figura A 1). Por otro lado, a la escala del buffer de 2.5 km el primer componente principal (PC1B2) indica que a esta escala al aumentar el área de los remanentes disminuye el borde, la diversidad de hábitats y la densidad de parches; mientras que el segundo componente principal (PC2B2) indica que a medida que aumenta el área aumenta la diversidad de coberturas y disminuye la cantidad de borde en el paisaje que contiene los fragmentos estudiados (Anexo 2, Figura A 2). Finalmente, a escala del buffer de 5.0 km, el primer componente (PC1B5) indica que al aumentar el área de los fragmentos disminuye el borde y el nivel de fragmentación en el paisaje, mientras el segundo componente (PC2B5) indica que a medida que los parches están más aislados disminuye la diversidad de coberturas en el paisaje que contiene los fragmentos estudiados (Anexo 2, Figura A 3) (Tabla 1. 3).

Tabla 1. 3. Resultado del análisis de componentes principales para las métricas del paisaje en las escalas evaluadas. **P**: cálculo de métricas a nivel de remanente, **B2**: cálculo de métricas en un buffer de 2.5 km, **B5**: cálculo de métricas en un buffer de 5 km.

Métricas	Componente principal 1 (PC1)			Componente principal 2 (PC2)		
	Remanente (P)	2.5 km (B2)	5 km (B5)	Remanente (P)	2.5 km (B2)	5 km (B5)
Área promedio (área_mn)	0.43	0.36	0.35	0.16	0.27	0.05
Densidad de borde (ed)	0.35	-0.39	-0.40	0.25	0.15	0.02
Índice de forma (lsi)	0.40	-0.37	-0.39	0.12	0.28	0.16
Borde total (te)	0.42	-0.33	-0.38	0.30	0.35	0.26
Área-perímetro (para_mn)	-0.34	-0.24	-0.20	-0.24	-0.53	-0.47
Índice de Simpson (sidi)	0.34	-0.26	-0.27	-0.62	0.27	-0.18
Índice de Shannon (shdi)	0.35	-0.21	-0.35	-0.05	0.11	-0.09
Distancia al vecino más cercano (enn_mn)	-	0.13	-0.12	-	0.17	0.44
Densidad de parches (pd)	-	-0.37	-0.40	-	-0.09	-0.02
Densidad de riqueza de parches (prd)	-	-0.21	-0.03	-	-0.54	-0.66

Para evaluar el efecto de la fragmentación sobre las propiedades estructurales de la red, se formularon dos modelos, en cada uno se incluyó una combinación de variables independientes que redujera la correlación entre las variables (colinealidad): el modelo 1 incluyó los efectos de las variables PC2P, PC1B5 y PC2B5 y el modelo 2 los de las variables PC1P+PC1B2+PC2B2 (Tabla 1. 4).

Tabla 1. 4. Efecto de las métricas del paisaje sobre las propiedades estructurales de las redes de interacción murciélago-planta. Los asteriscos (*) indican las variables para los cuales el intervalo de confianza no incluye el valor cero (0) y por lo tanto son significativos y los modelos mejor soportados por los datos con base en el AICc.

Anidamiento							
Modelo 1 *				Modelo 2			
	Estimado	2.5%	97.5%		Estimado	2.5%	97.5%
PC2P *	-0.31	-0.51	-0.11	PC1P	0.07	-0.70	0.84
PC1B5 *	-0.94	-1.46	-0.41	PC1B2	-0.44	-1.17	0.29
PC2B5	0.06	-0.39	0.52	PC2B2	-0.33	-1.92	1.25
AICc	113.62			AICc	116.52		
Modularidad							
Modelo 1				Modelo 2			
PC2P	-0.27	-0.56	0.01	PC1P	0.16	-0.05	0.37
PC1B5	-0.08	-0.40	0.24	PC1B2	0.26	-0.01	0.53
PC2B5	0.12	-0.12	0.35	PC2B2	-0.20	-0.68	0.28
AICc	23.87			AICc	23.97		
Robustez Plantas							
Modelo 1 *				Modelo 2			
PC2P *	-0.21	-0.30	-0.11	PC1P	0.04	-0.05	0.13
PC1B5 *	-0.11	-0.15	-0.06	PC1B2	-0.05	-0.14	0.03
PC2B5	-0.002	-0.08	0.07	PC2B2	-0.08	-0.23	0.07
AICc	4.48			AICc	15.29		
Robustez Murciélagos							
Modelo 1				Modelo 2 *			
PC2P *	-0.20	-0.29	-0.13	PC1P *	0.07	0.002	0.13
PC1B5 *	-0.11	-0.15	-0.07	PC1B2	-0.04	-0.10	0.01
PC2B5	0.03	-0.05	0.10	PC2B2 *	-0.12	-0.23	-0.01
AICc	17.12			AICc	8.23		

Los resultados indican que las métricas del paisaje a las tres escalas usadas tienen un efecto sobre el anidamiento y la robustez (plantas y murciélagos) pero no sobre la modularidad

(Tabla 1. 4). Se encontró que para el anidamiento el modelo 1 ($AICc = 113.62$) estuvo más soportado por los datos que el modelo 2 ($AICc = 116.52$), indicando que el anidamiento está afectado por métricas a nivel de polígono (PC2P) y a nivel del paisaje a escala de 5 km (PC1B5). Este resultado indica que el anidamiento aumenta al aumentar el borde y disminuye con la diversidad de hábitats y la relación área-perímetro de los remanentes. A nivel de paisaje, el anidamiento disminuye al aumentar el área de los fragmentos, mientras que aumenta con el borde y el nivel de fragmentación en el paisaje. Para la modularidad no se encontró un efecto significativo por parte de las métricas, lo cual indica que la reducción en el área de los fragmentos y su aislamiento no afectan la modularidad.

Al evaluar el efecto de la fragmentación sobre la robustez de plantas se encontró que el modelo 1 ($AICc = 4.48$) estuvo más soportado por los datos que el modelo 2 ($AICc = 15.29$), indicando que hay un efecto a escalas de fragmento (PC2P) y de paisaje a escala de 5 km (PC1B5). A escala de fragmento, la robustez de plantas disminuye al aumentar el borde y aumenta con el incremento en la diversidad de hábitats, mientras que a escala de buffer de 5.0 km esta aumenta al aumentar el área de los fragmentos y disminuye con el incremento del borde y el nivel de fragmentación en el paisaje. Por otra parte, al evaluar el efecto de la fragmentación sobre la robustez de murciélagos se encontró que el modelo 2 ($AICc = 8.23$) estuvo más soportado por los datos que el modelo 1 ($AICc = 17.12$), indicando que también hay un efecto a nivel de remanente (PC1P) y a nivel de paisaje a escala de 2.5 km (PC2B2). A nivel de remanente, la robustez de murciélagos incrementa al aumentar el tamaño de los fragmentos, la cantidad de borde y la heterogeneidad del hábitat. A escala de 2.5 km, la robustez de murciélagos aumenta a medida que aumenta el área promedio y la diversidad de coberturas y disminuye al aumentar la cantidad de borde en los fragmentos estudiados.

Discusión

La red general (las interacciones de todos los remanentes combinados) y las redes individuales de los remanentes presentaron una estructura menos anidada y más modular de lo esperado al azar, siendo los murciélagos más susceptibles ante cambios drásticos en sus interacciones que las plantas. Igualmente, al incluir la estructura espacial de los remanentes, se encontró una estructura más modular de la esperada al azar, con alta flexibilidad en las

interacciones de plantas y murciélagos entre los remanentes, indicando que pueden cambiar de afiliación de módulo entre remanentes y sugiriendo que esta especie es funcionalmente diferente en diferentes fragmentos. Por otra parte, se encontró que el recambio de interacciones fue alto y que este tiene contribución similar del recambio de especies y del recableado de interacciones entre fragmentos. Adicionalmente, se encontró que en los fragmentos más cercanos tiende a existir una composición similar de especies y de interacciones y, por lo tanto, tiende a existir menos recambio. Finalmente, se encontró que la fragmentación tiene un efecto negativo sobre el anidamiento y la robustez a escala de remanente y de paisaje (a escalas de 2.5 km y de 5 km), pero no sobre la modularidad. Los resultados sugieren que, aunque la fragmentación afecta el anidamiento y la robustez de las redes de interacción de los remanentes, la alta flexibilidad de las interacciones de plantas y murciélagos enmascara un efecto de la disminución del hábitat y el aislamiento sobre la estructura modular.

Basados en la red general, que incluye todas las interacciones para cada especie en el área de estudio, se observa la asociación esperada entre las especies del género *Carollia* y *Piper* (Marinho-Filho 1991, Thies & Kalko 2004; Saldaña-Vázquez *et al.* 2013; Montoya-Bustamante *et al.* 2016) en dos módulos y entre las especies de la subfamilia Stenodermatinae con plantas del género *Ficus* (Giannini & Kalko 2004); sin embargo, no se observó una asociación marcada entre *Solanum* y *Sturnira*, tal como lo han evidenciado otros estudios (Saldaña-Vázquez *et al.* 2013, Montoya-Bustamante *et al.* 2016). Tanto *C. perspicillata* como las especies de *Piper* están presentes en todos los módulos, lo cual indica que estas especies son importantes para las redes de interacción. El hecho de que *C. perspicillata* presentó un mayor número de interacciones es atribuido a su mayor abundancia en los ecosistemas (Bascompte & Jordano 2003, Vázquez *et al.* 2009, Mendoza-Sáenz 2016), lo que indica que es una especie con un alto valor de importancia para la estructura de la red de interacción, debido a su elevado número de interacciones, además es considerada como un indicador potencial de hábitats deteriorados (Schulze *et al.* 2000). En hábitats con menos recursos las especies generalistas de una red de interacción promueven la estabilidad de esta (Robinson & Strauss 2020). *C. perspicillata* consume una amplia variedad de frutas en su dieta, con una alta preferencia por las infrutescencias de plantas del género *Piper*,

representando hasta el 65 % de su dieta (Thies & Kalko 2004; López & Vaughan 2007). Esto se pudo evidenciar en la alta cantidad de interacciones que registró con varias especies del género *Piper*, principalmente con *P. aduncum*, incluso en presencia de especies similares. Esta especie destaca por el contenido nutricional de sus infrutescencias, lípidos y un alto valor calórico (Lima & Reis 2004), por lo que representa una fuente importante de energía para los murciélagos. El consumo preferencial de plantas pioneras con características principalmente arbustivas como las del género *Piper* (Figueiredo & Sazima 2000) por parte de especies del género *Carollia* reafirma la importancia de estas interacciones para la regeneración de bosques, incluso en áreas perturbadas. El consumo de murciélagos de plantas pioneras, la alta riqueza local de especies y su movilidad, indican que los quirópteros determinan la dispersión de semillas y en el flujo genético dentro y entre poblaciones de plantas (Dumont 2003).

Las redes de interacción entre murciélagos y las plantas que consumen presentaron una estructura menos anidada y más modular de lo esperado al azar, lo que concuerda con lo encontrado en remanentes de BsT de Colombia (Velásquez-Roa & Murillo-García 2019). Contrario a lo esperado para redes de interacción murciélago-planta (Mello *et al.* 2011) no encontramos un patrón anidado, en el cual las especies más generalistas tienden a interactuar entre ellas formando un núcleo en la matriz de interacción, mientras que las especies más especialistas tienden a interactuar con las especies del núcleo (Bascompte & Jordano 2014, Bascompte *et al.* 2007). Una estructura menos anidada de lo esperado al azar se produce por la ausencia de interacción entre especies especialistas y el núcleo de especies generalistas (Dorman *et al.* 2017). Este patrón puede resultar si las especies más generalistas de murciélagos (*A. lituratus* y *C. perspicillata*) pueden ser dominantes y monopolizar especies de plantas (*Ficus cuatrecasana* y *P. aduncum*, respectivamente) forzando a las especies especialistas a alimentarse de otras especies de plantas (Dorman *et al.* 2017). Por el contrario, de acuerdo con lo esperado en las redes mutualistas se encontró una estructura modular (Olesen *et al.* 2007) donde hay grupos de especies que están más conectados entre ellos que con especies de otros grupos, lo cual se evidencia en nuestros resultados para la red general, para las redes de cada remanente y para el enfoque de múltiples capas.

La estructura modular de la red multicapa no es el resultado de interacciones aleatorias entre las especies de plantas y murciélagos en los diferentes remanentes. Este resultado sugiere que hay grupos de especies de murciélagos y plantas que interactúan fuertemente en diferentes remanentes. Debido a que las interacciones en los remanentes no son aleatorias, se presenta la asignación de especies al mismo módulo en varios remanentes. Por otra parte, hay cambios espaciales en los patrones de interacción de otras especies de la red. Este mecanismo lleva a dispersar semillas por especies de murciélagos dependientes del espacio, en el que los mismos murciélagos dispersan las de diferentes plantas en diferentes remanentes. Esta variación se expresa como la asignación de la misma especie de murciélago a diferentes módulos en diferentes remanentes.

Al considerar la separación espacial de las redes de los fragmentos, el enfoque de red multicapa presentó una mayor cantidad de módulos que la red general (7 vs 3). Esta mayor cantidad de módulos describe de una mejor forma las asociaciones entre géneros de murciélagos y de plantas con relación al enfoque de una sola red que incluya todas las interacciones. Entre los módulos encontrados, cómo se esperaba, las especies de *Carollia* se asociaron con especies del género *Piper*, las especies de *Artibeus* se asociaron con especies de *Ficus* y *Sturnira ludovici* se asoció con especies del género *Solanum*. La red multicapa presentó una alta flexibilidad en la asignación de las especies a los módulos entre los remanentes. Esto sugiere que una especie dada puede interactuar fuertemente con algunas especies en un remanente y con otras especies en otros remanentes, consecuentemente cada especie puede pertenecer a diferentes módulos en diferentes remanentes y los módulos pueden variar en tamaño a lo largo del espacio. Adicionalmente, se observa un alto recambio (diversidad β) en las interacciones entre los remanentes, lo que indica que las interacciones son muy variables para plantas y murciélagos entre los fragmentos. Este alto recambio no solo se produce por un cambio en la composición de especies, también se debe a que las especies establecen diferentes interacciones en diferentes remanentes. Con una diversidad beta de 0.71 y una complementariedad de especies con interacciones de 0.41 entre los remanentes de BsT evaluados, es evidente la importancia de la contribución a la biodiversidad regional de cada remanente; por lo que la eliminación de alguno de ellos tendría efectos negativos sobre algunas especies de murciélagos. Valores similares de beta

diversidad de especies y de recambio se encontraron al evaluar la diversidad beta de murciélagos en dos remanentes de BsT del norte de Colombia (Ballesteros & Pérez-Torres 2020). Finalmente, se encontró que los remanentes más cercanos tienden a tener una composición similar de especies y de interacciones, sugiriendo que el aislamiento producido por la fragmentación puede afectar las redes de interacción.

En el presente estudio, se encontró que los efectos de la fragmentación, reducción del tamaño y aumento del aislamiento de los remanentes, afectaron negativamente la estructura de las redes de interacción entre murciélagos frugívoros y las plantas de las que se alimentan. Los resultados indican que el anidamiento aumenta en fragmentos pequeños y con mayor borde, probablemente debido a un aumento de especies generalistas en parches más pequeños y aislados, lo que también indica que en fragmentos con poco borde o de mayor tamaño aumentan las interacciones entre especies especialistas. Por otra parte, se encontró que la robustez de las redes disminuye en fragmentos pequeños, más aislados y con más borde, lo que se puede deber a una menor diversidad de especies en estos remanentes. Diversos estudios han revelado que algunas especies de murciélagos tropicales pueden ser sensibles a los bordes (Gorresen & Willig 2004; Meyer & Kalko 2008a; Klingbeil & Willig 2009, 2010; Henry *et al.* 2010) ya que en estos se puede alterar la naturaleza de las interacciones entre especies, aumentando las interacciones antagonistas como la herbivoría, la depredación de semillas y el riesgo de depredación para los animales (Ewers & Didham 2006, Mello *et al.* 2021). Los murciélagos se ven impactados por las variaciones en la configuración y composición del paisaje (Muyllaert *et al.* 2016, Ripperger *et al.* 2012), así como por los cambios en la extensión de la cobertura vegetal y la composición de la matriz; ya que puede alterar la disponibilidad de recursos (Dunning *et al.* 1992, Arroyo-Rodríguez *et al.* 2016). En particular los frutos de los cuales se alimentan los murciélagos aumentan en paisajes con mayor número de parches, con áreas más grandes y donde las distancias de aislamiento entre parches sean bajas (Fahrig 2003).

Contrario a lo encontrado en este estudio, se ha reportado que las propiedades estructurales de las redes no cambian significativamente con la fragmentación de los hábitats (Laurindo *et al.* 2019, Castaño-Salazar *et al.* 2020, Mello *et al.* 2021). Sin embargo, la fragmentación sí

reduce el número de recursos consumidos y dispersados, lo que puede tener un impacto negativo en la dinámica del bosque y el funcionamiento del ecosistema (Laurindo *et al.* 2019), los hábitats de cultivos presentaron redes menos especializadas y la función de las especies en este hábitat cambió (Castaño-Salazar *et al.* 2020) y el anidamiento fue mayor en los paisajes con mayor cobertura forestal y diversidad de clases, mientras que la modularidad disminuyó al aumentar la cobertura forestal y la diversidad de clases del paisaje (Mello *et al.* 2021). Finalmente, no se encontró relación entre la modularidad con las métricas del paisaje, ya que probablemente la fragmentación puede cambiar la composición de las especies, pero las especies recambian sus interacciones en los diferentes fragmentos lo cual hace que se mantengan los niveles de modularidad. Este resultado está de acuerdo con previos estudios en los cuales no se han encontrado diferencias significativas en modularidad entre hábitats fragmentados respecto a los bosques continuos (Castaño-Salazar *et al.* 2020) y que variaciones en la modularidad no se explicaron por la configuración y por la composición del paisaje (Mello *et al.* 2021).

Conclusión

La fragmentación de los ambientes conlleva a una reducción de especies, causando cambios en la estructura de las redes de interacción, promoviendo alteraciones en los procesos de dispersión de semillas, reproducción de las plantas y mantenimiento de los bosques (Naranjo-Lara *et al.* 2021). Por lo cual en el presente estudio se evaluó el efecto que tiene la fragmentación en los Bosques secos Tropicales (BsT) de Colombia sobre la estructura de las redes de interacción entre murciélagos frugívoros y las plantas de las cuales se alimentan. El anidamiento aumentó al disminuir tamaño y aumentar aislamiento de los fragmentos, lo que indica un efecto debido a una reducción en el número de interacciones especialistas. La fragmentación causa un efecto negativo al aumentar la diversidad beta de las especies de plantas y sus interacciones entre los fragmentos. Sin embargo, no hay un efecto de la fragmentación sobre la modularidad, ya que las especies establecen diferentes interacciones en diferentes sitios, dependiendo de la composición de especies, lo cual hace que la estructura modular se mantenga. Los resultados sugieren que la fragmentación no solo afecta la composición de especies, también afecta las interacciones que establecen las especies en diferentes sitios. Esto sugiere que la misma especie de un grupo (planta o murciélago) soporta

poblaciones de diferentes especies del otro grupo en diferentes remanentes. Esta variación se expresa en la asignación de la misma especie a módulos en diferentes remanentes. Los resultados sugieren que, aunque la fragmentación afecta el anidamiento y la robustez de las redes de interacción de los remanentes, la alta flexibilidad de las interacciones de plantas y murciélagos enmascara un efecto de la disminución del hábitat y el aislamiento sobre la estructura modular.

Bibliografía

Aizen, M. A., Sabatino, M. & Tylianakis, J. M. (2012). Specialization and rarity predict non-random loss of interactions from mutualist networks. *Science* 335:1486–1489.

Almeida-Neto, M., & Ulrich, W. (2011). A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environmental Modelling & Software* 26: 173-178.

Altamirano, A., Miranda, A., & Jiménez, C. (2012). Uncertainty of landscape indices for spatial structure analysis. *Bosque* 33(2): 171-181.

Alvarado-Solano, D. P., & Otero-Ospina, J. T. (2015). Distribución espacial del Bosque seco Tropical en el Valle del Cauca, Colombia. *Acta biológica Colombiana* 141-153.

Álvarez-Álvarez, E. A., Corcuera, P., & Almazán-Núñez, C. R. (2018). Spatiotemporal variation in the structure and diet types of bird assemblages in tropical dry forest in southwestern Mexico. *The Wilson Journal of Ornithology*, 457–469.

Ambrecht, I., & Ulloa-Chacón, P. (1999). Rareza y diversidad de hormigas en fragmentos de bosque seco colombianos y sus matrices. *Biotropica* 646–653.

Arroyo-Rodríguez, V., Rojas, C., Saldaña-Vásquez, R. A., & Stoner, K. E. (2016). Landscape composition shapes phyllostomid bat assemblages more strongly than landscape configuration in a fragmented biodiversity hotspot. *Biol. Conserv.* 198:84-92.

Ballesteros, J., & Perez-Torres, J. (2020). Effect of extensive livestock management on the diversity of bats (Chiroptera) in Cordoba, Colombia. *J Appl Biotechnol Bioeng.* 7(4):149-155. <https://doi.org/10.15406/jabb.2020.07.00227>

Bascompte, J. & Jordano, P. (Eds). (2014). *Mutualistic networks*, second ed. Princeton University Press. New Jersey USA.

Bascompte, J., Jordano, P., Pascual, M., & Dunne, J. (2007). *The Structure of Plant-Animal Mutualistic Networks*. *Ecological networks: Linking structure to dynamics in food webs*. Oxford, UK: Oxford University Press.

Bascompte, J., Jordano, P. & Olesen, J. M. (2006). Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* 312: 431-3.

Bascompte, J., Jordano, P., Melian, C. J. y Olesen, J. M. (2003). The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(16), 9383–9387. <https://doi.org/10.1073/pnas.1633576100>

Beckett, S. J. (2016) Improved community detection in weighted bipartite networks. *R.Soc. open sci.* 3: 140536.

Bernard, E. (2001). Vertical stratification of bat communities in primary forests of Central Amazon, Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 115-126.

Blackburn, T. M., Petchey, O. L., Cassey, P. & Gaston, K. J. (2005). Functional diversity of mammalian predators and extinction in island birds. *Ecology* 86: 2916-2923.

Brooks, M. E., Kristensen, K., van Benthem, K. J., Magnusson, A., Berg, C. W., Nielsen, A., Skaug, H. J., Mächler, M. & Bolker, B. M. (2017). glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *The R Journal*, 9(2), 378–400.

Burgos, E., Ceva, H., Perazzo, R. P. J., Devoto, M. & Medan, D. (2007). Why nestedness in mutualistic networks? *Journal of Theoretical Biology* 249:307 -313.

Castaño J. H., Carranza-Quiceno, J. A. & Pérez-Torres, J. (2020). Bat-fruit networks structure resist habitat modification but species roles change in the most transformed habitats. *Acta Oecologica* 105:103550.

Castaño-Salazar, J. H. (2009). Frugivorous bats and chiropterocorian plants: Discovering the structure of their mutualist interactions in a semi-caducifolia jungle. *Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela*.

Chautá-Mellizo, A., Campbel, S. A., Bonilla, M. A., Thaler, J. S. & Poveda, K. (2012). Effects of natural and artificial pollination on fruit and offspring quality. *Basic and Applied Ecology* 13: 524-532.

Chesson, P., & Kuang, J. (2008). The interaction between predation and competition. *Nature* 456, 235–238.

Cisneros, L. M., Fagan, M. E. & Willig, M. R. (2015). Effects of human-modified landscapes on taxonomic, functional, and phylogenetic dimensions of bat biodiversity. *Diversity Distrib.* 21: 523-533.

Cisneros, L. M., Fagan, M. E. & Willig, M. R. (2016). Environmental and spatial drivers of taxonomic, functional, and phylogenetic characteristics of bat communities in human-modified landscapes. *PeerJ* 4(e2551).

Cotler, H. & Ortega-Larrocea, M. P. (2006). Effects of land use on soil erosion in a tropical dry forest ecosystem, Chamela watershed, Mexico. *Catena* 107-117.

CVC. (1990). Comparación de cobertura de bosques y humedales entre 1957 y 1986 con delimitación de las comunidades naturales críticas del valle geográfico del Rio Cauca. Cali, Valle del Cauca: Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca.

Díaz, M. M., Solari, S., Aguirre, L. F., & Bárquez, R. M. (2016). Clave de identificación de los murciélagos de Sudamérica. Buenos Aires: Publicación Especial N°2, PCMA.

Díaz, M., Solari, S., Gregorin, R., Aguirre, L. F., & Bárquez, R. M. (2021). Clave de identificación de los Murciélagos neotropicales. Tucumán, Argentina: Publicación Especial N° 4 - PCMA.

Dorman, C., Fruend, F., & Grube, B. (2017). Visualizing bipartite networks and calculating some Ecological. R package documentation.

Dumont, E. R. (2003). Bats and fruit: An ecomorphological approach. En Kunz, T. & Fenton, H. R. eds. Bat ecology. (Pp. 308-428). University of Chicago Press.

Dunning, J. B., Danielson, B. J., & Pulliam, H. R. (1992). Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65:169–75.

Ewers, R. M., & Didham, R. K. (2006). Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biol Rev* 81:117. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006949>

Fahring, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34:487-515.

FAO (2020). Servicios ecosistémicos y biodiversidad.

Farias, A. A. & Jaksic, F. M. (2011). Low functional richness and redundancy of a predator assemblage in native forest fragments of Chiloe Island, Chile. *Journal of Animal Ecology* 80: 809-817.

Figueiredo, R. A. & Sazima, M. (2000). Pollination biology of Piperaceae species in southeastern Brazil. *Annals of Botany London*, 85(4), 455-460. <https://doi.org/10.1006/anbo.1999.1087>

Fleming, T. H. & Sosa, V. J. (1994). Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *J mamm.* 75: 845-851.

Fleming, T. H. (1988). The short-tailed fruit bat, a study in plant–animal interactions. University of Chicago Press. Chicago.

Fleming, T. H., Cullen, G. & Kress, W. J. (2009). The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. *Annals of botany* 104:1017-1043.

Flynn, D. F. B., Gogol-Prokurant, M., Nogueira, T., Molinari, N., Trautman, B., Lin, B. B., Simpson, N., Mayfield, M. M. & DeClerk, F. (2009). Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters* 12: 22-33.

Fortuna, M. A. & Bascompte, J. (2006). Habitat loss and the structure of plant-animal mutualistic networks. *Ecol. Lett.* 9: 281-2.

Galindo-González, J. (1998). Dispersión de semillas por murciélagos: Su importancia en la conservación y regeneración del Bosque Tropical. *Acta zoológica mexicana* 073: 57-74.

García-Morales, R., Moreno, C. E., Badano, E. I., Zuria, I., Galindo-González J., & Rojas-Martínez, A. E. (2016). Deforestation Impacts on Bat Functional Diversity in Tropical Landscapes. *PLoS ONE* 11(12): e0166765.

Gardner, A. L. (2007). *Mammals of South America, Volume 1. Marsupials, Xenarthrans, Shrews and Bats*. London: University of Chicago and London.

Giannini, N. P., & Kalko, E. K. V. (2004). Trophic structure in a large assemblage of phyllostomid bats. *Oikos* 2:209-220. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12690.x>

González, S. M., & Devia, W. (1995). Caracterización fisionómica de la flora de un bosque seco secundario en el corregimiento de Mateguadua, Tuluá-Valle. *Cespedesia* 35-65.

González-Maya, J. F., Arias-Álzate, A., Granados-Peña, R., Mancera-Rodríguez, N. J. & Ceballos, G. (2016). Environmental determinants and spatial mismatch of mammal diversity measures in Colombia. *Animal Biodiversity and Conservation* 39(1): 77–87.

Gorresen, P. M. & Willig, M. R. (2004). Landscape responses of bats to habitat fragmentation in Atlantic Forest of Paraguay. *Journal of Mammalogy* 85: 688–697.

Groot, R. S., De Wilson, M. A. & Boumans, R. M. J. (2002). A typology for the classification, description and valuation of ecosystem functions, goods, and services. *Ecological Economics* 41: 393–408.

Hagen, M., Kissling, W. D., Rasmussen, C., De Aguiar, M. A. M., Brown, L. E., Carstensen, D. W., Alves-Dos-Santos, I., Dupont, Y. L., & Edwards, F. K. (2012). Biodiversity, Species Interactions and Ecological Networks in a Fragmented World. *Advances in Ecological Research* 46:122.

Henry, M., Cosson, J. F. & Pons, J. M. (2007). Abundance may be a misleading indicator of fragmentation-sensitivity: The case of fig-eating bats. *Biological Conservation* 139(3–4), 462–467.

Herrera, C. M. (1995). Plant-vertebrate seed dispersal system in the Mediterranean: Ecological, evolutionary, and historical determinants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26.1: 705-727.

Hesselbarth, M. H. K., Sciaini, M., With, K. A., Wiegand, K., Nowosad, J. (2019). landscapemetrics: an open-source R tool to calculate landscape metrics. *Ecography* 42: 1648–1657. <https://doi.org/10.1111/ecog.04617>.

Hoehn, P., Tschardt, T., Tylianakis, J. M. & Steffan-Dewenter, I. (2008). Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proceedings of the Royal Society B*. 275: 2283-2291.

IAvH. (2011). Distribución y estado actual de remanentes del bioma del Bosque Seco Tropical en Colombia. En G. C. Hernando-García, *Distribución y estado actual de remanentes del bioma del Bosque Seco Tropical en Colombia*. Bogotá: Instituto Alexander von Humboldt. 50-62.

Jordano, P., Vázquez, D., & Bascompte, J. (2009). Capítulo 1. Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. *Ecología y evolución de las interacciones planta-animal: conceptos y aplicaciones*, Editorial Universitaria, Santiago, Chile, pp.17-41.

Jouard, H. M. (2007). Effect of bat exclusion on patterns of seed rain tropical rainforest in French Guiana. *Biotropica* 39.1: 510-518.

Kalko, E. K., Estrada-Villegas, S., Schmidt, M., Wegmann, M., & Meyer, C. F. (2008). Flying high assessing the use of the aerosphere by bats. *Integrative and Comparative Biology*, 48(1): 60-73.

Klingbeil, B. T. & Willig, M. R. (2009). Guild-specific responses of bats to landscape composition and configuration in fragmented Amazonian rainforest. *Journal of Applied Ecology* 46(1): 203–213.

Klingbeil, B. T. & Willig, M. R. (2010). Seasonal differences in population, ensemble and community level responses of bats to landscape structure in Amazonia. *Oikos* 119: 1654–1664.

Kunz, T. H., Braun de Torrez, E., Bauer, D., Lobova, T. & Fleming, T. H. (2011). Ecosystem services provided by bats. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 1223: 1-38.

Laurindo, R. S., Leonan, R., Novaes, M., Vizentin-Bugoni, J. & Gregorin, R. (2019). The effects of habitat loss on bat-fruit networks. *Biodiversity and Conservation* 28:589–601.

Legendre, P. & Legendre, L. (2012) *Numerical Ecology*. 3rd English Edition. Elsevier.

Lima, I. P. & Reis, N. R. (2004). The availability of Piperaceae and the search for this resource by *Carollia perspicillata* (Linnaeus) (Chiroptera. Phyllostomidae. Carollinae) in Parque Municipal Arthur Thomas. Londrina. Paraná. Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 21(2), 371-377. <https://doi.org/10.1590/s0101-81752004000200035>

Lobova, T. A., Geiselman, C. K., & Mori, S. A. (2009). Seed dispersal by bats in the Neotropics. New York: Volume 101 de *Memoirs of the New York Botanical Garden*.

Lopez, J. E., & Vaughan, C. (2007). Food niche overlap among neotropical frugivorous bats in Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 55, 301– 313. <https://doi.org/10.15517/rbt.v55i1.6082>

Mace, G. M., Norris, K. & Fitter, A. H. (2012). Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship. *Trends in Ecology and Evolution*, 27:1.

Mantel, N. (1967) The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, 27, 209-220.

Marinho-Filho, J. S. (1991). The Coexistence of Two Frugivorous Bat Species and the Phenology of Their Food Plants in Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 7(1), 59–67. <http://www.jstor.org/stable/2559675>.

Marjakangas, E. L., Abrego, N., Grøtan, V., de Lima, R. A. F., Bello, C., Bovendorp, R. S., Culot, L., Hasui, E., Lima, F., Muylaert, R. L., Niebuhr, B. B., Oliveira, A. A., Pereira, L. U, Prado, P. I., Stevens, R. D., Vancine, M. H., Ribeiro, M. C., Galetti, M. & Ovaskainen, O. (2019). Fragmented tropical forests lose mutualistic plant–animal interactions. *Diversity and Distributions* 00:1–15.

Medel, R., Zamora, R., Aizen, M. & Dirzo, R. (2007). *Interacciones planta–animal y la conservación de la biodiversidad*. CYTED, Madrid. 400p.

Mello, M. A. R., Laurindo, R. F., Silva, L. C., Pyles, M. V., Mancini, M. C. S., Dattilo, W., & Gregorin, R. (2021). Landscape configuration and composition shape mutualistic and antagonistic interactions among plants, bats, and ectoparasites in human-dominated tropical rainforests. *Acta Oecologica* 112: 103769.

Mello, M. A. R., Marquitti, F. M. D., Guimarães JR, P. R., Kalko, E. K. V., Jordano, P. & Martínez de Aguiar, M. A. (2011). The Missing Part of Seed Dispersal Networks: Structure and Robustness of Bat-Fruit Interactions. *PLoS ONE* 6.2: e17395.

Memmott, J. (1999). The structure of plant-pollinator food web. *Ecology Letters* 2:276-280.

Mendoza-Sáenz, V. H. (2016). Patrones de diversidad taxonómica y funcional de murciélagos en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas, México Tesis de maestría. Colegio de la Frontera Sur.

Meyer, C. F. J., Struebig, M. J. & Willig, M. R. (2016). Responses of tropical bats to habitat fragmentation, logging, and deforestation. In: Voigt CC, Kingston T, editors. *Bats in the anthropocene: Conservation of bats in a changing world*. 1st ed. Berlin: Springer International Publishing; p. 63–103.

Montoya-Bustamante, S., Rojas-Díaz, V. & Torres-González, A. M. (2016). Interactions between frugivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) and *Piper tuberculatum* (Piperaceae) in a tropical dry forest. *Revista de Biología Tropical* 64:701-713. <https://doi.org/10.15517/rbt.v64i2.20689>

Muyllaert, R., Stevens, R., & Ribeiro, M. (2016). Threshold effect of habitat loss on bat richness in cerrado-forest landscapes. *Ecological Applications*. 26. 10.1890/15-1757.1.

Naranjo-Lara, R. D. (2021). Red de interacción entre murciélagos frugívoros (Phyllostomidae) y plantas en bosque seco tropical, Colombia. Trabajo de grado. Universidad de Córdoba, Colombia.

Nielsen, A. & Totland, Ø. (2014). Structural properties of mutualistic networks withstand habitat degradation while species functional roles might change. *Oikos* 123: 323–333.

Oksanen, J., Simpson, G., Blanchet, F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P., O'Hara, R., Solymos, P., Stevens, M., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Carvalho, G., Chirico, M., De Caceres, M., Durand, S., Evangelista, H., FitzJohn, R., Friendly, M., Furneaux, B., Hannigan, G., Hill, M., Lahti, L., McGlinn, D., Ouellette, M., Ribeiro Cunha, E., Smith, T., Stier, A., Ter Braak, C., Weedon, J. (2022). *_vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.6-2, <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>

Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., & Jordano, P. (2007). The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104:19891-19896. <https://doi.org/10.1073/pnas.0706375104>

Patfield, W. M. (1981). Algorithm AS 159: An efficient method of generating random RxC tables with given row and column totals. *Journal of the Royal Statistical Society* 91-97.

Patterson, B. D., Willing, M. R. & Stevens, R. D. (2003). Trophic strategies, niche partitioning, and patterns of ecological organization. En T. H. Kunz, & M. B. Fenton, *Bat ecology*. Chicago: University of Chicago Press.

Pilosof, S., Porter, M. A., Pascual, M., & Kéfi, S. (2017). The multilayer nature of ecological networks. *Nature Ecology & Evolution* 1, 0101. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0101>

Poisot, T., Canard, E., Mouillot, D., Mouquet, N., & Gravel, D. (2012). The dissimilarity of species interaction networks. *Ecol Lett* 15:1353–1361. <https://doi.org/10.1111/ele.12002>

R Core Team (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>

Pizano, C., & García, H. (2014). *El Bosque Seco Tropical en Colombia*. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

Ríos, M., Giraldo, P., & Correa, D. (2004). *Guía de Frutos y Semillas de la Cuenca media del Río Otún*. Pp. 1-238. Fundación EcoAndina. Wildlife Conservation Society, Cali.

Ripperger, S. P., Tschapka, M., Kalko, E.K.V., Rodríguez-Herrera, B., & Mayer, F. (2012). Life in a mosaic landscape: anthropogenic habitat fragmentation affects genetic population structure in a frugivorous bat species. *Conserv. Genet.* 14 (5), 925–934. <https://doi.org/10.1007/s10592-012-0434-y>.

Robinson, M. L. & Strauss, S. Y. (2020). Generalists are more specialized in low-resource habitats. increasing stability of ecological network structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(4), 2043-2048. <https://doi.org/10.1073/pnas.1820143117>

Rohr, R. P., Saavedra, S. & Bascompte, J. (2014). Ecological networks. On the structural stability of mutualistic systems. *Science* 345:416-425.

Ruiz, V. S. & Herrera, A. (2013). Multitemporal analysis of land use change in the Terrestrial Protected Landscape Miraflores Moropotent. Nicaragua, 1993-2011. *Ecosistemas* 117-123.

Salazar, M. I., Gómez, N., Vargas, W. G., Reyes, M., Castillo, L. S. & Bolívar, W. (2002). *Bosque secos y muy secos del departamento del Valle del Cauca*. Cali, Colombia: Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca.

Saldaña-Vázquez, R. A., Sosa, V. J., Iñiguez-Dávalos, L. I., & Schondube, J. E. (2013). The role of extrinsic and intrinsic factors in Neotropical fruit bat–plant interactions. *Journal of Mammalogy* 94:632-639.

Schulze, M. D., Seavy, N. E. & Whitacre, D. F. (2000). A comparison of the phyllostomid bat assemblages in undisturbed neotropical forest and in forest fragments of a slash-and-burn farming mosaic in Peten. Guatemala. *Biotropica*, 32 (1), 174-184. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00459.x>

Spiesman, B. J., & Inouye, B. D. (2013). Habitat loss alters the architecture of plant–pollinator interaction networks. *Ecology* 94:2688–2696. <https://doi.org/10.1890/13-0977.1>

Scolozzi, R., Morri, E. & Santolini, R. (2012). Delphi-Based Change Assessment in Ecosystem Service Values to support strategic spatial planning in Italian landscapes. *Ecol Indic* 134-144.

Segura Linares, A. C. (2017). *Dispersión de semillas por aves y murciélagos frugívoros en un gradiente altitudinal en un enclave seco del cañón de Chicamocha (Santander, Colombia)*. Trabajo de grado. Universidad de la Salle. Bogotá.

Solari, S., Muñoz-Saba, Y., Rodríguez-Mahecha, J. V., Defler, T. D., Ramírez-Chaves, H. E. & Trujillo, F. (2013). Riqueza, endemismo y conservación de los mamíferos de Colombia. *Mastozoología Neotropical* 20(2):301-365.

Thierry, M., Hrcek, J. & Lewis, O. (2019). Mechanisms structuring host–parasitoid networks in a global warming context: a review. *Ecological Entomology*, 44, 581–592.

Thies, W., & E. K. V. Kalko. (2004). Phenology of neotropical pepper plants (Piperaceae) and their association with their main dispersers, two short-tailed fruit bats, *Carollia perspicillata* and *C. castanea* (Phyllostomidae). *Oikos* 104:362-376. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12747.x>

Trimble, M. J. & van Aarde, R. J. (2014). Amphibian and reptile communities and functional groups over a land–use gradient in a coastal tropical forest landscape of high richness and endemism. *Animal Conservation* 17: 441-453.

Tylianakis, J. M., Tscharntke, T., & Lewis, O. T., (2007). Habitat modification alters the structure of tropical host-parasitoid food webs. *Nature* 445, 202–205. <https://doi.org/10.1038/nature05429>

Vázquez, D. P., Blüthgen, L. & Chacoff, N. P. (2009). Uniting patterns and process in plant-animal mutualistic networks: a review. *Annals of Botany*, 103(9), 1445-1457. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp057>

Velásquez-Roa, T. & Murillo-García, O. E. (2019). Influence of bat morphology on structural properties of a plant-frugivore network. *Mastozoología Neotropical*, 26(2), 440-451. <https://doi.org/10.31687/saremmn.19.26.2.0.23>

Vergara, C. H. & Badano, E. I. (2009). Pollinator diversity increases fruit production in Mexican coffee plantations: The importance of rustic management systems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 129:117-123.

Vilhena, A. M., Rabelo, L., Bastos, E. M. & Augusto, S. C. (2012). Acerola pollinators in the savanna of Central Brazil: temporal variations in oil-collecting bee richness and a mutualistic network. *Apidologie* 43: 51-62.

Capítulo 2

Influencia de la fragmentación sobre la diversidad funcional y filogenética de murciélagos neotropicales dispersores de semillas

Resumen

La fragmentación al ocasionar la homogenización de la fauna y flora altera las diferentes dimensiones de la diversidad. Aunque los murciélagos presentan una respuesta diferenciada a las transformaciones en el ambiente, hay escasez de información sobre cómo la fragmentación influencia los rasgos funcionales de las especies de murciélagos. Por lo cual en este estudio se evaluó el efecto de la fragmentación la diversidad funcional y filogenética de murciélagos. Para lo cual se capturaron murciélagos entre diciembre de 2019 y septiembre de 2021 en 10 remanentes de BsT de la región centro – norte del Valle del Cauca. Se capturaron 36 especies de murciélagos (1142 individuos), de las cuales 19 especies presentaron hábitos frugívoros. Se calcularon índices de diversidad funcional y filogenética de las especies de murciélagos dispersores de semillas. Asimismo, se realizó la caracterización de cada remanente a través de métricas del paisaje y se relacionó con la diversidad funcional y filogenética de murciélagos. Los resultados obtenidos dejan en evidencia que la fragmentación tiene efectos sobre la diversidad funcional y filogenética de murciélagos a las tres escalas evaluadas. Se encontró que la diversidad funcional craneal aumenta con el área promedio y la relación área-perímetro de los parches. Adicionalmente, se observó que la diversidad funcional alar aumenta a medida que aumenta el área de los remanentes y disminuye al disminuir la heterogeneidad del paisaje. De igual manera se encontró que la diversidad filogenética aumenta con el área, y disminuye con reducción de la relación área-perímetro y la heterogeneidad del paisaje. La fragmentación, al modificar las proporciones de distintos tipos de coberturas y su disposición geométrica en diversas escalas (tanto a nivel de remanentes como del paisaje), impacta la diversidad de los grupos de murciélagos frugívoros. Esto conduce a una disminución en la diversidad ecológica y evolutiva de estos grupos conforme los bosques se dividen en fragmentos más pequeños y los conjuntos de especies se vuelven más uniformes.

Palabras clave: Bosque seco Tropical, Conservación, Dispersión, Filogenética, Rasgos funcionales.

Abstract

Fragmentation, by causing the homogenization of fauna and flora, alters the different dimensions of diversity. Although bats exhibit a differentiated response to transformations in the environment, there is a paucity of information on how fragmentation influences the functional traits of bat species. Therefore, in this study, the effect of fragmentation on the functional and phylogenetic diversity of bats was evaluated. For this purpose, bats were captured between December 2019 and September 2021 in 10 BsT remnants in the central-northern region of Valle del Cauca. A total of 36 species of bats (1142 individuals) were captured, of which 19 species had frugivorous habits. Functional diversity and phylogenetic indices of seed-dispersing bat species were calculated. Likewise, the characterization of each remnant was carried out through landscape metrics and was related to the functional and phylogenetic diversity of bats. The results obtained show that fragmentation has effects on the functional and phylogenetic diversity of bats at the three scales evaluated. Cranial functional diversity was found to increase with average area and area-to-perimeter ratio of the patches. Additionally, it was observed that wing functional diversity increases as the area of the remnants increases and decreases as the heterogeneity of the landscape decreases. Similarly, it was found that phylogenetic diversity increases with area, and decreases with reduction of the area-perimeter relationship and landscape heterogeneity. Fragmentation, by modifying the proportions of different types of cover and their geometric arrangement at different scales (both at the level of remnants and the landscape), impacts the diversity of groups of fruit bats. This leads to a decline in the ecological and evolutionary diversity of these groups as forests break up into smaller fragments and species assemblages become more uniform.

Key words: Conservation, Dispersion, Functional traits, Phylogenetic, Tropical Dry Forest.

Introducción

El conocimiento de los efectos negativos de la pérdida y la fragmentación del hábitat sobre la diversidad funcional y filogenética es importante para entender la resiliencia de las comunidades a diferentes perturbaciones (Zambrano *et al.* 2019). Una alta diversidad funcional y filogenética es importante para las comunidades biológicas ya que permite la adaptación a diferentes cambios en el ambiente (Petchey & Gaston 2002, Vamosi *et al.* 2009).

La fragmentación y la pérdida de hábitat están entre las principales amenazas para la conservación de la biodiversidad (Lindenmayer *et al.* 2006, Pereira *et al.* 2010, Rands *et al.* 2010), generando cambios a diferentes niveles del paisaje. La reducción en el tamaño de los remanentes de bosque y de la cobertura vegetal a escala del paisaje disminuye la abundancia de individuos y la diversidad de especies de interior de bosque (Barragán *et al.* 2011, Benchimol *et al.* 2015a). Por otra parte, la destrucción del hábitat típicamente conlleva a la división del hábitat en fragmentos más pequeños, aislados y separados por una matriz con la cobertura vegetal transformada (Haddad *et al.* 2015). Por lo tanto, la pérdida de área, el incremento en el aislamiento y una mayor exposición a los usos humanos del suelo generan mayores tasas de extinción, menor inmigración y disminución en la funcionalidad del ecosistema (Lindenmayer *et al.* 2006), lo que se traduce en reducción de la diversidad (Haddad *et al.* 2015). De tal forma que la diversidad de plantas y animales es alta en hábitats continuos, mientras que en hábitats fragmentados las especies tienden a ser más filogenéticamente relacionadas y funcionalmente similares debido a la homogenización de la biota (Benchimol & Peres 2015a, 2015b, Leal *et al.* 2012, Magioli *et al.* 2015, Park & Razafindratsima 2019). Conocer cómo responden las dimensiones funcional y filogenética de la diversidad a la reducción y el aislamiento de los fragmentos de bosque es útil para entender los efectos de la fragmentación sobre las funciones ecológicas de las especies y la provisión de servicios ecosistémicos (Petchey & Gaston 2002, Kooyman *et al.* 2013, Magnago *et al.* 2014).

Desde una perspectiva ecológica, comprender la estructura filogenética de las comunidades ayuda a entender las interacciones ecológicas y a vincular la ecología comunitaria con la biogeografía y el estudio de la evolución de los caracteres (Cavender-Bares *et al.* 2009, Vamosi *et al.* 2009). Por su parte, el enfoque funcional ayuda a comprender los efectos de la fragmentación del hábitat en el funcionamiento del ecosistema y proporciona orientación para la conservación (De Frutos *et al.* 2015). La diversidad filogenética y funcional de un ensamblaje es un componente importante de la biodiversidad (Díaz & Cabido 2001), ya que a partir de estas se pueden predecir las consecuencias funcionales de los cambios causados por los seres humanos (Blackburn *et al.* 2005, Lidicker 1999) y puede proveer un vínculo entre la composición del ensamblaje de las especies y el funcionamiento ecológico (Hooper *et al.* 2002, Petchey & Gaston 2002). Los procesos de fragmentación y pérdida de hábitat

generan paisajes heterogéneos (Bastian & Steinhardt 2002, Lindenmayer & Fischer 2013) con una estructura y configuración de hábitats que pueden actuar como filtros ecológicos importantes para la composición y la diversidad de las especies (Duflot *et al.* 2014). Por lo cual, la fragmentación al causar homogenización filogenética y funcional de los ensamblajes (Park & Razafindratsima 2019), puede influenciar las propiedades ecológicas relevantes para el funcionamiento de los ecosistemas (Lavorel *et al.* 2011).

La evidencia disponible sugiere que los murciélagos tropicales responden de manera compleja a la composición y la configuración del paisaje (Gorresen & Willig 2004, Henry *et al.* 2007, Klingbeil & Willig 2009, 2010, Meyer *et al.* 2016), esta respuesta depende de la escala espacial a la cual se evalúe el efecto de la fragmentación y de los rasgos considerados (Estrada-Villegas *et al.* 2012, Peixoto *et al.* 2018, Rocha *et al.* 2017, Wordley *et al.* 2015). A una escala local, la riqueza de especies de murciélagos filostómidos en el borde del bosque es significativamente menor en comparación con el interior de bosque (Faria 2006, Meyer & Kalko 2008, Meyer *et al.* 2008). A escala del paisaje, la distancia hasta el fragmento más grande y la cantidad de cobertura vegetal en el paisaje son los mejores predictores de la riqueza de especies y de cambios en la composición de los ensamblajes (Meyer & Kalko 2008). Las franjas de bosque y las áreas continuas pueden compartir un 75% del ensamblaje de murciélagos (Carrasco-Rueda & Loiselle 2019); sugiriendo que mantener las franjas de bosque ripario, dentro de las áreas de compensación por agricultura, ayudan a conservar la diversidad taxonómica y funcional de los murciélagos. Las características del paisaje son apreciables en la estructuración de los ensamblajes de murciélagos; ya que las características de la estructura del paisaje explican el 84 % de la variación en la dispersión funcional o filogenética (Cisneros *et al.* 2016). Los hábitats perturbados son estructuralmente menos similares a los bosques primarios y se caracterizan por una diversidad funcional y taxonómica menor (Farneda *et al.* 2020). De acuerdo con esto, las diferentes dimensiones de la biodiversidad (taxonómica, filogenética y funcional) facilitan la identificación de los efectos generados por la pérdida, degradación y fragmentación de los bosques (Brum *et al.* 2017, Cisneros *et al.* 2015, Aguirre *et al.* 2016). Por lo cual pueden ayudar a evaluar el impacto negativo de la intensificación del cambio en el uso del suelo sobre los servicios ecosistémicos proporcionados por los murciélagos (García-Morales *et al.* 2016, Ramírez-Mejía 2017, Ramos-Pereira *et al.* 2018).

Con el fin de entender los efectos de la fragmentación sobre las dimensiones de la diversidad de ensamblajes neotropicales, se evaluó el efecto de métricas de fragmentación sobre la diversidad funcional y filogenética de murciélagos neotropicales. Para lo cual se capturaron murciélagos en los sotobosques de remanentes de Bosque seco Tropical (BsT) y se evaluó el efecto de métricas del paisaje, a escala de parche y de paisaje (2.5 km y 5 km), sobre la diversidad funcional y filogenética de murciélagos dispersores de semillas. Se predice que tanto la diversidad funcional y filogenética de los murciélagos disminuye a medida que aumenta el aislamiento y disminuye el tamaño de los remanentes estudiados.

Materiales y métodos

Área de estudio

En el área de estudio se seleccionaron diez remanentes de Bosque seco Tropical (BsT) ubicados en la región centro-norte del departamento del Valle del Cauca, Colombia. El BsT del Valle del Cauca se caracteriza por presentar un régimen climático bimodal, con épocas lluviosas entre abril – mayo y octubre – noviembre, que representa el 70 % de la precipitación anual, y dos temporadas secas entre enero – febrero y julio – agosto (Ambrecht & Ulloa-Chacón 1999). En promedio la altitud de los sitios visitados fue de 1050 m. Los remanentes de BsT muestreados representan fragmentos de bosque ubicados en áreas protegidas, entre matrices de cultivos, o en predios privados. A todos los remanentes de BsT se les asignó una letra con el fin de codificar los individuos capturados en cada sitio, siendo (A) Parque Natural Regional Mateguadua, (B) Reserva Forestal Protectora Nacional Quebrada La Valenzuela, (C) Hacienda El Volcán, (D) Hacienda La Venta, (E) Predio La Gitana, (F) Reserva Natural Chimbilaco, (G) Parque Natural Regional El Vínculo, (H) Bosque comunitario de Higueroncito, (I) Hacienda El Medio y (J) Hacienda Verdún. Los remanentes abarcan los municipios de Andalucía, Bugalagrande, Guadalajara de Buga, Riofrío, Roldanillo, San Pedro, Tuluá, Yotoco y Zarzal (Figura 2. 1).

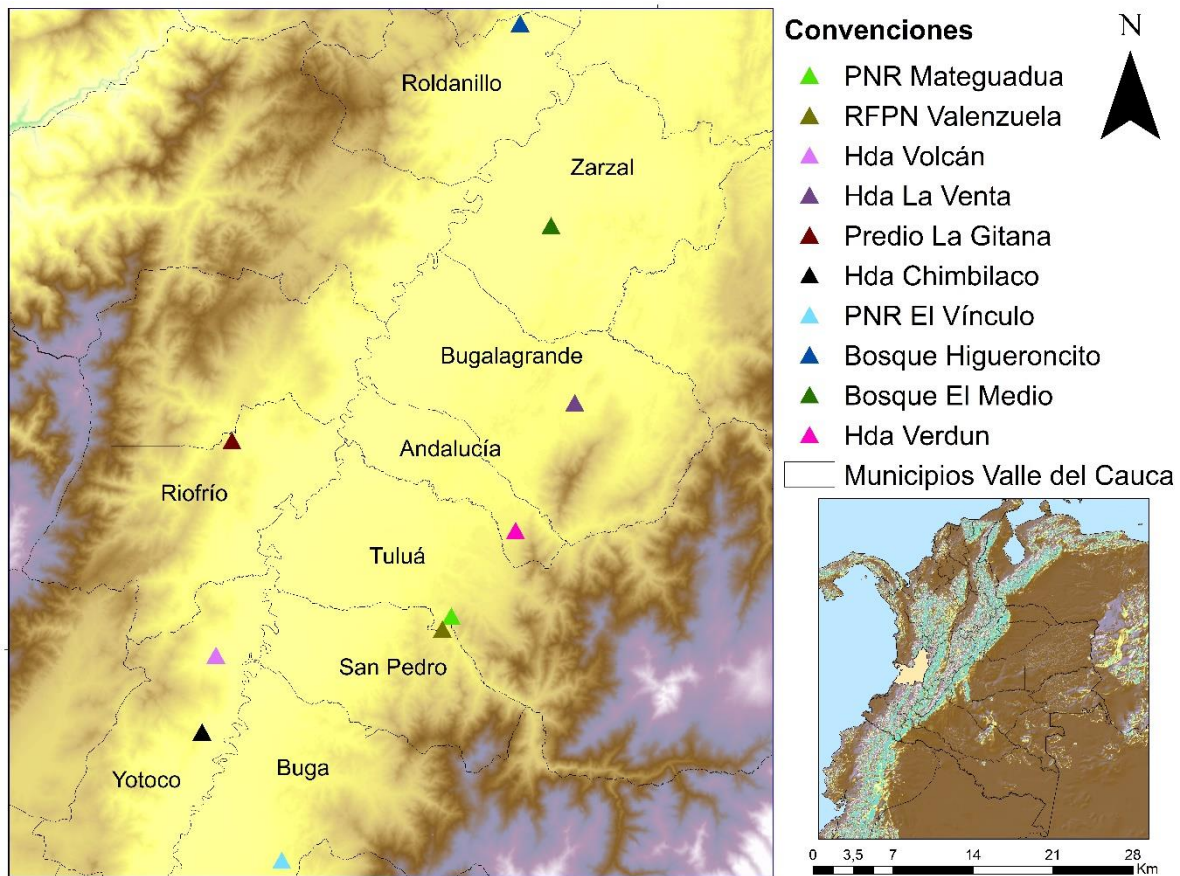


Figura 2. 1. Área de estudio con la ubicación geográfica de los 10 remanentes de BsT que se seleccionaron para la investigación.

Trabajo de campo

En cada fragmento se capturaron murciélagos utilizando 10 redes de niebla, las cuales estuvieron activas entre las 18:00 y 24:00 horas y fueron revisadas cada 30 minutos para un esfuerzo de muestreo fue de $4800 \text{ horas.red}^{-1}$. Las redes se ubicaron de manera *ad libitum* a nivel de sotobosque, considerando que los murciélagos frugívoros (estrictos o facultativos) tienden a forrajear a esta altura (Bernard 2001, Kalko *et al.* 2008); en sitios con presencia de plantas en fructificación, en claros y bordes de bosque o cerca a refugios potenciales. Los muestreos se llevaron a cabo en dos fases que abarcaron las dos temporadas climáticas para el área, cada fase consistió en cuatro noches efectivas de muestreo para un total de ocho noches por fragmento. Los murciélagos capturados se mantuvieron de forma individual en bolsas de tela con el fin de recolectar muestras de sus heces, las cuales se depositaron en bolsas de papel y se rotularon con un código único correspondiente a cada individuo. Cuando

fue posible, los capturados se identificaron en campo, se marcaron y liberaron; pero los individuos se colectaron y depositaron en el Museo de Ciencias Naturales Federico Carlos Lehmann Valencia (IMCN) o en la Colección de Mamíferos de la Universidad del Valle (UV) cuando se requirió la revisión de caracteres craneales. Adicionalmente, se realizó la caracterización vegetal de cada remanente de BsT y se recolectaron frutos de plantas potencialmente consumidas por murciélagos (Lobova *et al.* 2009, Mello *et al.* 2011, Saldaña-Vázquez *et al.* 2013), para ser utilizadas como referencia en la identificación de las semillas encontradas en las heces de los murciélagos. Tanto los murciélagos capturados como las semillas recolectadas se identificaron hasta el nivel taxonómico más bajo posible. El muestreo se llevó a cabo entre diciembre del 2019 y septiembre del 2021.

Trabajo de laboratorio

Con el fin de calcular la diversidad funcional de los ensamblajes estudiados se realizó la medición de rasgos funcionales en 20 individuos para cada especie de murciélago en la cual se encontraron semillas en sus heces. Se tomaron medidas craneales y alares que representan rasgos funcionales cuantitativos asociados al tamaño corporal, el modo de masticación y el tipo de vuelo (Tabla 2. 1). En conjunto estas características son importantes pues influyen en el desempeño de los organismos y pueden estar relacionados con los procesos ecosistémicos (flujo de materia y energía), la estabilidad de los ecosistemas (resistencia y resiliencia), las interacciones biológicas (intraespecífica e interespecífica) y/o la modificación del hábitat (Hooper *et al.* 2005, Villéger *et al.* 2010). En total se tomaron dos medidas de tamaño corporal (peso y antebrazo), 14 medidas cráneo-dentales que representan el modo de masticación (Dumont 1997, Stevens *et al.* 2006) y cuatro medidas que representan la morfología alar, las cuales están relacionadas con la eficiencia y maniobrabilidad del vuelo (Swartz *et al.* 2007, Stockwell 2001) (Tabla 2. 1, Figura 2. 2). Se realizaron tres mediciones independientes de cada rasgo para disminuir el error en la medición de cada uno. Para el cálculo de los índices de diversidad funcional, se calcularon los promedios de cada rasgo por especie.

Características del paisaje

Las características de un paisaje pueden cuantificarse a través de métricas que han sido utilizadas ampliamente para relacionar cambios en la configuración y composición de los hábitats con procesos o funciones ecológicas (Altamiro *et al.* 2012). Para la caracterización del paisaje, se calcularon métricas del paisaje de la matriz en el cual están inmersos los remanentes a partir de archivos *raster* para cada sitio a tres escalas espaciales (fragmento, buffer de 2.5 km y buffer de 5 km) con las coberturas Corin Land Cover del Valle del Cauca en el software ArcMap 10.5. Las métricas del paisaje se calcularon con el paquete *landscapemetrics* (Hesselbarth *et al.* 2019) del lenguaje de programación R (R Core Team 2022). De la totalidad de métricas disponibles se seleccionaron 10 que describen las características de composición y configuración del paisaje y que son comparables entre sitios con tamaños diferentes: área de cada parche (*area_mn*), densidad de borde (*ed*), distancia euclidiana al vecino más cercano (*enn_mn*), índice de forma (*lsi*), densidad de parches (*pd*), borde total (*te*), relación área-perímetro (*para_mn*), índice de diversidad de Simpson (*sidi*), índice de diversidad de Shannon (*shdi*) y densidad de riqueza de parches (*prd*). Posteriormente, debido a que las métricas se correlacionaron entre sí, se realizó un análisis de componentes principales (con la función *princomp* en R) con las métricas del paisaje de cada sitio, en cada una de las escalas evaluadas, y se usaron los dos primeros componentes principales para los análisis posteriores con el fin de obtener variables no correlacionadas. Los dos primeros componentes principales, que explican el mayor porcentaje de variación para cada escala espacial, se utilizaron como variables independientes en análisis posteriores.

Índices de diversidad funcional

Con el fin de evaluar cómo las funciones ecológicas son distribuidas entre las especies en un fragmento dado, se calculó la equitatividad funcional (FEve) (Villéger *et al.* 2010), que es la homogeneidad en la distribución de las abundancias de las especies de una comunidad en un espacio funcional. Por lo tanto, una equitatividad baja implicaría que algunas partes del nicho funcional están siendo ocupadas y otras subutilizadas. Con el fin de cuantificar la diversificación en las funciones ecológicas entre las especies más abundantes de los ensamblajes, se calculó la divergencia funcional (índice FDiv) (Villéger *et al.* 2008); que es una medida de la disimilitud funcional entre las especies dominantes de una comunidad

(Villéger *et al.* 2010). Con el fin de cuantificar qué tan dispersas están las especies en términos de sus características funcionales, considerando su abundancia relativa, se calculó la dispersión funcional (FDis) (Laliberté & Legendre 2010), que es la distancia promedio de las especies al centroide de todas las especies en la comunidad. Finalmente, con el fin de cuantificar el grado en que múltiples especies desempeñan roles similares o idénticos dentro de un ecosistema, se calculó la redundancia funcional ($1 - U$), entendido como la similitud funcional entre las especies de una misma comunidad; el cual es el complemento del índice de singularidad funcional (U) (Ricotta *et al.* 2016). FEve, FDiv y FDis se calcularon utilizando el FD y $1 - U$ se calculó de acuerdo con Ricotta *et al.* (2016) en el lenguaje de programación R (R Core Team 2022).

Tabla 2. 1. Rasgos funcionales cuantitativos para evaluar diversidad funcional a través de índices (dispersión, divergencia funcional y especialización).

Rasgo funcional		Sigla	Significado
Tamaño corporal	Peso	W	Medidas relacionadas con la demanda de recursos tróficos, gasto energético y flujo de energía entre niveles tróficos (Gómez-Ortíz & Moreno 2017).
	Antebrazo	FA	
Modo de masticación: Morfología craneal	Longitud total del cráneo	TSL	Uso de los recursos
	Máxima amplitud cigomática	MZB	
	Longitud total del paladar	TPL	
	Amplitud del paladar en los caninos	APW	
	Longitud de la línea de dientes del maxilar	LMT	
	Amplitud caja craneana	BOB	
	Altura del proceso coronoide	CPH	
	Altura del condilo	CH	
	Longitud cóndilo canino	CC	
	Longitud total del dentario	TDL	
	Ancho maxila	AMAX	
	Ancho mandíbula	AMAN	
	Proporción caja craneana	PCC	
	Proporción largo y ancho del rostro	PLA	
Vuelo: Morfología alar	Envergadura	B	Influencian el rendimiento del vuelo y la adquisición de alimento, afectando el proceso de dispersión de semillas, además de la capacidad de los
	Relación de aspecto $AR=B^2/S$	AR	

	Carga alar $LW=Mg/S$	LW	murciélagos de responder a la transformación del hábitat ocasionado por la fragmentación (Luck <i>et al.</i> 2012, Marinello & Bernard 2014, Norberg & Rayner 1987).
	Índice de la punta del ala $I=Ts/(Tl-Ts)$ $Ts=Shw/Saw$ $Tl=Lhw/Law$	I	

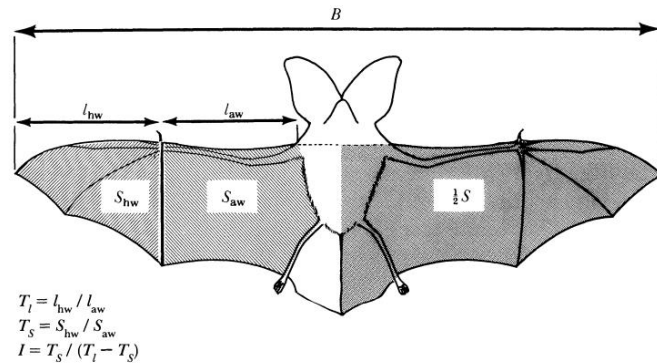


Figura 2. 2. Definición de variables morfológicas utilizadas para describir la morfología alar de murciélagos. Donde, B: Envergadura, Ts: Radio de la punta del ala, Tl: Radio de la longitud de la punta del ala, Shw: es el área distal al quinto dígito, Saw: área distal entre el quinto dígito, el cuerpo y las piernas, lhw y law son las longitudes correspondientes. Estas cantidades se utilizan para calcular el índice de forma de la punta del ala, I. Tomado de Norberg & Rayner (1987).

Índices diversidad filogenética

La diversidad filogenética es una medida de biodiversidad basada en las relaciones evolutivas entre especies (Vane-Wright *et al.* 1991), y utiliza la suma de las longitudes de las ramas del árbol filogenético para evaluar la relación de especies (Faith 1992). Esta dimensión de la diversidad se calculó a través de dos índices: (1) la distancia promedio al taxón más cercano (MNTD), calculado como la media de las longitudes de las ramas que conecta cada especie a su pariente más cercano (Webb 2000) y (2) la distancia filogenética promedio (MPD) (Weiher *et al.* 1998), calculado como la media de las longitudes de las ramas entre todas las especies de un ensamblaje (Hernández-Ruedas *et al.* 2019). Para calcular la diversidad filogenética se utilizó la filogenia propuesta por Rojas *et al.* (2016) para Noctilionoidea.

Análisis de datos

Para evaluar cómo cambia la diversidad funcional de las comunidades de murciélagos con el grado de fragmentación de remanentes de BsT, se realizaron modelos lineales mixtos generalizados con distribución Beta; usando la función *glmmTMB* del paquete *glmmTMB* (Brooks *et al.* 2017). En los cuales las variables independientes fueron los valores de los dos primeros componentes principales de las métricas del paisaje a escala de fragmento (PC1P, PC2P), a escala de 2.5 km (PC1B2, PC2B2) y a escala de 5 km (PC1B5 y PC2B5), mientras las variables dependientes fueron los índices de diversidad funcional (FEve, FDiv, FDis, Redundancia) evaluados a nivel craneal y alar separadamente. Para evaluar cómo cambia la diversidad filogenética de las comunidades de murciélagos con el grado de fragmentación de remanentes de BsT se realizaron modelos de mínimos cuadrados generalizados mixtos con distribución normal con la función *gl*s; esto con el fin de ajustar por el no cumplimiento de los supuestos de homogeneidad de varianzas. En estos modelos las variables independientes fueron los valores de los dos primeros componentes principales de las métricas del paisaje (PC1P, PC2P, PC1B2, PC2B2, PC1B5 y PC2B5) y las variables dependientes los índices de diversidad filogenética (MNTD y MPD). En todos los análisis se consideró la identidad de los fragmentos y las plantas como factores aleatorios. Para evaluar el ajuste de los modelos a los datos se utilizó el Criterio de Información de Akaike corregido para muestras pequeñas (AICc). Todos los análisis se realizaron en el lenguaje de programación R (R Core Team 2022).

Resultados

Al analizar componentes principales para cada escala espacial (remanente, buffer de 2,5 km y buffer de 5 km) se encontró que los dos primeros componentes principales contienen un alto porcentaje de la variación en los datos (82.3% a nivel de remanente, 76% a nivel de buffer de 2.5 km y 77% a nivel de buffer de 5 km). Para el nivel de remanente, el primer componente principal (PC1P) indicó que al aumentar el tamaño de los fragmentos aumenta la cantidad de borde y la heterogeneidad del hábitat, pero disminuye la relación área-perímetro; mientras que el segundo componente (PC2P) al aumentar el borde disminuye la diversidad de hábitats y la relación área-perímetro (Anexo 2). Por otro lado, a la escala del buffer de 2.5 km el primer componente principal (PC1B2) indica que a esta escala al

aumentar el área de los remanentes disminuye el borde, la diversidad de hábitats y la densidad de parches; mientras que el segundo componente principal (PC2B2) indica que a medida que aumenta el área aumenta la diversidad de coberturas y disminuye la cantidad de borde en el paisaje que contiene los fragmentos estudiados (Anexo 2). Finalmente, a escala del buffer de 5.0 km, el primer componente (PC1B5) indica que al aumentar el área de los fragmentos disminuye el borde y el nivel de fragmentación en el paisaje, mientras el segundo componente (PC2B5) indica que a medida que los parches están más aislados disminuye la diversidad de coberturas en el paisaje que contiene los fragmentos estudiados (Anexo 2) (Tabla 2. 2).

Tabla 2. 2. Resultado del análisis de componentes principales para las métricas del paisaje en las escalas evaluadas.

Métricas	Componente principal 1 (PC1)			Componente principal 2 (PC2)		
	Fragmento (P)	2.5 km (B2)	5 km (B5)	Fragmento (P)	2.5 km (B2)	5 km (B5)
Área promedio (área_mn)	0.43	0.36	0.35	0.16	0.27	0.05
Densidad de borde (ed)	0.35	-0.39	-0.40	0.25	0.15	0.02
Índice de forma (lsi)	0.40	-0.37	-0.39	0.12	0.28	0.16
Borde total (te)	0.42	-0.33	-0.38	0.30	0.35	0.26
Área-perímetro (para_mn)	-0.34	-0.24	-0.20	-0.24	-0.53	-0.47
Índice de Simpson (sidi)	0.34	-0.26	-0.27	-0.62	0.27	-0.18
Índice de Shannon (shdi)	0.35	-0.21	-0.35	-0.05	0.11	-0.09
Distancia al vecino más cercano (enn_mn)	-	0.13	-0.12	-	0.17	0.44
Densidad de parches (pd)	-	-0.37	-0.40	-	-0.09	-0.02
Densidad de riqueza de parches (prd)	-	-0.21	-0.03	-	-0.54	-0.66

Efecto de la fragmentación sobre la diversidad funcional y filogenética de murciélagos frugívoros

Para calcular el efecto de la fragmentación sobre la diversidad funcional y filogenética de murciélagos se crearon dos modelos para cada índice de diversidad, en cada uno se incluyó una combinación de variables independientes que redujera la correlación entre las variables (colinearidad): el modelo 1 incluyó los efectos de las variables PC2P+PC1B5+PC2B5 y el modelo 2 los de las variables PC1P+PC1B2+PC2B2.

En cuanto a la diversidad funcional, se encontró que, para la mayoría de los índices evaluados, el modelo 1 fue el que mejor se ajustó a nuestros datos, siendo la excepción la equitatividad funcional craneal y la redundancia alar, donde el modelo 2 obtuvo un menor valor de AICc. Mientras que la redundancia funcional craneal no fue afectada por las características a escala de fragmento o de paisaje (Tabla 2.3). Al evaluar el efecto de la fragmentación sobre la equitatividad funcional craneal se encontró que el modelo 2 (AICc= 65.06) estuvo más soportado por los datos que el modelo 1 (AICc= 66.68), indicando que hay un efecto a escalas del paisaje, 2.5 km (PC1B2, PC2B2) y, 5 km (PC1B5). Lo que sugiere que la equitatividad funcional craneal aumentó en los remanentes con mayor grado de fragmentación (borde, menor diversidad de coberturas, poca densidad de parches). Para la divergencia, redundancia y dispersión funcional se encontró que el modelo 1 (AICc= 61.07, AICc= 31.44 y AICc= 30.94 respectivamente) estuvo más soportado por los datos que el modelo 2 (AICc= 62.09, AICc= 60.09 y AICc= 61.99), siendo significativo a escala del paisaje (5 km, PC2B5) para la divergencia funcional, lo que indica que ésta aumentó al disminuir el aislamiento (distancia al vecino más cercano) y al aumentar la riqueza de parches (prd) (Tabla 2. 3).

Cuando se evaluó el efecto de la fragmentación sobre la equitatividad, la divergencia y la dispersión funcional alar se encontró que el modelo 1 (AICc= 41.65, AICc= 30.96 y AICc= 54.89 respectivamente) estuvo más soportado por los datos que el modelo 2 (AICc= 65.81, AICc= 59.73 y AICc= 61.85 respectivamente). Mientras que para la redundancia funcional alar el modelo 2 (AICc= 51.65) estuvo para soportado por los datos que el modelo 1 (AICc= 55.86). Para la equitatividad funcional alar se encontraron valores significativos a nivel de

remanente (PC2P). La equitatividad funcional alar disminuyó al aumentar la cantidad de borde del fragmento y al disminuir la diversidad de cobertura. Para la divergencia funcional alar se encontró efecto a escala del paisaje, 5 km, indicando que la divergencia alar aumentó al disminuir la fragmentación a nivel del paisaje (borde, menor diversidad de coberturas, poca densidad de parches). Para la redundancia alar se encontró efecto de la fragmentación a nivel de remanente (PC1P) y a escala de paisaje (PC1B2, PC2B2), lo cual indica que la redundancia disminuyó al aumentar borde y la diversidad de hábitats del remanente. Similarmente, la fragmentación tuvo efecto sobre la dispersión alar a nivel de remanente (PC2P) y a escala del paisaje (PC1B5, PC2B5), donde ésta disminuyó con el aislamiento del paisaje y disminuyó con el aumento en el borde (Tabla 2. 3).

Tabla 2. 3. Efecto de la fragmentación sobre la diversidad funcional (craneal y alar) de murciélagos frugívoros. FEve: Equitatividad funcional, FDiv: Divergencia funcional, Red: Redundancia funcional y FDis: Dispersión funcional.

Diversidad funcional craneal								
FEve	Modelo 1				Modelo 2			
		Estimado	2.50%	97.50%		Estimado	2.50%	97.50%
	PC2P	0.02	-0.03	0.07	PC1P	-0.01	-0.03	0.01
	PC1B5*	-0.03	-0.05	-0.01	PC1B2*	-0.03	-0.04	-0.01
	PC2B5	0.01	-0.03	0.05	PC2B2*	0.04	0.01	0.07
	AICc	66.68			AICc	65.06		
FDiv	Modelo 1				Modelo 2			
	PC2P	-0.01	-0.04	0.01	PC1P	-0.01	-0.02	0.002
	PC1B5	0.01	-0.01	0.02	PC1B2	0.003	-0.01	0.01
	PC2B5*	-0.03	-0.05	-0.01	PC2B2*	-0.02	-0.04	-0.01
	AICc	61.07			AICc	62.09		
Red	Modelo 1				Modelo 2			
	PC2P	0.002	-0.03	0.03	PC1P	0.01	-0.003	0.02
	PC1B5	-0.01	-0.02	0.01	PC1B2	-0.01	-0.02	0.001
	PC2B5	0.01	-0.01	0.03	PC2B2	-0.002	-0.02	0.02
	AICc	31.44			AICc	60.09		
FDis	Modelo 1				Modelo 2			
	PC2P	-0.01	-0.03	0.02	PC1P*	-0.02	-0.02	-0.01
	PC1B5	0.02	-0.004	0.04	PC1B2	-0.01	-0.01	0.001

	PC2B5	-0.01	-0.03	0.01	PC2B2	0.001	-0.01	0.01
	AICc	30.94			AICc	61.99		
Diversidad funcional alar								
FEve	Modelo 1				Modelo 2			
		Estimado	2.50%	97.50%		Estimado	2.50%	97.50%
	PC2P*	-0.04	-0.05	-0.02	PC1P*	-0.03	-0.05	-0.01
	PC1B5	-0.005	-0.03	0.03	PC1B2*	-0.02	-0.04	-0.002
	PC2B5	0.01	-0.02	0.04	PC2B2*	0.04	0.01	0.07
	AICc	41.65			AICc	65.81		
FDiv	Modelo 1				Modelo 2			
	PC2P	-0.01	-0.03	0.01	PC1P	0.01	-0.001	0.02
	PC1B5*	0.02	0.003	0.04	PC1B2*	0.02	0.01	0.02
	PC2B5	0.01	-0.002	0.03	PC2B2	-0.02	-0.04	0.003
	AICc	30.96			AICc	59.73		
Red	Modelo 1				Modelo 2			
	PC2P	0.01	-0.001	0.03	PC1P*	-0.003	-0.01	-0.0001
	PC1B5	-0.002	-0.01	0.01	PC1B2*	-0.01	-0.02	-0.01
	PC2B5	-0.01	-0.02	0.004	PC2B2*	-0.02	-0.03	-0.02
	AICc	55.86			AICc	51.65		
FDis	Modelo 1				Modelo 2			
	PC2P*	-0.02	-0.03	-0.02	PC1P	-0.0005	-0.01	0.01
	PC1B5*	0.01	0.01	0.01	PC1B2*	0.02	0.01	0.03
	PC2B5*	0.02	0.01	0.02	PC2B2	0.01	-0.02	0.03
	AICc	54.89			AICc	61.85		
Los asteriscos (*) indican los modelos para los cuales el intervalo de confianza no incluye el valor cero (0) y por lo tanto son significativos.								

Al evaluar el efecto de la fragmentación sobre la distancia promedio al taxón más cercano (MNTD) se encontró que el modelo 1 (AICc= 101.7) estuvo más soportado por los datos que el modelo 1 (AICc= 114.83), indicando que hay un efecto a nivel de fragmento (PC2P) y a nivel de paisaje (PC1B5, PC2B5). Los resultados obtenidos a nivel de polígono (PC2P) indican que el índice de la distancia promedio al taxón más cercano aumenta con el aumento del área y el borde y disminuye cuando la heterogeneidad del paisaje y la relación área-perímetro disminuyen. Mientras que, a escala de 5 km (PC1B5 y PC2B5), este índice

aumenta con el área de los parches y con el aumento de la distancia al vecino más cercano, pero disminuye con la disminución de la heterogeneidad del paisaje (Tabla 2. 4).

En cuanto a la distancia filogenética promedio (MPD) se encontró que el modelo 1 (AICc= 82.36) estuvo más soportado por los datos que el modelo 2 (AICc= 84.49), indicando que hay efecto de la fragmentación a escala de fragmento (PC2P) y a escala de paisaje (PC2B5). MPD disminuyó con el aumento en el borde de los fragmentos y con el aumento en el incremento en el aislamiento. Y aumentó a medida que aumenta el área y el borde de los fragmentos y que disminuye a medida que relación área-perímetro y la heterogeneidad del paisaje disminuye (Tabla 2. 4).

Tabla 2. 4. Efecto de la fragmentación sobre la diversidad filogenética de murciélagos frugívoros. MNTD: Distancia promedio al taxón más cercano, MPD: Distancia filogenética promedio.

MNTD							
Modelo 1				Modelo 2			
PC2P*	-0.39	-0.54	-0.24	PC1P*	1.03	0.02	2.03
PC1B5*	0.44	0.31	0.58	PC1B2*	1.12	0.06	2.18
PC2B5*	1.55	1.45	1.64	PC2B2	-0.28	-2.03	1.46
AICc	101.7			AICc	114.83		
MPD							
Modelo 1				Modelo 2			
PC2P*	-2.64	-4.78	-0.49	PC1P	0.68	-1.05	2.41
PC1B5	-1.12	-2.30	0.06	PC1B2	-0.23	-1.40	0.95
PC2B5*	2.02	0.38	3.66	PC2B2	1.11	-0.57	2.80
AICc	82.36			AICc	84.49		

Discusión

Los resultados obtenidos indican que los cambios estructurales en los paisajes debidos a la fragmentación causada por actividades humanas tienen efectos negativos para la diversidad funcional y filogenética de murciélagos frugívoros a las escalas evaluadas. A nivel de parche, la disminución en diversidad de hábitats y el aumento del borde disminuyeron la equitatividad y la dispersión funcional de alas y la diversidad filogenética (MNTD y MPD).

A nivel del paisaje, la disminución de cobertura y el aumento del borde aumentó la equitatividad funcional de cráneo, y disminuyó la divergencia de alas y la diversidad filogenética (MNTD). Por otra parte, el aislamiento de los fragmentos y la disminución de la diversidad de parches disminuyó la divergencia de cráneo, la dispersión funcional de alas y la diversidad filogenética (MNTD y MPD). Por lo tanto, la composición y la configuración de las coberturas a nivel del fragmento y de paisaje afectaron los rasgos ecológicos y de historia evolutiva de murciélagos frugívoros. Los resultados son consistentes con lo encontrado por Cisneros *et al.* (2016), ya que se deja en evidencia que las características del paisaje juegan un rol determinante en la estructuración de las comunidades de murciélagos en el BsT.

En el área de estudio se encontraron gradientes en la composición y configuración de las coberturas generados por la intervención antropogénica y relacionadas principalmente con los tamaños de los remanentes, la cobertura de hábitats y el aislamiento de los paisajes en los cuales se encuentran los remanentes. A nivel de los remanentes, el segundo componente (PC2P) describió un gradiente en el cual al aumentar el borde disminuye la diversidad de hábitats y la relación área-perímetro. Por otro lado, a escala de paisaje (buffer de 5.0 km), el primer componente (PC1B5) representó un gradiente en el que al aumentar el área de los fragmentos disminuye el borde y el nivel de fragmentación en el paisaje, mientras el segundo componente (PC2B5) indicó un gradiente en el que, según los parches están más aislados, disminuye la diversidad de coberturas en el paisaje estudiado. En general, los murciélagos frugívoros del bosque seco respondieron a estos gradientes reduciendo la diversidad funcional y filogenética ante los cambios en la estructura del paisaje producido por estos cambios antropogénicos. A nivel de los remanentes, la equitatividad y la dispersión funcional de alas y la diversidad filogenética (MNTD y MPD) disminuyeron con la reducción en diversidad de hábitats y el aumento del borde. A nivel del paisaje, la disminución de cobertura y el aumento del borde disminuyeron la divergencia de alas y la diversidad filogenética (MNTD), mientras que el aislamiento de los fragmentos disminuyó la divergencia de cráneo, la dispersión funcional de alas y la diversidad filogenética (MNTD y MPD). Sin embargo, características relacionadas con la fragmentación como la disminución de cobertura y el aumento del borde aumentó la equitatividad funcional de cráneo.

Según lo esperado, los resultados indican que los cambios estructurales en los paisajes por la fragmentación afectan negativamente la diversidad funcional y filogenética de murciélagos frugívoros. La pérdida de bosque y la fragmentación generada por los cambios en el uso de tierra generan una serie de procesos ambientales y espaciales, como cambios en la heterogeneidad ambiental, la conectividad del paisaje y la limitación a la dispersión que influyen las comunidades (Leibold 2011). Se han reportado efectos significativos del paisaje y del espacio sobre la estructura de las comunidades desde la escala local hasta la regional. Para los bosques secos tropicales efectos exclusivos de la estructura del paisaje y del espacio han jugado roles significativos sobre la densidad de especies (Hernández-Stefanoni *et al.* 2011). Particularmente para murciélagos, las características del paisaje juegan un rol clave en la estructuración de sus comunidades, mientras que los efectos atribuidos al espacio son menores (Cisneros *et al.* 2016). La importancia de los mecanismos ambientales, para el ensamblaje de las comunidades en paisajes modificados es probablemente un tema común para taxones móviles que no son limitados por la dispersión (Cisneros *et al.* 2016). Los cambios en la disponibilidad de nichos que acompañan el incremento en la heterogeneidad del paisaje es probablemente el principal propulsor de ensamblaje de las comunidades de especies en paisajes fragmentados (Cisneros *et al.* 2016).

La variación en la amplitud de las características funcionales y filogenéticas de las comunidades describe cambios en la estructura de la comunidad de murciélagos. Cambios en los usos de la tierra impacta las comunidades de murciélagos modificando la disponibilidad de nichos para las especies menos comunes de subfamilias Glossophaginae, Phyllostominae, and Desmodontinae. Un posible mecanismo de partición de nicho relevante a los paisajes modificados por humanos es la disponibilidad restringida de nichos debido a la pérdida de hábitat o la homogenización del paisaje (ej. Paisajes dominados por monocultivos Devictor *et al.* 2008, Flynn *et al.* 2009). Este mecanismo es particularmente relevante para murciélagos filostómidos, ya que la mayoría de las especies generalmente evitan monocultivos y son generalmente dependientes de una estructura de vegetación compleja (García-Morales *et al.* 2013). Esta variación en estructura se origina ya que algunos sitios sólo tienen las especies de frugívoros más abundantes de los géneros *Artibeus* y *Carollia* mientras otros contienen

especies adicionales menos abundantes de los géneros *Platyrrhinus*, *Sturnira* y *Uroderma* (Figura 2. 3). Estas especies más raras poseen rasgos funcionales diferentes de aquellas especies de los géneros *Artibeus* y *Carollia*; así las comunidades que contienen esas especies se caracterizan por una mayor diversidad de características funcionales y filogenéticas. Como tal, los procesos que están dirigiendo el ensamblaje de murciélagos neotropicales en paisajes modificados por humanos probablemente operen creando o destruyendo características ambientales que soportan las especies no frugívoras. Por otra parte, el incremento en la heterogeneidad del paisaje debido a la generación de ambientes modificados por humanos como bordes de bosque, pastizales y sistemas agrícolas de policultivos genera una diversidad de hábitats nuevos con recursos que pueden ser usados por murciélagos filostómidos (Wilkinson 1985, Lobova *et al.* 2003, Thies & Kalko 2004, Harvey & González-Villalobos 2007) lo cual puede incrementar la equitatividad funcional.

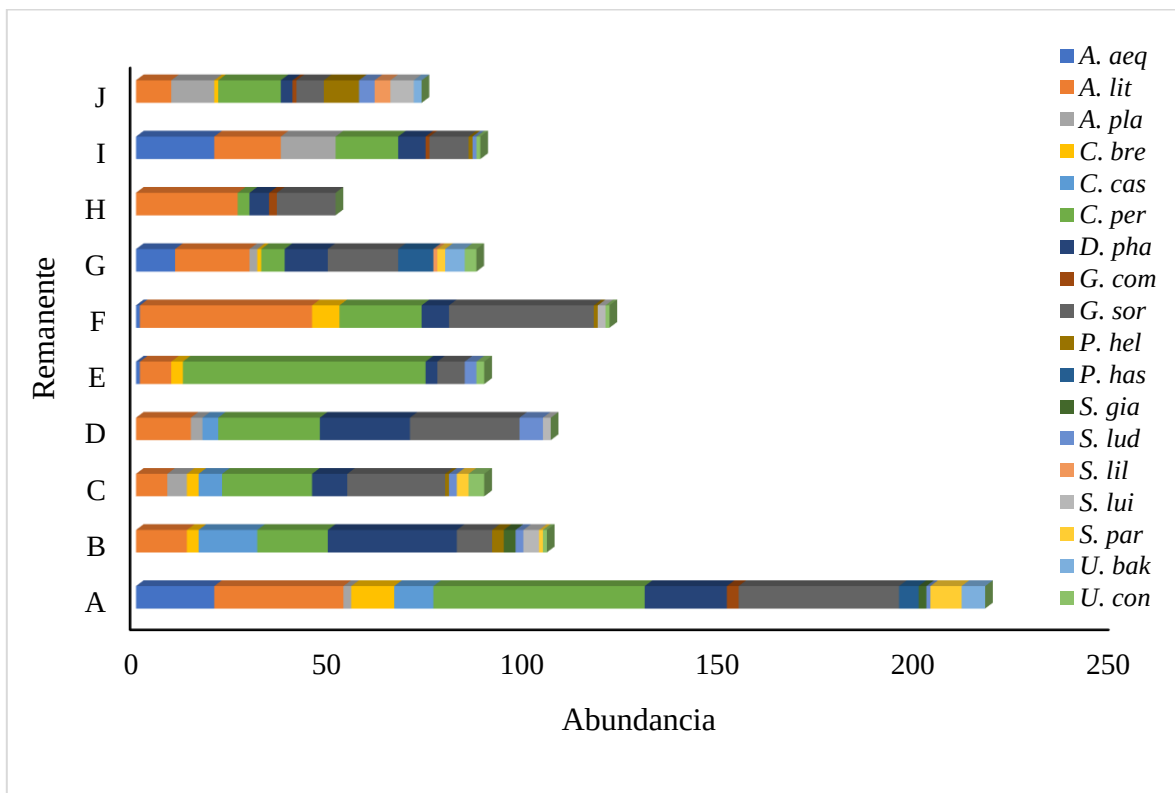


Figura 2. 3. Abundancia de especies de murciélagos frugívoros en cada remanente de BsT estudiado.

Contrario a lo esperado, la equitatividad funcional de cráneo aumentó con los niveles de perturbación debido a la disminución de cobertura y el aumento del borde. Este resultado coincide con estudios previos (Pakeman 2011, Maure *et al.* 2018) que proveen evidencia de que los ensamblajes de murciélagos frugívoros en sitios más perturbados se caracterizan por especies con características craneales que están más dispersas a través del espacio funcional y que tienen abundancias similares (Mouchet *et al.* 2010). Esto puede ocurrir cuando las alteraciones causadas por la perturbación puedan cambiar la importancia relativa de los filtros ambientales, restringiendo la dominancia de especies especialistas del bosque y favoreciendo la colonización o el incremento en abundancia de especies generalistas de hábitat (Pakeman 2011, Maure *et al.* 2018, Devictor *et al.* 2008, Ondine *et al.* 2009). De tal forma que la adición de estas especies con rasgos funcionales diferentes, debido a la perturbación, puede incrementar la equitatividad funcional (Mouchet *et al.* 2010). La equitatividad funcional de un ensamblaje aumenta con especies más homogéneamente distribuidas a través del espacio funcional, lo que puede resultar cuando se pierden grupos funcionales representados por especies de poca abundancia por la eliminación de nichos causada por perturbaciones de intervención antrópica. Por lo cual el incremento en la equitatividad funcional puede ser el resultado de la homogenización biótica debida a la simplificación de los hábitats causada por la fragmentación. Esto concuerda con estudios previos que sugieren que en áreas altamente perturbados con hábitats donde la competencia es de poca importancia para estructurar las comunidades, la equitatividad funcional es alta aún con la simplificación de hábitats y cuando otras medidas de diversidad funcional sean bajas; mientras que en hábitats menos perturbados la competencia es posiblemente más importante para estructurar los ensamblajes (Pakeman 2011).

Conclusión

Incorporar características funcionales o filogenéticas de las comunidades facilitan la evaluación de la importancia de procesos ambientales particulares al usar rasgos ecológicos e historias evolutivas de los taxones para darle un peso diferencial a la presencia de las especies (Díaz *et al.* 2013). En este estudio se evaluó el efecto de la fragmentación medida a través de métricas del paisaje sobre la diversidad funcional y filogenética de murciélagos en 10 remanentes de Bosque seco Tropical. La diferencia en los efectos del paisaje sobre las

diferentes métricas de biodiversidad sugiere que los procesos que estructuran diferentes aspectos de los ensamblajes de murciélagos frugívoros operan a diferentes escalas. La estructura de los ensamblajes de murciélagos frugívoros en el paisaje modificado antropogénicamente fue moldeada por la variación ambiental a escalas locales y de paisaje. Por lo tanto, la composición y la configuración de las coberturas a nivel del fragmento y de paisaje afectaron la diversidad funcional y filogenética de murciélagos frugívoros. La fragmentación al cambiar las proporciones de diferentes tipos de coberturas y el arreglo geométrico de las coberturas, a diferentes escalas (remanente y paisaje), afecta la diversidad de los ensamblajes de murciélagos frugívoros, reduciendo la diversidad ecológica y evolutiva de estos a medida que los bosques se fragmentan y los ensamblajes se homogenizan.

Bibliografía

Aguirre, L. F., Montaña-Centellas, F. A., Gavilanez, M. M., Stevens, R. D. (2016). Taxonomic and phylogenetic determinants of functional composition of bolivian bat assemblages. *PLoS ONE* 11(7): e0158170.

Altamirano, A., Miranda, A., & Jiménez, C. (2012). Uncertainty of landscape indices for spatial structure analysis. *Bosque* 33(2): 171-181.

Armbricht, I., & Ulloa-Chacón, P. (1999). Rareza y diversidad de hormigas en fragmentos de bosque seco colombianos y sus matrices. *Biotropica* 646–653.

Bastian, O. & Steinhardt, U. (2002). Development and perspectives in landscape ecology Dordrecht: Kluwer.

Benchimol, M. & Peres, C. A. (2015a). Edge-mediated compositional and functional decay of tree assemblages in Amazonian Forest islands after 26 years of isolation. *J Ecol.* 103:408–20.

Bernard, E. (2001). Vertical stratification of bat communities in primary forests of Central Amazon, Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 115-126.

Blackburn, T. M., Petchey, O. L., Cassey, P. & Gaston, K. J. (2005). Functional diversity of mammalian predators and extinction in island birds. *Ecology* 86: 2916-2923.

Brooks, M. E., Kristensen, K., van Benthem, K. J., Magnusson, A., Berg, C. W., Nielsen, A., Skaug, H. J., Mächler, M. & Bolker, B. M. (2017). glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *The R Journal*, 9(2), 378–400.

Brum, F. T., Graham, C., Costa, G.C., Hedges, B., Penone, C., Radeloff, V. C., Rondinini, C., Loyola, R. & 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.

Carrasco-Rueda, F. & Loiselle, B. A. (2019). Do riparian forest strips in modified forest landscapes aid in conserving bat diversity? *Ecology and Evolution* 9:4192–4209.

Cavender-Bares, J., Kozak, K. H., Fine, P. V. A. & Kembel, S. W. (2009). The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters* 12: 693–715.

Cisneros, L. M., Fagan, M. E. & Willig, M. R. (2015). Effects of human-modified landscapes on taxonomic, functional, and phylogenetic dimensions of bat biodiversity. *Diversity Distrib.* 21: 523–533.

Cisneros, L. M., Fagan, M. E. & Willig, M. R. (2016). Environmental and spatial drivers of taxonomic, functional, and phylogenetic characteristics of bat communities in human-modified landscapes. *PeerJ* 4(e2551).

De Frutos, Á., Navarro, T., Pueyo, Y. & Alados, C. L. (2015). Inferring Resilience to Fragmentation-Induced Changes in Plant Communities in a Semi-Arid Mediterranean Ecosystem. *PLOS ONE* 10(3): e0118837.

Devictor, V., Julliard, R., Clavel, J., Jiguet, F., Lee, A., Couvet, D. (2008). Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes. *Global Ecology and Biogeography* 17:252–261 DOI 10.1111/j.1466-8238.2007.00364.x.

Díaz, S. & Cabido, M. (2001). Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16(11): 646–655.

Díaz, S., Purvis, A., Cornelissen, J., Mace, G.M., Donoghue, M.J., Ewers, R.M., Jordano, P., Pearse, W. (2013). Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. *Ecology and Evolution* 3(9): 2958– 2975.

Dufлот, R., Georges, R., Ernoult, A., Aviron, S., Burel, F. (2014). Landscape heterogeneity as an ecological filter of species traits. *Acta Oecologica* 56:19–26.

Dumont, E. R. (1997). Cranial shape in fruit, nectar, and exudate feeders: implications for interpreting the fossil record. *American Journal of Physical Anthropology* 102:187–202.

Estrada-Villegas, S., McGill, B. J., Kalko, E. K. (2012). Climate, habitat, and species interactions at different scales determine the structure of a Neotropical bat community. *Ecology* 93:1183–93

Faith, D. P. (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biol. Conserv.* 61:1–10.

Faria, D. (2006). Phyllostomid bats of a fragmented landscape in the north-eastern Atlantic Forest, Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 22:531–542.

Farneda, F. Z., Meyer, C. F. J. & Grelle, C. E. V. (2020). Effects of land-use change on functional and taxonomic diversity of Neotropical bats. *Biotropica* 52:120–128.

Farneda, F. Z., Rocha, R., López-Baucells, A., Groenenberg, M., Silva, I., Palmeirim, J. M., et al. (2015). Trait-related responses to habitat fragmentation in Amazonian bats. *J Appl Ecol* 52:1381–91.

García-Morales, R., Badano, E.I., & Moreno, C.E. (2013). Response of Neotropical bat assemblages to human land use. *Conservation Biology* 27:1096-1106 DOI 10.1111/cobi.12099.

García-Morales, R., Moreno, C. E., Badano, E. I., Zuria, I., Galindo-González J., & Rojas-Martínez, A. E. (2016). Deforestation Impacts on Bat Functional Diversity in Tropical Landscapes. *PLoS ONE* 11(12): e0166765.

Gorresen, P. M. & Willig, M. R. (2004). Landscape responses of bats to habitat fragmentation in Atlantic Forest of Paraguay. *Journal of Mammalogy* 85: 688–697.

Haddad, N.M., Brudvig, L.A., Clobert, J., Davies, K.F., Gonzalez, A., Holt, R.D., Lovejoy, T.E., Sexton, J.O., Austin, M.P., Collins, C.D., Cook, W.M., Damschen, E.I., Ewers, R.M., Harvey, P.H. & Pagel, M. (1991). *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, Oxford, UK.

Harvey, C.A., González-Villalobos, J.A. (2007). Agroforestry systems conserve species-rich but modified assemblages of tropical birds and bats. *Biodiversity and Conservation* 16:2257-2292 DOI 10.1007/s10531-007-9194-2.

Hernández-Stefanoni, J.L., Dupuy, J.M., Tun-Dzul, F., May-Pat, F. (2011). Influences of landscape structure and stand age on density and biomass of a tropical forest across scales. *Landscape Ecology* 26:355-70 DOI 10.1007/s10980-010-9561-3.

Hernández-Ruedas, M.A., Gómez-Ortiz, Y., Herrera-Alsina, L., Pérez-Hernández, C.X. (2019). La diversidad filogenética y su utilidad para la conservación de la biodiversidad. En: Moreno, C.E. (Ed) *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo/Libermex, Ciudad de México, pp. 307-323.

Hesselbarth, M. H. K., Sciaini, M., With, K. A., Wiegand, K., Nowosad, J. (2019). landscapemetrics: an open-source R tool to calculate landscape metrics. *Ecography* 42: 1648–1657. <https://doi.org/10.1111/ecog.04617>.

Hooper, D. U., Chapin, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P. & Lavorel, S. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75: 3–35.

Kalko, E. K., Estrada-Villegas, S., Schmidt, M., Wegmann, M., & Meyer, C. F. (2008). Flying high assessing the use of the aerosphere by bats. *Integrative and Comparative Biology*, 48(1): 60-73.

Klingbeil, B. T. & Willig, M. R. (2009). Guild-specific responses of bats to landscape composition and configuration in fragmented Amazonian rainforest. *Journal of Applied Ecology* 46(1): 203–213.

Klingbeil, B. T. & Willig, M. R. (2010). Seasonal differences in population, ensemble, and community level responses of bats to landscape structure in Amazonia. *Oikos* 119: 1654–1664.

Kooyman, R. M., Rossetto, M., Sauquet, H. & Laffan, S. W. (2013). Landscape patterns in rainforest phylogenetic signal: isolated islands of refugia or structured continental distributions? *PLoS ONE* 8(12): e80685.

Laliberté, E. & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91(1): 299-305.

Lavorel, S., Grigulis, K., Lamarque, P., Colace, M. P., Garden, D., Girel, J., Pellet, G. & Douzet, R. (2011). Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology* 99(1), 135-147.

Leal, I. R., Filgueiras, B. K. C., Gomes, J. P., Iannuzzi, L. & Andersen, A. N. (2012). Effects of habitat fragmentation on ant richness and functional composition in Brazilian Atlantic Forest. *Biodivers Conserv.* 21: 1687–701.

Leibold, M.A. (2011). The metacommunity concept and its theoretical underpinnings. In: Scheiner SM, Willig MR, eds. *The theory of ecology*. Chicago: University of Chicago Press, 163-184.

Lidicker, W. Z. (1999). Responses of mammals to habitat edges: an overview. *Landscape Ecol.* 14: 333–343.

Lindenmayer D. B., & Fischer J. (2006). *Habitat Fragmentation and Landscape Change: An Ecological and Conservation Synthesis* (Island Press, Washington, DC).

Lindenmayer, D. B. & Fischer, J. (2013). *habitat fragmentation and landscape change: an ecological and conservation synthesis*. Island Press, 352.

Lobova, T.A., Mori, S.A., Blanchard, F., Peckham, H., Charles-Dominique, P. (2003). Cecropia as a food resource for bats in French Guiana and the significance of fruit structure in seed dispersal and longevity. *American Journal of Botany* 90:388-403 DOI 10.3732/ajb.90.3.388.

Lobova, T. A., Geiselman, C. K., & Mori, S. A. (2009). Seed dispersal by bats in the Neotropics. New York: Volume 101 de *Memoirs of the New York Botanical Garden*.

Magioli, M., Ribeiro, M. C., Ferraz, K. M., Rodrigues, M. G. (2015). Thresholds in the relationship between functional diversity and patch size for mammals in the Brazilian Atlantic Forest. *Animal Conservation* 18(6): 499-511.

Magnago, L., Edwards, D., Edwards, F., Magrach, A., Martins, S. & Laurance, W. (2014). Functional attributes change but functional richness is unchanged after fragmentation of Brazilian Atlantic forests. *Journal of Ecology* 102: 1365-2745.

Maure, L.A., Rodrigues, R.C., Alcântara, A.V., Adorno, B.F, Santos, D.L., Abreu, E.L., Tanaka, R. M., Gonçalves, R.M., Hasui, E. (2018). Functional Redundancy in bird community decreases with riparian forest width reduction. *Ecology and Evolution* 8:10395–10408. DOI: 10.1002/ece3.4448

Mello, M. A. R., Marquitti, F. M. D., Guimarães JR, P. R., Kalko, E. K. V., Jordano, P. & Martínez de Aguiar, M. A. (2011). The Missing Part of Seed Dispersal Networks: Structure and Robustness of Bat-Fruit Interactions. *PLoS ONE* 6.2: e17395.

Meyer, C. F. J. & Kalko, E. K. V. (2008). Assemblage-level responses of phyllostomid bats to tropical forest fragmentation: land-bridge islands as a model system. *J Biogeogr* 35:1711–26.

Meyer, C. F. J., Fründ, J., Pineda Lizano, W. & Kalko, E. K. V. (2008). Ecological correlates of vulnerability to fragmentation in Neotropical bats. *Journal of Applied Ecology* 45, 381–391.

Meyer, C. F. J., Struebig, M. J. & Willig, M. R. (2016). Responses of tropical bats to habitat fragmentation, logging, and deforestation. In: Voigt, C.C., Kingston, T., editors. *Bats in the*

anthropocene: Conservation of bats in a changing world. 1st ed. Berlin: Springer International Publishing; p. 63–103.

Mouchet, M.A., Villéger, S., Mason, N.W.H. & Mouillot, D. (2010). Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24, 867–876 doi: 10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x

Norberg, U. M. & Rayner, J. M. V. (1987). Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 316: 335–427.

Ondine, F.-C., Jean, C., & Romain, J. (2009). Effects of organic and soil conservation management on specialist bird species. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 129, 140–143. doi: 10.1002/ece3.4448

Pakeman, R.J. (2011). Functional diversity indices reveal the impacts of land use intensification on plant community assembly. *Journal of Ecology* 99:1143–1151 doi: 10.1111/j.1365-2745.2011.01853.x

Park, D. S. & Razafindratsima, O. H. (2019). Anthropogenic threats can have cascading homogenizing effects on the phylogenetic and functional diversity of tropical ecosystems. *Ecography* 42: 148–161.

Peixoto, F., Pereira-Braga, P. H. & Mendes, P. (2018). A synthesis of ecological and evolutionary determinants of bat diversity across spatial scales. *BMC Ecol* 18:18.

Pereira, H. M., Leadley, P. W., Proenca, V., Alkemade, R., Scharlemann, J. P. W., Fernandez-Manjarres, J. F., Araujo, M. B., Balvanera, P., Biggs, R., Cheung, W. W. L., Chini, L., Cooper, H. D., Gilman, E. L., Guenette, S., Hurtt, G. C., Huntington, H. P., Mace, G. M., Oberdorff, T., Revenga, C., Rodrigues, P., Scholes, R. J., Sumaila, U. R., & Walpole, M. (2010). Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science* 330, 1496–1501

Petchey, O. L. & Gaston, K. J. (2002) Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecol Lett* 5: 402–411.

R Core Team (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.

Ramírez-Mejía, A. F. (2017). Diversidad funcional, taxonómica y dispersión de semillas por murciélagos filostómidos en un paisaje antropizado: un análisis multi-escala. Pontificia universidad Javeriana, Bogotá.

Ramos-Pereira, M. J., Fonseca, C. & Aguiar, L. M. S. (2018). Loss of multiple dimensions of bat diversity under land-use intensification in the Brazilian Cerrado. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* 29 (1): 25–32.

Rands, M. R. W., W. M. Adams, L. Bennun, S. H. M. Butchart, A. Clements, D. Coomes, A. Entwistle, I. Hodge, V. Kapos, J. P. W. Scharlemann, W. J. Sutherland, B. Vira, Biodiversity conservation: Challenges beyond 2010. *Science* 329, 1298–1303 (2010).

- Ricotta, C., de Bello, F., Moretti, M., Caccianiga, M., Cerabolini, B. E. & Pavoine, S. (2016). Measuring the functional redundancy of biological communities: a quantitative guide. *Methods in Ecology and Evolution* 7: 1386–1395.
- Rocha, R., López-Baucells, A., Farneda, F. Z., Groenenberg, M., Bobrowiec, P. E. D., Cabeza, M., et al. (2017). Consequences of a large-scale fragmentation experiment for Neotropical bats: disentangling the relative importance of local and landscape-scale effects. *Landsc Ecol.* 32:31–45.
- Rojas D., Warsi, O. M. & Dávalos, L. M. (2016). Bats (Chiroptera: Noctilionoidea) Challenge a Recent Origin of Extant Neotropical Diversity. *Syst. Biol.* 65(3): 432–448.
- Saldaña-Vázquez, R. A., Sosa, V. J., Iñiguez-Dávalos, L. I., & Schondube, J. E. (2013). The role of extrinsic and intrinsic factors in Neotropical fruit bat–plant interactions. *Journal of Mammalogy* 94:632–639.
- Stevens, R. D., Willig, M. R., Richard, E. & Strauss, R. E. (2006). Latitudinal gradients in the phenetic diversity of New World bat communities. *Oikos* 112: 41–50.
- Stockwell, E. F. (2001). Morphology and flight manoeuvrability in New World leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomidae). *J. Zool.* 254.4: 505–514.
- Swartz, S. M., Diaz, J. I., Riskin, D. K., Song, A., Tian, X., Willis, D. J. & Breuer, K. S. (2007). Wing structure and the aerodynamic basis of flight in bats. In Proceedings of the 45th American Institute of Aeronautics and Astronautics Aerospace Sciences Meeting and Exhibit, 8–11 January 2007, Reno, Nev. American Institute of Aeronautics and Astronautics, Reston, Va. pp. 372–381.
- Thies, W., & Kalko, E.K.V. (2004). Phenology of neotropical pepper plants (Piperaceae) and their association with their main dispersers, two short-tailed fruit bats, *Carollia perspicillata* and *C. castanea* (Phyllostomidae). *Oikos* 104:362–376 DOI 10.1111/j.0030-1299.2004.12747.x.
- Vamosi, S. M., Heard, S. B., Vamosi, J. C. & Webb, C. O. (2009). Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Mol Ecol* 18:572–592.
- Vane-Wright, R. I., Humphries, C. J. & Williams, P. H. (1991). What to protect? Systematics and the agony of choice. *Biological Conservation* 55(3): 235–254.
- Villéger, S., Mason, N. W. H. & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89(8): 2290–2301.
- Villéger, S., Miranda, J. R., Hernández, D. F. & Mouillot, D. (2010). Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications* 20: 1512–1522.
- Webb, C.O. (2000). Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rainforest trees. *Am. Nat.* 156:145–155.
- Weiher, E., Clarke, G. D. P. & Keddy, P. A. (1998). Community assembly rules, morphological dispersion the coexistence of plant species. *Oikos* 81:309–322.
- Wilkinson, G.S. (1985). The social organization of the common vampire bat. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 17:111–121.

Wordley, C. F. R., Sankaran, M., Mudappa, D. & Altringham, J. D. (2015). Landscape scale habitat suitability modelling of bats in the Western Ghats of India: bats like something in their tea. *Biol Conserv.* 191:529–36.

Zambrano, J., Garzon Lopez, C., Yeager, L., Fortunel, C., Cordeiro, N. J. & Beckman, N. G. (2019). The effects of habitat loss and fragmentation on plant functional traits and functional diversity: what do we know so far? *Oecologia* 191:505–518.

Discusión general

Nuestros resultados apuntan a que el efecto de la fragmentación sobre los murciélagos y las interacciones influyen la función ecológica de los murciélagos y, por lo tanto, podrían alterar procesos ecológicos como la dispersión de semillas. En cuanto a las interacciones se observó que el anidamiento y la robustez son las propiedades estructurales afectadas por las alteraciones en el hábitat y que los murciélagos pueden llegar a ser más susceptibles que las plantas ante cambios en sus interacciones. Adicionalmente, los resultados sugieren que las métricas del paisaje como el área y la heterogeneidad del paisaje afectan la respuesta de los murciélagos a la fragmentación en todas las escalas evaluadas, tanto a nivel de parche como a nivel de paisaje (remanente, 2.5 km y 5 km). De igual manera, la fragmentación afecta diferencialmente los rasgos funcionales tenidos en cuenta (craneales y alares) y a la diversidad filogenética de murciélagos.

En los últimos años, los estudios del efecto de la fragmentación sobre la biodiversidad han aumentado considerablemente, ya que es bien conocido que la fragmentación, la pérdida y la degradación de hábitats alteran la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas (Aizen *et al.* 2012). La fragmentación del hábitat disminuye la riqueza, la abundancia y la diversidad funcional de las comunidades generando ensamblajes menos especializados en términos funcionales (Blackburn *et al.* 2005, Cisneros *et al.* 2015, Farias & Jaksic 2011, Flynn *et al.* 2009, García-Morales *et al.* 2016, Mendoza-Sáenz 2016, Trimble & van Aarde 2014), afectando la estructura de las redes de interacción mutualista, la fuerza de las interacciones entre especies y su persistencia (Fortuna & Bascompte 2006) Esto es particularmente importante ya que estas interacciones se asocian con procesos ecológicos indispensables para el funcionamiento de los ecosistemas como la dispersión de semillas (Bascompte & Jordano 2014, Fleming 1988, Kunz *et al.* 2011).

La fragmentación afecta la frugivoría y por ende la dispersión de semillas, a través de cambios en los rasgos funcionales de las especies como el comportamiento de forrajeo del dispersor y la fenología de las plantas (Marjakangas *et al.* 2019). Por lo tanto, la variación en diversidad taxonómica, filogenética y funcional de grupos de organismos ecológicamente importantes puede ser útil para evaluar el efecto de alteraciones en la biodiversidad de organismos sobre el funcionamiento de los ecosistemas (González-Maya *et al.* 2016). Lo anterior, apoya nuestros resultados, pues la estructura de las redes de interacción se afectó por la fragmentación posiblemente derivado del efecto que encontramos sobre la diversidad funcional de los murciélagos teniendo en cuenta los rasgos craneales y alares.

Tanto a nivel craneal como alar, se encontró efecto de la fragmentación sobre la equitatividad, la dispersión y la divergencia funcional, y particularmente solo se encontró efecto de la fragmentación sobre la redundancia funcional a nivel alar. Si se tiene en cuenta el efecto de la fragmentación sobre la equitatividad funcional se podría decir que al aumentar la fragmentación hay un aumento de las abundancias de algunas especies (dominancia). Por otro lado, considerando que la divergencia funcional disminuyó con la disminución del área y la riqueza de parches y esta se entiende como la similitud funcional de las especies dominantes, es coherente que la equitatividad y la divergencia funcional sean afectadas; y, por último, considerando que la dispersión funcional fue el único índice en el que se encontraron efectos a nivel de polígono y que aumentó en sitios con mayores áreas y bajos valores de la relación área-perímetro. Lo cual es apoyado por nuestros resultados, ya que se encontró que para murciélagos la especie dominante fue *Carollia perspicillata* con 245 individuos registrados y para plantas el mayor número de semillas encontradas en las heces de los murciélagos pertenecieron a *Piper aduncum* (>11500 semillas). Ahora bien, al tener en cuenta el efecto de la fragmentación sobre la redundancia funcional alar, esto se puede explicar dado que la capacidad del vuelo en los murciélagos es una de las adaptaciones que les ha permitido la colonización de muchas áreas y por lo tanto con la fragmentación, la capacidad del vuelo de los murciélagos se encuentra bajo presión, pues se encontró que para este índice los efectos se dieron a nivel de polígono y de 2.5 km, indicando que las características propias de los sitios que habitan son más importantes que las características a

escalas más amplias (>5 km), dado que nuestros resultados dejaron en evidencia que hay un aumento en la redundancia funcional alar cuando el área de los parches aumenta y que la redundancia funcional disminuye a medida que la relación área perímetro disminuye; la relación área perímetro es una medida de forma y hace referencia a la complejidad de los parches.

Algunos estudios, han encontrado resultados similares a los nuestros, por ejemplo, Cisneros *et al.* (2016) concluyeron que los efectos de la fragmentación sobre los ensamblajes de murciélagos varían de acuerdo con la especie y de la escala a la cual se realiza el análisis; encontrando que al realizar análisis de paisaje amplios (> 5 km), este influyó en el ensamblaje de la comunidad de murciélagos a través de las características ecológicas o evolutivas de las especies, mientras que a una escala de paisaje más pequeña (≤ 5 km) influyó en la composición de especies de las comunidades de murciélagos. Por su parte, Ramírez-Mejía (2017) en su aproximación encontró que el conjunto de murciélagos respondió a escalas de 1.25 y 2 km y presentó una baja riqueza de especies, composición y estructura en las zonas más degradadas. Los murciélagos frugívoros pequeños se vieron afectados a 0.5 km, y los murciélagos frugívoros de gran tamaño respondieron a escalas de 1.25 y 2 km. Con rasgos de la morfología del ala y la masa corporal para calcular los índices de diversidad funcional, encontró la equitatividad funcional mejor por las variables estructurales del paisaje a escalas de 1.25 km.

Dado que el presente estudio fue llevado a cabo en uno de los ecosistemas más amenazados de Colombia y de acuerdo con que hay poca información acerca de la influencia de la fragmentación sobre las interacciones, la diversidad funcional y filogenética de los murciélagos y su efecto en la dispersión de semillas, es de vital importancia tener en cuenta estos resultados para la formulación y acciones de conservación del Bosque seco Tropical (BsT), pues los cambios en la composición de los ensambles de dispersores de semillas pueden servir como señales de alerta temprana de los impactos de la fragmentación para este ecosistema en Colombia y para la región centro-norte del Valle del Cauca, pues en esta zona, su cobertura se ha reducido a unos pocos relictos, donde los más grandes se encuentran bajo alguna figura de conservación, pero los más pequeños no han sido tenidos en cuenta para

evaluar el efecto de la fragmentación de estos relictos de BsT, a través de su influencia en la diversidad funcional y filogenética, sobre las interacciones murciélago-planta.

Desarrollar planes adecuados para restaurar bosques requiere conocer los mecanismos por los que la fragmentación dificulta la entrega de semillas a las áreas deforestadas y conocer cómo la fragmentación afecta a la relación entre los patrones de deposición de semillas y el establecimiento de las plántulas. La gestión del hábitat que busca superar las barreras a la recuperación de los bosques debe incluir la preservación, e incluso la plantación de árboles en la matriz no boscosa como medida para animar a la fauna frugívora a entrar en áreas abiertas y degradadas. Una estrategia de gestión integradora también debería considerar explícitamente las expectativas de supervivencia de las semillas en los microhábitats para preservar la dinámica de las poblaciones de plantas y la estructura de las comunidades en los paisajes fragmentados.

Conclusiones generales

Con el presente estudio se concluye que la fragmentación tiene un efecto directo en las redes de interacción, la diversidad funcional y filogenética de los murciélagos frugívoros del BsT y, que estos efectos se dan tanto a nivel de parche (remanente/polígono) como a nivel de paisaje (2.5 km y 5 km). Asimismo, se concluye que el efecto de la fragmentación en la diversidad funcional y filogenética de los murciélagos puede reflejarse en las interacciones registradas murciélago-planta. Además, destacamos las plantas del género *Piper* ya que dada su abundancia en las heces de los murciélagos muestran que son importantes para las redes de interacción y se destaca el papel de *Carollia perspicillata* como un dispersor efectivo, pues fue la especie de murciélago que aportó el mayor número de semillas a través de sus heces. Asimismo, con el presente estudio se concluye que características del paisaje relacionadas con el área de los fragmentos y la heterogeneidad paisajística de la matriz circundante a estos son primordiales en el efecto de la fragmentación sobre las dimensiones de la diversidad a escala de parche y de paisaje.

Concluimos que el análisis de las redes de interacción ayuda a evaluar qué tan plásticas son las especies de murciélagos en cuanto a sus interacciones en diferentes sitios y que la

combinación de los efectos de la fragmentación sobre la diversidad funcional y sobre la diversidad filogenética contempla cómo responden los murciélagos las alteraciones del hábitat. Debido a lo anterior es de vital importancia generar procesos de conservación que incluyan este tipo de estudios y que realicen monitoreos a largo plazo que permitan obtener datos adicionales con los cuales se pueda planificar y formular estrategias de restauración del BsT, dado que el presente estudio deja en evidencia que la fragmentación tiene diferentes efectos en las dimensiones de diversidad de los murciélagos y que estos responden de manera diferencial.

Bibliografía general

Aguilar, R., Ashworth, L., Cagnolo, L., Jausoro, M., Quesada, M., & Galetto, L. (2009). Dinámica de interacciones mutualistas y antagonistas en ambientes fragmentados. En Zamora, R., Medel, R., Aizen, M. A. (2009). Ecología y evolución de interacciones planta-animal. Pp:199-232.

Aizen, M. A., Sabatino, M. & Tylianakis, J. M. (2012). Specialization and rarity predict non-random loss of interactions from mutualist networks. *Science* 335:1486–1489.

Albrecht, J., Berens, D. G., Jaroszewicz, B., Selva, N., Brandl, R. & Farwig, N. (2014). Correlated loss of ecosystem services in coupled mutualistic networks. *Nature Communications* 5:3810.

Alroy, J. (2017). Effects of habitat disturbance on tropical forest biodiversity. – *PNAS* 114:6056-6061.

Arcilla, N., Holbech, L.H., & O'Donnell, S. (2015). Severe declines of understory birds follow illegal logging in Upper Guinea forests of Ghana, West Africa. *Biol. Conserv.* 188:41-49.

Aubad, J., Aragón, P., Olalla-Tárraga, M. A., & Rodríguez, M. A. (2008). Illegal logging, landscape structure and the variation of tree species richness across North Andean Forest remnants. *Ecol. Manag.* 255:1892-1899.

Banks-Leite, C., Ewers, R. M., & Metzger, J. P. (2010). Edge effects as the principal cause of area effects on birds in fragmented secondary forest. *Oikos* 119:918-926.

Barlow, J., Lennox, G. D., Ferreira, J., Berenguer, E., Lees, A. C., Mac Nally, R., Thomson, J. R., Ferraz, S.F.D., Louzada, J., Oliveira, V.H.F., Parry, L., Solar, R.R.D., Vieira, I.C.G., Aragao, L., Begotti, R.A., Braga, R.F., Cardoso, T.M., de Oliveira, R.C., Souza, C.M., Moura, N.G., Nunes, S.S., Siqueira, J.V., Pardini, R., Silveira, J.M., Vaz-de-Mello, F.Z., Veiga, R.C.S., Venturieri, A., Gardner, T.A. (2016). Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. *Nature* 535:144-147.

Bascompte, J. & Jordano, P. (Eds). (2014). *Mutualistic networks*, second ed. Princeton University Press. New Jersey USA.

Bascompte, J., & Jordano, P. (2008). Redes mutualistas de especies. *Investigación y Ciencia* 50-59.

Bastazini, V. A. G., Debastiani, V. J., Azambuja, B. O., Guimarães, P. R., & Pillar, V. D. (2019). Loss of generalist plant species and functional diversity decreases the robustness of a seed dispersal network. *Environmental Conservation* 46: 52–58.

Bhakti, T., Goulart, F., de Azevedo, C.S., & Antonini, Y. (2018). Does scale matter? The influence of three-level spatial scales on forest bird occurrence in a tropical landscape. – *Plos One* 13: e0198732.

Blackburn, T. M., Petchey, O. L., Cassey, P. & Gaston, K. J. (2005). Functional diversity of mammalian predators and extinction in island birds. *Ecology* 86: 2916-2923.

Burivalova, Z., Sekercioglu, C.H., & Koh, L.P. (2014). Thresholds of logging intensity to maintain tropical forest biodiversity. *Curr. Biol.* 24:1893-1898.

Castaño J. H., Carranza-Quiceno, J. A. & Pérez-Torres, J. (2020). Bat-fruit networks structure resist habitat modification but species roles change in the most transformed habitats. *Acta Oecologica* 105:103550.

Cisneros, L. M., Fagan, M. E. & Willig, M. R. (2015). Effects of human-modified landscapes on taxonomic, functional, and phylogenetic dimensions of bat biodiversity. *Diversity Distrib.* 21: 523-533.

Cisneros, L. M., Fagan, M. E. & Willig, M. R. (2016). Environmental and spatial drivers of taxonomic, functional, and phylogenetic characteristics of bat communities in human-modified landscapes. *PeerJ* 4(e2551).

Clinchy, M., Haydon, D. T., & Smith, A. E. (2002). Pattern does not equal process: what does patch occupancy really tell us about metapopulation dynamics? *The American Naturalist* 159:351-362.

Chautá-Mellizo, A., Campbel, S. A., Bonilla, M. A., Thaler, J. S. & Poveda, K. (2012). Effects of natural and artificial pollination on fruit and offspring quality. *Basic and Applied Ecology* 13: 524-532.

Fahring, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34:487-515.

Farias, A. A. & Jaksic, F. M. (2011). Low functional richness and redundancy of a predator assemblage in native forest fragments of Chiloe Island, Chile. *Journal of Animal Ecology* 80: 809-817.

Ferraz, G., Nichols, J. D., Hines, J. E., Stouffer, P. C., Bierregaard, R. O., & Lovejoy, T. E. (2007). A large-scale deforestation experiment: Effects of patch area and isolation on Amazon birds. *Science* 315:238-241.

Fleming, T. H. (1988). *The short-tailed fruit bat, a study in plant–animal interactions*. University of Chicago Press. Chicago.

Fletcher, R. J., Didham, R. K., Banks-Leite, C., Barlow, J., Ewers, R. M., Rosindell, J., Holt, R. D., Gonzalez, A., Pardini, R., Damschen, E. I., Melo, F.P.L., Ries, L., Prevedello, J. A., Tscharntke, T.,

Laurance, W. F., Lovejoy, T., & Haddad, N. M. (2018). Is habitat fragmentation good for biodiversity? *Biol. Conserv.* 226:9-15.

Flynn, D. F. B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Trautman, B., Lin, B. B., Simpson, N., Mayfield, M. M. & DeClerk, F. (2009). Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters* 12: 22-33.

Fortuna, M. A. & Bascompte, J. (2006). Habitat loss and the structure of plant-animal mutualistic networks. *Ecol. Lett.* 9: 281-2.

Forman, R.T.T. (1995). *Land mosaics: The ecology of landscape and regions*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

García-Morales, R., Moreno, C. E., Badano, E. I., Zuria, I., Galindo-González J., & Rojas-Martínez, A. E. (2016). Deforestation Impacts on Bat Functional Diversity in Tropical Landscapes. *PLoS ONE* 11(12): e0166765.

González-Maya, J. F., Arias-Álzate, A., Granados-Peña, R., Mancera-Rodríguez, N. J. & Ceballos, G. (2016). Environmental determinants and spatial mismatch of mammal diversity measures in Colombia. *Animal Biodiversity and Conservation* 39(1): 77–87.

Haddad, N.M., Brudvig, L.A., Clobert, J., Davies, K.F., Gonzalez, A., Holt, R.D., Lovejoy, T.E., Sexton, J.O., Austin, M.P., Collins, C.D., Cook, W.M., Damschen, E.I., Ewers, R.M., Foster, B.L., Jenkins, C.N., King, A.J., Laurance, W.F., Levey, D.J., Margules, C.R., Melbourne, B.A., Nicholls, A.O., Orrock, J.L., Song, D.X. and Townshend, J.R. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Sci. Adv.* 1: e1500052.

Hagen, M. & Kraemer, M. (2010). Agricultural surroundings support flower-visitor networks in an Afrotropical rain forest. *Biol. Conserv.* 143, 1654–1663.

Hagen, M., Kissling, W. D., Rasmussen, C., De Aguiar, M. A. M., Brown, L. E., Carstensen, D. W., Alves-Dos-Santos, I., Dupont, Y. L., & Edwards, F. K. (2012). Biodiversity, Species Interactions and Ecological Networks in a Fragmented World. *Advances in Ecological Research* 46:122.

Hanski, I. (2005). *The shrinking world: Ecological consequences of habitat loss*. Excellence in Ecology 14. International Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, Alemania.

Hanski, I., & Gaggiotti, O. E. (2004). Confounding of patch quality and matrix effects in herbivore movement studies. *Landscape Ecology* 19:119-124.

Hoehn, P., Tschardtke, T., Tylianakis, J. M. & Steffan-Dewenter, I. (2008). Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proceedings of the Royal Society B*. 275: 2283-2291.

Kunz, T. H., Braun de Torrez, E., Bauer, D., Lobo, T. & Fleming, T. H. (2011). Ecosystem services provided by bats. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 1223: 1-38.

Laurindo, R. S., Leonan, R., Novaes, M., Vizentin-Bugoni, J. & Gregorin, R. (2019). The effects of habitat loss on bat-fruit networks. *Biodiversity and Conservation* 28:589–601.

Lôbo, D, Leão, T., Melo, F. P. L., Santos, A. M. M. & Tabarelli, M. (2011). Forest fragmentation drives Atlantic Forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. *Diversity and Distributions* 17(2): 287-296.

Manu, S., Peach, W. & Cresswell, W. (2007). The effects of edge, fragment size and degree of isolation on avian species richness in highly fragmented forest in West Africa. *Ibis* 149:287-297.

Marjakangas, E. L., Abrego, N., Grøtan, V., de Lima, R. A. F., Bello, C., Bovendorp, R. S., Culot, L., Hasui, E., Lima, F., Muylaert, R. L., Niebuhr, B. B., Oliveira, A. A., Pereira, L. U, Prado, P. I., Stevens, R. D., Vancine, M. H., Ribeiro, M. C., Galetti, M. & Ovaskainen, O. (2019). Fragmented tropical forests lose mutualistic plant–animal interactions. *Diversity and Distributions* 00:1–15.

Martínez, I., Belinchón, R., Otálora, M. G., Aragón, G., Prieto, M., & Escudero, A. (2011). Efectos de la fragmentación de los bosques sobre los líquenes epífitos en la Región Mediterránea. *Ecosistemas*, 20 (2-3): 54-56. Asociación Española de Ecología Terrestre, Alicante, España.

Mendoza-Sáenz, V. H. (2016). Patrones de diversidad taxonómica y funcional de murciélagos en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas, México Tesis de maestría. Colegio de la Frontera Sur.

McCoy, E. D, Mushinsky, H. R. (1999). Habitat fragmentation and the abundances of vertebrates in the Florida scrub. *Ecology* 80:2526–38.

Nielsen, A. & Totland, Ø. (2014). Structural properties of mutualistic networks withstand habitat degradation while species functional roles might change. *Oikos* 123: 323–333.

Olden, J. D. (2006) Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography. *Journal of Biogeography* 33:2027– 2039.

Pfeifer, M., Lefebvre, V., Peres, C.A., Banks-Leite, C., Wearn, O.R., Marsh, C.J., Butchart, S.H.M., Arroyo-Rodriguez, V., Barlow, J., Cerezo, A., Cisneros, L., D'Cruze, N., Faria, D., Hadley, A., Harris, S.M., Klingbeil, B.T., Kormann, U., Lens, L., Medina-Rangel, G.F., Morante-Filho, J.C., Olivier, P., Peters, S.L., Pidgeon, A., Ribeiro, D.B., Scherber, C., Schneider-Maunoury, L., Struebig, M., Urbina-Cardona, N., Watling, J.I., Willig, M.R., Wood, E.M. and Ewers, R.M. (2017). Creation of forest edges has a global impact on forest vertebrates. *Nature* 551:187-191.

Ramírez-Mejía, A. F. (2017). Diversidad funcional, taxonómica y dispersión de semillas por murciélagos filostómidos en un paisaje antropizado: un análisis multi-escala. Pontificia universidad Javeriana, Bogotá.

Regolin, A. L., Muylaert R. L., Crestani, A. C., Dáttilo, W., & Ribeiro, M. C. (2020). Seed dispersal by Neotropical bats in human-disturbed landscapes. *Wildlife Research*.

Rueda-Hernández, R., MacGregor-Fors, I. & Renton, K. (2015). Shifts in resident bird communities associated with cloud forest patch size in Central Veracruz, Mexico. *Avian Conserv. Ecol.* 10:2.

Rukke, B. A. (2000). Effects of habitat fragmentation: increased isolation and reduced habitat size reduces the incidence of dead wood fungi beetles in a fragmented forest landscape. *Ecography* 23:492–502.

Saavedra, F., Hensen, I., Beck, S. G., Gaese, K. B., Lippok, D., Töpfer, T. & Schleuning, M. (2013). Functional importance of avian seed dispersers changes in response to human induced forest edges in tropical seed dispersal networks. *Oecologia* 176(3): 837-848.

Segura Linares, A. C. (2017). Dispersión de semillas por aves y murciélagos frugívoros en un gradiente altitudinal en un enclave seco del cañón de Chicamocha (Santander, Colombia). Trabajo de grado. Universidad de la Salle. Bogotá.

Thiollay, J. M. (1997). Disturbance, selective logging and bird diversity: A Neotropical forest study. *Biodivers. Conserv.* 6:1155-1173.

Trimble, M. J. & van Aarde, R. J. (2014). Amphibian and reptile communities and functional groups over a land–use gradient in a coastal tropical forest landscape of high richness and endemism. *Animal Conservation* 17: 441-453.

Ulrich, W., Lens, L., Tobias, J.A. & Habel, J.C. (2016). Contrasting patterns of species richness and functional diversity in bird communities of East African cloud forest fragments. *Plos One* 11: e0163338.

Vergara, C. H. & Badano, E. I. (2009). Pollinator diversity increases fruit production in Mexican coffee plantations: The importance of rustic management systems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 129:117-123.

Vergara, P. M., Fierro, A., Alaniz, A. J., Carvajal, M. A., Lizama, M. & Llanos, J. L. (2020). Landscape-scale effects of forest degradation on insectivorous birds and invertebrates in austral temperate forests. *Landscape Ecol.*

Vilhena, A. M., Rabelo, L., Bastos, E. M. & Augusto, S. C. (2012). Acerola pollinators in the savanna of Central Brazil: temporal variations in oil-collecting bee richness and a mutualistic network. *Apidologie* 43: 51-62.

Virgós E. (2001). Role of isolation and habitat quality in shaping species abundance: a test with badgers (*Meles meles* L.) in a gradient of forest fragmentation. *J. Biogeogr.* 28:381-389.

Anexos

Anexo 1. Diversidad beta (Índice de Jaccard).

Tabla A 1. Matriz de similitud para murciélagos

	Mateguadua	valenzuela	volcan	Venta	Gitana	Chimbilaco	vinculo	Higueroncito	Medio
valenzuela	0.6788618								
Volcan	0.6491228	0.5766423							
Venta	0.5764192	0.5000000	0.3934426						
Gitana	0.6681034	0.7272727	0.6335878	0.6866667					
Chimbilaco	0.5470085	0.6878613	0.5416667	0.5384615	0.7365269				
Vinculo	0.6491228	0.7171053	0.6201550	0.6482759	0.8145695	0.6624204			
Higueroncito	0.7692308	0.7674419	0.7207207	0.6991870	0.8278689	0.6080000	0.5800000		
Medio	0.6824034	0.6712329	0.6171875	0.6458333	0.7375887	0.6602564	0.5725806	0.6571429	
Verdun	0.8326693	0.6666667	0.6416667	0.6788321	0.6880000	0.7500000	0.7651515	0.7788462	0.5663717

PROMEDIO: 0.66

Tabla A 2. Matriz de similitud para plantas

	Mateguadua	valenzuela	volcan	Venta	Gitana	Chimbilaco	Vinculo	Higueroncito	Medio
valenzuela	0.5289070								
Volcan	0.7350072	0.5579900							
Venta	0.8139159	0.7085520	0.8099847						
Gitana	0.6281127	0.6399267	0.7568714	0.8860829					
Chimbilaco	0.7391415	0.8266627	0.8478764	0.6921145	0.8915640				
Vinculo	0.9823439	0.9797912	0.9743440	0.9304743	0.9852636	0.9888424			
Higueroncito	0.9831551	0.9774355	0.9988024	0.9552874	0.9997879	0.9889065	0.9504950		
Medio	0.8315743	0.9965525	0.9413432	0.9562631	0.9763236	0.8054008	0.9972588	0.9945322	
Verdun	0.8463918	0.8125210	0.8513011	0.5418083	0.9048780	0.6502770	0.8582949	0.9164456	0.9978476

PROMEDIO: 0.86

Anexo 2. Resultados Características del paisaje

Al realizar el análisis PCA en los tres niveles propuestos, nivel de polígono (área del remanente muestreado), buffer de 2.5 km y buffer de 5 km se encontró que los dos primeros componentes principales contenían el mayor porcentaje de variación en cada uno, explicando el 82% a nivel de polígono, el 76% a nivel de buffer de 2.5km y el 77% a nivel de buffer de 5 km. Al analizar la información contenida en los dos primeros componentes principales sobre las métricas del paisaje elegidas, se encontró que para el nivel de polígono: Las métricas del paisaje como la densidad de borde (ed), el borde total (te), el índice de forma (lsi) y el área promedio (área_mn) están relacionadas positivamente con el PC1 y el PC2, mientras que la relación área-perímetro se relación negativamente. Por su parte, los índices de diversidad (shdi y sidi) se relacionan positivamente con el PC1 y el PC2. De acuerdo con los resultados obtenidos en el PCA (Figura A 1), La Gitana, Higueroncito y Verdún son los remanentes más diferentes entre los sitios muestreados. Mientras que El Volcán y el Vínculo están en un nivel promedio respecto a los demás. Por otra parte, Mateguadua, La Venta, El Medio y Chimbilaco tienen características del paisaje más similares entre sí, que con los demás.

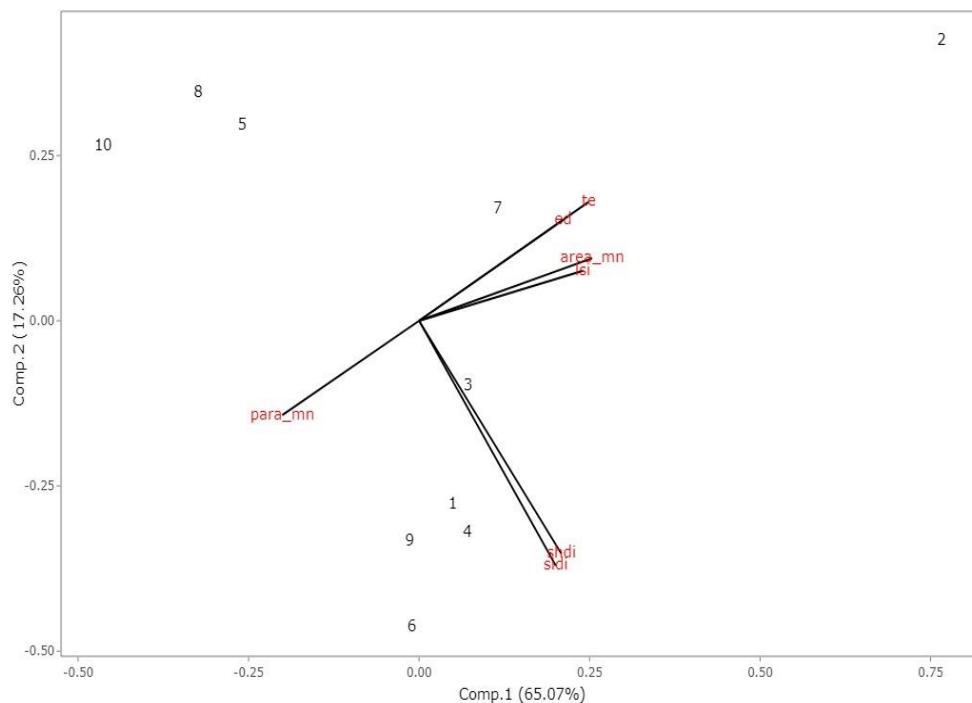


Figura A 1. PCA a nivel polígono para cada remanente muestreado, los números indican los remanentes. Donde 1: Mateguadua, 2: Valenzuela, 3: El Volcán, 4: La Venta, 5: La Gitana,

6: Chimbilaco, 7: El Vínculo, 8: Higueroncito, 9: El Medio y 10: Verdún. área de cada parche (area_mn), densidad de borde (ed), distancia euclidiana al vecino más cercano (enn_mn), índice de forma (lsi), densidad de parches (pd), borde total (te), relación área-perímetro (para_mn), índice de diversidad de Simpson (sidi), índice de diversidad de Shannon (shdi) y densidad de riqueza de parches (prd).

Por otro lado, a nivel de buffer de 2,5 km, los resultados del PCA evidencian que ocho de las 10 métricas evaluadas se relacionan principalmente con el PC2. Por su parte, las métricas como borde total (te), índice de forma (lsi), densidad de borde (ed) y los índices de diversidad de Shannon y Simpson (shdi y sidi) están relacionadas de manera positiva con el PC2, mientras que la densidad de parches (pd) está relacionada de manera negativa. Además, tanto el área promedio (area_mn) como la distancia al vecino más cercano (enn_mn) están relacionadas positivamente con el PC1, en cambio las métricas como relación área perímetro promedio (para_mn) y la riqueza de densidad de parches está relacionada negativamente tanto con el PC1 como con el PC2 (Figura A2).

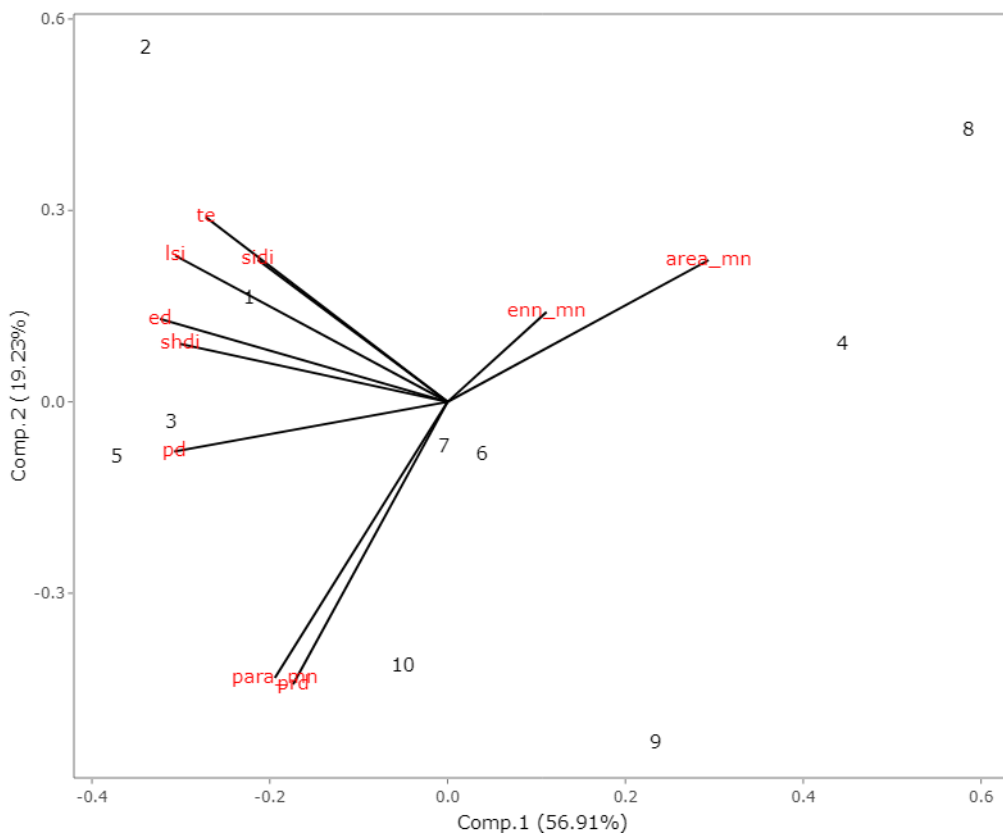


Figura A 2. PCA a nivel buffer 2.5 k, para cada uno de los remanentes muestreados, los números indican los remanentes. Donde 1: Mateguadua, 2: Valenzuela, 3: El Volcán, 4: La

Venta, 5: La Gitana, 6: Chimbilaco, 7: El Vínculo, 8: Higuaroncito, 9: El Medio y 10: Verdún. área de cada parche (area_mn), densidad de borde (ed), distancia euclidiana al vecino más cercano (enn_mn), índice de forma (lsi), densidad de parches (pd), borde total (te), relación área-perímetro (para_mn), índice de diversidad de Simpson (sidi), índice de diversidad de Shannon (shdi) y densidad de riqueza de parches (prd).

A este nivel, las métricas del paisaje dejan en evidencia que los remanentes como Mateguadua, El Volcán y La Gitana son más similares en cuanto a las variables relacionadas con el borde, la densidad de parches y la diversidad de clases que se encuentran en cada uno. Además, se muestra que Chimbilaco y El Vínculo presentan valores promedios para todas las métricas evaluadas, mientras que los demás sitios comparten pocas características paisajísticas ya que se encuentran muy separadas dentro del espacio del PCA.

Un patrón similar al anterior se encontró al realizar el PCA a nivel de buffer de 5 km, allí se observa que la métrica de área promedio (área_mn) es la única que está positivamente relacionada tanto con el PC1 y PC2, mientras que la distancia al vecino más cercano (enn_mn), borde total (te), índice de forma (lsi) están positivamente relacionadas con el PC2 y por su parte densidad de borde (ed) y densidad de parches (pd) se encuentran en un valor medio entre ambos PC's. Además, se observa que los índices de diversidad de Shannon y Simpson (shdi y sidi) están relacionados de forma negativa con el PC2 y la relación área perímetro (para_mn) y la riqueza de densidad de parches (prd) se relacionan negativamente con el PC1 (Figura A 3).

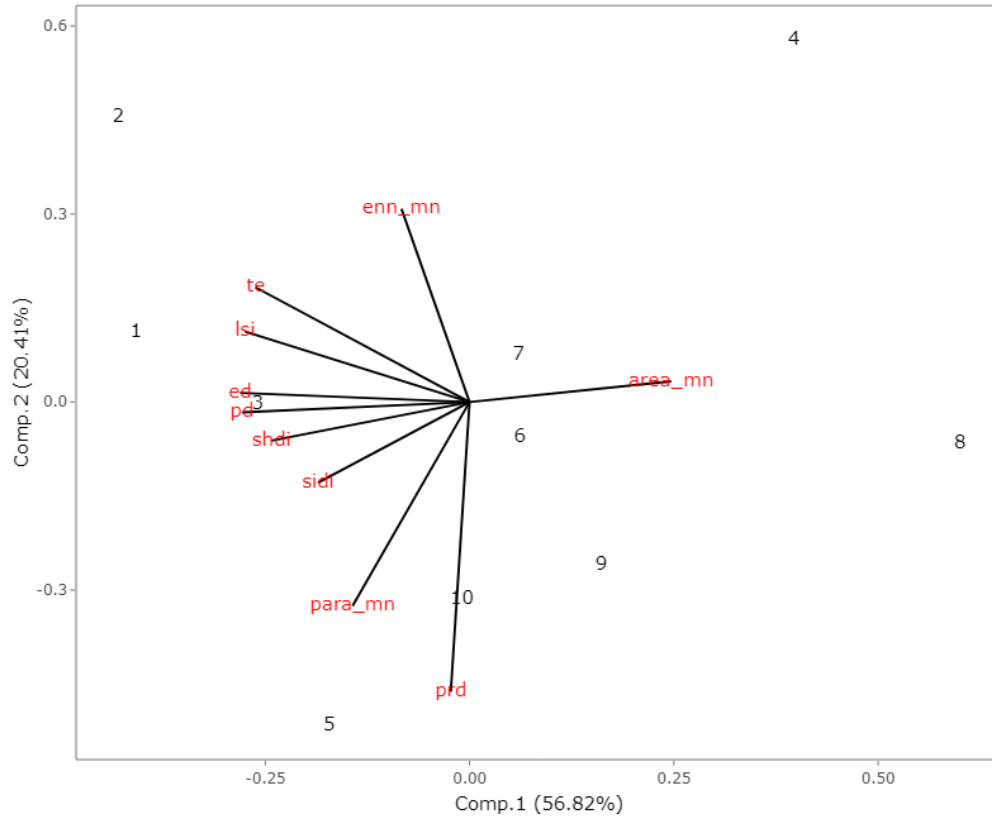


Figura A 3. PCA a nivel buffer 5 km, para cada uno de los remanentes muestreados, los números indican los remanentes. Donde 1: Mateguadua, 2: Valenzuela, 3: El Volcán, 4: La Venta, 5: La Gitana, 6: Chimbilaco, 7: El Vínculo, 8: Higuaroncito, 9: El Medio y 10: Verdún. área de cada parche (area_mn), densidad de borde (ed), distancia euclidiana al vecino más cercano (enn_mn), índice de forma (lsi), densidad de parches (pd), borde total (te), relación área-perímetro (para_mn), índice de diversidad de Simpson (sidi), índice de diversidad de Shannon (shdi) y densidad de riqueza de parches (prdi).