Efecto de la frecuencia de fuego sobre las redes de dispersión de semillas mediadas por murciélagos en un bosque seco tropical

Maestría en Uso, Manejo y Conservación del Bosque
Universidad Distrital Francisco José de Caldas

Juan Nicolás Corredor Ospina

Directora: Angela Parrado Rosselli
Co Director: Abelardo Rodríguez Bolaños

2024

Esta tesis ha sido aprobada por el consejo curricular de la MAESTRÍA EN MANEJO, USO Y CONSERVACIÓN DEL BOSQUE como requisito para optar por el grado de MAGISTER EN MANEJO, USO Y CONSERVACIÓN DEL BOSQUE

_____

Ph. D. Ángela Parrado Rosselli

Facultad del Medio Ambiente y Recursos Naturales

Universidad Distrital Francisco José de Caldas

Directora

_____

Ph.D. Abelardo Rodríguez Bolaños

Facultad de Ciencias Matemáticas y Naturales

Universidad Distrital Francisco José de Caldas

Co director

_____

Jurado 1

_____

Jurado 2

Tabla de contenido

Resumen……..…….6
Introducción……..…… 7
Métodos…….…….10
Resultados……..…….13
Discusión……..……19
Agradecimientos……...……..23
Referencias……..……24
Anexos…….…….33

Tabla de tablas

Tabla 1: Número de especies y abundancia de murciélagos y plantas dispersadas en un bosque seco tropical, Honda, Tolima……..……14

Tabla 2: Métricas estructurales de redes mutualistas de interacción entre murciélagos dispersores y semillas dispersadas en tres frecuencias de fuego en un bosque seco tropical……..……..……15

Tabla de figuras

Figura 1: Redes mutualistas de interacción entre murciélagos frugívoros y plantas dispersadas para tres frecuencias de fuego en Honda, Colombia…….……..……17

Figura 2: Matriz adyacente de interacción en un bosque seco tropical en Honda, Tolima…….……..……..…18

Lista de anexos

Anexo 1: Matriz de interacción entre murciélagos dispersores de semillas y plantas dispersadas en bosques con distinta frecuencia de fuego, Honda, Tolima……..…..29

Anexo 2: Curvas de acumulación de especies para murciélagos dispersores de semillas en bosques con distinta frecuencia de fuego, Honda, Tolima……...31

Anexo 3: Tabla de especies de murciélagos dispersores de semillas en bosques con distinta frecuencia de fuego, Honda, Tolima…….34

Anexo 4: Tabla de especies vegetales dispersadas por murciélagos en bosques con distinta frecuencia de fuego, Honda, Tolima…….....35

Efecto de la frecuencia de fuego sobre las redes de dispersión de semillas mediadas por murciélagos en un bosque seco tropical

Nicolás Corredor-Ospina, Abelardo Rodríguez-Bolaños, Angela Parrado-Rosselli

Resumen

El fuego es uno de los factores con mayor impacto sobre la biodiversidad, presentando efectos positivos y negativos sobre la composición, estructura y función de esta. El entendimiento de cómo el aumento en la frecuencia de este disturbio afecta las interacciones dentro de ecosistemas altamente perturbados, como el bosque seco tropical colombiano, permitiría entender las consecuencias y efectos sobre la biodiversidad. Este estudio buscó determinar el efecto del aumento en la frecuencia del fuego sobre las redes de dispersión de semillas mediadas por murciélagos en un bosque seco tropical. Encontramos que un aumento en la frecuencia de fuego genera modificaciones en la estructura de las redes de interacción mediadas por murciélagos. Así pues, se observó una disminución de la modularidad y la especialización de las redes a mayor frecuencia de fuego. Adicionalmente, se observó un aumento en la conectancia y el anidamiento a mayor frecuencia de fuego. Estas modificaciones estructurales de las redes parecen estar asociadas a el aumento en la abundancia de especies super generalistas, como *Carollia perspicillata* y *Piper marginatum,* que, tras la pérdida de conexiones por la ausencia de otras especies de murciélagos y plantas, asumen roles centrales dentro de la red manteniendo las interacciones y funciones asociadas a la dispersión de semillas. Este es el primer estudio que evalúa los efectos del cambio en el régimen del fuego sobre las redes de dispersión de semillas mediadas por murciélagos, y los resultados aquí presentados permiten entender que existe una resiliencia por parte de este grupo, lo que plantea perspectivas de manejo para la regeneración de ecosistemas altamente transformados como el bosque seco tropical.

Palabras clave: Redes mutualistas, régimen de fuego, dispersión de semillas, pirodiversidad.

Mensajes clave:

- El aumento en la frecuencia de fuego genera una disminución de la modularidad y la especialización de redes de dispersión de semillas mediadas por murciélagos.
- El aumento en la frecuencia de fuego genera un aumento de la conectancia y el anidamiento ponderado de redes de dispersión de semillas mediadas por murciélagos.
- *Carollia perspicillata* y *Piper marginatum* asumen roles centrales dentro de las redes encontradas en las frecuencias baja y alta de fuego, permitiendo el mantenimiento de la dispersión de semillas en sistemas alterados como el bosque seco tropical.

1. Introducción

El fuego es considerado como un importante disturbio que moldea y da forma a la biodiversidad en una gran cantidad de ecosistemas terrestres (Pausas, 2015). Sin embargo, los cambios en el clima a nivel mundial, así como un aumento en la utilización del fuego por parte de los humanos, han generado modificaciones en distintos parámetros del régimen de fuego como la frecuencia, severidad y estacionalidad. Esto genera consecuencias tanto positivas como negativas en los diferentes atributos de la biodiversidad. Por ejemplo, ante frecuencias más elevadas se han registrado tanto procesos de defaunación (Maciel et al., 2021), como de disminución en la abundancia de mamíferos pequeños (Mendes-Oliveira et al., 2012). También se ha encontrado que cambios en el régimen del fuego generan una disminución de la diversidad de especies vegetales, así como una homogenización funcional producto de una dominancia de especies resistentes al fuego (Meza et al., 2023).

En el caso de las interacciones ecológicas, se ha encontrado que alteraciones en el régimen de fuego se asocian a cambios en las interacciones entre especies, puesto que aumenta la proporción de especies generalistas, lo que genera, a su vez la disminución de grupos de interacciones (módulos) y la especialización de redes de interacción de los ecosistemas afectados (Peralta et al., 2017). No obstante, estas tendencias no son homogéneas, pues ante cambios en la frecuencia de fuego también se han encontrado variaciones entre un ecosistema y otro (Peralta et al., 2017; Beal-Neves et al., 2020), por lo que, si bien puede haber efectos adversos en algunos ecosistemas, también se han encontrado ecosistemas con una alta resiliencia y recuperación de las interacciones ante eventos de fuego (Peralta et al., 2017).

En el caso de las interacciones de dispersión de semillas entre plantas y animales se han observado resultados contrastantes frente a cambios en el régimen de fuego. Por un lado, existen interacciones que se ven favorecidas en ambientes quemados como es el caso de la dispersión de semillas mediada por roedores, en la que se ha evidencia una mayor tasa de supervivencia de las semillas enterradas por este grupo de mamíferos (Moore & Van der Wall, 2015; Peterson & Parker, 2016). Por otro lado, en sistemas altamente perturbados y afectados por defaunación, se ha observado que ante la ocurrencia de fuegos hay una marcada disminución de interacciones ecológicas (Del Claro & Dirzo, 2021).

En el contexto de las interacciones de dispersión de semillas mediadas por murciélagos, existe una limitada comprensión sobre el impacto del fuego en la estructura y dinámica de estas redes, especialmente en ecosistemas tropicales, donde este fenómeno ha sido poco

estudiado (Loeb & Blakey, 2021). Sin embargo, en ecosistemas temperados, algunos estudios han encontrado que si bien puede existir una disminución de la abundancia de murciélagos por mortalidad asociada al fuego (Jolly et al., 2022), este disturbio también genera una apertura de claros y aumento en la oferta de recursos, lo cual beneficia a ciertos grupos de murciélagos, como aquellos de las familias Vespertilionidae y Molossidae (Braun de Torrez et al., 2018; Loeb & Blakey, 2021). Otros estudios sobre redes de interacción mutualista entre plantas y murciélagos, han mostrado que las redes son robustas ante la presencia de disturbios como la fragmentación y pérdida de hábitat debido a la capacidad de varias especies de murciélagos para asumir roles centrales dentro de la red (Castaño et al., 2020; Laurindo et al., 2020; Regolín et al., 2020). Si bien las redes mutualistas muestran robustez frente a disturbios del hábitat, el fuego representa desafíos particulares en ecosistemas altamente vulnerables (Peralta et al., 2017).

El caso del bosque seco tropical (BST) el tema resulta especialmente importante, pues a diferencia de otros ecosistemas en donde el fuego cumple una función ecológica definida, en los BST se le percibe predominantemente como una amenaza para la integridad del ecosistema (Pizano et al., 2014 González-M et al., 2018; Ruiz et al., 2023). Más aún teniendo en cuenta que es uno de los ecosistemas con mayor grado de amenaza a nivel mundial (Schröeder et al., 2021), particularmente en Colombia, puesto que el BST se encuentra en peligro crítico, con tan solo el 8% de su cobertura original restante en el territorio nacional (Etter et al., 2017). Distintos estudios sugieren que las especies del BST generalmente carecen de adaptaciones al fuego y que la mayoría de los incendios forestales son de origen humano (Dexter et al., 2018; Hartung et al., 2021). Sin embargo, estudios recientes muestran la presencia del fuego desde periodos amerindios (Cardale de Schrimpff et al., 2017), y complementariamente, se ha encontrado que la regeneración de distintas especies de plantas es tolerante e incluso estimulada por el fuego (Devisscher et al., 2016; Gutiérrez y Parrado-Rosselli, 2020). En ese sentido, es importante evaluar cómo las interacciones de la fauna con la flora se afectan ante la presencia del fuego en los bosques secos, sobre todo ante regímenes de fuego alterados.

Estudios recientes sobre el régimen de fuego en los BST colombianos han mostrado variaciones importantes en la frecuencia de incendios, encontrando sitios que no se han quemado en los últimos 20 años mientras que otros presentan hasta cinco eventos en el mismo periodo de tiempo, lo que sugiere un régimen de fuego alterado (Díaz-Timoté, 2019). Considerando la importancia de la dispersión de semillas por animales para la regeneración de los ecosistemas tropicales (Howe & Smallwood, 1982; Wunderle Jr, 1997; Kim et al., 2022), los murciélagos podrían desempeñar un papel fundamental en mantener dichos procesos, dada su posible resiliencia al fuego (Loeb & Blakey, 2021). Más aún, el analisis de las redes de interacción permitirían identificar especies generalistas y especialistas, así como la

naturaleza de las interacciones (especialización y anidamiento) y así revelar si el aumento en la frecuencia del fuego afecta la formación de grupos de interacciones (modularidad), y si se presenta o no una pérdida de conexiones e interacciones en la red (conectancia) (Valdovinos, 2019). Por lo tanto, entender cómo responden las redes de dispersión de semillas mediadas por murciélagos en los BST a cambios en la frecuencia del fuego permitiría entender qué tan tolerantes son los BST al fuego, y el grado de perturbación que estos ecosistemas pueden soportar sin perder su funcionalidad.

Con base en lo anterior, el objetivo de esta investigación fue evaluar el efecto de la frecuencia del fuego sobre las redes de dispersión de semillas mediadas por murciélagos en un BST colombiano. Específicamente nuestras hipótesis de trabajo consisten en que un aumento en la frecuencia de incendios reduciría la diversidad de las redes de interacción, debido a la pérdida de relaciones especialistas (Bascompte & Jordano, 2006). Adicionalmente, esperamos una afectación en la modularidad de la red, con una reducción de la presencia de subgrupos con alta densidad de interacciones en bosques con una mayor frecuencia de fuego (modularidad; Garay-Narváez et al., 2013; Ramos-Robles et al., 2018). Finalmente, debido a la robustez que estas redes han mostrado en ambientes perturbados (Castaño et al., 2020), esperamos que una mayor frecuencia de fuego no genere modificaciones en el anidamiento ni la conectancia de la red.

2. Métodos

2.1. Área de Estudio

El estudio se realizó en un BST de la cuenca alta del río Magdalena, específicamente en el municipio de Honda (5°9'N, 74°47'W), departamento del Tolima, Colombia. El clima presenta una temporalidad marcada, con dos estaciones secas, la primera entre diciembre y febrero y la segunda entre julio y septiembre (García et al., 2015; Aguilar, 2016). La temperatura media anual es de 26.5±1, con temperaturas mayores a los 30 °C en los meses de julio, agosto y septiembre (González-M et al., 2018). La precipitación media anual es 291.23 mm, siendo abril el mes más lluvioso con una precipitación media de 380 mm, y siendo febrero y marzo los meses con menor precipitación con una media que oscila los 200 mm (IDEAM, 2024). La estación de incendios se presenta entre los meses de agosto y septiembre, que coincide con los meses de mayor temperatura y estrés hídrico (Díaz-Timoté, 2019; IDEAM, 2024).

Los BST de la zona son un mosaico de relictos de bosque en diferentes estadios sucesionales, entremezclados en una matriz ganadera, con algunos frutales y herbáceas (Pizano et al., 2014). Las principales familias de plantas incluyen leguminosas, lecitidáceas, euphorbiaceas (Aguilar, 2016). Respecto a la mastozofauna, aunque son pocos los estudios, se ha reportado

la presencia de al menos 126 especies de mamíferos para la zona , siendo el grupo de los murciélagos (Chiroptera) el más representativo, con 99 especies en todo el departamento del Tolima (García-Herrera et al., 2015; Díaz-Pulido, 2016; García-Herrera et al., 2019a), y dentro de este grupo, contando con *Carollia perspicillata como* una +- de las especies de murciélagos más comunes (García-Herrera et al., 2015).

Identificación de las zonas de muestreo: Se seleccionaron tres frecuencias de fuego, con base en la identificación de puntos de anomalías térmicas en el período comprendido entre el año 2000 y el 2022. Estas se obtuvieron por medio del sensor MODIS y el sistema de información de fuegos para el manejo de recursos (FIIRMS) de la Nasa (Schröeder et al., 2014; Díaz-Timoté, 2019). Para esto, se utilizaron imágenes satelitales obtenidas con Landsat y Sentinel que presentaron un grado de confiabilidad mayor o igual a 30% de acuerdo con lo recomendado por Díaz-Timoté (2019). Las zonas identificadas corresponden a zonas boscosas que no presentaron cambios en la cobertura durante el período de tiempo estimado para el análisis. Así pues, no se contemplan otros disturbios asociados al cambio en el uso del suelo como lo puede ser la ganadería o la agricultura, y solo se contemplaron zonas afectadas por fuego.

Para la obtención de las frecuencias de fuego y con el fin de que estas presentaran el mismo tiempo de recuperación del bosque desde el último disturbio, se contó como el fuego más reciente un incendio forestal de aproximadamente 800 ha de BST que ocurrió en 2019 (Alonso & Montealegre, 2021). A partir de esta información, se buscaron, en la misma zona, fuegos anteriores. Una vez obtenidas las imágenes a analizar, se construyó un polígono anual, con una escala de 375 m dada por la capacidad de resolución de VIIRS (Schröeder et al., 2014) por medio de Google Earth Engine (GEE), con su centro ubicado en el punto de anomalía térmica registrada para el año estudiado. Así pues, se identificaron tres diferentes frecuencias de fuego: Sitios sin fuego, que corresponden a las parcelas permanentes instaladas por el Instituto de Investigaciones Biológicas Alexander von Humboldt en las que no ha habido perturbaciones en los últimos 60 años (Gonzáles-M et al., 2018), la Frecuencia baja que correspondió a un evento de fuego (2019) en 23 años, y la frecuencia alta que correspondió: dos fuegos en 23 años (2006 y 2019). Debido a las limitaciones asociadas a encontrar zonas similares en tamaño y eventos de fuego, las réplicas del muestreo se realizaron dentro de las condiciones previamente mencionadas y no en otros BST.

2.2. Caracterización de la quiropterofauna

Se realizaron dos salidas de campo para cada frecuencia de fuego; una en la época de lluvias y otra en la época seca. Durante estas salidas se realizaron muestreos por medio de captura

de murciélagos. Se contó con dos réplicas ubicadas a 1 km de distancia entre sí. Cada réplica constaba de 3 redes de niebla (12m x 3m; ojo de malla de 1.5 x 1.5mm) de acuerdo con lo sugerido por Laurindo y colaboradores (2020). Las redes se colocaron entre las 17:30 y las 02:30 horas a nivel del suelo y en dosel, para abarcar murciélagos con hábitos nocturnos y crepusculares. En total se acumularon 972m^2horas de esfuerzo de muestreo (324 m^2horas por frecuencia). En el sitio sin fuego el éxito de captura fue de 8.02, en la frecuencia baja fue de 4.93, y en la frecuencia alta de 12.03, lo que coincide con valores reportados para murciélagos en la zona (García-Herrera et al., 2019b). Posterior a la captura, todos los murciélagos frugívoros se aislaron en bolsas de algodón por 30 minutos (Casallas-Pabón et al., 2017) con el fin de colectar muestras fecales. Estas fueron almacenadas en microtubos con alcohol al 97% para su preservación (Laurindo et al., 2020). La determinación taxonómica se realizó con las guías de Solari y colaboradores (2013), López-Baucells y colaboradores (2016), Díaz y colaboradores (2021); y Ramírez-Chávez y colaboradores (2022). Adicionalmente, los individuos capturados fueron liberados en el sitio de captura después de realizar un marcaje para evitar sobre conteo (Medellín et al., 2000).

Para la identificación de las semillas, se colectaron muestras botánicas de las especies en fruto en transectos fenológicos de 1 kilómetro alrededor de la zona de instalación de la red. Las semillas colectadas se lavaron y se almacenaron para identificación por expertos del herbario y con literatura de apoyo como Valencia y Aramendiz (2020) y se depositaron en el Herbario Forestal Emilio Mahecha Universidad Distrital Francisco José de Caldas.

2.3. Construcción de redes

El análisis de las redes de interacción entre murciélagos y semillas dispersadas se realizó por medio de una matriz de interacción en la cual las filas correspondieron a especies de murciélagos frugívoros que dispersaron semillas y las columnas corresponden a plantas dispersadas (Anexo 1). El cálculo de la frecuencia de interacción se estimó con el número de semillas dispersadas encontradas en las muestras fecales con la sumatoria de cada especie de murciélago, con el cero indicando ausencia de interacción. Así, se crearon matrices de interacción independientes para cada una de las frecuencias de fuego estudiadas (Anexo 1a, Anexo 1b, Anexo 1C).

Para cada matriz, se calculó el valor de la conectancia como la división del número de conexiones observadas entre nodos y el número total de enlaces posibles dentro de la red (Valdovinos, 2019). Así, los valores altos de conectancia indican una mayor interacción entre nodos de la red (Heleno et al., 2012). Se calculó el anidamiento ponderado (WNODF), que mide qué tan integradas están las interacciones de especies con pocas conexiones (especialistas) dentro de las interacciones de especies altamente conectadas (generalistas). Valores tendientes hacia 0 indican redes en las que las especies con menos conexiones no

se integran en la red, mientras que valores cercanos al 100 indican que las interacciones de especies con pocas conexiones se organizan dentro de las interacciones de las especies altamente conectadas (Dormann et al., 2009).

También se calculó la especialización complementaria (H_2) para determinar el grado de interacción de generalistas (valor de 0 cuando la red es completamente generalista) y especialistas (valor de 1 cuando la red es completamente especializada) (Ramírez-Burbano et al., 2017; Laurindo et al., 2020). También, se calculó la modularidad de las redes, que indica la existencia de subgrupos de especies que interactúan más entre sí que con especies fuera de dicho módulo (Dormann & Strauss, 2014). Así pues, valores cercanos a 0 indican una baja o ausente modularidad con interacciones que no presentan grupos claros, mientras que valores cercanos a uno indican redes con altos grados de agrupamiento. Finalmente, se calculó el grado de diversidad de la red por medio de la diversidad de Shannon que determina la equitatividad y riqueza de las interacciones de los grupos de la red (murciélagos y plantas) (Laurindo et al., 2020).

2.4. Análisis de datos

El cálculo de la diversidad entre las distintas frecuencias de fuego, a través del índice de Jaccard (Morales-Martínez et al., 2018). Se evaluó si había diferencias significativas entre las frecuencias por medio de una prueba de Kruskal-Wallis y una prueba post-hoc de Wilcoxon (Falcao et al., 2024). La intensidad del muestreo se realizó por medio de una curva de acumulación de interacciones para cada una de las frecuencias de fuego, que mostró representatividad en todas las zonas de muestreo (Moreno et al., 2014; Carrillo Villamizar et al., 2022) (Anexo 2). Con el fin de evaluar si si los valores calculados para cada una de las métricas de red difieren de los valores esperados en las diferentes frecuencias, se realizaron comparaciones de las métricas calculadas con 2000 redes aleatorizadas basadas en los modelos nulos propuestos por Dormann y colaboradores (2009) y Muylaert y Dodonov (2015). Todos los análisis estadísticos se realizaron por medio del software R (R Development Core Team, 2008), suite R Studio y los paquetes estadísticos Bipartite, vegan y NetworkD3 (Dormann et al., 2009; Browning et al., 2022).

3. Resultados

3.1. Caracterización de la quiropterofauna frugívora y plantas dispersadas

Se capturaron 81 murciélagos pertenecientes a cuatro subfamilias, nueve géneros y 18 especies (Anexo 3). De estos, se colectaron 76 muestras fecales con 2583 de semillas dispersadas de nueve especies de plantas pertenecientes a cinco familias (Anexo 4). En el sitio sin fuego, se registraron 10 especies de murciélagos dispersores de semillas y 635

semillas de plantas dispersadas pertenecientes a siete especies de plantas pertenecientes a cuatro familias: Piperaceae Cecropiaceae, Cactaceae y Melastomataceae (Tabla 1). En la frecuencia baja (un incendio en los últimos 23 años) se registraron cuatro especies de murciélagos dispersores y 974 semillas dispersadas de siete especies vegetales (Tabla 1, Anexo 1). Finalmente, en la frecuencia alta (dos incendios en los últimos 23 años) se encontraron 10 especies de murciélagos dispersores y 974 semillas dispersadas de ocho especies vegetales y cinco familias botánicas (Tabla 1; Anexo 1).

Tabla 1. Número de especies y abundancia de murciélagos y plantas dispersadas en un bosque seco tropical, Honda, Tolima, en cada una de las frecuencias de fuego estudiadas.

	Sin fuego	**Frecuencia baja**	**Frecuencia alta**
No. de especies de murciélagos	10	5	9
No. de individuos de murciélagos	26	16	39
No. de especies de plantas	7	7	8
No. de semillas dispersadas	635	974	974

3.2 Estructura de redes y frecuencias de fuego

La curva de acumulación de interacciones entre murciélagos y plantas fue de 93.93% del total de las interacciones posibles para el total de la zona de estudio (Anexo 2). Para cada una de las frecuencias de fuego, las curvas de acumulación de interacciones observadas frente a las interacciones fueron significativas. Así pues, el sitio sin fuego mostró una representatividad de 83.6% de las interacciones (n=17) (Fig. 1, Anexo 2a), la frecuencia baja un valor del 89.28% (n=15) (Fig. 1, Anexo 2b), y la frecuencia alta, un valor del 100% de las interacciones (n=37) (Fig. 1, Anexo 2c). Las redes de interacción muestran un aumento en interacciones mediadas por murciélagos a medida que aumenta la frecuencia de fuego (Fig. 1).

Especies de murciélagos como *Carollia perspicillata, C. brevicauda* y *Dermanura glauca* presentaron un mayor número de interacciones a medida que aumentó la frecuencia de fuego (Figura 1). Por otro lado, especies como *Phyllostomus hastatus* y *Sturnira lilium* presentaron una disminución en el número de interacciones cuando la frecuencia de fuego aumentó. Especies del género *Artibeus* como *Artibeus obscurus, A. amplus* y *A. lituratus* no se encontraron en sitios quemados.

Los análisis de modelos nulos mostraron que todas las métricas estudiadas y asociadas a las redes obtenidas en las diferentes frecuencias de fuego fueron significativas, con excepción del anidamiento ponderado, lo que indica que los valores encontrados no son producto del azar sino de interacciones entre las especies (Tabla 2). En ese sentido, encontramos que, en el sitio sin fuego, la conectancia fue menor, mientras que la especialización y la modularidad fueron mayores en relación con la frecuencia alta. (Fig. 2, Tabla 2). En cuanto a la modularidad, se observa que el sitio sin fuego, presenta el mayor valor de modularidad con cinco módulos marcados, mientras que los bajos valores en la frecuencia baja y alta se observan tres módulos débiles con interacciones poco frecuentes los bajos valores de modularidad (Fig. 2). Finalmente, la diversidad de interacciones no presentó tendencias claras ya que las mayores diversidades se encontraron tanto en el sitio sin fuego como en la frecuencia alta.

	Sin fuego	**Frecuencia baja**	**Frecuencia alta**
Conectancia	0.24*	0.53*	0.79*
Anidamiento ponderado	8.58*	67.9	37.49*
Especialización (H2)	0.79*	0.23*	0.24*
Modularidad	0.6*	0.09*	0.16*
Diversidad	2.41*	1.51*	2.4*

Tabla 2. Métricas estructurales de redes mutualistas de interacción entre murciélagos dispersores y semillas dispersadas en tres frecuencias de fuego en un bosque seco tropical. Los asteriscos representan métricas resultado de la interacción entre especies de acuerdo con el cálculo de simulaciones con modelos nulos ($\alpha = 0.05$).

La evaluación de la disimilitud en los valores de diversidad beta entre los sitios con distintas frecuencias de fuego se realizó por medio del cálculo de la distancia de Jaccard (Anexo 5). Los valores obtenidos tras el análisis indican un valor promedio 0.848 (SD= 0.202) y 1 con una media de 0.838 (SD = 0.202), lo que refleja una variabilidad alta dentro de la estructura de la red. Posteriormente, se realizó un análisis entre las zonas con distinta frecuencia, encontrando distancias mayores, con un valor mínimo de 1.12, un máximo de 1.62 y una media de 140 (SD = 0-254). El análisis por frecuencia reveló valores que oscilaron entre 1.12 y 1.62 (Anexo X), con un valor medio de 1.40 (SD= 0.254), mostrando valores de alta disimilitud entre frecuencias. Estos valores son marcados para la zona sin fuego vs. la frecuencia alta (p= 0.047), pero no entre para las frecuencias sin fuego vs. Frecuencia baja, p= 0.696, y Frecuencia baja vs. Frecuencia alta, p= 0.704. Finalmente, se encontraron cambios en la composición taxonómica de especies de murciélagos entre frecuencias,

observando una disminución del número de especies a medida que aumenta el gradiente de fuego (Anexo 3). Se observó una disminución de especies de murciélagos del género *Artibeus* y un aumento en el número de individuos del género *Carollia*. De manera adicional, se observó que la mayor disimilitud se presentó en la zona con frecuencia de fuego baja, donde se evidencia una reducción de especies de plantas de los géneros *Miconia* y una dominancia marcada de las especies de *Piper* (Anexo 4).

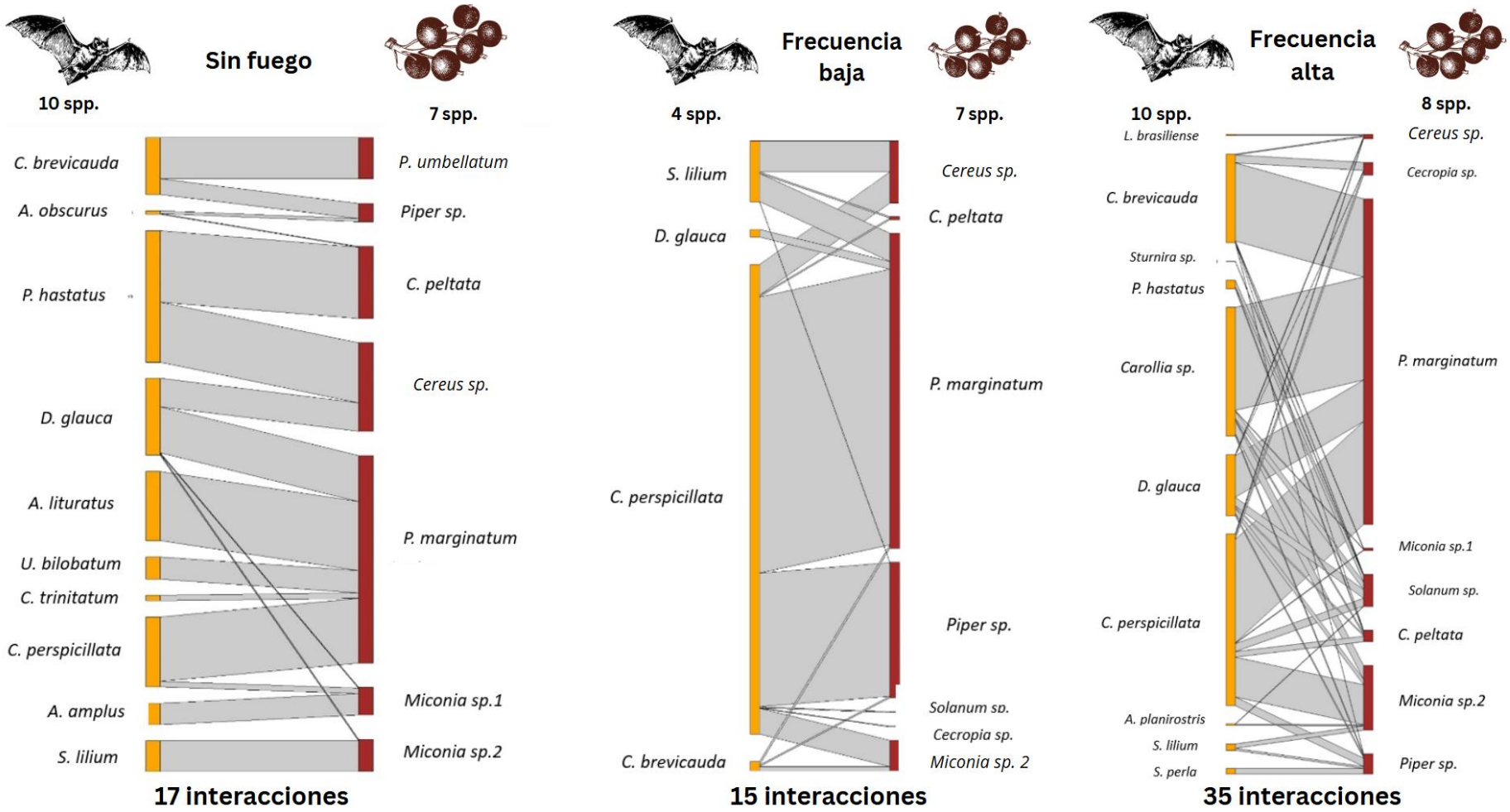


Figura 1. Redes bipartitas mutualistas de interacción entre murciélagos frugívoros y plantas dispersadas para tres bosques secos tropicales expuestos a distintas frecuencias de fuego en Honda, Colombia. Se presentan tres redes de interacción correspondientes a Sin fuego (cero incendios en los últimos 23 años), frecuencia baja (un incendio en los últimos 23 años), y frecuencia alta (dos incendios en los últimos 23 años). Las barras en color amarillo representan especies de murciélagos dispersores de semillas; las barras en color rojo representan especies de plantas dispersadas por murciélagos. La conexión entre dos nodos de la red se representa por medio de líneas grises, cuyo grosor indica la frecuencia o intensidad de las interacciones.

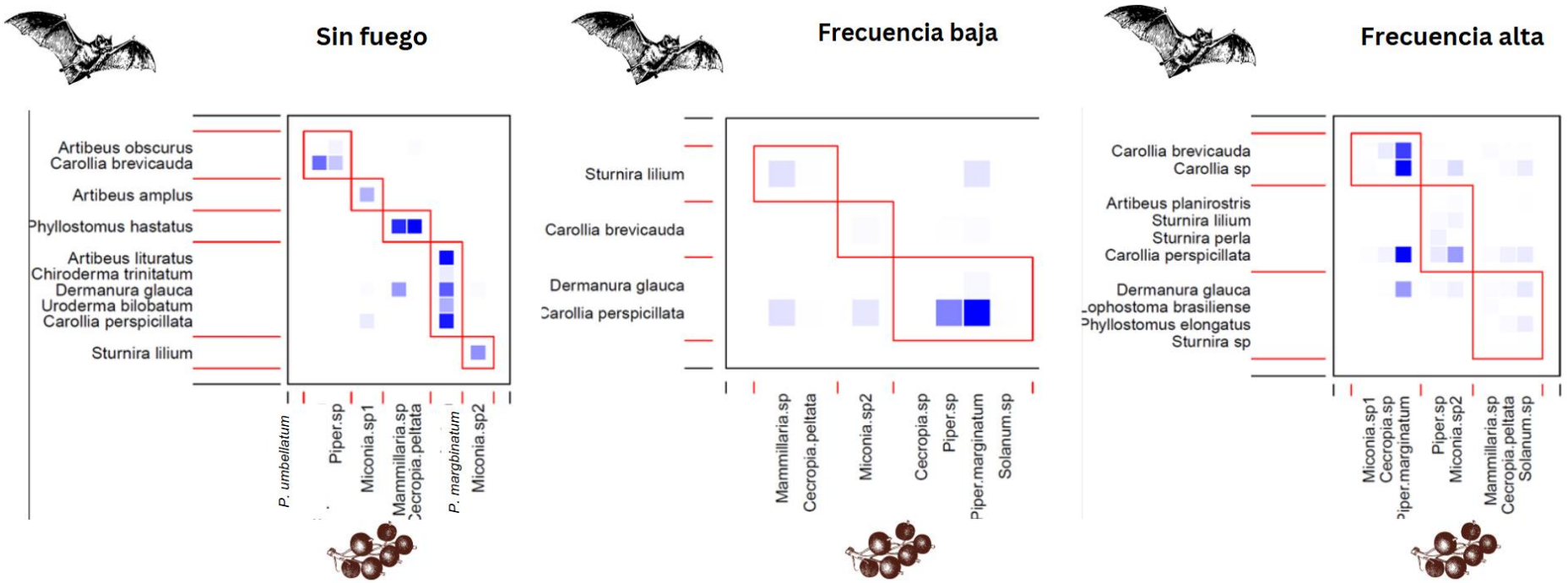


Figura 2. Matriz adyacente de interacción en un bosque seco tropical, Honda Tolima. Los valores de M (Modularidad) y H2 (especialización) fueron determinados para las redes de interacción de bosques con distinta frecuencia de incendios forestales; Sin fuego(cero incendios en los últimos 23 años), frecuencia baja (un incendio en los últimos 23 años), y frecuencia alta (dos incendios en los últimos 23 años).

.

4. Discusión

Este es el primer estudio que evalúa el efecto del cambio en la frecuencia de fuego sobre las redes de interacción de dispersión de semillas mediadas por murciélagos en un BST. Considerando las perspectivas globales con un creciente aumento en el número y la frecuencia de incendios los resultados aquí presentados son de interés para el entendimiento de la respuesta de este ecosistema altamente amenazado, así como para la generación de políticas de manejo basadas en la ecología de la zona.

Si bien nuestro esfuerzo de muestreo supera a otros estudios de diversidad de murciélagos en la zona (García-Herrera et al., 2015), reconocemos que nuestra investigación presenta limitaciones debido al reducido número de réplicas, producto de la dificultad de encontrar zonas de BST que presenten condiciones similares de frecuencia de fuego y uso de suelo, situación agravada por estado relictual del BST en Colombia (González-M et al., 2018). No obstante, consideramos que los resultados obtenidos generan información relevante acerca de los efectos del cambio en el régimen del fuego sobre la fauna del BST, las interacciones ecológicas y la respuesta del ecosistema ante este disturbio. Además, la identificación de especies de murciélagos y plantas dispersadas que sean resilientes y que permitan el mantenimiento de relaciones de dispersión de semillas, plantea candidatos ideales para el favorecimiento de las dinámicas de mantenimiento y regeneración del bosque seco tropical (Muscarella & Flemming, 2007) .

El análisis de las redes de dispersión de semillas mediadas por murciélagos en un BST expuesto a diferentes frecuencias de fuego indicó que el aumento en la frecuencia de este disturbio afecta de manera significativa las redes de interacción (Fig. 1). Esto coincide parcialmente con la hipótesis planteada, pues si bien un aumento en la frecuencia no redujo la diversidad de la red, si se presentó una simplificación en la estructura modular y el grado de especialización dentro de esta (Fig 2). A pesar de los efectos negativos sobre la estructura de la red producto del aumento en la frecuencia de fuego, nuestros resultados muestran que las redes exhiben resiliencia a ciertos niveles de disturbio. Adicionalmente, no se presentó una pérdida completa de la red de interacción, en gran parte porque especies generalistas, como *Carollia perspicillata*, asumen roles centrales que permiten la permanencia de interacciones importantes para el mantenimiento del ecosistema, en este caso la dispersión de semillas (Mello et al., 2011; Castaño et al., 2020).

El bosque sin fuego presentó diferencias en la composición florística y faunística, así como valores de modularidad y especialización más altos en comparación con la frecuencia baja y la frecuencia alta de fuego (Tabla 2, Fig. 2). Aunque algunos estudios de dispersión de semillas mediadas por murciélagos han mostrado que la modularidad de las redes tiende a ser robusta en gradientes de cambio de uso del suelo (Castaño et al., 2020), nuestros resultados indican

que un aumento en la frecuencia del fuego en el BST genera una disminución en los módulos de interacción de la red, así como una pérdida de interacciones entre especies de murciélagos de los géneros *Artibeus*, *Phyllostomus* y especies vegetales del género *Cereus* (Fig. 2). La pérdida de interacciones y la disminución de la especialización en las redes descritas en este estudio pueden ser producto de la fragilidad y relictualidad del bosque seco tropical en Colombia, ecosistema que presenta importantes reducciones de fauna y flora (González-M, et al., 2018; Moura et al., 2023) lo que puede ser un factor determinante en la disminución de la modularidad y de la especialización en las dinámicas y relaciones de los ecosistemas debido a que las especies no pueden adaptarse a los cambios en el ecosistema, lo que se ha descrito en otros estudios (e.g., Laurindo et al., 2020). En consecuencia, se ha propuesto que los procesos de defaunación y extinción local de especies vegetales y animales producto de cambios rápidos en dinámicas ecosistémicas previas, generan una disminución en la complejidad y el número interacciones entre especies y la especialización de las redes de interacción (Maciel et al., 2021), lo que genera una pérdida de complejidad de las relaciones dentro de los ecosistemas afectados (Aguirre-Gutiérrez et al. 2022), y una disminución de la diversidad beta (Kurten, 2013; Del Claro & Dirzo, 2021; Moura et al., 2023; Falcao et al., 2024).

Adicionalmente, si bien se ha descrito que particularmente las redes mutualistas de dispersión de semillas mediadas por murciélagos suelen tener baja especialización (Blüthgen et al., 2007; Mello et al., 2011), nuestros resultados sugieren que esta especialización disminuye aún más a medida que aumenta la frecuencia de fuego (Tabla 2). La disminución de estas métricas puede estar asociada a que especies de murciélagos filostómidos del género *Artibeus,* así como el caso específico de *Phyllostomus hastatus,* son sensibles a perturbaciones del hábitat y tienden a desaparecer tras la presencia de un alto grado de disturbio (Del Valle et al., 2021). Además, se registró una pérdida de interacciones de especies vegetales de los géneros *Miconia* y *Cereus*, lo que puede verse asociado a dificultades en el mantenimiento de sus abundancias tras eventos de fuego recurrentes, afectando así su presencia en la red (Miyanishi & Kellman, 1986; Roca et al., 2021).

A pesar de lo anterior, se observaron modificaciones en los roles de otras especies resilientes dentro de la red (Fig. 1). De esta forma, las especies afectadas parecen ser reemplazadas en sus roles dentro de la red por especies, parecen beneficiarse de eventos más recurrentes de fuego como es el caso de *Carollia perspicillata* y *Piper marginatum,*(Fig. 2). El caso de murciélagos del género *Carollia* como especies centrales dentro de redes mutualistas ha sido previamente descrito en otras redes de interacción (e.g., Castaño et al., 2020). Consideramos que la alta abundancia de *C. perspicillata* en bosques con mayor frecuencia de fuego (Anexo 3), así como roles centrales dentro de las redes de bosques con frecuencias más altas de fuego (Fig. 1), puede deberse a la mayor abundancia de especies vegetales con estrategias

de reproducción asociadas a estadios sucesionales tempranos e intermedios como el género *Piper*. Diferentes estudios han descrito una estrecha relación entre esta especie de murciélago y especies del género *Piper* (Mello et al., 2004; York & Billings, 2009; Tae-Sung et al., 2013*;* García Herrera et al., 2019b*).* Adicionalmente, una mayor frecuencia de fuego puede estar asociada con un aumento en ciertos grupos de artrópodos (Kwon et al., 2013) que hacen parte esencial de la dieta de *C. perspicillata* (Pellón et al., 2022). Y considerando que los murciélagos tienden a reducir la diversidad de sus dietas producto a la escasez de agua debido a las bajas precipitaciones y estaciones secas marcadas como en el caso del BST (Araújo et al., 2010; González-M, 2019; Corro et al., 2021), así como a la posible reducción vegetal asociada al aumento de fuego en los BST (Pausas & Ribeiro, 2017), la superabundancia de murciélagos generalistas capaces de incluir otros recursos en la dieta como artrópodos que se benefician del fuego, presenta una perspectiva positiva para el mantenimiento de interacciones importantes para el mantenimiento y regeneración del BST. De acuerdo a lo anterior, el rol central de *C. perspicillata* puede deberse a la alta abundancia y disponibilidad de *Piper* en ambientes perturbados y en estadios sucesionales tempranos e intermedios como los encontrados en la Frecuencia baja y alta de fuego, así como a la oferta de otros recursos alimentarios como artrópodos más abundantes debido a eventos más frecuentes de fuego, y su presencia evidencia una dispersión de semillas de distintas especies, principalmente aquellas encontradas en estadios sucesionales tempranos, en altos números y sin un deterioro notable en la estructura de la semilla (York & Billings et al., 2009; Kwon et al., 2013; Sil et al., 2024).

Evidenciamos entonces que existen especies más sensibles y especializadas de murciélagos y plantas que no puedan responder de manera adecuada a aumentos en la frecuencia de fuego, lo que se traduce en reducción de la modularidad, y un aumento en el anidamiento de las interacciones tal y como se ha reportado en otros estudios (Mello et al., 2011; Palacio et al., 2016; Moura et al., 2023). De esta forma, la presencia de especies de murciélagos generalistas como *Carollia perspicillata, C. brevicauda* y *Dermanura glauca* con dietas mucho más amplias y flexibles, son aquellas que estarían dando resiliencia a las redes de interacción en este BST. Así pues, la pérdida de especies con dietas más restringidas como *Uroderma bilobatum*, *Artibeus lituratus* y *Chiroderma trinitatum*, genera que sus interacciones se encuentren anidadas dentro de la dieta de especies super generalistas como *C. perspicillata,* lo que presenta afectaciones en la abundancia de estas especies y su conectancia dentro de las redes aquí descritas (Thies & Kalko, 2004; Velásquez-Roa et al., 2023).

Las diferencias encontradas en la red tras el aumento de fuego, son también evidentes en otros aspectos de la diversidad. Estos sugieren diferencias entre zonas sin fuego y zonas con mayor frecuencia de fuego, afectando tanto a la comunidad de murciélagos como a la de

plantas y sus interacciones (Mello et al., 2004; Mendes-Oliveira et al., 2012). La pérdida de especies vegetales como *Miconia,* así como la disminución en la abundancia de otras como *Solanum* y *Cereus* evidencia también una reducción en la presencia de especies de murciélagos (Fig. 1). Estos resultados, también permiten identificar que especies de los géneros *Carollia* y *Piper* son resilientes a este disturbio, lo que corrobora el mantenimiento de los recursos ecosistémicos asociados a esta interacción. Estos valores se asocian complementariamente con los valores obtenidos a las métricas estudiadas (Tabla 1), fortaleciendo la hipótesis de que las redes mutualistas de dispersión de semillas mediadas por murciélagos presentan una resiliencia en BST con un aumento en la frecuencia de fuego. Sin embargo, es importante ampliar los conocimientos asociados a los efectos del fuego sobre la diversidad estructural y funcional de la fauna con el fin de entender las posibles afectaciones a las interacciones en los ecosistemas estudiados (Beal-Neves et al., 2020). Esto permitiría generar planes de contingencia, manejo, y regeneración mejor adaptados a las necesidades específicas de este ecosistema, basados en el conocimiento de las especies resilientes y que permiten mantener las interacciones a pesar de los altos grados de disturbio presentes en BST.

El estudio de la dispersión de semillas mediada por murciélagos en ecosistemas con un aumento en la frecuencia de fuego permitiría entender los motivos ulteriores asociados a los cambios en la abundancia de estas especies, así como la reducción la diversidad, conectividad y especialización tras aumentar la frecuencia de fuego. Adicionalmente, estos estudios permiten identificar especies claves de murciélagos y plantas para el mantenimiento de las interacciones ecológicas dentro de este ecosistema, lo que permite seguir generando servicios ecosistémicos asociados a dichas interacciones (Laurino et al., 2020). De igual forma, nos permite confirmar que existe cierta resiliencia de las redes de interacción mediadas por murciélagos debido a que especies super generalistas pueden tomar roles centrales dentro de la red, favoreciendo así la interacción y dispersión de semillas en ecosistemas afectados (Castaño et al., 2020), en este caso, cambios mediados por modificaciones y afectaciones en el régimen del fuego. De esta forma, murciélagos como *Carollia perspicillata, Carollia brevicauda,* y especies de plantas del género *Piper*, toman roles importantes y centrales dentro de las redes de dispersión en ecosistemas con un aumento en la frecuencia de fuego (Fig. 1).

Reportamos además que especies de murciélagos del género *Carollia* y especies de plantas del género *Piper*, resultan importantes para el mantenimiento de estas interacciones ecológicas debido a su capacidad de asumir roles centrales en la red (Enríquez-Acevedo et al., 2020; da Silva et al., 2024). La identificación de estas especies resulta importante para

identificar que pueden ser prioridades de conservación dentro de estos ecosistemas al atraer especies dispersoras de murciélagos generalistas que ayuden a aumentar la diversidad vegetal dentro de zonas afectadas por fuego, así como dar los lineamientos para realizar planes de regeneración enfocados en el mantenimiento de redes de interacción que favorezcan los servicios ecosistémicos asociados a estos (Ruiz et al., 2023; da Silva et al., 2024). Sin embargo, sugerimos realizar controles asociados a la diversidad y estructura de la vegetación de los bosques en estudios posteriores con el fin de controlar otras variables que puedan afectar la estructura de la red. Finalmente, consideramos que el estado de las semillas dispersadas por murciélagos presenta un estado óptimo, por lo que sugerimos realizar estudios que midan la viabilidad de las semillas tras su dispersión con el fin de clarificar el aporte de los murciélagos a la dispersión de semillas en términos de calidad. Consideramos además que realizar estudios comparativos de redes mutualistas mediadas por murciélagos, con un mayor esfuerzo de muestreo espacio-temporal, y en sitios de estudio con frecuencias del fuego similares pero que con eventos de fuego más cercanos temporalmente podrían generar información sobre la resiliencia de estas redes a distintos eventos de este disturbio, así como ampliar el número de posibles réplicas y dar una mayor robustez estadística a los resultados aquí encontrados.

Agradecimientos

Los autores quisieran agradecer a los asistentes de campo que colaboraron en este proyecto Carlos Bravo García, Camila Andrade Uriza, Aileen González Arias y Ana Isabel Ríos Cruz, así como a Sergio Bernal por el apoyo en la revisión estadística de este proceso. Finalmente, quisiéramos agradecer a la comunidad de finqueros de Honda, Tolima por permitirnos realizar esta investigación en su propiedad, y a la Oficina de Investigaciones de la Universidad Distrital Francisco José de Caldas por la financiación de la fase de campo de este proyecto.

Referencias

1. Aguilar-Cano J., Mendoza, H., Medina, S., Correa, D., Nieto, J., Quintana, A., & Gonzalez-M., R. (2016). Caracterización florística del bosque seco tropical de Honda Méndez (Tolima). En J. Aguilar-Cano, S. Rodríguez-Buritica, D. Córdoba, et al. (Eds.), Expediciones Humboldt (pp. 17-25).

2. Aguirre-Gutiérrez, J., Berenguer, E., Oliveras Menor, I. et al. (2021). Functional susceptibility of tropical forests to climate change. Nature Ecology & Evolution 6: 878–889. https://doi.org/10.1038/s41559-022-01747-6

3. Alonso, M.F. & Montealegre, M.F. (2021). Influencia de la topografía en la severidad de un incendio forestal de bosque seco tropical en la cuenca alta del rio Magdalena. Tesis de

pregrado, Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Repositorio Institucional de la universidad: https://repository.udistrital.edu.co/server/api/core/bitstreams/2ecd542b47ae-4054-adb8-50beb2711c0d/content

4. Araújo, M.S., Martins, E.G., Cruz, L.D., Fernandes, FR., Linhares, A.X., dos Reis, S.F., Guimaraes Jr., P.R. (2010). Nested diets: a novel pattern of individual-level resource use. Oikos 119: 81-88. https://doi.org/10.1111(j.1600-0706.2009.17624.x

5. Armenteras-Pascual, D., Retana-Alumbreros, J., Molowny-Horas, R., Roman-Cuesta, R.M., Gonzalez-Alonso, F. y Morales-Rivas, M. (2011). Characterising fire spatial páttern interactions with climate and vegetation in Colombia. Agricultural and Forest Meteorology 151(3): 279-289. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2010.11.002

6. Bascompte, J. & Jordano, P. (2006). The structure of plant-animal mutualistic networks. In Pascual, M. & Dunne, J.A. (eds.). Ecological networks linking structure to dynamics in Food webs. Pp: 143-159. https://doi.org/10.1093/oso/9780195188165.003.0005

7. Beal-Neves, M., Ely, C. V., Esteves, M. W., Blochtein, B., Lahm, R. A., Quadros, E. L. L., & Ferreira, P. M. A. (2020). The influence of urbanization and fire disturbance on plant floral visitor mutualistic networks. Diversity, 12 (4), 141. https://doi.org/10.3390/d12040141

8. Braun de Torrez, E.C., Ober, H.K., McCleery, R.A. (2018). Restoring historical fire regimes increases activity of endangered bats. Fire Ecology 14:9. https://doi.org/10.1186/s42408-018-0006-8

9. Browning, E., Freeman, R., Boughey, K.L., Isaac, N.J.B. y Jones, J.E. (2022). Accounting for spatial autocorrelation and environment are important to derive robust bat population trends from citizen science data. Ecological indicators 136: 108719. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.108719

10. Blüthgen, N., Menzel, F., Hovestadt, T.., Fiala, B., Blüghgen, N. (2007). Specialization, constraints, and conflicting interests in mutualistic networks. Current Biology 17(4): 341-346. https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.12.039

11. Carrillo-Villamizar, J.Z., Jímenez-Ramírez, J.S., López-Arévalo, H.G. (2022). Análisis de la dieta y variación temporal de las redes de interacción mutualista de murciélagos frugívoros del nororiente de la amazonía de Colombia. Caldasia 44(2): https://doi.org/10.15446/caldasia.v44n2.84870

12. Casallas-Pabón, D., Calvo-Roa, N., Rojas-Robles, R. (2017). Murciélagos dispersores

de semillas en gradientes sucesivos de la Orinoquia (San Martín, Meta, Colombia). Acta Biológica Colombiana 0120-548X. https://doi.org/10.15446/abc.v22n3.63561

13. Castillo-Figueroa, D. (2020). Why bats matters: A critical assessment of bat-mediated ecological processes in the neotropics. European Journal of Ecology 6(1): 77-101. https://doi.org/10.17161/eurojecol.v6i1.13824

14. Castaño, J.H., Carranza-Quiceno, J.A., Pérez-Torres, J. (2020). Bat-fruit networks structure resist habitat modification but species roles change in the most transformed habitats. Acta Oecologica 105: 103550. https://doi.org/10.1016/j.actao.2020.103550

15. Chiang, F., Mazdiyasni, O, AghaKouchak, A. (2021). Evidence of anthropogenic impacts on global drought frequency, duration, and intensity. Nature communications 12: 2754 (2021). https://doi.org/10.1038/s41467-021-22314-w

16. Corro,E.J., Villalobos, F., Lira-Noriega, A., Guevara, R., Guimaraes, P., Dáttilo, W. (2021). Annual precipitation predicts the phylogenetic signal in bat-fruit interaction networks across the Neotropics. Biology Letters 17: 20210478. https://doi.org/10.1098/rsbl.2021.0478

17. da Silva, Z.D., Cajueiro, E.S., Correia, L.L. Vieira, T.B. (2024). Seed dispersla by bats (Chiroptera: Phyllostomidae) and mutualistic networks in a landscape dominated by cocoa in the Brazilian amazon. Global Ecology and Conservation 55: e03252. https://doi.org/10.1016/j.gecco.2024.e03252

18. Del Claro, K. & Dirzo, R. (2021). Impacts of Anthropocene defaunation on plant-animal interactions. Plant-Animal Interactions. En: D el-Claro, K., Torezan-Silingardi, H.M. (eds) Plant-Animal Interactions. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-66877- 8_13

19. Dexter, K. G., Pennington, R. T., Oliveira-Filho, A. T., Bueno, M. L., Silva de Miranda, P. L., & Neves, D. M. (2018). Inserting tropical dry forests into the discussion on biome transitions in the tropics. Frontiers in Ecology and Evolution, 6, 104.

20. Díaz-Pulido, A. (2016). Vertebrados terrestres del bosque seco tropical de Honda Méndez (Tolima). En: García, H., Barriga, J., González-M, R. y Pizano, C. (eds.). Expediciones Humboldt Honda Méndez, Tolima. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D.C., Colombia.

21. Díaz-Timoté, J.J. (2019). Descripción del régimen de incendios del Bosque seco tropical de la cuenca alta del Río Magdalena y su relación con la variación climática. Tesis de maestría, Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Repositorio Institucional de

la Universidad: https://repository.udistrital.edu.co/server/api/core/bitstreams/f76ecb0e4ab5-4a25-a4f0-7aedc11a68b4/content

22. Diaz, M.M., Solari, S., Gregorin, R., Aguirre, L.F., Barquez, R.M. (2021). Clave de identificación de los murciélagos Neotropicales. Programa de Conservación de los Murciélagos de Argentina. 2021.

23. Dormann, C.F., Fründ, J., Blüthgen, N. y Gruber, B. (2009). Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. The Open Ecology Journal 2:7–24. https://doi.org/10.2174/1874213000902010007

24. Dormann, C.F. y Strauss, R. (2014). A method for detecting modules in quantitative bipartite networks. Methods in Ecology and Evolution 5:90–98. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12139

25. Enríquez-Acevedo, T., Pérez-Torres, J., Ruiz-Agudelo., Suárez, A. (2020). Seed dispersal by fruit bats in Colombia generates ecosystem services. Agronomy for Sustainable Development 40:45. https://doi.org/10.1007/s13593-020-00645-0

26. Esquivel, D. A., Aya-Cuero, C. A., Peña, S., Velásquez-Guarín, D., y Ramírez-Chaves, H. E. (2020). Murciélagos (Chiroptera) del departamento del Tolima, Colombia: diversidad en un bosque húmedo tropical y actualización de la lista de especies del departamento. Boletín Científico Centro de Museos Museo de Historia Natural, 24(2), 71–99. https://doi.org/10.17151/bccm.2020.24.2.6

27. Etter, A., Andrade, A., Saavedra, K., Amaya, P. y Arévalo, P. (2017). Estado de los ecosistemas colombianos: una aplicación d ela metodología de la lista roja de ecosistemas (Vers2.0). Informe final. Pintifica Universidad Javeriana y Conservación internacional-Colombia. Bogotá. 138 pp.

28. Falcao, F.C., Mira-Mendes, C.V. y Herrera-Lopera, J.M. (2024). Between wires and wings: What are the impacts of power transmission lines on the diversity of insectivorous bats? Sustainability 16(13): 5639. https://doi.org/10.3390/su16135639

29. Garay-Narváez, Flores, J.D., Arim, M., Ramos-Jiliberto, R.R. (2013). Food web modularity and biodiversity promote species persistence in polluted environments. Oikos 123(5): 583-588. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00764.x

30. García-Herrera, L.V., Ramírez-Fráncel, K.A., Reinoso, G. (2015). Mamíferos en relictos de bosque seco tropical del Tolima, Colombia. Mastozoología Neotropical 22(1).

31. García Herrera, Ramírez-Fráncel, L.A., Reinoso-Flórez, G. (2019). Mamíferos del

departamento del Tolima: Distribución y estado de conservación. Revista U.D.C.A Actualidad & Divulgación Científica 22(2): e1100. https://doi.org/10.31910/rudca.v22.n2.2019.1100

32. García-Herrera, LV., Ramírez-Fráncel, L.A., Reinoso-Flórez, G. (2019). Consumo de plantas pioneras por murciélagos frugívoros en un fragmento de bosque seco tropical (Colombia). Ciencia en Desarrollo 10(2). https://doi.org/10.19053/01217488.v10.n2.2019.8240

33. González-M., R., García, H., Isaacs, P., Cuadros, H., López-Camacho, R., Rodríguez, N., Pérez, K., Mijares, F., Castaño-Naranjo, A., & Jurado, R. (2018). Disentangling the environmental heterogeneity, floristic distinctiveness and current threats of tropical dry forests in Colombia. Environmental Research Letters, 13 (4): 045007. https://doi.org/10.1088/1748-9326/aab5f9

34. Hartung, M., Carreño-Rocabado, G., Peña-Claros, M., & van der Sande, M. T. (2021). Tropical dry forest resilience to fire depends on fire frequency and climate. Frontiers in Forests and Global Change, 4, 755104.

35. He, T., Lamon, B.B., Pausas, J.G. (2019). Fire as a key driver of Earth's biodiversity. Biological Reviews 94(6): 1983-2010. https://doi.org/10.111/brv.1254428.

36. Heleno, R., Devoto, M.m, Pocock, M. (2012). Connectance of species interaction networks and conservation value: Is it any good to be well connected? . Ecological Indicators 14(1): 7-10. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.06.032

37. Jolly, C.J., Dickman, C.R., Doherty, T.S., van Eeden, L.M., Geary, W.L., Legge, S.M., Woinarski, J.C.Z., Nimmo, D.G. (2022). Animal mortality during fire. Global Change Biology 28(6): 2053-2065. https://doi.org/10.1111/gcb.16044

38. Kim, M., Lee, S., Lee, S., Yi, K., Kim, H.-S., Chung, S., Chung, J., Kim, H. S., y Yoon, T. K. (2022). Seed Dispersal Models for Natural Regeneration: A Review and Prospects. *Forests*, *13*(5), 659. https://doi.org/10.3390/f13050659

39. Kurten, E. L. (2013). Cascading effects of contemporaneous defaunation on tropical forest communities. Biological Conservation 163: 22-32. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.04.025

40. Kwon, T.S., Park. Y.K., Lim, J.H., Ryoy, S.H., Lee, C.M. (2013). Change of arthropod abundance in burned forests : Different patterns according to functional guilds. Journal of

Asia-Pacific Entomology. 16(3): 321-328. https://doi.org/10.1016/j.aspen.2013.04.008

41. Laurindo , R.S., Vizentin-Bugoni, J, Tavares, D.C., Mancini, M.C.S., Mello, M.R., Gregorin, R. (2020). Drivers of bat roles in Neotropical seed dispersal networks: abundance is more important than functional traits. Oecologia 2020. https://doi.org/10.1007/s00442-020-04662-4

42. Loeb, S.C. & Blakey, R.V. (2021). Bats and fire: a global review. Fire Ecology 17:29. https://doi.org/10.1186/s42408-021-00109-0

43. Lopez-Baucells, A., Rocha, R., Bobrowiec, P., Bernard, E., Palmerin, J., Meyer, C.F.J. (2016). Field Guide to Amazonian Bats. INPA. https://doi.org/10.13140/RG.2.2.23486.84003

44. Maciel, E.A., Martins, V.F., de Paula, M.D., Huth, A., Guilherme, F.A.G., Fischer, R., Giles, A., Barbosa, R.I., Cavassan, O., Martins, F.R. (2021). Defaunation and changes in climated and fire frequency have synergistic effects on aboveground biomass loss in the Brazilian savanna. Ecological Modelling 454: 109628. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2021.109628

45. Medellín, R., Equihua, E., Amin, M.A. (2000). Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in Neotropical rainforests. Conservation Biology 14: 1666-1675. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2000.99068.x

46. Medellin, R. & Gaona, O. (2006). Seed dispersal by bats and bird in forest and disturbed habitats of Chiapas, Mexico. Biotropica 31(3): 478-485. https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1999.tb00390.x

47. Mello, M.A.R., Schittini, M.G., Selig, P., Bergallo, H.d. (2004). A test of the effects of climate and fruiting of *Piper* species (Piperaceae) on reproductive patterns of the bat *Carollia perspicillata* (Phyllostomidae). Acta Chiropterologica 6 (2): 309-318. https://doi.org/10.3161/1508110042955469

48. Mello, M. A. R., Marquitti, F. M. D., Guimarães, P. R., Kalko, E. K. V., Jordano, P., & Aguiar, M. A. M. (2011). The modularity of seed dispersal: Differences in structure and robustness between bat– and bird–fruit networks. Oecologia, 167(1): 131–140. Https://doi.org/10.1007/s00442-011-1984-2

49. Mendes-Oliveira, A.C., Pinheiro dos Santos, P.G., Carvalho-Júnior, O., Montag, L.F.A., Soares de Lima, R.C., Silva de Maria, S.L., Rossi, R. (2012). Edge effects and the impact of wildfires on populations of small non-volant mammals in the forest-savanna transition

zone in Southern Amazonia. Biota Neotropical 12(3). https://doi.org/10.1590/S1676-06032012000300004

50. Meza, M.C., Espelta, J.M., González, T.M., Armenteras, D. (2023). Fire reduces taxonomic and functional diversity in Neotropical moist seasonally flooded forests. Perspective in Ecology and Conservation 21(2): 101-111. https://doi.org/10.1016/j.pecon.2023.04.003

51. Miyanishi, K. & Kellman, M. (1986). The role of fire in recruitment of two Neotropical savanna shrubs, *Miconia albicans* and *Cldemia sericea*. Biotropica 18(3): 224-240. https://doi.org/10.2307/2388489

52. Moore, C.M. & Van der Wall, S.B. (2015). Scatter-hoarding rodents disperse seeds to safe sited in a fire-prone ecosystem. Plant Ecologyy 216: 1137-1153. https://doi.org/10.1007/s11258-015-0497-1

53. Moreno, M.V., Conedera, M., Chuvieco, E. y Pezzatti, G.B. (2014). Fire regime changes and major driving forces in Spain from 1968 to 2010. Environmental Science & Policy 37:11–22. https://doi.org/10.1016/j.envsci.2013. 08.005

54. Moura, M.R., Oliveira, G.A., Paglia, A.P., Pires, M.M., Santos, B.A. (2023). Climate change should drive mammal defaunation in tropical dry forests Global Change Biology 29(24): 6931-6944. https://doi.org/10.1111/gcb.16979

55. Muscarella, R. y Fleming, T.H. (2007). The role of frugivorous bats in tropical forest succession. Biological Reviews 82(4): 773-590. https://doi.org/10.1111/j.1469-185x.2007.00026.x

56. Muylaert, R & Dodonov, P. (2016). How to estimate p-values of network metrics and compare pairs of networks using Monte Carlo Procedures.

57. Palacio, R.D., Valderrama-Ardila, C., Kattan. G.H. (2015). Generalist species have a central role in a highly diverse plant-frugivore network. Biotropica 48(3): 349-355. https://doi.org/10.1111/btp.12290

58. Pausas, J.G. (2015) Evolutionary fire ecology: lessons learned from pines. Trends in Plant Science. 20 (5): 318-324. https://doi.org/j.tplants.2015.03.001

59. Pausas, J. G., & Ribeiro, E. (2017). Fire and plant diversity at the global scale. Global Ecology and Biogeography, 26(8), 889–897. https://doi.org/10.1111/geb.12596

60. Peralta, G., Stevani, E.K., Chacoff, N.P., Dorado, J., Vásquez, D.P. (2017). Fire

influences the structure of plant-bee networks. Journal of Animal Ecology 86(6): 1372-1379.

61. Peterson, N.B., & Parker, V.T. (2016). Dispersal by rodent caching increases seed survival in multiple ways in canopy-fire ecosystems. Ecology and Evolution 6(13): 4298-4306. https://doi.org/10.1002/ece3.2156

62. Pizano, C., González-M., R., González, M. F., Castro-Lima, F., López, R., Rodríguez, N., Idárraga-Piedrahíta, Á., Vargas, W., Vergara-Varela, H., Castaño-Naranjo, A., Devia, W., Rojas, A., Cuadros, H., & Toro, J. L. (2014). *Las plantas de los bosques secos de Colombia* (Capítulo 2, pp. 48–94). En C. Pizano & H. García (Eds.), *El bosque seco tropical en Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D.C., Colombia.

63. R Development Core Team. (2008). R: A language and environment for statistical computing. (Version 2024.09.0+375) [Software]. R Foundation for Statistical Computing. https://www.R-project.org

64. Ramírez-Burbano, Stiles, G.F., González, C., Amorim, F.W., Dalsgaard, B., Maruyama, P.K. (2017). The role of the endemic and critically endangered Colorful Puffleg *Eriocnemis mirabilis* in plant-hummingbird networks of the Colombian Andes. Biotropica 49(4). https://doi.org/10.1111/btp.12442

65. Ramírez-Chaves, H.E., Morales-Martínez, D.M., Rodríguez-Posada, M.E., Suárez Castro, A- (2022). Checklist of the mammals (Mammalia) of Colombia: Taxonomic changes in a highly diverse country. Mammalogy notes 8(2): 253. https://doi.org/10.47603/mano.v7n2.253

66. Ramos-Robles, M., Andresen, E., Díaz-Castelazo, C. (2018). Modularity and robustness of a plant-frugivore interaction network in a disturbed tropical forest. Écoscience 25(3): 209-222. https://doi.org/10.1080/11956860.2018.1446284

67. Regolin, A.L., Muylaert, R.L., Crestani, A.C., Dáttilo, W. y Riberio, M.C. (2020). Seed dispersal by Neotropical bats in human-disturbed landscapes. Wildlife Research 48: 1-6. https://doi.org/10.1071/WR19138

68. Roca, J., Jaureguiberry, P., Gurvich, D.E. (2021). Are wildfires affecting seed germination in cactus? An experimental assessment. Austral Ecology 46 (5): 818-832. https://doi.org/10.1111/aec.13027

69. Ruiz, J., Vargas, O., Rodríguez, N. (2023). Restoration priorities: Integrating

successional states and landscape resilience in tropical dry forest compensation projects in Colombia. Applied Geography 157: 103021. https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2023.103021

70. Saldaña-Vázquez, R.A., Castaño, J.H., Baldwin, J., Pérez-Torres, J. (2019). Does seed ingestión by bats enhance germination? A new meta-analysis 15 years later. Mammal Review 49(3): 201-209. Https://doi.org./10.111/mam.12153

71. Schröder, W., Olivia, P., Giglio, L. y Csiszar, I.A. (2014). The new VIIRS 375m active fire detection data product: Algorithm description and initial assessment. Remote Sensing of Environment 143: 85-96. https://dx.doi.org/10.1016/j.rse.2013.12.008

72. Schröder, J.M., Ávila-Rodriguez, L.P., Günter, S. (2021). Research trends: tropical dry forests: The neglected research agenda. Forest Policy and Economics 122: 102333. https://doi.org/10.1111/1365-2656.12731https://doi.org/10.1016/j.forpol.2020.102333

73. Sil, S., Visconti, F., Chaverri, G., Santana, S.E. (2024). Effects of habitat and fruit scent on the interactions between short-tailed fruit bats and *Piper* plants. Integrative Organismal Biology. Obase 028. https://doi.org/10.1093/iob/obae028

74. Spennemann, D.H.R. (2020). Frugivory and seed dispersal revisited: codifying the plant-centred net benefit of animal-mediated interactions. Flora 263: 151534. https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.151534 0

75. Solari, S., Muñoz-Saba, Y., Rodríguez-Mahecha, J.V., Defler, T.R., Ramírez-Chaves. H.E., Trujillo, F. (2013). Riqueza, endemismo y conservación de los mamíferos de Colombia. Mastozoología Neotropical 20(2): 301-3

76. Tirado, P. (2024). Efecto de la frecuencia del fuego en la diversidad funcional asociada a la inflamabilidad de un bosque seco tropical de la Cuenca Alta del Río Magdalena. Tesis de maestría, Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Repositorio institucional de la universidad: https://repository.udistrital.edu.co/items/897fe12a-55a3-48be-8893-7caefad6f362

77. Thies, W. & Kalko, K.V. (2004). Phenology of neotropical pepper plants (Piperaceae) and their association with their main dispersers, two short-tailed fruit bats, *Carollia perspicillata* and *C. castanea* (Phyllostomidae). Oikos 104: 362-376.

70. Valdovinos, F.S. (2019). Mutualistic networks: moving closer to a predictive theory.Ecology Letters 22: 1517.1534. https://.doi.org/10.1111/ele.13279

78. Valencia-Berrio, C. & Aramendiz, L. (2020). Interacciones mutualistas de frugivoría y

polinización mediadas por murciélagos filostómidos en un fragmento de bosque seco tropical en Venadillo, Tolima. Tesis de pregrado, Universidad del Tolima. Repositorio institucional de la universidad: https://repository.ut.edu.co/server/api/core/bitstreams/1df041dd-213a-440c-9a38-934cc9170c1a/content

79. Valle, D., Griffith, D.M., Jara-Guerrero, A., Armijos-Ojeda, D., Espinosa, C.I. (2021). A multifaceted approach to understanding bat community response to disturbance in a seasonally dry tropical forest. Scientific Reports 11, 5667. https://doi.org/10.1038/s41598-021-85066-z

80. Velásquez-Roa, T., Calvache-Sánchez, C.C., Bernal, A., Medina, S.S., Carvajal, P. (2023). Interacción entre murciélagos frugívoros y plantas en el Bosque seco Tropical del Valle del Cauca, Colombia. Biota Colombiana 24(1): e1078. https://doi.org/10.21068/2539200X.1078

81. Vicente-Serrano, S.M., Pea-Angulo, D., Beguería, et al., Kenawy, A. (2022). Global drought trends and future projections. Philosophical Transactions A. 380: 2238. https://doi.org/10.1098/rsta.2021.0285

82. Wunderle Jr. J.M. (1997). The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. Forest Ecology and Management 99(1-2): 223-235. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00208-9

83. York, H., & Billings, S.A. (2009). Stable-isotope analysis of diets of short-tailed fruit bats (Chiroptera: Phyllostomidae: *Carollia*). Journal of Mammalogy 90(6): 1469-1477. https://doi.org/10.1644/08-MAMM-A-382R.1

Anexos

Anexo 1: Matrices de interacción entre murciélagos dispersores y semillas dispersadas para bosques con distintas frecuencias de fuego en un bosque seco tropical, Honda-Tolima

Anexo 1A: Matriz de interacción para la zona sin fuego en un bosque seco tropical, Honda - Tolima

	Artibeus obscurus	*Artibeus amplus*	*Artibeus lituratus*	*Chiroderma trinitatum*	*Dermanura glauca*	*Sturnira lilium*	*Uroderma bilobatum*	*Carollia brevicauda*	*Carollia perspicillata*	*Lophostoma brasiliense*	*Phyllostomus hastatus*
Piper umbellatum	0	0	0	0	0	0	0	54	0	0	0
Miconia sp1.	0	28	0	0	1	0	0	0	7	0	0
Cereus sp.	0	0	0	0	37	0	0	0	0	0	78
Cecropia peltata	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	93
Piper sp.	4	0	0	0	0	0	0	20	0	0	0
Piper marginatum	0	0	90	7	60	0	29	0	84	0	0
Piper sp2.	0	0	0	0	2	40	0	0	0	0	0

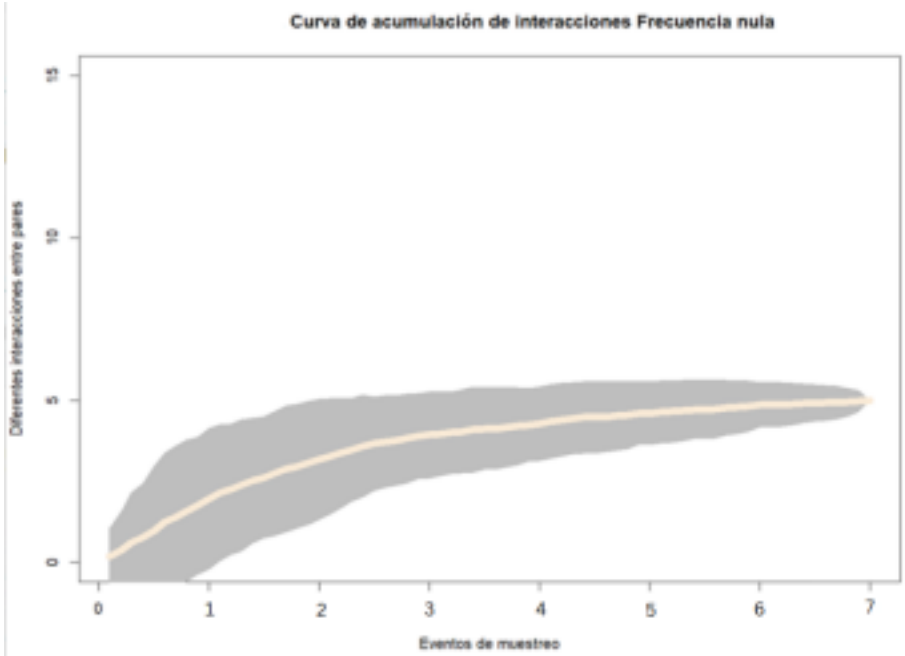
Anexo 1B: Matriz de interacción para la Frecuencia baja de fuegos en un bosque seco tropical, Honda – Tolima

	Dermanura glauca	*Carollia brevicauda*	*Carollia perspicillata*	*Sturnira lilium*
Cereus sp.	0	0	63	63
Cecropia sp.	0	0	1	0
Cecropia peltata	0	0	3	3
Piper sp.	0	3	272	1
Piper marginatum	16	7	561	57
Solanum sp.	0	0	2	0
Miconia sp2.	0	9	53	0

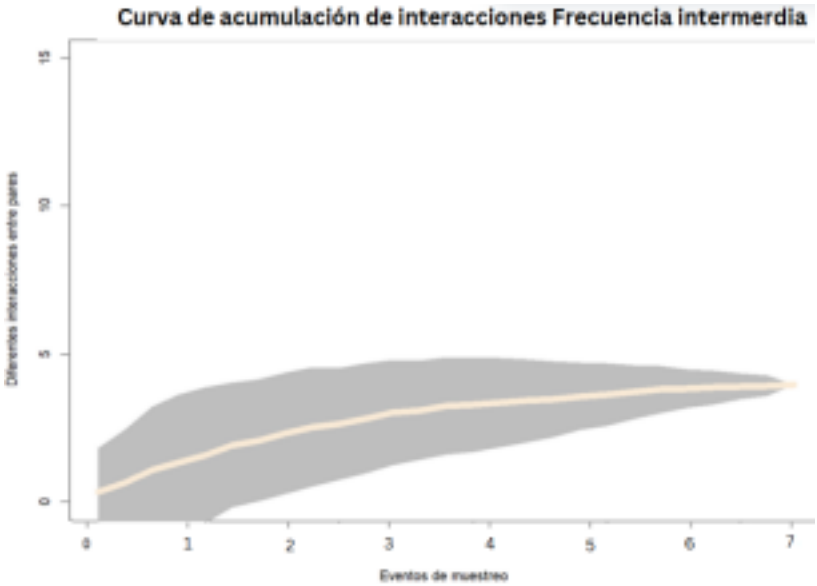
Anexo 1C: Matriz de interacción para la Frecuencia alta de fuegos en un bosque seco tropical, Honda – Tolima

	Sturnira perla	*Lophostoma brasiliense*	*Sturnira sp.*	*Phyllostomus elongatus*	*Sturnira lilium*	*Artibeus planirostris*	*Carollia brevicauda*	*Carollia perspicillata*	*Carollia sp.*	*Dermanura glauca*
Miconia sp1.	0	0	0	0	0	0	2	3	3	0
Cereus sp.	0	4	0	0	0	0	4	4	0	4
Cecropia sp.	0	0	0	0	0	0	28	16	0	1
Cecropia peltata	0	0	0	7	0	0	1	20	7	7
Piper sp.	20	0	0	0	7	0	1	31	7	7
Piper marginatum	0	0	0	0	0	0	284	375	375	150
Solanum sp.	0	0	2	25	0	1	2	29	27	32
Miconia sp2.	0	0	0	0	16	4	0	145	49	21

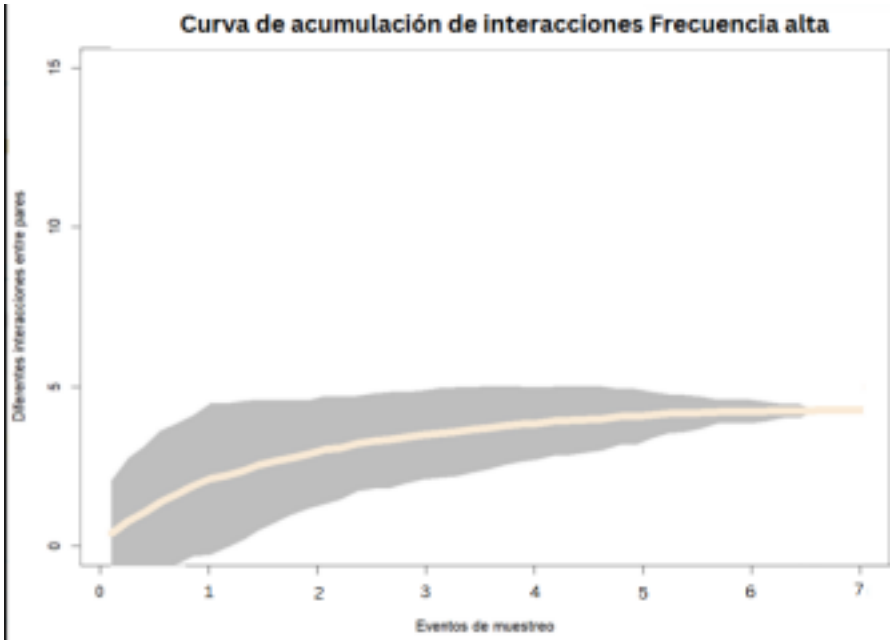
Anexo 2: Curvas de acumulación de interacciones entre especies de murciélagos dispersores de semillas y semillas dispersadas para bosques con distinta frecuencia de fuego en un bosque seco tropical, Honda-Tolima.



Anexo 2a: Curva de acumulación de interacciones (83.6%) entre murciélagos dispersores de semillas y semillas dispersadas para un bosque seco tropical con sin fuego, Honda – Tolima.



Anexo 2b: Curva de acumulación de interacciones (89.28%) entre murciélagos dispersores de semillas y semillas dispersadas para un bosque seco tropical con frecuencia baja de fuegos, Honda – Tolima.



Anexo 2C: Curva de acumulación de interacciones (98.2%) entre murciélagos dispersores de semillas y semillas dispersadas para un bosque seco tropical con frecuencia alta de fuegos, Honda – Tolima.

Anexo 3: Murciélagos capturados en bosques secos tropicales con distinta frecuencia de fuegos en Honda, Tolima

Subfamilia	Especie	Sin fuego nula	Frecuencia baja	Frecuencia alta
Stenodermatinae	*Artibeus amplus*	1	0	0
	Artibeus lituratus	1	0	0
	Artibeus obscurus	2	0	1
	Artibeus planirostris	0	0	2
	Chiroderma trinitatum	1	0	0
	Chiroderma vilosum	0	0	1
	Dermanura glauca	6	0	8
	Sturnira lilium	1	0	5

	Sturnira sp.	2	1	0
	Uroderma bilobatum	1	0	1
Carollinae	*Carollia brevicauda*	2	5	1
	Carollia perspicillata	7	8	16
	Carollia sp.	0	0	4
Mycronicterinae	*Mycronicteris microtis*	0	1	0
Phyllostominae	*Lophostoma brasiliense*	1	0	0
	Phyllostomus elongatus	0	1	0
	Phyllostomus hastatus	1	0	0

Anexo 4: Especies vegetales dispersadas por murciélagos en bosques secos tropicales con tres diferentes frecuencias de fuego, Honda, Tolima.

		Sin fuego	Frecuencia baja	Frecuencia alta
Familia	Especie	Número de semillas dispersadas		
Cactaceae	*Cereus sp.*	115	63	4
Cecropiaceae	*Cecropia peltata*	94	3	20
	Cecropia sp.	0	1	28
Melastomataceae	*Miconia sp1*	36	0	5
	Miconia sp2	42	62	150
Piperaceae	*Piper marginatum*	270	568	659
	Piper undulatum	54	0	0
	Piper sp1	24	275	74
Solanaceae	*Solanum sp1*	0	2	34
Total		635	974	974

Anexo 5. Cladograma y Distancias de Jaccard para la Comparación de la Composición de Especies en bosques con tres diferentes frecuencias de fuego, Honda, Tolima.

