

**Instituto Tecnológico de Costa Rica
Universidad Nacional de Costa Rica
Universidad Estatal a Distancia
Doctorado en Ciencias Naturales para el Desarrollo.
Énfasis en Gestión de Recursos Naturales**



**Diversidad y distribución espacio-temporal de los
ensamblajes de murciélagos en un gradiente altitudinal
en Costa Rica**

**Disertación sometida a consideración del tribunal evaluador
como requisito para optar por el grado de Doctor en
Ciencias Naturales para el Desarrollo con énfasis
en Gestión de Recursos Naturales**

Willy Pineda Lizano

Cartago, 2021

**Instituto Tecnológico de Costa Rica
Universidad Nacional de Costa Rica
Universidad Estatal a Distancia**



**Doctorado en Ciencias Naturales para el Desarrollo.
Énfasis en Gestión de Recursos Naturales**



**Diversidad y distribución espacio-temporal del ensamblaje de
murciélagos en un gradiente altitudinal en Costa Rica**

**Disertación sometida a consideración del tribunal evaluador como requisito
para optar por el grado de Doctorado en Ciencias para el Desarrollo con
énfasis en Gestión de Recursos Naturales.**

Sustentante:

Lic. Willy Pineda Lizano

Tutora:

Ph.D. Gloriana Chaverri Echandi

Revisores:

Ph.D. Richard LaVal Buggs

Ph.D. Bernal Rodríguez Herrera

Cartago, 2021

**Disertación sometida a consideración del tribunal evaluador
como requisito para optar por el grado de Doctorado en Ciencias
para el Desarrollo con énfasis en Gestión de Recursos Naturales.**

Tribunal Examinador:



**Dr. Teodolito Guillén Girón
Director del Sistema de Estudios de Posgrado**



**Dr. Giovanni Sáenz Arce
Coordinador DOCINADE**



**Dr. Richard K. LaVal
Asesor de Disertación**



**Dr. Bernal Rodríguez Herrera
Asesor de Disertación**



**Dr. Gloriana Chaverri Echandi
Tutora de Disertación**

Dedicatoria

A Gaudy y Santiago, el corazón que me impulso con sus incesantes latidos a continuar haciendo ellos cincuenta sacrificios.

A mis padres Reinaldo y Ruth, el sueño que aún palpita. A mis hermanos: Bernarda, Rey, JJ, Ruth y Lorena, la sangre que me cuidó y dirigió en el camino de la vida y el estudio.

A mis "*Alas Nocturnas*" que me han llevado a volar a tantos sitios.

Finalmente, le dedico de manera muy especial esta disertación a Elizabeth, por mostrarme el mundo de la investigación, depositar su confianza en mí, compartir su sabiduría, eterna sonrisa, optimismo y pasión por la investigación y los murciélagos y porque a pesar de que ya no está, permanece. Espero que estés orgullosa de mi esfuerzo.

Agradecimientos

Cincuenta agradecimientos a Gloriana por compartir su conocimiento, dirección, paciencia y por su apoyo incondicional en este proceso y sobre todo compartir su excepcional forma de ver la vida. A Richard y Bernal, los cuales durante años han compartido su interminable conocimiento y pasión por el estudio y la conservación de los murciélagos de Costa Rica, así como su apoyo en mi carrera académica. A Edwin y Marco, por su inagotable esfuerzo en el trabajo de campo. Al Doctorado en Ciencias Naturales para el Desarrollo por dejarme pertenecer orgullosamente a esta estirpe académica. A los coordinadores del Énfasis de Gestión de Recursos Naturales por su constante apoyo y guía en las diferentes etapas del programa. Al cuerpo académico del DOCINADE, a la generación de compañeros cuya amistad ya trasciende lo académico y muy especialmente a Viviana Miranda del TEC porque sin su ayuda esto no sería posible.

Un agradecimiento al CONICIT por el apoyo económico que posibilitó el trabajo de campo y la pasantía en E.E.U.U. Un agradecimiento muy especial a Richard Stevens y a *Texas Tech University* por dejarme pertenecer a su Laboratorio así como por su guía y apoyo en la pasantía. A Federico Villalobos y el LABSGE de la UNA por su abierta colaboración en mi pasantía y excelentes consejos. A la Organización de Estudios Tropicales, Instituto Meteorológico Nacional, Instituto Costarricense de Electricidad, Reserva Raravis y La Paz Waterfall Garden por el acceso a datos de variables ambientales. A Jorge Hernández del ACCVC-SINAC por facilitar los permisos de investigación y posibilitar el trabajo de campo. A Paul Foster de Reserva Bijagual por su apoyo durante la investigación. Finalmente un agradecimiento muy especial al pueblo de Costa Rica y a los visionarios en conservación del país cuyos esfuerzos desde hace ya 50 años permiten la protección de un gradiente altitudinal ininterrumpido en la vertiente Caribe del país de inigualable belleza para su estudio, preservación y contemplación.

Índice de Contenido

DEDICATORIA	5
AGRADECIMIENTOS	6
ÍNDICE DE CONTENIDO	7
LISTA DE FIGURAS	14
RESUMEN	21
ABSTRACT	22
INTRODUCCIÓN	23
JUSTIFICACIÓN	24
OBJETIVOS	27
OBJETIVO GENERAL	27
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	27
HIPÓTESIS	28
MARCO TEÓRICO	29
COMUNIDADES Y ENSAMBLAJES	29
DIVERSIDAD	30
DIVERSIDAD ALFA (A)	30
DIVERSIDAD BETA (B)	32
GRADIENTES ALTITUDINALES	34
PATRONES DE DIVERSIDAD EN LOS GRADIENTES ALTITUDINALES	36
MARCO METODOLÓGICO	40
SITIO DE ESTUDIO	40
MUESTREO	43

VARIABLES AMBIENTALES	44
ANÁLISIS	45
ESFUERZO DE MUESTREO	45
ANÁLISIS DE DATOS DEL CAPÍTULO I. DISTRIBUCIÓN ESPACIO-TEMPORAL DEL ENSAMBLAJE	46
ANÁLISIS DE DATOS DEL CAPÍTULO II. DIVERSIDAD ESPACIO-TEMPORAL Y EFECTO DE LAS VARIABLES AMBIENTALES SOBRE EL ENSAMBLAJE	47
DIVERSIDAD A	47
DIVERSIDAD B	48
ANÁLISIS DE DATOS DEL CAPÍTULO III. PATRONES REPRODUCTIVOS ESPACIO-TEMPORALES Y SU RELACIÓN CON VARIABLES AMBIENTALES.	52
RESULTADOS	54
ESFUERZO DE MUESTREO	54
CURVAS DE ACUMULACIÓN DE ESPECIES	55
CAPÍTULO I. PATRÓN DE DISTRIBUCIÓN ESPACIO-TEMPORAL DEL ENSAMBLAJE DE MURCIÉLAGOS EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL	56
A) DISTRIBUCIÓN ESPACIO-TEMPORAL DE ESPECIES DEL ENSAMBLAJE	59
DISTRIBUCIÓN ALTITUDINAL	59
DISTRIBUCIÓN TEMPORAL	60
B) DISTRIBUCIÓN ESPACIO-TEMPORAL DE INDIVIDUOS DEL ENSAMBLAJE	61
DISTRIBUCIÓN ALTITUDINAL	61
DISTRIBUCIÓN TEMPORAL	61
C) DISTRIBUCIÓN ESPACIO-TEMPORAL DE GREMIOS TRÓFICOS DEL ENSAMBLAJE	63
DISTRIBUCIÓN ALTITUDINAL	63
DISTRIBUCIÓN TEMPORAL	67
D) DISTRIBUCIÓN ESPACIO-TEMPORAL DE SEXOS DEL ENSAMBLAJE	70
DISTRIBUCIÓN ALTITUDINAL	70
DISTRIBUCIÓN TEMPORAL	71
E) DISTRIBUCIÓN ESPACIO-TEMPORAL DE BIOMASA DEL ENSAMBLAJE	73
DISTRIBUCIÓN ALTITUDINAL	73
DISTRIBUCIÓN TEMPORAL	74
E) DISTRIBUCIÓN ESPACIO-TEMPORAL DE ESPECIES SELECCIONADAS DEL ENSAMBLAJE	75
DISTRIBUCIÓN ALTITUDINAL	75
DISTRIBUCIÓN TEMPORAL	81

CAPÍTULO II. DIVERSIDAD A Y B ESPACIO-TEMPORAL DEL ENSAMBLAJE DE MURCIÉLAGOS EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL Y SU RELACIÓN CON VARIABLES CLIMÁTICAS	87
DIVERSIDAD A	87
PATRÓN A ESPACIAL	87
PATRÓN A TEMPORAL	87
DIVERSIDAD B	95
PATRÓN B ESPACIAL Y TEMPORAL	95
EFFECTO DE LA PRECIPITACIÓN Y LA TEMPERATURA EN LA DISTRIBUCIÓN ALTITUDINAL	110
CAPÍTULO III. PATRONES REPRODUCTIVOS ESPACIO-TEMPORALES DEL ENSAMBLAJE DE MURCIÉLAGOS EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL Y SU RELACIÓN CON VARIABLES CLIMÁTICAS	114
A) DISTRIBUCIÓN ESPACIO-TEMPORAL REPRODUCTIVA DEL ENSAMBLAJE	114
DISTRIBUCIÓN ALTITUDINAL	114
DISTRIBUCIÓN TEMPORAL	115
B) DISTRIBUCIÓN ESPACIO-TEMPORAL REPRODUCTIVA DE ESPECIES SELECCIONADAS DEL ENSAMBLAJE	118
DISTRIBUCIÓN ALTITUDINAL	118
DISTRIBUCIÓN TEMPORAL	122
C) EFECTO DE LA TEMPERATURA Y LA PRECIPITACIÓN EN EL PATRÓN REPRODUCTIVO ESPACIO-TEMPORAL DEL ENSAMBLAJE	128
DISCUSIÓN	131
CONCLUSIONES	147
RECOMENDACIONES	149
BIBLIOGRAFÍA	151
ANEXOS	165

LISTA DE CUADROS

- Cuadro 1. Nombre, coordenadas, tamaño, altitud y rango altitudinal de los sitios de muestreo en el gradiente altitudinal del Parque Nacional Braulio Carrillo y reservas privadas aledañas, agosto 2013 - diciembre 2014..... 42
- Cuadro 2. Esfuerzo de muestreo (número de horas red) mensual por rango altitudinal y total del área de estudio del Parque Nacional Braulio Carrillo y reservas privadas aledañas, agosto 2013- diciembre 2014..... 54
- Cuadro 3. Identidad taxonómica y abundancia de las especies del ensamblaje de murciélagos registradas por rango altitudinal en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014..... 57
- Cuadro 4. Resultados de la prueba ANOVA de un factor del número de especies por gremio trófico por rango altitudinal por rango altitudinal en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014..... 64
- Cuadro 5. Resultados de la prueba ANOVA de un factor, comparando la cantidad de individuos por rango altitudinal de 18 especies con abundancia mayor a 20 individuos en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. 76
- Cuadro 6. Medidas de diversidad alfa por mes y rango altitudinal en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Simbología: α^P puntual (α^P), α puntual/esfuerzo de muestreo (α^{PEM}), α promedio espacial (α^{XE}), α promedio espacial/esfuerzo de muestreo (α^{XE-EM}), α acumulada espacial (α^{ACE}), α acumulada espacial/esfuerzo de muestreo (α^{ACE-EM}), α promedio temporal (α^{XT}) y α promedio temporal/esfuerzo de muestro (α^{XT-EM})..... 88
- Cuadro 7. Valor de stress del escalamiento no métrico multidimensional (NMDS) basado en 4 índices de diversidad beta del ensamblaje de murciélagos por rango altitudinal en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Valores significativos =* 95
- Cuadro 8. Resumen de la prueba ANOSIM (valor de R) basado en tres medidas de similaridad y probabilidad corregida por la prueba Bonferroni de los ensamblajes del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Valores significativos: $p < 0.05$ 99

Cuadro 9. Resumen de resultados de la prueba PERMANOVA basada en 4 índices de diversidad beta de los ensamblajes del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Valores significativos: $p < 0.05$	100
Cuadro 10. Resumen de pruebas a posteriori de Bonferroni del análisis PERMANOVA basado en el índice Jaccard: valores de F (diagonal superior) y valor de p (diagonal inferior) de los ensamblajes del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Valores significativos: $p < 0.05$	100
Cuadro 11. Resumen de pruebas a posteriori de Bonferroni del análisis PERMANOVA basado en el índice Bray-Curtis: valores de F (diagonal superior) y valor de p (diagonal inferior) de los ensamblajes del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Valores significativos: $p < 0.05$	101
Cuadro 12. Resumen de pruebas a posteriori de Bonferroni del análisis PERMANOVA basado en la medida Euclideana: valores de F (diagonal superior) y valor de p (diagonal inferior) de los ensamblajes del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Valores significativos: $p < 0.05$	101
Cuadro 13. Resumen de pruebas a posteriori de Bonferroni del análisis PERMANOVA basado en el índice Manhattan: valores de F (diagonal superior) y valores de p (diagonal inferior) de los ensamblajes del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Valores significativos: $p < 0.05$	102
Cuadro 14. Resumen de resultados del análisis SIMPER de los ensamblajes de los rangos bajo e intermedio bajo del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Abundancia promedio por rango (AP), contribución (%) por especie a la disimilitud entre rangos (DPE) y contribución (%) acumulativa (Dacum), corte al 90%.	103
Cuadro 15. Resumen de resultados del análisis SIMPER de los ensamblajes de los rangos intermedio bajo e intermedio alto del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Abundancia promedio por rango (AP), contribución (%) por especie a la disimilitud entre rangos (DPE) y contribución (%) acumulativa total (Dacum), corte al 90%.	104
Cuadro 16. Resumen de resultados del análisis SIMPER de los ensamblajes de los rangos intermedio alto y alto del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Abundancia promedio por rango (AP), contribución (%) por especie a la disimilitud entre rangos (DPE) y contribución (%) acumulativa (Dacum), corte al 90%.	105

Cuadro 17. Resumen de la prueba de Mantel (valores de r, significancia si $p < 0.05$) para temperatura y 4 índices de diversidad beta de los ensamblajes del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.	110
Cuadro 18. Resumen de la prueba de Mantel (valores de r, significancia estadística si $p < 0.05$) para precipitación y 4 índices de diversidad beta de los ensamblajes del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.	110
Cuadro 19. Resultados de los modelos lineales para determinar el efecto de la temperatura y precipitación en el número de especies, número de individuos y número de especies por gremio trófico de los ensamblajes del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.	111
Cuadro 20. Resultados de los modelos lineales para determinar el efecto de la temperatura y precipitación en el número de individuos por gremios tróficos de los ensamblajes del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.	111
Cuadro 21. Resultados de los modelos lineales para determinar el efecto de la temperatura y precipitación en el número de individuos de especies seleccionadas de abundancia mayor a 20 de los ensamblajes del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.	113
Cuadro 22. Resultados de la prueba ANOVA de un factor del número de machos escrotados por rango altitudinal de especies seleccionadas de los ensamblajes del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.	119
Cuadro 23. Resultados de la prueba ANOVA de un factor comparando el número de hembras lactando por rango altitudinal de especies seleccionadas de los ensamblajes del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.	120
Cuadro 24. Resultados de la prueba ANOVA de un factor del número de hembras preñadas por rango altitudinal de especies seleccionadas de los ensamblajes del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.	122
Cuadro 25. Resultados de los modelos lineales para determinar el efecto de la temperatura y precipitación en el número de individuos con estado reproductivo de los ensamblajes del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.	128

Cuadro 26. Resultados de los modelos lineales para determinar el efecto de la temperatura y precipitación en el número de machos escrotados de especies seleccionadas del ensamblaje del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.
..... 129

Cuadro 27. Resultados de los modelos lineales para determinar el efecto de la temperatura y precipitación en el número de hembras lactando de especies seleccionadas del ensamblaje del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.
..... 130

Cuadro 28. Resultados de los modelos lineales para determinar el efecto de la temperatura y precipitación en el número de hembras preñadas de especie seleccionadas del ensamblaje en el sitio de estudio, agosto 2103 - diciembre 2014.
..... 130

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Área de estudio y zonas de vida en el gradiente altitudinal del Parque Nacional Braulio Carrillo y reservas privadas aledañas, agosto 2013 - diciembre 2014. Simbología del color: rojo: sitios del rango bajo, verde: sitios del rango intermedio bajo, rojo: sitios del rango intermedio alto, azul: sitios del rango alto. Simbología de zonas de vida presentes en el gradiente: bmh-T: bosque muy húmedo tropical; basal, premontano, bmh-T12: bosque muy húmedo tropical transición a premontano, bp-P: bosque pluvial premontano, bp-MB: bosque pluvial montano bajo. 41
- Figura 2. Curvas de acumulación de especies por rango altitudinal e intervalos de confianza del 95% del estimador Chao 1 en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014..... 55
- Figura 3. Distribución altitudinal de: a) número de especies y b) número de individuos por esfuerzo de muestreo por altitud en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Altitudes con diferente letra presentan diferencias significativas ($p < 0.05$)..... 60
- Figura 4. Número de especies de murciélagos por esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal: a) bajo, b) intermedio bajo, c) intermedio alto y d) alto en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. 61
- Figura 5. Abundancia de murciélagos / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal: a) bajo, b) intermedio bajo, c) intermedio alto y d) alto en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. 63
- Figura 6. a) número de especies y b) número de individuos entre esfuerzo de muestreo por gremio trófico por altitud en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. 64
- Figura 7. Número de especies por gremio trófico / esfuerzo de muestreo por altitud de: a) nectarívoros y b) sanguinívoros en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Altitudes con diferente letra presentan diferencias significativas ($p < 0.05$). . 65
- Figura 8. Número de especies por gremio trófico / esfuerzo de muestreo por altitud de: a) frugívoros y b) animalívoros en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Altitudes con diferente letra presentan diferencias significativas ($p < 0.05$). . 66

Figura 9. Número de especies por gremio trófico / esfuerzo de muestreo por altitud de: a) insectívoras y b) omnívoras en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Altitudes con diferente letra presentan diferencias significativas ($p < 0.05$). .	66
Figura 10. Número de especies de murciélagos nectarívoros / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal: a) bajo, b) intermedio bajo, c) intermedio alto y d) alto en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.	68
Figura 11. Número de especies de murciélagos frugívoros / esfuerzo de muestro por mes por rango altitudinal: a) bajo, b) intermedio bajo, c) intermedio alto y d) alto en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.	69
Figura 12. Número de especies insectívoras / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal: a) bajo, b) intermedio bajo, c) intermedio alto y d) alto en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.	70
Figura 13. Número de hembras / número de machos entre esfuerzo de muestro en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Altitudes con diferente letra presentan diferencias significativas ($p < 0.05$).	71
Figura 14. Número de hembras / esfuerzo de muestro por mes por rango altitudinal: a) bajo, b) intermedio bajo, c) intermedio alto y d) alto en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.	72
Figura 15. Número de machos / esfuerzo de muestro por mes por rango altitudinal: a) bajo, b) intermedio bajo, c) intermedio alto y d) alto en el sitio de estudio, agosto 2013 -diciembre 2014.	73
Figura 16. Biomasa total / esfuerzo de muestro por altitud en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Altitudes con diferente letra presentan diferencias significativas ($p < 0.05$).	74
Figura 17. Biomasa total / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal: a) bajo, b) intermedio bajo, c) intermedio alto y d) alto en el sitio de estudio, agosto 2013 -diciembre 2014.	75
Figura 18. Número de individuos / esfuerzo de muestreo por altitud de las especies: a) <i>P. mesoamericanus</i> y b) <i>A. cultrata</i> en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Altitudes con diferente letra presentan diferencias significativas ($p < 0.05$) ..	77

Figura 19. Número de individuos / esfuerzo de muestreo por altitud de las especies: a) *H. underwoodi* y b) *C. castanea* en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Altitudes con diferente letra presentan diferencias significativas ($p < 0.05$). . 77

Figura 20. Número de individuos / esfuerzo de muestreo por altitud de las especies: a) *C. perspicillata* y b) *C. sowellii* en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Altitudes con diferente letra presentan diferencias significativas ($p < 0.05$). . 78

Figura 21. Número de individuos / esfuerzo de muestreo por altitud de las especies: a) *A. jamaicensis* y b) *M. pilosatibialis* en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Altitudes con diferente letra presentan diferencias significativas ($p < 0.05$). . 79

Figura 22. Número de individuos / esfuerzo de muestreo por altitud de las especies: a) *D. azteca* y b) *D. phaeotis* en el sitio de estudio, agosto 2013- diciembre 2014. Altitudes con diferente letra presentan diferencias significativas ($p < 0.05$). 79

Figura 23. Número de individuos / esfuerzo de muestro por altitud de las especies: a) *D. toltecus* y b) *D. watsoni* en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Altitudes con diferente letra presentan diferencias significativas ($p < 0.05$). 80

Figura 24. Número de individuos / esfuerzo de muestreo por altitud de las especies: a) *S. hondurensis* y *S. mordax* en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Altitudes con diferente letra presentan difencias significativas ($p < 0.05$). 80

Figura 25. Número de individuos / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal de las especies: a) *P. mesoamericanus* y b) *A. cultrata* en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. 81

Figura 26. Número de individuos / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal de las especies: a) *H. underwoodi* y b) *C. castanea* en el sitio de estudio, agosto 2013 -diciembre 2014. 82

Figura 27. Número de individuos / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal de las especies: a) *C. perspicillata* y b) *C. sowellii* en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. 82

Figura 28. Número de individuos / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal de las especies: a) *A. jamaicensis* y b) *A. lituratus* en el sitio de estudio, agosto 2013- diciembre 2014. 83

Figura 29. Número de individuos / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal de las especies: a) <i>D. aztecus</i> y b) <i>D. phaeotis</i> en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.....	84
Figura 30. Número de individuos / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal de las especies: a) <i>D. toltecus</i> y b) <i>D. watsoni</i> en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.	84
Figura 31. Número de individuos / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal de las especies: a) <i>E. alba</i> y b) <i>U. convexum</i> , agosto 2013 - diciembre 2014.	85
Figura 32. Número de individuos / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal de las especies: a) <i>S. hondurensis</i> y b) <i>S. mordax</i> en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.....	85
Figura 33. Número de individuos / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal de las especies: a) <i>D. rotundus</i> y b) <i>M. pilosatibialis</i> en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.....	86
Figura 34. Número de Hill 0 con respecto al número de individuos por rango altitudinal del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Líneas sólidas=datos interpolados, líneas punteadas=datos extrapolados, IC=intervalo de confianza...	89
Figura 35. Número de Hill 1 con respecto al número de individuos por rango altitudinal del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Líneas sólidas=datos interpolados, líneas punteadas=datos extrapolados, IC=intervalo de confianza...	90
Figura 36. Número de Hill 2 con respecto al número de individuos por rango altitudinal del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Líneas sólidas=datos interpolados, líneas punteadas=datos extrapolados, IC=intervalo de confianza...	91
Figura 37. Rangos de abundancia relativa de los ensamblajes por rango altitudinal en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.	92
Figura 38. Rangos de abundancia relativa de las especies del ensamblaje del rango bajo del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.	93

Figura 39. Rango de abundancia de las especies del ensamblaje del rango intermedio bajo del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.....	93
Figura 40. Rango de abundancia de las especies del ensamblaje del rango intermedio alto del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.....	94
Figura 41. Rango de abundancia relativa de especies del ensamblaje del rango alto del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.	94
Figura 42. Ordenamiento NMDS basado en medida Euclideana de los ensamblajes por rango altitudinal del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Simbología de colores por rango: negro: bajo, verdes: intermedio bajo, rojos: intermedio alto y azules: alto. Elipses representan intervalos de confianza del 95%.	96
Figura 43. Ordenamiento NMDS basado en el índice Bray-Curtis de los ensamblajes por rango altitudinal del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Simbología de colores por rango: negro= bajo, verdes=intermedio bajo, rojos= intermedio alto y azules=alto. Elipses representan intervalos de confianza de 95%.	97
Figura 44. Ordenamiento NMDS basado en el índice Manhattan de los ensamblajes por rango altitudinal del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Simbología de color por rango: negros= bajo, verdes= intermedio bajo, rojos= intermedio alto y azules= alto. Elipses representan intervalos de confianza de 95%.	98
Figura 45. Análisis canónico de correspondencia (CCA) de los ensamblajes por rango altitudinal del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Simbología de círculos por rango: negros=bajo, verdes=intermedio bajo, rojo=intermedio alto y azul=alto.....	106
Figura 46. Análisis canónico de correspondencia (CCA) de los ensamblajes por mes en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.	107
Figura 47. Análisis canónico de correspondencia (CCA) de los ensamblajes por especie del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.	108
Figura 48. Análisis canónico de correspondencia (CCA) de los ensamblajes por gremios tróficos del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.	109

Figura 49. Número de individuos en estado reproductivo / esfuerzo de muestreo por altitud de: a) machos escrotados, b) hembras lactando y c) hembras preñadas en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Altitudes con diferente letra presentan diferencias significativas ($p < 0.05$).	115
Figura 50. Número de machos escrotados por mes por rango altitudinal: a) bajo, b) intermedio bajo, c) intermedio alto y d) alto en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.....	116
Figura 51. Número de hembras lactando por mes por rango altitudinal: a) bajo, b) intermedio bajo, c) intermedio alto y d) alto en el sitio de estudio, agosto - diciembre 2014.	117
Figura 52. Número de hembras preñadas por mes por rango altitudinal: a) bajo, b) intermedio, c) intermedio alto y d) alto en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.	118
Figura 53. Número de machos escrotados / esfuerzo de muestreo por altitud de: a) <i>C. castanea</i> y b) <i>C. perspicillata</i> en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Altitudes con diferente letra presentan diferencias significativas ($p < 0.05$).	119
Figura 54. Número de machos escrotados / esfuerzo de muestreo por altitud de: a) <i>S. hondurensis</i> y b) <i>S. mordax</i> en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Altitudes con diferente letra presentan diferencias significativas ($p < 0.05$).	120
Figura 55. Número de hembras lactando / esfuerzo de muestreo por altitud de. a) <i>S. hondurensis</i> y b) <i>S. mordax</i> en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Altitudes con diferente letra presentan diferencias significativas ($p < 0.05$).	121
Figura 56. Número de machos escrotados / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal de: a) <i>C. castanea</i> y b) <i>C. perspicillata</i> en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.	122
Figura 57. Número de machos escrotados / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal de: a) <i>C. sowellii</i> y b) <i>A. jamaicensis</i> en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.....	123

Figura 58. Número de machos escrotados / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal de: a) <i>S. hondurensis</i> y b) <i>S. mordax</i> en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.....	124
Figura 59. Número de hembras lactando / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal de: a) <i>C. castanea</i> y b) <i>C. perspicillata</i> en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.	125
Figura 60. Número de hembras lactando / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal de: a) <i>C. sowellii</i> y b) <i>A. jamaicensis</i> en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.....	125
Figura 61. Número de hembras lactando / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal de: a) <i>S. hondurensis</i> y b) <i>S. mordax</i> en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.....	126
Figura 62. Número de hembras preñadas / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal de: a) <i>C. castanea</i> y b) <i>C. perspicillata</i> en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.	127
Figura 63. Número de hembras preñadas / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal de: a) <i>C. sowellii</i> y b) <i>A. jamaicensis</i> en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.....	127
Figura 64. Número de hembras preñadas / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal de: a) <i>S. hondurensis</i> y b) <i>S. mordax</i> en el sitio de estudio, agosto 2013 - noviembre 2014.	128

Resumen

El entendimiento de los patrones espacio-temporales en ensamblajes de murciélagos Neotropicales en gradientes altitudinales es aún muy limitado. Se estudió el patrón espacio-temporal de los ensamblajes de murciélagos en 4 rangos altitudinales, bajo, intermedio bajo, intermedio alto y alto, con altitudes correspondientes a los 50-150, 375-550, 975-1100 y 1950-2100 m s.n.m., respectivamente y diferentes zonas de vida (bosque muy húmedo tropical, bosque muy húmedo tropical transición a premontano, bosque pluvial premontano y bosque pluvial montano bajo, respectivamente) del gradiente altitudinal del Parque Nacional Braulio Carrillo y reservas privadas aledañas del Área de Conservación Cordillera Volcánica Central. Se capturaron murciélagos durante 17 meses en cada rango altitudinal mediante 8 a 10 redes de niebla de 12 metros de longitud. Los individuos capturados fueron identificados, sexados, pesados, marcados y liberados. Se registró un patrón de diversidad correspondiente a meseta baja - pico intermedio; este patrón de diversidad es reforzado por los resultados observados mediante los números de Hill. Se registraron asimismo patrones inversos de abundancia y biomasa con la altitud, así como un efecto de la altitud en la riqueza de murciélagos nectarívoros, frugívoros, animalívoros y omnívoros y en la abundancia de 15 de las especies de murciélagos del gradiente. Especialmente se registró una mayor riqueza de especies y abundancia de individuos en los rangos intermedio alto y bajo. Temporalmente los mayores valores de riqueza y abundancia se registraron principalmente en los meses de agosto y octubre en el gradiente. Asimismo los patrones reproductivos varían con la altitud. Existen diferencias en la composición y estructura de los ensamblajes basados en índices beta, así como diferencias en cuanto al efecto de la temperatura y precipitación en los cuatro ensamblajes.

Abstract

The understanding of spatio-temporal patterns of Neotropical bat assemblages in altitudinal gradients is still limited. I studied the spatio-temporal patterns of bat assemblages in 4 altitudinal ranges, low, inter-low, inter-high, and high, on altitudes from 50-150, 375-550, 975-1100 y 1950-2100 m a.s.l. respectively and different life zones (lowland Tropical Wet forest, Tropical Wet forest transition to Premontane, Premontane rain forest, and Lower Montane Rain Forest, respectively) in the altitudinal gradient of Braulio Carrillo National park and private preserves in Area de Conservacion Cordillera Volcánica Central. I captured bats for a 17 months period in each altitudinal range with 8 to 10 12-m mist-nets. Each bat was identified, sexed, weighted, marked and released. I found the low plateau and mid-elevational pattern of diversity, which it was also confirmed by Hill numbers. I found an inverse pattern of abundance and biomass relative to altitude, as well as an effect of altitude on richness of nectarivore, frugivore, animalivore, and omnivore bats, as well an effect in the abundance of 15 bat species in the gradient. Spatially, I found higher bat richness and abundance in the inter-high and low ranges. Temporally, the highest bat richness and abundance were found in August and October. Reproductive patterns vary with altitude. Finally there are differences on the composition and structure of bat assemblages based on beta diversity index, and an effect of temperature and rainfall on the 4 bat assemblages.

Introducción

La biodiversidad se distribuye en el planeta de manera heterogénea (Gaston, 2000), tanto espacial como temporalmente. Espacialmente la biodiversidad puede distribuirse tanto latitudinal como altitudinalmente; temporalmente puede presentar fluctuaciones cíclicas o cambios repentinos. A pesar de que el conocimiento de los patrones de riqueza de especies se ha incrementado en décadas recientes, la comprensión de los mecanismos subyacentes que moldean estos patrones está en muchas formas apenas en su infancia (Gaston, 2000; Santillán et al., 2018; Wu et al., 2013).

Algunas de las preguntas más desafiantes en ecología conciernen a las comunidades o grupos de especies que interactúan (Sutherland et al., 2013). Por ejemplo: ¿cómo la heterogeneidad espacial y temporal en el ambiente influencia la diversidad a múltiples escalas? Ésta es la pregunta #43 del análisis de las 100 preguntas fundamentales en ecología (Sutherland et al., 2013). Múltiples preguntas esenciales en esta disciplina permanecen aún sin respuesta; por ejemplo, el entendimiento de cuáles y cuantas especies se encuentran en un ambiente dado y cómo varía esta diversidad y composición a lo largo de las dimensiones temporales y espaciales. Esta pregunta es de particular interés actualmente dada la creciente, continua y acelerada pérdida de la biodiversidad, lo cual ha generado un deterioro de las condiciones ambientales a nivel mundial y por lo tanto poniendo en riesgo el desarrollo y futuro de la especie humana, así como el de la biosfera. El presente proyecto de disertación analizó la dinámica espacio-temporal de los ensamblajes de murciélagos a lo largo de un gradiente altitudinal en la vertiente caribe de Costa Rica que incluye el Parque Nacional Braulio Carrillo (PNBC) del Área de Conservación Cordillera Volcánica Central (ACCV) y reservas privadas aledañas, así como el efecto de variables climáticas y reproductivas en este patrón espacio-temporal.

Justificación

Costa Rica presenta una alta biodiversidad en todos sus niveles, ya que en su territorio se encuentran presentes 12 zonas de vida y aproximadamente el 5% de la riqueza de especies del planeta (Avalos, 2019). El número de especies en relación a su área territorial lo convierte en uno de los "hotspots" o país megadiverso del planeta (Avalos, 2019). Dentro de la rica biodiversidad terrestre presente en el país se encuentran los mamíferos con 249 especies registradas actualmente (Villalobos-Chaves, González-Quirós, Lara-Hernández, & Rodríguez-Herrera, 2018). Dentro de los mamíferos, los murciélagos representan el orden más diverso del país, contabilizándose actualmente 120 especies (Rodríguez-Herrera, Ramírez-Fernández, Villalobos-Chaves, & Sánchez, 2014; Villalobos-Chaves et al., 2018; York, Rodríguez-Herrera, LaVal, Timm, & Lindsay, 2019), lista que crece con recientes adiciones de especies nuevas para el país y la región (Pineda, Rodríguez-Herrera, & Timm, 2008; Rodríguez-Herrera, Sánchez, & Pineda, 2011; Salas-Solano, Moras, Tavares, & Rodríguez-Herrera, 2020; York et al., 2019).

Los murciélagos cumplen diversas funciones en los ecosistemas mundiales, ya que están involucrados directamente en el control de las poblaciones de insectos y por lo tanto en la disminución de la propagación posterior de enfermedades, la reducción directa de pérdidas en los agroecosistemas y la reducción indirecta con la disminución del uso de plaguicidas (Kunz, de Torrez, Bauer, Lobo, & Fleming, 2011; Lacher et al., 2019; Vaughan, Ryan, & Czaplewski, 2011). Esto es de particular interés para Costa Rica dada la alta tasa de uso de plaguicidas, ya que para el 2019 se importaron 18.6 millones de kilogramos de ingrediente activo y el 20% de la producción agrícola del país sobrepasa el límite legal de residuos de plaguicidas (Servicio Fitosanitario, 2020). Asimismo, los murciélagos dispersan miles de semillas de un alto número de plantas, lo cual está relacionado a la regeneración de los hábitats naturales alterados y la expansión de las áreas

boscosas (López & Vaughan, 2004). Finalmente, los murciélagos polinizan más de 500 especies de plantas y árboles comestibles, comercializados o cuyos frutos son de importancia para los ciclos de vida de la fauna silvestre (Kunz et al., 2011). Estas características, aunadas a su alta diversidad y prevalencia en múltiples ecosistemas, hacen de los murciélagos un grupo bioindicador con alto potencial para ser utilizado en acciones de conservación (Castro-Luna, Sosa, & Castillo-Campos, 2007; Jones, Jacobs, Kunz, Willig, & Racey, 2009; Medellín & Viquez-R, 2018).

Los beneficios ecosistémicos que las sociedades reciben de forma gratuita de los murciélagos son, por lo tanto, diversos y de alto impacto económico, ecológico y de salud para las poblaciones humanas. Por ejemplo, el valor de control de plagas realizado por los murciélagos insectívoros se estima entre \$54 mil millones a \$1 billón anualmente en el planeta (Kunz et al., 2011). Sin embargo, históricamente los murciélagos han sido conceptualizados tanto en Costa Rica como en otros países como especies perjudiciales cuya protección y conservación no debe ser promovida y enfrentan múltiples amenazas de conservación. Es por esto que el estudio sistemático de los aspectos ecológicos de estos mamíferos es de gran importancia para el país, ya que es necesario comprender a profundidad la distribución, movimientos, composición y variación de sus comunidades y ensamblajes con el objetivo de establecer adecuadas políticas y acciones de conservación.

Uno de los aspectos ecológicos menos conocidos de los murciélagos en el país es la composición, el cambio y la dinámica de sus ensamblajes y poblaciones en los gradientes altitudinales (Rodríguez-Herrera, 2004), así como de las causas que influyen en esta dinámica, ya que los cambios en las condiciones ambientales a lo largo de los gradientes altitudinales en zonas tropicales representan severos retos para los mamíferos de Costa Rica (D. H Janzen & Wilson, 1983) . Existen muy pocos estudios en el país que analizan cómo varía la composición de especies de

murciélagos geográfica y temporalmente en un gradiente altitudinal (Arias-Aguilas, Chacón-Madrigal, LaVal, & Rodríguez-Herrera, 2020; Echeverria, 2013; Rodríguez-Rocha, 2017). Esto es de particular interés para los esfuerzos de conservación de la alta biodiversidad del país dado que el conocimiento de los distintos componentes y dimensiones de la biodiversidad, los patrones espacio-temporales que presentan y su relación con variables ambientales son esenciales para generar estrategias y políticas adecuadas de conservación local y regional, aunado a que los mecanismos que dan forma a los ensamblajes de especies y sus fluctuaciones temporales a lo largo de gradientes altitudinales tropicales son aún pobremente conocidos (Santillán et al., 2018, 2019).

Objetivos

Objetivo General

Determinar la diversidad (α y β) y el patrón espacio-temporal de los ensamblajes de murciélagos en el gradiente altitudinal del complejo Parque Nacional Braulio Carrillo y reservas aledañas durante el período 2013-2014.

Objetivos Específicos

1. Registrar el patrón espacio-temporal de los ensamblajes de murciélagos en el gradiente altitudinal del Parque Nacional Braulio Carrillo y reservas aledañas durante el período 2013-2014
2. Determinar la diversidad α y β de los ensamblajes de murciélagos en el gradiente altitudinal del Parque Nacional Braulio Carrillo y reservas aledañas durante el período 2013-2014
3. Evaluar el efecto de la precipitación y la temperatura en la diversidad α , β y el patrón espacio-temporal altitudinal de los ensamblajes de murciélagos en el gradiente altitudinal del Parque Nacional Braulio Carrillo y reservas aledañas durante el período 2013-2014
4. Cuantificar el efecto de la precipitación y la temperatura en los patrones reproductivos espacio-temporales de los ensamblajes de murciélagos en el gradiente altitudinal del Parque Nacional Braulio Carrillo y reservas aledañas durante el período 2013-2014

Hipótesis

1. H_0 : las variables medidas del patrón espacio-temporal de los ensamblajes de murciélagos no presentan relación con la altitud.

H_A : las variables medidas del patrón espacio-temporal de los ensamblajes de murciélagos variarán de acuerdo a la altitud.

2. H_0 : la diversidad α y β de los ensamblajes de murciélagos en el gradiente altitudinal no presentan relación con la altitud.

H_A : la diversidad α y β de los ensamblajes de murciélagos en el gradiente altitudinal presentan variación de acuerdo a la altitud

3. H_0 : la precipitación y la temperatura no se relacionan con la diversidad α , β y el patrón espacio-temporal de los ensamblajes de murciélagos

H_A : la precipitación y la temperatura se relacionan con la diversidad α , β y el patrón espacio-temporal de los ensamblajes de murciélagos

4. H_0 : la precipitación y la temperatura no se relacionan con los patrones reproductivos espacio-temporales de los ensamblajes de murciélagos

H_A : la precipitación y la temperatura se relacionan con los patrones reproductivos espacio-temporales de los ensamblajes de murciélagos.

Marco Teórico

Comunidades y Ensamblajes

La comprensión integral y profunda de cómo se articula la diversidad en las comunidades y los ensamblajes en el tiempo y el espacio es fundamental para promover y garantizar su conservación. Para lograr este propósito es necesario entender la naturaleza y diferencia entre ambos conceptos. Si se consideran las dimensiones de filogenia, geografía y recursos es posible determinar asociaciones de organismos cuyo agrupamiento sea excluyente, lo que posibilite su denominación y por lo tanto facilite la comparación de resultados de investigación e inferencias asociadas a estos (Marrugan, 2004).

La dimensión geográfica agrupa a las comunidades, las cuales son colecciones de especies que ocurren en un tiempo y lugar específico, por lo cual es necesario identificar los límites geográficos de dicho sitio; esto quiere decir que las comunidades no están circunscritas por filogenia o recursos (Marrugan, 2004). La dimensión filogenética agrupa a los taxa, mientras que la dimensión de recursos agrupa a los gremios, los cuales son grupos de organismos que explotan los mismos recursos y de igual forma. Los ensamblajes ("assemblages" en el idioma original) corresponden a los grupos creados en la zona de traslape entre geografía y filogenia, ya que son miembros de una comunidad emparentados filogenéticamente. Por último, los ensambles ("ensembles" en el idioma original) corresponden a especies que interactúan y que comparten un origen filogenético común así como de uso de recursos (Halffter & Moreno, 2005; Marrugan, 2004; Ramírez & Gutiérrez-Fonseca, 2016).

Diversidad

La pregunta de cuantas especies están presentes en un sitio dado ha sido fundamental en ecología (Santillán et al., 2018) y a pesar de múltiples esfuerzos y desarrollos conceptuales, teóricos y metodológicos continua sin ser respondida completamente. La diversidad es un fenómeno multidimensional y puede analizarse en la dimensión taxonómica, funcional, filogenética y fenética (Stevens & Tello, 2014), siendo la primera dimensión mencionada la más estudiada hasta el momento, aunque los estudios que incluyen las dimensiones funcional y filogenética se han incrementado (Cadotte et al., 2010; Cavender-Bares, Kozak, Fine, & Kembel, 2009; Chao, Chiu, & Jost, 2014). En cuanto a la dimensión taxonómica de la diversidad biológica, desde los trabajos pioneros de R. H. Whittaker en 1960 y 1972 y a lo largo del desarrollo conceptual de los últimos 50 años se han distinguido claramente tres componentes: diversidad alfa (α) o diversidad local o diversidad de una muestra territorial (Halffter & Moreno, 2005), diversidad beta (β) o diversidad de diferenciación-recambio y la diversidad gamma (γ) o diversidad regional (Anderson, Ellingsen, & McArdle, 2006; Koleff, 2005).

Diversidad Alfa (α)

Para el estudio de la diversidad α se han propuesto dos acercamientos: el primero consiste en conceptualizar a la diversidad alfa como una característica de la comunidad, la cual a su vez presenta una estructura y comportamiento característicos que se determinan a través del proceso evolutivo, mientras que la segunda aproximación conceptualiza la diversidad α como una realidad histórica, resultado de la evolución en espacio y tiempo (Halffter & Moreno, 2005). Fundamental en el estudio de la diversidad alfa es delimitar la dimensión del sitio o territorio de la muestra como la extensión mínima en términos de espacio y tiempo que contiene una muestra del conjunto de un ensamblaje (o comunidad). Esto

permite no imponer restricciones en cuanto al espacio o tiempo (Halffter & Moreno, 2005), ya que dependiendo del cuan fina es la resolución espacial de las localidades estudiadas así como de su heterogeneidad, la riqueza de especies local corresponderá o no a la diversidad alfa (Koleff & Gaston, 2002). Estas delimitaciones permiten visibilizar que el concepto de diversidad α es más diverso y menos homogéneo que lo que la conceptualización primaria sugiere y que por lo tanto existen diferentes tipos de diversidad alfa. La diversidad α puntual se refiere al número de especies presentes de una comunidad en un sitio dado, mientras que la diversidad α promedio se trata de un promedio de valores puntuales correspondientes a diferentes lugares dentro de un paisaje ocupado por una misma comunidad. Finalmente, la diversidad α acumulada es el número de especies que se colecta en un punto determinado en un cierto lapso de tiempo (Halffter & Moreno, 2005).

Se ha hipotetizado que existen cinco factores que pueden afectar las medidas de diversidad alfa: las especies raras, las especies turistas, el efecto de masa, la heterogeneidad ambiental y el área que ocupa la comunidad en estudio (Halffter y Moreno 2005). Las especies raras corresponden a especies que viven y se reproducen en el área de estudio pero presentan poblaciones muy bajas, por el contrario las especies turistas no se reproducen ni mantienen poblaciones altas en el sitio de muestreo sino que llegan al mismo de manera estocástica (Halffter & Moreno, 2005). El efecto de masa se refiere a la llegada al sitio de estudio de una especie que presenta alta densidad demográfica en otra comunidad (Poggio, 2012; Shmida & Wilson, 1985). La heterogeneidad ambiental afecta la diversidad alfa al permitir a las especies estar fuera de su hábitat óptimo mientras que el área que ocupa una comunidad puede afectar la diversidad alfa ya que al incrementarse el área incrementa el efecto de factores demográficos o ecológicos de comunidades vecinas (Halffter & Moreno, 2005). La diversidad alfa se asocia con factores ambientales locales y con las interacciones entre poblaciones, por ejemplo, la competencia interespecífica (Halffter & Moreno, 2005).

Diversidad Beta (β)

Históricamente, los estudios de diversidad taxonómica se han focalizado en el componente alfa, sin embargo, desde finales de la década de los noventa se observa un incremento en el número de estudios que incluyen el componente de diversidad beta (Anderson et al., 2011; Calderón-Patrón, Moreno, & Zuria, 2012; Koleff, 2005). Este relativo retraso con respecto a los otros componentes de la diversidad (α y γ) puede deberse al hecho de que a pesar de haber sido fundamentada junto con los otros componentes de la diversidad originalmente por Whittaker (1972), su conceptualización es compleja, diferente a las otras medidas, haciéndola por lo tanto poco clara y confusa (Calderón-Patrón et al., 2012), esto aunado a la aparición de un amplísimo número de medidas, lo cual dificultó su uso e implementación (Jurasinski, 2007; Tuomisto & Ruokolainen, 2006).

Existen dos aproximaciones conceptuales en el estudio de la diversidad β , el recambio ("turnover" en el idioma original) o la variación ("variation" en el idioma original) (Anderson et al., 2011). El recambio mide el cambio en la estructura de la comunidad de una muestra a otra a lo largo de un gradiente espacial, temporal o ambiental (Anderson et al., 2011). El cambio en la estructura de la comunidad se refiere al cambio en la identidad, abundancia relativa, biomasa o cobertura de las especies individuales (Anderson et al., 2011). Por lo tanto, la diversidad β mide las diferencias (recambio o "turnover") entre las especies de dos puntos, dos tipos de comunidad o dos paisajes tanto en el espacio (altitudinalmente, por ejemplo) como en el tiempo (Halffter & Moreno, 2005). Otras aproximaciones conceptuales de esta medida y que reflejan su diversidad conceptual incluye el recambio a través de gradientes, recambio espacial, una medida de la diferencia entre muestras, distancia ecológica, función del cambio del hábitat, grado en que la distribuciones de especies se traslapan y complementariedad en la composición de especies (Koleff, 2005). La diversidad conceptual de la diversidad β se compara con su

diversidad metodológica, donde se han propuesto medidas e índices que logren capturar las dos aproximaciones mencionadas antes. Diversos autores registran diferente número de medidas de diversidad beta, por ejemplo, Koleff (2005) registra 25 medidas diferentes, ya que algunas de ellas representan la misma medida, pero denominada de forma diferente. Esta plétora de medidas originó un complejo proceso de identificación, reconocimiento de sinonimias y de propuestas integradoras de denominación (Jurasinski, 2007; Tuomisto, 2010) que persisten hasta la actualidad y que visibilizan no solamente la necesidad de determinar cuál aproximación se desea utilizar (recambio o variación) sino también cuál medida y cuál enfoque (explicativo o analítico) se desea utilizar (Anderson et al., 2011; Tuomisto & Ruokolainen, 2006). Finalmente, las variables ambientales asociadas a la diversidad α (factores ambientales locales y competencia interespecífica) no corresponden necesariamente a las ligadas a la diversidad β , las cuales están ligadas a factores como distancia espacial y temporal entre muestreos o sitios así como la heterogeneidad ambiental (Halffter & Moreno, 2005).

La diversidad biológica esta asimismo intrínsecamente ligada a dos escalas, la espacial y la temporal; la primera estudia cómo se relacionan los componentes de la diversidad (α y β) a lo largo de latitudes, altitudes, países, regiones, biomas o continentes. Por lo tanto, el entendimiento de los patrones espaciales y temporales de los ensamblajes es asimismo uno de los principales retos en Ecología, especialmente porque los mecanismos que dan forma a los ensamblajes de especies y sus fluctuaciones temporales a lo largo de gradientes altitudinales tropicales están pobremente conocidos (Santillán et al., 2018, 2019). Los patrones de diversidad y distribución de los organismos no son al azar. Tanto el número de especies como el número de individuos varían estacional, latitudinal y altitudinalmente y reflejan complejos patrones que depende de los taxa evaluados. Históricamente los patrones de diversidad biológica fueron analizados primero latitudinalmente al incrementarse los viajes interoceánicos de las expediciones científicas que permitían realizar comparaciones entre países y regiones localizadas

a diferente latitud. Posteriormente, el interés en los cambios en diversidad, composición y abundancia de las comunidades y ensamblajes giró a los gradientes altitudinales, en los cuales se ha acumulado en los últimos años una serie diversa de estudios (Brown, 2001; Brown, Morgan Ernest, Parody, & Haskell, 2001; Lomolino, 2001; McCain & Grytnes, 2010).

Gradientes Altitudinales

La percepción de los cambios en el ambiente en relación a la altitud se remonta probablemente a los primeros tiempos de la especie humana, ya que al desplazarse en el paisaje los grupos de cazadores-recolectores debieron percibir la variación espacial en el planeta al encontrar diferencias en la composición de especies a diferentes altitudes y por lo tanto determinar cuáles zonas eran más apropiadas para cazar, recolectar plantas o encontrar refugio de las condiciones climáticas (Lomolino, 2001). Los gradientes altitudinales de los sistemas montañosos han sido asimismo la base de dos etapas claves de la Ecología y la Biogeografía, primeramente como base para el establecimiento de teorías generales del origen de la vida. Carl Linneo y Carl Willdenow establecieron teorías del origen de la vida relativamente similares en las cuales se postulaba que la tierra primitiva estaba cubierta por agua, con la excepción de las montañas más altas, desde las cuales las especies animales y vegetales fueron dispersándose y colonizando nuevas áreas una vez que el agua fue absorbida por poros en la tierra (Lomolino, 2001). Posteriormente, los gradientes altitudinales fueron la herramienta heurística y experimento natural de observación para destacados científicos tanto de finales del siglo XIX como Alexander von Humboldt, Charles Darwin, Alfred Wallace y C. Hart Merriam, así como científicos posteriores que desarrollaron temas fundamentales como el marco conceptual de los diferentes componentes de la diversidad como Robert Whitaker y James Brown. Las observaciones de todos estos científicos

derivadas de los gradientes altitudinales fueron básicas en el crecimiento de distintas ciencias como la Ecología, la Biogeografía y la Evolución.

Asimismo, los gradientes altitudinales presentan características distintivas que los convierten en sistemas de interés para la Ecología, la Evolución así como la Biología de la Conservación al integrar los patrones de las diferentes dimensiones de diversidad biológica (e.g. taxonomía, funcional, filogenética) con variables ambientales y efectos ecológicos y evolutivos (Graham et al., 2014). Entre las características particulares de los gradientes altitudinales se encuentran que se localizan en la misma región biogeográfica, por lo tanto, se minimiza el efecto de una amplia variación ambiental que caracteriza los estudios de gradientes latitudinales. Además, los gradientes altitudinales albergan zonas de vida diferentes en una distancia relativamente corta, lo que posibilita asimismo el movimiento y dispersión de los organismos a través de ellas y presentan limitados grupos de especies que coexisten localmente, evitando el efecto de distintos grupos de especies que presentan por lo tanto diferentes historias evolutivas (Graham et al., 2014).

Finalmente, los gradientes altitudinales también presentan cambios graduales en las variables ambientales al moverse de las zonas más bajas del gradiente hacia las más altas. El patrón del cambio con la elevación de las variables ambientales depende de la variable climática examinada, así como de la latitud. La temperatura por ejemplo generalmente decrece linealmente con el incremento en altitud con una disminución de alrededor de 0,6 °C por cada 100 metros de incremento en altitud, aunque puede presentar un rango de variación de entre 0,4 C a 0,7 C dependiendo del tamaño, latitud, forma y patrón climático dominante del gradiente altitudinal (McCain & Grytnes, 2010). La presión del aire muestra el mismo patrón de decrecimiento con la altitud que la temperatura, mientras que la radiación solar muestra el patrón inverso al incrementarse con la altitud (McCain & Grytnes, 2010).

La precipitación, por otro lado, muestra un patrón menos predecible que las variables ambientales anteriores y su patrón de distribución a lo largo del gradiente depende de la latitud, patrón climático dominante, vertiente examinada, distancia al océano o a un cuerpo de agua grande (McCain & Grytnes, 2010). La precipitación incrementa con la altitud en gradientes altitudinales localizados en zonas templadas; por el contrario para zonas tropicales se han registrado tres patrones generales: decrecimiento con la altitud, patrón unimodal con incremento en zona baja y patrón bimodal con incremento tanto en la zona baja como en la zona intermedia del gradiente altitudinal (McCain & Grytnes, 2010). Estas variables climáticas sin embargo no actúan aisladamente y la interacción entre ellas puede generar patrones complejos que en último término puede influir positiva o negativamente en la distribución, diversidad y abundancia de los organismos y las especies. Es por esto que el cambio gradual de las variables ambientales con sus múltiples variantes a lo largo de los gradientes los convierte en sistemas ideales para estudiar el efecto de su cambio con las diferentes dimensiones de la diversidad biológica así como predecir el posible impacto del cambio climático en la diversidad y abundancia de las especies y por lo tanto de la composición de las comunidades (Grytnes & McCain, 2007).

Patrones de diversidad en los gradientes altitudinales

Existe un creciente interés en el estudio de la diversidad en los gradientes altitudinales y esto se refleja en la diversidad de taxa estudiados, los cuales incluyen briófitos (Alam, 2011), briófitos e invertebrados (Andrew, Rodgerson, & Dunlop, 2003), pastos (Perronne, Mauchamp, Mouly, & Gillet, 2014), cactus (Gurvich, Zeballos, & Demaio, 2014), plantas vasculares (Grau, Ninot, Ferré, Font, & Grytnes, 2012; Muenchow, Bräuning, Rodríguez, & von Wehrden, 2013; Tello et al., 2015; Trigas, Panitsa, & Tsiftsis, 2013), helechos (Kluge, Kessler, & Dunn, 2006), palmas (Kessler, 2000), orquídeas (Jacquemyn, Micheneau, Roberts, & Pailler, 2005), plantas no nativas (Alexander et al., 2011), plantas y oribátidos (Mori et al., 2013),

árboles (Clark, Hurtado, & Saatchi, 2015), estructura de bosque (Lieberman, Lieberman, Peralta, & Hartshorn, 1996), interacciones planta-herbívoros (Pellissier et al., 2012), variación en rasgos en plantas (Pescador, De Bello, Valladares, & Escudero, 2015), hongos endófitos (Rojas-Jimenez et al., 2016), bacterias (Fierer et al., 2011), comunidades microbianas (Cui et al., 2019), hormigas (Castro, Vergara, & Arellano, 2008; Munyai & Foord, 2015), saltamontes (Nufio, McGuire, Bowers, & Guralnick, 2010), escarabajos (Fattorini, 2014), mariposas (Brehm & Fiedler, 2004; Brehm, Homeier, & Fiedler, 2003; Camero, 2007; Carrero, Sánchez, & Tobar, 2013), avispas (Kumar, Longino, Colwell, & O'Donnell, 2009), artrópodos (D. H. Janzen et al., 1976), anfibios (Goyannes-Araújo et al., 2015), reptiles (McCain, 2010), herpetofauna (Hofer, Bersier, & Borcard, 1999), aves (Herzog, Kessler, & Bach, 2005; Loaiza-G, 2017; McCain, 2009; Rahbek, 1997; Santillán et al., 2018, 2019, 2020; Terborgh, 1977), roedores (Magige, 2013; Mena & Vázquez-Domínguez, 2005; Novillo & Ojeda, 2014), mamíferos (Ferro & Barquez, 2016; Heaney, 2001; Li, Song, & Zeng, 2003; McCain, 2005; Nor, 2001; Rickart, 2001; Vargas-Contreras & Hernández-Huerta, 2001) y vertebrados (McCain & Beck, 2016).

Para los murciélagos se han realizado asimismo estudios de comunidades y ensamblajes en gradientes altitudinales en una amplia diversidad geográfica que incluye Australia e Indonesia (Maryanto, Yani, Prijono, & Wiantoro, 2011), mientras que en Europa se ha realizado estudios en Grecia (Georgiakakis, Vasilakopoulos, Mylonas, & Russo, 2010) y Eslovaquia (Kaňuch & Krištín, 2006). Recientemente la mayor parte de los estudios de ensamblajes de murciélagos se han realizado en África (Curran, Kopp, Beck, & Fahr, 2012; Dongmo, Fils, Mongombe, & Fohouo, 2020; Juste & Perez Del Val, 1995; Linden et al., 2014; Weier, Keith, Neef, Parker, & Taylor, 2020) y en Latinoamérica, en donde se han realizado estudios en Perú (Patterson, Pacheco, & Solari, 1996), México (Briones-Salas, Sánchez-Cordero, & Santos-Moreno, 2005; Navarro & León-Paniagua, 1995) y muy especialmente en Brasil (Bordignon & Franca, 2009; Capaverde et al., 2018; Coelho, Paglia, Viana-

Junior, Falcão, & Ferreira, 2018; De Carvalho, Martins, Esbérard, & Palmeirim, 2019; Lopes et al., 2017; Martins et al., 2015; R. M. Mello, Nobre, Manhães, & Rodrigues, 2016). Para Costa Rica se han realizado algunos estudios de ensamblajes de murciélagos en gradientes altitudinales (Arias-Aguilas et al., 2020; Echeverria, 2013; Rodriguez-Rocha, 2017). El único estudio en el sitio del presente estudio se realizó en 1986, durante una expedición compuesta por varios mastozoólogos, que utilizando diferentes métodos y fuentes registraron 79 especies de murciélagos en el gradiente altitudinal (Timm, Wilson, Clauson, Laval, & Vaughan, 1989).

Los estudios de ensamblajes de murciélagos en gradientes altitudinales no solamente se limitan a estudios de diversidad, distribución y del impacto de variables explicativas de estos patrones, sino que también incluyen estudios de diferentes aspectos de la biología de los murciélagos, como la actividad en hábitats riparios (Grindal, Morissette, & Brigham, 1999), hibernación en cuevas (Piksa, Nowak, Zmihorski, & Bogdanowicz, 2013), estructura funcional de las comunidades (Soriano, 2000), relación de sexos (Russo, 2002), preferencia de hábitats (Dunna & Watersb, 2012) y comparación con otros taxa (G. L. Graham, 1990). En Costa Rica, los estudios se han focalizado en patrones de diversidad y actividad de murciélagos insectívoros (Arias-Aguilas et al., 2020), ensambles de murciélagos frugívoros, o ensamblajes de murciélagos nectarívoros y frugívoros y su potencial distribución en escenarios de cambio climático (Echeverria, 2013; Rodriguez-Rocha, 2017), así como diversidad (Timm et al., 1989).

Se han registrado 4 posibles patrones de diversidad en los gradientes altitudinales en diferentes taxa: decrecimiento con la altitud, meseta de baja elevación, meseta de baja elevación y pico en elevación intermedia y pico en elevación intermedia (Grytnes & McCain, 2007; McCain, 2005, 2006, 2009, 2010; McCain & Beck, 2016; McCain & Grytnes, 2010). El patrón de decrecimiento con la altitud consiste en que

el número de especies disminuye monótonamente con el aumento de la altitud, mientras que en el patrón de meseta de baja elevación presentan alto número de especies en la sección inferior del gradiente (hasta 300 m s.n.m.) y después de esto un decrecimiento de la riqueza (McCain & Grytnes, 2010). Por otro lado el patrón de meseta de baja elevación-pico intermedio presenta alta riqueza en la porción inferior del gradiente (hasta 300 m s.n.m.) y con diversidad máxima a mayores altitudes, mientras que el patrón pico en elevación intermedia presenta un pico unimodal de diversidad a elevaciones intermedias con un 25% más de especies que las encontradas en la base o porción superior del gradiente (Grytnes & McCain, 2007; McCain, 2005; McCain & Grytnes, 2010). Para los ensamblajes de murciélagos se han documentado dos patrones de diversidad en los gradientes altitudinales: decrecimiento con la altitud y pico en elevación intermedia (McCain & Grytnes, 2010). La descripción cuantitativa de los patrones de diversidad en gradientes altitudinales con diferencias en su edad, origen, localización y ambiente abiótico es por lo tanto fundamental para poder generar nuevo conocimiento de los patrones generales de diversidad y de sus principales causas, ya que dicho conocimiento es vital para establecer estrategias y acciones de conservación locales y regionales.

Marco Metodológico

Sitio de Estudio

La recolección de datos se llevó a cabo en el gradiente altitudinal del Parque Nacional Braulio Carrillo (PNBC) y reservas privadas aledañas del Área de Conservación Cordillera Volcánica Central (ACCV) del Sistema Nacional de Áreas de Conservación (SINAC) (Figura 1). Está localizado en la parte noreste de la vertiente caribe de Costa Rica y abarca un pasillo protegido de 60 kilómetros de bosque que presenta un extenso gradiente altitudinal que se extiende desde los 30 m s.n.m. en los alrededores de la estación Biológica La Selva de la Organización de Estudios Tropicales (OET) y reservas privadas aledañas hasta los 2 906 m s.n.m. en la cima del Volcán Barva del Parque Nacional Braulio Carrillo. El complejo compuesto por la estación Biológica La Selva y el Parque Nacional Braulio Carrillo consta de 52 000 hectáreas y cubre cuatro zonas de vida y dos zonas de transición (Holdridge, 1967), incluyendo bosque húmedo tropical, bosque pluvial tropical premontano con transición húmeda, bosque pluvial premontano tropical, bosque pluvial montano-bajo y bosque pluvial montano (Figura 1).

Dentro del transepto altitudinal del área de estudio se establecieron cuatro rangos altitudinales localizados en diferentes zonas de vida (Holdridge, 1967). El rango altitudinal denominado “bajo” comprende desde los 50 a los 150 metros de altitud y presenta Bosque Muy Húmedo Tropical. El segundo rango altitudinal denominado “intermedio bajo” comprende desde los 375 a los 550 metros de altitud y presenta Bosque Muy Húmedo Tropical Transición a Premontano (Figura 1). El tercer rango denominado “intermedio alto” va desde los 975 a los 1 100 metros de elevación y corresponde a Bosque Pluvial Premontano. El cuarto rango altitudinal, denominado “alto”, comprende desde los 1 950 a los 2 100 metros de altitud y presenta Bosque Pluvial Montano Bajo (Figura 1).

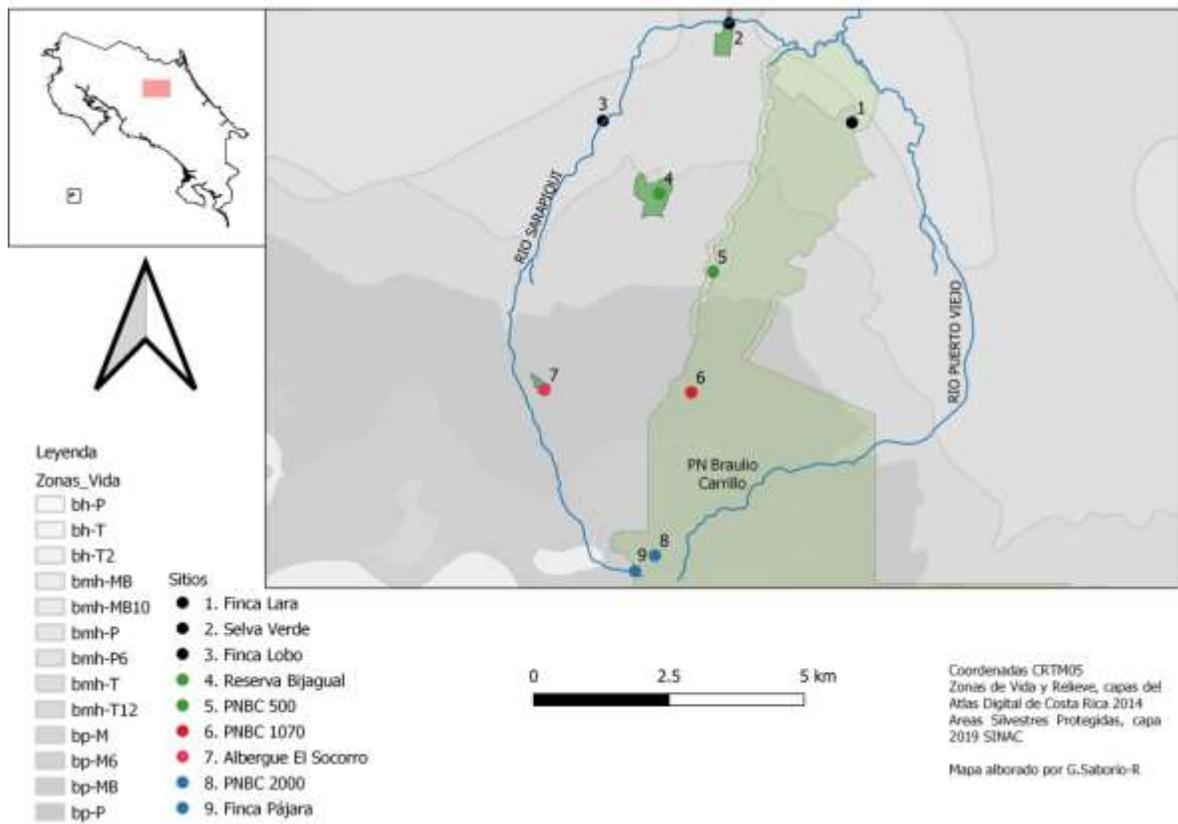


Figura 1. Área de estudio y zonas de vida en el gradiente altitudinal del Parque Nacional Braulio Carrillo y reservas privadas aledañas, agosto 2013 - diciembre 2014. Simbología del color: rojo: sitios del rango bajo, verde: sitios del rango intermedio bajo, rojo: sitios del rango intermedio alto, azul: sitios del rango alto. Simbología de zonas de vida presentes en el gradiente: bmh-T: bosque muy húmedo tropical; basal, premontano, bmh-T12: bosque muy húmedo tropical transición a premontano, bp-P: bosque pluvial premontano, bp-MB: bosque pluvial montano bajo.

Dentro de estos cuatro rangos altitudinales se seleccionaron nueve sitios de muestreo tanto dentro del Parque Nacional Braulio Carrillo como en reservas privadas aledañas (Cuadro 1). Cada rango altitudinal fue muestreado mediante dos sitios con la excepción del rango altitudinal bajo, que cuenta con tres. Dentro de cada sitio de muestreo se establecieron, dentro de las posibilidades topográficas, de uno a cuatro subsitios de muestreo distintos para incluir la heterogeneidad

estructural y florística de cada rango altitudinal y evitar el muestreo consecutivo en el mismo punto e incrementar la posibilidad de captura del mayor número de especies diferentes (Bergallo et al., 2003). Esto permite evitar el fenómeno de pseudoreplicación en los datos así como el fenómeno de "trap-shy" o estrés de captura ligado a un punto geográfico específico, lo cual disminuye el éxito de captura en los murciélagos (Esbérard et al., 2011; Marques et al., 2013).

Cuadro 1. Nombre, coordenadas, tamaño, altitud y rango altitudinal de los sitios de muestreo en el gradiente altitudinal del Parque Nacional Braulio Carrillo y reservas privadas aledañas, agosto 2013 - diciembre 2014.

Nombre del sitio	Coordenadas	Tamaño (ha)	Altitud (m s.n.m)	Rango altitudinal asignado	Nombre rango altitudinal
Finca Lara	10.399434 -84.005354	500	50	50-150	Bajo
Finca Lobo	10.400262 -84.131597	5	80	50-150	Bajo
Reserva Selva Verde Lodge	10.449187 -84.067530	205	73	50-150	Bajo
Reserva Bijagual	10.363819 -84.102945	290,5	375	375-500	Intermedio bajo
PNBC 500	10.316291 -84.073957	52 000	500	375-500	Intermedio bajo
PNBC 1070	10.264103 -84.086661	52 000	1070	975-1100	Intermedio alto
Reserva El Socorro	10.265296 -84.161053	250	975	975-1100	Intermedio alto
PNBC 2000	10.182362 -84.105137	52 000	2000	1950-2050	Alto
Finca Pájara	10.174415 -84.115193	120	1950	1950-2050	Alto

Muestreo

En cada rango altitudinal se realizaron muestreos consecutivos una vez por mes desde agosto del 2013 hasta diciembre del 2014, abarcando 17 meses consecutivos de datos. Solamente no se pudo muestrear el rango altitudinal intermedio bajo en junio del 2014 debido a las fuertes precipitaciones que impidieron el acceso al sitio de muestreo. En cada muestreo se utilizaron de ocho a diez redes de niebla negras de nilón y de monofilamento de 12 metros de largo por 2,5 metros de alto y cinco paños (Avinet Ltd., Nueva York), las cuales se mantuvieron abiertas de las 18:00 horas hasta 5:00 horas consecutivamente, o de las 18:00 horas a las 24:00 horas en dos noches consecutivas dependiendo de las condiciones climáticas. Las redes se dispusieron de manera continua a lo largo de los senderos, quebradas y zonas de paso en cada sitio de muestreo. Las redes se cerraron por lluvia torrencial, tormenta o por razones de seguridad. Se calculó el esfuerzo de muestreo de cada rango altitudinal por mes multiplicando el número de redes de niebla x la longitud de la red (12 m) x el número de horas abiertas; por lo tanto, el esfuerzo de muestreo se cuantifica como metros de red x horas (Medellín, 1993).

Los murciélagos capturados fueron colocados individualmente en bolsas de tela y colgados para su procesamiento. Cada individuo capturado fue identificado a nivel de especie mediante claves dicotómicas (Timm, LaVal, & Rodríguez-H, 1999). También se registró su sexo (macho o hembra de acuerdo a genitalia externa), edad (adulto o juvenil) mediante la osificación de las uniones de las falanges de los dedos cuatro y cinco, estado reproductivo (macho escrotado o no de acuerdo a genitalia externa, hembras preñadas, lactando o no de acuerdo a inspección de genitalia externa y estado de glándulas mamarias), longitud del antebrazo en milímetros ($\pm 0,05$) mediante una regla metálica y peso en gramos ($\pm 0,5$) mediante una balanza portátil (Pesola Ltd., Suiza). Cada individuo capturado se marcó mediante un anillo de plástico numerado consecutivamente o un anillo de aleación de metal numerado

consecutivamente (Porzana Ltd., Reino Unido) en el antebrazo. Las hembras se marcaron en el antebrazo derecho, los machos en el izquierdo.

VARIABLES AMBIENTALES

Para cada rango altitudinal se registró la precipitación (mm) y temperatura (°C) por medio de estaciones meteorológicas a lo largo del periodo de estudio (2013 y 2014). Para el rango altitudinal bajo e intermedio bajo los datos se registraron por medio de las estaciones meteorológicas de la Organización de Estudios Tropicales (OET) localizadas respectivamente a 50 y 500 m s.n.m. Dichas estaciones cuentan con seis o siete sensores que registran siete variables ambientales de forma automática cada 30 minutos. Para las variables de interés se promediaron las mediciones diarias y este dato se usó para generar un promedio mensual. Para los rangos intermedio alto y alto se utilizaron los datos de precipitación y temperatura registrados por las estaciones meteorológicas del Instituto Costarricense de Electricidad (ICE), localizadas en Ujarrás de Cariblanco, Heredia, a 930 m s.n.m. y San Rafael de Varablanca, Heredia, a 2 150 m s.n.m. respectivamente. Estas estaciones registran las variables ambientales de forma automática cada hora; por lo tanto, se promediaron las mediciones diarias para cada variable y este dato se usó para generar un promedio mensual. También se utilizaron los datos de temperatura registrados en el Refugio de Vida Silvestre La Paz, Vara Blanca, Heredia. Estas temperaturas fueron registradas de forma manual cada día a las 6:00 a.m., 12:00 m.d. y 6:00 p.m., las cuales fueron utilizadas para generar un promedio diario y mensual.

Análisis

Esfuerzo de muestreo

Primeramente, para evaluar el nivel de éxito y alcance del muestreo para cada rango altitudinal, se generaron curvas de acumulación de especies derivadas de las muestras obtenidas mediante 1000 remuestreos aleatorios con el programa EstimateS 9.1.0 (Colwell, 2013). Esto produce una serie de ocho estimadores paramétricos de riqueza estimada de especies (S_{est}) basados en abundancia (ACE o estimador de alcance basado en abundancia, Chao 1 y Cole) y no paramétricos (ICE, estimador de alcance basado en incidencia, Jackknife de primer orden, Jackknife de segundo orden y Michaelis-Menten). Una vez obtenidos los estimadores se utilizó el proceso de iteración de escogencia del estimador más preciso y menos sesgado de riqueza de especies propuesto por Brose y Martínez (2004), en donde se estima el porcentaje de alcance del muestreo mediante la fórmula $S_{obs}/S_{est} \times 100$ (donde S_{obs} es el número de especies observadas y S_{est} es el número de especies estimadas; (Brose & Martinez, 2004). Mediante el porcentaje de alcance se eligió el estimador más preciso, el cual en este caso es el estimador Chao 1. Posteriormente se graficaron las curvas de acumulación de especies interpoladas (con 95% de intervalos de confianza) con respecto al número de individuos y no de muestras ya que de esta forma permite la comparación directa de la riqueza de especies. Para los cálculos posteriores de las diferentes variables de interés del estudio se utilizó el esfuerzo de muestreo mensual para calcular cada variable respuesta de acuerdo al mismo; por ejemplo, el número de especies se corrigió como: número de especies capturadas por rango altitudinal por mes / esfuerzo de muestreo mensual del respectivo rango altitudinal y mes.

Análisis de datos del Capítulo I. Distribución espacio-temporal del ensamblaje

Con base en los datos del muestreo se determinaron los siguientes parámetros de interés de la distribución espacial de los ensamblajes:

- 1) Riqueza: número de especies capturadas por mes por rango altitudinal.
- 2) Abundancia: número de individuos capturados por mes por rango altitudinal.
- 3) Riqueza por gremio trófico: número de especies capturadas por gremio trófico por mes por rango altitudinal.
- 4) Abundancia por gremio trófico: número de individuos capturados por gremio trófico por mes por rango altitudinal.
- 5) Proporción de sexos: número de hembras / número de machos capturados por mes por rango altitudinal.
- 6) Biomasa: biomasa total de individuos capturados por mes por rango altitudinal.
- 7) Abundancia de las especies más comunes (aquellas con $n > 20$ individuos capturados).

Cada medida mensual de los 7 parámetros fue dividida por el esfuerzo de muestreo mensual realizado. Las especies registradas fueron asignadas a los gremios tróficos según la clasificación de (Kalko, Handley, & Handley, 1996) y (Pineda-Lizano, 2007). Para determinar si existen diferencias significativas entre los 7 parámetros de acuerdo a la altitud, se realizó la prueba ANOVA de un factor utilizando la altitud como variable independiente categórica y pruebas a posteriori de Tukey-Kramer para determinar diferencias entre las medias de cada parámetro por rango. Todas las pruebas se consideraron significativas con un $\alpha < 0.05$ y se realizaron mediante el programa InfoStat (Di Rienzo et al., 2020).

Análisis de datos del Capítulo II. Diversidad espacio-temporal y efecto de las variables ambientales sobre el ensamblaje

Diversidad α

Para cada rango altitudinal se determinaron las siguientes medidas *sensu* Halffter y Moreno (2005):

- 1) α puntual (α^P): número de especies registradas por mes por rango altitudinal.
- 2) α puntual / esfuerzo de muestreo (α^{PEM}): número de especies registradas por mes por rango altitudinal / esfuerzo de muestreo mensual.
- 3) α promedio espacial (α^{XE}): promedio de especies por rango altitudinal.
- 4) α promedio espacial / esfuerzo de muestreo (α^{XE-EM}): promedio de especies por rango altitudinal / esfuerzo de muestreo.
- 5) α acumulada espacialmente (α^{ACE}): número de especies totales acumuladas por rango altitudinal.
- 6) α acumulada espacialmente / esfuerzo de muestreo ($\alpha^{ACE/EM}$): número de especies totales acumuladas por rango altitudinal / esfuerzo de muestreo total por rango altitudinal.

Asimismo, para cada mes se estimaron los siguientes parámetros:

- 1) α promedio temporal (α^{XT}): número de especies promedio por mes.
- 2) α promedio temporal / esfuerzo de muestro (α^{XT-EM}): número de especies promedio por mes / esfuerzo de muestreo mensual.

Se determinó también la serie de números de Hill para cada mes de cada rango altitudinal: el índice de Shannon basado en logaritmo natural (Número de Hill 0), el índice exponencial de Shannon (Número de Hill 1) y el índice inverso de Simpson (Número de Hill 2) mediante el programa iNext (Chao, Ma, & Hsieh, 2016), el cual utiliza curvas de rarefacción para cada parámetro generando valores interpolados e extrapolados para cada tamaño de muestra y cuya comparación se realiza con intervalos de confianza del 95%. Finalmente, para el ensamblaje de cada rango altitudinal se graficó la abundancia relativa de cada especie, las cuales se ordenaron por rangos decrecientes y se compararon de manera visual con base en los modelos de nichos de Tokeshi (Tokeshi, 1993).

Diversidad β

Siguiendo el proceso de selección de Anderson et al. (2011), se eligieron 4 índices de diversidad β que incorporan tres aspectos fundamentales e inherentes a la naturaleza del componente diversidad β . Primero se consideró las dos dimensiones del concepto de β diversidad: recambio ("turnover" en original) y variación ("variation" en el original). El segundo criterio de selección incorporó la diferencia entre las medidas binarias basadas en identidad (registro de presencia/ausencia de especies) y las medidas cuantitativas o abundancia (registro de abundancia por especie). Tercero, se realizó la selección de criterios si la medida incluía en la ecuación el uso o no de las especies ausentes en ambos sitios ("joint absences" en el original) (Anderson et al., 2011). Con base en los criterios establecidos se seleccionaron los siguientes índices:

Índices basados en identidad (binarias):

- 1) sin incluir ausencias conjuntas: índice de Jaccard
- 2) incluyendo ausencias conjuntas: medida Euclideana

Índices basados en abundancia (cuantitativa):

- 1) sin incluir ausencias conjuntas: índice de Bray-Curtis
- 2) incluyendo ausencias conjuntas: medida Euclídeana

Primero se realizó un ordenamiento mediante el análisis de escalamiento no métrico multidimensional (NMDS) el cual es un análisis de gradiente indirecto que produce un ordenamiento basado en una matriz de disimilitudes y representa las disimilitudes entre objetos en un espacio de menos dimensiones (Buttigieg & Ramette, 2014). Dicho análisis registra el valor de stress, donde valores mayores a 0.3 indican que el ordenamiento es arbitrario, valores alrededor de 0.2 indican ordenamientos no concluyentes, valores alrededor de 0.1 implican ordenamientos estables y valores menores de 0.05 indican ordenamientos significativos. Este análisis es además apropiado para datos ecológicos, los cuales presentan muchos ceros en matrices dada la ausencia de especies raras (Clarke y Warwick, 2001). Los agrupamientos generados por el análisis NMDS se compararon mediante elipses que representan intervalos de confianza del 95%; zonas de elipses sin superposición representan diferencias significativas ($p < 0.05$) basadas en un ANOVA multivariado con permutaciones. Todos los índices fueron calculados mediante el software Past (Hammer, Harper, & Ryan, 2001).

Con base en los resultados del análisis NMDS con los índices de beta diversidad significativos se realizó un análisis de similitudes (ANOSIM) para determinar si la similitud entre los grupos es mayor a la encontrada dentro de los grupos al comparar la media de rangos de disimilitud entre grupos contra la media de rangos de disimilitud dentro de los grupos. Valores del estadístico generado (R) cercanos a 1 sugieren disimilitud entre los grupos, valores cerca de 0 sugieren poca o ninguna segregación dentro los grupos. Valores menores a 0 sugieren que las disimilitudes son mayores dentro de los grupos que entre los mismos. La significancia estadística para el valor R se determina a través de un alto número de permutaciones de la afiliación de los grupos para obtener una distribución nula del estadístico R, con la

cual se compara el valor R observado que genera el valor de significancia (Buttigieg & Ramette, 2014). Los análisis fueron realizados mediante el software Past (Hammer et al., 2001).

Para determinar si existen diferencias en la composición de los ensamblajes de los diferentes rangos altitudinales estudiados se realizó un análisis PERMANOVA (Anderson, 2001) con las 4 medidas de diversidad beta seleccionadas. Dicho análisis es adecuado para datos ecológicos que no presentan las condiciones para análisis multivariado de varianza dada la presencia en los ensamblajes de especies raras que registran muchos ceros (ausencias) en los muestreos y por lo tanto no están distribuidos normalmente, además de que utiliza medidas de disimilitud (Buttigieg & Ramette, 2014). El análisis PERMANOVA genera el estadístico denominado "seudo F" que compara la suma total de disimilitudes al cuadrado entre objetos que pertenecen a diferentes grupos con la suma de las disimilitudes dentro de los objetos que pertenecen al mismo grupo; valores mayores de F implican mayor separación de los grupos. La significancia estadística se realiza mediante permutaciones, donde el valor de p calculado reporta la proporción de estadísticos seudo F que son mayores o iguales al estadístico observado, por lo cual una separación entre grupos es significativa si menos del 5% de los estadísticos seudo F permutados presentan valores mayores al estadístico observado ($p < 0.05$) (Buttigieg & Ramette, 2014). Los análisis fueron realizados mediante el software Past (Hammer et al., 2001) y se llevaron a cabo con 9999 permutaciones, el cual es el límite superior del software utilizado.

Para determinar el efecto de las especies en la composición de los ensamblajes se realizó un análisis porcentual de similitudes (SIMPER) (Clarke, 1993) utilizando los 4 índices de beta diversidad seleccionados. El análisis SIMPER permite determinar la contribución porcentual promedio de cada variable (especie) a la disimilitud entre los grupos (ensamblajes) basados en una matriz de disimilitud lo cual permite identificar las variables (especies) que son más probables de ser las principales

contribuyentes a la diferencia entre grupos detectadas por medio del análisis ANOSIM y PERMANOVA (Buttigieg & Ramette, 2014). Especies con mayores abundancias dentro de los grupos contribuyen mayormente a la similitud dentro del grupo mientras que una especie con una consistente alta contribución a la disimilitud entre grupos es una buena especie discriminante entre grupos (Clarke y Warwick, 2001). Los análisis fueron realizados mediante el software Past (Hammer et al., 2001).

Para determinar la relación entre las variables ambientales medidas (temperatura y precipitación) con los índices de diversidad β seleccionadas se realizó un análisis de Mantel, comparando las matrices de disimilitud de cada índice y de cada variable ambiental. La prueba de Mantel calcula la correlación entre posiciones correspondientes de dos matrices de disimilitud y su significancia estadística se realiza mediante permutaciones. El valor del estadístico generado (r) se encuentra en el ámbito de 1 a -1, donde valores cercanos a 1 muestran una alta correlación positiva, valores cercanos a -1 muestran una alta correlación negativa, valores cercanos a 0 muestran que no existe una correlación entre los valores de las dos matrices (Buttigieg & Ramette, 2014). Los análisis fueron realizados mediante el software Past (Hammer et al., 2001).

Finalmente, para cuantificar el efecto de las variables ambientales en los ensamblajes se realizó un análisis de correspondencia canónica (CCA), el cual es un análisis de gradiente directo donde solamente la correspondencia explicada por la matriz de variables explicativas se representa en los resultados finales. En estos resultados cada eje está asociado a un "eigenvalue" (valor propio) y expresa la cantidad de variabilidad (inercia reducida) explicada. La correlación de los ejes canónicos con la matriz de variables y su significancia se determina por permutaciones (Buttigieg & Ramette, 2014). Se seleccionó la visualización de la escala tipo 1 donde se enfatiza la relación entre objetos (especies) en la cual los objetos son los centroides de las variables respuesta y la distancia entre los objetos

indica sus distancias X^2 . Por lo tanto objetos (especies) cerca de los centroides son más probables de mostrar el estado de la variable respuesta (Buttigieg & Ramette, 2014). Los resultados del análisis CCA se graficaron mostrando los ensamblajes por rango altitudinal, por mes de muestreo, por especies y por gremios tróficos. Los análisis fueron realizados mediante el software Past (Hammer et al., 2001).

Para determinar el efecto de la temperatura y la precipitación en los 6 parámetros medidos en la distribución espacio-temporal del capítulo I se realizó el modelaje con Modelo Lineales Generales Mixtos o Modelos Lineales Generalizados Mixtos, dependiendo si la variable dependiente se ajustaba a una distribución normal o no, respectivamente. Tanto el ajuste de la distribución de cada uno de los 6 parámetros como los análisis de Modelos Lineales Generales y Mixtos o Modelos Lineales Generalizados Mixtos se realizó con el software InfoStat (Di Rienzo et al., 2020). Cada modelo del análisis de Modelos Lineales Generales y Mixtos se realizó con las variables de interés o independientes (temperatura y precipitación) y su interacción. El criterio de selección de cada modelo fue el menor valor del Criterio de Información de Akaike (AIC) en todos los posibles modelos derivados de las variables independientes e interacciones.

Análisis de datos del Capítulo III. Patrones reproductivos espacio-temporales y su relación con variables ambientales.

Con base en los datos del muestreo se determinaron los siguientes parámetros reproductivos en la distribución espacial de los ensamblajes:

- 1) Número de machos escrotados / número de machos totales por mes por rango altitudinal.
- 2) Número de hembras lactando / número de hembras totales capturadas por mes por rango altitudinal.

3) Número de hembras preñadas / número de hembras totales capturadas por mes por rango altitudinal.

4) Las tres variables anteriores de cada una de las especies con $n > 20$.

Cada medida mensual de las variables anteriores fue dividida por el esfuerzo de muestreo mensual realizado. Las especies registradas fueron asignadas a los diferentes estados reproductivos siguiendo la determinación por genitalia externa. Para determinar si existen diferencias significativas entre los 3 parámetros se realizó la prueba ANOVA de un factor utilizando la altitud como variable categórica y pruebas a posteriori de Tukey-Kramer para determinar diferencias entre las medias de cada parámetro por rango. Todas las pruebas se consideraron significativas a un $\alpha < 0.05$ y se realizaron mediante el programa InfoStat (Di Rienzo et al., 2020).

Para determinar el efecto de la temperatura y la precipitación en los 3 parámetros medidos en la reproducción espacio-temporal del ensamblaje se aplicaron Modelos Lineales Generales o Modelos Lineales Generalizados Mixtos, dependiendo si la variable dependiente se ajustaba a una distribución normal o no, respectivamente. Tanto el ajuste de la distribución de cada uno de los parámetros como los análisis de Modelos Lineales Generales y Mixtos o Modelos Lineales Generalizados Mixtos se realizó con el software InfoStat (Di Rienzo et al., 2020). Cada modelo se realizó con las variables independientes de interés (temperatura y precipitación) y su interacción. El criterio de selección de cada modelo fue el menor valor del Criterio de Información de Akaike (AIC) en todos los posibles modelos.

Resultados

Esfuerzo de Muestreo

Se realizaron muestreos mensuales a todos los rangos altitudinales de forma consecutiva desde agosto del 2013 hasta diciembre del 2014 para un total de 63340 horas de metros red (Cuadro 2). La única excepción al protocolo fue el muestreo en junio del 2014 al rango intermedio bajo debido al estado de las vías de comunicación hacia el PNBC. El esfuerzo de muestreo entre los cuatro rangos altitudinales no mostró diferencias significativas ($F_{3,67} = 0.66$, $p = 0.57$).

Cuadro 2. Esfuerzo de muestreo (número de horas red) mensual por rango altitudinal y total del área de estudio del Parque Nacional Braulio Carrillo y reservas privadas aledañas, agosto 2013- diciembre 2014.

Año	Mes	Rango Altitudinal				Total
		Bajo	Intermedio bajo	Intermedio alto	Alto	
2013	Agosto	1152	924	864	1056	3996
	Setiembre	1296	1188	396	1188	4068
	Octubre	864	1188	1080	1056	4188
	Noviembre	1188	1188	1056	1188	4620
	Diciembre	1056	1188	1056	1188	4488
2014	Enero	1188	1320	1188	1320	5016
	Febrero	1080	1320	1320	1440	5160
	Marzo	1320	1320	768	720	4128
	Abril	1320	720	756	1320	4116
	Mayo	864	1320	1056	1320	4560
	Junio	756	0	672	1320	2748
	Julio	672	420	672	756	2520
	Agosto	648	504	648	756	2556
	Setiembre	588	756	540	588	2472
	Octubre	588	756	756	360	2460
	Noviembre	840	756	756	540	2892
	Diciembre	864	864	864	768	3360
	Total	16284	15732	14448	16884	63348

Curvas de acumulación de especies

Con base en la rarefacción efectuada a partir de las muestras se observa en la Figura 3 la curva de acumulación de especies usando el estimador Chao 1 \pm 95% del intervalo de confianza mediante el proceso iterativo de Brose y Martínez (2004) y el número acumulado de individuos. Las curvas de acumulación de especies muestran que la curva del rango alto e intermedio bajo se estabilizan a partir de los 200 individuos (Figura 2). Para el rango intermedio alto se requieren alrededor de 400 individuos para que la curva se estabilice. Por el contrario, la curva del rango bajo no se estabiliza aún después de 400 individuos muestreados.

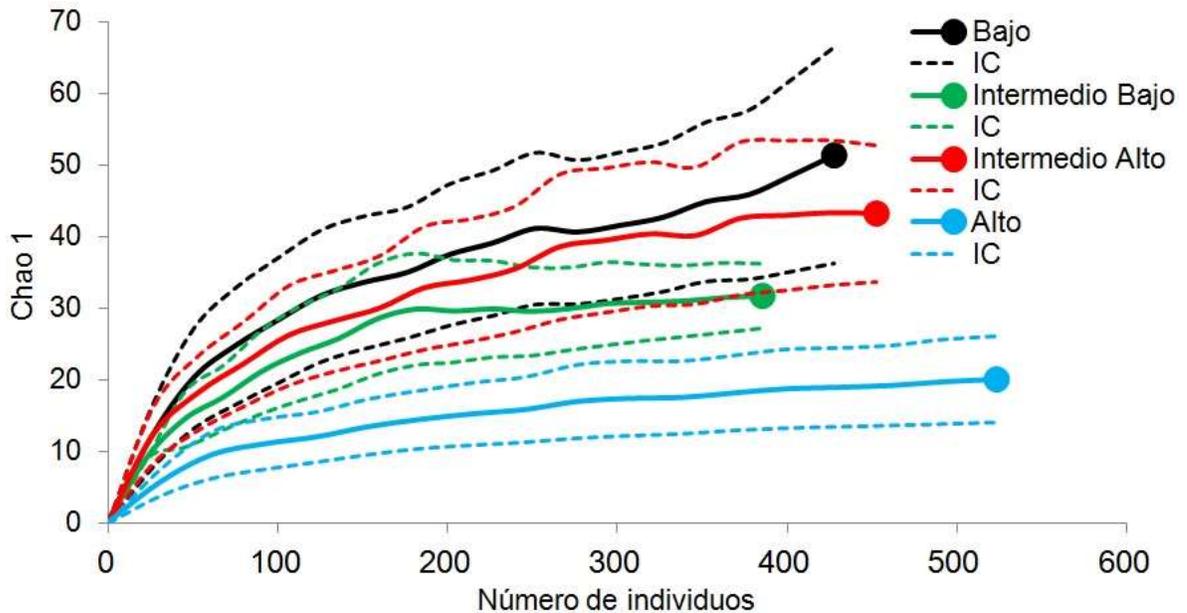


Figura 2. Curvas de acumulación de especies por rango altitudinal e intervalos de confianza del 95% del estimador Chao 1 en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

Capítulo I. Patrón de distribución espacio-temporal del ensamblaje de murciélagos en un gradiente altitudinal

Se capturó en los cuatro rangos altitudinales un total de 54 especies de murciélagos (Cuadro 3), las cuales representan el 45% de todas las especies presentes en el país. Estas especies están distribuidas en 5 de las 9 familias registradas en el país. La familia capturada más diversa es Phyllostomidae con 43 especies las cuales representan el 79.6% de las especies capturadas en el estudio, seguida de la familia Vespertilionidae con 7 especies (12.9% del total), la familia Emballonuridae con dos especies (3.8% del total) y finalmente las familias Mormoopidae y Thyropteridae con una especie cada una (1.85% del total cada una).

De las 54 especies capturadas, 19 se encuentran solamente en un rango altitudinal, 19 especies se registraron en dos rangos altitudinales, 13 especies se capturaron en tres rangos altitudinales y solamente 3 especies (*Desmodus rotundus*, *Hylonycteris underwoodi* y *Micronycteris microtis*) se encuentran registradas en los cuatro rangos altitudinales. En el rango altitudinal bajo se capturaron exclusivamente 11 especies: *Ectophylla alba*, *Eptesicus brasiliensis*, *Glossophaga commissarisi*, *Lophostoma brasiliensis*, *Myotis riparius*, *Phylloderma stenops*, *Phyllostomus hastatus*, *Rhynchonycteris naso*, *Saccopteryx bilineata*, *Thyroptera tricolor* y *Uroderma convexum*. En el rango intermedio bajo se registraron exclusivamente 3 especies: *Lonchophylla robusta*, *Micronycteris minuta* y *Tonatia saurophila*. En el rango intermedio alto se capturaron exclusivamente 3 especies: *Lonchophylla mordax*, *Glossophaga soricina* y *Micronycteris schmidtorum*, mientras que en el rango alto se registraron exclusivamente 2 especies: *Eptesicus fuscus* y *Lasiurus blossevillii*.

Las especies capturadas más abundantes en el gradiente pertenecen a los géneros *Sturnira* y *Carollia*. La especie más abundante fue *Sturnira hondurensis* seguida de

Carollia perspicillata, *Carollia sowellii*, *Sturnira mordax* y finalmente *Carollia castanea* (Cuadro 3). Por el contrario, 13 especies fueron registradas una sola vez en el gradiente y 30 de las 54 especies registradas presentan una abundancia igual o menor a 10 individuos capturados (Cuadro 3). Finalmente, se registraron representantes de todas las subfamilias de la familia Phyllostomidae. Las especies más abundantes de dichas subfamilias son *M. microtis* (Phyllostominae), *H. underwoodi* (Glossophaginae), *C. perspicillata* (Carollinae), *S. hondurensis* (Stenodermatinae) y *D. rotundus* (Desmodontinae) (Cuadro 3).

Cuadro 3. Identidad taxonómica y abundancia de las especies del ensamblaje de murciélagos registradas por rango altitudinal en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

Familia / Especie	Rango altitudinal (m s.n.m.)				Total
	Bajo (50)	Intermedio bajo (500)	Intermedio alto (1000)	Alto (2000)	
Familia Emballonuridae					
<i>Rhynchonycteris naso</i>	1	0	0	0	1
<i>Saccopteryx bilineata</i>	1	0	0	0	1
Familia Moormopidae					
<i>Pteronotus mesoamericanus</i>	1	21	2	0	24
Familia Phyllostomidae					
Subfamilia Glyphonycterinae					
<i>Glyphonycteris sylvestris</i>	0	1	1	0	2
<i>Lampronycteris brachyotis</i>	0	2	1	0	3
Subfamilia					
Micronycterinae					
<i>Micronycteris hirsuta</i>	3	7	0	0	10
<i>Micronycteris microtis</i>	6	3	4	1	14
<i>Micronycteris minuta</i>	0	1	0	0	1
<i>Micronycteris schmidtorum</i>	0	0	1	0	1
Subfamilia Phyllostominae					
<i>Phylloderma stenops</i>	1	0	0	0	1
<i>Phyllostomus discolor</i>	9	1	0	0	10
<i>Phyllostomus hastatus</i>	1	0	0	0	1
<i>Lophostoma brasiliensis</i>	8	0	0	0	8
<i>Lophostoma silvicolum</i>	5	2	0	0	7

<i>Tonatia saurophila</i>	0	8	0	0	8
<i>Trachops cirrhosus</i>	3	2	0	0	5
Subfamilia Glossophaginae					
<i>Anoura cultrata</i>	0	0	20	10	30
<i>Anoura geoffroyi</i>	0	0	3	9	12
<i>Choeroniscus godmani</i>	0	0	3	2	5
<i>Glossophaga commissarisi</i>	5	0	0	0	5
<i>Glossophaga soricina</i>	0	0	1	0	1
<i>Hylonycteris underwoodi</i>	3	2	15	17	37
Subfamilia Lonchophyllinae					
<i>Lonchophylla mordax</i>	0	0	1	0	1
<i>Lonchophylla robusta</i>	0	1	0	0	1
Subfamilia Carolliinae					
<i>Carollia castanea</i>	55	38	35	0	128
<i>Carollia perspicillata</i>	51	135	25	0	211
<i>Carollia sowelli</i>	33	55	60	0	148
Subfamilia Stenodermatinae					
<i>Artibeus jamaicensis</i>	68	26	5	0	99
<i>Artibeus lituratus</i>	16	7	0	0	23
<i>Centurio senex</i>	0	1	1	0	2
<i>Dermanura azteca</i>	0	0	1	23	24
<i>Dermanura phaeotis</i>	21	6	8	0	35
<i>Dermanura tolteca</i>	0	0	42	60	102
<i>Dermanura watsoni</i>	30	34	16	0	80
<i>Ectophylla alba</i>	29	0	0	0	29
<i>Mesophylla macconnelli</i>	2	0	1	0	3
<i>Platyrrhinus helleri</i>	1	2	2	0	5
<i>Platyrrhinus vittatus</i>	0	1	3	3	7
<i>Uroderma convexum</i>	54	0	0	0	54
<i>Vampyressa thyone</i>	1	1	17	0	19
<i>Vampyriscus nymphaea</i>	3	4	0	0	7
<i>Sturnira hondurensis</i>	0	1	72	377	450
<i>Sturnira lilium</i>	1	0	2	0	3
<i>Sturnira mordax</i>	0	6	82	45	133
Subfamilia Desmodontinae					
<i>Desmodus rotundus</i>	6	17	5	1	29
<i>Diphylla ecaudata</i>	0	0	1	1	2
Familia Thyropteridae					
<i>Thyroptera tricolor</i>	1	0	0	0	1
Familia Vespertilionidae					
Subfamilia Vespertilioninae					
<i>Eptesicus brasiliensis</i>	1	0	0	0	1
<i>Eptesicus furinalis</i>	5	0	5	1	11

<i>Eptesicus fuscus</i>	0	0	0	1	1
<i>Lasiurus blossevillii</i>	0	0	0	3	3
<i>Myotis pilosatibialis</i>	0	0	17	14	31
<i>Myotis nigricans</i>	2	0	1	0	3
<i>Myotis riparius</i>	1	0	0	0	1

a) Distribución espacio-temporal de especies del ensamblaje

Distribución altitudinal

En el rango bajo se capturaron en total 33 especies, en el intermedio bajo 27 especies, en el intermedio alto 32 mientras que en el rango alto se registraron 16 especies. Si se considera el número de especies con respecto al esfuerzo de captura de cada rango el número de especies registradas es 0.020, 0.0017, 0.022 y 0.0008 respectivamente. Se observó un efecto de la altitud en la riqueza de especies determinado por la prueba ANOVA de un factor ($F_{3,67} = 5.60$, $p = 0.0018$). Según el análisis post hoc de Tukey, el rango intermedio alto (1000 m s.n.m.) muestra mayor riqueza de especies que los rangos intermedio bajo y alto (500 y 2000 m s.n.m., respectivamente), pero no muestra diferencias significativas con respecto al rango bajo (50 m s.n.m.; Figura 3a).

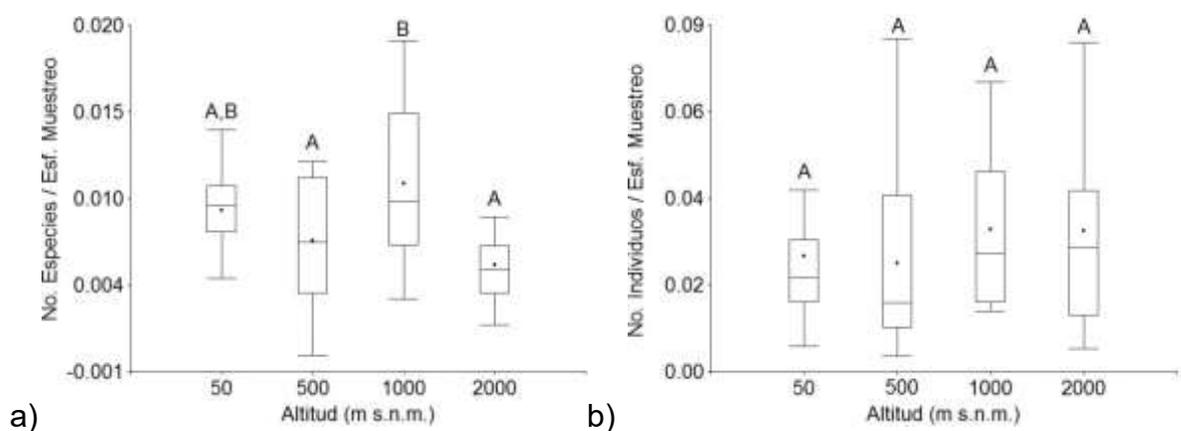
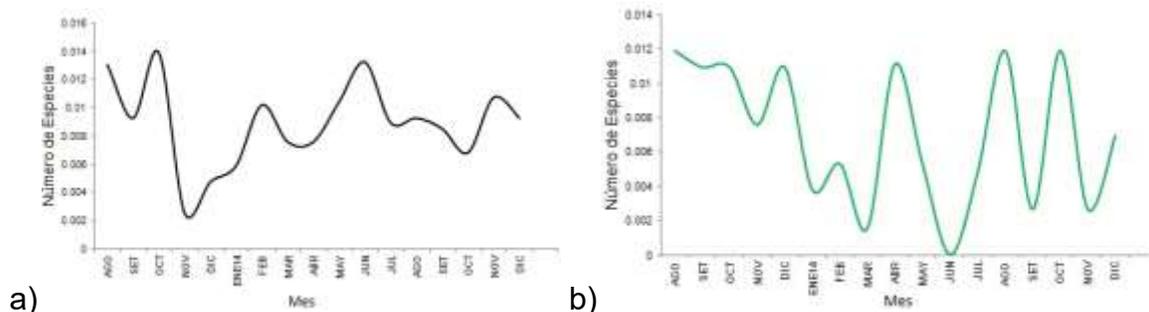


Figura 3. Distribución altitudinal de: a) número de especies y b) número de individuos por esfuerzo de muestreo por altitud en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Altitudes con diferente letra presentan diferencias significativas ($p < 0.05$).

Distribución temporal

La distribución temporal de los ensamblajes de murciélagos durante los 17 meses de muestreo en los diferentes rangos altitudinales se presenta en la Figura 4. En el rango bajo el mayor número de especies se observa en octubre del 2013 para luego disminuir y posteriormente mostrar un incremento constante desde diciembre hasta junio y mantenerse al final de año en valores intermedios (Figura 4). Por su parte, el rango intermedio bajo muestra una disminución constante del número de especies desde octubre 2013 hasta marzo 2014, a partir del cual se presentan valores oscilantes, con los mayores números de especies registrados en abril, agosto y octubre. El rango altitudinal intermedio alto presenta, al igual que el rango bajo, valores altos de especies en octubre 2013 para luego decrecer y presentar valores menores desde noviembre hasta mayo, se incrementa en junio y luego decrece en el resto del periodo de estudio. Finalmente, en el rango altitudinal alto se puede observar que durante 12 meses existen valores relativamente bajos en el número de especies y en octubre 2014 se registra el mayor valor para luego decrecer en el resto del periodo de estudio (Figura 4).



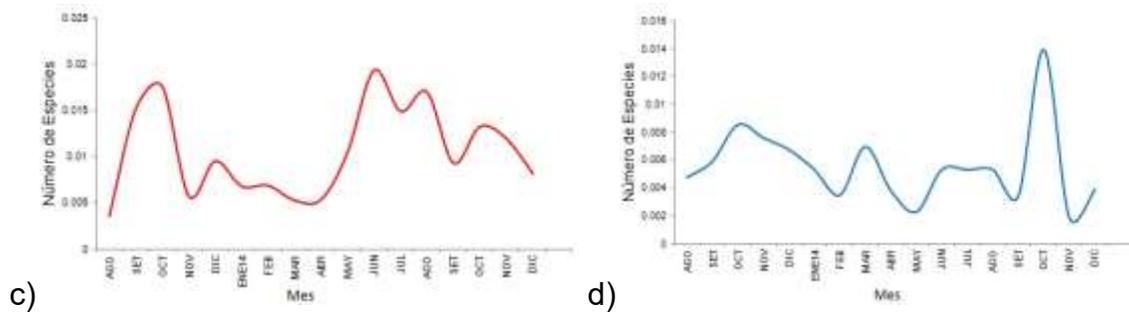


Figura 4. Número de especies de murciélagos por esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal: a) bajo, b) intermedio bajo, c) intermedio alto y d) alto en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

b) Distribución espacio-temporal de individuos del ensamblaje

Distribución altitudinal

En todo el gradiente altitudinal se capturó un total de 1834 individuos. El rango alto es el que presentó la mayor abundancia, con un total de 568 individuos, seguido del rango intermedio alto con 453 individuos, rango bajo con 428 individuos y finalmente el rango intermedio bajo con 385 individuos totales. Si se considera el número de individuos con respecto al esfuerzo de muestreo utilizado en cada rango altitudinal, el número de individuos es 0.033 para el rango alto, 0.031 para el intermedio alto, 0.026 para el rango bajo y finalmente 0.024 para el rango intermedio bajo. No se observaron diferencias significativas entre el número de individuos según la altitud ($F_{3,67} = 0.77, p = 0.51$; Figura 3b).

Distribución temporal

Con respecto al patrón temporal de la abundancia de individuos en el gradiente altitudinal se observó que existe alta variación. Por ejemplo, se puede observar que en el rango bajo los meses con mayores valores son agosto y octubre del 2013,

para luego decrecer y presentar valores fluctuantes entre febrero y abril para luego decrecer durante el resto del periodo de estudio. El patrón del rango intermedio bajo muestra también los mayores valores de abundancia en los meses de agosto y octubre del 2014 y los meses con menores valores entre diciembre y junio del 2013. Para el rango intermedio alto los mayores valores se observan en setiembre 2013 y agosto y noviembre 2014, con los menores valores entre enero y mayo del 2014. Finalmente, en el rango alto los mayores valores de abundancia se registran en los meses de octubre del 2013 para luego decrecer y mostrar un nuevo aumento de abundancia 12 meses después en octubre 2014 (Figura 5).

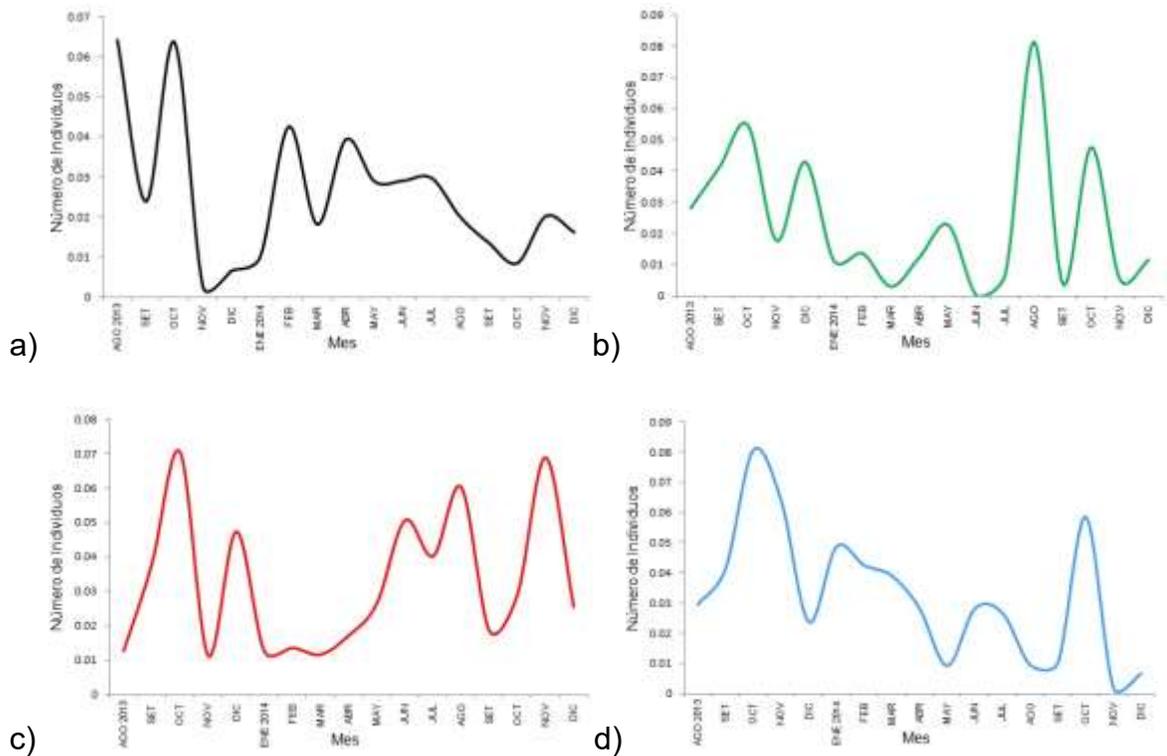


Figura 5. Abundancia de murciélagos / esfuerzo de muestro por mes por rango altitudinal: a) bajo, b) intermedio bajo, c) intermedio alto y d) alto en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

c) Distribución espacio-temporal de gremios tróficos del ensamblaje

Distribución altitudinal

En cuanto a la distribución altitudinal del número de especies de murciélagos por gremios tróficos entre el esfuerzo de muestro se puede observar que los murciélagos frugívoros son los que presentan el mayor número de especies de todos los gremios tróficos analizados (Figura 6a). También se observa que tanto las especies frugívoras como nectarívoras presentan mayor número de especies a los 1000 m s.n.m. (rango intermedio alto). El gremio de murciélagos insectívoros presenta mayor número de especies en el rango bajo. Tanto los murciélagos animalívoros como los omnívoros están solamente presentes en elevaciones

menores a los 500 m s.n.m., mientras que los murciélagos sanguinívoros están presentes casi de manera homogénea en todo el gradiente altitudinal.

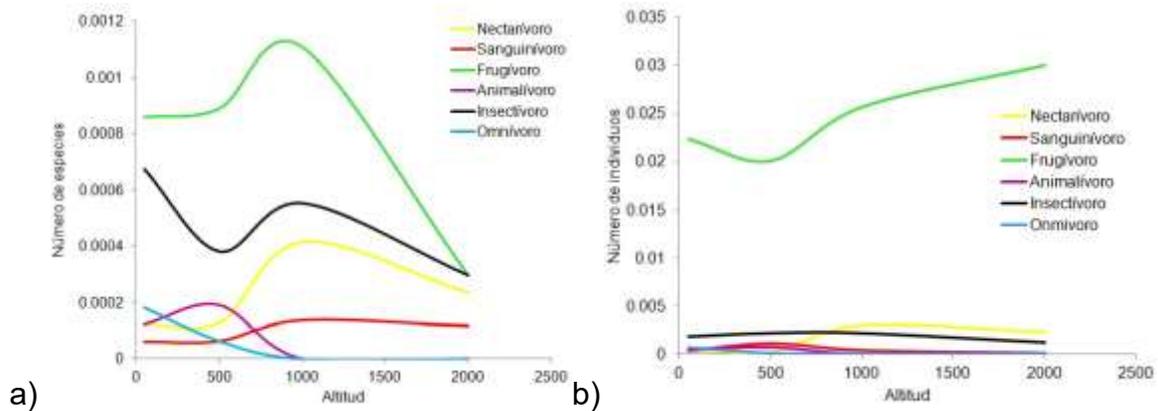


Figura 6. a) número de especies y b) número de individuos entre esfuerzo de muestreo por gremio trófico por altitud en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

Se registró un efecto de la altitud en 4 de los 6 gremios tróficos registrados en el gradiente altitudinal determinado por la prueba ANOVA de un factor. Solamente los gremios de sanguinívoro e insectívoro no mostraron diferencias significativas entre rangos (Cuadro 4), aunque el primero mostró una tendencia muy cercana a ser significativo ($p = 0.06$).

Cuadro 4. Resultados de la prueba ANOVA de un factor del número de especies por gremio trófico por rango altitudinal por rango altitudinal en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

Gremio trófico	g.l.	F	p
<i>Nectarívoros</i>	3, 64	9.94	0.0001
<i>Sanguinívoros</i>	3, 64	2.48	0.06
<i>Frugívoros</i>	3, 64	5.07	0.003
<i>Animalívoros</i>	3, 64	4.84	0.0043
<i>Insectívoros</i>	3, 64	1.31	0.2
<i>Omnívoros</i>	3, 64	3.56	0.01

En el gremio de murciélagos nectarívoros, el rango intermedio alto y alto muestran valores mayores que los rangos intermedio bajo y bajo. Con respecto a los murciélagos sanguinívoros, no se observó un efecto de la altitud en la riqueza de especies hematófagas (Figura 7).

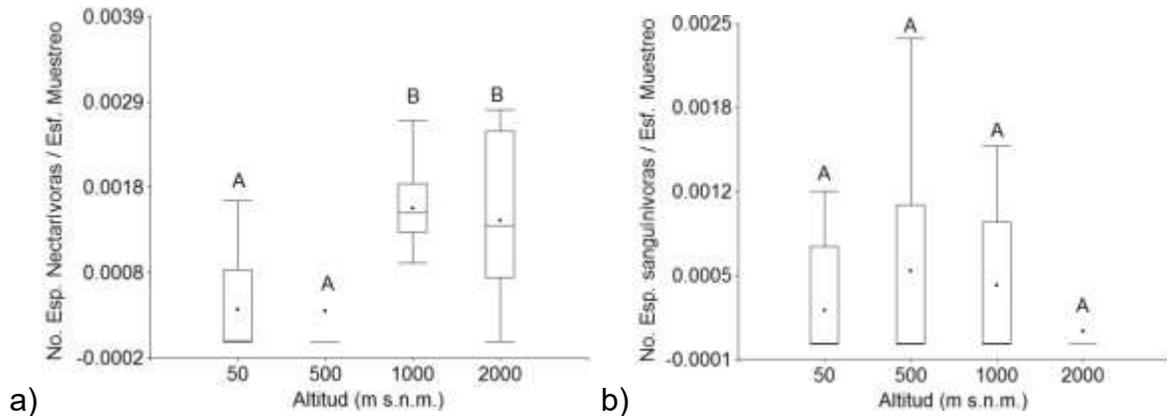


Figura 7. Número de especies por gremio trófico / esfuerzo de muestreo por altitud de: a) nectarívoros y b) sanguinívoros en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Altitudes con diferente letra presentan diferencias significativas ($p < 0.05$).

Con respecto a los murciélagos frugívoros se registró un efecto de la altitud dado que los rangos intermedio alto y bajo muestran valores mayores que el rango alto, pero no diferentes del rango intermedio bajo. El patrón altitudinal del gremio de murciélagos animalívoros sugiere que el rango intermedio bajo contiene un mayor número de especies con respecto a los rangos alto e intermedio alto, pero no diferente para el rango bajo (Figura 8).

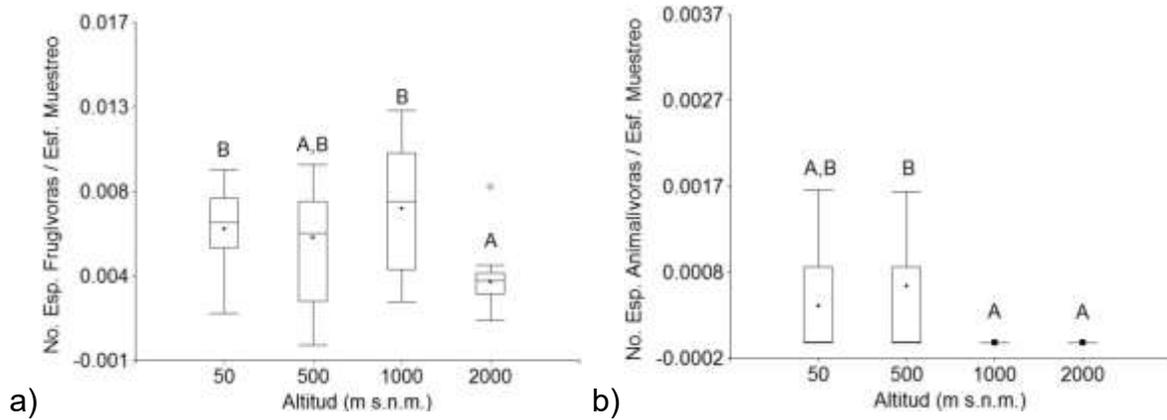


Figura 8. Número de especies por gremio trófico / esfuerzo de muestreo por altitud de: a) frugívoros y b) animalívoros en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Altitudes con diferente letra presentan diferencias significativas ($p < 0.05$).

Para el gremio de murciélagos insectívoros no se detectaron diferencias significativas en cuanto a la riqueza por la altitud. Finalmente, el patrón altitudinal del gremio de murciélagos omnívoros muestra que el rango bajo muestra un mayor número de especies que los rangos alto e intermedio alto, pero no diferente para el rango intermedio bajo (Figura 9).

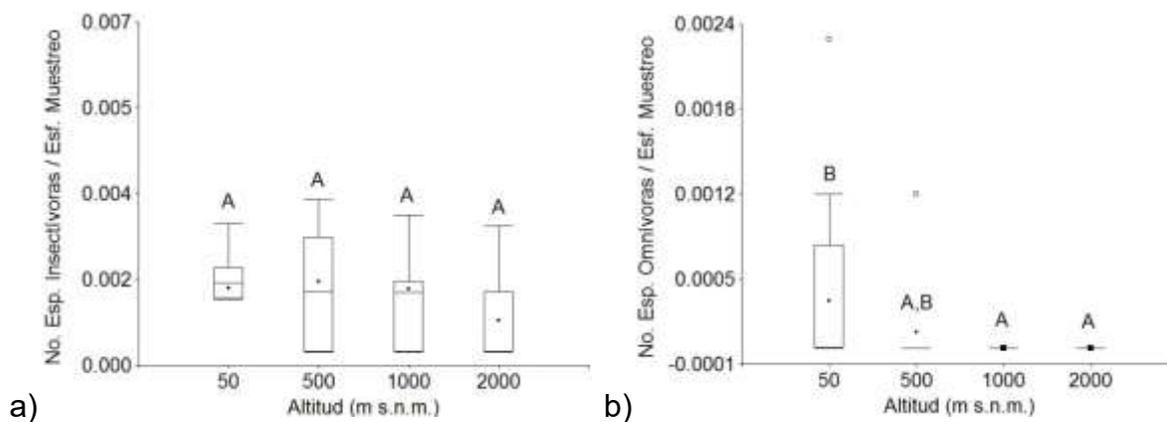


Figura 9. Número de especies por gremio trófico / esfuerzo de muestreo por altitud de: a) insectívoros y b) omnívoros en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Altitudes con diferente letra presentan diferencias significativas ($p < 0.05$).

En cuanto a la distribución altitudinal de los individuos de diferentes gremios tróficos, se observa que la mayor abundancia en cualquier rango de elevación corresponde a los murciélagos frugívoros, los cuales además aumentan su número a mayores altitudes. La abundancia de los murciélagos nectarívoros por su parte es menor en los rangos bajo e intermedio bajo para luego aumentar, mientras que los murciélagos insectívoros presentan una abundancia constante a lo largo del gradiente altitudinal. Finalmente, los murciélagos animalívoros, sanguinívoros y omnívoros muestran un decrecimiento en su abundancia con la altitud (Figura 6b).

Distribución temporal

Con respecto al patrón temporal del número de especies de murciélagos nectarívoros en el gradiente altitudinal se puede observar que en el rango bajo aparecen solamente en 3 meses (enero, mayo y noviembre 2014), mientras que en el rango intermedio bajo solamente se registran en agosto y setiembre 2013 y agosto y diciembre del 2014. Para el rango intermedio bajo hay mayor presencia a lo largo del periodo de estudio, siendo octubre 2013, junio y noviembre 2014 los meses con los mayores valores. Finalmente, para el rango alto los valores mayores se presentan desde setiembre 2013 a marzo 2014 y octubre 2014 (Figura 10).

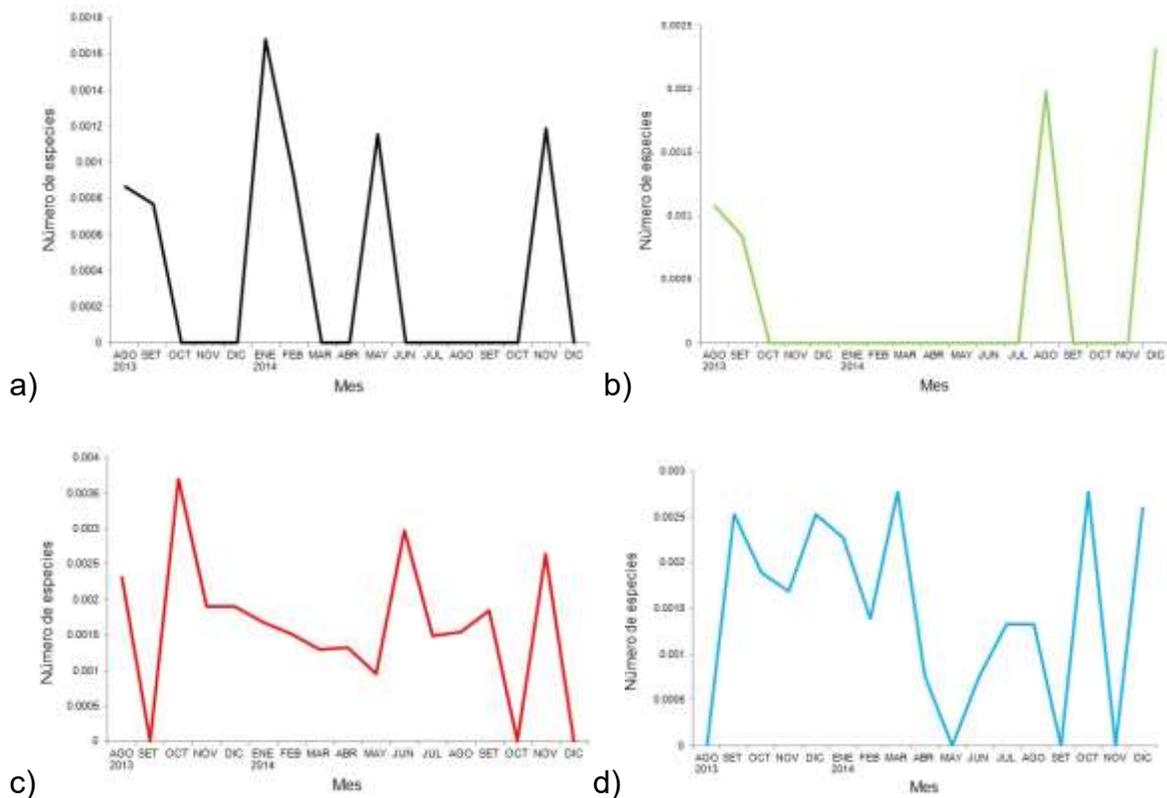


Figura 10. Número de especies de murciélagos nectarívoros / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal: a) bajo, b) intermedio bajo, c) intermedio alto y d) alto en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

Para las especies de murciélagos frugívoros se puede observar en la Figura 11 que en el rango bajo los mayores valores de riqueza de especies se observan en los meses de octubre 2013 y junio y julio 2014, mientras que en el rango intermedio bajo los valores son oscilantes con un máximo en diciembre 2014. En el rango intermedio alto los mayores valores se observan de junio a agosto 2014 y finalmente en el rango alto el valor máximo se observa en octubre 2014.

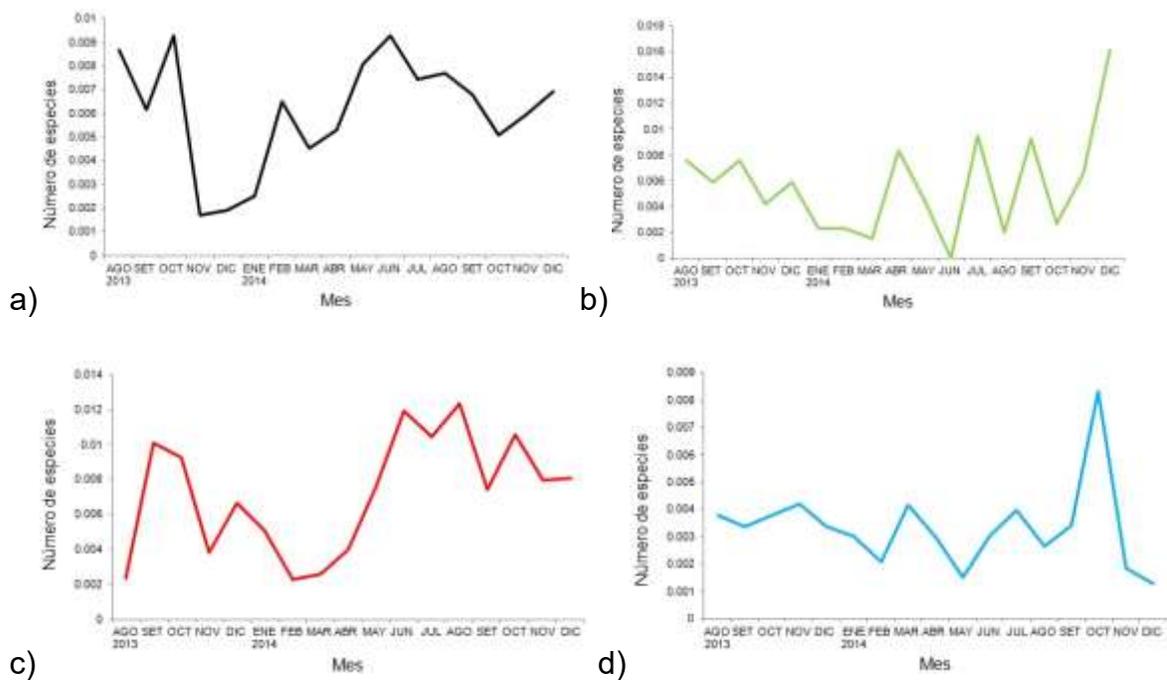


Figura 11. Número de especies de murciélagos frugívoros / esfuerzo de muestro por mes por rango altitudinal: a) bajo, b) intermedio bajo, c) intermedio alto y d) alto en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

Finalmente, para las especies de murciélagos insectívoros se observa que el patron de distribución a lo largo del periodo de estudio es fluctuante (Figura 12) ya que el número de murciélagos insectívoros en el rango bajo muestra mayores valores en octubre y diciembre 2013 y junio 2014, mientras que en el rango intermedio bajo el mayor valor se observa en diciembre 2014. Para el rango intermedio alto los mayores valores ocurren en setiembre y octubre 2013 y para el rango alto la mayor cantidad de especies se registra desde octubre a diciembre 2013 y octubre 2014.

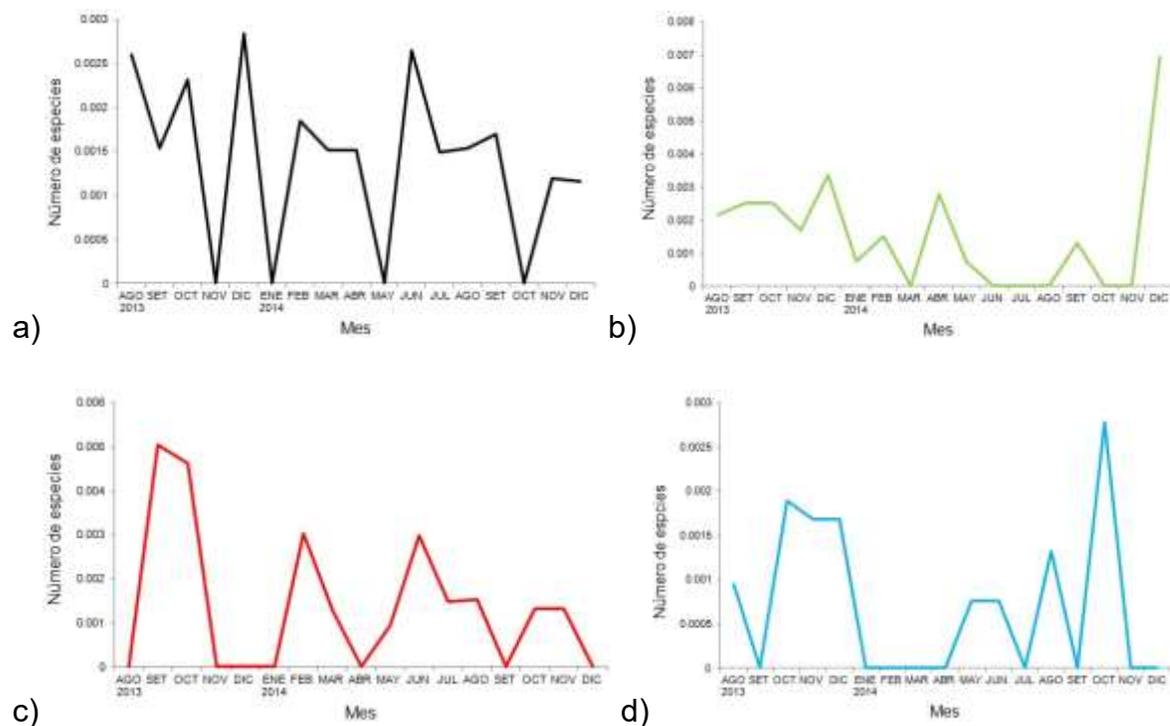


Figura 12. Número de especies insectívoras / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal: a) bajo, b) intermedio bajo, c) intermedio alto y d) alto en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

d) Distribución espacio-temporal de sexos del ensamblaje

Distribución altitudinal

Del total de individuos capturados durante el periodo de estudio se registraron 986 hembras y 864 machos. No se registró un efecto de la altitud en la proporción del número de hembras / número de machos ($F_{3,63} = 1.52$, $p = 0.21$), ambos entre esfuerzo de muestreo (Figura 13).

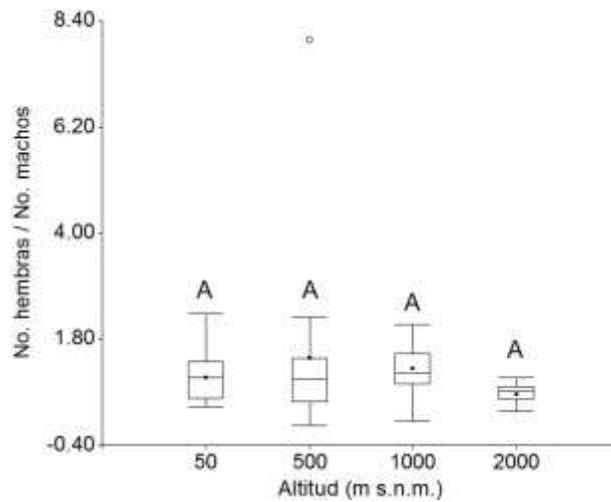


Figura 13. Número de hembras / número de machos entre esfuerzo de muestro en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Altitudes con diferente letra presentan diferencias significativas ($p < 0.05$).

Distribución temporal

Con respecto al patrón temporal de las hembras se puede observar que en el rango bajo el número de hembras oscila a lo largo del periodo de estudio, con su mayor valor en agosto 2013, mientras que tanto para el rango intermedio bajo e intermedio alto los mayores valores se presentan en octubre 2013 y agosto 2014. Finalmente, en el rango alto se observa que los mayores valores de hembras se registran en los meses de octubre 2013 y 2014 (Figura 14).

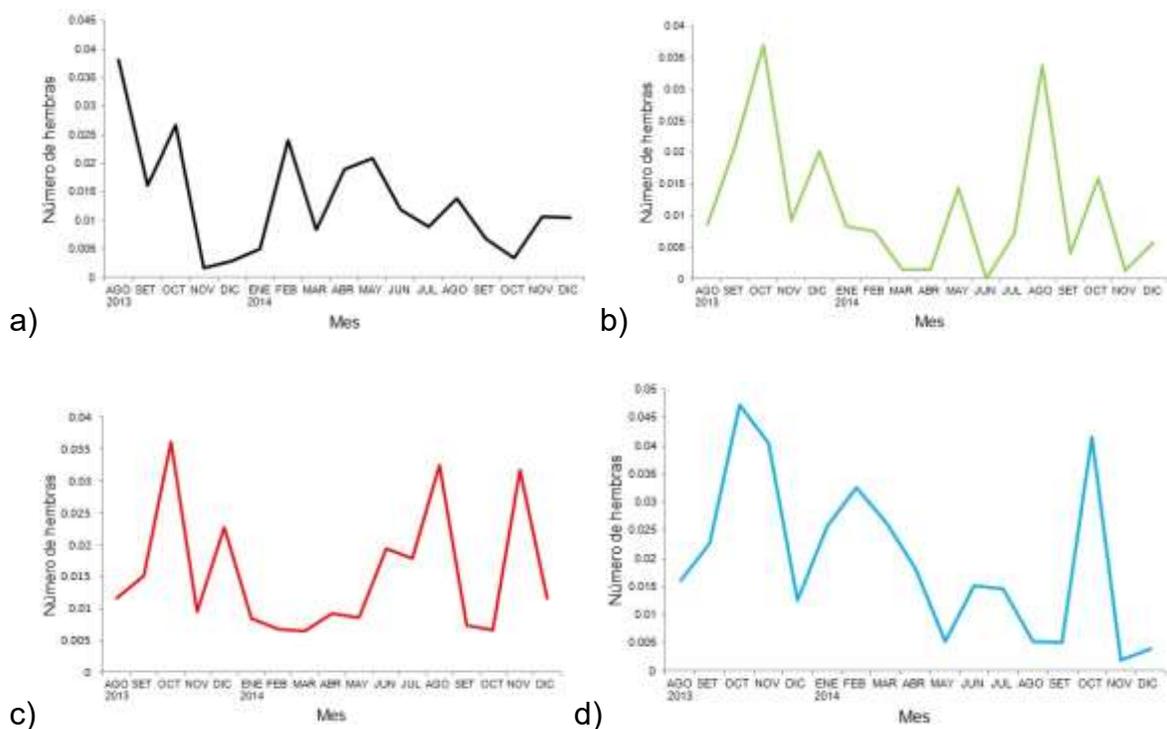


Figura 14. Número de hembras / esfuerzo de muestro por mes por rango altitudinal: a) bajo, b) intermedio bajo, c) intermedio alto y d) alto en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

Con respecto al patrón temporal de los machos se observa que en el rango bajo el número de machos muestra su mayor valor en octubre 2013, mientras que el rango intermedio bajo registra su mayor valor en agosto 2014. Por otro lado, en el rango intermedio alto los mayores valores se presentan en setiembre 2013 y noviembre 2014. Finalmente, el rango alto muestra la mayor abundancia de machos en octubre 2014 (Figura 15).

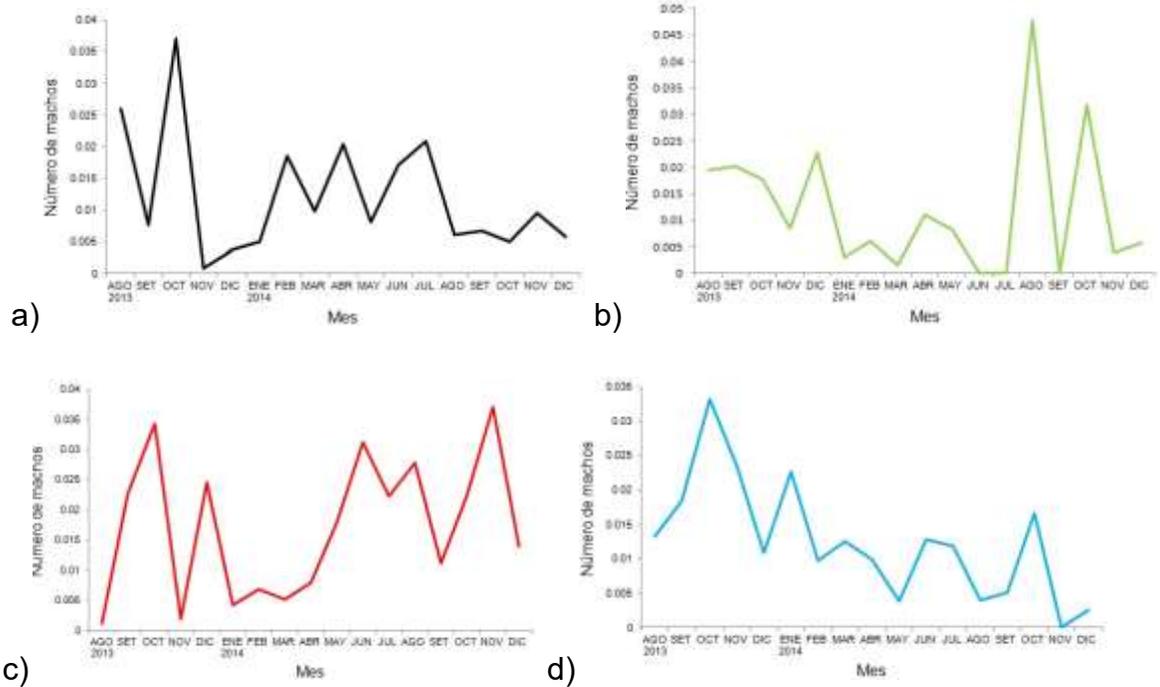


Figura 15. Número de machos / esfuerzo de muestro por mes por rango altitudinal: a) bajo, b) intermedio bajo, c) intermedio alto y d) alto en el sitio de estudio, agosto 2013 -diciembre 2014.

e) Distribución espacio-temporal de biomasa del ensamblaje

Distribución altitudinal

En cuanto a la distribución espacial de la biomasa se observa un aumento en relación con la altitud. La mayor biomasa se registró en el rango alto, luego en el rango intermedio alto, intermedio bajo y bajo respectivamente. Sin embargo, no se observó un efecto de la altitud ($F_{3,67} = 0.13$, $p = 0.94$) sobre la biomasa cuando se corrige el valor de biomasa por el esfuerzo de muestreo (Figura 16).

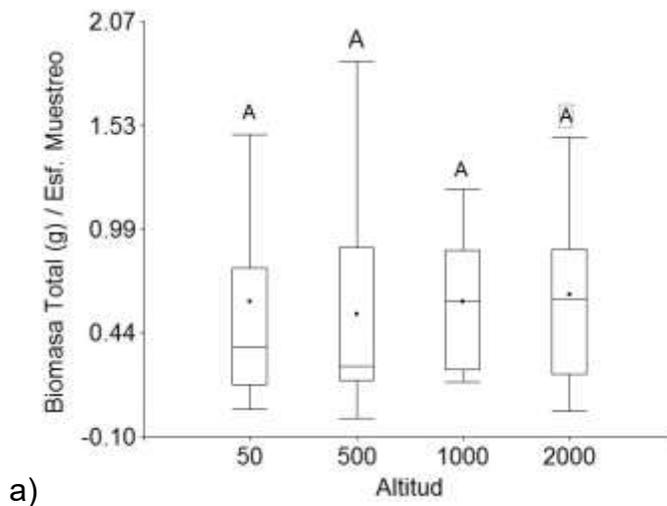


Figura 16. Biomasa total / esfuerzo de muestreo por altitud en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Altitudes con diferente letra presentan diferencias significativas ($p < 0.05$).

Distribución temporal

Con respecto al patrón temporal de la biomasa durante el periodo de estudio se puede observar que en el rango bajo los mayores valores de biomasa / esfuerzo de muestreo se registraron en octubre 2013 y abril 2014, mientras que el rango intermedio bajo registra su mayor valor en agosto 2014. Por otro lado, en el rango intermedio alto los mayores valores se presentan en octubre 2013 y noviembre 2014. Finalmente, el rango alto muestra los mayores valores en octubre 2013 y 2014 (Figura 17).

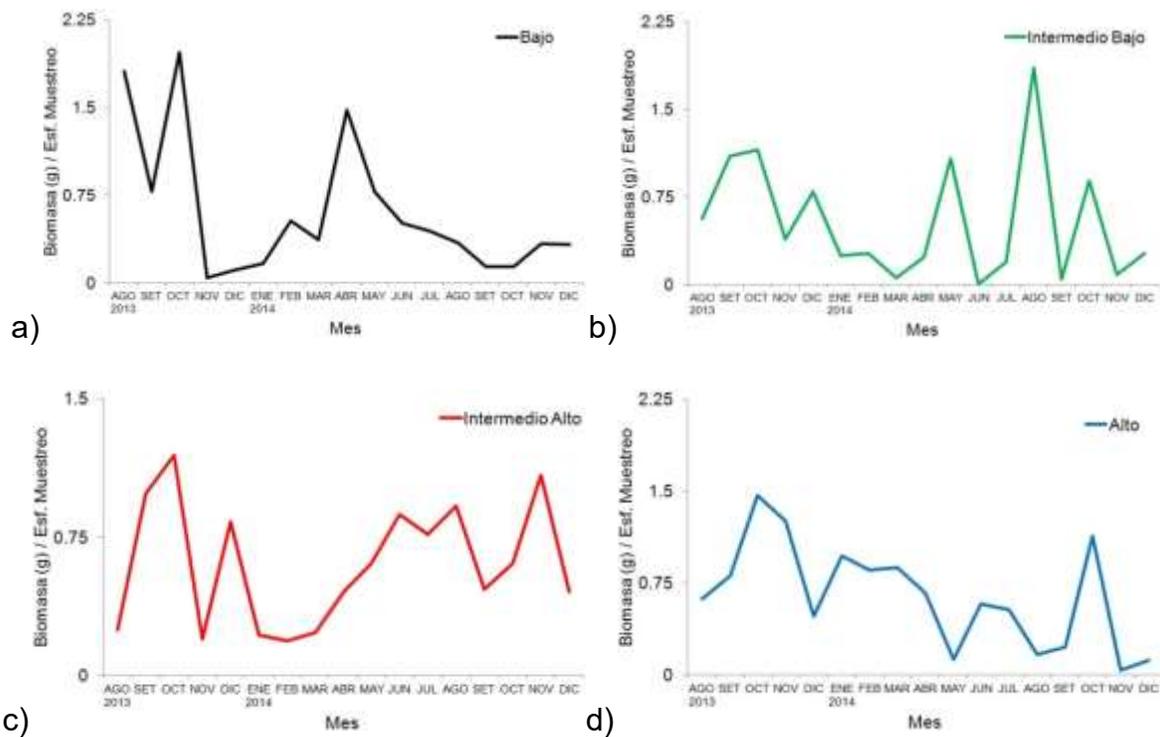


Figura 17. Biomasa total / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal: a) bajo, b) intermedio bajo, c) intermedio alto y d) alto en el sitio de estudio, agosto 2013 -diciembre 2014.

e) Distribución espacio-temporal de especies seleccionadas del ensamblaje

Distribución altitudinal

Se observó un efecto de la altitud en la abundancia relativa de 15 de las 18 especies seleccionadas con una abundancia total mayor a 20 individuos determinado por la prueba ANOVA de un factor. Solamente las especies *A. lituratus*, *E. alba*, *U. convexum* y *D. rotundus* no mostraron diferencias significativas con respecto a la altitud (Cuadro 5).

Cuadro 5. Resultados de la prueba ANOVA de un factor, comparando la cantidad de individuos por rango altitudinal de 18 especies con abundancia mayor a 20 individuos en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

Especie	g.l.	F	p
<i>P. mesoamericanus</i>	3, 64	10.13	<0.0001
<i>A. cultrata</i>	3, 64	5.88	0.0013
<i>H. underwoodi</i>	3, 64	5.46	0.0021
<i>C. castanea</i>	3, 64	4.74	0.0047
<i>C. perspicillata</i>	3, 64	9.38	<0.0001
<i>C. sowellii</i>	3, 64	3.55	0.0191
<i>A. jamaicensis</i>	3, 64	4.04	0.0108
<i>A. lituratus</i>	3, 64	2.07	0.1126
<i>D. azteca</i>	3, 64	8.72	0.0001
<i>D. phaeotis</i>	3, 64	3.55	0.0191
<i>D. tolteca</i>	3, 64	3.65	0.0170
<i>D. watsoni</i>	3, 64	4.47	0.0065
<i>E. alba</i>	3, 64	2.25	0.0906
<i>U. convexum</i>	3, 64	2.78	0.0482
<i>S. hondurensis</i>	3, 64	25.17	<0.0001
<i>S. mordax</i>	3, 64	10.89	<0.0001
<i>D. rotundus</i>	3, 64	1.82	0.1526
<i>M. pilosatibialis</i>	3, 64	3.72	0.0157

Se observó una mayor abundancia de *P. mesoamericanus* en el rango intermedio bajo que en todas las otras altitudes, mientras que para *A. cultrata* se registró una mayor abundancia en el rango intermedio alto que en los rangos bajo e intermedio bajo pero no diferente del rango alto (Figura 18).

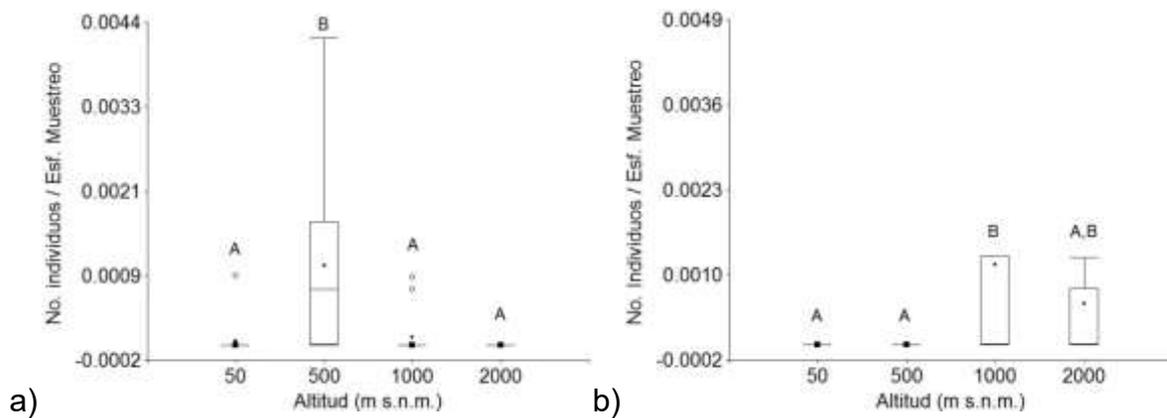


Figura 18. Número de individuos / esfuerzo de muestreo por altitud de las especies: a) *P. mesoamericanus* y b) *A. cultrata* en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Altitudes con diferente letra presentan diferencias significativas ($p < 0.05$)

En cuanto a la especie *H. underwoodi* se observó una mayor abundancia en las altitudes de los rangos intermedio alto y alto con respecto a las otras altitudes. Para la especie *C. castanea* se registró una mayor abundancia en el rango bajo, seguida del intermedio alto e intermedio bajo, todas estas significativamente diferentes de la abundancia del rango alto, pero no diferentes entre ellas (Figura 19).

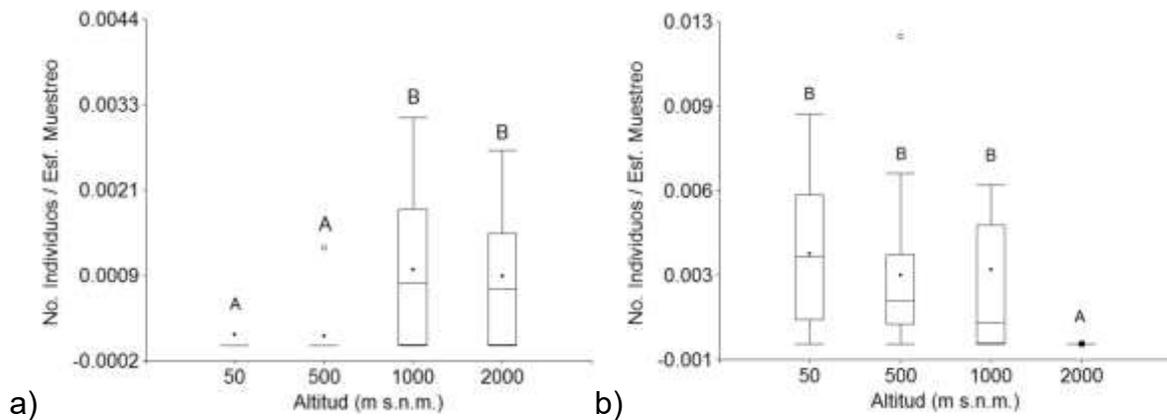


Figura 19. Número de individuos / esfuerzo de muestreo por altitud de las especies: a) *H. underwoodi* y b) *C. castanea* en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Altitudes con diferente letra presentan diferencias significativas ($p < 0.05$).

Se observó una mayor abundancia de *C. perspicillata* en el rango intermedio bajo que en las otras altitudes, mientras que para *C. sowellii* se registró una mayor

abundancia en el rango intermedio alto que el rango alto, pero no diferente de los rangos bajo e intermedio bajo (Figura 20).

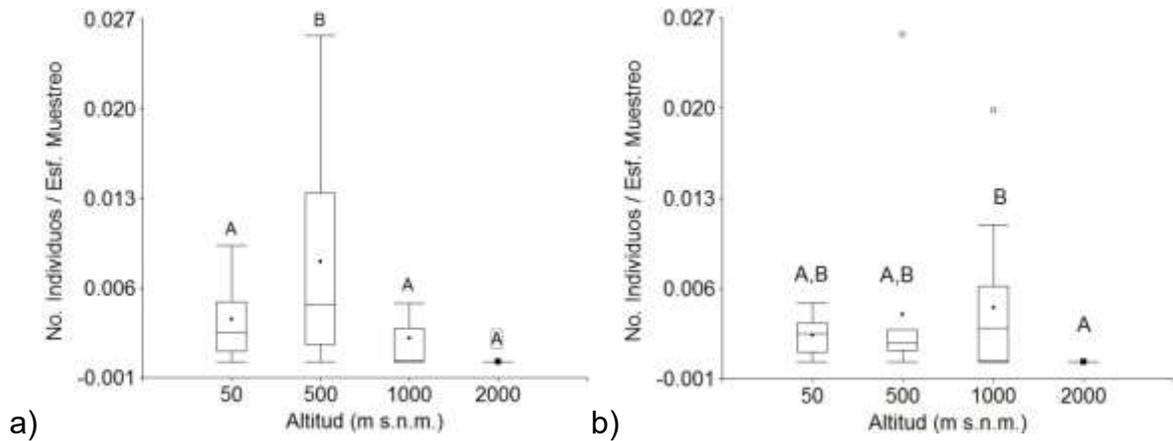


Figura 20. Número de individuos / esfuerzo de muestreo por altitud de las especies: a) *C. perspicillata* y b) *C. sowellii* en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Altitudes con diferente letra presentan diferencias significativas ($p < 0.05$).

En cuanto a la especie *A. jamaicensis* se observó una abundancia significativamente mayor en el rango bajo que en los rangos intermedio alto y alto, pero no con respecto al rango intermedio bajo. Para la especie *M. pilosatibialis* se observó una abundancia significativa mayor en el rango intermedio alto que en los rangos bajo e intermedio bajo, pero no mayor a la del rango alto (Figura 21).

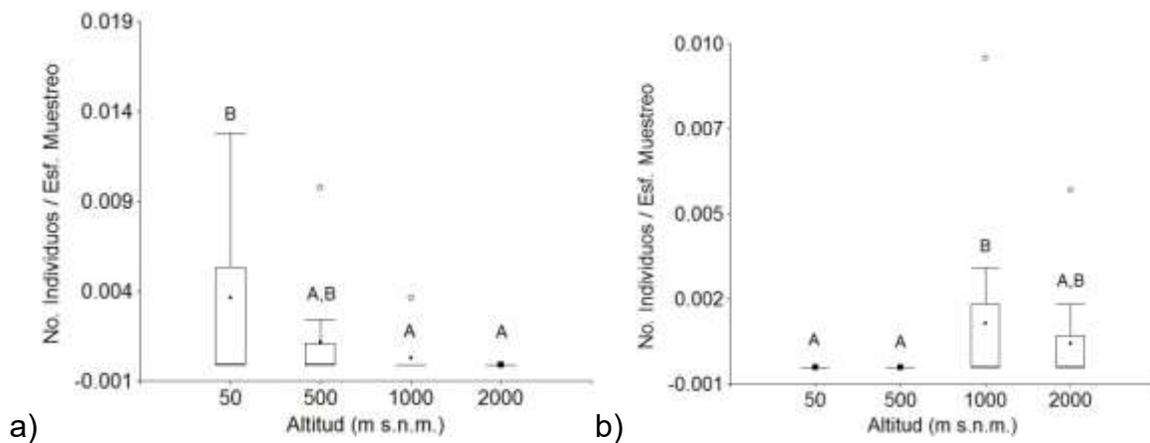


Figura 21. Número de individuos / esfuerzo de muestreo por altitud de las especies: a) *A. jamaicensis* y b) *M. pilosatibialis* en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Altitudes con diferente letra presentan diferencias significativas ($p < 0.05$).

Se observó una abundancia significativamente mayor de *D. azteca* en el rango alto que en todas las otras altitudes, mientras que para *D. phaeotis* se registró una mayor abundancia en el rango bajo que el rango alto, pero no diferente de los rangos intermedio bajo e intermedio alto (Figura 22).

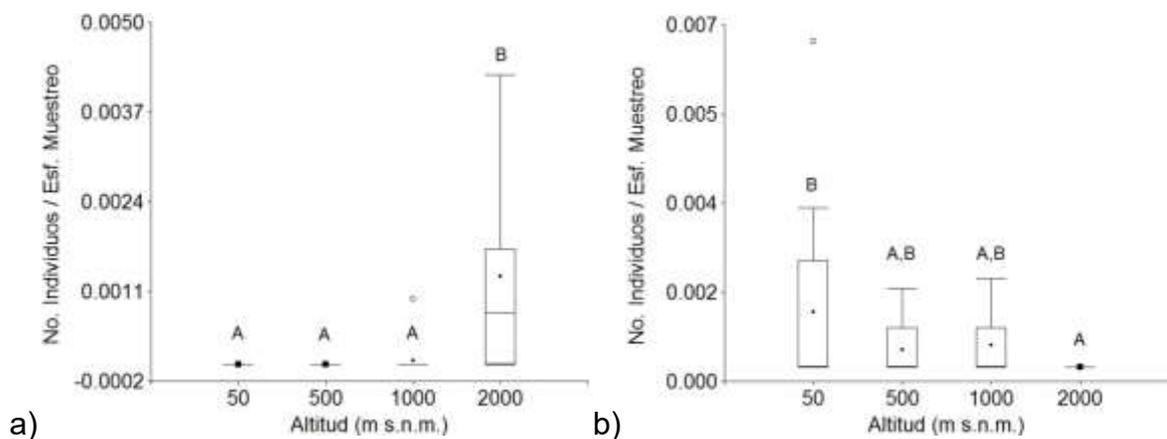


Figura 22. Número de individuos / esfuerzo de muestreo por altitud de las especies: a) *D. azteca* y b) *D. phaeotis* en el sitio de estudio, agosto 2013- diciembre 2014. Altitudes con diferente letra presentan diferencias significativas ($p < 0.05$).

En cuanto a la especie *D. toltecus* se observó una abundancia significativamente mayor en el rango alto que en los rangos bajo e intermedio bajo, pero no intermedio alto. Finalmente, para la especie *D. watsoni* se observaron diferencias significativas de los rangos bajo e intermedio bajo con respecto al rango alto, pero no con respecto al intermedio alto (Figura 23).

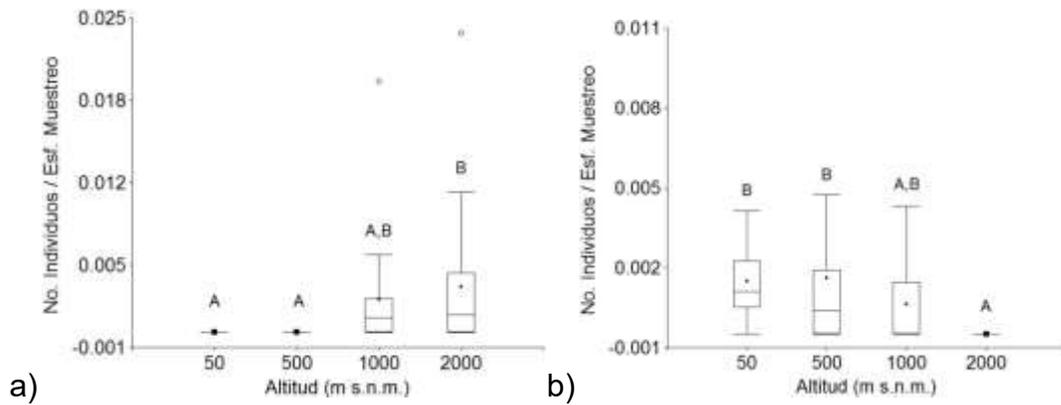


Figura 23. Número de individuos / esfuerzo de muestreo por altitud de las especies: a) *D. toltecus* y b) *D. watsoni* en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Altitudes con diferente letra presentan diferencias significativas ($p < 0.05$).

Para las especies *E. alba*, *U. convexum* y *D. rotundus* no se registró un efecto de la altitud con respecto a la abundancia. En cuanto a la especie *S. hondurensis* se observó una abundancia significativamente mayor en el rango alto que en todos los otros rangos altitudinales. Finalmente, para la especie *S. mordax* se observó una mayor abundancia en el rango intermedio alto que en todos los rangos (Figura 24).

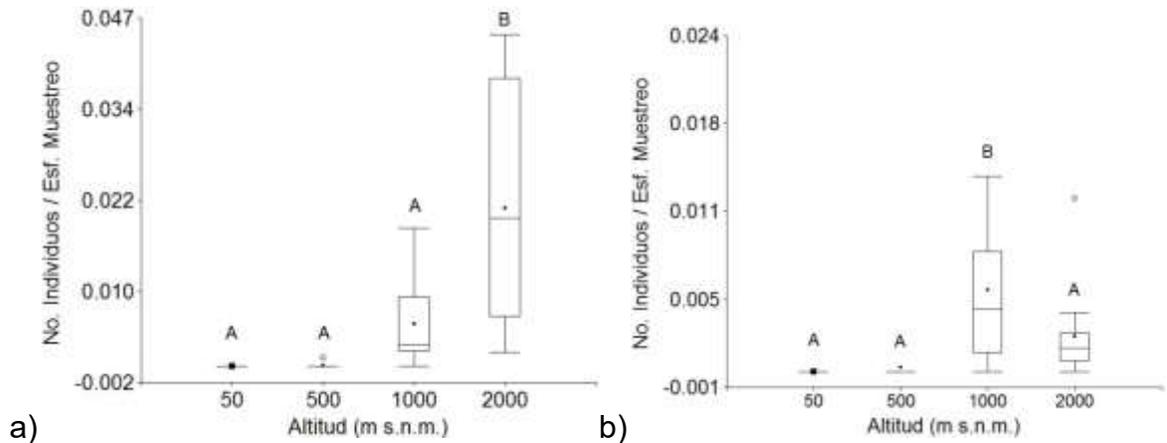


Figura 24. Número de individuos / esfuerzo de muestreo por altitud de las especies: a) *S. hondurensis* y b) *S. mordax* en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Altitudes con diferente letra presentan diferencias significativas ($p < 0.05$).

Distribución temporal

Con respecto al patrón temporal de la especie *P. mesoamericanus* se observó que esta presentó la mayor abundancia en diciembre del 2013 en el rango intermedio bajo que en los rangos bajo o intermedio bajo. Para la especie *A. cultrata* el patrón temporal es muy variable, con mayor abundancia registrada desde setiembre 2013 hasta enero 2014 en el rango intermedio alto (Figura 25).

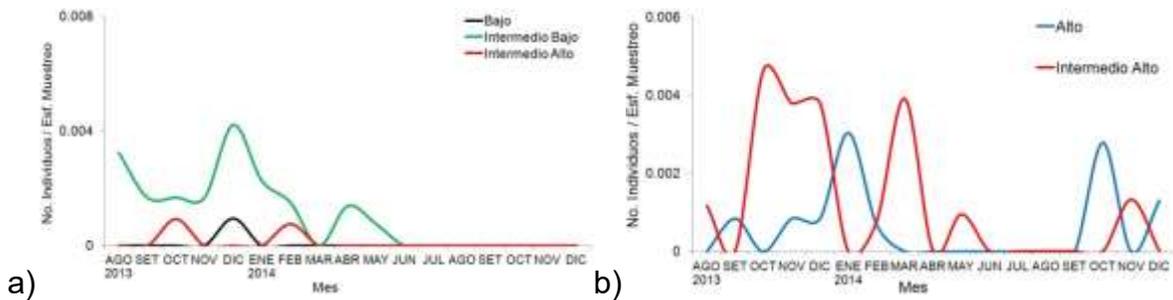


Figura 25. Número de individuos / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal de las especies: a) *P. mesoamericanus* y b) *A. cultrata* en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

La especie *H. underwoodi* presenta alta variabilidad temporal, con las mayores abundancias en los meses de agosto de ambos años en los rangos alto e intermedio alto. Con respecto a la especie *C. castanea* el patrón temporal es muy variable, con las mayores abundancias que oscilan desde mayo hasta octubre del 2014 en todas las altitudes excepto en el rango alto (Figura 26).

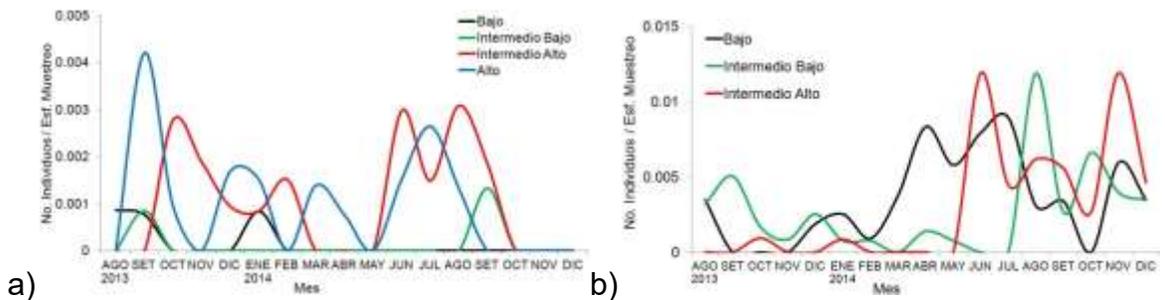


Figura 26. Número de individuos / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal de las especies: a) *H. underwoodi* y b) *C. castanea* en el sitio de estudio, agosto 2013 -diciembre 2014.

La especie *C. perspicillata* también presenta alta variabilidad con las mayores abundancias en los meses de octubre del 2013 y agosto del 2014 en el rango intermedio bajo. Por otro lado, para la especie *C. sowellii* se registra también la mayor abundancia en agosto del 2014 en el rango intermedio bajo (Figura 27).

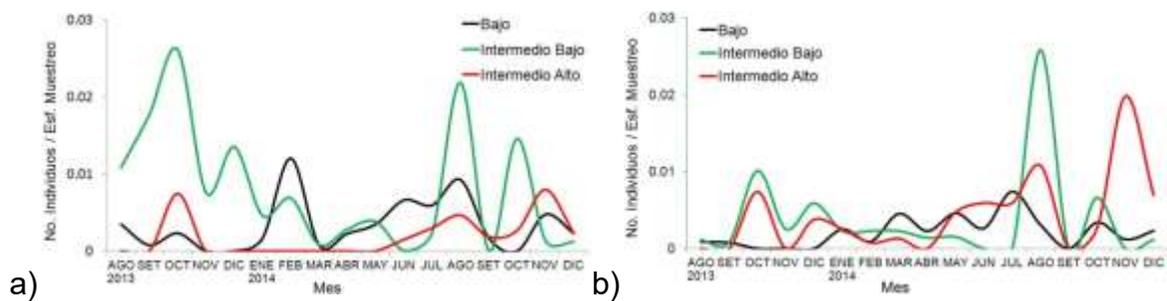


Figura 27. Número de individuos / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal de las especies: a) *C. perspicillata* y b) *C. sowellii* en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

Con respecto al patrón temporal de la especie *A. jamaicensis* se observa que presenta mayor abundancia en dos periodos en varios rangos al mismo tiempo, octubre del 2013 en los rangos intermedio bajo y bajo, así como en abril y mayo en los rangos bajo, intermedio bajo e intermedio alto. El patrón temporal de *A. lituratus* es similar al de la especie anterior ya que registra dos incrementos de abundancia en octubre del 2013 y abril y mayo del 2014 en los rangos bajo e intermedio bajo (Figura 28).

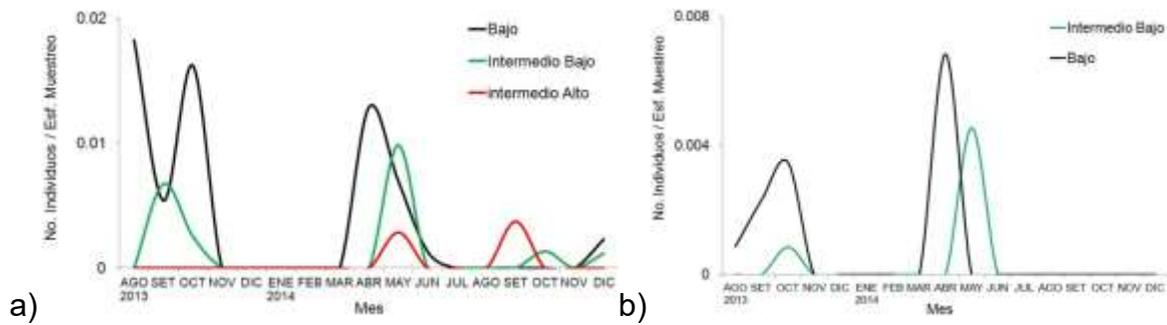


Figura 28. Número de individuos / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal de las especies: a) *A. jamaicensis* y b) *A. lituratus* en el sitio de estudio, agosto 2013- diciembre 2014.

Con respecto al patrón temporal de la especie *D. aztecus*: los mayores valores se observan en octubre 2013 en el rango alto y luego decrecen. El patrón temporal de *D. phaeotis* muestra valores fluctuantes en varias elevaciones, pero con mayores valores en agosto 2013, febrero y setiembre 2014 en el rango bajo (Figura 29).

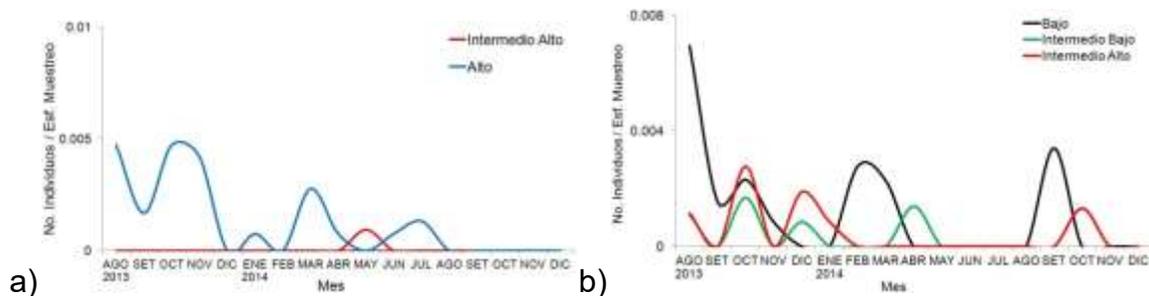


Figura 29. Número de individuos / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal de las especies: a) *D. aztecus* y b) *D. phaeotis* en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

Para la especie *D. toltecus* se registra una mayor abundancia en octubre y diciembre 2013 en los rangos alto e intermedio alto respectivamente. El patrón temporal de *D. watsoni* muestra mayores valores en octubre 2014 y diciembre 2013 en el rango intermedio bajo (Figura 30).

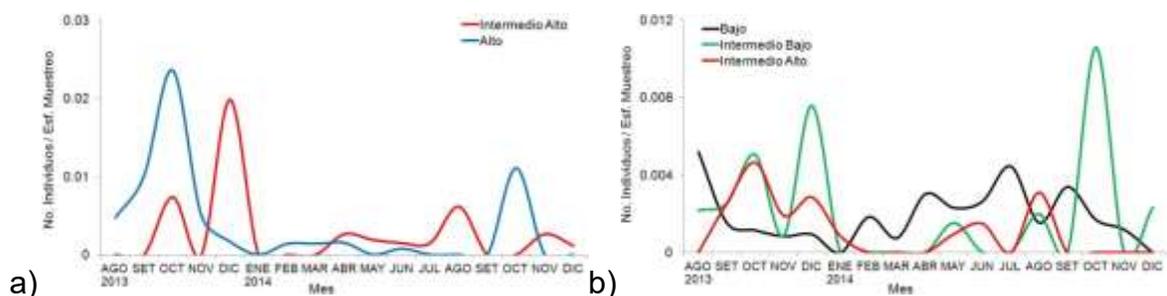


Figura 30. Número de individuos / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal de las especies: a) *D. toltecus* y b) *D. watsoni* en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

Las especies *E. alba* y *U. convexum* muestran un solo pico de abundancia en el rango bajo en febrero 2014 y octubre 2013 respectivamente (Figura 31).

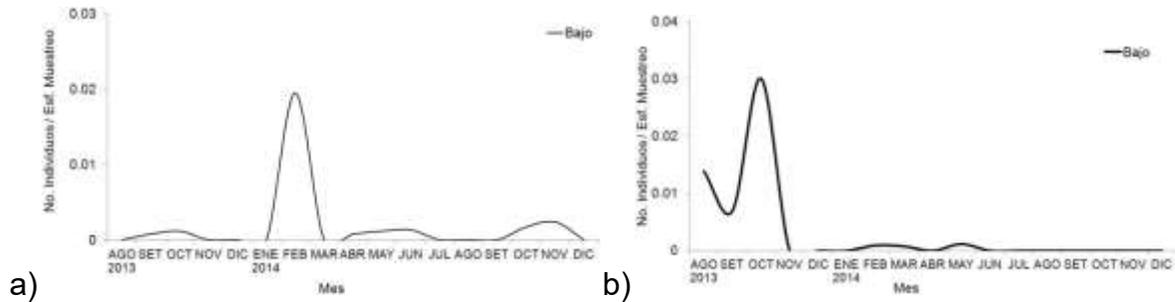


Figura 31. Número de individuos / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal de las especies: a) *E. alba* y b) *U. convexum*, agosto 2013 - diciembre 2014.

Para la especie *S. hondurensis* el patrón es fluctuante, con los mayores valores en octubre 2013, de enero a abril, junio y octubre 2014, todos en el rango alto. Con respecto a la especie *S. mordax* se observa que los mayores valores de abundancia registrada corresponden a setiembre-octubre 2013 en el rango intermedio alto (Figura 32).

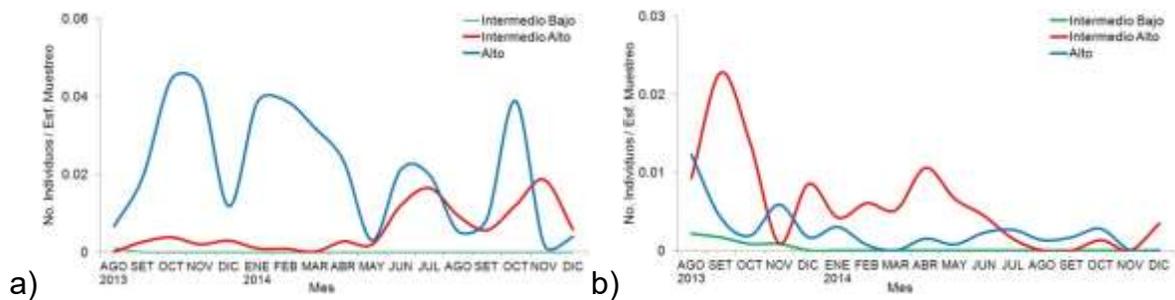


Figura 32. Número de individuos / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal de las especies: a) *S. hondurensis* y b) *S. mordax* en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

El patrón temporal de la especie *D. rotundus* muestra la mayor abundancia en octubre 2014 en el rango intermedio bajo. Finalmente, la mayor abundancia para la especie *M. pilosatibialis* se registra en agosto 2014 en el rango intermedio alto (Figura 33).

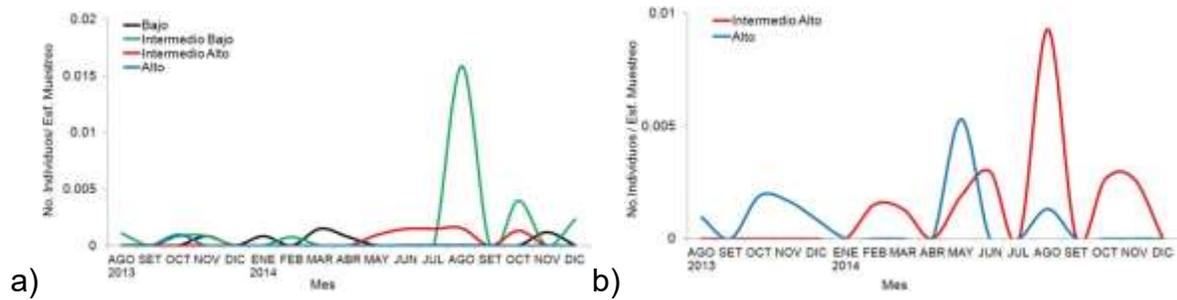


Figura 33. Número de individuos / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal de las especies: a) *D. rotundus* y b) *M. pilosatibialis* en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

Capítulo II. Diversidad α y β espacio-temporal del ensamblaje de murciélagos en un gradiente altitudinal y su relación con variables climáticas

Diversidad α

Patrón α espacial

Con respecto a la diversidad α acumulada espacialmente (α^{ACE}), los rangos bajo e intermedio alto son los que presentan mayores valores, posteriormente el rango intermedio bajo y finalmente el rango altitudinal alto (Cuadro 6). Cuando se considera la diversidad α acumulada espacialmente entre el esfuerzo de muestreo ($\alpha^{ACE/EM}$) se observa que es mayor en el rango intermedio alto, luego en el rango bajo, intermedio bajo y alto respectivamente (Cuadro 6). Las medidas de diversidad α promedio espacial (α^{XE}) y la diversidad α promedio espacial entre el esfuerzo de muestreo (α^{XE-EM}) muestran el mismo patrón anteriormente descrito (Cuadro 6).

Patrón α temporal

Con respecto a la diversidad α puntual (α^P), en el rango bajo los mayores valores se observan en agosto, setiembre y octubre del 2013 y desde febrero a junio del 2014. Para el rango intermedio bajo los mayores valores corresponden al período que va desde agosto hasta diciembre del 2013. En el rango intermedio alto la diversidad α puntual presenta los mayores valores en los meses de octubre del 2013 y agosto del 2014. Finalmente, en el rango alto los mayores valores se observan de octubre del 2013 a enero del 2014. Con respecto a la diversidad α promedio temporal (α^{XT}) y la diversidad α promedio temporal entre el esfuerzo de muestreo (α^{XT-EM}), el mayor valor se registró en octubre 2013 para ambas medidas (Cuadro XX).

Cuadro 6. Medidas de diversidad alfa por mes y rango altitudinal en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Simbología: α^P puntual (α^P), α^{PEM} puntual/esfuerzo de muestreo (α^{PEM}), α^{XE} promedio espacial (α^{XE}), α^{XE-EM} promedio espacial/esfuerzo de muestreo (α^{XE-EM}), α^{ACE} acumulada espacial (α^{ACE}), α^{ACE-EM} acumulada espacial/esfuerzo de muestreo (α^{ACE-EM}), α^{XT} promedio temporal (α^{XT}) y α^{XT-EM} promedio temporal/esfuerzo de muestreo (α^{XT-EM}).

Mes	Rango Altitudinal									
	Bajo		Intermedio bajo		Intermedio Alto		Alto		α^{XT}	α^{XT-EM}
	α^P	α^{PEM}	α^P	α^{PEM}	α^P	α^{PEM}	α^P	α^{PEM}		
Agosto 2013	15	0.013	11	0.012	3	0.003	5	0.005	8.5	0.0021
Setiembre	12	0.009	13	0.011	6	0.015	7	0.006	9.5	0.0023
Octubre	12	0.014	13	0.011	19	0.018	9	0.009	13.25	0.0032
Noviembre	3	0.003	9	0.008	6	0.006	9	0.008	6.75	0.0015
Diciembre	5	0.005	13	0.011	10	0.009	8	0.007	9	0.0020
Enero 2014	7	0.006	5	0.004	8	0.007	7	0.005	6.75	0.0013
Febrero	11	0.010	7	0.005	9	0.007	5	0.003	8	0.0016
Marzo	10	0.008	2	0.002	4	0.005	5	0.007	5.25	0.0013
Abril	10	0.008	8	0.011	4	0.005	5	0.004	6.75	0.0016
Mayo	9	0.010	7	0.005	11	0.010	3	0.002	7.5	0.0016
Junio	10	0.013	0	0.000	13	0.019	7	0.005	7.5	0.0028
Julio	6	0.009	2	0.005	10	0.015	4	0.005	5.5	0.0022
Agosto	6	0.009	6	0.012	11	0.017	4	0.005	6.75	0.0026
Setiembre	5	0.009	2	0.003	5	0.009	2	0.003	3.5	0.0014
Octubre	4	0.007	9	0.012	10	0.013	5	0.014	7	0.0028
Noviembre	9	0.011	2	0.003	9	0.012	1	0.002	5.25	0.0018
Diciembre	8	0.009	6	0.007	7	0.008	3	0.004	6	0.0018
α^{XE}	8.3		6.7		8.5		5.2			
$\alpha^{XE/EM}$	0.00050		0.00042		0.00058		0.00030			
α^{ACE}	33		27		32		16			
$\alpha^{ACE/EM}$	0.0020		0.0017		0.0022		0.0009			

Con respecto a los números de Hill 0 se observa en la Figura 34 que no existe diferencia entre los ensamblajes de rangos bajo, intermedio alto e intermedio bajo dado el traslape de los intervalos de confianza. Los valores de Hill 0 para el ensamblaje del rango alto, por otro lado, son significativamente inferiores a los valores de los otros tres ensamblajes (Figura 34).

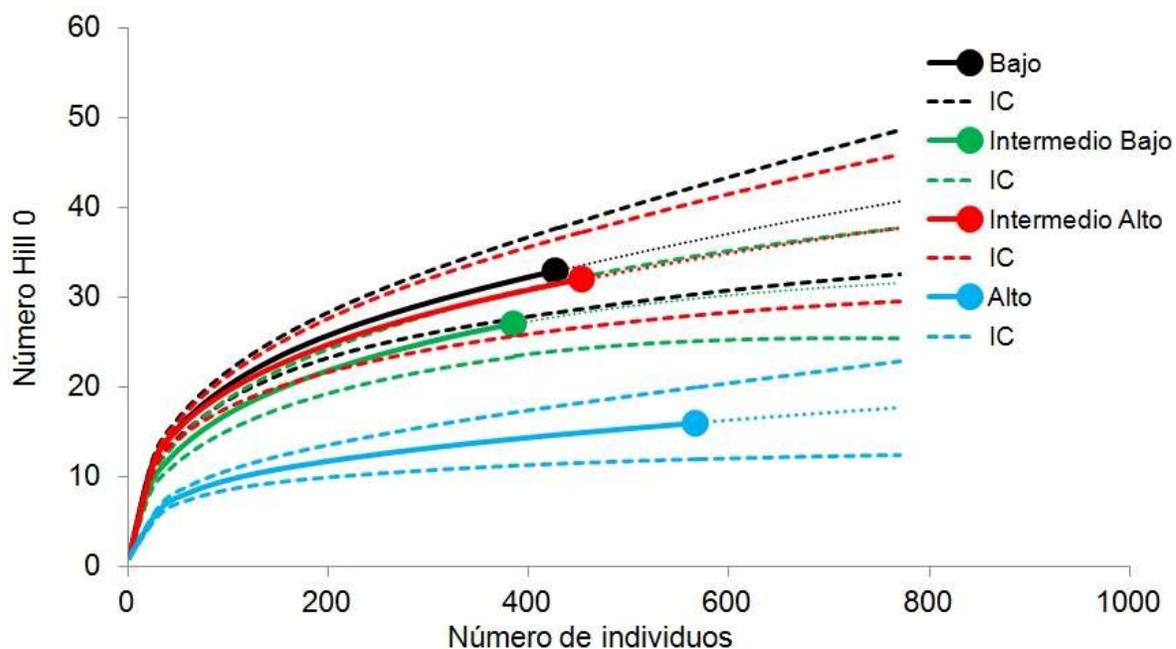


Figura 34. Número de Hill 0 con respecto al número de individuos por rango altitudinal del sitio de estudio, agosto 2013- diciembre 2014. Líneas sólidas=datos interpolados, líneas punteadas=datos extrapolados, IC=intervalo de confianza.

Por otro lado, con respecto al número de Hill 1 se observa que los valores menores corresponden al ensamblaje del rango alto, luego al del rango intermedio bajo y no presentan traslape entre ellos o con los rangos bajo o intermedio alto. En éstos últimos ensamblajes se registran los mayores valores de este indicador y existe traslape de sus intervalos de confianza (Figura 35).

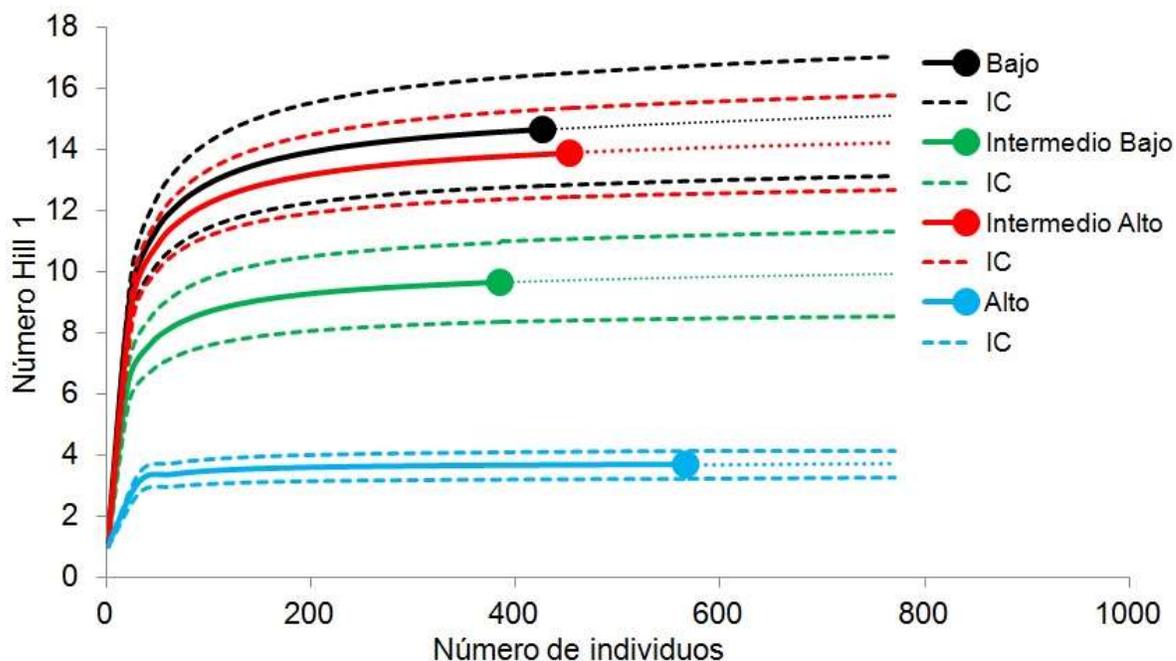


Figura 35. Número de Hill 1 con respecto al número de individuos por rango altitudinal del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Líneas sólidas=datos interpolados, líneas punteadas=datos extrapolados, IC=intervalo de confianza.

Con respecto al número de Hill 2, se observa en la Figura 36 que, al igual que con el número de Hill 1, no existe diferencia entre los valores de los ensamblajes de los rangos bajo e intermedio alto. Además, los valores de los ensamblajes de los rangos intermedio bajo y alto son significativamente menores que los valores para los otros dos ensamblajes y no traslapan entre sí (Figura 36).

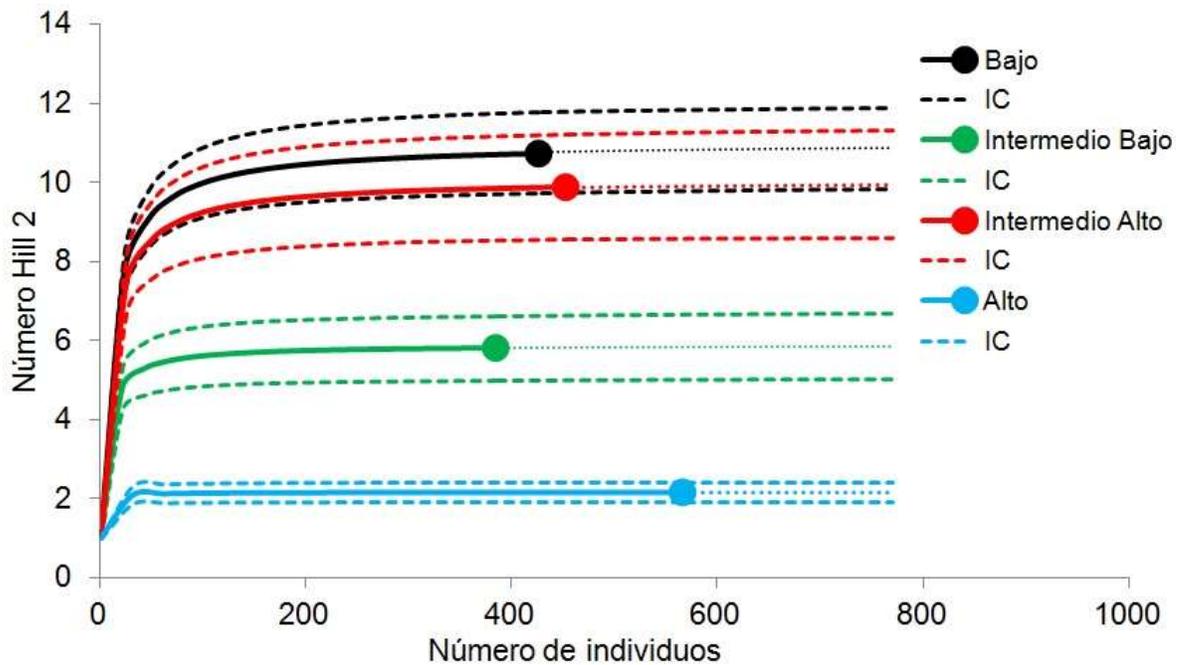


Figura 36. Número de Hill 2 con respecto al número de individuos por rango altitudinal del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Líneas sólidas=datos interpolados, líneas punteadas=datos extrapolados, IC=intervalo de confianza.

Con respecto a los rangos de abundancia / dominancia de los ensamblajes en cada rango altitudinal se observa que los ensamblajes de los rangos bajo e intermedio alto muestran menor dominancia y más equitatividad que los ensamblajes de los rangos intermedio bajo y alto (Figura 37). El ensamblaje del rango alto es el que presenta mayor dominancia, mientras que el rango bajo es el que presenta menos dominancia (Figura 37).

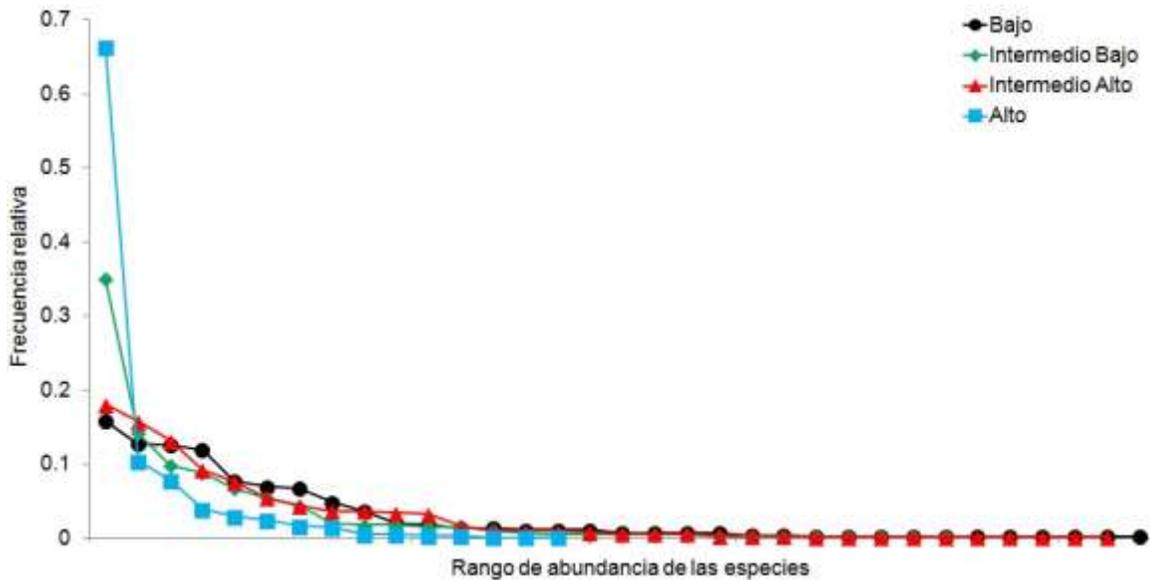


Figura 37. Rangos de abundancia relativa de los ensamblajes por rango altitudinal en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

Con respecto al patrón observado en el ensamblaje del rango bajo se observa que las especies dominantes del ensamblaje corresponden a las especies frugívoras *A. jamaicensis*, *C. castanea*, *U. convexum* y *C. perspicillata* (Figura 38). Posteriormente se observa otras especies menos dominantes como *C. sowellii*, *D. watsoni* y *E. alba*. Asimismo, existe un grupo de 24 especies con abundancias relativas muy bajas (Figura 38).

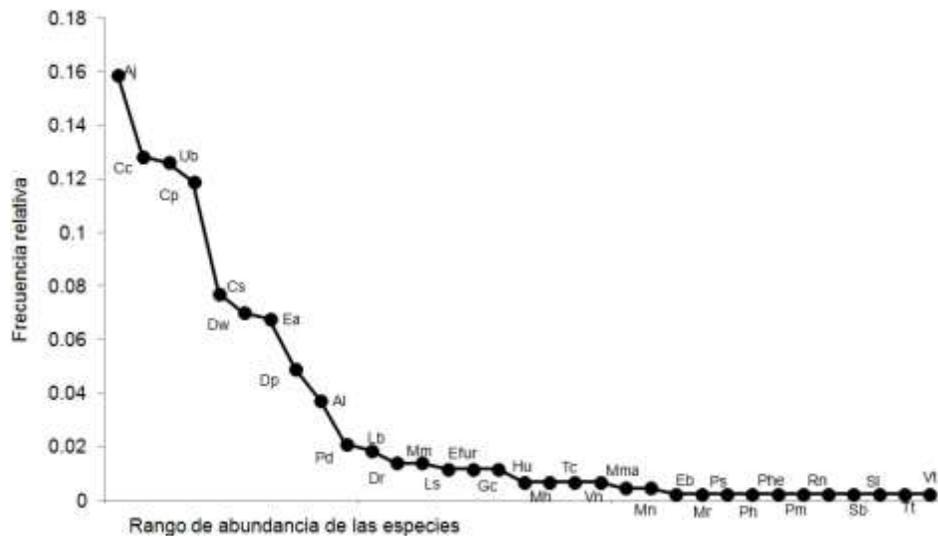


Figura 38. Rangos de abundancia relativa de las especies del ensamblaje del rango bajo del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

Con respecto al rango intermedio bajo se observa que las especies dominantes del ensamblaje corresponden a las especies frugívoras *C. perspicillata*, *C. castanea* y *C. sowellii* respectivamente (Figura 39). Se observa además que existe un grupo de 20 especies con abundancias relativas bajas (Figura 39).

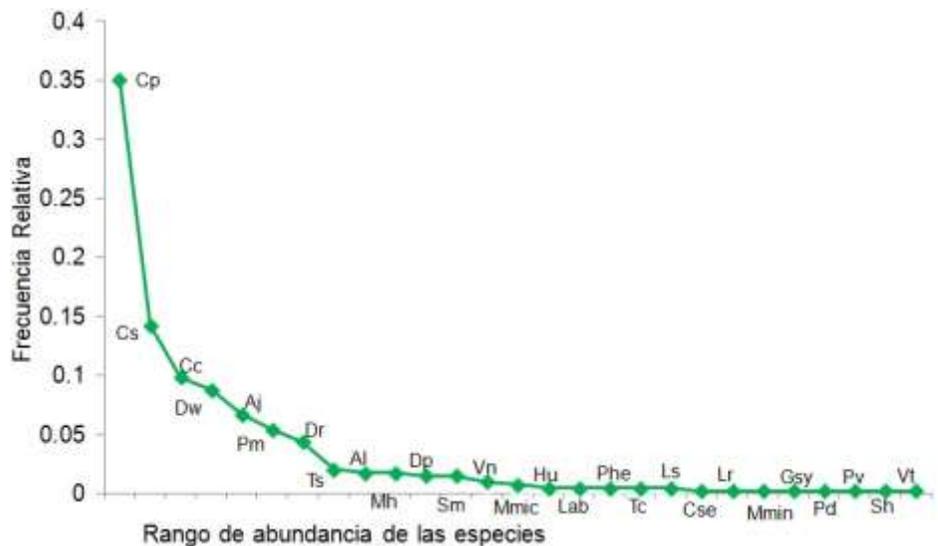


Figura 39. Rango de abundancia de las especies del ensamblaje del rango intermedio bajo del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

En el ensamblaje del rango intermedio alto las especies dominantes corresponden a las especies frugívoras *S. hondurensis* y *S. mordax*, seguida de las especies *C. sowellii* y *D. tolteca* (Figura 40). Se observa que existe un grupo de 20 especies con abundancias relativas bajas.

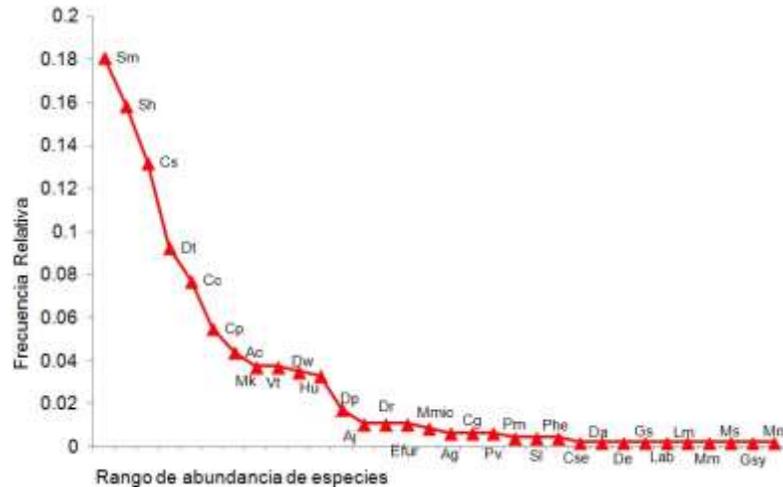


Figura 40. Rango de abundancia de las especies del ensamblaje del rango intermedio alto del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

En el ensamblaje del rango alto existe una sola especie sumamente dominante: *S. hondurensis*. Con valores muy inferiores de abundancia relativa se registra la especie *D. tolteca* y un grupo de 12 especies con abundancias bajas (Figura 41).

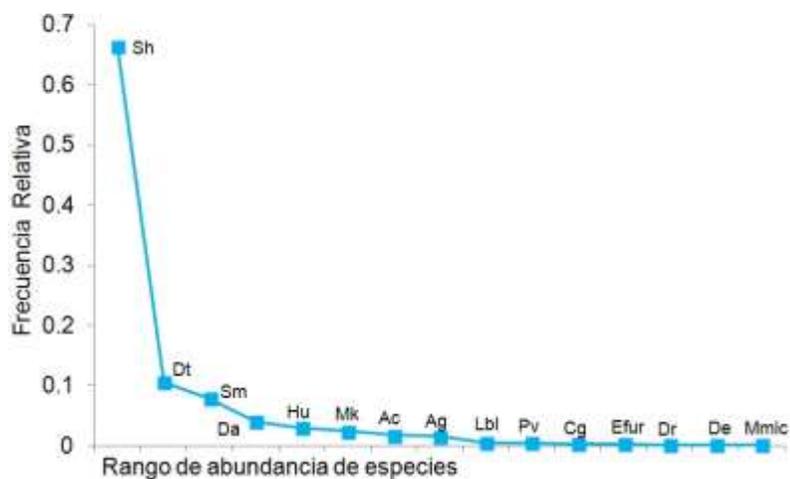


Figura 41. Rango de abundancia relativa de especies del ensamblaje del rango alto del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

Diversidad β

Patrón β espacial y temporal

El ordenamiento generado por el escalamiento multidimensional no paramétrico (NMDS) realizado con base en los 4 índices seleccionados genera un agrupamiento característico para cada índice, así como su valor de *stress* (Cuadro 7). Los ordenamientos generados a partir de los índices Bray-Curtis, medida Euclideana y Manhattan son significativos, mientras que el ordenamiento basado en el índice Jaccard muestra valores no significativos. El ordenamiento basado en la medida Euclideana presenta el menor nivel de stress (Cuadro 7).

Cuadro 7. Valor de stress del escalamiento no métrico multidimensional (NMDS) basado en 4 índices de diversidad beta del ensamblaje de murciélagos por rango altitudinal en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Valores significativos =*.

Índice	Valor de stress
Jaccard	0.21
Bray-Curtis	0.039*
Euclideana	0.0066*
Manhattan	0.040*

El ordenamiento generado para la medida de distancia Euclideana evidencia que existe superposición casi completa entre los ensamblajes de los rangos bajo e intermedio bajo. La superposición de estos dos ensamblajes con el del rango intermedio alto es menor. Finalmente, existe baja superposición del ensamblaje del rango alto con los demás rangos (Figura 42).

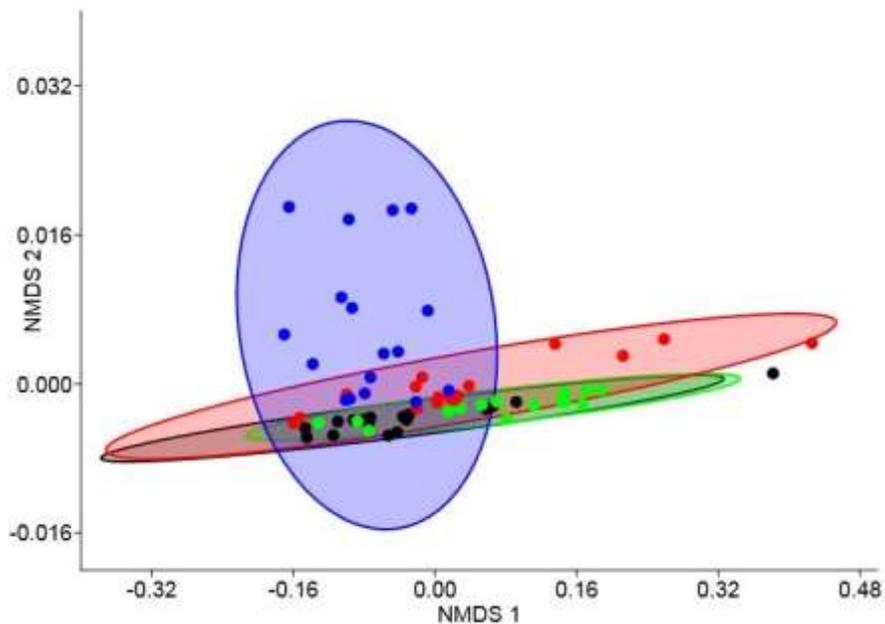


Figura 42. Ordenamiento NMDS basado en medida Euclídeana de los ensamblajes por rango altitudinal del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Simbología de colores por rango: negro: bajo, verdes: intermedio bajo, rojos: intermedio alto y azules: alto. Elipses representan intervalos de confianza del 95%.

En el ordenamiento generado para el índice Bray-Curtis se observa que existe una alta superposición entre los ensamblajes de los rangos bajo, intermedio bajo e intermedio alto (Figura 43). Existe baja superposición entre el ensamblaje del rango alto con respecto a los otros ensamblajes (Figura 43).

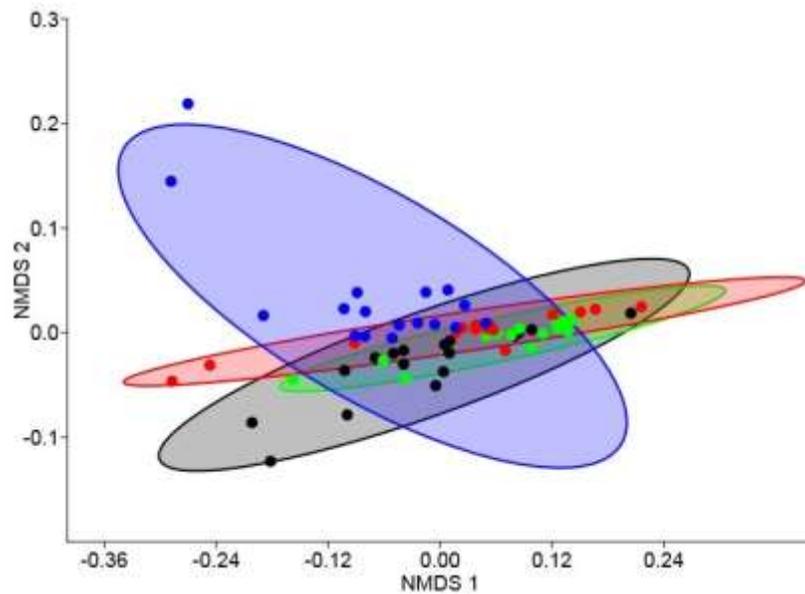


Figura 43. Ordenamiento NMDS basado en el índice Bray-Curtis de los ensamblajes por rango altitudinal del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Simbología de colores por rango: negro= bajo, verdes=intermedio bajo, rojos= intermedio alto y azules=alto. Elipses representan intervalos de confianza de 95%.

En el ordenamiento basado en el índice Manhattan se observa que existe una alta superposición entre todos los rangos altitudinales (Figura 44). Como se puede observar todos los ensamblajes traslapan con la excepción del ensamblaje del rango intermedio bajo (Figura 44).

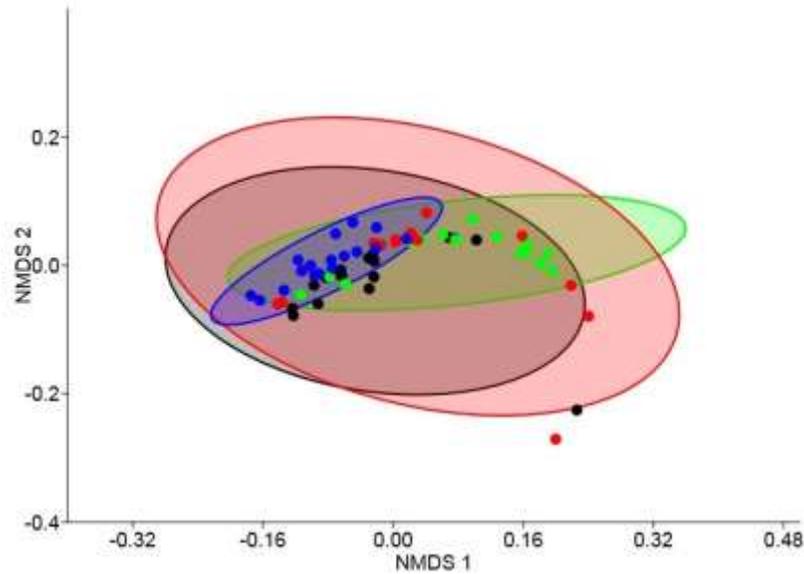


Figura 44. Ordenamiento NMDS basado en el índice Manhattan de los ensamblajes por rango altitudinal del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Simbología de color por rango: negros= bajo, verdes= intermedio bajo, rojos= intermedio alto y azules= alto. Elipses representan intervalos de confianza de 95%.

El análisis de similaridad (ANOSIM) basado en los tres índices significativos del NMDS muestran diferencias significativas entre la composición de los ensamblajes por altitud (Cuadro 8). El análisis ANOSIM con base en la medida Euclídeana muestra diferencias significativas entre tres comparaciones de ensamblajes de rangos adyacentes (Cuadro 8). La mayor diferencia observada fue entre los ensamblajes de los rangos intermedio bajo - alto ($R=0.47$), seguida de los ensamblajes de los rangos bajo - intermedio bajo ($R=0.26$) y finalmente los ensamblajes de los rangos intermedio alto - alto ($R=0.19$).

El análisis ANOSIM basado en el índice Bray-Curtis indica que hay diferencias significativas entre los ensamblajes de todos los rangos con la excepción de intermedio bajo - intermedio alto. Al igual que con el análisis anterior la mayor diferencia observada fue entre los ensamblajes de los rangos intermedio bajo - alto ($R=0.42$) y la menor diferencia registrada fue entre los ensamblajes de los rangos

bajo - intermedio alto (R=0.12). Finalmente, el análisis basado en el índice Manhattan muestra diferencias significativas entre cuatro comparaciones de ensamblajes de rangos (Cuadro 8). Al igual que los análisis anteriores el mayor valor se registró entre los ensamblajes de los rangos intermedio bajo - alto (R=0.52; Cuadro 8).

Cuadro 8. Resumen de la prueba ANOSIM (valor de R) basado en tres medidas de similaridad y probabilidad corregida por la prueba Bonferroni de los ensamblajes del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Valores significativos: $p < 0.05$

	Euclideana		Bray-Curtis		Manhattan	
	R	<i>p</i>	R	<i>p</i>	R	<i>p</i>
Global para elevación	0.17	0.0001	0.1913	0.0001	0.2164	0.0001
Bajo - intermedio bajo	0.2608	0.0072	0.2095	0.0156	0.2697	0.0036
Bajo - intermedio alto	0.0858	0.1554	0.122	0.0486	0.1091	0.0702
Bajo - alto	0.0012	1	0.1156	0.0366	0.118	0.0486
Intermedio bajo - intermedio alto	0.0642	0.4326	0.0704	0.2628	0.0875	0.237
Intermedio bajo - alto	0.4696	0.0006	0.4272	0.0006	0.5283	0.0006
Intermedio alto - alto	0.1904	0.012	0.2226	0.003	0.2185	0.0018

La separación significativa entre ensamblajes con respecto al rango altitudinal basados en los cuatro índices seleccionados se comprobó mediante el análisis PERMANOVA (Cuadro 9). El análisis registró diferencias significativas en los 4 índices utilizados (Cuadro 9). Se realizaron pruebas a posteriori de Bonferroni para cada índice para determinar cuáles interacciones fueron significativas.

Cuadro 9. Resumen de resultados de la prueba PERMANOVA basada en 4 índices de diversidad beta de los ensamblajes del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Valores significativos: $p < 0.05$.

Índice	<i>F</i>	<i>p</i>	Número de permutaciones
Jaccard	10.16	0.0001	9999
Bray-Curtis	10.65	0.0001	9999
Euclideana	12.12	0.0001	9999
Manhattan	14.89	0.0001	9999

Las pruebas a posteriori de Bonferroni basadas en el índice Jaccard registraron diferencias significativas entre todos los rangos altitudinales (Cuadro 10). Los mayores valores de *F* se registraron para la interacción del ensamblaje del rango alto con los rangos bajo e intermedio bajo, mientras que los menores valores de *F* se registraron para la interacción de los ensamblajes de los rangos bajo e intermedio bajo (Cuadro 10). Este análisis también confirma que las mayores diferencias se encontraron entre los ensamblajes intermedio bajo y alto, como en la prueba ANOSIM.

Cuadro 10. Resumen de pruebas a posteriori de Bonferroni del análisis PERMANOVA basado en el índice Jaccard: valores de *F* (diagonal superior) y valor de *p* (diagonal inferior) de los ensamblajes del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Valores significativos: $p < 0.05$.

Rangos	Bajo	Intermedio bajo	Intermedio alto	Alto
Bajo		2.85	7.602	19.92
Intermedio bajo	0.0012		7.083	19.86
Intermedio alto	0.0006	0.0006		5.377
Alto	0.0006	0.0006	0.0006	

Las pruebas a posteriori de Bonferroni basadas en el índice Bray-Curtis registraron diferencias significativas entre todos los ensamblajes de los rangos altitudinales (Cuadro 11). Los mayores valores de F se registraron para la interacción de ensamblaje del rango alto con los ensamblajes de los rangos bajo e intermedio bajo, mientras que los menores valores se registraron para la interacción de los ensamblajes de los rangos bajo e intermedio bajo (Cuadro 11).

Cuadro 11. Resumen de pruebas a posteriori de Bonferroni del análisis PERMANOVA basado en el índice Bray-Curtis: valores de F (diagonal superior) y valor de p (diagonal inferior) de los ensamblajes del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Valores significativos: $p < 0.05$.

Rangos	Bajo	Intermedio bajo	Intermedio alto	Alto
Bajo		2.442	8.446	19.38
Intermedio bajo	0.0462		8.36	19.22
Intermedio alto	0.0006	0.0006		6.99
Alto	0.0006	0.0006	0.0006	

Las pruebas a posteriori de Bonferroni basadas en la medida Euclidea registraron asimismo diferencias significativas entre todos los ensamblajes (Cuadro 12). Al igual que los análisis anteriores los mayores valores se registraron para la interacción del ensamblaje del rango alto con los ensamblajes de los rangos bajo e intermedio bajo, mientras que los menores valores registrados corresponden de nuevo a la interacción de los ensamblajes de los rangos bajo e intermedio bajo (Cuadro 12).

Cuadro 12. Resumen de pruebas a posteriori de Bonferroni del análisis PERMANOVA basado en la medida Euclidea: valores de F (diagonal superior) y valor de p (diagonal inferior) de los ensamblajes del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Valores significativos: $p < 0.05$.

Rangos	Bajo	Intermedio bajo	Intermedio alto	Alto
Bajo		3.133	5.475	16.71
Intermedio bajo	0.039		7.197	18.06
Intermedio alto	0.0006	0.0006		11.34
Alto	0.0006	0.0006	0.0006	

Por otro lado, las pruebas a posteriori de Bonferroni basadas en el índice Manhattan registraron diferencias significativas entre todos los ensamblajes (Cuadro 13). Al igual que los tres análisis anteriores los mayores valores se registraron para la interacción del ensamblaje del rango alto con los ensamblajes de los rangos bajo e intermedio bajo, mientras que los menores valores registrados corresponden a la interacción de los ensamblajes de los rangos bajo e intermedio bajo (Cuadro 13).

Cuadro 13. Resumen de pruebas a posteriori de Bonferroni del análisis PERMANOVA basado en el índice Manhattan: valores de F (diagonal superior) y valores de p (diagonal inferior) de los ensamblajes del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Valores significativos: $p < 0.05$.

	Bajo	Intermedio bajo	Intermedio alto	Alto
Bajo		4.158	8.928	25.42
Intermedio bajo	0.015		8.929	28.55
Intermedio alto	0.0006	0.0006		11.45
Alto	0.0006	0.0006	0.0006	

El análisis de porcentajes de similitud (SIMPER) identifica las especies que diferencian los ensamblajes entre los rangos altitudinales. El análisis SIMPER con base en el índice Bray-Curtis para los ensamblajes de los rangos bajo-intermedio bajo registró una disimilitud del 73%. Las especies que contribuyeron más a esta diferencia entre ensamblajes son *C. perspicillata*, *A. jamaicensis*, *C. sowellii* y *C. castanea*, sumando estas cuatro especies el 49% de disimilitud (Cuadro 14).

Cuadro 14. Resumen de resultados del análisis SIMPER de los ensamblajes de los rangos bajo e intermedio bajo del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Abundancia promedio por rango (AP), contribución (%) por especie a la disimilitud entre rangos (DPE) y contribución (%) acumulativa (Dacum), corte al 90%.

Especie	AP bajo	AP intermedio bajo	DPE (%)	DAcum (%)
<i>C. perspicillata</i>	3	8.44	19.72	19.72
<i>A. jamaicensis</i>	4	1.63	10.52	30.24
<i>C. sowellii</i>	1.94	3.44	9.564	39.8
<i>C. castanea</i>	3.24	2.38	9.551	49.36
<i>D. watsoni</i>	1.76	2.13	7.055	56.41
<i>U. convexum</i>	3.18	0	6.089	62.5
<i>E. alba</i>	1.71	0	4.268	66.77
<i>P. mesoamericanus</i>	0.0588	1.31	3.867	70.63
<i>D. phaeotis</i>	1.24	0.375	3.699	74.33
<i>D. rotundus</i>	0.353	1.06	3.6	77.93
<i>A. lituratus</i>	0.941	0.438	2.817	80.75
<i>T. saurophila</i>	0	0.5	2.273	83.02
<i>M. microtis</i>	0.353	0.188	1.823	84.85
<i>M. hirsuta</i>	0.176	0.438	1.648	86.49
<i>L. silvicolium</i>	0.294	0.125	1.205	87.7
<i>T. cirrhosus</i>	0.176	0.125	1.202	88.9
<i>V. nymphaea</i>	0.176	0.25	1.165	90.07

Con respecto en el análisis SIMPER para los ensamblajes de los rangos intermedio bajo - intermedio alto se registró una disimilitud del 83.5% y las especies que contribuyen más a esta diferencia son *C. perspicillata*, *S. mordax*, *S. hondurensis* y *C. sowellii* alcanzando el 51% de disimilitud. Para alcanzar el 90% de disimilitud se requiere el aporte de 12 especies más (Cuadro 15).

Cuadro 15. Resumen de resultados del análisis SIMPER de los ensamblajes de los rangos intermedio bajo e intermedio alto del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Abundancia promedio por rango (AP), contribución (%) por especie a la disimilitud entre rangos (DPE) y contribución (%) acumulativa total (DAcum), corte al 90%.

Especie	AP intermedio bajo	AP intermedio alto	DPE (%)	DAcum (%)
<i>C. perspicillata</i>	8.44	1.47	16.52	16.52
<i>S. mordax</i>	0.375	4.82	14.35	30.87
<i>S. hondurensis</i>	0.0625	4.24	10.74	41.6
<i>C. sowelli</i>	3.44	3.53	9.456	51.06
<i>C. castanea</i>	2.38	2.06	6.922	57.98
<i>D. watsoni</i>	2.13	0.941	4.779	62.76
<i>D. tolteca</i>	0	2.47	4.658	67.42
<i>A. jamaicensis</i>	1.63	0.294	4.039	71.46
<i>A. cultrata</i>	0	1.18	3.433	74.89
<i>P. mesoamericanus</i>	1.31	0.118	3.118	78.01
<i>D. rotundus</i>	1.06	0.294	2.613	80.62
<i>M. pilosatibialis</i>	0	1	2.568	83.19
<i>H. underwoodi</i>	0.125	0.882	2.442	85.63
<i>V. thyone</i>	0.0625	1	1.852	87.49
<i>T. saurophila</i>	0.5	0	1.731	89.22
<i>D. phaeotis</i>	0.375	0.471	1.504	90.72

Por su parte, para los ensamblajes de los rangos intermedio alto - alto se registró una disimilitud del 77.2%, aportando la especie *S. hondurensis* principalmente y la especie *S. mordax* el 50% de esta diferencia (Cuadro 16). Para alcanzar el 90% de disimilitud se requiere el aporte de 10 especies más (Cuadro 16).

Cuadro 16. Resumen de resultados del análisis SIMPER de los ensamblajes de los rangos intermedio alto y alto del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Abundancia promedio por rango (AP), contribución (%) por especie a la disimilitud entre rangos (DPE) y contribución (%) acumulativa (DAcum), corte al 90%.

Especie	AP intermedio alto	AP alto	DPE (%)	DAcum (%)
<i>S. hondurensis</i>	4.24	22.2	37.47	37.47
<i>S. mordax</i>	4.82	2.65	12.58	50.06
<i>D. tolteca</i>	2.47	3.53	8.276	58.33
<i>C. sowelli</i>	3.53	0	7.549	65.88
<i>C. castanea</i>	2.06	0	4.896	70.78
<i>M. pilosatibialis</i>	1	0.824	3.923	74.7
<i>A. cultrata</i>	1.18	0.588	3.454	78.16
<i>H. underwoodi</i>	0.882	1	2.918	81.07
<i>C. perspicillata</i>	1.47	0	2.882	83.96
<i>D. azteca</i>	0.0588	1.35	2.514	86.47
<i>D. watsoni</i>	0.941	0	2.067	88.54
<i>V. thyone</i>	1	0	1.773	90.31

El análisis canónico de correspondencia (CCA) muestra la relación de las variables climáticas con los ensamblajes (Figura 45). El eigenvalue del eje 1 corresponde al 97.49% mientras que el eigenvalue del eje 2 representa el 2.51%. En relación a la agrupación por altitud se observa que, en el ensamblaje correspondiente al rango bajo, 13 muestras tienen una relación positiva de mayor temperatura y precipitación, mientras que 4 muestras presentan un agrupamiento ligado a mayor temperatura, pero menor precipitación. Por su parte, el ensamblaje correspondiente al rango intermedio bajo muestra un mayor grado de agrupamiento hacia condiciones de menor temperatura a las del ensamblaje del rango bajo, pero con una relación más fuerte a mayor precipitación (Figura 45). El ensamblaje del rango intermedio alto muestra dos agrupamientos, 10 muestras presentan una relación afín a menor temperatura y mayor precipitación y 7 muestras que se relacionan a menor temperatura y precipitación (Figura 45). Finalmente, el ensamblaje del rango alto presenta un marcado agrupamiento con una fuerte relación hacia condiciones de menor temperatura y menor precipitación (Figura 45).

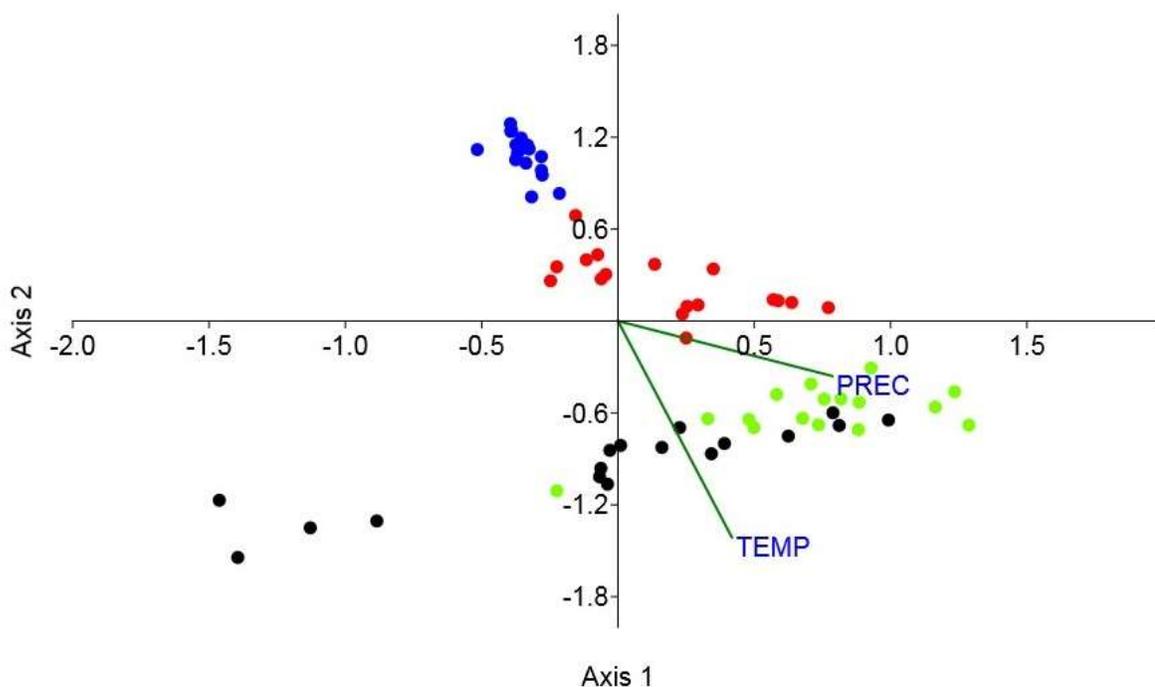


Figura 45. Análisis canónico de correspondencia (CCA) de los ensamblajes por rango altitudinal del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Simbología de círculos por rango: negros=bajo, verdes=intermedio bajo, rojo=intermedio alto y azul=alto.

En cuanto al análisis canónico de correspondencia en relación a la dimensión temporal se observa que en el ensamblaje del rango bajo las 13 muestras que presentan una relación positiva hacia mayor temperatura y precipitación corresponden a los meses de noviembre y diciembre 2013, así como enero, marzo, abril, mayo, junio, julio, agosto, setiembre, octubre, noviembre diciembre 2014, mientras que las 4 muestras que presentan un agrupamiento ligado a mayor temperatura pero menor precipitación corresponden a los meses de agosto, setiembre, octubre 2013 y febrero 2014 (Figura 46). Por su parte, el ensamblaje del rango intermedio bajo muestra un agrupamiento temporal similar al del rango bajo con la excepción del mes de mayo 2014 que se separa del resto de muestras temporales (Figura 46).

Con respecto a los agrupamientos del ensamblaje del rango intermedio alto, las 10 muestras temporales con afinidad a menor temperatura y mayor precipitación corresponden a los meses de octubre 2013 y enero, mayo, junio, julio, agosto, setiembre, octubre, noviembre y diciembre 2014, mientras que las 7 muestras que se relacionan a menor temperatura y precipitación corresponden a los meses de agosto, setiembre, noviembre y diciembre 2013, así como febrero, marzo y abril 2014. Finalmente, el ensamblaje del rango alto presenta un marcado agrupamiento de todas las muestras (Figura 46).

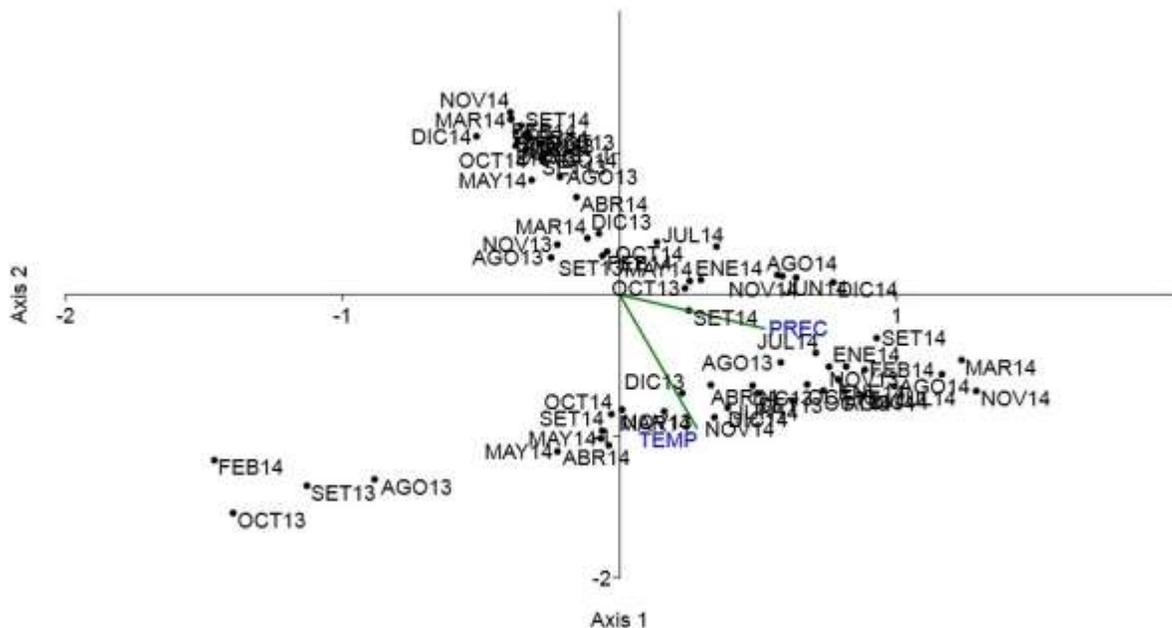


Figura 46. Análisis canónico de correspondencia (CCA) de los ensamblajes por mes en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

Por su parte en el análisis CCA en relación a la agrupación taxonómica se observa que las especies *S. mordax*, *P. vittatus*, *C. godmani*, *H. underwoodi*, *D. tolteca*, *A. cultrata*, *M. pilosatibialis*, *D. ecaudata*, *E. furinalis*, *D. azteca*, *A. geoffoyi*, *S. hondurensis* y *L. blossevillii* muestran una relación a menor temperatura y precipitación, con *S. mordax* en el límite inferior de esta relación y *L. blossevilli* en el extremo superior de la misma. Por el contrario, un grupo grande de especies

Con respecto a los agrupamientos de los ensamblajes con base en los gremios tróficos se puede observar que el grupo de especies asociado a bajas temperaturas y precipitación está compuesto por 5 especies frugívoras, 4 nectarívoras, 3 insectívoras y 1 sanguinívora (Figura 48). El grupo de especies asociado a mayores temperaturas y precipitación antes descrito está compuesto por 9 especies frugívoras, 2 nectarívoras, 9 insectívoras, 1 sanguinívora y 2 animalívoras (Figura 48). El grupo de especies asociado a mayor temperatura y valores de precipitación intermedios está compuesto por 4 especies frugívoras, 1 nectarívora, 5 insectívoras, 1 animalívora y 3 especies omnívoras. Finalmente, las especies que muestran la relación positiva hacia mayor precipitación y valores de temperatura intermedios son representados por 1 especie frugívora, 1 insectívora y 1 nectarívora (Figura 48)

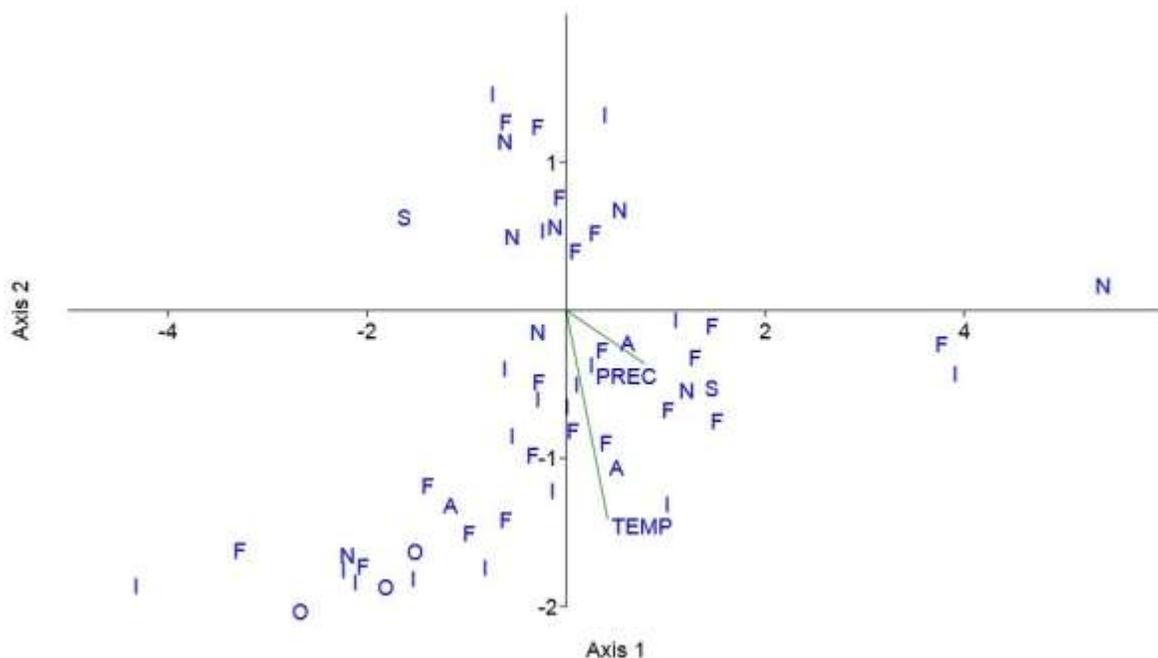


Figura 48. Análisis canónico de correspondencia (CCA) de los ensamblajes por gremios tróficos del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

La prueba de Mantel para la relación de las matrices de disimilitud de temperatura y los índices de diversidad beta seleccionados muestran diferentes efectos (Cuadro

17). Los índices Jaccard y Manhattan no muestran significancia estadística, mientras que para el índice Bray-Curtis y la medida Euclideana sí se registraron relaciones significativas (Cuadro 17). El mayor valor del estadístico r registrado corresponde al índice de beta diversidad de Bray-Curtis (Cuadro 17). Lo anterior indica que entre más similares son dos sitios en términos de temperatura, también lo serán en su composición de especies.

Cuadro 17. Resumen de la prueba de Mantel (valores de r , significancia si $p < 0.05$) para temperatura y 4 índices de diversidad beta de los ensamblajes del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

	Jaccard	Bray-Curtis	Euclideana	Manhattan
r	-0.1195	0.6771	0.365	0.2104
p	0.7136	0.0126	0.0169	0.0992

Por su parte, los resultados de la prueba de Mantel para la relación de las matrices de disimilitud de precipitación y los índices seleccionados muestran que no existe significancia estadística (Cuadro 18). Los valores de r son menores a 0.20 y solamente los índices Manhattan y Euclideana registraron valores de p marginales (Cuadro 18).

Cuadro 18. Resumen de la prueba de Mantel (valores de r , significancia estadística si $p < 0.05$) para precipitación y 4 índices de diversidad beta de los ensamblajes del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

	Jaccard	Bray-Curtis	Euclideana	Manhattan
r	-0.119	0.1781	0.1837	0.1924
p	0.5798	0.093	0.0613	0.0548

Efecto de la precipitación y la temperatura en la distribución altitudinal

No se detectó un efecto de la temperatura o precipitación en el número de especies ni en el número de individuos de los ensamblajes (Cuadro 19). En cuanto a los

gremios tróficos se detectó un efecto significativo de la temperatura y la precipitación en el número de especies frugívoras (Cuadro 19), así como de las interacciones altitud-temperatura-precipitación ($p = 0.0013$).

Cuadro 19. Resultados de los modelos lineales para determinar el efecto de la temperatura y precipitación en el número de especies, número de individuos y número de especies por gremio trófico de los ensamblajes del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

Variable	Variable predictiva	g.l.	F	p
Especies	Temperatura	1, 52	2.65	0.10
	Precipitación	1, 52	0.03	0.85
Individuos	Temperatura	1, 52	0.18	0.67
	Precipitación	1, 52	0.47	0.49
Nectarívoras	Temperatura	1, 52	0.48	0.49
	Precipitación	1, 52	0.46	0.50
Sanguinívoras	Temperatura	1, 52	1.17	0.28
	Precipitación	1, 52	1.15	0.28
Frugívoras	Temperatura	1, 52	13.97	0.0005
	Precipitación	1, 52	7.10	0.0102
Animalívoras	Temperatura	1, 52	0.01	0.91
	Precipitación	1, 52	2.67	0.10
Insectívoras	Temperatura	1, 52	0.13	0.72
	Precipitación	1, 52	0.01	0.92
Omnívoras	Temperatura	1, 52	0.64	0.42
	Precipitación	1, 52	0.20	0.65

Con respecto al número de individuos registrados por gremio trófico, no se encontraron efectos significativos de la temperatura, precipitación o sus posibles interacciones (Cuadro 20). Asimismo, no se registraron efectos de la precipitación para ninguno de los sexos o la biomasa (Cuadro 20).

Cuadro 20. Resultados de los modelos lineales para determinar el efecto de la temperatura y precipitación en el número de individuos por gremios tróficos de los ensamblajes del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

Variable	Variable predictiva	g.l.	F	p
----------	---------------------	------	---	---

Nectarívoros	Temperatura	1, 52	0.45	0.50
	Precipitación	1, 52	0.81	0.37
Sanguinívoros	Temperatura	1, 52	0.74	0.39
	Precipitación	1, 52	0.44	0.51
Frugívoros	Temperatura	1, 52	0.20	0.66
	Precipitación	1, 52	0.48	0.48
Insectívoros	Temperatura	1, 52	0.01	0.93
	Precipitación	1, 52	0.52	0.47
Omnívoros	Temperatura	1, 52	0.24	0.62
	Precipitación	1, 52	0.00006	0.99
Animalívoros	Temperatura	1, 52	0.04	0.84
	Precipitación	1, 52	0.89	0.34
#Hembras/#Machos	Temperatura	1, 52	3.38	0.07
	Precipitación	1, 52	0.43	0.51
Biomasa	Temperatura	1, 52	1.71	0.19
	Precipitación	1, 52	0.04	0.83

Con respecto al número de individuos registrados de las especies con $n > 20$ no se observaron efectos significativos de la temperatura, la precipitación, ni sus interacciones para las especies *P. mesoamericanus*, *A. cultrata*, *H. underwoodi*, ni las tres especies del género *Carollia*. Además, no se detectaron efectos significativos de la temperatura, la precipitación, ni sus interacciones para las dos especies del género *Artibeus* así como las 4 especies del género *Dermanura* registradas en el gradiente. Por otro lado, se registraron efectos significativos de la precipitación para la especie *E. alba* así como las interacciones altitud-temperatura-precipitación ($p = 0.0638$; Cuadro 21). Para la especie *S. hondurensis* se registró un efecto significativo de las interacciones altitud-temperatura-precipitación ($p = 0.0220$). No se registraron efectos significativos en las especies *U. convexum*, *S. mordax*, *D. rotundus* y *M. pilosatibialis* (Cuadro 21).

Cuadro 21. Resultados de los modelos lineales para determinar el efecto de la temperatura y precipitación en el número de individuos de especies seleccionadas de abundancia mayor a 20 de los ensamblajes del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

Variable	Variable predictiva	g.l.	F	p
<i>P. mesoamericanus</i>	Temperatura	1, 52	3.30	0.07
	Precipitación	1, 52	1.82	0.18
<i>A. cultrata</i>	Temperatura	1, 52	0.99	0.76
	Precipitación	1, 52	0.03	0.85
<i>H. underwoodi</i>	Temperatura	1, 52	0.34	0.56
	Precipitación	1, 52	1.91	0.17
<i>C. castanea</i>	Temperatura	1, 52	0.46	0.49
	Precipitación	1, 52	0.12	0.73
<i>C. perspicillata</i>	Temperatura	1, 52	0.10	0.75
	Precipitación	1, 52	0.24	0.62
<i>C. sowellii</i>	Temperatura	1, 52	0.07	0.79
	Precipitación	1, 52	0.05	0.81
<i>A. jamaicensis</i>	Temperatura	1, 52	3.64	0.06
	Precipitación	1, 52	2.07	0.15
<i>A. lituratus</i>	Temperatura	1, 52	2.03	0.16
	Precipitación	1, 52	1.17	0.28
<i>D. azteca</i>	Temperatura	1, 52	0.38	0.53
	Precipitación	1, 52	0.01	0.94
<i>D. phaeotis</i>	Temperatura	1, 52	0.26	0.61
	Precipitación	1, 52	0.04	0.83
<i>D. tolteca</i>	Temperatura	1, 52	0.04	0.84
	Precipitación	1, 52	0.29	0.59
<i>D. watsoni</i>	Temperatura	1, 52	1.15	0.28
	Precipitación	1, 52	0.0008	0.97
<i>E. alba</i>	Temperatura	1, 52	2.44	0.12
	Precipitación	1, 52	4.76	0.03
<i>U. convexum</i>	Temperatura	1, 52	0.23	0.63
	Precipitación	1, 52	0.02	0.90
<i>S. hondurensis</i>	Temperatura	1, 52	1.86	0.17
	Precipitación	1, 52	3.13	0.08
<i>S. mordax</i>	Temperatura	1, 52	0.90	0.34
	Precipitación	1, 52	0.04	0.84
<i>D. rotundus</i>	Temperatura	1, 52	0.75	0.39
	Precipitación	1, 52	0.43	0.51
<i>M. pilosatibialis</i>	Temperatura	1, 52	0.68	0.41
	Precipitación	1, 52	0.1	0.75

Capítulo III. Patrones reproductivos espacio-temporales del ensamblaje de murciélagos en un gradiente altitudinal y su relación con variables climáticas

Del total de individuos capturados en el periodo de estudio se registró un total de 281 machos en condición escrotados (15.3% del total), 204 hembras lactantes (11.1%) y 72 hembras preñadas (3.92%). Asimismo, del total de individuos capturados se registraron 1277 individuos sin condición reproductiva (69.6% del total). Con respecto al esfuerzo de muestro, se registraron 0.0044 machos escrotados, 0.0032 hembras lactantes y 0.0011 hembras preñadas.

a) Distribución espacio-temporal reproductiva del ensamblaje

Distribución altitudinal

Con respecto a las tres condiciones reproductivas registradas en el ensamblaje de murciélagos, no se observó un efecto de la altitud en el número de machos escrotados ($F_{3,67} = 1.69$, $p = 0.17$), hembras lactantes ($F_{3,67} = 1.19$, $p = 0.32$) o hembras preñadas ($F_{3,67} = 0.74$, $p = 0.53$; Figura 49).

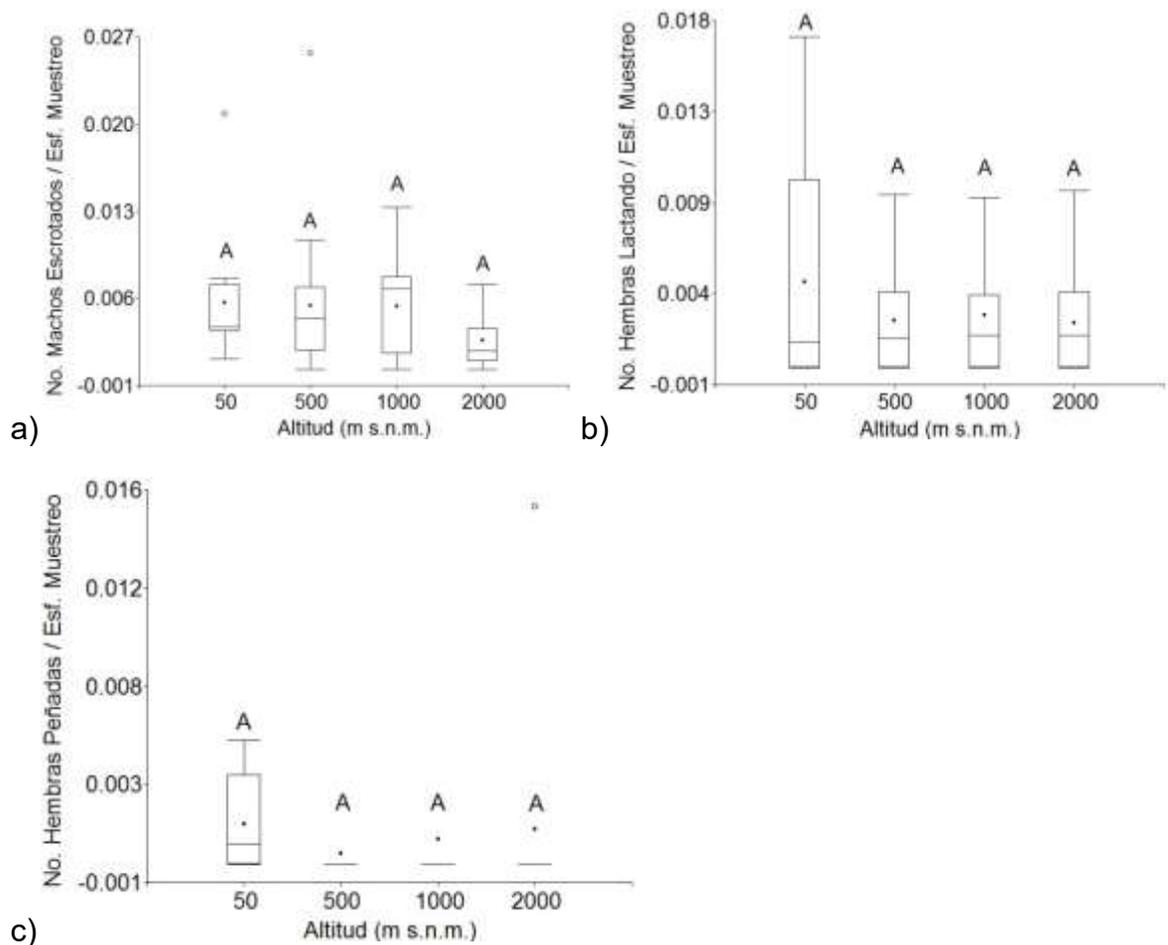


Figura 49. Número de individuos en estado reproductivo / esfuerzo de muestreo por altitud de: a) machos escrotados, b) hembras lactando y c) hembras preñadas en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Altitudes con diferente letra presentan diferencias significativas ($p < 0.05$).

Distribución temporal

Con respecto al patrón temporal de los machos escrotados durante el periodo de estudio se puede observar que en el ensamblaje del rango bajo el mayor valor se registra en octubre 2013, mientras que el ensamblaje del rango intermedio bajo registra su mayor valor en agosto 2014. Por otro lado, tanto el ensamblaje del rango intermedio alto como el del rango alto presentan alta variabilidad, con el mayor valor en mayo 2014 para ambos rangos (Figura 50).

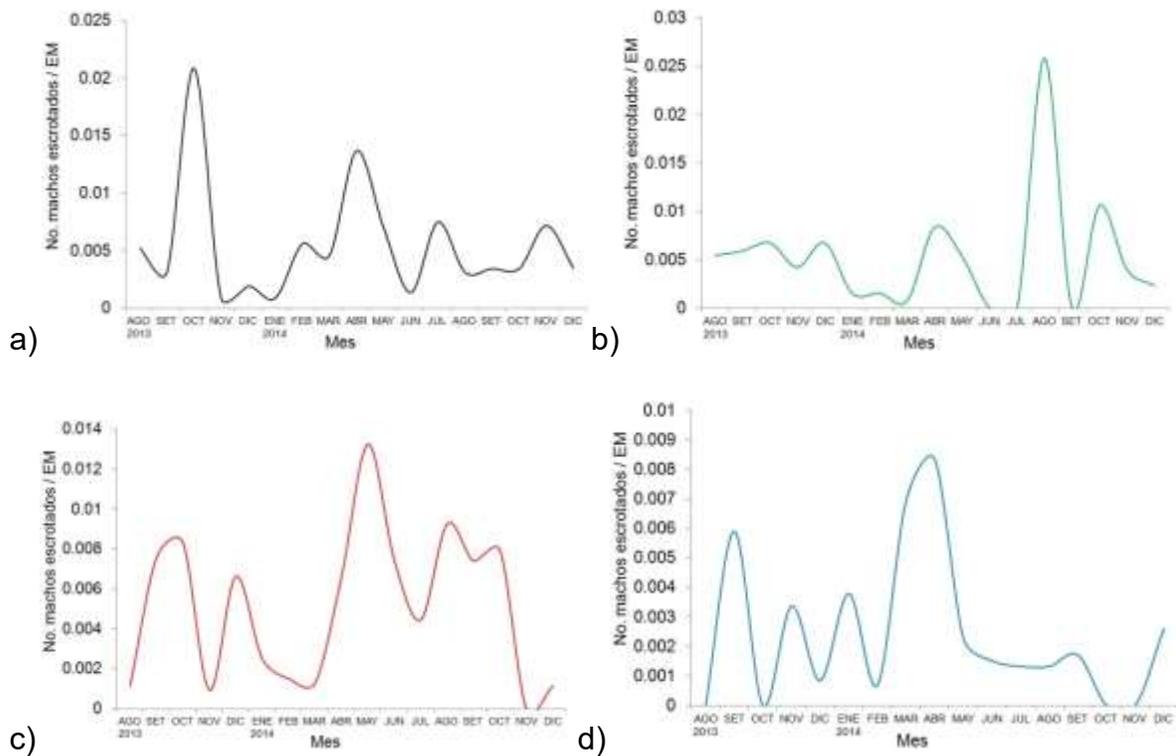


Figura 50. Número de machos escrotados por mes por rango altitudinal: a) bajo, b) intermedio bajo, c) intermedio alto y d) alto en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

Con respecto al patrón temporal de las hembras lactando se puede observar en el ensamblaje del rango bajo es variable con los mayores valores en agosto 2013 y mayo 2014, mientras que el ensamblaje del rango intermedio bajo registra su mayor valor también en mayo 2014. Por otro lado, en el ensamblaje del rango intermedio alto los mayores valores se registran en agosto 2013 y el periodo de mayo hasta julio 2014. Finalmente, en el ensamblaje del rango alto el mayor valor ocurre en setiembre 2013 (Figura 51).

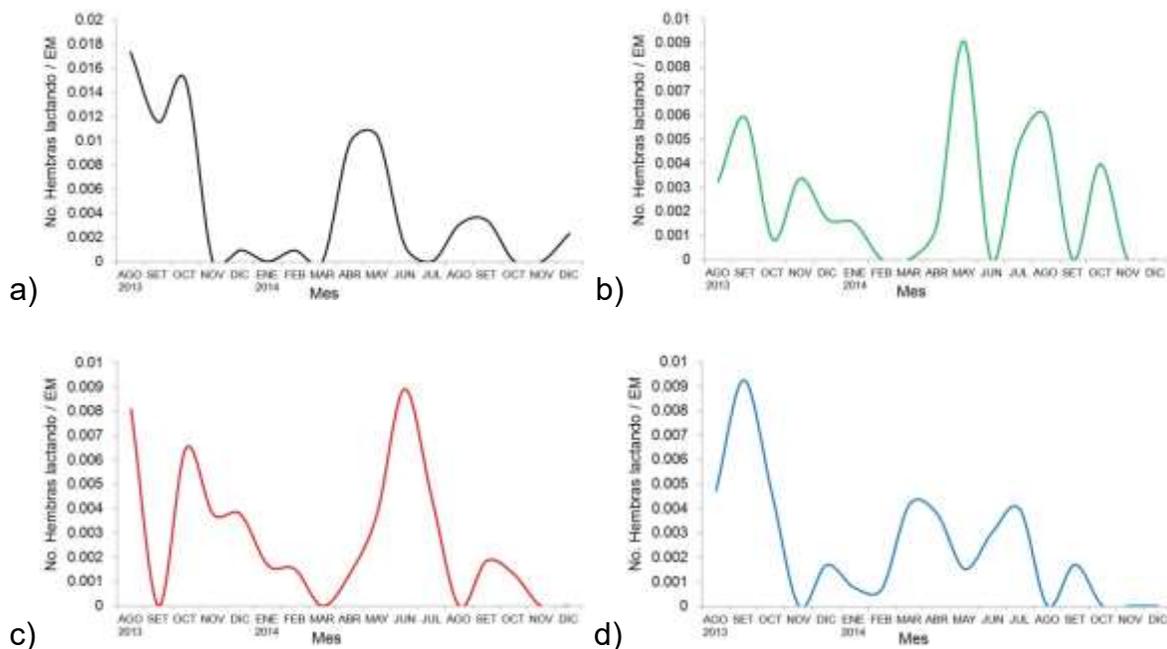


Figura 51. Número de hembras lactando por mes por rango altitudinal: a) bajo, b) intermedio bajo, c) intermedio alto y d) alto en el sitio de estudio, agosto - diciembre 2014.

Con respecto al patrón temporal de las hembras preñadas se observa que en el ensamblaje del rango bajo es muy variable con valores altos desde marzo hasta diciembre 2014, mientras que el ensamblaje del rango intermedio bajo registra mayores valores en febrero y agosto 2014. Por otro lado, en el ensamblaje del rango intermedio alto también registra dos incrementos, el menor en abril y el mayor en agosto 2014. Finalmente, en el ensamblaje del rango alto se observa un solo incremento en el número de hembras preñadas en marzo 2014 (Figura 52).

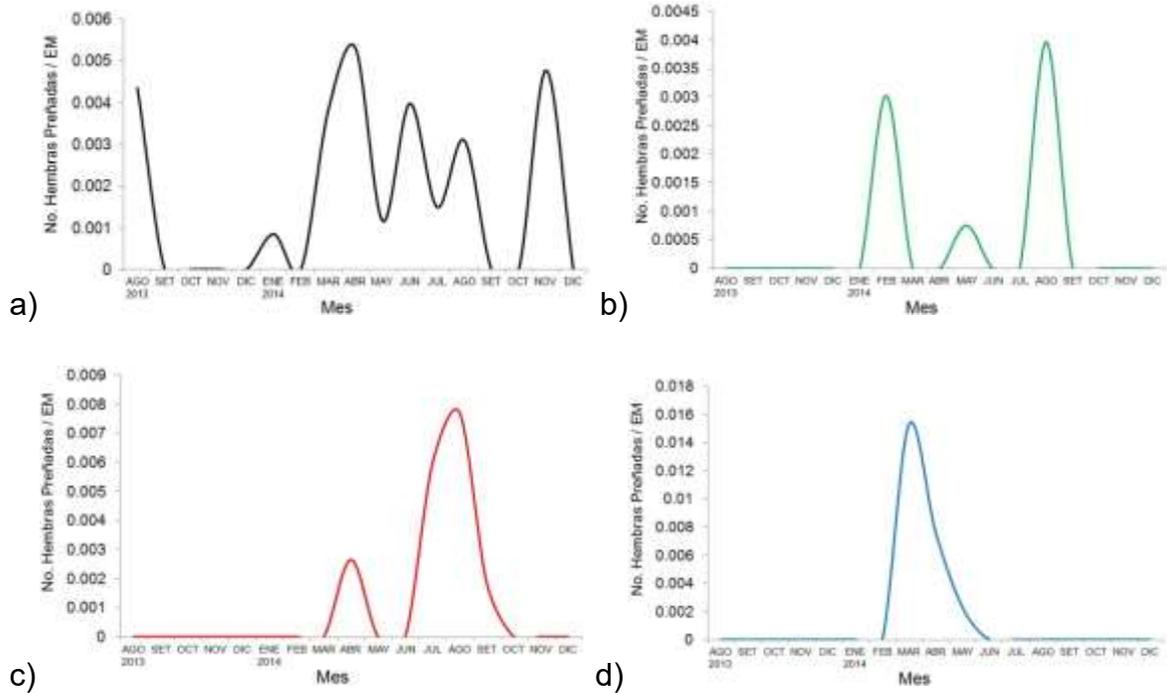


Figura 52. Número de hembras preñadas por mes por rango altitudinal: a) bajo, b) intermedio, c) intermedio alto y d) alto en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

b) Distribución espacio-temporal reproductiva de especies seleccionadas del ensamblaje

Distribución altitudinal

Con respecto a las 6 especies seleccionadas se observó un efecto de la altitud en el número de machos escrotados en *C. castanea*, *C. perspicillata*, *S. hondurensis* y *S. mordax*. No se registró un efecto de la altitud en el número de machos escrotados para las especies *A. jamaicensis* y *C. sowellii* (Cuadro 22).

Cuadro 22. Resultados de la prueba ANOVA de un factor del número de machos escrotados por rango altitudinal de especies seleccionadas de los ensamblajes del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

Especie	g.l.	F	p
<i>C. castanea</i>	3, 67	4.13	0.0097
<i>C. perspicillata</i>	3, 67	10.23	<0.0001
<i>C. sowellii</i>	3, 67	1.37	0.2594
<i>A. jamaicensis</i>	3, 67	1.95	0.13
<i>S. hondurensis</i>	3, 67	5.27	0.0026
<i>S. mordax</i>	3, 67	6.53	0.0006

Para la especie *C. castanea* se observa que existe un mayor número de machos escrotados en el rango intermedio bajo con respecto al rango alto, pero no diferente del rango bajo o intermedio alto (Figura 53). Para *C. perspicillata* se registró un mayor número de machos escrotados en el rango intermedio bajo que en todos los demás rangos altitudinales (Figura 53).

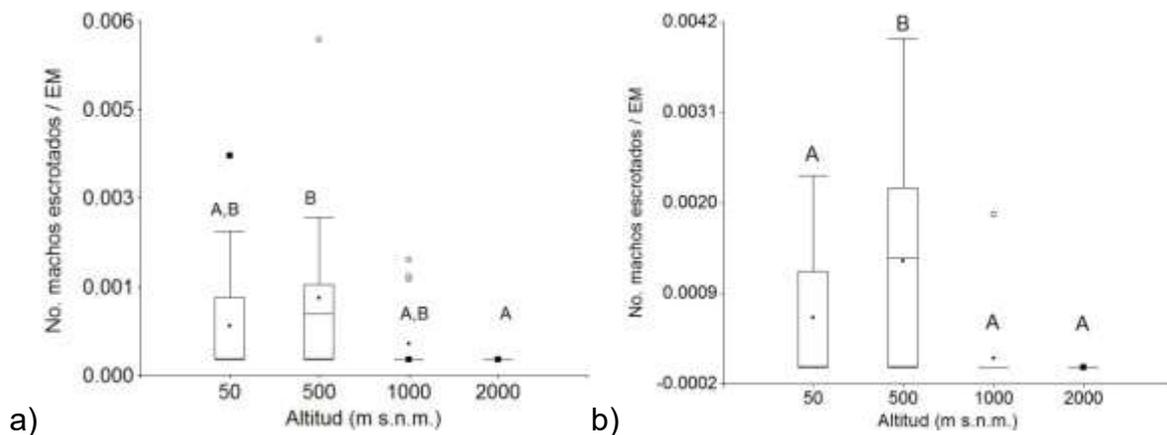


Figura 53. Número de machos escrotados / esfuerzo de muestreo por altitud de: a) *C. castanea* y b) *C. perspicillata* en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Altitudes con diferente letra presentan diferencias significativas ($p < 0.05$).

Para la especie *S. hondurensis* se observa que existe un mayor número de machos escrotados en el rango alto con respecto al rango bajo e intermedio bajo, pero no diferente del rango intermedio alto (Figura 54). Para *S. mordax* se registró un mayor número de machos escrotados en el rango intermedio alto que en todos los demás rangos altitudinales (Figura 54).

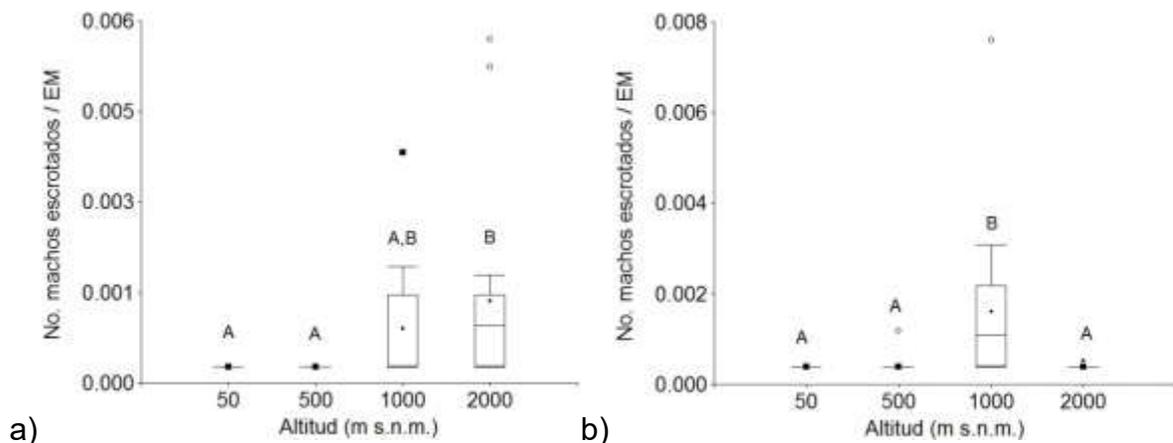


Figura 54. Número de machos escrotados / esfuerzo de muestreo por altitud de: a) *S. hondurensis* y b) *S. mordax* en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Altitudes con diferente letra presentan diferencias significativas ($p < 0.05$).

Con respecto a las hembras lactando se observó un efecto de la altitud en las especies *S. hondurensis* y *S. mordax*. Por el contrario, no se registró un efecto de la altitud en el número de hembras lactando para las especies *C. castanea*, *C. perspicillata*, *C. sowellii* y *A. jamaicensis* (Cuadro 23)

Cuadro 23. Resultados de la prueba ANOVA de un factor comparando el número de hembras lactando por rango altitudinal de especies seleccionadas de los ensamblajes del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

Especie	g.l.	F	p
<i>C. castanea</i>	67	0.85	0.4742
<i>C. perspicillata</i>	67	2.57	0.0622
<i>C. sowellii</i>	67	0.87	0.4638
<i>A. jamaicensis</i>	67	2.70	0.0529
<i>S. hondurensis</i>	67	8.67	0.0001
<i>S. mordax</i>	67	4.88	0.0041

Para la especie *S. hondurensis* se observa que existe un mayor número de hembras lactando en el rango alto con respecto a todos los demás rangos altitudinales. Para *S. mordax* se registró un mayor número de hembras lactando en el rango intermedio alto que en los rangos bajo e intermedio bajo, pero no diferente del rango alto (Figura 55).

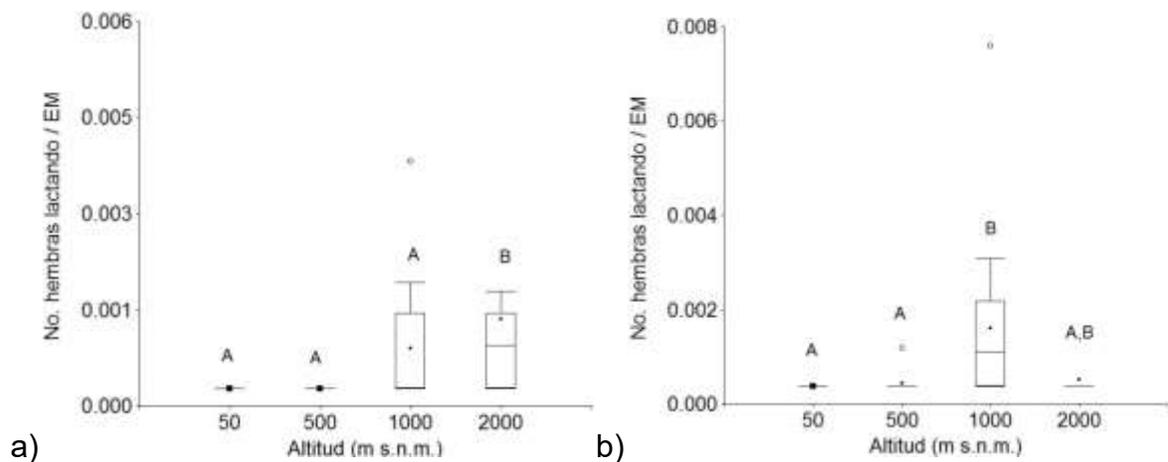


Figura 55. Número de hembras lactando / esfuerzo de muestreo por altitud de. a) *S. hondurensis* y b) *S. mordax* en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014. Altitudes con diferente letra presentan diferencias significativas ($p < 0.05$).

Se registró un efecto de la altitud en el número de hembras preñadas en *C. castanea* (Cuadro 24), sin embargo, no se registraron diferencias significativas entre los rangos altitudinales en la prueba a posteriori de Tukey. Para las especies *C. perspicillata*, *C. sowellii*, *A. jamaicensis*, *S. hondurensis* y *S. mordax* no se registró un efecto de la altitud en el número de hembras lactando (Cuadro 24).

Cuadro 24. Resultados de la prueba ANOVA de un factor del número de hembras preñadas por rango altitudinal de especies seleccionadas de los ensamblajes del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

Especie	g.l.	F	p
<i>C. castanea</i>	67	3.14	0.0313
<i>C. perspicillata</i>	67	1.37	0.2598
<i>C. sowellii</i>	67	1.35	0.2656
<i>A. jamaicensis</i>	67	1	0.3987
<i>S. hondurensis</i>	67	0.93	0.4316
<i>S. mordax</i>	67	0.83	0.4801

Distribución temporal

En cuanto al patrón temporal de las especies seleccionadas se observa para *C. castanea* que en existe un periodo de incremento simultáneo en los rangos bajo e intermedio en abril 2013, así como desde julio hasta setiembre 2014 en los rangos intermedio bajo, intermedio alto y bajo. Además, existe otro periodo de incremento sincrónico en los rangos intermedio bajo y bajo en noviembre 2014 (Figura 56). Para *C. perspicillata* se observa que existe sincronía entre los rangos bajo e intermedio bajo ya que se presentan incrementos en ambos rangos en octubre 2013, febrero y abril 2014. Los mayores valores se presentan en agosto y octubre 2014 en el rango intermedio bajo, mientras que solo se registraron machos escrotados en setiembre en el rango intermedio alto (Figura 56).

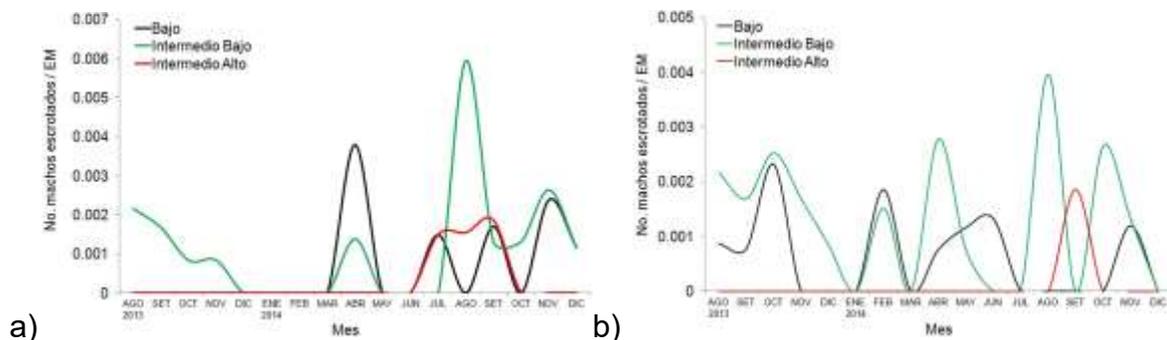


Figura 56. Número de machos escrotados / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal de: a) *C. castanea* y b) *C. perspicillata* en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

En cuanto a los machos escrotados de *C. sowellii* se observa que presentan alta variación en las diferentes altitudes, con periodos sincrónicos en marzo 2014 en los rangos bajo e intermedio bajo, así como julio y agosto en los rangos bajo, intermedio bajo e intermedio alto para luego decrecer. El mayor valor se registró en agosto 2014 en el rango intermedio bajo. Para la especie *A. jamaicensis* se observan primeramente dos incrementos consecutivos, el primero en setiembre 2013 en el rango intermedio bajo y el segundo en octubre 2013 en el rango bajo. Posteriormente se registró un periodo sincrónico en los rangos bajo, intermedio bajo e intermedio alto en mayo 2014, que es el mes que registra los mayores valores. Se registró un último incremento en octubre 2014 en el rango intermedio alto (Figura 57).

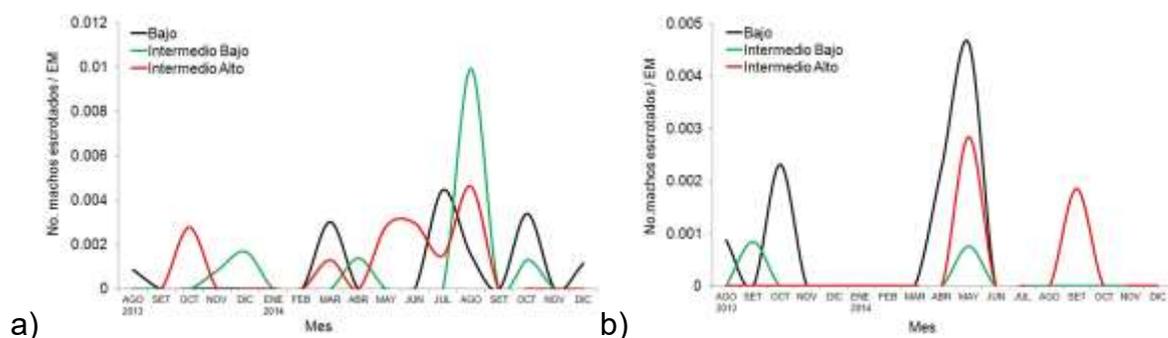


Figura 57. Número de machos escrotados / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal de: a) *C. sowellii* y b) *A. jamaicensis* en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

En cuanto a los machos escrotados de *S. hondurensis* se observa que su mayor número se registró en el rango alto desde febrero hasta mayo del 2014. En el rango intermedio alto el número de machos escrotados se incrementó en tres periodos sucesivos desde marzo 2014 hasta noviembre 2014 cuando se registró el mayor número (Figura 58). Para la especie *S. mordax* se observa que el rango intermedio alto se presenta el mayor valor en setiembre 2013, mientras que el rango alto los

valores son menores en el mismo mes, así como en noviembre 2013 y abril 2014 (Figura 58).

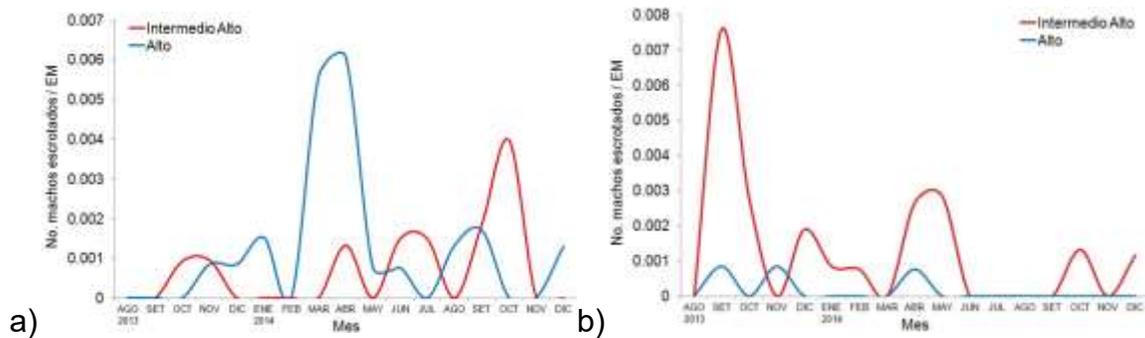


Figura 58. Número de machos escrotados / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal de: a) *S. hondurensis* y b) *S. mordax* en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

En cuanto a las hembras lactando para *C. castanea* se observa que en el rango intermedio bajo hay dos periodos de ligero incremento en setiembre y diciembre 2013. Posteriormente hay dos periodos consecutivos con los mayores valores en mayo y junio 2014 en los rangos bajo e intermedio alto respectivamente (Figura 59). Para *C. perspicillata* se observa que en el rango intermedio bajo presentan periodos de incremento en noviembre 2013, mayo y octubre 2014. En el rango bajo se presenta un solo periodo de incremento que representa el mayor para la especie en agosto 2014 (Figura 59)

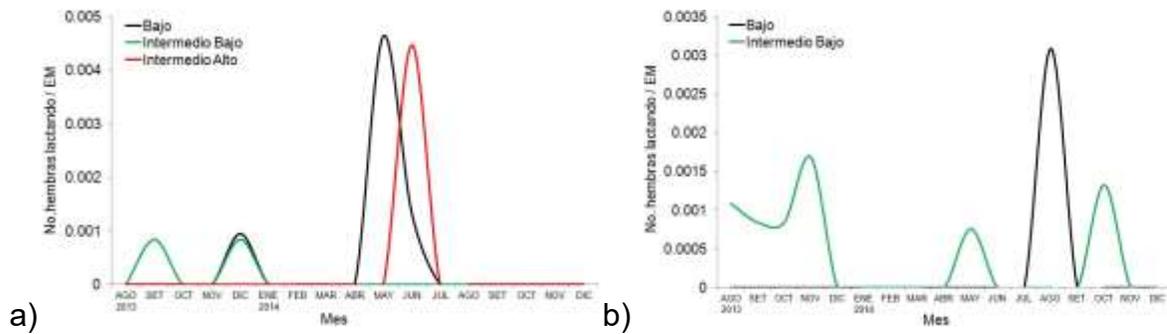


Figura 59. Número de hembras lactando / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal de: a) *C. castanea* y b) *C. perspicillata* en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

Para la especie *C. sowellii* se observa que hay mayor variabilidad en el número de hembras lactando, donde se registran incrementos consecutivos desde agosto hasta octubre 2013 en los rangos intermedio bajo, bajo e intermedio alto respectivamente. Los mayores valores se observan en mayo 2014 en el rango bajo, julio 2014 en el rango intermedio alto y finalmente en octubre 2014 en el rango intermedio bajo (Figura 60). En cuanto a las hembras lactando de *A. jamaicensis*, se observa que existe sincronía entre los rangos bajo e intermedio bajo, ya que se observa un decrecimiento paulatino desde agosto hasta noviembre 2013 en ambos rangos. Posteriormente hay dos periodos de incremento consecutivo en el rango bajo y luego en el rango intermedio bajo (Figura 60).

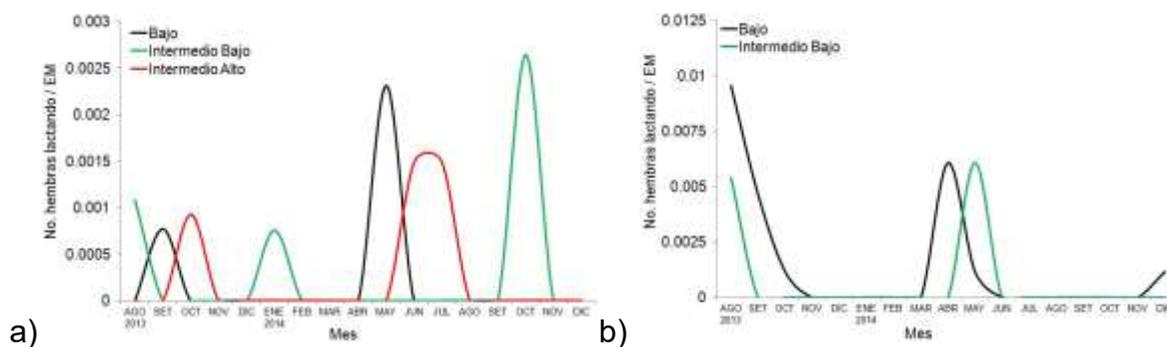


Figura 60. Número de hembras lactando / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal de: a) *C. sowellii* y b) *A. jamaicensis* en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

Para la especie *S. hondurensis* se observa que los mayores valores se registraron en el rango alto en setiembre y octubre del 2013, así como posteriormente tanto en marzo y abril como en junio y julio 2014. En el rango intermedio alto se registraron 3 periodos con hembras lactantes, enero, junio-julio y setiembre-octubre 2014 (Figura 61). La especie *S. mordax* presenta alta variabilidad, con el mayor valor en agosto 2013 en el rango intermedio alto y posteriormente valores oscilantes desde diciembre 2013 hasta agosto 2014. El rango alto registra asimismo valores fluctuantes (Figura 61).

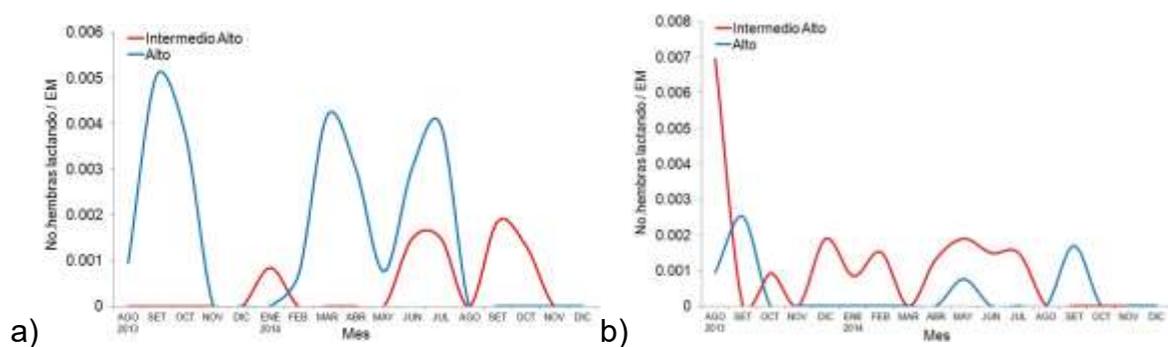


Figura 61. Número de hembras lactando / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal de: a) *S. hondurensis* y b) *S. mordax* en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

En cuanto a las hembras preñadas, para la especie *C. castanea* se observa que los mayores valores se registran en los meses de abril y noviembre 2014 en el rango bajo y en agosto 2014 en el rango intermedio alto. En cuanto a las hembras preñadas de *C. perspicillata* se registró en mayor valor en febrero 2014 en el rango intermedio bajo y posteriormente se incrementa paulatinamente desde marzo a junio y agosto 2014 en el rango bajo (Figura 62).

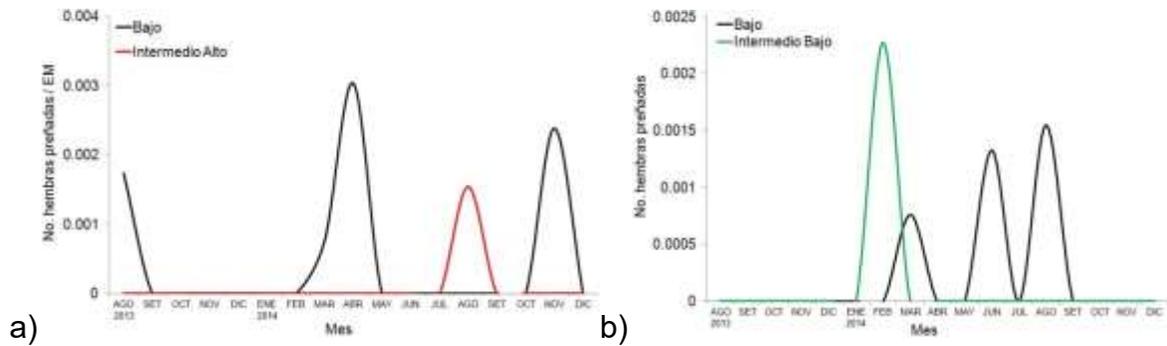


Figura 62. Número de hembras preñadas / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal de: a) *C. castanea* y b) *C. perspicillata* en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

En cuanto a las hembras preñadas de *C. sowellii* se observa que el mayor número se registró entre junio y julio 2014 en el rango bajo, así como en agosto 2014 en el rango intermedio alto. En cuanto a las hembras preñadas de *A. jamaicensis* se registró un solo incremento en mayo 2014 en el rango bajo (Cuadro 63).

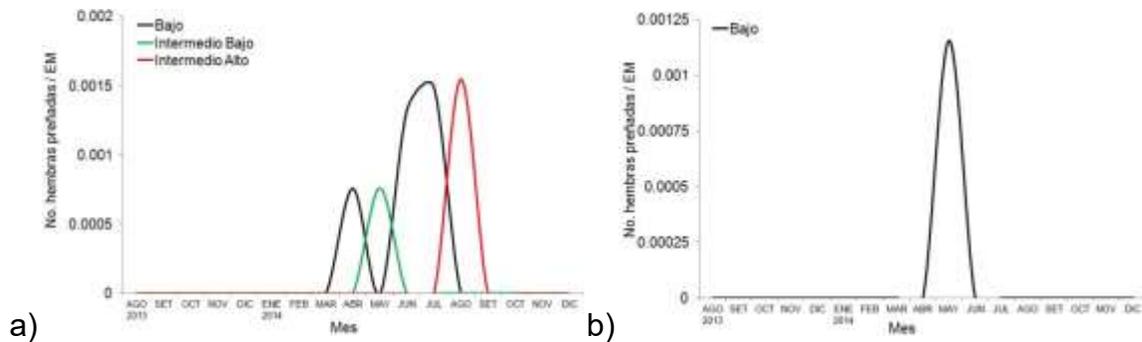


Figura 63. Número de hembras preñadas / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal de: a) *C. sowellii* y b) *A. jamaicensis* en el sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

Para *S. hondurensis* se observó un evento sincrónico en abril 2014 en los rangos alto e intermedio alto, posteriormente se registró otro incremento en julio y agosto 2014 en el rango intermedio alto. Para *S. mordax* se registraron dos incrementos, en abril 2014 en el rango alto y posteriormente el mayor en mayo 2014 en el rango intermedio alto (Figura 64).

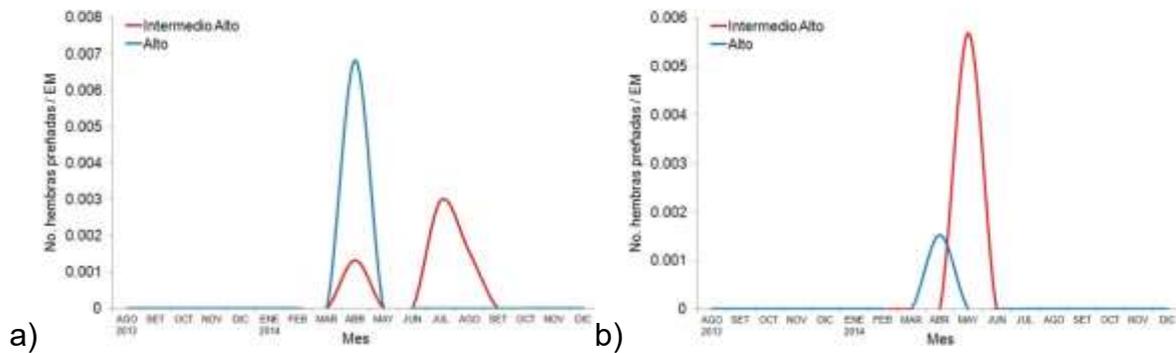


Figura 64. Número de hembras preñadas / esfuerzo de muestreo por mes por rango altitudinal de: a) *S. hondurensis* y b) *S. mordax* en el sitio de estudio, agosto 2013 - noviembre 2014.

c) Efecto de la temperatura y la precipitación en el patrón reproductivo espacio-temporal del ensamblaje

Se registró un efecto significativo de la temperatura en el número de machos escrotados. No se observaron efectos significativos de la precipitación, temperatura o sus interacciones para el número de hembras lactando o hembras preñadas (Cuadro 25).

Cuadro 25. Resultados de los modelos lineales para determinar el efecto de la temperatura y precipitación en el número de individuos con estado reproductivo de los ensamblajes del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

Variable	Variable predictiva	g.l.	F	p
Número de machos escrotados	Temperatura	1, 52	7.12	0.01
	Precipitación	1, 52	2.58	0.11
Número de hembras lactantes	Temperatura	1, 52	0.01	0.94
	Precipitación	1, 52	0.003	0.95
Número de hembras preñadas	Temperatura	1, 52	3.25	0.07
	Precipitación	1, 52	0.83	0.36

Se registró un efecto significativo de la temperatura y de la precipitación en el número de machos escrotados de *C. castanea* (Cuadro 26), así como la interacción temperatura-precipitación ($p=0.04$). Para las especies *A. jamaicensis* y *S.*

hondurensis se registró un efecto de la temperatura (Cuadro 26). Asimismo, para *S. hondurensis* se observaron efectos significativos de las interacciones altitud-temperatura-precipitación ($p=0.001$). No se observaron efectos significativos de la precipitación, temperatura o sus interacciones para el número de machos escrotados de *C. perspicillata*, *C. sowellii* y *S. mordax*.

Cuadro 26. Resultados de los modelos lineales para determinar el efecto de la temperatura y precipitación en el número de machos escrotados de especies seleccionadas del ensamblaje del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

Variable	Variable predictiva	g.l.	F	p
<i>C. castanea</i>	Temperatura	1, 52	6.04	0.01
	Precipitación	1, 52	5.59	0.02
<i>C. perspicillata</i>	Temperatura	1, 52	1.42	0.13
	Precipitación	1, 52	0.04	0.85
<i>C. sowellii</i>	Temperatura	1, 52	0.98	0.32
	Precipitación	1, 52	0.26	0.60
<i>A. jamaicensis</i>	Temperatura	1, 52	4.28	0.04
	Precipitación	1, 52	2.54	0.11
<i>S. hondurensis</i>	Temperatura	1, 52	4.43	0.04
	Precipitación	1, 52	2.79	0.10
<i>S. mordax</i>	Temperatura	1, 52	1.96	0.16
	Precipitación	1, 52	0.33	0.56

En cuanto a las hembras lactantes no se observaron efectos significativos de la precipitación, temperatura o sus interacciones para ninguna de las especies seleccionadas (Cuadro 27).

Cuadro 27. Resultados de los modelos lineales para determinar el efecto de la temperatura y precipitación en el número de hembras lactando de especies seleccionadas del ensamblaje del sitio de estudio, agosto 2013 - diciembre 2014.

Variable	Variable predictiva	g.l.	F	p
<i>C. castanea</i>	Temperatura	1, 52	0.07	0.79
	Precipitación	1, 52	0.39	0.53
<i>C. perspicillata</i>	Temperatura	1, 52	1.06	0.30
	Precipitación	1, 52	0.10	0.75
<i>C. sowellii</i>	Temperatura	1, 52	0.05	0.82
	Precipitación	1, 52	0.01	0.92
<i>A. jamaicensis</i>	Temperatura	1, 52	2.34	0.13
	Precipitación	1, 52	1.47	0.23
<i>S. hondurensis</i>	Temperatura	1, 52	0.04	0.83
	Precipitación	1, 52	0.36	0.54
<i>S. mordax</i>	Temperatura	1, 52	0.06	0.81
	Precipitación	1, 52	0.20	0.65

Con respecto a las hembras preñadas se observaron efectos significativos de la precipitación y temperatura en *C. perspicillata* (Cuadro 28), así como la interacción temperatura-precipitación ($p=0.041$). No se registraron efectos significativos para las otras especies seleccionadas del ensamblaje.

Cuadro 28. Resultados de los modelos lineales para determinar el efecto de la temperatura y precipitación en el número de hembras preñadas de especie seleccionadas del ensamblaje en el sitio de estudio, agosto 2103 - diciembre 2014.

Variable	Variable predictiva	g.l.	F	p
<i>C. castanea</i>	Temperatura	1, 52	1.24	0.27
	Precipitación	1, 52	2.17	0.14
<i>C. perspicillata</i>	Temperatura	1, 52	4.47	0.03
	Precipitación	1, 52	4.94	0.03
<i>C. sowellii</i>	Temperatura	1, 52	0.19	0.66
	Precipitación	1, 52	1.30	0.25
<i>A. jamaicensis</i>	Temperatura	1, 52	0.97	0.32
	Precipitación	1, 52	1.12	0.29
<i>S. hondurensis</i>	Temperatura	1, 52	0.30	0.58
	Precipitación	1, 52	0.15	0.70
<i>S. mordax</i>	Temperatura	1, 52	1.16	0.28
	Precipitación	1, 52	0.24	0.62

Discusión

El patrón espacial de la riqueza de especies encontrado en el presente estudio corresponde al patrón denominado “meseta baja - pico intermedio” (McCain & Grytnes, 2010), al encontrarse que la riqueza de especies es mayor en la altitud de 1000 m s.n.m. (rango intermedio alto) que en los rangos intermedio bajo y alto (500 y 2000 m s.n.m. respectivamente), pero no significativamente mayor a la riqueza registrada en el rango bajo (50 m s.n.m.). Este patrón ha sido registrado para mamíferos no voladores (McCain, 2005), aves (McCain, 2009) y reptiles (McCain & Grytnes, 2010), pero no para murciélagos, lo cual es un aporte novedoso de este estudio. Los patrones encontrados para ensamblajes de murciélagos en Costa Rica corresponden a los patrones de decline del número de especies con la elevación para el caso de especies frugívoras y nectarívoras (Echeverría, 2013), patrón de decline del número de especies con la elevación para los ensamblajes de murciélagos (Rodríguez-Herrera, 2004), patrón de meseta baja para murciélagos frugívoros (Rodríguez-Rocha, 2017) y patrón de pico intermedio para murciélagos insectívoros (Arias-Aguilas et al., 2020). Los estudios recientes en la región Neotropical muestran ya sea el patrón de decline con altitud, tanto en ensamblajes en Brasil (De Carvalho, Martins, Esbérard, et al., 2019; Lopes et al., 2017; Martins et al., 2015; R. M. Mello et al., 2016), como el patrón de decline para la mayoría de los gremios tróficos con la altitud (con la excepción de especies insectívoras) (Capaverde et al., 2018), patrón de decline con altitud en México (Briones-Salas et al., 2005; Navarro & León-Paniagua, 1995), en Perú (Patterson et al., 1996) o patrón de pico intermedio en Colombia y Brasil (Bejarano-Bonilla, Yate-Rivas, & Bernal-Bautista, 2007; Bordignon & Franca, 2009). Sin embargo, hasta la presente fecha no se había documentado el patrón meseta baja elevación - pico intermedio en los estudios realizados previamente en el país.

El patrón registrado de abundancia con respecto a la elevación, el cual consiste en una relación inversa entre abundancia y altitud, es opuesto al encontrado por Echeverría (2013) en Costa Rica, Navarro y León-Paniagua (1995) y Briones-Salas et al. (2005) en México, López et al. (2017), de Carvalho et al. (2019), de Rodríguez et al. (2018) y Martins et al. (2015) en Brasil, los cuales registraron una relación negativa de la abundancia con la altitud. Una posible explicación a la mayor abundancia en el rango alto es la presencia de disponibilidad de recursos alimenticios temporales y hábitats productivos en las zonas de vida correspondientes al bosque pluvial montano bajo y bosque pluvial premontano (Dinerstein, 1986; Girardin et al., 2010; Hernández-Conrique, Iniguez-Dávalos, & Storz, 1997; Koptur, Haber, Frankie, & Baker, 1988).

La alta riqueza de especies registrada en todos los rangos en los meses de agosto y octubre puede deberse a que estos meses están localizados en medio de la temporada lluviosa y posterior a los meses más lluviosos en el gradiente (junio-julio), por lo cual este periodo está quizás asociado a la mayor disponibilidad de recursos alimenticios (frutos, flores, insectos) (Loiselle & Blake, 1991). Este patrón coincide con los patrones fenológicos de árboles de sotobosque reportados por Boyle y Bronstein (2012) en parte del gradiente altitudinal del Parque Nacional Braulio Carrillo, en donde se registró una mayor producción de frutos en los meses de junio-julio y especialmente setiembre, octubre y noviembre para las altitudes de 300 y 750 m s.n.m. (Boyle & Bronstein, 2012). Además, dichas autoras registraron especies de árboles de sotobosque con tres patrones fenológicos distintos: anual, semi-anual y continuo, en donde las especies con patrón fenológico anual y continuo mostraron los mayores valores de los diferentes estadios fenológicos (botones, flores, frutos inmaduros y frutos maduros) en la segunda mitad del año, especialmente en los meses de agosto, setiembre, octubre y noviembre, mientras que el patrón semi-anual presentó los mayores valores en dos periodos: febrero-marzo y desde agosto hasta diciembre (Boyle & Bronstein, 2012). Estos patrones fenológicos coinciden con los patrones de abundancia de las especies de los ensamblajes anteriormente

descritos y evidencian la existencia de periodos específicos de mayor disponibilidad de recursos alimenticios, pero también que la combinación de los tres patrones fenológicos de los árboles de sotobosque permite mantener un nivel importante de recursos alimenticios a lo largo del año en dichas altitudes. Es necesario sin embargo tener precaución con la correlación entre los patrones registrados de los ensamblajes de murciélagos del presente estudio y los patrones fenológicos descritos en Boyle y Bronstein (2012), ya que las autoras incluyen en su análisis a 35 especies de árboles de sotobosque de las familias Melastomataceae y Rubiaceae, y por lo tanto no incluyeron toda la diversidad de árboles de sotobosque que las especies de los ensamblajes de murciélagos potencialmente utilizan en el gradiente altitudinal.

La mayor riqueza de especies de murciélagos nectarívoros en los rangos intermedio alto y alto que en los rangos bajo e intermedio bajo puede deberse a que de las 10 especies registradas de murciélagos nectarívoros de Costa Rica, 2 de ellas se encuentran en rangos altitudinales altos (especies del género *Anoura*) o en rangos altitudinales que van desde zonas bajas a intermedias (especies de los géneros *Lonchophylla*, *Glossophaga*, *Hylonycteris*) (LaVal & Rodríguez-Herrera, 2002). El patrón observado difiere ligeramente del encontrado por Echeverría (2013) debido a que los rangos altitudinales estudiados por el autor contemplan elevaciones desde los 361 m s.n.m., por lo cual no incluyó en el análisis las zonas bajas (Echeverría, 2013). En el único estudio a largo plazo de los ensambles de murciélagos nectarívoros en la zona baja del gradiente, Tschapka (2004) registró que 2 especies son especies residentes (*Glossophaga commissarisi* y *Hylonycteris underwoodi*) y permanecen en la zona todo el año, mientras que 2 especies son nómadas (*Lichonycteris obscura* y *Lonchophylla robusta*), por lo cual el autor sugiere que estas últimas especies posiblemente se movilizan a otras áreas del Parque Nacional Braulio Carrillo desde los sitios de percha en altitudes intermedias gracias a su mayor tamaño o morfología alar (Tschapka, 2004). Finalmente, la mayor riqueza de especies frugívoras en los rangos bajo e intermedio alto que en los rangos

intermedio alto y alto refleja el patrón de riqueza registrado (meseta baja - pico intermedio), ya que las especies frugívoras representan un componente importante de las especies de los ensamblajes de murciélagos del gradiente (14 especies frugívoras de 33, 13 de 27, 15 de 32 y 5 de 16 en los rangos bajo, intermedio bajo, intermedio alto y alto respectivamente).

La mayor riqueza de especies omnívoras y animalívoras en las altitudes de 50 y 500 m s.n.m., en comparación con los rangos intermedio alto y alto, sugiere que las especies de estos gremios presentan preferencia por las condiciones propias de elevaciones bajas. Estas especies corresponden a los murciélagos del género *Phyllostomus* y *Phylloderma* (omnívoros) y *Lophostoma*, *Tonatia* y *Trachops* (animalívoras), los cuales se han registrado solamente en elevaciones menores a 800 m s.n.m. (*Phylloderma*), menores de 1000 m s.n.m. (*Phyllostomus*), o menores a 500 m s.n.m. (*Lophostoma*), con la excepción de *Tonatia* y *Trachops*, las cuales han sido registradas a bajas altitudes pero alcanzando registros de hasta 1 500 m s.n.m. (LaVal & Rodríguez-Herrera, 2002). El hecho de que tanto los murciélagos insectívoros como los sanguinívoros no presenten diferencias entre los rangos altitudinales puede deberse a que dependen de recursos cuya abundancia no está limitada altitudinalmente, ya sea por modificación humana (sanguinívoros) o natural (insectos). Sin embargo, Arias et al. (2020) encontraron un patrón diferente para los ensamblajes de murciélagos insectívoros en el gradiente altitudinal en el área de Monteverde. Estas diferencias pueden deberse a métodos de muestreo distintos, dado que en el presente estudio se utilizaron redes de niebla, mientras que Arias et al. (2020) utilizaron métodos acústicos, los cuales son más efectivos para muestrear a este gremio de murciélagos.

Con respecto al patrón temporal en el número de individuos de murciélagos nectarívoros, la mayor abundancia registrada en los meses de enero, mayo y

noviembre en el rango bajo coincide con el patrón observado por Tchapka (2004) en su estudio en la Estación Biológica La Selva, donde las 4 especies registradas en dicho estudio en la zona baja del gradiente presentaban mayor abundancia en los meses de enero hasta marzo y de octubre a noviembre (Tschapka, 2004). La abundancia de los murciélagos nectarívoros, así como de los murciélagos frugívoros en los rangos intermedio bajo, intermedio alto y alto en la segunda mitad del año, especialmente los meses de agosto, octubre y noviembre, puede deberse a la mayor disponibilidad de alimentos producidos después del inicio de la estación lluviosa como el ya descrito (Boyle & Bronstein, 2012; Loiselle & Blake, 1991). El patrón temporal de mayor abundancia de los murciélagos frugívoros en los rangos intermedio alto y alto en los meses de octubre a noviembre coincide además con el patrón de producción de frutos consumidos por murciélagos registrado por Dinerstein (1986) en el área de Monteverde (entre 1500-1640 m s.n.m.) donde registró los mayores valores en dos periodos: los meses de marzo a mayo y posteriormente en setiembre y octubre (Dinerstein, 1986; Koptur et al., 1988). Los murciélagos insectívoros, sin embargo, no presentan el mismo patrón de abundancia temporal y por el contrario muestra una alta variabilidad.

La abundancia de los sexos no registró diferencias dentro de cada sitio ni en cuanto a la elevación, lo cual ha sido observado para otros ensamblajes de murciélagos, donde la proporción tiende a ser 1:1 (Mares & Wilson, 1971). El patrón temporal resulta coincidente tanto en hembras como machos, en donde se registró con mayor abundancia en todos los rangos de nuevo en la segunda mitad del año, especialmente en los meses de agosto, octubre y noviembre, debido probablemente a la mayor disponibilidad de alimento (Dinerstein, 1986). Por otro lado, el patrón inverso de la biomasa con la altitud, en donde los mayores valores se registraron en el rango alto, luego en el rango intermedio alto, intermedio bajo y finalmente bajo, es otro resultado novedoso del presente estudio, dado que a pesar de que no se observaron diferencias significativas en cuanto a la altitud, en los pocos estudios que analizan esta variable en ensamblajes de murciélagos se registra una relación

inversa de la biomasa con la altitud, reportándose los mayores valores en las tierras bajas (Navarro & León-Paniagua, 1995). El patrón observado por lo tanto en el presente estudio es completamente opuesto al encontrado en otros estudios en zonas tropicales y es posiblemente otro indicador de la posible productividad de los hábitats de los bosques pluviales premontanos y montanos bajos (Dinerstein, 1986; Koptur et al., 1988).

La mayor abundancia de *P. mesoamericanus* en el rango intermedio bajo se asocia a la presencia de un hábitat con cobertura boscosa y se encuentra dentro del ámbito de altitudes conocida para la especie, el cual abarca desde el nivel del mar hasta los 1500 m s.n.m. (LaVal & Rodríguez-Herrera, 2002). La mayor abundancia de *A. cultrata*, *H. underwoodi*, *M. pilosatibialis* en el rango intermedio alto que en los rangos bajo e intermedio bajo, pero no con el rango alto, sugiere que éstas son especies adaptadas a explotar los ambientes de altitudes intermedias. *A. cultrata* se encuentra registrado desde los 680 m s.n.m. en el Parque Nacional Braulio Carrillo (LaVal & Rodríguez-Herrera, 2002), mientras que *M. pilosatibialis* se ha registrado entre los 1400 y 1800 m s.n.m. (LaVal & Rodríguez-Herrera, 2002), por lo cual su mayor abundancia en el rango intermedio alto es esperable. El patrón para la especie *H. underwoodi* es interesante ya que se ha registrado como una especie residente del rango bajo (Tschapka, 2004), pero se ha registrado asimismo hasta los 2 640 m s.n.m. (Knox Jones & Homan, 1974) y es asimismo una de las pocas especies de murciélagos del presente estudio que se ha registrado en todos los rangos altitudinales (Timm et al., 1989), pero en este estudio presenta una mayor abundancia en las altitudes de 1000 y 2000 m s.n.m.

La mayor abundancia de *C. castanea* en los rangos bajo, intermedio bajo e intermedio alto que en el rango alto esta de acorde para lo reportado, ya que es una especie rara por encima de los 500 m s.n.m. (LaVal & Rodríguez-Herrera, 2002;

Reid, 1997). En su estudio en el gradiente, Timm et al. (1989) registraron esta especie solamente a 300 m s.n.m. (Timm et al., 1989). Por su parte, la mayor abundancia de la especie *C. perspicillata* en el rango intermedio bajo que todos los demás rangos esta asimismo de acorde con la distribución altitudinal registrada para la especie (LaVal & Rodríguez-Herrera, 2002; Timm et al., 1989) y su mayor abundancia en la elevación de 500 m s.n.m. puede indicar la preferencia de esta especie por hábitats de crecimiento secundario que podría reflejar asimismo tanto el proceso histórico de colonización y perturbación humana de dicha zona del gradiente (Schelhas & Sánchez-Azofeifa, 2006), así como los procesos de sucesión de los hábitats del mismo, dado que las áreas correspondientes a la zona de vida correspondiente al bosque muy húmedo tropical transición a premontano experimentó impactos antrópicos importantes (deforestación) debido a su altitud y accesibilidad resultando en una de las zonas de vida más impactada en el país (Sánchez-Azofeifa, Harriss, & Skole, 2001). Por último, la mayor abundancia de *C. sowellii* en el rango intermedio alto corresponde a las observaciones que sugieren que esta especie es a menudo dominante en elevaciones intermedias y altas en bosque lluvioso (LaVal & Rodríguez-Herrera, 2002; Reid, 1997). A pesar de que todas las especies del género *Carollia* se encuentran en los tres rangos inferiores del gradiente, la mayor abundancia de cada especie en un rango diferente del gradiente puede reflejar por lo tanto preferencias por condiciones de hábitats diferentes ligados a estadios de sucesión diferentes producto de los complejos procesos socioeconómicos e históricos del uso de la tierra en el gradiente (Schelhas & Sánchez-Azofeifa, 2006).

La mayor abundancia de *A. jamaicensis* en los rangos bajo e intermedio bajo que en los rangos intermedio alto y alto concuerda con la conocida distribución altitudinal de la especie (LaVal & Rodríguez-Herrera, 2002; Ortega & Castro-Arellano, 2001; Reid, 1997), así como la reportada en el gradiente (Timm et al., 1989). La distribución altitudinal de las especies del género *Dermanura* muestra asimismo una segregación altitudinal, donde dos especies (*D. watsoni* y *D. phaeotis*) presentan

mayor abundancia en los rangos bajo e intermedio bajo que en el rango alto mientras que las otras dos especies del género (*D. azteca* y *D. tolteca*) registran mayor abundancia en el rango alto que los otros rangos altitudinales. La distribución altitudinal de éstas especies corresponde a la reportada en la literatura (García-García, Santos-Moreno, & Rodríguez-Alamilla, 2010; LaVal & Rodríguez-Herrera, 2002; Reid, 1997; Timm et al., 1989). Finalmente, la segregación altitudinal de las especies del género *Sturnira*, en donde la especie *S. mordax* es más abundante a 1000 m s.n.m. que en todas las otras altitudes mientras que *S. hondurensis* presenta mayor abundancia a 2000 m s.n.m. que todas las otras altitudes, es la opuesta a la distribución reportada en Monteverde, donde *S. mordax* es más común en elevaciones altas mientras que *S. hondurensis* (*S. ludovici* en el original) es más abundante en elevaciones menores (LaVal & Rodríguez-Herrera, 2002). En el estudio del gradiente se registraron ambas especies como comunes en altitudes entre 700 y 2000 m s.n.m. (Timm et al., 1989), sin embargo el presente estudio refleja patrones de segregación altitudinal que pueden reflejar preferencias por hábitats o recursos específicos localizados en diferentes zonas de vida; estos patrones requieren mayor investigación.

El patrón temporal registrado para las especies nectarívoras *A. cultrata*, *H. underwoodi*, la especie insectívora *M. pilosatibialis* así como las especies frugívoras *C. castanea*, *C. perspicillata*, *C. sowellii*, *D. watsoni*, *D. phaeotis*, *D. azteca*, *D. toltecus*, *S. hondurensis* y *S. mordax*, consiste en un patrón bimodal de mayor abundancia en los meses de octubre-diciembre y marzo-abril, el cual fue descrito anteriormente para los ensamblajes, sin embargo presenta diferencias para cada especie en cuanto al rango altitudinal donde se presenta esta abundancia. Este patrón puede explicarse por la mayor abundancia de recursos alimenticios producidos en estos meses anteriormente descrito (Boyle & Bronstein, 2012; Dinerstein, 1986). Caso particular son las dos especies del género *Artibeus* (*A. jamaicensis* y *A. lituratus*) las cuales muestran el mismo patrón bimodal anteriormente descrito, pero con una alta sincronía temporal y espacial en rangos

altitudinales adyacentes. Por ejemplo, para *A. jamaicensis* la abundancia disminuye en agosto en el rango bajo, pero se incrementa en el mismo mes en el rango intermedio bajo para luego disminuir en octubre, pero aumenta en el mismo mes en el rango bajo, así como una disminución secuencial de la abundancia en abril en el rango bajo y luego en mayo y junio en los rangos intermedio bajo e intermedio alto respectivamente. Para *A. lituratus* se registró una disminución gradual desde agosto hasta noviembre en el rango bajo y luego intermedio bajo, así como desde marzo hasta mayo en el rango bajo y luego desde abril hasta mayo en el rango intermedio bajo. Estos patrones sincrónicos y paulatinos de cambios en abundancia a lo largo de meses sucesivos en rangos altitudinales adyacentes pueden sugerir que individuos o poblaciones de estas especies presentan movimientos altitudinales entre rangos, probablemente en búsqueda de recursos alimenticios estacionales específicos producidos a diferentes altitudes. Ambas especies son relativamente grandes que logran realizar largos vuelos y presentan alta movilidad (Arnone, Trajano, Pulchério-Leite, & Passos, 2016; Esbérard, Godoy, Renovato, & Carvalho, 2017; LaVal & Rodríguez-Herrera, 2002; Meyer, 2007).

El patrón temporal unimodal y concentrado espacial y temporalmente registrado en febrero y octubre, respectivamente, para las especies frugívoras *E. alba* y *U. convexum* en el rango bajo puede deberse al uso de recursos alimenticios muy específicos por *E. alba* (Villalobos-Chaves, Spínola-Parallada, Heer, Kalko, & Rodríguez-Herrera, 2017) para los cuales esta especie se ha adaptado a encontrar mediante señales olfativas (Ripperger et al., 2019) o al uso de refugios muy especializados (Rodríguez-Herrera, Medellín, & Gamba-Rios, 2008), mientras que para *U. convexum* este patrón temporal unimodal puede deberse a la preferencia por altitudes usualmente bajas (Baker & Clark, 1987), por la preferencia por el uso de hábitats riparios (Villalobos-Chaves et al., 2016), por la dependencia de plantas introducidas como refugio en zonas riparias o semi-alteradas y ausentes de hábitats boscosos (Sagot, Rodríguez-Herrera, & Stevens, 2013), por limitados rangos de acción de los machos y cambios en la disponibilidad de alimento (Villalobos-Chaves

et al., 2017) o ventajas energéticas asociadas al uso de tiendas como refugio (Rodríguez-Herrera, Viquez-R, Cordero-Schmidt, Sandoval, & Rodríguez-Durán, 2016), todas condiciones encontradas en algunos de los sitios de muestreo del rango intermedio bajo del gradiente. Finalmente, el patrón temporal de abundancia continua para *D. rotundus*, con un incremento en agosto, puede explicarse por la alimentación sanguinívora de esta especie (Greenhall, Joermann, & Schmidt, 1983), basada especialmente en animales domésticos (LaVal & Rodríguez-Herrera, 2002; Reid, 1997), por lo cual cuenta con una amplia y constante disponibilidad de alimento (Wainwright, 2007) y variaciones en su abundancia temporal pueden reflejar mayor disponibilidad casual del mismo.

El patrón de diversidad alfa basados en los números de Hill coincide con el patrón de meseta baja-pico intermedio determinado en el presente estudio ya que la riqueza de especies (número de Hill 0) es casi indistinguible entre los ensamblajes de los rangos bajo e intermedio alto y con menores valores pero aún dentro del intervalo de confianza el rango intermedio bajo, mientras que tanto los valores como el intervalo de confianza del rango alto son muy inferiores y no traslapan con los otros rangos. El patrón para la diversidad "típica" de Shannon (número de Hill 1) y la diversidad de Simpson (número de Hill 2) refuerza el patrón meseta baja-pico intermedio observado ya que los valores de los rangos bajo e intermedio alto son muy similares y no traslapan con los valores ni el intervalo de confianza de los rangos intermedio bajo y alto. Este patrón no había sido registrado para el país, lo cual constituye un resultado novedoso del estudio y es asimismo confirmado por los gráficos de Whittaker de los ensamblajes, donde el ensamblaje del rango alto muestra un patrón de serie geométrica (Marrugan, 2004) con baja equitatividad y alta dominancia de una especie (*S. hondurensis*), mientras que el ensamblaje del rango intermedio bajo muestra un patrón de logaritmo normal (Marrugan, 2004) donde la equitatividad es mayor y la dominancia es menor pero aun considerable de una especie (*C. perspicillata*). Los ensamblajes de los rangos bajo e intermedio alto muestran patrones de vara quebrada ("broken stick" en el original); (Marrugan,

2004) con alta equitatividad y baja dominancia por una sola especie. Por ejemplo, para el rango bajo las especies *A. jamaicensis*, *C. castanea*, *U. convexum* y *C. perspicillata* muestran valores similares de abundancia, mientras que para el rango intermedio alto las especies *S. mordax*, *S. hondurensis*, *C. sowellii* y *D. toltecus* muestran abundancias similares. Las especies más abundantes registradas en el rango intermedio alto coinciden en parte con las registradas en Monteverde (LaVal, 2004; Timm & LaVal, 2000).

Por su parte, en cuanto a la composición de los ensamblajes los ordenamientos del análisis NMDS y las pruebas ANOSIM y PERMANOVA basados en las medidas de beta diversidad, muestran que los ensamblajes presentan diferencias en su composición y similaridad, lo cual se debe a la combinación espacio-temporal de las especies dominantes que integran cada ensamblaje. El análisis SIMPER permite demostrar que las especies *C. perspicillata*, *A. jamaicensis*, *C. sowellii* y *C. castanea* son las que contribuyen más a la diferencia entre los rangos bajo e intermedio bajo. Estas especies corresponden a las más abundantes en el rango bajo (*A. jamaicensis*) e intermedio bajo (*C. perspicillata*). Por su parte, las especies *C. perspicillata*, *S. mordax*, y *S. hondurensis* son las que más contribuyen a la diferencia entre los ensamblajes de los rangos intermedio bajo e intermedio alto, siendo *S. mordax* las más abundante de este último rango. Finalmente, las especies *S. hondurensis* y *S. mordax* son las especies que más contribuyen a la diferencia entre los ensamblajes de los rangos intermedio alto y alto, donde *S. hondurensis* es la especie más abundante del rango alto. Dichos resultados son novedosos dado que no se había documentado hasta el momento las especies que más influyen sobre la estructura y composición de los ensamblajes de murciélagos en un gradiente altitudinal neotropical, así como el hecho de que todas las especies mencionadas son frugívoras, por lo cual la composición espacio-temporal de estos ensamblajes dependen en gran medida de este gremio trófico.

Los ensamblajes presentan asimismo relaciones específicas con la temperatura y la precipitación el cual fue determinado por el análisis CCA. El ensamblaje del rango alto presenta una tendencia marcada a menor temperatura y precipitación, mientras que el ensamblaje del rango intermedio alto presenta dos agrupamientos: uno caracterizado por una afinidad a menos temperatura y precipitación y un segundo grupo caracterizado por una relación a mayor temperatura y precipitación. El ensamblaje del rango intermedio bajo muestra la mayor afinidad por mayor temperatura y precipitación, mientras que el ensamblaje del rango bajo presenta al igual que el del rango intermedio alto dos agrupamientos con distintas condiciones: uno con tendencia a mayor precipitación y niveles intermedios de temperatura y otro relacionado a menor precipitación y niveles intermedios de temperatura. Lo anterior demuestra que los ensamblajes responden de manera diferente y particular a las variables climáticas estudiadas y que por lo tanto variaciones en estas condiciones como las creadas por el cambio climático podrían crear condiciones límite de las variables climáticas para las especies que componen los ensamblajes y por lo tanto modificar la composición temporal y espacial de los mismos, lo cual coincide con los estudios realizados en gradientes altitudinales para otros taxa (Santillán et al., 2018, 2020). Esto traería consigo cambios espacio-temporales importantes en otras dimensiones de la diversidad (alfa y beta taxonómica, diversidad funcional) y por lo tanto en las relaciones ecológicas interespecíficas que dichas especies cumplen (dispersión de semillas, polinización, control de insectos). También se detectaron efectos de las dos variables climáticas analizadas con el número de especies frugívoras, así como de la temperatura en las especies *E. alba* y *S. hondurensis*.

Con respecto a los patrones reproductivos en el gradiente altitudinal se observa que tanto para el número de machos escrotados como hembras lactando se observa un patrón bimodal con dos periodos con mayores valores: el primero desde agosto hasta octubre y el segundo desde abril a mayo, aunque existen otros periodos menores. Este patrón coincide con el descrito para muchas especies del país (LaVal & Rodríguez-Herrera, 2002; Reid, 1997; Wainwright, 2007). Con respecto a las

hembras preñadas se registró un patrón distinto al conocido patrón de poliestría bimodal ya que se registró un patrón descendente con la altitud, ya que en el rango bajo se registran 5 periodos con altos número de hembras preñadas que van desde febrero hasta diciembre, siendo el más alto en abril, mientras que en el rango intermedio bajo se registran tres periodos con hembras preñadas: febrero, mayo y agosto, siendo este último el más alto. Por otro lado, en el rango intermedio alto se registraron dos periodos con hembras preñadas: abril y desde julio hasta setiembre y finalmente en el rango alto solamente se registró un solo periodo con hembras reproductivas desde febrero hasta mayo. Este patrón descendente de picos de hembras preñadas con respecto a la altitud puede deberse a las condiciones de temperatura y precipitación adversas de las altas elevaciones o a que las especies de murciélagos de zonas altas sincronizan los nacimientos en el periodo de mayor disponibilidad de alimento o temperaturas más altas (M. A. Mello, Kalko, & Silva, 2009), aunque el fenómeno de la sincronía puede incluir otras variables ecológicas como depredación o socio-biológicas como sistema de apareamiento (Ims, 1990), ambientales o latitudinales (Autino & Barquez, 1993),

Con respecto al efecto de la altitud con respecto a los estados reproductivos, para las especies del género *Carollia* (*C. castanea* y *C. perspicillata*) se registró un mayor número de machos escrotados en el rango intermedio bajo, así como de hembras preñadas para *C. castanea*, lo cual contrasta con lo encontrado por De Carvahlo et al. (2019), que no registraron diferencias en los estados reproductivos de *C. perspicillata* (De Carvalho, Martins, Dias, et al., 2019), probablemente debido a que las condiciones locales del gradiente ofrecen condiciones más apropiadas en términos de disponibilidad de hábitat y alimento a dicha altitud. Altitudinalmente, las especies del género *Sturnira* también mostraron un patrón reproductivo distintivo de machos escrotados, donde la especie *S. hondurensis* registra más machos escrotados y hembras lactando en el rango alto, mientras que la especie *S. mordax* registra mayor abundancia de murciélagos en estos estados en el rango intermedio alto, lo cual es asimismo un resultado novedoso del presente estudio ya que puede

sugerir que existe una repartición del espacio y los recursos en cuanto a la reproducción, donde las especies concentran su actividad reproductiva en un rango altitudinal específico, lo cual podría contribuir a disminuir la competencia por recursos, ya que las demandas de energía para las hembras en estado reproductivo ocasionan alto estrés en las poblaciones (Mares & Wilson, 1971).

Temporalmente, el número de machos escrotados de las especies del género *Carollia* muestran alta y constante abundancia, especialmente en la segunda mitad del año, pero las hembras lactando muestra patrones distintos. *C. castanea* concentra el mayor número de hembras lactando en mayo y junio y hembras preñadas en tres periodos: marzo-abril, agosto y noviembre. La especie *C. perspicillata* presenta hembras lactando en octubre y posteriormente en agosto y hembras preñadas en tres periodos, febrero, junio y agosto. *C. sowellii* muestra alta variabilidad para los machos escrotados, tres periodos para hembras lactando y un solo pero extendido periodo para las hembras preñadas. La fenología de los eventos reproductivos de las especies de *Carollia* del gradiente no se ajustan completamente al típico patrón bimodal observado por otros autores (Cloutier & Thomas, 1992; Durant, Hall, Cisneros, Hyland, & Willig, 2013; LaVal & Rodríguez-Herrera, 2002; Reid, 1997); esto puede deberse al efecto de la altitud, ya que los rangos altitudinales están expuestos a diferentes condiciones climáticas que pueden afectar la producción y disponibilidad de fuentes alimenticias y por lo tanto éstas poblaciones muestran adaptaciones locales en su fenología reproductiva.

La especie *A. jamaicensis*, por el contrario, muestra alta sincronía espacial y temporal de los machos escrotados en octubre y especialmente abril-mayo, así como de las hembras lactando en agosto y abril-mayo, el cual es único periodo donde se registran hembras preñadas. Este patrón es el registrado por otros autores (Durant et al., 2013; LaVal & Rodríguez-Herrera, 2002; Ortega & Castro-Arellano, 2001; Tamsitt & Valdivieso, 1961); sin embargo, esta sincronía merece futura

atención, ya que no cambia en rangos altitudinales diferentes, por lo cual la reproducción de esta especie está asociada a un recurso que presenta abundancia sincrónica a lo largo del gradiente.

Temporalmente, la especie *S. hondurensis* muestra un alto número de machos escrotados en marzo-abril en el rango alto y un segundo y menor pico de actividad en octubre en el rango intermedio alto. Las hembras lactando se registran en tres periodos (setiembre-octubre, marzo-abril y junio-julio), pero las hembras preñadas presentan dos periodos muy marcados: abril en el rango alto y julio-agosto en el intermedio alto. La especie *S. mordax* muestra el mayor número de machos escrotados en setiembre en el rango intermedio alto con un segundo y menor pico en mayo; las hembras lactando se concentran en 3 periodos, pero las hembras preñadas solamente en un periodo desde abril a mayo en el rango intermedio alto. Estos patrones coinciden en parte con los patrones reportados (LaVal & Rodríguez-Herrera, 2002; Matson & McCarthy, 2004). El hecho de que ambas especies presenten estadios reproductivos sincrónicos, pero en diferentes rangos altitudinales, sugiere de nuevo la posibilidad de una repartición del espacio y de los recursos asociados.

Finalmente, los ensamblajes de los rangos altitudinales se pueden caracterizar de la siguiente forma. El ensamblaje del rango bajo se constituye un ensamblaje con alta diversidad y alta equitatividad, donde las especies más comunes son *A. jamaicensis*, *C. castanea*, *U. convexum* y *C. sowellii* y alto número de especies raras como *P. stenops*, *P. hastatus* o cuya abundancia no es fielmente reflejada por el método de muestreo (*R. naso*, *S. bilineata*, *T. tricolor*). Además, este ensamblaje muestra una tendencia a temperaturas y precipitación altas, pero con cierta variabilidad. El ensamblaje del rango intermedio bajo se puede caracterizar por ser un ensamblaje con diversidad intermedia, mayor dominancia y donde las especies más comunes son *C. perspicillata*, *C. sowellii* y *C. castanea* y alto número de

especies animalívoras (*T. saurophila*, *L. silvicolum*) y con una fuerte tendencia a mayor precipitación y menor temperatura. Por su parte, el ensamblaje del rango intermedio alto se puede caracterizar por ser el ensamblaje más diverso de todos, donde las especies dominantes son *S. mordax*, *S. hondurensis* y *C. sowellii*, cuenta con un alto número de especies insectívoras (*M. schmidtorum*, *G. sylvestris*, *M. nicefori*, *L. brachyotis*, *M. microtis*) y nectarívoras (*A. cultrata*, *A. geoffroyi*, *C. godmani*, *H. underwoodi*) y muestra una tendencia a precipitación intermedia y menor temperatura. Finalmente, el ensamblaje del rango alto se puede caracterizar como el ensamblaje menos diverso y con la mayor dominancia por la especie *S. hondurensis*; cuenta con 5 especies frugívoras, 4 nectarívoras, 4 insectívoras y 2 sanguinívoras y muestra una tendencia a la menor temperatura y precipitación.

Conclusiones

El patrón de diversidad de los ensamblajes de murciélagos del gradiente altitudinal estudiado corresponde a meseta baja - pico intermedio, patrón no registrado hasta el momento en el país y que muestra que los ensamblajes de zonas intermedias (~1000 m s.n.m.) son altamente diversos, lo cual implica que la protección de los hábitats naturales en esta elevación es fundamental para asegurar la conservación local y regional de las especies y poblaciones de murciélagos y sus servicios ecosistémicos asociados, especialmente porque los ecosistemas naturales en esta altitud han sido altamente modificados por las sociedades humanas en el país. Este patrón de diversidad es reforzado por los patrones observados mediante los números de Hill. Se registraron asimismo patrones inversos de abundancia y biomasa con la altitud, opuestos a los encontrados por otros estudios en gradientes altitudinales, así como un efecto de la altitud en la riqueza de murciélagos nectarívoros, frugívoros, animalívoros y omnívoros. Además, se registró un efecto de altitud en la abundancia de 15 de las especies de murciélagos del gradiente.

Espacialmente se registró una mayor abundancia de especies e individuos en los rangos bajo e intermedio alto, lo cual refleja el patrón de diversidad del gradiente. Temporalmente la riqueza y abundancia es mayor en los meses de agosto y octubre en todo el gradiente, probablemente asociado a la mayor abundancia de alimento. Los patrones reproductivos varían con la altitud, disminuyendo el número de periodos o picos reproductivos con la altitud, registrándose alta sincronía a mayores altitudes, lo cual vuelve a los ensamblajes de zonas altas susceptibles a perturbaciones que afecten su reproducción. Se registraron asimismo diferencias significativas mediante el análisis ANOSIM y PERMANOVA en la composición y estructura de los ensamblajes basados en índices beta, así como diferencias en cuanto al efecto de la temperatura y precipitación en los cuatro ensamblajes.

El ensamblaje del rango bajo se constituye un ensamblaje con alta diversidad y alta equitatividad, afinidad por temperaturas y precipitación alta y con las especies dominantes *A. jamaicensis* y *C. castanea*. El ensamblaje del rango intermedio bajo muestra diversidad, alta dominancia, una fuerte tendencia a mayor precipitación y menor temperatura y las especies más comunes son *C. perspicillata*, *C. sowellii* y *C. castanea*. El ensamblaje del rango intermedio alto es el más diverso de todos, menor dominancia, con una tendencia a precipitación intermedia y menor temperatura y donde las especies dominantes son *S. mordax*, *S. hondurensis* y *C. sowellii* mientras que el ensamblaje del rango alto es el menos diverso, alta dominancia, una tendencia a menor temperatura y precipitación y donde la especie más abundante es *S. hondurensis*.

Recomendaciones

1. Establecer un programa de investigación a corto, mediano y largo plazo que registre la diversidad, composición y cambio de los ensamblajes de murciélagos en el gradiente altitudinal completo del Parque Nacional Braulio Carrillo y las reservas privadas aledañas que posibiliten documentar cambios a corto, mediano y largo plazo en los ensamblajes y de esta forma generar información relevante para la conservación integral de las especies y poblaciones de murciélagos.
2. Realizar estudios a mediano y largo plazo de los patrones fenológicos de las especies de plantas de sotobosque y dosel consumidas por murciélagos en el gradiente altitudinal del Parque Nacional Braulio Carrillo para establecer una línea base de conocimiento con la cual comparar los patrones espacio-temporales de los ensamblajes de murciélagos del gradiente y de esta forma generar información relevante para la conservación integral de las especies y poblaciones de murciélagos.
3. Investigar a mayor profundidad los hallazgos novedosos del estudio: la relación inversa de la abundancia y de la biomasa con la altitud así como la posible distribución altitudinal segregada de las especies de los géneros *Carollia* y *Sturnira*, para de esta forma para de esta forma determinar si existe dependencia de estas especies por hábitats específicos localizados en el gradiente y por lo tanto generar información relevante para la conservación integral de éstas especies.
4. Incluir en futuros estudios en el gradiente altitudinal monitoreo e identificación acústico de las especies de murciélagos insectívoros aéreos que complemente la técnicas de captura e identificación utilizadas en el presente estudio y permita consolidar los resultados del presente trabajo en cuanto a este gremio trófico.

5. Promover estudios de aspectos alimentarios, reproductivos, ecológicos y de comportamiento de las especies de murciélagos y de otros organismos (aves, mamíferos grandes, mariposas) en el gradiente altitudinal del Parque Nacional Braulio Carrillo para promover el uso del área, llamar la atención de la importancia de este gradiente y de esta forma proteger al área de disturbios observados durante el periodo de estudio (cacería furtiva, deforestación, introducción de especies invasoras).

6. Propiciar estudios sobre la biodiversidad, ecología, evolución y taxonomía de diferentes taxa en los bosques montanos del gradiente altitudinal del Parque Nacional Braulio Carrillo y del resto del país, ya que son bosques muy diversos y lamentablemente muy impactados por la modificación antrópica, por lo cual es urgente generar información científica novedosa de éstos ecosistemas que promueva la conservación de sus especies.

7. Promover la difusión del presente estudio, así como de las condiciones e importancia del gradiente altitudinal del Parque Nacional Braulio Carrillo tanto en medios de difusión científica como de difusión masiva que promueva su conocimiento y protección, así como la inversión estatal y privada en infraestructura y servicios en dicha área protegida.

Bibliografía

- Alam, A. (2011). Diversitu and altitudinal distribution of terrestrial liverwort (Hepaticae) in Nilgiri hills, Tamil Nadu, India. *Proc. Nat. Acad. Sci. India Sect. B.*, 81(2), 206–217.
- Alexander, J. M., Kueffer, C., Daehler, C. C., Edwards, P. J., Pauchard, A., Seipel, T., ... Walsh, N. (2011). Assembly of nonnative floras along elevational gradients explained by directional ecological filtering. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(2), 656–661. <https://doi.org/10.1073/pnas.1013136108>
- Anderson, M. J., Crist, T. O., Chase, J. M., Vellend, M., Inouye, B. D., Freestone, A. L., ... Swenson, N. G. (2011). Navigating the multiple meanings of β diversity: A roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 14(1), 19–28. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01552.x>
- Anderson, M. J., Ellingsen, K. E., & McArdle, B. H. (2006). Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology Letters*, 9(6), 683–693. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00926.x>
- Andrew, N. R., Rodgerson, L., & Dunlop, M. (2003). Variation in invertebrate-bryophyte community structure at different spatial scales along altitudinal gradients. *Journal of Biogeography*, 30(5), 731–746. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00849.x>
- Arias-Aguilas, A., Chacón-Madrigal, E., LaVal, R., & Rodríguez-Herrera, B. (2020). Diversity and activity patterns of aerial insectivores bats along an altitudinal gradient in a tropical forest in Costa Rica. *Hystrix, Italian Journal of Mammalogy*, 31(1), 58–63. <https://doi.org/10.4404/hystrix>
- Arnone, I. S., Trajano, E., Pulchério-Leite, A., & Passos, F. D. C. (2016). Long-distance movement by a great fruit-eating bat, *Artibeus lituratus* (Olfers, 1818), in southeastern Brazil (Chiroptera, Phyllostomidae): evidence for migration in Neotropical bats? *Biota Neotropica*, 16(1), 1–6. <https://doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2015-0026>
- Autino, A. G., & Barquez, R. M. (1993). Patrones reproductivos y alimneticios de dos especies simpátricas del género *Sturnira* (Chiroptera, Phyllostomidae). *Maztozoología Neotropical*, 1(1), 73–80.
- Avalos, G. (2019). Still searching the rich coast: Biodiversity of Costa Rica , numbers, processes, patterns, and challenges. In T. Pullaiah (Ed.), *Global Biodiversity Volume 4: Selected countries in the Americas and Australia* (pp. 101–138). Apple Academic Press.
- Baker, R. J., & Clark, C. L. (1987). *Uroderma bilobatum*. *Mammalian Species*, 279(December), 1–4.
- Bejarano-Bonilla, D., Yate-Rivas, A., & Bernal-Bautista, M. (2007). Bat diversity and distribution along an altitudinal transect in the Tolima region of Colombia. *Caldasia*, 29(2), 297–308.

- Bergallo, H. G., Esbérard, C. E. L., Mello, M. A. R., Lins, V., Mangolin, R., Melo, G. G. S., & Baptista, M. (2003). Bat Species Richness in Atlantic Forest: What Is the Minimum Sampling Effort? *Biotropica*, 35(2), 278–288. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2003.tb00286.x>
- Bordignon, M. O., & Franca, A. de O. (2009). Riqueza, diversidade e variação altitudinal em uma comunidade de morcegos filostomídeos (Mammalia: Chiroptera) no Centro-Oeste do Brasil. *Chiroptera Neotropical*, 15(1), 425–433.
- Boyle, A. W., & Bronstein, J. L. (2012). Phenology of tropical understory trees: Patterns and correlates. *Revista de Biologia Tropical*, 60(4), 1415–1429. <https://doi.org/10.15517/rbt.v60i4.2050>
- Brehm, G., & Fiedler, K. (2004). Ordinating tropical moth ensembles from an elevational gradient: A comparison of common methods. *Journal of Tropical Ecology*, 20(2), 165–172. <https://doi.org/10.1017/S0266467403001184>
- Brehm, G., Homeier, J., & Fiedler, K. (2003). Beta diversity of geometrid moths (Lepidoptera: Geometridae) in an Andean montane rainforest. *Diversity and Distributions*, 9(5), 351–366. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2003.00023.x>
- Briones-Salas, M., Sánchez-Cordero, V., & Santos-Moreno, A. (2005). Diversidad de murciélagos en un gradiente altitudinal de la Sierra Mazateca, Oaxac, México. In *Contribuciones Maztozológicas en homenaje a Bernardo Villa* (Instituto, pp. 67–76). Mexico: UNAM.
- Brose, U., & Martinez, N. D. (2004). Estimating the richness of species with variable mobility. *Oikos*, 105(2), 292–300. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12884.x>
- Brown, J. H. (2001). Mammals on mountainsides : elevational patterns of diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 10(Speciall Issue: Elevational gradienst in mammals), 101–109.
- Brown, J. H., Morgan Ernest, S. K., Parody, J. M., & Haskell, J. P. (2001). Regulation of diversity: Maintenance of species richness in changing environments. *Oecologia*, 126(3), 321–332. <https://doi.org/10.1007/s004420000536>
- Buttigieg, P. L., & Ramette, A. (2014). A guide to statistical analysis in microbial ecology: A community-focused, living review of multivariate data analyses. *FEMS Microbiology Ecology*, 90(3), 543–550. <https://doi.org/10.1111/1574-6941.12437>
- Cadotte, M. W., Jonathan Davies, T., Regetz, J., Kembel, S. W., Cleland, E., & Oakley, T. H. (2010). Phylogenetic diversity metrics for ecological communities: Integrating species richness, abundance and evolutionary history. *Ecology Letters*, 13(1), 96–105. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01405.x>
- Calderón-Patrón, J. M., Moreno, C. E., & Zuria, I. (2012). La diversidad beta: medio siglo de avances. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83(3), 879–891. <https://doi.org/10.7550/rmb.25510>
- Camero, É. (2007). Comunidad de mariposas diurnas (Lepidoptera:Rhopalocera) en un gradiente altitudinal del cañon del río Combeima-Tolima, Colombia. *Acta Biologica Colombiana*, 12(2), 95–110.
- Capaverde, U. D., Pereira, L. G. do A., Tavares, V. da C., Magnusson, W. E., Baccaro, F. B., & Bobrowiec, P. E. D. (2018). Subtle changes in elevation shift

- bat-assemblage structure in Central Amazonia. *Biotropica*, 50(4), 674–683. <https://doi.org/10.1111/btp.12546>
- Carrero, D. A., Sánchez, L. R., & Tobar, D. E. (2013). Diversidad y distribución de mariposas diurnas en un gradiente altitudinal en la región nororiental andina de Colombia. *Boletín Científico Del Museo de Historia Natural*, 17(1), 168–188.
- Castro-Luna, A. A., Sosa, V. J., & Castillo-Campos, G. (2007). Quantifying phyllostomid bats at different taxonomic levels as ecological indicators in a disturbed tropical forest. *Acta Chiropterologica*, 9(1), 219–228.
- Castro, S., Vergara, C., & Arellano, C. (2008). Distribución de la riqueza, composición taxonómica y grupos funcionales de hormigas del suelo a lo largo de un gradiente altitudinal en el refugio de vida silvestre Laquipampa, Lambayeque-Perú. *Ecología Aplicada*, 7(1,2), 89–103. Retrieved from www.antbase.org
- Cavender-Bares, J., Kozak, K. H., Fine, P. V. A., & Kembel, S. W. (2009). The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12(7), 693–715. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x>
- Chao, A., Chiu, C. H., & Jost, L. (2014). Unifying species diversity, phylogenetic diversity, functional diversity, and related similarity and differentiation measures through hill numbers. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45, 297–324. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091540>
- Chao, A., Ma, K. H., & Hsieh, T. C. (2016). iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation) Online. Retrieved from http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/
- Clark, D. B., Hurtado, J., & Saatchi, S. S. (2015). Tropical rain forest structure, tree growth and dynamics along a 2700-m elevational transect in Costa Rica. *PLoS ONE*, 10(4), 1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0122905>
- Clarke, K. R. (1993). Nonparametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18(1), 117–143. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x>
- Cloutier, D., & Thomas, D. W. (1992). *Carollia perspicillata*. *Mammalian Species*, 417, 1–9.
- Coelho, E. D. R., Paglia, A. P., Viana-Junior, A. B., Falcão, L. A. D., & Ferreira, G. B. (2018). Species Richness, Abundance and Functional Diversity of a Bat Community along an Elevational Gradient in the Espinhaço Mountain Range, Southeastern Brazil. *Acta Chiropterologica*, 20(1), 129–138. <https://doi.org/10.3161/15081109ACC2018.20.1.009>
- Colwell, R. K. (2013). EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Retrieved from <https://purl.oclc.org/estimates>
- Cui, Y., Bing, H., Fang, L., Wu, Y., Yu, J., Shen, G., ... Zhang, X. (2019). Diversity patterns of the rhizosphere and bulk soil microbial communities along an altitudinal gradient in an alpine ecosystem of the eastern Tibetan Plateau. *Geoderma*, 338, 118–127. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.11.047>
- Curran, M., Kopp, M., Beck, J., & Fahr, J. (2012). Species diversity of bats along an altitudinal gradient on Mount Mulanje, southern Malawi. *Journal of Tropical Ecology*, 28(3), 243–253. <https://doi.org/10.1017/S0266467412000193>

- De Carvalho, W. D., Martins, M. A., Dias, D., Saldaña-Vázquez, R. A., Palmeirim, J. M., & Esbérard, C. E. L. (2019). Reproductive constraints in frugivorous phyllostomid bats: seasonal and elevational variation in reproductive rates in the Brazilian Atlantic Forest. *Journal of Mammalogy*, *100*(2), 487–499. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyz031>
- De Carvalho, W. D., Martins, M. A., Esbérard, C. E. L., & Palmeirim, J. M. (2019). Traits that allow bats of tropical lowland origin to conquer mountains: Bat assemblages along elevational gradients in the South American Atlantic Forest. *Journal of Biogeography*, *46*(2), 316–331. <https://doi.org/10.1111/jbi.13506>
- Di Rienzo, J. A., Casanoves, F., Balzarini, M. G., González, L., Tablada, M., & Robledo, C. W. (2020). InfoStat. Argentina: Centro de Transferencia InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba. Retrieved from <http://www.infostat.com.ar>
- Dinerstein, E. (1986). Reproductive Ecology of Fruit Bats and the Seasonality of Fruit Production in a Costa Rican Cloud Forest. *Biotropica*, *18*(4), 307–318. <https://doi.org/10.2307/2388574>
- Dongmo, E. M., Fils, E. B., Mongombe, A. M., & Fohouo, F.-N. T. (2020). Diversity of bats (Mammalia : Chiroptera) along an altitudinal gradient in the western region of Cameroon. *Bonn Zoological Bulletin*, *69*(1), 45–54. <https://doi.org/doi.org/10.20363/BZB-2020.69.1.045>
- Dunna, J. C., & Watersb, D. A. (2012). Altitudinal effects on habitat selection in two sympatric pipistrelle species. *Mammalia*, *76*(3), 427–433. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2012-0042>
- Durant, K. A., Hall, R. W., Cisneros, L. M., Hyland, R. M., & Willig, M. R. (2013). Reproductive phenologies of phyllostomid bats in Costa Rica. *Journal of Mammalogy*, *94*(6), 1438–1448. <https://doi.org/10.1644/13-MAMM-A-103.1>
- Echeverria, J. L. (2013). *Ensamblajes de murciélagos frugívoros y nectarívoros en un gradiente altitudinal de Costa Rica y su potencial distribución bajo escenarios de cambio climático. Tesis de Maestría*. CATIE.
- Esbérard, C. E. L., de Lima, I. P., Nobre, P. H., Althoff, S. L., Jordão-Nogueira, T., Dias, D., ... Sobrinho, A. S. (2011). Evidence of vertical migration in the Ipanema bat *Pygoderma bilabiatum* (Chiroptera: Phyllostomidae: Stenodermatinae). *Zoologia*, *28*(6), 717–724. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702011000600004>
- Esbérard, C. E. L., Godoy, M. S. M., Renovato, L., & Carvalho, W. D. (2017). Novel long-distance movements by Neotropical bats (Mammalia: Chiroptera: Phyllostomidae) evidenced by recaptures in southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, *52*(1), 75–80. <https://doi.org/10.1080/01650521.2016.1273751>
- Fattorini, S. (2014). Disentangling the effects of available area, mid-domain constraints, and species environmental tolerance on the altitudinal distribution of tenebrionid beetles in a Mediterranean area. *Biodiversity and Conservation*, *23*(10), 2545–2560. <https://doi.org/10.1007/s10531-014-0738-y>
- Ferro, L. I., & Barquez, R. M. (2016). Species Richness of Nonvolant Small Mammals Along Elevational Gradients in Northwestern Argentina. *Biotropica*,

- 41(6), 759–767.
- Fierer, N., McCain, C. M., Meir, P., Zimmermann, M., Rapp, J. M., Silman, M. R., & Knight, R. (2011). Microbes do not follow the elevational diversity patterns of plants and animals. *Ecology*, 92(4), 797–804. <https://doi.org/10.1890/10-1170.1>
- García-García, J. L., Santos-Moreno, A., & Rodríguez-Alamilla, A. (2010). Population dynamics of the bat *Dermanura tolteca* (Chiroptera: Phyllostomidae) in a tropical forest in Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 58(4), 1323–1334. <https://doi.org/10.15517/rbt.v58i4.5415>
- Gaston, K. J. (2000). Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405, 220–227. <https://doi.org/10.1038/35012228>
- Georgiakakis, P., Vasilakopoulos, P., Mylonas, M., & Russo, D. (2010). Bat species richness and activity over an elevation gradient in Mediterranean shrublands of Crete. *Hystrix*, 21(1), 43–56. <https://doi.org/10.4404/hystrix-21.1-4485>
- Girardin, C. A. J., Malhi, Y., Aragão, L. E. O. C., Mamani, M., Huaraca Huasco, W., Durand, L., ... Whittaker, R. J. (2010). Net primary productivity allocation and cycling of carbon along a tropical forest elevational transect in the Peruvian Andes. *Global Change Biology*, 16(12), 3176–3192. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02235.x>
- Goyannes-Araújo, P., Siqueira, C. C., Laia, R. C., Almeida-Santos, M., Guedes, D. M., & Rocha, C. F. D. (2015). Anuran species distribution along an elevational gradient and seasonal comparisons of leaf litter frogs in an atlantic rainforest area of southeastern Brazil. *Herpetological Journal*, 25(2), 75–81.
- Graham, C. H., Carnaval, A. C., Cadena, C. D., Zamudio, K. R., Roberts, T. E., Parra, J. L., ... Sanders, N. J. (2014). The origin and maintenance of montane diversity: Integrating evolutionary and ecological processes. *Ecography*, 37(8), 711–719. <https://doi.org/10.1111/ecog.00578>
- Graham, G. L. (1990). Bats versus birds: comparisons among Peruvian volant vertebrate faunas along an elevational gradient. *Journal of Biogeography*, 17(6), 657. <https://doi.org/10.2307/2845147>
- Grau, O., Ninot, J. M., Ferré, A., Font, X., & Grytnes, J. A. (2012). Altitudinal species richness patterns of vascular plants in the south-eastern Pyrenees and nearby mountains of Catalonia. *Plant Ecology and Diversity*, 5(1), 115–126. <https://doi.org/10.1080/17550874.2012.666027>
- Greenhall, B. A. M., Joermann, G., & Schmidt, U. (1983). *Desmodus rotundus*. *Mammalian Species*, (202), 1–6.
- Grindal, S. D., Morissette, J. L., & Brigham, R. M. (1999). Concentration of bat activity in riparian habitats over an elevational gradient. *Canadian Journal of Zoology*, 77(6), 972–977. <https://doi.org/10.1139/z99-062>
- Grytnes, J. A., & McCain, C. M. (2007). Elevational Trends in Biodiversity. *Encyclopedia of Biodiversity: Second Edition*, 149–154. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00227-6>
- Gurvich, D. E., Zeballos, S. R., & Demaio, P. H. (2014). Diversity and composition of cactus species along an altitudinal gradient in the Sierras del Norte Mountains (Córdoba, Argentina). *South African Journal of Botany*, 93, 142–147. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2014.03.018>

- Halffter, G., & Moreno, C. E. (2005). Significado Biológico De Las Diversidades Alfa, Beta Y Gamma. In *Sobre Diversidad Biológica: El significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*. (pp. 5–18). Zaragoza, España: Sociedad Entomológica Aragonesa.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 1–9.
- Heaney, L. R. (2001). Small mammal diversity along elevational gradients in the Philippines: an assessment of patterns and hypotheses. *Global Ecology and Biogeography*, 10(Special Issue: Elevational gradients in mammals), 15–39.
- Hernandez-Conrique, D., Iniguez-Dávalos, L. I., & Storz, J. F. (1997). Selective Feeding by Phyllostomid Fruit Bats in a Subtropical Montane Cloud Forest. *Biotropica*, 29(3), 376–379. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1997.tb00441.x>
- Herzog, S. K., Kessler, M., & Bach, K. (2005). The elevational gradient in Andean bird species richness at the local scale: A foothill peak and a high-elevation plateau. *Ecography*, 28(2), 209–222. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2005.03935.x>
- Hofer, U., Bersier, L. F., & Borcard, D. (1999). Spatial organization of a herpetofauna on an elevational gradient revealed by null model tests. *Ecology*, 80(3), 976–988. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[0976:SOOAHO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[0976:SOOAHO]2.0.CO;2)
- Holdridge, L. R. (1967). Life zone ecology. *Tropical Science Center*, 206. <https://doi.org/Via 10.1046/j.1365-2699.1999.00329.x>
- Ims, R. A. (1990). The ecology and evolution of reproductive synchrony. *Trends in Ecology and Evolution*, 5(5), 135–140. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(90\)90218-3](https://doi.org/10.1016/0169-5347(90)90218-3)
- Jacquemyn, H., Micheneau, C., Roberts, D. L., & Paillet, T. (2005). Elevational gradients of species diversity, breeding system and floral traits of orchid species on Réunion Island. *Journal of Biogeography*, 32(10), 1751–1761. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01307.x>
- Janzen, D. H., Ataroff, M., Farinas, M., Reyes, S., Rincon, N., Soler, A., ... Vera, M. (1976). Changes in the Arthropod Community along an Elevational Transect in the Venezuelan Andes. *Biotropica*, 8(3), 193. <https://doi.org/10.2307/2989685>
- Janzen, D. H., & Wilson, D. E. (1983). *Mammals*. (Daniel H Janzen, Ed.), *Historia Natural de Costa Rica*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Jones, G., Jacobs, D. S., Kunz, T. H., Willig, M. R., & Racey, P. A. (2009). Carpe noctem: the importance of bats as bioindicators. *Endangered Species Research*, 8(July), 93–115. <https://doi.org/10.3354/esr00182>
- Jurasinski, G. (2007). *Spatio-Temporal Patterns of Biodiversity and their Drivers - Method Development and Application Dissertation*. Bayreuth.
- Juste, J., & Perez Del Val, J. (1995). Altitudinal Variation in the Subcanopy Fruit Bat Guild in Bioko Island, Equatorial Guinea, Central Africa. *Journal of Tropical Ecology*, 11(1), 141–146. <https://doi.org/10.1017/S0266467400008506>
- Kalko, E. K. V., Handley, C. O. J., & Handley, D. (1996). Organization, diversity, and long-term dynamics of a Neotropical bat community. In M. Cody & J. Smallwood (Eds.), *Long-term studies in vertebrate communities* (pp. 503–553). Academic

- Press.
- Kaňuch, P., & Krištín, A. (2006). Altitudinal distribution of bats in the Pol'ana Mts area (Central Slovakia). *Biologia, Bratislava*, 61(5), 605–610. <https://doi.org/10.2478/s11756-006-0097-6>
- Kessler, M. (2000). Upslope-directed mass, effect in palms along an andean elevational gradient: A cause for high diversity at mid-elevations? *Biotropica*, 32(4), 756–759. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00524.x>
- Kluge, J., Kessler, M., & Dunn, R. R. (2006). What drives elevational patterns of diversity? A test of geometric constraints, climate and species pool effects for pteridophytes on an elevational gradient in Costa Rica. *Global Ecology and Biogeography*, 15(4), 358–371. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2006.00223.x>
- Knox Jones, J. J., & Homan, J. A. (1974). *Hylonycteris underwoodi*. *Mammalian Species*, 32, 1–2.
- Koleff, P. (2005). Conceptos y medidas de la diversidad beta. In *Sobre Diversidad Biológica: El significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*. (pp. 19–40).
- Koleff, P., & Gaston, K. J. (2002). The relationships between local and regional species richness and spatial turnover. *Global Ecology and Biogeography*, 11(5), 363–375. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822x.2002.00302.x>
- Koptur, S., Haber, W. A., Frankie, G. W., & Baker, H. G. (1988). Phenological studies of shrub and treelet species in tropical cloud forests of costa rica. *Journal of Tropical Ecology*, 4(4), 323–346. <https://doi.org/10.1017/S0266467400002984>
- Kumar, A., Longino, J. T., Colwell, R. K., & O'Donnell, S. (2009). Elevational patterns of diversity and abundance of eusocial paper wasps (Vespidae) in costa rica. *Biotropica*, 41(3), 338–346. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2008.00483.x>
- Kunz, T. H., de Torrez, E. B., Bauer, D., Lobo, T., & Fleming, T. H. (2011). Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1223(1), 1–38. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2011.06004.x>
- Lacher, T., Davidson, A. D., Fleming, T. H., Gómez-Ruiz, E. P., McCracken, G. F., Owen-Smith, N., ... Vander, S. B. (2019). The functional roles of mammals in ecosystems The functional roles of mammals in ecosystems. *Journal of Mammalogy*, 100(3), 942–964. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyy183>
- LaVal, R. K. (2004). Impact of global warming and locally changing climate on tropical cloud forest bats. *Journal of Mammalogy*, 85(2), 237–244.
- LaVal, R. K., & Rodríguez-Herrera, B. (2002). *Murciélagos de Costa Rica*. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica: INBio.
- Li, J. S., Song, Y. L., & Zeng, Z. G. (2003). Elevational gradients of small mammal diversity on the northern slopes of Mt. Qilian, China. *Global Ecology and Biogeography*, 12(6), 449–460. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00052.x>
- Lieberman, D., Lieberman, M., Peralta, R., & Hartshorn, G. S. (1996). Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *The Journal of Ecology*, 84(2), 137–152.
- Linden, V. M. G., Weier, S. M., Gaigher, I., Kuipers, H. J., Weterings, M. J. A., & Taylor, P. J. (2014). Changes of bat activity, species richness, diversity and

- community composition over an altitudinal gradient in the soutpansberg range, South Africa. *Acta Chiropterologica*, 16(1), 27–40. <https://doi.org/10.3161/150811014X683246>
- Loaiza-G, C. (2017). Dinámica temporal y espacial de una comunidad de aves en un gradiente altitudinal de la Cordillera Volcánica Central de Costa Rica, vertiente Caribe. *Caldasia*, 39(2), 310–325. <https://doi.org/10.15446/caldasia.v39n2.60647>
- Loiselle, B. A., & Blake, J. G. (1991). Temporal Variation in Birds and Fruits Along an Elevational Gradient in Costa Rica. *Ecology*, 72(1), 180–193.
- Lomolino, M. V. (2001). Elevation gradients of species-density: Historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography*, 10(1), 3–13. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822x.2001.00229.x>
- Lopes, V. C., Lemes, R. M., Ferregueti, A. C., Lage, S. B., Cipriano, R. D. S., & De Paula, K. F. (2017). Bat diversity along an altitudinal gradient in the Itabapoana drainage basin, Espírito Santo state, Brazil. *Biotemas*, 30(4), 59–71. <https://doi.org/10.5007/2175-7925.2017v30n4p59>
- López, J. E., & Vaughan, C. (2004). Observations on the role of frugivorous bats as seed dispersers in Costa Rican secondary humid forests. *Acta Chiropterologica*, 6(1), 111–119.
- Magige, F. J. (2013). Rodent species diversity in relation to altitudinal gradient in Northern Serengeti, Tanzania. *African Journal of Ecology*, 51(4), 618–624. <https://doi.org/10.1111/aje.12075>
- Mares, M. A., & Wilson, D. E. (1971). Bat reproduction during the Costa Rican dry season. *Bioscience*, 21(10), 471–477.
- Marques, J. T., Ramos Pereira, M. J., Marques, T. A., Santos, C. D., Santana, J., Beja, P., & Palmeirim, J. M. (2013). Optimizing Sampling Design to Deal with Mist-Net Avoidance in Amazonian Birds and Bats. *PLoS ONE*, 8(9). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0074505>
- Marrugan, A. E. (2004). *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing Company. Oxford, UK: Blackwell Publishing Company. <https://doi.org/10.5860/choice.42-1547>
- Martins, M. A., Carvalho, W. D. De, Dias, D., Franca, D. D. S., Oliveira, M. B. D., & Peracchi, A. L. (2015). Bat Species Richness (Mammalia, Chiroptera) Along an Elevational Gradient in the Atlantic Forest of Southeastern Brazil. *Acta Chiropterologica*, 17(2), 401–409. <https://doi.org/10.3161/15081109ACC2015.17.2.016>
- Maryanto, I., Yani, M., Prijono, S. N., & Wiantoro, S. (2011). Altitudinal distribution of fruit bats (Pteropodidae) in Lore Lindu National Park, Central Sulawesi, Indonesia. *Hystrix*, 22(1), 167–177. <https://doi.org/10.4404/Hystrix-22.1-4480>
- Matson, J. O., & McCarthy, T. J. (2004). *Sturnira mordax*. *Mammalian Species*, (755), 1–3.
- McCain, C. M. (2005). Elevational gradients in diversity of small mammals. *Ecology*, 86(2), 366–372.
- McCain, C. M. (2006). Could temperature and water availability drive elevational species richness patterns? A global case study for bats. *Global Ecology and*

- Biogeography*, 0(0), 061120101210015-??? <https://doi.org/10.1111/j.1466-822x.2006.00263.x>
- McCain, C. M. (2009). Global analysis of bird elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 18(3), 346–360. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00443.x>
- McCain, C. M. (2010). Global analysis of reptile elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19(4), 541–553. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00528.x>
- McCain, C. M., & Beck, J. (2016). Species turnover in vertebrate communities along elevational gradients is idiosyncratic and unrelated to species richness. *Global Ecology and Biogeography*, 25(3), 299–310. <https://doi.org/10.1111/geb.12410>
- McCain, C. M., & Grytnes, J.-A. (2010). Elevational Gradients in Species Richness. In L. John Wiley and Sons (Ed.), *Encyclopedia of Life Sciences* (pp. 1–10). Chichester, U.K. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0022548>
- Medellín, R. A. (1993). Estructura y diversidad de una comunidad de murciélagos en el trópico húmedo mexicano. In *Avances en el Estudio de los Mamíferos de México* (pp. 333–354). México, D. F.: Asociación Mexicana de Mastozoología.
- Medellín, R. A., & Viquez-R, L. R. (2018). Bats as bioindicators of environmental perturbation. *Vertebrados Terrestres*, (January 2014), 524–539. Retrieved from https://www.researchgate.net/publication/324991721_Los_murcielagos_como_bioindicadores_de_la_perturbacion_ambiental?enrichId=rgreq-b11eedae01379d40eeae87a4b6c25a21-XXX&enrichSource=Y292ZXJQYWdlOzMyNDk5MTcyMTtBUzo2MjM2NTU3ODg3NDA2MTZAMTUyNTcwMjUzNTg2OA%253
- Mello, M. A., Kalko, E. K. V., & Silva, W. R. (2009). Ambient temperature is more important than food availability in explaining reproductive timing of the bat *Sturnira lilium* (Mammalia: Chiroptera) in a montane Atlantic Forest. *Canadian Journal of Zoology*, 87(3), 239–245. <https://doi.org/10.1139/Z09-010>
- Mello, R. M., Nobre, P. H., Manhães, M. A., & Rodrigues, A. S. (2016). Assembleia de phyllostomidae (Chiroptera: Mammalia) em florestas altitudinais no Parque Estadual do Ibitipoca, sudeste de Minas Gerais, Brasil. *Iheringia - Serie Zoologia*, 106, 1–7. <https://doi.org/10.1590/1678-4766e2016021>
- Mena, J. L., & Vázquez-Domínguez, E. (2005). Species turnover on elevational gradients in small rodents. *Global Ecology and Biogeography*, 14(6), 539–547. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2005.00189.x>
- Meyer, C. F. J. (2007). *Effects of rainforst fragmentation on Neotropical bats: Land-bridge islands as a model system*. Universitat Ulm.
- Mori, A. S., Shiono, T., Koide, D., Kitagawa, R., Ota, A. T., & Mizumachi, E. (2013). Community assembly processes shape an altitudinal gradient of forest biodiversity. *Global Ecology and Biogeography*, 22(7), 878–888. <https://doi.org/10.1111/geb.12058>
- Muenchow, J., Bräuning, A., Rodríguez, E. F., & von Wehrden, H. (2013). Predictive mapping of species richness and plant species' distributions of a peruvian fog oasis along an altitudinal gradient. *Biotropica*, 45(5), 557–566. <https://doi.org/10.1111/btp.12049>

- Munyai, T. C., & Foord, S. H. (2015). Temporal patterns of ant diversity across a mountain with climatically contrasting aspects in the tropics of Africa. *PLoS ONE*, *10*(3), 1–16. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0122035>
- Navarro, D., & León-Paniagua, L. (1995). Community structure of bats along an altitudinal gradient in tropical Mexico. *Revista Mexicana de Mastozoología (Nueva Epoca)*, *1*(1), 9. <https://doi.org/10.22201/ie.20074484e.1995.1.1.156>
- Nor, S. M. (2001). Elevational diversity patterns of small mammals on Mont Kinabau, Sabah, Malaysia. *Global Ecology and Biogeography*, *10*(Special Issue: Elevational gradients in Mammals), 41–62.
- Novillo, A., & Ojeda, R. A. (2014). Elevation patterns in rodent diversity in the dry Andes: Disentangling the role of environmental factors. *Journal of Mammalogy*, *95*(1), 99–107. <https://doi.org/10.1644/13-MAMM-A-086.1>
- Nufio, C. R., McGuire, C. R., Bowers, M. D., & Guralnick, R. P. (2010). Grasshopper community response to climatic change: Variation along an elevational gradient. *PLoS ONE*, *5*(9). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0012977>
- Ortega, J., & Castro-Arellano, I. (2001). *Artibeus jamaicensis*. *Mammalian Species*, *662*(September 2009), 1–9. [https://doi.org/10.1644/1545-1410\(2001\)662<0001:aj>2.0.co;2](https://doi.org/10.1644/1545-1410(2001)662<0001:aj>2.0.co;2)
- Patterson, B. D., Pacheco, V., & Solari, S. (1996). Distributions of bats along an elevational gradient in the Andes of south-eastern Peru. *J. Zool. Lond.*, *240*, 637–658.
- Pellissier, L., Fiedler, K., Ndribe, C., Dubuis, A., Pradervand, J. N., Guisan, A., & Rasmann, S. (2012). Shifts in species richness, herbivore specialization, and plant resistance along elevation gradients. *Ecology and Evolution*, *2*(8), 1818–1825. <https://doi.org/10.1002/ece3.296>
- Perronne, R., Mauchamp, L., Mouly, A., & Gillet, F. (2014). Contrasted taxonomic, phylogenetic and functional diversity patterns in semi-natural permanent grasslands along an altitudinal gradient. *Plant Ecology and Evolution*, *147*(2), 165–175. <https://doi.org/10.5091/plecevo.2014.885>
- Pescador, D. S., De Bello, F., Valladares, F., & Escudero, A. (2015). Plant trait variation along an altitudinal gradient in mediterranean high mountain grasslands: Controlling the species turnover effect. *PLoS ONE*, *10*(3), 1–16. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118876>
- Piksa, K., Nowak, J., Zmihorski, M., & Bogdanowicz, W. (2013). Nonlinear Distribution Pattern of Hibernating Bats in Caves along an Elevational Gradient in Mountain (Carpathians, Southern Poland). *PLoS ONE*, *8*(7), 1–10. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0068066>
- Pineda-Lizano, W. (2007). *Morfología funcional del ala en 41 especies de murciélagos filostómidos (Chiroptera: Phyllostomidae) y su relación con hábitos alimentarios, estrategias de forrajeo y estructura de bosque*. Universidad de Costa Rica.
- Pineda, W., Rodríguez-Herrera, B., & Timm, R. M. (2008). Rediscovery, ecology, and identification of rare free-tailed bats (Chiroptera: Molossidae) in Costa Rica. *Acta Chiropterologica*, *10*(1), 97–102. <https://doi.org/10.3161/150811008x331135>

- Poggio, S. L. (2012). Cambios florísticos en comunidades de malezas: Un marco conceptual basado en reglas de ensamblaje. *Ecología Austral*, 22(2), 150–158.
- Rahbek, G. (1997). The relationship among area, elevation, and regional species richness in neotropical birds. *American Naturalist*, 149(5), 875–902. <https://doi.org/10.1086/286028>
- Ramírez, A., & Gutiérrez-Fonseca, P. E. (2016). Sobre ensambles y ensamblajes ecológicos - respuesta a Monge-Nájera. *Revista de Biología Tropical*, 64(June), 817–819.
- Reid, F. A. (1997). *A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico*. New York: Oxford University Press.
- Rickart, E. A. (2001). Elevational diversity gradients, biogeography and the structure of montane mammal communities in the intermountain region of North America. *Global Ecology and Biogeography*, 10(Special Issue: Elevational gradients in mammals), 77–100.
- Ripperger, S. P., Rehse, S., Wacker, S., Kalko, E. K. V., Schulz, S., Rodríguez-Herrera, B., & Ayasse, M. (2019). Nocturnal scent in a 'bird-fig': A cue to attract bats as additional dispersers? *PLoS ONE*, 14(8), 1–12. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0220461>
- Rodríguez-Herrera, B. (2004). Distribución altitudinal, endemismo y conservación de mamíferos en la cuenca del río Savegre, Costa Rica. *Brenesia*, 61, 53–62.
- Rodríguez-Herrera, B., Medellín, R. A., & Gamba-Rios, M. (2008). Roosting requirements of white tent-making bat *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Acta Chiropterologica*, 10(1), 89–95. <https://doi.org/10.3161/150811008X331126>
- Rodríguez-Herrera, B., Ramírez-Fernández, J. D., Villalobos-Chaves, D., & Sánchez, R. (2014). Actualización de la lista de especies de mamíferos vivientes de Costa Rica. *Mastozoología Neotropical*, 21(2), 275–289.
- Rodríguez-Herrera, B., Sánchez, R., & Pineda, W. (2011). First record of *Natalus lanatus* (chiroptera: Natalidae) in Costa Rica, and current distribution of *Natalus* in the country. *Ecotropica*, 17(1), 113–117.
- Rodríguez-Herrera, B., Viquez-R, L., Cordero-Schmidt, E., Sandoval, J. M., & Rodríguez-Durán, A. (2016). Energetics of tent roosting in bats: The case of *Ectophylla alba* and *Uroderma bilobatum* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy*, 97(1), 246–252. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyv173>
- Rodríguez-Rocha, M. A. (2017). *Respuestas potenciales de los murciélagos frugívoros ante el cambio climático, en áreas de conservación en un gradiente altitudinal del Caribe de Costa Rica. Tesis de Maestría.*
- Rojas-Jimenez, K., Hernandez, M., Blanco, J., Vargas, L. D., Acosta-Vargas, L. G., & Tamayo, G. (2016). Richness of cultivable endophytic fungi along an altitudinal gradient in wet forests of Costa Rica. *Fungal Ecology*, 20, 124–131. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2015.12.006>
- Russo, D. (2002). Elevation affects the distribution of the two sexes in daubenton's bats *Myotis daubentonii* (Chiroptera: Vespertilionidae) from Italy. *Mammalia*, 66(4), 543–551. <https://doi.org/10.1515/mamm.2002.66.4.543>
- Sagot, M., Rodríguez-Herrera, B., & Stevens, R. D. (2013). Macro and Microhabitat

- Associations of the Peter's Tent-Roosting Bat (*Uroderma bilobatum*): Human-Induced Selection and Colonization? *Biotropica*, 45(4), 511–519. <https://doi.org/10.1111/btp.12034>
- Salas-Solano, D., Moras, L. M., Tavares, V. da C., & Rodríguez-Herrera, B. (2020). Extension of the known geographic distribution of greenhall's dog-faced bat, *Cynomops greenhalli goodwin*, 1958 (Chiroptera, molossidae): First records in Costa Rica. *Check List*, 16(4), 871–875. <https://doi.org/10.15560/16.4.871>
- Sánchez-Azofeifa, G. A., Harriss, R. C., & Skole, D. L. (2001). Deforestation in Costa Rica: A quantitative analysis using remote sensing imagery. *Biotropica*, 33(3), 378–384. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2001.tb00192.x>
- Santillán, V., Quitián, M., Tinoco, B. A., Zárate, E., Schleuning, M., Böhning-Gaese, K., & Neuschulz, E. L. (2018). Spatio-temporal variation in bird assemblages is associated with fluctuations in temperature and precipitation along a tropical elevational gradient. *PLoS ONE*, 13(5), 1–15. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0196179>
- Santillán, V., Quitián, M., Tinoco, B. A., Zárate, E., Schleuning, M., Böhning-Gaese, K., & Neuschulz, E. L. (2019). Different responses of taxonomic and functional bird diversity to forest fragmentation across an elevational gradient. *Oecologia*, 189(4), 863–873. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4309-x>
- Santillán, V., Quitián, M., Tinoco, B. A., Zárate, E., Schleuning, M., Böhning-Gaese, K., & Neuschulz, E. L. (2020). Direct and indirect effects of elevation, climate and vegetation structure on bird communities on a tropical mountain. *Acta Oecologica*, 102, 103500. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2019.103500>
- Schelhas, J., & Sánchez-Azofeifa, G. A. (2006). Post-Frontier Forest Change Adjacent to Braulio Carrillo National Park, Costa Rica. *Human Ecology*, 34(3), 407–431. <https://doi.org/10.1007/M0745-006-9024-2>
- Servicio Fitosanitario, M. (2020). *Informe del año 2019 sobre los análisis de residuos de plaguicidas realizados*. San José, Costa Rica.
- Shmida, A., & Wilson, M. V. (1985). Biological Determinants of Species Diversity. *Journal of Biogeography*, 12(1), 1. <https://doi.org/10.2307/2845026>
- Soriano, P. (2000). Functional structure of bat communities in tropical rainforest and andean cloud forest. *Ecotropicos*, 13(1), 1–20.
- Stevens, R. D., & Tello, J. S. (2014). On the measurement of dimensionality of biodiversity. *Global Ecology and Biogeography*, 23(10), 1115–1125. <https://doi.org/10.1111/geb.12192>
- Sutherland, W. J., Freckleton, R. P., Godfray, H. C. J., Beissinger, S. R., Benton, T., Cameron, D. D., ... Wardle, D. A. (2013). Identification of 100 fundamental ecological questions. *Journal of Ecology*, 101, 58–67. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12025>
- Tamsitt, J. R., & Valdivieso, D. (1961). Notas sobre actividades nocturnas y estados de reproducción de algunos Quirópteros de Costa Rica. *Revista De Biología Tropical*, 9(2), 219–225. <https://doi.org/10.15517/rbt.v9i2.30402>
- Tello, J. S., Myers, J. A., Macía, M. J., Fuentes, A. F., Cayola, L., Arellano, G., ... Jørgensen, P. M. (2015). Elevational gradients in β -diversity reflect variation in the strength of local community assembly mechanisms across spatial scales.

- PLoS ONE*, 10(3), 1–17. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0121458>
- Terborgh, J. (1977). Bird Species Diversity on an Andean Elevational Gradient. *Ecology*, 58(5), 1007–1019.
- Timm, R. M., & LaVal, R. K. (2000). Mammals. In N. M. Nadkarni & N. T. Wheelwright (Eds.), *Monteverde: Ecology and Conservation of Tropical Cloud Forest* (pp. 223–243). New York: Oxford University Press.
- Timm, R. M., LaVal, R. K., & Rodríguez-H, B. (1999). Clave de campo para los murciélagos. *Brenesia*, 52(January), 1–32.
- Timm, R. M., Wilson, D. E., Clauson, B. L., Laval, R. K., & Vaughan, C. S. (1989). Mammals of the La Selva-Braulio Carrillo Complex. Costa Rica. *North American Fauna - US Fish & Wildlife Service*, 75(75). <https://doi.org/10.3996/nafa.75.0001>
- Tokeshi, M. (1993). Species Abundance Patterns and Community Structure. *Advances in Ecological Research*, 24, 111–186.
- Trigas, P., Panitsa, M., & Tsiftsis, S. (2013). Elevational Gradient of Vascular Plant Species Richness and Endemism in Crete - The Effect of Post-Isolation Mountain Uplift on a Continental Island System. *PLoS ONE*, 8(3). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0059425>
- Tschapka, M. (2004). Energy density patterns of nectar resources permit coexistence within a guild of Neotropical flower-visiting bats. *Journal of Zoology*, 263(1), 7–21. <https://doi.org/10.1017/S0952836903004734>
- Tuomisto, H. (2010). A consistent terminology for quantifying species diversity? Yes, it does exist. *Oecologia*, 164(4), 853–860. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1812-0>
- Tuomisto, H., & Ruokolainen, K. (2006). Analyzing or explaining beta diversity? Understanding the targets of different methods of analysis. *Ecology*, 87(11), 2697–2708.
- Vargas-Contreras, J. A., & Hernández-Huerta, A. (2001). Distribución altitudinal de la mastofauna en la reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, México. *Acta Zoologica Mexicana*, 109(82), 83–109. <https://doi.org/10.21829/azm.2001.82821866>
- Vaughan, T. A., Ryan, J. M., & Czaplewski, N. J. (2011). *Mammalogy* (Sixth Edit). Burlington, Massachusetts: Jones & Bartlett Learning.
- Villalobos-Chaves, D., Bonaccorso, F. J., Rodríguez-Herrera, B., Cordero-Schmidt, E., Arias-Aguilas, A., & Todd, C. M. (2016). The influence of sex and reproductive status on foraging behavior and seed dispersal by *Uroderma convexum* (Chiroptera: Phyllostomidae). In J. Ortega (Ed.), *Sociality in Bats* (pp. 1–301). Switzerland: Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-38953-0>
- Villalobos-Chaves, D., González-Quirós, A., Lara-Hernández, L., & Rodríguez-Herrera, B. (2018). Notes on the geographic range and distribution of two free-tailed bat species (Chiroptera, Molossidae) in Costa Rica. *Check List*, 14(5), 805–810. <https://doi.org/10.15560/14.5.805>
- Villalobos-Chaves, D., Spínola-Parallada, M., Heer, K., Kalko, E. K. V., & Rodríguez-Herrera, B. (2017). Implications of a specialized diet for the foraging behavior of

- the Honduran white bat, *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy*, 98(4), 1193–1201. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx044>
- Wainwright, M. (2007). *The Mammals of Costa Rica: A natural and field guide*. San José, Costa Rica: Zona Tropical Publication.
- Weier, S. M., Keith, M., Neef, G. G., Parker, D. M., & Taylor, P. J. (2020). Bat species richness and community composition along a mega-transect in the Okavango river basin. *Diversity*, 12(5), 1–15. <https://doi.org/10.3390/D12050188>
- Wu, Y., Colwell, R. K., Rahbek, C., Zhang, C., Quan, Q., Wang, C., & Lei, F. (2013). Explaining the species richness of birds along a subtropical elevational gradient in the Hengduan Mountains. *Journal of Biogeography*, 40(12), 2310–2323. <https://doi.org/10.1111/jbi.12177>
- York, H. A., Rodríguez-Herrera, B., LaVal, R. K., Timm, R. M., & Lindsay, K. E. (2019). Field key to the bats of Costa Rica and Nicaragua. *Journal of Mammalogy*, 100(6), 1726–1749. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyz150>

Anexos