UNIVERSIDAD DEL AZUAY

UNIVERSIDAD DEL AZUAY

CIENCIA Y TECNOLOGÍA

ESCUELA DE BIOLOGÍA, ECOLOGÍA Y GESTIÓN

Variación en comunidades de murciélagos en tres pisos altitudinales en bosques de estribación del sur del Ecuador.

BIÓLOGO CON MENCIÓN EN ECOLOGÍA Y GESTIÓN

Estudiante:

DARÍO ORDÓÑEZ MOSCOSO

Director:

DAVID C. SIDDONS

CUENCA, ECUADOR

2020

ii. Agradecimientos

A mis padres y a toda mi familia por el apoyo incondicional a lo largo de toda mi carrera.

A CELEC (Corporación eléctrica del Ecuador), Pablo Guzmán y Pedro Alvarado por la apertura a la investigación y el financiamiento de este proyecto.

A David Siddons por dirigir esta investigación; a Antonio Crespo y Boris Tinoco por revisarla.

A Javier Fernández de Córdova y Carlos Nivelo por la tutoría metodológica y seguimiento de campo; Jorge Fernández de Córdova y Cristina Lalama por el apoyo técnico.

Y a todas las personas que colaboraron en el desarrollo de esta investigación.

iii. Índice de contenidos

ii. Agradecimientos 2
iii. Índice de contenidos 3
iv. Índice de Figuras y Tablas 5
v. Índice de anexos 5
vi. Resumen 7
vii. Abstract 8

1. Introducción: 9

2. Estado del arte y Marco teórico 11

2.1. Quiropterocoria: 14

2.2. Quiropterofilia: 15

2.3. Insectivoría: 16

3. Sitio de estudio: 18

4. Metodología: 20

4.1 Abundancia de murciélagos: 20

4.2 Abundancia de flores y frutos: 20

4.3 Abundancia de insectos: 20

4.4 Procesamiento de individuos recolectados: 21

5. Análisis: 22

6. Resultados: 23

6.1. Composición y estructura del ensamblaje de murciélagos: . 23

6.2. Disponibilidad de recursos: 26

6.3. Relación recursos-gremios: 27

7. Discusiones y conclusiones 30

7.1. Frugívoros 31

7.2. Hematófagos 32

7.3. Insectívoros 32

7.4. Nectarívoros 33
7.5. Distribucion espacial y temporal 34
7.6. Disponibilidad de recursos 35
7.7. Condiciones meteorológicas 36
7.8. Muestreo de murciélagos 37
8. Consideraciones para proyectos futuros 38
9. Conclusiones generales 39
10. Anexos: 40
11. Bibliografía: 46

iv. Índice de Figuras y Tablas

Figura 1. Mapa del área de estudio 19

Figura 2. Presencia/ausencia de especies en relación al rango altitudinal y estaciones 23

Figura 3. Riqueza y abundancia (Observada y Chao II) en tres altitudes y las dos estaciones 25

Figura 4. Abundancia de gremios en tres altitudes y las dos estaciones 26

Figura 5. Disponibilidad de recursos en las tres altitudes y dos estaciones..... 27

Figura 6. Relación entre la abundancia de frutos y abundancia de frugívoros en tres altitudes y dos estaciones 28

Figura 7. Relación entre la abundancia de Insectos y abundancia de Insectívoros en tres altitudes y dos estaciones 29

Figura 8. Ordenación no lineal de una matriz de especies por altitud para tres comunidades de murciélagos en dos estaciones..... 30

Figura 9. Registro de condiciones meteorológicas (precipitación y temperatura)..... 36

Tabla 1. Abundancia de especies en relación al rango altitudinal y estaciones 24

v. Índice de anexos

Anexo 1. Total de registros de murciélagos..... 40

Anexo 2. Total de registros de recursos disponibles 42

Anexo 3. Registro meteorológico histórico 43

Anexo 4. Tipo de hábitat..... 44

Anexo 5. Metodología de caracterización morfológica..... 44

Anexo 6. Muestras de recursos alimenticios disponibles 45

vi. Resumen

Se estudió la comunidad de quirópteros en un ecosistema de transición con una metodología basada en captura por redes de niebla en un rango altitudinal (1000-2000 msnm) y en dos estaciones temporales contribuyendo con información importante sobre estas poblaciones. Además, se levantó al mismo tiempo datos sobre la disponibilidad de los recursos que consumen (insectos, flores y frutos). Se analizaron las relaciones entre fluctuaciones en las comunidades de quirópteros y fluctuaciones de recursos disponibles a través el espacio y tiempo del estudio.

Tres familias con 22 especies fueron registradas, de las cuales *Carollia brevicauda* fue la más numerosa con un 39% del total de registros y la única presente en todo el rango altitudinal y en las dos estaciones.

El gremio dominante fue el de los frugívoros con un 81% de las capturas y el recurso alimentario más cuantioso el de las flores con un 70% del conteo general; la diversidad se vio más ampliamente diferenciada por los cambios estacionales que por el rango altitudinal.

No se observó una relación entre la cantidad de recursos disponibles y los gremios presentes, tampoco entre la abundancia de murciélagos y recursos alimenticios frente al cambio estacional.

Palabras clave: estructura, distribución, diversidad beta, recursos disponibles, estaciones, gremios.

David C. Siddons
Director del Trabajo de Titulación

Antonio Crespo Ampudia
Coordinador de Escuela

Darío Andrés Ordóñez Moscoso
Autor

vii. Abstract

We studied the community of chiroptera in a transitional ecosystem with a methodology based on mist net capture in an altitudinal range (1000-2000 masl.) in two temporal seasons contributing important information about these populations. In addition, data on the availability of the resources they consume (insects, flowers and fruits) were also collected. The relations between fluctuations in the communities of chiroptera and fluctuations in available resources throughout the space and time of the study were analysed. Three families with 22 species were registered, of which *Carollia brevicauda* was the most numerous with 39% of the total records and the only species present throughout the altitudinal range and in both seasons. The dominant guild was that of frugivores with 81% of captures and the largest food resource was flowers with 70% of the general count; diversity was more widely differentiated by seasonal changes than by altitudinal range. No relationship was observed between the amount of available resources and the guilds present, nor between bat guild abundance and food resources in the face of seasonal change.

Keywords: structure, distribution, beta diversity, available resources, seasons, guilds.

David C. Siddons

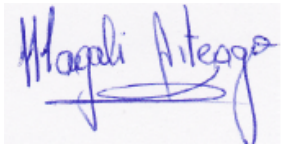
Thesis Director

Antonio Crespo Ampudia

School Coordinator

Darío Andrés Ordóñez Moscoso

Author



1. Introducción:

Desde 1990 hasta 2015 se registró una pérdida de 129 millones de ha. de bosque en el mundo y entre 2010 y 2015 una pérdida anual de 7,6 millones de ha., siendo la pérdida más grande de área de bosque en los trópicos y sobre todo en América del Sur. (FAO 2015).

Debido a la acelerada pérdida de hábitat en zonas tropicales y subtropicales, es necesario desarrollar líneas de estudio que ayuden a la recuperación de ecosistemas tropicales y subtropicales afectados, y a la preservación de aquellos todavía funcionales. Dentro de este contexto, la documentación de especies y el estudio de su distribución son la línea base de información necesaria para futuros proyectos orientados a la conservación (Barnhart y Gillam 2014). Se tiene a la distribución de especies, y la variación de las mismas con sus factores circundantes como base de este estudio, siguiendo esta línea de investigación, el presente estudio pretende aportar con información sobre las especies de murciélagos presentes en la zona de estudio, su distribución altitudinal y las variaciones en la dinámica de comunidades.

Los quirópteros son el orden de mamíferos más importante dentro de los bosques neotropicales y representan el 39% del total de mamíferos (Tirira 2008). Son un grupo esencialmente significativo ya que brindan amplios servicios ecosistémicos y sociales tales como: control de plagas, polinización, dispersión de semillas, industria, investigación, medicina y otras múltiples funciones ecológicas (Fenton et al. 1992, Brosset et al. 1996, Barboza-Marquez 2018). Asimismo, son organismos indicadores, ya que sus reacciones ante variaciones ambientales reflejan respuestas de poblaciones de otros taxones que habitan un mismo ecosistema (Jones. et al 2009, Durant et al. 2013) siendo muy útiles para estudios de impacto ambiental y recuperación de hábitats intervenidos (Ochoa 1992). A pesar de esto, son pocos los profesionales que investigan este grupo, sus interacciones, dinámicas y funciones en los ecosistemas.

Se han propuesto varias teorías y modelos biogeográficos de distribución de la especies, como por ejemplo los modelos de nicho, de idoneidad o predictivos del hábitat que analizando diferentes variables reflejan cartográficamente una probabilidad en un mapa de idoneidad de hábitat o de hábitat potencial para las especies estudiadas (Felicísimo. et al 2011), cada uno con sus excepciones y limitaciones, los cuales deben ser estudiados en diferentes escenarios y perspectivas para poder entender más sobre la distribución de los diferentes grupos en el espacio, sobre todo grupos con escasa información como el trabajado en este estudio.

Al estudiar este grupo más a fondo, se podría conseguir información valiosa que contribuya a solucionar algunos de los problemas que enfrentan muchas poblaciones de este grupo en varios escenarios del neotrópico actual. De igual forma, este tipo de estudio brinda información sobre cómo varía su composición en las diferentes altitudes y temporalidades, así como la dinámica con los recursos que consumen. Existe poca investigación sobre la disponibilidad de recursos presentes en bosques tropicales y de estribación disponibles para el consumo de dichas poblaciones, esta información puede ayudar a comprender de una manera más clara la relación del grupo con el medio, y a aprovechar los servicios que este brinda al ecosistema.

2. Estado del arte y Marco teórico

En el estudio de la ecología, ha sido clave el estudio de la distribución de las especies, sus patrones espaciales, temporales y las abundancias que presentan. El "Gradiente latitudinal de riqueza de especies" (Blackburn 1996) fue probablemente uno de los patrones más discutidos, el mismo representa el incremento de la diversidad biológica desde los polos del globo hacia el ecuador (Hawkins 2001)(Ríos-Blanco et al. 2014).

Este gradiente fue estudiada por muchos investigadores de renombre, tales como von Humboldt, quien fue el promotor de este concepto ecológico, nombrándolo en varios de sus estudios como "Law of decrease", Darwin (1862), Wallace (1878), Hutchinson (1959), Pianka (1966), y MacArthur (1972), entre otros autores que trataron de relacionar todos estos factores entre sí para darle sentido a la regla. De igual forma, los patrones y modelos de distribución geográfica de fauna han sido estudiados por biólogos y ecólogos, como por ejemplo el estudio de May y Arthur (1972), que expone varios factores geográficos, de estructura de ecosistemas, relación de comunidades, morfologías, climatológicos, entre otros, para tratar de explicar los patrones de distribución de las especies.

Siguiendo esta misma línea el estudio de Rapoport (1975) que plantea que a medida que se escala a nivel latitudinal desde el ecuador hacia los polos existe menor riqueza de especies, sobre todo en su amplitud Norte – Sur y confirma una contemplación importante planteada por MacArthur (1969): la diversidad de especies disminuye, y el tamaño corporal aumenta. Stevens (1989) se refiere a la "Regla de Rapoport" por primera vez como el patrón de distribución encontrado por este investigador años atrás y expone que la regla funciona porque el clima en latitudes mayores es más variable, por lo tanto, las especies que habitan allí son más tolerables y se distribuyen con más amplitud en el espacio, lo que no pasa en los trópicos, donde el clima es más estable y las especies se diversifican más al tener distribuciones espacialmente

reducidas (Díaz 2005) siendo el clima un factor clave en estudios de distribución, hay que tener en cuenta que la precipitación no funciona igual que la temperatura, ya que en los trópicos los rangos de temperatura y precipitación son estrechos y en zonas extra tropicales los rangos de temperatura son amplios pero los de precipitación no (Stevens 1989) .Los murciélagos son organismos ideales para analizar dinámicas de distribución ya que, debido a su historia evolutiva y su adaptación para volar, se han liberado de varias limitaciones ecológicas que otros mamíferos sí poseen, además de ser un grupo taxonómicamente rico y bien disperso altitudinalmente (McCain 2007).

Para el caso específico del grupo Chiroptera, Willig y Selcer (1989) concluyen que generalmente el indicador de densidad poblacional más importante en murciélagos es la latitud, posteriormente McCain (2007) propone el primer modelo climático para gradientes altitudinales aplicado a riqueza de especies, donde explica que la relación entre riqueza de especies y las variables de disponibilidad de agua y temperatura combinadas podrían estar relacionadas con factores de termorregulación y disponibilidad de recursos.

En cuanto a distribución altitudinal en los trópicos, los quirópteros son más abundantes en tierras bajas y su número decrece considerablemente a medida que se asciende en las cordilleras andinas (Koopman 1970, Graham 1983, Tamsitt et al. 2009). En altitudes elevadas se conoce que los cambios en sus comunidades están más condicionados por la elevación, factores climáticos y la diversidad de altura del follaje (Graham 1983).

Su diversidad en el Ecuador comprende ocho familias, 65 géneros y 170 especies. En el Ecuador continental y el archipiélago de Galápagos, la familia Phyllostomidae es la más diversa con 109 especies, 37 géneros y 10 subfamilias (Tirira 2012). En el caso específico de los murciélagos en el Ecuador continental, las zonas con mayor riqueza de especies son las correspondientes a las estribaciones centro y norte orientales con altitudes de entre 250 a 1800 msnm y algunos fragmentos de bosque en la región del Chocó. Los ecosistemas con mayor riqueza potencial son:

Bosques siempreverdes de tierras bajas orientales, Bosques siempreverdes piemontanos orientales, Bosques siempreverdes montanos bajos orientales y Bosques montanos orientales (Burneo y Tirira 2014). En las estribaciones orientales de la cordillera de los Andes, las áreas protegidas con mayor diversidad son los Parques Nacionales Llanganates, Napo-Galeras, Sangay (que colinda con el sitio de estudio de este proyecto) y la Reserva Ecológica Antisana, mientras en la planicie amazónica sobresalen: el Parque Nacional Yasuní y la Reserva de Producción Faunística Cuyabeno (Burneo y Tirira 2014).

En lo que tiene que ver con las variables que modifican el comportamiento de las poblaciones, los sucesos climáticos y de disponibilidad de recursos desencadenan respuestas biológicas en todos los individuos, mismos sucesos que están sincronizados con variaciones en la composición de las poblaciones y su fenología de ciclos anuales (Mello et al. 2004, Durant et al. 2013, Ferreyra-García. et al 2018). También las fenologías reproductivas de las poblaciones están robustamente modeladas por los procesos de variación ambiental, ya que la selección natural favorece a los individuos que designan energéticamente fases de su ciclo de vida a períodos de alta disponibilidad de recursos (Bronson 1985, Durant et al. 2013;).

La disponibilidad de recursos alimentarios y la selección de parejas reproductivas son los factores bióticos de mayor relevancia para los murciélagos (Ferreyra-García et al. 2018, Mello et al. 2004) y son parte vital del estudio de la dinámica de poblaciones. La abundancia de murciélagos tanto a nivel regional y local, como también su riqueza biológica se ven directamente afectados por la calidad, cantidad y diversidad de los recursos alimenticios que les proporcionan las plantas (Fleming 1982). En los trópicos los cambios periódicos de presencia-ausencia de precipitaciones, se ven reflejados en los ciclos de producción de biomasa como hojas, flores, frutos, etc. (Newstrom et al. 1994, Condit et al. 1996, Bawa et al. 2003) y los consumidores deben adaptarse a estos cambios, sobre todo en la etapa de reproducción que tiene una demanda alta de energía (Tschapka 2005), además los

murciélagos especialmente tienen un papel importante en el mantenimiento de la diversidad de la vegetación, debido a su amplia diversidad y abundancia (Nowak 1994) ,esta información se hace esencial para comprender las dinámicas de las poblaciones ya que las variaciones espacio-temporales de los recursos alimenticios presentes en el medio afectan a los murciélagos, tanto a nivel individual como de poblaciones (Fleming 2005).

Si las flores y los frutos son recursos perecederos espacial y temporalmente, y los murciélagos que se alimentan de los mismos responden a su abundancia a nivel geográfico y estacional (Fleming 1982), significaría que a nivel local el total de capturas de murciélagos está fuertemente asociada a la abundancia de recursos vegetales (Cornejo-Latorre et al. 2011).

Los murciélagos tienen un rango alimentario muy amplio y algunos incluso son forrajeadores oportunistas, pero podemos clasificarlos en categorías de acuerdo a su alimentación principal. En este proyecto se encontraron frugívoros, nectarívoros, insectívoros y hematófagos, sin embargo, se analizaron los datos de las tres primeras categorías debido a que la presencia de hematófagos no ejerce una influencia significativa en los recursos de bosque, ya que solo se encontraron en la altitud más baja donde existe actividad ganadera.

2.1. Quiropterocoria:

Los frugívoros del nuevo mundo, Phyllostomidae (única familia de frugívoros presente en este estudio), se refugian durante el día en lugares cubiertos y templados como cuevas, huecos en árboles, vegetación densa, bajo palmas y palmeras, plátanos, etc. también aprovechan construcciones e infraestructuras humanas de preferencia abandonadas (Morrison 1980, Kunz 1982). Después de la puesta de sol salen en busca de frutos maduros, que no son consumidos en el mismo árbol fuente, sino que son trasladados a árboles cercanos a su refugio donde son consumidos y digeridos (Janzen et al. 1976, Morrison 1978, Galindo 1998), brindando uno de los servicios ecosistémicos más

beneficiosos para el sector de la agricultura, el de dispersión de semillas. Entre los mamíferos, los murciélagos son los dispersores más importantes por su conducta de forrajeo acelerada y su amplia capacidad de desplazamiento (Heithaus y Fleming 1978), este es un proceso clave para el mantenimiento y funcionamiento normal de los bosques, entre un 50 – 90% de árboles y arbustos en bosques tropicales dependen de la fauna para dispersar efectivamente sus semillas (Howe y Smallwood 1982, Charles-Dominique y Cockle 2001).

Los mayores ensambles de comunidades de vertebrados frugívoros se encuentran dentro de bosques tropicales (Orians 1969, Fleming 1973) pudiendo deberse a que muchas de las especies vegetales de estos bosques producen frutos comestibles, carnosos y abundantes (Croat 1975, Howe 1984). Varios estudios corroboran este patrón alimenticio, por ejemplo, en bosques subandinos colombianos especies de familias como: Solanaceae, Piperaceae, Moraceae, Ericaceae, Clusiaceae, Cecropiacea, Araceae y Actinidaceae son las más comunes en la dieta de murciélagos frugívoros (Estrada-Villegas et al. 2010), mientras que especies de las familias: Piperaceae, Clusiaceae, Cloranthaceae, Solanaceae y Moraceae son las más consumidas en bosques húmedos montanos de Bolivia y bosques húmedos de la Guyana Francesa (Loayza et al. 2006, Charles-Dominique y Cockle 2001).

2.2. Quiropterofilia:

Los murciélagos quiropterófilos están especializados en una dieta alta en azúcares que la obtienen del néctar y el polen de algunas plantas, a causa de esto, sus hocicos y lenguas se han visto modificadas y son más largas que las de otros gremios, sin embargo, pueden complementar su dieta con insectos que encuentran en el proceso de forrajeo (Tirira 2017) e incluso pueden aprovechar frutos pequeños (Tschapka 2005). Los murciélagos quiropterófilos se encuentran en todo el neotrópico desde el nivel del mar hasta el páramo, siendo más frecuentes en climas tropicales y subtropicales. En el Ecuador existen dos Subfamilias:

Glossophaginae con cuatro géneros y 11 especies y Lonchophyllinae con tres géneros y 12 especies (Tirira 2017).

Las interacciones entre los murciélagos que aprovechan recursos vegetales tales como néctar, polen, frutas y partes varias de la estructura vegetal y las plantas de las que se alimentan son vitales para la regeneración, el mantenimiento, la diversificación y la estabilidad de la vegetación de los ecosistemas en los que habitan (Heithaus 1982, Fleming y Sosa 1994, Stoner 2003). Se sabe que algunas especies de plantas dependen fuertemente de la visita de murciélagos ya que muchas veces estos tienen una dieta especializada asociada con especies determinadas y son los únicos polinizadores y responsables de su reproducción, como por ejemplo los cactus columnares de los géneros *Stenocereus, Pilosocereus y Subpilocereus* (Nassar et al. 1997)

Como el resto de gremios de murciélagos, los quiropterófilos también deben adaptarse a la disponibilidad de recursos condicionada por las estaciones, para esto tienen una gran movilidad y facilidad de desplazamiento y de elección entre varios recursos florísticos con diferentes aportes energéticos según sus necesidades, esta elección está condicionada por características morfológicas y fisiológicas de cada especie (Tschapka 2004) incluso a veces son capaces de aprovechar recursos atípicos a su dieta (Tschapka 2005).

2.3. Insectivoría:

Los murciélagos insectívoros representan una tercera parte de la población total de quirópteros de las tierras bajas neotropicales (Kalko et al. 2008). Cuentan con una dieta principalmente insectívora aunque algunos son oportunistas y tienen dietas alternas (Tirira 2017). Algunos de los órdenes de insectos más consumidos en bosques tropicales son: Coleóptera, Lepidóptera y Hemíptera (Willig et al. 1993); prefieren forrajear en espacios semi–abiertos dentro del bosque, aprovechando bordes de bosque, o en espacios totalmente abiertos sobre el dosel (Schnitzler y Kalko 2001), lo que hace muy difícil colectarlos y por lo tanto estudiarlos más a fondo.

Estos individuos desempeñan un papel valioso en la regulación de las poblaciones de insectos (Federico et al. 2008, Williams-Guillén et al. 2008). En el Ecuador existen 41 géneros con 82 especies distribuidos en los trópicos y subtrópicos de ambos lados de la cordillera andina, siendo menos comunes en zonas templadas.

3. Sitio de estudio:

El lugar donde se desarrolló este estudio comprende parte del área de influencia del proyecto hidroeléctrico Hidropaute, y su referencia espacial es el campamento "Molino" (777980 E y 9714571 S) que se encuentra en la zona que converge los límites de las provincias de Azuay y Morona Santiago, sector sur del Parque nacional Sangay, con el cual colindan los puntos de menor altitud del estudio.

La zona abarca diferentes ecosistemas tales como: Bosque muy húmedo pre montano, Bosque húmedo montano bajo y Bosque muy húmedo montano bajo (MAGAP 2003) distribuidos en alturas que oscilan entre los 500 a 3600 msnm; sin embargo, se ha estudiado un único rango altitudinal que comprende puntos distribuidos entre los 1000 a 2000 msnm (Figura 1). El clima de la región presenta una continua estación húmeda, siendo el temporal con más precipitación el comprendido entre los meses Abril – Octubre con un promedio de 240.83 mm/mes con una leve disminución en los meses de Noviembre – Febrero. (CELEC.EP 2011).

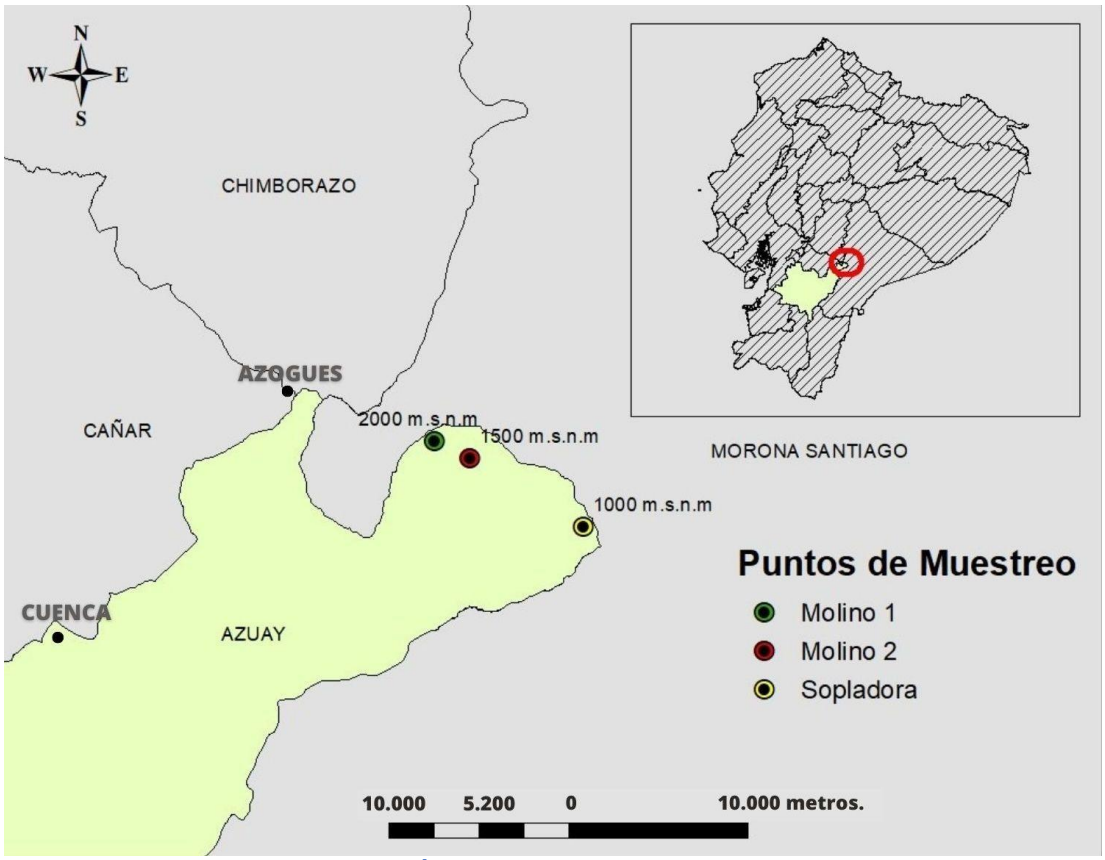


Figura 1. Mapa del área de estudio. Área de influencia del proyecto hidroeléctrico Hidropaute, Azuay-Ecuador. Los puntos con color muestran los sitios de estudio del proyecto.

4. Metodología:

La fase de muestreo se desarrolló del 5 de Noviembre del 2018 al 23 de Febrero del 2019 en dos fases. Cada una de ellas comprende dos meses de trabajo de campo: Noviembre y Diciembre (estación seca) y Enero y Febrero (estación húmeda) con tres campañas por mes.

4.1 Abundancia de murciélagos:

Cada campaña de muestreo de campo tuvo una duración de dos noches en las que se tendió una línea de 5 redes de niebla, tres de 6 y dos de 9 m. con una separación de 150 m. entre sí, expuestas por 5 horas (18:00 – 23:00). Fueron revisadas cada 30 minutos o más frecuentemente dependiendo de la abundancia de individuos de cada zona.

4.2 Abundancia de flores y frutos:

Se utilizó una metodología combinada de dos fuentes diferentes: (Mulwa et al. 2013) y (Wallace y Painter 2002). Se consideró el mismo espacio que cubre la línea de redes (600 X 4 m. aproximadamente) como transecto de conteo y se estimó la cantidad de recursos de toda el área con una metodología de aproximación numérica que se basa en contar el número de flores y frutos de una rama, multiplicar ese valor por el total de ramas de cada planta o árbol con recursos disponibles dentro del transecto.

4.3 Abundancia de insectos:

Se utilizó una red estándar de barrido (Poulin y Lefebvre 1997) para peinar el mismo transecto de conteo a manera de bateo en sesiones de 10 minutos cada 30 min a partir de las 18:30 (18:30, 20:30, 10:30). Los insectos atrapados por la red en cada punto fueron sacrificados, etiquetados, trasladados al laboratorio y cuantificados individualmente. En cada estación se estudiaron los mismos tres puntos de muestreo (1000, 1500 y 2000 msnm), los cuales abarcan un rango altitudinal que va desde los 1000 msnm hasta los 2000 msnm. Los puntos de muestreo se distanciaron con la mayor exactitud posible procurando acercarse a

los 1000, 1500 y 2000 msnm con atención a la aptitud del terreno para tender las líneas de redes, así como a la calidad de la cobertura vegetal presente, intentando obtener simetría entre estos lo más que se pueda. El resultado fue un esfuerzo de muestreo total de 300 horas/red.

4.4 Procesamiento de individuos recolectados:

Todos los individuos capturados (a excepción de los colectados) fueron medidos e inspeccionados para llenar los datos requeridos en la plantilla de campo (Anexo.1). Solamente los individuos que no pudieron ser identificados en campo se colectaron (Permiso de colección N° 11-18-IC-FLO Y FAU-B-DPAMS-MAE), sacrificaron y procesaron en laboratorio. El sacrificio se llevó a cabo mediante muerte inducida por la exposición de los individuos a un envase sellado con una torunda empapada de éter di etílico.

Posterior a cada una de las sesiones, se realizó la caracterización taxonómica de los individuos colectados en el laboratorio del Museo de Zoología de la Universidad del Azuay (MZUA-Mastozoología).

5. Análisis:

En primer lugar, se analizó el esfuerzo de captura en ambas estaciones y sitios para determinar la eficiencia de captura y evaluar si el esfuerzo de muestreo fue suficiente para obtener muestras adecuadas de la comunidad. Se estimó el número de especies no registradas usando Chao 2 del paquete iNEXT en R (Chao et al. 2014, Hsieh et al. 2020) y se extrapolaron los individuos registrados a 40 individuos para todos los sitios. Luego se evaluaron visualmente los resultados.

En segundo lugar, se creó un SMDN (Escalamiento multidimensional no lineal) utilizando una matriz de disimilitud de Bray-Curtis usando el paquete Vegan en R (Oksanen et al. 2019) con la matriz de sitios-especies, con el fin de separar los sitios por su diversidad beta y luego se analizó el eje de ordenación contra las variables (Elevación y Estación) utilizando modelos lineales. Al utilizar dos modelos lineales se ejecutó una corrección de errores de tipo I utilizando una corrección de Bonferroni ajustando la significación alfa a 0,025.

De igual forma, se analizó la relación entre la abundancia de recursos y la diversidad de los gremios alimenticios. Para ello, se agruparon las especies en gremios de alimentación utilizando el número de individuos de cada gremio contra el número de recursos. Posteriormente se corrió un modelo lineal para evaluar la relación entre ellos. Al existir solamente 3 nectarívoros registrados, se hizo el análisis para Frugívoros e Insectívoros solamente.

El éxito de captura se calculó como el número de individuos capturados dividido por el esfuerzo total de captura tomando en cuenta todos los individuos colectados en todas las localidades y en ambas estaciones. Todos los análisis y sus respectivos gráficos fueron procesados con el software Rstudio.

6. Resultados:

6.1. Composición y estructura del ensamblaje de murciélagos:

La especie con más presencia numérica fue *Carollia brevicauda* con 45 individuos ocupando un 39% del total de registros, siendo también la única especie presente en toda la escala altitudinal y en las dos estaciones (Figura 2; Tabla 1). Las especies: *Myotis. Sp, Sturnira ludovici, Carollia perspicillata, Sturnira bogotensis, Sturnira erythromos y Desmodus rotundus* también estuvieron presentes en ambas estaciones pero se registraron en diferentes localidades (Figura 2; Tabla 1). Los individuos de: *Sturnira oporaphilum, Sturnira lillium, Platirrhinus nigellus, Vampyressa thyone, Molossus molossus, Artibeus glaucus, Uroderma bilobatum, Sturnira. Sp, Lonchophylla robusta, Carollia castanea y Anoura fistulata* fueron registrados solamente en la estación húmeda, mientras que las especies: *Sturnira bidens, Platyrrhinus nitelinea, Myotis keasi y Eptesicus andinus* fueron específicos de la estación seca. (Figura 2; Tabla 1)

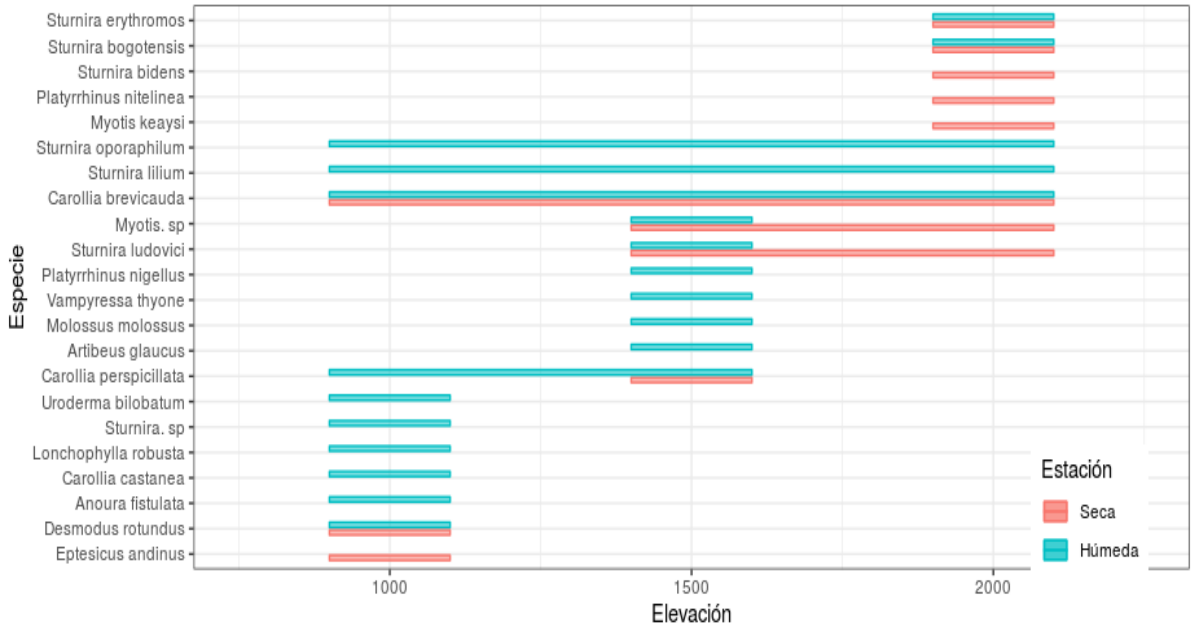


Figura 2. Presencia/ausencia de especies en relación al rango altitudinal y estaciones: Por ejemplo *C. Brevicauda* se encuentra presente en todas las altitudes y en ambas estaciones, mientras que *E. andinus* solamente a los 1000 msnm y en la estación seca.

Tabla 1. Abundancia de especies en relación al rango altitudinal y estaciones.

	Altitud					
	1000 msnm		1500 msnm		2000 msnm	
Especie	Seca	Húmeda	Seca	Húmeda	Seca	Húmeda
Carollia brevicauda	11	18	7	4	2	3
Desmodus rotundus	2	11	0	0	0	0
Eptesicus andinus	1	0	0	0	0	0
Carollia perspicillata	0	4	1	2	0	0
Sturnira oporaphilum	0	3	0	0	0	2
Sturnira. sp	0	3	0	0	0	0
Carollia castanea	0	3	0	0	0	0
Anoura fistulata	0	2	0	0	0	0
Sturnira lilium	0	1	0	1	0	4
Uroderma bilobatum	0	1	0	0	0	0
Lonchophylla robusta	0	1	0	0	0	0
Sturnira ludovici	0	0	4	1	2	0
Myotis. sp	0	0	1	1	1	0
Vampyressa thyone	0	0	0	1	0	0
Platyrrhinus nigellus	0	0	0	1	0	0
Molossus molossus	0	0	0	1	0	0
Artibeus glaucus	0	0	0	1	0	0
Sturnira erythromos	0	0	0	0	4	1
Sturnira bogotensis	0	0	0	0	4	1
Sturnira bidens	0	0	0	0	1	0
Platyrrhinus nitelinea	0	0	0	0	1	0
Myotis keaysi	0	0	0	0	1	0

Se capturó un total de 114 individuos correspondientes a 22 especies y tres familias, con un éxito promedio de captura de 0.38 individuos/hora-red. El análisis de S. chao II nos muestra que el porcentaje de individuos registrados es el % del total presente en la zona. En la estación húmeda de la altitud de 1500 msnm se observa una diferencia significativa entre los valores de Chao y observado, lo que puede significar un esfuerzo de muestreo menor que el de las otras altitudes (Figura 3).

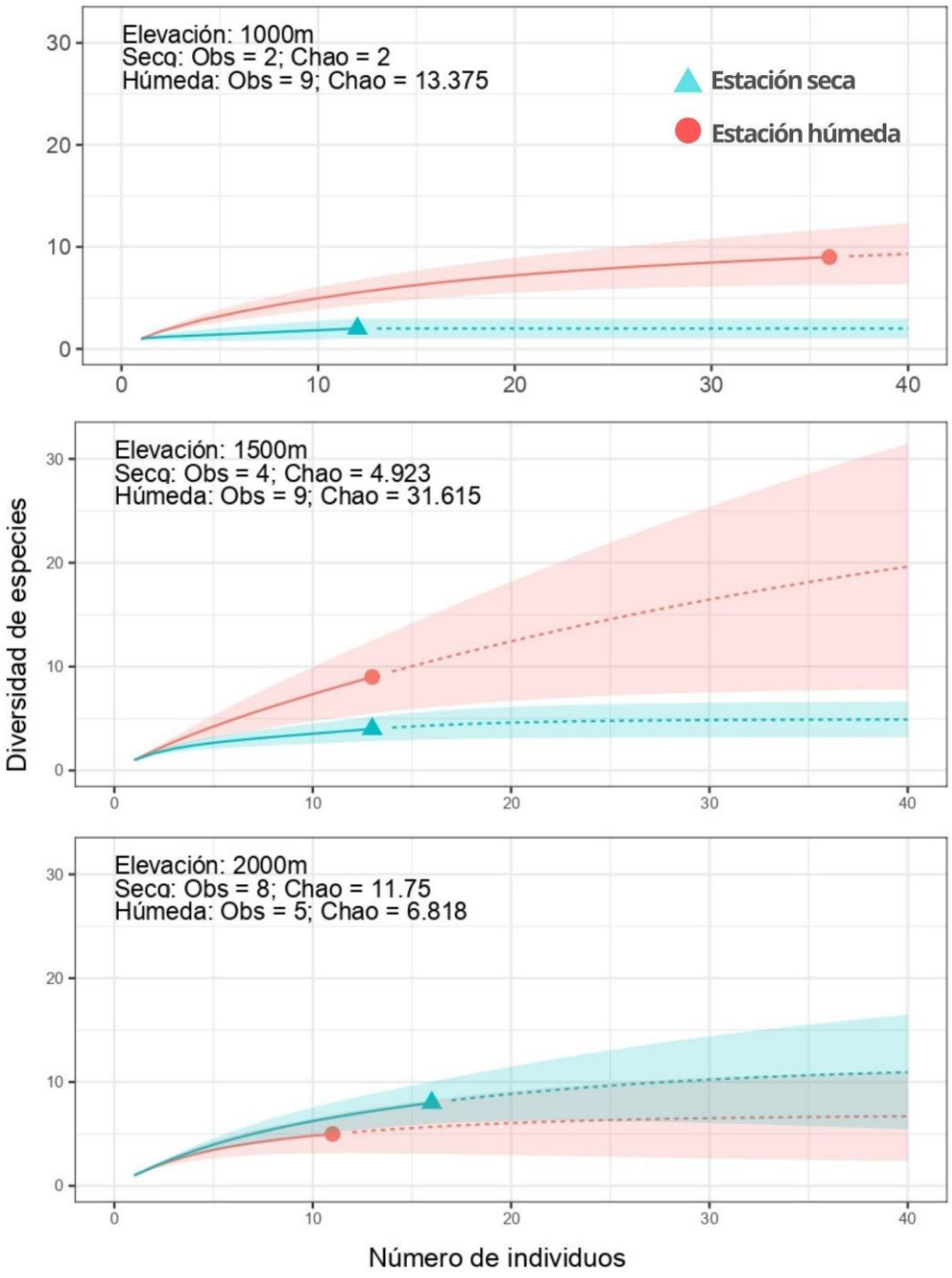


Figura 3. Riqueza y abundancia (Observada y Chao II) en tres altitudes y las dos estaciones.

Los murciélagos frugívoros representaron el 81% de las capturas (n=92), perteneciendo a 15 especies de la familia Phyllostomidae; con una diferencia importante, le siguen los individuos hematófagos con un 11% del total de las capturas (n=13), con una especie de la familia Phyllostomidae, dichos individuos no forman parte de los análisis correspondientes a dinámica de recursos ya que no se levantaron datos en campo de su componente alimentario, sólo de su presencia. Los insectívoros representan el 5% con (n=6) individuos, perteneciendo a tres especies de la familia Vespertilionidae; siendo el de los Nectarívoros/Polinívoros el gremio con menos individuos registrados con dos especies de la familia Phyllostomidae que representan el 3% con tres individuos colectados (Figura 4),

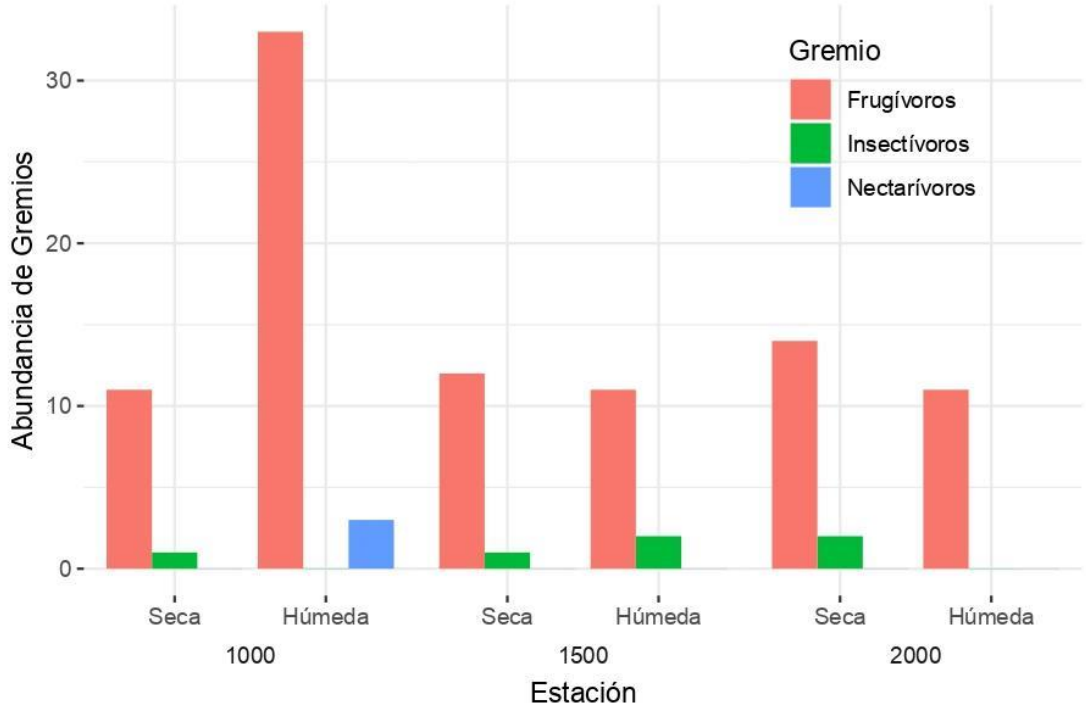


Figura 4. Abundancia de gremios en tres altitudes y las dos estaciones.

6.2. Disponibilidad de recursos:

A lo largo del estudio se registraron un total de 21224 unidades de potencial recurso alimentario disponible en campo para los murciélagos; el 70% fueron flores con (n=14858), seguido por un 26% de frutos (n=5558) y un 4% de insectos voladores (n=808), teniendo variaciones marcadas a lo largo del gradiente altitudinal como entre estaciones (Figura 5).

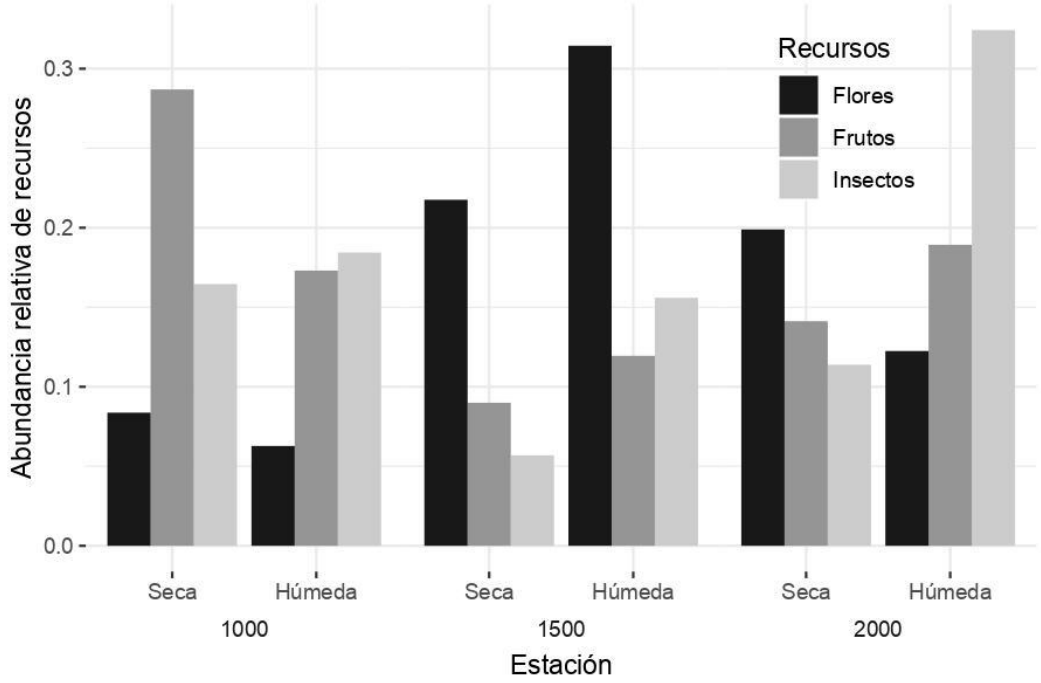


Figura 5. Disponibilidad de recursos en las tres altitudes y dos estaciones. La abundancia relativa está calculada de acuerdo a la frecuencia de cada recurso dividido para el total del mismo en todas las altitudes y todas las estaciones.

6.3. Relación recursos-gremios:

No se encontró una relación significativa entre los recursos registrados y el número de individuos observados en los gremios analizados; abundancia de frugívoros vs abundancia de frutos = ($F_{(1,4)}$ = 6.2e-05, p = 0.99; Ajustado R^2 = 0.00), Abundancia de insectívoros vs Abundancia de insectos ($F_{(1,4)}$ = 2.2, p = 0.21; Ajustado R^2 = 0.19)

Las capturas para el gremio de los nectarívoros fue baja, y su abundancia fue menor en la estación seca. En cuanto a la disponibilidad de flores, se observa que fue mayor en ambas estaciones a los 1500 msnm alcanzando su pico máximo en la estación húmeda, sin embargo, en esta localidad ningún individuo nectarívoro fue capturado. La menor cantidad de flores se encontró a 1000 msnm con una mayor abundancia en la estación seca, única localidad donde se registraron individuos correspondientes a este gremio (Tabla 1; Figura 5).

En referencia al gremio de los frugívoros, la mayor cantidad de frutos se encuentra en el punto de menor altitud, a 1000 msnm en la estación seca y la menor disponibilidad también en la estación seca, pero a los 1500 msnm, en cuanto a la abundancia de frugívoros la mayor cantidad de individuos se observó en la estación húmeda a los 1000 msnm y la menor por igual en las localidades de 1500 y 2000 msnm. El mismo patrón se observa en la estación húmeda (Figura 6).

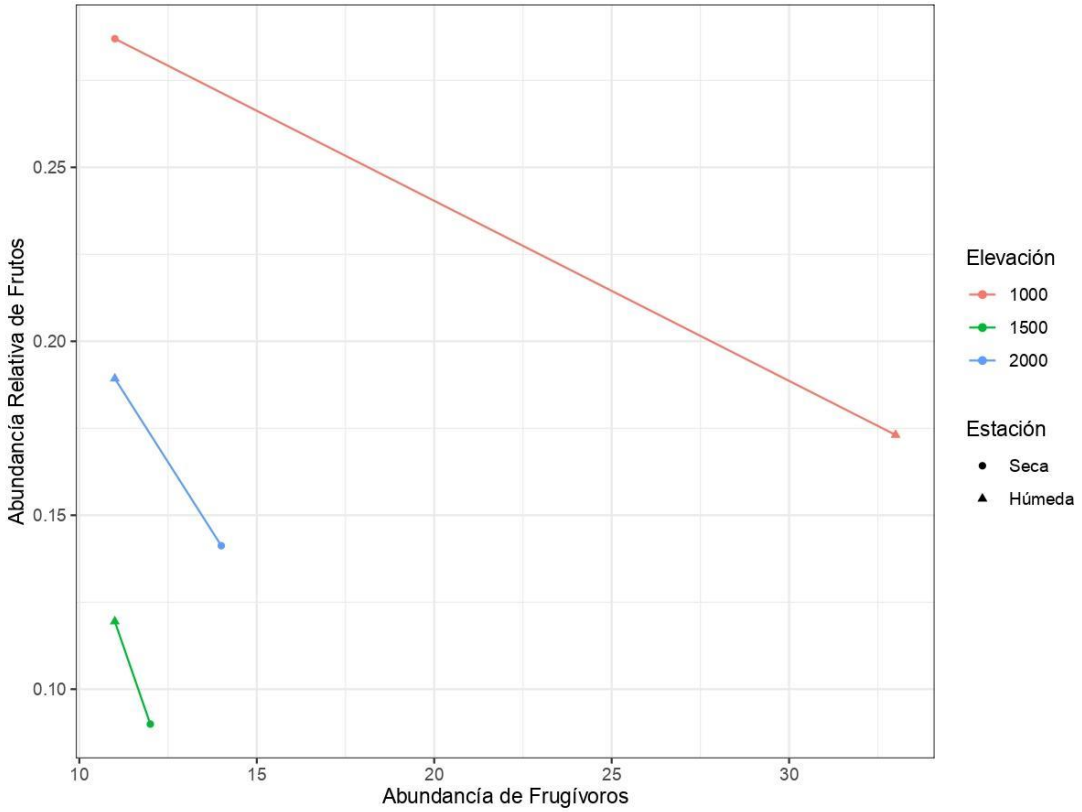


Figura 6. Relación entre la abundancia relativa de frutos y abundancia de frugívoros en tres altitudes y dos estaciones, las líneas unen el mismo sitio en dos estaciones diferentes.

Los datos para los insectívoros sugieren que su abundancia alcanza su punto máximo por igual en la estación seca a los 1500 y 2000 msnm mientras que el registro más bajo se descubre en la estación húmeda a los 1000 msnm (Figura 6) y la mayor disponibilidad de recursos está asociada con la estación seca a los 2000 msnm y la menor en la misma estación a 1500 msnm (Figura 7).

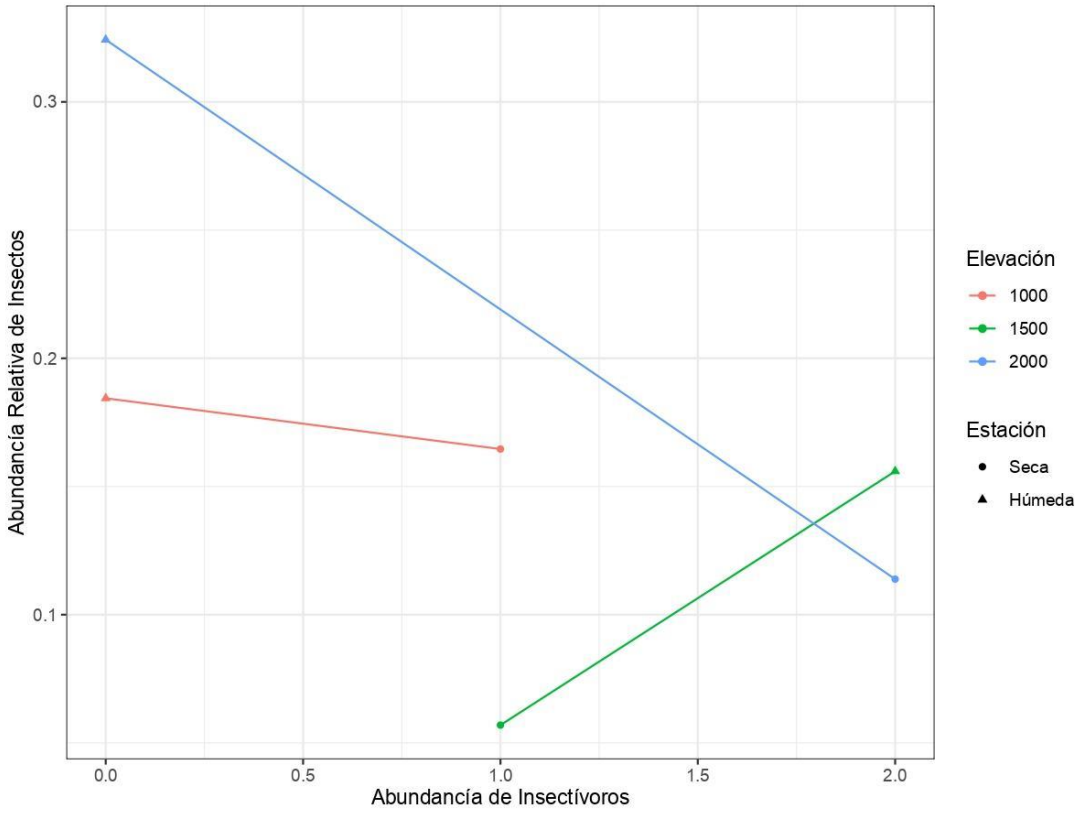


Figura 7. Relación entre la abundancia de Insectos y abundancia de Insectívoros en tres altitudes y dos estaciones, las líneas unen el mismo sitio en dos estaciones diferentes.

7. Discusiones y conclusiones

La estructura de las comunidades de murciélagos presentes en la zona mostró una equidad semejante a otros sistemas tropicales y está compuesta, en mayor parte y con alta superioridad numérica, por individuos del gremio de los frugívoros con un 81% del total de las capturas, fenómeno que se ha manifestado en varios estudios desarrollados en bosques neotropicales (Ríos-Blanco y Pérez-Torres 2015). La diversidad encontrada a lo largo del gradiente altitudinal estudiado no muestra diferencias significativas, la más alta se registró a los 1000 msnm con 11 especies, le siguen los 2000 msnm con 10 especies y por último los 1500 msnm con 9; si bien la diversidad más alta se encuentra a menor altitud, no supera por mas de dos especies a lo encontrado en los otros puntos, sin embargo los resultados de diversidad desde el punto de vista estacional nos muestran una diferencia considerable al tener la estación húmeda siete especies más que la seca lo que podría significar que en este tipo de ecosistema los factores ambientales predominen sobre la altitud en cuanto a diversidad se refiere (Figura 8).

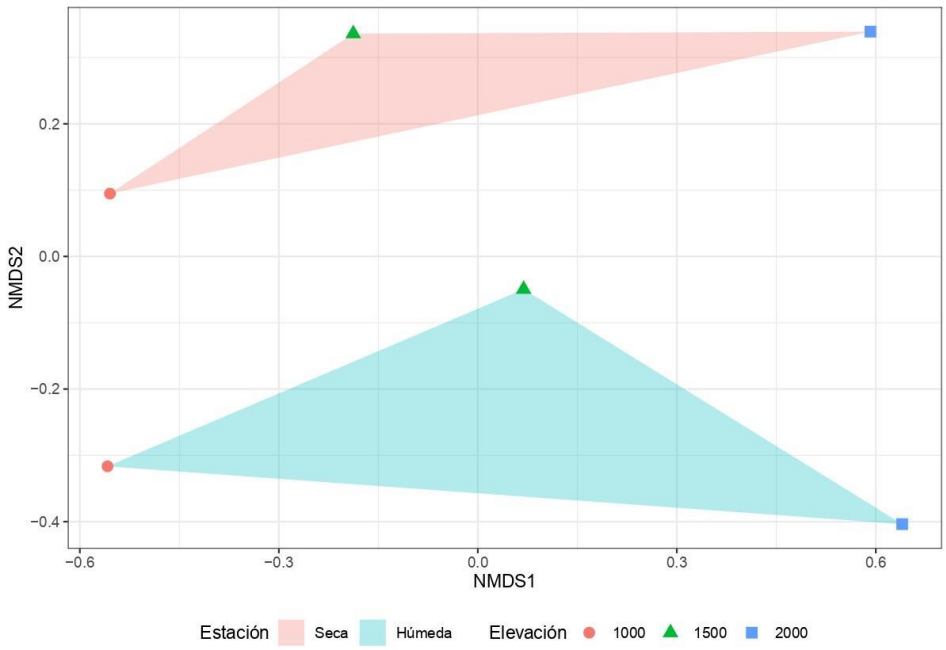


Figura 8. Ordenación no lineal de una matriz de especies por altitud para tres comunidades de murciélagos en dos estaciones: El polígono rojo corresponde a las altitudes en la estación seca y el azul a las mismas altitudes en la estación húmeda.

Si la composición de una comunidad se ve reflejada por la dinámica entre relaciones intra e interespecíficas y su relación con el medio circundante, el resultado del registro de especies de dicha comunidad sería un reflejo de los recursos disponibles y la forma en que estos se reparten entre todos los componentes (Hutchinson 1959). Este enunciado no refleja la realidad de los resultados de este estudio, ya que la mayor cantidad de recursos unitarios encontrados en campo fueron flores, sin embargo, el fin de la metodología aplicada no es la de diferenciar las muestras bajo ninguna categoría de color, tamaño, presencia de quiropterofilia, etc., de ser así, los resultados podrían variar.

7.1. Frugívoros

Los géneros de mayor abundancia *Carollia* y *Sturnira* tienen un dieta amplia y diferenciada que evita solapamiento alimenticio (Schoener 1984, Giannini y Kalko 2004, Da Silva et al. 2008) y han demostrado ser indicadores positivos de abundancia de recursos (Heithaus et al. 1975, Pedro y Taddei 1997). Sin embargo, se sabe que tampoco son estrictamente frugívoros (Heithaus et al. 1975). Se ha demostrado que *Sturnira ludovici* y *Carollia brevicauda* tienen dietas aún más amplias que las de sus congéneres y que su densidad poblacional es un reflejo de la vasta amplitud de recursos disponibles. (Estrada-Villegas et al. 2010)

Murciélagos frugívoros en un bosque sub-andino colombiano, pueden consumir especies vegetales fuera de su dieta cuando las especies que prefieren escasean. (Estrada-Villegas et al. 2010) Se sabe también que los murciélagos del género *Carollia* poseen una dieta más diversificada que los del género *Sturnira* y que poseen más solapamiento de recursos con individuos de otras especies que entre especies de su propio género (Yaxhá et al. 2005, Andrade et al. 2013, Ríos-Blanco y Pérez-Torres 2015), lo que disminuye la competencia inter-genérica. En otro estudio, se muestra que las plantas del género *Piper* son las más consumidas por

individuos del género *Carollia* en un bosque tropical de Panamá (Thies y Kalko 2004) y que la producción de frutos tiene un pico en los meses de Noviembre y Diciembre, escala temporal que coincide con la estación de mayor producción de frutos en este estudio.

Con estos antecedentes se podría entender: 1. La gran superioridad numérica de individuos del Género *Carollia* y *Sturnira* y 2. La ubicuidad espacial y temporal de los individuos del género *Carollia*, fenómenos que son el resultado de tener acceso a más cantidad de recursos que se desarrollen en diferentes temporalidades y altitudes.

7.2. Hematófagos

Los murciélagos hematófagos que se registraron pertenecieron a una sola especie (*Desmodus rotundus*), este es el único gremio que no cuenta con información de disponibilidad de recursos dada la complejidad metodológica y logística para levantar efectivamente estos datos en campo. En este estudio los datos de esta especie se limitan a confirmar su presencia, pero no fueron considerados para el resto de gráficos y análisis correspondientes a disponibilidad de recursos, además su dieta consiste en material sanguíneo de mamíferos (Stefano y Obrowiec 2007), recurso que no se solapa con el de ninguna otra especie que se menciona en este título.

7.3. Insectívoros

Los individuos del gremio de los insectívoros se documentaron con una abundancia general baja y con mayor frecuencia en la localidad de 1500 msnm distribución altitudinal que se suele ver en registros de este gremio en bosques tropicales (Navarro López y León Paniagua 1995). Sin embargo, los métodos convencionales de captura no son efectivos a la hora de monitorear sus poblaciones (Bracamonte 2013), las redes de niebla favorecen la captura de murciélagos que vuelan a la altura del sotobosque, en mayor parte los de la familia Phyllostomidae (Burneo y Tirira 2014), y de forma accidental a los que generalmente circulan en niveles superiores, por esto se deduce que la riqueza efectiva está

subestimada. Existen dos tipos de estrategias de forrajeo en los murciélagos insectívoros, existen los forrajeadores aéreos que localizan y capturan sus presas en el aire y los forrajeadores de follaje que detectan su presa en el follaje o en el suelo (Soriano 2002), en este proyecto se colectaron solamente insectos en vuelo.

Es natural que su presencia y actividad esté positivamente asociada con la estación seca donde las medias de humedad descienden y las de temperatura aumentan (Kraker-Castañeda et al. 2013), condiciones que facilitan su predación en el aire, rigen los patrones de reproducción y determinan la disponibilidad de los recursos que consumen (Happold y Happold 1990, Racey y Entwistle 2000), además la actividad de la mayoría de insectos, sobre todo los del orden Lepidóptera, orden que forman parte esencial en la dieta de insectívoros, alcanza su pico en estaciones secas (Chalup 2003, Hilt et al. 2007) ; dato que podría reflejar la presencia y actividad de los individuos de este gremio en dicha estación.

No se conoce mucho sobre la especificidad de quirópteros insectívoros en general, pero un estudio realizado en un bosque montano argentino (Bracamonte 2013) expone que individuos del género *Myotis* son altamente plásticos y pueden consumir al menos nueve órdenes de artrópodos (Aguirre et al. 2010, Moratelli y Morielle-Versute 2007), aunque prefieren presas del orden Lepidóptera.

7.4. Nectarívoros

Solo se registraron tres individuos del gremio de los Nectarívoros pertenecientes a los géneros *Anoura* y *Lonchophylla*. Existe muy poca información de la dieta y comportamiento de forrajeo para este gremio. En un estudio en un bosque nublado del oeste Ecuatoriano (Muchhala y Jarrín 2002), se encontró que individuos pertenecientes al género *Anoura* fueron registrados con 13 morfotipos diferentes de polen tanto en su tractos digestivos como en su pelaje, lo que indica su alta plasticidad y baja especificidad, además, el 40% de muestras

examinadas contuvieron restos de insectos en su tracto digestivo, lo que podría indicar que al escasear su alimento primario accedan a este recurso alternativo, no se encontró ni una sola semilla, en cambio Gardhowener (1977) si registró fruta como parte de su dieta.

También individuos del género *Glosophaga* pueden alimentarse de frutos e insectos cuando su recurso primario es insuficiente siendo nectarívoros solo parte del año (Flemming et al. 1972, Howell 1974), o el caso de *Phyllostomus discolor y Phyllostomus hastatus* que visitan flores de *Ochroma pyramidale* y aprovechan su néctar, comportamiento atípico a su dieta (Tschapka 2004, Tschapka 2005), fenómeno documentado también por otros autores como Kelm et al. (2008) y Ortega y Alarcón (2008) .

Por otra parte, del género *Lonchophylla* se conoce que su alimento es primordialmente néctar, pero puede complementar su dieta con insectos, fruta y polen (Dávalos 2004). Tschapka (2004), encontró que los individuos de *Lonchophylla robusta* en Costa Rica fueron capturados durante la etapa de mayor desarrollo de biomasa vegetal, que son las estaciones con mayor precipitación. El único individuo de *Lonchophylla robusta* en el presente estudio fue capturado en la estación seca, estación con menor desarrollo vegetal, pudiendo resultar también en una pobre densidad poblacional explicando la baja representación de sus individuos. En este gremio el consumo de insectos podría ser accidental ya que varios insectos frecuentan las flores al mismo tiempo que los murciélagos al forrajear.

7.5. Distribucion espacial y temporal

En cuanto a la distribución altitudinal, uno de los fenómenos más populares en estudios altitudinales de fauna muestra una variación marcada en la riqueza de especies de grupos de fauna ligados a una gradiente altitudinal (Karr y Roth 1971, Heaney et al. 1989, Graham 1990, Patterson et al. 1996) indicando un declive lineal a medida que se acercan a los límites.

Al igual que muchos otros grupos, la riqueza de quirópteros en un rango altitudinal no varía de manera uniforme para todas las categorías funcionales de una zona (Graham 1983, Soriano 2002). En los Andes peruanos, documentan que probablemente los factores más importantes que estén influyendo en este fenómeno sean: variaciones de temperatura, la complejidad ambiental y la disponibilidad de recursos, y que estos pueden actuar en conjunto o de forma independiente. Esto demuestra que independientemente del factor y su influencia en la estructura de las comunidades y gremios, las poblaciones y sus individuos responden a ellos de manera aislada y que no se puede generalizar la distribución altitudinal de un grupo, en este caso, la riqueza responde a variaciones mucho más notorias al contrastarla con el cambo estacional más que con la variación altitudinal.

7.6. Disponibilidad de recursos

En esta investigación se levantaron muestras de todo alimento potencial (flores, frutos e insectos) sin discriminación alguna, con el objetivo de abarcar el total de recursos disponibles en campo. Sin embargo, este aspecto representó una limitante ya que los murciélagos, al abarcar un rango amplio de especificidad y tamaño corporal en relación al alimento (a veces inclusive dentro del mismo género) (Yaxhá et al. 2005), no consumen la totalidad de los recursos presentes; por ejemplo, en el muestrario colectado de insectos voladores, existen especímenes (generalmente del orden Lepidoptera) que casi alcanzan el tamaño de un murciélago insectívoro pequeño, mientras que la media de tamaño de presas consumidas por murciélagos insectívoros grandes no supera los 15 mm. (Bracamonte 2013). Asimismo, es importante recalcar que los recursos documentados no están disponibles solamente para los murciélagos, sino que son consumidos también por otros grupos de fauna que comparten el mismo espacio.

Se debe considerar también que no todas las especies vegetales que conforman una comunidad presentan fases de desarrollo paralelas (Ochoa Gaona et al. 2006) información fenológica de las especies

vegetales podría también arrojar datos que colaboren a entender la diferenciación de las fases de desarrollo de biomasa y contrastarlas con las abundancias de los diferentes gremios de quirópteros y su comportamiento de forrajeo.

7.7. Condiciones meteorológicas

Es importante detallar que al hablar de una estación seca y una húmeda se está haciendo referencia a una estación menos húmeda que otra, si bien existe una variación más o menos marcada, se sabe que los bosques tropicales tienen lluvias casi constantes a lo largo de todo el año (Cubillos 1978, Schuur 2003) lo que hace imposible una estación por completo seca. Sin embargo, al existir flujos variables de temperatura, humedad (Figura 8), entre otros factores, varían también las características de desarrollo de biomasa y la transición de la fenología de la composición florística presente (Opler et al. 1976 ,Hilty 1980, Foster 1982) modificando por lo tanto la relación planta-animal seguido de los comportamientos de forrajeo (Justiniano y Fredericksen 2000).

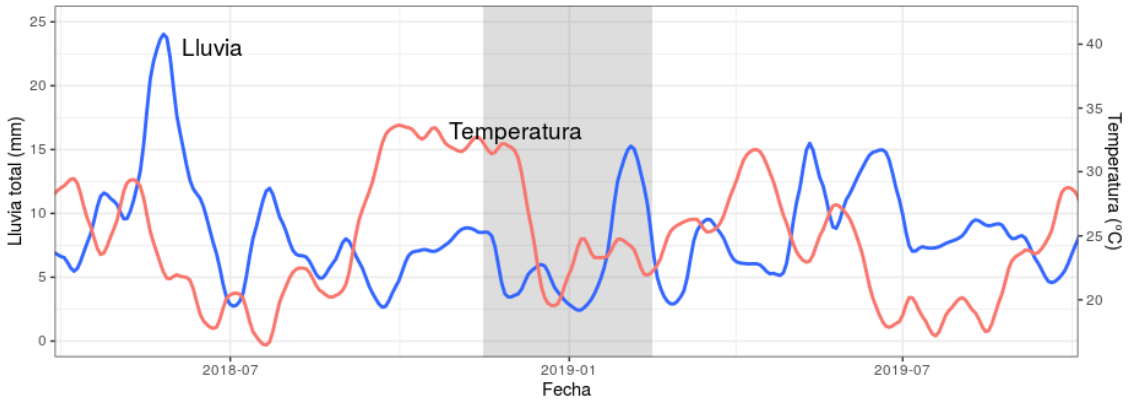


Figura 9. Registro de condiciones meteorológicas (precipitación y temperatura). La zona sombreada comprende la duración del monitoreo.

7.8. Muestreo de murciélagos

El muestreo con menos abundancia y más parcializado según los datos arrojados por el análisis de Chao II, fue el realizado en la repetición 2 en la altitud de los 1500 msnm, debido a que en la estación húmeda, precipitaciones pesadas presentes durante casi toda la noche obligaron a aprovechar los lapsos cortos de ausencia de lluvia para abrir las redes. Cuando la humedad es alta, los murciélagos generalmente evitan salir, ya que volar se hace más difícil por la alta densidad del aire, sumado a que las gotas de lluvia hacen más detectables a las redes de niebla. Las condiciones meteorológicas no se pueden predecir y muchas veces, como en este caso, reducen considerablemente la efectividad de las metodologías comprometiendo los datos de la investigación.

Las listas de murciélagos y sus ensamblajes, a pesar de llevar un buen esfuerzo de muestreo, tienden a prescindir de algunas especies que sí están presentes en la zona de estudio (Estrada-Villegas et al. 2010). A causa de la estratificación vertical que se genera a partir de la arquitectura de la composición vegetal este fenómeno es común en murciélagos neotropicales (Patterson et al. 1996, Kalko y Handley 2001, Sampaio et al. 2003). Aunque generalmente los murciélagos no se limitan a forrajear en un solo estrato de bosque, tienen preferencia por circular a ciertas alturas (Kalko y Handley 2001), en este estudio esto se puede evidenciar en especies del gremio de los insectívoros que son individuos de tránsito de dosel (Tirira 2012).

Al no existir estudios previos en la zona para este Orden, las comparaciones con otros estudios tuvieron que basarse en distribuciones generadas por modelos biogeográficos (Tirira 2017), o con investigaciones realizadas en ecosistemas similares y extrapolar los resultados obtenidos.

8. Consideraciones para proyectos futuros

Los datos de recursos levantados carecieron de datos diferenciados, ya que se optó por implementar una metodología acorde a los tiempos y recursos disponibles, probablemente si dichos datos fueran diferenciados entre categorías tales como: color, tamaño, presencia de quiropterofilia, altura, etc, aporten a la mejor comprensión de su relación con los diferentes gremios de murciélagos.

Existen en la zona géneros de murciélagos que vuelan sobre el dosel de bosque, es por eso que su representación en este estudio fue baja. La implementación de otros instrumentos de registro tales como grabadoras ultrasónicas o redes sobre el dosel podría solventar la escasez de datos de dichos individuos.

Por lo expuesto anteriormente en relación a las precipitaciones, monitorear en noches con la menor humedad posible ayudaría a obtener datos más certeros, pues este fenómeno dificulta el vuelo de los murciélagos y los obliga a permanecer en sus refugios.

9. Conclusiones generales

La información de disponibilidad de recursos generada puede acoplarse a la estructura de quirópteros de la zona, ya que tanto el monitoreo de fauna como el de flora se realizaron simultáneamente en el mismo lugar. Los senderos donde se tendieron las redes de niebla fueron los mismos donde se realizaron los conteos de recursos disponibles, por lo tanto se espera que la composición de murciélagos responda a la disponibilidad de recursos en ese instante.

En cuanto a la composición florística y su relación con la estacionalidad, es variable en los bosques tropicales ya que los picos de mayor producción de biomasa en estos bosques están determinados por la las estaciones y su precipitación (Opler et al. 1976, Hilty 1980, Foster 1982), e incluso las regiones tropicales más húmedas tienen épocas más secas que otras creando una variedad de especies vegetales con fenologías y fisionomías variables. (Peña Becerril. et al 2005)

Tanto las comunidades de murciélagos como los recursos que consumen se ven ampliamente modificados por la altitud y por las estaciones que la zona presenta. Indiscutiblemente, la estructura de quirópteros está dominada por el gremio de los frugívoros los cuales superan en riqueza y densidad a los otros gremios presentes.

En cuanto a los recursos disponibles levantados con la metodología, se concluye que estos no siempre reflejaron una relación directa con las poblaciones de murciélagos y sus gremios.

En lo que se refiere a las metodologías aplicadas para el levantamiento de recursos en campo, se considera que deben modificarse en estudios futuros para poder obtener resultados más específicos.

10. Anexos:

Anexo 1. Total de registros de murciélagos.

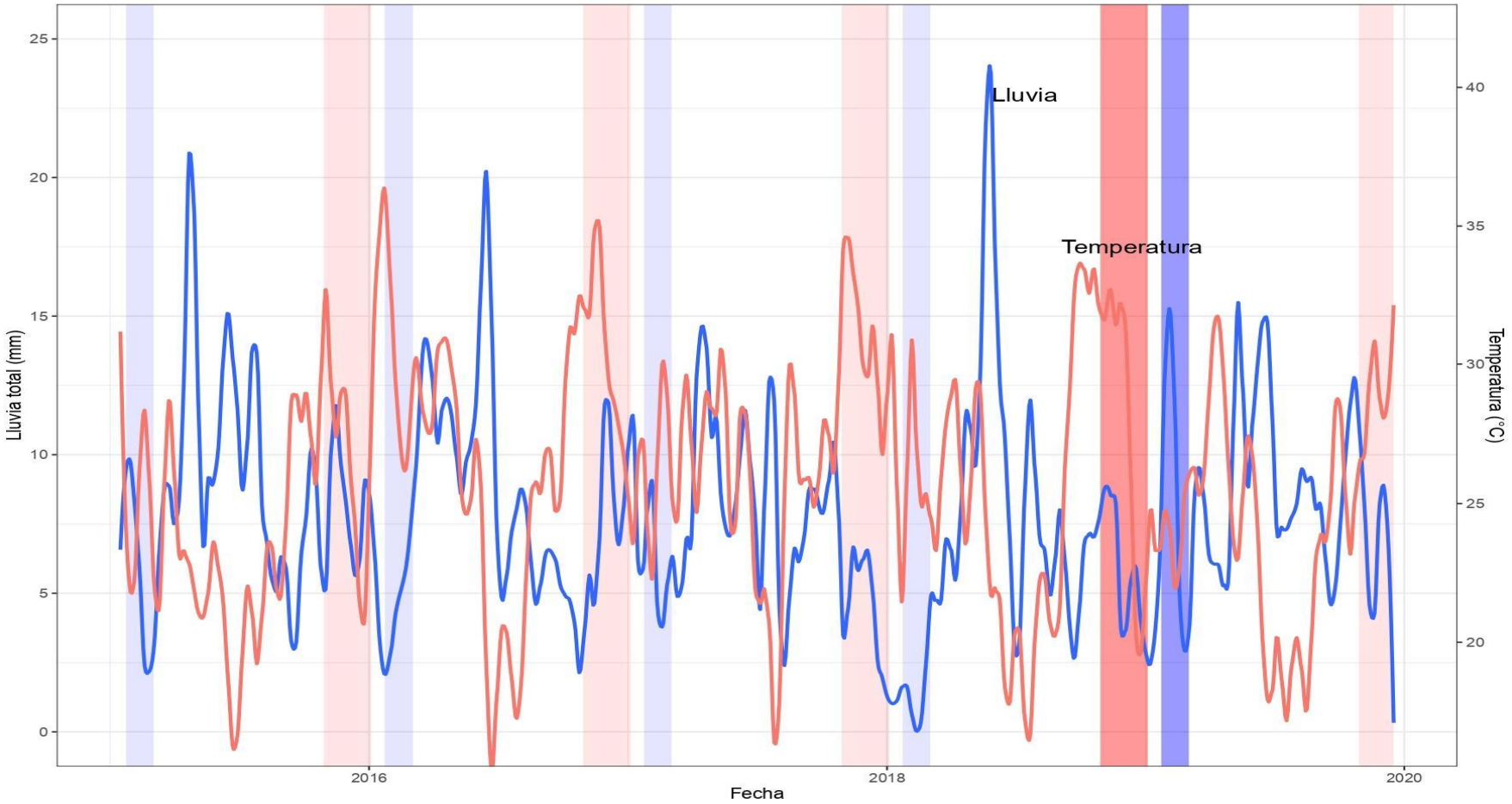
N. campo	Localidad	Repetición	Fecha	Especie	Gremio
001	Molino 1	M1-1	5-nov-18	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
002	Molino 1	M1-1	5-nov-18	*Myotis. sp1*	Insectívoros
003	Molino 1	M1-1	5-nov-18	*Sturnira ludovici*	Frugívoros
004	Molino 1	M1-1	5-nov-18	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
005	Molino 1	M1-1	5-nov-18	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
006	Molino 1	M1-1	5-nov-18	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
007	Molino 1	M1-1	6-nov-18	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
008	Molino 1	M1-1	6-nov-18	*Sturnira ludovici*	Frugívoros
009	Molino 1	M1-1	6-nov-18	*Sturnira ludovici*	Frugívoros
010	Molino 1	M1-1	6-nov-18	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
011	Molino 1	M1-1	6-nov-18	*Sturnira ludovici*	Frugívoros
012	Molino 1	M1-1	6-nov-18	*Carollia perspicillata*	Frugívoros
013	Molino 1	M1-1	6-nov-18	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
014	Sopladora	S-1	21-nov-18	*Eptesicus andinus*	Insectívoros
015	Sopladora	S-1	21-nov-18	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
016	Sopladora	S-1	21-nov-18	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
017	Sopladora	S-1	21-nov-18	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
018	Sopladora	S-1	21-nov-18	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
019	Sopladora	S-1	21-nov-18	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
020	Sopladora	S-1	21-nov-18	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
021	Sopladora	S-1	21-nov-18	*Desmodus rotundus*	Hematófagos
022	Sopladora	S-1	22-nov-18	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
023	Sopladora	S-1	22-nov-18	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
024	Sopladora	S-1	22-nov-18	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
025	Sopladora	S-1	22-nov-18	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
026	Sopladora	S-1	22-nov-18	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
027	Sopladora	S-1	22-nov-18	*Desmodus rotundus*	Hematófagos
028	Molino 2	M2-1	27-dic-18	*Sturnira ludovici*	Frugívoros
029	Molino 2	M2-1	27-dic-18	*Sturnira erythromos*	Frugívoros
030	Molino 2	M2-1	27-dic-18	*Sturnira erythromos*	Frugívoros
031	Molino 2	M2-1	27-dic-18	*Platyrrhinus nitelinea*	Frugívoros
032	Molino 2	M2-1	27-dic-18	*Myotis. sp1*	Insectívoros
033	Molino 2	M2-1	27-dic-18	*Sturnira bogotensis*	Frugívoros
034	Molino 2	M2-1	27-dic-18	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
035	Molino 2	M2-1	27-dic-18	*Sturnira ludovici*	Frugívoros
036	Molino 2	M2-1	27-dic-18	*Sturnira erythromos*	Frugívoros
037	Molino 2	M2-1	27-dic-18	*Sturnira bogotensis*	Frugívoros
038	Molino 2	M2-1	27-dic-18	*Sturnira erythromos*	Frugívoros
039	Molino 2	M2-1	27-dic-18	*Sturnira bogotensis*	Frugívoros
040	Molino 2	M2-1	28-dic-18	*Carollia brevicauda*	Frugívoros

041	Molino 2	M2-1	28-dic-18	*Sturnira bidens*	Frugívoros
042	Molino 2	M2-1	28-dic-18	*Myotis Keaysi*	Insectívoros
043	Molino 2	M2-1	28-dic-18	*Sturnira bogotensis*	Frugívoros
044	Molino 1	M1-2	30-ene-19	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
045	Molino 1	M1-2	30-ene-19	*Platyrrhinus nigellus*	Frugívoros
046	Molino 1	M1-2	30-ene-19	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
047	Molino 1	M1-2	30-ene-19	*Sturnira lilium*	Frugívoros
048	Molino 1	M1-2	30-ene-19	*Artibeus glaucus*	Frugívoros
049	Molino 1	M1-2	30-ene-19	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
050	Molino 1	M1-2	30-ene-19	*Molossus molossus*	Insectívoros
051	Molino 1	M1-2	30-ene-19	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
052	Molino 1	M1-2	30-ene-19	*Vampyressa thyone*	Frugívoros
053	Molino 1	M1-2	30-ene-19	*Sturnira ludovici*	Frugívoros
054	Molino 1	M1-2	31-ene-19	*Carollia perspicillata*	Frugívoros
055	Molino 1	M1-2	31-ene-19	*Carollia perspicillata*	Frugívoros
056	Molino 1	M1-2	31-ene-19	*Myotis. sp1*	Insectívoros
057	Molino 2	M2-2	17-feb-19	*Sturnira lilium*	Frugívoros
058	Molino 2	M2-2	17-feb-19	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
059	Molino 2	M2-2	17-feb-19	*Sturnira lilium*	Frugívoros
060	Molino 2	M2-2	17-feb-19	*Sturnira lilium*	Frugívoros
061	Molino 2	M2-2	17-feb-19	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
062	Molino 2	M2-2	17-feb-19	*Sturnira erythromos*	Frugívoros
063	Molino 2	M2-2	17-feb-19	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
064	Molino 2	M2-2	17-feb-19	*Sturnira lilium*	Frugívoros
065	Molino 2	M2-2	19-feb-19	*Sturnira oporaphilum*	Frugívoros
066	Molino 2	M2-2	19-feb-19	*Sturnira bogotensis*	Frugívoros
067	Molino 2	M2-2	19-feb-19	*Sturnira oporaphilum*	Frugívoros
068	Sopladora	S-2	23-feb-19	*Carollia perspicillata*	Frugívoros
069	Sopladora	S-2	23-feb-19	*Uroderma bilobatum*	Frugívoros
070	Sopladora	S-2	23-feb-19	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
071	Sopladora	S-2	23-feb-19	*Carollia castanea*	Frugívoros
072	Sopladora	S-2	23-feb-19	*Carollia castanea*	Frugívoros
073	Sopladora	S-2	23-feb-19	*Lonchophylla robusta*	Nectarívoros-Polinívoros
074	Sopladora	S-2	23-feb-19	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
075	Sopladora	S-2	23-feb-19	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
076	Sopladora	S-2	23-feb-19	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
077	Sopladora	S-2	23-feb-19	*Sturnira sp*	Frugívoros
078	Sopladora	S-2	23-feb-19	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
079	Sopladora	S-2	23-feb-19	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
080	Sopladora	S-2	23-feb-19	*Sturnira lilium*	Frugívoros
081	Sopladora	S-2	23-feb-19	*Carollia perspicillata*	Frugívoros
082	Sopladora	S-2	23-feb-19	*Sturnira oporaphilum*	Frugívoros
083	Sopladora	S-2	23-feb-19	*Carollia perspicillata*	Frugívoros
084	Sopladora	S-2	23-feb-19	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
085	Sopladora	S-2	23-feb-19	*Carollia brevicauda*	Frugívoros

086	Sopladora	S-2	23-feb-19	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
087	Sopladora	S-2	23-feb-19	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
088	Sopladora	S-2	23-feb-19	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
089	Sopladora	S-2	23-feb-19	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
090	Sopladora	S-2	23-feb-19	*Desmodus rotundus*	Hematófagos
091	Sopladora	S-2	23-feb-19	*Carollia perspicillata*	Frugívoros
092	Sopladora	S-2	24-feb-19	*Sturnira oporaphilum*	Frugívoros
093	Sopladora	S-2	24-feb-19	*Sturnira oporaphilum*	Frugívoros
094	Sopladora	S-2	24-feb-19	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
095	Sopladora	S-2	24-feb-19	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
096	Sopladora	S-2	24-feb-19	*Carollia castanea*	Frugívoros
097	Sopladora	S-2	24-feb-19	*Desmodus rotundus*	Hematófagos
098	Sopladora	S-2	24-feb-19	*Desmodus rotundus*	Hematófagos
099	Sopladora	S-2	24-feb-19	*Desmodus rotundus*	Hematófagos
100	Sopladora	S-2	24-feb-19	*Anoura fistulata*	Nectarívoros-Polinívoros
101	Sopladora	S-2	24-feb-19	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
102	Sopladora	S-2	24-feb-19	*Sturnira sp*	Frugívoros
103	Sopladora	S-2	24-feb-19	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
104	Sopladora	S-2	24-feb-19	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
105	Sopladora	S-2	24-feb-19	*Anoura fistulata*	Nectarívoros-Polinívoros
106	Sopladora	S-2	24-feb-19	*Sturnira sp*	Frugívoros
107	Sopladora	S-2	24-feb-19	*Carollia brevicauda*	Frugívoros
108	Sopladora	S-2	24-feb-19	*Desmodus rotundus*	Hematófagos
109	Sopladora	S-2	24-feb-19	*Desmodus rotundus*	Hematófagos
110	Sopladora	S-2	24-feb-19	*Desmodus rotundus*	Hematófagos
111	Sopladora	S-2	24-feb-19	*Desmodus rotundus*	Hematófagos
112	Sopladora	S-2	24-feb-19	*Desmodus rotundus*	Hematófagos
113	Sopladora	S-2	24-feb-19	*Desmodus rotundus*	Hematófagos
114	Sopladora	S-2	24-feb-19	*Desmodus rotundus*	Hematófagos

Anexo 2. Total de registros de recursos disponibles.

Localidad	Elevación	Repetición	Estación	Flores	Frutos	Insectos
Sopladora	1000	S-1	Seca	1244	1595	133
Sopladora	1000	S-2	Húmeda	933	962	149
Molino 1	1500	M1-1	Seca	3233	500	46
Molino 1	1500	M1-2	Húmeda	4672	664	126
Molino 2	2000	M2-1	Seca	2956	785	92
Molino 2	2000	M2-2	Húmeda	1820	1052	262
				14858	5558	808



Anexo 3. Registro meteorológico histórico (2015-2020).

Anexo 4. Tipo de hábitat.

Anexo 5. Metodología de caracterización morfológica.

Anexo 6. Muestras de recursos alimenticios disponibles.

11.Bibliografía:

Aguirre, L. F., Mamani, C. J., Barboza-Marquez, K., & Mantilla-Meluk, H. (2010). Lista actualizada de los murciélagos de Bolivia Updated list of bats of Bolivia. In *Rev. Bol. Ecol. y Cons. Amb* (Vol. 27).

Andrade, T. Y., Thies, W., Rogeri, P. K., Kalko, E. K. V., & Mello, M. A. R. (2013). Hierarchical fruit selection by Neotropical leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy*, *94*(5), 1094–1101. https://doi.org/10.1644/12-MAMM-A-244.1

Barboza Marquez, K. (2018). *La importancia de los murciélagos y sus servicios ecosistémicos*. http://www.natzone.org/index.php/areas-de-investigacion/diversidad-biologica/item/239-la-importancia-de-los-murcielagos-y-sus-servicios-ecosistemicos.

Barnhart, P. R., & Gillam, E. H. (2014). The Impact of Sampling Method on Maximum Entropy Species Distribution Modeling for Bats. *Acta Chiropterologica*, *16*(1), 241–248. https://doi.org/10.3161/150811014X683435

Barnhart, P. R., & Gillam, E. H. (2014). The impact of sampling method on maximum entropy species distribution modeling for bats. *Acta Chiropterologica*, *16*(1), 241–248. https://doi.org/10.3161/150811014X683435

Bawa, K. S., Kang, H., & Grayum, M. H. (2003). Relationships among time, frequency, and duration of flowering in tropical rain forest trees. *American Journal of Botany*, *90*(6), 877–887. https://doi.org/10.3732/ajb.90.6.877

Blackburn, T. M., & Gaston, K. J. (2006). Spatial patterns in the species richness of birds in the New World. *Ecography*, *19*(4), 369–376. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1996.tb00001.x

Bracamonte, J. C. (2013). Habitos alimeticios de un ensamble de murciélagos insectívoros aéreos de un bosque montano en las Yungas Argentinas. *Chiroptera Neotropical*, *19*(1), 1157–1162.

Bronson, F. H. (1985). Mammalian Reproduction: An Ecological Perspective 1. *Biology of Reproduction*, *32*(1), 1–26. https://doi.org/10.1095/biolreprod32.1.1

Brosset, A., Charles-Dominique, P., Cockle, A., Cosson, J. F., & Masson, D. (1996). Bat communities and deforestation in French Guiana. *Canadian Journal of Zoology*, *74*(11), 1974–1982. https://doi.org/10.1139/z96-224

Burneo, S. F., & Tirira, D. G. (2014). Murciélagos del Ecuador: un análisis de sus patrones de riqueza, distribución y aspectos de conservación. *Therya*, *5*(1), 197–228. https://doi.org/10.12933/therya-14-184

Chalup, A. (2003). Redefinición del género Prochoerodes, con la redescripción de las especies argentinas (Lepidoptera: Geometridae). In *Rev. Soc. Entomol. Argent* (Vol. 62, Issue 4). https://www.researchgate.net/profile/Adriana_Chalup/publication/262736203_Redefinicion_del_genero_Prochoerodes_con_la_redescripcion_de_las_especies_argentinas_Lepidoptera_Geometridae/links/5ce53f9fa6fdccc9ddc4cfc0/Redefinicion-del-genero-Prochoerodes-con-

Charles-Dominique, P., & Cockle, A. (2001). Frugivory and Seed Dispersal by Bats. In F. Bongers, P. Charles-Dominique, P.-M. Forget, & M. Théry (Eds.), *Nouragues: Dynamics and Plant-Animal Interactions in a Neotropical Rainforest* (pp. 207–216). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-015-9821-7_19

Condit Richard, Hubbel Stephen P, & Foster Robin B. (1996). Changes in Tree Species Abundance in a Neotropical Forest: Impact of Climate Change . *JSTOR*, *12*(2), 231–256. https://www.jstor.org/stable/2560095?seq=1

Cornejo-Latorre, C., Rojas-Martínez, A. E., Aguilar-López, M., & Juárez-Castillo, L. G. (2011). Abundancia estacional de los murciélagos herbívoros y disponibilidad de los recursos quiropterófilos en dos tipos de vegetación de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo, México. *Therya*, *2*(2), 169–182. https://doi.org/10.12933/therya-11-38

Croat, T. B. (1975). Phenological Behavior of Habit and Habitat Classes on Barro Colorado Island (Panama Canal Zone). *Biotropica*, *7*(4), 275. https://doi.org/10.2307/2989739

Da Silva, A. G., Gaona, O., & Medellín, R. A. (2008). Diet and trophic structure in a community of fruit-eating bats in Lacandon Forest, México. *Journal of Mammalogy*, *89*(1), 43–49. https://doi.org/10.1644/06-MAMM-A-300.1

Da Silva, A. G., Gaona, O., & Medellín, R. A. (2008). Diet and trophic structure in a community of fruit-eating bats in Lacandon Forest, México. *Journal of Mammalogy*, *89*(1), 43–49. https://doi.org/10.1644/06-MAMM-A-300.1

Darwin Charles. (1862). *Sobre el origen de las especies o las leyes del progreso en los seres organizados - Charles Darwin - Google Libros*. https://books.google.com.ec/books?hl=es&lr=&id=TZIUAAAAQAAJ&oi=fnd&pg=PR5&dq=Darwin+1862+&ots=yTFoi1bg0m&sig=m51yDr3VvfZsPZxrpEK7gAxu3qA&redir_esc=y#v=onepage&q=Darwin 1862&f=false

Dávalos, L. M. (2004). A New Chocoan Species of Lonchophylla (Chiroptera: Phyllostomidae). *American Museum Novitates*, *3426*(3426), 1–14. https://doi.org/10.1206/0003-0082(2004)426<0001:ancsol>2.0.co;2

Durant, K. A., Hall, R. W., Cisneros, L. M., Hyland, R. M., & Willig, M. R. (2013). Reproductive phenologies of phyllostomid bats in Costa Rica. *Journal of Mammalogy*, *94*(6), 1438–1448. https://doi.org/10.1644/13-MAMM-A-103.1

Estrada-Villegas, S., Estrada-Villegas, S., Pérez-Torres, J., & Stevenson, P. R. (2010). Ensamblaje de murciélagos en un bosque subandino colombiano y análisis sobre la dieta de algunas especies. *Mastozoología Neotropical*. https://www.biodiversitylibrary.org/part/113665

FAO. (2015, September 7). La deforestación se ralentiza a nivel mundial, con más bosques mejor gestionados. http://www.fao.org/news/story/es/item/327382/icode/

Federico, P., Hallam, T. G., McCracken, G. F., Purucker, S. T., Grant, W. E., Correa-Sandoval, A. N., Westbrook, J. K., Medellín, R. A., Cleveland, C. J., Sansone, C. G., López, J. D., Betke, M., Moreno-Valdez, A., & Kunz, T. H. (2008). Brazilian free-tailed bats as insect pest regulators in transgenic and conventional cotton crops. *Ecological Applications*, *18*(4), 826–837. https://doi.org/10.1890/07-0556.1

Fenton, M. B., Acharya, L., Audet, D., Hickey, M. B. C., Merriman, C., Obrist, M. K., Syme, D. M., & Adkins, B. (1992). Phyllostomid Bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as Indicators of Habitat Disruption in the Neotropics. *Biotropica*, *24*(3), 440. https://doi.org/10.2307/2388615

Ferreyra-García, D., Saldaña-Vázquez, R. A., & Schondube, J. E. (2018). Climatic seasonality does not affect the phenology of cave bats with an omnivorous diet. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, *89*(2), 488–496. https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.2.2016

Fleming, T. H. (1982). Foraging strategies of plant-visiting bats. *Ecology of Bats*, 287–325. https://doi.org/10.1007/978-1-4613-3421-7_8

Fleming, T. H., & Sosa, V. J. (1994). Effects of Nectarivorous and Frugivorous Mammals on Reproductive Success of Plants. *Journal of Mammalogy*, *75*(4), 845–851. https://doi.org/10.2307/1382466

Fleming, T. H. (1973). Numbers of Mammal Species in North and Central American Forest Communities. *Ecology*, *54*(3), 555–563. https://doi.org/10.2307/1935340

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

FOSTER, & B., R. (1982). The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. *The Ecology of a Tropical Forest-Seasonal Rhythms and Long-Term Changes*, 151–172. https://ci.nii.ac.jp/naid/10024235261

Gardner, A. L. (1977). Feeding habits. In R. J. Baker, J. K. J. Jr., & D. C. Carter (Eds.), *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae. Part II* (pp. 293–350). Texas Tech Press. http://pubs.er.usgs.gov/publication/5210933

Giannini, N. P., & Kalko, E. K. V. (2004). Trophic structure in a large assemblage of phyllostomid bats in Panama. *Oikos*, *105*(2), 209–220. https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12690.x

Gonzales, J. G. (1998). Dispersión de semillas por murciélagos: su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical. *Acta Zoologica Mexicana*, *73*, 57–74. https://doi.org/10.21829/azm.1998.73731727

Graham, G. L. (1983). Changes in Bat Species Diversity along an Elevational Gradient up the Peruvian Andes. *Journal of Mammalogy*, *64*(4), 559–571. https://doi.org/10.2307/1380511

Graham, G. L. (1990). Bats Versus Birds: Comparisons Among Peruvian Volant Vertebrate Faunas Along an Elevational Gradient. *Journal of Biogeography*, *17*(6), 657. https://doi.org/10.2307/2845147

H. Fleming, T. (2005). The relationship between species richness of vertebrate mutualists and their food plants in tropical and subtropical communities differs among hemispheres. *Oikos*, *111*(3), 556–562. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2005.14272.x

Happold, D. C. D., & Happold, M. (1990). Reproductive strategies of bats in Africa. *Journal of Zoology*, *222*(4), 557–583. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1990.tb06014.x

Hawkins, B. A. (2001). Ecology's oldest pattern? *Trends in Ecology & Evolution*, *16*(8), 470. https://doi.org/10.1016/s0169-5347(01)02197-8

Heaney, L. R., Heideman, P. D., Rickart, E. A., Utzurrum, R. B., & Klompen, J. S. H. (1989). Elevational zonation of mammals in the central philippines. *Journal of Tropical Ecology*, *5*(3), 259–280. https://doi.org/10.1017/S0266467400003643

Heithaus, E. R. (1982). Coevolution between bats and plants. *Ecology of Bats*, 327–367. https://doi.org/10.1007/978-1-4613-3421-7_9

Heithaus, E. R., & Fleming, T. H. (1978). Foraging Movements of a Frugivorous Bat, Carollia perspicillata (Phyllostomatidae). *Ecological Monographs*, *48*(2), 127–143. https://doi.org/10.2307/2937296

Heithaus, E. R., Fleming, T. H., & Opler, P. A. (1975). Foraging Patterns and Resource Utilization in Seven Species of Bats in a Seasonal Tropical Forest. *Ecology*, *56*(4), 841–854. https://doi.org/10.2307/1936295

Hilt, N., Brehm, G., & Fiedler, K. (2007). Temporal Dynamics of Rich Moth Ensembles in the Montane Forest Zone in Southern Ecuador. *Biblioteca En Línea de Wiley*, *39*(1), 94–104. https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2006.00219.x

Hilty, S. L. (1980). Flowering and Fruiting Periodicity in a Premontane Rain Forest in Pacific Colombia. *Biotropica*, *12*(4), 292. https://doi.org/10.2307/2387701

Howe, H. F., & Smallwood, J. (1982). Ecology of Seed Dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *13*(1), 201–228. https://doi.org/10.1146/annurev.es.13.110182.001221

Howe, H. F. (1984). Implications of seed dispersal by animals for tropical reserve management. *Biological Conservation*, *30*(3), 261–281. https://doi.org/10.1016/0006-3207(84)90087-9

Howell, D. J. (1974). Bats and pollen: Physiological aspects of the syndrome of chiropterophily. *Comparative Biochemistry and Physiology -- Part A: Physiology*, *48*(2), 263–276. https://doi.org/10.1016/0300-9629(74)90707-5

Hutchinson, G. E., & MacArthur, R. H. (1959). A Theoretical Ecological Model of Size Distributions Among Species of Animals. *The American Naturalist*, *93*(869), 117–125. https://doi.org/10.1086/282063

Hutchinson, G. E., & MacArthur, R. H. (1959). A Theoretical Ecological Model of Size Distributions Among Species of Animals. *The American Naturalist*, *93*(869), 117–125. https://doi.org/10.1086/282063

Janzen, D. H., Miller, G. A., Hackforth-Jones, J., Pond, C. M., Hooper, K., & Janos, D. P. (1976). Two Costa Rican Bat-Generated Seed Shadows of Andira Inermis (Leguminosae). *Ecology*, *57*(5), 1068–1075. https://doi.org/10.2307/1941072

Jones, G., Jacobs, D., Kunz, T., Willig, M., & Racey, P. (2009). the importance of bats as bioindicators. *Endangered Species Research*, *8*(1–2), 93–115. https://doi.org/10.3354/esr00182

Justiniano, M. J., & Fredericksen, T. S. (2000). Phenology of Tree Species in Bolivian Dry Forests. *Biotropica*, *32*(2), 276–281. https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00470.x

Kalko, E. K. V., Estrada Villegas, S., Schmidt, M., Wegmann, M., & Meyer, C. F. J. (2007). Flying high--assessing the use of the aerosphere by bats. *Integrative and Comparative Biology*, *48*(1), 60–73. https://doi.org/10.1093/icb/icn030

Kalko, E. K. V, & Handley, C. O. (2001). Neotropical bats in the canopy: diversity, community structure, and implications for conservation BT - Tropical Forest Canopies: Ecology and Management: Proceedings of ESF Conference, Oxford University, 12–16 December 1998. *Plant Ecology*, 319–333. https://doi.org/10.1007/978-94-017-3606-0_26

Karr, J. R., & Roth, R. R. (1971). Vegetation Structure and Avian Diversity in Several New World Areas. *The American Naturalist*, *105*(945), 423–435. https://doi.org/10.1086/282735

Kelm, D. H., Schaer, J., Ortmann, S., Wibbelt, G., Speakman, J. R., & Voigt, C. C. (2008). Efficiency of facultative frugivory in the nectar-feeding bat Glossophaga commissarisi: The quality of fruits as an alternative food source. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*, *178*(8), 985–996. https://doi.org/10.1007/s00360-008-0287-3

Koopman K. (1970). Zoogegraphy of bats. *Texas Journal of Science*. https://scholar.google.com/scholar?hl=es&as_sdt=0%2C5&q=Koopman+1970+Zoogegraphy+of+bats&btnG=

Kraker-Castañeda, C., Santos-Moreno, A., García-García, A., & L, J. (2013). Mastozoología Neotropical. *Mastozoología Neotropical*, *20*. http://www.sarem.org.ar

Kunz, T. H. (1982). Roosting ecology of bats. *Ecology of Bats*, 1–55. https://doi.org/10.1007/978-1-4613-3421-7_1

Loayza, A., Rios, R., & Larrea-Alcázar, D. (2006). Disponibilidad de recurso y dieta de murciélagos frugívoros en la Estación Biológica Turquini, Bolivia. *Ecología En Bolivia: Revista Del Instituto de Ecología*, *41*(1), 7–23.

Lou, S., & Yurrita, C. L. (2005). Análisis de Nicho Alimentario En La Comunidad de Murciélagos Frugívoros de Yaxhá, Petén, Guatemala. *Acta Zoolgica Mexicana*, *21*, 83–94. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0065-17372005000100003&nrm=iso

MacArthur, R. H. (1969). Patterns of communities in the tropics. *Biological Journal of the Linnean Society*, *1*(1–2), 19–30. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1969.tb01809.x

MAGAP. (2003, May). *Sistemas de Información* . https://www.agricultura.gob.ec/sipa/

Mateo, R. G., Felicísimo, Á. M., & Muñoz, J. (2011, June). Modelos de distribución de especies: Una revisión sintética. *Revista Chilena de Historia Natural*, *84*(2), 217–240. https://doi.org/10.4067/S0716-078X2011000200008

May, R. M., & MacArthur, R. H. (1972). Niche overlap as a function of environmental variability. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *69*(5), 1109–1113. https://doi.org/10.1073/pnas.69.5.1109

McCain, C. M. (2007). Could temperature and water availability drive elevational species richness patterns? A global case study for bats. *Global Ecology and Biogeography*, *16*(1), 1–13. https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2006.00263.x

Mello, M. A. R., Schittini, G. M., Selig, P., & Bergallo, H. G. (2007). Seasonal variation in the diet of the bat Carollia perspicillata (Chiroptera:

Phyllostomidae) in an Atlantic Forest area in southeastern Brazil. *Mammalia*, *68*(1), 49–55. https://doi.org/10.1515/mamm.2004.006

Morrison, D. W. (1980). Foraging and Day-Roosting Dynamics of Canopy Fruit Bats in Panama. *Journal of Mammalogy*, *61*(1), 20–29. https://doi.org/10.2307/1379953

Morrison, D. W. (1980). Foraging and Day-Roosting Dynamics of Canopy Fruit Bats in Panama. *Journal of Mammalogy*, *61*(1), 20–29. https://doi.org/10.2307/1379953

Morrison, D. W. (1978). Foraging Ecology and Energetics of the Frugivorous Bat Artibeus Jamaicensis. *Ecology*, *59*(4), 716–723. https://doi.org/10.2307/1938775

Muchhala, N., & Jarrín-V, P. (2002). Flower Visitation by Bats in Cloud Forests of Western Ecuador1. *BIOTROPICA*, *34*(3), 387. https://doi.org/10.1646/0006-3606(2002)034[0387:fvbbic]2.0.co;2

Nassar, J. M., Ramírez, N., & Linares, O. (1997). Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany*, *84*(7), 918–927. https://doi.org/10.2307/2446282

Navarro López, D., & León Paniagua, L. (1995). Community structure of bats along an altitudinal gradient in tropical eastern mexico . *Revista Mexicana de Mastozoología*, *1*(1), 9. https://doi.org/10.22201/ie.20074484e.1995.1.1.156

Newstrom, L. E., Frankie, G. W., & Baker, H. G. (1994). A New Classification for Plant Phenology Based on Flowering Patterns in Lowland Tropical Rain Forest Trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica*, *26*(2), 141. https://doi.org/10.2307/2388804

Nowak Ronald, & Walker Ernest. (1994). *Los murciélagos del mundo de Walker*. The Johns Hopkins University Press. https://books.google.com.ec/books?hl=es&lr=&id=OmkObkVIJ0EC&oi=fnd&pg=PA1&dq=Nowak+1994+bats&ots=NDZBSrotn1&sig=WcuFoGwRh6U2rQf7dF0vZeZSewg&redir_esc=y#v=onepage&q=Nowak 1994 bats&f=false

Ochoa-Gaona, S., Hernández, I. P., & de Jong, B. H. J. (2008). Reproductive phenology of tree species in the Tenosique tropical forest, Tabasco, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, *56*(2), 657–673. https://doi.org/10.15517/rbt.v56i2.5615

Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., & Wagner, H. (2019). *vegan: Community Ecology Package*. https://cran.r-project.org/package=vegan

Orians, G. H. (1969). On the Evolution of Mating Systems in Birds and Mammals. *The American Naturalist*, *103*(934), 589–603. https://doi.org/10.1086/282628

Ortega, J., & Alarcón-D, I. (2008). Anoura Geoffroyi (Chiroptera: Phyllostomidae). *Mammalian Species*, *818*(818), 1–7. https://doi.org/10.1644/818.1

Ortega, J., & Arita, H. T. (1997). Mimon bennettii. *Mammalian Species*, *3*(549), 1. https://doi.org/10.2307/3504246

Patterson, B. D., Pacheco, V., & Solari, S. (1996). Distributions of bats along an elevational gradient in the Andes of south-eastern Peru. *Journal of Zoology*, *240*(4), 637–658. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1996.tb05313.x

Peña-Becerril, J. C., Monroy-Ata, A., Álvarez-Sánchez, F. J. A., & Orozco-Almanza, M. S. (2005). Uso del efecto de borde de la vegetación para la restauración ecológica del bosque tropical. *Revista Especializada En Ciencias Químico-Biológicas*.

Pianka, E. R. (1966). Latitudinal Gradients in Species Diversity: A Review of Concepts. *The American Naturalist*, *100*(910), 33–46. https://doi.org/10.1086/282398

R Core Team. (2020). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. https://www.r-project.org/

Racey, P. A., & Entwistle, A. C. (2000). Life-history and Reproductive Strategies of Bats. In *Reproductive Biology of Bats* (pp. 363–414). Elsevier. https://doi.org/10.1016/b978-012195670-7/50010-2

Ricardo Moratelli, & Morielle-Versute, E. (2007). Métodos e aplicações da citogenética na taxonomia de morcegos brasileiros Analysis of morphological and morphometric variations in the female reproductive organs of Artibeus lituratus (Phyllostomidae: Chiroptera) during the different phases of their repro. In dos Reis. Nelio R (Ed.), *Morcegos do Brasil* (pp. 197–218). https://www.researchgate.net/publication/265050280

Ríos-Blanco María Cristina, & Pérez-Torres Juan. (2015). Dieta de Las Especies Dominantes Del Ensamblaje de Murciélagos Frugívoros En Un Bosque Seco Tropical (Colombia). *Mastozoología Neotropical*. http://www.sarem.org.ar

Sampaio, E. M., Kalko, E. K. V., Bernard, E., Rodríguez-Herrera, B., & Handley, C. O. (2003). A biodiversity assessment of bats (Chiroptera) in a tropical lowland rainforest of Central Amazonia, including methodological and conservation considerations. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, *38*(1), 17–31. https://doi.org/10.1076/snfe.38.1.17.14035

Schnitzler, H. U., & Kalko, E. K. V. (2001). Echolocation by insect-eating bats. *BioScience*, *51*(7), 557–569. https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0557:EBIEB]2.0.CO;2

Schoener, T. W. (1986). Mechanistic Approaches to Community Ecology: A New Reductionism?'. *American Zoologist*, *26*, 81–106. https://academic.oup.com/icb/article/26/1/81/114045

Schoener, T. W. (1983). Rate of Species Turnover Decreases from Lower to Higher Organisms: A Review of the Data. *Oikos*, *41*(3), 372. https://doi.org/10.2307/3544095

Schuur, E. A. G. (2003). Productivity and global climate revisited: The sensitivity of tropical forest growth to precipitation. *Ecology*, *84*(5), 1165–1170. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[1165:PAGCRT]2.0.CO;2

Soriano, P. J. (2000). Functional structure of bat communities in tropical rainforests and andean cloud forests estructura funcional de las comunidades de murcielagos en selvas humedas tropicales y selvas nubladas andinas. *ecotropicos*, *1*, 1–20.

Stefano, P. A. E., & Obrowiec, D. I. B. (2007). Instituto nacional de pesquisas da amazônia universidade federal do amazonas caracterização molecular da dieta do morcego hematófago desmodus rotundus (mammalia : chiroptera) na amazônia brasileira morcego hematófago desmodus rotundus (mammalia : chiroptera. *Biologia*, 119. https://doi.org/616.89-008.47:616-

Stevens, G. C. (1992). The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *American Naturalist*, *140*(6), 893–911. https://doi.org/10.1086/285447

Stevens, G. C. (1989). The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *American Naturalist*, *133*(2), 240–256. https://doi.org/10.1086/284913

Stoner, K. E., Karla, K. A., Roxana, R. C., & Quesada, M. (2003). Population dynamics, reproduction, and diet of the lesser long-nosed bat (Leptonycteris curasoae) in Jalisco, Mexico: Implications for conservation. *Biodiversity and Conservation*, *12*(2), 357–373. https://doi.org/10.1023/A:1021963819751

Tamsitt, J. R., & Valdivieso, D. (1963). Records and Observations on Colombian Bats. *Journal of Mammalogy*, *44*(2), 168. https://doi.org/10.2307/1377449

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*(2), 362–376. https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12747.x

Tirira, D. G. (2018). Mamíferos del Ecuador*: Lista actualizada de especies Mammals of Ecuador: Versión 2018.1* (Tirira Diego (ed.); Vol. 1). Murciélago blanco. https://doi.org/10.13140/RG.2.2.16053.58080

Tirira, D. G., & Burneo, S. F. (2012). *Libro murcielagos.indd* (D. G. Tirira & S. F. Burneo (eds.)). Murciélago blanco.

Tschapka, M. (2004). Energy density patterns of nectar resources permit coexistence within a guild of Neotropical flower-visiting bats. *Journal of Zoology*, *263*(1), 7–21. https://doi.org/10.1017/S0952836903004734

Tschapka, M. (2005). Reproduction of the Bat Glossophaga commissarisi (Phyllostomidae: Glossophaginae) in the Costa Rican Rain Forest During Frugivorous and Nectarivorous Periods1. *Biotropica*, *37*(3), 409–415. https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.00054.x

Tschapka, M. (2005). Reproduction of the Bat Glossophaga commissarisi (Phyllostomidae: Glossophaginae) in the Costa Rican Rain Forest During Frugivorous and Nectarivorous Periods1. *Biotropica*, *37*(3), 409–415. https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.00054.x

Wallace Alfred Russel. (1878). *Naturaleza tropical y otros ensayos* (1st ed., Vol. 1). R.Clay, sons, and Taylor. https://books.google.com.ec/books?hl=es&lr=&id=09TeahwIfN0C&oi=fnd&pg=PA1&dq=Wallace+1878&ots=RyeMNeVCDU&sig=0ToyIzL5Si63Vaq1eueHjMSUdHM&redir_esc=y#v=onepage&q=Wallace 1878&f=false

Williams-Guillén, K., Perfecto, I., & Vandermeer, J. (2008). Bats limit insects in a neotropical agroforestry system. *Science*, *320*(5872), 70. https://doi.org/10.1126/science.1152944

Willig, M. R., Camilo, G. R., & Noble, S. J. (1993). Dietary Overlap in Frugivorous and Insectivorous Bats from Edaphic Cerrado Habitats of Brazil. *Journal of Mammalogy*, *74*(1), 117–128. https://doi.org/10.2307/1381910

Willig, M. R., & Selcer, K. W. (1989). Bat Species Density Gradients in the New World: A Statistical Assessment. *Journal of Biogeography*, *16*(2), 189. https://doi.org/10.2307/2845093