

## Capítulo 2

### **Delimitando el Espacio Ecológico de los Murciélagos Frugívoros en Función de Variables Bioclimáticas para Evaluar Efectos Potenciales del Cambio Climático en un Gradiente Altitudinal del Caribe de Costa Rica.**

Rodríguez-Rocha, M<sup>a,c</sup>., Vílchez-Mendoza, S<sup>a</sup>., Rodríguez-Herrera, B<sup>b</sup>., Echeverría, J.L<sup>a</sup> &

BFinegan, B<sup>a</sup>.

a. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE)

b. Universidad de Costa Rica (UCR)

c. Fundación Chimbilako

#### **Resumen**

Los patrones de diversidad son relevantes para comprender las dinámicas de los ecosistemas, donde los gradientes altitudinales permiten evaluar efectos derivados del cambio climático (CC). El objetivo de este trabajo fue caracterizar los patrones de diversidad para murciélagos frugívoros, reconocimiento del espacio ecológico delimitado por las variables bioclimáticas y a su vez, evaluar posibles efectos de escenarios de CC sobre la distribución potencial de las especies. Los murciélagos frugívoros (Familia: *Phyllostomidae*) se investigaron a través del gradiente altitudinal Caribe Villa-Mills (GACVM) en la vertiente Caribe de la zona central de Costa Rica. Se analizaron datos de dos estudios separados temporalmente (2012 y 2016), donde se capturó un total de 1609 murciélagos, de los cuales >90 % fueron frugívoros, donde la tasa de captura en 2012 alcanzó 0.59 individuos/horas\*red y en 2016 de 0.66 individuos/horas\*red. Se evidencian cambios en los ensamblajes para los años de muestreo con variación en las especies, sus abundancias relativas, la equitabilidad y la dominancia, los cuales son el resultado de las dinámicas de los sistemas naturales y son el reflejo de la dinámica de las redes ecológicas. Se evidencia que la zona de estudio presenta una meseta de mayor diversidad que abarca dos zonas de vida de baja altitud, correspondiente al bosque muy húmedo pluvial (bmh-P) y el bosque pluvial premontano (bp-P). Al incrementar la altitud se encuentra el bosque pluvial montano bajo (bp-MB) y el bosque pluvial montano (bp-M), donde se evidencia una pérdida rápida de la diversidad (K-S:  $P < 0.05$ ) para los murciélagos frugívoros. Se reconoce un efecto de las condiciones abióticas en la estructura y composición de los ensamblajes de murciélagos frugívoros, al incrementar la altitud disminuye la riqueza y se evidencia un recambio en la diversidad y en la funcionalidad de las especies, donde los frugívoros siguen persistiendo en las zonas altas del gradiente, lo cual evidencia la resiliencia del grupo funcional y el papel potencial ante factores de cambio. Los modelos de distribución actual y futura para 11 especies de murciélagos frugívoros para escenarios RCP 4.5 a 2050, se evidenciaron efectos diferenciados a nivel de especie, donde algunas

especies disminuirán su ámbitos de distribución o abundancias, especies que mantendrán estables sus ámbitos de distribución, y especies que podrán incrementar sus ámbitos de distribución o abundancia, lo cual se proyecta tendrá efecto a nivel de red ecológica y sobre el servicio ecosistémico de dispersión de semillas y capacidad de regeneración de los bosques.

**Palabras clave:** patrones de distribución, gradientes altitudinales, detección imperfecta, modelos de distribución, frugívoros, cambio climático, GACVM.

### **Abstract**

The diversity patterns of the species are relevant to understand the dynamics of natural and intervened systems, where the altitudinal gradients are ecological laboratories to address this complexity in order to contribute to the decision making and management. The aim of this work was to feature diversity patterns for frugivorous bats (Family: *Phyllostomidae*), to recognize the ecological space delimited by bioclimatic variables and to evaluate possible effects of climate change scenarios on the potential distribution of species through the Caribbean's Villa Mills Altitudinal Gradient in Costa Rica. Data from two studies separated temporarily (2012 and 2016) sharing sampling designs with different specific characteristics were evaluated. A total of 1,609 individuals were captured, which more than 90% corresponded to frugivorous bats, where the capture success in 2012 was 0.585 individuals / hours / net and 0.656 individuals / hours / net in 2016. Changes in bat assemblages features were recognized between sampling years with variation in composition and structure, their relative abundances, equitability and dominance which are the result of the dynamics of the natural systems and are the reflection that the networks dynamic. It is evidenced that the study area has zones with the greatest biodiversity that covers two low-altitude life zones, which correspond to the very humid pluvial forest (bmh-P) and the Premontane rain forest (bp-P) that have diversity characteristics that vary between tropical life zones. The low pluvial montane forest and the pluvial montane forests are found by increasing the altitude, where it is evidenced the rapid loss of diversity (K-S:  $P > 0.05$ ) of frugivorous bats in relation to the increase of altitude. It is recognized an effect of the abiotic conditions in the structure and composition of the assemblages of frugivorous bats; by the increasing of altitude decreases the richness and there is evidence of variation in the species along the gradient, as well as the functional role. It is remarkable that fruit bats are still in the high areas of the gradient, which shows the resilience of the functional group and the potential role of change factors. Current and future distribution models for 11 species of fruit bats using RCP 4.5 scenarios for a time window to 2050 showed a differentiated effect at species level, where some species will decrease their distribution area and/or abundance, some species will keep their distribution areas stable, and species that may increase their distribution and/or

abundance, which is projected to have an effect at the ecological network level and will be affect ecosystem service of seed dispersal and forest regeneration capacity.

**Key words:** distribution patterns, altitudinal gradients, imperfect detection, distribution models, frugivorous, climate change, GACVM.

### Introducción

Se ha observado una alta capacidad de adaptación y diversificación en murciélagos (Teeling 2012). Los murciélagos abarcan una variedad de nicho que promueve una alta diversidad (Simmons 1995), en Costa Rica se encuentran por lo menos 114 especies, que equivalen a más del 50 % de los mamíferos del país (Rodríguez-Herrera *et al.* 2014). La diversidad de murciélagos incrementa al disminuir la latitud y altitud en relación con características abióticas y bióticas (Ramos Pereira y Palmeirim 2013). Los murciélagos de la familia *Phyllostomidae* son dominantes en ecosistemas tropicales, con un alto número de especies frugívoras (Mantilla-Melluk *et al.* 2009).

La dispersión de semillas es un mecanismo clave en la dinámica de los ecosistemas, por lo menos 549 especies de plantas son dispersadas por murciélagos en el neotrópico (Labova *et al.* 2009). Actualmente, es necesario manejar los paisajes para que estos puedan mitigar y adaptarse ante el CC (Berg *et al.* 2010), donde es relevante la captura de carbono, función que requiere de la sinergias entre dispersores naturales (Ripperger *et al.* 2015).

Un patrón biogeográfico es el incremento de la riqueza desde los polos hasta el Ecuador (Ramos Pereira y Palmeirim 2013). El clima es un factor relevante en la conformación de patrones de diversidad (Fine 2015). Se ha propuesto que los patrones de riqueza son determinados por los procesos ecológicos y el clima, que actúan sobre los procesos biogeográficos y evolutivos, mediante la conformación del nicho ecológico (Braunisch *et al.* 2008; Ramos Pereira y Palmeirim 2013). En Chiropteros, hay un efecto del gradiente latitudinal con mayor riqueza de especies en los trópicos (Ramos Pereira y Palmeirim 2013). Posiblemente, las zonas tropicales son el origen de la gran mayoría de grupos de organismos, en relación con la extensión de los ambientes tropicales y estabilidad climática relativa (Mittelbach *et al.* 2007; Fine 2015).

Por otro lado, los patrones de diversidad pueden ser explicados en su variación espacial y temporal mediante gradientes altitudinales (McCain y Grytnes 2010). En este contexto, los gradientes altitudinales son claves para evaluar los determinantes de los patrones de biodiversidad (McCain 2007b; McCain y Grytnes 2010). Dentro de los factores abióticos se encuentra la temperatura, la precipitación, el suelo, el área, entre otros, donde la temperatura influencia indirecta y directamente a los organismos (Van Der Putten *et al.* 2010).

También se ha propuesto la hipótesis de historia natural relacionada con la resiliencia, efecto evidenciado a través de componentes como la tasa de especiación, las tasas de extinción, la edad de la taxa y la capacidad de conservación de nicho (McCain 2007a). Además, se evidencia la relevancia de los procesos bióticos, como las interacciones ecológicas, los requerimientos fisiológicos, comportamentales y el hábitat (McCain y Grytnes 2010).

Se ha podido evidenciar que la riqueza de especies de murciélagos es consistente con los gradientes climáticos, donde una mayor riqueza a elevaciones intermedias en montañas con piedemontes secos (McCain 2007b) y para zonas con alta precipitación, se evidenció una pérdida de la biodiversidad al incrementar la altitud (Patterson *et al.* 1996; Patterson *et al.* 1998). Adicionalmente, los ámbitos de distribución incrementan al incrementar la elevación (Stevens 1992).

Durante 40 años se han venido evaluando los efectos del CC sobre la biodiversidad, y se han evidenciado impactos a nivel de población, especies, comunidad y ecosistema (Brown *et al.* 1997; Parmesan 2006; Parmesan *et al.* 2013). Se reconoce que murciélagos que presentan una relación estrecha con los recursos como el refugio pueden ser más sensibles (Scheel *et al.* 1996). Un estudio de 27 años en bosque húmedo tropical mostró que la riqueza de murciélagos se mantuvo en el tiempo, con cambios significativos en las abundancias (Laval 2004).

Es evidente que los patrones biogeográficos de las especies determinan su respuesta al CC, especies vinculadas a bajas temperaturas podrían verse muy afectadas y se propone la necesidad de integrar en los modelos de distribución espacial las características de hábitat (Rebelo *et al.* 2010). También se han documentado los impactos de eventos extremos relacionados con el CC sobre procesos como la reproducción, que decrece al incrementar el periodo de sequía (Adams 2010).

En modelos desarrollados en el Sureste Asiático, se observó decrecimiento en la riqueza de murciélagos en zonas con alta riqueza, encontrando que entre 3-9 % de las especies perderán su nicho ecológico, y que el ámbito de algunas especies es beneficiado por la conectividad (Hughes *et al.* 2012). Se han identificado los factores que podrían afectar a los murciélagos ante el CC, como el ámbito, la reproducción, comportamiento, competencia, disponibilidad de recurso y capacidad de dispersión (Sherwin *et al.* 2013).

La temperatura máxima se ha reconocido como la variable más relevante para las zonas de maternidad, donde se evidencian cambios geográficos en la distribución de las mismas en un estudio llevado a cabo en el norte de los Estados Unidos (Loeb y Winters 2013). Al simular la pérdida de agua en contexto de CC, demuestran una respuesta específica para murciélagos de desierto con base en su morfología y

maniobrabilidad, donde murciélagos menos maniobrables serán más afectados (Hall *et al.* 2016).

También es importante evaluar la capacidad fisiológica en murciélagos para adaptarse al CC, si esta no se da, solo la dispersión permitirá la persistencia de las especies. Resultados para murciélagos en sabanas evidencian que en promedio en 2050, los murciélagos podrán encontrar condiciones climáticas similares a las actuales a 281km de su ámbito de distribución actual. Si los murciélagos no son capaces de dispersarse o no son capaces de adaptarse, el 31.6 % de las especies perderá el 80 % de la distribución actual y por lo menos cinco especies perderán 98 % de su ámbito.

Los nichos térmicos de las especies de zonas bajas son más estrechos que los de las especies de zonas altas, en función de la competencia intra e inter específica. En este contexto, las especies de zonas bajas podrían desplazar sus ámbitos de distribución a zonas de mayor altitud, llevando a un desgate biótico en las zonas más bajas, incrementando la competencia con especies de zonas medias-altas y llevando a la disminución poblacional de los especialistas de altura (Colwell *et al.* 2008; Feeley y Silman 2010).

Los impactos del CC pueden afectar a las especies incluso dentro de áreas protegidas, donde se hace relevante la gestión de elementos de conectividad que incrementen la resiliencia de los sistemas y permitan la dispersión (Blake y Loiselle 2015; Feeley y Silman 2016; Fung *et al.* 2016; Watson *et al.* 2016). A su vez, se ha reconocido que la pérdida de fauna disminuye la capacidad de los sistemas naturales e intervenidos para capturar carbono, en especial en el bosque húmedo tropical, ya que la mayor proporción de especies vegetales es dispersada por la fauna (Bello *et al.* 2015; Poorter *et al.* 2015; Osuri *et al.* 2016; Wheeler *et al.* 2016). En este contexto y a lo largo del GACVM, el objetivo es delimitar el espacio ecológico de los murciélagos frugívoros en función del nicho fundamental (variables bioclimáticas) y a su vez, modelar el efecto de escenarios RCP 4.5 para 2050 sobre las especies.

## **Métodos**

### *Área de estudio*

Este estudio se realizó a lo largo del GACVM, dicho gradiente altitudinal se reconoce y establece en el contexto del proyecto CLIMIFORAD para la gestión ambiental frente al CC cuyo objetivo principal es “Contribuir al proceso de adaptación regional al cambio climático por medio de un mayor conocimiento de sus impactos sobre ecosistemas forestales de alta montaña, y a través del desarrollo de herramientas que permitan una mejor gestión forestal en el contexto del cambio climático”.

El proyecto CLIMIFORAD establece un sistema de 32 parcelas de vegetación entre los 300-3.000 msnm. Estas parcelas de vegetación se establecieron en zonas de conservación, incluyendo Parques Nacionales (Tapantí-Macizo de la Muerte y Barbilla), la Reserva de Vida Silvestre la Marta e iniciativas de conservación privada como la Finca Esperanza en Atirro y la Reserva Biológica Copal (Mapa 1). Dicho gradiente se encuentra ubicado entre punto de menor altitud (361 msnm): X=560456 y Y=1102008, y punto de mayor elevación (3.000 msnm): X= 519474 y Y=1063401.

#### *Diseño de muestreo*

La presente investigación se desarrolló bajo la resolución SINAC-SE-CUS-PI-R-004-2016 otorgada por el Ministerio de Energía y del Ambiente de Costa Rica y previo a la fase de campo, se revisó la colección de murciélagos del Museo de Historia Natural de la UCR. En el contexto de las parcelas de vegetación del GACVM se utilizaron dos grupos de datos: el primero corresponde al trabajo de Echeverría (2013), donde se seleccionan 28 unidades de muestreo (UM) de murciélagos a lo largo del GACVM, dispuestas en cuatro Zonas de Vida (ZV), con siete UM/ZV y dos noches seguidas que se utilizaron como réplicas temporales por UM, obteniendo un total de 56 noches de muestreo entre los meses de febrero a agosto de 2012.

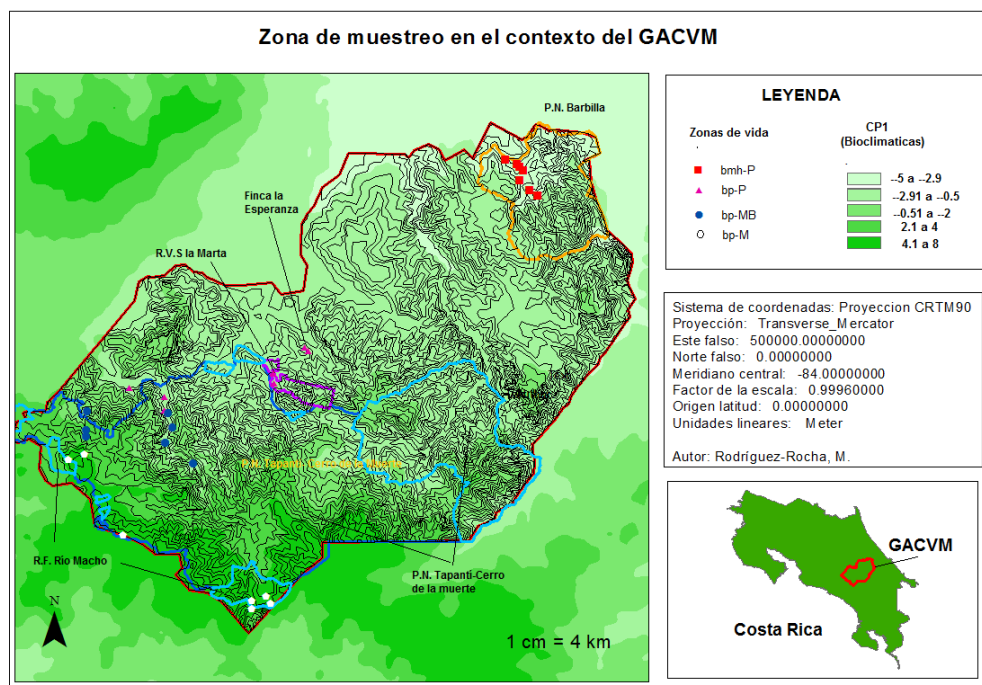
El segundo grupo de datos corresponde a muestreos en 2016, donde se seleccionaron 16 unidades de muestreo (UM) de murciélagos a lo largo del GACVM, dispuestas en tres ZV más una UM en la ZV de mayor altitud, con cinco UM por ZV y tres noches de muestreo separadas mínimo un mes e implementadas como réplicas temporales por UM, obteniendo un total de 48 noches de muestreo entre los meses de marzo a julio de 2016. Las características generales de las ZV se describen en el Tabla 3.

**Tabla 3. Zonas de Vida y las condiciones que las definen a lo largo del GACVM**

<b>Unidades de Análisis (ZV)</b>	<b>Altura (msnm)</b>	<b>Temperatura media anual (°C)</b>	<b>Precipitación anual (m<sup>3</sup>)</b>
Bosque muy húmedo premontano (bmh-P)	300-800	23.93 ± DS: 0.37	3666.9 ± DS: 124.3
Bosque pluvial premontano (bp-P)	850-1380	20.3 ± DS:1.46	3551.7± DS: 758.5
Bosque pluvial montano bajo (bp-MB)	1400-2400	15.9 ± DS: 2.23	4119.3 ± DS: 1042.4
Bosque pluvial montano bajo (bp-M)	2600-3000	11.4 ± DS: 0.71	2462.1 ± DS: 83.0

Las UM y ZV se seleccionaron a través del gradiente altitudinal entre los 360-3000 msnm y con una separación lineal mínima de 500 metros una de la otra. El

esfuerzo de muestreo desarrollado durante el 2012 equivalió a 1.344 horas/red, mientras que el esfuerzo de muestreo desarrollado durante 2016, equivalió a 1.255,5 horas/red, para un total de 2600 horas/red integrando los dos años de muestreo.



**Figura 1. Zona de estudio y disposición de las unidades de muestreo y el CPI de las variables bioclimáticas a lo largo del GACVM.**

### Trabajo de campo

Durante el año 2012, el esfuerzo de muestreo por noche fue casi constante, con cerca de 24 horas/red/noche. En el año 2016, las condiciones climáticas fueron bastante variables y el esfuerzo de muestreo medio por noche fue de 26.07 (DS:  $\pm 6.88$ ) horas/red/noche. Se instalaron redes de niebla de 6 y 12 metros en transectos, utilizando caminos que propician la movilidad de especies de murciélagos y tratando de llevar acabo las capturas en torno a la luna nueva. A través de las redes de niebla, se capturan especialmente murciélagos de la familia *Phyllostomidae* (Gannon 2011). Para los murciélagos se tomaron medidas morfológicas, el peso, la coloración del pelaje, el estado reproductivo, la edad, para su identificación. Todos los individuos fueron determinados a nivel de especie (Timm *et al.* 1999; Laval y Rodríguez-H 2002; Rodríguez-Herrera *et al.* 2014).

Los murciélagos frugívoros se clasificaron para el interés de la investigación de la siguiente manera: 1. Frugívoros estrictos de sotobosque (géneros *Carollia* y *Sturnira*), 2. Frugívoros estrictos de Dosel (Tribu: *Ectophyllina*) los cuales a su vez se dividieron en murciélagos con evidencia de uso de tiendas y murciélagos sin evidencia de uso de tiendas (Kunz 1982; Rodríguez-Herrera *et al.* 2007; Labova *et al.* 2009) y frugívoros oportunistas (subfamilia: *Glossophaginae* y *Phyllostomidae*).

**Tabla 4. Covariables medidas durante la fase de campo 2012 y 2016**

<b>Co-variable</b>	<b>Detalle</b>	<b>Tipo de variación</b>
Esfuerzo de Muestro (EM).	EM = (# de redes * longitud * horas)/12 metros.	Entre UM y réplicas.
Porcentaje de luna en fecha de muestreo.	El % de luna que se evidencia durante la fase solar de medición.	Entre UM y réplicas.
Cobertura de la vegetación.	Método del densitómetro esférico. (Matteucci & Colma 1982).	Entre UM
Ancho de Transecto.	Medición con un decámetro en metros.	Entre UM.
Variabes bioclimática	Descargadas de WoldClim: <a href="http://www.worldclim.org/">http://www.worldclim.org/</a>	Entre UM.

### *Análisis de datos*

Se presenta un análisis descriptivo de los datos obtenidos, se evalúa el ámbito de distribución de las especies en relación con la regla de Rapoport (Stevens 1992). Adicionalmente, se explora la relación entre la riqueza de especies y la altitud para evaluar los patrones de diversidad propuestos (McCain y Grytnes 2010) a través de regresión lineal. Se construyeron curvas de rarefacción que permiten interpolar y extrapolar la relación entre el esfuerzo de muestreo y la riqueza obtenida por ZV (Chao *et al.* 2014).

Adicionalmente, se calcularon los números de Hill (q=0, q=1, q=2) o números efectivos de especies que se caracterizan por estandarizar el esfuerzo de muestreo en función de la complementariedad del muestreo. Los números de Hill son una familia unificada de índices de diversidad, que incorporan la abundancia relativa, obedecen a un principio de replicación y son expresados en unidades de un número efectivo de especies (Chao *et al.* 2014), se utilizaron los paquetes iNEXT y ggplot (Hsieh *et al.* 2016).

Consecutivamente, se construyeron curvas de rango-abundancia por ZV para los datos integrados de 2012 y 2016, y se desarrolló un test de Kolmogorov-Smirnov para pares de ZV con un nivel de significancia del 0.05, a través de los paquetes Vegan y BiodiversityR (Oksanen *et al.* 2015; Hsieh *et al.* 2016). También se llevó a cabo un análisis de conglomerados para evaluar la conformación de ensamblajes de murciélagos a lo largo del gradiente y se identificaron las especies indicadoras de cada uno de esos grupos con una prueba de significancia de  $P < 0.05$ .

Se llevó a cabo un análisis de componentes principales (ACP) en Infostat, donde se ubicaron las UM en el espacio de las variables bioclimáticas para generar una



primera exploración de la distribución potencial de las especies a lo largo del gradiente altitudinal, para los murciélagos en función del espacio multidimensional de variables climáticas (Di Rienzo *et al.* 2011).

Para modelar la distribución de 11 especies de murciélagos frugívoros se ajustó un modelo multivariado de ordenación aditiva (CAO) utilizando las 19 variables climáticas de WorldClim como variables predictoras (Yee 2006). Debido al mayor número de variables predictoras que observaciones (UM), se procedió a utilizar los primeros tres ejes de un análisis de componentes principales construido con las 19 variables bioclimáticas. *Poisson* fue la distribución empleada para modelar los conteos de murciélagos con en el paquete VGAM (Oksanen *et al.* 2015).

Previo a ajustar el CAO, las abundancias fueron corregidas por detección, utilizando covariables de hábitat como esfuerzo de muestreo, porcentaje de luz para la fecha de muestreo y temperatura mediante modelos N-Mixtos (Royle 2004), la función usada fue Pcount disponible en la librería Unmarket (Fiske y Chandler 2011). Finalmente, con los resultados de los modelos de distribución de especies se construyeron mapas de predicción de cada una de las especies modeladas, para esto se utilizó las librerías Raster y Maptools (Hijmans, 2016) e implementando escenarios de cambio climático RCP 4.5 para una ventana de tiempo a 2050, se modeló la distribución potencial (Thomson *et al.* 2011; Van Vuuren *et al.* 2011).

## **Resultados**

### *Caracterización de la comunidad de murciélagos*

Durante el año 2012 se capturaron 786 individuos para 41 especies y durante 2016, se capturaron 823 individuos para 42 especies, con un total de 54 especies murciélagos y 1609 individuos para la sumatoria de los años. La tasa de captura en 2012 alcanzó 0.585 individuos/horas\*red y para 2016 se alcanzó 0.656 individuos/horas\*red. La familia mejor representada fue la *Phyllostomidae* con el 92 % de las capturas, seguida de la familia *Vespertilionidae* (7 spp) con el 6 % de las capturas, la familia *Moormopidae* (1 spp) con el 1 % de las capturas y las familias *Emballoniridae* (2 spp) y *Thyropteridae* (1 spp) con 0.5 % de las capturas cada una.

La familia *Phyllostomidae* fue representada por 1494 individuos y 43 especies, que equivalen al 90 % de los individuos capturados para todo el muestreo, de las cuales 1453 individuos (90 % de las capturas) corresponden a murciélagos que se alimentan de frutas y que presentaron 35 especies. Para los murciélagos frugívoros especialistas y oportunistas se capturaron siete especies solo representadas en 2012 y ocho especies solo para 2016. Se evidenciaron cambios en las abundancias relativas entre los periodos de muestreo (Tabla 5 y Anexo 1).

Tabla 5. Información general sobre los murciélagos capturados para el año 2012 y 2016 por ZV, incluyendo el número de individuos, los individuos por gremio, la riqueza de especies y las especies con evidencia de uso de tiendas

Muestra/ZV		Diversidad		Individuos/gremio							Especies que utilizan tiendas
Año	ZV	# ind.	# spp	C	FN	FN-T	FS	H	I	N	
2012	bmh-P	134	22	2	3	53	46	1	14	15	6:A. <i>jamaicensis</i> , <i>D.phaeotis</i> , <i>D.watsoni</i> , <i>P.helleri</i> , <i>V. nymphaea</i> , <i>V. thyone</i>
	bp-P	274	26	0	53	95	93	3	12	14	7:A. <i>jamaicensis</i> , <i>D. phaeotis</i> , <i>D. tolteca</i> , <i>D.watsoni</i> , <i>M_macconnelli</i> , <i>P. helleri</i> , <i>V. thyone</i>
	bp-MB	263	15	0	44	20	137	0	48	14	2: <i>D. tolteca</i> , <i>E. hartii</i>
	bp-M	115	7	0	2	0	94	0	13	14	0
2016	bmh-P	321	31	0	13	139	114	1	15	39	9:A. <i>jamaicensis</i> , <i>D. phaeotis</i> , <i>D. tolteca</i> , <i>D.watsoni</i> , <i>E. alba</i> , <i>M. macconnelli</i> , <i>P. helleri</i> , <i>V. nymphaea</i> , <i>V. pusilla</i>
	bp-P	272	27	0	12	87	133	4	10	26	7: A. <i>jamaicensis</i> , <i>D. tolteca</i> , <i>D.watsoni</i> , <i>E. hartii</i> , <i>P. helleri</i> , <i>V. nymphaea</i> , <i>V. pusilla</i>
	bp-MB	213	22	0	21	17	113	2	31	129	3: A. <i>jamaicensis</i> , <i>D. tolteca</i> , <i>D.watsoni</i>
	bp-M	17	5	0	1	0	14	0	1	1	0

Nota: Gremios: C=Carnívoro, N=Nectarívoro, FN=Frugívoro nómada, FN-T=Frugívoro nómada que utiliza tiendas, FS=Frugívoro sedentario, I=Insectívoro, N=Nectarívoro, H=Hematófago.

Se determinó el ámbito para las especies de murciélagos frugívoros referido a la distancia entre el punto menor y mayor donde se registra la especie, dichos puntos se determinaron al promediar el valor registrado para el estudio y el valor registrado en la literatura (Figura 2).

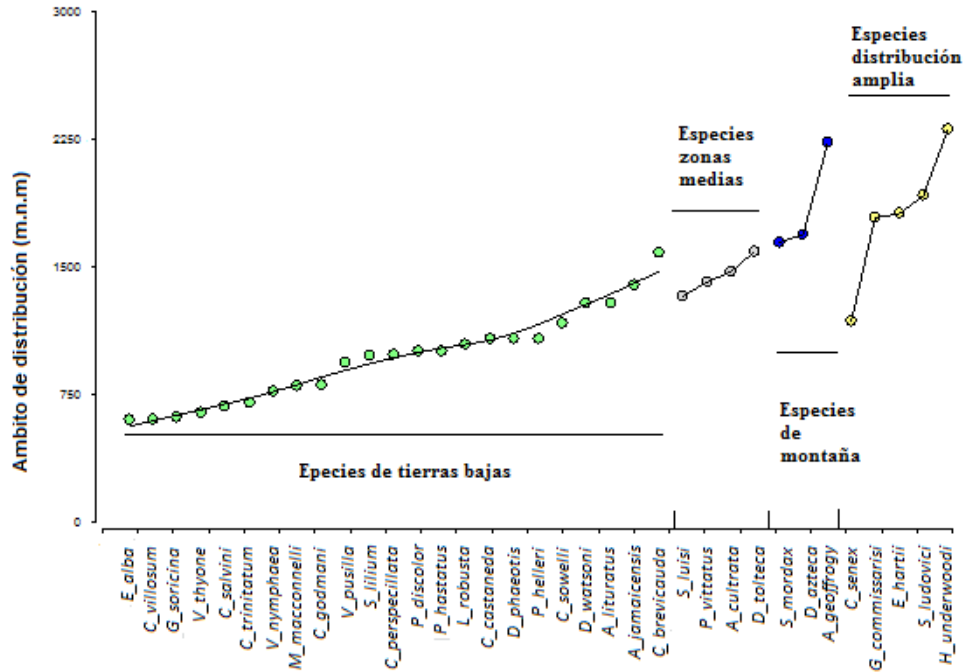


Figura 2. Patrones de distribución y su relación con la regla de Rapoport & Stevens (1982, 1992)

Bajo el gradiente evaluado, a medida que aumenta la temperatura disminuye la riqueza de murciélagos a partir de los 1700 msnm (Figura 3).

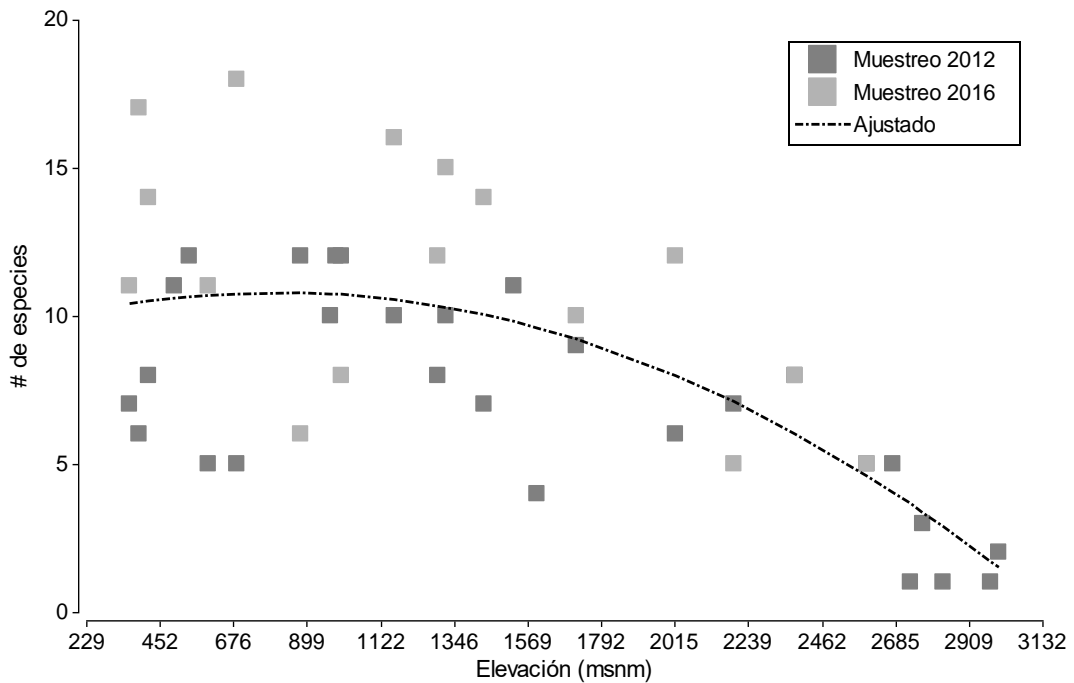


Figura 3. Patrón de diversidad que relaciona la riqueza de especies con la altitud, donde se discriminan los datos obtenidos para 2012 y 2016.

### *Esfuerzo de muestreo y características de diversidad de las zonas de vida*

Las curvas de acumulación de especies muestran tres grupos diferenciados en cuanto a la riqueza acumulada para comparar las características de los ensamblajes al esfuerzo de muestreo menor, así como una extrapolación para comparar las características de los ensamblajes cuando se capturaron 600 individuos por ZV. Empezando desde las tierras bajas con curvas de rarefacción *bmh-P* y *bp-P*, donde se observa que la riqueza de especies se comporta de la misma manera. Un segundo grupo compuesto por las tierras medias *bp-MB* de menor riqueza y claramente diferenciado del tercer grupo de tierras altas *bp-M*, que registró la menor riqueza de murciélagos.

Al tener en cuenta los resultados de la extrapolación, se evidencia que en el *bmh-P* se logró capturar 27 especies de las 30 que son estimadas por el modelo, obteniendo una cobertura de las capturas del 90 % para *bp-P*, la extrapolación evidencia que se capturaron 29 especies de las 30 estimadas con una cobertura del 97 %, para el *bp-MB* la extrapolación muestra que se capturó el 100 % de las 17 especies estimadas. Finalmente, el *bp-M* para el cual se capturaron cuatro especies, muestra que se capturó el 100 % de las esperadas al incrementar el esfuerzo de muestreo (Figura 4).

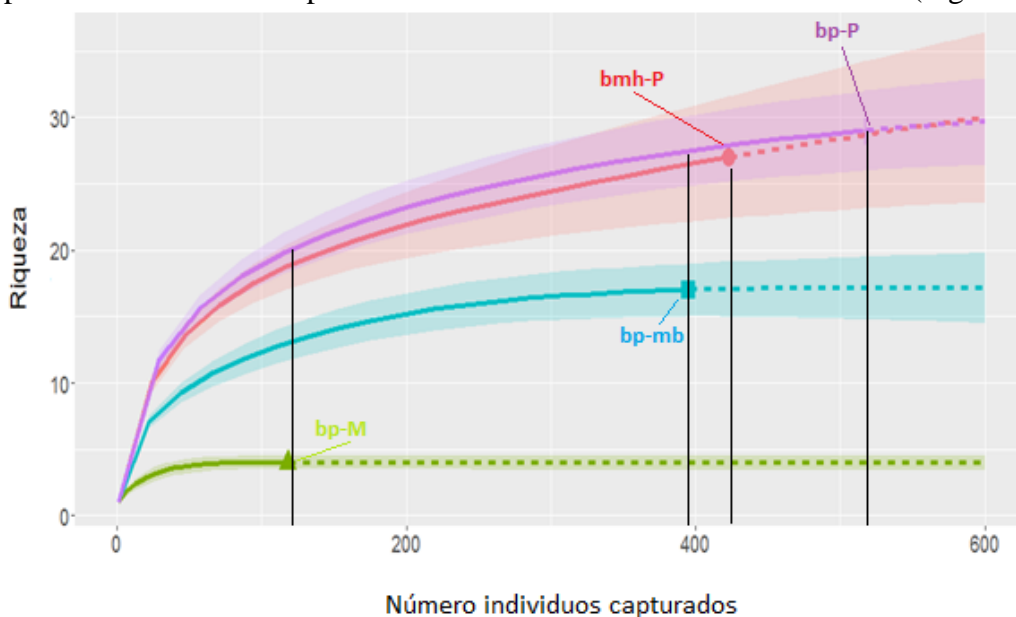


Figura 4. Curvas de rarefacción basadas en interpolación-extrapolación para las zonas de vida, para las muestras por UA con cerca de 600 individuos que se esperarían capturar.

### *Dominancia, equidad y rareza*

La riqueza de especies estimada mostró diferencias entre las ZV; *bmh-P* y *bp-P* obtienen la mayor riqueza de murciélagos, mientras que *bp-MB* mostraron menor riqueza, pero mayor riqueza que *bp-M* corroborando el gradiente de diversidad (Figura 5).

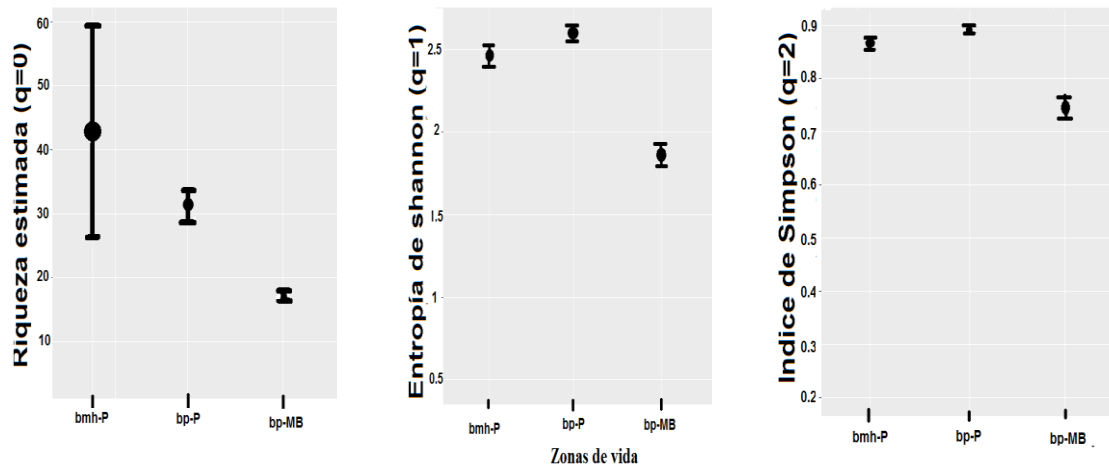


Figura 5. Índices de Hill en función de las zonas de vida: A). Riqueza estimada de especies, B). Entropía de Shannon y C). Índice de Simpson.

Las curvas de rango abundancia muestran que el bmh-P y el bp-P no presentan diferencias significativas mediante una prueba pareada de Kolmogorov-Smirnov ( $D=0.114$ ,  $P=0.976$ ) y a su vez estas ZV mostraron diferencias con las otras dos zonas de vida ( $D=0.343$ ,  $P=0.033$  y  $D=0.714$ ,  $p=0.000035$ ), finalmente, las zonas de vida bp-MB y bp-M mostraron diferencias entre sí en las distribuciones que presentan ( $D=0.371$ ,  $p=0.016$ ).

En primer lugar, el bmh-P y el bp-P no presentan diferencias significativas, pero evidencian diferencias en cuanto a la distribución de las especies en el ensamblaje, cambios en la dominancia y las especies raras. Las dos ZV muestran la presencia de varias especies de frugívoros dominantes, que cambian para cada ZV (Figura 6).

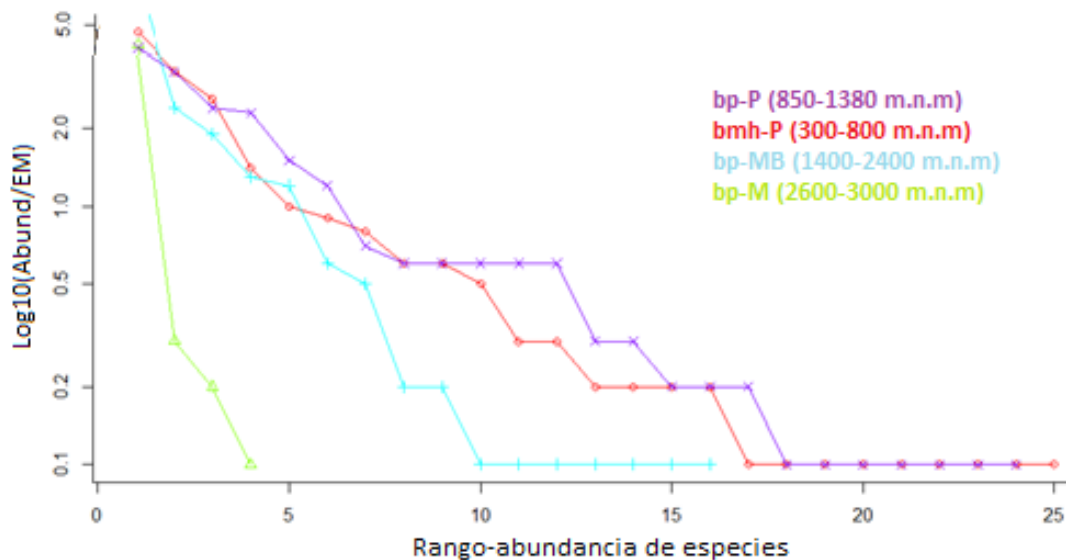


Figura 6. Curvas de Rango-Abundancia donde se grafica el  $\log_{10}$  de la abundancia corregida por el esfuerzo de muestreo en función de categorías asignadas para las especies, desde las más dominantes hasta las raras, esto para los murciélagos frugívoros.

### Comparación entre ensamblajes

Los sitios se agruparon en tres grandes grupos según la composición de especies registradas; se definen tres ensamblajes 1, 2-1 y 2-2. A su vez dentro del ensamblaje 2 hay una separación en dos grupos (Figura 7). Las especies más asociadas al ensamblaje 1 son *A. jamaicensis*, *A. lituratus*, *C. castanea*, *C. perspicillata*, *C. sowelli*, *D. phaetis*, *D. watsoni*, *G. soricina*, *H. underwoodi*, *L. robusta*, *P. helleri* y *V. nymphaea*. En cambio en el ensamblaje 2 se encuentran asociadas las especies *A. geoffroy*, *D. azteca*, *D. tolteca*, *S. lilium*, *S. ludovici* y *S. mordax*.

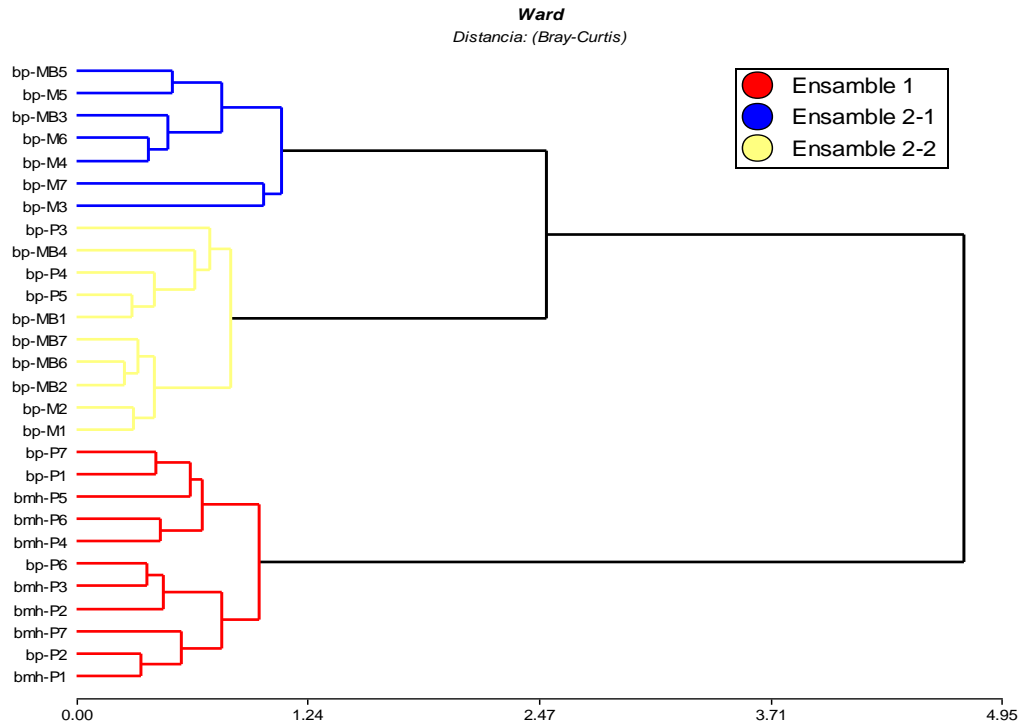


Figura 7. Conglomerado de las parcelas de muestreo basado en la composición de especies, ponderado por las capturas.

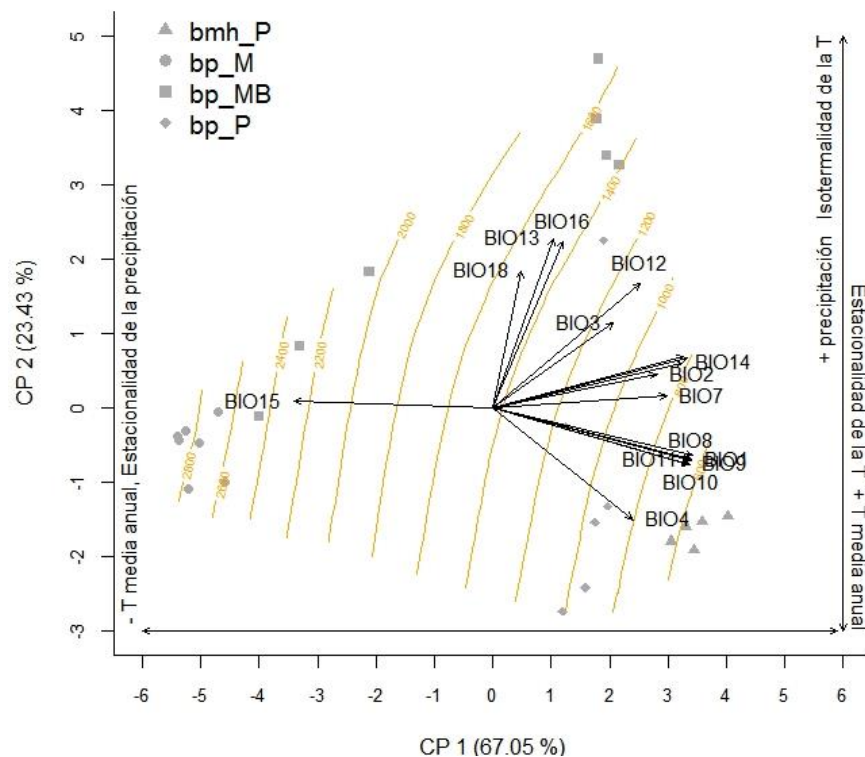
Se reconoció que el bmh-P presenta el mayor número de especies indicadoras, seguido por el bp-MB y el bp-P, y finalmente, el bp-M no presenta especies de murciélagos indicadoras (Tabla 6).

Tabla 6. Especies de mayor valor indicador según las zonas de vidas.

Zona de vida	Especie	VI	p
bmh-P	<i>A. lituratus</i>	0.67	0.03
	<i>C. castaneda</i>	0.68	0.02
	<i>C. perspicillata</i>	0.74	0.01
	<i>C. sowelli</i>	0.61	0.04

	<i>D. phaeotis</i>	0.7	0.01
	<i>D. watsoni</i>	0.76	0.01
	<i>L. robusta</i>	0.74	0.02
	<i>V. nymphea</i>	0.73	0.01
bp-P	<i>A. jamaicensis</i>	0.74	0.01
	<i>P. vittatus</i>	0.88	0.01
bp-MB	<i>D. azteca</i>	0.91	0.01
	<i>S. ludovici</i>	0.68	0.04
	<i>S. mordax</i>	0.78	0.01

*Distribución potencial de los murciélagos en el espacio multidimensional de las variables bioclimáticas*



**Figura 8.** Ubicación de las parcelas de estudio en el espacio de las variables bioclimáticas. Los dos primeros ejes explican 90.48 %.

El ACP define un gradiente climático a lo largo de los ejes; donde el CP1 separa las parcelas bp-M principalmente por ser sitios con mayor estacionalidad de la precipitación y menores temperaturas promedio anuales. En cambio, las parcelas bhm-P y bp-P son sitios menos estacionales en precipitación, mayores temperaturas promedio anuales, más estacionales en temperatura, y una mayor isothermalidad, así como mayor precipitación. Por otro lado, el CP2 con menor variación, separa a parcelas bp-MB con mayores precipitaciones acumuladas anuales, mayor

isotermalidad, menor temperatura promedio anual, mientras que bp-P y bmh-P corresponden a menor precipitación acumulada, mayor temperatura y estacionalidad de la temperatura (Figura 8).

### *Modelos de distribución de las especies*

#### *Probabilidad de detección*

Para la mayoría de especies seleccionadas se evidenció un efecto del EM en la probabilidad de detección, donde al incrementar el esfuerzo de muestreo incrementa la detección de las especies. Este patrón no se hizo evidente para *D. tolteca* y tampoco se evidenció un efecto del % de luna sobre su probabilidad de detección. Adicionalmente a la falta de efecto del porcentaje de luna evidenciado para *D. tolteca*, también se evidenció en la probabilidad de detección para *A. lituratus* y *C. sowelli*. Con la probabilidad de detección de las especies se procedió a obtener un estimado corregido por detección de las abundancias de las especies. En el Anexo 3 se incluye una tabla que describe las covariables y los modelos de distribución que fueron empleados.

Las especies se distribuyen de forma diferencial a través del gradiente climático, especies como *D. watsoni*, *C. perpicillata* y *A. lituratus* muestran su óptimo de abundancias en tierras bajas, seguidas de especies de tierras medias como *P. vittatus*, *A. jamaicensis* y *D. tolteca* y finalmente, especies de tierras altas como *S. ludovici* (que tiene un rango de distribución amplio), *D. azteca* y *S. mordax*, los dos últimos con rasgo de distribución restringido en las zonas altas.

Como se indicó en los métodos, al tener un mayor número de variables predictoras que observaciones, se utilizaron los tres primeros ejes de un ACP construido con las 19 variables bioclimáticas. Se seleccionaron 11 especies, y se generó para cada una el modelo de distribución en relación con los componentes principales que absorben la variabilidad de las variables bioclimáticas mediante la variable latente. Esto permitió reconocer los óptimos de distribución de las especies, donde se alcanzan los mayores valores de abundancia corregida por probabilidad de detección. Los pesos de los componentes principales se dieron así: el componente principal 1= 0.25765, explica la distribución de las especies de zonas altas y el componente principal 2= -0.16541 y el componente principal 3 = -0.13610, la distribución de las especies de zonas bajas.



Tabla 7. Índice de valor de importancia para las especies seccionadas para modelar su distribución.

Especie	Óptimo	Máximo abundancia	Altura óptima msnm
<i>A. cultrata</i>	0.84766	13	1165
<i>A. geoffroyi</i>	0.8471	13	2020
<i>A. jamaicensis</i>	-0.09032	14	696
<i>A. lituratus</i>	NA	NA	631-696
<i>C. perspicillata</i>	-0.85678	12	391
<i>D. azteca</i>	NA	NA	2380
<i>D. tolteca</i>	0.38421	7	1323
<i>D. watsoni</i>	-0.86416	45	391
<i>P. vittatus</i>	-0.29022	13	1165
<i>S. ludovici</i>	0.04713	16	1165-2677

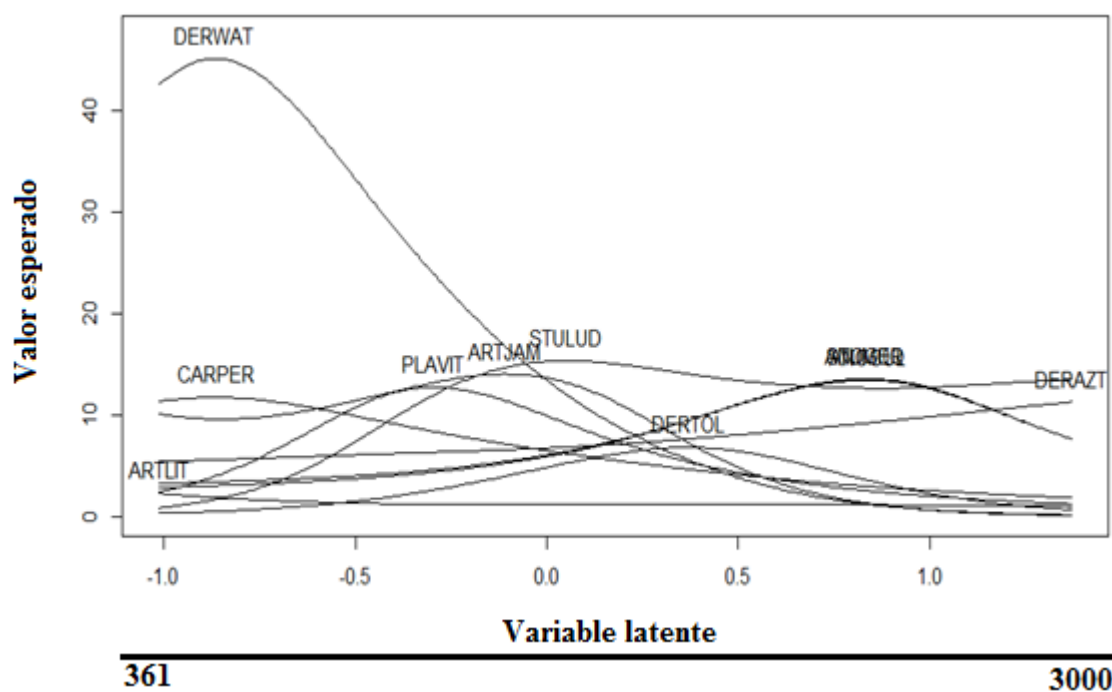


Figura 9. Distribución de las especies de murciélagos basadas en el espacio multidimensional del clima. La figura muestra los óptimos de mayor abundancia y su tolerancia al gradiente.

La Figura 9 muestra que las especies *D. watsoni*, *C. perspicillata*, *A. lituratus* y *A. jamaicensis* pueden estar presentes a elevaciones más bajas que no fueron objeto del muestreo. Para *P. vittatus*, *S. ludovici*, *A. cultrata* y *A. geoffroyi* presentan óptimos y límites definidos de tolerancias ambientales. Por otro lado, para *D. azteca*, y *D.*

*tolteca*, podrían presentar un rango de distribución a mayores alturas, donde con base en la literatura esto es más probable para *D. azteca*.

#### *Distribución potencial actual y futura para las especies de murciélagos*

Finalmente, se construyeron los modelos de distribución actual y futura para escenarios optimistas de CC (horizonte 2050 RCP 4.5). De las 11 especies para las que se modeló la distribución actual y futura, siete mostraron disminución en su ámbito de distribución y las restantes cuatro incrementaron su ámbito (Tabla 8).

Los frugívoros oportunistas del género *Anoura sp* disminuyen sus ámbitos de distribución y las abundancias, restringiendo la distribución de las dos especies cerca de los 2000 msnm, y las dos especies presentan un patrón similar de distribución. El murciélago *A. jamaicensis* prácticamente desaparece en el bmh-P y el bp-MB e incrementa su abundancia y presencia en el bp-P, donde posiblemente incrementará su abundancia y movimiento en el área de amortiguamiento.

Para *A. lituratus* se reconoce un incremento en su abundancia en el bmh-P y en la parte baja del bp-P, posiblemente ocupando el nicho ecológico que deja *A. jamaicensis* con la cual presenta cierto grado de hibridación y alta competencia. *Carollia perpicillata* incrementará su ámbito de distribución, así como los valores de abundancia, y ocupará el nicho ecológico que abandonan otras especies dada su alta capacidad adaptativa. La especie *D. azteca* disminuirá cerca de 42 000 ha de ámbito de distribución, así como su abundancia.

El ámbito de distribución de *D. tolteca* es restringido a una zona media del gradiente altitudinal, perdiendo 800 ha y disminuyendo en abundancia, lo cual puede evidenciar una tendencia a la extinción local. Para *D. watsoni* hay un incremento en el ámbito de distribución de 29 200 ha, adicionalmente, la especie será dominante a través de su rango de distribución. *Platyrrhinus vittatus* muestra la mayor reducción del ámbito de distribución y abundancia, quedando restringida a la zona media del gradiente. A pesar de que *S. ludovici* es una especie dominante, se modela un efecto negativo sobre su distribución, lo cual es el resultado de estar restringida a zonas de montaña. Finalmente, *S. mordax* perderá cerca del 16 % de su ámbito de distribución y será restringida a un cinturón pequeño en la zona alta del gradiente altitudinal, siendo una especie que podría extinguirse localmente (Tabla 8).

**Tabla 8. Área presente y futura estimada para 11 especies de murciélagos, donde se evidencia la tendencia en el ámbito de distribución y las abundancias.**

<b>Especie</b>	<b>Categ.</b>	<b>Área (ha)</b>	<b>Área (ha)</b>	<b>Área actual (ha)</b>	<b>Área futura (ha)</b>	<b>Dirección cambio área (Ha)</b>
<i>Anoura cultrata</i>	Ausente	169.200	195.900			
	Común	96.200	56.200	242.600	215.900	<b>-26.700</b>
	Abundante	146.400	159.700			
<i>Anoura geoffroyi</i>	Ausente	174.700	202.400			
	Común	94.500	51.700	237.100	209.400	<b>-27.700</b>
	Abundante	142.600	157.700			
<i>Artibeus jamaicensis</i>	Ausente	189.500	182.400			
	Común	102.700	229.400	222.300	229.400	7.100
	Abundante	119.600	0			
<i>Artibeus lituratus</i>	Ausente	227.600	197.900			
	Común	184.200	213.900	184.200	213.900	29.700
<i>Carollia perspicillata</i>	Ausente	157.100	127.100			
	Común	116.000	102.500	254.700	284.700	30.000
	Abundante	138.700	182.200			
<i>Dermanura azteca</i>	Ausente	141.600	184.300			
	Común	108.900	97.200	270.200	227.500	<b>-42.700</b>
	Abundante	161.300	130.300			
<i>Dermanura tolteca</i>	Ausente	320.600	321.400			
	Común	91.200	90.400	91.200	90.400	<b>-800</b>
<i>Dermanura watsoni</i>	Ausente	177.300	148.100			
	Común	112.100	90.100	234.500	263.700	29.200
	Abundante	122.400	173.600			
<i>Platyrrhinus vittatus</i>	Ausente	153.500	230.200			
	Común	174.300	113.600	258.300	181.600	<b>-76.700</b>
	Abundante	84.000	68.000			
<i>Sturnira ludovici</i>	Ausente	145.800	187.300			
	Común	25.700	17.600	266.000	224.500	<b>-41.500</b>
	Abundante	240.300	206.900			
<i>Sturnira mordax</i>	Ausente	5.000	70.500			
	Común	264.200	183.600	406.800	341.300	<b>-65.500</b>
	Abundante	142.600	157.700			

## **Discusión**

### *Caracterización de la comunidad de murciélagos*

Los murciélagos Phyllostomidos dominan los ensamblajes neotropicales, tal y como se observó en el curso de la investigación. Se encontró que al decrecer la temperatura e incrementar la elevación, disminuye la diversidad y se reconoce un efecto de las variables bioclimáticas y las interacciones mutualistas como

determinante de dichos patrones (Fleming 1986). En este contexto, se reconoce que los ensamblajes de las especies son dinámicos y es usual observar esta dinámica en estudios de largo plazo (Laval 2004), lo cual se presume puede ser el resultado de la disponibilidad de recursos (Popa-Lisseanu y Voigt 2009) y se da en función de la capacidad de movimiento y requerimiento energéticos (Stawski *et al.* 2014).

El número de individuos capturados y la riqueza de especies para el bmh-P fue mayor para 2016, efecto de incluir mayor variabilidad temporal. Se encontró un patrón de diversidad altitudinal con una zona de mayor diversidad que incluye las dos ZV de menor altitud (McCain 2007a; McCain y Grytnes 2010). Para la riqueza de especies de murciélagos frugívoros, se obtuvo una mayor diversidad en el bp-P y para el bmh-P se caracterizó por las especies raras (McCain y Grytnes 2010), lo cual evidencia cómo la temperatura determina la disponibilidad de recursos. Se capturaron nueve especies de murciélagos que utilizan tiendas: *A. jamaicensis*, *D. phaeotis*, *D. tolteca*, *D. watsoni*, *E. alba*, *M. macconnelli*, *P. helleri*, *V. nymphaea*, *V. pusilla*, con mayor representación en tierras bajas, resultado de la alta disponibilidad de alimento y hojas para la construcción de tiendas.

Se definió el ámbito de distribución entre el punto mínimo y el máximo de captura (Laval y Rodríguez-H 2002), se observó un incremento en el ámbito de distribución al propuesto para algunas especies. Para *C. perspicillata*, *D. tolteca*, *A. geoffroyi*, *C. brevicauda*, *V. nymphaea* y *C. senex* se registra una expansión en el ámbito. Para *C. sowelli* se registró un ámbito de distribución entre 361-1.526 msnm, el primer registro de su posible distribución altitudinal especie, que, adicionalmente, se encuentra simpátrica con *C. brevicauda* y *C. perspicillata* (Baker *et al.* 2002).

También es coherente que los ámbitos de distribución se relacionan con la regla de Rapoport (Rapoport 1982; Stevens 1992). La mayoría de especies de tierras altas presentan ámbitos de distribución amplios, al aproximarse a un ámbito medio de distribución, se encuentran extensiones amplias, pero sesgadas a los extremos del gradiente altitudinal y finalmente, en tierras bajas se encuentran especies con rangos amplios, pero limitados a zonas bajas, y especies raras para las cuales es difícil estimar su ámbito de distribución, posiblemente con ámbitos de distribución estrechos.

También se evidencian especies con ámbitos geográficos amplios como *G. commisari* y *S. senex* que a su vez fueron especies poco comunes en la zona de estudio, o *S. ludovici* que es la especie dominante desde la ZV bp-P hasta los 3000 m.n.m, y *H. underwoodi*, especie capturada usualmente que presenta bajas abundancias. En función de lo encontrado y ante escenarios en las variables bioclimáticas, las especies más amenazadas corresponden a las de ZV de tierras altas, expansión del rango de distribución de especies generalistas, pérdida local de

especies especialistas y un posible desgaste biótico en las tierras bajas (Feeley y Silman 2010; Aguiar *et al.* 2016).

Evaluar los cambios en la riqueza al incrementar la temperatura, es coherente con patrones de diversidad propuestos, como lo son el decrecimiento de la diversidad al incrementar la altitud y una meseta de mayor diversidad en tierras bajas, donde pudo haber sido necesario muestreos a menor altitud para aclarar dicho patrón (McCain y Grytnes 2010).

Para 2012, el patrón parece ser coherente con una meseta de mayor diversidad en tierras bajas y para 2016, con que la diversidad decrece al disminuir la altura, se propone que los patrones de diversidad pueden ser dinámicos en el bosque húmedo neotrópico. En estudios en mamíferos encontraron variación en el patrón, en función de las variables bióticas (McCain 2007a). Se reconocen diferencias en los patrones de diversidad entre especies, lo cual puede ser el resultado de diferentes atributos biológicos y la historia filogenética (Patterson *et al.* 1998). Sin lugar a dudas, la riqueza de murciélagos frugívoros empieza a empobrecer al incrementar la altitud, donde el riesgo derivado del CC puede afectar a las especies de acuerdo con su posición en el gradiente altitudinal (Patterson *et al.* 1996).

#### *Esfuerzo de muestreo y características de diversidad de las zonas de vida*

La rarefacción como estimador de biodiversidad expresa diferencias entre las cuatro ZV, donde las zonas bajas del gradiente presentan una rarefacción similar, llegando a valores muy bajos de diversidad en las ZV de mayor altitud. Estos resultados son el reflejo de que los individuos, poblaciones y comunidades tendrán la necesidad de adaptarse o dispersarse como respuesta al CC, y donde los gradientes altitudinales ofrecerán alternativas y flexibilidad para las especies (Berg *et al.* 2010).

Se observa que, aunque el bmh-P presenta un número menor de especies e individuos, sus tendencias en riqueza y número de individuos son mayores, ya que todavía no se ha alcanzado el valor estimado por el modelo de extrapolación. Posiblemente, esto se deba al alto número de especies raras y a un menor esfuerzo de muestreo. En las ZV bp-MB y bp-M no se espera encontrar un mayor número de murciélagos frugívoros, y se evidencia una disminución del 43 % de la riqueza esperada para el bp-MB y del 87 % de la riqueza esperada para el bp-M.

#### *Dominancia, equidad y rareza*

Los índices de diversidad empleados soportan y adicionan información aportada por las curvas de acumulación de especies. Si se evalúa las ZV en función de la riqueza estimada de especies, se observa que entre los bosques bajos no hay diferencia para las dos ZV que los componen, pero hay una alta variabilidad espacial

capturada por el bmh-P. En estas zonas puede pronosticarse la posibilidad de llegar al desgaste biótico (Colwell *et al.* 2008; Feeley y Silman 2010).

Teniendo en cuenta la riqueza estimada de especie, en el bp-P hay una distribución más equitativa de las abundancias, donde los efectos del CC podrían ser amortiguados más fácilmente, pero incrementarían efectos de la competencia, en el bp-MB podría pasar un efecto relativamente similar al bp-P, darse la colonización de nuevas especies y un incremento en los valores de biodiversidad. En el bosque montano, podría incrementar la diversidad, pero presionar a especies de distribución restringida de alta montaña (Patterson *et al.* 1996). Por otro lado, los efectos del CC pueden ser mayores en la fauna que en las plantas, donde adquiere relevancia la necesidad de abordar un enfoque a nivel de comunidad (Schleuning *et al.* 2016).

Por ejemplo, en el bmh-P domina el murciélago frugívoro y constructor de tiendas *D.watsoni*, seguido por los murciélagos especialistas de *Piper sp*: *C.perspicillata* y *C. castaneda*, después vienen el frugívoro *A. jamaicensis* seguido de los frugívoros oportunista *H.underwoodi* y *L.robusta*. En el bp-P hay un recambio de especies dominantes, donde aparece *S.ludovici* y rápidamente se vuelve una especie dominante a lo largo del gradiente. *D. watsoni* empieza a perder progresivamente su grado de dominancia en el gradiente, así como *C.perspicillata* y otras especies dominantes y se distribuyen a elevaciones medias y altas como lo son *P.vittatus*, *D.tolteca* y *S.mordax*. En segundo lugar, se evidencia que la distribución de las abundancias intermedias es más equitativa en el bp-P, cuya gráfica decae más lentamente que la del bmh-P (Malcolm *et al.* 2006).

En el bp-MB disminuyen casi a la mitad el número de especies en comparación con las dos ZV evaluadas previamente. La especie *S.ludovici* continúa dominando en conjunto con *S.mordax*, las cuales son especies simpátricas en parte del gradiente. En esta ZV *D.watsoni* deja de ser una especie dominante, *D. tolteca* continúa siéndolo, pero es superado en grado de dominancia por *D.azteca*, estos dos últimos reconocidos como especies que podrían utilizar tiendas. En esta ZV, *P.vittatus* continúa siendo dominante, y aparece el murciélago nectarívoro y frugívoro oportunista *A.geoffroyi*. En cuanto a la distribución de las abundancias, se observa que esta es mucho menos equitativa en relación con las dos ZV previamente evaluadas.

El bp-M presenta una baja diversidad para este gremio, con una única especie dominante, (*S.ludovici*). En las abundancias medias, se encuentra al frugívoro oportunista *A.geoffroyi* y al frugívoro *S.mordax*, donde se reconoce una baja equitabilidad, apoyando la baja diversidad del ensamblaje de murciélagos frugívoros en esta ZV. Finalmente, una única especie rara, la cual es un murciélago posiblemente que usa tiendas como otros de su género en las zonas altas de los

gradientes altitudinales, pero que para el GACVM presenta un rango de distribución restringido.

Al observar las dinámicas para murciélagos y el recambio de especie, se evidencia un efecto de las redes ecológicas en la estructuración de los patrones de diversidad y su respuesta al cambio (Mello *et al.* 2011), y se propone que es importante caracterizar los límites fisiológicos de las especies para generar un nuevo elemento de información que permita comprender cómo las especies pueden responder ante el cambio en las condiciones, inclusive en áreas protegidas (Fung *et al.* 2016).

#### *Comparación entre ensamblajes*

Se ha propuesto que las ZV podrían generar parcialmente algunas barreras para la dispersión en murciélagos, sin embargo, parece que los murciélagos pueden evadir estas barreras, y su distribución asociarse fuertemente con variables abióticas y bióticas (Echeverría 2013; Arauz 2015). Mediante el análisis de conglomerados se identificaron tres ensamblajes a lo largo del gradiente. Uno claramente separado para tierras bajas, donde se encuentran todos los puntos del bmh-P y algunos del bp-P, lo cual es coherente con los análisis previos. Se identifica un segundo ensamblaje que a su vez se divide en dos (Fauth *et al.* 1996).

Cada ensamblaje presenta especies de frugívoros estrictos u oportunistas que actúan como indicadoras y son elementos importantes en la estructuración de dichos ensamblajes. Se propone que estos ensamblajes presentan un rol importante en el mantenimiento de las comunidades y las redes ecológicas, y de acuerdo con las características de los mismos tienen mayor o menor tendencia a ser afectados por el CC (Bascompte y Jordano 2007; Thébault y Fontaine 2010).

#### *Distribución potencial de los murciélagos con base en el espacio multidimensional de variables climáticas*

En las montañas tropicales, se reconoce que factores como la temperatura y precipitación son claves en la estructuración de los gradientes de diversidad (Braunisch *et al.* 2008; Berg *et al.* 2010). Sin embargo, se logró reconocer que los factores bióticos son elementos determinantes de estos patrones (Pearson y Dawson 2003). Estudios con murciélagos muestran un efecto de variables abióticas en la estructuración de los ensamblajes de murciélagos, con efectos directos de la temperatura y disponibilidad de agua (McCain 2007b). Un ejemplo del efecto potencial del CC sobre murciélagos relaciona la maniobrabilidad de las especies con el acceso al agua (Hall *et al.* 2016). En este contexto, se evidencia que la disponibilidad de agua no es una limitante actual a lo largo del gradiente por su alta precipitación y que la temperatura puede ser una variable determinante para

determinar las características de los ensamblajes, así como lo son los factores bióticos (Patterson *et al.* 1996; Patterson *et al.* 1998).

### *Modelos de distribución de las especies*

#### Probabilidad de detección

El diseño de muestreo se relaciona ampliamente con la probabilidad de detección, y esta varía ampliamente entre estudios. Lo anterior hace relevante generar estrategias para evaluar la probabilidad de detección y corregir los datos obtenidos (Royle 2004). En este sentido, se logra evidenciar un efecto del porcentaje de luna sobre la probabilidad de detección en murciélagos, efecto que ha sido evidenciado como una correlación negativa entre la intensidad de luna y la actividad, como estrategia para evadir a los depredadores (Saldaña-Vázquez y Munguía-Rosas 2013). Los muestreos de murciélagos se llevan a cabo en noches de menor porcentaje de luna, pero es difícil lograr muestreos representativos únicamente en las noches de menor luz, en este contexto se prefiere medir e incluir la variable modelos.

#### Distribución potencial actual y futura para las especies de murciélagos

Reconocer los patrones de diversidad de las especies permite comprender la relación con las variables bióticas y abióticas (Patterson *et al.* 1996; Mittelbach *et al.* 2007; Van Der Putten *et al.* 2010). La temperatura es una variable que decrece al incrementar la altitud, y se relaciona con los patrones de distribución que presentan estos organismos en relación con las tasas elevadas de consumo de energía y requerimientos fisiológicos (McCain 2007b). Se ha reconocido que los escenarios de CC permiten tener una visión amplia de cómo pueden afectar a las especies, pero se reconoce la necesidad de incluir factores bióticos (Pearson y Dawson 2003). Para esta investigación se utilizaron escenarios RCP 4.5 a 2050, los cuales se basan en la estabilización del forzamiento radioactivo (Thomson *et al.* 2011).

Se encontraron cambios entre la distribución actual y futura para 11 especies con información robusta para modelar. Las especies responden de manera independiente al cambio pronosticado para las variables bioclimáticas (Willis y Bhagwat 2009; Van Der Putten *et al.* 2010). Se ha planteado que especies de tierras bajas con rangos de distribución restringida, pueden desaparecer (Berg *et al.* 2010), llevando a un desgaste biótico o pérdida de especies de importancia para el funcionamiento de los ecosistemas (Colwell *et al.* 2008).

Especies de tierras bajas con ámbitos de distribución amplios, pueden aumentar sus abundancias a mayores alturas y generar interacciones antagónicas que no se evidenciaban previamente (Dale *et al.* 2001). Especies de altitudes intermedias



pueden disminuir su rango de distribución y limitarse a una pequeña franja del gradiente o incrementar sus rangos de distribución hacia altitudes mayores o menores. Para las especies de zonas altas, posiblemente se limitarán sus ámbitos de distribución (Willis y Bhagwat 2009; Chen *et al.* 2011; Lenoir y Svenning 2015).

Con base en la información generada durante más de 40 años de investigación sobre impactos potenciales del CC sobre la biodiversidad, se reconoce que este tendrá efecto sobre procesos como la reproducción, la migración, la hibernación y afectará a los organismos, las especies, poblaciones, comunidades y ecosistemas (Loeb y Winters 2013; Lenoir y Svenning 2015). Se propone que las características de las redes mutualistas podrán generar mayor o menor resiliencia a los sistemas (Schleuning *et al.* 2016).

Es importante tener en cuenta que, aunque se evidencia una mayor resiliencia de los sistemas naturales, los efectos del CC pueden afectar inclusive las zonas de conservación. En un estudio de largo plazo, las comunidades de aves en zonas protegidas de la amazonia han tenido un efecto negativo, relacionado con el CC, en especial con los eventos extremos ENOS, donde aves insectívoras de dosel disminuyeron dramáticamente sus abundancias (Blake y Loiselle 2015). Pero los efectos también tienen lugar a escala biogeográfica, donde se ha estimado la desaparición de condiciones climáticas y los nichos ecológicos (Feeley y Silman 2016).

Se prioriza la necesidad de aportar a las rutas de dispersión de la fauna y de las semillas, para Costa Rica se evidencia como necesario incrementar en 11 % las áreas protegidas y en 5 % los corredores biológicos para garantizar la capacidad de estabilización del sistema (Fung *et al.* 2016). Finalmente, es clave incluir a los sistemas de áreas protegidas dentro de las políticas de desarrollo de los países, de lo contrario, los efectos evidenciados por los diferentes trabajos que han abordado estas temáticas serán mayores a lo propuesto (Watson *et al.* 2016; Obama 2017).

Frugívoros oportunistas (nectarívoros): se modeló la distribución de dos especies, las cuales son simpátricas en la zona de estudio, presentan ámbitos de distribución similares, y la respuesta a los escenarios futuros de CC predice la misma tendencia a la disminución. La distribución de estas dos especies es restringida a una zona de elevación media- alta, con extinción local en zonas bajas aportando al desgaste biótico (Feeley y Silman 2010), al disminuir el ámbito de distribución en las zonas altas, así como la posible conectividad con las poblaciones del pacífico (Tamsitt y Nagorsen 1982; Ortega y Alarcón-D 2008).

Se ha propuesto que los murciélagos frugívoros oportunistas pueden llevar a cabo migración diferencial entre sexos a lo largo de gradientes, con la finalidad de garantizar la disponibilidad de alimento a las hembras durante la preñez-lactancia y se cree que los efectos del CC pueden afectar este proceso (Moussy *et al.* 2013). Estas especies, al intercalar una dieta nectarívora-insectívora con el consumo de frutos y la posibilidad de utilizar hábitat diversos, pueden ser un elemento importante para contemplar la resiliencia de los ecosistemas al CC (Kunz *et al.* 2011).

Frugívoros sedentarios: el murciélago *C. perspicillata* se distribuye entre la zona baja a media del gradiente e incrementa su abundancia en zonas de menor altitud. Esta especie es común en zonas naturales e intervenidas (Cloutier y Thomas 1992) y es especialista de plantas del género *Piper sp*, uno de los géneros más diversos a nivel tropical con compuestos secundarios que fortalecen la relación mutualista (Parmar *et al.* 1997). Este patrón de distribución refleja las limitaciones fisiológicas que presenta la especie (Audet y Thomas 1997) con poblaciones que pueden migrar parcial o diferencialmente entre sexos (Fleming 2003). Los modelos muestran un incremento en el ámbito de distribución y abundancias, la cual es una especie con alta capacidad de adaptación. Las especies del género presentes en Costa Rica pueden ser elementos importantes de adaptación al CC (Harvey y Villalobos 2007; Ripperger *et al.* 2015).

Las dos especies del género *Sturnira sp* presentan respuestas al CC diferentes. *Sturnira ludovici* fue la especie con más abundancia y es dominante desde el bp-P al bp-M con un patrón de distribución local entre los 1165 y los 3000 msnm (Stevens 1992), donde especies de zonas altas presentan ámbitos amplios de distribución. Modelos futuros muestran una disminución de 41 500 ha y decrecimiento en las abundancias, donde se reconoce que las especies dominantes son las que marcan los rangos funcionales de las comunidades y se reestructurarán las redes de interacción (Bascompte y Jordano 2007; Schleuning *et al.* 2016).

Para *S. mordax*, se registra un patrón de distribución entre 1298 hasta 2677 msnm, el cual es restringido a tierras altas, pero no se adapta a la regla de Rapoport, donde habrá una disminución en el ámbito de distribución (Matson y McCarthy 2004). Posiblemente, los ensamblajes de murciélagos de tierras altas tendrán una tendencia a incrementar el número de especies y la extinción local. Posiblemente, las redes mutualistas complejas como las de tierras medias, serán más resilientes y las de tierras altas y bajas más sensibles (Aguilar *et al.* 2016).

Frugívoros nómadas: el primer grupo de la tribu *Ectophyllina* para la que se generaron modelos de distribución corresponde a tres especies de murciélagos de tamaño medio a grande sin evidencia de uso de tiendas, y corresponden a: *A.*

*lituratus*, *D. azteca* y *P. vittatus*. El tamaño de estas especies puede ser una limitante para el uso de tiendas, pero a la vez puede permitir la movilización de semillas de plantas de mayor tamaño, incluyendo árboles de bosque maduro a zonas intervenidas o fragmentadas (Dumont 2003; Labova *et al.* 2009).

El ámbito de distribución de *A. lituratus* es limitado a las zonas bajas del gradiente, donde su abundancia incrementa al disminuir la altitud. Los modelos futuros de la distribución de la especie visualizan un incremento de la misma a través del gradiente altitudinal, así como un incremento en la abundancia y por lo tanto, un efecto de competencia con especies como *A. jamaicensis* y a su vez, un efecto en el servicio ecosistémico de dispersión de semillas en función de la capacidad de dispersar plantas con semillas de diferentes tamaños (Muscarella y Fleming 2007; Ríos-Blanco y Pérez-Torres 2015; Ripperger *et al.* 2015).

Para *D. azteca* se presentó un patrón de distribución opuesto, restringido a las zonas altas del gradiente, donde su abundancia incrementa a mayores alturas con un ámbito de distribución bastante limitado (Webster y Jones 1982). Esta especie evidencia una pequeña reducción para las tierras altas, que a su vez está acompañada con una disminución en sus abundancias, el efecto que tendrá el CC sobre las especies que se distribuyen en zonas altas (Freemana y Class 2014; Blake y Loiselle 2015; Urban 2015). Al evaluar los patrones de distribución de *A. lituratus* (amplio en tierras bajas) y *D. azteca* (restringido en tierras altas), estos difieren a lo propuesto por la regla de Rapoport (Stevens 1992).

Finalmente, *P. vittatus* presenta un patrón de distribución restringido a la zona media del gradiente con altas abundancias, donde se evidencia su presencia en bosque natural y zonas intervenidas. Para esta especie los modelos reaccionan ante los escenarios de CC disminuyendo su ámbito de distribución aún más, al igual que sus abundancias. Los resultados evidenciados para este grupo de frugívoros reconocen efectos que pueden impactar procesos ecológicos como el desgaste biótico en tierras bajas (Colwell *et al.* 2008), y afectar la capacidad para capturar carbono en los ecosistemas (Poorter *et al.* 2015; Wheeler *et al.* 2016).

Frugívoros nómadas tenderos: para *A. jamaicensis*, las abundancias son más altas en zonas medias del gradiente y disminuyen al disminuir la altitud. Los modelos futuros predicen una disminución marcada en el ámbito de distribución de la especie, así como una disminución en la abundancia de la misma, restringiéndola únicamente a una pequeña franja en las alturas medias del gradiente. Se reconoce el consumo de frutas de cerca de 190 especies, entre las que se encuentran especies de bosque secundario y primario, donde se deteriorará el papel funcional de esta especie en la

adaptación y mitigación ante el CC (Ortega y Castro-Arellano 2001; Labova *et al.* 2009).

Por otro lado, *D. tolteca* muestra un ámbito de distribución restringido a la zona media del GACVM, donde las abundancias disminuyen hacia los extremos. El patrón de elevación que presenta esta especie puede ser determinado por la competencia con especies simpátricas en la zona baja (*D. watsoni*) y en la zona alta (*D. azteca*) (Webster y Jones 1982). Los modelos expresan una restricción del ámbito de distribución de la especie con una concentración de las mayores abundancias en la zona media del mismo.

Finalmente, *D. watsoni* es la especie de murciélago frugívoro que domina en el bmh-P, cuyas poblaciones disminuyen en abundancia al incrementar la altitud (Timm 1987; Villalobos-Chaves *et al.* 2013). Esta especie incrementará su ámbito de distribución, abundancias y posiblemente, incrementará la competencia con otras especies con las que comparte el nicho ecológico, aportando a la reestructuración de las redes mutualistas (Blüthgen *et al.* ; Jordano 1987).

Los murciélagos que construyen tiendas, pueden movilizar diferentes especies de plantas de estados maduros o secundarios del bosque, incluyendo plantas de sistemas agroforestales (Harvey y Villalobos 2007; Labova *et al.* 2009; Kunz *et al.* 2011) y generar bancos de semillas en bosques y fragmentos, interacción que disminuye al incrementar la altitud y que puede ser afectada por el CC (Melo *et al.* 2009; Van Der Putten *et al.* 2010; Schleuning *et al.* 2016).

## **Conclusiones**

Se propone que los patrones de distribución a lo largo del gradiente se pueden analizar de una forma más clara a nivel de especies. De esta manera, se evidencia que hay especies que se comportan en relación con la regla de Rapoport y Stevens (1892 y 1992). También se evidencia que el gradiente altitudinal presenta una zona baja de alta diversidad compuesta por dos zonas de vida (bmh-P y bp-P), la cuales a su vez difieren en sus patrones de biodiversidad. Por ejemplo, la ZV bmh-P presenta un mayor número de especies y los estimadores de diversidad prevén que la riqueza continuará incrementando. Por otro lado, la ZV bp-P presenta menor número de especies, pero los estimadores no muestran un incremento en la riqueza de estas, en este ensamblaje la distribución de las abundancias es más equitativa entre las especies.

Dadas las características de los estudios en ecología, se reconoce la relevancia de la medición de posibles covariables que permitan incluir la variabilidad en el

muestreo. Este estudio permitió reconocer los valores de la probabilidad de detección y sustraerlo de las abundancias que predicen los modelos de ordenamiento restringido. Las probabilidades de detección se pudieron determinar mediante el esfuerzo de muestreo y el porcentaje de luna. Por otro lado, las abundancias se determinaron con base en los componentes principales de las variables bioclimáticas de WorldClim.

Este trabajo evidencia sus propias limitaciones, se propone la relevancia de replicar las aproximaciones aquí generadas en otros gradientes altitudinales, donde se pueden comparar el efecto del cambio en latitud, pero mucho más relevante, en gradientes altitudinales con variación en las características de uso del territorio, la vertiente o en el contexto de áreas protegidas.

Adicionalmente, para aproximaciones futuras se recomienda evaluar el efecto de las variables bióticas, incluyendo la interacción planta-animal como un posible determinante de las características de los ensamblajes, los patrones de distribución y la factibilidad de cambio ante las variaciones en las condiciones determinantes. También, se recomienda utilizar los escenarios climáticos futuros para evaluar los cambios que pueden direccionar el futuro de los ensamblajes de murciélagos y su posible efecto en la regeneración de las zonas naturales.

### **Referencias bibliográficas**

- Adams, RA. 2010. Bat reproduction declines when conditions mimic climate change projections for western North America. *Ecology* 91 (8):2437-2445.
- Aguiar, LMS; Bernard, E; Ribeiro, V; Machado, RB; Jones, G. 2016. Should I stay or should I go? Climate change effects on the future of Neotropical savannah bats. *Global Ecology and Conservation* 5 (22-33).
- Arauz, KP. 2015. Impacto potencial del cambio climático en la distribución de aves frugívoras en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills en Costa Rica. (Digital). Master in science. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 70 p.
- Audet, D; Thomas, DW. 1997. Facultative hypothermia as a thermoregulatory strategy in the phyllostomid bats, *Carollia perspicillata* and *Sturnira lilium*. (journal article). *Journal of Comparative Physiology B* 167 (2):146-152.
- Baker, RJ; Solari, S; Hoffmann, FG. 2002. A new Central American species from the *Carollia brevicauda* complex. . *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University*, 217 (1-12).
- Bascompte, J; Jordano, P. 2007. Plant-Animal Mutualistic Networks: The Architecture of Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38 (1):567-593.

Bello, C; Galetti, M; Pizo, MA; Magnago, LFS; Rocha, MF; Lima, RAF; Peres, CA; Ovaskainen, O; Jordano, P. 2015. Defaunation affects carbon storage in tropical forests. *Science Advance* 1 (11):1-11.

Berg, MP; Kiers, ET; Driessen, G; van der Heijden, M; Kooi, BW; Kuenen, F; Liefing, M; Verhoef, HA; Ellers, J. 2010. Adapt or disperse: understanding species persistence in a changing world. *Global Change Biology* 16 (2):587-598.

Blake, JG; Loiselle, BA. 2015. Enigmatic declines in bird numbers in lowland forest of eastern Ecuador may be a consequence of climate change. . *PeerJ* 3:e1177

Blüthgen, N; Menzel, F; Hovestadt, T; Fiala, B; Blüthgen, N. Specialization, Constraints, and Conflicting Interests in Mutualistic Networks. *Current Biology* 17 (4):341-346. Consultado 2016/12/13.

Braunisch, V; Bollmann, K; Graf, RF; Hirzel, AH. 2008. Living on the edge: Modelling habitat suitability for species at the edge of their fundamental niche. *Ecological Modelling* 214 (2–4):153-167.

Brown, JH; Valmore, TJ; Curtin, C. 1997. Reorganization of an arid ecosystem in response to recent climate change. *The National Academy of Sciences (Ecology)* 94 (9729–9733).

Chao, A; Gotelli, NJ; Hsieh, TC; Sander, EL; Ma, KH; Colwell, RK; Ellison, AM. 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs* 84 (1):45-67.

Chen, I-C; Hill, JK; Ohlemüller, R; Roy, DB; Thomas, CD. 2011. Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science* 333 (1024-1026).

Cloutier, D; Thomas, DW. 1992. *Carollia perspicillata*. *Mammalian Species*417):1-9.

Colwell, RK; Brehm, G; Cardelus, CL; Gilman, AC; Longino, JT. 2008. Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science* 322 (258-61).

Dale, VH; Joyce, LA; McNulty, S; Neilson, RP; Ayres, MP; Flannigan, MD; Hanson, PJ; Irland, LC; Lugo, AE; Peterson, CJ; Simberloff, D; Swanson, FJ; Stocks, BJ; Michael Wotton, B. 2001. Climate Change and Forest Disturbances. *BioScience* 51 (9):723-734.

Dumont, ER. 2003. Bats and fruits: An Ecomorphological Approach. In: Kunz TH, Fenton MB (eds) *Bat Ecology*. Chicago, Illinois, USA., The University of Chicago Press, . 156–208. p.

Echeverría, JL. 2013. Ensamblajes de murciélagos frugívoros y nectarívoros en un gradiente altitudinal de Costa Rica y su potencial distribución bajo escenarios de cambio climático. *Magister Scientiae*. Turrialva, Costa Rica, CATIE. 115 p.

Fauth, JE; Bernardo, J; Camara, M; Resetarits, WJ; Van Buskirk, J; McCollum, SA. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. (Digital). *American Naturalist* 147 (2):282-286.

- Feeley, KJ; Silman, MR. 2010. Biotic attrition from tropical forests correcting for truncated temperature niches. *Global Change Biology* 16 (6):1830-1836.
- \_\_\_\_\_. 2016. Disappearing climates will limit the efficacy of Amazonian protected areas. *Diversity and Distributions* 22 (11):1081-1084.
- Fine, PVA. 2015. Ecological and Evolutionary Drivers of Geographic Variation in Species Diversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 46 (1):369-392.
- Fiske, I; Chandler, R. 2011. unmarked: An R Package for Fitting Hierarchical Models of Wildlife Occurrence and Abundance. 2011 43 (10):23.
- Fleming, T. 2003. Ecology of bat migration. *In* T Kunz; M Fenton. *Bat Ecology*. 1 ed. Illinois, USA, Kunz, TH. p. 156–208
- Fleming, TH. 1986. The structure of Neotropical bat communities: a preliminary analysis. *Revista Chilena de Historia Natural* 59 (135-150).
- Freemana, BG; Class, AMF. 2014. Rapid upslope shifts in New Guinean birds illustrate strong distributional responses of tropical montane species to global warming. *PNAS* 111 (12):4490–4494.
- Fung, E; Imbach, P; Corrales, L; Vilchez, S; Zamora, N; Argotty, F; Hannah, L; Ramos, Z. 2016. Mapping conservation priorities and connectivity pathways under climate change for tropical ecosystems. *Climatic Change* 1-16.
- Gannon, WL. 2011. Kunz, T. H., and S. Parsons (eds.). 2009. *Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats*. 2nd ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, 901 pp. ISBN 978-0-8018-9147-2, . 475-478 p. (*Journal of Mammalogy*).
- Hall, LK; Lambert, CT; Larsen, RT; Knight, RN; McMillan, BR. 2016. Will climate change leave some desert bat species thirstier than others? *Biological Conservation* 201 (284-292).
- Harvey, CA; Villalobos, JAG. 2007. Agroforestry systems conserve species-rich but modified assemblages of tropical birds and bats. *Biodiversity and Conservation* 16 (8):2257-2292.
- Hsieh, TC; Ma, KH; Chao, A. 2016. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution* 7 (12):1451-1456.
- Hughes, AC; Satasook, C; Bates, PJJ; Bumrungsri, S; Jones, G. 2012. The projected effects of climatic and vegetation changes on the distribution and diversity of Southeast Asian bats. *Global Change Biology* 18 (6):(1854-1865).
- Jordano, P. 1987. Patterns of Mutualistic Interactions in Pollination and Seed Dispersal: Connectance, Dependence Asymmetries, and Coevolution. *The American Naturalist* 129 (5):657-677.
- Kunz, TH; Braun de Torrez, E; Bauer, D; Lobova, T; Fleming, TH. 2011. Ecosystem services provided by bats. *Ann N Y Acad Sci* 1223 (1-38).

- Labova, TA; K. Cullen.; Geiselman, K; Mori., SA. 2009. Seed dispersal by bats in the neotropics. Eds. TA Labova; K. Cullen.; K Geiselman; SA Mori. New York The New York Botanical Garden. 471 p.
- LaVal, RK; Rodríguez-H, B. 2002. Costa Rica bats. Editorial INBio.
- LaVal, RK. 2004. Impact of global warming and locally changing climate on tropical cloud forest bats. *Journal of Mammalogy* 85 (2):237–244.
- Lenoir, J; Svenning, JC. 2015. Climate-related range shifts - a global multidimensional synthesis and new research directions. *Ecography* 38 (1):15-28.
- Loeb, SC; Winters, EA. 2013. Indiana bat summer maternity distribution: effects of current and future climates. *Ecology and Evolution* 3 (1):103-114.
- Malcolm, JR; Liu, C; Neilson, RP; Hansen, L; Hannah, LEE. 2006. Global Warming and Extinctions of Endemic Species from Biodiversity Hotspots. *Conservation Biology* 20 (2):538-548.
- Mantilla-Melluk, H; Jiménez-Ortega, A; Baker, R, J. 2009. Phyllostomid bats of Colombia: Annotated Checklist, Distribution and Biogeography. Special publications of the Museum of Texas Tech University (56):1-44.
- Matson, JO; McCarthy, TJ. 2004. *Sturnira mordax*. *Mammalian Species* 755:1-3.
- McCain, CM. 2007a. Area and mammalian elevational diversity. *Ecology* 88 (1):76-86.
- \_\_\_\_\_. 2007b. Could temperature and water availability drive elevational species richness patterns? A global case study for bats. *Global Ecology and Biogeography* 16 (1):1-13.
- McCain, CM; Grytnes, J-A. 2010. Elevational Gradients in Species Richness. *Encyclopedia of Life Sciences* 1-10.
- Mello, MAR; Marquitti, FMD; Guimarães, PR, Jr.; Kalko, EKV; Jordano, P; de Aguiar, MAM. 2011. The Missing Part of Seed Dispersal Networks: Structure and Robustness of Bat-Fruit Interactions. *PLOS ONE* 6 (2):e17395.
- Melo, FPL; Rodríguez-Herrera, B; Chazdon, RL; Medellín, RA; Ceballos, GG. 2009. Small Tent-Roosting Bats Promote Dispersal of Large-Seeded Plants in a Neotropical Forest. (Digital). *BIOTROPICA* 41 (6):737–743.
- Mittelbach, GG; Schemske, DW; Cornell, HV; Allen, AP; Brown, JM; Bush, MB; Harrison, SP; Hurlbert, AH; Knowlton, N; Lessios, HA; McCain, CM; McCune, AR; McDade, LA; McPeck, MA; Near, TJ; Price, TD; Ricklefs, RE; Roy, K; Sax, DF; Schluter, D; Sobel, JM; Turelli, M. 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters* 10 (4):315-331.
- Moussy, C; Hosken, DJ; Mathews, F; Smith, GC; Aegerter, JN; Bearhop, S. 2013. Migration and dispersal patterns of bats and their influence on genetic structure. *Mammal Review* 43 (3):183-195.
- Muscarella, R; Fleming, TH. 2007. The Role of Frugivorous Bats in Tropical Forest Succession. *Biological Reviews* 82 (4):573-590.
- Obama, B. 2017. The irreversible momentum of clean energy. *Science*



Oksanen, J; Blanchet, FG; Kindt, R; Legendre, P; Minchin, PR; O'Hara, RB; Simpson, GL; Solymos, P; Stevens, MHH; Szoecs, E; Wagner, H. 2015. Package 'vegan'; Community Ecology Package. The vegan package. Community ecology package. R package version 2.3-2. (1-292).

Ortega, J; Castro-Arellano, I. 2001. *Artibeus jamaicensis*. Mammalian Species 662:1-9.

Ortega, J; Alarcón-D, I. 2008. *Anoura geoffroyi* (Chiroptera: *Phyllostomidae*). Mammalian Species 818:1-7.

Osuri, AM; Ratnam, J; Varma, V; Alvarez-Loayza, P; Hurtado Astaiza, J; Bradford, M; Fletcher, C; Ndoundou-Hockemba, M; Jansen, PA; Kenfack, D; Marshall, AR; Ramesh, BR; Rovero, F; Sankaran, M. 2016. Contrasting effects of defaunation on aboveground carbon storage across the global tropics. *Nat Commun* 7 (11351).

Parmar, VS; Jain, SC; Bisht, KS; Jain, R; Taneja, P; Jha, A; Tyagi, OD; Prasad, AK; Wengel, J; Olsen, CE; Boll, PM. 1997. Phytochemistry of the genus *Piper*. *Phytochemistry* 46 (4):597-673.

Parmesan, C. 2006. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37 (1):637-669.

Parmesan, C; Burrows, MT; Duarte, CM; Poloczanska, ES; Richardson, AJ; Schoeman, DS; Singer, MC. 2013. Beyond climate change attribution in conservation and ecological research. *Ecol Lett* 16 Suppl 1 (58-71).

Patterson, BD; Pacheco, V; Solari, S. 1996. Distribution of bats along an elevational gradient in the Andes of south-eastern Peru. *Journal of Zoology* 240 (4):637-658.

Patterson, BD; Stotz, DF; Solari, S; Fitzpatrick, JW; Pacheco, V. 1998. Contrasting patterns of elevational zonation for birds and mammals in the Andes of southeastern Peru. (Digital). *Journal of Biogeography* 25 (593-607).

Pearson, RG; Dawson, TP. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12 (5):361-371.

Poorter, L; van der Sande, MT; Thompson, J; Arets, EJMM; Alarcón, A; Álvarez-Sánchez, J; Ascarrunz, N; Balvanera, P; Barajas-Guzmán, G; Boit, A; Bongers, F; Carvalho, FA; Casanoves, F; Cornejo-Tenorio, G; Costa, FRC; de Castilho, CV; Duivenvoorden, JF; Dutrieux, LP; Enquist, BJ; Fernández-Méndez, F; Finegan, B; Gormley, LHL; Healey, JR; Hoosbeek, MR; Ibarra-Manríquez, G; Junqueira, AB; Levis, C; Licona, JC; Lisboa, LS; Magnusson, WE; Martínez-Ramos, M; Martínez-Yrizar, A; Martorano, LG; Maskell, LC; Mazzei, L; Meave, JA; Mora, F; Muñoz, R; Nyctch, C; Pansonato, MP; Parr, TW; Paz, H; Pérez-García, EA; Rentería, LY; Rodríguez-Velazquez, J; Rozendaal, DMA; Ruschel, AR; Sakschewski, B; Salgado-Negret, B; Schiatti, J; Simões, M; Sinclair, FL; Souza, PF; Souza, FC; Stropp, J; ter Steege, H; Swenson, NG; Thonicke, K; Toledo, M; Uriarte, M; van der Hout, P; Walker, P; Zamora, N; Peña-Claros, M. 2015. Diversity enhances carbon storage in tropical forests. *Global Ecology and Biogeography* 24 (11):(1314-1328).

- Popa-Lisseanu, AG; Voigt, CC. 2009. Bats on the Move. *Journal of Mammalogy* 90 (6):1283-1289.
- Ramos Pereira, MJ; Palmeirim, JM. 2013. Latitudinal Diversity Gradients in New World Bats: Are They a Consequence of Niche Conservatism? *PLOS ONE* 8 (7):e69245.
- Rapoport, EH. 1982. *Aerography: Geographical Strategies of Species*. Ed. NYP Press. Pergamon. 286 p.
- Rebello, H; Tarroso, P; Jones, G. 2010. Predicted impact of climate change on European bats in relation to their biogeographic patterns. *Global Change Biology* 16 (2):561-576.
- Ríos-Blanco, MC; Pérez-Torres, J. 2015. Dieta de las especies dominantes del ensamblaje de murciélagos frugívoros en un bosque seco tropical (Colombia). *Mastozoología Neotropical*
- Rodríguez-Herrera, B; Ramírez-Fernández, JD; Villalobos-Chaves, D; Sánchez, R. 2014. Actualización de la lista de especies de mamíferos vivientes de Costa Rica. (Digital). *Mastozoología Neotropical* 21 (2):275-289.
- Rodríguez-Herrera, B; Medellín, RA; Timm, RM. 2007. Murciélagos neotropicales que acampan en hojas. (Impreso). San José, Costa Rica, Editorial Manager. 180 p.
- Royle, JA. 2004. N-Mixture Models for Estimating Population Size from Spatially Replicated Counts. *Biometrics* 60 (1):108-115.
- Saldaña-Vázquez, RA; Munguía-Rosas, MA. 2013. Lunar phobia in bats and its ecological correlates: A meta-analysis. *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde* 78 (3):216-219.
- Scheel, D; Vincent, TLS; Cameron, GN. 1996. Global Warming and the Species Richness of Bats in Texas *Conservation Biology* 10 (2):452-464.
- Schleuning, M; Fründ, J; Schweiger, O; Welk, E; Albrecht, J; Albrecht, M; Beil, M; Benadi, G; Blüthgen, N; Bruelheide, H; Böhning-Gaese, K; Dehling, DM; Dormann, CF; Exeler, N; Farwig, N; Harpke, A; Hickler, T; Kratochwil, A; Kuhlmann, M; Kühn, I; Michez, D; Mudri-Stojnić, S; Plein, M; Rasmont, P; Schwabe, A; Settele, J; Vujić, A; Weiner, CN; Wiemers, M; Hof, C. 2016. Ecological networks are more sensitive to plant than to animal extinction under climate change. *Nature Communications* 7 (13965).
- Sherwin, HA; Montgomery, WI; Lundy, MG. 2013. The impact and implications of climate change for bats. *Mammal Review* 43 (3):171-182.
- Stawski, C; Willis, CKR; Geiser, F. 2014. The importance of temporal heterothermy in bats. *Journal of Zoology* 292 (2):86-100.
- Stevens, GC. 1992. The Elevational Gradient in Altitudinal Range: An Extension of Rapoport's Latitudinal Rule to Altitude. *The American Naturalist* 140 (6):(893-911.
- Tamsitt, JR; Nagorsen, D. 1982. *Anoura cultrata*. *Mammalian Species* 179:1-5.
- Teeling, EC. 2012. The secret of the bat genome (video). Ed. T Program. TEDx Talks.

- Thébault, E; Fontaine, C. 2010. Stability of Ecological Communities and the Architecture of Mutualistic and Trophic Networks. *Science* 329 (5993):853-856.
- Thomson, AM; Calvin, KV; Smith, SJ; Kyle, GP; Volke, A; Patel, P; Delgado-Arias, S; Bond-Lamberty, B; Wise, MA; Clarke, LE; Edmonds, JA. 2011. RCP4.5: a pathway for stabilization of radiative forcing by 2100. *Climatic Change* 109 (1-2):77-94.
- Timm, RM. 1987. Tent construction by bats of the genera *Artibeus* and *Uroderma*. *Fieldiana Zoology* 39 (187--212).
- Timm, RM; LaVal, RK; Rodriguez-Herrera, B. 1999. Clave de campo de los murciélagos de Costa Rica. (digital). *Brenesia* 52 (1-32).
- Urban, MC. 2015. Accelerating extinction risk from climate change. *Science* 348 (6239):571-574.
- Van der Putten, WH; Macel, M; Visser, ME. 2010. Predicting species distribution and abundance responses to climate change: why it is essential to include biotic interactions across trophic levels. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365 (1549):2025-2034.
- van Vuuren, DP; Edmonds, J; Kainuma, M; Riahi, K; Thomson, A; Hibbard, K; Hurtt, GC; Kram, T; Krey, V; Lamarque, J-F; Masui, T; Meinshausen, M; Nakicenovic, N; Smith, SJ; Rose, SK. 2011. The representative concentration pathways: an overview. *Climatic Change* 109 (1-2):5-31.
- Villalobos-Chaves, D; Barrantes, G; Fuchs, EJ; Rodríguez-Herrera, B. 2013. Canines as a Measuring Tool for Leaf Tent Construction in *Dermanura watsoni*. *Acta Chiropterologica* 15 (2):441-449. Consultado 2016/12/11.
- Watson, James EM; Shanahan, Danielle F; Di Marco, M; Allan, J; Laurance, William F; Sanderson, Eric W; Mackey, B; Venter, O. 2016. Catastrophic Declines in Wilderness Areas Undermine Global Environment Targets. *Current Biology* 26 (21):(2929-2934).
- Webster, WD; Jones, JJK. 1982. *Artibeus aztecus*. *Mammalian Species* 177:1-3.
- Wheeler, CE; Omeja, PA; Chapman, CA; Glipin, M; Tumwesigye, C; Lewis, SL. 2016. Carbon sequestration and biodiversity following 18 years of active tropical forest restoration. *Forest Ecology and Management* 373 (44-55).
- Willis, KJ; Bhagwat, SA. 2009. Biodiversity and climate change. *Science* 326 (806-7).
- Yee, TW. 2006. Constrained additive ordination. *Ecology* 87 (1):203-213.