

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**Patrones de actividad, diversidad y equitatividad de la quiropterofauna de
zonas de bosque, ecotono y cultivo del cantón La Maná**

**Disertación previa a la obtención del título de Licenciada en Ciencias
Biológicas**

PAOLA CAROLINA AYALA SUÁREZ

Quito, 2021

Certifico que la Disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas de la Srta. Paola Carolina Ayala Suárez ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.



M. Sc. Santiago F. Burneo

Director de la Disertación

Quito, 29 de marzo de 2021

*A mi familia,
por acompañarme en todo el camino de mi vida.
Especialmente, a mi madre, Patricia Suárez,
por su amor y dedicación para conmigo;
a mi tía, Amparo Alcázar,
por siempre apoyarme en lo que necesite; y
a mi abuelita, Carmelina Cevallos,
a quien siempre recordaré y admiraré.
A la naturaleza,
por ser una inspiración en mi vida y la motivación para elegir esta carrera.*

AGRADECIMIENTOS

La realización de esta disertación fue posible gracias al apoyo directo o indirecto de personas, instituciones y más, cuyas contribuciones, sin duda, deben ser destacadas.

De este modo, principalmente, agradezco a la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (PUCE) por financiar este proyecto, y a Santiago F. Burneo, por ofrecerme la oportunidad de realizar esta investigación, por dirigirme en este trabajo, por sus asesoramientos y revisiones y por su comprensión, paciencia y apoyo brindado junto con la Fundación Mamíferos y Conservación. A su vez, reconozco la dedicación de mis lectores al revisar este escrito.

Igualmente, quisiera expresar mi gratitud a José Tinajero por haber sido mi coordinador de campo, por enseñarme sus conocimientos de ecolocación, por colaborar parcialmente en el análisis de llamadas y por no abandonarme hasta no estar seguro que ya podía defenderme por mi cuenta. Otras personas que son importantes de mencionar son mis asistentes de campo, Mateo Basantes, Berenice Benavides, Andrea Caicedo, Gonzalo Domínguez, Melinda Hofmann y Mishell Noboa, ya que me brindaron su ayuda de forma desinteresada en los días y noches de trabajo; de todos ellos agradezco especialmente a Melinda Hofmann por enseñarme técnicas de campo y por ofrecerme consejos de escritura. Reitero también mi agradecimiento hacia Andrea Caicedo por hacerme partícipe de su salida de campo (en julio del 2020) en la que pude recopilar más datos para complementar este estudio.

Por otro lado, alguien cuyo aporte en este proyecto es necesario de reconocer es Christophe Pellet; ya que él fue la persona que nos abrió las puertas de El Jardín de los Sueños y, todas las veces, nos acogió en este lugar con buena voluntad y dedicación, sin nunca dejar de prestarnos su ayuda y de mostrarse abierto y entusiasmado con que se realice investigación en su bosque privado. Asimismo,

agradezco a Rubén Bonilla, Gonzalo Gavilánez, Carmen Alicia, a los propietarios de la Hacienda hermanos Cabrera y a toda la gente del Recinto Los Laureles por permitirme entrar en sus plantaciones principalmente para muestrear murciélagos.

Adicionalmente, doy gracias a las secciones de mamíferos y de invertebrados del Museo de Zoología QCAZ (Quito-Católica-Zoología), por colaborarme siempre con el préstamo de materiales para las salidas de campo. Además, cabe recalcar que las instalaciones de la sección de mamíferos siempre estuvieron abiertas a mí para la revisión de especímenes y de muestras, por lo que también expreso mi gratitud. A su vez, dos integrantes de esta área de Mastozoología que tampoco puedo dejar de mencionar son Alejandra Camacho y Anita Pilatasig, ya que su aporte al corroborar y al corregir las identificaciones de los murciélagos colectados posibilitó trabajar con datos más precisos en los análisis.

Es fundamental también nombrar en este apartado de agradecimientos a Josué Erazo, Andrés Farinango, Andrea González y Carla Rodríguez. Pues, Josué me compartió datos de encuestas que fueron útiles para describir las localidades; Andrés colaboró, a pesar de no tener la obligación de hacerlo, con sus servicios de transporte en la última salida de campo; Andreita me brindó su ayuda, siempre desinteresada y entusiasta, al revisar mis identificaciones de insectos; y Carla fue el contacto inicial con Christophe Pellet y contribuyó a gestionar los alojamientos en El Jardín de los Sueños.

A su vez, no puedo quedarme sin dar las gracias a Alexandra Elbakyan por hacer que el conocimiento científico esté igualmente disponible para todos, facilitándome, de esta forma, el acceso a varios artículos científicos cuya lectura posibilitó la redacción de varias partes de este escrito. A la par, pongo de manifiesto mi gratitud a todos los estadísticos que han desarrollado los softwares y paquetes que me permitieron analizar mis datos. Pues, sin todos estos aportes, habría sido prácticamente imposible presentar este trabajo.

En el aspecto personal, agradezco a mi familia por siempre tratar de apoyarme, a su manera, y por hacer posible que pueda estudiar esta carrera en esta universidad. De igual forma, quiero expresar mi reconocimiento a mis compañeros y amigos que he logrado hacer en la PUCE ya que me han brindado buenos momentos y me han ayudado, en distintos sentidos, a sobrellevar los problemas experimentados a lo largo de toda mi formación universitaria; dentro de estas personas, destacan Roberto Espinoza, Andreita Gonzalez, Sharom Males y Anita Pilatasig, pues, su amistad ha sido siempre incondicional y he aprendido mucho de ellos durante esta etapa de mi vida.

Finalmente, pero no menos importante, necesito agradecer a los murciélagos y a los insectos por sus vidas sacrificadas en nombre de la ciencia y la conservación; a la naturaleza, por ser, por fascinarme, por los instantes llenos de adrenalina, paz y felicidad que he vivido en su contacto; y, a la música, mi eterna compañera, por siempre darme fuerza y motivación para continuar y por hacer que vivir valga totalmente la pena.

TABLA DE CONTENIDOS

Tabla de contenidos	VIII
Lista de figuras	IX
Lista de tablas	XI
1. Resumen.....	1
2. Abstract	3
3. Introducción.....	4
Objetivos	8
Objetivo general	8
Objetivos específicos	8
4. Materiales y métodos	9
4.1. Monitoreo acústico y análisis de llamadas de ecolocación.....	16
4.2. Muestreo de murciélagos con redes de neblina y análisis de datos.....	24
5. Resultados y discusión.....	28
5.1. Monitoreo acústico y análisis de llamadas de ecolocación.....	28
5.2. Muestreo de murciélagos con redes de neblina y análisis de datos.....	53
6. Conclusiones.....	70
7. Referencias bibliográficas	73
8. Anexos	91

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mapas de factores bioclimáticos de las localidades muestreadas.	11
Figura 2. Mapas de geofoma a distintos niveles de las localidades muestreadas. ...	12
Figura 3. Mapa de termotipos de las localidades muestreadas.....	12
Figura 4. Mapa de fisionomía de las localidades muestreadas.	14
Figura 5. Mapas de biogeografía a distintas jerarquías de unidades biogeográficas de las localidades muestreadas.	14
Figura 6. Mapa de inundabilidad general de las localidades muestreadas.	15
Figura 7. Gráficos de barras de los resultados de las pruebas LSD de Fisher del modelo 1.....	33
Figura 8. Gráficos de barras de los resultados de las pruebas LSD de Fisher del modelo 2.....	36
Figura 9. Curvas (perfiles) de completitud estimada (eje Y) con respecto a los valores de q (eje X) de las muestras de los distintos tipos de hábitat.....	41
Figura 10. Curvas de rarefacción y extrapolación de la diversidad (eje Y) de cada tipo de zona para valores de q de 0, 1 y 2 en relación a la cantidad de “individuos” (eje X).	43
Figura 11. Perfiles de diversidad empírica y asintótica de los distintos hábitats.	46
Figura 12. Curvas de completitud de las muestras obtenidas mediante procesos de rarefacción y extrapolación.....	47
Figura 13. Curvas de rarefacción y extrapolación de la diversidad (eje Y) de cada tipo de zona para valores de q de 0, 1 y 2 en relación a la cobertura de la muestra (eje X).	48
Figura 14. Perfil de equitatividad con base en los datos de diversidad empírica.	50
Figura 15. Curvas (perfiles) de completitud estimada (eje Y) con respecto a los valores de q (eje X) de las muestras de los distintos tipos de hábitat.	56
Figura 16. Curvas de rarefacción y extrapolación de la diversidad (eje Y) de cada tipo de zona para valores de q de 0, 1 y 2 en relación a la cantidad de individuos (eje X).	58
Figura 17. Perfiles de diversidad empírica y asintótica de los distintos hábitats.	61

Figura 18. Curvas de completitud de las muestras obtenidas mediante procesos de rarefacción y extrapolación.....	62
Figura 19. Curvas de rarefacción y extrapolación de la diversidad (eje Y) de cada tipo de zona para valores de q de 0, 1 y 2 en relación a la cobertura de la muestra (eje X).	63
Figura 20. Perfil de equitatividad con base en los datos de diversidad empírica.	66

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Información detallada de las localidades muestreadas.	10
Tabla 2. Caracterización de las particularidades de las localidades de muestreo de acuerdo a los factores diagnósticos del Sistema de clasificación de los ecosistemas del Ecuador continental.	13
Tabla 3. Información detallada de los monitoreos acústicos.	16
Tabla 4. Información detallada de los muestreos con redes de neblina.	25
Tabla 5. Datos de abundancia de pases y de zumbidos de alimentación de los sonotipos grabados durante los monitoreos acústicos en las zonas de bosque, ecotono y cultivo.	28
Tabla 6. Pruebas de hipótesis marginales (Wald) de los efectos fijos del modelo 1 (zona y sonotipo) sobre la variable número de pases por noche por sonotipo.	30
Tabla 7. Pruebas de hipótesis marginales (Wald) de los efectos fijos del modelo 1 (zona y sonotipo) sobre la variable número de zumbidos de alimentación por noche por sonotipo.	30
Tabla 8. Pruebas de hipótesis marginales (Wald) de los efectos fijos del modelo 2 (localidad y sonotipo) sobre la variable número de pases por noche por sonotipo. ...	30
Tabla 9. Pruebas de hipótesis marginales (Wald) de los efectos fijos del modelo 2 (localidad y sonotipo) sobre la variable número de zumbidos de alimentación por noche por sonotipo.	31
Tabla 10. Pruebas LSD de Fisher del modelo 1 que comparan entre zonas las medias ajustadas de los números de pases por noche por sonotipo.	31
Tabla 11. Pruebas LSD de Fisher del modelo 1 que comparan entre zonas las medias ajustadas de los números de zumbidos de alimentación por noche por sonotipo.	32
Tabla 12. Pruebas LSD de Fisher del modelo 2 que comparan entre localidades las medias ajustadas de los números de pases por noche por sonotipo.	34
Tabla 13. Pruebas LSD de Fisher del modelo 2 que comparan entre localidades las medias ajustadas de los números de zumbidos de alimentación por noche por sonotipo.	34

Tabla 14. Datos de “abundancia de individuos” por sonotipo por tipo de zona.	39
Tabla 15. Resumen de resultados de análisis de completitud, diversidad y equitatividad propuestos por Chao et al. (2020).....	52
Tabla 16. Datos de abundancia y de colección de las especies capturadas durante los muestreos con redes de neblina en las zonas de bosque, ecotono y cultivo.....	53
Tabla 17. Resumen de resultados de análisis de completitud, diversidad y equitatividad propuestos por Chao et al. (2020).....	68

1. RESUMEN

A nivel mundial, los murciélagos experimentan varias amenazas a la conservación de su diversidad y de sus servicios ecosistémicos a causa de las actividades antropogénicas. Un ejemplo de estas actividades es la agricultura, labor a la cual está destinada alrededor del 40 % de la superficie terrestre del planeta. En esta clase de hábitats disturbados se han registrado alteraciones en riqueza, diversidad, composición y niveles de actividad de los quirópteros, con respecto a zonas naturales. Estas alteraciones, generalmente, son negativas (menos especies, diversidad, actividad, etc.), sin embargo, en ciertos casos, se ha determinado que un manejo más orgánico o agroecológico de las plantaciones podría contribuir a mitigar estos efectos desfavorables. En esta investigación se implementaron monitoreos acústicos y muestreos con redes de neblina en el cantón La Maná para caracterizar los patrones de actividad (total y de forrajeo), la diversidad y la equitatividad de la quiropterofauna presente en zonas de bosque, ecotono (plantaciones con un manejo más agroecológico, cercanas a zonas naturales) y cultivo (plantaciones con un manejo más convencional, lejanas a zonas naturales) de esta área, localizada en la parte centro-norte de Ecuador. De esta forma, se encontró que los ensamblajes de murciélagos insectívoros no filostómidos grabados, en general, presentan mayor diversidad, equitatividad y actividad de forrajeo en los agroecosistemas, especialmente en la zona de ecotono que es el hábitat que registra los valores más altos para la mayoría de estos parámetros. Por otro lado, con respecto a los ensamblajes de quirópteros registrados con redes de niebla, los resultados indican que la zona de cultivo es menos diversa que los ecotonos y menos rica que el bosque, mientras que, entre las equitatividades, no se detectaron mayores diferencias. Todo esto parece indicar que, en los agroecosistemas del área, la conservación de la diversidad y los servicios ecosistémicos de los murciélagos depende, en parte, del manejo de las plantaciones, aunque el factor cercanía a un área natural también parece influir, por lo que se torna importante tanto proteger los ecosistemas prístinos como promover la aplicación de medidas como reducir la utilización de pesticidas y evitar los monocultivos en las zonas agrícolas.

Palabras clave: agricultura, diversidad, equitatividad, forrajeo, murciélago

2. ABSTRACT

Globally, bats experience various threats to the conservation of their diversity and ecosystem services due to anthropogenic activities. An example of these activities is agriculture, work to which about 40 % of the planet's land surface is destined. In this kind of disturbed habitats, alterations have been recorded in the richness, diversity, composition and activity levels of bats, with respect to natural areas. These alterations are generally negative (fewer species, less diversity and activity, etc.), however, in certain cases, it has been determined that a more organic or agroecological management of the plantations could contribute to mitigate these unfavorable effects. In this research, acoustic monitoring and mist-net sampling were implemented in La Maná county to characterize activity patterns (total and foraging), diversity and evenness of the bat fauna present in forest, ecotone (plantations with a more agroecological management, located near natural zones) and crop (plantations with a more conventional management, located far from natural zones) zones of this area, located in the north-central part of Ecuador. In this way, the ensembles of non-phylostomid insectivorous bats recorded, in general, present greater diversity, evenness and foraging activity in the agroecosystems, especially in the ecotone zone, which is the habitat that registers the highest values for the majority of these parameters. On the other hand, with respect to the bat assemblages registered with mist nets, the results indicate that the crop zone is less diverse than the ecotones and less rich than the forest, while, between the evenness measures, no major differences were detected. All this seems to indicate that, in the agroecosystems of the area, the conservation of the diversity and ecosystem services of bats depends, in part, on the management of the plantations although the factor proximity to a natural area also seems to influence, therefore, it becomes important both to protect pristine ecosystems and to promote the application of measures such as reducing the use of pesticides and avoiding monocultures in agricultural areas.

Keywords: agriculture, bat, diversity, evenness, foraging

3. INTRODUCCIÓN

Los murciélagos son necesarios e importantes tanto para el funcionamiento normal de los ecosistemas como para la economía mundial. Ecológicamente, las especies del orden Chiroptera, pueden cumplir distintos roles como predadores (de insectos principalmente), presas (de vertebrados como aves rapaces, serpientes, otros murciélagos, etc.), hospederos (de parásitos), polinizadores, dispersores de semillas e, inclusive en la distribución y reciclaje de nutrientes, su materia fecal es un importante aporte de material orgánico en algunos ecosistemas cavernícolas (Kasso y Balakrishnan, 2013). Concomitantemente, en el aspecto económico, estos mamíferos contribuyen principalmente al control de las poblaciones de plagas; a la producción de frutos y semillas de las plantas que polinizan (promoviendo, a su vez, la diversidad genética de las mismas); al mantenimiento y regeneración de bosques, por medio de la dispersión de semillas; y a la producción de guano, que es comercializado como fertilizante para suelos (cuyo valor oscila entre \$ 1,20 y \$ 12 por 0,5 kg; Boyles, Cryan, McCracken y Kunz, 2011; Kasso y Balakrishnan, 2013; Maas et al., 2018). De este modo, para preservar estos servicios ecosistémicos (valorados en miles de millones de dólares anualmente) intactos, es imprescindible direccionar esfuerzos a la protección y conservación de estos animales que, en la actualidad, experimentan distintos tipos de amenazas (Blehert et al., 2009; Kamins et al., 2011; Ancillotto, Serangeli y Russo, 2013; Burneo, Proaño y Tirira, 2015).

Entre las principales amenazas están la pérdida, fragmentación y deterioro de los hábitats, fenómenos causados por la conversión de paisajes naturales a tierras empleadas en actividades antropogénicas en las que algunas especies no tienen acceso a recursos necesarios para su supervivencia como alimento y refugio. Esto puede producir una serie de efectos sobre la diversidad de quirópteros, entre los que figuran, declives poblacionales, variaciones en las composiciones de los ensambles, extinciones locales, pérdidas de riqueza (Park, 2015; Rocha et al., 2017; Pereira, Fonseca y Aguiar, 2018). La agricultura es un ejemplo de estas actividades que, además, se ha extendido a grandes porciones de territorios; según cifras del 2016,

se determinó que 37,43 % de la superficie terrestre del planeta corresponde a tierras agrícolas (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, 2021a). Esta práctica, paralelamente a lo mencionado, también puede poner en riesgo a la vida salvaje por exposición directa o indirecta y prolongada a niveles tóxicos (letales o subletales) de productos químicos de los pesticidas (como insecticidas, herbicidas y fungicidas; Berny, 2007; Oliveira, Destro, Freitas y Oliveira, 2020; Torquetti, Guimarães y Soto-Blanco, 2020). Por esto, es importante evaluar el estado de los ensamblajes de murciélagos (y de otros grupos taxonómicos) en estos lugares intervenidos para que, en los casos pertinentes, se puedan plantear alternativas que posibiliten perpetuar los beneficios que los humanos obtienen de estos mamíferos voladores, minimizando los efectos negativos en sus poblaciones y en su diversidad.

En los últimos años se han desarrollado varias investigaciones, implementando monitoreos acústicos, en distintos puntos del mundo que comparan la diversidad y los patrones de actividad de los murciélagos en zonas de cultivo y en áreas naturales, y, aunque han arrojado distintas conclusiones, en general se han reportado efectos negativos (menos riqueza, abundancia y nivel de actividad) en los lugares donde desarrolla la agricultura en gran escala (Cormier, 2014; Heer, Helbig-Bonitz, Fernandes, Mello y Kalko, 2015; Williams-Guillén, Olimpi, Maas, Taylor y Arlettaz, 2016; Muñoz, Ossa, Zaviezo y Bonacic, 2019). Por otra parte, en plantaciones que tienen un manejo orgánico, en el que se evita la aplicación de fertilizantes y pesticidas y se mantienen paisajes más heterogéneos (evitando monocultivos), se han registrado mayores niveles de actividad y de diversidad de murciélagos insectívoros en relación a zonas de cultivo donde se emplea agricultura convencional; esto sugiere que es posible potenciar servicios ecosistémicos como el control de plagas, si se aplican medidas agroecológicas (Wickramasinghe, Harris, Jones y Vaughan, 2003; Monck-Whipp, Martin, Francis y Fahrig, 2018; Olimpi y Philpott, 2018; Put, Mitchell y Fahrig, 2018). A su vez, en varios de estos estudios, se ha determinado que, además de la estructura del paisaje, un factor importante que guarda relación directa con los patrones de actividad de quirópteros insectívoros es

la disponibilidad de presas, generalmente cuantificada como biomasa o abundancia de insectos capturados (Müller et al., 2012; Monck-Whipp et al., 2018; Kolkert, Smith, Rader, y Reid, 2020). Por esto, en este tipo de investigaciones se torna importante establecer si existe un efecto de esta última variable sobre los resultados obtenidos (actividad total y de forrajeo).

De la misma forma, en monitoreos con redes de niebla, los resultados de los distintos estudios que analizan los patrones de diversidad, abundancia y riqueza en áreas cultivadas y naturales, no siempre han llegado a las mismas conclusiones (Estrada, Damon, Hernández, Pinto y Núñez, 2006; Faria y Baumgarten, 2007; Medina, Harvey, Merlo, Vílchez y Hernández, 2007; Mendenhall, Karp, Meyer, Hadly y Daily, 2014; Heer et al., 2015). Sin embargo, en áreas neotropicales comúnmente se ha registrado que algunas especies de murciélagos, principalmente frugívoros y nectarívoros, presentan mayor abundancia en plantaciones frutales (Vaughan y Hill, 1996; Harvey y Villalobos, 2007; Luz, Costa y Esbérard, 2015, 2020). Lo cual significa que estos quirópteros son más tolerantes a las alteraciones de los hábitats y pueden aprovechar estos recursos no nativos (Murphy et al., 2016; Pedrozo, Gomes y Uieda, 2018; Alpízar, Schneider y Tschapka, 2020). Por otro lado, también se han identificado grupos sensibles a estos disturbios como es el caso de los quirópteros de las subfamilias Macrotinae (Van Den Bussche, 1992), Micronycterinae (Van Den Bussche, 1992), Lonchorhininae (Gray, 1866), Glyphonycterinae (Baker, Solari, Cirranello, Simmons, 2016) y Phyllostominae (Gray, 1825), principalmente las especies carnívoras y las que se alimentan de insectos que atrapan directamente de la vegetación (*gleaners*), ya que, por lo general, no son capturadas habitualmente en áreas intervenidas, como son las zonas de cultivo; lo cual, probablemente, se debe a que han alcanzado un alto grado de especialización en su dieta y en los tipos de refugio que usan, de modo que solo pueden satisfacer estos requerimientos en sus hábitats naturales. De esta manera, se ha determinado que, aunque la riqueza puede ser igual en ambos tipos de zonas, la composición de especies puede estar alterada en estos paisajes agrícolas (Medellín, Equihua y Amin, 2000; Bobrowiec y Gribel, 2010; Mendenhall et al., 2014).

En Ecuador, país cuyas tierras agrícolas representan 22,21 % de su superficie terrestre (ONUAA, 2021b) y con alta riqueza de murciélagos (178 especies según Tirira, Brito, Burneo y Comisión de Diversidad de la Asociación Ecuatoriana de Mastozoología, 2020), las publicaciones sobre quiropterofauna en relación a zonas de cultivo, hasta la fecha, son escasas. Entre estas investigaciones se encuentran trabajos que comparan la diversidad de estos mamíferos voladores en bosques riparios de fincas agrícolas y ganaderas (Pozo y Eras, 2012) y en policultivos y monocultivos (Pozo-Rivera, Recalde-Samaniego, Cárdenas-Tello, Morejón-García y Berovides-Álvarez, 2015). A su vez, existe un estudio sobre la influencia de la estación climática en los patrones de diversidad de quirópteros en distintos paisajes agrícolas como cercas vivas monoespecíficas y poliespecíficas, plantaciones y árboles dispersos en pastizales (Pozo-Rivera, Arce-Carriel, Berovides-Álvarez y Ricardo-Nápoles, 2020); y, también se ha analizado la relación entre estas estructuras paisajísticas, la diversidad arbórea y de filostómidos (Pozo-Rivera, 2017). Cabe recalcar que, en todas las investigaciones mencionadas, para el registro de las especies de murciélagos y su abundancia, únicamente se emplearon redes de neblina. De este modo, es evidente que en el país se requieren más estudios que, a la vez, integren más metodologías para poder tener un registro más completo de los murciélagos en estos tipos de zonas y poder entender como varían los niveles de actividad (total y de forrajeo) de estos mamíferos en áreas intervenidas.

En este estudio se registró la quiropterofauna del cantón La Maná por medio de redes de neblina y detectores de ultrasonido. Estos muestreos se llevaron a cabo en una zona boscosa y en dos tipos de zonas agrícolas del área, de cultivo y de ecotono, mismas que fueron caracterizadas como tal en base al régimen de aplicación de pesticidas, a la variedad de especies cultivadas y a la cercanía a áreas naturales. De este modo, con la información obtenida, fue posible comparar entre estos tres hábitats las diversidades y equitatividades de los grupos de quirópteros registrados. Además, los datos de los monitoreos acústicos, también fueron

empleados para establecer cómo se ven afectadas las tasas de actividad de los murciélagos insectívoros a nivel zonal y local.

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Caracterizar los patrones de actividad, la diversidad y la equitatividad de la quiropterofauna presente en zonas de bosque, ecotono y cultivo del cantón La Maná.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Determinar los efectos del tipo de zona y la localidad en los patrones de actividad total y de forrajeo del ensamble de murciélagos insectívoros no filostómidos del cantón la Maná.
- Comparar entre zonas de bosque, ecotono y cultivo del cantón La Maná la diversidad y equitatividad de la quiropterofauna registrada en monitoreos acústicos y en muestreos con redes de niebla.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

El cantón La Maná, en el que se encuentran ubicadas las zonas estudiadas, está localizado al centro-norte del Ecuador, en la provincia de Cotopaxi, específicamente en las estribaciones de la cordillera occidental de Los Andes (Anexo 1). Este cantón tiene un área de 659,91 km² (65979,11 ha), de esta superficie, el 38,11 % corresponde a pastizales; el 29,84 %, a bosques nativos; el 19,34 %, a cultivos; el 8,22 %, a vegetación arbustiva; el 1,35 %, a áreas urbanas; y el 3,14 % restante, a múltiples coberturas que ocupan espacios inferiores al 1 % del territorio. De este modo, además de la Reserva Ecológica Ilinizas, que ocupa el 20,37 % de la superficie de La Maná, los porcentajes más grandes de terreno de este cantón son empleados en la crianza de ganado bovino (31,76 %), conservación y protección (22,59 %) y agricultura (19,37 %); el resto del suelo (5,91 %) está destinado al pastoreo ocasional, al aprovechamiento de madera, a la vivienda, entre otros (Gobierno Autónomo Descentralizado Municipal La Maná, 2015).

Dentro del mencionado cantón se seleccionaron sitios correspondientes a zonas de cultivo, de bosque y de ecotono (transición entre el bosque y cultivos). El tipo de cada localidad se definió de acuerdo a su distancia al bosque y características particulares observadas en imágenes satelitales de acceso público en la plataforma Google Earth © (Tabla 1). Se denominó “Bosque” o zona boscosa, al sitio libre de actividad antropogénica en el cual la vegetación predominante corresponde a árboles de varias especies nativas que, en conjunto, presentan una cubierta de dosel superior al 10 % (Anexo 2; Anexo 3; Food and Agriculture Organization, 2015). Se establecieron como ecotonos, los sitios cercanos a bosques en los que se cultivan varias especies vegetales y no se utiliza control químico de plagas en general (Anexo 4; Anexo 5; Anexo 6; Myster, 2012). Finalmente, se designaron como zonas de cultivo a las plantaciones que no presentan un bosque cercano (de acuerdo a las imágenes satelitales de Google Earth), en las que se practica monocultivo y, en su mayoría, se aplican plaguicidas (Anexo 7; Anexo 8; Anexo 9).

Tabla 1. Información detallada de las localidades muestreadas.

Localidad	Tipo	Rango altitudinal (m)	Distancia aproximada al bosque (km)	Coordenadas centrales
Bosque protegido El Jardín de los Sueños	Bosque	470-625	0	0°50'08,7" S 79°12'33,1" W
Huerto de El Jardín de los Sueños	Ecotono	530-550	0,70	0°50'17,2" S 79°12'12,1" W
Recinto Los Laureles	Ecotono	395-405	2,30	0°50'47,0" S 79°11'29,0" W
Guasaganda	Ecotono	481-487	9,28	0°46'47,3" S 79°08'48,7" W
San Cristóbal	Cultivo	460-462	5,78	0°52'05,8" S 79°10'06,8" W
Manguilita-El Triunfo	Cultivo	280 - 315	8,43	0°54'42,3" S 79°12'26,5" W
Hacienda hermanos Cabrera	Cultivo	225-230	11,40	0°56'04,6" S 79°14'44,4" W

Cabe recalcar que todos los lugares de estudio comparten ciertas características climáticas. De este modo, estos sitios presentan humedad relativa alta que puede variar entre el 70 y 90 %, precipitaciones que oscilan entre los 2000 y los 2500 mm por año y temperaturas que regularmente fluctúan entre 19 y 25 °C (GAD Municipal La Maná, 2015).

A su vez, de acuerdo al Sistema de Clasificación de los Ecosistemas del Ecuador Continental, las localidades de muestreo presentan algunos factores diagnósticos en común. Estos espacios comparten características bioclimáticas como macrobioclima tropical, bioclima pluviestacional y ombrotipo húmedo inferior (Figura 1; Ministerio del Ambiente del Ecuador, 2013a). En cuanto a la geoforma, todos los sitios exhiben relieve general de montaña (Figura 2a). A su vez, la fenología de estos lugares es siempreverde. Finalmente, el piso bioclimático también es universal y presenta un termotipo termotropical inferior (Figura 3) mismo que está asociado al piso florístico piemontano (Ministerio del Ambiente del Ecuador, 2013a; MAE, 2020a, 2020b, 2020c, 2020d, 2020e).

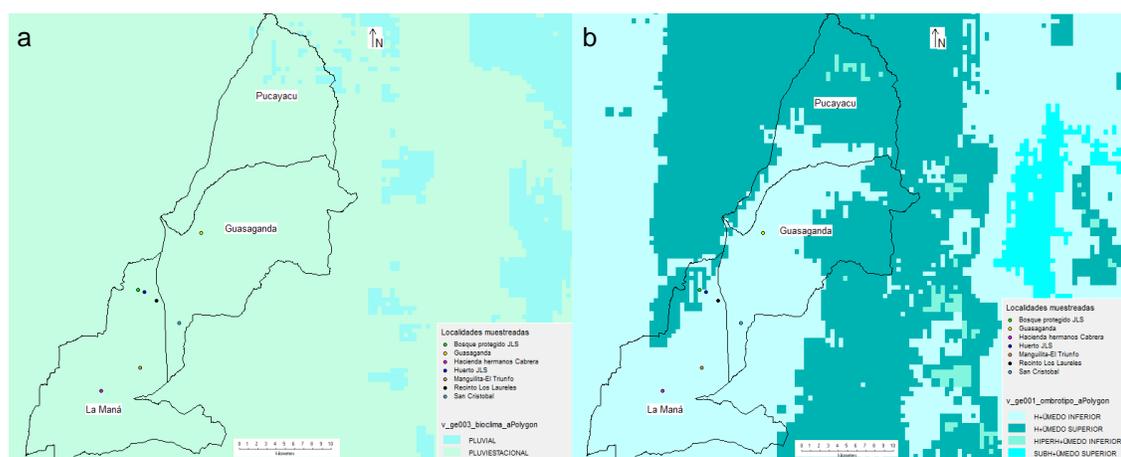


Figura 1. Mapas de factores bioclimáticos de las localidades muestreadas. a, mapa de bioclimas; b, mapa de ombrotipos; JLS, Jardín de los Sueños (Hijmans et al., 2012; Instituto Nacional de Estadísticas y Censos, 2020a, 2020b; MAE, 2020a, 2020b).



Figura 2. Mapas de geoforma a distintos niveles de las localidades muestreadas. a, mapa de relieve general; b, mapa de macrorrelieve; c, mapa de mesorelieve; JLS, Jardín de los Sueños (Hijmans et al., 2012; INEC, 2020a, 2020b; MAE, 2020c).

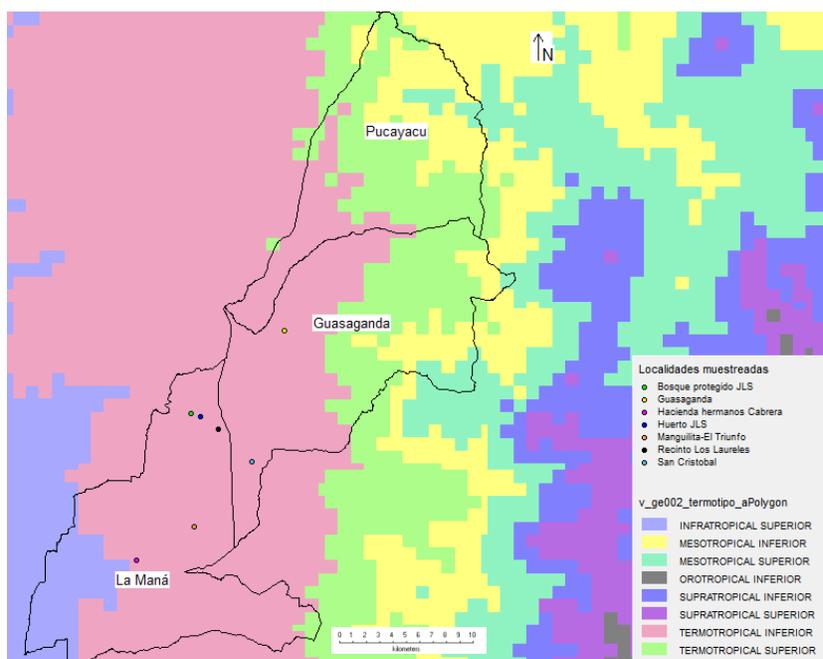


Figura 3. Mapa de termotipos de las localidades muestreadas. JLS, Jardín de los Sueños (Hijmans et al., 2012; INEC, 2020a, 2020b; MAE, 2020e).

Por otra parte, cada localidad tiene sus particularidades en otros factores diagnósticos (Tabla 2; Figura 2b-c; Figura 4; Figura 5; Figura 6). Esta heterogeneidad se debe en cierta medida a que el área abarcada por estos lugares (relativamente cercanos entre sí) corresponde a una zona de transición entre los Andes y el Litoral. Sin embargo, existe una estrecha relación entre estos sitios, ya que el piso piemontano del sector Cordillera Occidental de los Andes se encuentra fuertemente influenciado por el Chocó biogeográfico y, por lo tanto, hay similitud en la vegetación. De este modo, se puede considerar a todos los puntos como parte del Chocó (lo cual concuerda parcialmente con Fagua y Ramsey, 2019, y con los mapas de estratos de bosque del MAE; MAE, 2020i, 2020j; Anexo 10), específicamente del Chocó Ecuatorial (MAE, 2013a, 2013b; MAE, 2020f).

Tabla 2. Caracterización de las particularidades de las localidades de muestreo de acuerdo a los factores diagnósticos del Sistema de clasificación de los ecosistemas del Ecuador continental.

Localidad	Fisionomía	Biogeografía			Geoforma		Inundabilidad general
		Región	Provincia	Sector	Macrorrelieve	Mesorelieve	
Bosque protegido El Jardín de los Sueños	Bosque	Andes	Andes del Norte	C O A	Serranía	Vertiente	Ninguna
Huerto de El Jardín de los Sueños	Ninguna	Andes	Andes del Norte	C O A	Serranía	Vertiente	Ninguna
Recinto Los Laureles	Ninguna	Andes	Andes del Norte	C O A	Piedemonte	Abanico aluvial	Ninguna
Guasaganda	Ninguna	Andes	Andes del Norte	C O A	Piedemonte	Abanico aluvial	SI
San Cristóbal	Ninguna	Andes	Andes del Norte	C O A	Piedemonte	Abanico aluvial	SI
Manguilita-El Triunfo	Ninguna	Litoral	Chocó	Ch E	Piedemonte	Abanico aluvial	Ninguna
Hacienda hermanos Cabrera	Ninguna	Litoral	Chocó	Ch E	Piedemonte	Abanico aluvial	SI

C O A, Cordillera Occidental de los Andes; Ch E, Chocó Ecuatorial; S I, Susceptible de Inundación. Estos datos fueron obtenidos con base en las capas del mapa interactivo del MAE (2020c, 2020f, 2020g, 2020h), en el Sistema de clasificación de los ecosistemas del Ecuador continental y fuentes asociadas (MAE, 2013a, 2013b). La categoría Ninguna significa que no hubo información al respecto de esas localidades en dicho mapa. En el caso de fisionomía, esta categorización fue frecuente porque todos los lugares de muestreo, con excepción de Bosque protegido El Jardín de los Sueños, se encuentran en espacios intervenidos con coberturas de tierras agropecuarias de modo que no pueden ser calificados como arbustales, bosques o herbazales (Anexo 11).

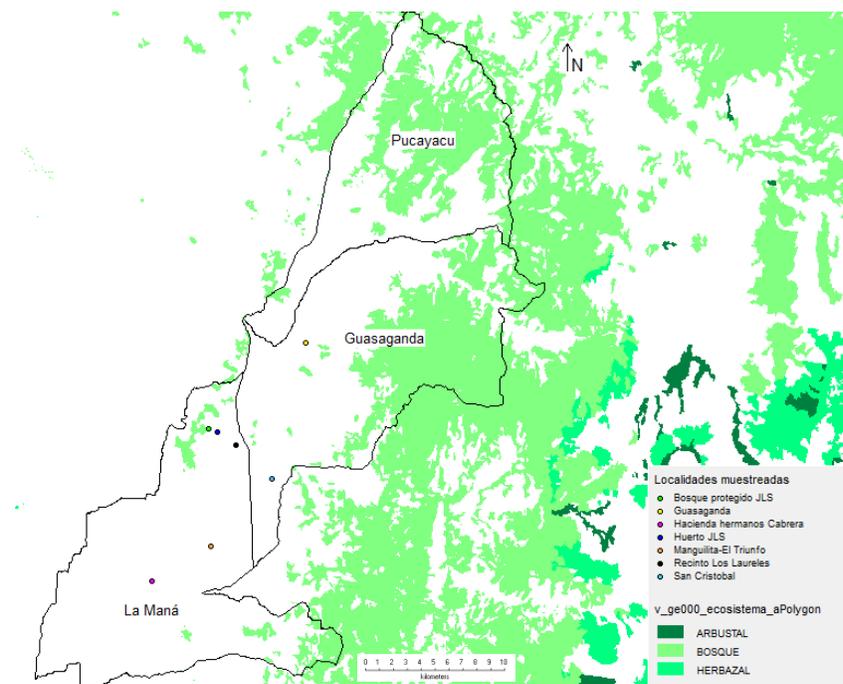


Figura 4. Mapa de fisionomía de las localidades muestreadas. JLS, Jardín de los Sueños (Hijmans et al., 2012; INEC, 2020a, 2020b; MAE, 2020g).

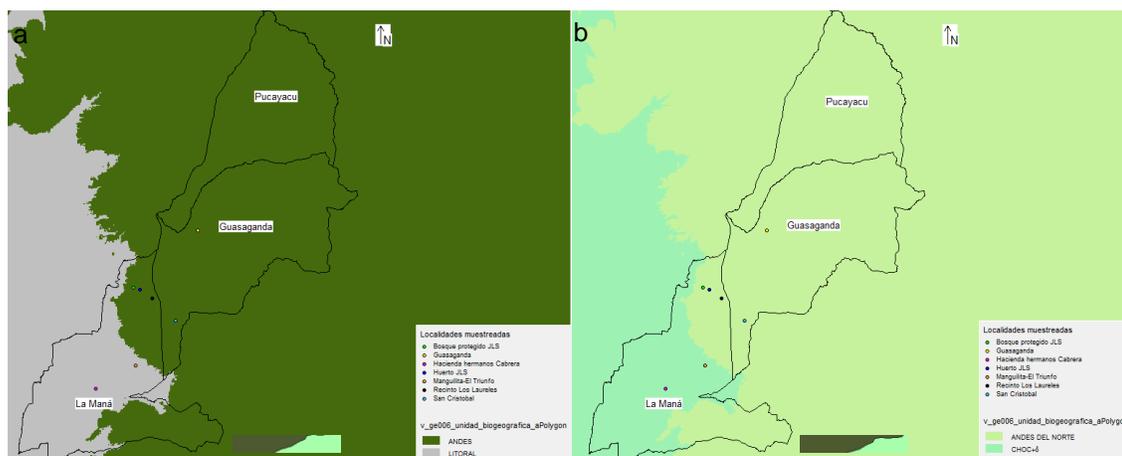


Figura 5. Mapas de biogeografía a distintas jerarquías de unidades biogeográficas de las localidades muestreadas. a, mapa de regiones biogeográficas; b, mapa de provincias biogeográficas; JLS, Jardín de los Sueños (Hijmans et al., 2012; INEC, 2020a, 2020b, MAE, 2020f).

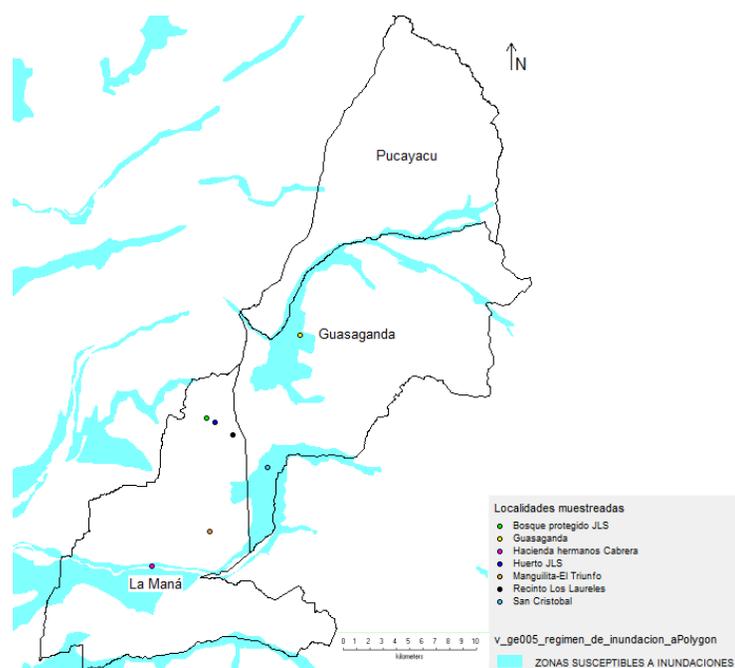


Figura 6. Mapa de inundabilidad general de las localidades muestreadas. JLS, Jardín de los Sueños (Hijmans et al., 2012; INEC, 2020a, 2020b; MAE, 2020h).

El Chocó Ecuatorial es un área de aproximadamente 16 800 km² que comprende parte de las provincias de Carchi, Esmeraldas, Imbabura, Pichincha, Manabí, Cotopaxi, Los Ríos y Santo Domingo de los Tsáchilas. Entre las características generales de este sector figuran un rango altitudinal que va desde el nivel del mar hasta los 1500 m, alta pluviosidad y gran biodiversidad. Además, es una zona considerada como amenazada principalmente por las actividades antrópicas; prueba de esto es que para el año 2014, apenas el 57 % de su superficie correspondía a remanentes de bosques naturales, mientras que el 43 % restante, a áreas con coberturas de intervención como pastizales y mosaico agropecuario (Burneo et al., 2015).

4.1. MONITOREO ACÚSTICO Y ANÁLISIS DE LLAMADAS DE ECOLOCACIÓN

Las llamadas de ecolocación de los murciélagos en vuelo libre fueron grabadas entre las 18:00 y 22:00 h con el detector activo Anabat Walkabout (Anexo 12) y el detector pasivo SM4BAT (Anexo 13) en los meses de noviembre y diciembre del 2018, febrero del 2019 y julio del 2020 siguiendo el protocolo de Tinajero, Rivera y Burneo (2019). De este modo, por tipo de localidad, en conjunto los detectores permanecieron activos aproximadamente 15 h de las cuales con Anabat Walkabout, se grabó alrededor del 60 % del tiempo y, con SM4BAT, el restante 40 % (Tabla 3).

Tabla 3. Información detallada de los monitoreos acústicos.

Localidad	Fecha	Detector	Horario	Horas
Bosque protegido El Jardín de los Sueños	05/11/2018	SM4BAT	18:15-21:30	3,25
	04/02/2019		18:50-22:00	3,17
	16/07/2020	Anabat Walkabout	18:05-19:30	1,42
	21/07/2020		18:00-21:35	3,58
	22/07/2020		18:10-22:00	3,83
			Total	15,25
Huerto de El Jardín de los Sueños	08/11/2018	SM4BAT	18:10-20:50	2,67
	09/11/2018		18:10-20:50	2,67
			Total	5,34
Recinto Los Laureles	08/11/2018	Anabat Walkabout	18:45-21:10	2,42
	09/11/2018		18:25-18:40	0,25
	04/02/2019		18:45-20:45	2
			Total	4,67

Localidad	Fecha	Detector	Horario	Horas
Guasaganda	14/12/2018	Anabat	18:25-20:40	2,25
	01/02/2019	Walkabout	18:35-21:00	2,42
Total				4,67
San Cristóbal	16/12/2019	Anabat	19:15-21:10	1,92
	02/02/2019	Walkabout	18:40-20:45	2,08
Total				4
Manguilita-El Triunfo	17/12/2018	Anabat	18:45-21:20	2,58
	03/02/2019	SM4BAT	18:40-21:15	2,58
Total				5,16
Hacienda hermanos Cabrera	06/11/2018	SM4BAT	18:00-21:30	3,5
	07/11/2018	Anabat	18:05-19:55	1,83
Total				5,33

Los períodos de actividad de los detectores en las localidades de las zonas de bosque, ecotono y cultivo suman un total de 15,25, 14,68 y 14,49 h, respectivamente; lo que significa que estos tiempos como mínimo están estandarizados al 95,02 %. De la misma manera, para estas tres zonas cada tipo de detector permaneció activo durante porcentajes de tiempo similares. Con Anabat Walkabout, se grabó 57,9 %, 63,62 % y 58,04 % del total de horas en bosque, ecotonos y cultivos, correspondientemente; mientras que, con SM4BAT, se grabaron los porcentajes restantes, es decir, 42,1 %, 36,38 % y 41,96%.

Adicionalmente, es importante recalcar que las grabaciones de 2020 fueron realizadas durante la salida de campo del proyecto de disertación de Andrea Caicedo en la que participé en calidad de asistente.

Estas grabaciones fueron filtradas y analizadas con el software Kaleidoscope (Wildlife acoustics, Inc.). De este modo, al establecer el rango de frecuencias a ser detectado con el programa (entre 8 - 120 kHz), entre otros parámetros, se separaron los archivos de ruido de los que contenían grabaciones de llamadas que posteriormente fueron analizadas e identificadas (hasta nivel de especie en la mayoría de casos), tanto automáticamente, por el software, como manualmente para confirmar o corregir las identificaciones (Tinajero et al., 2019). Para la identificación taxonómica de las llamadas se tuvieron en cuenta parámetros acústicos importantes de frecuencia (ancho de banda, frecuencias inicial, final, superior, inferior, del punto de inflexión y de mayor energía) y tiempo (medidos en milisegundos, como duración e intervalo de pulso) de los sonogramas de las llamadas de búsqueda de alimento y se los comparó con los publicados en la bibliografía y en la biblioteca de llamadas de ecolocación de los murciélagos del Ecuador (Rivera-Parra y Burneo, 2013; Lopez-Baucells et al., 2016; Arias-Aguilar et al., 2018; Rivera, Vallejo, Tinajero y Burneo, 2019). Así pues, las llamadas de filostómidos presentes en los archivos, una vez reconocidas a nivel de familia, fueron excluidas del presente estudio porque, al ser generalmente de baja intensidad, en pocas ocasiones son detectadas y, por lo tanto, los resultados no estarían representando niveles de actividad reales (Yoh, Syme, Rocha, Meyer y López-Baucells, 2020).

De esta forma, en cada archivo de grabación, una vez identificadas las llamadas de murciélagos no filostómidos al nivel taxonómico menos inclusivo posible, se procedió a contabilizar la cantidad de pases y de zumbidos de alimentación (incrementos en la tasa de repetición de pulsos y decrecimientos en su duración e intervalos que se dan con cada intento de captura) por sonotipo, para posteriormente poder determinar y comparar entre zonas y localidades, los niveles de actividad total y de forrajeo (Britton y Jones, 1999, Wickramasinghe et al., 2003; Brigham, Kalko, Jones, Parsons y Limpens, 2004; Ratcliffe, Elemans, Jakobsen y Surlykke, 2013). Así pues, cabe recalcar que se cuantificó como pase a cada sucesión de más de dos pulsos de ecolocación emitidos por el mismo murciélago; a su vez, si la separación entre pases de una misma especie era igual o superior a tres intervalos de pulso,

estos (pases) eran contados por separado (Fenton, 2004; Estrada-Villegas, Meyer y Kalko, 2010).

Las cifras obtenidas de los conteos fueron empleadas para medir principalmente el efecto del tipo de hábitat (bosque, ecotono y cultivo) y de las localidades en la actividad total y de forrajeo. Para esto se emplearon dos modelos mixtos lineales generalizados (GLMM por sus siglas en inglés) con distribución de Poisson (normalmente usada para modelar datos de conteos) o binomial negativa, en caso de sobredispersión (Di Rienzo, Macchiavelli y Casanoves, 2017). En todos los GLMMs, las variables dependientes fueron los números de pases y de zumbidos de alimentación por noche por especie y se usó al logaritmo de los minutos de grabación por día como *offset* (variable de exposición) para modelar los datos de conteo como tasas ya que estos tiempos no siempre fueron iguales. De esta forma, en el modelo 1, los efectos fijos fueron la zona y el sonotipo y, los aleatorios, la localidad, la fecha y el detector. A su vez, para el otro modelamiento (modelo 2), la localidad y el sonotipo fueron definidos como efectos fijos, y, la fecha y el tipo de detector, como aleatorios. Complementariamente, en ambos casos, se realizaron pruebas LSD (Least Significant Difference) de Fisher a un nivel de significancia de 0,05, aplicando correcciones de Bonferroni para ajustar los valores p, y, de este modo, poder comparar los parámetros de actividad estudiados entre zonas y localidades disminuyendo el incremento en las probabilidades de cometer errores tipo I que se da al realizar comparaciones múltiples (Lee y Lee, 2018; Torrent, López-Baucells, Rocha, Bobrowiec y Meyer, 2018; Muñoz et al., 2019). Todos estos procesos fueron desarrollados en el software estadístico InfoStat versión 2020 (Di Rienzo et al., 2020), aprovechando su capacidad de conexión con R (R Core Team, 2020).

Para estimar la abundancia se tomó, en cada sitio, a la presencia de un determinado sonotipo durante un intervalo de cinco minutos como un individuo; mediante este conteo estandarizado se resolvió el problema de pseudoreplicación de los datos crudos (números totales de pases) en los que varios pases pueden

pertenecer a un mismo murciélago. Esto permitió la posterior realización de comparaciones válidas en cuanto a parámetros de diversidad en los distintos hábitats; a pesar de que las cifras obtenidas correspondan a índices de actividad relativa y no a números de individuos como tal (Miller, 2001; Estrada-Villegas et al., 2010; Wordley, Sankaran, Mudappa y Altringham, 2018).

Con los datos de “abundancia” obtenidos por tipo de hábitat, se procedió a evaluar y comparar la completitud de los muestreos (monitoreos), la diversidad a diferentes órdenes (q) y la equitatividad (*evenness*) de los ensambles de murciélagos insectívoros no filostómidos de bosque, cultivo y ecotono. Para esto se siguió el procedimiento basado en los números de Hill (Hill, 1973) propuesto por Chao et al. (2020), mismo que consta de cuatro pasos que son: (1) elaborar perfiles de completitud de las muestras, (2a) realizar procesos de rarefacción (interpolación) y extrapolación en relación al tamaño de las muestras, (2b) aplicar análisis asintóticos de los perfiles de diversidad para $0 \leq q \leq 2$, (3) llevar a cabo rarefacciones y extrapolaciones con base en la cobertura y (4) elaborar perfiles de equitatividad.

Los valores estimados de completitud de las muestras para los distintos órdenes de diversidad (${}^q\hat{C}$) se obtuvieron desde $q = 0$ hasta $q = 2$ a intervalos de 0,25 (paso 1). Para esto, se aplicó la fórmula general para el cálculo de ${}^q\hat{C}$ y en los casos especiales de $q = 0$, $q = 1$ y $q = 2$ se aplicaron otros estimadores similares (Anexo 14). Así pues, para el primer caso ($q = 0$), se calculó la completitud considerando a todas las especies (sonotipos) por igual, independientemente de sus abundancias. En el segundo caso ($q = 1$), se obtuvo el valor de cobertura de la muestra (proporción de individuos del ensamble que corresponde a las especies detectadas) pesando a cada especie en relación a su abundancia, al tratar a cada individuo por igual (Good, 1953; Good, 2000; Chao y Jost, 2012). Finalmente, en el tercer caso ($q = 2$), cada especie fue valorada en relación a su abundancia elevada al cuadrado, lo que, a su vez, significa que cada individuo fue ponderado proporcionalmente a la abundancia de su especie. Adicionalmente, para todas las medidas estimadas de completitud se obtuvieron sus respectivos intervalos de confianza al 95 % por medio de la aplicación

de 1000 iteraciones de *bootstrap* (remuestreos); y con todos estos valores (estimados e intervalos) se construyeron curvas de completitud de las muestras (Chao y Jost, 2015; Chao et al., 2020).

La diversidad observada o empírica (qD) y estimada (${}^q\hat{D}$) para valores de q desde 0 hasta 2 (a intervalos de 0,25) se cuantificó por medio de números de Hill (Hill, 1973), mismos que, básicamente, son una familia de índices que representan números efectivos de especies igualmente abundantes parametrizados por un exponente q que determina la sensibilidad a las abundancias de las especies. Así pues, en los casos particulares de $q = 0$, $q = 1$ y $q = 2$, las medidas de diversidad obtenidas fueron riqueza, diversidad de Shannon (índice exponencial de Shannon) y de Simpson (índice de Simpson inverso), respectivamente; mismas que, a su vez, correspondientemente, se interpretan como números de especies en general, de especies abundantes y de especies altamente abundantes (Shannon, 1949; Simpson, 1949; Hill, 1973). Adicionalmente, es preciso señalar que para la realización de las estimaciones (inferencias de la diversidad total), se empleó el método propuesto por Chao y Jost (2015) que permite obtener perfiles asintóticos (cuando el tamaño muestral tiende al infinito) y continuos de diversidad (paso 2b) por medio del estimador analítico ${}^q\hat{\lambda}$ que está fundamentado en la estimación de pendientes sucesivas (interpretadas, a su vez, como tasas sucesivas de descubrimiento de nuevas especies) de la curva de acumulación de especies basada en el tamaño de muestra. Asimismo, cabe recalcar que, para valores de q de 0, 1 y 2, se estimaron los números de Hill (Hill, 1973) por medio del índice no paramétrico de Chao 1 (Chao, 1984), la forma exponencial del estimador de entropía de Shannon (Shannon, 1949) desarrollada por Chao, Wang y Jost (2013) y la ecuación propuesta por Gotelli y Chao (2013), correspondientemente (Anexo 15; Anexo 16). De esta manera, como resultado se obtuvieron perfiles de diversidad empíricos y asintóticos (estimados) junto con sus respectivos intervalos de confianza al 95 %, producto de la aplicación de 1000 *bootstraps*. Finalmente, con el objetivo de evitar subestimar las diversidades verdaderas (totales), se efectuaron las comparaciones pertinentes entre ensamblajes con base en las estimaciones, debido a su mayor precisión ya que la

diversidad empírica (al ser generalmente producto de muestreos incompletos) no tiene en cuenta a las especies no detectadas (Chao et al., 2020).

Los análisis (no asintóticos) de rarefacción y extrapolación de los números de Hill (Hill, 1973) con base en el tamaño de muestra (paso 2a) y en la cobertura (paso 3) por tipo de hábitat se realizaron para valores de q de 0, 1 y 2. De este modo, se obtuvieron datos de diversidad y cobertura (junto con sus intervalos de confianza al 95 % resultantes de la aplicación de 1000 *bootstraps*) alcanzadas partiendo desde un tamaño muestral de 1 extendido hasta el doble del total de individuos registrados en los muestreos. Esto permitió determinar el valor máximo de cobertura al cual poder realizar comparaciones justas de las diversidades entre ensamblajes (C_{max}), es decir, el mínimo entre los valores máximos estimados de todas las muestras cuando son extrapoladas al doble. Además, se construyeron curvas de completitud y de rarefacción y extrapolación de la diversidad en relación a la cobertura y a la cantidad de individuos. De esta manera, con base en los gráficos generados, se pudieron realizar interpretaciones visuales que permitieron, entre otras cosas, establecer si los datos proporcionados son suficientes para estimar correctamente los valores de diversidad de los análisis asintóticos (lo cual es cierto únicamente cuando la curva que relaciona el tamaño de muestra extendido hasta doble (eje X) con los números de Hill (eje Y) se estabiliza). Para la ejecución de estos análisis se emplearon varios estimadores analíticos derivados de fórmulas teóricas para los cálculos de diversidad esperada y de cobertura (Anexo 17; Anexo 18; Chao y Jost, 2012; Chao et al., 2014; Chao et al., 2020).

Finalmente, se obtuvieron las medidas de equitatividad (paso 4) a partir de valores derivados de las pendientes de los perfiles de diversidad. Esto ya que ambos conceptos (equitatividad y diversidad) están relacionados de tal forma que, mientras más cercana a 0 se encuentra la pendiente, mayor es la equitatividad. Así pues, si todas las especies que componen una comunidad (ensamblaje, ensamble, etc.) tienen abundancias uniformes (equitatividad máxima), el perfil de diversidad se visualiza como una línea horizontal (pendiente = 0) al nivel de la riqueza de especies

que se extiende para todos los valores de q . Por el contrario, si existe desigualdad entre las abundancias, a mayor valor de q , decrecen los valores de los números de Hill, por lo que las pendientes del perfil adquieren cierto grado de inclinación, tomando valores distintos de 0. De este modo, para calcular los valores de equitatividad (qE) para los distintos órdenes de diversidad se aplicó la siguiente fórmula general ${}^qE = ({}^qD - 1)/(S - 1)$ propuesta por (Jost, 2010), misma que considera la pendiente que conecta los puntos $q = 0$ (S) y cualquier valor de $q > 0$ (qD) en cualquier perfil de números de Hill; cabe recalcar que en los casos específicos de $q = 1$ y $q = 2$ las medidas de equitatividad se equiparan a las propuestas por Heip (1974) y Kvålseth (1991), respectivamente. Adicionalmente, como medida general, se calculó el índice J' de Pielou, cuya fórmula es $J' = \log({}^1D)/(\log S) = H/(\log S)$, lo que representa la razón entre el índice de Shannon (H ; Anexo 16) calculado y el valor máximo que puede adquirir el mismo que es el logaritmo de la riqueza (S), ya que 1D es igual a S (0D) cuando la pendiente es 0 (Shannon, 1949; Pielou, 1966). De este modo, en ambos casos, los resultados más cercanos a uno fueron interpretados como indicativos de ensambles con mayor equitatividad. Complementariamente cabe recalcar que, en ambas fórmulas se trabajaron con los valores de diversidad de los análisis de interpolación y extrapolación cuando la cobertura es C_{max} , de modo que, qD , corresponde a ${}^q\hat{D}_{C_{max}}$; y, S , representa concretamente el valor de ${}^0\hat{D}_{C_{max}}$, (Anexo 17; Anexo 18; Chao et al., 2014; Chao y Ricotta, 2019; Chao et al., 2020).

Los primeros tres pasos (1, 2a, 2b y 3) fueron efectuados con la versión online del software iNEXT (Chao, Ma y Hsieh, 2016), mientras que, el cuarto paso se llevó a cabo mediante dos vías, manual, a nivel de C_{max} , para valores de $q = 1$ y $q = 2$; y, automática, empleando en la fórmula de Jost (2010) los datos empíricos (diversidad empírica) para valores de q desde 0 a 2 a intervalos de 0,05; esta última vía se ejecutó en el programa RStudio versión 1.3.1093 (RStudio Team, 2020) con base en el código “Evenness” (Chao y Chen, 2019), utilizado para obtener parte de los resultados del artículo de Chao y Ricotta (2019), lo que implicó el uso de los

paquetes dplyr (Wickham, François, Henry y Müller, 2020), ggplot2 (Wickham, 2016), ggpubr (Kassambara, 2020) y reshape (Wickham, 2007).

4.2. MUESTREO DE MURCIÉLAGOS CON REDES DE NEBLINA Y ANÁLISIS DE DATOS

Se llevaron a cabo muestreos durante noches de poca luz lunar y de condiciones climáticas favorables (precipitación nula o baja) con redes de neblina en los meses de noviembre y diciembre del 2018, febrero del 2019 y julio del 2020, correspondientes a la época seca, inicios de la época lluviosa, época lluviosa e inicios de la época seca de la zona, respectivamente. Así, se capturaron quirópteros con redes instaladas a nivel de suelo localizadas consecutivamente o en distintos puntos espaciados varios metros entre sí, dependiendo de la heterogeneidad del paisaje de la localidad muestreada. De este modo, a mayor heterogeneidad, mayor número de puntos espaciados. Para el caso de paisajes heterogéneos, las redes se colocaron en sitios donde se esperaba la presencia de murciélagos (ya sea forrajeando, bebiendo o desplazándose), por ejemplo, sobre pequeños cauces de agua (Erkert, 2000; Kunz, Hodckison y Weise, 2009).

Cada localidad fue muestreada entre las 18:00 y 22:00 h con redes de neblina de distintas dimensiones hasta completar un esfuerzo de captura de 3369,6 horas-metros cuadrados de red (h.m^2) por tipo de localidad. De este modo, con excepción del Bosque protegido Jardín de los Sueños, por localidad se empleó un esfuerzo de muestreo de 1123,2 h.m^2 o ligeramente superior (Tabla 4; Anexo 19; Straube y Bianconi, 2002).

Tabla 4. Información detallada de los muestreos con redes de neblina.

Localidad	Fecha	Horario	Horas	# redes grandes (S = 31,2 m ²)	# redes pequeñas (S = 15,6 m ²)	Esfuerzo de muestreo (h.m ²)
Bosque protegido El Jardín de los Sueños	04/11/2018	18:00-22:00	4	3	3	561,6 * 6 = 3369,6
	05/11/2018					
	18/12/2018					
	14/07/2020					
	15/07/2020					
	16/07/2020					
	02/02/2019 Δ	18:30-20:30	2	3	3	280,8
	17/07/2020 Δ	18:00-20:30	2,5	3	3	351 * 2 = 702
	20/07/2020 *					
	21/07/2020 *	18:30-21:30	3	3	3	421,2
Total						4773,6
Huerto de El Jardín de los Sueños	8/11/2018	18:00-22:00	4	2	2	374,4 * 3 = 1123,2
	9/11/2018					
	01/02/2019					
	18/07/2020 *	18:00-22:00	4	1	3	312
Total						1435,2
Recinto Los Laureles	8/11/2018	18:00-22:00	4	2	2	374,4 * 3 = 1123,2
	9/11/2018					
	11/12/2018					
Total						1123,2
Guasaganda	14/12/2018	18:00-22:00	4	6	6	1123,2
Total						1123,2

Localidad	Fecha	Horario	Horas	# redes grandes (S = 31,2 m ²)	# redes pequeñas (S = 15,6 m ²)	Esfuerzo de muestreo (h.m ²)
San Cristóbal	16/12/2018	18:00-22:00	4	6	6	1123,2
					Total	1123,2
Manguilita-El Triunfo	17/12/2018	18:00-22:00	4	6	6	1123,2
					Total	1123,2
Hacienda hermanos Cabrera	6/11/2018 7/11/2018	18:00-22:00	4	3	3	561,6 * 2 = 1123,2
					Total	1123,2

#, número; S, superficie. Los símbolos Δ y * se encuentran señalando a los días de muestreo cuyos datos no se tuvieron en cuenta para los análisis de este estudio por motivos de precipitación y de equiparación de los esfuerzos de muestreo por tipo de localidad al 100 %, respectivamente.

El esfuerzo de muestreo para cada fecha se obtiene de sumar los productos obtenidos de multiplicar la cantidad de horas por el número de redes (de un tamaño definido) por la S de red. Este último factor varía su valor dependiendo del largo (l) de red; de este modo, las grandes redes tienen un área de 31,2 m² y las pequeñas de 15,6 m² debido a sus dimensiones que son 12 m de l * 2,6 m de alto (a) y 6 m de l * 2,6 m de a, respectivamente. De este modo, para obtener el esfuerzo de muestreo por sitio, las h.m² diarias se multiplican por el número de días en que todos los factores fueron los mismos para una localidad y se suman todos los resultados por lugar.

Las redes fueron revisadas cada 15 a 30 minutos dependiendo de la cantidad de murciélagos capturados en la primera revisión (Anexo 20; Anexo 21). Los quirópteros capturados fueron identificados en campo, en la mayoría de casos, según Tirira (2017). De este modo, se registró la abundancia de las distintas especies y, de ser posible, se colectaron dos especímenes testigo de cada una (de preferencia un macho y una hembra) teniendo en cuenta los protocolos de procedimientos (registro de datos, preparación y preservación de especímenes mastozoológicos) para colectas de campo de la Sección de Mamíferos del Museo de

Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCAZ-M) donde fueron depositados estos especímenes (Camacho, 2018a).

Se verificó en laboratorio la identidad taxonómica de los murciélagos colectados. Para lo cual se emplearon las claves de Díaz, Solari, Aguirre, Aguiar y Barquez (2016), Gardner (2007) y Tirira (2017). De este modo, en casos necesarios, se realizaron extracciones de cráneo de los especímenes en fluido para visualizar características dentales y craneales (requeridas por las claves). Para esto se siguieron los protocolos de procedimientos (registro de datos, preparación y preservación de especímenes mastozoológicos) tras el ingreso de especímenes a la colección del QCAZ-M (Camacho, 2018b).

De este modo, una vez corregidas las identificaciones, con los datos de abundancia de las distintas especies, se procedió a ejecutar el método de cuatro pasos de Chao et al. (2020) descrito anteriormente.

5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

5.1. MONITOREO ACÚSTICO Y ANÁLISIS DE LLAMADAS DE ECOLOCACIÓN

Como productos generales de los monitoreos acústicos, se obtuvieron 4567 archivos de grabaciones en los que se cuantificaron 16 662 pases y 2452 zumbidos de alimentación de murciélagos insectívoros no filostómidos. A su vez, en el análisis de estas llamadas, se pudieron distinguir 16 sonoespecies y seis sonotipos identificados a niveles taxonómicos más inclusivos (género, familia y orden; Tabla 5).

Tabla 5. Datos de abundancia de pases y de zumbidos de alimentación de los sonotipos grabados durante los monitoreos acústicos en las zonas de bosque, ecotono y cultivo.

Familia Subfamilia Sonotipo	Abundancia de pases por sonotipo				Abundancia de z. a. por sonotipo			
	B	E	C	G	B	E	C	G
Emballonuridae (Gervais, 1856)								
Emballonurinae (Gervais, 1856)								
<i>Centronycteris centralis</i> (Thomas, 1912)	2	95	0	97	0	2	0	2
<i>Diclidurus albus</i> (Wied-Neuwied, 1820a)	0	0	22	22	0	0	1	1
<i>Peropteryx kappleri</i> (Peters, 1867)	94	611	43	748	19	56	7	82
<i>Peropteryx macrotis</i> (Wagner, 1843)	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Rhynchonycteris naso</i> (Wied-Neuwied, 1820b)	0	0	81	81	0	0	5	5
<i>Saccopteryx bilineata</i> (Temminck, 1838)	747	620	89	1456	102	113	28	243
◇ Emballonuridae (Gervais, 1856)	0	6	8	14	0	1	5	6
Molossidae (Gervais, 1856)								
Molossinae (Gervais, 1856)								
<i>Molossus molossus</i> (Pallas, 1766)	19	980	1846	2845	0	151	664	815
<i>Molossus rufus</i> (Geoffroy St.-	0	129	132	261	0	20	46	66

Familia Subfamilia Sonotipo	Abundancia de pases				Abundancia de z. a.			
	por sonotipo				por sonotipo			
	B	E	C	G	B	E	C	G
Hilaire, 1805)								
<i>Nyctinomops macrotis</i> cf. (Gray, 1839)	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Tadarida brasiliensis</i> (Geoffroy St.-Hilaire, 1824)	0	155	28	183	0	4	1	5
◇ Molossidae (Gervais, 1856)	0	2	17	19	0	1	5	6
Mormoopidae (Saussure, 1860)								
<i>Pteronotus personatus</i> cf. (Wagner, 1843)	0	0	1	1	0	0	0	0
Noctilionidae (Gray, 1821)								
<i>Noctilio leporinus</i> (Linnaeus, 1758)	0	1	14	15	0	0	4	4
◇ Noctilionidae (Gray, 1821)	0	0	2	2	0	0	0	0
Vespertilionidae (Gray, 1821)								
Myotinae (Tate, 1942)								
<i>Myotis nigricans</i> (Schinz, 1821)	1606	2357	2515	6478	255	328	272	855
<i>Myotis riparius</i> (Handley, 1960)	16	13	29	58	1	1	0	2
Vespertilioninae (Gray, 1821)								
Δ <i>Eptesicus</i> (Rafinesque, 1820)	0	378	1226	1604	0	15	191	206
<i>Eptesicus chiriquinus</i> (Thomas, 1920)	0	2104	467	2571	0	94	28	122
<i>Lasiurus blossevillii</i> (Lesson, 1826)	31	98	62	191	2	19	8	29
◇ Vespertilionidae (Gray, 1821)	0	2	5	7	0	1	1	2
□ Chiroptera (Blumenbach, 1779)	0	0	7	7	0	0	1	1
Totales	2515	7552	6595	16662	379	806	1267	2452

B, bosque; E, ecotono; C, cultivo; G, general; z. a., zumbidos de alimentación. Los símbolos Δ, ◇ y □ se encuentran señalando a los sonotipos que solo pudieron ser identificados a nivel de género, familia y orden, respectivamente. El resto de sonotipos, sin simbología, corresponden a especies (sonoespecies) de murciélagos. Todos los quirópteros de la tabla son insectívoros, aunque, no necesariamente, se alimenten exclusivamente de insectos (Tirira, 2017). Estos datos no incluyen las grabaciones de julio del 2020 (por la emergencia sanitaria, fue imposible acudir a la institución a procesar y analizar esa información).

En cuanto a los GLMMs, a nivel zonal (modelo 1), local (modelo 2) y de sonotipos (modelos 1 y 2) se detectaron diferencias estadísticamente significativas en los patrones de actividad de los murciélagos insectívoros no filostómidos grabados (Tabla 6; Tabla 7; Tabla 8; Tabla 9). De este modo, se comprobó la existencia de disimilitudes entre zonas y localidades en la actividad de forrajeo (Tabla 7; Tabla 9); mientras que, la actividad total, solo difiere entre localidades (Tabla 8). A su vez, en todos los modelos se encontró que entre sonotipos existen diferencias en las dos variables dependientes (Tabla 6; Tabla 7; Tabla 8; Tabla 9). Complementariamente, es necesario aclarar que en ambos GLMMs se aplicó la distribución binomial negativa para corregir la sobredispersión de los datos, lo que, a la par, resultó en un mejor ajuste del modelo.

Tabla 6. Pruebas de hipótesis marginales (Wald) de los efectos fijos del modelo 1 (zona y sonotipo) sobre la variable número de pases por noche por sonotipo.

Factor	GL numerador	GL denominador	Valor F	Valor p
Zona	2	306	0,45	0,6412
Sonotipo	21	306	14,14	<0,0001

GL, grados de libertad.

Tabla 7. Pruebas de hipótesis marginales (Wald) de los efectos fijos del modelo 1 (zona y sonotipo) sobre la variable número de zumbidos de alimentación por noche por sonotipo.

Factor	GL numerador	GL denominador	Valor F	Valor p
Zona	2	306	21216,40	<0,0001
Sonotipo	21	306	3352204,06	<0,0001

GL, grados de libertad.

Tabla 8. Pruebas de hipótesis marginales (Wald) de los efectos fijos del modelo 2 (localidad y sonotipo) sobre la variable número de pases por noche por sonotipo.

Factor	GL numerador	GL denominador	Valor F	Valor p
Localidad	6	302	5,38	<0,0001
Sonotipo	21	302	14,22	<0,0001

GL, grados de libertad.

Tabla 9. Pruebas de hipótesis marginales (Wald) de los efectos fijos del modelo 2 (localidad y sonotipo) sobre la variable número de zumbidos de alimentación por noche por sonotipo.

Factor	GL numerador	GL denominador	Valor F	Valor p
Localidad	6	302	3,28	0,0039
Sonotipo	21	302	8,45	<0,0001

GL, grados de libertad.

En el modelo 1, las comparaciones múltiples detectaron diferencias específicas entre zonas en la actividad de forrajeo, mas no en la actividad total. De este modo, se comprueba para este último parámetro (al igual que con las pruebas de hipótesis de Wald; Tabla 6) que, estadísticamente, entre bosque, ecotonos y cultivos, no existen diferencias; aunque es evidente que en la zona boscosa la actividad total de los quirópteros es notablemente menor en relación a los otros dos tipos de hábitat (Tabla 10; Figura 7a). En lo referente a la actividad de forrajeo, las pruebas LSD de Fisher demostraron que los tres hábitats se diferencian entre sí en este parámetro; de esta forma, se puede afirmar que las tasas de intento de captura de insectos por parte de los murciélagos son mayores en ecotonos, disminuyen en cultivos y, en el bosque, decaen aún más (Tabla 11; Figura 7b).

Tabla 10. Pruebas LSD de Fisher del modelo 1 que comparan entre zonas las medias ajustadas de los números de pases por noche por sonotipo.

Zona	Predictor lineal	E. E.	Media	E. E.	Grupos
Cultivo	-0,89	0,51	0,41	0,21	A
Ecotono	-1,14	0,52	0,32	0,17	A
Bosque	-1,85	0,88	0,16	0,14	A

E. E., error estándar. Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$).

Tabla 11. Pruebas LSD de Fisher del modelo 1 que comparan entre zonas las medias ajustadas de los números de zumbidos de alimentación por noche por sonotipo.

Zona	Predictor lineal	E. E.	Media	E. E.	Grupos
Ecotono	-6,43	0,01	0,0016	0,000016	A
Cultivo	-6,66	0,01	0,0013	0,000013	B
Bosque	-7,56	0,01	0,00052	0,0000037	C

E. E., error estándar. Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$).

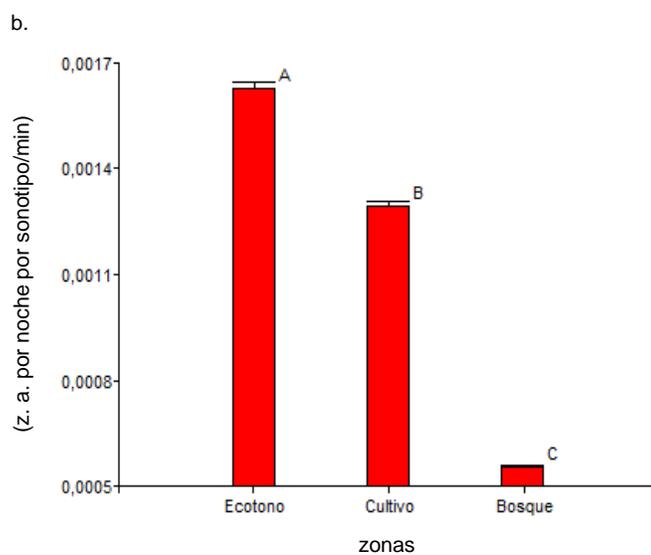
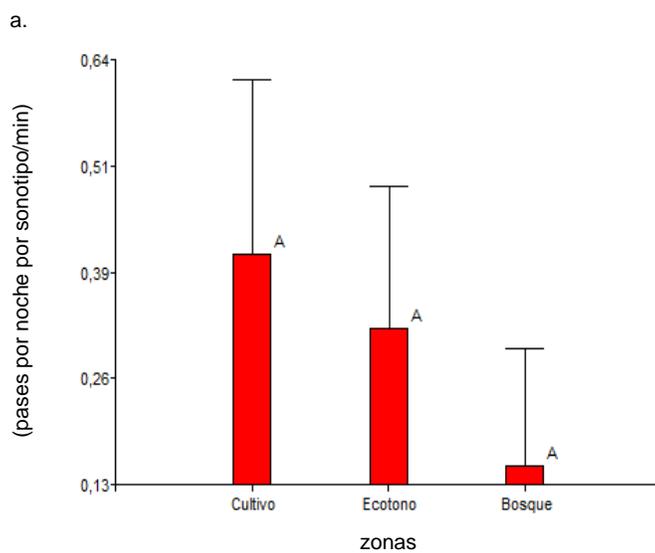


Figura 7. Gráficos de barras de los resultados de las pruebas LSD de Fisher del modelo 1. a, comparaciones de actividad total entre zonas; b, comparaciones de actividad de forrajeo entre zonas; min, minutos de grabación diarios; z. a., zumbidos de alimentación. Zonas con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$) en el parámetro analizado (eje Y).

Sin embargo, es importante tener en cuenta que las disimilitudes indicadas para las tasas de intento de captura de presas se pueden interpretar como tal únicamente a nivel de estratos bajos (como sotobosque), puesto que la actividad en estratos superiores muy probablemente no pudo ser grabada por la ubicación a baja altura de los micrófonos de los detectores de ultrasonido. Esto, a su vez, explicaría las bajas tasas de forrajeo (y de pases) registradas para el bosque, ya que varias de las especies de quirópteros detectadas por esta metodología suelen volar por encima de la vegetación que, en áreas boscosas, comúnmente alcanza grandes tamaños, a diferencia de lo que ocurre con las plantas de los ecotonos y cultivos que son más pequeñas (Kalko, Estrada Villegas, Schmidt, Wegmann y Meyer, 2008; Russell, Butchkoski, Saidak y McCracken, 2009; Denzinger y Schnitzler, 2013; Altringham y Kerth, 2016). Por esto, entre estos dos últimos hábitats mencionados, este efecto tendría consecuencias similares, lo que haría que las comparaciones entre estas dos zonas sean más justas. De esta manera, el hecho de que en ecotonos, aparentemente, los murciélagos insectívoros no filostómidos se están alimentando más que en cultivos, puede ser consecuencia de la mayor disponibilidad de presas que suelen presentar las plantaciones con manejos más agroecológicos, pues, según otros estudios, se ha comprobado que la diversificación de los cultivos y la disminución en el uso de pesticidas producen incrementos en la biomasa de insectos con lo que, paralelamente, aumentan los niveles de actividad de los quirópteros insectívoros, lo que se traduce a un mayor servicio de control poblacional de insectos (y otros artrópodos) por parte de estos mamíferos en este tipo de hábitats (Wolcott y Vulinec, 2012; Kahnonitch, Lubin y Korine, 2018; Olimpi y Philpott, 2018).

En el modelo 2, las comparaciones múltiples detectaron diferencias y similitudes específicas entre localidades en las actividades totales y de forrajeo de quirópteros. De este modo, en lo referente al primer parámetro, las comparaciones determinaron que solo existen diferencias estadísticamente significativas entre Hacienda hermanos Cabrera, sitio con la actividad total máxima, y el resto de localidades, a excepción de Guasaganda, punto que no se diferencia de ninguno de los sitios en relación a esta variable (Tabla 12; Figura 8a). En la actividad de forrajeo, únicamente se detectaron disimilitudes al comparar a Hacienda hermanos Cabrera con dos localidades (que, a su vez, son similares entre sí en este parámetro), Manguilita-El Triunfo y Huerto de El Jardín de los Sueños, mismas que presentan las menores tasas de intentos de captura de insectos de todos los sitios. A la par, el resto de localidades registran niveles de actividad forrajeo similares a todos los puntos muestreados (Tabla 13; Figura 8b).

Tabla 12. Pruebas LSD de Fisher del modelo 2 que comparan entre localidades las medias ajustadas de los números de pases por noche por sonotipo.

Localidad	Predictor lineal	E. E.	Media	E. E.	Grupos
Hacienda hermanos Cabrera	0,92	0,40	2,52	1,01	A
Guasaganda	-0,80	0,39	0,45	0,17	A B
Recinto Los Laureles	-0,80	0,33	0,45	0,15	B
Bosque protegido El Jardín de los Sueños	-1,57	0,42	0,21	0,09	B
Manguilita-El Triunfo	-1,62	0,46	0,20	0,09	B
San Cristóbal	-1,69	0,43	0,19	0,08	B
Huerto de El Jardín de los Sueños	-2,16	0,53	0,12	0,06	B

E. E., error estándar. Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$).

Tabla 13. Pruebas LSD de Fisher del modelo 2 que comparan entre localidades las medias ajustadas de los números de zumbidos de alimentación por noche por sonotipo.

Localidad	Predictor lineal	E. E.	Media	E. E.	Grupos
Hacienda hermanos Cabrera	-6,61	9,15	0,0013	0,01	A

Localidad	Predictor	E. E.	Media	E. E.	Grupos	
	lineal					
Recinto Los Laureles	-7,38	9,15	0,00063	0,01	A	B
Guasaganda	-7,74	9,15	0,00043	0,004	A	B
San Cristóbal	-8,32	9,15	0,00024	0,0022	A	B
Bosque protegido El Jardín de los Sueños	-8,39	9,15	0,00023	0,0021	A	B
Manguilita-El Triunfo	-8,96	9,16	0,00013	0,0012		B
Huerto de El Jardín de los Sueños	-9,01	9,15	0,00012	0,0011		B

E. E., error estándar. Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$).

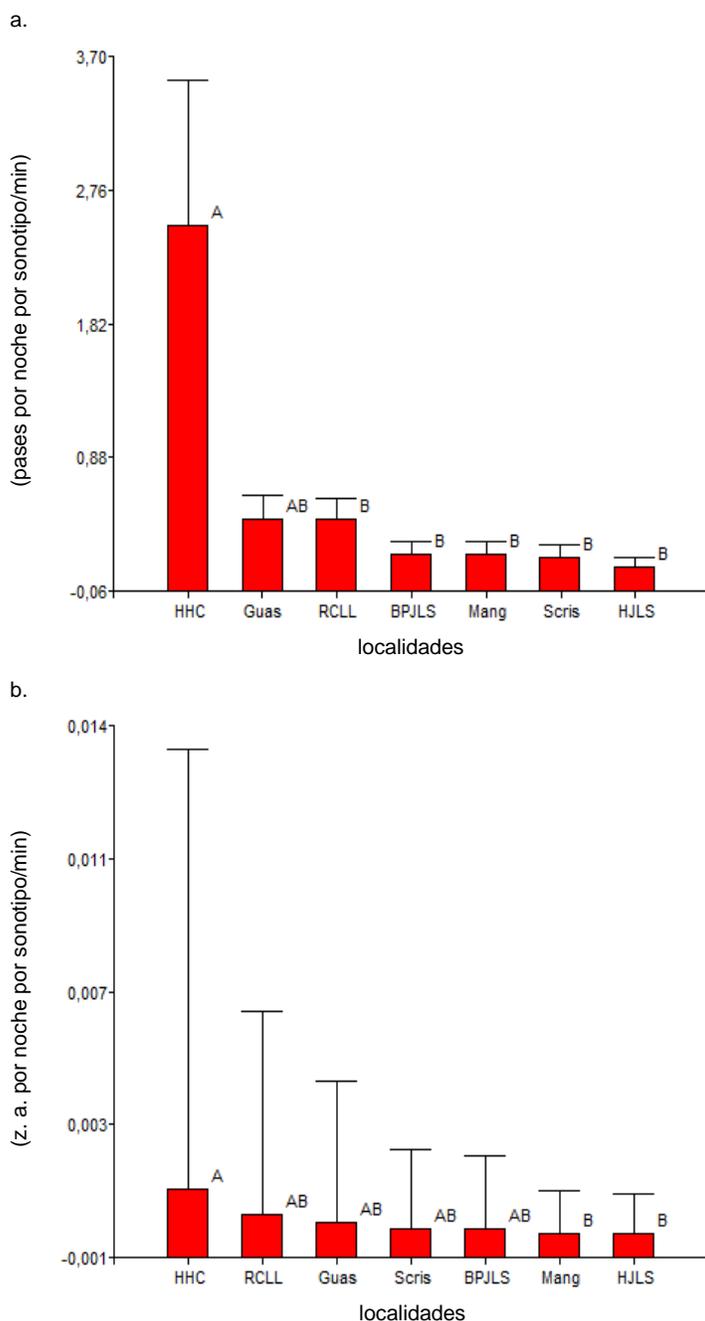


Figura 8. Gráficos de barras de los resultados de las pruebas LSD de Fisher del modelo 2. a, actividad total entre localidades; b, actividad de forrajeo entre localidades; min, minutos de grabación diarios; z. a., zumbidos de alimentación; HHC, Hacienda hermanos Cabrera; Guas, Guasaganda; RCLL, Recinto Los Laureles; BPJLS, Bosque protegido El Jardín de los Sueños; Mang, Manguilita-El Triunfo; Scris, San Cristóbal; HJLS, Huerto de El Jardín de los

Sueños. Localidades con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$) en el parámetro analizado (eje Y).

En resumen, a nivel local, según el modelo 2, el único sitio que registra niveles de actividad total y de forrajeo de murciélagos insectívoros no filostómidos significativamente mayores a los de otras localidades es la Hacienda hermanos Cabrera. Esto puede explicarse por la abundancia de insectos de esta plantación que parece ser bastante alta y, de acuerdo a estos resultados, podría ser superior a la de otros sitios (como Huerto de El Jardín de los Sueños y Manguilita-El Triunfo, principalmente). Esta gran cantidad de presas potenciales se debería principalmente a que junto a la mencionada plantación se encuentra un río de proporciones relativamente grandes, el río Pilaló, del cual muy probablemente emergen la mayoría de insectos de este lugar de cultivo; pues, a pesar de la aplicación de pesticidas, en este punto de muestreo, empleando una trampa Malaise (Anexo 22) por apenas dos noches consecutivas (06/11/2018 - 07/11/2018), se colectaron 1159 artrópodos, de los cuales, el 87,32 % corresponde a efímeras (8,46 %) y tricópteros (78,86 %) que son animales cuyo ciclo de vida se desarrolla mayormente en agua, siendo la adultez la única o una de las pocas etapas (de corta duración) en las que son terrestres (Anexo 23; Anexo 24). De este modo, esta última fase de vida es el período en que estos insectos son susceptibles a ser presas de quirópteros, pues, en general, el vuelo de los imagos de las especies de Ephemeroptera y, especialmente, de Trichoptera es crepuscular o nocturno, lo cual coincide con los tiempos de actividad de los murciélagos. Además, se conoce que estos mamíferos frecuentan los cuerpos de agua dulce para beber este líquido y también para forrajear ya que cerca de estos sitios o incluso sobre los mismos se encuentran presas en abundancia como frigáneas y moscas de mayo emergentes o adultas que vienen a depositar sus huevos en estos sustratos después de haber copulado (Kunz, 1988; Triplehorn y Johnson, 2005; Holzenthal, Blahnik, Prather y Kjer, 2007; MacSwiney, Cristina, Cimé, Clarke y Racey, 2009; Flowers y De la Rosa, 2010; Greif y Siemers, 2010; Springer, 2010; Zamora-Muñoz, Sáinz-Bariáin y Bonada, 2015; Korine, Adams, Russo, Fisher-Phelps y Jacobs, 2016). Por esto, es muy probable que los murciélagos de la

hacienda en cuestión hayan aprovechado esta alta disposición de insectos a su favor, lo que justificaría los niveles superiores registrados en ambos parámetros de actividad en relación a otros sitios muestreados (Fukui, Murakami, Nakano y Aoi, 2006; Jung y Kalko, 2010; Korine, Niv, Axelrod y Dahan, 2020).

Por otro lado, la ausencia de diferencias significativas en los niveles de actividad registrados para las seis localidades restantes parece indicar que el factor localidad no afecta mayormente estos parámetros. Sin embargo, en un enfoque más minucioso, se pueden observar pequeñas disimilitudes numéricas en las medias. De este modo, la relativamente alta actividad total y de forrajeo de Recinto los Laureles se justificaría, de igual forma que para la Hacienda hermanos Cabrera, por su cercanía a un río, aunque de menores dimensiones (Fukui et al., 2006; Korine et al., 2016). A su vez, las bajas tasas de pases y de zumbidos de alimentación del huerto, podrían indicar una preferencia general por Recinto los Laureles (u otras zonas también cercanas al huerto) como hábitat de forrajeo. Un indicio de esto podría ser la extremadamente baja actividad registrada para *Molossus molossus* (Pallas, 1766) en el huerto (49 pases y 4 zumbidos de alimentación en 320,4 minutos de grabación), a pesar de que es conocida la presencia de un refugio de esta especie junto a este sitio; mientras que, en el recinto, las cifras de actividad registradas para este quiróptero fueron bastante superiores (417 pases y 47 zumbidos de alimentación en 280,2 minutos de grabación). De esta forma, el uso superior del recinto por parte de este molósido y de otros murciélagos podría ser consecuencia de la presencia del cuerpo de agua, pero también de la mayor cantidad de espacios abiertos presentes en esta localidad, ya que esta y otras especies grabadas tienen adaptaciones para volar en este tipo de lugares (Kalko et al., 2008). Sin embargo, esto no es aplicable a todos los taxa registrados en el monitoreo acústico, pues, específicamente para *Centronycteris centralis* (Thomas, 1912), al parecer son importantes otros factores como la presencia de espacios naturales, ya que el único lugar intervenido en que registra actividad es el huerto, que es el sitio más cercano de todos a un área de vegetación nativa, esto concuerda con información que relaciona a esta especie con zonas de bosque y la califica como menos tolerante a las alteraciones

antropogénicas de los hábitats (Jung y Kalko, 2010; Heer et al., 2015; Jung y Threlfall, 2016; Alpízar, Rodríguez-Herrera y Jung, 2019). Finalmente, en cuanto a las localidades restantes (Bosque protegido El Jardín de los Sueños, Guasaganda, Manguilita-El Triunfo y San Cristóbal), los resultados obtenidos se justifican por los factores ya explicados previamente en el modelo 1.

En cuanto a los conteos a intervalos de cinco minutos de cada sonotipo por localidad, se registraron 1083 “individuos” en total (Tabla 14).

Tabla 14. Datos de “abundancia de individuos” por sonotipo por tipo de zona.

Familia	Subfamilia	“Abundancia” por sonotipo			
		B	E	C	G
Emballonuridae (Gervais, 1856)					
Emballonurinae (Gervais, 1856)					
	<i>Centronycteris centralis</i> (Thomas, 1912)	1	13	0	14
	<i>Diclidurus albus</i> (Wied-Neuwied, 1820a)	0	0	5	5
	<i>Peropteryx kappleri</i> (Peters, 1867)	4	36	19	59
	<i>Peropteryx macrotis</i> (Wagner, 1843)	0	1	0	1
	<i>Rhynchonycteris naso</i> (Wied-Neuwied, 1820b)	0	0	23	23
	<i>Saccopteryx bilineata</i> (Temminck, 1838)	53	64	13	130
◇	Emballonuridae (Gervais, 1856)	0	3	3	6
Molossidae (Gervais, 1856)					
Molossinae (Gervais, 1856)					
	<i>Molossus molossus</i> (Pallas, 1766)	5	68	124	197
	<i>Molossus rufus</i> (Geoffroy St.-Hilaire, 1805)	0	26	31	57
	<i>Nyctinomops macrotis</i> cf. (Gray, 1839)	0	0	1	1
	<i>Tadarida brasiliensis</i> (Geoffroy St.-Hilaire, 1824)	0	28	9	37
◇	Molossidae (Gervais, 1856)	0	2	9	11
Mormoopidae (Saussure, 1860)					
	<i>Pteronotus personatus</i> cf. (Wagner, 1843)	0	0	1	1
Noctilionidae (Gray, 1821)					
	<i>Noctilio leporinus</i> (Linnaeus, 1758)	0	1	9	10
◇	Noctilionidae (Gray, 1821)	0	0	2	2

Familia	Subfamilia	"Abundancia" por sonotipo			
		B	E	C	G
Vespertilionidae (Gray, 1821)					
Myotinae (Tate, 1942)					
	<i>Myotis nigricans</i> (Schinz, 1821)	68	85	88	241
	<i>Myotis riparius</i> (Handley, 1960)	11	5	14	30
Vespertilioninae (Gray, 1821)					
	Δ <i>Eptesicus</i> (Rafinesque, 1820)	0	30	85	115
	<i>Eptesicus chiriquinus</i> (Thomas, 1920)	0	61	26	87
	<i>Lasiurus blossevillii</i> (Lesson, 1826)	9	20	20	49
	\diamond Vespertilionidae (Gray, 1821)	0	1	3	4
	\square Chiroptera (Blumenbach, 1779)	0	0	3	3
Totales		151	444	488	1083

B, bosque; E, ecotono; C, cultivo; G, general. Los símbolos Δ , \diamond y \square se encuentran señalando a los sonotipos que solo pudieron ser identificados a nivel de género, familia y orden, respectivamente. El resto de sonotipos, sin simbología, corresponden a especies (sonoespecies). Estos datos no incluyen las grabaciones de julio del 2020.

Así pues, producto de la aplicación de los cuatro pasos de Chao et al. (2020) a los datos de "abundancia" (Tabla 14), se obtuvieron los resultados de completitud, cobertura, diversidad y equitatividad (Figura 9; Figura 10; Figura 11; Figura 12; Figura 13; Figura 14; Tabla 15) que se mencionan a continuación.

Los perfiles de completitud estimada (${}^q\hat{C}$), resultantes de la aplicación del primer paso (Figura 9), indican, tanto para ecotonos como para cultivos, que las muestras están incompletas; mientras que, con respecto a la zona boscosa, la completitud es total, en relación a todos los órdenes de diversidad analizados para el perfil. De este modo, en los casos de muestreos incompletos, a mayor valor de q , se observa que existe un incremento de ${}^q\hat{C}$; en tanto que, en el caso opuesto, el perfil se visualiza como una línea recta al nivel de ${}^q\hat{C} = 1$ (sin importar el orden de diversidad). A su vez, en cuanto a los límites de confianza inferior y superior de las tres zonas, es notorio que estos se solapan entre sí para todos los valores de q ; sin

embargo, los de los ecotonos son notablemente más amplios en especial para valores de q de 0 y cercanos a 0; lo cual indica que, a la zona en cuestión, le faltan muestreos para obtener más datos que permitan hacer estimaciones más precisas en esos niveles. Adicionalmente, cabe recalcar que, a pesar de todas estas diferencias, para valores de q a partir de 1 (o ligeramente inferiores), la completitud es prácticamente igual para las tres muestras aunque existan disimilitudes en sus tamaños (cantidades de “individuos”).

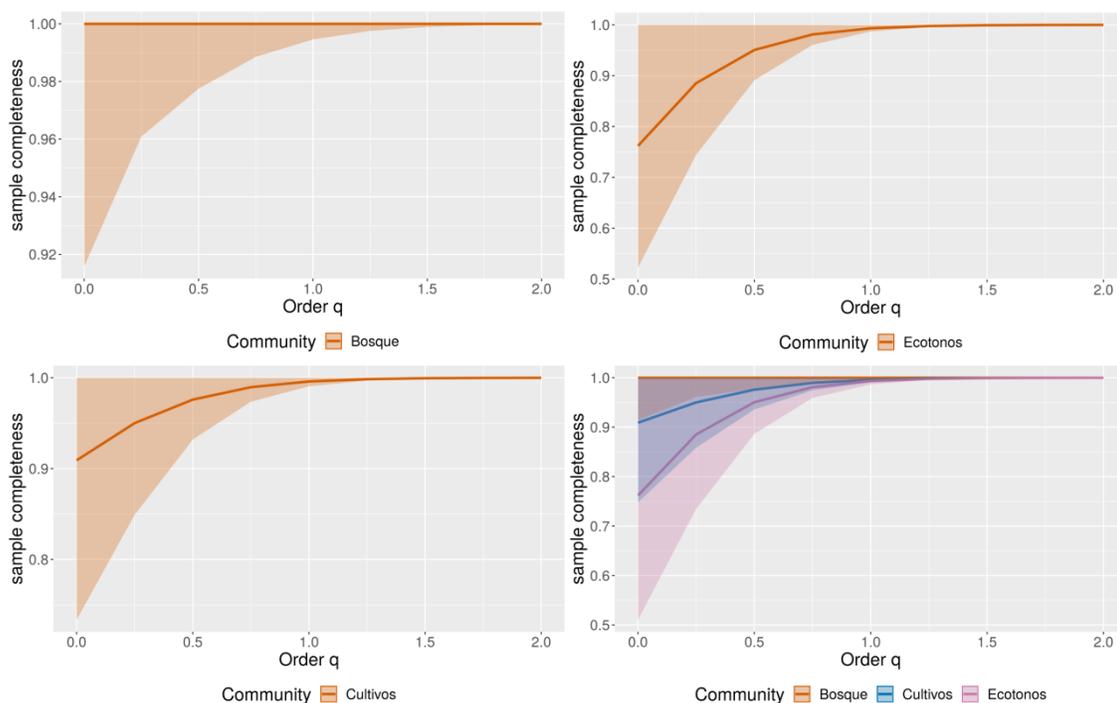


Figura 9. Curvas (perfiles) de completitud estimada (eje Y) con respecto a los valores de q (eje X) de las muestras de los distintos tipos de hábitat. Los puntos se encuentran separando los decimales.

Complementariamente, a partir de las completitudes estimadas de las muestras (Tabla 15), se pueden inferir las proporciones no detectadas en cada hábitat para los distintos órdenes de diversidad. Entonces, para bosque, ecotonos y cultivos, cuando $q = 0$, estos déficits corresponden aproximadamente a 0 %, 23,81 % y 9,9 % del total de especies (sonotipos) de murciélagos insectívoros no filostómidos

(con llamadas de ecolocación detectables por los aparatos de grabación ubicados a poca distancia del suelo) de cada zona, respectivamente. A su vez, para el caso de $q = 1$, se calcula que los porcentajes de “individuos” de cada hábitat que pertenecen a las especies de quirópteros no detectadas representan 0 %, 0,67 % y 0,41 % de los murciélagos correspondientemente, para los mismos tipos de sitio. Finalmente, cuando solo se toman en cuenta los sonotipos altamente abundantes ($q = 2$), se estima que las porciones de “individuos” que se hallan comprendidos dentro de las especies no detectadas de esta categoría corresponden a 0 %, 0,01 % y 0,01 % para bosque, ecotonos y cultivos, respectivamente.

Como resultado del segundo paso se tiene que las curvas producto de los análisis de rarefacción y extrapolación de los números de Hill (Hill, 1973) con base en el tamaño de muestra (paso 2a; Figura 10) llegan a estabilizarse para todos los valores analizados de q , en el caso del bosque, mientras que, para ecotonos y cultivos, esta estabilización solo sucede para los órdenes de diversidad 1 y 2. Esto implica que, los resultados de diversidad asintótica estimada (paso 2b; Figura 11; Tabla 15) son bastante precisos y confiables para todos los tipos de zonas, cuando q vale 1 y 2 y, exclusivamente para la zona boscosa, en el caso de $q = 0$. A su vez, para ecotonos y cultivos, cuando el orden de diversidad es 0, la inferencia asintótica de los números de Hill (Hill, 1973), únicamente puede ser interpretada como un límite inferior de la riqueza de los ensambles de quirópteros insectívoros no filostómidos de cada hábitat, ya que, la no estabilización de las curvas del paso 2a, significa que, los datos proporcionados para los análisis asintóticos, no bastan para realizar estimaciones lo suficientemente precisas.

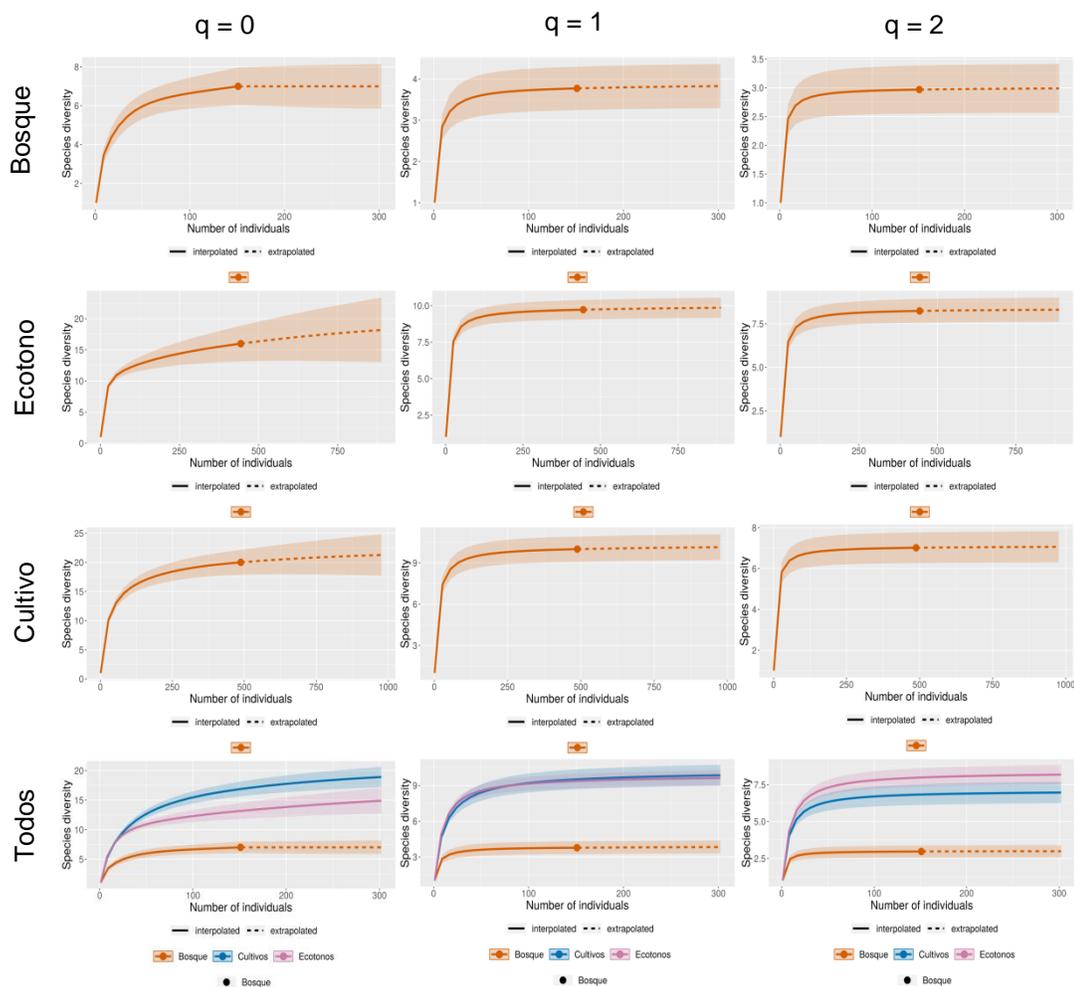


Figura 10. Curvas de rarefacción y extrapolación de la diversidad (eje Y) de cada tipo de zona para valores de q de 0, 1 y 2 en relación a la cantidad de “individuos” (eje X). Los puntos se encuentran separando los decimales

De este modo, es importante tener en cuenta que, en la “Figura 10”, las curvas de “Todos” agrupan la información de las zonas de bosque, ecotono y cultivo para facilitar comparaciones; sin embargo, cabe recalcar que no muestran las extrapolaciones al doble del tamaño muestral de cada tipo de zona; puesto que el programa (iNext) fija un mismo número de individuos para todos los hábitats en esta unificación. En este caso, este número fue 302, valor que corresponde al doble de la cantidad de murciélagos registrados en la zona con menos “individuos” grabados

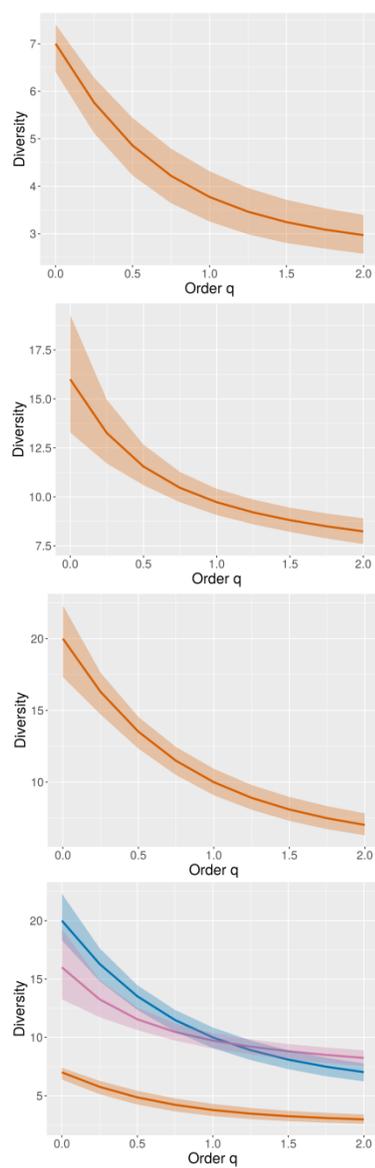
(bosque); que, a su vez, representa el nivel de abundancia máxima al que se pueden comparar las diversidades de todos los hábitats entre sí.

Por otro lado, el grado de diversidad no detectada, fruto de la comparación entre perfiles de diversidad empírica y asintótica, es distinto para cada tipo de zona, dependiendo del valor de q . Así pues, cuando q vale 0, se calcula que la riqueza no muestreada es de 0 (0 %) y de, al menos, 4,49 ($\geq 21,91$ %) y 2 ($\geq 9,09$ %) especies para bosque, ecotonos y cultivos, respectivamente. A su vez, cuando $q = 1$, la diversidad de Shannon no registrada corresponde por lo menos a 0,08 (2,08 %), 0,22 (2,21 %) y 0,22 (2,15 %) especies abundantes para las mencionadas zonas, siguiendo el orden establecido previamente. Finalmente, en el caso de $q = 2$, la diversidad de Simpson no detectada en los monitoreos, es de al menos 0,04 (1,33 %), 0,13 (1,55 %) y 0,08 (1,13 %) especies altamente abundantes, correspondientemente para los mismos hábitats. Todo esto, en resumen, implica que prácticamente toda la diversidad ha sido muestreada, cuando $q = 1$ y 2 (Figura 11; Tabla 15).

De esta forma, la comparación de los números de Hill (Hill, 1973) de los análisis asintóticos entre las zonas, determina que, únicamente existen diferencias estadísticamente significativas (sin solapamiento de las bandas de confianza al 95 %) entre el bosque (que es la zona menos diversa) y cualquiera de los otros dos tipos de sitios, para todos los órdenes de diversidad analizados. Esto, a su vez, significa que, tanto en ecotonos como en cultivos, los valores de diversidad no presentan desemejanzas entre sí, que sean detectables por esta metodología. Así pues, entre el bosque y los ecotonos, las diferencias corresponden a 13,49 especies ($q = 0$), 6,1 especies abundantes ($q = 1$) y 5,36 especies altamente abundantes ($q = 2$); mientras que, entre el bosque y los cultivos, las disimilitudes de diversidad son de 15, 6,37 y 4,09, cuando q vale 0, 1 y 2, respectivamente. Asimismo, entre ecotonos y cultivos, los valores de diversidad difieren, no significativamente (solapamiento de bandas de confianza al 95 %), en 1,51, 0,27 y 1,27 en las medidas de riqueza, diversidad de Shannon y de Simpson, correspondientemente; siendo, en los dos

primeros casos, más diversa la zona de cultivo y en el último la de ecotono. Finalmente, es importante aclarar que, al no poder determinarse la riqueza con exactitud en cultivos y ecotonos, las diferencias indicadas entre los números de Hill (Hill, 1973) de los ensambles de estos hábitats a nivel de $q = 0$, no representan la realidad (Figura 11; Tabla 15).

Perfiles de diversidad empírica



Perfiles de diversidad asintótica

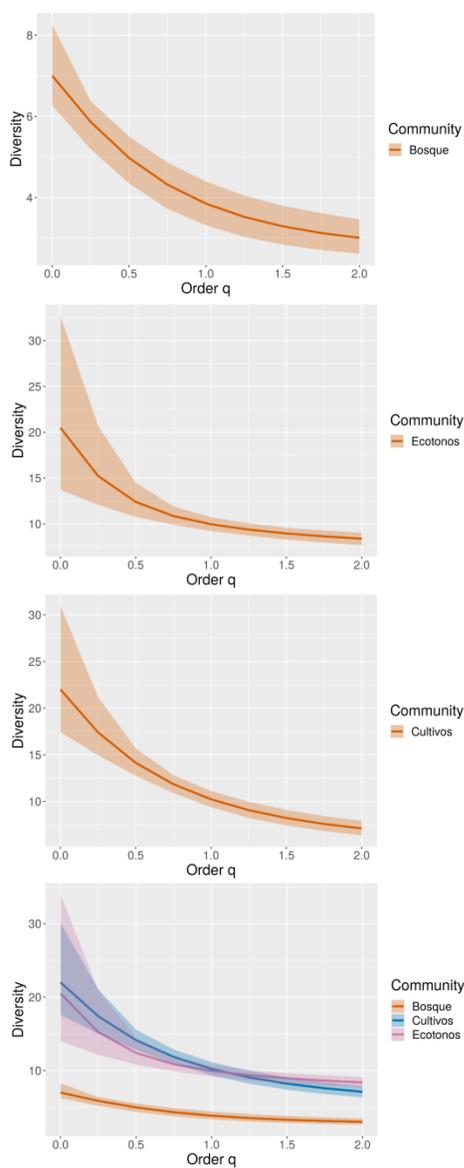


Figura 11. Perfiles de diversidad empírica y asintótica de los distintos hábitats. Los puntos se encuentran separando los decimales. En estos perfiles se representan los números de Hill (Hill, 1973) estimados o empíricos (eje Y) para los distintos valores de q (eje X).

Por otra parte, como resultado de los procesos de interpolación y extrapolación también se obtuvieron las curvas de la “Figura 12”, mismas que relacionan valores de cobertura (eje Y) con tamaños de muestras (eje X) duplicados (para las extrapolaciones) en relación a la cantidad de “individuos” registrada en los monitoreos. De este modo, es importante tener en cuenta que el gráfico “Todos” agrupa la información de los tres tipos de zonas en cuanto al parámetro de cobertura pero en relación a un tamaño muestral (de 302) fijo para todos los hábitats (al igual que en la “Figura 10”). Así pues, es notable en esta figura (Figura 12) que ecotonos y cultivos alcanzan coberturas ligeramente menores que el bosque y, por lo tanto, a partir de estos valores, se estableció C_{max} .

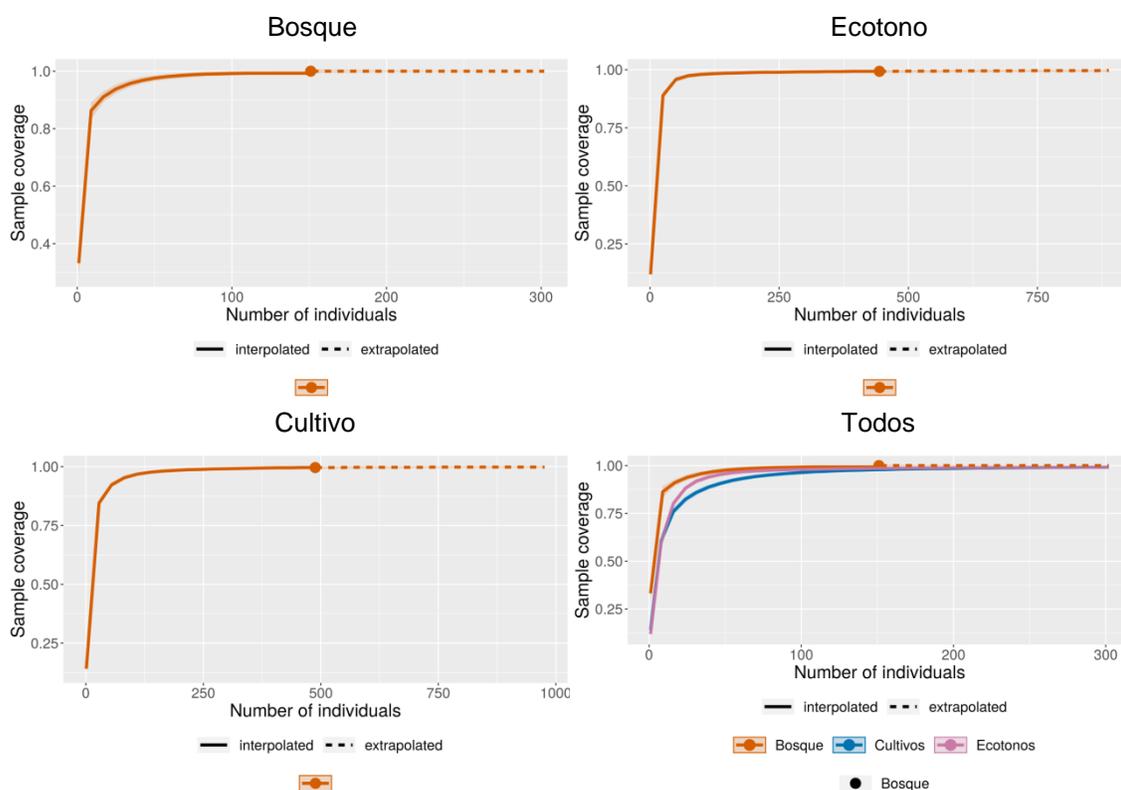


Figura 12. Curvas de completitud de las muestras obtenidas mediante procesos de rarefacción y extrapolación. Los puntos se encuentran separando los decimales. Estas curvas son las mismas para todos los órdenes de diversidad (ya que los valores de cobertura son globales para cada muestra).

De esta manera, las curvas de interpolación y extrapolación de diversidad del tercer paso (Figura 13) indican que, a un nivel estandarizado de cobertura de 99,10 % (C_{max}), el bosque es, al igual que en los análisis asintóticos, la zona menos diversa para todos los valores de q analizados (0, 1 y 2); mientras que, entre ecotonos y cultivos, no existen diferencias estadísticamente significativas, cuando el orden de diversidad es 1 o 2, pero sí, cuando es 0. Así pues, entre el bosque y los ecotonos, las diferencias de riqueza, diversidad de Shannon y de Simpson corresponden a 8,48, 5,93 y 5,24 especies, respectivamente; y, a su vez, la zona de ecotono se interpreta como 2,29, 2,59 y 2,78 veces más diversa que el bosque para las mismas medidas de diversidad, correspondientemente. Por otro lado, los números de Hill (Hill, 1973) de la zona de cultivo son mayores con respecto a la zona boscosa en 12,31, 6,14 y 4,01 para los órdenes de diversidad 0, 1 y 2, respectivamente; paralelamente, estos números también se interpretan como 2,87, 2,65 y 2,36 veces mayores que los que presenta el bosque para los mismos valores de q (ordenados de forma ascendente). Por último, entre las zonas de ecotono y de cultivo, la última es 1,25 veces más rica respecto de la primera, con una diferencia significativa de 3,83 especies; este patrón de diversidad se mantiene cuando $q = 1$ pero la disimilitud de 0,21 entre ambos tipos de sitios no tiene significancia (los cultivos son apenas 1,02 veces más diversos que los ecotonos); sin embargo, en el caso de $q = 2$, el valor de diversidad es 1,18 veces mayor para ecotonos con una diferencia no significativa de 1,23 especies altamente abundantes (Tabla 15).

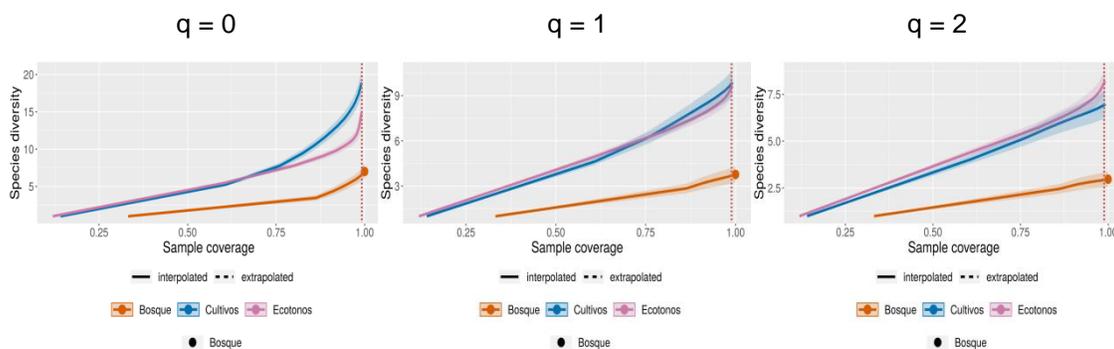


Figura 13. Curvas de rarefacción y extrapolación de la diversidad (eje Y) de cada tipo de zona para valores de q de 0, 1 y 2 en relación a la cobertura de la muestra (eje X). Los puntos se encuentran separando los decimales. Las líneas punteadas cortan las curvas al nivel de C_{max} (0,991 o 99,1 %) alcanzado a un tamaño muestral fijo para todos los hábitats de 302 “individuos”.

En resumen, son válidas las comparaciones efectuadas entre los hábitats en relación a los valores de diversidad asintótica (paso 2) y a una cobertura estandarizada (paso 3) cuando $q = 1$ o $q = 2$; sin embargo, en el caso de $q = 0$, son más precisas las diferencias indicadas entre los números de Hill (Hill, 1973) de las distintas zonas a nivel de C_{max} . Consistentemente, según ambas medidas de diversidad (pasos 2 y 3), se obtienen las mismas magnitudes de diferencia al comparar entre hábitats los valores de los índices exponencial de Shannon y de Simpson inverso. Asimismo, ambos tipos de análisis (asintóticos y de rarefacción y extrapolación en relación a la cobertura), convergen en que el bosque es la zona menos diversa para todos los valores de q ; mientras que, entre ecotonos y cultivos no ha sido posible detectar diferencias significativas para ningún orden (Tabla 15).

De este modo, la baja diversidad del bosque significa que los estratos más cercanos al suelo de este hábitat no son frecuentados por las especies detectadas en los monitoreos acústicos realizados en el área de estudio, lo cual se debe a que, en su mayoría, corresponden a murciélagos que están adaptados a volar y forrajear en espacios poco o nada congestionados a los que no hay mucho acceso en el interior de este tipo de zonas atestadas de vegetación. Por esto, paralelamente, se

sospecha que las especies de quirópteros insectívoros de todos los sitios que están adaptadas a estos ambientes más cerrados (*narrow space*) son de la familia Phyllostomidae (Gray, 1825), lo cual justificaría su falta de detección en las grabaciones, especialmente de la zona boscosa. A su vez, la mayor diversidad de ecotonos y cultivos, implica que ambas zonas, en sus estratos bajos, son más idóneas que el bosque para las especies que prefieren espacios abiertos (*open space*) o sobre la vegetación (*edge space*), ya que, además de ofrecer mayor accesibilidad a estos ambientes (sin tener que volar muy alto), ciertos puntos de muestreo de ambos hábitats también presentan cuerpos de agua (ceranos y de tamaños considerables) sobre los que se conoce que muchos de estos mamíferos pasan para beber e, inclusive, para forrajear ya que, en general, sobre o cerca de estos hábitats las abundancias de insectos son superiores (Kalko et al., 2008; Korine et al., 2016; Denzinger y Schnitzler, 2013; Alpízar et al., 2019). Estos puntos corresponden específicamente a Hacienda hermanos Cabrera y Recinto Los Laureles, que, a su vez, son los sitios con más sonotipos (más riqueza) registrados de todas las localidades. Por esto, se infiere que la mayoría de especies insectívoras de murciélagos grabadas en el área de estudio usa los ríos, aunque con distinta frecuencia, por lo que, los alrededores de estos cuerpos de agua también podrían beneficiarse, más que otros lugares, de los servicios ecosistémicos que proveen estos animales, lo que se complementa con los datos del modelamiento. De esta manera, para mantener la diversidad de estos quirópteros y los beneficios que ofrecen, quizás sea importante incluir en estrategias de conservación a los ríos y los sitios circundantes a los mismos, que podrían servir de refugio a varias especies (Korine, Adams, Shamir y Gross, 2015; Korine et al., 2016).

Finalmente, de acuerdo al perfil de equitatividad empírica (Figura 14) y a las medidas calculadas a nivel de C_{max} (Tabla 15) en el cuarto paso, las “abundancias” de las especies de murciélagos insectívoros no filostómidos de la zona de ecotono son las más uniformes. Así pues, tanto en bosque como en cultivos, la equitatividad relativa es menor, pero sus valores son muy cercanos entre sí, en relación a la fórmula de Jost (2010); mientras que, según el índice de Pielou (Pielou, 1966), los

cultivos presentan un valor superior más próximo al de los ecotonos. A su vez, cabe recalcar que, es evidente, principalmente en el perfil, que, a medida que q crece numéricamente, qE disminuye; lo cual es similar a lo que ocurre con qD en el perfil de diversidad (tanto empírica como asintótica, Figura 11), lo que refleja la relación entre ambos parámetros.

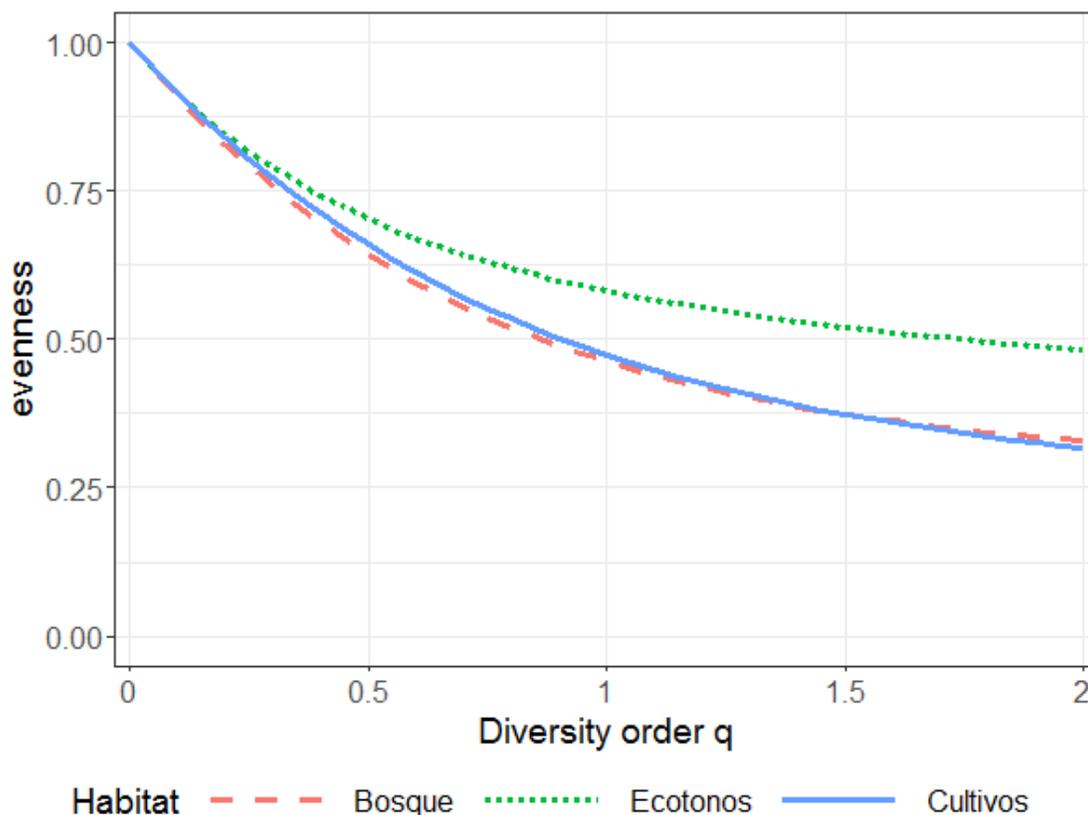


Figura 14. Perfil de equitatividad con base en los datos de diversidad empírica. Los puntos se encuentran separando los decimales. Cabe tener en cuenta que, no es útil evaluar la equitatividad para valores de q de 0, ya que este orden no es sensible a las abundancias de las especies. Por esto, en la presente figura, se parte de un valor de 0E de uno para todos los tipos de zonas (ya que, en ese caso, todas las especies tienen igual peso).

De este modo, el índice de Pielou (Pielou, 1966) parece indicar que las equitatividades en todos los casos son relativamente altas; mientras que, de acuerdo a la otra fórmula (Jost, 2010), que es más sensible a las especies raras, los valores

obtenidos de qE son menores. Esto puede deberse a la dominancia de ciertas especies y a la considerablemente menor “abundancia” de la mayoría de sonotipos de cada zona (Tabla 14), mismos que pueden tener mayor riesgo de extinción en cada hábitat del área de estudio (Hillebrand, Bennett y Cadotte, 2008). Sin embargo, hay que interpretar estos resultados con cautela, teniendo en cuenta lo mencionado previamente, y, además, que existen más factores que pueden influenciar en la detección de las llamadas como la frecuencia (sonotipos con frecuencias altas, como *Rhynchonycteris naso* Wied-Neuwied, 1820b, son más difíciles de detectar por su mayor susceptibilidad a sufrir absorción atmosférica) e intensidad (razón por la cual se excluyeron a filostómidos de los análisis acústicos) de los pulsos de cada sonotipo y características particulares de cada zona como temperatura, humedad y presencia de bloqueos (como vegetación) en el camino de las señales acústicas que tendrían un efecto más general sobre la detección de todas las especies de un hábitat (Rivera et al., 2019; Broken-Brow y Thompson, 2020). De esta forma, las “abundancias” inferiores de ciertos sonotipos, no necesariamente representan la realidad de los ensambles de murciélagos insectívoros no filostómidos de las zonas estudiadas.

Por otro lado, la menor equitatividad de los cultivos en relación a los ecotonos podría ser un indicativo del impacto negativo de las prácticas de agricultura convencional, ya que se conoce que, generalmente, antes de que los cambios sean evidentes a nivel de riqueza se presentan alteraciones en las abundancias de las especies (Medina et al., 2007; Hillebrand et al., 2008; Loeb, Post y Hall, 2009). A su vez, la inferior equitatividad del bosque, en comparación al resto de zonas, se debe a factores mencionados previamente como una mayor densidad de vegetación que, además de influenciar negativamente en la cantidad de llamadas de murciélagos detectadas, reduce el espacio de vuelo y complica la detección de presas por parte de la mayoría de especies de quirópteros insectívoros identificadas en el área mediante monitoreos acústicos (que normalmente forrajean en *open* y *edge space*); de modo que, solo los pocos taxa que tienen la plasticidad para adaptarse a estos ambientes, presentan altas abundancias en los estratos bajos de este hábitat (Tabla

14; Siemers, Kalko y Schnitzler, 2001; Kalko et al., 2008; Estrada-Villegas, McGill y Kalko, 2012; Broken-Brow y Thompson, 2020).

Tabla 15. Resumen de resultados de análisis de completitud, diversidad y equitatividad propuestos por Chao et al. (2020).

Análisis de cuatro pasos de Chao et al. (2020)			
Paso 1. Perfiles de completitud de las muestras			
Completitud (LCL-UCL)	q = 0	q = 1	q = 2
Bosque	100 % (91,58-100 %)	100 % (99,46-100 %)	100 % (99,98-100 %)
Ecotonos	76,19 % (52,29-100 %)	99,33 % (98,69-99,96 %)	99,99 % (99,98-100%)
Cultivos	90,91 % (73,37-100%)	99,59 % (99,07-100 %)	99,99 % (99,98-100%)
Paso 2. Análisis asintóticos			
Diversidad (LCL-UCL)	q = 0	q = 1	q = 2
Bosque			
Asintótica	7 (6,27-8,26)	3,85 (3,32-4,40)	3,01 (2,62-3,47)
Empírica	7 (6,40-7,40)	3,77 (3,26-4,31)	2,97 (2,58-3,39)
No detectada	0	0,08	0,04
Ecotonos			
Asintótica	20,49 (13,73-32,70)	9,95 (9,22-10,71)	8,37 (7,68-9,02)
Empírica	16 (13,29-19,29)	9,73 (9,07-10,41)	8,24 (7,59-8,90)
No detectada	4,49	0,22	0,13
Cultivos			
Asintótica	22 (17,44-30,92)	10,22 (9,38-11,12)	7,10 (6,36-7,91)
Empírica	20 (17,32-22,32)	10 (9,09-10,93)	7,02 (6,30-7,82)
No detectada	2	0,22	0,08
Paso 3. Análisis no asintóticos de rarefacción y extrapolación basadas en la cobertura			
Cobertura estandarizada máxima $C_{max} = 99,10\%$			
Diversidad (LCL-UCL)	q = 0	q = 1	q = 2
Bosque	6,58 (5,80-7,36)	3,72 (3,19-4,25)	2,95 (2,54-3,35)

Análisis de cuatro pasos de Chao et al. (2020)

Ecotonos	15,06 (12,88-17,25)	9,65 (8,98-10,32)	8,19 (7,55-8,82)
Cultivos	18,89 (17,13-20,64)	9,86 (8,99-10,72)	6,96 (6,16-7,77)

Paso 4. Equitatividad entre las “abundancias” de las especies a nivel de $C_{max}=99,10\%$

Equitatividad	Pielou J'	$q = 1$	$q = 2$
Bosque	0,70	0,49	0,35
Ecotonos	0,84	0,62	0,51
Cultivos	0,78	0,50	0,33

LCL (lower confidence limit), límite de confianza inferior; UCL (upper confidence limit), límite de confianza superior. La diversidad no detectada del paso 2 es resultado de restar la diversidad empírica a la asintótica.

5.2. MUESTREO DE MURCIÉLAGOS CON REDES DE NEBLINA Y ANÁLISIS DE DATOS

Por esta metodología se capturaron 413 individuos y se identificaron 33 especies, 24 de las cuales cuentan con ejemplares colectados que suman un total de 40 especímenes (Tabla 16).

Tabla 16. Datos de abundancia y de colección de las especies capturadas durante los muestreos con redes de neblina en las zonas de bosque, ecotono y cultivo.

Familia	Abundancia por				Individuos: QCAZM	
	Subfamilia	especie				
		B	E	C		G
	Especie				(No. Museo)	
<hr/>						
Molossidae (Gervais, 1856)						
Molossinae (Gervais, 1856)						
<i>Molossus molossus</i> (Pallas, 1766)						
		0	10	0	10	1: 18162
Phyllostomidae (Gray, 1825)						
Carollinae (Miller, 1924)						
<i>Carollia brevicaudum</i> (Schinz, 1821)						
		62	20	104	186	2: 18221, 18226
<i>Carollia castanea</i> (Allen, 1890)						
		9	1	2	12	1: 18219

Familia	Abundancia por				Individuos: QCAZM (No. Museo)	
	Subfamilia	especie				
		B	E	C		G
	<i>Carollia perspicillata</i> (Linnaeus, 1758)	28	13	51	92	1: 18220
	Desmodontinae (Wagner, 1840)					
	<i>Desmodus rotundus</i> (Geoffroy St.-Hilaire, 1810)	0	1	0	1	
	Glossophaginae (Bonaparte, 1845)					
	<i>Anoura geoffroyi</i> (Gray, 1838)	1	0	0	1	1: 18794
	<i>Choeroniscus godmani</i> (Thomas, 1903)	1	0	0	1	1: 18233
	<i>Glossophaga soricina</i> (Pallas, 1766)	0	4	23	27	7: 18167, 18168, 18169, 18170, 18230, 18231, 18232
	Lonchophyllinae (Griffiths, 1982)					
	<i>Lonchophylla concava</i> (Goldman, 1914)	2	0	0	2	1: 18171
	<i>Lonchophylla robusta</i> (Miller, 1912)	0	0	5	5	1: 18236
	Micronycterinae (Van Den Bussche, 1992)					
	<i>Micronycteris hirsuta</i> cf. (Peters, 1869)	1	0	0	1	1: 18237
	Phyllostominae (Gray, 1825)					
	<i>Phyllostomus discolor</i> (Wagner, 1843)	0	1	4	5	1: 18172
	<i>Phyllostomus hastatus</i> (Pallas, 1767)	1	0	0	1	
	Rhinophyllinae (Baker et al., 2016)					
	<i>Rhinophylla alethina</i> (Handley, 1966)	6	0	0	6	1: 18174
	Stenodermatinae (Gervais, 1856)					
	<i>Artibeus aequatorialis</i> (Andersen, 1906)	1	1	0	2	
	<i>Artibeus lituratus</i> (Olfers, 1818)	2	1	6	9	
	<i>Artibeus ravus</i> (Miller, 1902)	7	2	1	10	4: 18165, 18166, 18228, 18795
	<i>Artibeus rosenbergi</i> (Thomas, 1897)	2	0	0	2	2: 18163, 18164
	<i>Chiroderma salvini</i> (Dobson, 1878)	2	0	0	2	1: 18239
	<i>Mesophylla macconnelli</i> (Thomas, 1901)	0	0	1	1	
	<i>Platyrrhinus dorsalis</i> (Thomas, 1900)	1	0	0	1	1: 18798
	<i>Platyrrhinus helleri</i> (Peters, 1866)	0	1	0	1	
	<i>Platyrrhinus matapalensis</i> (Velazco, 2005)	0	0	1	1	1: 18238
	<i>Platyrrhinus umbratus</i> cf. (Lyon, 1902a)	0	0	1	1	1: 18173
	<i>Sturnira bakeri</i> (Velazco y Patterson,	5	0	0	5	2: 18800, 18801

Familia Subfamilia Especie	Abundancia por especie				Individuos: QCAZM (No. Museo)
	B	E	C	G	
	2014)				
<i>Sturnira cf. liliun</i> (Geoffroy St.-Hilaire, 1810; Solari, Medellín, Rodríguez-Herrera, Dumont y Burneo, 2019)	0	0	3	3	
<i>Sturnira ludovici</i> (Anthonny, 1924)	0	0	1	1	
<i>Sturnira luisi</i> (Davis, 1980)	4	6	1	11	4: 18175, 18240, 18241, 18242
<i>Uroderma convexum</i> (Lyon, 1902b)	0	0	1	1	
Thyropteridae (Miller, 1907)					
<i>Thyroptera tricolor</i> (Spix, 1823)	0	1	0	1	1: 18603
Vespertilionidae (Gray, 1821)					
Myotinae (Tate, 1942)					
<i>Myotis nigricans</i> (Schinz, 1821)	1	1	2	4	1: 18179
<i>Myotis riparius</i> (Handley, 1960)	1	0	0	1	1: 18176
Vespertilioninae (Gray, 1821)					
<i>Eptesicus innoxius</i> (Gervais, 1841)	0	0	6	6	2: 18177, 18178
Totales	137	63	213	413	40

B, bosque; E, ecotono; C, cultivo; G, general.

A su vez, la aplicación de los cuatro pasos de Chao et al. (2020) a los datos de abundancia (Tabla 16), arrojó los resultados de completitud, cobertura, diversidad y equitatividad (Figura 15; Figura 16; Figura 17; Figura 18; Figura 19; Figura 20; Tabla 17) que se mencionan a continuación.

Los perfiles de completitud estimada (${}^q\hat{C}$), obtenidos en el primer paso (Figura 15), indican que las muestras de todos los hábitats están incompletas, en relación a todos los órdenes de diversidad analizados. De este modo, a mayor valor de q , se observa que existe un incremento de ${}^q\hat{C}$. A su vez, en cuanto a los límites de confianza inferior y superior de las tres zonas, es notorio que estos se solapan entre sí para todos los valores de q y que son bastante más amplios a nivel de $q = 0$ (o de

órdenes de diversidad cercanos a 0); lo cual indica que faltan muestreos para obtener más datos que permitan hacer estimaciones más precisas de la completitud de la riqueza registrada. Adicionalmente, cabe recalcar que, a partir de valores de q ligeramente inferiores a 2, la completitud es prácticamente igual para las tres muestras, aunque existan disimilitudes en sus tamaños (cantidades de individuos).

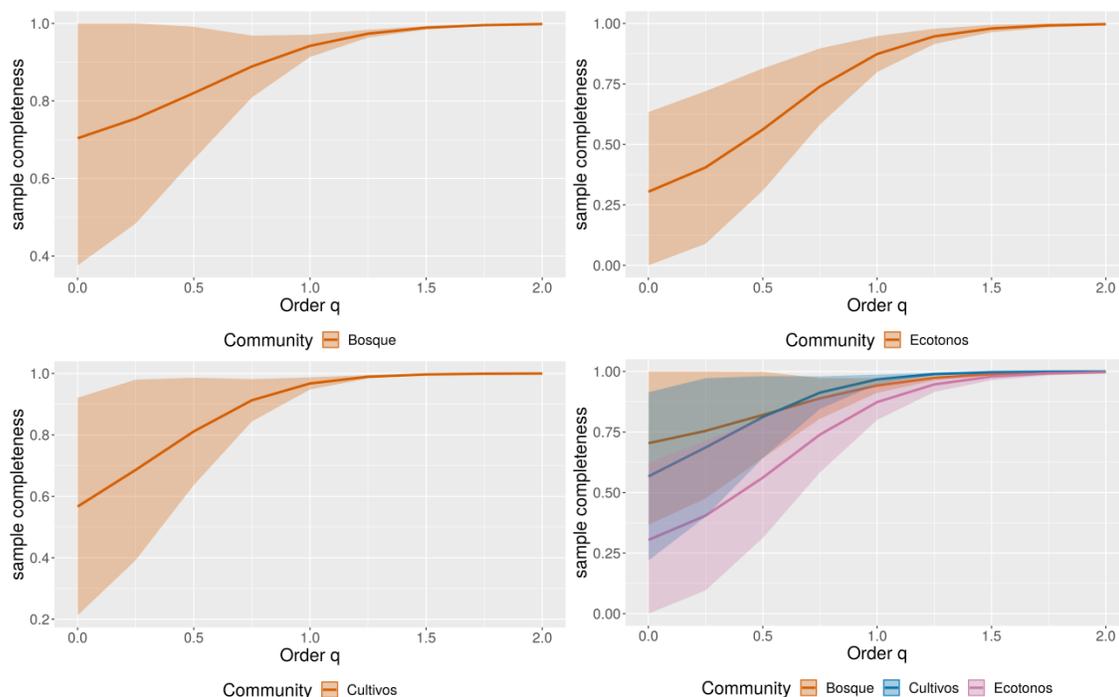


Figura 15. Curvas (perfiles) de completitud estimada (eje Y) con respecto a los valores de q (eje X) de las muestras de los distintos tipos de hábitat. Los puntos se encuentran separando los decimales.

Complementariamente, a partir de las completitudes estimadas de las muestras (Tabla 17), se pueden inferir las proporciones no detectadas en cada hábitat para los distintos órdenes de diversidad. Así pues, se tiene que, en bosque, ecotonos y cultivos, cuando $q = 0$, estos déficits corresponden aproximadamente a 29,63 %, 69,57 % y 43,33 % del total de especies de murciélagos (que se pueden capturar a poca altura del suelo) de cada zona, respectivamente. A su vez, para el caso de $q = 1$, se calcula que los porcentajes de individuos de cada hábitat que

pertenecen a las especies de quirópteros no detectadas representan 5,8 %, 12,65 % y 3,28 % de los murciélagos correspondientemente, para los mismos tipos de sitio. Finalmente, cuando solo se toman en cuenta las especies altamente abundantes ($q = 2$), se estima que las porciones de individuos que se hallan comprendidos dentro de las especies no detectadas de esta categoría corresponden a 0,17 %, 0,3 % y 0,03 % para bosque, ecotonos y cultivos, respectivamente.

Como resultado del segundo paso se tiene que las curvas producto de los análisis de rarefacción y extrapolación de los números de Hill (Hill, 1973) con base en el tamaño de muestra (paso 2a; Figura 16) únicamente llegan a estabilizarse para todas las zonas, con excepción de los ecotonos, cuando $q = 2$; sin embargo, en el caso de $q = 1$, las pendientes finales de las curvas son notoriamente menos escarpadas que cuando $q = 0$, principalmente en el caso de los cultivos. Esto implica que, los resultados de diversidad asintótica estimada (paso 2b; Figura 17; Tabla 17) son bastante precisos y confiables para la mayoría de las zonas, cuando q vale 2; mientras que si el orden de diversidad es 0 o 1, solamente representan límites inferiores ya que, la no estabilización de las curvas del paso 2a, significa que los datos proporcionados para los análisis asintóticos no bastan para realizar estimaciones lo suficientemente precisas.

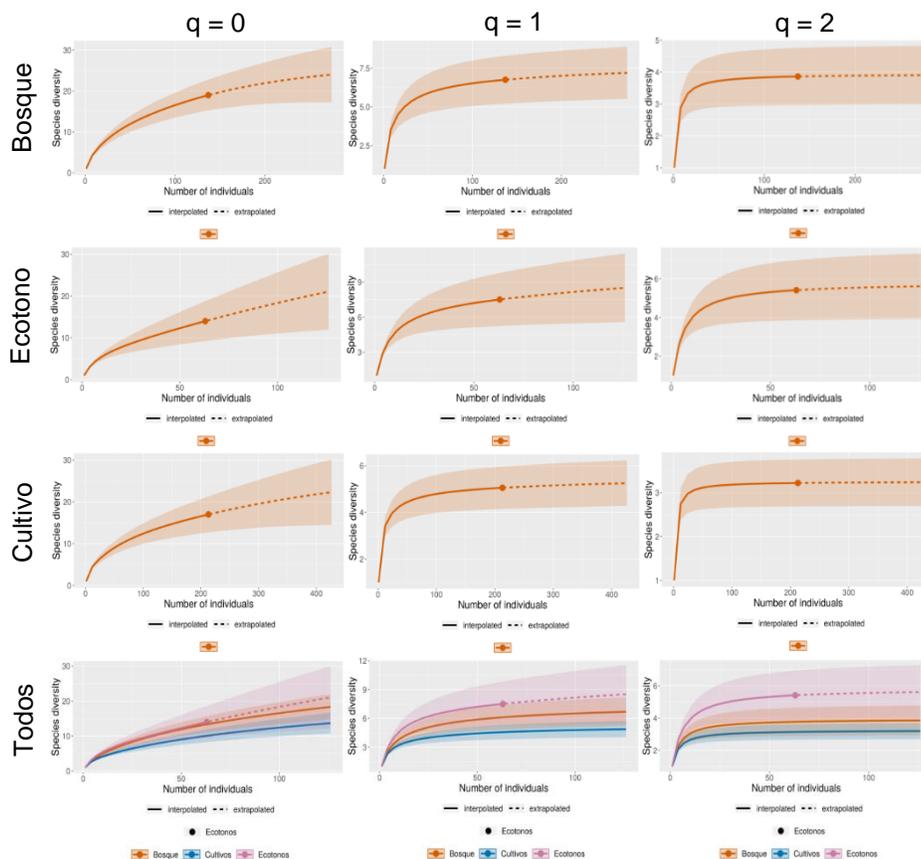


Figura 16. Curvas de rarefacción y extrapolación de la diversidad (eje Y) de cada tipo de zona para valores de q de 0, 1 y 2 en relación a la cantidad de individuos (eje X). Los puntos se encuentran separando los decimales.

De este modo, es importante tener en cuenta que, en la “Figura 16”, las curvas de “Todos” agrupan la información de las zonas de bosque, ecotono y cultivo para facilitar comparaciones; sin embargo, cabe recalcar que no muestran las extrapolaciones al doble del tamaño muestral de cada tipo de zona; puesto que el programa (iNext) fija un mismo número de individuos para todos los hábitats en esta unificación. En este caso, este número fue 126, valor que corresponde al doble de la cantidad de murciélagos registrados en la zona con menos capturas por redes de neblina (ecotono), que, a su vez, representa el nivel de abundancia máxima al que se pueden comparar las diversidades de todos los hábitats entre sí.

Por otro lado, el grado de diversidad no detectada, fruto de la comparación entre perfiles de diversidad empírica y asintótica, es distinto para cada tipo de zona, dependiendo del valor de q . Así pues, cuando q vale 0, se calcula que la riqueza no muestreada es de, al menos, 7,94 ($\geq 29,47$ %), 31,49 ($\geq 69,22$ %) y 12,19 ($\geq 41,76$ %) especies para bosque, ecotonos y cultivos, respectivamente. A su vez, cuando $q = 1$, la diversidad de Shannon no registrada corresponde por lo menos a 0,76 ($\geq 10,12$ %), 2,47 ($\geq 24,75$ %) y 0,37 ($\geq 6,83$ %) especies abundantes para las mencionadas zonas, siguiendo el orden establecido previamente. Finalmente, en el caso de $q = 2$, la diversidad de Simpson no detectada en los monitoreos, es de 0,09 (2,28 %), al menos 0,42 ($\geq 7,20$ %) y 0,04 (1,23 %) especies altamente abundantes, correspondientemente para los mismos hábitats. Todo esto, en resumen, implica que faltan muestreos con redes de neblina instaladas a nivel de suelo en todos los tipos de sitio (pero principalmente en ecotonos), cuando $q = 0$ y 1 (Figura 17; Tabla 17).

De esta forma, la comparación de los números de Hill (Hill, 1973) de los análisis asintóticos entre las zonas, determina que, únicamente existen diferencias estadísticamente significativas (sin solapamiento de las bandas de confianza al 95 %) entre cultivos (que es la zona menos diversa) y ecotonos, para los órdenes de diversidad 1 y 2. Esto, a su vez, significa que las riquezas son prácticamente iguales entre todas las zonas y que los valores de diversidad del bosque, en relación con los de los otros tipos de sitio, no presentan desemejanzas entre sí, que sean detectables por esta metodología, cuando $q = 1$ y 2. Así pues, entre ecotonos y cultivos, las diferencias corresponden a 16,3 especies ($q = 0$), 4,56 especies abundantes ($q = 1$) y 2,57 especies altamente abundantes ($q = 2$); pero cabe recalcar que, a nivel de riqueza, existe solapamiento. Asimismo, entre bosque y ecotonos, los valores de diversidad difieren, no significativamente, en 18,55, 2,47 y 1,88 en las medidas de riqueza, diversidad de Shannon y de Simpson, correspondientemente; siendo, en todos los casos, más diversa la zona de ecotono. Finalmente, entre bosque y cultivos, las disimilitudes de diversidad también son insignificantes y corresponden apenas a 2,25, 2,09 y 0,69, cuando q vale 0, 1 y 2, respectivamente, presentando los cultivos valores más altos únicamente a nivel de riqueza. Es importante aclarar que,

al no poder determinarse la riqueza ni el número efectivo de especies abundantes con exactitud en todos los hábitats, las diferencias indicadas entre los números de Hill (Hill, 1973) de los ensamblajes de quirópteros (registrados on redes de niebla) a nivel de $q = 0$ y de $q = 1$, no representan la realidad (Figura 17; Tabla 17).

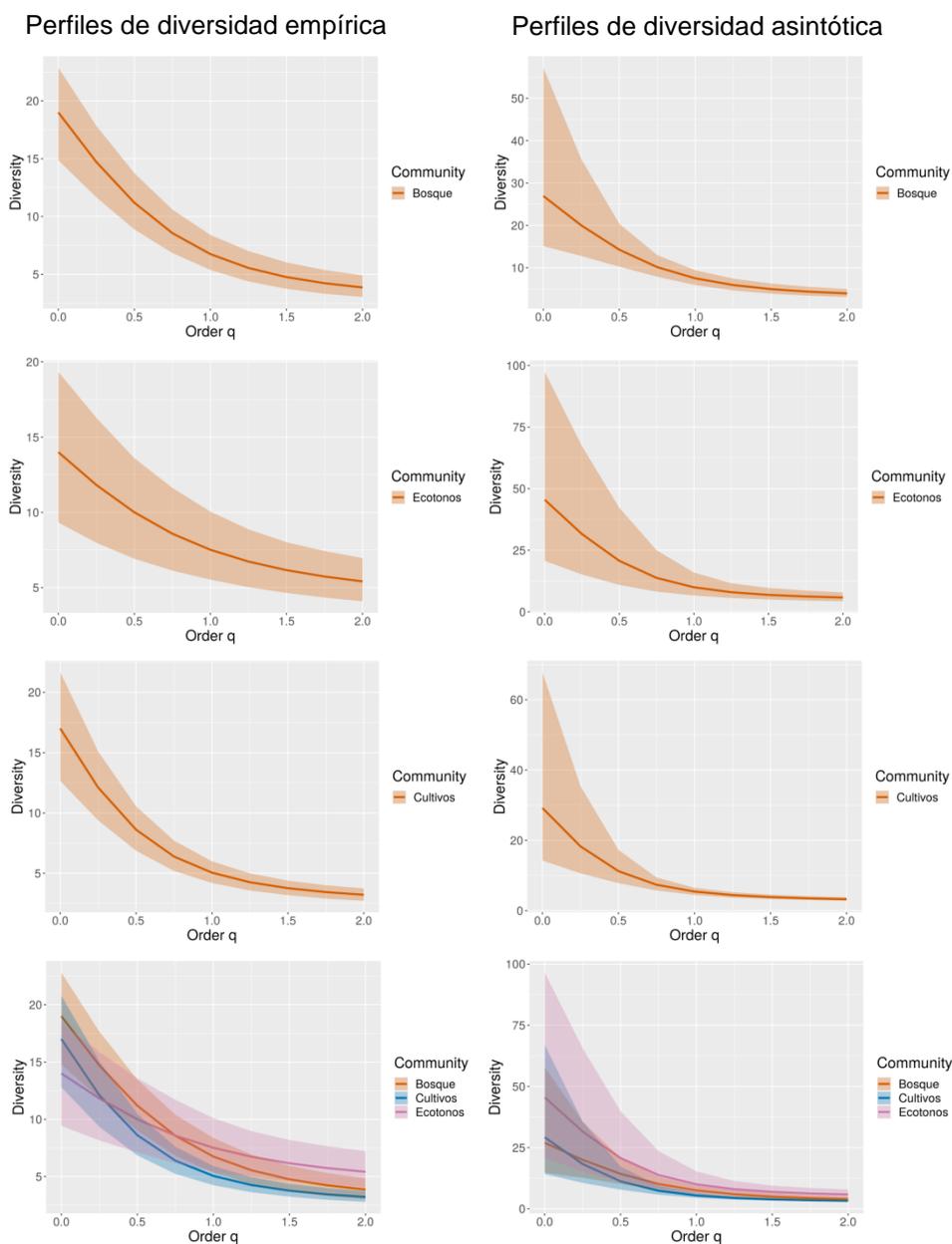


Figura 17. Perfiles de diversidad empírica y asintótica de los distintos hábitats. Los puntos se encuentran separando los decimales. En estos perfiles se representan los números de Hill (Hill, 1973) estimados o empíricos (eje Y) para los distintos valores de q (eje X).

Por otra parte, como resultado de los procesos de interpolación y extrapolación también se obtuvieron las curvas de la “Figura 18”, mismas que relacionan valores de cobertura (eje Y) con tamaños de muestras (eje X) duplicados (para las extrapolaciones) en relación a la cantidad de individuos registrada en los muestreos. De este modo, es importante tener en cuenta que el gráfico “Todos” agrupa la información de los tres tipos de zonas en cuanto al parámetro de cobertura pero en relación a un tamaño muestral (de 126) fijo para todos los hábitats (al igual que en la “Figura 16”). Así pues, es notable en esta figura (Figura 18) que la zona de ecotono alcanzó la menor cobertura de todos los hábitats y, por lo tanto, a partir de esta, se estableció C_{max} .

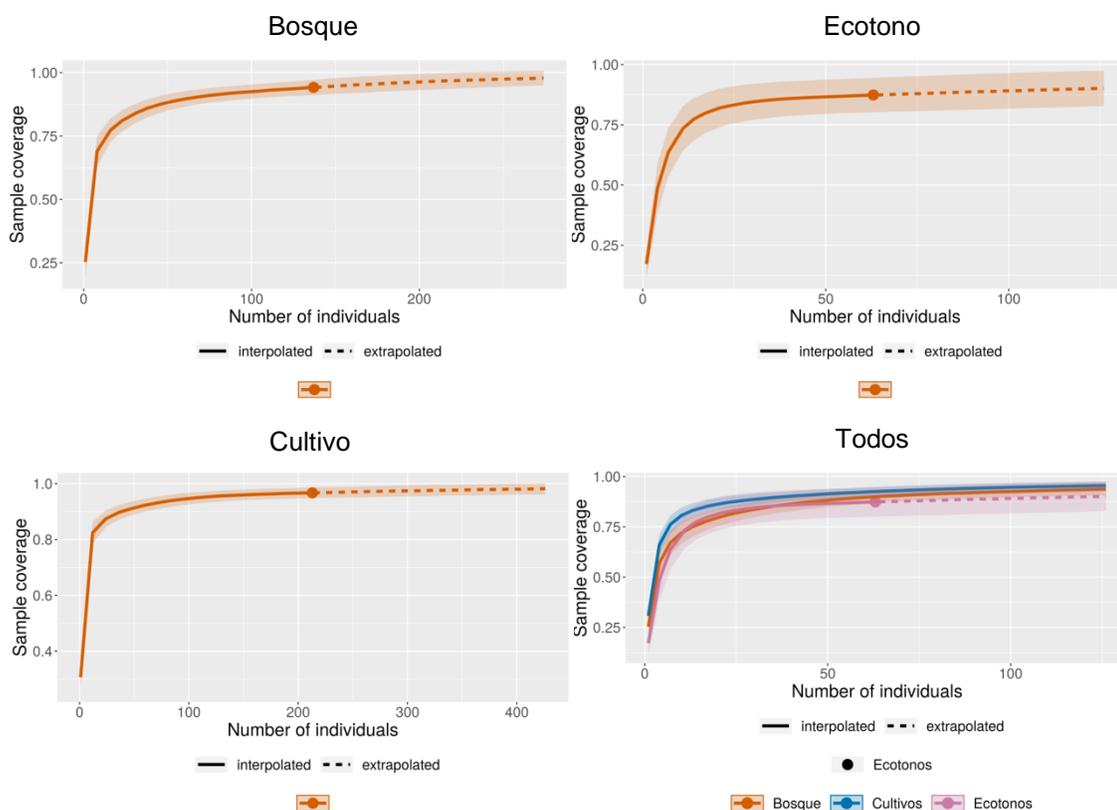


Figura 18. Curvas de completitud de las muestras obtenidas mediante procesos de rarefacción y extrapolación. Los puntos se encuentran separando los decimales. Estas curvas son las mismas para todos los órdenes de diversidad (ya que los valores de cobertura son globales para cada muestra).

De esta manera, las curvas de interpolación y extrapolación de diversidad del tercer paso (Figura 19) indican que (al igual que se comenzaba a intuir en los análisis asintóticos) a un nivel estandarizado de cobertura de 90,20 % (C_{max}), la zona de cultivo es la menos diversa, en relación con los ecotonos, para todos los valores de q analizados (0, 1 y 2), y, con el bosque, únicamente a nivel de riqueza. Esto, paralelamente, significa que no existen diferencias estadísticamente significativas, entre bosque y ecotonos, para ningún orden de diversidad, y tampoco, entre bosque y cultivos, cuando q vale 1 o 2. Así pues, entre ecotonos y cultivos, las diferencias de riqueza, diversidad de Shannon y de Simpson corresponden a 12,94, 4,2 y 2,54 especies, respectivamente; y, a su vez, la zona de ecotono se interpreta como 2,60, 1,97 y 1,82 veces más diversa que los cultivos para las mismas medidas de diversidad, correspondientemente. Por otro lado, entre las zonas de bosque y de cultivo, se tiene que la primera es 1,67 veces más rica respecto de la otra, con una diferencia significativa de 5,45 especies; este patrón de diversidad se mantiene cuando $q = 1$ pero la disimilitud de 1,84 entre ambos tipos de sitios no tiene significancia (el bosque es apenas 1,43 veces más diverso que los cultivos); al igual que en el caso de $q = 2$ en el que el valor de diversidad es 1,23 veces mayor para el bosque con una diferencia insignificante de 0,70 especies altamente abundantes. Por último, los números de Hill (Hill, 1973) de la zona de ecotono son mayores, de forma no significativa, con respecto al bosque en 7,49, 2,36 y 1,84 para los órdenes de diversidad 0, 1 y 2, respectivamente; estos números también se interpretan como 1,55, 1,38 y 1,49 veces mayores que los que presenta el bosque para los mismos valores de q (ordenados de forma ascendente; Tabla 17).

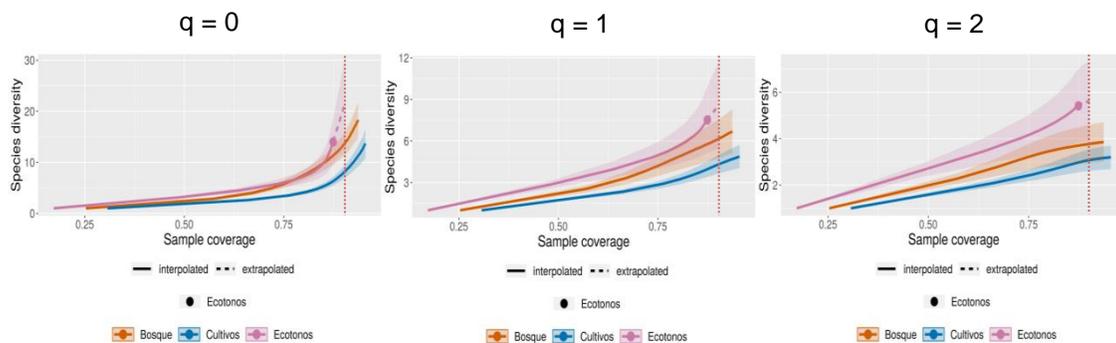


Figura 19. Curvas de rarefacción y extrapolación de la diversidad (eje Y) de cada tipo de zona para valores de q de 0, 1 y 2 en relación a la cobertura de la muestra (eje X). Los puntos se encuentran separando los decimales. Las líneas punteadas cortan las curvas al nivel de C_{max} (0,902 o 90,20 %) general; cuyo valor es equivalente al alcanzado a un tamaño muestral fijo para todos los hábitats de 126 individuos.

En resumen, son válidas las comparaciones efectuadas entre los hábitats en relación a los valores de diversidad asintótica (paso 2) y a una cobertura estandarizada (paso 3) cuando $q = 2$; sin embargo, en los casos de $q = 0$ y de $q = 1$, son más precisas las diferencias indicadas entre los números de Hill (Hill, 1973) de las distintas zonas a nivel de C_{max} . Consistentemente, según ambas medidas de diversidad (pasos 2 y 3), únicamente se obtienen las mismas magnitudes de diferencia ($\pm 0,03$) al comparar entre hábitats los valores del índice de Simpson inverso. Sin embargo, a pesar de lo mencionado, ambos tipos de análisis (asintóticos y de rarefacción y extrapolación en relación a la cobertura), convergen en que la zona de ecotono es más diversa que los cultivos cuando q vale 1 y 2. Por otra parte, si solo se tienen en cuenta los valores de diversidad a nivel de C_{max} , además de lo mencionado, también se evidencian diferencias significativas entre la riqueza de la zona de cultivo (que presenta el menor número de especies) y del resto de hábitats. A su vez, esto quiere decir que las diversidades de bosque y ecotonos son estadísticamente idénticas, al igual que los números de Hill (Hill, 1973) de orden 1 y 2 de las zonas boscosa y de cultivo (Tabla 17).

De este modo, la diversidad superior de los ecotonos, únicamente, en relación a los cultivos, para los principales valores de q estudiados (0, 1 y 2) se podría justificar por su mayor conectividad con áreas de vegetación nativa (como el bosque) que es posibilitada tanto por su cercanía a las mismas como por la heterogeneidad de estas matrices agrícolas (cultivos de varias especies) que guardan mayor semejanza con los ecosistemas naturales que los monocultivos. De esta manera, estos factores contribuirían al mantenimiento en ecotonos de niveles similares de diversidad a los de las áreas naturales próximas, al facilitar el movimiento de las especies de quirópteros entre estos espacios. Sin embargo, cabe recalcar que esto no significa que estos hábitats (bosque y ecotono) compartan todas sus especies. Por otro lado, los bajos niveles de riqueza de los cultivos, con respecto al resto de zonas, se podrían explicar por su baja conectividad (monocultivos lejanos a áreas naturales) que hace que este hábitat sea menos idóneo para ciertas especies, que por ser más susceptibles a las alteraciones (al tener requerimientos más específicos de refugio, dieta, etc.), no suelen encontrarse en sitios muy lejanos a bosques (Harvey y Villalobos, 2007; Williams-Guillén y Perfecto, 2010; Luz et al., 2020).

Por otra parte, en cuanto a composición, cabe recalcar que, según los datos crudos de estos muestreos (Tabla 16), es evidente que existen diferencias en las especies detectadas en las distintas zonas y en sus patrones de abundancia, lo cual podría indicar la preferencia de las mismas por ciertos hábitats. Pues, en plantaciones, el vuelo es más fácil que en sitios con mayor densidad de vegetación, y, particularmente, los lugares en que se cultiva banano (como todos los ecotonos y cultivos), pueden ser atractivos para algunas especies nectarívoras, frugívoras y omnívoras, ya que, principalmente los monocultivos de esta Musaceae, concentran una alta disponibilidad de recursos aprovechables por estos quirópteros como néctar, frutos (se ha detectado pulpa de banano en materia fecal de murciélagos de Brasil) e insectos coleópteros (especialmente en los sitios donde no se aplican pesticidas). De este modo, esto podría explicar la aparente abundancia superior de murciélagos de estos gremios alimenticios en cultivos, principalmente de especies como *Glossophaga soricina* (Pallas, 1766), *Carollia brevicaudum* (Schinz, 1821), *Carollia*

perspicillata (Linnaeus, 1758) y *Phyllostomus discolor* (Wagner, 1843) que, por lo general, son bastante comunes en este tipo de hábitats alterados (Anexo 25; Anexo 26; Harvey y Villalobos, 2007; Pedrozo et al., 2018; Alpízar et al., 2020; Luz et al., 2020). Sin embargo, es importante aclarar que la cantidad superior de murciélagos frugívoros registrada en la zona de cultivo, más que por la presencia de los frutos del banano (que en casi todos los puntos de muestreo se encontraban cubiertos con fundas para protegerlos de los insectos, haciéndolos inaccesibles a los quirópteros), se justificaría por la existencia, en los sitios disturbados aledaños, de plantas pioneras como *Cecropia*, *Ficus*, *Piper*, *Solanum*, entre otras, cuyos frutos suelen ser consumidos por filostómidos de géneros como *Artibeus*, *Carollia* y *Sturnira* (Mancina et al., 2002; Faria y Baumgarten, 2007; Lopez y Vaughan, 2007; Reid, Mendenhall, Zahawi y Holl, 2015; Tirira, 2017; Laurindo, Novaes, Vizentin-Bugoni y Gregorin, 2019). Por otro lado, el hecho de que exclusivamente en el bosque se han detectado las especies *Micronycteris hirsuta* cf. (Peters, 1869) y *Rhinophylla alethina* (Handley, 1966), se justificaría por su preferencia por hábitats inalterados ya que son sensibles a los disturbios (Fenton et al., 1992; Medellín et al., 2000; Harvey y Villalobos, 2007; Carrera et al., 2010; Heer et al., 2015; Solari, 2018). A su vez, la presencia de *Desmodus rotundus* (Geoffroy St.-Hilaire, 1810) en la zona de ecotono, se debería a que, en el sitio en que fue capturado el único individuo de este taxón registrado en este estudio (Recinto Los Laureles), existen animales como vacas y cerdos de cuya sangre comúnmente se alimenta este quiróptero (Delpietro, Marchevsky y Simonetti, 1992; Luz et al., 2020). Por último, cabe recalcar que de las especies raras (*singletons* y *doubletons*) de cada tipo de zona no se puede inferir información como preferencia por un hábitat debido a los pocos registros y a la incompletitud de los muestreos en todos los tres espacios estudiados; por esto, lo estipulado en cuanto a la presencia, ausencia y patrones de abundancia de todas las especies mencionadas, pero principalmente de las raras, como *M. hirsuta* cf. (Peters, 1869) y *D. rotundus* (Geoffroy St.-Hilaire, 1810), solamente corresponde a posibles explicaciones de los datos crudos basadas en la información citada.

Finalmente, de acuerdo al perfil de equitatividad empírica (Figura 20) y a las medidas calculadas a nivel de C_{max} (Tabla 17) según la fórmula de Jost (2010) y el índice de Pielou (Pielou, 1966), en el cuarto paso, aparentemente no existe un consenso, ya que las equitatividades relativas presentan valores y tendencias distintas en cada caso. Así pues, según el perfil empírico, se puede observar que la zona de ecotono presenta mayor qE , seguida, en orden descendente, por el bosque y los cultivos; mientras que, el mismo cálculo, realizado con las diversidades obtenidas a una cobertura estandarizada (C_{max}), indica prácticamente lo contrario, ya que, el orden de zonas, de más a menos qE , se invierte cuando $q = 1$, y, en el caso de $q = 2$, cambia a cultivos-ecotonos-bosque. A su vez, según el índice de Pielou (Pielou, 1966) obtenido a nivel de C_{max} , las equitatividades son iguales para todos los tipos de sitio.

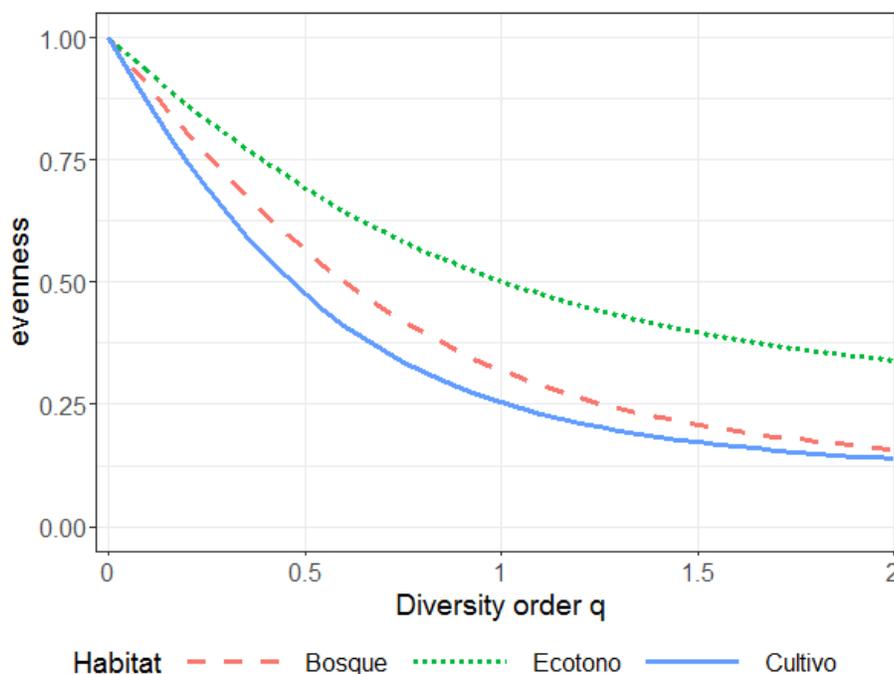


Figura 20. Perfil de equitatividad con base en los datos de diversidad empírica. Los puntos se encuentran separando los decimales. Cabe tener en cuenta que, no es útil evaluar la equitatividad para valores de q de 0, ya que este orden no es sensible a las abundancias de las especies. Por esto, en la presente figura, se parte de un valor de 0E de uno para todos los tipos de zonas (ya que, en ese caso, todas las especies tienen igual peso).

Así pues, por esta falta de complementariedad entre las medidas, lo ideal es solamente tener en cuenta los datos de equitatividad obtenidos a nivel de C_{max} , ya que posibilitan la realización de comparaciones más justas. De este modo, el índice de Pielou (Pielou, 1966) parece indicar que las equitatividades en todos los casos son relativamente altas e iguales; mientras que, de acuerdo a la otra fórmula (Jost, 2010), que es más sensible a las especies raras, los valores obtenidos de qE son bastante menores (principalmente cuando $q = 2$) y difieren en relación al tipo de zona, aunque no son muy distantes entre sí, en especial entre bosque y ecotonos, ya que, en los cultivos, por ser la riqueza menor, existen menos especies raras y, por lo tanto, la equitatividad es ligeramente mayor (Estrada-Villegas et al., 2012). Así pues, las bajas medidas de qE en general, pueden deberse a la clara dominancia, en todos los hábitats, de ciertos taxa como *C. brevicaudum* (Schinz, 1821) y *C. perspicillata* (Linnaeus, 1758), y a la considerablemente menor abundancia de la mayoría de especies de cada zona (Tabla 16), mismas que podrían tener mayor riesgo de extinción en cada hábitat del área de estudio (Hillebrand et al., 2008). Sin embargo, hay que interpretar estos resultados con cautela, teniendo en cuenta que, en zonas neotropicales, las redes de neblina instaladas a nivel de suelo (*ground level*) atrapan mayormente murciélagos filostómidos que forrajean en estratos bajos, lo que implica que los quirópteros que generalmente vuelan a mayor altura o que normalmente detectan y evitan chocar con estas trampas (como molósidos, vespertiliónidos, tiroptéridos e inclusive algunos filostómidos) están sub-representados en las muestras, de modo que las abundancias relativas de este tipo de especies no reflejarían la realidad de los ensamblajes (Handley, 1967; Kalko y Handley, 2001; Kingston, 2009). De esta forma, podría esperarse que la equitatividad en las tres zonas sea mayor, ya que, probablemente, hay menos taxa raros que los detectados con esta metodología de muestreo.

Tabla 17. Resumen de resultados de análisis de completitud, diversidad y equitatividad propuestos por Chao et al. (2020).

Análisis de cuatro pasos de Chao et al. (2020)			
Paso 1. Perfiles de completitud de las muestras			
Completitud (LCL-UCL)	q = 0	q = 1	q = 2
Bosque	70,37 % (37,57-100 %)	94,20 % (91,34-97,07 %)	99,83 % (99,71-99,96 %)
Ecotonos	30,43 % (0-63,32 %)	87,35 % (79,92-94,78 %)	99,70 % (99,16-100 %)
Cultivos	56,67 % (21,26-92,08 %)	96,72 % (94,75 -98,69 %)	99,97 % (99,94-100 %)
Paso 2. Análisis asintóticos			
Diversidad (LCL-UCL)	q = 0	q = 1	q = 2
Bosque			
Asintótica	26,94 (15,10-57,23)	7,51 (5,92-9,41)	3,95 (3,09-5,01)
Empírica	19 (14,87-22,87)	6,75 (5,38-8,40)	3,86 (3,04-4,91)
No detectada	7,94	0,76	0,09
Ecotonos			
Asintótica	45,49 (20,70-97,35)	9,98 (6,65-15,95)	5,83 (4,29-7,89)
Empírica	14 (9,33-19,33)	7,51 (5,54-10,04)	5,41 (4,09-6,96)
No detectada	31,49	2,47	0,42
Cultivos			
Asintótica	29,19 (14,26-67,81)	5,42 (4,45-6,48)	3,26 (2,79-3,81)
Empírica	17 (12,66-21,66)	5,05 (4,20-5,99)	3,22 (2,72-3,75)
No detectada	12,19	0,37	0,04
Paso 3. Análisis no asintóticos de rarefacción y extrapolación basadas en la cobertura			
Cobertura estandarizada máxima $C_{max}=90,20$ %			
Diversidad (LCL-UCL)	q = 0	q = 1	q = 2
Bosque	13,56 (11,22-15,89)	6,15 (4,81-7,49)	3,78 (2,88-4,67)
Ecotonos	21,05 (12,34-29,76)	8,51 (5,53-11,49)	5,62 (3,92-7,31)
Cultivos	8,11 (6,86-9,36)	4,31 (3,64-4,99)	3,08 (2,62-3,54)

Análisis de cuatro pasos de Chao et al. (2020)

Paso 4. Equitatividad entre las abundancias de las especies a nivel de $C_{max}=90,20\%$

Equitatividad	Pielou J'	$q = 1$	$q = 2$
Bosque	0,70	0,41	0,22
Ecotonos	0,70	0,37	0,23
Cultivos	0,70	0,47	0,29

LCL (lower confidence limit), límite de confianza inferior; UCL (upper confidence limit), límite de confianza superior. La diversidad no detectada del paso 2 es resultado de restar la diversidad empírica a la asintótica.

6. CONCLUSIONES

Los resultados de esta investigación parecen indicar que los murciélagos insectívoros no filostómidos grabados en área de estudio usan más los hábitats alterados (zonas de ecotono y cultivo) para forrajear, que el bosque, lo cual podría deberse a cuestiones metodológicas. Sin embargo, por esto no se puede ignorar que, de acuerdo a los datos, es evidente que este tipo de mamíferos aprovecha los agroecosistemas, manteniendo altos niveles de diversidad y de actividad de forrajeo en los mismos, lo que significa que el servicio de control poblacional de insectos persiste en estos hábitats. No obstante, es claro que este servicio es menor en los espacios en que se practica agricultura convencional donde también, la equitatividad del ensamble de quirópteros insectívoros no filostómidos, disminuye (en relación a la zona de ecotono), lo que puede tener implicaciones a lo largo del tiempo, como la desaparición de algunas de las especies de la zona de cultivo, lo que paralelamente podría traducirse en una disminución del servicio ecosistémico que ofrecen estos mamíferos en este hábitat. A su vez, en cuanto a los ensamblajes de quirópteros registrados con redes de neblina en las tres zonas de estudio, los efectos negativos de este tipo de agricultura son aún mayores, siendo evidentes a nivel de diversidad, parámetro que es menor, en relación a los valores de los otros dos hábitats (zonas de bosque y ecotono). De este modo, es claro que, de aplicarse estrategias de conservación en el área, estas, además de enfocarse en la protección de los ecosistemas prístinos, cuya presencia es necesaria para varias especies de murciélagos, también deberían promover la implementación de cambios en el manejo de las plantaciones como reducir la aplicación de pesticidas, evitar los monocultivos, incrementar la disponibilidad de refugios, entre otras medidas que contribuyan, de alguna forma, a mejorar la idoneidad de estos hábitats alterados, para así poder mantener (e inclusive incrementar) la diversidad de quirópteros y asegurar la permanencia de sus poblaciones, garantizando, de esta manera, la perpetuación de los servicios ecosistémicos que proveen.

De acuerdo a los modelos aplicados para determinar los efectos de los factores zona y localidad sobre los niveles de actividad total y de forrajeo de los murciélagos insectívoros no filostómidos grabados, se podría afirmar que estos quirópteros, son, en general, tolerantes a los hábitats alterados e, inclusive, prefieren forrajear en los mismos. Esto demostraría que estos mamíferos pueden favorecerse de estos espacios intervenidos, en especial si ofrecen una alta disponibilidad de presas potenciales, disponibilidad que podría estar dada por un manejo más agroecológico de las plantaciones (como en la zona de ecotono) o por factores como la presencia de cuerpos de agua relativamente grandes (como en Hacienda hermanos Cabrera o Recinto los Laureles) que, además, les sirven como fuente de este líquido vital. Sin embargo, hay que tener en cuenta que los sonotipos identificados en este estudio corresponden mayormente a especies de murciélagos que forrajean en espacios menos obstaculizados (*edge* y *open*) que no están muy disponibles en el interior del bosque, por lo que sería ideal complementar esta investigación con grabaciones realizadas a nivel de dosel en este hábitat para verificar si los niveles de actividad (de forrajeo en especial) en esta área natural son verdaderamente inferiores con respecto de las zonas de ecotono y cultivo.

La diversidad y equitatividad de los ensambles de murciélagos insectívoros no filostómidos son mayores en las zonas de ecotono y cultivo; mientras que, los ensamblajes de quirópteros registrados con redes de neblina son más diversos en los hábitats de bosque y ecotono, aunque no más equitativos. Esto implica que todas las zonas contribuyen a mantener niveles altos de diversidad de al menos uno de los grupos de murciélagos estudiados en el área. Sin embargo, también es claro que los efectos negativos de las prácticas agrícolas convencionales y de la baja conectividad de la zona de cultivo son más pronunciados sobre el ensamblaje de quirópteros registrado con redes de neblina (en su mayoría constituido por especies de la familia Phyllostomidae (Gray, 1825), mismo que podría ser más sensible a estos factores, los cuales están ausentes de la zona de ecotono que, a pesar de ser un hábitat alterado, por sus características (cultivos más agroecológicos y cercanía a sitios de vegetación nativa), posibilita la coexistencia de varias especies de quirópteros de

ambos grupos, mismos que registran los valores más altos de diversidad en este hábitat.

7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Allen, H. (1890). Description of a new species of bat of the genus *Carollia* and remarks on *Carollia brevicauda*. *Proceedings of the United States National Museum*, 13, 291-298.
- Alpízar, P., Rodríguez-Herrera, B. y Jung, K. (2019). The effect of local land use on aerial insectivorous bats (Chiroptera) within the two dominating crop types in the Northern-Caribbean lowlands of Costa Rica. *PLoS ONE*, 14 (1), 1-15. doi: 10.1371/journal.pone.0210364
- Alpízar, P., Schneider, J. y Tschapka, M. (2020). Bats and bananas: simplified diet of the nectar-feeding bat *Glossophaga soricina* (Phyllostomidae: Glossophaginae) foraging in Costa Rican banana plantations. *Global Ecology and Conservation*, 24, 1-12. doi: 10.1016/j.gecco.2020.e01254 2351-9894
- Altringham, J. y Kerth, G. (2016). Bats and roads. En C. C. Voigt y T. Kingston (Eds.). *Bats in the Anthropocene: conservation of bats in a changing world* (pp. 35-62). Cham: Springer.
- Ancillotto, L., Serangeli, M. T. y Russo, D. (2013). Curiosity killed the bat: domestic cats as bat predators. *Mammalian Biology*, 78 (5), 369-373. doi: 10.1016/j.mambio.2013.01.003
- Andersen, K. (1906). Brief diagnoses of a new genus and ten new forms of stenodermatous bats. *Annals and Magazine of Natural History*, 7 (18), 419-423.
- Anthony, H. E. (1924). Preliminary report on Ecuadorian mammals N° 6. *American Museum Novitates*, (139), 1-9.
- Arias-Aguilar, A., Hintze, F., Aguiar, L. M., Rufay, V., Bernard, E. y Pereira, M. J. R. (2018). Who's calling? Acoustic identification of Brazilian bats. *Mammal Research*, 63 (3), 231-253.
- Baker, R. J., Solari, S., Cirranello, A. y Simmons, N. B. (2016). Higher level classification of phyllostomid bats with a summary of DNA synapomorphies. *Acta Chiropterologica*, 18 (1), 1-38. doi:10.3161/15081109ACC2016.18.1.001
- Berny, P. (2007). Pesticides and the intoxication of wild animals. *Journal of Veterinary Pharmacology and Therapeutics*, 30 (2), 93-100. doi: 10.1111/j.1365-2885.2007.00836.x
- Bleher, D. S., Hicks, A. C., Behr, M., Meteyer, C. U., Berlowski-Zier, B. M., Buckles, E. L., Coleman, J. T. H., Darling, S. R., Gargas, A., Niver, R., Okoniewsky J.

- C., Rudd, R. J. y Stone, W. B. (2009). Bat white-nose syndrome: an emerging fungal pathogen?. *Science*, 323 (5911), 227.
- Blumenbach, J. F. (1779). *Handbuch der Naturgeschichte*. Gotinga: Johann Christian Dieterich.
- Bobrowiec, P. E. D. y Gribel, R. (2010). Effects of different secondary vegetation types on bat community composition in Central Amazonia, Brazil. *Animal Conservation*, 13 (2), 204-216. doi: 10.1111/j.1469-1795.2009.00322.x
- Bonaparte, C.L. J. L. (1845). *Catalogo methodico dei mammiferi Europei*. Milán: Coi Tipi di Luigi di Giacomo Pirola.
- Boyles, J. G., Cryan, P. M., McCracken, G. F. y Kunz, T. H. (2011). Economic importance of bats in agriculture. *Science*, 332 (6025), 41-42. doi: 10.1126/science.1201366
- Brigham, R. M., Kalko, E. K. V., Jones, G., Parsons, S. y Limpens, H. J. G. A. (Eds.) (2004). *Bat echolocation research: tools, techniques and analysis*. Austin: Bat Conservation International.
- Britton, A. R. C., y Jones, G. (1999). Echolocation behaviour and prey-capture success in foraging bats: laboratory and field experiments on *Myotis daubentonii*. *Journal of Experimental Biology*, 202 (13), 1793-1801.
- Broken-Brow, J. y Thompson, D. (2020). Anabat Walkabout bat detector user manual Titley Scientific version 1.6. Recuperado de <https://www.titley-scientific.com/us/downloads/user-manuals>
- Burneo, S. F., Proaño, M. D. y Tirira, D. G. (Eds.) (2015). *Plan de acción para la conservación de los murciélagos del Ecuador*. Quito: Programa para la Conservación de los Murciélagos del Ecuador y Ministerio del Ambiente.
- Camacho, M. A. (2018a). Registro de datos, preparación, y preservación de especímenes mastozoológicos: procedimientos para colectas de campo. Recuperado de BioWeb: MammaliaWeb <<https://bit.ly/2HR5Vnk>>
- Camacho, M. A. (2018b). Registro de datos, preparación y preservación de especímenes mastozoológicos: procedimientos tras el ingreso de especímenes a la colección. Recuperado de BioWeb: MammaliaWeb <<https://bit.ly/2uncCug>>
- Carrera, J. P., Solari, S., Larsen, P. A., Alvarado, D. F., Brown, A. D., Carrión, B. C., Tello, J. S. y Baker, R. J. (2010). *Bats of the tropical lowlands of western Ecuador*. Lubbock: Museum of Texas Tech University.
- Chao, A. (1984). Nonparametric estimation of the number of clases in a population. *Scandinavian Journal of Statistics*, 11 (4), 265-270.

- Chao, A. y Chen, Y. H. (2019). Evenness: data and R code. Recuperado de <https://zenodo.org/record/3341384#.X5EQFtVKjIU>
- Chao, A. y Jost, L. (2015). Estimating diversity and entropy profiles via discovery rates of new species. *Methods in Ecology and Evolution*, 6 (8), 873-882. doi: <https://doi.org/10.1111/2041-210x.12349>
- Chao, A. y Ricotta, C. (2019). Quantifying evenness and linking it to diversity, beta diversity, and similarity. *Ecology*, 0 (0), 1-15. doi:10.1002/ecy.2852
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K. y Ellison, A. M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological monographs*, 84 (1), 45-67.
- Chao, A., Kubota, Y., Zelený, D., Chiu, C. H., Li, C. F., Kusumoto, B., Yasuhara, M., Thorns, S., Wei, C. L., Costello, M. J. y Colwell, R. K. (2020). Quantifying sample completeness and comparing diversities among assemblages. *Ecological Research*, 35, 292-314. doi:10.1111/1440-1703.12102
- Chao, A., Ma, K. H. y Hsieh, T. C. (2016). iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation) online: software for interpolation and extrapolation of species diversity. Program and User's Guide. Recuperado de http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/
- Chao, A., Wang, Y. T. y Jost, L. (2013). Entropy and the species accumulation curve: a novel entropy estimator via discovery rates of new species. *Methods in Ecology and Evolution*, 4, 1091-1100. doi:10.1111/2041-210X.12108
- Chao, A., y Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93 (12), 2533-2547. doi:10.1890/11-1952.1
- Chaverri, G. y Kunz, T. H. (2011). Response of a specialist bat to the loss of a critical resource. *PLoS ONE*, 6 (12), 1-10. doi: 10.1371/journal.pone.0028821
- Cormier, A. (2014). Species diversity and activity of insectivorous bats in three habitats in La Virgen de Sarapiquí, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 62 (3), 939-946.
- Davis, W. B. (1980). New *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae) from Central and South America, with key to currently recognized species. *Occasional papers Museum, Texas Tech University*, 70, 1-5.
- Dechmann, D. K., Safi, K. y Vonhof, M. J. (2006). Matching morphology and diet in the disc-winged bat *Thyroptera tricolor* (Chiroptera). *Journal of Mammalogy*, 87 (5), 1013-1019. doi: 10.1644/05-MAMM-A-424R2.1

- Delpietro, H. A., Marchevsky, N. y Simonetti, E. (1992). Relative population densities and predation of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*) in natural and cattle-raising areas in north-east Argentina. *Preventive Veterinary Medicine*, 14 (1-2), 13-20. doi: 10.1016/0167-5877(92)90080-Y
- Denzinger, A. y Schnitzler, H. U. (2013). Bat guilds, a concept to classify the highly diverse foraging and echolocation behaviors of microchiropteran bats. *Frontiers in Physiology*, 4, 1-15. doi: 10.3389/fphys.2013.00164
- Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L., Tablada M. y Robledo C.W. (2020). InfoStat versión 2020. Centro de Transferencia InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. Recuperado de <http://www.infostat.com.ar>
- Di Rienzo, J. A., Macchiavelli, R. y Casanoves, F. (2017). *Modelos lineales generalizados mixtos aplicaciones en InfoStat*. Recuperado de <https://cutt.ly/Mj0HjhS>
- Díaz, M., Solari, S., Aguirre L., Aguiar, L., Barquez, R. (2016). *Clave de identificación de los murciélagos de Sudamérica*. Tucumán: Programa de Conservación de los Murciélagos de Argentina.
- Dobson, G. E. (1878). *Catalogue of the Chiroptera in the collection of the British Museum*. Londres: British Museum of Natural History.
- Erkert, H. G. (2000). Bats - flying nocturnal mammals. En S. H. Nils y C. Stenseth (Eds.). *Activity patterns in small mammals* (pp. 253-272). Heidelberg: Springer.
- Estrada, C. G., Damon, A., Hernández, C. S., Pinto, L. S. y Núñez, G. I. (2006). Bat diversity in montane rainforest and shaded coffee under different management regimes in southeastern Chiapas, Mexico. *Biological Conservation*, 132 (3), 351-361. doi:10.1016/j.biocon.2006.04.027
- Estrada-Villegas, S., McGill, B. J. y Kalko, E. K. (2012). Determinants of species evenness in a neotropical bat ensemble. *Oikos*, 121 (6), 927-941. doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.19837.x
- Estrada-Villegas, S., Meyer, C. F. y Kalko, E. K. V. (2010). Effects of tropical forest fragmentation on aerial insectivorous bats in a land-bridge island system. *Biological Conservation*, 143 (3), 597-608.
- Fagua, J. C. y Ramsey, R. D. (2019). Geospatial modeling of land cover change in the Chocó-Darien global ecoregion of South America; one of most biodiverse and rainy areas in the world. *PloS one*, 14 (2), 1-25. doi:10.1371/journal.pone.0211324

- Faria, D. y Baumgarten, J. (2007). Shade cacao plantations (*Theobroma cacao*) and bat conservation in southern Bahia, Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 16 (2), 291-312. doi: 10.1007/s10531-005-8346-5
- Fenton, M. B. (2004). Reporting: essential information and analysis. En R.M. Brigham, E.K.V. Kalko, G. Jones, S. Parsons y H.J.G.A. Limpens (Eds.). *Bat echolocation research: tools, techniques and analysis* (pp. 133–140). Austin: Bat Conservation International.
- Fenton, M. B., Acharya, L., Audet, D., Hickey, M. B. C., Merriman, C., Obrist, M. K., Syme, D.M. y Adkins, B. (1992). Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the Neotropics. *Biotropica*, 24 (3), 440-446.
- Flowers, R. W. y De la Rosa, C. (2010). Capítulo 4: Ephemeroptera. *Revista de Biología Tropical*, 58 (4), 63-93.
- Food and Agriculture Organization. (2015). Forest resources assessment working paper 180. Recuperado de <https://bit.ly/2T6Gkfs>
- Fukui, D. A. I., Murakami, M., Nakano, S. y Aoi, T. (2006). Effect of emergent aquatic insects on bat foraging in a riparian forest. *Journal of Animal Ecology*, 75 (6), 1252-1258. doi: 10.1111/j.1365-2656.2006.01146.x.
- Gardner, A. L. (Ed.). (2007). Mammals of South America, volume 1: marsupials, xenarthrans, shrews, and bats. Chicago: University of Chicago Press.
- Geoffroy St.-Hilaire, É. (1805). Note sur une petite famille de chauve-souris d'Amérique, désignée sous le nom générique de *Molossus*. *Bulletin des sciences par la Société Philomathique de Paris*, 3, 278-279.
- Geoffroy St.-Hilaire, É. (1810). Sur les phyllostomes et les mégadermes, deux genres de la famille des chauve-souris. *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle*, 15, 157-198.
- Geoffroy St.-Hilaire, I. (1824). Mémoire sur une chauvesouris Américaine, formant une nouvelle espèce dans le genre *Nyctinome*. *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle*, 1, 337-347.
- Gervais, P. (1841). Mammifères. En J. F. T. Eydoux y L. F. A. Souleyet (Eds.). *Zoologie* (pp. 1-68). En A. N. Vaillant. *Voyage autour du monde exécuté pendant les années 1836 et 1837 sur la corvette La Bonite commandée par M. Vaillant*. Paris: Arthus Bertrand.
- Gervais, P. (1856). Deuxième mémoire. Documents zoologiques pour servir a la monographie des chéiroptères Sud-Américains. En P. Gervais. *Mammifères* (pp. 25-88). En F. de Castelnau. *Animaux nouveaux ou rares recueillis pendant l'expédition dans les parties centrales de l'Amérique du Sud, de Rio*

de Janeiro a Lima, et de Lima au Para; exécutée par ordre du gouvernement français pendant les années 1843 a 1847, sous la direction du comte Francis de Castelnau. París: P. Bertrand.

- Gobierno Autónomo Descentralizado Municipal La Maná (2015). Plan de desarrollo y ordenamiento territorial del cantón La Maná 2015-2020. Recuperado de <https://cutt.ly/goXuC9j>
- Goldman, E. A. (1914). Descriptions of five new mammals from Panama. *Smithsonian miscellaneous collections*, 63 (5), 1-7.
- Good, I. J. (1953). The population frequencies of species and the estimation of population parameters. *Biometrika*, 40, 237-264. doi: 10.1093/biomet/40.3-4.237
- Good, I. J. (2000). Turing's anticipation of empirical Bayes in connection with the cryptanalysis of the naval enigma. *Journal of Statistical Computation and Simulation*, 66 (2), 101-111. doi: 10.1080/00949650008812016
- Gotelli, N. J. y Chao, A. (2013). Measuring and estimating species richness, species diversity, and biotic similarity from sampling data. En S. A. Levin (Ed). *Encyclopedia of Biodiversity, second edition, volumen 5* (pp. 195-211). Waltham: Academic Press. doi: 10.1016/B978-0-12-384719-5.00424-X
- Gray, J. E. (1821). On the natural arrangement of vertebrate animals. *London Medical Repository*, 15 (1), 296-311.
- Gray, J. E. (1825). An attempt at a division of the family Vespertilionidae into groups. *Zoological Journal*, 2, 242-243.
- Gray, J. E. (1838). A revision of the genera of bats (Vespertilionidae), and the description of some new genera and species. *Magazine of Zoology and Botany*, 2, 483-505.
- Gray, J. E. (1839). Descriptions of some Mammalia discovered in Cuba by W. S. MacLeay, Esq. *Annals of Natural History*, 4, 1-7.
- Gray, J. E. (1866). Revision of the genera of Phyllostomidae, or leaf nosed bats. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 34, 111–118.
- Greif, S. y Siemers, B. M. (2010). Innate recognition of water bodies in echolocating bats. *Nature communications*, 1, 1-6. doi: 10.1038/ncomms1110
- Griffiths, T. A. (1982). Systematics of the New World nectar-feeding bats (Mammalia, Phyllostomidae), based on the morphology of the hyoid and lingual regions. *American Museum Novitates*, 2742, 1-45.

- Handley, C. O. (1960). Descriptions of new bats from Panama. *Proceedings of the United States National Museum*, 112, 459-479.
- Handley, C. O. (1966). Descriptions of new bats (*Choeroniscus* and *Rhinophylla*) from Colombia. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 79, 83-88.
- Handley, C. O. (1967). Bats of the canopy of an Amazonian forest. En H. Lent (Ed.). *Atas do simpósio sobre a biota amazônica vol. 5: Zoologia* (pp. 211-215). Río de Janeiro: Conselho Nacional de Pesquisas.
- Harvey, C. A. y Villalobos, J. A. G. (2007). Agroforestry systems conserve species-rich but modified assemblages of tropical birds and bats. *Biodiversity and Conservation*, 16 (8), 2257-2292. doi: 10.1007/s10531-007-9194-2.
- Heer, K., Helbig-Bonitz, M., Fernandes, R. G., Mello, M. A. y Kalko, E. K. (2015). Effects of land use on bat diversity in a complex plantation–forest landscape in northeastern Brazil. *Journal of Mammalogy*, 96 (4), 720-731. doi: 10.1093/jmammal/gyv068
- Heip, C. (1974). A new index measuring evenness. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 54 (3), 555-557. doi: 10.1017/s0025315400022736
- Hijmans, R. J., Guarino, L. y Mathur, P. (2012). DIVA-GIS Version 7.5. Manual. Recuperado de <http://www.diva-gis.org>.
- Hill, M. O. (1973). Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54 (2), 427-432. doi:10.2307/1934352
- Hillebrand, H., Bennett, D. M. y Cadotte, M. W. (2008). Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes. *Ecology*, 89 (6), 1510-1520. doi: 10.1890/07-1053.1
- Holzenthal, R. W., Blahnik, R. J., Prather, A. L. y Kjer, K. M. (2007). Order Trichoptera Kirby, 1813 (Insecta), caddisflies. *Zootaxa*, 1668 (1), 639-698.
- Instituto Nacional de Estadísticas y Censos. (2020a). Capa geográfica de cantones 2012. Recuperado de <https://franzpc.com/descargar-shapefiles-shp-ecuador/>
- Instituto Nacional de Estadísticas y Censos. (2020b). Capa geográfica de parroquias 2012. Recuperado de <https://franzpc.com/descargar-shapefiles-shp-ecuador/>
- Instituto Nacional de Estadísticas y Censos. (2020c). Capa geográfica de provincias 2012. Recuperado de <https://franzpc.com/descargar-shapefiles-shp-ecuador/>
- Jost, L. (2010). The relation between evenness and diversity. *Diversity*, 2 (2), 207-232. doi:10.3390/d2020207

- Jost, L. y González-Oreja, J. A. (2012). Midiendo la diversidad biológica: más allá del índice de Shannon. *Acta zoológica lilloana*, 56, 3-14. Kvålseth, T. O. (1991). Note on biological diversity, evenness, and homogeneity measures. *Oikos*, 62 (1), 123-127. doi: 10.2307/3545460
- Jung, K. y Kalko, E. K. (2010). Where forest meets urbanization: foraging plasticity of aerial insectivorous bats in an anthropogenically altered environment. *Journal of Mammalogy*, 91 (1), 144-153. doi: 10.1644/08-MAMM-A-313R.1
- Jung, K. y Threlfall, C. G. (2016). Urbanisation and its effects on bats—a global meta-analysis. En C. C. Voigt y T. Kingston (Eds.). *Bats in the Anthropocene: conservation of bats in a changing world* (pp. 13-33). Cham: Springer.
- Kahnonitch, I., Lubin, Y. y Korine, C. (2018). Insectivorous bats in semi-arid agroecosystems – effects on foraging activity and implications for insect pest control. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 261, 80-92. doi: 10.1016/j.agee.2017.11.003
- Kalko, E. K. V., Estrada Villegas, S., Schmidt, M., Wegmann, M. y Meyer, C. F. J. (2008). Flying high—assessing the use of the aerosphere by bats. *Integrative and Comparative Biology*, 48 (1), 60-73. doi: 10.1093/icb/icn030
- Kalko, E. K. y Handley, C. O. (2001). Neotropical bats in the canopy: diversity, community structure, and implications for conservation. *Plant Ecology*, 153 (1), 319-333. doi: 10.1023/a:1017590007861
- Kamins, A. O., Restif, O., Ntiama-Baidu, Y., Suu-Ire, R., Hayman, D. T. S., Cunningham, A. A., Wood, J. L. N. y Rowcliffe, J. M. (2011). Uncovering the fruit bat bushmeat commodity chain and the true extent of fruit bat hunting in Ghana, West Africa. *Biological Conservation*, 144 (12), 3000-3008. doi: 10.1016/j.biocon.2011.09.003
- Kassambara, A. (2020). ggpubr: 'ggplot2' based publication ready plots. R package version 0.4.0. Recuperado de <https://cran.r-project.org/web/packages/ggpubr/index.html>
- Kasso, M. y Balakrishnan, M. (2013). Ecological and economic importance of bats (order Chiroptera). *International Scholarly Research Notices*, 2013, 1-9. doi: 10.1155/2013/187415
- Kingston, T. (2009). Analysis of species diversity of bat assemblages. En T. H. Kunz y S. Parsons (Eds.). *Ecological and behavioral methods for the study of bats* (pp. 195-215). Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Kolkert, H., Smith, R., Rader, R. y Reid, N. (2020). Insectivorous bats foraging in cotton crop interiors is driven by moon illumination and insect abundance, but

- diversity benefits from woody vegetation cover. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 302, 1-12. doi: 10.1016/j.agee.2020.107068
- Korine, C., Adams, A. M., Shamir, U. y Gross, A. (2015). Effect of water quality on species richness and activity of desert-dwelling bats. *Mammalian Biology*, 80 (3), 185-190. doi: 10.1016/j.mambio.2015.03.009
- Korine, C., Adams, R., Russo, D., Fisher-Phelps, M. y Jacobs, D. (2016). Bats and water: anthropogenic alterations threaten global bat populations. En C. C. Voigt y T. Kingston (Eds.). *Bats in the Anthropocene: conservation of bats in a changing world* (pp. 215-241). Cham: Springer.
- Korine, C., Niv, A., Axelrod, M. y Dahan, T. (2020). Species richness and activity of insectivorous bats in cotton fields in semi-arid and mesic Mediterranean agroecosystems. *Mammalian Biology*, 100, 73-80. doi: 10.1007/s42991-019-00002-z
- Kunz, T. H. (1988). Methods of assessing the availability of prey to insectivorous bats. En T. H. Kunz (Ed.). *Ecological and behavioral methods for the study of bats* (pp. 191-210). Washington: Smithsonian Institution Press.
- Kunz, T. H., Hodckison, R. y Weise, C. D. (2009). Methods of capturing and handling bats. En T. H. Kunz y S. Parsons (Eds.). *Ecological and behavioral methods for the study of bats* (pp. 3-35). Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Kvålseth, T. O. (1991). Note on biological diversity, evenness, and homogeneity measures. *Oikos*, 62 (1), 123-127. doi: 10.2307/3545460
- Laurindo, R. S., Novaes, R. L. M., Vizentin-Bugoni, J. y Gregorin, R. (2019). The effects of habitat loss on bat-fruit networks. *Biodiversity and Conservation*, 28, 589-601. doi: 10.1007/s10531-018-1676-x
- Lee, S. y Lee, D. K. (2018). What is the proper way to apply the multiple comparison test?. *Korean Journal of Anesthesiology*, 71 (5), 353-360. doi: 10.4097/kja.d.18.00242
- Lesson, R. P. (1826). Mammifères nouveaux ou peu connus, décrits et figures dans l'atlas zoologique du voyage autour du monde de la corvette la Coquille; par Mm. Lesson et Garnot. *Bulletin des Sciences Naturelles et de Géologie*, 8, 95-96.
- Linnaeus, C. (1758). *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. 10.^a edición. Estocolmo: Laurentii Salvii.

- Loeb, S. C., Post, C. J. y Hall, S. T. (2009). Relationship between urbanization and bat community structure in national parks of the southeastern US. *Urban ecosystems*, 12 (2), 197-214. doi: 10.1007/s11252-008-0075-6
- Lopez, J. E. y Vaughan, C. (2007). Food niche overlap among neotropical frugivorous bats in Costa Rica. *Revista de biología tropical*, 55 (1), 301-313.
- Lopez-Baucells, A., Rocha, R., Bobrowiec, P., Bernard, E., Palmeirim, J. y Meyer, C. (2016). *Field guide to Amazonian bats*. Manaus: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia.
- Luz, J. L., Costa, L. D. M. y Esbérard, C. E. L. (2015). Variação de recursos alimentares e abundância de morcegos em plantações de banana. *Oecologia Australis*, 19 (1), 244-260. doi: 104257/oeco.2015.1901.01
- Luz, J. L., Costa, L. D. M. y Esbérard, C. E. L. (2020). Influence of banana plantations on bat assemblages (Chiroptera). *Austral Ecology*. doi: 10.1111/aec.12989
- Lyon, M. W. (1902a). Description of a new bat from Colombia. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 15, 151-152.
- Lyon, M. W. (1902b). Description of a new phyllostome bat from the Isthmus of Panama. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 15, 83-84.
- Maas, B., Tschardtke, T., Tjoa, A., Saleh, S., Edy, N., Anshary, A., Mahfudz y Basir, M. (2018). *Effects of ecosystem services provided by birds and bats in smallholder cacao plantations of Central Sulawesi: summary of research results, management recommendations and farmer workshops from cacao agroforestry landscapes in Indonesia*. doi: 10.17875/gup2018-1085
- MacSwiney, G., Cristina, M., Cimé, B. B., Clarke, F. M. y Racey, P. A. (2009). Insectivorous bat activity at cenotes in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Acta Chiropterologica*, 11 (1), 139-147.
- Mancina, C. A., García, R. L., Hernández, F. F., Muñoz, G. B., Sánchez, O. B. y Capote, F. R. T. (2002). Las plantas pioneras en la dieta de aves y murciélagos de la Reserva de la Biosfera «Sierra del Rosario», Cuba. *Acta Botánica Cubana*, 193, 14-20.
- Medellín, R. A., Equihua, M. y Amin, M. A. (2000). Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in Neotropical rainforests. *Conservation Biology*, 14 (6), 1666-1675. doi: 10.1111/j.1523-1739.2000.99068.x
- Medina, A., Harvey, C. A., Merlo, D. S., Vílchez, S. y Hernández, B. (2007). Bat diversity and movement in an agricultural landscape in Matiguás, Nicaragua. *Biotropica*, 39 (1), 120-128. doi: 10.1111/j.1744-7429.2006.00240.x

- Mendenhall, C. D., Karp, D. S., Meyer, C. F., Hadly, E. A. y Daily, G. C. (2014). Predicting biodiversity change and averting collapse in agricultural landscapes. *Nature*, 509 (7499), 213-217. doi: doi:10.1038/nature13139
- Miller, B. W. (2001). A method for determining relative activity of free flying bats using a new activity index for acoustic monitoring. *Acta Chiropterologica*, 3 (1), 93-105.
- Miller, G. S. (1902). Twenty new American bats. *Proceedings of the Academy of Natural Science of Philadelphia*, 54, 389-412.
- Miller, G. S. (1907). The families and genera of bats. *Bulletin of the United States National Museum*, 57 (84),186
- Miller, G. S. (1912). A small collection of bats from Panama. *Proceedings of the United States National Museum*, 42, 21-26.
- Miller, G. S. (1924). List of North American recent mammals 1923. *Bulletin United States National Museum*, 128, 1-673.
- Ministerio del Ambiente del Ecuador. (2013a). *Sistema de clasificación de los ecosistemas del Ecuador continental*. Quito: Subsecretaría de Patrimonio Natural.
- Ministerio del Ambiente del Ecuador. (2013b). *Metodología para la Representación Cartográfica de los Ecosistemas del Ecuador Continental*. Quito: Subsecretaría de Patrimonio Natural.
- Ministerio del Ambiente del Ecuador. (2020a). Capa geográfica de bioclima del Ecuador continental. Recuperado de <http://ide.ambiente.gob.ec/mapainteractivo/>
- Ministerio del Ambiente del Ecuador. (2020b). Capa geográfica de índice ombrotérmico anual del Ecuador continental. Recuperado de <http://ide.ambiente.gob.ec/mapainteractivo/>
- Ministerio del Ambiente del Ecuador. (2020c). Capa geográfica de geomorfología. Recuperado de <http://ide.ambiente.gob.ec/mapainteractivo/>
- Ministerio del Ambiente del Ecuador. (2020d). Capa geográfica de fenología. Recuperado de <http://ide.ambiente.gob.ec/mapainteractivo/>
- Ministerio del Ambiente del Ecuador. (2020e). Capa geográfica de índice de termicidad del Ecuador continental. Recuperado de <http://ide.ambiente.gob.ec/mapainteractivo/>
- Ministerio del Ambiente del Ecuador. (2020f). Capa geográfica de unidad biogeográfica. Recuperado de <http://ide.ambiente.gob.ec/mapainteractivo/>

- Ministerio del Ambiente del Ecuador. (2020g). Capa geográfica de ecosistemas 2012. Recuperado de <http://ide.ambiente.gob.ec/mapainteractivo/>
- Ministerio del Ambiente del Ecuador. (2020h). Capa geográfica de régimen de inundación. Recuperado de <http://ide.ambiente.gob.ec/mapainteractivo/>
- Ministerio del Ambiente del Ecuador. (2020i). Capa geográfica de carbono por estrato de bosque. Recuperado de <http://ide.ambiente.gob.ec/mapainteractivo/>
- Ministerio del Ambiente del Ecuador. (2020j). Capa geográfica de estratos potenciales de bosque. Recuperado de <http://ide.ambiente.gob.ec/mapainteractivo/>
- Ministerio del Ambiente del Ecuador. (2020k). Capa geográfica de cobertura y uso de la tierra 2018. Recuperado de <http://ide.ambiente.gob.ec/mapainteractivo/>
- Monck-Whipp, L., Martin, A. E., Francis, C. M. y Fahrig, L. (2018). Farmland heterogeneity benefits bats in agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 253, 131-139.
- Müller, J., Mehr, M., Bässler, C., Fenton, M. B., Hothorn, T., Pretzsch, H., Klemmt, H.-J. y Brandl, R. (2012). Aggregative response in bats: prey abundance versus habitat. *Oecologia*, 169 (3), 673-684. doi: 10.1007/s00442-011-2247-y
- Muñoz, A. E., Ossa, G., Zaviezo, T. y Bonacic, C. (2019). Diversity and foraging activity of bats in cultivated and uncultivated areas in agroecosystems of a Mediterranean-climate hotspot. *Neotropical Biodiversity*, 5 (1), 36-40. doi: 10.1080/23766808.2019.1621626
- Murphy, M., Clare, E. L., Rydell, J., Yovel, Y., Bar-On, Y., Oelbaum, P. y Fenton, M. B. (2016). Opportunistic use of banana flower bracts by *Glossophaga soricina*. *Acta Chiropterologica*, 18 (1), 209-213. doi: 10.3161/15081109ACC2016.18.1.011
- Myster, R. W. (2012). Chapter 1 introduction. En Myster, R. W. (Ed.). (2012). *Ecotones between forest and grassland* (pp. 1-13). New York: Springer Science and Business Media.
- Olfers, I. von. (1818). Bemerkungen zu Illiger's ueberblick der säugthiere, nach ihrer vertheilung über die Welttheile, rücksichtlich der Südamericanischen arten (species). *Journal von Brasilien, oder vermischte Nachrichten aus Brasilien, auf wissenschaftlichen Reisen gesammelt*, 15, 192-237.
- Olimpi, E. M. y Philpott, S. M. (2018). Agroecological farming practices promote bats. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 265, 282-291. doi: 10.1016/j.agee.2018.06.008

- Oliveira, J. M., Destro, A. L. F., Freitas, M. B. y Oliveira, L. L. (2020). How do pesticides affect bats?—A brief review of recent publications. *Brazilian Journal of Biology*, 1-9. doi: 10.1590/1519-6984.225330
- Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. (2021a). Tierras agrícolas (% del área de tierra). Recuperado de <https://datos.bancomundial.org/indicador/AG.LND.AGRI.ZS>
- Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. (2021b). Tierras agrícolas (% del área de tierra) – Ecuador. Recuperado de <https://datos.bancomundial.org/indicador/AG.LND.AGRI.ZS?locations=EC>
- Pallas, P. S. (1766). *Miscellanea zoologica quibus novae imprimis atque obscurae animalium species describuntur et observationibus iconibusque illustrantur*. Hague Comitum: P. van Cleef.
- Pallas, P. S. (1767). Vespertiliones in genre. En *Spicilegia zoologica quibus novae et obscurae animalium species iconibus, descriptionibus atque commentariis illustrantur, fasciculo 3* (pp. 35). Berlín: Prostant apud Gottl. August. Lange.
- Park, K. J. (2015). Mitigating the impacts of agriculture on biodiversity: bats and their potential role as bioindicators. *Mammalian Biology*, 80 (3), 191-204. doi: 10.1016/j.mambio.2014.10.004
- Pedrozo, A. R., Gomes, L. A. y Uieda, W. (2018). Feeding behavior and activity period of three Neotropical bat species (Chiroptera: Phyllostomidae) on *Musa paradisiaca* inflorescences (Zingiberales: Musaceae). *Iheringia, Série Zoologia*, 108, 1-8. doi: 10.1590/1678-4766e2018022
- Pereira, M. J. R., Fonseca, C. y Aguiar, L. M. S. (2018). Loss of multiple dimensions of bat diversity under land-use intensification in the Brazilian Cerrado. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 29 (1), 25-32. doi: 10.4404/hystrix-00020-2017
- Peters, W. (1866). Über neue oder ungenügend bekannte flederthiere (*Vampyrops*, *Uroderma*, *Chiroderma*, *Ametrida*, *Tylostoma*, *Vespertilio*, *Vesperugo*) und nager (*Tylomys*, *Lasiomys*). *Monatsberichte der Königlichen Preussische Akademie des Wissenschaften zu Berlin*, 1867, 392-411.
- Peters, W. (1867). Über die zu den gattungen *Mimon* und *Saccopteryx* gehörigen flederthiere. *Monatsberichte der Königlichen Preussische Akademie des Wissenschaften zu Berlin*, 469-481.
- Peters, W. (1869). Bemerkungen über neue oder weniger bekannte flederthiere, besonder des Pariser museums. *Monatsberichte der Königlichen Preussische Akademie des Wissenschaften zu Berlin*, 391-406.

- Pielou, E. C. (1966). The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of theoretical biology*, 13, 131-144. doi:10.1016/0022-5193(66)90013-0
- Pozo, R. W. E. y Eras, M. A. (2012). Quirópteros presentes en bosques riparios de fincas ganaderas y agrícolas de Santo Domingo de los Tsáchilas, Ecuador. En D.G. Tirira y S.F. Burneo (Eds.). *Investigación y conservación sobre los murciélagos en el Ecuador. Publicación especial sobre los mamíferos del Ecuador 9* (pp. 61-68). Quito: Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Fundación Mamíferos y Conservación y Asociación Ecuatoriana de Mastozoología.
- Pozo-Rivera, W. E., Arce-Carriel, M. R., Berovides-Álvarez, V. y Ricardo-Nápoles, N. (2020). Diferencias estacionales a nivel de comunidad, gremio trófico y ensamblaje de la diversidad de murciélagos en un paisaje agrícola ecuatoriano. *Mammalia aequatorialis Boletín científico de la Asociación Ecuatoriana de Mastozoología*, 2, 65-74.
- Pozo-Rivera, W. E., Recalde-Samaniego, R. S., Cárdenas-Tello, C. D., Morejón-García, M. y Berovides-Álvarez, V. (2015). Diversidad quiropterológica de dos tipos de cultivos, noroccidente ecuatoriano. *Boletín Técnico, Serie Zoológica*, 12, 95-103.
- Pozo-Rivera, W.E. (2017). Relaciones de la diversidad arbórea y la estructura del paisaje agrícola tropical ecuatoriano con la biodiversidad de murciélagos filostómidos (Tesis doctoral). Universidad de La Habana, La Habana.
- Put, J. E., Mitchell, G. W. y Fahrig, L. (2018). Higher bat and prey abundance at organic than conventional soybean fields. *Biological Conservation*, 226, 177-185. doi: 10.1016/j.biocon.2018.06.021
- R Core Team. (2020). R: a language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Recuperado de <https://www.r-project.org/>
- Rafinesque, C. S. (1820). *Annals of nature; or, annual synopsis of new genera and species of animals, plants, and c. discovered in North America*. Lexington: T. Smith.
- Ratcliffe, J. M., Elemans, C. P., Jakobsen, L. y Surlykke, A. (2013). How the bat got its buzz. *Biology Letters*, 9(2), 20121031.
- Reid, J. L., Mendenhall, C. D., Zahawi, R. A. y Holl, K. D. (2015). Scale-dependent effects of forest restoration on Neotropical fruit bats. *Restoration Ecology*, 23 (5), 681-689. doi: 10.1111/rec.12235

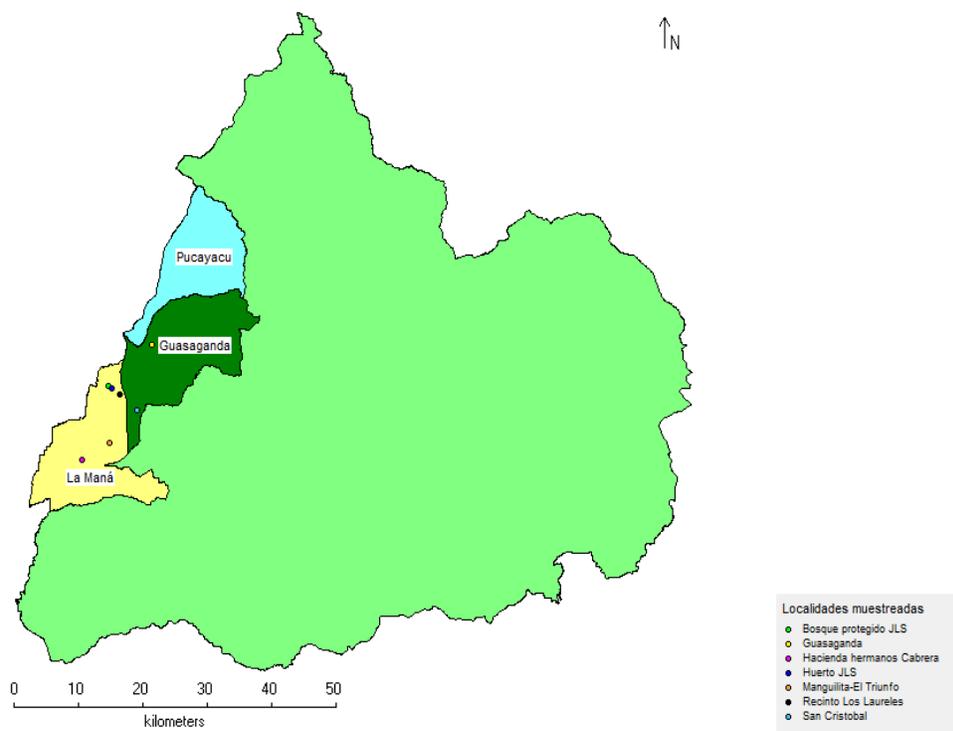
- Rivera, M. D., Vallejo, A. F., Tinajero J. G. y Burneo, S. F. (2019). Biblioteca de llamadas de ecolocación de los murciélagos del Ecuador. En: Brito, J., Camacho, M. A., Romero, V. y Vallejo, A. F. (eds). Mamíferos del Ecuador. Versión 2019.0. Quito: Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Disponible en: <https://bit.ly/39Xuf2X> (fecha de consulta: 20 de diciembre de 2019).
- Rivera-Parra, P. y Burneo, S. F. (2013). Primera biblioteca de llamadas de ecolocalización de murciélagos del Ecuador. *Therya*, 4 (1), 79-88.
- Rocha, R., López-Baucells, A., Farneda, F. Z., Groenenberg, M., Bobrowiec, P. E. D., Cabeza, M., Palmeirim, J. M. y Meyer, C. F. J. (2017). Consequences of a large-scale fragmentation experiment for Neotropical bats: disentangling the relative importance of local and landscape-scale effects. *Landscape Ecology*, 32 (1), 31-45. doi: 10.1007/s10980-016-0425-3
- RStudio Team. (2020). RStudio: integrated development for R. Boston: RStudio, PBC. Recuperado de <https://www.rstudio.com/>
- Russell, A. L., Butchkoski, C. M., Saidak, L. y McCracken, G. F. (2009). Road-killed bats, highway design, and the commuting ecology of bats. *Endangered Species Research*, 8, 49-60.
- Saussure, H. de. (1860). Note sur quelques mammifères du Mexique. *Revue et magasin de zoologie pure et appliquée*, 2 (12), 281-293, 425-431.
- Schinz, H. R. (1821). *Das thierreich eingetheilt nach dem bau der thiere als grundlage ihrer Naturgeschichte und der vergleichenden Anatomie von dem Herrn Ritter von Cuvier / erster band, säugethiere und vögel*. Stuttgart y Tubinga: J. G. Cotta'schen Buchhandlung.
- Shannon, C. E. (1949). The mathematical theory of communication. I discrete noiseless systems. En C. E. Shannon y W. Weaver. *The mathematical theory of communication* (pp.36-64). Urbana: The University of Illinois Press.
- Siemers, B. M., Kalko, E. K. y Schnitzler, H. U. (2001). Echolocation behavior and signal plasticity in the Neotropical bat *Myotis nigricans* (Schinz, 1821) (Vespertilionidae): a convergent case with European species of *Pipistrellus*?. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 50 (4), 317-328. doi: 10.1007/s002650100379
- Simpson, E. H. (1949) Measurement of diversity. *Nature*, 163, 688. doi:10.1038/163688a0
- Solari, S. (2018). *Rhinophylla alethina*. The IUCN Red List of Threatened Species 2018. Recuperado de: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018-2.RLTS.T19591A21998419.en>

- Solari, S., Medellín R., Rodríguez-Herrera B., Dumont E. y Burneo S. (2019). Family Phyllostomidae (New World leaf-nosed bats). En D. E. Wilson y R. A. Mittermeier (Eds.). *Handbook of the mammals of the world. Volume 9: bats*. (pp. 444-583). Barcelona: Lynx Edicions.
- Spix, J. B. (1823). *Simiarum et vespertilionum brasiliensium species novae, ou Histoire naturelle des espèces nouvelles de singes et de chauves-souris observées et recueillies pendant le voyage dans l'intérieur du Brésil exécuté par ordre de S. M. le Roi de Bavière dans les années 1817, 1818, 1819, 1820*. Múnich: Typis Francisci Seraphici Hübschmanni.
- Springer, M. (2010). Capítulo 7: Trichoptera. *Revista de Biología Tropical*, 58 (4), 151-198.
- Straube, F. C. y Bianconi, G. V. (2002). Sobre a grandeza e a unidade utilizada para estimar esforço de captura com utilização de redes-de-neblina. *Chiroptera Neotropical*, 8 (1-2), 150-152.
- Tate, G. H. H. (1942). Results of the Archbold expeditions. No. 47. Review of the Vespertilioninae bats, with special attention to genera and species of the Archbold collections. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 80, 221-297.
- Temminck, C. J. (1838). Over de geslachten *Taphozous*, *Emballonura*, *Urocryptus* en *Diclidurus*. *Tijdschrift voor Natuurlijke Geschiedenis en Physiologie*, 5, 1-34.
- Thomas, O. (1897). Descriptions of new bats and rodents from America. *Annals and Magazine of Natural History*, 6 (20), 544-553.
- Thomas, O. (1900). Descriptions of new neotropical mammals. *Annals and Magazine of Natural History*, 7 (5), 269-274.
- Thomas, O. (1901). On a collection of mammals from the Kanuku Mountains, British Guiana. *Annals and Magazine of Natural History*, 7 (8), 139-154.
- Thomas, O. (1903). Two new glossophagine bats from Central America. *Annals and Magazine of Natural History*, 7 (11), 286-289.
- Thomas, O. (1912). New *Centronycteris* and *Ctenomys* from S. America. *Annals and Magazine of Natural History*, 8 (10), 638-640.
- Thomas, O. (1920). On Neotropical bats of the genus *Eptesicus*. *Annals and Magazine of Natural History*, 9 (5), 360-367.
- Tinajero, J. G., Rivera, M. D. y Burneo, S. F. (2019). Protocolo para grabación y análisis de llamadas de ecolocación. Recuperado de BioWeb: MammaliaWeb <<https://bit.ly/37S0rTV>>

- Tirira, D. G. (2017). *Guía de campo de los mamíferos del Ecuador*. 2.^a edición. Quito: Asociación Ecuatoriana de Mastozoología y Editorial Murciélagos Blanco.
- Tirira, D. G., J. Brito, S. F. Burneo y Comisión de Diversidad de la Asociación Ecuatoriana de Mastozoología. (2020). Mamíferos del Ecuador: lista actualizada de especies. Versión 2020.2. Quito: Asociación Ecuatoriana de Mastozoología. Recuperado de <http://aem.mamiferosdelecuador.com>
- Torquetti, C. G., Guimarães, A. T. B. y Soto-Blanco, B. (2020). Exposure to pesticides in bats. *Science of the Total Environment*, 755, 1-38. doi: 10.1016/j.scitotenv.2020.142509
- Torrent, L., López-Baucells, A., Rocha, R., Bobrowiec, P. E. D. y Meyer, C. F. J. (2018). The importance of lakes for bat conservation in Amazonian rainforests: an assessment using autonomous recorders. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 4 (4), 339-351. doi:10.1002/rse2.83
- Triplehorn, C. A. y Johnson, N. F. (2005). *Borror and DeLong's introduction to the study of Insects*. Belmont: Thomson Brooks/Cole.
- Van Den Bussche, R. A. (1992). Restriction-site variation and molecular systematics of New World leaf-nosed bats. *Journal of Mammalogy*, 73 (1), 29-42. doi:10.2307/1381863
- Vaughan, N. y Hill, J. E. (1996). Bat (Chiroptera) diversity and abundance in banana plantations and rain forest, and three new records for St. Vincent, Lesser Antilles. *Mammalia*, 60 (3), 441-447. doi: 10.1515/mamm-1996-0309
- Velazco, P. M. (2005). Morphological phylogeny of the bat genus *Platyrrhinus* Saussure, 1860 (Chiroptera: Phyllostomidae) with the description of four new species. *Fieldiana Zoology*, 105, 1-53.
- Velazco, P. M. y Patterson, B. D. (2014). Two new species of yellow-shouldered bats, genus *Sturnira* Gray, 1842 (Chiroptera, Phyllostomidae) from Costa Rica, Panama and western Ecuador. *ZooKeys*, (402), 43-66. doi:10.3897/zookeys.402.7228
- Wagner, J. A. (1840). Supplementband. Erste abtheilung: Die affen und flederthiere. En J. C. D. Schreber, G. A. Goldfuss y J. A. Wagner. *Die säugethiere in abbildungen nach der natur mit beschreibungen* (pp. i-vi). Leipzig: Voss'schen Buchhandlung.
- Wagner, J. A. (1843). Diagnosen neuer arten brasilischer handflügler. *Archiv für Naturgeschichte*, 9 (1), 365-368.
- Wickham, H. (2007). Reshaping data with the reshape package. *Journal of statistical software*, 21 (12), 1-20. Recuperado de <https://www.jstatsoft.org/article/view/v021i12>

- Wickham, H. (2016). *ggplot2: elegant graphics for data analysis*. New York: Springer.
- Wickham, H., François, R., Henry, L. y Müller, K. (2020). dplyr: a grammar of data manipulation. R package version 1.0.2. Recuperado de <https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>
- Wickramasinghe, L. P., Harris, S., Jones, G. y Vaughan, N. (2003). Bat activity and species richness on organic and conventional farms: impact of agricultural intensification. *Journal of Applied Ecology*, 40 (6), 984-993. doi: 10.1111/j.1365-2664.2003.00856.x
- Wied-Neuwied, M. P. (1820a). *Diclidurus* klappenschwanz. Ein neues genus der chiropteren aus Brasilien. *Isis von Oken*, 4, 1629-1630.
- Wied-Neuwied, M. P. (1820b). *Reise nach Brasilien in den jahren 1815 bis 1817*. 4.^a edición. Fráncfort del Meno: Heinrich Ludwig Brönnner.
- Williams-Guillén, K. y Perfecto, I. (2010). Effects of agricultural intensification on the assemblage of leaf-nosed bats (Phyllostomidae) in a coffee landscape in Chiapas, Mexico. *Biotropica*, 42 (5), 605-613. doi: 10.1111/j.1744-7429.2010.00626.x
- Williams-Guillén, K., Olimpi, E., Maas, B., Taylor, P. J. y Arlettaz, R. (2016). Bats in the anthropogenic matrix: challenges and opportunities for the conservation of Chiroptera and their ecosystem services in agricultural landscapes. En C. C. Voigt y T. Kingston (Eds.). *Bats in the Anthropocene: conservation of bats in a changing world* (pp. 151-186). Cham: Springer.
- Wolcott, K. A. y Vulinec, K. (2012). Bat activity at woodland/farmland interfaces in central Delaware. *Northeastern Naturalist*, 19 (1), 87-98.
- Wordley, C. F., Sankaran, M., Mudappa, D. y Altringham, J. D. (2018). Heard but not seen: comparing bat assemblages and study methods in a mosaic landscape in the Western Ghats of India. *Ecology and evolution*, 8 (8), 3883-3894. doi: 10.1002/ece3.3942
- Yoh, N., Syme, P., Rocha, R., Meyer, C. F. J. y López-Baucells, A. (2020). Echolocation of Central Amazonian 'whispering' phyllostomid bats: call design and interspecific variation, *Mammal Research*, 1-15. doi:10.1007/s13364-020-00503-0
- Zamora-Muñoz, C., Sáinz-Bariáin, M. y Bonada, N. (2015). Orden Trichoptera. *Revista IDE@-SEA*, 64, 1-21. doi: 10.11646/zootaxa.1668.1.29
- Zettler, J. A., Mateer, S. C., Link-Pérez, M., Bailey, J. B., DeMars, G. y Ness, T. (2016). To key or not to key: a new key to simplify and improve the accuracy of insect identification. *The American Biology Teacher*, 78 (8), 626-633.

8. ANEXOS



Anexo 1. Localidades muestreadas ubicación por parroquias. JLS, Jardín de los Sueños. Las porciones del mapa identificadas con letreros corresponden a las parroquias del cantón La Maná (Hijmans, Guarino y Mathur, 2012; INEC, 2020a, 2020b, 2020c).



Anexo 2. Bosque protegido El Jardín de los Sueños. Zona de conservación y restauración de 92 ha de superficie compuestas de bosque primario y secundario.



Anexo 3. Zonas internas (a, b y c) y de borde (d) del Bosque protegido El Jardín de los Sueños.



Anexo 4. Huerto de El Jardín de los Sueños. Zona de policultivo de 5 ha de superficie donde no existe aplicación de plaguicidas y herbicidas.



Anexo 5. Recinto Los Laureles. Zona donde se cultiva orito (*lady finger banana* o *baby banana*) principalmente, además de otras plantas como cacao, yuca, etc. Cada cultivo tiene pocas ha de superficie. En general, no se aplican plaguicidas. Existe también actividad ganadera limitada.



Anexo 6. Guasaganda. Zona donde existen varios cultivos de una o pocas especies como orito, banano, cacao y cítricos. Las superficies de los cultivos varían entre 0,74 y 17 ha. Se aplican herbicidas (glifosato) en aproximadamente una tercera parte de los cultivos y, en general, no se aplican plaguicidas.



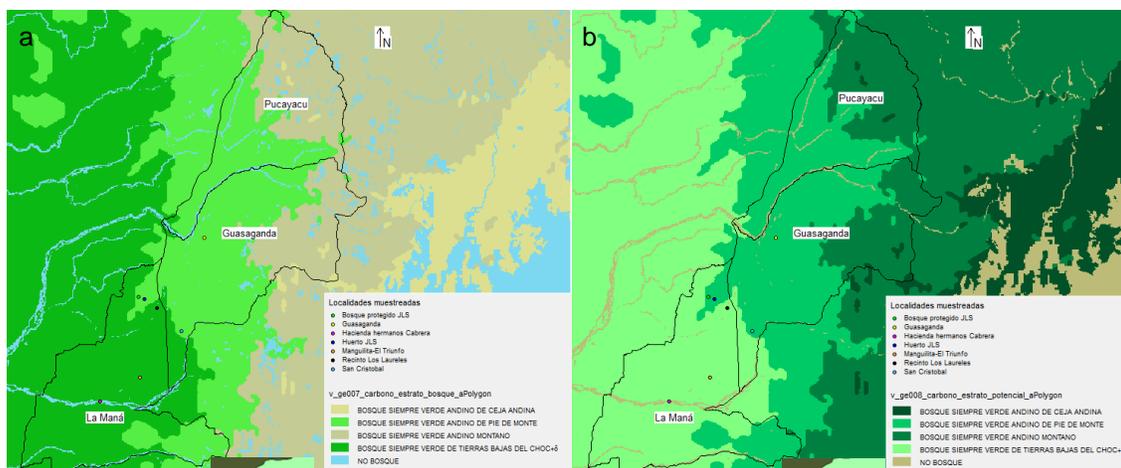
Anexo 7. San Cristóbal. Zona de cultivos de orito y cacao (principalmente) de pocas ha de superficie. En general, no hay aplicación de plaguicidas.



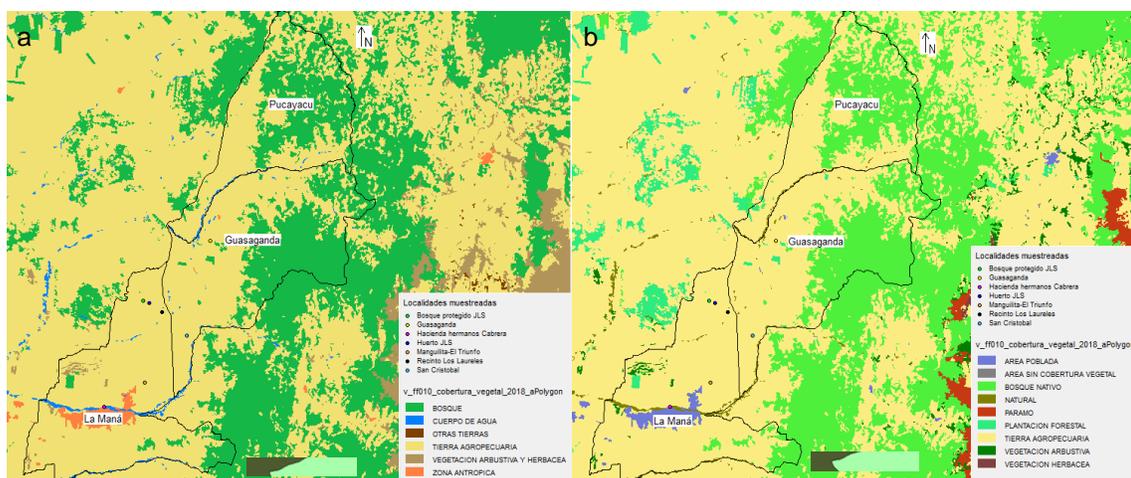
Anexo 8. Manguilita El Triunfo. Zona de monocultivos de orito de menos de 25 ha. En algunas partes existe control químico de plagas y uso de herbicidas.



Anexo 9. Hacienda Hermanos Cabrera. Zona de cultivo de banano de 18 ha de superficie rodeadas de otros cultivos de banano y de cacao. Se aplican plaguicidas.



Anexo 10. Mapas de estratos de bosque de las localidades muestreadas. a, mapa de estratos; b, mapa de estratos potenciales; JLS, Jardín de los Sueños (Hijmans et al., 2012; INEC, 2020a, 2020b; MAE, 2020i, 2020j).



Anexo 11. Mapas de cobertura y uso de la tierra a distintos niveles para el año 2018 de las localidades muestreadas. a, nivel I; b, nivel II; JLS, Jardín de los Sueños (Hijmans et al., 2012; INEC, 2020a, 2020b; MAE, 2020k).



Anexo 12. Monitoreo acústico. Monitoreo con el detector activo Anabat Walkabout.



Anexo 13. Monitoreo acústico. Monitoreo con el detector pasivo SM4BAT.

Valor de q	Fórmula teórica	Estimador Analítico
$q \geq 0$	${}^q C = {}^q \lambda_{\text{detected}} / {}^q \lambda = \frac{\sum_{i \in \text{detected}} p_i^q}{\sum_{i=1}^S p_i^q}$	${}^q \hat{C} = {}^q \hat{\lambda}_{\text{detected}} / {}^q \hat{\lambda} = 1 - \frac{f_1}{n} [A^{q-1} (1-A) / {}^q \hat{\lambda}]$
$q = 0$	${}^0 C = \frac{S_{\text{obs}}}{S}$	${}^0 \hat{C} = \frac{S_{\text{obs}}}{\hat{S}_{\text{Chao}_1}}$
$q = 1$	${}^1 C = \sum_{i \in \text{detected}} p_i$	${}^1 \hat{C} = 1 - \frac{f_1}{n} (1-A)$
$q = 2$	${}^2 C = \frac{\sum_{i \in \text{detected}} p_i^2}{\sum_{i=1}^S p_i^2}$	${}^2 \hat{C} = 1 - \frac{f_1}{n} \left[\frac{A(1-A)}{\sum_{X_i \geq 2} (X_i - 1) / [n(n-1)]} \right]$

Anexo 14. Fórmulas teóricas y estimadores analíticos de completitud para distintos valores de q propuestos por Chao et al. (2020). q, orden de diversidad; ${}^q C$, valor de completitud de la muestra para un orden q; ${}^q \lambda_{\text{detected}}$, suma de potencias de las abundancias relativas de las especies detectadas en la muestra elevadas a la q; ${}^q \lambda$, suma de potencias de las abundancias relativas de todas las especies de la comunidad (ensamblaje, ensamble, etc.) elevadas a la q; p_i , abundancia relativa de la especie i; S, número total de especies (riqueza); S_{obs} , número de especies observadas en la muestra; $\hat{\Lambda}$, estimador (o valor estimado); f_1 , cantidad de *singletons* (especies representadas por un individuo en la muestra); n, número de individuos en la muestra; A, frecuencia relativa media estimada de *singletons* (Chao y Jost, 2012); \hat{S}_{Chao_1} , estimador de riqueza Chao_1 (Chao, 1984); X_i , abundancia observada de la especie i (Chao et al., 2020). El estimador analítico ${}^q \hat{C}$ se refiere a la fórmula desarrollada por Chao y Jost (2015) con base en la estimación de las pendientes de la curva de acumulación de especies (Anexo 16).

Valores de q	Diversidad observada (empírica)	Diversidad estimada asintótica
$q \geq 0$ y $q \neq 1$	${}^q D = ({}^q \lambda)^{1/(1-q)} =$ $(\sum_{i=1}^S p_i^q)^{1/(1-q)}$ (Hill, 1973)	${}^q \hat{D} = ({}^q \hat{\lambda})^{1/(1-q)} = \left[\sum_{k=0}^{n-1} \binom{q-1}{k} (-1)^k \hat{\Delta}(k) + \frac{f_1}{n} (1-A)^{-n+1} \left[A^{q-1} - \sum_{r=0}^{n-1} \binom{q-1}{r} (A-1)^r \right] \right]^{1/(1-q)}$ (Chao y Jost, 2015)
$q = 0$	${}^0 D = S_{obs}$ (Hill, 1973)	${}^0 \hat{D} = {}^0 \hat{\lambda} = \hat{S}_{Chao_1} = S_{obs} + \hat{f}_0 =$ a) $S_{obs} + \frac{(n-1)}{n} \frac{f_1^2}{(2f_2)}, si f_2 > 0$ b) $S_{obs} + \frac{(n-1)}{n} \frac{f_1(f_1-1)}{2}, si f_2 = 0$ (Chao, 1984; Chao y Jost, 2015)
$q = 1$	${}^1 D = \lim_{q \rightarrow 1} {}^q D =$ $\exp(-\sum_{i=1}^S p_i \log p_i)$ (Shannon, 1949; Hill, 1973)	${}^1 \hat{D} = \exp\left(\sum_{1 \leq X_i \leq n-1} \frac{X_i}{n} \left(\sum_{k=X_i}^{n-1} \frac{1}{k}\right) + \frac{f_1}{n} (1-A)^{-n+1} \left[-\log A - \sum_{r=1}^{n-1} \frac{(1-A)^r}{r}\right]\right)$ (Chao, Wang y Jost, 2013; Chao y Jost, 2015)
$q = 2$	${}^2 D = 1/\sum_{i=1}^S p_i^2$ (Simpson, 1949; Hill, 1973)	${}^q \hat{D} = \left(\sum_{k=0}^{q-1} \binom{q-1}{k} (-1)^k \hat{\Delta}(k)\right)^{1/(1-q)} = \left(\sum_{X_i \geq q} \frac{X_i(X_i-1)\dots(X_i-q+1)}{n(n-1)\dots(n-q+1)}\right)$ (Gotelli y Chao, 2013)

Anexo 15. Fórmulas empleadas para el cálculo de diversidad empírica y diversidad estimada asintótica. q , orden de diversidad; ${}^q D$, diversidad de orden q ; ${}^q \lambda$, suma de potencias de las abundancias relativas de las especies elevadas a la q ; S , número total de especies; p_i , abundancia relativa de la especie i ; S_{obs} , riqueza observada; $\hat{\lambda}$, estimador; n , número de individuos en la muestra; k , cantidad de individuos tomados con reemplazamiento de la comunidad (ensamblaje, ensamble, etc.); $\hat{\Delta}$, pendiente estimada de la línea que conecta 2 puntos adyacentes ((k , $S(k)$) y ($k+1$, $S(k+1)$)) en la curva de acumulación de especies; f_1 , número de *singletons*; A , frecuencia relativa media estimada de *singletons*; r , cantidad de individuos de la muestra (n); \hat{S}_{Chao_1} , estimador de riqueza $Chao_1$; \hat{f}_0 , estimador de especies

no detectadas; f_2 , número de *doubletons* (especies representadas por 2 individuos en la muestra); X_i , abundancia observada de la especie i . La expresión matemática de diversidad estimada cuando $q = 2$ es una reducción de la fórmula general (cuando $q \geq 0$ y $q \neq 1$) que es aplicable a valores de q enteros mayores que 1, ya que en estos casos $A^{q-1} - \sum_{r=0}^{n-1} \binom{q-1}{r} (A-1)^r$ vale 0 (Anexo 16; Shannon, 1949; Simpson, 1949; Hill, 1973; Chao, 1984; Chao, Wang y Jost, 2013; Gotelli y Chao, 2013; Chao y Jost, 2015).

Descripción	Fórmula
Estimador de cobertura de muestra de Turing	$\hat{C}_n = 1 - f_1/n$ (Good, 1953)
Frecuencia relativa media estimada de <i>singletons</i>	$A = 2f_2/nf_1$ (Good 1953; Good, 2000) $A = 2f_2/[(n-1)f_1 + 2f_2]$ si $f_2 > 0$ $A = 2/[(n-1)(f_1-1) + 2]$ si $f_2 = 0, f_1 \neq 0$ $A = 1$ si $f_2 = f_1 = 0$ (Chao y Jost, 2012)
Estimador de riqueza Chao ₁	$\hat{S}_{Chao_1} = S_{obs} + \frac{f_1^2}{2f_2}, si f_2 > 0$ $\hat{S}_{Chao_1} = S_{obs} + \frac{f_1(f_1-1)}{2}, si f_2 = 0$ (Chao, 1984)
Índice de entropía de Shannon	$H = H(\infty) = -\sum_{i=1}^S p_i \log p_i$ (Shannon, 1949)
Índice de concentración de Simpson	$\lambda = \sum_{i=1}^S p_i^2$ (Simpson, 1949)
Estimador de la suma de potencias de las abundancias relativas de las especies elevadas a la q	${}^q\hat{\lambda} = \sum_{k=0}^{n-1} \binom{q-1}{k} (-1)^k \hat{\Delta}(k) + \frac{f_1}{n} (1-A)^{-n+1} \left[A^{q-1} - \sum_{r=0}^{n-1} \binom{q-1}{r} (A-1)^r \right]$ (Chao y Jost, 2015)
Número esperado de especies en una muestra de k individuos	$S(k) = \sum_{i=1}^S [1 - (1-p_i)^k] = S - \sum_{i=1}^S (1-p_i)^k$ (Good, 1953)
Pendiente de la línea que conecta 2 puntos adyacentes en la curva de acumulación de especies	$\Delta(k) = \frac{S(k+1)-S(k)}{(k+1)-k} = \sum_{i=1}^S p_i (1-p_i)^k$ (Good, 1953; Chao et al., 2013)

Descripción	Fórmula
Estimadores de la pendiente	$\hat{\Delta}(k) = \sum_{1 \leq X_i \leq n-k} \frac{X_i}{n} \frac{\binom{n-X_i}{k}}{\binom{n-1}{k}} = \sum_{1 \leq X_i \leq n-k} \frac{X_i}{n} \frac{\binom{n-k-1}{X_i-1}}{\binom{n}{X_i}}, k < n$ $\hat{\Delta}(n+m) = \frac{f_1}{n} (1-A)^{m+1}, m \geq 0$ (Chao y Jost, 2012; Chao et al., 2013)

Anexo 16. Tabla de fórmulas para el cálculo de varios términos referidos en la metodología (de forma directa e indirecta). n , número de individuos en la muestra; f_1 , cantidad de *singletons*; $\hat{\Delta}$, estimador; S_{obs} , riqueza observada en la muestra; ∞ , infinito; p_i , abundancia relativa de la especie i ; q , orden de diversidad; k , cantidad de individuos tomados con reemplazamiento de la comunidad (ensamblaje, ensamble, etc.); r , número de individuos; S , riqueza; X_i , frecuencia de la especie i ; m , tamaño de muestra añadido a n (Shannon, 1949; Simpson, 1949; Good, 1953; Chao, 1984; Good, 2000; Chao y Jost, 2012; Chao et al., 2013; Chao y Jost, 2015). En el caso del índice de Shannon (H) el logaritmo podría ser de base 2, 10 o e (que equivale a 2,71828... y es propia de los logaritmos naturales o \ln); así pues, dependiendo de este número, las unidades de expresión de los valores de entropía son distintas y corresponden a *bits*, *decits* y *nats*, respectivamente (Jost y González-Oreja, 2012). Por esto, cabe recalcar que en esta investigación, en todas las medidas que guardan relación con H , se aplicó \ln . Adicionalmente, es importante tener en cuenta que la expresión matemática de $\Delta(k)$ está basada en la fórmula para el cálculo de $S(k)$. Asimismo, cabe destacar que ambos estimadores de pendientes están incluidos en ${}^q\hat{\lambda}$.

**Interpolación /
Extrapolación**

Fórmulas de diversidad y cobertura

Fórmulas
teóricas
generales
(interpolación y
extrapolación)

Números de Hill (diversidad esperada) para un tamaño de muestra m

$${}^q D(m) = \left[\sum_{k=1}^m \left(\frac{k}{m} \right)^q \times E[f_k(m)] \right]^{1/1-q} \quad m \geq 1 \quad q \neq 1$$

Cobertura

$$C_{ind}(m) = 1 - \sum_{i=1}^S p_i (1 - p_i)^m \quad m > 0$$

Interpolación

Estimadores analíticos de los números de Hill

$${}^q \hat{D}(m) = \left[\sum_{k=1}^m \left(\frac{k}{m} \right)^q \times \hat{f}_k(m) \right]^{1/1-q} \quad m < n \quad q \neq 1$$

$${}^0 \hat{D}(m) = \sum_{k=1}^m \hat{f}_k(m) = S_{obs} - \sum_{X_i \geq 1} \frac{\binom{n-X_i}{m}}{\binom{n}{m}}$$

$${}^1 \hat{D}(m) = \exp \left[\sum_{k=1}^m \left(-\frac{k}{m} \log \frac{k}{m} \right) \times \hat{f}_k(m) \right]$$

$${}^2 \hat{D}(m) = \frac{1}{\sum_{k=1}^m \left(\frac{k}{m} \right)^2 \times \hat{f}_k(m)} = \frac{1}{\frac{1}{m} + \frac{m-1}{m} \sum_{i=1}^S \frac{X_i(X_i-1)}{n(n-1)}}$$

Estimador analítico de cobertura

$$\hat{C}_{ind}(m) = 1 - \sum_{X_i \geq 1} \frac{X_i}{n} \frac{\binom{n-X_i}{m}}{\binom{n-1}{m}}$$

Extrapolación

Estimadores analíticos de los números de Hill

$${}^q \hat{D}(n + m^*) = \left[\sum_{j=1}^q \frac{\psi(q,j)(n+m^*)^{(j)}}{(n+m^*)^q} \sum_{X_i \geq j} \frac{X_i^{(j)}}{n^{(j)}} \right]^{1/1-q} \quad m < n$$

$${}^0 \hat{D}(n + m^*) = S_{obs} + \hat{f}_0 \left[1 - \left(1 - \frac{f_1}{n\hat{f}_0 + f_1} \right)^{m^*} \right]$$

$${}^1 \hat{D}(n + m^*) = \exp \left[\frac{n}{n+m^*} \sum_{i=1}^S \left(-\frac{X_i}{n} \log \frac{X_i}{n} \right) + \frac{m^*}{n+m^*} \hat{H}(\infty) \right]$$

$${}^2 \hat{D}(n + m^*) = \frac{1}{\frac{1}{n+m^*} + \frac{n+m^*-1}{n+m^*} \sum_{i=1}^S \frac{X_i(X_i-1)}{n(n-1)}}$$

Estimador analítico de cobertura

$$\hat{C}_{ind}(n + m^*) = 1 - \frac{f_1}{n} \left[\frac{(n-1)f_1}{(n-1)f_1 + 2f_2} \right]$$

Anexo 17. Tabla de fórmulas teóricas y de los estimadores analíticos de interpolación y extrapolación de los números de Hill y de coberturas de muestra para datos de abundancia propuestos por Chao et al. (2014). m , tamaño de muestra analizado; q , orden de diversidad; qD , números de Hill de orden q ; k , número de individuos por especie; f_k , cantidad de especies con k individuos (conteos de abundancia de frecuencias); $E[f_k(m)]$, valor esperado de f_k en un tamaño de muestra m ; C_{ind} , cobertura de la muestra en base a datos de abundancia de individuos; S , número total de especies; p_i , abundancia relativa de la especie i ; \wedge , estimador; n , tamaño de muestra observado (total de individuos registrados en el muestreo); S_{obs} , riqueza observada (en el muestreo); X_i , frecuencia observada de la especie i ; m^* , tamaño de muestra (número de individuos) añadido a n (para extrapolaciones); $\psi(q, j)$, número de Stirling de segunda especie (definido por el coeficiente en la expansión $x^q = \sum_{j=1}^q \psi(q, j)x^{(j)}$, donde $x^{(j)}$ es un factorial descendente que es igual a $x(x-1) \dots (x-j+1)$); \hat{f}_0 , número estimado de especies no observadas; f_1 , número de *singletons* observados; $\hat{H}(\infty)$, valor estimado del índice de entropía de Shannon (Anexo 16; Shannon, 1949; Chao et al., 2014).

Descripción	Fórmulas
Valor esperado del número de especies representadas por k individuos en una muestra de tamaño m	$E[f_k(m)] = \sum_{i=1}^S \binom{m}{k} p_i^k (1 - p_i)^{m-k} \quad k = 0, 1, \dots, m$ (Chao et al., 2014)
Estimador de $E[f_k(m)]$ en casos de interpolación	$\hat{f}_k(m) = \sum_{X_i \geq k} \frac{\binom{X_i}{k} \binom{n-X_i}{m-k}}{\binom{n}{m}} = \sum_{j \geq k} \frac{\binom{j}{k} \binom{n-j}{m-k}}{\binom{n}{m}} f_j \quad m < n \quad k \geq 1$ (Chao et al., 2014)
Estimador del índice de entropía de Shannon	$\hat{H}(\infty) = \sum_{k=1}^{n-1} \frac{1}{k} \sum_{1 \leq X_i \leq n-k} \frac{X_i}{n} \frac{\binom{n-X_i}{k}}{\binom{n-1}{k}} + \frac{f_1}{n} (1 - A)^{-n+1} \left\{ -\log(A) - \sum_{r=1}^{n-1} \frac{1}{r} (1 - A)^r \right\}$ (Chao, Wang y Jost, 2013)
Frecuencia relativa media estimada de <i>singletons</i>	$A = 2f_2 / [(n - 1)f_1 + 2f_2]$ (Chao y Jost, 2012)

Anexo 18. Tabla de descripción de términos empleados en las fórmulas para el cálculo de los números de Hill en casos de interpolación y extrapolación (Anexo 17). k , número de individuos por especie; m , tamaño de muestra analizado; S , número total de especies; p_i , abundancia relativa de la especie i ; \wedge , estimador; X_i , frecuencia observada de la especie i ; n , tamaño de muestra observado (total de individuos registrados en el muestreo); j , frecuencia de las especies en la muestra; f_j , número de especies con j individuos; ∞ , infinito; f_1 , número de *singletons* observados; r , número de individuos; f_2 , cantidad observada de *doubletons* (Chao y Jost, 2012; Chao, Wang y Jost, 2013; Chao et al., 2014).

Tipo	Localidad	Fecha	Fechas eliminadas	Esfuerzo muestreo (h.m²)	
Bosque	Bosque protegido El Jardín de los Sueños	04/11/2018		561,6	
		05/11/2018		561,6	
		18/12/2018		561,6	
		02/02/2019	X	280,8	
		14/07/2020		561,6	
		15/07/2020		561,6	
		16/07/2020		561,6	
		17/07/2020	X	351	
		20/07/2020	X	351	
		21/07/2020	X	421,2	
Total				3369,6	
Ecotono	Huerto de El Jardín de los Sueños	8/11/2018		374,4	
		9/11/2018		374,4	
		01/02/2019		374,4	
		18/07/2020	X	312	
	Recinto Los Laureles	8/11/2018		374,4	
		9/11/2018		374,4	
		11/12/2018		374,4	
	Guasaganda	14/12/2018		1123,2	
	Total				3369,6
	Cultivo	San Cristóbal	16/12/2018		1123,2
Manguilita-El Triunfo		17/12/2018		1123,2	
Hacienda hermanos		6/11/2018		561,6	
Cabrera		7/11/2018		561,6	
Total				3369,6	

Anexo 19. Tabla de información de los muestreos con redes de neblina. Los esfuerzos de muestreo están igualados al 100% entre zonas. Las sumas totales de los esfuerzos de muestreo por tipo no tienen en cuenta las fechas eliminadas.



Anexo 20. Muestreo de murciélagos con redes de neblina. Captura de quirópteros (fotografía tomada en 2018).



Anexo 21. Medidas de bioseguridad durante los muestreos de murciélagos con redes de neblina de julio 2020. Debido al contexto de pandemia por la COVID-19 durante el mencionado período y a que la transmisión de humano a murciélago del virus (SARS-CoV-2) no se ha descartado, durante estos muestreos se tomaron precauciones como el uso de guantes, mascarilla y visor durante la manipulación de quirópteros.



Anexo 22. Trampa Malaise instalada a nivel de suelo. Trampa de configuración cuadrada (1,20 m de lado x 2,10 m de alto) con frascos de recolección llenos de etanol al 75 %.

Orden	Morfotipo identificación	Abundancia
Diptera	HHC1	3
Diptera	HHC2	3
Diptera	HHC3	1
Diptera	HHC4	2
Diptera	HHC5	8
Diptera	HHC6	4
Diptera	HHC7	2
Diptera	HHC8	7
Diptera	HHC9	1
Diptera	HHC10	1
Diptera	HHC11	7
Diptera	HHC12	1
Diptera	HHC13	54
Diptera	HHC14	1
Diptera	HHC15	1
Diptera	HHC16	1
Diptera	HHC17	1
Diptera	HHC18	3
Diptera	HHC19	1
Diptera	HHC20	1
Diptera	HHC21	1
Diptera	HHC22	1
Diptera	HHC23	3
Diptera	HHC24	2
Diptera	HHC25	8
Diptera	HHC26	1
Diptera	HHC27	1
Diptera	HHC28	1
Diptera	HHC29	1
Diptera	HHC30	3
Diptera	HHC31	1
Diptera	HHC32	2
Diptera	HHC33	1
Diptera	HHC34	1
Diptera	HHC35	1
Diptera	HHC36	2

Orden	Morfotipo identificación	Abundancia
Diptera	HHC37	4
Ephemeroptera	HHC38	27
Ephemeroptera	HHC39	29
Ephemeroptera	HHC40	42
Hemiptera	HHC41	2
Hemiptera	HHC42	1
Hemiptera	HHC43	1
Hemiptera	HHC44	1
Hymenoptera	HHC45	1
Hymenoptera	HHC46	2
Hymenoptera	HHC47	1
Lepidoptera	HHC48	1
Trichoptera	HHC49	3
Trichoptera	HHC50	547
Trichoptera	HHC51	79
Trichoptera	HHC52	229
Trichoptera	HHC53	47
Trichoptera	HHC54	1
Trichoptera	HHC55	4
Trichoptera	HHC56	1
Trichoptera	HHC57	2
Trichoptera	HHC58	1
	Total	1159

Anexo 23. Tabla de resultados específicos del muestreo de insectos en Hacienda hermanos Cabrera. HHC, Hacienda hermanos Cabrera. La información está separada por morfotipos. Cada insecto colectado fue identificado a nivel de orden según Triplehorn y Johnson (2005) y Zettler et al. (2016) mediante revisión bajo estereoscopio y, en ciertos casos, bajo microscopio; posteriormente, se separaron los morfotipos y se cuantificaron sus abundancias.

Orden	Abundancia	# Morfotipos
Diptera	137	37
Ephemeroptera	98	3
Hemiptera	5	4
Hymenoptera	4	3
Lepidoptera	1	1
Trichoptera	914	10
Totales	1159	58

Anexo 24. Tabla de resultados generales del muestreo de insectos en Hacienda hermanos Cabrera.

Familia	Abundancia por				Gremio alimenticio	
	Subfamilia	especie				
		B	E	C		G
Molossidae (Gervais, 1856)						
Molossinae (Gervais, 1856)						
	<i>Molossus molossus</i> (Pallas, 1766)	0	10	0	10	Insectívoro
Phyllostomidae (Gray, 1825)						
Carolliinae (Miller, 1924)						
	<i>Carollia brevicaudum</i> (Schinz, 1821)	62	20	104	186	Frugívoro
	<i>Carollia castanea</i> (Allen, 1890)	9	1	2	12	Frugívoro
	<i>Carollia perspicillata</i> (Linnaeus, 1758)	28	13	51	92	Frugívoro
Desmodontinae (Wagner, 1840)						
	<i>Desmodus rotundus</i> (Geoffroy St.-Hilaire, 1810)	0	1	0	1	Hematófago
Glossophaginae (Bonaparte, 1845)						
	<i>Anoura geoffroyi</i> (Gray, 1838)	1	0	0	1	Nectarívoro
	<i>Choeroniscus godmani</i> (Thomas, 1903)	1	0	0	1	Nectarívoro
	<i>Glossophaga soricina</i> (Pallas, 1766)	0	4	23	27	Nectarívoro
Lonchophyllinae (Griffiths, 1982)						
	<i>Lonchophylla concava</i> (Goldman, 1914)	2	0	0	2	Nectarívoro
	<i>Lonchophylla robusta</i> (Miller, 1912)	0	0	5	5	Nectarívoro
Micronycterinae (Van Den Bussche, 1992)						
	<i>Micronycteris hirsuta</i> cf. (Peters, 1869)	1	0	0	1	Insectívoro
Phyllostominae (Gray, 1825)						
	<i>Phyllostomus discolor</i> (Wagner, 1843)	0	1	4	5	Omnívoro
	<i>Phyllostomus hastatus</i> (Pallas, 1767)	1	0	0	1	Omnívoro
Rhinophyllinae (Baker et al., 2016)						
	<i>Rhinophylla alethina</i> (Handley, 1966)	6	0	0	6	Frugívoro
Stenodermatinae (Gervais, 1856)						
	<i>Artibeus aequatorialis</i> (Andersen, 1906)	1	1	0	2	Frugívoro
	<i>Artibeus lituratus</i> (Olfers, 1818)	2	1	6	9	Frugívoro
	<i>Artibeus ravus</i> (Miller, 1902)	7	2	1	10	Frugívoro
	<i>Artibeus rosenbergi</i> (Thomas, 1897)	2	0	0	2	Frugívoro
	<i>Chiroderma salvini</i> (Dobson, 1878)	2	0	0	2	Frugívoro
	<i>Mesophylla macconnelli</i> (Thomas, 1901)	0	0	1	1	Frugívoro
	<i>Platyrrhinus dorsalis</i> (Thomas, 1900)	1	0	0	1	Frugívoro

Familia	Subfamilia	Abundancia por				Gremio alimenticio
		especie				
		B	E	C	G	
	<i>Platyrrhinus helleri</i> (Peters, 1866)	0	1	0	1	Frugívoro
	<i>Platyrrhinus matapalensis</i> (Velazco, 2005)	0	0	1	1	Frugívoro
	<i>Platyrrhinus umbratus</i> cf. (Lyon, 1902a)	0	0	1	1	Frugívoro
	<i>Sturnira bakeri</i> (Velazco y Patterson, 2014)	5	0	0	5	Frugívoro
	<i>Sturnira</i> cf. <i>lilium</i> (Geoffroy St.-Hilaire, 1810; Solari, Medellín, Rodríguez-Herrera, Dumont y Burneo, 2019)	0	0	3	3	Frugívoro
	<i>Sturnira ludovici</i> (Anthonny, 1924)	0	0	1	1	Frugívoro
	<i>Sturnira luisi</i> (Davis, 1980)	4	6	1	11	Frugívoro
	<i>Uroderma convexum</i> (Lyon, 1902b)	0	0	1	1	Frugívoro
Thyropteridae (Miller, 1907)						
	<i>Thyroptera tricolor</i> (Spix, 1823)	0	1	0	1	Insectívoro
Vespertilionidae (Gray, 1821)						
Myotinae (Tate, 1942)						
	<i>Myotis nigricans</i> (Schinz, 1821)	1	1	2	4	Insectívoro
	<i>Myotis riparius</i> (Handley, 1960)	1	0	0	1	Insectívoro
Vespertilioninae (Gray, 1821)						
	<i>Eptesicus innoxius</i> (Gervais, 1841)	0	0	6	6	Insectívoro
	Totales	137	63	213	413	

Anexo 25. Tabla de abundancia y gremio alimenticio de las especies capturadas en los muestreos con redes de neblina en las zonas de bosque, ecotono y cultivo. B, bosque; E, ecotono; C, cultivo; G, general. La clasificación en gremios se realizó principalmente con base en la información descrita en Tirira (2017) y en otros artículos (Harvey y Villalobos, 2007; Luz et al., 2020). Es importante aclarar que la asignación de gremios está basada en la fuente primaria de alimentación de cada especie ya que varios de estos murciélagos también pueden incorporar otros ítems en su dieta. Todos los murciélagos insectívoros de la tabla atrapan sus presas en el aire con excepción de *M. hirsuta* cf. (Peters, 1869), que captura los artrópodos de las superficies (*gleaner*), y *T. tricolor* (Spix, 1823), que los puede cazar de ambas formas pero que es primariamente *gleaner* (Dechmann, Safi y Vonhof, 2006; Kalko et al., 2008; Chaverri y Kunz, 2011).

Gremio alimenticio	Bosque		Ecotono		Cultivo	
	Riqueza	Abundancia	Riqueza	Abundancia	Riqueza	Abundancia
Frugívoro	12	129	8	45	12	173
Hematófago	0	0	1	1	0	0
Insectívoro	3	3	3	12	2	8
Nectarívoro	3	4	1	4	2	28
Omnívoro	1	1	1	1	1	4
Totales	19	137	14	63	17	213

Anexo 26. Tabla de riqueza y abundancia de los gremios alimenticios de los murciélagos capturados en los muestreos con redes de neblina en las zonas de bosque, ecotono y cultivo.