



**CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL
DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA**

DIVISIÓN DE EDUCACIÓN

PROGRAMA DE POSGRADO

*Respuestas potenciales de los murciélagos frugívoros ante el cambio climático,
en áreas de conservación en un gradiente altitudinal del Caribe de Costa Rica*

**Tesis sometida a consideración de la División de Educación y el Programa de
Posgrado como requisito para optar al grado de**

MAGISTER SCIENTIAE

Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y Biodiversidad

Manuel Andrés Rodríguez Rocha

Turrialba, Costa Rica

2017

Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por la División de Educación y el Programa de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del estudiante, como requisito parcial para optar por el grado de

**MAGISTER SCIENTIAE EN MANEJO Y CONSERVACIÓN DE
BOSQUES TROPICALES Y BIODIVERSIDAD**

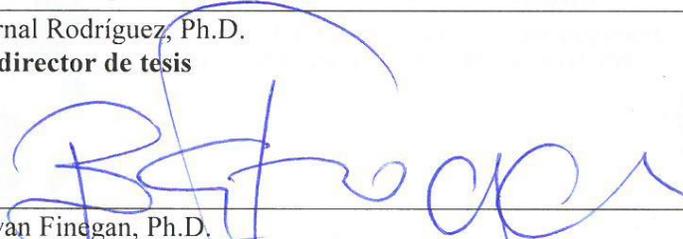
FIRMANTES:



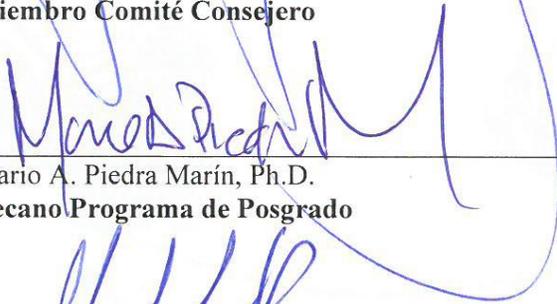
Sergio Vitchez, M.Sc.
Codirector de tesis



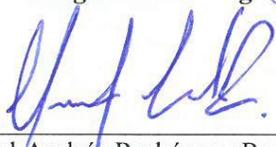
Bernal Rodríguez, Ph.D.
Codirector de tesis



Bryan Finegan, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



Mario A. Piedra Marín, Ph.D.
Decano Programa de Posgrado



Manuel Andrés Rodríguez Rocha
Candidato

Organización y estructura de la tesis

La presente tesis se organiza en tres capítulos y un complemento final referido como Anexo. En el primer capítulo, se conceptualiza el marco general del proyecto de tesis que incluye elementos como los antecedentes, justificación, objetivos y preguntas de investigación, así como una revisión documental sobre los principales temas a desarrollar a lo largo del trabajo. En el segundo capítulo, se desarrolla el primer artículo de investigación, que evalúa los patrones de distribución de los ensamblajes de murciélagos frugívoros para el GACVM y se generan modelos de distribución actual y futura (con base en escenarios RCP 4.5), para 11 especies. En el tercer capítulo, se aborda la interacción entre el murciélago y el recurso (alimento y refugio), donde se determinan dispersadas por murciélagos y se evalúan las características de las redes mutualistas; adicionalmente, se evalúa la disponibilidad de plantas utilizadas para construir refugios a lo largo del gradiente altitudinal y se asocia con la distribución de los murciélagos frugívoros con evidencia de uso de tiendas en la construcción de refugios. Se incluye un apartado final Anexo, que incluye información sobre los murciélagos capturados durante el trabajo de campo, así como un primer abordaje al desarrollo de un análisis de sensibilidad para las especies de murciélagos en contexto de la Red Latinoamericana para la Conservación de los Murciélagos.

Dedicatoria

A ti padre, siempre has hecho más de lo que te ha tocado, con mucha generosidad, como yo traté de hacerlo en esta tesis.

Al guía tigre, al que con sus manos imitaba la huella del jaguar y que me acompañó en los primeros recorridos al bosque seco de la Magdalena; muchos recuerdos y como te extraño mi viejo.

A mi familia, madre, abuela, tía, tío, hermanos, con los que siempre se puede contar y están cerca a pesar de la distancia.

A mi hermosa y amada esposa (y su familia que ya es mía), la persona con la que escogimos el camino de los nómadas, migrantes y con amplia capacidad de dispersión ante el cambio climático, viajeros en todo caso, a los compañeros pequeños del viaje, Maja la alegre, y Jaco, el motor de mi vida.

A Chimbilako, amigos, maestros, y todo lo que nos queda por hacer, que no hemos hecho por estar persiguiendo murciélagos y otros seres fantásticos.

Agradecimientos

Al Departamento de Agricultura de Estados Unidos, por el apoyo financiero a través del programa de becas: *Henry A. Wallace Legacy Scholar*.

Al CATIE, por permitirme ser parte de la Cátedra Latinoamericana de Ecología en Manejo de Bosques Tropicales y Biodiversidad, por su apoyo económico y por permitirme pasar dos años de mi vida que recordaré con mucho cariño en tan maravilloso lugar.

Sin lugar a dudas, agradezco a Sergio Vílchez Mendoza, un verdadero maestro, gran persona y un excelente compañero de campo.

A mi amigo Bernal Rodríguez Herrera, por su locura-pasión por la diversidad de su hermoso país, su conocimiento, por ser un protector de los murciélagos de Centroamérica, y por permitir a mi familia conocer y compartir con la suya.

A Brian Finegan, por venderme la idea que concluyo en este trabajo, por las charlas de ecología avanzada y las palabras de aliento.

A Diego Delgado, por apoyarme en el momento en que más lo necesité y porque siempre abrió un espacio para hablar de vulnerabilidad al cambio climático.

A Xochilt María Pocasangre Orellana, por su amistad, paciencia infinita y toda la energía para colaborar en mis ideas que parecían no poderse concretar.

A Leo Coto, Leonard Jiménez, Arsenio Barbilla, Thalía Turrén, Héctor de Ugaz, Aleja, Vane, el weón, Karem, por su compañía y apoyo en campo; a Gerardo García por prestarme la cámara para fotografiar mis semillas, y a Orlando Vargas, por el apoyo desde la OTS.

A todos los guardaparques y al SINAC, por permitirme conocer zonas intangibles de un maravilloso país como lo es Costa Rica, yo también soy guardaparques.

A Kauê de Sousa, Jorge Sellare, Geovana Carreño, Manuel Spinola, por ser parte de mi camino al uso del R en la investigación.

A los compañeros boscosos por ese espíritu-waira y los de mejenga.

A la Fundación Chimbilako, por el apoyo con los equipos para el desarrollo del trabajo en campo.

Biografía

Biólogo colombiano, interesado en la investigación como herramienta para equilibrar el uso y la conservación de los recursos naturales. En su vida laboral ha sido parte de investigaciones a lo largo de ecosistemas tropicales, incluyendo la amazonia peruana, las cuencas del río Amazonas y Orinoco en Colombia, los bosques tropicales de la Isla Barro Colorado en Panamá, así como los ecosistemas de alta montaña en la cordillera oriental de los Andes colombianos.

Ha sido parte del equipo de la Fundación Chimbilako, que desde el año 2004 y antes, viene perseverando por el uso sostenible y conservación de la biodiversidad colombiana. Su experiencia se ha enfocado en el desarrollo de investigaciones sobre diferentes grupos de flora y fauna, con especial énfasis e interés en mamíferos e interacción planta-animal. Ha combinado su trabajo en investigación con experiencia en manejo de la biodiversidad con autoridades ambientales del orden regional (Corporación Autónoma Regional de Cundinamarca) y nacional (Parques Nacionales Naturales de Colombia).

En su experiencia con la Fundación Chimbilako, ha apoyado la formulación y desarrollo de proyectos, involucrando actores diversos desde el nivel local (comunidades) hasta el nacional (autoridades ambientales). También, y a través de la Fundación, ha estado involucrado en la gestión de proyectos con apoyos internacionales, que han permitido procesos de capacitación, investigación, educación ambiental y manejo de recursos naturales. Ingresó a la Maestría en Manejo y Conservación de la Biodiversidad en el Centro Agronómico de Investigación y Enseñanza (CATIE) en el año 2015, y durante el 2016 desarrolla su proyecto de tesis de grado, que pretende comprender efectos del cambio climático sobre las interacciones mutualistas entre los murciélagos y los recursos vegetales que utilizan.

Tabla de Contenido	
Organización y estructura de la tesis.....	III
Dedicatoria.....	IV
Agradecimientos	V
Biografía	VI
Lista de tablas	IX
Lista de figuras.....	IX
Anexos	XI
Lista de acrónimos	XI
Resumen.....	XIII
Abstract	XIV
Capítulo 1.....	1
Introducción	1
Antecedentes	1
Justificación	4
Importancia	5
Objetivos	5
Preguntas de investigación.....	6
Síntesis referencial	6
Resultados	14
Conclusiones	16
Referencias bibliográficas.....	16
Capítulo 2.....	24
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.....	24
Resumen.....	24
Abstract	25
Introducción	26
Métodos.....	28
Resultados	32

<i>Esfuerzo de muestreo y características de diversidad de las zonas de vida</i>	35
<i>Dominancia, equidad y rareza</i>	35
<i>Modelos de distribución de las especies</i>	39
Discusión.....	42
Conclusiones	51
Referencias bibliográficas.....	52
Capítulo 3.....	59
Características de las Interacciones Mutualistas entre Murciélagos y los Recursos en un Gradiente Altitudinal del Caribe de Costa Rica.....	59
Resumen.....	59
Abstract	59
Introducción	60
Métodos.....	64
Resultados	66
Discusión.....	74
Conclusiones	78
Referencias bibliográficas.....	79
Anexos	82

Lista de tablas

Tabla 1. Características de los RCP.....	9
Tabla 2. Tipos de tiendas definidos por Kunz y colaboradores (1994), donde se resumen sus principales características, las especies de murciélagos que las utilizan y algunas plantas utilizadas para su construcción.....	12
Tabla 3. Zonas de Vida y las condiciones que las definen a lo largo del GACVM.....	29
Tabla 4. Covariables medidas durante la fase de campo 2012 y 2016	31
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	33
Tabla 6. Especies de mayor valor indicador según las zonas de vidas.	37
Tabla 7. Índice de valor de importancia para las especies seccionadas para modelar su distribución.....	40
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.	42
Tabla 9. Cálculo de diferentes métricas de anidamiento para la matriz de interacción entre murciélagos y morfo especies de plantas.	69
Tabla 10. Factores propuestos para determinar la sensibilidad potencial de las especies y ensamblajes ante el CC.....	93
Tabla 11. Calificación de la sensibilidad para 11 especies de murciélagos frugívoros.....	95

Lista de figuras

Figura 1. Zona de estudio y disposición de las unidades de muestreo y el CPI de las variables bioclimáticas a lo largo del GACVM.....	30
Figura 2. Patrones de distribución y su relación con la regla de Rapoport & Stevens (1982, 1992).....	34
Figura 3. Patrón de diversidad que relaciona la riqueza de especies con la altitud, donde se discriminan los datos obtenidos para 2012 y 2016.	34
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.	35
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.	36
Figura 6. Curvas de Rango-Abundancia donde se grafica el log10 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.	36
Figura 7. Conglomerado de las parcelas de muestreo basado en la composición de especies, ponderado por las capturas.	37
Figura 8. Ubicación de las parcelas de estudio en el espacio de las variables bioclimáticas. Los dos primeros ejes explican 90.48 %.	38

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.....	40
Figura 10. Zona de estudio y disposición de las unidades de muestreo (UM) a lo largo del GACVM. En el círculo se evidencia en verde= transecto para captura de murciélagos y los cuadrados negros equivalen a las parcelas de vegetación por UM...	64
Figura 11. Curvas de rarefacción con interpolación para la ZV bmh-P, bp-P y bp-MB, así como extrapolando más allá de la ZV hasta una muestra por UA con cerca de 400 individuos de murciélagos.....	67
Figura 12. Curvas de rarefacción con interpolación para la zona de vida bmh-P, bp-P y bp-MB, así como extrapolando más allá de la zona de vida hasta una muestra por UA con cerca de 75 muestras de semillas colectadas en los excrementos.	67
Figura 13. Curvas de rarefacción con interpolación y extrapolación para las ZV bmh-P, bp-P y bp-MB, para plantas que pueden ser utilizadas para la construcción de refugios.....	68
Figura 14. Correlación entre números de Hill (1: $q=0$, 2: $q=1$ y 3: $q=2$), comparando la diversidad de murciélagos con la diversidad para el recurso (A: Diversidad de semillas y B: Diversidad de especies de plantas para la construcción de hojas).....	69
Figura 15. Se observa la red mutualista construida para el bmh-P, en verde se ubican las plantas y en naranja los murciélagos, hay un mayor número de interacciones al incrementar el grosos de la barra gris.	71
Figura 16. Se observa la red mutualista construida para el bp-P, en verde se ubican las plantas y en azul los murciélagos, hay un mayor número de interacciones al incrementar el grosor de la barra gris.....	72
Figura 17. Se observa la red mutualista construida para el bp-MB, en verde se ubican las plantas y en negro los murciélagos, hay un mayor número de interacciones al incrementar el grosor de la barra gris.....	73
Figura 18. Figura 18. No-metrical Multidimensional scaling (NMS) que caracteriza la relación entre especies vegetales y las UM, las especies vegetales están representadas por puntos negros y las ZV se reconocen por los círculos de colores.....	74
Figura 19. Figura 17. Distribución potencial actual y futura para <i>Anoura geoffroyi</i> (ANOGEO).	85
Figura 20. Distribución potencial actual y futura para <i>Carollia perpicillata</i> (CARPER), <i>Sturnira ludovici</i> (STULUD) y <i>Sturnira mordax</i> (STUMOR).....	87
Figura 21. Distribución potencial actual y futura para <i>Artibeus lituratus</i> (ARTLIT), <i>Dermanura azteca</i> (DERAZT) y <i>Platyrrhinus vittatus</i> (PLAVIT).	88
Figura 22. Distribución potencial actual para <i>Artibeus jamaicensis</i> (ARTJAM), <i>Dermanura tolteca</i> (DERWAT) y <i>Dermanura watsoni</i> (DERWAT).	89
Figura 23. Elementos que componen el análisis de vulnerabilidad frente al cambio climático Fuente: IPCC 2007.....	91
Figura 24. Modelo conceptual que define los efectos futuros del cambio climático sobre los ensamblajes de murciélagos	96

Anexos

Anexo 1. Especies frugívoras capturadas, frecuencias, ámbitos de distribución y gremios.

Anexo 2. Abundancias de murciélagos frugívoros por zonas de vida.

Anexo 3. Estimación de la probabilidad de detección, con base en covariables de sitio y muestreo que afectan a la misma. Los valores en paréntesis corresponden a los errores estándares.

Anexo 4. Modelos de distribución actual y futura.

Anexo 5. Propuesta para evaluar la sensibilidad potencial al cambio climático en murciélagos frugívoros en el contexto de la RELCOM.

Lista de acrónimos

ACP: Análisis de Componente Principal

AICOM: Área Importante para la Conservación de los Murciélagos

A-CR: AICOM Costa Rica

bmh-P: Bosque muy húmedo premontano

bp-P: Bosque pluvial premontano

bp-MB: Bosque pluvial montano bajo

bp-M: Bosque pluvial montano

CAO: multivariado de ordenación aditiva

C: Carnívoro

CC: Cambio climático

CMNUCC: Convención Marco de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático

CDB: Convenio de Diversidad Biológica

COP: Conference of the Parties

CLIMAFORAD: Climate change, Iberoamerican Mountain Forests and Adaptation

CM: Climate Modelers

ENOS: El Niño-Oscilación del Sur

EM: Esfuerzo de muestreo

FN: Frugívoro nómada

FN-T: Frugívoro nómada que utiliza tiendas

FS: Frugívoro sedentario

GEI: Gases de Efecto Invernadero

GACVM: Gradiente Altitudinal Caribe Villa Mills

H: Hematófago

I: Insectívoro

IAM: Integration Assessment Modeling

IAV: Impact assessment and vulnerability
IPCC: Intergovernmental Panel for Climate Change
IPBSE: Intergubernamental Panel for Biodiversity and Ecosystem Services
N: Nectarívoro
NMS: No-metrical Multidimensional scaling
RCP: Representative Concentration Pathways
RELCOM: Red Latinoamericana para la Conservación de los Murciélagos
RS: Radiación Solar
SE: Servicios Ecosistémicos
UA: Unidades de Análisis (zonas de vida)
UM: Unidades de Muestreo (puntos de muestreo)
VI: Valor de especie indicadora
ZV: Zona de vida

Resumen

La biodiversidad es afectada por factores bióticos y abióticos, que varían en altitud y latitud. Los patrones de biodiversidad son el reflejo de la temperatura, la precipitación, las características del suelo, la vegetación, las características de la matriz, la conectividad, el agua, el alimento, el refugio y las interacciones. En este contexto surgen preguntas: ¿cómo se reestructuran los patrones de biodiversidad ante el cambio antrópico?, ¿cómo dichos cambios afectan la provisión de servicios ecosistémicos? y ¿qué efecto tienen estos cambios en la planificación territorial? La emisión de GEI causará un incremento de la temperatura global de cerca 4°C para el 2100. Dichos cambios afectarán de manera directa la precipitación, la estacionalidad de eventos ENOS, las mareas y los vientos. De manera indirecta pueden afectar la distribución de las especies, la estructura de las redes mutualistas y los procesos ecológicos. Se ha evidenciado la disminución de la biodiversidad al incrementar la altitud, lo cual se sustenta con la hipótesis de mayor disponibilidad de área en los trópicos, así como estabilidad climática a escalas geológicas e incremento del ámbito altitudinal a mayor altura. Dichos patrones pueden responder ante motores de cambio como la deforestación o el cambio climático, en una dirección que se puede evaluar en parte de su complejidad a través de modelos de distribución. Se evaluaron los patrones de diversidad en murciélagos frugívoros en el GACV compuesto por cuatro zonas de vida y 28 UM, donde se instalaron redes de niebla para su captura. El total de individuos capturados (2012 y 2016) alcanzó 1609, donde el 90 % correspondió a especies de murciélagos frugívoros. Durante el año 2016, se colectaron semillas en los excrementos de los murciélagos y se determinaron las especies, adicionalmente, se instalaron 160 parcelas de vegetación de 100 m² para determinar la disponibilidad de hojas para la construcción de tiendas. En murciélagos la riqueza, abundancia y diversidad disminuye al incrementar la altitud, y a su vez, este patrón se relaciona con las variables bioclimáticas. A lo largo del gradiente se forman tres ensamblajes de murciélagos. Al modelar la distribución potencial actual y someterla a escenarios de cambio climático RCP 4.5, se observa que las especies responden de manera diferencial, se evidencia un desgaste biótico en las zonas bajas del gradiente, amenazando a las especies raras de tierras bajas, y se encuentra un alto grado de amenaza para las especies de distribución restringida en las tierras altas. Por otro lado, se logró evidenciar la existencia de un efecto de las redes mutualistas sobre los patrones de biodiversidad y las respuestas al cambio climático pueden estar determinadas por dichas interacciones. Finalmente, el conocimiento de las respuestas potencial de la biodiversidad al cambio climático, es un elemento determinante en la planificación de los territorios, donde se puede priorizar las áreas de conectividad y el uso de la tierra en función de la variabilidad climática. **Palabras clave:** cambio climático, patrones de distribución, modelos de distribución, redes mutualistas, sensibilidad.

Abstract

Biodiversity varies according to biotic and abiotic factors, and these vary in turn within altitudinal and latitudinal gradients. Biodiversity patterns are consequence of temperature, precipitation, soil features, vegetation, matrix, landscape units, connectivity, water availability, food, shelter, and intra and Inter-specific interactions. Some questions arise: how are the patterns of biodiversity re-building in the face of human-induced changes? How do these changes affect the provision of ecosystem services? And which is the effect of these changes on territory planning? The emission of GHG is going to causes an increase of the global temperature of about 4° C (2100), such changes are directed reflected in temperature, precipitation, seasonality of ENSO's events, tides and winds. The structure of mutual networks and processes such as reproduction, migration and phenology. The decline of biodiversity has been evidenced by increasing latitude and altitude, which is supported by the hypothesis of greater availability of area in the tropics, as well as climatic stability at geological scales. The Rapoport's rule proposes that there is an increase in the distribution range of the species in relation with altitude increase. These patterns can respond to change engines such as deforestation or climate change, in a direction that can be evaluated in part of their complexity through distribution models. The diversity patterns in frugivorous bats were evaluated for the GACV composed of 4UA (life zones) and 28 UM to install mist nets for bat's capture. The total number of bats captured (2012 and 2016) reached 1,609 individuals, of which more than 90% corresponded of frugivorous species. During the year 2016 seeds were collected in the excrement of the bats and were determined to species/morph species level, in addition 160 vegetation plots of 10x10 meters were installed to determine the availability of leaves used by bats as a shelter. In bats richness, abundance and diversity decrease as altitude increases, and in turn this pattern is related to bioclimatic variables. Along the gradient 3 assemblies of bats are formed. Modeling the current potential distribution and subjecting it to climate change scenarios RCP 4.5, it can be observed that the species respond differentially, biotic attrition is evident in low areas of the gradient, threatening rare lowland species, increasing the abundance of the most common, and is found a high degree of threat to the species of restricted distribution in the highlands. This affects in found in a neutral scenario of climate change. On the other hand, it was possible to show the existence of an effect of the mutualist networks on the biodiversity patterns and the responses to the climatic change can be determined by this kind of interaction. Finally, the knowledge of the potential responses of biodiversity to climate change is a determining factor in the planning of the territories, where the areas of connectivity and land use can be prioritized according to climatic variability.

Keywords: climate change, distribution patterns, distribution models, mutual networks, sensitivity

Capítulo 1

Introducción

Antecedentes

El cambio climático (CC) ha sido reconocido como una variación estadística en el estado de las variables climáticas (Ipcc 2007). Dichos cambios pueden ser impulsados por procesos naturales o antrópicos. Sin embargo, el CC actual se relaciona con actividades humanas con un efecto sinérgico. La Convención Marco de las Naciones Unidas sobre Cambio Climático (CMNUCC), en su artículo 1, define CC como: “un cambio de clima atribuido directa o indirectamente a la actividad humana que altera la composición de la atmósfera mundial y que se suma a la variabilidad natural del clima observada durante períodos de tiempo comparables”.

El Convenio sobre Diversidad Biológica y el grupo de expertos sobre biodiversidad y CC definen “La biodiversidad en sí misma es un componente necesario para una estrategia de adaptación al CC”. Se han estudiado los posibles efectos del CC sobre la biodiversidad y se evidencian cambios en la fenología y los patrones de distribución de las especies, así como interrupciones en las interacciones ecológicas (Parmesan 2006; Tewksbury *et al.* 2008).

El Panel Intergubernamental de CC (IPCC, por sus siglas en inglés), ha venido generando escenarios de clima futuro, los más actualizados y basados en el forzamiento radioactivo corresponden a los RCP, donde para la biodiversidad se han explorado las respuestas potenciales ante estos escenarios (Riahi *et al.* 2011; Thomson *et al.* 2011; Van Vuuren *et al.* 2011a; Van Vuuren *et al.* 2011b).

En 2012, se establece el Panel Intergubernamental sobre Biodiversidad y Servicios Ecosistémicos (IPBES, por sus siglas en inglés). El cual es una estrategia intergubernamental articulada con la CDB y la COP 10, que prioriza la relevancia de evaluar los impactos del CC sobre la biodiversidad. De manera general, tiene como objetivo para el 2018, evaluar el estado de la biodiversidad, los servicios ecosistémicos derivados y su impacto social (Díaz *et al.* 2015).

En este contexto, se ha generado información sobre cómo el CC puede afectar a las especies. Una posibilidad es la aclimatación o ajuste, donde la especie supera limitaciones fisiológicas y etológicas. También se puede dar la dispersión, donde el efecto del clima cambiante es mayor a la aclimatación o adaptación, y las especies podrían moverse siguiendo condiciones climáticas favorables. Otra alternativa podría ser cambios en las frecuencias alélicas y propiciar un evento evolutivo.

Finalmente, se plantea la extinción a nivel de población, especie, interacción y proceso, como consecuencia de restricción de hábitat y condiciones, estrés fisiológico, abandono de mutualismos, competencia no estabilizada con especies invasoras, y la presencia de nuevos depredadores y patógenos (Urban 2015; Aguiar *et al.* 2016; Watson *et al.* 2016).

De estos avances y necesidades surge la interrogante de cómo estudiar el efecto del cambio climático sobre la biodiversidad, donde una revisión comprensiva resalta cuatro herramientas fundamentales (Dunne *et al.* 2013):

1. Modelos de distribución de especies: basados en escenarios plausibles de cambio.
2. La paleontología, reconoce respuestas pasadas al CC y proyecta respuestas futuras.
3. Evaluar las respuestas fisiológicas a los cambios en condiciones climáticas.
4. Integración de las propuestas previas.

En los diferentes niveles de organización se propone que el CC podría 1) generar un efecto en la fenología y fisiología de los organismos, 2) cambios en el ámbito de distribución de las especies, 3) cambios en la composición e interacción a nivel de comunidades y 4) cambios en las dinámicas ecosistémicas (Walther *et al.* 2002). En este contexto y dada su relevancia, se ha empezado a incluir a los murciélagos en el marco del análisis climático (Sherwin *et al.* 2013).

Se propone que, murciélagos que presentan una relación estricta con el refugio son más sensibles (Scheel *et al.* 1996). Un estudio de 27 años en bosque muy húmedo tropical premontano (bmh-P) evidenció que la riqueza de murciélagos se mantuvo en el tiempo, con cambios en las abundancias (Laval 2004).

En datos previos analizados en este trabajo, se encontró que los ensamblajes de murciélagos se delimitan altitudinalmente y que los patrones de distribución de las especies son determinados por la temperatura media anual y la media del mes más cálido, también evidenció riesgo al desgaste biótico en las zonas más bajas del gradiente, así como la evidencia de cambio en la distribución altitudinal de las especies (Colwell *et al.* 2008).

Se ha reconocido que los patrones biogeográficos de las especies determinan su respuesta al CC, (Rebelo *et al.* 2010). También se han documentado impactos de eventos extremos relacionados con el CC sobre procesos como la reproducción (Adams 2010).

En el Sureste Asiático, se encontró decrecimiento en la riqueza de murciélagos en las zonas con mayor número de especies, donde entre 3-9 % de las especies perderán su nicho ecológico (Hughes *et al.* 2012). Se han identificado los factores que podrían propiciar efectos sobre las especies de murciélagos ante el cambio

climático, como lo son el ámbito reducido, 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 el mantenimiento de las zonas de maternidad (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 (Hall *et al.* 2016).

Paralelamente, se ha propuesto que el efecto del CC puede ser diferencial entre especies y regiones (Lenoir y Svenning 2015). Los murciélagos son endotermos o heterotermos estacionales, generan señales bioquímicas para mantener la temperatura corporal constante, lo cual implica una inversión reiterada de energía o entrar en torpor (Stawski *et al.* 2014). Adicionalmente, los microquiropteros son animales de tamaño pequeño (2.5-190 gramos) con una alta relación superficie/área, lo cual lleva un alto requerimiento energético. Al ser mamíferos voladores la tasa metabólica es mayor que en otros organismos de tamaño similar (Begon *et al.* 2006).

En este contexto los microquiropteros requieren disponibilidad y calidad de alimento que les permitan asumir los requerimientos energéticos que presentan (Kunz y Lumsden 2003; Richter y Cumming 2006). Adicionalmente, para mantener la energía necesaria estos mamíferos emplean estrategias complementarias como aislamiento, control del flujo sanguíneo superficial, el torpor, la hibernación, la migración, el nomadismo, el uso de refugios permanentes o temporales, estrategias sociales, la división del nicho, entre otras. Con base en lo anterior se ha evidenciado que a pesar de ser animales con alta movilidad, presentan una alta tendencia al establecimiento local (Popa-Lisseanu y Voigt 2009).

En murciélagos la capacidad de dispersión puede estar determinada por las características del vuelo, en mayor o menor grado según la especie, lo cual apoya respuestas diferenciales ante el CC (Fleming 2003; Fleming y Eby 2003; Moussy *et al.* 2013). Por ejemplo, desde la dinámica del vuelo se plantea que murciélagos insectívoros tienen una mayor capacidad de dispersión al tener alas largas y estrechas que permiten alta capacidad de desplazamiento; y murciélagos filostómidos con alas más cortas y anchas con alta maniobrabilidad, presentan menor capacidad de dispersión (Fleming y Eby 2003). También la dispersión en murciélagos se ha asociado con los sistemas de apareamiento, la estructura social y el comportamiento (McCracken y Wilkinson 2000).

Además, se plantea la relevancia de explorar los efectos de las interacciones ecológicas en los patrones de distribución de las especies, para murciélagos frugívoros es vital el alimento y refugio. Estos recursos son elementos clave para

responder a variaciones climáticas, y a su vez, los efectos climáticos sobre los murciélagos frugívoros pueden afectar procesos como la dispersión de semillas que tienen la capacidad de repercutir en las dinámicas de los sistemas forestales (Terborgh *et al.* 2008; Melo *et al.* 2009).

Justificación

Se ha impulsado tanto la aceptación, interés y escepticismo a nivel de los gobiernos y las comunidades humanas en el mundo sobre el CC (Obama 2017). Planteando que la principal causa del mismo es la emisión de Gases de Efecto Invernadero (GEI) y su incremento exponencial desde la revolución industrial, lo cual ha conducido a un incremento del forzamiento radiactivo que ha propiciado la acumulación de energía en el planeta. También tuvo lugar la revolución verde (1960) que impulsó el incremento de la productividad agrícola y la liberación de dióxido de carbono.

Ante los cambios acelerados y pérdida de los sistemas naturales con un efecto en la calidad de vida de las comunidades humanas, se desarrollan compromisos internacionales para contrarrestar los impactos de los cambios en la economía mundial, que incluyen el protocolo de Kyoto (1997), el Convenio de Bonn sobre especies migratorias (1979), la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (1973), CDB (1992), la CMNUCC (1992), entre otras.

En este marco se define cómo varía la responsabilidad entre los países y se empiezan a conceptualizar mecanismos de compensación que disminuyan las emisiones de GEI, reduzcan la deforestación y aseguren procesos de conservación de la biodiversidad (Mea 2005). La COP 21 pone como límite máximo de calentamiento climático el incremento de 2°C en 2020, lo cual solo se logrará con un esfuerzo mancomunado de los diferentes actores (Fccc 2015).

En este contexto, el neotrópico mantiene reservorios de carbón y valores muy elevados de biodiversidad (Wheeler *et al.* 2016), en un contexto de necesidad de desarrollo, pobreza e inequidad (Mea 2005; Onu 2014). Paralelamente, los países neotrópicos han firmado muchos de los tratados que se han propuesto para mitigar los efectos, pero en muchos casos no han sido los responsables de los cambios globales.

Sin embargo, y como resultado de la experiencia, se hace necesaria la generación de agendas climáticas que permitan una gestión más eficiente de los recursos, con información sólida y que aporten a la toma de decisiones para planificar el uso y la conservación de la biodiversidad. El presente trabajo se evalúa como un aporte para indagar el posible efecto del CC sobre la misma.

Finalmente, la estrategia para la conservación de los murciélagos de Latinoamérica y el Caribe (Relcom 2010) y la estrategia centroamericana para la conservación de los murciélagos (Rodríguez-Herrera y Sánchez 2015), reconocen el cambio climático como relevante en el futuro de las poblaciones de murciélagos en sistemas de montaña, así como la pérdida de las funciones que estos llevan a cabo.

Importancia

La necesidad de conocimiento sobre los impactos del CC a nivel de biodiversidad está relacionada con procesos de adaptación basados en ecosistemas, donde el empezar a reconocer los impactos a nivel de biodiversidad es determinante, con el fin de asegurar los servicios ecosistémicos para una población creciente. En este contexto, los murciélagos son organismos relevantes dado su valor en cuanto a diversidad taxonómica y funcional.

Adicionalmente, se ha reconocido que muchas especies son resilientes a los cambios ambientales, dada su capacidad de dispersión, hábitos nocturnos, dietas, organización social, entre otros. Esta resiliencia ha permitido que los murciélagos sean un grupo funcional que persiste ante condiciones de fragmentación y pueden potenciar procesos de regeneración y restauración ecológica (Melo *et al.* 2009). En este marco y ante la pérdida de biodiversidad, los murciélagos continúan aportando a los procesos naturales y tendrán una función clave en el futuro de los sistemas naturales.

La generación de información sobre el CC aporta a la construcción de evidencia que permita a la humanidad contrarrestar escenarios futuros que afecten negativamente a la conservación. En el contexto de la zona de estudio, se encuentra el Parque Nacional Tapantí, el Parque Nacional Barbilla y otras categorías de conservación, los cuales son parte de la Reserva de la Biosfera La Amistad, la cual tiene un plan de manejo unificado e incluye la necesidad de generar protocolos para la gestión del CC.

La Reserva de la Biosfera La Amistad corresponde al Área Importante para la Conservación de los Murciélagos (A-CR-003), la cual a su vez es el área protegida de mayor tamaño de Centroamérica y genera un comanejo entre los países. Finalmente, el autor de esta investigación como miembro de la RELCOM, pretende impulsar el interés del estudio del efecto del CC en América Latina y el Caribe (Sinac *et al.* 2012; Rodríguez-Herrera y Sánchez 2015).

Objetivos

Objetivo General

Aportar al conocimiento sobre el impacto potencial del CC en la distribución de los murciélagos frugívoros y el efecto que pueden tener las redes mutualistas en su capacidad de adaptación en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills (Costa Rica).

Objetivos Específicos

1. Caracterizar los patrones de distribución de los murciélagos frugívoros en función de las variables bioclimáticas y evaluar la distribución potencial de los murciélagos frugívoros bajo escenarios de cambio climático RCP 4.5.
2. Explorar las redes mutualistas entre murciélagos frugívoros y su dieta, así como la posible relación entre los patrones de distribución de los murciélagos y las plantas utilizadas para la construcción de tiendas.

Preguntas de investigación

1. ¿Cómo se estructuran los patrones de diversidad que presentan los murciélagos frugívoros en bosques tropicales de Costa Rica, a través de un gradiente altitudinal?
2. ¿Se evidencia un efecto de las variables bioclimáticas en los patrones de distribución en murciélagos frugívoros?
3. ¿Cómo pueden afectar los escenarios de CC a los murciélagos?
4. ¿Las redes mutualistas aportan a la respuesta de los murciélagos frugívoros al CC?
5. ¿Un recurso como las plantas para la construcción de tiendas pueden relacionarse con la distribución de un grupo funcional?

Síntesis referencial

Gradientes altitudinales

El CC, sus impulsores y efectos pueden generar una presión a nivel de los organismos, las poblaciones y las comunidades (Willis y Bhagwat 2009). Paralelamente, se ha reconocido una asimetría de los efectos del CC, donde la temperatura y la precipitación pueden cambiar sus patrones en direcciones y escalas difíciles de predecir (Hijmans *et al.* 2005). En los últimos años, se han generado iniciativas diversas para explorar los efectos posibles sobre la biodiversidad y se ha encontrado un efecto a nivel de patrones biogeográficos (Brose *et al.* 2012; Dunne *et al.* 2013).

Los efectos climáticos se pueden expresar rápidamente en los patrones de distribución (Walther *et al.* 2002; Ramos Pereira y Palmeirim 2013), afectando los requerimientos fisiológicos de las especies e induciendo presiones adaptativas; esto impacta la distribución de las especies, llevando a cambios en la composición y dinámica de los ecosistemas (Keith *et al.* 2015). En este contexto, las exploraciones de las redes mutualistas establecen un marco de análisis de los efectos climáticos a nivel de sistema (Ashworth *et al.* 2004; Bascompte y Jordano 2007; Van Der Putten *et al.* 2010; Brose *et al.* 2012; Schleuning *et al.* 2016).

Los gradientes altitudinales se reconocen como laboratorios para el estudio de los efectos del CC (Chen *et al.* 2009; Forero-Medina *et al.* 2011; Freeman y Class 2014; Duque *et al.* 2015); como resultado de la variación de condiciones climáticas en distancias pequeñas, distribución restringida o continua de las especies, cambios en los hábitats disponibles y las dinámicas de las redes mutualistas (Mcguire y Boyle 2013). De manera general, se ha propuesto que en los gradientes altitudinales, atributos de las especies como la riqueza y la abundancia decrecen al incrementar la altitud (McCain y Grytnes 2010). También, se evidencia una aplicación de la regla de Rapoport, donde al incrementar la altitud incrementa el ámbito de distribución de las especies (Stevens 1992).

La ecología del paisaje ha tratado de comprender cómo varían geográficamente los componentes de la biodiversidad y se ha planteado la importancia del estudio de los gradientes altitudinales, dada la alta disponibilidad de réplicas, el cambio en patrones a corta distancia, la posibilidad de desarrollar experimentos y se ha propuesto que las covariables se pueden medir o controlar (como el clima, la historia, la geología, el área) (Patterson *et al.* 1998; Mcguire y Boyle 2013). Sin embargo, en el contexto del CC, las variables climáticas se pueden comportar como parámetros que determinan la presencia de una especie en una localidad (Nogués-Bravo *et al.* 2007). Pero, los resultados generados por los estudios en gradientes altitudinales, muestran patrones diversos que varían ampliamente en función de la escala y la variación climática local (Sanders y Rahbek 2011).

Cambio climático y biodiversidad

El clima incluye un conjunto de condiciones determinantes para el desarrollo de la vida en la tierra, donde el ser humano ha inducido cambios en patrones climáticos, y donde dichos cambios tendrán efectos no conocidos, pero importantes para los procesos de planificación territorial. Es clave reconocer que el clima en el planeta está impulsado por la radiación solar y su balance está dado por el albedo, variación en la radiación entrante, y cambios en la radiación de onda corta dado por los GEI (Ipcc 2007).

En este contexto, las respuestas humanas han incluido la negación de dichos cambios, otros han empezado a mitigar las emisiones de GEI y se han iniciado a gestionar procesos de adaptación. Los cambios inducidos por la variabilidad climática presentan efectos tanto directos como indirectos sobre la biodiversidad, donde se visualiza que los cambios serán mayores en escala en menor tiempo, y que el CC actúa de manera sinérgica con otros motores de cambio de origen antrópico (Dunne *et al.* 2013).

Para 45 especies de insectos estudiadas, se encontró que la abundancia de ocho especies del sur incrementa hacia el norte, y la abundancia de cinco especies del norte disminuye, y no se evidencia efectos sobre especies cosmopolitas (Barry *et al.*

2007). Para aves cambios en las temperaturas de la primavera con un adelanto en la fecha del crecimiento y la reproducción, donde la adaptación al CC en especies migratorias de larga distancia es limitada por la sincronización de la migración (Both *et al.* 2001). En una revisión del 2003, se interpreta un efecto de la temperatura en el ámbito de las especies de moluscos y mamíferos, donde el 80 % muestra cambios en función de las limitaciones fisiológicas (Root *et al.* 2003).

Se encontró una reorganización en ecosistemas áridos, extinción local, incremento de especies foráneas, disminución de cobertura y productividad, que llevaron a la desertificación (Brown *et al.* 1997). Estudios de largo plazo muestran impactos en la fenología de los organismos, los ámbitos de distribución y la composición-dinámica de las comunidades, donde los paisajes contemporáneos son poco adaptables (Walther *et al.* 2002). Una investigación a nivel de biota encuentra que cerca del 11.6 % de las especies endémicas es afectado, los biomas caribe y andes altamente vulnerables y la tasa de pérdida de especies inducida por el CC excederá la inducida por la deforestación (Malcolm *et al.* 2006).

Se ha modelado el impacto para las especies mediante envolturas climáticas y se propone incluir factores, como las interacciones bióticas (Pearson y Dawson 2003). Adicionalmente, se propone identificar variables relacionadas con la biodiversidad, diagnósticas de respuestas diferentes a la extinción. (Ibanez *et al.* 2006). Se evalúa el riesgo de extinción frente al CC y se estima que cerca del 18 % de las especies a nivel mundial será afectado (Thomas *et al.* 2004).

Los murciélagos al ser mamíferos voladores son altamente vulnerables (Pacifi *et al.* 2015). Ante todo, el panorama es de cambio y a su vez, una oportunidad para generar rutas de planificación a través de conocimiento creciente. En este contexto la exploración de efectos del CC sobre la biodiversidad empieza a adquirir alta relevancia.

Escenarios representativos de concentración (RCP)

Los RPC son escenarios del clima futuros en función del forzamiento radioactivo (Ipcc 2007; Van Vuuren *et al.* 2011a). Con la finalidad de abordar esta temática y en el marco del IPCC, grupos de investigación sobre el clima han asumido la misión de proyectar posibles rutas futuras. La proyección a futuro es el resultado de tendencias mundiales que afectan los sistemas naturales y humanos en función de los siguientes criterios:

1. Se incluye la información generada en escenarios publicados.
2. Proveen información de todos los componentes que determinan el forzamiento radioactivo.
3. Armonización de asunciones para emisiones y uso de la tierra.
4. Cubre el periodo hasta el 2100 (con la visión a 2300).

Tabla 1. Características de los RCP.

Escenario	Desarrollado	Características
RCP 8.5	Modelo MESSAGE IIASA (Australia)	Incremento de las emisiones de GEI, el uso de energía como resultado del aumento de la población mundial y el desarrollo limitado de tecnologías. La agricultura crece a un ritmo constante y la ganadería crece a un ritmo bajo. Baja tasa de deforestación y ausencia de políticas climáticas efectivamente implementadas, con baja inversión en países en vía de desarrollo.
RCP 6	AIM-NIES (Japón)	Escenario de estabilización, el forzamiento radiactivo es estabilizado poco después de 2100, aplicación de tecnologías y estrategias para la reducción de GEI y uso energético conservador Desarrollo agrícola estable, decrecimiento de la ganadería e incrementa la cobertura forestal.
RCP 4.5	GCAM (USA)	Escenario de estabilización, el forzamiento radiactivo es estabilizado poco antes de 2100. Decrece el desarrollo agropecuario tradicional e incrementa la cobertura forestal.
RCP 2.6	Modelo IMAGE PBL (Holanda)	Niveles bajos de concentración de GEI, con políticas drásticas de intervención de CC. Continúa el desarrollo agrícola extensivo, decrece la ganadería y una baja tasa de deforestación.

Fuente: (Riahi *et al.* 2011; Van Vuuren *et al.* 2011a; Van Vuuren *et al.* 2011b).

Murciélagos e interacciones mutualistas

Servicios ecosistémicos

En la historia de la Tierra los ecosistemas han sido modificados por eventos naturales y actividades humanas (glaciaciones, agricultura). La conversión de ecosistemas naturales a sistemas productivos ha sido una constante (Kunz *et al.* 2011). Este efecto se ha incrementado durante los últimos años en el trópico.

Los servicios ecosistémicos (SE) se ven amenazados y Kunz *et al.* (2011) plantean que los SE son los beneficios que el ser humano recibe de la naturaleza. Se reconoce a los murciélagos como prestadores de SE, en relación con la alta biomasa en zonas naturales e intervenidas, alta diversidad filogenética y funcional (Clarke *et al.* 2005; Kalka *et al.* 2008; Williams-Guillén *et al.* 2008; Kunz *et al.* 2011; Semmens *et al.* 2011; Park 2015).

Estos SE son prestados en ecosistemas naturales y agroecosistemas, y los murciélagos, al tener hábitos nocturnos y capacidad de vuelo, utilizan con facilidad diferentes unidades del paisaje (Cruz -Lara *et al.* 2004; Faria y Baumgarten 2007; Federico *et al.* 2008). Se reconoce que los murciélagos desempeñan un papel en el mantenimiento y regeneración de los bosques, mediante procesos como la polinización, dispersión de semillas (Melo *et al.* 2009), y el control de poblaciones

de invertebrados y vertebrados (Fleming y Sosa 1994; Cleveland *et al.* 2006; Williams-Guillén *et al.* 2008).

En el contexto de escenarios de CC, pueden disminuir, cambiar o incrementar los SE que prestan los murciélagos, lo cual a su vez puede desencadenar reacciones tanto en sistemas naturales como en sistemas agropecuarios y SE, como la dispersión de semillas y la polinización son componentes fundamentales de la adaptación al CC.

Murciélagos

Los murciélagos son mamíferos voladores con un alto número de especies, lo cual se ve correlacionado positivamente con las distintas funciones que desarrollan en la naturaleza (Kunz *et al.* 2011). La supervivencia de los murciélagos está relacionada con la disponibilidad de alimento y refugios (Richter y Cumming 2006; Knight y Jones 2009). La variación en la disponibilidad de recursos debida a cambios estacionales drásticos, tanto en las zonas templadas como en el trópico, pueden determinar los requerimientos y comportamientos de las especies (Griswold *et al.* 2010).

Los murciélagos por su alta movilidad, podrían dispersarse fácilmente al enfrentarse a cambios que lleven a disminuir la disponibilidad de recursos localmente (Swartz *et al.* 2007). Sin embargo, y aunque comparten características generales, tienen restricciones a nivel de grupos funcionales y especies (Moreno-Valdez *et al.* 2000; Fleming 2003; Richter y Cumming 2006). Para el trópico se plantea que una alta capacidad de dispersión se encuentra en especies que se alimentan de recursos dispersos en el espacio (ejemplo: néctar, polen y frutas) siguiendo la fenología de dichos recursos (Fleming y Eby 2003; Moussy *et al.* 2013).

A nivel de dieta, los murciélagos tropicales frugívoros han seguido de manera muy general dos tipos de estrategias de búsqueda de alimento (Dumont 2003). La primera como *Steady State*, la cual se refiere a murciélagos que se alimentan de especies vegetales con producción constante. La segunda es conocida como *Bing Bang*, y se refiere a especies que se alimentan de plantas que producen flores y frutos de una manera abundante, limitada en el tiempo y dispersa en el espacio (Gentry 1974; Dumont 2003).

Este tipo de estrategias ha llevado a dividir a los murciélagos frugívoros en dos tipos: los sedentarios, que conforman territorios con rangos de hogar pequeños. El segundo grupo corresponde a frugívoros nómadas, altamente diversos en el trópico, con rangos de hogar amplios (Dumont 2003; Moussy *et al.* 2013).

Refugios y tiendas

Los refugios son determinantes en la evolución de los murciélagos (Kunz 1982); refugios diurnos determinan diferentes tipos de asociación, que influyen en la estructura social, favoreciendo uno u otro sistema de agrupamiento y apareamiento

(McCracken y Wilkinson 2000). Las especies que usan refugios efímeros o expuestos a través del año en hábitats estacionales pueden necesitar migrar ante condiciones desfavorables (Fleming y Eby 2003; Popa-Lisseanu y Voigt 2009; Moussy *et al.* 2013). Se ha evidenciado que murciélagos que mantienen refugios a través del tiempo, presentan mayor cohesión social y son sedentarios. Contrariamente, murciélagos que utilizan una amplia gama de refugios dispersos en el espacio-tiempo podrían beneficiarse de un comportamiento más nómada (Fleming y Eby 2003).

Se plantea la hipótesis de que las especies de murciélagos con mayor tendencia a la dispersión, son aquellas que utilizan diferentes tipos de refugios, dispersos en el espacio y en el tiempo, tienen una baja tendencia y poco marcada al establecimiento de relaciones sociales de largo plazo. Ante un panorama de pérdida de bosques primarios o cambios en la vegetación, podría aumentar o disminuir la distribución de las plantas utilizadas en las tiendas construidas por algunos géneros de murciélagos, influenciando los patrones de movimiento a nivel de especie y grupo funcional.

Más del 50 % de la vida del murciélago se lleva a cabo en sus refugios, lo cual hace que estos sean un recurso determinante en su supervivencia, reproducción, desarrollo e interacciones sociales (Kunz y Lumsden 2003). Adicionalmente, se ha evidenciado que hay limitaciones morfológicas y fisiológicas que determinan esta relación, y a su vez, esta puede afectar las dinámicas ecológicas en las que participan, y los patrones de distribución (Rodríguez-Herrera *et al.* 2007).

Diecisiete especies de murciélagos neotropicales usan tiendas (familia: *Phyllostomidae*), donde se encuentran especies especialistas de tiendas y otras que utilizan diferentes tipos de refugios (Ortega y Castro-Arellano 2001). De las 17 especies neotropicales, 16 pertenecen a la familia *Stenodermatinae* (géneros: *Artibeus*, *Dermanura*, *Vampyressa*, *Uroderma*, *Ectophylla*, *Mesophylla* y *Platyrrhinus*) y una a la familia *Carollinae* (*Rhinophylla pumilio*). Estos murciélagos son principalmente frugívoros y pesan entre 6 y 50 g (Parker-Shames y Rodríguez-Herrera 2014).

Existen cerca de 77 especies de plantas cuyas hojas son modificadas para la construcción de tiendas, donde la gran mayoría son nativas del neotrópico. Las familias de plantas más utilizadas en la construcción de refugios corresponden a las familias *Araceae* y *Arecaceae* (palmas). Un gran porcentaje de las plantas utilizadas para la construcción de tiendas son monocotiledóneas y un 20 % son epífitas, representadas principalmente en el bmh-P y en menor grado en el bp-P y hasta el bp-MB. En este proceso, se ha evidenciado que la selección de los individuos utilizados para la construcción de refugios presenta varios requerimientos, donde se incluye la especie, el tamaño, la forma y el micro hábitat circundante (Rodríguez-Herrera *et al.* 2007).

Tabla 2. Tipos de tiendas definidos por Kunz y colaboradores (1994), donde se resumen sus principales características, las especies de murciélagos que las utilizan y algunas plantas utilizadas para su construcción

Tipo de tienda	Características	Murciélagos	Plantas
Cónica	Arbustivo, inversión alta de tiempo, corte de varias hojas para hacer una sola tienda.	<i>U.b</i> y <i>P.h</i>	<i>Potalia turbinata</i> , <i>Ardisia brenesii</i>
Sombrilla	Arbustivo y como su nombre lo dice en forma de una sombrilla.	<i>A.j</i> , <i>D.w</i> , <i>U.b</i> , <i>V.n</i>	<i>Cryosophila guagara</i> , <i>Carludovica palmata</i> , <i>Cecropia insignis</i>
Pinnada	Arbustivo (hojas de palmas grandes), tienda ventilada	<i>U.b</i> , <i>Um</i> , <i>A.j</i>	Palmas
Apical	Epifitas (Sub-dosel, sotobosque), hierbas terrestres y arbustos inversión baja de tiempo.	<i>A.j</i> , <i>D.p</i> , <i>D.t</i> , <i>D.w</i> , <i>M.m</i> , <i>U.b</i> , <i>V.t</i> , <i>D.a</i> , <i>D.c</i> , <i>D.gn</i> , <i>D.g</i> , <i>R.p</i>	<i>Philodendron jodavisianum</i> , <i>Heliconia</i>
Bífida	Sotobosque de bosques maduros (comunes), los cortes llevan a la unión de los ápices,	<i>D.w</i> , <i>U.b</i> , <i>M.m</i> <i>D.c</i> , <i>U.m</i> , <i>R.p</i>	<i>Geonoma congesta</i> , Astrocaryum sp., (<i>Asplundia sleeperae</i>)
Paradoja	Sotobosque,	<i>U.b</i> , <i>D.c</i> , <i>M.m</i> , <i>R.p</i>	<i>Musa acuminata</i>
Bote invertido	Sotobosque, inversión alta de tiempo	<i>D.p</i> , <i>D.w</i> , <i>E.a</i> , <i>U.b</i> , <i>D.a</i> , <i>D.c</i> , <i>R.p</i>	<i>Heliconia</i> , <i>Ishnosiphon inflatus</i> , <i>Musa paradisiaca</i>
Bote/Api cal	Arbustivo, es la mezcla de dos tipos de tienda,	<i>A.j</i> , <i>D.w</i> , <i>V.n</i> , <i>V.t</i> , <i>V.p</i>	<u><i>Pentagonia donnell-smithii</i></u> <u><i>Philodendrum</i></u>

Nota: Abreviaturas de las especies de murciélagos: D.a= *Demanura anderseni*; D.c= *D. cinereus*; D.g= *D. glaucus*; D.gn= *A. gnomus*; D.t= *D. toltecus*; D.w= *D.watsoni*; A.j= *A. jamaicensis*; A.p= *A. phaeotis*; E.a= *Ectophylla alba*; M.m= *Mesophylla macconnelli*; Ph= *Platyrrhinus helleri*; R.p= *Rhinophylla pumilio*; U.b= *Uroderma bilobatum*; U.m= *U. magirostrum*; V.n= *Vampyressa nymphaea*; V.p= *V. pusilla*; V.t= *V. thylene*.

Fuente: Rodríguez *et al.* (2007).

Posiblemente, el uso o construcción de tiendas puede darle al murciélago un beneficio evolutivo que ha permitido mantener dicho comportamiento (Rodríguez-Herrera *et al.* 2015). Dentro de los beneficios del uso de las tiendas se reconoce la protección contra la lluvia y el sol, regulación de la temperatura corporal, disminución de parásitos, protección contra depredadores y selección sexual (Brooke 1990). Los murciélagos que construyen tiendas pueden ser considerados como especialistas al recurso, dado que estas especies pueden utilizar unas pocas especies de plantas (Rodríguez-Herrera *et al.* 2007).

Adicionalmente, ocho de las especies neotropicales no han sido encontradas utilizando otro tipo de refugio distinto a las tiendas y restringidas a unas pocas

especies vegetales, donde se reconoce que estas especies se alimentan casi que exclusivamente de plantas de bosques maduros o en etapas tardías de sucesión a nivel tropical (Rodríguez-Herrera *et al.* 2007). En este contexto, estas especies son piezas claves de los procesos de regeneración del bosque, donde se ha evidenciado que dispersan semillas de especies de bosques maduros y pueden generar en el suelo bajo la tienda, bancos de semillas que potenciarán la capacidad de regeneración (Melo *et al.* 2009).

Redes mutualistas

Las redes mutualistas exploran las relaciones, conexiones e interdependencia entre las especies, donde las interacciones se refieren a las conexiones y los nodos a las especies (Bascompte y Jordano 2007). En este contexto, se reconoce que las interacciones entre las especies son responsables de su alta diversidad. Por ejemplo, especies de fauna que consumen néctar y polinizan plantas con flor son mucho más diversas que sus grupos hermanos (Dodd *et al.* 1999) y se ha reconocido que cerca del 90 % de las plantas tropicales son dispersadas por la fauna (Jordano 2000). En este contexto, y para comprender los impactos del CC sobre la biodiversidad, se recomienda un abordaje desde el punto de vista de las redes mutualistas.

Lo anterior, se fundamenta en el hecho de que las redes complejas presentan propiedades estadísticas similares, donde una arquitectura común sigue patrones similares y la estructura de la red determina la robustez de la misma (Bascompte y Jordano 2007). Es así, que las redes mutualistas son mucho más heterogéneas que lo esperado por el azar, patrones como: 1) Patrón anidado: la probabilidad de encontrar una especie en un hábitat se correlaciona positivamente con la presencia de otra especie. 2) Patrones aleatorios: La probabilidad de presencia de una especie no se correlaciona con la presencia de otra y 3) En tablero de ajedrez: la presencia de las especies es alternada entre sitios, donde la probabilidad de ocupación de una especie se correlaciona negativamente con la de otra (Almeida-Neto *et al.* 2008; Cardona *et al.* 2012). Se ha evidenciado que las interacciones planta-animal son altamente anidadas (Bascompte y Jordano 2007):

1. Grupo de plantas y animales generalistas que interactúan entre ellos, donde se evidencia redundancia funcional y alta capacidad de amortiguamiento del sistema.
2. Existencia de asimetrías a nivel de la especialización, especialistas tienden a interactuar con las especies más generalistas, lo cual podría llevar a la homogenización ante la pérdida de diversidad.

Procesos poblacionales como la extinción y colonización, la diferencia regional de abundancia, el arribo de especies favorecido por una u otra condición, el uso de hábitats específicos, la tolerancia selectiva al medio ambiente y la diversidad de

hábitats (Ulrich *et al.* 2009). Adicionalmente, las redes mutualistas al exponer patrones comunes en la naturaleza, se reconocen como un buen marco de análisis para explorar los efectos del CC en la biodiversidad (Wright *et al.* 1997).

Resultados

Se ratifica el valor de medir covariables relevantes que permitan generar información sobre la probabilidad de detección. Para este caso, se evidenció que las covariables esfuerzo de muestreo y ciclo lunar, afectan de manera diferencial a las especies, al incluir esta información se permite corregir las abundancias y de esta manera, generar aproximaciones más robustas (Royle 2004).

Durante los dos años de toma de datos, se capturaron 54 especies de murciélagos que corresponden al 47 % de las especies de estos reportadas para Costa Rica (Echeverría 2013). Se capturaron e identificaron 22 especies de murciélagos frugívoros estrictos y nueve especies de murciélagos que ocasionalmente consumen frutos. Se evidenció que los murciélagos frugívoros trascienden los límites impuestos por las zonas de vida, donde la diversidad de los mismos disminuye al incrementar la altitud, presentando una zona de mayor diversidad que integra las dos zonas de vida de menor elevación (Patterson *et al.* 1996).

En las tierras bajas se encuentra el mayor número de especies raras, así como el mayor número de especies que utilizan tierras. La regla de Rapoport se reconoció parcialmente, donde se evidencian especies con distribución restringida tanto en zonas bajas como altas, especies distribuidas desde zonas bajas hasta elevaciones intermedias, y especies de zonas intermedias hasta tierras bajas (Stevens 1992). Para los murciélagos los ámbitos de distribución se relacionan con el nivel de dominancia que presentan dentro del ensamblaje.

Se reconocieron tres ensamblajes a lo largo del gradiente altitudinal, lo cual se relaciona con la variabilidad encontrada al hacer el análisis por zona de vida (Fauth *et al.* 1996). En este contexto, se observó la presencia de un gradiente de tierras bajas, con un mayor número de especies raras en el bmh-P, donde la mayor diversidad se adquiere en el bp-P, pero no se evidencian diferencias significativas entre las dos zonas de vida. En los bp-MB y bp-M decrece rápidamente la diversidad e incrementa la dominancia.

La condición climática que mejor explica la diversidad en relación con el incremento de la elevación es la temperatura (McCain y Grytnes 2010). Ante los escenarios RCP 4.5 de CC, se reconoce una respuesta diferencial a nivel de especie. Especies dominantes en los ensamblajes, tienden a incrementar sus abundancias a lo largo de su ámbito de distribución. Especies típicas, con abundancias bajas, restringirán su rango de distribución, así como sus valores de abundancia en las zonas que eran más comunes.

Las especies mencionadas anteriormente, iniciarán un proceso de desgaste biótico, ya que evidencian una tendencia a la extinción de los límites de su distribución. Aunque no fue posible modelar los patrones de distribución de las especies raras, al incrementar de la competencia y el cambio en la distribución de los recursos, se prevé que estas presentarán alta tendencia a la extinción (Colwell *et al.* 2008; Feeley y Silman 2010)

La estructura de las redes mutualistas varía a través del gradiente altitudinal; y se reconoce un recambio de especies al incrementar la altitud. Se propone al relacionar la composición y estructura de las redes mutualistas, que las especies dominantes en las mismas se beneficiarán en el contexto de CC; las especies poco conectadas se afectarán negativamente, y para las especies de las cuales no se pudo incluir su posición en el contexto de las redes mutualistas, se prevén posibles extinciones y una tendencia al desgaste biótico, en especial en el bmh-P (Bascompte y Jordano 2007).

Se evidencia que el número de interacción es mayor en el bp-P, que en el bmh-P, en relación con el alto número de especies para la segunda zona de vida, elemento que respalda el desgaste biótico en zonas bajas y que proyecta que el ensamblaje del bp-P será el más estable, al contar con una red claramente anidada que le confiere mayor resiliencia. Los ensamblajes de tierras altas presentan menor conectividad, mayor vulnerabilidad y una homogenización del ensamblaje de murciélagos.

En este contexto y teniendo en cuenta la caracterización que tuvo lugar, se prevé que los efectos pueden ser mayores a los modelados, ya que se trabajaron escenarios de estabilización al CC (Riahi *et al.* 2011). Adicionalmente, los patrones de distribución de los murciélagos dependerán de los patrones de distribución del recurso, donde murciélagos que utilizan tiendas podrán ser seriamente amenazados. También, se han reconocido que en las redes mutualistas, los animales son más sensibles que las plantas con las que interactúan, donde se proyecta una homogenización de los ensamblajes en tierras bajas en función de un desgaste biótico, un alto grado de resiliencia en zonas medias, y una mayor homogeneidad y baja diversidad en relación con el patrón actual en tierras de mayores elevaciones (Schleuning *et al.* 2016).

Mediante este trabajo, se reconoce que los patrones de distribución de las especies, la estructura y composición de los ensamblajes y la función que estos cumplen en bosques naturales y los sistemas agropecuarios serán afectados en el contexto del CC. Esta información es relevante para fortalecer estrategias de adaptación que pueden ser articuladas con iniciativas mundiales de mitigación a nivel mundial como la meta 20x20 de restauración de tierra degradada. En este contexto, se propone la planificación de paisajes multifuncionales y climáticamente inteligentes, donde se incremente el área de zonas de protección y se promuevan sistemas agroforestales diversificados.

Conclusiones

- ✓ Es relevante la estimación de la probabilidad de detección para limitar la variabilidad evaluada en la investigación observacional sobre biodiversidad.
- ✓ Los patrones de distribución de las especies son relevantes para comprender la dinámica de los sistemas naturales e intervenidos.
- ✓ Las respuestas de los murciélagos al cambio climático son diferenciales entre especies y pueden depender de su asociación con las variables climáticas y su posición en el ensamblaje o comunidad.
- ✓ El desgaste biótico en tierras bajas del GACVM puede ser una posibilidad en el contexto del CC, induciendo la homogenización de los sistemas y la pérdida de especies.
- ✓ Los cambios en los patrones de distribución en el contexto del CC pueden sobrepasar las áreas protegidas y se plantea visualizar la movilidad de los sistemas de conservación.
- ✓ Se reconoce la relevancia de afinar los modelos de distribución de las especies incluyendo las redes mutualistas.
- ✓ En el contexto de la conectividad funcional, las redes mutualistas presentan características que permiten el mantenimiento de la función ecológica del sistema.
- ✓ Los murciélagos pueden ser elementos clave en el contexto de restauración y fortalecimiento de corredores biológicos.
- ✓ Igualmente, estos mamíferos voladores pueden ser un elemento clave en el contexto de paisajes multifuncionales.
- ✓ Se propone consolidar una propuesta de análisis de sensibilidad para la RELCOM, dados sus aportes a lo largo del continente americano.

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).
- Almeida-Neto, M; Guimaraes, P; Guimaraes Jr, PR; Loyola, RD; Ulrich, W. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 117 (1227-1239).
- Ashworth, L; Aguilar, R; Galetto, L; Aizen, MA. 2004. Why do pollination generalist and specialist plant species show similar reproductive susceptibility to habitat fragmentation? (Digital). *Journal of Ecology* 92 (717-719).
- Barry, JP; Baxter, CH; Sagarin, RD; Gilman, SE. 2007. Climate-Related, Long-Term Faunal Changes in a California Rocky Intertidal Community. *Science* 267 (672-675).

- Bascompte, J; Jordano, P. 2007. Plant-Animal Mutualistic Networks: The Architecture of Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38 (1):567-593.
- Begon, M; Townsend, CR; Harper, JL. 2006. *Ecology: From individuals to ecosystem*. Ed. M Begon. cuarta ed. Victoria, Australia, Blackwell Publishing. 750 p. (Ecology).
- Both, C; Bouwhuis, S; Lessells, CM; Visser, ME. 2001. Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature* 411 (81-3. Reimpreso de: 1-3).
- Brooke, AP. 1990. Tent selection, roosting ecology and social organization of the tent-making bat, *Ectophylla alba*, in Costa Rica. *Journal of Zoology* 221 (1):11-19.
- Brose, U; Dunne, JA; Montoya, JM; Petchey, OL; Schneider, FD; Jacob, U. 2012. Climate change in size-structured ecosystems. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 367 (2903-12).
- Brown, JH; Valmore, TJ; Curtin, C. 1997. Reorganization of an arid ecosystem in response to recent climate change. (Digital). *The National Academy of Sciences (Ecology)* 94 (9729–9733).
- Cardona, D; Castillo, LS; Pérez-Torres. 2012. Patrón anidado de distribución de murciélagos en un conjunto de cuevas del enclave seco del Chicamocha (Santander-Colombia). Master en Ciencias. Bogotá, Colombia, Universidad Internacional Menéndez Pelayo. 57 p.
- Clarke, FM; Pio, DV; Racey, PA. 2005. A Comparison of Logging Systems and Bat Diversity in the Neotropics. *Conservation Biology* 19 (4):1194-1204.
- Cleveland, CJ; Betke, M; Federico, P; Frank, JD; Hallam, TG; Horn, J; López Jr, JD; McCracken, JF; Medellín, RA; Moreno-Valdez, A; Sansone, CG; Westbrook, JK; Kunz, TH. 2006. Economic value of the pest control service provided by Brazilian free-tailed bats in south-central Texas. *Front Ecol Environ (Research Communications)* 4 (5):238–243.
- 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).
- Cruz -Lara, LE; Lorenzo, C; Soto, L; Naranjo, E; Ramírez-Marcial, N. 2004. Diversidad de mamíferos en cafetales y selva mediana de las cañadas de la selva lacandona, México. (Digital). *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)* 20 (1):63-81.
- Chen, IC; Shiu, HJ; Benedick, S; Holloway, JD; Chey, VK; Barlow, HS; Hill, JK; Thomas, CD. 2009. Elevation increases in moth assemblages over 42 years on a tropical mountain. *Proc Natl Acad Sci U S A* 106 (1479-83).
- Díaz, S; Demissew, S; Carabias, J; Joly, C; Lonsdale, M; Ash, N; Larigauderie, A; Adhikari, JR; Arico, S; Báldi, A; Bartuska, A; Baste, IA; Bilgin, A; Brondizio, E; Chan, KMA; Figueroa, VE; Duraiappah, A; Fischer, M; Hill, R; Koetz, T; Leadley, P; Lyver, P; Mace, GM; Martin-Lopez, B; Okumura, M; Pacheco, D; Pascual, U;

Pérez, ES; Reyers, B; Roth, E; Saito, O; Scholes, RJ; Sharma, N; Tallis, H; Thaman, R; Watson, R; Yahara, T; Hamid, ZA; Akosim, C; Al-Hafedh, Y; Allahverdiyev, R; Amankwah, E; Asah, ST; Asfaw, Z; Bartus, G; Brooks, LA; Caillaux, J; Dalle, G; Darnaedi, D; Driver, A; Erpul, G; Escobar-Eyzaguirre, P; Failler, P; Fouda, AMM; Fu, B; Gundimeda, H; Hashimoto, S; Homer, F; Lavorel, S; Lichtenstein, G; Mala, WA; Mandivenyi, W; Matczak, P; Mbizvo, C; Mehrdadi, M; Metzger, JP; Mikissa, JB; Moller, H; Mooney, HA; Mumby, P; Nagendra, H; Nesshover, C; Oteng-Yeboah, AA; Pataki, G; Roué, M; Rubis, J; Schultz, M; Smith, P; Sumaila, R; Takeuchi, K; Thomas, S; Verma, M; Yeo-Chang, Y; Zlatanova, D. 2015. The IPBES Conceptual Framework: connecting nature and people. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 14 (1-16).

Dodd, ME; Silvertown, J; Chase, MW. 1999. Phylogenetic analysis of trait evolution and species diversity variation among angiosperm families. *Evolution* 53 (3):732-744.

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.

Dunne, JA; Jackson, SC; Harte, J. 2013. Greenhouse Effect. *Encyclopedia of Biodiversity (Greenhouse Effect)* 2 (18-32).

Duque, A; Stevenson, PR; Feeley, KJ. 2015. Thermophilization of adult and juvenile tree communities in the northern tropical Andes. *Proc Natl Acad Sci U S A*

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.

Faria, D; Baumgarten, J. 2007. Shade cacao plantations (*Theobroma cacao*) and bat conservation in southern Bahia, Brazil. *Biodiversity and Conservation* 16 (2):291-312.

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.

Federico, P; Hallam, TG; McCracken, GF; Purucker, ST; Grant, WE; Correa-Sandoval, AN; Westbrook, JK; Medellín, RA; Cleveland, CJ; Sansone, CG; López, JD; Betke, M; Moreno-Valdez, A; Kunz, TH. 2008. Brazilian free-tailed bats as insect pest regulators in transgenic and conventional cotton crops. *Ecological Applications* 18 (4):826-837. Consultado 2015/11/24.

Feeley, KJ; Silman, MR. 2010. Biotic attrition from tropical forests correcting for truncated temperature niches. *Global Change Biology* 16 (6):1830-1836.

Fleming, T. 2003. Ecology of bat migration. In T Kunz; M Fenton. *Bat Ecology*. (Físico). 1 ed. Illinois, USA, Kunz, TH. p. 156–208

Fleming, TH; Sosa, VJ. 1994. Effects of Nectarivorous and Frugivorous Mammals on Reproductive Success of Plants. *Journal of Mammalogy* 75 (4):845-851.

Fleming, TH; Eby, P. 2003. Ecology of bat migration. In: Kunz TH, Fenton MB (eds) *Bat Ecology*. Chicago, Illinois, USA., The University of Chicago Press, . 156–208. p.

Forero-Medina, G; Terborgh, J; Socolar, SJ; Pimm, SL. 2011. Elevational ranges of birds on a tropical montane gradient lag behind warming temperatures. *PLOS ONE* 6 (12):

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.

Gentry, AH. 1974. Coevolutionary Patterns in Central American Bignoniaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 61 (3):728-759.

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).

Hijmans, RJ; Cameron, SE; Parra, JL; Jones, PG; Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25 (15):1965-1978.

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.

Ibanez, I; Clark, JS; Dietze, MC; Feeley, K; Hersh, M; LaDeau, S; McBride, A; Welch, NE; Wolosin, MS. 2006. Predicting biodiversity change: outside the climate envelope, beyond the species-area curve. *Ecology* 87 (8):1896-906.

IPCC. 2007. *Climate Change 2007: Synthesis Report*. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Eds. RK Pachauri; A Reisinger. Geneva, Switzerland, IPCC eds. 104 p.

Jordano, P. 2000. Fruits and frugivory, In *Seeds: The Ecology of Regeneration in Natural Plant Communities*. Ed. M Fenner. Wallingford, UK, Commonw. Agric. Bur. Int. 125–66 p.

Kalka, MB; Smith, AR; Kalko, EKV. 2008. Bats Limit Arthropods and Herbivory in a Tropical Forest. *Science* 320 (71).

Keith, DA; Rodríguez, JP; Brooks, TM; Burgman, MA; Barrow, EG; Bland, L; Comer, PJ; Franklin, J; Link, J; McCarthy, MA; Miller, RM; Murray, NJ; Nel, J; Nicholson, E; Oliveira-Miranda, MA; Regan, TJ; Rodríguez-Clark, KM; Rouget, M; Spalding, MD. 2015. The IUCN Red List of Ecosystems: Motivations, Challenges, and Applications. *Conservation Letters* 8 (3):214-226.

Knight, T; Jones, G. 2009. Importance of night roosts for bat conservation: roosting behaviour of the lesser horseshoe bat *Rhinolophus hipposideros*. *Endangered Species Research* 8 (79-86).

- Kunz, TH. 1982. Roosting ecology of bats. in: Ecology of Bats (T.H. Kunz, ed.). (Digital). Ed. TH Kunz. New York, USA, Plenum Press. 55 p.
- Kunz, TH; Lumsden, LF. 2003. Ecology of cavity and foliage roosting bats. In Kunz TH, Fenton MB (eds) Bat Ecology, . The University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA. 156–208 p.
- 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).
- 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.
- McCain, CM; Grytnes, J-A. 2010. Elevational Gradients in Species Richness. *Encyclopedia of Life Sciences* 1-10.
- McCracken, GF; Wilkinson, GS. 2000. Bat mating systems. In: Crichton EG, Krutzsch PH (eds) *Reproductive Biology of Bats*. New York, USA, Academic Press. , 321–362 p.
- McGuire, LP; Boyle, WA. 2013. Altitudinal migration in bats: evidence, patterns, and drivers. *Biol Rev Camb Philos Soc* 88 (4):767-86.
- Melo, FPL; Rodriguez-Herrera, B; Chazdon, RL; Medellin, RA; Ceballos, GG. 2009. Small Tent-Roosting Bats Promote Dispersal of Large-Seeded Plants in a Neotropical Forest. *BIOTROPICA* 41 (6):737–743.
- Moreno-Valdez, A; Grant, WE; Honeycutt, RL. 2000. A simulation model of Mexican long-nosed bat (*Leptonycteris nivalis*) migration. *Ecological Modelling* 134 (2–3):117-127.
- 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.
- Nogués-Bravo, D; Araújo, MB; Errea, MP; Martínez-Rica, JP. 2007. Exposure of global mountain systems to climate warming during the 21st Century. *Global Environmental Change* 17 (3-4):420-428.
- Obama, B. 2017. The irreversible momentum of clean energy. *Science*
- Ortega, J; Castro-Arellano, I. 2001. Mammalian species *Artibeus jamaicensis*. (Digital). *American Society of Mammalogists* 662 (1-9).
- Pacifici, M; Foden, WB; Visconti, P; Watson, JEM; Butchart, SHM; Kovacs, KM; Scheffers, BR; Hole, DG; Martin, TG; Akçakaya, HR; Corlett, RT; Huntley, B; Bickford, D; Carr, JA; Hoffmann, AA; Midgley, GF; Pearce-Kelly, P; Pearson, RG;

- Williams, SE; Willis, SG; Young, B; Rondinini, C. 2015. Assessing species vulnerability to climate change. *Nature Climate Change* 5 (3):215-224.
- Park, KJ. 2015. Mitigating the impacts of agriculture on biodiversity: bats and their potential role as bioindicators. *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde* 80 (3):191-204.
- Parker-Shames, P; Rodríguez-Herrera, B. 2014. Maximum weight capacity of leaves used by tent-roosting bats: implications for social structure. *Chiroptera Neotropical* 19 (3):36-43.
- Parmesan, C. 2006. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37 (1):637-669.
- 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.
- 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.
- Rebelo, 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.
- RELCOM. 2010. Estrategia para la conservación de los murciélagos de Latinoamérica y el Caribe. Red Latinoamericana para la Conservación de los Murciélagos. 17 p.
- Riahi, K; Rao, S; Krey, V; Cho, C; Chirkov, V; Fischer, G; Kindermann, G; Nakicenovic, N; Rafaj, P. 2011. RCP 8. A scenario of comparatively high greenhouse gas emissions. *Climatic Change* 109 (1-2):33-57.
- Richter, HV; Cumming, GS. 2006. Food availability and annual migration of the straw-colored fruit bat (*Eidolon helvum*). *Journal of Zoology* 268 (1):35-44.
- Rodríguez-Herrera, B; Viquez-R, L; Cordero-Schmidt, E; Sandoval, JM; Rodríguez-Duran, A. 2015. Energetics of tent roosting in bats: the case of *Ectophylla alba* and *Uroderma bilobatum* (Chiroptera: *Phyllostomidae*). *Journal of Mammalogy*
- Rodríguez-Herrera, B; Sánchez, R. 2015. Estrategia centroamericana para la conservación de los murciélagos. Rodríguez-Herrera, B
Sánchez, R ed. San José, Costa Rica, Universidad de Costa Rica. Consultado

Rodríguez-Herrera, B; Medellín, RA; Timm, RM. 2007. Murciélagos neotropicales que acampan en hojas. San José, Costa Rica, Editorial Manager. 180 p.

Root, TL; Price, JT; Hall, KR; Schneider, FD; Rosenzweig, C; Pounds, A. 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421 (57-59).

Royle, JA. 2004. N-Mixture Models for Estimating Population Size from Spatially Replicated Counts. *Biometrics* 60 (1):108-115.

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; Bruehlheide, 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).

Semmens, DJ; Diffendorfer, JE; López-Hoffman, L; Shapiro, CD. 2011. Accounting for the ecosystem services of migratory species: Quantifying migration support and spatial subsidies. *Ecological Economics* 70 (12):2236-2242.

Sherwin, HA; Montgomery, WI; Lundy, MG. 2013. The impact and implications of climate change for bats. *Mammal Review* 43 (3):171-182.

SINAC; ACLA-P; ACLA-C; PILA; Pacifico, CIA; Pacifico., CC. 2012. PLAN DE MANEJO: Parque Internacional La Amistad Talamanca. (Digital). San José, Costa Rica, MINAET, SINAC. 121 p. (Removiendo Barreras para la Sostenibilidad del Sistema de Áreas Protegidas en Costa Rica).

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.

Swartz, SM; Iriarte-Diaz, J; Riskin, DK; Song, A; Tian, X; Willis, DJ; Breuer, KS. 2007. Wing Structure and the Aerodynamic Basis of Flight in Bats. (DIGITAL). American Institute of Aeronautics and Astronautics 1-10.

Terborgh, J; Nuñez-Iturri, G; Pitman, N; Cornejo, FH; Alvarez, P; Swamy, V; Pringlw, EG; Paine, TCE. 2008. Tree recruitment in an empty forest. (Digital). *Ecology* 89 (6):1757-1768.

Tewksbury, JJ; Huey, RB; Deutsch, CA. 2008. Putting the Heat on Tropical Animals. *Science* 320 (1296-1297).

Thomas, CD; Cameron, A; Green, RE; Bakkenes, M; Beaumont, LJ; Collingham, YC; Erasmus, BFN; de Siqueira, MF; Grainger, A; Hannah, L; Hughes, L; Huntley, B; van Jaarsveld, AS; Midgley, GF; Miles, L; Ortega-Huerta, MA; Peterson, AT; Phillips, OL; Williams, SE. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* 427 (145-148).

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.

Ulrich, W; Almeida-Neto, M; Gotelli, NJ. 2009. A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos* 118 (1):3-17.

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. 2011a. The representative concentration pathways: an overview. *Climatic Change* 109 (1-2):5-31.

van Vuuren, DP; Stehfest, E; den Elzen, MGJ; Kram, T; van Vliet, J; Deetman, S; Isaac, M; Klein Goldewijk, K; Hof, A; Mendoza Beltran, A; Oostenrijk, R; van Ruijven, B. 2011b. RCP2.6: exploring the possibility to keep global mean temperature increase below 2°C. *Climatic Change* 109 (1-2):95-116.

Walther, GR; Post, E; Convey, P; Menzel, A; Parmesan, C; Beebee, TJC; Fromentin, JM; Hoegh-Guldberg, O; Bairlein, F. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416 (389-595).

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).

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).

Williams-Guillén, K; Perfecto, I; Vandermeer, j. 2008. Bats Limit Insects in a Neotropical Agroforestry System. *Science* 320 (70).

Willis, KJ; Bhagwat, SA. 2009. Biodiversity and climate change. *Science* 326 (806-7).

Wright, DH; Patterson, BD; Mikkelsen, GM; Cutler, A; Atmar, W. 1997. A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia* 113 (1):1-20.

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^{a,c}., Vílchez-Mendoza, S^a., Rodríguez-Herrera, B^b., Echeverría, J.L^a &

BFinegan, B^a.

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 recognize 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

Unidades de Análisis (ZV)	Altura (msnm)	Temperatura media anual (°C)	Precipitación anual (m³)
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.

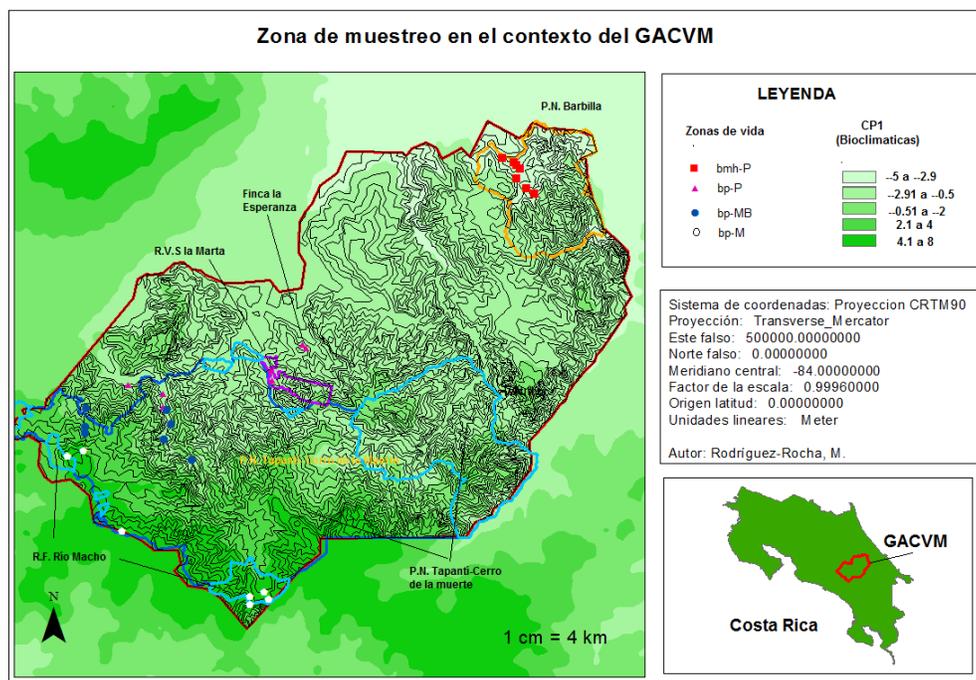


Figura 1. Zona de estudio y disposición de las unidades de muestreo y el CPI de las variables bioclimáticas a lo largo del GACVM.

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: ± 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

Co-variable	Detalle	Tipo de variación
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: http://www.worldclim.org/	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).

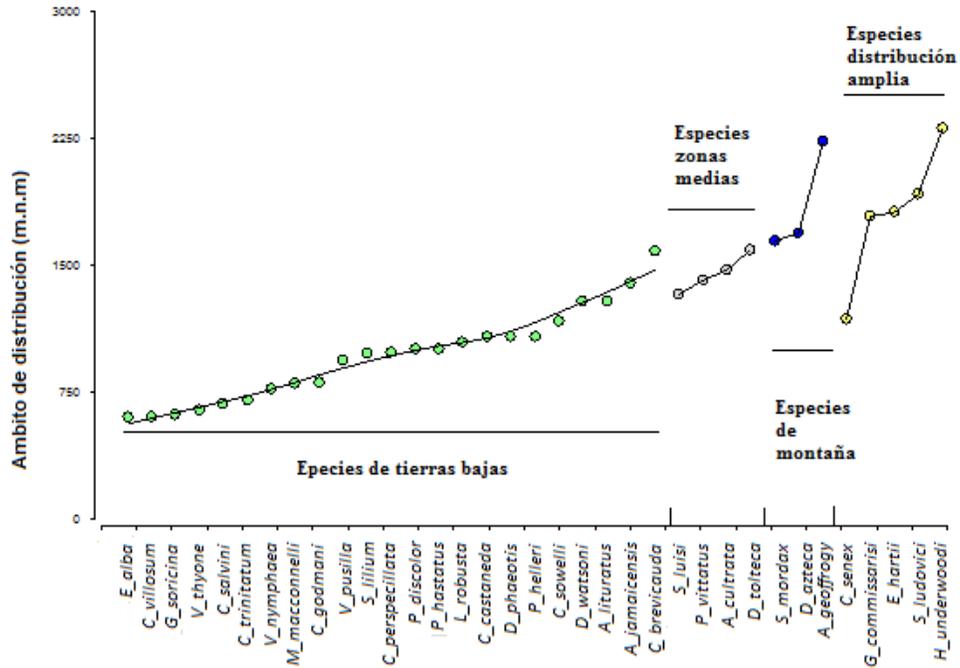


Figura 2. Patrones de distribución y su relación con la regla de Rapoport & Stevens (1982, 1992)

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

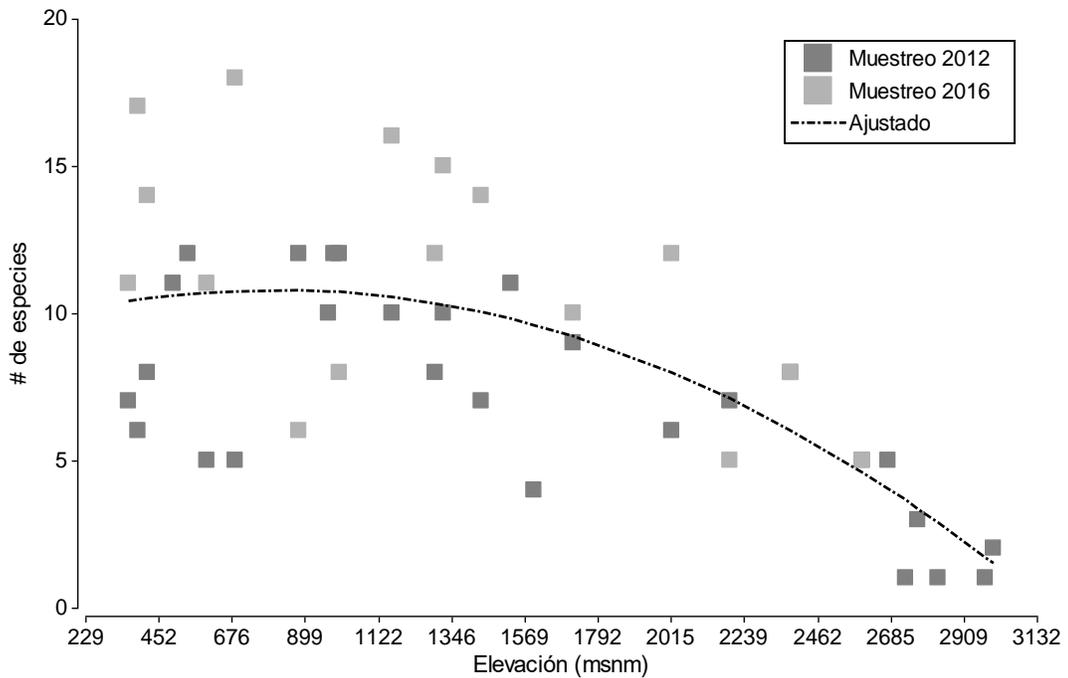


Figura 3. Patrón de diversidad que relaciona la riqueza de especies con la altitud, donde se discriminan los datos obtenidos para 2012 y 2016.

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).

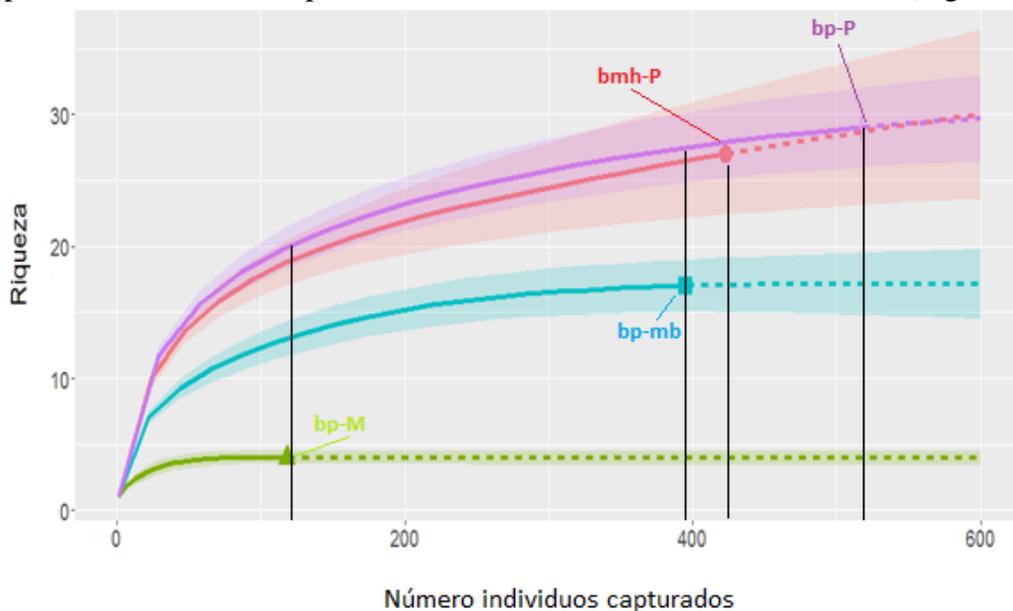


Figura 4. Curvas de rarefacción basadas en interpolación-extrapolación para las zonas de vida, para las muestras por UA con cerca de 600 individuos que se esperarían capturar.

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).

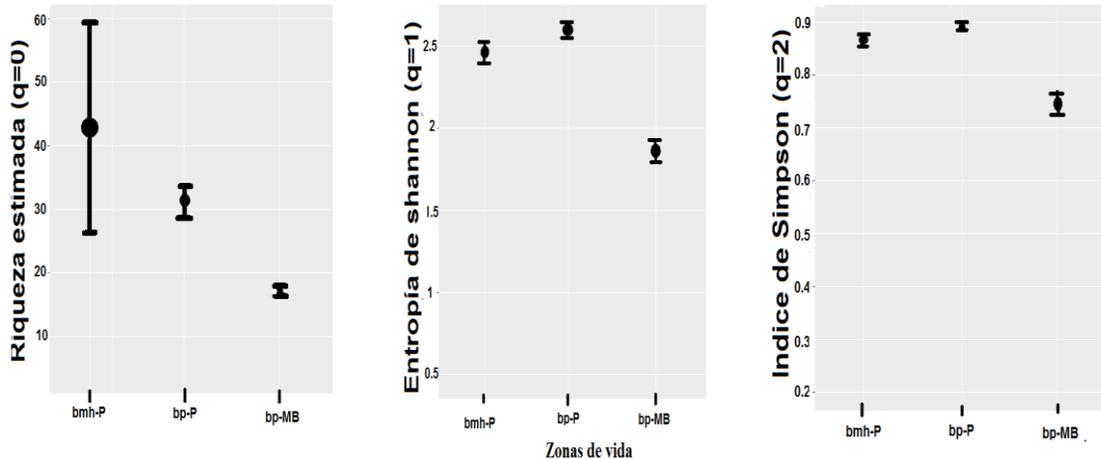


Figura 5. Índices de Hill en función de las zonas de vida: A). Riqueza estimada de especies, B). Entropía de Shannon y C). Índice de Simpson.

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).

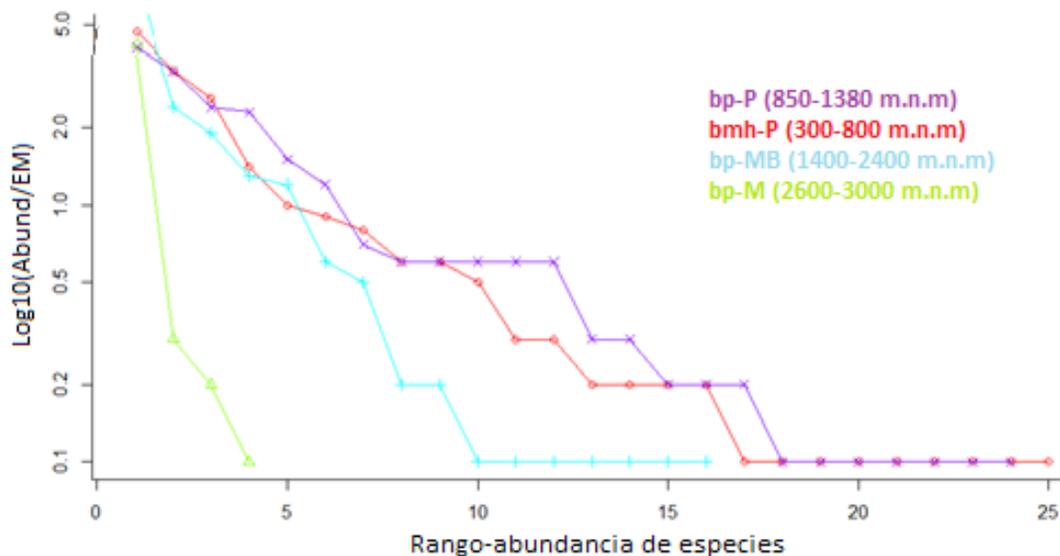


Figura 6. Curvas de Rango-Abundancia donde se grafica el \log_{10} de la abundancia corregida por el esfuerzo de muestreo en función de categorías asignadas para las especies, desde las más dominantes hasta las raras, esto para los murciélagos frugívoros.

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. geoffroyi*, *D. azteca*, *D. tolteca*, *S. lilium*, *S. ludovici* y *S. mordax*.

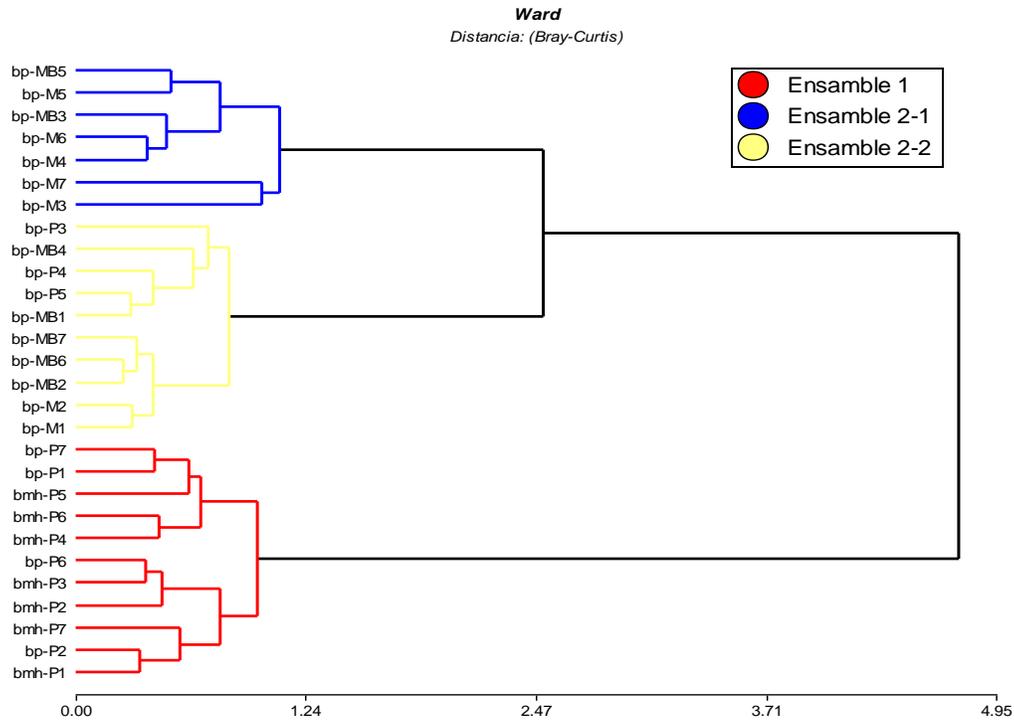


Figura 7. Conglomerado de las parcelas de muestreo basado en la composición de especies, ponderado por las capturas.

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. nympheae</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

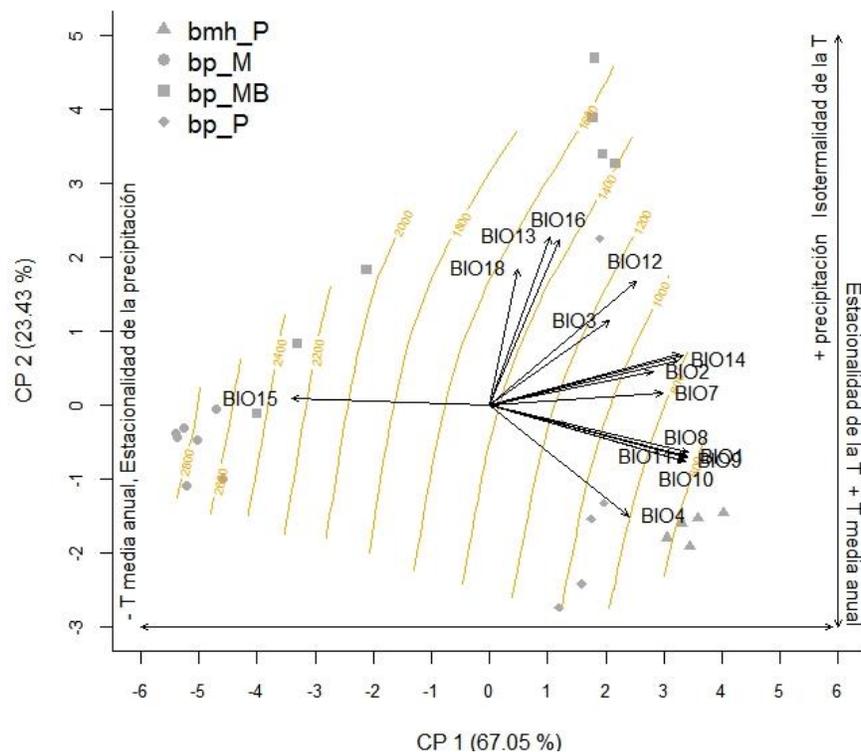


Figura 8. Ubicación de las parcelas de estudio en el espacio de las variables bioclimáticas. Los dos primeros ejes explican 90.48 %.

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 isotermalidad, 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

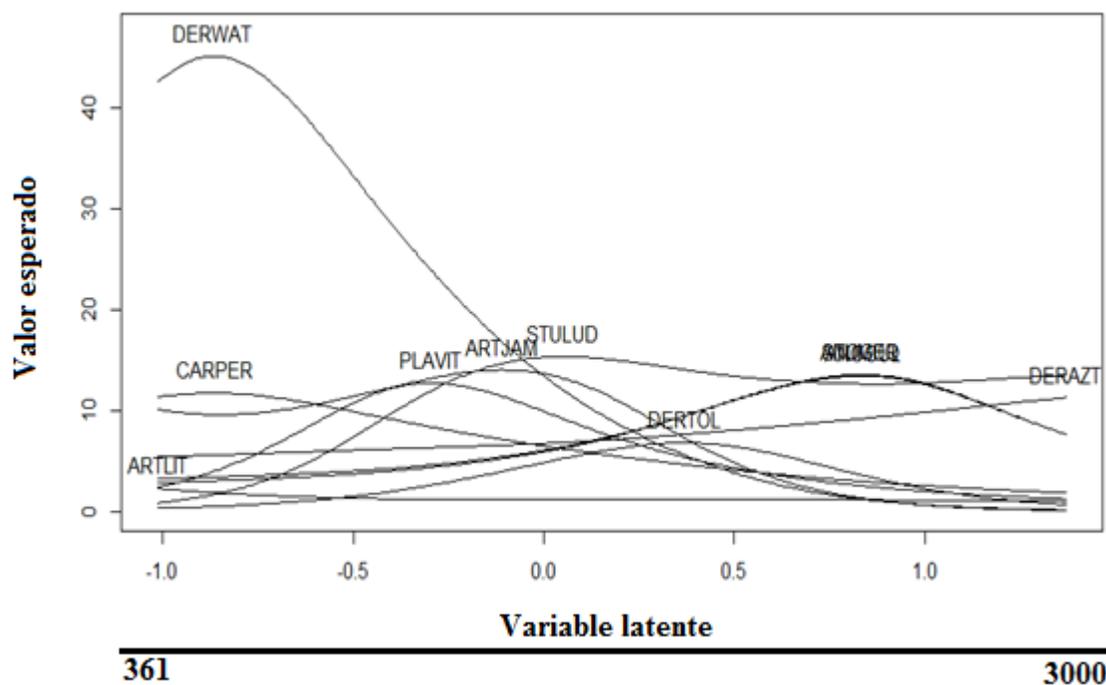


Figura 9. Distribución de las especies de murciélagos basadas en el espacio multidimensional del clima. La figura muestra los óptimos de mayor abundancia y su tolerancia al gradiente.

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.

Especie	Categ.	Área (ha)	Área (ha)	Área actual (ha)	Área futura (ha)	Dirección cambio área (Ha)
<i>Anoura cultrata</i>	Ausente	169.200	195.900			
	Común	96.200	56.200	242.600	215.900	-26.700
	Abundante	146.400	159.700			
<i>Anoura geoffroyi</i>	Ausente	174.700	202.400			
	Común	94.500	51.700	237.100	209.400	-27.700
	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	-42.700
	Abundante	161.300	130.300			
<i>Dermanura tolteca</i>	Ausente	320.600	321.400			
	Común	91.200	90.400	91.200	90.400	-800
<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	-76.700
	Abundante	84.000	68.000			
<i>Sturnira ludovici</i>	Ausente	145.800	187.300			
	Común	25.700	17.600	266.000	224.500	-41.500
	Abundante	240.300	206.900			
<i>Sturnira mordax</i>	Ausente	5.000	70.500			
	Común	264.200	183.600	406.800	341.300	-65.500
	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 breviceauda* 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; Liefting, 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. Ensembles 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.
- Rebelo, 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.

Capítulo 3

Características de las Interacciones Mutualistas entre Murciélagos y los Recursos en un Gradiente Altitudinal del Caribe de Costa Rica.

Rodríguez-Rocha, M^{a.c.}, Vílchez-Mendoza, S^a., Rodríguez-Herrera, B^b & Finegan, B^{a.}.,

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

b. Universidad de Costa Rica (UCR)

c. Fundación Chimbilako

Resumen

Los patrones de biodiversidad se estructuran en función de factores abióticos y bióticos, y las dinámicas ecosistémicas derivadas son las responsables de la generación de servicios ecosistémicos. En este marco de análisis, las redes mutualistas son las interacciones en las que las especies que participan en ellas se benefician mutuamente, donde se incluyen procesos ecológicos como la dispersión de semillas. En el neotrópico, por lo menos el 80 % de las plantas son dispersadas por animales, lo cual evidencia la relevancia de este tipo de interacción. El objetivo de este trabajo es evaluar el efecto de las redes mutualistas murciélago-planta y la disponibilidad de plantas para la construcción de refugios sobre los patrones de diversidad y discutir posibles respuestas ante el cambio climático (CC). Para lograr este objetivo, se estableció un diseño de muestreo que comprendió tres ZV (bmh-P, bp-P y bp-MB) y que incluyó 1) captura de murciélagos, 2) colecta de excrementos y determinación de las semillas hasta el nivel de especie/morfoespecie y 3) construcción de parcelas (0.5 hectáreas por ZV) para estimar la disponibilidad de plantas para la construcción de tiendas. Las redes mutualistas planta-animal explican la estructuración de los patrones de diversidad, donde la posición en dicha red se relaciona con la sensibilidad de la especie y, por consiguiente, los efectos posibles del CC. Paralelamente, hay una relación entre la distribución de las plantas para la construcción de tiendas y los patrones de distribución de las especies de murciélagos que las utilizan. El conocimiento de las interacciones planta-animal es clave para reconocer la capacidad de adaptación ante al CC en sistemas naturales e intervenidos y de esta manera planificar el uso de los territorios.

Palabras clave: Redes ecológicas, patrones anidados, patrones de distribución, semillas, tiendas.

Abstract

Biodiversity patterns are structured according to abiotic and biotic factors and derived in ecosystem dynamics that are responsible of ecosystem services

generation. In this framework, mutualist networks are the interactions in which the species that participate in them obtain a mutual benefit, as for example seed dispersal. In the neotropics, at least 80% of plants are dispersed by animals, number that evidences the relevance of this type of interaction. The aim of this work was to evaluate the effect of bat-plant (food) mutualist networks, recognize the availability of plants for shelter construction on bat distribution patterns and to discuss possible responses in a climate change (CC) context. To achieve this aim, a sampling design was established that comprised three life zones (bmh-P, bp-P and bp-MB) and included: 1) bats trapping, 2) excrement collection and seeds determination up to the level of species/morphospecies, and 3) construction of plots (0.5 hectare per life zone) to estimate the availability of plants for tents construction. The plant-animal mutualist networks explain the structuring of diversity patterns found, where the position in the network determines the distribution of abundances and consequently the possible effect of CC at species level. At the same time, a relationship was recognizing between the distribution of tent-building bats and plants used for tent construction. It is recognized that knowledge of plant-animal interactions is key to evaluate the capacity of adaptation of natural and intervened systems against CC and this is the way to plan the future of territories. **Key words:** Ecological networks, nested patterns, distribution patterns, seeds, tents.

Introducción

Las comunidades biológicas están integradas por poblaciones de especies que comparten el espacio y el tiempo, donde se desarrollan interacciones positivas, negativas y neutras (Begon *et al.* 2006). Se ha reconocido que la interacción mutualista puede tener efectos importantes en los patrones de distribución de las especies (Callaway 1995; Mccarthy y Possingham 2007; Mccain y Grytnes 2010). Entre los diferentes tipos de interacción, el mutualismo lleva a un beneficio mutuo (Jordano 1987; Bascompte y Jordano 2007). El mutualismo planta-animal direcciona la estructuración de las comunidades (Labova *et al.* 2009; Thébault y Fontaine 2010). Los animales son los agentes fundamentales en las dos fases clave de dispersión de las angiospermas, a través de la polinización y la dispersión de semillas (Jordano 1987). Dicha interacción puede traer beneficios mutuos (Begon *et al.* 2006).

Las especies interactúan dentro de las comunidades de forma mutualista a través de redes complejas (Jordano 1987), las características de dichas redes reflejan cómo el sistema puede responder ante perturbaciones (Kiers *et al.* 2010). Las redes mutualistas están compuestas por estructuras asimétricas y anidadas que incluyen 1) núcleo denso de interacción entre generalistas, 2) interacción entre especialistas y generalistas y 3) ausencia de interacción entre especialistas. Esta interacción puede ser de beneficio mutuo o con mayor efecto en una de las partes y ha sido un factor clave en la evolución de las plantas con flor (Labova *et al.* 2009).

Los procesos evolutivos son difusos en relación con el mutualismo, al no compartir historias evolutivas, las interacciones no específicas son la regla, con alta variación espacio-temporal de gran magnitud en función de las presiones de selección natural (Jordano 1987; Jordano 2000; Bascompte y Jordano 2007).

La coevolución se da a nivel de especie, sin evidencias a nivel de comunidad, lo cual ha llevado a pensar en una alternativa o *coevolución difusa*, que propone que las interacciones no son específicas si no se dan a nivel de género y dichas interacciones pueden variar en el tiempo (Levin *et al.* 1990). El mutualismo evolucionó hacia una estructura predecible de las interacciones entre sus participantes, que les confiere robustez y estabilidad ante las perturbaciones (Bascompte y Jordano 2007).

Las redes mutualistas son una manera eficiente de comprender la dinámica de la comunidad. En estas redes, cada especie es un nodo e interacciona con otras especies a través de conexiones (Bascompte y Jordano 2007). Las características de estas redes afectan los patrones de biodiversidad y, por consiguiente, los servicios ecosistémicos que prestan los sistemas naturales e intervenidos (Kunz *et al.* 2011). Caracterizar la estructura de las redes permite evaluar el efecto de la pérdida o ganancia de las especies a nivel de comunidad, comprender patrones de variación entre comunidades y evaluar la sensibilidad de los sistemas (Kiers *et al.* 2010).

Se han reconocido tres tipos de estructura para las redes mutualistas como la red aleatoria, la red estructurada en compartimentos (ejemplo: interacción herbívoro-planta) y las redes anidadas (ejemplo: interacción dispersores-planta). Las redes anidadas caracterizan la interacción planta-animal, donde las especies altamente conectadas generan un núcleo denso junto con una distribución heterogénea de las interacciones por especie, este patrón puede propiciar rutas alternas de respuestas de las especies ante disturbios (Bastolla *et al.* 2009). También se observa una organización de la comunidad de manera asimétrica, con especialistas que interactúan con generalistas promoviendo la estabilidad, y generando condiciones para el mantenimiento de las especies raras (Tylianakis *et al.* 2010).

Al evidenciar que el mutualismo orienta los patrones de la biodiversidad, a nivel de especie, comunidad y ecosistema, la ruptura de las dinámicas mutualistas potencialmente puede exponer a la biodiversidad a los efectos generados por el CC (Tylianakis *et al.* 2010). La pérdida de las interacciones bióticas es mayor a la pérdida de especies, pero el primero es mucho más sutil, se da en lapsos mayores y es difícil de cuantificar, los posibles impactos son cambio de mutualismo a competencia, cambios en los patrones establecidos y abandono del mutualismo (Tylianakis *et al.* 2010).

Cerca de 549 especies, 191 géneros y 62 familias de plantas presentan evidencias de ser dispersadas por murciélagos en el neotrópico. El 77 % de las especies son ingeridas, 23 % no se pueden ingerir por el tamaño. El 52 % de las especies son del dosel, el 45 % del sotobosque, y el 3 % son de plantas rastreras. La gran mayoría (41 %) son árboles, seguidos por arbustos (27 %), epifitas e hierbas (15 %), lianas (11 %) y herbáceas el 3 %. Las diásporas varían entre 0.45-60 mm de largo y 0.25-35 mm y entre 0.00001-23g de masa seca. Al evaluar las características relacionadas con la dispersión de semillas por murciélagos, el número podría alcanzar cerca de 981 especies (Labova *et al.* 2009).

El uso de redes de niebla es un método clave para capturar murciélagos frugívoros, por ejemplo, en la Guyana Francesa los murciélagos de este gremio representan el 70 % de las especies capturadas, lo cual corresponde al 78 % de la biomasa que aportan estos mamíferos (Labova *et al.* 2009). Abundancias altas en murciélagos frugívoros pueden reflejarse en un alto aporte en la movilización de semillas con impacto en procesos como la regeneración del bosque (Muscarella y Fleming 2007). En este contexto, el estudio del papel funcional de los frugívoros es importante para orientar las estrategias de manejo en paisajes multifuncionales (Bender *et al.* 2015).

Las especies de seis subfamilias de murciélagos filostómidos se han observado consumiendo frutas. Las subfamilias *Stenodermatinae* y *Carollinae* emplean los frutos como recurso central. La subfamilia *Glossophaginae* es nectarívora y *Phyllostominae* es omnívora, pero con evidencia de consumo de frutos y se han reconocido como oportunistas (Timm *et al.* 1999; Rodríguez-Herrera *et al.* 2014). La alta diversidad en murciélagos frugívoros hace relevante una división del nicho, donde para efectos del presente trabajo se reconocen cuatro grupos: 1) frugívoros estrictos de sotobosque (*Carollia* y *Sturnira*); Frugívoros estrictos de dosel (Tribu: *Ectophyllina*), los cuales a su vez se dividieron en 2) murciélagos con evidencia de uso de tiendas y 3) murciélagos sin evidencia de uso de tiendas (Kunz *et al.* 1982; Rodríguez-Herrera 2007; Lavoba *et al.* 2009) y 4) frugívoros oportunistas.

Ecología de los refugios

Los refugios son un recurso limitante en murciélagos y se relacionan con procesos como la selección sexual, el sistema de apareamiento, la digestión de alimento, la estabilidad climática, la presencia de parásitos y depredadores (Kunz 1982; Patterson *et al.* 2008). Adicionalmente, el uso de refugios requiere de adaptaciones fisiológicas, ecológicas y comportamentales, que llevan a una respuesta demográfica (Kunz y Lumsden 2003). Es así, que los hábitos de selección de refugios son

influenciados por la abundancia, la organización social, la disponibilidad temporal y espacial, el riesgo de depredación asociado, la distribución, la disponibilidad de alimentos en el entorno y el beneficio energético (Kunz 1982; Aguirre *et al.* 2003).

El número de especies que utilizan refugios en el follaje disminuye al incrementar latitud y la altitud (Kunz 1982). Es así que los refugios son una dimensión clave del nicho ecológico (Kunz y Lumsden 2003). Los murciélagos que utilizan cuevas tienen una tendencia a ser gregarios. Las especies oportunistas suelen usar diferentes tipos de refugio y tener ámbitos amplios de distribución. Las cavidades en los árboles funcionan como refugios para muchas especies tropicales. Los refugios en el follaje promueven el nomadismo (Kunz 1982; Kunz y Lumsden 2003).

En este contexto, la selección de refugios puede ser un recurso limitante y disminuir presiones de selección (Patterson *et al.* 2008). Por ejemplo, los murciélagos que utilizan tiendas pertenecen a las subfamilias *Stenodermatinae* y *Carollinae* y obtienen beneficios como protección a la lluvia y luz, generación de patrones crípticos, complejidad en los vínculos sociales, disminución de parásitos, generan condiciones energéticas favorables, propician la simpátrica, distribución amplia en el paisaje y en las zonas de forrajeo (Rodríguez-Herrera *et al.* 2007).

Se reconocen por lo menos 17 especies tropicales de murciélagos frugívoros que utilizan tiendas (Timm 1987; Rodríguez-Herrera y Tschapka 2005; Rodríguez-Herrera *et al.* 2007; Rodríguez-Herrera *et al.* 2014). Se han caracterizado las tiendas en ocho tipos de arquitecturas (Villalobos-Chaves *et al.* 2013). Se evidencia una convergencia en cuanto al tipo de arquitecturas que construyen los murciélagos del viejo y del nuevo mundo (Kunz *et al.* 1994). También se han caracterizado las limitaciones al uso de refugio, como número de individuos y el peso, entre otras (Rodríguez-Herrera y Parker-Shames 2013). Se propone que en bosques húmedos tropicales del caribe de Costa Rica, las tiendas son el tipo de refugio más abundante (Villalobos-Chaves *et al.* 2016).

Inicialmente, se planteó que los refugios eran construidos por machos que mantenían harems, y permitían la selección sexual por parte de las hembras, sin embargo, para *Ectophylla alba* esta labor es compartida (Rodríguez-Herrera *et al.* 2011). Adicionalmente, estos tipos de refugio son construidos en función de variables de micro y macro hábitat (Sagot *et al.* 2013) y mantienen condiciones estables, beneficiando positivamente a los murciélagos (Rodríguez-Herrera *et al.* 2015). También se ha podido evaluar el uso del hábitat en el contexto de los refugios, donde el recurso alimenticio está asociado al mismo (Chaverri *et al.* 2007). Finalmente, se ha reconocido que bajo las tiendas se genera un banco de semillas y hay un efecto significativo en el reclutamiento de estas especies vegetales, esto puede

darse en bosques maduros y fragmentos, donde se encuentran especies de estados sucesiones y bosque maduro (Melo *et al.* 2009).

El objetivo del presente trabajo fue evaluar las redes mutualistas entre murciélagos frugívoros y su dieta, así como la posible relación entre los patrones de distribución de los murciélagos y las plantas utilizadas para la construcción de tiendas, y emplear este conocimiento para discutir posibles efectos del CC en murciélagos.

Métodos

Área de estudio

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. Este estudio se llevó a cabo en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills (GACVM), el cual se encuentra situado en la zona central de la vertiente Caribe de Costa Rica. Dicho gradiente altitudinal se reconoce y establece en el contexto del proyecto CLIMIFORAD para la gestión ambiental frente al cambio climático, 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” (Figura 10).

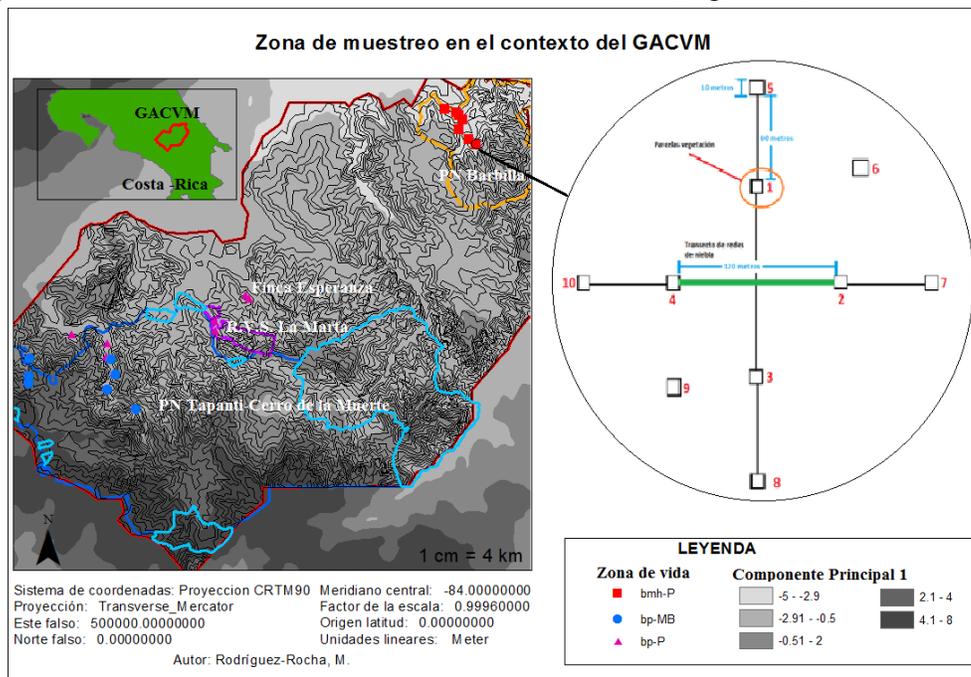


Figura 10. Zona de estudio y disposición de las unidades de muestreo (UM) a lo largo del GACVM. En el círculo se evidencia en verde= transecto para captura de murciélagos y los cuadrados negros equivalen a las parcelas de vegetación por UM.

Diseño de muestreo

Se seleccionaron 15 unidades de muestreo (UM) entre 360 y 2380 msnm, para tres ZV (zonas de vida) que corresponden a bmh-P, bp-P y bp-MB. Las ZV a ser estudiadas fueron seleccionadas desde las tierras bajas hasta el bp-MB que podría incluir la mayor altura donde se ha registrado la construcción de tiendas (Rodríguez-Herrera *et al.* 2007; Mantilla-Meluk *et al.* 2009).

Se capturaron murciélagos mediante redes de niebla y los frugívoros fueron retenidos por media hora en bolsas de tela, para coleccionar los excrementos. Cada muestra de excremento se numeró con un código único. Las muestras se conservaron en recipientes de vidrio con alcohol al 97 %, se separaron las semillas mediante un estereoscopio y se fotografiaron con una cámara digital C-mount USB 2.0 CCD (programa OMAX ToupView 2015). Se utilizó el herbario digital y físico de la estación biológica La Selva de la OTS, con especial énfasis en las colecciones de Alice Boyle (2014) y Ricardo Bedoya (2015) y la colaboración de Orlando Vargas en la identificación, para determinar las semillas a especie o morfoespecie.

Finalmente, y como se observa en el Mapa 3, en cada una de las 15 UM se establecieron 10 parcelas de vegetación de 10x10 metros, lo que permitió un muestreo de 0.5 hectáreas por ZV. Las parcelas se dispusieron con una separación mínima de 50 metros entre sí y dentro de cada parcela se contó el número de morfoespecies o especies, y el número de individuo. Únicamente se incluyeron en los conteos hojas maduras, en buen estado, con posición entre 30° y 140°. Se hizo una colección de fotografías de las plantas que posiblemente son utilizadas para la construcción de refugios, tratando de incluir fotos de frutos o flores.

Métodos de análisis

Se construyeron curvas de rarefacción para interpolar y extrapolar la relación entre el esfuerzo de muestreo y la riqueza obtenida por ZV, tanto para las colectas de semillas en los excrementos, como para las parcelas de vegetación. Adicionalmente, se calcularon los números de Hill ($q=0$, $q=1$, $q=2$) o números efectivos de especies que se caracterizan para estandarizar el esfuerzo de muestreo en función de la complementariedad del mismo (Chao *et al.* 2014). Los números de Hill caracterizaron para 1) murciélagos capturados por UM, 2) colectas de semillas en los excrementos por UM y 3) las parcelas de vegetación por UM, se utilizaron los paquetes iNEXT y ggplot (Hsieh *et al.* 2016).

Consecutivamente, se realizó una regresión lineal entre los índices de diversidad de murciélagos y la diversidad de morfoespecies de semillas encontradas en los excrementos. También se realizó una regresión lineal entre los índices de diversidad

de murciélagos y la diversidad de especies de plantas utilizadas para la construcción de refugios por murciélagos.

Se organizó una matriz $M \times P$, donde las especies de murciélagos M se dispusieron en las filas y las especies de plantas P en las columnas, esto con la finalidad de evaluar la estructura de las interacciones entre murciélagos frugívoros y las plantas. Este set de datos es de tipo binario, donde la presencia de interacción se marca con 1 y la ausencia con 0 y el análisis se implementó en el paquete Bipartite (Dorman *et al.* 2016).

Se utilizó el índice NODF (medida del anidamiento basada en la superposición y reducción del solapamiento) para poder medir el grado de anidamiento dentro de las redes tróficas estudiadas para cada ZV (Mello *et al.* 2011; Strona *et al.* 2014). Este índice es ajustado al concepto original del anidamiento, basándose en el anidamiento entre todos los pares de filas y columnas en la matriz. En una red anidada, especies que poco interactúan están conectadas a un subgrupo de las especies que presentan mayor número de interacciones (Mello *et al.* 2011). Finalmente, se llevó a cabo un análisis de ordenamiento multidimensional, técnica que explora las similitudes o distancias entre las observaciones gráficamente, para explorar las similitudes entre la distribución de los murciélagos y la disponibilidad de hojas para la construcción de tiendas.

Resultados

Caracterización del ensamblaje de murciélagos frugívoros y sus recursos

Se capturaron 743 individuos de murciélagos frugívoros, donde para el bmh-P se capturaron 305 individuos y 23 especies; seguido por el bp-P con 258 individuos y 22 especies y finalmente, el bp-MB con 180 individuos y 15 especies. Para estos 743 individuos de murciélagos se colectaron 162 muestras con semillas. Para el bmh-P se obtuvieron 58 muestras y 28 morfoespecies de plantas; 55 muestras para el bp-P y 31 morfoespecies de plantas, y 49 muestras para el bp-MB con 29 morfoespecies.

En la zona de estudio se reconocen dos ensamblajes estructurados por los murciélagos frugívoros. Mediante la interpolación y la extrapolación se comparan las características de los ensamblajes cuando se capturaron 400 individuos por ZV. En el bmh-P y seguido bp-P, donde se observa el mismo comportamiento para la riqueza de especies, con un solapamiento de los intervalos de confianza. Un segundo grupo compuesto por especies del bp-MB con menor riqueza. Al tener en cuenta los resultados de la extrapolación, se observa que en el bmh-P se capturaron 23 de las 25 especies que estima el modelo, para el bp-P (21 spp) y el bp-MB (15 spp) la extrapolación evidencia que se colectaron 100 % de las especies estimadas por el modelo (Figura 11).

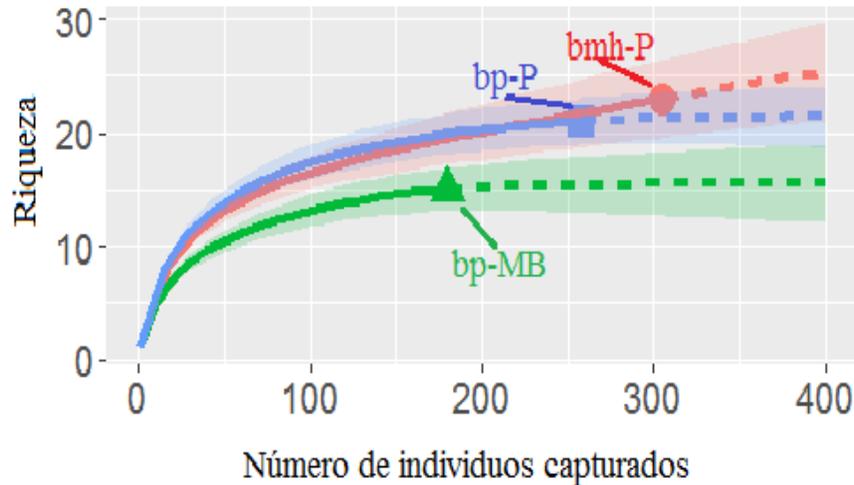


Figura 11. Curvas de rarefacción con interpolación para la ZV bmh-P, bp-P y bp-MB, así como extrapolando más allá de la ZV hasta una muestra por UA con cerca de 400 individuos de murciélagos.

Se evidencia que no hay diferencias en el número de especies de semillas entre las ZV, lo cual puede ser el resultado de la necesidad de incrementar el número de muestras de excrementos y a su vez, complementarlo con otros métodos de muestreo que permitan completar la fotografía sobre la dispersión de semillas por murciélagos, incluyendo la variabilidad temporal. Al observar la extrapolación, todas las ZV tienden a incrementar la riqueza de especies de plantas donde todavía no se logra alcanzar una asíntota y donde los intervalos de confianza se solapan (Figura 12).

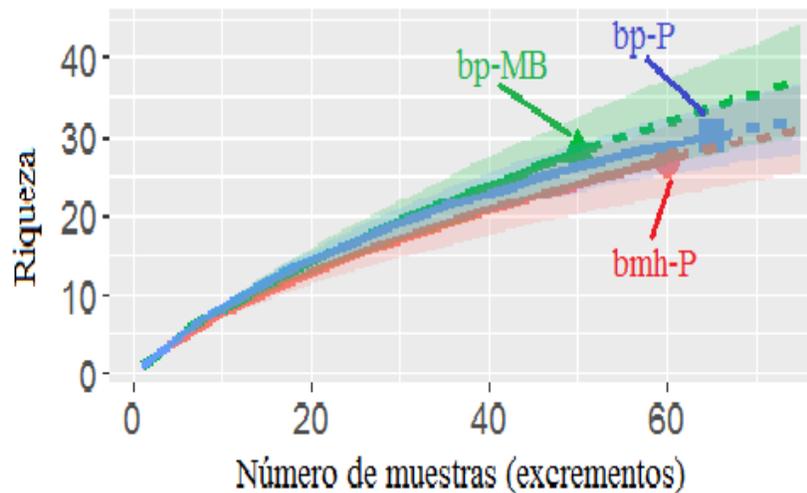


Figura 12. Curvas de rarefacción con interpolación para la zona de vida bmh-P, bp-P y bp-MB, así como extrapolando más allá de la zona de vida hasta una muestra por UA con cerca de 75 muestras de semillas colectadas en los excrementos.

El muestreo de las 0.5 hectáreas por ZV donde se muestrearon hojas disponibles para la construcción de tiendas por murciélagos. En primer lugar, se observa que en el bmh-P con un muestreo bajo de individuos alcanzan valores muy altos de riqueza. Para el bp-P, se observa una disminución en la riqueza, sin embargo, la gráfica no presenta un patrón asíntótico para esta ZV, sumado a intervalos de confianza

amplios, que predicen que al incrementar a cerca de 300 individuos de hojas disponibles para la construcción de refugio, se alcanzará la riqueza que presenta el bmh-P. Finalmente, el bp-MB muestra una saturación del modelo, donde no se esperan más especies al incrementar el muestreo, lo cual se relaciona con la distribución de los murciélagos que utilizan tiendas como refugios (Figura 13).

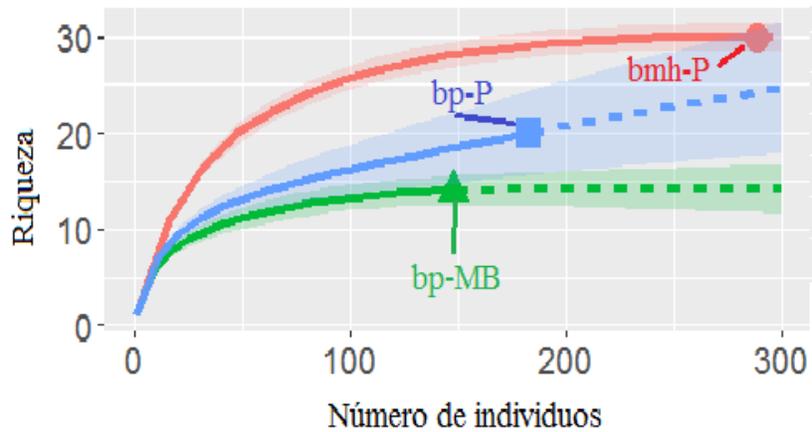
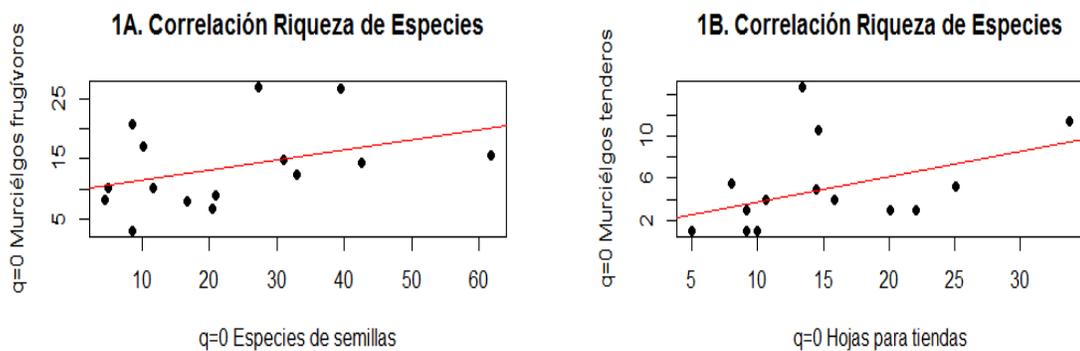


Figura 13. Curvas de rarefacción con interpolación y extrapolación para las ZV bmh-P, bp-P y bp-MB, para plantas que pueden ser utilizadas para la construcción de refugios.

El índice de riqueza de especies expresa un valor medio de correlación para la diversidad de los murciélagos frugívoros en función de la diversidad de especies de semillas ($R^2=0.393$), y también para la diversidad de murciélagos que utilizan tiendas en función de la variedad de plantas para la construcción de los mismos ($R^2=0.439$) (Figura 14, 1A y 1B). El segundo índice ($R1^2= 0.150$, $R2^2=NaN$), que se centra en el análisis de las especies típicas, pierde correlación e inclusive para la relación murciélago que utiliza tiendas, no es posible ajustar una regresión lineal. Para el tercer índice ($R1^2= 0.115$, $R2^2=Na$), basado en el análisis de las especies dominantes, se evidencia también pérdida en la correlación, sin embargo, se mantiene una relación lineal. Se propone la existencia de un efecto de la disponibilidad del recurso en la estructuración de los ensamblajes de murciélagos.



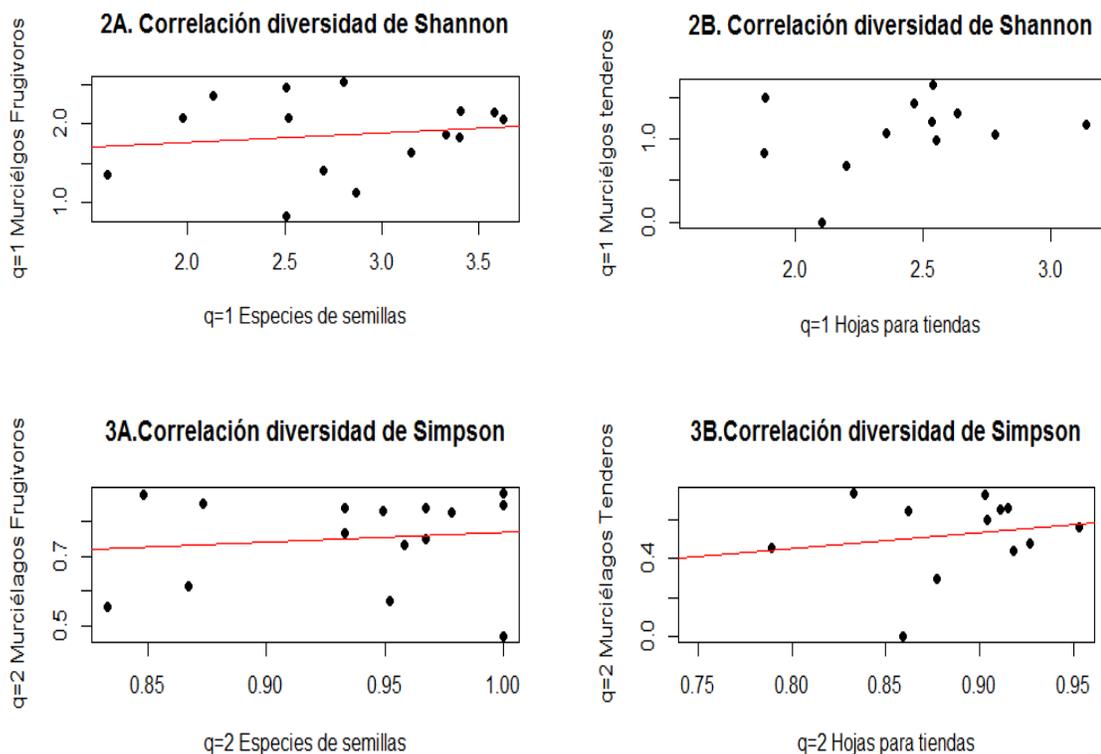


Figura 14. Correlación entre números de Hill (1: $q=0$, 2: $q=1$ y 3: $q=2$), comparando la diversidad de murciélagos con la diversidad para el recurso (A: Diversidad de semillas y B: Diversidad de especies de plantas para la construcción de hojas).

Redes mutualistas en murciélagos

Las métricas evidencian una estructura anidada ($p < 0.0001$), lo cual muestra un núcleo central de interacción entre generalistas, las especies especialistas interactúa con especies generalistas y pocas interacciones entre especialistas (Tabla 9).

Tabla 9. Cálculo de diferentes métricas de anidamiento para la matriz de interacción entre murciélagos y morfo especies de plantas.

Métrica	Índice	Valor-Z	Anidamiento relativo (RN)	Anidamiento
NODF	31.103	4.183	0.471	$p < 0.001$
Filas NODF	31.377	3.825	0.464	$p < 0.001$
Columna NODF	29.741	3.925	0.496	$p < 0.001$
Temperatura (T)	17.34	-3.480	-0.431	$p < 0.001$
Brualdi y Sanderson	60.0	-2.314	-0.202	$p < 0.001$

Al ordenar las interacciones entre las especies de murciélagos, se reconoce patrones como la presencia de un alto número de interacciones entre murciélagos generalistas y plantas (interacción generalista-generalista). Por otro lado, un núcleo denso de especies generalistas permite la persistencia de murciélagos especialistas a través de la interacción especialista- generalista. Se reconocen las especies dominantes en las ZV, también se muestra que las especies de murciélagos son mucho más generalistas que las especies de plantas en la interacción evaluada. Adicionalmente, se observa que especies simpátricas de murciélagos o plantas suelen tener un tipo de recurso o dispersor central.

Al evaluar las redes mutualistas en tierras bajas (bmh-P), se observa una distribución asimétrica de las interacciones, lo cual a su vez se relaciona con los patrones de distribución que presentan las especies de murciélagos a lo largo del gradiente. Las especies de murciélagos dominantes presentan el mayor número de conexiones. También se observa que especies de murciélagos simpátricos comparten parte de los recursos vegetales que consumen, así como una partición de los recursos. También se reconocen especies con abundancias intermedias y un grado de conectividad intermedio. Finalmente, las especies poco conectadas corresponden a especies poco abundantes y raras (Figura 15).

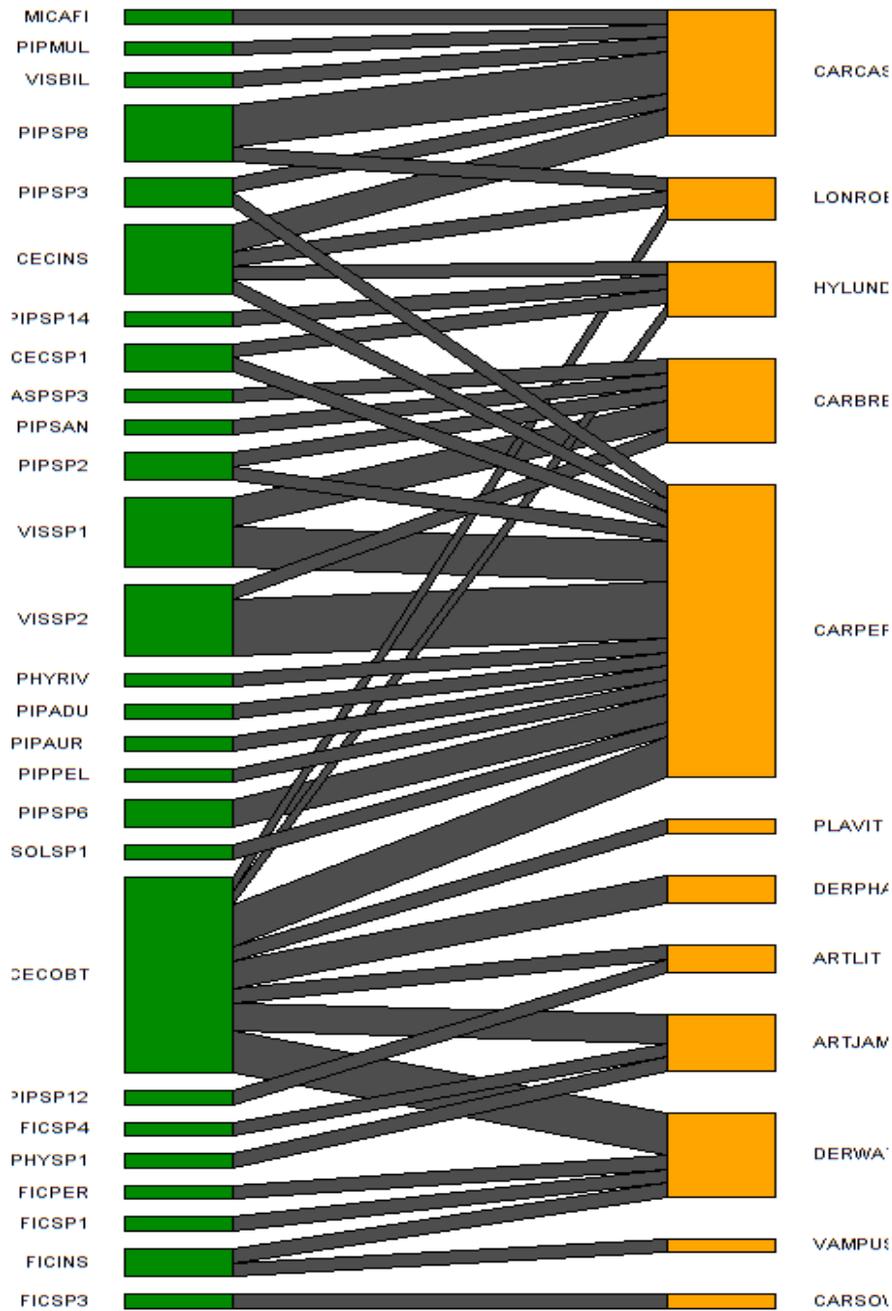


Figura 15. Se observa la red mutualista construida para el bmh-P, en verde se ubican las plantas y en naranja los murciélagos, hay un mayor número de interacciones al incrementar el grosos de la barra gris.

En el bp-P se evidencia un patrón similar, pero cambian las posiciones de las especies en la red mutualista. Por ejemplo, el murciélagos *S. ludovici* (STULUD) adquiere el mayor valor de dominancia, y el mayor número de conexiones en la red mutualista.

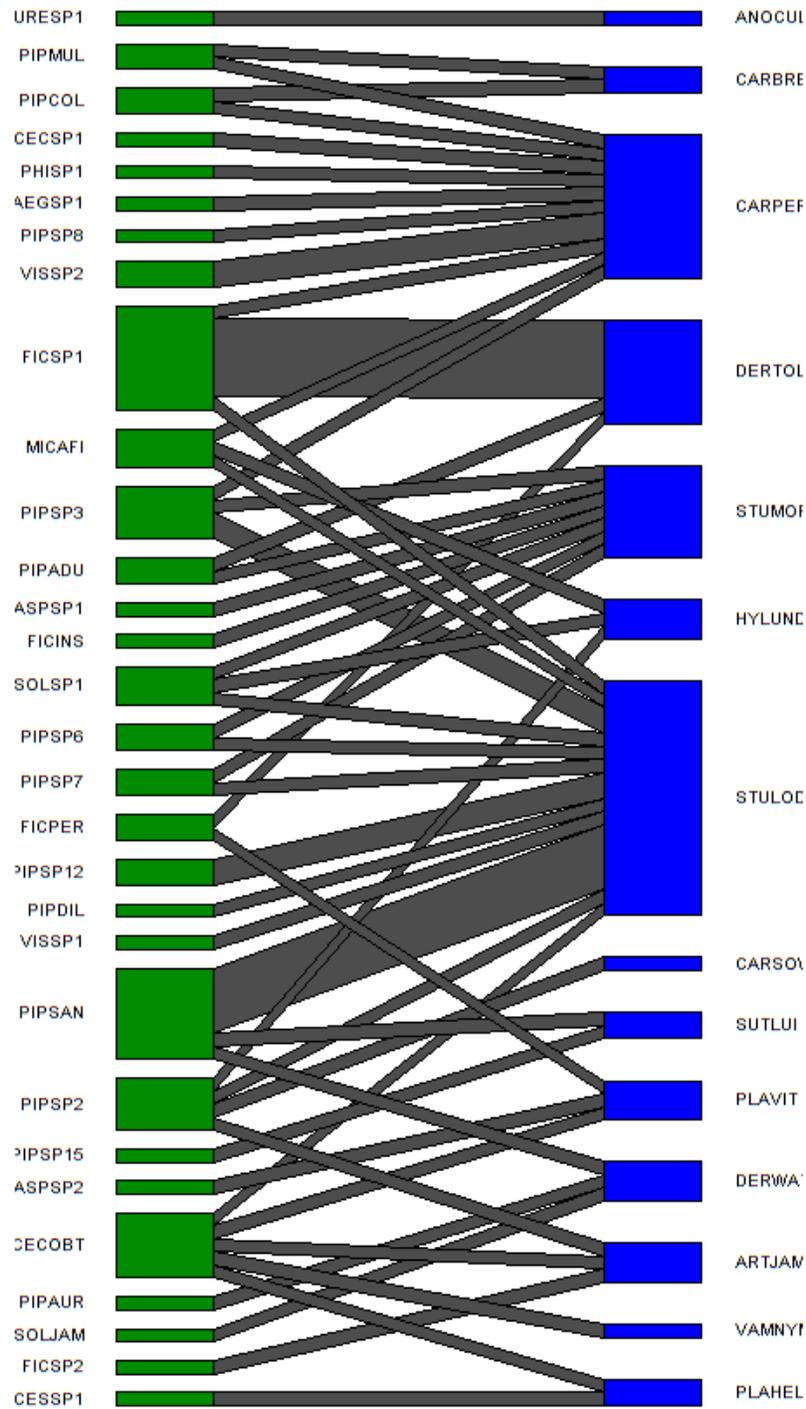


Figura 16. Se observa la red mutualista construida para el bp-P, en verde se ubican las plantas y en azul los murciélagos, hay un mayor número de interacciones al incrementar el grosor de la barra gris.

Murciélagos con mayor dominancia en el bmh-P empiezan a disminuir su efecto funcional en el ensamblaje. Se evidencia que los patrones no cambian, pero sí la posición de las especies en la red mutualista, lo cual se reconoce como un elemento determinante en la estructuración de los patrones de diversidad (Figura 16).

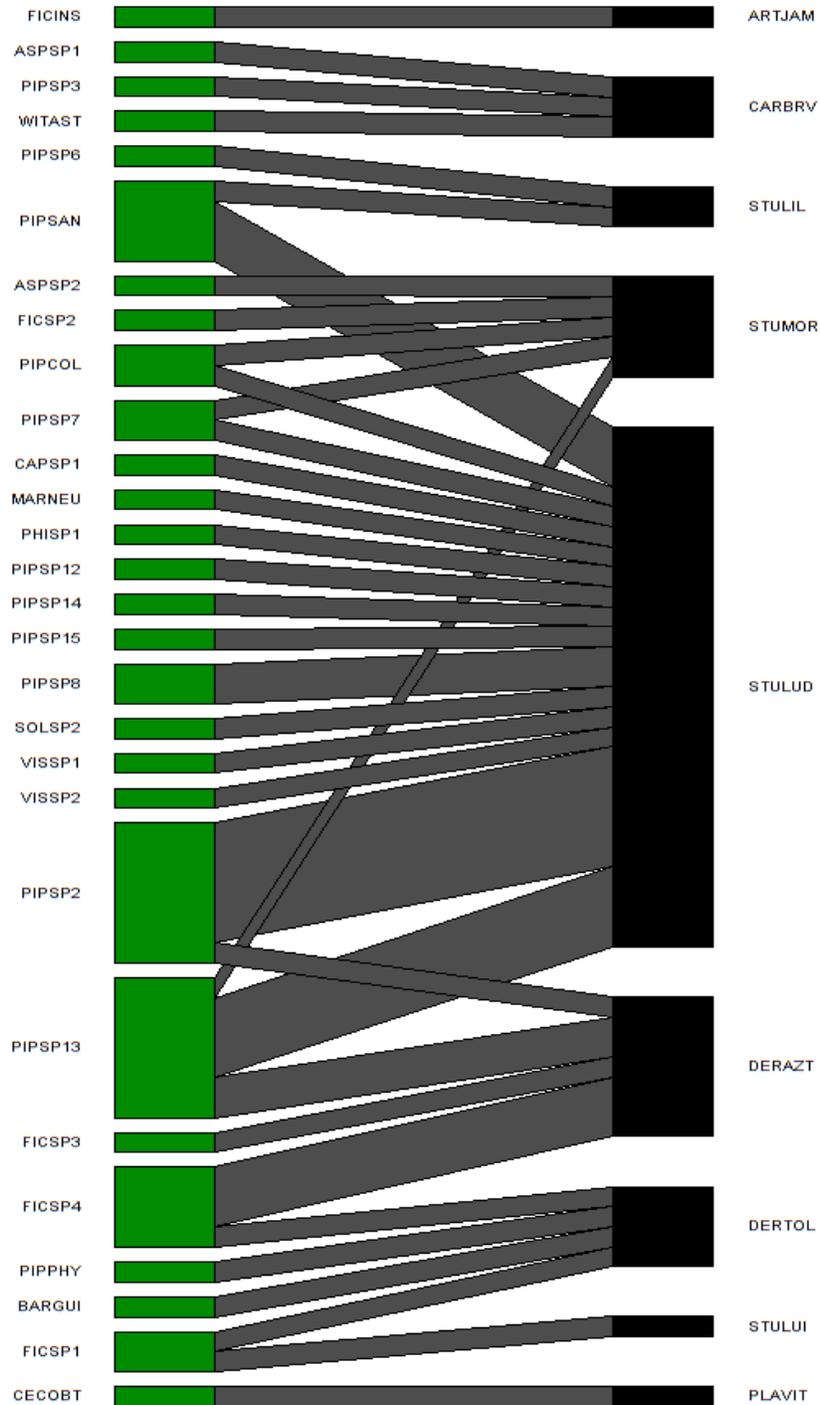


Figura 17. Se observa la red mutualista construida para el bp-MB, en verde se ubican las plantas y en negro los murciélagos, hay un mayor número de interacciones al incrementar el grosor de la barra gris.

Para el bp-MB se observa una disminución en la complejidad de la red mutualista y un incremento aún mayor en el grado de dominancia por parte de *S. ludovici*, así como un mayor número de conexiones. Lo anterior es el reflejo de la disminución en la competencia con *C. perspicillata* y la presencia de variables bióticas que favorecen a los frugívoros de montaña (Figura 17).

tropicales (Rodríguez-Herrera *et al.* 2007). Sin embargo, el número de morfoespecies de semillas movilizadas por murciélagos, fue menor en esta ZV, la diferencia en los patrones presentados por los murciélagos y las plantas puede ser el resultado de la necesidad de liberar más rápidamente a los murciélagos en función de la alta tasa de captura o la alta presencia de especies raras. En este mismo orden de ideas, se hace evidente que las fluctuaciones temporales en esta ZV son más altas que en las zonas de mayor elevación (López-Baucells *et al.* 2016).

La curva de rarefacción para murciélagos (Figura 9) evidencia que tanto la abundancia, como la riqueza de especies estimada para la interpolación y extrapolación para el bmh-P y el bp-P, se comportan de manera muy similar, pero con diferencias sutiles. Se reconoció una zona de alturas bajas de mayor diversidad, pero con diferencias marcadas en cuanto a la estructuración del ensamblaje. Para el bp-MB rápidamente se logra el número máximo modelado de especies, para el presente artículo no se incluyó la ZV bp-M, ya que esta presenta pocas especies de murciélagos frugívoros (Rodríguez-Rocha *et al.* en prep.).

La riqueza de semillas incrementa al aumentar el número de muestras de excrementos. La menor riqueza de semillas se obtuvo para el bmh-P, patrón contrario al evidenciado para la riqueza de murciélagos. Lo anterior podría ser resultado de un menor tiempo para la colecta de excrementos, dadas las altas tasas de captura o la marcada diferencia en las tasas de captura entre las réplicas espaciales (Rodríguez-Rocha *et al.* en prep.).

La curva de rarefacción (Figura 11) para la disponibilidad de hojas a lo largo del GACVM, mostró un patrón interesante. Para el bmh-P se evidencia un rápido incremento en la riqueza al haber muestreado pocos individuos. Para el bp-P se evidencia una riqueza menor, pero que no alcanza la asíntota en el marco de la extrapolación que utiliza el modelo, sin embargo, los intervalos de confianza del modelo son muy amplios y muestra un aparente solapamiento con el bmh-P. Para el bp-MB se evidencia el mismo patrón al que se encontró en la rarefacción de la riqueza de murciélagos (Rodríguez-Rocha *et al.* en prep.).

Se observa una tendencia en la relación entre la distribución de los recursos en los patrones de distribución de las especies de murciélagos en el contexto del GACVM, y corrobora el efecto biótico en la estructuración de los patrones de diversidad (McCain 2007a; McCain 2007b; McCain y Grytnes 2010).

La asociación entre murciélagos frugívoros y especies de semillas ($R^2= 0.40$), y murciélagos tolderos y hojas para tiendas ($R^2= 0.44$), reconoce que, al incrementar la diversidad de recursos, se genera un efecto en los patrones de distribución de las especies de murciélagos. En zonas bajas los patrones anidados presentan mejor resolución y se reconoce la mayor disponibilidad de plantas asociadas con la

construcción de refugios que en interacción con las variables abióticas permiten valores mayores de diversidad.

Redes mutualistas en murciélagos

Las métricas que miden el anidamiento respaldan la hipótesis de la existencia de redes mutualistas en murciélagos que se definen y diferencian a lo largo del GACVM. Es interesante observar la presencia de estas redes mutualistas anidadas en el gradiente altitudinal. La red global para todo el gradiente, como las redes para cada una de las ZV, evidencian una estructura básica muy similar. Se observó un bajo grado de especialización dentro de las redes, una alta modularidad (referida a flexibilidad relativa de la posición que ocupa cada especie dentro de la red), el patrón predominante es el generalista, con la presencia de especies núcleo (que presentan varias interacciones y son dominantes) y especies que consumen del subgrupo de plantas, parte de la dieta de las especies núcleo (Mello *et al.* 2011).

Adicionalmente, estas redes evidencian la presencia de módulos de interacción, referidos a la presencia de más de una especie que se involucra en varias interacciones, donde dichos módulos muestran una señal filogenética y a su vez son complementarios entre ellos (Heithaus 1982). En este contexto, se evidencia que los frugívoros primarios (dominantes y especies núcleo) son los que marcan la identidad funcional del gremio y las especies en cada módulo son responsables del servicio de dispersión de semillas (Ríos-Blanco y Pérez-Torres 2015).

La evidencia de patrones anidados en las redes del GACVM incrementa la resiliencia del sistema. Por ejemplo, se encuentran diferencias en la dominancia de murciélagos entre los años 2012 y 2016, dos temporadas de datos para la misma zona de estudio (Rodríguez-Rocha *et al.* en prep.). Adicionalmente, se evidencia alta redundancia en cuanto a las interacciones donde las especies núcleo se asocian con especies núcleo de plantas y se reconocen asociaciones fuertes como *Carollia-Piper*, *Artibeus/Dermanura-Ficus/Cecropia* y *Sturnira-Solanum*. También, es importante reconocer que los murciélagos que componen estas redes pueden ser especialistas a un tipo de dieta, pero generalistas al interactuar con varias especies de plantas (Blüthgen *et al.* ; Howe 1984).

A medida que incrementa la elevación, las redes mutualistas sufren una reorganización en la presencia de especies dominantes y las interacciones. Se ha reconocido que las plantas son menos vulnerables al CC que los animales, al presentar un alto grado de redundancia en cuanto a sus dispersores (Schleuning *et al.* 2016). Por otro lado, los murciélagos serán más afectados en contextos de CC, donde las redes mutualistas de tierras bajas mantendrán una mayor estabilidad a través del tiempo en cuanto al proceso de dispersión de semillas, pero las especies raras se

verán seriamente amenazadas y se llevará a un proceso de homogenización y desgaste biótico (Feeley y Silman 2010).

Paralelamente, las redes mutualistas de tierras altas serán las más amenazadas, dada su baja equitabilidad, donde posiblemente puedan beneficiarse del ingreso de nuevos competidores y se afectarán negativamente las especies de rango restringido a la altura. Posiblemente, los ensamblajes de tierras medias serán receptores de especies que logren dispersarse desde las tierras bajas y posiblemente, se beneficiará un patrón de diversidad con una meseta de mayor diversidad en tierras medias.

En un estudio publicado en 2011, se evalúan nueve bases de datos con información de interacción murciélago-planta, y se corrobora que esta interacción mutualista permite la estabilidad del sistema de dispersión con núcleos densos de interrelación (Mello *et al.* 2011). Esto en combinación con los datos del presente estudio, evidencia que las redes mutualistas son un sistema robusto y que la interacción planta-animal genera un beneficio mutuo que permite su mantenimiento en el tiempo. Adicionalmente, se ha propuesto que la asociación género- género es determinada por la segregación de nicho mediada por los metabolitos secundarios que presentan las plantas (Mello *et al.* 2011)

Finalmente, y resultado de redes mutualistas robustas, se considera que estas actúan como una unidad y van a generar procesos internos de adaptación al cambio (climático, de uso del suelo). Los murciélagos y las redes mutualistas que conforman pueden contribuir en procesos de regeneración ecológica, a través de la dispersión de semillas mediada por una red mutualista, en primer lugar para especies vegetales asociadas a los procesos de regeneración (Mello *et al.* 2011). Adicionalmente, hace falta incluir en el reconocimiento de las redes mutualistas, la dispersión de semillas de especies de bosque maduro, para las cuales se ha evidenciado la dispersión en fragmentos al ser depositadas bajo tiendas construidas con diferentes tipos de hojas (Melo *et al.* 2009).

Distribución de los refugios

Aunque los patrones de relación entre la disponibilidad de los recursos (alimento y hojas para construir tiendas) no presentan patrones robustos, se evidencian señales que podrían conducir a reconocer cómo se integran y cómo podrían ser afectados desde punto de vista de la interacción. Para las hojas que son utilizadas para la construcción de tiendas, se evidencian valores mayores de diversidad, así como una asociación espacial de la disponibilidad de hojas para construir las tiendas con las zonas con mayor diversidad y riqueza de murciélagos que utilizan tiendas.

En este contexto, se plantea que las especies vegetales utilizadas para construir las tiendas y los murciélagos tolderos podrían conformar redes mutualistas de interacción, inclusive en un trabajo adelantado por Fernández *et al* (en prep.) se

evidencian estructuras anidas de las redes mutualistas planta-murciélago. Esto hace evidente la complejidad de las interacciones ecológicas, las cuales a su vez son multidimensionales.

Finalmente, se reconoce que los ensamblajes de murciélagos son estructurados mediante una interacción de factores abióticos y bióticos, que generan estructuras complejas de interacción que para el caso de los murciélagos evidencian redes robustas, resilientes y redundantes que pueden ser elementos claves en contexto de los cambios globales, ante la necesidad de restauración y ante las dinámicas inducidas por el cambio climático.

Conclusiones

Los factores bióticos, abióticos y su interacción determinan los patrones de distribución de las especies. Desde el punto de vista biótico, la interacción con los recursos tiende a generar redes mutualistas, le da resiliencia, resistencia y redundancia a los sistemas frente a factores de cambio. Los ensamblajes de murciélagos desde el punto de vista mutualista presentan las características mutualistas en su relación con las plantas, lo cual posiciona a este grupo funcional como un agente clave para responder a los cambios, propiciar procesos de restauración ecológica y plantear la posibilidad de la dinámica espacio-temporal en la contextualización de áreas protegidas y corredores biológicos para la conectividad.

Es interesante explorar la interacción planta-animal para contextualizar respuestas mucho más informativas de cómo las especies, gremios, ensamblajes y comunidades pueden responder a los motores de cambio global. Se propone que los murciélagos pueden cubrir el papel funcional asociado a la dispersión de semillas en el contexto de la desaparición de dispersores (Terborgh *et al.* 2008).

Finalmente, es importante reconocer que el papel funcional de los murciélagos en cuanto a la dispersión de semillas, está parcialmente estudiado. Año tras año, al incrementarse la investigación, también, incrementa el número de especies vegetales dispersadas por murciélagos que en la actualidad ya debe superar las 1000 (Labova *et al.* 2009). Puede ser relevante incrementar el estudio de las especies vegetales movilizadas por murciélagos que no son ingeridas y corresponde a estados sucesiones maduros del bosque.

Adicionalmente, se propone incrementar el conocimiento de las la lluvia de semillas que se depositan en los bosques tropicales y su efecto en la dinámica natural en zonas naturales e intervenidas (Melo *et al.* 2009).

Referencias bibliográficas

- Aguirre, LF; Lens, L; Matthysen, E. 2003. Patterns of roost use by bats in a neotropical savanna: implications for conservation. *Biological Conservation* 111 (3):435-443.
- Bascompte, J; Jordano, P. 2007. Plant-Animal Mutualistic Networks: The Architecture of Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38 (1):567-593.
- Bastolla, U; Fortuna, MA; Pascual-Garcia, A; Ferrera, A; Luque, B; Bascompte, J. 2009. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature* 458 (7241):1018-1020.
- Begon, M; Townsend, CR; Harper, JL. 2006. *Ecology: From individuals to ecosystem*. Ed. M Begon. cuarta ed. Victoria, Australia, Blackwell Publishing. 750 p. (Ecology).
- Bender, MJ; Castleberry, SB; Miller, DA; Bently Wigley, T. 2015. Site occupancy of foraging bats on landscapes of managed pine forest. *Forest Ecology and Management* 336 (1-10).
- 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.
- Callaway, RM. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61 (4):306-349.
- Chaverri, G; Gamba-Rios, M; Kunz, TH. 2007. Range overlap and association patterns in the tent-making bat *Artibeus watsoni*. *Animal Behaviour* 73 (1):157-164.
- Feeley, KJ; Silman, MR. 2010. Biotic attrition from tropical forests correcting for truncated temperature niches. *Global Change Biology* 16 (6):1830-1836.
- Heithaus, ER. 1982. Coevolution between bats and plants. In: Kunz TH, ed. *Ecology of bats*. . New York: Plenum Press. . 327–367. p.
- Howe, HF. 1984. Constraints on the Evolution of Mutualisms. *The American Naturalist* 123 (6):764-777.
- Jordano, P. 1987. Patterns of Mutualistic Interactions in Pollination and Seed Dispersal: Connectance, Dependence Asymmetries, and Coevolution. *The American Naturalist* 129 (5):657-677.
- Jordano, P. 2000. Fruits and frugivory, In *Seeds: The Ecology of Regeneration in Natural Plant Communities*. 125–66.
- Kiers, TE; Palmer, TM; Ives, AR; Bruno, JF; Bronstein, JL. 2010. Mutualisms in a changing world: an evolutionary perspective. *Ecol Lett* 13 (12):1459-74.
- Kunz, TH. 1982. Roosting ecology of bats. in: *Ecology of Bats* (T.H. Kunz, ed.). (Digital). Ed. TH Kunz. New York, USA, Plenum Press. 55 p.

- Kunz, TH; Fujita, MS; Brooke, AP; McCracken, GF. 1994. Convergence in tent architecture and tent-making behavior among neotropical and paleotropical bats. *Journal of Mammalian Evolution* 2 (1):57-78.
- Kunz, TH; Lumsden, LF. 2003. Ecology of cavity and foliage roosting bats. In Kunz TH, Fenton MB (eds) *Bat Ecology*, . The University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA. 156–208 p.
- 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.
- Levin, SA; Segel, LA; Adler, FR. 1990. Diffuse coevolution in plant-herbivore communities. *Theoretical Population Biology* 37 (1):171-191.
- López-Baucells, A; Rocha, R; Bobrowiec, P; Bernard, E; Palmeirim, J; Meyer, C. 2016. Amazonia Bats. Manaus, Brazil, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). 174 p.
- Mantilla-Meluk, H; Jiménez-Ortega, AM; Baker, RJ. 2009. Phyllostomid Bats of Colombia: Annotated Checklist, Distribution, and Biogeography. *Phyllostomid Bats of Colombia: Annotated Checklist, Distribution, and Biogeography* (56):1-44.
- 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.
- Melo, FPL; Rodriguez-Herrera, B; Chazdon, RL; Medellin, RA; Ceballos, GG. 2009. Small Tent-Roosting Bats Promote Dispersal of Large-Seeded Plants in a Neotropical Forest. (Digital). *BIOTROPICA* 41 (6):737–743.
- 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.
- Muscarella, R; Fleming, TH. 2007. The Role of Frugivorous Bats in Tropical Forest Succession. *Biological Reviews* 82 (4):573-590.
- Patterson, BD; Dick, CW; Dittmar, K. 2008. Parasitism by bat flies (Diptera: Streblidae) on neotropical bats: effects of host body size, distribution, and abundance. *Parasitology Research* 103 (5):1091-1100.
- 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; Viquez-R, L; Cordero-Schmidt, E; Sandoval, JM; Rodríguez-Duran, A. 2015. Energetics of tent roosting in bats: the case of *Ectophylla alba* and *Uroderma bilobatum* (Chiroptera: *Phyllostomidae*). *Journal of Mammalogy*
- Rodríguez-Herrera, B; Tschapka, M. 2005. Tent use by *Vampyressa nymphaea* (Chiroptera: *Phyllostomidae*) in *Cecropia insignis* (Moraceae) in Costa Rica. *Acta Chiropterologica* 7 (1):171-174.
- Rodríguez-Herrera, B; Ceballos, G; Medellín, RA. 2011. Ecological Aspects of the Tent Building Process by *Ectophylla alba* (Chiroptera: *Phyllostomidae*). *Acta Chiropterologica* 13 (2):365-372.
- Rodríguez-Herrera, B; Parker-Shames, P. 2013. Maximum weight capacity of leaves used by tent-roosting bats: implications for social structure. 2013 19 (3):8.
- 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.
- Sagot, M; Rodríguez-Herrera, B; Stevens, RD. 2013. Macro and Microhabitat Associations of the Peter's Tent-Roosting Bat (*Uroderma bilobatum*): Human-Induced Selection and Colonization? *BIOTROPICA* 45 (4):511-519.
- Schleuning, M; Fründ, J; Schweiger, O; Welk, E; Albrecht, J; Albrecht, M; Beil, M; Benadi, G; Blüthgen, N; Bruehlheide, 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).
- Strona, G; Galli, P; Seveso, D; Montano, S; Fattorini, S. 2014. Nestedness for Dummies (NeD): A User-Friendly Web Interface for Exploratory Nestedness Analysis. 2014 59 (Code Snippet 3):9.
- Terborgh, J; Nuñez-Iturri, G; Pitman, N; Cornejo, FH; Alvarez, P; Swamy, V; Pringlw, EG; Paine, TCE. 2008. Tree recruitment in an empty forest. *Ecology* 89 (6):1757–1768.
- Thébault, E; Fontaine, C. 2010. Stability of Ecological Communities and the Architecture of Mutualistic and Trophic Networks. *Science* 329 (5993):853-856.
- Timm, RM. 1987. Tent construction by bats of the genera *Artibeus* and *Uroderma*. *Fieldiana Zoology* 39 (187--212).
- Timm, RM; LaVal, RK; Rodríguez-Herrera, B. 1999. Clave de campo de los murciélagos de Costa Rica. *Brenesia* 52 (1-32).
- Tylianakis, JM; Laliberté, E; Nielsen, A; Bascompte, J. 2010. Conservation of species interaction networks. *Biological Conservation* 143 (10):2270-2279.

Villalobos-Chaves, D; Barrantes, G; Fuchs, EJA; Rodríguez-Herrera, B. 2013. Canines as a Measuring Tool for Leaf Tent Construction in *Dermanura watsoni*. *Acta Chiropterologica* 15 (2):441-449.

Villalobos-Chaves, D; Vargas-Murillo, J; Rojas-Valerio, E; Keeley, BW; Rodríguez-Herrera, B. 2016. Understory bat roosts, availability and occupation patterns in a Neotropical rainforest of Costa Rica. (Costa Rica; Neotropical bats; *Phyllostomidae*; roosting ecology; bat tents; Sarapiquí.). 2016 64 (3).

Anexos

Anexo 1. Especies frugívoras capturadas, frecuencias, ámbitos de distribución y gremios

Especie	Pi 2012	Pi 2016	Ind. Total	Pi Total	Ámbito GACVM (min-max) msnm	Ámbito Potencial (min-max) msnm	Gremio
<i>S_ludovici</i>	0.323	0.221	392	0.270	1835 (1165-3000)	2000 (600-2600)	FS
<i>D_watsoni</i>	0.108	0.161	197	0.136	1076 (361-1437)	1500 (0-1500)	FN_T
<i>C_perspecillata</i>	0.082	0.105	137	0.094	962 (361-1323)	1000 (0-1000)	FS
<i>S_mordax</i>	0.066	0.045	80	0.055	1379 (1298-2677)	1900 (700-2600)	FS
<i>P_vittatus</i>	0.084	0.018	72	0.050	1324 (696-2020)	1500 (700-2200)	FN
<i>C_castaneda</i>	0.027	0.069	71	0.049	804 (361-1165)	1350 (0-1350)	FS
<i>A_jamaicensis</i>	0.036	0.058	69	0.047	1076 (361-1437)	1700 (0-1700)	FN_T
<i>D_tolteca</i>	0.042	0.046	64	0.044	1684 (696-2380)	1500 (500-2000)	FN_T
<i>D_azteca</i>	0.050	0.025	54	0.037	1277 (1323-2600)	2100 (900-3000)	FN_T
<i>A_geoffroy</i>	0.022	0.046	50	0.034	2401 (599-3000)	2050 (0-2050)	FO
<i>H_underwoodi</i>	0.024	0.043	50	0.034	2019 (361-2380)	2600 (0-2600)	FO
<i>D_phaeotis</i>	0.037	0.012	35	0.024	804 (361-1165)	1350 (0-1350)	FN_T
<i>C_sowellii</i>	0.035	0.008	30	0.021	1165 (361-1526)	SI	FS
<i>C_brevicauda</i>	0.000	0.028	21	0.014	1659 (361-2020)	1500 (0-1500)	FS
<i>L_robusta</i>	0.003	0.022	19	0.013	583 (420-1003)	1500 (0-1500)	FO
<i>A_lituratus</i>	0.004	0.014	14	0.010	1076 (361-1437)	1500 (0-1500)	FN
<i>P_helleri</i>	0.006	0.013	14	0.010	804 (361-1165)	1350 (0-1350)	FN_T
<i>A_cultrata</i>	0.001	0.012	10	0.007	1017 (1003-2020)	1920 (680-2600)	FO
<i>E_alba</i>	0.000	0.011	8	0.006	-391	600 (0-600)	FN_T
<i>V_nymphaea</i>	0.003	0.008	8	0.006	932 (391-1323)	600 (0-600)	FN_T
<i>S_luisi</i>	0.000	0.011	8	0.006	1324 (696-2020)	SI	FS
<i>G_soricina</i>	0.010	0.000	7	0.005	610 (361-971)	SI	FO
<i>V_pusilla</i>	0.000	0.008	6	0.004	519 (361-880)	1350 (0-1350)	FN_T
<i>G_commissaris</i>							
<i>i</i>	0.009	0.000	6	0.004	569 (420-989)	3000 (0-3000)	FO
<i>C_senex</i>	0.006	0.001	5	0.003	854 (1526-2380)	1500 (0-1500)	FN

<i>E_hartii</i>	0.004	0.003	5	0.003	1029 (1165-2194)	2600 (0-2600)	FN_T
<i>S_lilium</i>	0.000	0.007	5	0.003	552 (1165-1717)	1400 (0-1400)	FS
<i>V_thyone</i>	0.006	0.000	4	0.003	642 (361-1003)	SI	FN_T
<i>C_godmani</i>	0.006	0.000	4	0.003	103(496-599)	1500 (0-1500)	FO
<i>C_salvini</i>	0.003	0.000	2	0.001	-1003	680 (0-680)	FN
<i>M_macconnelli</i>	0.001	0.001	2	0.001	602 (696-1298)	1000 (0-1000)	FN_T
<i>C_trinitatum</i>	0.000	0.001	1	0.001	-420	700 (0-700)	FN
<i>C_villosum</i>	0.000	0.001	1	0.001	-391	600 (0-600)	FN
<i>P_discolor</i>	0.000	0.001	1	0.001	-420	1000 (0-1000)	FO
<i>P_hastatus</i>	0.001	0.000	1	0.001	-880	1000 (0-1000)	FO
TOTALES							
Ind.	694	759	1453				
TOTSL							
Especies	27	29	35				

Anexo 2. Abundancias de murciélagos frugívoros por zonas de vida

Especie	bmh-P	bp-M	bp-MB	bp-P	Total Especies
<i>Anoura cultrata</i>			3	7	10
<i>Anoura geoffroy</i>	1	7	28	14	50
<i>Artibeus jamaicensis</i>	29		2	38	69
<i>Artibeus lituratus</i>	11		1	2	14
<i>Carollia brevicauda</i>	12		4	5	21
<i>Carollia castaneda</i>	58			13	71
<i>Choeroniscus godmani</i>	4				4
<i>Carollia perspicillata</i>	76			61	137
<i>Chiroderma salvini</i>				2	2
<i>Centurio senex</i>			5		5
<i>Ccarollia sowelli</i>	13		3	14	30
<i>Chiroderma trinitatum</i>	1				1
<i>Chiroderma villosum</i>	1				1
<i>Dermanura azteca</i>	1	3	45	5	54
<i>Dermanura phaeotis</i>	20			15	35
<i>Dermanura tolteca</i>	1		30	33	64
<i>Dermanura watsoni</i>	113		2	82	197
<i>Ectophylla alba</i>	8				8
<i>Enchistenes hartii</i>			3	2	5
<i>Glossophaginae commissarisi</i>	2			4	6
<i>Glossophaginae soricina</i>	5			2	7
<i>Hylonycteris underwoodi</i>	23		12	15	50

<i>Lonchophylla robusta</i>	18			1	19
<i>Mesophylla macconnelli</i>	1			1	2
<i>Phyllostomus discolor</i>	1				1
<i>Phyllostomus hastatus</i>				1	1
<i>Platyrrhinus helleri</i>	7			7	14
<i>Platyrrhinus vittatus</i>	2		14	56	72
<i>Sturnira lilium</i>			3	2	5
<i>Sturnira ludovici</i>		102	181	109	392
<i>Sturnira luisi</i>	1		2	5	8
<i>Sturnira mordax</i>		6	57	17	80
<i>Vampyriscus nymphaea</i>	6			2	8
<i>Vampyriscus pusilla</i>	5			1	6
<i>Vampyressa thylene</i>	3			1	4
Total ZV	423	118	395	517	1453

Anexo 3. Estimación de la probabilidad de detección, con base en covariables de sitio y muestreo que afectan a la misma. Los valores en paréntesis corresponden a los errores estándares

Especie	θ covariables	P(± EE)	P	R ²	Distribución
<i>Anoura cultrata</i>	interceptó	0.845(±1.327)	0.525	0.30	Poisson
	EM	-0.158(±0.048)	0.001	0.46	
	Luz	0.012(±0.005)	0.026	0.50	
<i>Anoura geoffroyi</i>	interceptó	-3.971(±0.892)	8.69E-06	0.98	Poisson
	EM	0.050(±0.027)	0.0641	0.49	
	Luz	0.019(±0.005)	0.000091	0.50	
<i>Artibeus jamaicensis</i>	interceptó	sg	Sg	sg	Binomial negativa
	EM	-0.102(±0.018)	2.24E-08	0.53	
	Luz	0.003(±0.005)	0.51	0.53	
<i>Artibeus lituratus</i>	interceptó	0.200(±2.331)	0.932	0.51	Poisson
	EM	-0.106(±0.071)	0.138	0.53	
	Luz	sg	Sg	sg	
<i>Carollia perspicillata</i>	interceptó	-0.732(±0.681)	0.282	0.68	Poisson
	EM	-0.019(±0.024)	0.424	0.50	
	Luz	-0.009(±0.005)	0.081	0.50	
<i>Carollia sowelli</i>	interceptó	-3.378(±2.036)	0.097	0.97	Poisson
	EM	-0.089(±0.046)	0.05	0.52	
	Luz	sg	Sg	sg	
<i>Dermanura azteca</i>	interceptó	-0.528(±1.275)	0.679	0.63	Poisson
	EM	-0.064(±0.033)	0.049	0.52	

	Luz	-0.019(±0.007)	0.006	0.50	
<i>Dermanura tolteca</i>	interceptó	sg	Sg	sg	Poisson
	EM	sg	Sg	sg	
	Luz	sg	Sg	sg	
<i>Dermanura watsoni</i>	interceptó	4.128(±0.6)	5.87E-12	0.98	Poisson
	EM	0.063(±0.020)	0.002	0.48	
	Luz	0.007(±0.004)	0.097	0.5	
<i>Hylonycteris underwoodi</i>	interceptó	-5.556(±0.891)	4.63E-10	0.99	Poisson
	EM	0.016(±0.028)	0.564	0.5	
	Luz	0.008(±0.005)	0.165	0.5	
<i>Platyrrhinus vittatus</i>	interceptó	-1.721(±0.94)	0.067	0.85	Poisson
	EM	-0.023(±0.03)	0.511	0.51	
	Luz	0.022(±0.006)	0.001	0.49	
<i>Sturnira ludovici</i>	interceptó	-0.134(±0.456)	7.67E-01	0.53	Poisson
	EM	0.007(±0.015)	6.39E-01	0.5	
	Luz	-0.013(±0.94)	6.35E-05	0.5	
<i>Sturnira mordax</i>	interceptó	-3.971(±0.893)	8.69E-06	0.98	Poisson
	EM	0.050(±0.027)	6.41E-02	0.49	
	Luz	0.0192(±0.005)	9.10E-05	0.5	

Anexo 4. Modelos de distribución actual y futura

Para 11 especies con datos robustos se generaron modelos de distribución actual y futura en función de las variables bioclimáticas. En los mapas, se observa cómo varía la distribución y la abundancia para cada especie. Se utilizó una paleta de colores de semáforo, donde el color rojo representa la ausencia de las especies; los tonos amarillos, dos posibilidades para valores intermedios de abundancia y los tonos verdes, dos alternativas para las mayores abundancias. Los rangos de abundancia para cada especie son diferentes, donde se recomienda observar la leyenda en el mapa de distribución actual para cada especie.

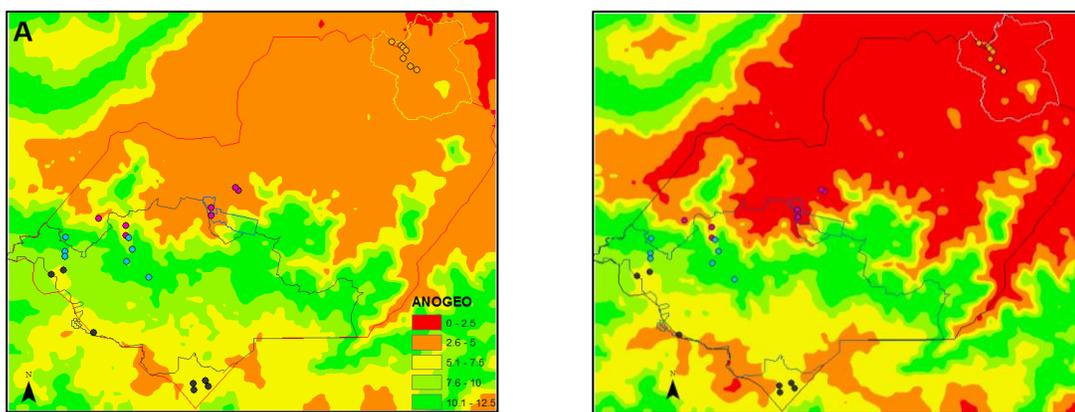
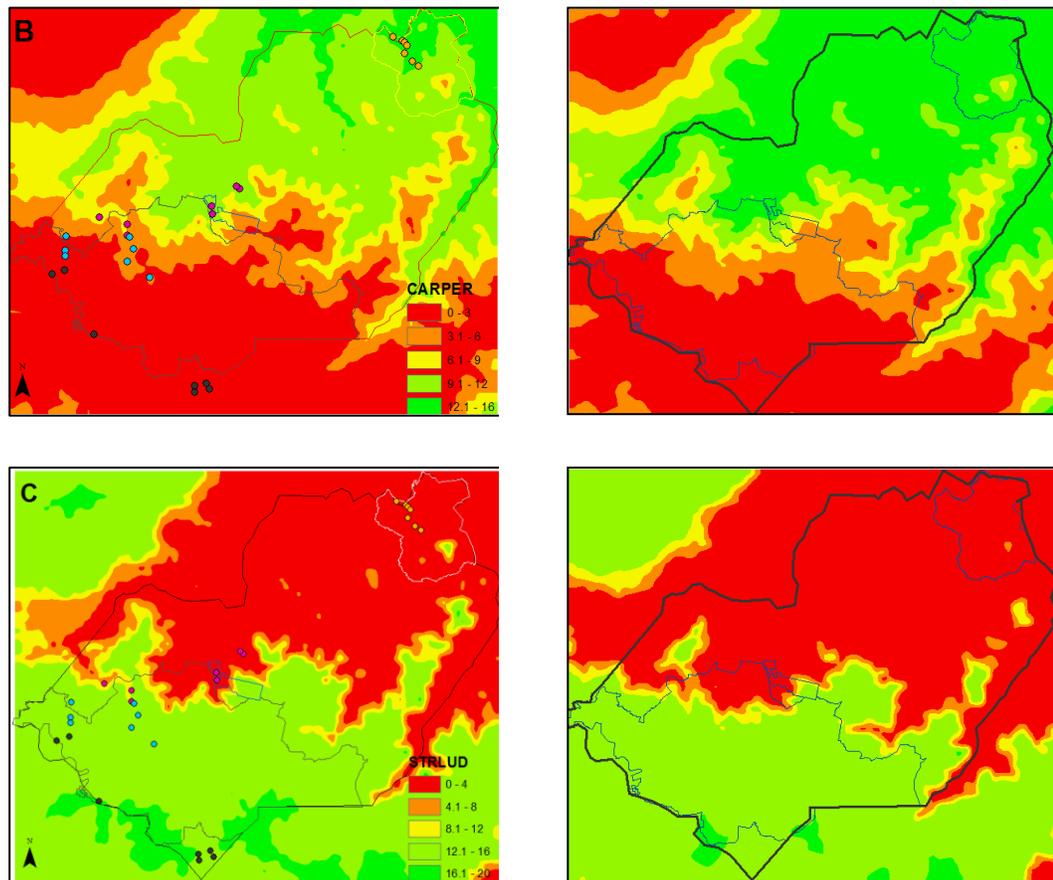


Figura 19. Figura 17. Distribución potencial actual y futura para Anura geoffroyi (ANOGEO).

A continuación, se generaron los escenarios actuales y futuros para los murciélagos que basan su dieta en frutos de plantas de cosecha constante como *Piper sp* (*Carollia sp*) y *Solanaceae* (*Sturnira sp*). Para *C. perspicillata*, se evidencia poco cambio en su ámbito de distribución, pero un incremento en las abundancias de la especie en tierras bajas. Para *S. ludovici* se evidencia una disminución en las abundancias de la especie, que se puede ver reflejada en una disminución de su ámbito de distribución y la dominancia a través del GACVM. Para *S. mordax*, sus abundancias disminuyen en el límite inferior de su distribución y se restringe en zonas altas del gradiente, posiblemente, ante periodos mayores le continuará limitando el ámbito de distribución de la especie a mayores altitudes (Figura 20).



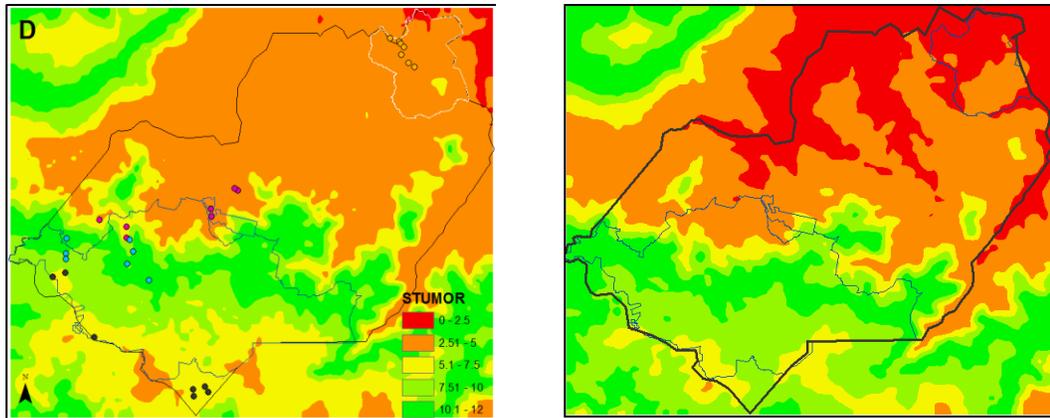
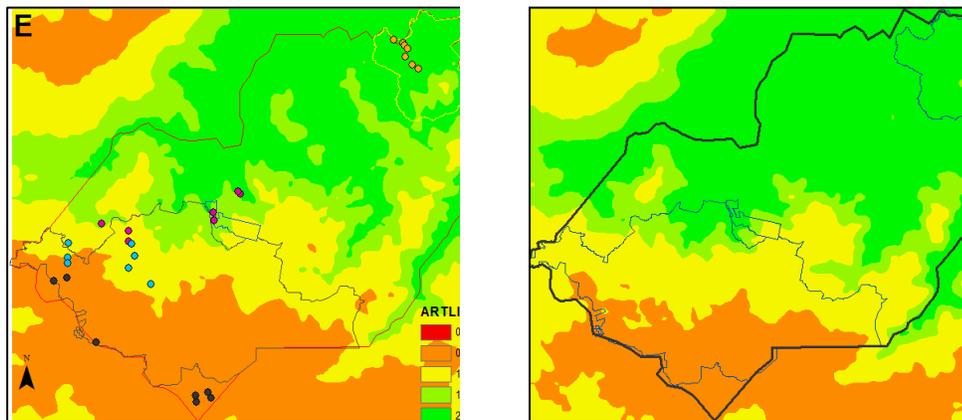


Figura 20. Distribución potencial actual y futura para *Carollia perpicillata* (CARPER), *Sturnira ludovici* (STULUD) y *Sturnira mordax* (STUMOR).

Finalmente, se encuentra a los frugívoros que centran su alimentación en *Ficus sp* y *Cecropia sp* que corresponden a la tribu *Ectophyllina*. Este último grupo de murciélagos ha sido dividido en dos para los objetos del presente trabajo.

El primer subgrupo corresponde a los murciélagos para los que no se tiene evidencia de uso de tiendas como refugio (*A. lituratus*, *D. azteca* y *P. vittatus*). Para *A. lituratus* se evidenciaron cambios en su abundancia, volviéndose una especie mucho más dominante en las tierras bajas, donde podría llegar a incrementar su ámbito de distribución hacia tierras más altas. Seguidamente y para *D. azteca*, murciélago frugívoro de altura, se reconoce una pérdida de las abundancias de la especie en las zonas donde alcanza sus mayores abundancias y evidenciando un primer paso que amenaza la población local. Para *P. vittatus*, especie que presenta sus mayores abundancias a elevaciones medias, y es típica a elevaciones bajas, se evidencia una extinción local en la zona más baja del gradiente, lo cual limita fuertemente su rango de distribución a la zona central (Figura 21).



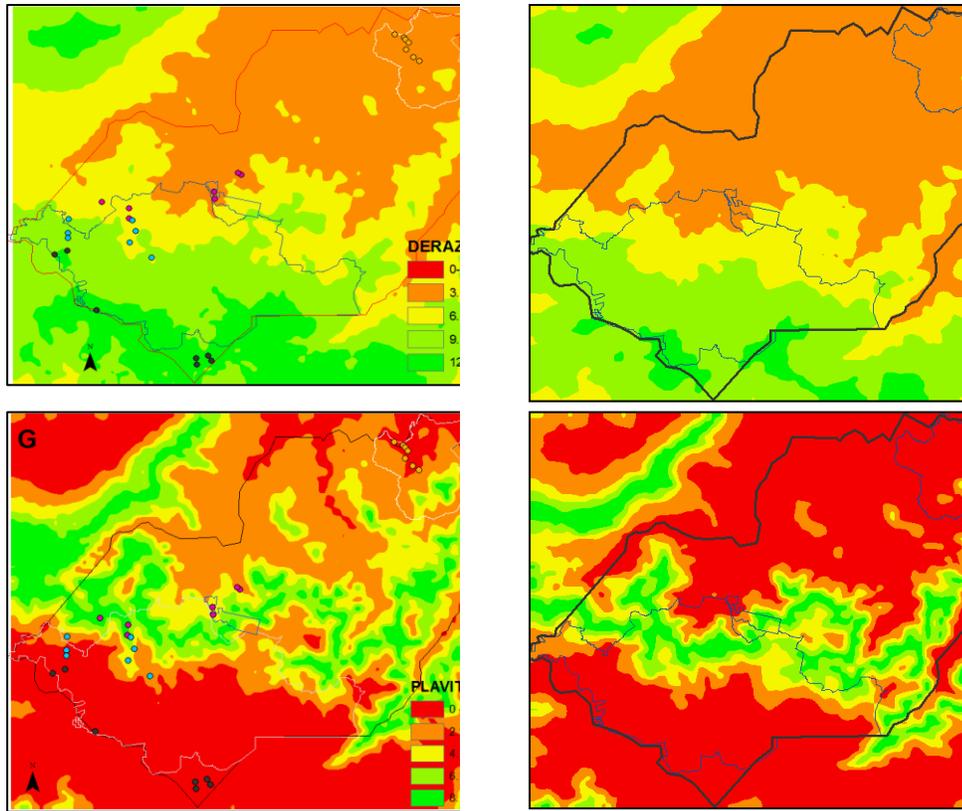


Figura 21. Distribución potencial actual y futura para *Artibeus lituratus* (ARTLIT), *Dermanura azteca* (DERAZT) y *Platyrrhinus vittatus* (PLAVIT).

El segundo grupo corresponde a especies de murciélagos para las cuales se ha registrado el uso de tiendas construidas en la vegetación (*A. jamaicensis*, *D. tolteca* y *D. watsoni*). Para *A. jamaicensis*, se evidencia una construcción de su ámbito de distribución a las zonas medias del gradiente altitudinal. *D. tolteca* tiende a desaparecer de las zonas donde es poco abundante y su ámbito de distribución se concentra en la zona media del gradiente, donde al parecer también incrementa su abundancia y grado de dominancia. Finalmente, *D. watsoni* murciélago característico por el uso de tiendas y que es dominante en tierras bajas y va disminuyendo su abundancia al incrementar la altitud, parece incrementar sus abundancias a lo largo de su ámbito de distribución (Figura 22).

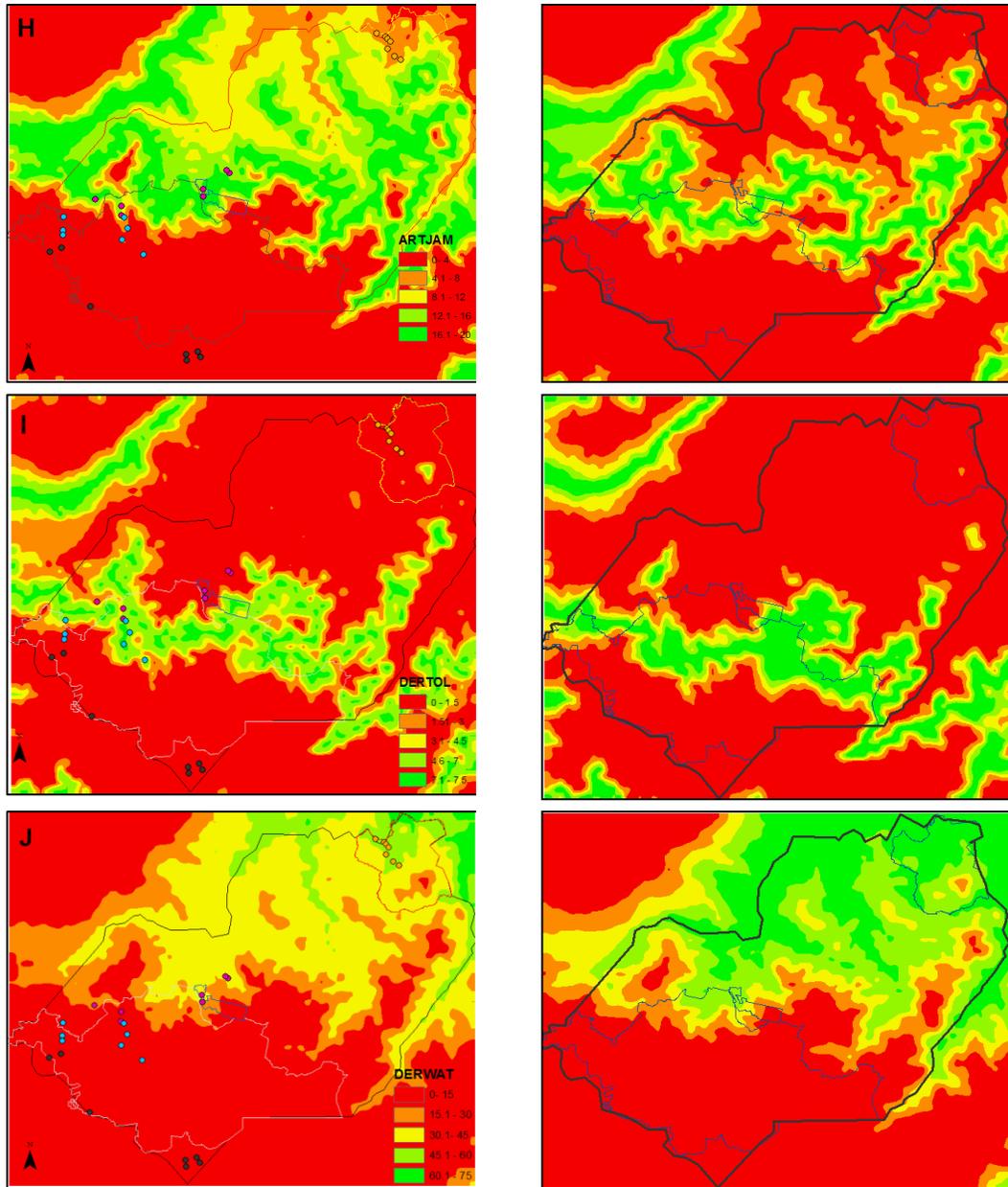


Figura 22. Distribución potencial actual para *Artibeus jamaicensis* (ARTJAM), *Dermanura tolteca* (DERTOL) y *Dermanura watsoni* (DERWAT).

Anexo 5. Propuesta para Evaluar la Sensibilidad Potencial al Cambio Climático en Murciélagos Frugívoros en el Contexto de la RELCOM.

Resumen

La biodiversidad está directa e indirectamente relacionada con la prestación de servicios ecosistémicos (SE) en los bosques naturales, intervenidos y agroecosistemas. Más de 40 años de investigación han reconocido un impacto negativo del cambio climático (CC) sobre la biodiversidad. En este contexto el Panel Intergubernamental de Cambio Climático (IPCC, por sus siglas en inglés), propone un método para evaluar la vulnerabilidad ante el CC, y el CATIE, en el contexto del proyecto CLIMIFORAD para la gestión forestal ante el CC en Latinoamérica, afina la propuesta para evaluar la vulnerabilidad. En este documento Anexo, se genera una primera propuesta para evaluar el componente de sensibilidad del análisis de vulnerabilidad ante el CC en el marco de la Red Latinoamérica para la Conservación de los Murciélagos. Esta primera propuesta debe ser trabajada con la finalidad de reconocer los elementos fundamentales que pueden afectar a los murciélagos en el contexto del CC y su posible papel funcional en el futuro de los ecosistemas tropicales.

Introducción

Vulnerabilidad al CC

El CC (variabilidad o extremos climáticos) puede afectar a los ecosistemas y a los sistemas humanos de diferentes maneras, en función de las características propias de cada sistema. Para generar estrategias de adaptación frente al CC, se utiliza un análisis de vulnerabilidad. La red CLIMIFORAD propone para los ecosistemas de montaña neotropicales y con base en la propuesta generada por el IPCC (2007, 2014), un método para la generación del análisis de vulnerabilidad. En este marco de trabajo se reconoce que tanto sistemas naturales como humanos (y su integración), están expuestos y pueden sufrir daño por efectos del CC y esto es reconocido como vulnerabilidad. Este análisis integra el conocimiento desarrollado por científicos, el conocimiento desde la comunidad local y la opinión de expertos (Ipcc 2007).

La vulnerabilidad se puede definir de manera sencilla a través de la ecuación:

$$IP - CA = V$$

- IP = Impacto potencial
- CA = Capacidad potencial
- V = Vulnerabilidad

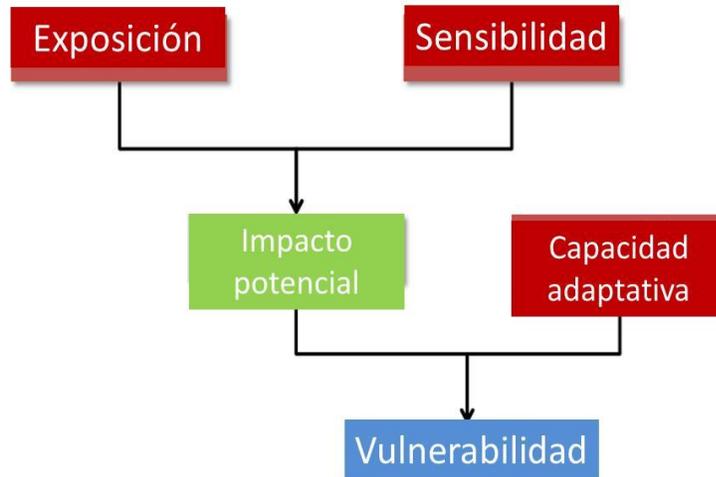


Figura 23. Elementos que componen el análisis de vulnerabilidad frente al cambio climático Fuente: IPCC 2007.

La vulnerabilidad es determinada por el impacto potencial de los eventos climáticos sobre un sistema y por la capacidad adaptativa o capacidad de respuesta de los sistemas ante dichos eventos. El impacto potencial describe los efectos del cambio en el clima sobre los sistemas y cómo pueden afectar los medios de vida, la salud, los ecosistemas, entre otros. La capacidad adaptativa se refiere a cómo un sistema socio-ecológico puede ajustarse frente a un estímulo, y cómo a través del manejo adaptativo se puede incrementar dicha capacidad de ajuste mediante el aprendizaje. Adicionalmente, la capacidad adaptativa se deriva de un componente ecológico y social, donde el segundo lo determinan las redes de trabajo y la articulación entre los actores. Aunque el impacto potencial de un sistema sea medio-alto, al incrementar la capacidad adaptativa del mismo, la vulnerabilidad disminuiría (Ipcc 2007; Pacifici *et al.* 2015).

A su vez, el impacto potencial es el resultado tanto de la exposición como de la sensibilidad del sistema, donde la integración de estos componentes determina las consecuencias que se pueden esperar sobre el mismo. La exposición se puede reconocer como un factor extrínseco al sistema y define la extensión del cambio potencial, que se ha abordado desde los escenarios de CC (Van Vuuren *et al.* 2011). La sensibilidad se determina como un factor intrínseco del sistema y es el grado de afectación de un sistema ecológico, el cual puede relacionarse a nivel de especie, con ámbitos restringidos de distribución, abundancias bajas, especificidad hacia un recurso, limitaciones desde la biología, entre otras (Ipcc 2007).

El presente trabajo plantea la generación de una propuesta metodológica para abordar la sensibilidad ante el CC por parte de los murciélagos y de esta manera, poder plantear estrategias de manejo que permitan mantener los servicios ecosistémicos en los que los murciélagos participan.

Murciélagos y cambio climático

Durante los últimos 40 años se han venido evaluando los efectos potenciales del CC sobre la biodiversidad, y se han evidenciado impactos a nivel de población, especie, comunidad, ecosistema y bioma (Parmesan *et al.* 2013). El Caribe y los Andes tropicales han sido reconocidos como biomas de alta vulnerabilidad, donde cerca del 11.6 % de las especies endémicas podrían verse afectadas y la tasa de pérdida de especies será mayor a la propiciada por la deforestación (Malcolm *et al.* 2006).

Un estudio de 27 años en bosque muy húmedo tropical de Costa Rica mostró que la riqueza de murciélagos se mantuvo estable, con cambios significativos en las abundancias (Laval 2004). En modelos desarrollados en el Sureste Asiático, disminuyó la riqueza de murciélagos en las zonas con mayor número de especies, encontrando que entre 3-9 % de las especies perderán su nicho ecológico, y el ámbito de distribución de algunas especies podría incrementar si hay conectividad, disponibilidad de recursos y la capacidad de dispersión lo permiten (Hughes *et al.* 2012).

La temperatura máxima es la variable más relevante para el mantenimiento de las zonas de maternidad en murciélagos (Loeb y Winters 2013). Al simular la pérdida de agua en contexto de CC, demuestran una respuesta específica, donde murciélagos con menor capacidad de maniobrar en el vuelo serán más afectados (Hall *et al.* 2016).

Hay cuatro hipótesis esperadas de la distribución actual del nicho ecológico sobre los cambios provocados por el calentamiento global (Colwell *et al.* 2008).

- El nicho ecológico de las especies se mantiene ante cambios del clima, pero puede ocurrir un incremento en la abundancia o una reducción.
- Hay una contracción del nicho ecológico, pero las especies mantienen su viabilidad poblacional.
- Hay un aumento del nicho ecológico.
- Ocurre un desplazamiento del nicho ecológico, donde no existían las condiciones climáticas óptimas se generan con el CC.

En el presente trabajo se caracterizaron los patrones de distribución de los murciélagos frugívoros a lo largo de un gradiente altitudinal y se modelaron los efectos potenciales de escenarios climáticos futuros RCP 4.5, los cuales plantean la estabilización del forzamiento radioactivo antes de 2100, donde el sector agropecuario se especializa en sistemas agroforestales e incrementa la cobertura forestal. Bajo estos escenarios con tendencia a la estabilización, se evidencian efectos diferenciales del CC sobre los murciélagos, los cuales se relacionan con las características de las redes mutualistas murciélago-planta que fueron estudiadas.

La presente propuesta propone generar un análisis de sensibilidad para las especies de murciélagos frugívoros analizadas, donde se incluyen características estudiadas, así como características propias de las especies para definir el grado de sensibilidad de las mismas.

Métodos

La sensibilidad para un sistema ecológico o a nivel de especies, se refiere al grado en que es o puede ser afectado en función de las características intrínsecas de los elementos ecológicos. Para este abordaje se ha propuesto, por ejemplo, que especies de ámbito de distribución restringido, ámbito de hogar grande, densidades poblacionales pequeñas, tamaños de grupos pequeños, el vuelo y el periodo de actividad, pueden ser elementos determinantes en el grado de sensibilidad (Davidson *et al.* 2009).

En el marco del proyecto CLIMIFORAD, se caracteriza la sensibilidad de los tipos de bosque identificados, clasificando las especies forestales en adquisitivas y conservativas, donde las segundas en función de un crecimiento lento, producción de pocas semillas, alta calidad de madera, entre otras, podrían presentar una mayor sensibilidad ante el CC.

Para evaluar la sensibilidad potencial se propone incluir diferentes tipos de datos, donde se articula una evaluación entre las características de la especie en sí y cómo estas se manifiestan en el nivel local. Los datos utilizados se agrupan en tres pasos:

Tabla 10. Factores propuestos para determinar la sensibilidad potencial de las especies y ensamblajes ante el CC.

Para:	Especies de murciélagos frugívoros	
Paso 1: Datos propios del GACVM	Determinación de la distribución potencial en el GACVM. Estos elementos de análisis dan información sobre cómo se distribuye la especie en lo local.	
	# de zonas de vida	ZV4=0, ZV3=1, ZV2=2, ZV1=4
	# de puntos de muestreo	A22-28=0, B15-21=1, C 8-14=2, D1-7=3
	Log10 Rango-Abundancia	Dominante(>0.5) =1, Media(0.0-0.5)=2, Rara(negativo)=3
	Año de captura	Dos años=1, 1 año= 2
	Posición en la red mutualista	Núcleo = 1, subgrupo= 2, Rara=3
	Efecto del escenario	Incremento=0, Sin información=1, Estable=2, Disminuye=3
	Σpaso1/6	
Paso 2: Estado de conservación a nivel global	Evaluación de la distribución a lo largo de su ámbito de distribución/estado de amenaza IUCN de la especie	
	Distribución altitudinal	Amplia=1, Media=2, Restringida=3
	Distribución latitudinal	Amplia=1, Media=2, Restringida=3
	# de tipos agroforestales	Amplia=1, Media=2, Restringida=3

	Estado de amenaza (UICN)	Preocupación Menor=0, Cerca Amenaza=1, Datos Deficientes=2, Vulnerable=3, En Peligro=4, Peligro Crítico=5
	Tendencia poblacional (UICN)	Incrementa=0, Estable=1, Desconocida=2, Decrece=3
	Σpaso2/5	
Paso 3: Tipo funcional de especie	Tipo de especie: (adquisitiva= generalistas o conservativa= especialistas)	
	Dieta frugívora	Generalista=1, Oportunista/Media=2, Especialista=3
	Tipo de refugio	Integracionista=1, Medio, Especialista=2
	Capacidad de dispersión	Alta=1, Baja=2
	Rango de hogar	Migratorio=1, Nómada (presencia no constante)=2, Territorial (presencia constante)=3
	Diversidad a nivel de especie en Costa Rica	Alta (más de 3 especies)=1, Media (Entre 2-3 especies)=2, Baja (Una especie)=3, Monotípica=4
	Σpaso3/5	
Paso 4: promedio ponderado para los diferentes elementos de análisis	Σpaso1/4+ Σpaso2/3+ Σpaso3/5 = sensibilidad	

Resultados y discusión

La propuesta para la caracterización de la sensibilidad potencial para murciélagos frugívoros se aplicó para las 11 especies objeto de modelación, al ser las especies que presentan datos más robustos y como primera aproximación al análisis de sensibilidad. De manera general, se encontró que la sensibilidad se relaciona con los resultados de los modelos de distribución de las especies, así como con la posición que las especies ocupan en las redes mutualistas.

Se encontraron tres grupos de sensibilidad, el primero presenta una calificación alta e incluye a especies que presentan ámbitos de distribución restringidos, bajas abundancias y son poco representadas en las redes mutualistas. Posiblemente, estas especies tengan una tendencia local a la extinción, lo cual también puede ser el caso de otras especies de frugívoros raros para los cuales no fue posible generar modelos de distribución robustos, donde se encuentran las especies raras de tierras bajas que seguramente sufrirán serias presiones de selección en el contexto del cambio climático y contribuirán al desgaste biótico.

El segundo grupo está compuesto por especies de sensibilidad media que presentan efectos del CC negativos, ya sea en los ámbitos de distribución o en las

abundancias de las especies. De manera general, estas especies presentarán cambios en los patrones de distribución y requerirán de hábitat en las zonas de amortiguamiento para mantener poblaciones viables en el tiempo.

Finalmente, las especies que presentan baja sensibilidad incrementarán sus ámbitos de distribución, y los grados de dominancia en las redes mutualistas. Posiblemente, estas especies dominarán los ensamblajes del futuro, con una tendencia a la homogenización de la riqueza de especies y la ruptura de las redes mutualistas, conllevando a la pérdida de servicios ecosistémicos.

En este contexto, es clave la generación de estrategias de adaptación basadas en ecosistemas, con la finalidad de garantizar que estos mantengan la resiliencia y las dinámicas naturales se desplacen de manera natural a estados donde las interacciones mutualistas se puedan mantener. Para lo anterior, es clave implementar sistemas agrícolas que promuevan el flujo de energía entre las unidades del paisaje y permitan la movilidad para las especies más amenazadas.

Tabla 11. Calificación de la sensibilidad para 11 especies de murciélagos frugívoros.

Especie	Valor sensibilidad	Ámbito Distribución	Abundancias	Calificación sensibilidad
ANOCUL	5,9	Decrece	Decrece	Alta
PLAVIT	5,8	Decrece	Decrece	Alta
DEXTOL	5,5	Decrece	Decrece	Alta
ARTLIT	5,3	Incrementa	Decrece	Alta
DERAZT	5,2	Decrece	Decrece	Alta
STUMOR	4,8	Decrece	Decrece	Media
ANOCUL	4,4	Decrece	Decrece	Media
STULUD	4,3	Decrece	Decrece	Media
CARPER	3,9	Incrementa	Incrementa	Baja
DERWAT	3,6	Incrementa	Incrementa	Baja
ARTJAM	3,5	Incrementa	Incrementa	Baja

Después de este primer análisis, se propone replantear la propuesta y llevarlo a cabo para los ensamblajes, donde se propone enfocarse en las especies dominantes, ya que estas marcan el carácter función del ensamblaje. Adicionalmente, se propone extraer los resultados futuros de los modelos de cambio climático de los criterios para definir sensibilidad, o mejor utilizarlos como un elemento que aporte a la sensibilidad para las especies dominantes. Los resultados de los modelos futuros de CC se pueden utilizar para caracterizar la exposición a nivel de especie y extrapolar la exposición para especies con pocos datos.

Finalmente, se genera un modelo conceptual para lograr proteger los servicios ecosistémicos en los que los murciélagos participan, como la dispersión de semillas. Este marco de trabajo se propone como una herramienta para lograr que la RELCOM focalice esfuerzos para evaluar la vulnerabilidad de los murciélagos en el contexto del CC. Al evaluar los componentes del modelo conceptual, se reconoce que las amenazas y los factores de amenaza se integran con todos los componentes de la biodiversidad. En este contexto se reconoce la importancia de generar mayor información sobre las redes mutualistas, los patrones de distribución, y la capacidad de adaptación de las comunidades y sistemas naturales. Se presenta la propuesta de territorios climáticamente inteligentes como una estrategia para articular los diferentes elementos que permitan procesos de mitigación y adaptación.

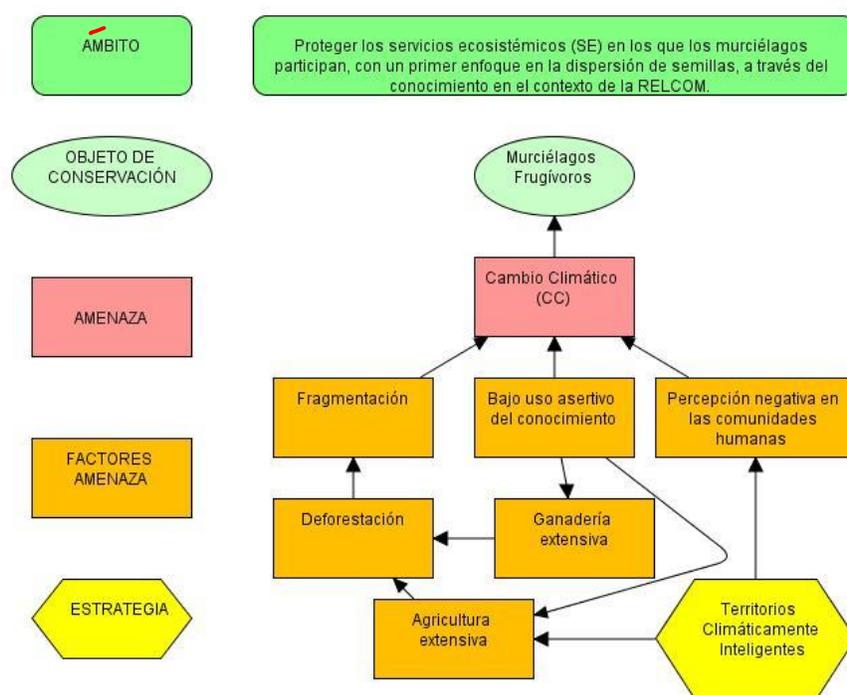


Figura 24. Modelo conceptual que define los efectos futuros del cambio climático sobre los ensamblajes de murciélagos

Referencias bibliográficas

- 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).
- Davidson, AD; Hamilton, MJ; Boyer, AG; Brown, JH; Ceballos, G. 2009. Multiple ecological pathways to extinction in mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106 (26):10702-10705.
- 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).
- 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).
- IPCC. 2007. *Climate Change 2007: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Eds. RK Pachauri; A Reisinger. Geneva, Switzerland, IPCC eds. 104 p.
- LaVal, RK. 2004. Impact of global warming and locally changing climate on tropical cloud forest bats. *Journal of Mammalogy* 85 (2):237-244.
- 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.
- Pacifici, M; Foden, WB; Visconti, P; Watson, JEM; Butchart, SHM; Kovacs, KM; Scheffers, BR; Hole, DG; Martin, TG; Akçakaya, HR; Corlett, RT; Huntley, B; Bickford, D; Carr, JA; Hoffmann, AA; Midgley, GF; Pearce-Kelly, P; Pearson, RG; Williams, SE; Willis, SG; Young, B; Rondinini, C. 2015. Assessing species vulnerability to climate change. *Nature Climate Change* 5 (3):215-224.
- 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).
- 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.