

# Análisis de dieta y variación temporal de las redes de interacción mutualista de murciélagos frugívoros del nororiente de la amazonia de Colombia

Diet analysis and temporary variation of bat mutualistic networks in the northeast Colombian Amazonia

Jennifer Zilentshjgh Carrillo-Villamizar <sup>1\*</sup>, Juan Sebastián Jiménez-Ramírez <sup>1</sup>, Hugo Fernando López-Arévalo <sup>1,2</sup>

- Recibido: 11/Feb/2020
- Aceptado: 03/Ago/2021
- Publicación en línea: 04/Ago/2021

**Citación:** Carrillo-Villamizar JZ, Jiménez-Ramírez JS, López-Arévalo HF. 2022. Análisis de dieta y variación temporal de las redes de interacción mutualista de murciélagos frugívoros del nororiente de la amazonia de Colombia. *Caldasia* 44(2):394-407. doi: <https://doi.org/10.15446/caldasia.v44n2.84870>

## ABSTRACT

The study of mutualistic networks is fundamental to know which species are related, taking into account dietary analysis, and to evaluate the effect of the disturbances on the species of an ecosystem. To a reserve the knowledge of this phenomenon provides information about the outcomes of its conservation efforts. This work was developed in 2014 and 2017 in the county Playa Güío in San José del Guaviare, Colombia. The Levins' index and the Morisita index were calculated to know the breadth of the niche and the overlapping of diets of the frugivorous bats respectively. Interaction networks were studied by estimating the modularity, robustness and nestedness (NODF). We registered 18 species of fruit bats and 20 species of plants belonging to the families Piperaceae, Urticaceae, Moraceae, Hypericaceae, and Solanaceae. The Levins' index showed that bat species prefer a resource over others, while the Morisita index shows an overlap within nomadic and sedentary bats. The nestedness and robustness of the mutualistic network decreased in 2017 as the number of bat species with few interactions increased, but modularity increased. The county Playa Güío maintains an interaction network with generalist species associated with natural regenerations processes, important for the conservation objectives of the reserve, moreover, the measurements indicate that the interaction network is stable and can persist over time.

**Keywords:** Mutualism, nestedness, modularity, robustness, Neotropics.

<sup>1</sup> Grupo en Conservación y Manejo de Vida Silvestre GCMVS. Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia (Sede Bogotá). Carrera 45 # 26-85 Edificio 425, Bogotá, Colombia.

<sup>2</sup> Profesor Titular Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Carrera 45 # 26-85 Edificio 425, Bogotá, Colombia

\* Autor para correspondencia.



## RESUMEN

El estudio de las redes de interacción mutualista es fundamental porque permite conocer las especies que se relacionan al considerar los análisis de sus dietas y al evaluar el efecto de las perturbaciones de un ecosistema. Para una reserva es importante reconocer estos fenómenos, pues evidencian si los esfuerzos de conservación han sido efectivos. Este trabajo se desarrolló en los años 2014 y 2017 en la vereda Playa Güío del municipio de San José del Guaviare, Colombia. Para conocer la amplitud del nicho y el solapamiento de dietas se calculó el índice de Levins y el índice de Morisita respectivamente. Usando la modularidad, la robustez y el anidamiento (NODF), se analizaron las redes de interacción. Se registraron 18 especies de murciélagos frugívoros y 20 especies de plantas pertenecientes a las familias Piperaceae, Urticaceae, Moraceae, Hypericaceae y Solanaceae. El índice de Levins demostró que las especies de murciélagos prefieren un recurso, mientras que el índice de Morisita evidencia un traslape en las especies frugívoras nómadas y las sedentarias. El anidamiento y la robustez disminuyeron en 2017 ya que aumentó el número de especies, mientras que la modularidad aumentó. La vereda Playa Güío mantiene una red de interacción con especies generalistas asociadas a procesos de regeneración natural importantes para los objetivos de conservación de la reserva, además, las métricas calculadas indican que esta red de interacción mutualista es estable y se puede mantener en el tiempo.

**Palabras clave:** Anidamiento, robustez, modularidad, mutualismo, Neotrópico.

## INTRODUCCIÓN

El estudio de la estructura y función de las comunidades generalmente se ha centrado en el análisis de las interacciones negativas entre especies como depredación, parasitismo y competencia; sin embargo, las interacciones positivas como la facilitación y el mutualismo desempeñan un papel fundamental en la comprensión de los procesos y mecanismos que dan forma a esas comunidades (Hay *et al.* 2004). El mutualismo es una relación interespecífica donde las especies asociadas se benefician al suministrar factores nutricionales, de crecimiento, protección o transporte como en los procesos de dispersión y polinización (Boucher *et al.* 1982, Bronstein 1994), que son de gran importancia en el mantenimiento de la diversidad de una comunidad.

Dentro de los dispersores de semillas más importantes se encuentran los murciélagos de las subfamilias Carollinae y Stenodermatinae por su tendencia a la frugivoría, es decir, al consumo de frutos. Dentro de los murciélagos frugívoros se considera la presencia de dos categorías relacionadas con la fenología de las plantas consumidas; los frugívoros nómadas se alimentan de plantas cuya producción de frutos es masiva y de corta duración; los frugívoros sedenta-

rios son aquellos que consumen plantas con producción continua de frutos durante todo el año (Soriano 2000).

Por otro lado, las plantas dispersadas por murciélagos presentan frutos con síndrome de quiropterocoria, es decir, con características que los atraen (Mello *et al.* 2005). Este fenómeno está ampliamente distribuido en plantas tropicales, entre las cuales las familias comúnmente visitadas por los murciélagos son Moraceae, Piperaceae, Solanaceae, Araceae e Hypericaceae (Calonge-Camargo 2009, Castaño Salazar 2009, Lobova *et al.* 2009, Estrada-Villegas *et al.* 2010, Ríos-Blanco y Pérez-Torres 2015, Suárez-Castro y Montenegro 2015, Aroca *et al.* 2016, Torres-Vásquez *et al.* 2016).

Dada la importancia de este tipo de interacciones, se han desarrollado métodos para su análisis como las redes de interacción, que representan la dinámica de una comunidad y la forma como interactúan las especies de dicha comunidad (Montoya *et al.* 2006, Bascompte 2007). Su estudio permite un mejor entendimiento de las relaciones entre complejidad y estabilidad ecológica (Dunne *et al.* 2002, Jordano *et al.* 2006, Montoya *et al.* 2006, Burgos *et al.* 2007). Así, el número de interacciones por nodo se relaciona con la estabilidad del ecosistema y la complejidad

está relacionada con la heterogeneidad de las interacciones, que se ve reflejada en la presencia de una estructura anidada para el caso de las redes de interacción mutualista (Castaño Salazar 2009).

Dentro de las redes de interacción se destacan las redes mutualistas caracterizadas por presentar una especialización asimétrica denominada “estructura anidada” (Bascompte *et al.* 2003). Esta estructura se genera cuando las especies especialistas interactúan con un subgrupo de especies generalistas y las especies generalistas interactúan entre sí, generando un núcleo denso al que se adhiere toda la comunidad y permite la creación de rutas alternas en respuesta a perturbaciones, disminuyendo la probabilidad de que una especie desaparezca y favoreciendo la persistencia de especies raras en la comunidad. Adicionalmente, este anidamiento aumenta con la complejidad (Bascompte *et al.* 2003).

En Colombia las redes de interacción mutualista entre plantas y animales han sido poco estudiadas; hasta el momento se cuenta con algunos estudios enfocados en interacciones mutualistas en aves frugívoras y polínivas en los Andes (Palacio *et al.* 2016, Ramírez-Burbano *et al.* 2017) y otros más, sobre redes de interacción entre murciélagos frugívoros y nectarívoros y plantas (Obando 2016, Zapata-Mesa *et al.* 2017, Mora-Beltrán y López-Arévalo 2018), en bosques seco y húmedo tropical y bosque premontano en Valle del Cauca.

Sin embargo, se han desarrollado estudios en diferentes regiones y ecosistemas del país sobre análisis de dietas y dispersión de semillas que contienen la información base para la construcción de las redes de interacción mutualista; por ejemplo, se han encontrado frecuentemente interacciones entre murciélagos del género *Carollia* y plantas de los géneros *Piper*, *Ficus* (Ríos-Blanco y Pérez-Torres 2015), *Vismia* y *Cuatresia* (Estrada-Villegas *et al.* 2010). También, se ha visto una alta variabilidad en la dieta de *Artibeus planirostris* Spix, 1823 pues puede consumir especies de *Piper*, *Cecropia*, *Solanum*, *Vismia* y *Ficus* en proporciones similares (Suárez-Castro y Montenegro 2015). Finalmente especies del género *Uroderma* pueden consumir frutos de *Piper*, *Ficus*, *Cecropia* y *Solanum* (Calonge-Camargo 2009, Ríos-Blanco y Pérez-Torres 2015, Suárez-Castro y Montenegro 2015, Torres-Vásquez *et al.* 2016).

La vereda Playa Güío (San José del Guaviare, Departamento del Guaviare, Colombia) se ubica en una zona estratégica, debido a la presencia de elementos de las regiones biogeográficas de la Amazonia, la Orinoquia y la Guayana, que hacen del estudio de su diversidad una oportunidad para avanzar en el conocimiento de la ecología de las especies que ahí habitan. Además, la vereda está compuesta por varias reservas privadas que hacen parte de una iniciativa local de la comunidad como alternativa al uso de cultivos ilícitos, que fueron erradicados definitivamente, abriendo paso a la implementación de actividades ecoturísticas encaminadas a la conservación de los bosques que se han ido regenerando (COOEPLAG 2021). El estudio de la estructura de las redes de interacción brinda información sobre la estabilidad de las interacciones en determinado ecosistema y su resiliencia ante posibles perturbaciones. Esta localidad en específico cuenta con un trabajo preliminar sobre las dietas de los murciélagos frugívoros, sin embargo, en el departamento del Guaviare no se han realizado estudios sobre redes de interacción mutualista entre murciélagos frugívoros y su recurso alimenticio. Por lo anterior, con este estudio se busca describir en la vereda Playa Güío, San José del Guaviare, las dietas y la estructura de las redes de interacción mutualista entre murciélagos frugívoros y plantas, además de hacer una comparación temporal de dichas redes.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

Este estudio se llevó a cabo en las reservas privadas Reserva Puerto Amor, Reserva la Galicia, Reserva Alta Galicia y Reserva Cedritos, localizadas en la vereda Playa Güío, en el municipio de San José del Guaviare, Colombia (Fig. 1). La Reserva Puerto Amor, cuenta con cerca de tres hectáreas, de las cuales el 76 % corresponde a bosque inundable destinado a la conservación y el 24 % restante se emplea en el establecimiento de cultivos e infraestructura para el alojamiento de turistas y propietarios. La Reserva la Galicia posee un área de 50 hectáreas aproximadamente, con un 42 % de vegetación secundaria, un 18 % de bosques de galería naturales con zonas sin alteración antrópica y zonas en proceso de regeneración de alrededor de quince años, y el 40 % restante se puede considerar como un mosaico natural-productivo. Por último, la Reserva Alta Galicia en la cual se encuentra inmersa la Reserva Cedri-

tos, abarca 80 hectáreas aproximadamente, entre las que se encuentra una extensión importante de bosque inundable (46 %) y el 54 % restante es empleado para actividades productivas. Las Reservas están continuas y representan un área total de 133 hectáreas. Estas Reservas por gestión de la Cooperativa Ecoturística Playa Güío (COOEPLAG), actualmente se dedican a prestar servicios ecoturísticos y usos productivos.

El clima de la zona es clasificado por Rudas (2009) según lo propuesto por Thornthwaite (1948) como muy húmedo con déficit de agua en el suelo por uno o dos meses, con precipitaciones promedio mensuales de 200,3 mm, precipitación anual promedio de 2628 mm y una temperatura promedio de 25,7 °C. El régimen de distribución de las lluvias es monomodal, presentándose el máximo entre los meses de abril a noviembre y el mínimo en los meses de diciembre a marzo (IDEAM 2005).

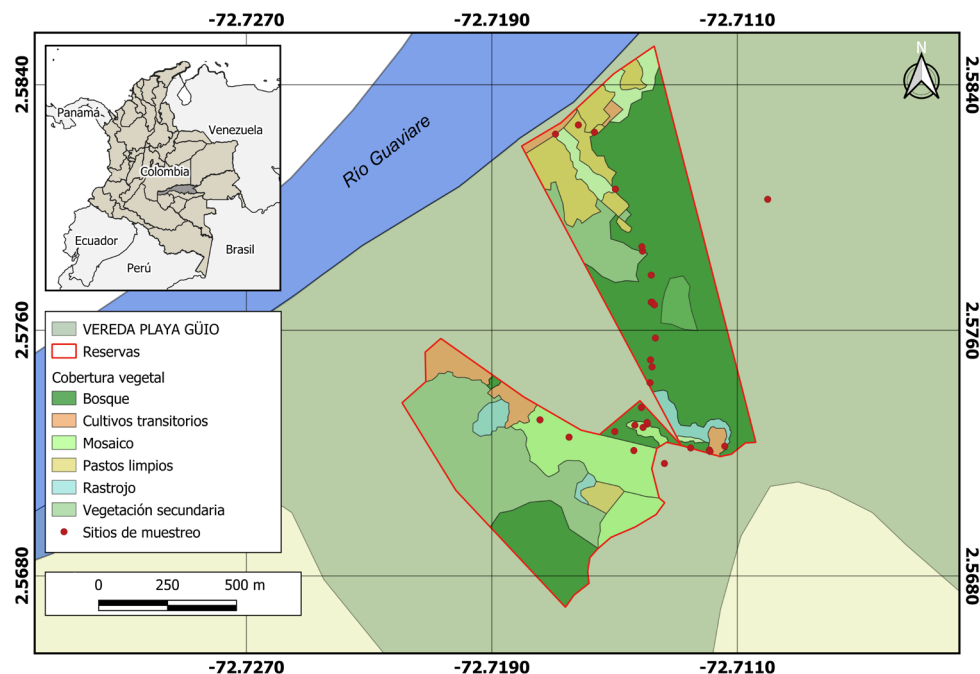
### Muestreo de murciélagos

Para la obtención de los datos se realizaron dos fases de muestreo en épocas diferentes, la primera fase se realizó durante el 2014 abarcando parte de la época seca y el inicio de la época de lluvias, muestreando por cinco días en marzo, cuatro días en abril y cuatro días en mayo para un total de catorce días. La segunda fase de muestreo se realizó durante el 2017 correspondiente a la época de lluvias,

muestreando nueve días en julio y nueve días en septiembre para un total de 18 días. Se instalaron entre tres y cinco redes de niebla, de doce metros de largo por tres metros de alto y con un ojo de malla de 15 mm por noche en los diferentes lugares de las reservas, ubicándolas en sitios de paso potenciales para los murciélagos; las redes se abrieron desde de las 18:00 hrs hasta las 24:00 hrs y se revisaron cada 30 minutos.

Los murciélagos capturados se retiraron de la red rápidamente y se ubicaron en bolsas de tela individuales para la posterior recolección de datos. De cada individuo se registró la hora de captura al momento de ser removidos de la red, sexo, estado reproductivo, la edad de acuerdo con la osificación de las falanges de los dedos (Mitchell-Jones y McLeish 2004, Kunz y Parsons 2009) y una identificación preliminar de la especie usando guías y claves taxonómicas (ver abajo). Adicionalmente, cada individuo se marcó en el dorso utilizando esmalte de uñas, un método de corta duración que no representa daños a largo plazo para el individuo (Mitchell-Jones y McLeish 2004, Kunz y Parsons 2009), y se liberó en el sitio de captura.

Se hizo una colección de referencia, recolectando un ejemplar por especie y aquellos que se consideren necesarios para su identificación en el laboratorio, a estos individuos se les tomaron todas las medidas estándar para murciéla-



**Figura 1.** Mapa del área de estudio, donde se señalan los puntos de muestreo y las coberturas vegetales de la Reserva Playa Güío, municipio de San José del Guaviare, Guaviare, Colombia.

gos a saber: longitud total (LT), longitud de la cola (LC) longitud de la oreja (LO), longitud de la pata (LP), longitud del antebrazo (LA) y peso; estos ejemplares están depositados en la colección de mamíferos “Alberto Cadena García” en el Instituto de Ciencias de la Universidad Nacional de Colombia.

La identificación de las especies capturadas se realizó siguiendo las claves propuestas por Wilson y Reeder (2005), Gardner (2008) y Díaz *et al.* (2011). Para el género *Platyrrhinus* se utilizaron las claves propuestas por Velazco *et al.* (2010). Adicionalmente, el material recolectado se comparó con ejemplares de referencia de la Colección de Mamíferos “Alberto Cadena García”.

### Análisis de datos

Se calculó el esfuerzo de muestreo (Horas\*Red) y el éxito de captura (# Individuos/Esfuerzo de muestreo) para cada salida y en total, y se construyó una curva de acumulación de especies con la información obtenida en 2014 y 2017, usando el programa EstimateS (Colwell 2013), con el fin de conocer si el muestreo representaba adecuadamente la composición de la comunidad en el área. Se utilizaron los estimadores no paramétricos Jackknife de primer y segundo orden debido a que son más exactos y tienen en cuenta el número de especies en una unidad de muestreo (Moreno 2011).

### Análisis de dietas

Cada murciélago se dejó en la bolsa de tela entre una y tres horas para que defecara, se tomaron las muestras fecales de dichas bolsas y se depositaron en tubos Eppendorf con etanol al 70 % para posterior identificación y conteo de semillas en el laboratorio. Las muestras fecales se limpiaron mediante lavados con etanol al 70 % y se dejaron secar a temperatura ambiente por una noche.

Para la identificación de las semillas de los géneros de *Cecropia* se siguió la clave propuesta por Linares y Moreno-Mosquera (2010); las demás especies se identificaron con una colección de referencia de plantas y semillas realizada en el sitio de estudio y con la información disponible en la Carpoteca del Herbario Nacional Colombiano, del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia. Adicionalmente, de cada murciélago recolectado se preservó el contenido estomacal con el fin de contar con la mayor cantidad de semillas posible.

Teniendo en cuenta que los datos de la comunidad estudiada representan el uso de un recurso, se analizaron también índices de amplitud y traslape de nicho. Para conocer la amplitud de nicho de cada especie se calculó el índice de Levins Estandarizado (Krebs 2013), cuyos valores van de cero a uno, donde cero indica que la población usa solo un recurso y uno que la población utiliza los diferentes recursos en igual proporción. Se calculó por medio de la siguiente ecuación:

$$BA = \frac{B-1}{n-1}$$

Donde, BA: Índice de Levins estandarizado,

B: Amplitud de nicho trófico  $B = 1 / \sum p_j^2$

n: Número de ítems presa

$p_j^2$ : Frecuencia de cada ítem en la dieta de los individuos muestreados

El porcentaje de solapamiento entre las dietas de las diferentes especies de murciélagos se calculó mediante el Índice de Morisita, cuyos valores van de cero a uno, donde cero es la ausencia de traslape y uno indica un traslape completo entre las dietas de las especies. Valores mayores a 0,6 son indicadores de un traslape significativo mientras que los menores a 0,3 son valores no significativos (Krebs 2013):

$$CH = \frac{2 \sum p_{ij} p_{ik}}{\sum p_{ij}^2 + \sum p_{ik}^2}$$

CH: Índice de Morisita

$p_{ij}$ : Proporción del recurso i del total de recursos utilizados por la especie j

$p_{ik}$ : Proporción del recurso i del total de recursos utilizados por la especie k

### Análisis de redes tróficas

Se elaboraron las matrices y redes en las que se evidencia la interacción del murciélago y su respectivo recurso alimenticio para 2014 y 2017, y en total de los dos años. Se estimó el tamaño de la red, es decir, el número de especies en la red en determinado momento, la modularidad donde va-

lores de 1,0 indican una modularidad completa, mientras que valores de 0,0 indican que la red no es modular, para su cálculo se utilizó el programa MODULAR (Marquitti et al. 2014); la robustez se estimó para evaluar el efecto de la extracción aleatoria de especies de cualquiera de los grupos, valores de 1,0 indican un grado de robustez alto, mientras que valores de 0,0 indican robustez baja donde el sistema colapsa al eliminar pocas especies (Burgos et al. 2007); finalmente se calculó el algoritmo de anidamiento NODF propuesto por Almeida-Neto et al. (2008), con el fin de observar el grado de acoplamiento y estabilidad de la red; este algoritmo varía de cero a 100, siendo cero cuando la red no está anidada y 100 cuando está completamente anidada. Estos últimos dos estimadores se calcularon utilizando el paquete Bipartite 2.02 (Dormann et al. 2008) del programa estadístico R en la plataforma RStudio (RStudio Team c2020) A partir de ello, se realizaron las comparaciones correspondientes a cada año.

## RESULTADOS

Se capturaron en total 485 individuos (185 en 2014 y 300 en 2017) pertenecientes a las familias Phyllostomidae, Vespertilionidae y Emballonuridae, y a 34 especies de las cuales 18 son frugívoras. La familia mejor representada es Phyllostomidae con 25 de las 34 especies, seguida de Emballonuridae con tres especies y Vespertilionidae con una especie (Anexo 1, material suplementario).

Se obtuvo un alto porcentaje de especies frugívoras (52,94 %). Se encontraron, aunque en menor medida, murciéla-

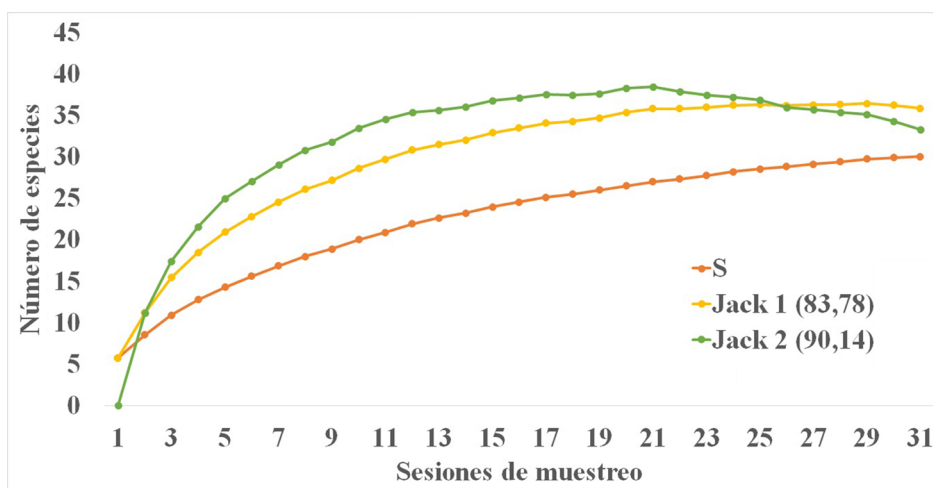
gos insectívoros (29,41 %), omnívoros (8,82 %), hematófagos (2,94 %), melívoros o nectarívoros (2,94 %) y carnívoros (2,94 %) (Anexo 1, material suplementario).

La curva de acumulación de especies proyecta un mayor número de especies para la zona (Fig. 2); pero la representatividad del muestreo estuvo entre 83,78 % según Jackknife 1 y 90,14 % de acuerdo con Jackknife 2 del total de especies estimado.

### Análisis de dietas

Las familias de plantas típicamente consumidas por los murciélagos durante este muestreo fueron Piperaceae, Moraceae, Urticaceae, Hypericaceae, Solanaceae y muestras que no pudieron asignarse a una familia específica (Anexo 2, material suplementario). De estas familias se reconocieron 24 especies de las cuales se identificaron a nivel de especie *Cecropia membranacea* Trécul, *Vismia baccifera* (L.) Triana & Planch, *Vismia guianensis* (Aubl.) Pers., *Piper peltatum* L. y *Solanum jamaicense* Mil, y a nivel de género *Piper* (ocho morfotipos), *Ficus* (seis morfotipos), *Solanum* (dos morfotipos), *Cecropia* (un morfotipo) y un morfotipo no identificado.

En cuanto a la amplitud de nicho de Levins (Tabla 1) los mayores valores se encuentran en las especies *Carollia castanea* (0,2671), *A. planirostris* (0,1840), *Platyrrhinus brachycephalus* (0,1739) y *C. perspicillata* (0,1440), indicando que sus dietas tienden a ser generalistas pues consumen frutos de varias especies, sin embargo, el valor no se encuentra muy alejado del cero pues se alimentan de uno de los recursos en mayor proporción.



**Figura 2.** Curva de acumulación de especies de los murciélagos capturados en los dos periodos de muestreo 2014 y 2017, en Playa Güío, San José del Guaviare. Las líneas amarilla y verde representan los valores estimados por Jackknife 1 y 2 respectivamente, cuya representatividad se encuentra en paréntesis. La línea naranja representa los valores obtenidos durante los muestreos realizados.

El mayor valor del índice de Morisita se presenta en especies de frugívoros sedentarios donde se encuentran los géneros *Carollia*, *Sturnira*, *Phyllostomus* y *Glossophaga*, y entre los géneros *Artibeus*, *Platyrrhinus* y *Uroderma* que se encuentran dentro de los frugívoros nómadas, para los dos casos, los valores son mayores a 0,6 lo que indica un traslape significativo y en el caso de *Sturnira* con *Glossophaga* (sedentarios) y *Artibeus* con *Uroderma* (nómadas), el traslape es completo (Tabla 2).

### Análisis de redes tróficas

Durante la temporada seca en 2014 se encontró que la red está constituida por cinco especies de murciélagos que se alimentan de seis especies de plantas. En la temporada de lluvias, se adicionan a la red once especies de murciélagos y catorce especies de plantas (Fig. 3). Para ambas temporadas los frutos pertenecientes a los géneros *Piper* y *Vismia* estuvieron entre los más consumidos por los murciélagos,

**Tabla 1.** Valores de amplitud de nicho de Levins (B) y Levins estandarizado (BA) para las especies de murciélagos en la comunidad de la vereda Playa Güío.

Especie	Número de recursos utilizados	B	BA
<i>Carollia perspicillata</i> Linnaeus, 1758	17	4,3118	0,1440
<i>Artibeus planirostris</i> Spix, 1823	11	5,2326	0,1840
<i>Carollia castanea</i> H. Allen, 1890	8	7,1429	0,2671
<i>Platyrrhinus brachycephalus</i> Roux y Carter, 1972	5	5,0	0,1739
<i>Carollia brevicauda</i> Schinz, 1821	5	3,1887	0,0952
<i>Artibeus lituratus</i> Olfers 1818	3	2,1333	0,0493
<i>Phyllostomus hastatus</i> Pallas, 1767	2	1,6575	0,0286
<i>Phyllostomus discolor</i> Wagner, 1843	2	1,6	0,0261
<i>Glossophaga soricina</i> Pallas, 1766	1	1	0
<i>Sturnira tildae</i> de la Torre, 1959	1	1	0
<i>Platyrrhinus infuscus</i> Peters, 1880	1	1	0
<i>Uroderma bilobatum</i> Peters, 1866	1	1	0
<i>Phyllostomus elongatus</i> E.Geoffroy, 1810	1	1	0
<i>Artibeus obscurus</i> Schinz, 1821	1	1	0
<i>Sturnira</i> sp	1	1	0
<i>Platyrrhinus helleri</i> Peters, 1866	2	2,0	0,0435
Total	24 recursos	-	-

**Tabla 2.** Valores de traslape de nicho del índice de Morisita simplificado (CH) para las especies de murciélagos en la comunidad de la vereda Playa Güío. Las abreviaciones corresponden a los nombres de las especies Car\_per (*Carollia perspicillata*), Art\_pla (*Artibeus planirostris*), Car\_cas (*Carollia castanea*), Pla\_bra (*Platyrrhinus brachycephalus*), Car\_bre (*Carollia brevicauda*), Art\_lit (*Artibeus lituratus*), Phy\_has (*Phyllostomus hastatus*), Phy\_dis (*Phyllostomus discolor*), Glo\_sor (*Glossophaga soricina*), Stu\_til (*Sturnira tildae*), Pla\_inf (*Platyrrhinus infuscus*), Uro\_bil (*Uroderma bilobatum*), Phy\_elo (*Phyllostomus elongatus*), Art\_obs (*Artibeus obscurus*), Stu\_sp (*Sturnira* sp) y Pla\_hell (*Platyrrhinus helleri*).

Especie	Car_per	Art_pla	Car_cas	Pla_bra	Car_bre	Art_lit	Phy_has	Phy_dis	Glo_sor	Stu_til	Pla_inf	Uro_bil	Phy_elo	Art_obs	Stu_sp	Pla_hell
Car_per		0,3265	0,5803	0,2798	<b>0,9089</b>	0,2516	0,4918	0,4659	<b>0,6307</b>	<b>0,6307</b>	0,2219	0	0,2219	0	<b>0,6307</b>	0,5111
Art_pla			0,2819	0,3068	0,1118	<b>0,8083</b>	<b>0,6332</b>	<b>0,6331</b>	0,0560	0,0560	0,5597	0,3918	0,5597	0,3918	0,0560	0,5305
Car_cas				0,3529	<b>0,6105</b>	0,2053	0,2691	0,2614	0,1754	0,1754	0,1754	0	0,1754	0	0,1754	0,4688
Pla_bra					0,3594	0,2243	0	0	0	0	0	0,3333	0	0,3333	0	0,2857
Car_bre						0	0,2288	0,2049	0,5856	0,5856	0	0	0	0	0,5856	0,4727
Art_lit							<b>0,8480</b>	<b>0,8571</b>	0	0	<b>0,8511</b>	0,3404	<b>0,8511</b>	0,3404	0	<b>0,6452</b>
Phy_has								<b>0,9992</b>	0,3402	0,3402	<b>0,9072</b>	0	<b>0,9072</b>	0	0,3402	<b>0,6592</b>
Phy_dis									<b>0,3077</b>	<b>0,3077</b>	<b>0,9231</b>	0	<b>0,9231</b>	0	<b>0,3077</b>	<b>0,6667</b>
Glo_sor										<b>1</b>	0	0	0	0	<b>1</b>	0
Stu_til												<b>0</b>	0	0	<b>1</b>	0
Pla_inf													<b>0</b>	<b>1</b>	0	<b>0,6667</b>
Uro_bil														<b>0</b>	<b>1</b>	0
Phy_elo															<b>0</b>	<b>0,6667</b>
Art_obs																<b>0</b>
Stu_sp																<b>0</b>
Pla_hell																

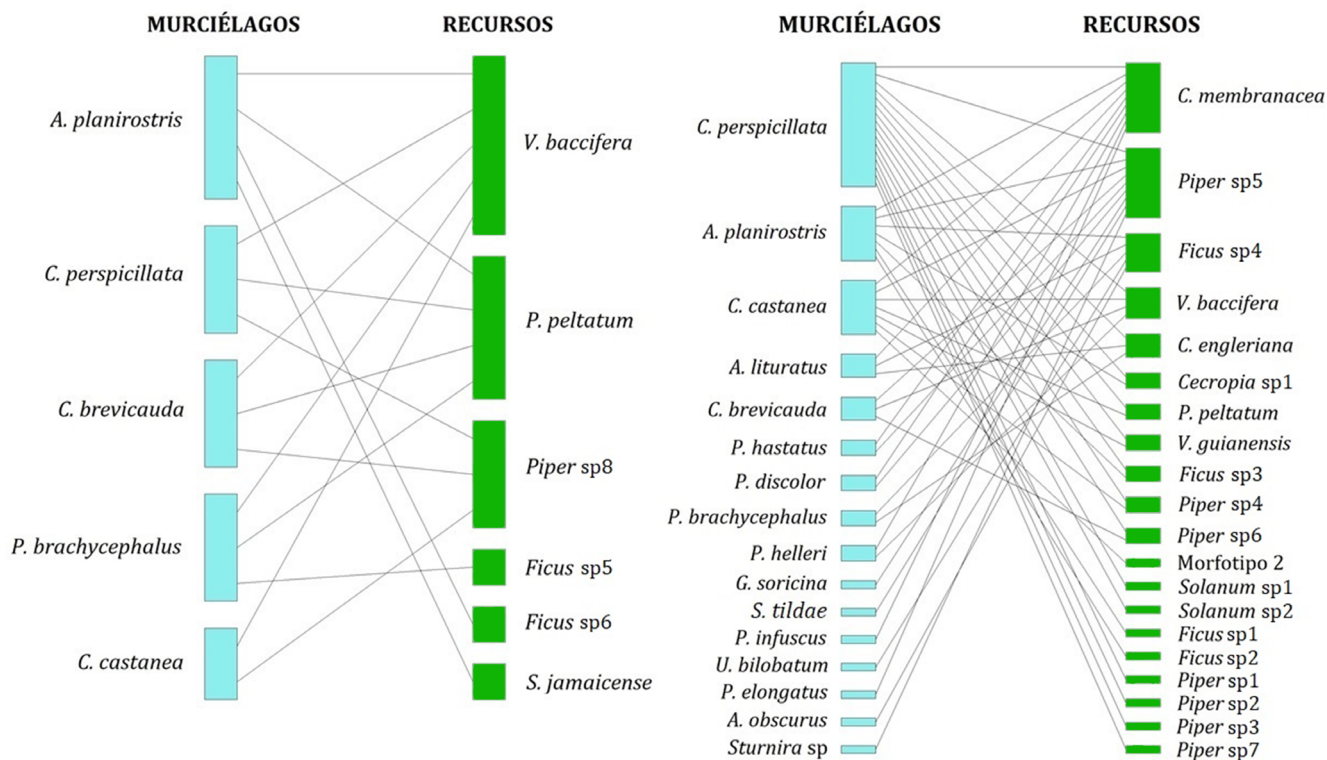
especialmente por las especies *Carollia perspicillata* y *Artibeus planirostris* (Figs. 3 y 4).

La red de interacción gráfica de los datos registrados en 2014 da como resultado seis especies de plantas utilizadas por cinco especies de murciélagos para un tamaño total de once especies. Entre las primeras, la más consumida por los murciélagos es *V. baccifera* con cinco conexiones, seguida de dos especies del género *Piper* con cuatro y tres conexiones respectivamente (Fig. 3); en cuanto a los mur-

ciélagos, *A. planirostris* es la especie que consume más recursos (cuatro). La modularidad fue de 0,28, la robustez fue de 0,68 y el anidamiento fue 54,67, este valor indica que la red se encuentra bien anidada.

Por otra parte, la red de interacción del muestreo en 2017 muestra 20 especies de plantas que son consumidas por 16 especies de murciélagos, en total el tamaño de esta red fue de 36 especies. De las plantas más consumidas por los murciélagos se destacan *C. membranacea* con nueve





**Figura 3.** Redes de interacción mutualista entre murciélagos frugívoros y su recurso alimenticio, para los periodos 2014 (izquierda) y 2017 (derecha), en la vereda Playa Güío, San José del Guaviare.

conexiones, *Piper sp5* con nueve conexiones, *Ficus sp4* con cinco conexiones y finalmente *Vismia baccifera* y *Cecropia engleriana* con cuatro y tres conexiones respectivamente (Fig. 3). En cuanto a los murciélagos, *Carollia perspicillata* se alimenta de la mayor cantidad de recursos (16 especies de plantas), seguida de *Artibeus planirostris* y *Carollia castanea* que utilizan siete recursos cada una. Para esta red de interacción, se destaca la importancia de *C. perspicillata* al representar la mayor cantidad de conexiones de la comunidad de murciélagos y *Cecropia membranacea* por ser consumida por la mayor cantidad de murciélagos. En cuanto a las medidas calculadas; la modularidad y la robustez fueron de 0,41 y 0,65, respectivamente; el anidamiento corresponde a 50,71, menor que el valor alcanzado por la red de 2014; este valor indica que la red tiene una estructura anidada.

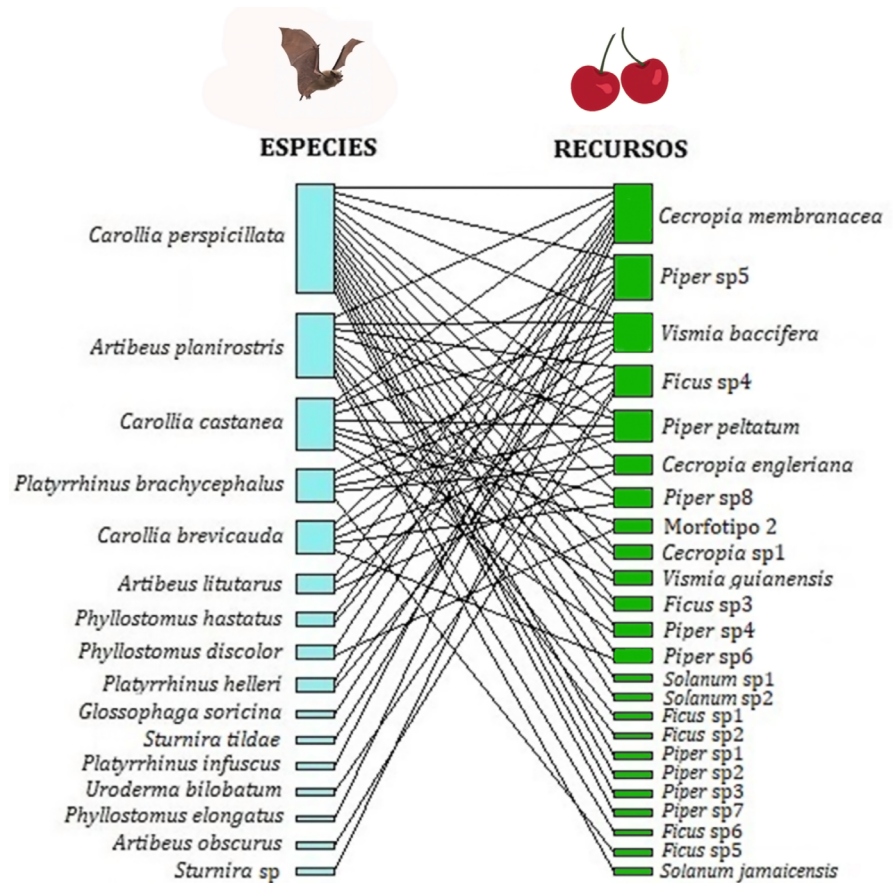
Por último, la red total para la vereda Playa Güío (Fig. 4), adiciona cuatro especies de plantas y se mantiene la misma cantidad de especies de murciélagos (16), para un tamaño total de 40 especies. Los valores de modularidad y robu-

tez corresponden a 0,4160 y 0,6488, respectivamente, y el valor de anidamiento (NODF) para este caso es 46,63; en este caso se agregan nuevas especies con una conexión, pero no se aumenta el número de conexiones.

## DISCUSIÓN

La comunidad estudiada presenta una estructura cuyo patrón coincide con el de los ensamblajes de murciélagos en el Neotrópico, en los que la familia Phyllostomidae es la más abundante y la mayoría de las especies que la componen se incluyen dentro del gremio de los frugívoros (Fleming et al. 1972, Bolaños-Arrieta 2013, Mendoza-Saenz et al. 2017), sin embargo, esta situación se debe también al efecto del tipo de muestreo.

La red de interacción de la vereda Playa Güío comprende un total de 16 especies de murciélagos y 24 de plantas, el número de especies frugívoras en esta interacción solo es superado por la información obtenida en Barro Colorado



**Figura 4.** Red de interacción mutualista entre murciélagos frugívoros y su recurso alimenticio para la vereda Playa Güío en San José del Guaviare, para los datos unificados de las dos temporadas.

(22 especies) y es superior a otras ocho localidades de Brasil, Costa Rica y Perú analizadas por Mello *et al.* (2011) a partir de estudios de dietas de murciélagos frugívoros Neotropicales. Así como para frugívoros de Bosque Seco y Bosque Húmedo Neotropical, estudiados por Zapata-Mesa *et al.* (2017). En cuanto al número de especies de plantas nuestros valores son intermedios entre los estudios anteriormente reportados, los cuales fluctúan entre seis y 47.

Con respecto a la composición de especies en la red de interacción los géneros de murciélagos más abundantes y con la mayor cantidad de interacciones son *Artibeus* y *Carollia*, similar a lo encontrado por Zapata-Mesa *et al.* (2017) en Bosque Seco, mientras que para el Bosque Húmedo las especies mejor representadas se encuentran en los géneros *Platyrrhinus* y *Dermanura*. Por su parte, los frutos más consumidos durante nuestro estudio se incluyen en los géneros *Cecropia*, *Piper*, *Vismia*, *Ficus* y *Solanum*, similar a lo encontrado por Zapata-Mesa *et al.* (2017) en Bosque Húmedo.

A diferencia de lo encontrado por Zapata-Mesa *et al.* (2017), donde las especies de plantas encontradas con ma-

yor frecuencia no presentan un gran número de interacciones, en nuestro estudio las plantas más encontradas en las heces de los murciélagos son las especies que tienen la mayor cantidad de interacciones (*Cecropia membranacea* y *Piper sp5*).

Con respecto a las métricas estimadas, tanto los valores de modularidad como los de robustez de las redes de interacción son altos, se encuentran dentro del intervalo reportado para diferentes localidades del Neotrópico (Mello *et al.* 2011) y concuerdan con Zapata-Mesa *et al.* (2017); las estructuras modulares son importantes pues permiten minimizar el impacto de la pérdida de especies y aumentan la robustez de las redes, haciendo que a pesar de la pérdida de algunas especies el sistema no colapse.

Por su parte, los valores del algoritmo de anidamiento (NODF) se encuentran también en el intervalo reportado para el Neotrópico, entre 0,39 y 0,75, por Mello *et al.* (2011). Los valores no tan altos en el anidamiento se relacionan con el tipo de mutualismo difuso porque las especies generalistas tienden a consumir frutos de gran canti-

dad de plantas y las plantas a su vez se benefician de los servicios de dispersión de múltiples especies de frugívoros (Mello *et al.* 2011, Zapata-Mesa *et al.* 2017). A partir de estas medidas, se evidencia la formación de núcleos o módulos que permiten que especies poco abundantes como en nuestro caso *Platyrrhinus infuscus* y *Phyllostomus elongatus*, así como algunos morfotipos de *Piper* y *Solanum*, se mantengan en el sistema.

Con respecto al análisis temporal de las redes, existe una alta variación en el número de especies relacionadas y la cantidad de las interacciones, la red construida al inicio de la temporada de lluvias en 2014, presenta una menor cantidad de especies que la red en la temporada de lluvias del 2017. Así mismo los valores de modularidad, robustez y anidamiento son diferentes, la modularidad es menor en la primera pues no se alcanzan a formar módulos por la baja cantidad de especies, mientras que la robustez y el anidamiento son mayores indicando una red altamente cohesiva y resistente a las perturbaciones (Bascompte *et al.* 2003, Bascompte y Jordano 2006).

Por su parte, la modularidad de la red de la temporada de lluvias de 2017 aumenta al aumentar el número de especies y de interacciones, y la robustez y el anidamiento disminuyen pues se adicionan nuevas especies y también nuevas interacciones entre diferentes especies (Bascompte *et al.* 2003). Las diferencias temporales entre las redes podrían estar relacionadas con la fenología de las plantas, donde los picos de fructificación tienden a concentrarse en la época de lluvias (Suárez-Castro y Montenegro 2015); esto se ve reflejado en el aumento del tamaño de la red tanto en especies de murciélagos como en especies de plantas.

En las redes de interacción se observa también una estrecha relación entre los murciélagos de los géneros *Carollia* y las plantas del género *Piper*. Este patrón se ve a lo largo de diferentes localidades tanto de Colombia (Estrada-Villegas *et al.* 2010, Ríos-Blanco y Pérez-Torres 2015, Suárez-Castro y Montenegro 2015) como del Neotrópico, pues se ha encontrado una sobreposición en la distribución espacial de estas especies (Lobova *et al.* 2009).

Lo anterior se relaciona con la amplitud de nicho pues indica una posible preferencia o selectividad hacia uno de los recursos consumidos, por ejemplo, especies como *C. castanea*, *C. perspicillata* y *A. planirostris* tienden a ser generalistas, pero consumen en mayor proporción uno de los recursos, tal y como se ha observado en otros estudios

realizados en el Neotrópico (Fleming 1986, Marinho-Filho 1991, Giannini y Kalko 2004, Lou y Yurrita 2005).

Los valores de traslape de nicho indican que las especies tienen dietas muy similares, lo que se relaciona también con la agrupación en las categorías nómada y sedentario de los murciélagos frugívoros (Soriano 2000), pues se encontró que las especies al interior de estos grupos tienen los valores más altos de traslape.

Las especies del género *Cecropia* representan recursos importantes para especies de los géneros *Artibeus* y *Platyrrhinus*, similar a lo encontrado por Suárez-Castro y Montenegro (2015) en la Orinoquia colombiana. Estos murciélagos, considerados frugívoros nómadas, presentan un traslape amplio de nicho indicando una fuerte relación con especies de este género de plantas (Tabla 2). En estudios realizados en el país y a lo largo del Neotrópico, se muestra que los murciélagos frugívoros tienden a consumir frutos con patrones de fructificación continuos, pero son flexibles y responden positivamente a cambios en la distribución y abundancia de estos (Lobova *et al.* 2009, Suárez-Castro y Montenegro 2015).

Cabe resaltar que uno de los aspectos más importantes de nuestro trabajo radica en que las especies de plantas dispersadas por los murciélagos de esta zona, como las de los géneros *Cecropia*, *Piper*, *Vismia* y *Ficus*, constituyen los taxones que aportan la mayor cantidad de registros, tienen frutos con gran cantidad de semillas, presentan fructificación continua durante el año (Suárez-Castro y Montenegro 2015, Torres-Vásquez *et al.* 2016) y son especies pioneras cuya dispersión es fundamental en los procesos de regeneración de los bosques en el Neotrópico (Galindo-González 1998, Lobova *et al.* 2003).

Además, se ha encontrado en la amazonia colombiana que al dejar un parche abandonado tres años después del proceso de tala y quema, el 87 % de individuos que han colonizado el área, corresponden a especies de estos géneros (Lobova *et al.* 2009). El papel de los murciélagos en la dispersión de este tipo de plantas pioneras ha sido reconocido desde hace varias décadas (Charles-Dominique 1986, Fleming 1986, Galindo-González 1998). Así, la presencia de estas especies y las características de las redes de interacción obtenidas en este estudio, permiten evidenciar que han sido satisfactorios los esfuerzos por recuperar y conservar los bosques presentes en la vereda Playa Güío tras la erradicación de los cultivos ilícitos.

## CONCLUSIONES

Las reservas de la vereda Playa Güío mantienen una red de interacción de murciélagos frugívoros caracterizada por una alta riqueza de especies en comparación con varias localidades del Neotrópico, y con una variación temporal asociada con la época climática. Las especies centrales tanto de plantas como de murciélagos son generalistas y se encuentran asociadas a procesos de regeneración natural importantes para los objetivos de conservación de las reservas, además, las métricas indican que esta red de interacción mutualista es estable y se puede mantener en el tiempo.

## PARTICIPACIÓN DE AUTORES

JZCV concepción, diseño, toma y análisis de datos, y escritura del documento. JSJR diseño, toma de datos y escritura. HFLA concepción, diseño, análisis de datos y escritura del documento.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la comunidad de la vereda Playa Güío, quienes nos permitieron realizar el estudio en sus reservas. A la Universidad Nacional de Colombia por la financiación para ejecutar el proyecto, al Grupo en Conservación y Manejo de Vida Silvestre por el préstamo de los materiales y equipos utilizados en el desarrollo del proyecto. A las auxiliares de campo Catherine Mora y Sara Acosta por su ayuda durante los muestreos.

## CONFLICTO DE INTERÉS

Los autores declaran que no tienen conflicto de intereses.

## LITERATURA CITADA

Almeida-Neto M, Guimarães P, Guimarães Jr RJ, Loyola RD, Ulrich W. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 117(8):1227–1239. doi: <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16644.x>

Aroca AK, González LA, Hurtado MA, Murillo-García OE. 2016. Diet Preference in Frugivorous Bats (Phyllostomidae) within a Fragment of Dry Tropical Forest. *Rev. de Cienc.* 20(2):139–146. doi: <https://doi.org/10.25100/rc.v20i2.4607>

Bascompte J, Jordano P. 2006. The structure of plant–animal mutualistic networks. En: Pascual M, Dunne JA, editores. *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs*. Oxford, UK: Oxford University Press. p. 143-159.

Bascompte J. 2007. Networks in ecology. *Basic. Appl. Ecol.* 8(6):485–490. doi: <https://doi.org/10.1016/j.baae.2007.06.003>

Bascompte J, Jordano P, Melián CJ, Olesen JM. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *PNAS.* 100(16):9383–9387. doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.1633576100>

Bolaños-Arrieta N. 2013. Diversidad, riqueza y abundancia de especies de murciélagos en el Corredor Biológico Regional Nogal – La Selva. [Tesis]. [Montes de Oca]: Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, Universidad de Costa Rica.

Boucher DH, James S, Keeler KH. 1982. The ecology of mutualism. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 13:315–347. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.es.13.110182.001531>

Bronstein JL. 1994. Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends. Ecol. Evol.* 9(6):214–217. doi: [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90246-1](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90246-1)

Burgos E, Ceva H, Perazzo RPJ, Devoto M, Medan D, Zimmermann M, Delbue AM. 2007. Why nestedness in mutualistic networks? *J. Theor. Biol.* 249(2):307–313. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2007.07.030>

Calonge-Camargo BH. 2009. Dieta y estructura trófica del ensamblaje de murciélagos en un sistema de ganadería extensiva en remanentes de bosque seco tropical en Córdoba (Colombia). [Tesis]. [Bogotá]: Pontificia Universidad Javeriana.

Castaño Salazar JH. 2009. Murciélagos Frugívoros y Plantas Quiropterocoras: Descubriendo la Estructura de sus Interacciones Mutualistas en una Selva Semi-Caducifolia. [Tesis]. [Mérida]: Universidad de los Andes.

Charles-Dominique P. 1986. Inter-relations between frugivorous vertebrates and pioneer plants: Cecropia, birds and bats in French Guyana. En: Estrada A, Fleming TH, editores. *Frugivores and Seed Dispersal*. Dordrecht: Dr. W. Junk Publishers. p. 119-135.

Colwell RK. 2013. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9.

COOEPLAG. c2021. Cooperativa Playa Güío. [Revisada en: 20 Mar 2021]. <https://ecoturismoplayaguio.wordpress.com/cooperativa/>

Díaz MM, Aguirre LF, Barquez RM. 2011. Clave de identificación de los murciélagos del cono sur de sudamérica (Argentina-Bolivia-Chile-Paraguay-Uruguay). Cochabamba: Centro de Estudios en Biología Teórica y Aplicada.

Dormann CF, Gruber B, Fründ J. 2008. Introducing the bipartite package: analyzing ecological networks. *R. News* 8:8-11.

Dunne JA, Williams RJ, Martinez ND. 2002. Food-web structure and network theory: The role of connectance and size.

- PNAS. 99(20):12917–12922. doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.192407699>
- Estrada-Villegas S, Perez-Torres J, Stevenson PR. 2010. Ensamblaje de murciélagos en un bosque subandino colombiano y análisis sobre la dieta de algunas especies. *Mastozool. Neotrop.* 17(1):31–41.
- Fleming TH, Hooper ET, Wilson DE. 1972. Three Central American Bat Communities: Structure, Reproductive Cycles, and Movement Patterns. *Ecology* 53(4):556–569. doi: <https://doi.org/10.2307/1934771>
- Fleming TH. 1986. Opportunism versus specialization: the evolution of feeding strategies in frugivorous bats. En: Estrada A, Fleming TH, editores. *Frugivores and Seed Dispersal*. Dordrecht: Dr. W. Junk Publishers. p. 105–118.
- Galindo-González J. 1998. Dispersión de semillas por murciélagos: su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical. *Acta. Zool. Mex.* 73:57–74. doi: <https://doi.org/10.21829/azm.1998.73731727>
- Gardner AL. 2008. *Mammals of South America, Volume I: Marsupials, xenarthrans, shrews and bats*. Chicago: University of Chicago Press.
- Giannini NP, Kalko EKV. 2004. Trophic structure in a large assemblage of phyllostomid bats in Panama. *Oikos* 105(2):209–220. doi: <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12690.x>
- Hay ME, Parker JD, Burkepille DE, Caudill CC, Wilson AE, Hallinan ZP, Chequer AD. 2004. Mutualisms and aquatic community structure: The enemy of my enemy is my friend. *Annu. Rev. Ecol. Evol. S.* 35:175–197. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132357>
- IDEAM. 2005. *Atlas Climatológico de Colombia*. Bogotá: Imprenta Nacional de Colombia.
- Jordano P, Bascompte J, Olesen JM. 2006. The ecological consequences of complex topology and nested structure in pollination webs. En: Waser N, Ollerton J, editores. *Plant-pollinator interactions from specialization to generalization*. Chicago: The University of Chicago Press. p. 173–199.
- Krebs CJ. 2013. Niche Measures And Resource Preferences. In: *Ecological Methodology*. California: Menlo park. p. 597–653.
- Kunz TH, Parsons S, editores. 2009. *Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Linares ÉL, Moreno-Mosquera EA. 2010. Morfología de los frutos de *Cecropia* (Cecropiaceae) del pacífico Colombiano y su valor taxonómico en el estudio de dietas de murciélagos. *Caldasia* 32(2):275–287.
- Lobova T, Mori S, 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. *Am. J. Bot.* 90(3):388–403. doi: <https://doi.org/10.3732/ajb.90.3.388>
- Lobova T, Geiselman C, Mori S. 2009. *Seed dispersal by bats in the neotropics*. New York: The New York Botanical Garden Press.
- Lou S, Yurrita CL. 2005. Análisis de nicho alimentario en la comunidad de Murciélagos frugívoros de Yaxhá, Petén, Guatemala. *Acta. Zool. Mex.* 21(1):83–94.
- Marinho-Filho JS. 1991. The Coexistence of Two Frugivorous Bat Species and the Phenology of Their Food Plants in Brazil. *J. Trop. Ecol.* 7(1):59–67. doi: <https://doi.org/10.1017/S0266467400005083>
- Marquitti FMD, Guimaraes Jr PR, Pires MM, Bittencourt LF. 2014. MODULAR: software for the autonomous computation of modularity in large network sets. *Ecography* 37(3):221–224. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00506.x>
- Mello MAR, Oliveira Leiner N, Guimarães Jr PRJ, Jordano P. 2005. Size-based fruit selection of *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae) by bats of the genus *Artibeus* (Phyllostomidae) in a Restinga area, southeastern Brazil. *Acta Chiropterol.* 7(1):179–182. doi: [https://doi.org/10.3161/1733-5329\(2005\)7\[179:SFSOCB\]2.o.CO;2](https://doi.org/10.3161/1733-5329(2005)7[179:SFSOCB]2.o.CO;2)
- Mello MAR, Marquitti FMD, Guimarães Jr PR, Kalko EKV, Jordano P, Martínez de Aguiar MA. 2011. The Missing Part of Seed Dispersal Networks: Structure and Robustness of Bat-Fruit Interactions. *PLOS ONE.* 6(2): e17395. doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017395>
- Mendoza Sáenz VH, Horváth A, Ruiz Montoya L, Escalona Segura G, Navarrete Gutiérrez DA. 2017. Patrones de diversidad de murciélagos en la Reserva de la Biosfera Selva el Ocote, Chiapas, México. *Mastozool. Neotrop.* 24(2):365–387.
- Mitchell-Jones AJ, McLeish P, editores. 2004. *The Bat Workers' Manual*. Peterborough: Joint Nature Conservation Committee.
- Montoya JM, Pimm SL, Solé RV. 2006. Ecological networks and their fragility. *Nature* 442:259–264. doi: <https://doi.org/10.1038/nature04927>
- Mora-Beltrán C, López-Arévalo HF. 2018. Interactions between bats and floral resources in a premontane forest, Valle del Cauca, Colombia. *Therya* 9(2):129–136. doi: <https://doi.org/10.12933/therya-18-560>
- Moreno C. 2011. *Métodos para medir la biodiversidad*. Zaragoza: &T–Manuales y Tesis SEA.
- Obando L. 2016. *Efecto de la perturbación sobre redes mutualistas de murciélagos frugívoros en un bosque húmedo tropical*. [Tesis]. [Cali]: Universidad del Valle.
- Palacio RD, Valderrama-Ardila C, Kattan GH. 2016. Generalist Species Have a Central Role In a Highly Diverse Plant-Frugivore Network. *Biotropica* 48(3):349–355. doi: <https://doi.org/10.1111/btp.12290>
- Ramírez-Burbano MB, Stiles FG, González C, Amorim FW, Dalsgaard B, Maruyama PK. 2017. The role of the endemic and critically endangered Colorful Puffleg *Eriocnemis mirabilis* in plant-hummingbird networks of the Colombian Andes. *Biotropica* 49(4):555–564. doi: <https://doi.org/10.1111/btp.12442>

- Ríos-Blanco MC, Pérez-Torres J. 2015. Dieta de las especies dominantes del ensamblaje de murciélagos frugívoros en un bosque seco tropical (Colombia). *Mastozool. Neotrop.* 22(1):103–111.
- RStudio Team. c2020. RStudio: Integrated Development for R. RStudio. <http://www.rstudio.com/>
- Rudas A. 2009. Unidades ecogeográficas y su relación con la diversidad vegetal de la amazonia colombiana. [Tesis]. [Bogotá]: Universidad Nacional de Colombia.
- Soriano PJ. 2000. Functional structure of bat communities in Tropical Rainforests and Andean cloud forests. *Ecotropicos* 13(1):1-20
- Suárez-Castro AF, Montenegro OL. 2015. Consumo de plantas pioneras por murciélagos frugívoros en una localidad de la orinoquía Colombiana. *Mastozool. Neotrop.* 22(1):125–139.
- Thornthwaite C. 1948. An Approach toward a Rational Classification of Climate. *Geographical Review.* 38(1):55-94. doi: <https://doi.org/10.2307/210739>
- Torres-Vásquez IH, P Saravia-Ruiz, CC Pusey-Rose & JH García-Concha. 2016. Semillas asociadas a la dieta de especies de murciélagos frugívoros en una Sabana Casmófito de la Serranía de la Macarena:1–12. Bogotá, Colombia: Informe final, Mastozoología general, Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá.
- Velazco PM, Gardner AL, Patterson BD. 2010. Systematics of the *Platyrrhinus helleri* species complex (Chiroptera: Phyllostomidae), with descriptions of two new species. *Zool. J. Linn. Soc.* 159(3):785–812. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2009.00610.x>
- Wilson E, Reeder D, editores. 2005. *Mammals Species of the World*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Zapata-Mesa N, Montoya-Bustamante S, Murillo-García OE. 2017. Temporal variation in bat-fruit interactions: Foraging strategies influence network structure over time. *Acta Oecol.* 85:9–17. doi: <https://doi.org/10.1016/j.actao.2017.09.003>