



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD
ECOLOGÍA

BASES FISIOLÓGICAS Y EFECTOS ECOLÓGICOS DE LOS NICHOS
TÉRMICOS EN MURCIÉLAGOS NECTARÍVOROS NEOTROPICALES

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA:

STEPHANIE ORTEGA GARCÍA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:

DR. JORGE ERNESTO SCHONDUBE FRIEDEWOLD,
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y
SUSTENTABILIDAD, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. JOAQUÍN ARROYO CABRALES,
SUBDIRECCIÓN DE LABORATORIOS Y APOYO ACADÉMICO, INAH

DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER,
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

Cd. Mx. Mayo, 2018.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD
ECOLOGÍA

BASES FISIOLÓGICAS Y EFECTOS ECOLÓGICOS DE LOS NICHOS
TÉRMICOS EN MURCIÉLAGOS NECTARÍVOROS NEOTROPICALES

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA:

STEPHANIE ORTEGA GARCÍA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:

DR. JORGE ERNESTO SCHONDUBE FRIEDEWOLD,
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y
SUSTENTABILIDAD, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. JOAQUÍN ARROYO CABRALES,
SUBDIRECCIÓN DE LABORATORIOS Y APOYO ACADÉMICO, INAH

DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER,
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

Cd. Mx. Mayo, 2018.



OFICIO CPCB/290/2018

Asunto: Oficio de Jurado para Examen de Grado

Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Manejo integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su sesión ordinaria del día 26 de febrero de 2018, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** a la alumna **ORTEGA GARCÍA STEPHANIE**, con número de cuenta **300340552**, con la tesis titulada "tesis **"Bases fisiológicas y efectos ecológicos de los nichos térmicos en murciélagos nectarívoros Neotropicales"**", realizada bajo la dirección del **DR. JORGE ERNESTO SCHONDUBE FRIEDEWOLD**:

Presidente: Dra. Livia Socorro León Paniagua
Vocal: Dr. Jorge Ortega Reyes
Secretario: Dr. Joaquín Arroyo Cabrales
Suplente: Dr. Víctor Manuel Guillermo Sánchez-Cordero Dávila
Suplente: Dr. Jorge Israel Ayala Berdón

Sin otro particular, quedo de usted.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 10 de abril de 2018

DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



Agradecimientos Institucionales

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México

Al Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por otorgarme una beca nacional (CVU 344613) y una beca mixta

Al proyecto PAPIIT-UNAM (IN205413)

A la North American Society for Bat Research por otorgarme el premio Bernardo Villa 2017.

Por último a mi tutor Jorge E. Schondube y mi comité tutorial el Dr. Joaquín Arroyo Cabrales y el Dr. Enrique Martínez Meyer

Agradecimientos a título personal

A Lázaro Guevara que no sólo me apoyó incondicionalmente para que pudiera lograr esta meta, sino con quien he crecido mucho, quien inspira aspectos personales y académicos en mí.

Agradezco a mi mamá, papá, hermanos y mi pequeño sobrino por llenarme el corazón y estar presentes en los buenos y malos momentos que puede ofrecer hacer un doctorado.

A mis compañeros de laboratorio y diferentes investigadores del IIES quienes ampliaron mi visión en la ciencia.

A los amigos de siempre: José Luis Del Río, Cynthia Neri, Laura Canales y Vanía Rivera. Y los nuevos amigos que encontré en esta etapa: Mariana Vallejo, Margarita Carrillo, Leonardo Martínez y Rafael Bribiesca, gracias por dejar a Morelia en mi corazón.

Durante mi programa de estudios tuve la oportunidad de hacer una estancia en University of Kansas con el Dr. Jorge Soberón, quien además de compartirme su conocimiento y brindarme parte de su tiempo, me mostró una gran calidad humana. Agradezco mucho haber estado en su laboratorio y convivir con sus alumnos y laboratorios cercanos.

Finalmente a mi jurado quienes me apoyaron sin dudarlos para que pudiera terminar esta etapa en tiempo y forma. Gracias a todos.

Dedicatoria

A mi esposo Lázaro Guevara y mi bebé, quienes son lo primero, lo último, mi todo.

Índice

Resumen	i
Abstract	ii
Introducción	1
1 El nicho térmico de murciélagos nectarívoros Neotropicales y su evolución	3
2 La relación entre eventos climáticos extremos y la calidad del alimento en murciélagos nectarívoros	4
Capítulo I. The thermal niche of Neotropical nectar-feeding bats: Its evolution and application to predict responses to global warming	
Introduction	14
Materials and Methods	15
Results	17
Discussion	18
References	22
Appendix S2. R script to analyse changes of variance in relation to sample size	24
I.I. Perspectivas. Los nichos térmicos de los murciélagos nectarívoros Neotropicales y su relación con los centros de diversidad de la subfamilia Glossophaginae	
Introducción	26
Materiales y Métodos	27
Resultados	28
Discusión	28
Bibliografía	31
Pies de figura	33
Capítulo II. Interacción entre temperaturas extremas, la calidad del alimento y la capacidad para obtener energía en dos especies de murciélagos nectarívoros Neotropicales	
Introducción	37
Material y Métodos	39

Resultados	44
Discusión	48
Bibliografía	57
Pies de figura	64
Conclusiones generales	69

Lista de figuras y cuadros

Capítulo I. The thermal niche of Neotropical nectar-feeding bats: Its evolution and application to predict responses to global warming

Table 1. Species Tolerance Zone (STZ) and Species Resistance Zone (SRZ) values for the twenty-three bat species and the outgroup (*) included in our study. n = records number. ▪ Represent species that did not showed stabilized variances in temperature data. 15

Figure 1. Method used to determine the thermal niche of Neotropical nectar-feeding bats. We delimited the Species Tolerance Zone (STZ) and Species Resistance Zone (SRZ) using a database of unique localities. We constructed two curves for each species, one for the minimum temperatures (solid line), and the second for the maximum temperatures (dash line). We calculated the left inflection point for the minimum temperature curve (STZ_{lower}), and the right inflection point for the maximum temperature curve (STZ_{upper}), while the limits of SRZ were calculated using the minimum (SRZ_{lower}) and maximum values (RSZ_{upper}) of each one of the temperature distribution curves. See methods section for more details. 16

Figure 2. Thermal niches of Neotropical nectar-feeding bats in relation to their phylogeny. The phylogeny was modified from Rojas et al.. (2016). The STZ is represented by the boxes, while the SRZ is represented by the whiskers, temperature is in °C. To understand the ancestral states of the thermal niche of the members of this clade, we included one species as an out group to the family Phyllostomidae (*Pteronotus parnellii*) in our analyses. 18

Figure 3. Reconstruction of the ancestral states of the four elements of the thermal niche of Neotropical nectar-feeding bats. The temperature scale (in °C) differs in each one of the panels. Positive signs (+) represent an increment in the temperature value of a species in relation to the common ancestor of the subfamily Glossophaginae, while negative signs (-) represent a decrease in temperature, and zeros (0) a lack of change. 19

I.I. Perspectivas. Los nichos térmicos de los murciélagos nectarívoros Neotropicales y su relación con los centros de diversidad de la subfamilia Glossophaginae

Figura 1. Nichos térmicos de los murciélagos nectarívoros Neotropicales, las cajas representan las zonas de tolerancia, mientras que los bigotes las zonas de resistencia. La franja roja rosa indica el intervalo térmico común de las especies de estudio el cual fue de 22.4 a 23.5°C. 34

Figura 2. Mapa de la riqueza de la subfamilia Glossophaginae. En gradiente de color, el azul representa la ausencia de especies, el gradiente llega hasta el color rojo donde se representa el máximo número de especies que sobrelapan su distribución (11 spp), este máximo de especies se encontró al norte de Colombia y en una pequeña fracción en el estado de Guerrero en México. 35

Capítulo II. Interacción entre temperaturas extremas, la calidad del alimento y la capacidad para obtener energía en dos especies de murciélagos nectarívoros Neotropicales

Figura 1. Cambio en el peso de los murciélagos (panel inferior) y consumo de energía (panel superior) para los diferentes tratamientos experimentales. En ambos paneles se representan las diferentes concentraciones de azúcar de las soluciones experimentales en código de color. Los valores representan medias \pm error estándar, máx = temperatura máxima, med = temperatura media y min = temperatura mínima. 65

Figura 2. Cambios en peso corporal (ΔM) en respuesta a la cantidad de azúcar ingerida por los murciélagos en los tres tratamientos de temperatura para ambas especies de estudio. Cada punto representa un individuo experimental. La concentración de azúcar en las soluciones experimentales se representa por las diferentes figuras y de acuerdo con la leyenda. 66

Figura 3. Respuestas de consumo de dos especies de murciélagos Glossophaginos. Los ejes están en logaritmo, cada símbolo representa la concentración de alimento para cada individuo. Las tres líneas de regresión representan los tres tratamientos de temperatura ambiental. La línea sólida representa la temperatura máxima, la línea de puntos a la temperatura media y la línea discontinua a la temperatura mínima. 67

Figura 4. Patrones de temperatura corporal para *Leptonycteris yerbabuena* y *Anoura geoffroyi*. En cada panel se representa la respuesta térmica en el orden de temperatura máxima, media y mínima. Cada barra de color representa las diferentes concentraciones de sacarosa. Los valores representan medias \pm error estándar, máx = temperatura máxima, med = temperatura media y min = temperatura mínima. El criterio para definir cada patrón se explica a detalle en la sección de métodos. 68

Resumen

Las características fisiológicas que permiten a las especies sobrevivir ante cambios ambientales han sido estudiadas desde hace décadas a nivel individual o de algunas poblaciones. Sin embargo, la disponibilidad de nueva información y recursos de investigación permiten actualmente usar esta información a escalas macrofisiológicas. Esta nueva aproximación a la fisiología ecológica ha llevado al descubrimiento de nuevos patrones antes ignorados, y nos permiten tener predicciones más exactas de las respuestas de las especies ante el cambio climático antropogénico. En este proyecto determinamos los límites fisiológicos y estrategias metabólicas que permiten a las especies sobrevivir ante condiciones abióticas adversas a dos escalas: 1) escala amplia, donde proponemos un nuevo método para estimar los nichos térmicos de las especies, utilizando localidades de colecta que reflejan las condiciones ambientales de toda su distribución geográfica. Esta aproximación la llevamos a cabo utilizando un análisis filogenético con toda la subfamilia Glossophaginae, lo que nos permitió proponer una hipótesis de la evolución del nicho térmico de estas especies. Encontramos que los límites térmicos hacia las temperaturas altas fueron conservados mientras que los asociados con las temperaturas bajas tuvieron una alta variación. La hipótesis evolutiva del nicho térmico de estas especies mostró que este grupo de murciélagos se originó en condiciones ambientales más frías que las actuales. Este clado se divide en dos subgrupos que mostraron tendencias térmicas evolutivas contrastantes, por un lado un grupo ha evolucionado hacia condiciones frías, y el otro hacia condiciones cálidas. Asociado a este capítulo desarrollamos una sección de perspectivas donde proponemos el uso del nicho térmico como una herramienta para determinar sitios de alta riqueza de estas especies. 2) A escala pequeña exploramos como las respuestas metabólicas de dos especies de murciélagos nectarívoros Neotropicales (*Anoura geoffroyi* y *Leptonycteris yerbabuena*) les permiten afrontar cambios ante temperaturas extremas. Utilizamos como especies de estudio dos murciélagos nectarívoros con capacidades digestivas distintas y con tendencias evolutivas contrastantes en sus nichos térmicos. Nuestros resultados muestran que las especies tienen diferentes estrategias que están relacionadas con las tendencias evolutivas de su nicho térmico y que su sobrevivencia es resultado de una combinación compleja entre la evolución de su nicho térmico y su capacidad para conservar la energía obtenida del alimento. La información generada a estas dos escalas nos permitió obtener información complementaria de cómo la fisiología de estos mamíferos voladores determina sus patrones ecológicos y potenciales respuestas ante el cambio climático antropogénico.

Abstract

For a long time, physiological characteristics of species have been mainly studied at individual or population level. Recently, the availability of biological databases, software, and analytical resources have allow to investigate physiological processes at macro-physiological scale. Now, all these advances in ecological physiology have led to discover previously ignored patterns, allowing more accurate predictions of the responses of species to anthropogenic climate change. In this project, we determined the physiological limits and metabolic strategies that allow species to confront stressful conditions at two scales: 1) at broad scale, where we proposed a new method to estimate the thermal niches of species throughout the use of collection localities, which represent environmental conditions across the entire species geographic distributions. This study was performed using a phylogenetic analysis of the subfamily Glossophaginae to propose a hypothesis of the evolution of the thermal niche within this clade. We found a large variation in the thermal niches among species, with upper limits showing little variation, while lower limits varying wildly. The evolutionary hypothesis of the thermal niche of these species showed that this group of bats was originated in colder environmental conditions than the current ones. The two subgroups within this clade differed in the evolution of its thermal niches, one maintaining colder thermal niches, while the other evolving toward warmer niches. Coupled with this goal, we developed a perspective section in order to propose the use of thermal niche as a tool to determine sites of high richness of these species. 2) At a more fine scale, we explored how metabolic responses of two Neotropical nectar-feeding bats (*Anoura geoffroyi* and *Leptonycteris yerbabuena*) allow them to face changes in extreme conditions. For this analysis we used two species with different digestive capacities and contrasting evolutionary tendencies in its thermal niches. Our results showed that both species have different metabolic strategies that are more likely related to the evolutionary tendencies of its thermal niches. These findings suggest that the survival of these two species is an intricate play between this evolutionary tendencies and their capacity to conserve the energy that they obtained from food. Together, our findings at both scales will allow a better understanding about how the physiology of these volant mammals can determine its ecological patterns and potential responses in the face of global change.

Introducción

Entre los diferentes aspectos que se estudian a través de la biología está el estudio de la diversidad de la vida. Las diferentes facetas de la biodiversidad han sido estudiadas algunas de manera superficial y otras de forma exhaustiva (Spicer y Gaston 1999). Respecto a la diversidad fisiológica, ésta ha sido un foco de atención para varios investigadores. Esto nos ha llevado a tener mucha información de la variedad de formas en las cuales los animales enfrentan las condiciones presentes en su medio ambiente. Aportando la mayoría de estos trabajos información muy importante que ha contribuido al avance de la ciencia y su aplicación, un ejemplo de ello es la estimación de las condiciones ambientales en las cuales las plantas tienen una mayor producción (Nobel y Valenzuela 1987), o bien la comprensión de las características fisiológicas que permiten que una especie actúe como especie invasora (Lowry et al. 2013 y trabajos analizados dentro de este estudio). En general estos trabajos se han hecho a nivel de individuos, o de poblaciones a escalas geográficas locales, por lo cual, los patrones de diversidad fisiológica a escalas más amplias, los mecanismos que generan estos patrones y sus implicaciones ecológicas, han sido poco estudiados (Spicer y Gaston 1999).

Esta situación ha cambiado en las últimas décadas por diferentes factores. Hay nuevas aproximaciones para entender la evolución de la diversidad fisiológica (Hoffmann y Sgrò 2011). Además hay un renovado interés en comparar múltiples especies y poblaciones (Vázquez y Gaston 2004; Buckley 2008), y se han reconocido los efectos de la escala de estudio en los resultados obtenidos (Zhao et al. 2014). La macroecología se ha establecido como disciplina y ha tenido una importante influencia, habiendo una mayor disponibilidad de información, sobre todo de bases de datos, y los sistemas de información geográfica en conjunto con datos digitales a nivel global de condiciones abióticas (i.e. worldclim.org) ha permitido que haya una compilación y análisis de información fisiológica a escalas amplias en un contexto ambiental (ver Soberón y Arroyo-Peña 2017). Esto nos ha guiado hacia el nuevo campo de la macrofisiología, el cual se define como *la investigación de la variación de las características fisiológicas en amplias escalas geográficas y temporales y las implicaciones ecológicas de esta variación* (Chown y Gaston 2015).

La macrofisiología nos ha permitido identificar la variación geográfica de características fisiológicas (Naya et al. 2008). Con estudios a gran escala demostrando que la variación ambiental a escalas amplias puede influenciar las características fisiológicas en formas que previamente no se habían reconocido (Calosi et al. 2008). Por ejemplo, ahora sabemos que la variación climática a nivel continental influye la variación en las tasas metabólicas de los mamíferos (Lovengrove 2000). Así

mismo, diferentes experimentos con escarabajos europeos demostraron que el rango de tolerancia térmica es el mejor predictor de la extensión y posición geográfica de la distribución latitudinal de estos insectos, demostrando que hay una relación entre la fisiología térmica y la variación del tamaño del rango geográfico (Calosi et al. 2010), sólo por mencionar algunos trabajos. Pero también es cierto que hay campos dentro de esta nueva disciplina que aún hay que desarrollar más, como lo es considerar la importancia evolutiva de las características fisiológicas de las especies, y cómo los cambios evolutivos han repercutido en diferentes procesos de fisiología ecológica (Somero 2005). Debido a que muchas de las presiones ambientales generadas por la humanidad ocurren a escalas espaciales amplias se considera que la macrofisiología puede contribuir al entendimiento y mitigación de los impactos que sobre la biodiversidad tienen los procesos antropogénicos tales como el cambio climático antropogénico (Chown y Gaston 2008), colocándose así como un campo de estudio clave para tomar decisiones que permitan la permanencia de las especies a largo plazo (Kearney y Porter 2004).

Lo anterior muestra que el reciente uso de escalas espaciales amplias nos ayudan a dilucidar varios aspectos antes ignorados en la ciencia, como el que hay una menor variación en los límites a temperaturas cálidas en comparación a los límites a temperaturas frías, lo cual se ha probado en diferentes grupos de animales (Addo-Bediako et al. 2000; Araújo et al. 2013), de igual forma hay una relación positiva entre la aclimatación térmica y la amplitud del rango geográfico (Calosi et al. 2008) o bien que las especies invasivas tienen una alta plasticidad fenotípica y una alta tolerancia ambiental en comparación con especies nativas (Brook 2008). Sin embargo, un conocimiento más completo de los diferentes aspectos que permiten a las especies sobrevivir a cambios ambientales, requiere de una aproximación a diferentes escalas. Los factores biológicos y ambientales deben ser integrados a través de diferentes resoluciones para entender de forma más completa los patrones y procesos que determinan la presencia de las especies en el tiempo y el espacio (Lira-Noriega et al. 2013). En este sentido diferentes trabajos acerca de la fisiología digestiva de animales endotermos (McWhorter y Martínez del Río 2000; Ayala-Berdon et al. 2009) han demostrado que las capacidades digestivas de las especies tienen un papel clave que delimita su presencia en diferentes zonas geográficas. En este proyecto decidimos usar a diferentes especies de murciélagos nectarívoros pertenecientes a la subfamilia Glossophaginae como especies de estudio con el fin de entender como procesos a diferentes escalas explican patrones ecológicos de las especies. Estos pequeños mamíferos son un excelente modelo de estudio ya que son animales con altos requerimientos energéticos, lo que los lleva a vivir al borde un balance energético negativo, y por lo tanto a ser muy sensibles a cambios ambientales (Cruz-Neto y Abe 1997; von Helversen y Winter 2003; Ayala-Berdon et al. 2011). Adicionalmente son

especies clave en nuestros ecosistemas al jugar un papel crucial como polinizadores de diferentes plantas, algunas de una alta importancia económica (Rocha et al. 2005; Fleming et al. 2009).

El objetivo de este trabajo fue estimar los nichos térmicos de las especies de estudio utilizando todos los registros de colecta existentes para compilar las temperaturas en las que son capaces de sobrevivir a lo largo de toda su distribución geográfica (escala amplia). A escala pequeña, determinamos qué estrategias, además de sus tolerancias térmicas, permiten a estos murciélagos sobrevivir ante cambios ambientales directos (temperaturas extremas) e indirectos (calidad del alimento). Nos enfocamos en entender sus capacidades digestivas y respuestas metabólicas a temperaturas extremas, con el fin de tener una visión complementaria a nivel multi-escalar de cómo la fisiología juega un papel crucial para definir distintos patrones ecológicos de las especies y aportar nueva información que permita su conservación.

1. El nicho térmico de murciélagos nectarívoros Neotropicales y su evolución

Dentro de la diversidad de la vida, las aves y los mamíferos son los únicos animales terrestres con la capacidad de termorregular (Schmidt-Nielsen 1997). Los animales endotermos son capaces de mantener una alta y constante temperatura en sus cuerpos, esta capacidad resulta en cambios coordinados en conductancia, evaporación, circulación, y metabolismo, en respuesta a las condiciones ambientales (Angilletta et al. 2010). Por ejemplo, sabemos que la temperatura afecta la tasa a la que ocurren todos los procesos metabólicos y por lo tanto que tan rápido se contraen los músculos, ocurre la absorción de nutrientes, la tasa a la que las enzimas actúan sobre el sustrato, o la construcción de tejidos (Speakman y Thomas 2003). En consecuencia la temperatura corporal afecta cómo los animales perciben y reaccionan a sus predadores o presas, que tan rápido digieren los nutrientes de su alimento y que tan rápido crecen y se reproducen. El efecto de la temperatura en todos estos procesos es exponencial, y aún un pequeño incremento o decremento en la temperatura del cuerpo puede tener efectos importantes (Speakman y Thomas 2003).

Los animales difieren en el rango de temperaturas ambientales que pueden tolerar para funcionar eficientemente (Schmidt-Nielsen 1997). Algunos tienen un rango de tolerancia de sólo algunos grados mientras otros tienen un rango muy amplio (Huey et al. 2012). Identificar estos rangos nos permiten

describir los nichos térmicos de las especies, y nos puede ayudar a comprender de manera mecánica cómo deben responder ante diferentes escenarios de cambio climático (Evans et al. 2015). Es por ello que ha habido un creciente interés por describir estos umbrales. En el campo de la ecofisiología la descripción de estos límites térmicos se ha estudiado desde la mitad del siglo pasado con los trabajos clásicos de Scholander y colaboradores (Scholander et al. 1950). Sin embargo, la tarea no ha sido fácil debido al gran número de especies en el planeta y a que no es factible tener algunas especies en cautiverio. Araújo et al. (2013), exploraron si un número importante de especies de animales y plantas pueden adaptarse fisiológicamente al cambio climático. Para lo cual realizaron una recopilación de las tolerancias térmicas estimadas por medio de experimentos, para 227 especies de endotermos (lo cual representa el 1.4% de ellos considerando todas las especies aceptadas de aves y mamíferos), 697 especies de ectotermos (0.3% considerando todas las especies aceptadas de anfibios, reptiles, insectos y arácnidos) y 1 816 especies de plantas terrestres en todo el planeta (15.5% representado de las especies de plantas aceptadas). Estos números muestran que si bien conocemos un número considerable de nichos térmicos de especies, éste no es cercano a la diversidad que conocemos en la Tierra (Chapman, 2009).

En este capítulo se propuso un nuevo método para estimar el nicho térmico de animales y plantas, y lo aplicamos al grupo de los murciélagos nectarívoros pertenecientes a la familia Phyllostomidae. Esta información la obtuvimos utilizando sistemas de información geográfica y bases de datos públicas de puntos de colecta de las especies. Una vez que establecimos los nichos térmicos se propuso una hipótesis de la evolución de esta característica, y finalmente una estimación de qué especies dentro de este grupo podrían tener un mayor riesgo de desaparecer en el futuro como consecuencia del cambio climático antropogénico. Adicionalmente desarrollamos una sección de perspectivas donde se propone el uso de nichos térmicos como herramienta para determinar los centros de riqueza de las especies de estudio.

2. La relación entre eventos climáticos extremos y la calidad del alimento en murciélagos nectarívoros

En el Origen de las especies, Charles Darwin (1859) escribió: “el clima juega un papel importante en determinar el número promedio de especies, y las estaciones periódicas de frío o sequía extrema son de los controles más efectivos”. En esta cita Darwin reconoce al clima como una fuerza importante de la selección natural, y ahora a través de varias investigaciones esto se ha confirmado, pero ¿qué mecanismos permiten a las especies sobrevivir ante los continuos cambios ambientales que afrontan? Estudios realizados en décadas recientes han mostrado que la sobrevivencia de los individuos ante condiciones ambientales cambiantes son el resultado de diferentes factores tales como sus estrategias de ahorro de energía, su capacidad digestiva y su comportamiento (McWhorter y Martínez del Rio 2000; Ayala-Berdon et al. 2011; Huey et al. 2012; Ayala-Berdon et al. 2017).

Al hablar de estrategias de ahorro de energía pensamos en la hibernación o el torpor, donde los animales entran en un periodo de inactividad para poder disminuir sus costos metabólicos (Geiser y Ruf 1995). En el caso de los murciélagos nectarívoros del nuevo mundo, hasta hace una década se estableció que eran capaces de hacer torpor al confrontar condiciones ambientales demandantes (Kelm y von Helversen 2007). En general el uso de torpor ha sido asociado a animales que se distribuyen en zonas de una marcada estacionalidad donde los descensos de temperatura son tan extremos que los animales se ven forzados a usar el torpor para sobrevivir (Schmidt-Nielsen 1997). Pero en años recientes diferentes estudios han probado que el uso de torpor puede ocurrir en los trópicos en diferentes endotermos, dentro de los cuales se encuentran los murciélagos (Stawski y Geiser 2010; Ayala-Berdon et al. 2017). Estos estudios muestran que el uso de esta estrategia se relaciona no sólo con una disminución en la temperatura ambiental, sino también con la escasez o mala calidad de alimento disponible (Kelm y von Helversen 2007), con la etapa de desarrollo de los individuos (Geiser y Brigham 2012) o incluso cuando los individuos tienen una buena condición corporal se asume que el uso de esta estrategia les permite permanecer en un refugio y no exponerse a depredadores (Geiser y Brigham 2012). Estos efectos de los cambios ambientales actúan de forma directa sobre los individuos, pero las especies también son afectadas de forma indirecta.

En el caso particular de los murciélagos nectarívoros existe una importante relación mutualista entre los murciélagos y las plantas de las que se alimentan (Valiente-Banuet et al. 1996; Slauson 2000; von Helversen y Winter 2003). Es por ello que es crucial incluir los efectos de la calidad del alimento al estudiar a estas especies, los cambios en la calidad del alimento generan respuestas a nivel fisiológico y conductual en los murciélagos, estas respuestas están moldeadas por la capacidad digestiva que tiene cada especie (Ayala-Berdon et al. 2011).

El concepto de capacidad digestiva representa la forma en que un organismo puede procesar y obtener nutrientes del alimento ingerido (Castle y Wunder, 1995). Conocer esta característica fisiológica de un animal nos permite establecer un vínculo entre la calidad de los recursos alimentarios que los animales consumen en el campo, y los nutrientes y energía que obtienen al asimilarlos (Naya et al. 2007). Debido a que la calidad del alimento puede variar de forma importante en el tiempo y el espacio, los animales ajustan su comportamiento de forrajeo y sus patrones de actividad para maximizar la energía que pueden obtener (Ayala-Berdon et al. 2011). Adicionalmente en animales endotermos hay mayores costos energéticos generados por cambios en la temperatura ambiental (Ayala-Berdon et al. 2009).

Múltiples trabajos han demostrado que las capacidades digestivas de los murciélagos nectarívoros afectan su habilidad para adquirir y almacenar energía (Winter 1998; Ramírez et al. 2005; Ayala-Berdon et al. 2009). Diferentes especies de murciélagos nectarívoros Neotropicales presentan diferencias en sus capacidades digestivas (Schondube et al. 2001; Ayala-Berdon et al. 2008), las cuales a través de limitar su consumo de energía pueden afectar su dieta (Ramírez et al. 2005), su papel dentro de la comunidad (Ayala-Berdon et al. 2011), o su distribución altitudinal y latitudinal (Ayala-Berdon et al. 2013). Adicionalmente se ha mostrado la existencia de una interacción entre la capacidad digestiva de estos animales y la temperatura, lo cual podría tener importantes efectos sobre la ecología y distribución geográfica de las especies (Ayala-Berdon et al. 2009).

La intensidad que los efectos de la capacidad digestiva tiene sobre el comportamiento y la ecología de los murciélagos nectarívoros dependen de la capacidad de las diferentes especies para obtener un consumo de energía constante aunque la calidad de su alimento varíe (Ayala-Berdon y Schondube 2011). Esta capacidad es conocida como alimentación compensatoria, e implica la capacidad de poder aumentar el consumo de alimento cuando la calidad del alimento disminuye en cantidades suficientes para que el consumo de energía o nutrientes no cambie (Castle y Wunder, 1995). Las especies que presentan la capacidad de lograr una alimentación compensatoria pueden tanto alimentarse de cualquier tipo de néctar, sin importar su concentración, como enfrentar condiciones ambientales adversas, aun cuando la calidad de su alimento sea mala (Martínez del Río et al. 2001). Mientras que las especies que no pueden hacerlo ven limitado su obtención de nutrientes, y reducen su consumo de energía cuando se alimentan de néctares diluidos con concentraciones menores al 15% (peso/volumen). En estas especies, la interacción entre la calidad del alimento y la temperatura podrían ser mayores, afectando de forma importante su capacidad para sobrevivir en climas fríos o con temperaturas extremadamente calientes (Ayala-Berdon et al. 2009; Ayala-Berdon et al. 2017).

En este capítulo determinamos experimentalmente la interacción entre la temperatura y la calidad del alimento, comparando la cantidad de energía ingerida, los patrones de temperatura corporal y la masa corporal de dos especies de murciélagos nectarívoros con capacidades digestivas diferentes. Nuestras especies de estudio presentan patrones de evolución de sus nichos térmicos contrastantes. Mientras una de ellas presenta un nicho térmico que ha evolucionado hacia temperaturas menores que las de su estado ancestral, la otra especie presenta un cambio hacia temperaturas más cálidas.

Bibliografía

Addo-Bediako, A., S. L. Chown y K. J. Gaston (2000) Thermal tolerance, climatic variability and latitude. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 267:739-745.

Angilletta M. J. Jr., B. S. Cooper, M. S. Schuler y J. G. Boyles (2010) The evolution of thermal physiology in endotherms. *Frontiers in Bioscience*, E2, 861-881.

Araújo, M. B., F. Ferri-Yáñez, F. Bozinovic, P. A. Marquet, F. Valladares y S. L. Chown (2013) Heat freezes niche evolution. *Ecology Letters*, 16:1206–1219.

Ayala-Berdon J., R. Vázquez-Fuerte, R. Beamonte-Barrientos y J. E. Schondube. (2017) Effect of diet quality and ambient temperature on the use of torpor by two species of neotropical nectar-feeding bats. *Journal of Experimental Biology*, 220:920-929, doi:10.1242/jeb.142422

Ayala-Berdon J., R. Galicia, C. Flores-Ortíz, R. A. Medellín y J. E. Schondube. (2013) Digestive capacities allow the Mexican long-nosed bat (*Leptonycteris nivalis*) to live in cold environments. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A*, 164:622-628.

Ayala-Berdon J., N. Rodríguez-Peña, M. Orduña-Villaseñor, K. E. Stoner, D. H. Kelm, y J. E. Schondube (2011) Foraging behaviour adjustments related to changes in nectar sugar concentration in phyllostomid bats. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, 160, 143–148.

Ayala-Berdon, J. y J. E. Schondube (2011) A physiological perspective on nectar-feeding adaptation in phyllostomid bats. *Physiological and Biochemical Zoology*, 84(5):458-466, doi:10.1086/661541

Ayala-Berdon, J., J. E. Schondube y K. E. Stoner (2009) Seasonal intake responses in the nectar-feeding bat *Glossophaga soricina*. *Journal of Comparative Physiology B*, 179: 553-562.

Ayala-Berdon, J., J. E. Schondube, K. E. Stoner, N. Rodríguez-Peña y C. Martínez del Río (2008) The intake responses of three species of leaf-nosed Neotropical bats. *Journal of Comparative Physiology B*, 178:477–485.

Brook B. W. (2008) Synergies between climate change, extinctions and invasive invertebrates. *Wildlife Research*, 35:249-252.

Buckley L. B. (2008) Linking traits to energetics and population dynamics to predict lizard ranges in changing environments. *The American Naturalist*, 171(1):E1-E19, doi:10.1086/523949.

- Calosi P., D. T. Bilton, J. I. Spicer, S. C. Voiter y A. Atfield (2010) What determines a species' geographical range? Thermal biology and latitudinal range size relationships in European diving beetles (Coleoptera:Dytiscidae). *Journal of Animal Ecology*, 79:194-204, doi:10.1111/j.1365-2656.2009.01611.x
- Calosi P., D. T. Bilton, J. I. Spicer y A. Atfield (2008) Thermal tolerance and geographical range size in the *Agabus brunneus* group of European diving beetles (Coleoptera:Dytiscidae). *Journal of Biogeography*, 35:295-305.
- Castle, K.T. y B.A. Wunder (1995) Limits to food intake and fiber utilization in the prairie vole, *Microtus orchrogaster*: effects of food quality and energy need. *Journal of Comparative Physiology B*, 164:609-617.
- Chapman A. D. (2009). Numbers of living species in Australia and the world. 2^{da} edición. Australia Government. Report for the Australian Biological Resources Study. Department of the Environment, Water, Heritage and the Arts, 66 pp.
- Cruz-Neto, A. P. y A. S. Abe (1997) Metabolic rate and thermoregulation in the nectarivorous bat, *Glossophaga soricina* (Chiroptera,Phyllostomatidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 57:203–209.
- Darwin C. (1859) On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. 6a Edition. London: J. Murray. United Kingdom of Great Britain and Ireland.
- Evans T. G., S. E. Diamond y M. W. Kelly (2015) Mechanistic species distribution modelling as a link between physiology and conservation. *Conservation Physiology* 3(1):cov056; doi:10.1093/conphys/cov056
- Fleming T. H., C. Geiselman y W. J. Kress (2009) The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. *Annals of Botany* 104:1017-1043.
- Geiser F. y T. Ruf (1995) Hibernation versus daily torpor in mammals and birds: physiological variables and classification of torpor patterns. *Physiological Zoology*, 68:935-966.
- Geiser F. y R. M. Brigham (2012) The other functions of torpor. En: *Living in a seasonal world* (T. Ruf, C. Bieber, W. Arnold y Eva Millesi, Eds.) 109- 121 pp, Springer-Verlag Berlin Heidelberg, doi 10.1007/978-3-642-28678-0

Kelm D. H. y O. von Helversen (2007) How to budget metabolic energy: torpor in a small Neotropical mammal. *Journal of Comparative Physiology*, 177:667-677.

von Helversen O. y Y. Winter. (2003) Glossophagine bats and their flowers: Costs and benefits for plants and pollinators. In T. Kuntz & B. Fenton (Eds.), *Bat ecology* (pp. 346–389). USA: The University of Chicago Press.

Hoffmann A. A. y C. Sgrò (2011) Climate change and evolutionary adaptation. *Nature*, 470:479-485, doi:10.1038/nature09670

Huey R. B., M. R. Kearney, A. Krockenberger, J. A. M. Holtum, M. Jess y S. E. Williams (2012) Predicting organismal vulnerability to climate warming: roles of behaviour, physiology and adaptation. *Philosophical Transactions of The Royal Society B*, 367:1665-1679, doi:10.1098/rstb.2012.0005

Kearney M. y W. P. Porter (2004) Mapping the fundamental niche: physiology, climate, and the distribution of a nocturnal lizard. *Ecology*, 85(11):3119-3131.

Lira-Noriega A., J. Soberón y C. P. Miller (2013) Process-based and correlative modeling of desert mistletoe distribution: a multiscale approach. *Ecosphere*, 4(8):99. <http://dx.doi.org/10.1890/ES13-00155.1>

Lovengrove B. G. (2000). The zoogeography of mammalian basal metabolic rate. *American Naturalist* 156:201-219.

Lowry E., E. J. Rollinson, A. J. Laybourn, T. E. Scott, M. E. Aiello-Lammens, S. M. Gray, J. Mickle y J. Gurevitch (2013) Biological invasions: a field synopsis, systematic review, and database of the literature. *Ecology and Evolution*, 3(1):182-196, doi:10.1002/ece3.431

Martínez del Río C., J. E. Schondube, T. J. McWhorter y L. G. Herrera (2001) Intake responses in nectar feeding birds: digestive and metabolic causes, osmoregulatory consequences, and coevolutionary effects. *American Zoologist*, 41:902-915.


McWhorter T. y C. Martínez del Río. (2000) Does gut function limit hummingbird food intake? *Physiological and Biochemical Zoology*, 73(3):d313-324.

Naya D. E., F. Bozinovic y W. H. Karasov (2008) Latitudinal trends in digestive flexibility: testing the climatic variability hypothesis with data on the intestinal length of rodents. *The American Naturalist*, 172(4):E122-E134.

- Nobel P. S. y A. G. Valenzuela (1987) Environmental responses and productivity of the CAM plant, *Agave tequilana*. *Agricultural and Forest Meteorology*, 39:319-334.
- Ramírez N.P., G.M. Herrera, L. Mirón (2005) Physiological constraint to food ingestion in a New World nectarivorous bat. *Physiological and Biochemical Zoology*, 78:1032–1038.
- Rocha M., A. Valera y L. E. Eguiarte (2005) Reproductive ecology of five sympatric *Agave littaea* (Agavaceae) species in central Mexico. *American Journal of Botany*, 92(8):1330-1341.
- Schmidt-Nielsen, K. (1997) *Animal physiology: adaptation and environment*. Fifth edition. Cambridge University Press. United States of America.
- Scholander P. F., R. Hock, V. Walters, F. Johnson y L. Irving (1950) Heat regulation in some arctic and tropical mammals and birds. *Biological Bulletin*, 99(2):237-258.
- Schondube J. E., L. G. Herrera-M y C. Martínez del Rio (2001) Diet and the evolution of digestion and renal function in phyllostomid bats. *Zoology*, 104(1): 59-73, <https://doi.org/10.1078/0944-2006-00007>
- Slauson L. A. (2000) Pollination biology of two chiropterophilous agaves in Arizona. *American Journal of Botany*, 87(6):825-836.
- Soberón J. y B. Arroyo-Peña. (2017) Are fundamental niches larger than the realized? Testing a 50-year-old prediction by Hutchinson. *PLoS ONE* 12(4): e0175138. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175138>
- Somero N. G. (2005) Linking biogeography to physiology: Evolutionary and acclimatory adjustments of thermal limits. *Frontiers in Zoology*, 2(1)1-9, doi:10.1186/1742-9994-2-1
- Stawski C. y F. Geiser. (2010) Fat and fed: frequent use of summer torpor in a subtropical bat. *Naturwissenschaften*, 97:29-35, doi 10.1007/s00114-009-0606-x
- Valiente-Banuet, A., M. C. Arizmendi, A. Rojas-Martínez y L. Domínguez-Canseco (1996) Ecological relationships between columnar cacti and nectar feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 12:103–119.
- Vázquez L-B. y K. J. Gaston (2004) Rarity, commonness, and patterns of species richness: the mammals of Mexico. *Global Ecology and Biogeography*, 13:535-542. doi:10.1111/j.1466-822X.2004.00126.x

Zhao F., W. Zhang, A. A. Hoffmann y C. S. Ma (2014) Night warming on hot days produces novel impacts on development, survival and reproduction in a small arthropod. *Journal of Animal Ecology*, 83:769-778.

The thermal niche of Neotropical nectar-feeding bats: Its evolution and application to predict responses to global warming

Stephanie Ortega-García^{1,2} | Lázaro Guevara³ | Joaquín Arroyo-Cabrales⁴ | Roberto Lindig-Cisneros² | Enrique Martínez-Meyer⁵ | Ernesto Vega² | Jorge E. Schondube² 

¹Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Coyoacán, Ciudad de México, México

²Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, Michoacán, México

³Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México

⁴Instituto Nacional de Antropología e Historia, Ciudad de México, México

⁵Instituto de Biología, Departamento de Zoología, Universidad Nacional Autónoma de México, Coyoacán, Ciudad de México, México

Correspondence

Jorge E. Schondube, Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México. Antigua Carretera a Pátzcuaro 8701, Col. Ex Hacienda de San José de la Huerta, 58190 Morelia, Michoacán, México. Tel: 443 322 2704
Email: chon@cieco.unam.mx

Funding information

Universidad Nacional Autónoma de México, Grant/Award Number: PAPIIT-UNAM (IN205413)

Abstract

The thermal niche of a species is one of the main determinants of its ecology and biogeography. In this study, we determined the thermal niche of 23 species of Neotropical nectar-feeding bats of the subfamily Glossophaginae (Chiroptera, Phyllostomidae). We calculated their thermal niches using temperature data obtained from collection records, by generating a distribution curve of the maximum and minimum temperatures per locality, and using the inflection points of the temperature distributions to estimate the species optimal (STZ) and suboptimal (SRZ) zones of the thermal niche. Additionally, by mapping the values of the STZ and SRZ on a phylogeny of the group, we generated a hypothesis of the evolution of the thermal niches of this clade of nectar-feeding bats. Finally, we used the characteristics of their thermal niches to predict the responses of these organisms to climate change. We found a large variation in the width and limits of the thermal niches of nectar-feeding bats. Additionally, while the upper limits of the thermal niches varied little among species, their lower limits differ wildly. The ancestral reconstruction of the thermal niche indicated that this group of Neotropical bats evolved under cooler temperatures. The two clades inside the Glossophaginae differ in the evolution of their thermal niches, with most members of the clade Choeronycterines evolving “colder” thermal niches, while the majority of the species in the clade Glossophagines evolving “warmer” thermal niches. By comparing thermal niches with climate change models, we found that all species could be affected by an increase of 1°C in temperature at the end of this century. This suggests that even nocturnal species could suffer important physiological costs from global warming. Our study highlights the value of scientific collections to obtain ecologically significant physiological data for a large number of species.

KEYWORDS

Glossophaginae, physiology, records, resistance, temperature, tolerance

This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits use, distribution and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

© 2017 The Authors. *Ecology and Evolution* published by John Wiley & Sons Ltd.

1 | INTRODUCTION

The thermal niche of a species, defined as the range of temperatures where it is able to live, is one of the main determinants of its ecology and biogeography (Bozinovic, Ferri-Yáñez, Naya, Araújo, & Naya, 2014). It is determined by the species size and shape, and its ability to survive in, or adapt to places with different temperature regimes (Angilletta, Niewiarowski, & Navas, 2002; Porter & Kearney, 2009). It is strongly associated with the species metabolic costs and its physiological capacities to withstand thermal variation (Spicer & Gaston, 1999). From an energetic perspective, it is closely limited by the species capacity to provide the energy needed to maintain its metabolic costs under different ambient temperatures (Bell, Bartholomew, & Nagy, 1986).

Endothermy is a physiological strategy mainly used by mammals and birds, which allow them to maintain an almost constant body temperature, independently from ambient temperature (Schmidt-Nielsen, 1997). It is achieved by using the heat generated by body functions to control body temperature within a range of environmental conditions that favors its metabolic functions, enabling it to survive in places with highly variable conditions (Angilletta et al., 2002). Overall, this internal heat is the incidental result of the routine metabolism of animals, and its costs are energetically low (Bozinovic et al., 2014). However, when endothermic animals are confronted with extreme temperatures, they use specialized mechanisms to maintain stable body temperature (i.e., the use of large amounts of energy to increase heat production, or water loss by evapotranspiration to cool down; Scholander, Hock, Walters, Johnson, & Irving, 1950). As a result of this, by facing different ambient temperatures along its geographic distribution, a species confronts areas within its thermal niche that have different metabolic costs, some of them low, but some exceptionally high (Angilletta et al., 2002).

The division of the thermal niche of a species in areas of optimal conditions, with low physiological costs, and areas of suboptimal conditions, with higher physiological costs, is not a new idea in the field of ecological physiology. Brett (1952) defined the area where environmental conditions are optimal for the survival of the members of a species as its tolerance zone (TZ), and the zone where environmental conditions reduce individual survival by increasing physiological costs, as the species resistance zone (RZ). Regarding the thermal niche and physiological capabilities of endotherm animals, the TZ corresponds to temperature ranges where species have lower metabolic rates or present metabolic costs, that while higher, can be easily covered by their energy intake, reducing their effects on the animal capacity to survive and reproduce. Some authors have suggested that this temperature range is associated with the species thermoneutral zone, because the thermoneutral zone limits provide an index of an endotherm's temperature comfort range (Bozinovic et al., 2014; McNab, 2012). The RZ comprises temperatures above and below the tolerance zone, where metabolic costs increase as the species move away from the thermoneutral zone to a point where individuals cannot survive for long periods of time (Cossins & Bowler, 1987).

Despite the fact that understanding the TZ and the RZ of different species, and its evolution, allow us to understand the thermal ecology and capacity of animals to adapt and survive climate change, we have scarce knowledge of the thermal tolerances of most organisms (Araújo et al., 2013). This is mainly the result of the demanding experimental methods needed to determine the thermal limits of animals. Additionally, laboratory measurements of metabolic responses of animals to different temperatures (e.g., thermoneutral zones) cannot be used to infer the capacity of animals to find their thermal niches in complex natural environments (Porter & Kearney, 2009). However, with the inclusion of geographic information system (GIS) in scientific disciplines like biology, we can infer a species' TZ and RZ using temperature information related to geographic information data that can be found in museum specimens. This geographically linked information offers us the advantage of integrating the interaction between physiological capacities and environmental factors over large geographic areas, allowing us to obtain physiological information at the level of species, and not only at level of individuals. Furthermore, this information combined with phylogenetic approaches has the potential to provide insights on the evolution of the thermal niches of animals.

The family Phyllostomidae comprises a clade of bats endemic to the Americas (Fleming, Geiselman, & Kress, 2009). This group presents the biggest diversity of diets for a family of vertebrates (Gardner, 1977), including specialized nectarivory, a diet found in the members of the subfamily Glossophaginae. The species of this diverse clade display several features associated with their sweet diet, such as long and narrow snouts, a reduction in the number of functional teeth, an elongated and projectable tongue, and several digestive and renal traits that allow them to cope with their sugary water diet (Carstens, Lundrigan, & Myers, 2002; Schondube, Herrera-M, & Martínez del Rio, 2001). As a result of their dependence on floral nectar as a source of energy, the evolution of this group of nectar-feeding bats occurred in the tropics, where the diversity of plants is high, forming close-ties with the plants species from which they obtain their food (von Helversen & Winter, 2003; Valiente-Banuet, Arizmendi, Rojas-Martínez, & Domínguez-Canseco, 1996). Because these mammals have high metabolic rates (Voigt & Speakman, 2007), and nectar is a resource that varies widely in time and space (Chalcoff, Aizen, & Galetto, 2006), they tend to live on the verge of a negative energy balance (Ayala-Berdon, Schondube, Stoner, Rodríguez-Peña, & Martínez Del Rio, 2008; Ayala-Berdon et al., 2011; Cruz-Neto & Abe, 1997; von Helversen & Winter, 2003). Consequently, we can expect nectar-feeding bats to be very sensitive to extreme temperatures, and the metabolic costs associated with them.

In this study, we determined the thermal niche of 23 species of nectar-feeding Neotropical bats based on collection records from public databases. Additionally, by using a phylogenetic approach, we propose a hypothesis of the evolution of the thermal niche in Glossophaginae. Finally, we related the characteristics of the thermal niches with some of the physiological capacities of these bats, and the ecological conditions in which these species have evolved. We highlight the usefulness of public databases, along with spatial tools, to reveal critical insights to understand the evolution of the thermal

niches of bats and their potential adaptation capabilities at a time in which planetary climate is changing fast due to anthropogenic factors (Parmesan & Yohe, 2003).

2 | MATERIALS AND METHODS

2.1 | Taxon sampling

We included in our study 23 extant species belonging to the subfamily Glossophaginae (Rojas, Warsi, & Dávalos, 2016). This subfamily is subdivided in two clades (following Carstens et al., 2002): "Glossophagines" (*Glossophaga commissarisi*, *G. leachii*, *G. longirostris*, *G. morenoi*, *G. soricina*, *Leptonycteris curasoae*, *L. nivalis*, *L. yerbabuena*, *Monophyllus plethodon*, *M. redmani*, *Phyllonycteris poeyi*, *Erophylla sezekorni*, and *Brachyphylla nana*), and "Choeronycterines" (*Anoura geoffroyi*, *A. caudifer*, *A. cultrata*, *A. latidens*, *Choeroniscus godmani*, *C. minor*, *Choeronycteris mexicana*, *Hylonycteris underwoodi*, *Lichonycteris obscura* and *Musonycteris harrisoni*; Carstens et al., 2002; Simmons, 2005; Rojas et al., 2016).

Locality records for each species were obtained from the Global Biodiversity Information Facility (GBIF; www.gbif.org). We treated databases conservatively by comparing each locality collection with the areas of species distribution based on Hall (1981), Gardner (2007),

and Reid (2009). All collection records that were clearly outside the mentioned ranges were excluded from further analyses (following Elith et al., 2006 and Jaramillo & Martínez, 2014). All records with the same geographic coordinates were considered as a single locality. As small differences in geographic coordinates might represent important differences in environmental conditions, especially when a geographic region presents a complex topography (i.e., mountain regions of Mexico, Central America, and the Andes), nearby collection points (≥ 1 km) were considered as independent localities. The number of collection localities for each species is shown in Table 1. Additional data on all the unique localities used for our analysis can be consulted in Appendix S1 (supporting information).

2.2 | Calculation of the thermal niches

Our concept of thermal niche includes an important difference in the definition of TZ and RZ from the concept generated by the work of Brett (1952). While TZ and RZ were defined in the past at an individual level, measuring the survival time of individual animals at different temperatures, our concept reflects the response of a species to environmental temperatures. We determined the TZ and RZ of Glossophaginae bats using our unique localities database. For each of our studied bat species, we plotted the distribution of the number

TABLE 1 Species Tolerance Zone (STZ) and Species Resistance Zone (SRZ) values for the 23 bat species and the outgroup (^a) included in our study. *n* = records number

Species	<i>n</i>	SRZ _{lower}	STZ _{lower} -STZ _{upper}	SRZ _{upper}
<i>Pteronotus pumilus</i> ^a	1273	0.7	18.8-28.6	35
<i>Glossophaga longirostris</i> ^b	202	12.2	21.9-30.7	32.7
<i>Glossophaga leachii</i>	270	4.8	15.3-30	34.2
<i>Glossophaga morenoi</i>	175	4.5	16.5-29.3	34.6
<i>Glossophaga commissarisi</i>	401	5.8	16.9-29.2	34.2
<i>Glossophaga soricina</i>	2 404	0.6	17.5-28.6	35
<i>Leptonycteris curasoae</i> ^b	20	16.6	22.4-30.4	32.6
<i>Leptonycteris nivalis</i> ^b	129	0.9	8.5-24.6	33.8
<i>Leptonycteris yerbabuena</i>	403	0	11.5-27.3	34.6
<i>Monophyllus plethodon</i>	52	12.8	19.2-27.1	28.9
<i>Monophyllus redmani</i>	113	2.6	18.3-28.7	30.4
<i>Phyllonycteris poeyi</i>	25	9.8	17.5-29.7	29.8
<i>Erophylla sezekorni</i> ^b	87	7.8	17.7-28.1	31
<i>Brachyphylla nana</i> ^b	36	9.8	17.2-27.8	30
<i>Musonycteris harrisoni</i> ^b	20	11.4	16-31.4	33.6
<i>Choeronycteris mexicana</i>	285	0	6.3-23.5	32.2
<i>Choeroniscus godmani</i>	96	5.3	19.3-30.1	32.9
<i>Choeroniscus minor</i> ^b	41	8.5	20.6-30	31.2
<i>Hylonycteris underwoodi</i> ^b	98	0	13.7-25.8	32.4
<i>Lichonycteris obscura</i> ^b	28	11.9	21.3-28.7	32
<i>Anoura latidens</i> ^b	23	7.9	20.4-29.2	31.4
<i>Anoura geoffroyi</i>	691	0	10.7-24.6	33.6
<i>Anoura caudifer</i>	217	0.4	15.1-26.5	32.6
<i>Anoura cultrata</i>	43	0	16.5-27.7	30.1

^bRepresent species that did not showed stabilized variances in temperature data.

of localities with different temperatures and used the inflection point of the distribution curve to determine the limits between the TZ and the RZ. To avoid having a confusion with the previous definitions of TZ and RZ, we renamed the elements of the thermal niche as Species Tolerance Zone (STZ) and Species Resistance Zone (SRZ).

Our use of the inflection points as representatives of the limits of the thermal STZ and SRZ is based on the following assumption: because individuals should have higher survival rates in the STZ, the number of localities where the species has been collected should be larger for the range of temperatures that are found inside the STZ than for the SRZ. As a result of this, our concept of STZ includes the temperatures that allow the species to be abundant and reflect the conditions the species had adapted throughout its evolution, while the SRZ comprises temperatures in which only some populations of the species can survive and represent extreme conditions where the species is evolving to adjust to new conditions (areas of strong selection sensu Sexton, McIntyre, Angert, & Rice, 2009).

To describe the thermal niche, we generated a database of minimum and maximum temperatures of all unique localities for each species. We used monthly temperature data obtained at www.worldclim.org (Hijmans, Cameron, Parra, Jones, & Jarvis, 2005). This procedure was performed using ESRI ArcGIS © version 10 (Redlands, CA 1999–2010). For minimum temperatures, we used the value of the coldest temperature recorded for each locality. Because bats are nocturnal animals that use shelters during the day, they are not exposed to daily maximum temperatures. Unfortunately, there is no available information on maximum night temperatures at global level. Therefore, to determine the maximum temperature limits of the thermal niche of bats, we used the minimum value of the maximum temperatures recorded at each locality as a conservative proxy for maximum temperatures that bats could find at night.

We then calculated the thermal niche obtaining the STZ and SRZ separately for each species. As previously mentioned, to calculate thermal STZ and SRZ, we constructed two curves for each species, one for the minimum temperatures, and the second for the maximum temperatures. We calculated the left inflection point for the minimum temperature curve (STZ_{lower}), and the right inflection point for the maximum temperature curve (STZ_{upper} ; Figure 1). We considered the two inflection points as the limits of the STZ, while the limits of SRZ were calculated using the minimum (SRZ_{lower}) and maximum values (SRZ_{upper}) of each one of the temperature distribution curves (Figure 1). Inflection points were calculated using the R package *Inflection* V.1.1 (Christopoulos, 2013; R Development Core Team 2016). Additionally, we determined the thermal niche breadth of each species by calculating the total number of °C that exist between the upper and lower limits of the SRZ.

Because the total number of unique localities was highly variable among species of bats, we explored the effect of increasing sample size on variance of the STZ and SRZ values. In particular, we were interested in evaluating whether the variance became stable for the given sample size of each species. To do this, we implemented a script with R (R Core Team, 2016) to plot the variance as the sample size increased from one to n , where n is the sample size for each species

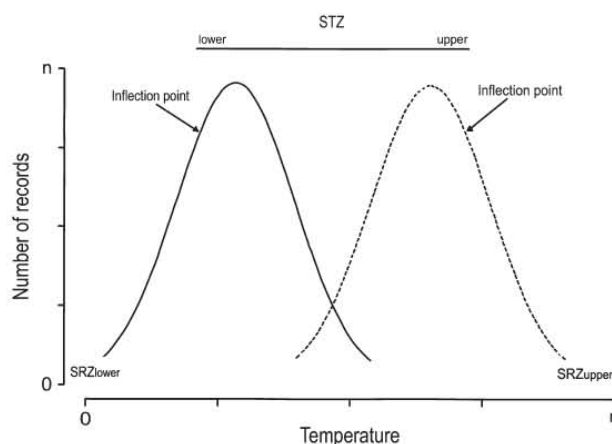


FIGURE 1 Method used to determine the thermal niche of Neotropical nectar-feeding bats. We delimited the Species Tolerance Zone (STZ) and Species Resistance Zone (SRZ) using a database of unique localities. We constructed two curves for each species, one for the minimum temperatures (solid line), and the second for the maximum temperatures (dash line). We calculated the left inflection point for the minimum temperature curve (STZ_{lower}), and the right inflection point for the maximum temperature curve (STZ_{upper}), while the limits of SRZ were calculated using the minimum (SRZ_{lower}) and maximum values (SRZ_{upper}) of each one of the temperature distribution curves. See methods section for more details

(Appendix S2). The plot allowed us to conduct a visual exploration of the tendency of the variance as sample size increased.

2.3 | Reconstruction of ancestral states and evolution of thermal niche in nectar-feeding bats

Understanding the evolution of thermal niches requires a robustly supported phylogenetic hypothesis as framework. Thus, our taxon sampling is in line with the current knowledge of the evolutionary history of nectar-feeding bats (Amador, Moyers Arévalo, Almeida, Catalano, & Giannini, 2016; Carstens et al., 2002; Dávalos, Velazco, Warsi, Smits, & Simmons, 2014; Rojas et al., 2016). Despite historical debates about possible phylogenetic relationships within the family Phyllostomidae (Dávalos et al., 2014), we follow a recent proposal for the subfamily Glossophaginae based on a multi-locus analysis (Rojas et al., 2016). Phylogenetic hypothesis within the subfamily Glossophaginae are well-supported and, in general, they agree with the current understanding of the systematics of the group (e.g., Amador et al., 2016; Dávalos et al., 2014). We sampled 100% of the genera and 88% of the species of the subfamily Glossophaginae analyzed by Rojas et al. (2016). In addition to the species considered by Rojas et al. (2016), we included *Leptonycteris nivalis* in our analyses.

In order to investigate how STZ and SRZ have changed throughout the evolutionary history of nectar-feeding bats, we inferred the ancestral states of all four elements of their thermal niche (STZ_{lower} , STZ_{upper} , SRZ_{lower} , and SRZ_{upper}). As mentioned previously, in order to conduct the reconstruction of ancestral states and the evolution of the thermal

niche of nectar-feeding bats, we followed the phylogenetic hypothesis from Rojas et al. (2016). To place *L. nivalis* in that phylogenetic hypothesis, we ran a Bayesian inference using the 119 morphological characters described by Carstens et al. (2002), and 658 base pairs of the mitochondrial gen Cytochrome Oxidase subunit 1. Even though our phylogenetic analyses included only a subset of the full sampling, and different characters from those used in Rojas et al. (2016), it was adequate to determine the position of *L. nivalis* relative to other congeneric species. These analyses kept morphology and genetic data separately and were based on eight independent runs and 10,000,000 generations. We used the Common Mustached Bat, *Pteronotus parnellii*, as outgroup (Mormoopidae). Bayesian analysis was performed in MrBayes version 3.2 (Huelsenbeck, Ronquist, Nielsen, & Bolback, 2001; Ronquist et al., 2012).

Because our focus is the ancestral reconstruction of the thermal niche using a well-supported phylogeny, we replicated a tree in Newick format containing the phylogenetic relationships for the Glossophaginae from Rojas et al. (2016) plus the addition of *L. nivalis*. The reconstruction of ancestral states was conducted on this tree using the method of parsimony for the STZ_{lower} , STZ_{upper} , SRZ_{lower} and SRZ_{upper} data using Mesquite V.3.04 (Maddison & Maddison, 2015). In a descriptive manner, we used "+" and "-" symbols to indicate species that presented a higher or lower temperature value in relation to their ancestral state in figure 3. In similar fashion, we used "0" if we did not find changes between the ancestral value of the thermal variable and the values calculated for the current thermal niches.

Finally, we conducted phylogenetic signal analyses on the TZ_{lower} , STZ_{upper} , SRZ_{lower} and SRZ_{upper} data of the bat species included in our phylogeny. Phylogenetic signal is defined "as a tendency for related species to resemble each other more than they resemble species drawn at random from the tree" (Blomberg & Garland, 2002). To determine the existence of a phylogenetic signal, we calculated Blomberg's *K* (Blomberg, Garland, & Ives, 2003) using R package Picante (v. 3.0.2) (Kembel et al., 2010; R Core Team, 2016).

3 | RESULTS

3.1 | Effect of sample size on thermal niche data

Change in variance in ambient temperature values in response to sample size differed considerably among species. As expected, for species collected in a small number of localities, such as *Choeroniscus minor*, *Lichonycteris obscura*, *Musonycteris harrisoni*, *Anoura latidens*, *Leptonycteris curasoae*, *Brachyphylla nana* and *Erophylla sezekorni*, variance did not stabilize as sample size increased. But this lack of stabilization also occurred for maximum temperatures for three species with larger data sets: *Leptonycteris nivalis* (129 records), *Glossophaga longirostris* (199) and *Hylonycteris underwoodi* (98). However, this did not occur for minimum temperatures. Both for maximum and minimum temperatures, sample sizes for detecting variance stabilization varied widely, from 25 records in *Monophyllus plethodon*, to five hundred in *Glossophaga soricina*. Overall, for all the 23 species included in this study, sixteen species had variances

that stabilized for minimum temperatures, and thirteen species showed stabilized variances for maximum temperatures. We decided to include species that did not showed stabilized variances in temperature data in our study because there is very little information on those species (see Table 1), and our analyses provide a starting point to understand their thermal biology, and to promote research on this topic. For these species, our results need to be considered as preliminary.

3.2 | The thermal niche of Neotropical nectar-feeding bats

Nectar-feeding bats thermal niches showed a high variability in the SRZ_{lower} limit ($5.5 \pm 5.3^\circ\text{C}$, mean \pm SD), while the SRZ_{upper} limit tended to be similar among species ($32.5 \pm 1.6^\circ\text{C}$), and did not exceed 35°C for any species (Table 1, Figure 2), even though higher temperatures were present in the geographic distribution of our study species (e.g., 36°C). A similar pattern exists for the temperature values of the STZ, with the STZ_{lower} limit values showing a higher variability ($16.4 \pm 4.3^\circ\text{C}$) than the STZ_{upper} limit values ($28.1 \pm 2.1^\circ\text{C}$; Table 1, Figure 2). The total breadth of the thermal niche varied widely among species. The species with the smallest thermal niche was *Leptonycteris curasoae* with a range of 16°C , while the larger thermal niche was found in *L. yerbabuena* (34.6°C). Of the 23 species in our study, only five (*L. nivalis*, *L. yerbabuena*, *Hylonycteris underwoodi*, *Choeronycteris mexicana* and *Anoura geoffroyi*) extended their tolerance zone limits below 15°C . Thermal niches values for the 23 species can be found in Table 1.

3.3 | Ancestral states of the thermal niche

The values of the ancestral state of the four elements of the thermal niche for the subfamily Glossophaginae had lower values than those present in the thermal niches of some of the extant species included in our analyses. Values of the ancestral state for the thermal niche elements of nectar-feeding bats in this clade were: $RZ_{lower} = 5.9^\circ\text{C}$, $TZ_{lower} = 16.9^\circ\text{C}$, $TZ_{upper} = 28.1^\circ\text{C}$ and $RZ_{upper} = 31.7^\circ\text{C}$ (Figure 3).

When we compared the ancestral state of the thermal niche of the Glossophaginae and Choeronycterines, we found that the values of three of the four elements of the thermal niche for the clade Choeronycterines had lower temperature values ($SRZ_{lower} = 5.3^\circ\text{C}$, $STZ_{lower} = 16.6^\circ\text{C}$, and $STZ_{upper} = 27.9^\circ\text{C}$), than those expressed by the ancestor of the clade Glossophaginae ($SRZ_{lower} = 7^\circ\text{C}$, $STZ_{lower} = 17^\circ\text{C}$, and $STZ_{upper} = 28.1^\circ\text{C}$). Additionally, the ancestral values for these three elements of the thermal niche of the Choeronycterines had lower values than the ancestral state of the whole subfamily. However, the ancestral state value of SRZ_{upper} in Choeronycterines ($SRZ_{upper} = 31.9^\circ\text{C}$) was higher than the value for Glossophaginae ($SRZ_{upper} = 31.3^\circ\text{C}$). When we looked at the values of the ancestral states of three of the four elements of the thermal niche (STZ_{lower} , STZ_{upper} and SRZ_{lower}) closer to the tips of the branches, we found that three clades had temperature values lower than the ancestor of the subfamily Glossophaginae: 1) the ancestor of the genus *Anoura*, 2)

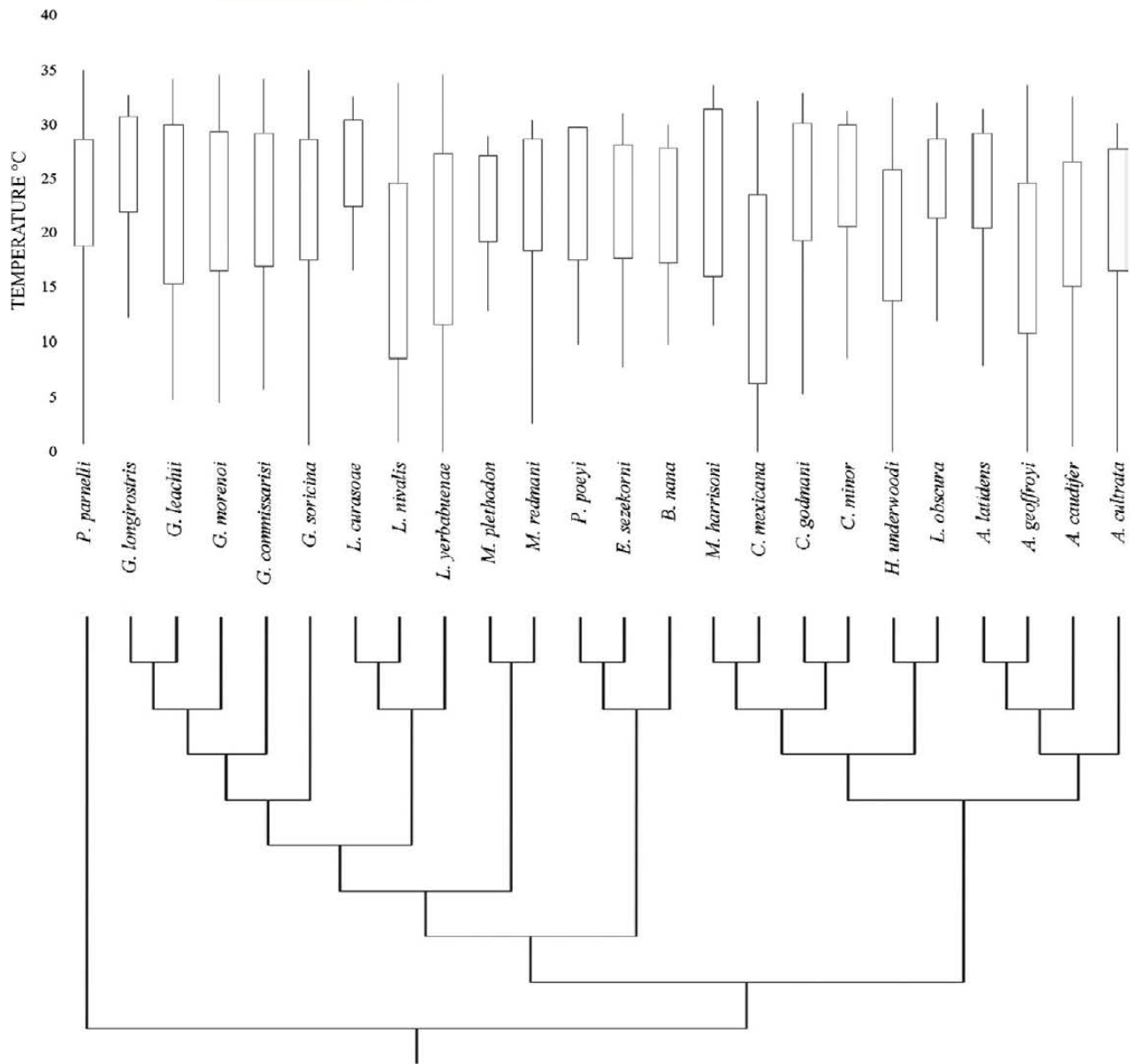


FIGURE 2 Thermal niches of Neotropical nectar-feeding bats in relation to their phylogeny. The phylogeny was modified from Rojas et al. (2016). The STZ is represented by the boxes, while the SRZ is represented by the whiskers, temperature is in °C. To understand the ancestral states of the thermal niche of the members of this clade, we included one species as an out group to the family Phyllostomidae (*Pteronotus parnellii*) in our analyses

the ancestor of the clade containing *Choeronycteris* and *Musonycteris*, and 3) the ancestor of the genus *Leptonycteris*; Figure 3). The ancestral state values of SRZ_{upper} closer to tip of the branches had values that did not differ with the ancestor of the subfamily (ancestor of the genus *Anoura*), or were a little higher (ancestor of the clade containing *Choeronycteris* and *Musonycteris*, and the ancestor of the genus *Leptonycteris*; Figure 3).

Our phylogenetic signal analyses indicate that SRZ_{upper} presented a phylogenetic signal ($K = 0.95$, $p < .001$). However, the other three elements of the thermal niche did not (STZ_{lower} : $K = 0.23$, $p = .95$; STZ_{upper} : $K = 0.24$, $p = .95$; and SRZ_{lower} : $K = 0.24$, $p = .97$).

4 | DISCUSSION

Thermal niches of the nectar-feeding bats of the subfamily Glossophaginae had a low variation in their upper temperature values, but show a high variation in the limits of their tolerance and resistance zones for lower temperatures. Additionally, the values of the ancestral state for the different components of their thermal niche were associated with temperatures in the lower end of the spectrum showed by most of the extant species in the group, suggesting that this group evolved under colder weather conditions. In this section, we first compare the results from our novel method to

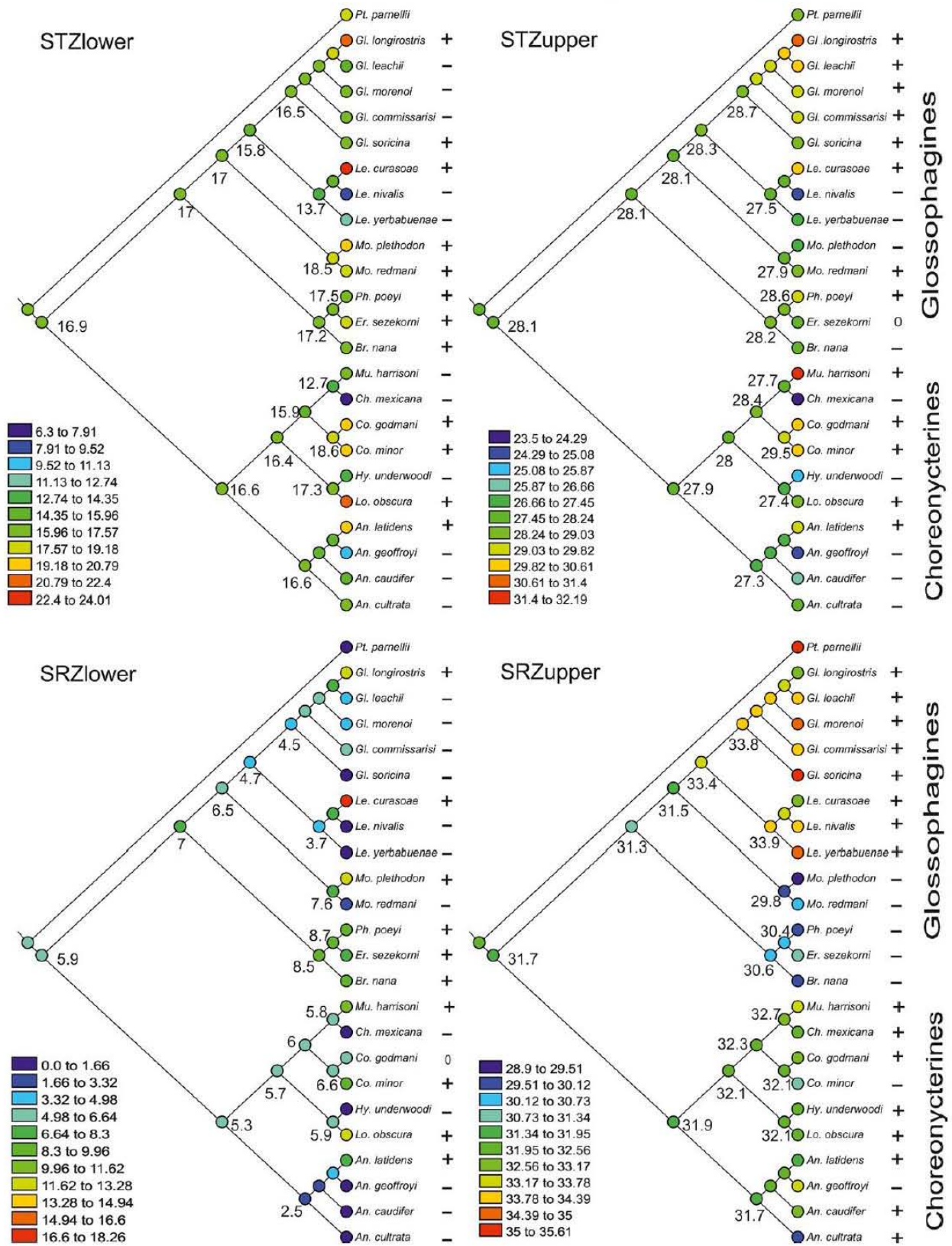


FIGURE 3 Reconstruction of the ancestral states of the four elements of the thermal niche of Neotropical nectar-feeding bats. The temperature scale (in °C) differs in each one of the panels. Positive signs (+) represent an increment in the temperature value of a species in relation to the common ancestor of the subfamily Glossophaginae, while negative signs (-) represent a decrease in temperature, and zeros (0) a lack of change

calculate thermal niches with those of previously published studies on the thermal biology of bats. Second, we explore the existence of niche conservatism in the upper limits of the thermal Species Resistance Zone. Third, we discuss the evolution of the thermal niche in this clade of nectar-feeding bats. And finally, we use the characteristics of the thermal niche to understand the capabilities of these organisms to withstand changes in ambient temperature generated by anthropogenic climate change.

4.1 | Laboratory studies of thermal biology of nectar-feeding bats

There is limited information on the metabolic responses to temperature of Glossophaginae bats from laboratory studies. The existing research has determined lethal temperatures, and/or metabolic curves (Scholander curves) for only seven species, and we do not have values of critical and lethal temperatures for all of them (Arends, Bonaccorso, & Genoud, 1995; Carpenter & Graham, 1967; Cruz-Neto & Abe, 1997; McManus, 1975; McNab, 1969; Soriano, Ruiz, & Arends, 2002). The trait best studied in the laboratory is the lower critical temperature, for which we have data for only six species (*Anoura latidens*, *Choeroniscus godmani*, *Glossophaga soricina*, *G. longirostris*, *Leptonycteris yerbabuena*, and *L. curasoae*). Unexpectedly, the values of this trait did not correlate with the lower temperature values present in the geographic distributions of the species ($r = -.36$, $p = .48$). This lack of correlation limits our capacity to use laboratory information to understand the thermal ecology of this group of bats in the field.

While laboratory studies provide an important base to understand the thermic physiology of endothermic animals, and the results for some taxa correlate with temperature values measured in the field at the sites where the different species live (see Bozinovic et al., 2014), they represent a "limited" view of the fundamental thermal niche of animals. Laboratory studies, by measuring the metabolic responses of endotherms to ambient temperatures under controlled, and therefore unnatural conditions (i.e., fasting animals with limited movement during short periods of time; McNab, 1989; Arends et al., 1995), ignore the capacity of animals to obtain energy, or use energy reserves, and do not allow us to determine the net energetic cost of a shift in ambient temperature for the bats. If an animal has a high capacity to acquire energy, like nectar-feeding bats do, a small, or even a large, increase in metabolic costs due to thermoregulation could be irrelevant for the species under natural conditions but not in the laboratory when experimental individuals were fasting (Ayala-Berdon, Schondube, & Stoner, 2009). This could explain why the lower critical temperature data was not correlated with minimum field temperatures. This problem may seriously cripple our capability to use metabolic curves to understand the thermal niches of nectar-feeding bats in a real ecological context.

Geographic presence data from natural history museums records integrate the physiological characteristics of species (that define their fundamental niche) with environmental factors. The intersection

of intrinsic (physiology) and extrinsic factors (bionomic and scenopoetic niche axes sensu Hutchinson's 1978), determine the capacity of a species to be present and survive at a given geographic site (Peterson et al., 2011). While from a geographic locality we can obtain environmental (i.e., temperature, precipitation among others), and topographic data (i.e., elevation, slope), this type of information also conceals data on microhabitat, species interactions and diet quality, by proving a biogeographic context for the species (Peterson et al., 2011). This perspective of the niche, from the point of view of some of its axes, while myopic (sensu Newsome, Martinez del Rio, Bearhop, & Phillips, 2007), offers us a snapshot of the costs and benefits that animals face in the field, and provides critical information to understand when laboratory physiological data are relevant to understand the ecology of a species.

4.2 | Upper and lower limits of the thermal niche in nectar-feeding bats

Our results indicate that nectar-feeding bats have an average SRZ_{upper} value of $32.5^{\circ}C \pm 1.6^{\circ}C$, while the mean value of the SRZ_{lower} was $5.5 \pm 5.3^{\circ}C$. We also found that the SRZ_{upper} values showed a phylogenetic signal. The SRZ_{upper} values we found in our research are similar to those reported by a study that synthesized the thermal tolerances of a large number of terrestrial ectotherm and endotherm organisms from a wide arrange of geographic areas (Araújo et al., 2013), and those of a comparative study of 85 species of rodents (Bozinovic et al., 2014). Both Araújo et al. (2013) and Bozinovic et al. (2014) found that the upper limit of the thermal niche was shared by most species of mammals, and was located close to $34^{\circ}C$, while the lower limit of the thermal niche was labile. In our study group, this low variation in the thermal upper limits of the species can be explained by two complementary hypotheses: (1) high environmental temperatures are less variable than cold temperatures (Addo-Bediako, Chown, & Gaston, 2000; Boher, Godoy-Herrera, & Bozinovic, 2010), generating an upper limit to the thermal niche that varies less than its lower limit (Araújo et al., 2013; Bozinovic et al., 2014) and (2) the SRZ_{upper} values could be limited by negative effects of high temperature on cell membranes, and protein structure and function, while the SRZ_{lower} values would be limited by the capacity of the different species to obtain the energy needed to survive cold conditions. This would allow the higher limits of the thermal niche to be controlled by biochemical thermal limits, while the lower limits of the thermal niche could vary more in response to differences in energetic acquisition/thermodynamic effects of species present in colder localities (Araújo et al., 2013).

4.3 | The evolution of thermal niches in nectar-feeding phyllostomid bats

The Family Phyllostomidae originated between the Oligocene and the Early Miocene in the northern part of South America and/or the Antilles (29–20 MYA; Czaplewski, Takai, Naeher, Shigehara, & Setoguchi, 2003; Datzmann, von Helversen, & Mayer, 2010; Rojas

et al., 2016), with the first nectar-feeding species in the subfamily Glossophaginae appearing in the middle Miocene (25–17 MYA; Datzmann et al., 2010). During the Miocene, due to massive plate tectonics, substantial landscape and climate changes occurred in tropical America (Turchetto-Zolet, Pinheiro, Salgueiro, & Palma-Silva, 2013; Zachos, Schackleton, Revenaugh, Pälike, & Flower, 2001). Global climate cooled and was associated with an increase in aridity (Kürschner, Kvacek, & Dilcher, 2008; Zachos et al., 2001). Cool climate conditions present when this clade of nectar-feeding bats diversified, support our results of a colder ancestral state of the thermal niche in this group of bats.

The two clades in the subfamily Glossophaginae showed differences in the values of the ancestral state of their thermal niche elements. The Choeronycterines (sensu Carstens et al., 2002), that include the genera *Anoura*, *Hylonycteris*, *Lichonycteris*, *Choeroniscus*, *Choeronycteris*, *Musonycteris*, and *Scleronycteris* (the latter not included in this study), had lower temperature values in their ancestral state of three of the four elements of their thermal niche (SRZ_{lower} , STZ_{lower} , STZ_{upper}) and a similar value for SRZ_{upper} than the clade of the Glossophaginae (genera *Glossophaga*, *Leptonycteris*, *Monophyllus*, *Phyllonycteris*, *Erophylla* and *Brachyphylla*). This suggests that the evolution of these two clades could have been the result of a divergent adaptation to different thermal conditions. The association of the Choeronycterines with colder temperatures is the result of most species in the genus *Anoura*, and other species such as *Hylonycteris underwoodi* and *Chorenycteris mexicana*, having colder thermal niches. Koopman (1981) proposed that the genus *Anoura* was “fairly primitive” (meaning basal) in this clade, suggesting that the Choeronycterines evolved associated with the cooler conditions found in the mountain areas of South and Central America, with a subsequent adaptation of some group to warmer conditions (i.e., genera *Choeroniscus*, *Lichonycteris*, and *Musonycteris*; Koopman, 1981; Gardner, 2007). This is supported by the altitudes at which these different genera of bats are generally found (Ceballos & Oliva, 2005; Eisenberg, 1989; Eisenberg & Redford, 1999; Gardner, 2007; Redford & Eisenberg, 1992).

Our results indicate that the clade of the Glossophaginae had an ancestral state of their thermal lower limits related to warmer temperatures. This clade includes six genera associated with the humid and arid tropical low lands of South America, the Caribe, Central America and Mexico (Eisenberg, 1989; Gardner, 2007; Redford & Eisenberg, 1992; Rojas et al., 2016; Silva, 1979; Villa-R., 1967). Our study suggests that this clade may have evolved their thermal niches as an adaptation to warmer climate conditions. Rojas et al. (2016) suggested that the basal clade of the Glossophaginae (composed by the genera *Phyllonycteris*, *Erophylla* and *Brachyphylla*), evolved in the Antilles. So, the warmer thermal lower limits of the niches present in the basal members of the Glossophaginae could be the origin of the changes of the thermal niche to warmer conditions in this clade, with only one species reverting this pattern, and gaining the capacity to invade the colder climate present in the mountain areas of Mexico and the southern part of the United States (*L. nivalis*; Arita, 2005).

4.4 | Relationship between thermal niches and the ability of Neotropical nectar-feeding bats to withstand global warming

By relating the thermal niches of our study species with models of climate change, we formulated a conservative hypothesis of the responses of nectar-feeding bats to changes in ambient temperature. Several simulations of anthropogenic caused climate change (i.e., CMIP5, RCP4,5, RCP6,0, RCP8,5) project increases in temperature at the end of this century that vary from 1.5 to 2.8°C for different tropical and subtropical areas in America (Diffenbaugh & Giorgi, 2012; IPCC 2014). If we assume a conservative constant increase of 1°C across all localities, we observe that between 34.7% and 75% of the unique localities of the different species, shift their temperatures from inside the STZ to the SRZ, and between 0.4% and 28% of the localities move their temperatures from the SRZ to a value outside the SRZ_{upper} limit. This suggests that, even for species like bats, which are nocturnal, and do not confront extreme diurnal temperatures, global warming may pose an important direct threat. Additionally, our results show that the effect of global warming should vary widely among species. However, because we are assuming a constant temperature increase in all localities, the values of our projections need to be considered with caution.

Furthermore, we found a negative relationship between the percentage of localities that moved its temperature values outside the SRZ and the width of the thermal niche of the different species ($R^2 = .19$, $p = .037$). Additionally, the thermal niche width was positively related to the size of the geographic distribution area of our study species. The relationship between these two results suggests that species with restricted distributions could be more affected by global change, as have been previously stated by Walther et al. (2002).

Finally, our study shows that locality data obtained from natural history museums could provide crucial information to determine the physiological parameters of species. The method we proposed here to describe the thermal niche of Neotropical nectar-feeding bats, by using temperature data linked to locality records, offers the possibility to work with large number of species, and generates physiological data that are ecologically relevant in a critical moment of history calling for urgent action to address anthropogenic climate change.

ACKNOWLEDGMENTS

We like to thank Danny Rojas, who kindly shared with us the phylogenetic tree we used to conduct our phylogenetic analyses. We also want to thank Bryan Carstens for sharing with us the morphology data we used to conduct the phylogenetic analysis in an earlier version of this manuscript. Additionally, we thank Demetris Christopoulos who solved all our doubts related to the method used to calculate the inflection points of the temperature distribution curves and Jorge Cortés who help us to conduct the phylogenetic signal analyses. Research funds were granted to J.E.S. by PAPIIT-UNAM (IN205413). SOG acknowledges the scholarship and financial support provided by the National Council of Science and Technology and PAEP-UNAM.

This paper constitutes a partial fulfillment of the requirements of the Graduate Program in Biological Sciences of the National Autonomous University of Mexico (PCBIOL-UNAM).

CONFLICT OF INTEREST

None declared.

REFERENCES

- Addo-Bediako, A., Chown, S. L., & Gaston, K. J. (2000). Thermal tolerance, climatic variability and latitude. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 267, 739–745.
- Amador, L. I., Moyers Arévalo, R. L., Almeida, F. C., Catalano, S. A., & Giannini, N. P. (2016). Bat systematics in the light of unconstrained analyses of a comprehensive molecular supermatrix. *Journal of Mammalian Evolution*, 23, 1–34. <https://doi.org/10.1007/s10914-016-9363-8>
- Angilletta, M. J. Jr., Niewiarowski, P. H., & Navas, C. A. (2002). The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology*, 27, 249–268.
- Araújo, M. B., Ferri-Yáñez, F., Bozinovic, F., Marquet, P. A., Valladares, F., & Chown, S. L. (2013). Heat freezes niche evolution. *Ecology Letters*, 16, 1206–1219.
- Arends, A., Bonaccorso, F. J., & Genoud, M. (1995). Basal rates of metabolism of nectarivorous bats (Phyllostomidae) from semiarid thorn forest in Venezuela. *Journal of Mammalogy*, 76(3), 947–956.
- Arita, H. T. (2005). *Leptonycteris nivalis*. In G. Ceballos & G. Oliva (Eds.), *Los mamíferos silvestres de México* (pp. 223–224). México: Fondo de Cultura Económica.
- Ayala-Berdon, J., Rodríguez-Peña, N., Orduña-Villaseñor, M., Stoner, K. E., Kelm, D. H., & Schondube, J. E. (2011). Foraging behaviour adjustments related to changes in nectar sugar concentration in phyllostomid bats. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, 160, 143–148.
- Ayala-Berdon, J., Schondube, J. E., & Stoner, K. E. (2009). Seasonal intake responses in the nectar-feeding bat *Glossophaga soricina*. *Journal of Comparative Physiology B*, 179, 553–562.
- Ayala-Berdon, J., Schondube, J. E., Stoner, K. E., Rodríguez-Peña, N., & Martínez Del Rio, C. M. (2008). The intake responses of three species of leaf-nosed Neotropical bats. *Journal of Comparative Physiology B*, 178, 477–485.
- Bell, G. P., Bartholomew, G. A., & Nagy, K. A. (1986). The roles of energetics, water economy, foraging behaviour, and geothermal refugia in the distribution of the bat, *Macrotus californicus*. *Journal of Comparative Physiology B*, 156, 441–450.
- Blomberg, S. P., & Garland, T. (2002). Tempo and mode in evolution: Phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. *Journal of Evolutionary Biology*, 15, 899–910.
- Blomberg, S. P., Garland, T., & Ives, A. R. (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioural traits are more labile evolution. *International Journal of Organic Evolution*, 57, 717–745.
- Boher, F., Godoy-Herrera, R., & Bozinovic, F. (2010). The interplay between thermal tolerance and life history is associated with the biogeography of *Drosophila* species. *Evolutionary Ecology Research*, 12, 973–986.
- Bozinovic, F., Ferri-Yáñez, F., Naya, H., Araújo, M. B., & Naya, D. E. (2014). Thermal tolerances in rodents: Species that evolved in cold climates exhibit a wider thermoneutral zone. *Evolutionary Ecology Research*, 16, 143–152.
- Brett, J. R. (1952). Temperature tolerance in young pacific salmon, genus *Oncorhynchus*. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 9, 265–323.
- Carpenter, R. E., & Graham, J. B. (1967). Physiological responses to temperature in the long-nosed bat, *Leptonycteris sanborni*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 22, 709–722.
- Carstens, B. C., Lundrigan, B. L., & Myers, P. (2002). A phylogeny of the Neotropical nectar-feeding bats (Chiroptera: Phyllostomidae) based on morphological and molecular data. *Journal of Mammalian Evolution*, 9(1), 23–53.
- Ceballos, G., & Oliva, G. (2005). *Los mamíferos silvestres de México* (986 pp). México: Fondo de Cultura Económica.
- Chalcoff, V. R., Aizen, M. A., & Galetto, L. (2006). Nectar concentration and composition of 26 species from the temperate forest of South America. *Annals of Botany*, 97, 413–421.
- Christopoulos, D. T. (2013). *Inflection: Finds the inflection point of a curve. R package version 1.1*. Retrieved from <http://CRAN.R-project.org/package=inflection>
- Cossins, A., & Bowler, K. (1987). *Temperature biology of animals* (339 pp). London & New York: Chapman and Hall.
- Cruz-Neto, A. P., & Abe, A. S. (1997). Metabolic rate and thermoregulation in the nectarivorous bat, *Glossophaga soricina* (Chiroptera, Phyllostomatidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 57, 203–209.
- Czaplewski, N. J., Takai, M., Naeher, T. M., Shigehara, N., & Setoguchi, T. (2003). Additional bats from the middle Miocene La Venta fauna of Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias exactas, físicas y naturales*, 27(103), 263–282.
- Datzmann, T., von Helversen, O., & Mayer, F. (2010). Evolution of nectarivory in phyllostomid bats (Phyllostomidae Gray, 1825, Chiroptera: Mammalia). *BMC Evolutionary Biology*, 10, 165.
- Dávalos, L. M., Velazco, P. M., Warsi, O. M., Smits, P. D., & Simmons, N. (2014). Integrating incomplete fossils by isolating conflicting signal in saturated and non-independent morphological characters. *Systematic Biology*, 63(4), 582–600. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syu022>
- Diffenbaugh, N. S., & Giorgi, F. (2012). Climate change hotspots in the CMIP5 global climate model ensemble. *Climate Change*, 114, 813–822.
- Eisenberg, J. F. (1989). *Mammals of the Neotropics. Volume 1. The northern Neotropics*. (550 pp). Chicago and Londres: The University of Chicago Press.
- Eisenberg, J. F., & Redford, K. H. (1999). *Mammals of the Neotropics. Volume 3. The central Neotropics*, (624 pp). Chicago and Londres: The University of Chicago Press.
- Elith, J., Graham, C. H., Anderson, R. P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., ... Zimmermann, N. E. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29, 129–151.
- Fleming, T. H., Geiselman, C., & Kress, W. J. (2009). The evolution of bat pollination: A phylogenetic perspective. *Annals of Botany*, 104, 1017–1043.
- Gardner, A. L. (1977). Feeding habits. In R. J. Baker, J. Knox Jones Jr. & D. C. Carter (Eds.), *Biology of bats of the New World family Phyllostomidae. Part II* (pp. 293–350). Texas: Special publications, Museum of Texas Tech University.
- Gardner, A. L. (2007). *Mammals of South America. Vol. 1 Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats* (p. 690). Chicago and London: The University of Chicago Press.
- Hall, E. R. (1981). *The mammals of North America. Volume 1*, 2nd ed (1271 pp). NJ: The Blackburn Press, New Jersey.
- von Helversen, O., & Winter, Y. (2003). Glossophagine bats and their flowers: Costs and benefits for plants and pollinators. In T. Kuntz & B. Fenton (Eds.), *Bat ecology* (pp. 346–389). USA: The University of Chicago Press.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965–1978.
- Huelsenbeck, J. P., Ronquist, F., Nielsen, R., & Bolback, J. P. (2001). Bayesian inference of phylogeny and its impact on evolutionary biology. *Science*, 294, 2310–2314.
- Hutchinson, G. E. (1978). *An introduction to population ecology* (256 pp). New Haven & London: Yale University Press.
- IPCC (2014). *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental*

- Panel on Climate Change (151 pp). [Core Writing Team, R. K. Pachauri, & L. A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland.
- Jaramillo, J. P., & Martínez, N. (2014). *Modelación de la distribución geográfica de las especies del género Abies presentes en México*. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Ecología. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. JM015. México, D.F.
- Kembel, S. W., Cowan, P. D., Helmus, M. R., Cornwell, W. K., Morlon, H., Ackerly, D. D., ... Webb, C. O. (2010). Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26, 1463–1464.
- Koopman, K. F. (1981). The distributional patterns of new world nectar-feeding bats. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 68(2), 352–369.
- Kürschner, W. M., Kvacek, Z., & Dilcher, D. L. (2008). The impact of Miocene atmospheric carbon dioxide fluctuations on climate and the evolution of terrestrial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(2), 449–453.
- Maddison, W. P., & Maddison, D. R. (2015). *Mesquite: a modular system for evolutionary analysis*. Version 3.04. Retrieved from <http://mesquiteproject.org>
- McManus, J. J. (1975). Thermoregulation. In R. J. Baker, J. K. Jones Jr., & D. C. Carter (Eds.), *Biology of the new world family Phyllostomidae Part II*. No. 13 (pp. 281–292). Lubbock: Special Publications Museum of Texas Tech University.
- McNab, B. K. (1969). The economics of temperature regulation in Neotropical bats. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 31, 227–268.
- McNab, B. K. (1989). Temperature regulation and rate of metabolism in three bornean bats. *Journal of Mammalogy*, 70(1), 153–161.
- McNab, B. K. (2012). *Extreme measures: The ecological energetics of birds and mammals* (336 pp). Chicago, IL, USA: The University of Chicago Press.
- Newsome, S. D., Martínez del Rio, C., Bearhop, S., & Phillips, D. L. (2007). A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5, 429–436. <https://doi.org/10.1890/060150.1>
- Parnesan, C., & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421, 37–42.
- Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., & Araujo, M. B. (2011). *Ecological Niches and Geographic Distributions* (314 pp). Monographs in Population Biology, Princeton University Press.
- Porter, W. P., & Kearney, M. (2009). Size, shape, and the thermal niche of endotherms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(2), 19666–19672.
- R Core Team (2016). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from <http://www.R-project.org/>
- Redford, K. H., & Eisenberg, J. F. (1992). *Mammals of the neotropics. Volume 2. The southern cone* (460 pp). Chicago and Londres: The University of Chicago Press.
- Reid, F. (2009). *A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico*, 2nd ed. (334 pp). New York: Oxford University Press.
- Rojas, D., Warsi, O. M., & Dávalos, L. M. (2016). Bats (Chiroptera:Noctilionoidea) Challenge a recent origin of extant neotropical diversity. *Systematic Biology*, 65(3), 432–448. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syw011>
- Ronquist, F., Teslenko, M., van der Mark, P., Ayres, D. L., Darling, A., Höhna, S., ... Huelsenbeck, J. P. (2012). MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology*, 61(3), 539–542.
- Schmidt-Nielsen, K. (1997). *Animal physiology: Adaptation and environment*, 5th ed. USA: Cambridge University Press, Cambridge.
- Scholander, P. F., Hock, R., Walters, V., Johnson, F., & Irving, L. (1950). Heat regulation in some arctic and tropical mammals and birds. *The Biological Bulletin*, 99(2), 237–258.
- Schondube, J. E., Herrera-M, L. G., & Martínez del Rio, C. (2001). Diet and the evolution of digestion and renal function in phyllostomid bats. *Zoology*, 104, 59–73.
- Sexton, J. P., McIntyre, P. J., Angert, A. L., & Rice, K. L. (2009). Evolution and ecology of species range limits. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 415–436.
- Silva, T. G. (1979). *Los murciélagos de Cuba* (423 pp). La Habana, Cuba: Editorial de la Academia de las Ciencias de Cuba.
- Simmons, N. B. (2005). Orden Chiroptera. In D. E. Wilson & D. M. Reeder (Eds.), *Mammal species of the world: A taxonomic and geographic reference*, 3rd ed., Vol. 1 (pp. 312–529). Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Soriano, P. J., Ruiz, A., & Arends, A. (2002). Physiological responses to ambient temperature manipulation by three species of bats from Andean cloud forest. *Journal of Mammalogy*, 83(2), 445–457.
- Spicer, I. J., & Gaston, K. J. (1999). *Physiological diversity and its ecological implications* (235 pp.). Oxford: Blackwell Science.
- Turchetto-Zolet, A. C., Pinheiro, F., Salgueiro, F., & Palma-Silva, C. (2013). Phylogeographical patterns shed light on evolutionary process in South America. *Molecular Ecology*, 22, 1193–1213.
- Valiente-Banuet, A., Arizmendi, M. C., Rojas-Martínez, A., & Domínguez-Canseco, L. (1996). Ecological relationships between columnar cacti and nectar feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 12, 103–119.
- Villa-R., B. (1967). *Los murciélagos de México* (491 pp). México, D.F.: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Voigt, C. C., & Speakman, J. R. (2007). Nectar-feeding bats fuel their high metabolism directly with exogenous carbohydrates. *Functional Ecology*, 21, 913–921.
- Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J., ... Bairlein, F. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416, 389–395.
- Zachos, J. C., Shackleton, N. J., Revenaugh, J. S., Pälike, H., & Flower, B. P. (2001). Climate response to orbital forcing across the Oligocene-Miocene Boundary. *Science*, 292, 274–278.

SUPPORTING INFORMATION

Additional Supporting Information may be found online in the supporting information tab for this article.

How to cite this article: Ortega-García S, Guevara L, Arroyo-Cabrales J, et al. The thermal niche of Neotropical nectar-feeding bats: Its evolution and application to predict responses to global warming. *Ecol Evol*. 2017;7:6691–6701. <https://doi.org/10.1002/ece3.3171>

Supporting Information

Appendix S1. Data base of unique localities for the twenty-three Neotropical nectar-feeding bats, and the species used as outgroups in our analyses.

(El apéndice S1 por su extensión se encuentra en la siguiente liga

<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ece3.3171/full>, con el nombre, ece33171-sup-0001-AppendixS1.xlsx)

Appendix S2. R script to analyse changes of variance in relation to sample size.

The R script follows:

```
nums = scan("Dataset")  
  
Dataset$V1  
  
attach(Dataset)  
  
sem<-numeric(n)  
  
sem[1]<-NA  
  
for(i in 2:n)sem[i]<-var(Dataset$V1[1:i])  
  
plot(1:n,sem, main="title", xlab="n", ylab="variance")  
  
dev.copy(postscript, file="/home/roberto/Desktop/cluster.eps", height=6, width=6, horizontal=F,  
onefile=F)  
  
dev.off()
```

In this script “Dataset” is replaced by the name of the file containing temperature data, and “n” is replaced with the number of data points.

I.I. Perspectivas

Los nichos térmicos de los murciélagos nectarívoros Neotropicales y su relación con los centros de riqueza de la subfamilia Glossophaginae

Resumen

La presente sección se considera una de las direcciones que deseamos tomar con base en los resultados del Capítulo I. Aquí tratamos de desarrollar la idea de que el intervalo de temperaturas del nicho térmico que comparten las 23 especies de murciélagos nectarívoros Neotropicales (usadas como especies de estudio en el Cap. I), puede ayudar a comprender la distribución de los sitios de mayor riqueza de estas especies. Asumimos que la temperatura ambiental es una variable que puede explicar una parte importante de la distribución geográfica de estos murciélagos. Nuestros análisis preliminares consistieron en identificar los sitios de mayor riqueza de estas especies con base en sus distribuciones geográficas conocidas, con lo cual generamos un mapa que nos permitió visualizar la ubicación de estos sitios. Posteriormente, determinamos la temperatura máxima y mínima de los sitios de mayor riqueza identificados con el objetivo de saber si tienen una relación con el intervalo térmico común de nuestras especies de estudio. Los resultados mostraron que la costa del Pacífico Mexicano y la parte norte de Colombia representan los sitios de mayor riqueza de este grupo. La temperatura ambiental máxima de los sitios de mayor riqueza no coincidió con los límites térmicos a temperatura máxima de nuestras especies de estudio, pero la temperatura ambiental mínima fue exactamente la misma, esto sugiere que la temperatura mínima puede ser un factor limitante para las especies. En el futuro se planea realizar un análisis cuantitativo y poner a prueba más variables abióticas que puedan estar influenciando la distribución geográfica de estas especies con el fin de entender a mayor profundidad los procesos históricos que han formado los patrones de riqueza de este grupo de murciélagos.

Introducción

La riqueza de especies se refiere al número de especies presentes en un sitio (McIntosh 1967). Comúnmente es una medida cuantitativa en forma de un índice (Magurran 1988). Existen diversos factores con los que puede ser relacionada la riqueza, estos pueden ser geográficos (i.e. latitud, altitud), factores relacionados a los factores geográficos, como la productividad ambiental o la variación climática, factores que varían de manera independiente como el aislamiento de un hábitat, y los atributos biológicos como la cantidad de depredación o de competencia de una comunidad (Begon et al. 1995). A escalas amplias los patrones de riqueza de especies y su distribución en el espacio y el tiempo ha sido un tema de investigación tanto de la biogeografía como de la macroecología (Brown 1995; Morrone 2004). Pero ha sido un tema poco explorado desde una perspectiva ecofisiológica, sin embargo, debido a que esta disciplina trata de explicar “por qué los animales viven donde viven” (Schmidt-Nielsen 1997), conocer sus limitantes fisiológicas puede ser una herramienta útil para entender la distribución de las especies y su riqueza en el planeta (Spicer y Gaston, 1999).

La variación fisiológica entre especies tiene implicaciones importantes a varios niveles ecológicos (Chown y Gaston 1999). Esto se hace particularmente evidente a escalas geográficas amplias, al ver patrones de riqueza de especies, tales como: la alta ocurrencia de especies en los trópicos (Pianka 1966; Colwell y Lees 2000), la declinación de la riqueza de especies en sitios de mayor altitud (Rahbek 1995), o la existencia de especies con distribuciones geográficas restringidas (Brown 1995). Las respuestas a estos patrones están ligadas, aunque no de manera exclusiva, a las tolerancias fisiológicas de las especies (Turner et al. 1987). Comprender las tolerancias, basadas en mecanismos fisiológicos y conductuales nos permite entender cómo las especies responden a cambios en su ambiente tales como el cambio de uso de suelo o el cambio climático antropogénico. Dichos aspectos han renovado el interés en las tolerancias de las especies y el papel que juega la temperatura para establecer los patrones de distribución y desempeño de los organismos (Spicer y Gaston 1999).

Diversos estudios han demostrado que la temperatura ambiental juega un papel importante al establecer patrones biogeográficos (Turner et al. 1987; Graham et al. 1996; Jones et al. 2009), pero los mecanismos fisiológicos responsables de establecer y mantener estos patrones son poco comprendidos (Spicer y Gaston 1999). Si bien hay mucha literatura acerca del efecto de la temperatura en los procesos fisiológicos (Davenport 1985; Pörtner 2002; Wilmer et al. 2005), estos estudios están lejos de estimar el cambio mínimo que debe haber en la temperatura del ambiente para provocar una alteración en los patrones de la distribución de las especies (Spicer y Gaston 1999).

En esta sección utilizamos las estimaciones de nichos térmicos determinadas en el capítulo I de esta tesis, como una herramienta para determinar si el intervalo de temperaturas que comparten las especies de estudio está asociado con los patrones de riqueza de este grupo.

Materiales y métodos

Determinación del intervalo térmico común para las especies de estudio

El intervalo térmico común para este grupo de murciélagos lo definimos como las temperaturas dentro de la zona de tolerancia de los nichos térmicos de cada especie que coincidían con el resto de las especies de estudio. El intervalo térmico común para las 23 especies se determinó usando los valores de la zona de tolerancia estimada en el primer capítulo de este trabajo (Ortega-García et al. 2017). El límite superior e inferior del intervalo se estimaron tomando el valor máximo del TZ_{lower} y el valor mínimo del TZ_{upper} (ver Ortega-García et al. 2017) considerando los nichos térmicos de las 23 especies de estudio.

Identificación de zonas con mayor riqueza de especies de murciélagos nectarívoros Neotropicales

Para determinar geográficamente las zonas con mayor número de especies en el continente americano, se utilizaron los mapas de distribución para cada una de las 23 especies generados por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza, los cuales están disponibles en formato shapefile (www.iucnredlist.org). Estos mapas fueron realizados mediante el uso de localidades conocidas de la especie, junto con el conocimiento de las preferencias de hábitat, el hábitat adecuado disponible que aún existe y los límites de elevación. Adicionalmente, la distribución propuesta de cada especie fue evaluada por investigadores especialistas en la especie o grupo (<http://www.iucnredlist.org/technical-documents/red-list-training/iucnspatialresources>). Se decidió usar estos mapas para generar el mapa de riqueza para tener una fuente de información homogénea. Estos 23 mapas se sumaron para identificar las zonas en donde existe una mayor superposición de distribuciones.

Una vez que se identificaron estas áreas de mayor riqueza, se seleccionaron en forma de polígono. Finalmente, se extrajeron los valores de temperatura máxima y mínima de estos polígonos usando variables climáticas en formato tipo raster que describen condiciones de temperatura y

precipitación a nivel global a una resolución de 30'. Estas variables fueron descargadas de la base de datos WorldClim (www.worldclim.org). Para este análisis elegimos aquellas variables que contenían los valores mensuales promedio de la temperatura máxima y mínima que abarcan el periodo de tiempo de 1960 a 1990. Todos los procedimientos espaciales se llevaron a cabo en ESRI ArcGIS © versión 10 (Redlands, CA 1999-2010).

Resultados

Intervalo térmico para las especies de estudio

El intervalo de temperaturas en común de los nichos térmicos de las 23 especies de murciélagos pertenecientes a la subfamilia Glossophaginae fue de los 22.4 a 23.5°C (Fig. 1).

Zonas con mayor riqueza de especies de murciélagos nectarívoros Neotropicales

Encontramos que los sitios de mayor riqueza de especies tuvieron un máximo de 11 especies en una misma área geográfica. Este máximo de 11 especies fue encontrado en dos sitios, uno en la costa del Pacífico Mexicano en el Estado de Guerrero, y otro que abarca parte de las cordilleras y valles del norte de Colombia (Fig. 2). Al extraer la temperatura de estos dos polígonos encontramos que la temperatura máxima fue 34.1°C lo cual no coincidió con nuestro valor máximo estimado en el intervalo común que fue de 23.5°C. Sin embargo, la temperatura mínima fue la misma con un valor de 22.4°C.

Discusión

Nuestros resultados encontrados muestran que Colombia junto con México son importantes zonas de riqueza para este grupo de murciélagos. Debido a la historia evolutiva de la subfamilia Glossophaginae no es sorprendente que Colombia se encuentre entre los sitios de mayor riqueza de especies, ya que se considera como el centro de origen de este grupo (Czaplewski et al. 2003; Datzmann et al. 2010; Rojas et al. 2016). La segunda zona que identificamos se encuentra en México, y representó un área geográfica de menor tamaño que la identificada en Colombia. Esta zona debe considerarse de gran importancia ya que representa el único sitio donde la mayoría de las especies de murciélagos

nectarívoros que se distribuyen en México están presentes (excepto *L. obscura*), incluyendo especies endémicas (i.e. *Glossophaga morenoi*) e incluso uno de los géneros de mamíferos endémicos de México (*Musonycteris*). Esta zona identificada con mayor riqueza para murciélagos nectarívoros mexicanos es consistente con los resultados encontrados en el trabajo de Arita y Santos del Prado (1999), donde se identificó a la vertiente del Pacífico mexicano, como la zona con mayor riqueza de este grupo de especies. Ambas regiones de mayor riqueza, la que encontramos en México y la ubicada en Colombia comparten 4 especies de murciélagos nectarívoros: *Anoura geoffroyi*, *Glossophaga soricina*, *G. commissarisi* y *Choeroniscus godmani*, lo que podría ayudarnos a entender con mayor profundidad la historia biogeográfica del grupo.

Nuestros resultados sugieren que la temperatura mínima juega un papel fundamental al delimitar la distribución de este grupo de murciélagos a un nivel macrofisiológico. Por ejemplo, Humphries et al. (2002) por medio de un modelo bioenergético pudieron ligar al clima con los patrones biogeográficos de *Myotis lucifugus*, prediciendo la factibilidad de la hibernación de estos murciélagos bajo diferentes condiciones climáticas. Su modelo predijo efectos importantes de la temperatura ambiental y el total de requerimientos energéticos necesarios durante la hibernación. El límite de la distribución norteña de estos pequeños mamíferos fue consistente con las predicciones de su modelo, sugiriendo que hay una dependencia térmica donde los requerimientos energéticos de la hibernación de estos animales limitan la biogeografía de esta especie.

Asimismo, Ayala-Berdon et al. (2009) encontró que el murciélago *Glossophaga soricina*, tiene una mayor ingesta de alimento durante la época de frío en comparación con la época más cálida del año, los autores sugieren que esto podría deberse a que hay un mayor costo energético durante esta temporada para mantener la temperatura corporal cuando la temperatura ambiental es fría. Los resultados encontrados en el capítulo II de esta tesis (ver siguiente capítulo), también sugieren que las temperaturas extremas pueden imponer limitantes importantes a los murciélagos nectarívoros, imponiendo altos costos energéticos que obligan a las especies a tomar estrategias de ahorro de energía para sobrevivir.

En el futuro se planea probar de forma cuantitativa la relación que existe entre las temperaturas extremas presentes en los sitios de mayor riqueza y el intervalo térmico común de las especies, así como su relación con otras variables abióticas (i.e. humedad). La presente propuesta presenta a la ecología térmica como una herramienta potencial que puede facilitar el entendimiento de los centros de

riqueza de diferentes especies. El trabajar estas hipótesis junto con otras disciplinas como la macroecología y la biogeografía entre otras puede contribuir al desarrollo de mejores propuestas para el manejo y conservación de las especies.

Bibliografía

Arita H. T. y K. Santos del Prado (1999) Conservation biology of nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Mammalogy*, 80(1):31-41.

Begon M., J. L. Harper y C. R. Townsend (1995) *Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades*. Ediciones Omega S.A. Barcelona, España.

Brown J. H. (1995). *Macroecology*. The University of Chicago Press, Chicago.

Brown J. H., P. A. Marquet. y M. L. Taper. (1993). Evolution of body size: consequences of an energetic definition of fitness. *American Naturalist*, 142:573-584.

Chown S. L. y K. J. Gaston (1999) Exploring links between physiology and ecology at macro-scales: the role of respiratory metabolism in insects. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 74:87-120.

Colwell R. K. y D. C. Lees (2000) The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, 15:70-76.

Czaplewski, N.J., M. Takai, T. M. Naeher, N. Shigehara y T. Setoguchi (2003) Additional bats from the middle Miocene La Venta fauna of Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias exactas, físicas y naturales*, 27(103):263-282.

Datzmann, T., O. von Helversen y F. Mayer (2010) Evolution of nectarivory in phyllostomid bats (Phyllostomidae Gray, 1825, Chiroptera: Mammalia). *BMC Evolutionary Biology*, 10:165.

Davenport J. (1985) Introduction. In: *Environmental Stress and Behavioural Adaptation*. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-94-011-6073-5_1

Graham R. W., E. L. Lundelius Jr., M. A. Graham, E. K. Schroeder, R. S. Toomey III, E. Anderson, A. D. Barnosky, J. A. Burns, C. S. Churcher, D. K. Grayson, R. D. Guthrie, C. R. Harington, G. T. Jefferson, L. D. Martin, H. G. McDonald, R. E. Morland, H. A. Semken Jr., S. D. Webb, L. Werdelin y M. C. Wilson (1996) Spatial response of mammals to late quaternary environmental fluctuations. *Science*, 272 (5268):1601-1606.

- Jones S. J., N. Mieszkowska y D. S. Wethey (2009) Linking thermal tolerances and biogeography: *Mytilus edulis* (L.) at its southern limit on the east coast of United States. *Biological Bulletin*, 217:73-85.
- Magurran A. E. (1988) *Ecological diversity and its measurement*. Croom Helm, London.
- McIntosh R. P. (1967) An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity. *Ecology* 48:392-404.
- Morrone J. J. (2004) *Homología biogeográfica, las coordenadas espaciales de la vida*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.
- Pianka E. R. (1966). Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *American Naturalist*, 100:33-46.
- Pörtner H. O. (2002) Climate variations and the physiological basis of temperature dependent biogeography: systematic to molecular hierarchy of the thermal tolerance in animals. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 132(4):739-761.
- Rahbek C. (1995) The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography*, 18:200-205.
- Rojas D., O. M. Warsi y L. M. Dávalos (2016) Bats (Chiroptera:Noctilionoidea) Challenge a recent origin of extant neotropical diversity. *Systematic Biology*, 65(3):432-448. DOI:10.1093/sysbio/syw011
- Schmidt-Nielsen, K. (1997) *Animal physiology: adaptation and environment*. Fifth edition. Cambridge University Press. United States of America.
- Spicer I. J. y K. J. Gaston. (1999). *Physiological diversity and its ecological implications*. Blackwell Science. Oxford, 195 pp.
- Turner J. R. G., C. M. Gatehouse y C. A. Corey (1987) Does solar energy control organic diversity? Butterflies, moths and the british climate. *Oikos*, 48:195-205.
- Willmer P., G. Stone e I. Johnson (2005) *Environmental physiology of animals*. Segunda edición. Blackwell Publishing. UK.

Pies de figura

Fig. 1 Nichos térmicos de los murciélagos nectarívoros Neotropicales, las cajas representan las zonas de tolerancia, mientras que los bigotes las zonas de resistencia. La franja roja rosa indica el intervalo térmico común de las especies de estudio el cual fue de 22.4 a 23.5°C.

Fig. 2 Mapa de la riqueza de la subfamilia Glossophaginae. En gradiente de color, el azul representa la ausencia de especies, el gradiente llega hasta el color rojo donde se representa el máximo número de especies que sobrelapan su distribución (11 spp), este máximo de especies se encontró al norte de Colombia y en una pequeña fracción en el estado de Guerrero en México.

Fig. 1

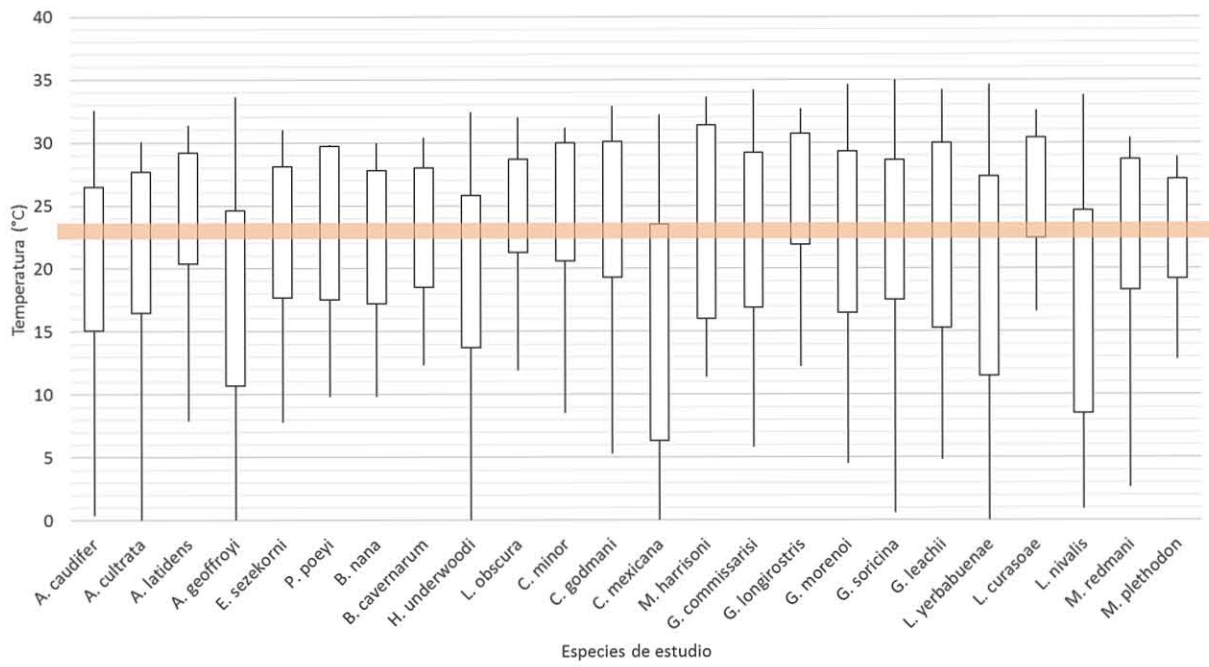
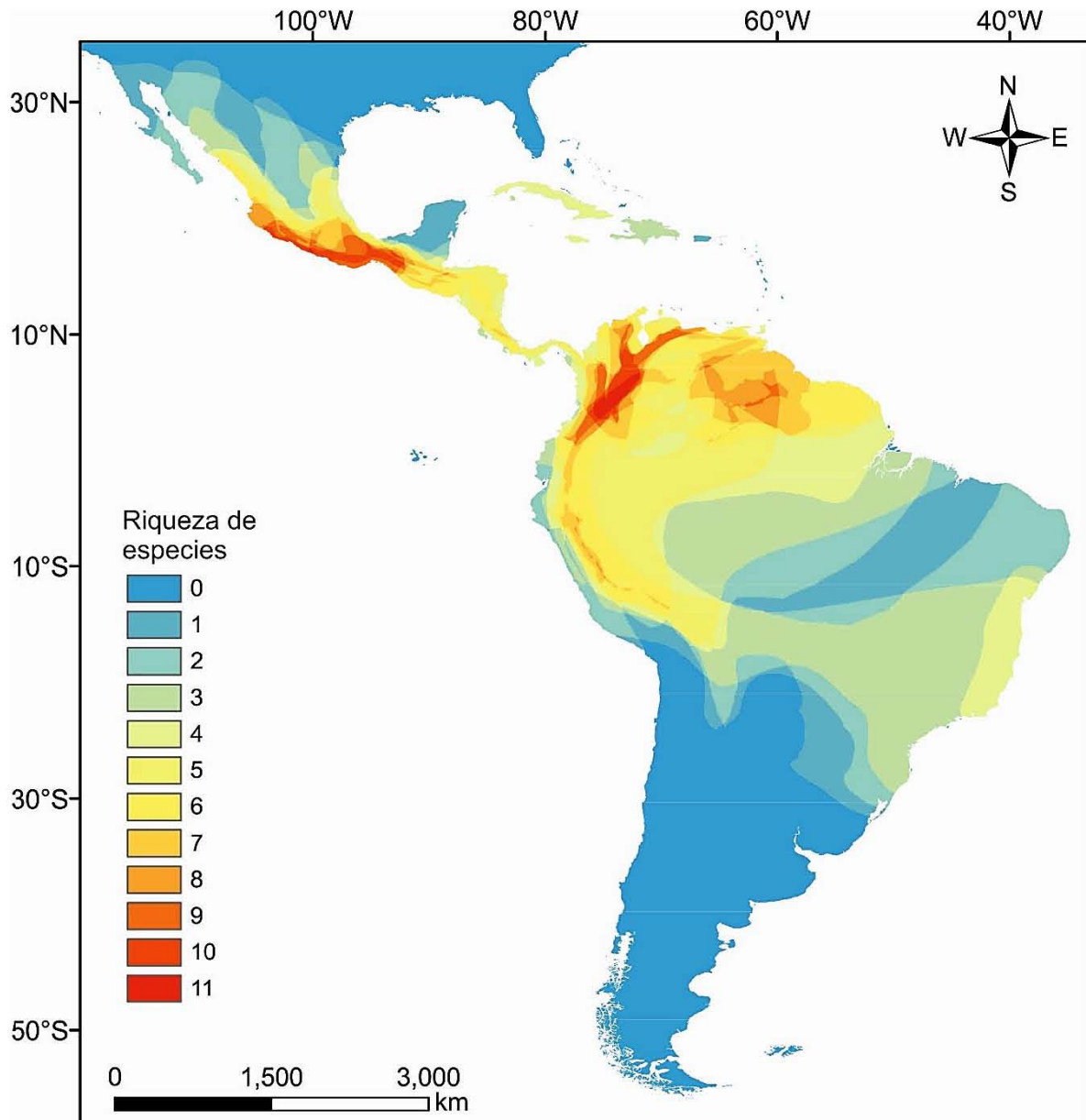


Fig. 2



Capítulo II

Interacción entre temperaturas extremas, calidad del alimento y la capacidad para obtener energía en dos especies de murciélagos nectarívoros

Stephanie Ortega-García^{1,2}, Daniel García-Ferreira² y Jorge E. Schondube²

¹Posgrado en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Ciudad Universitaria 3000, C.P. 04510, Coyoacán, Ciudad de México, México.

²Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad. Universidad Nacional Autónoma de México. Antigua carretera a Pátzcuaro No. 8701 Col Ex hacienda San José de la Huerta, Morelia, Michoacán, México.

Resumen

El cambio climático antropogénico ha traído entre sus consecuencias una mayor frecuencia e intensidad de eventos climáticos extremos, diferentes estudios han relacionado estos eventos con muertes en masa de diferentes especies de murciélagos. En esta investigación sometimos a dos especies de murciélagos nectarívoros (*A. geoffroyi* y *L. yerbabuena*) a temperaturas extremas altas y bajas, en combinación con diferentes calidades de alimento, con lo cual estimamos las respuestas metabólicas de estas especies identificando bajo qué condiciones abióticas sus poblaciones pueden ser afectadas. Para estimar las respuestas metabólicas de estas especies determinamos cómo su masa y su temperatura corporal cambiaron ante las diferentes temperaturas y calidades de néctar. Nuestros resultados mostraron que ambas especies de murciélagos presentaron diferencias en sus estrategias metabólicas. *A. geoffroyi* mostró estrategias metabólicas estables en temperaturas medias y frías, mientras que *L. yerbabuena* presentó mayor estabilidad metabólica a temperaturas cálidas. El uso de torpor en estas dos especies parece representar estrategias metabólicas con diferentes propósitos. A *A. geoffroyi* le da la oportunidad de mantener o incluso aumentar su masa corporal, en contraste el uso de torpor en *L. yerbabuena* es resultado de la interacción entre la temperatura ambiental y la calidad de su alimento. Comenzar a entender los mecanismos que permiten a las especies confrontar los cambios en su ambiente es primordial ante las tendencias climáticas actuales ya que la pérdida de estas especies puede traer importantes consecuencias en nuestros ecosistemas.

Introducción

El cambio climático está afectando los sistemas naturales de nuestro planeta (Parmesan y Yohe 2003). Adicionalmente al marcado aumento de temperatura de los últimos 560 años, entre sus diferentes consecuencias se han observado cambios en la frecuencia e intensidad de distintos fenómenos meteorológicos y climáticos extremos (IPCC 2014). Los impactos de los fenómenos extremos relacionados al clima, como olas de calor, sequías, inundaciones, y clima frío extremo entre otros, están afectando a los seres vivos de forma dramática en diferentes regiones del planeta (Fraser et al. 2014; Gardner et al. 2017; Grant 2017). Estos impactos pueden ser directos o indirectos. De forma directa las condiciones extremas causan un mayor costo energético a las especies, propiciando movimientos geográficos o cambios en su conducta para poder sobrevivir a las nuevas condiciones. De forma indirecta pueden afectar a las especies de las cuales se alimentan y por lo tanto sus interacciones con ellas, y/o la disponibilidad de recursos clave (Hall y Richards 2000; Scaven y Rafferty 2013). Por ejemplo, se ha observado que un aumento en la temperatura ambiental causa una disminución en la calidad y cantidad de néctar que producen las plantas (Takkis et al. 2015), lo que provoca que las especies de animales nectarívoros tengan cambios en su comportamiento para poder compensar los cambios en la calidad y abundancia de su alimento (Díaz-Valenzuela y Ortiz-Pulido 2011; Jamieson et al. 2017).

Algunos mamíferos como los murciélagos han mostrado respuestas rápidas directas ante condiciones climáticas extremas. Por ejemplo, la ocurrencia en Australia de 19 diferentes olas de calor causaron la muerte de 30 000 zorros voladores (*Pteropus* spp; Welbergen et al. 2008), donde las muertes de los individuos comenzaron a las 14 hrs de iniciada la ola de calor. Por otro lado sabemos que diversas especies de murciélagos nectarívoros y frugívoros viven al borde de un balance energético negativo (Cruz-Neto y Abe 1997; von Helversen y Winter 2003; Ayala-Berdon et al. 2011) causado tanto por sus altas tasas metabólicas, como por su incapacidad para almacenar grandes cantidades de grasa al ser animales voladores (i.e. ~6% en un *Glossophaga soricina* de 10 g; Kelm y von Helversen 2007), esto reduce su capacidad para sobrevivir varios días ante condiciones ambientales adversas (i.e. temperaturas extremas y/o alimento de baja calidad; Zimmerman 1937; Hall y Richards 2000). Por lo tanto, un cambio repentino en las condiciones ambientales puede tener efectos dramáticos negativos en las poblaciones de murciélagos expuestas a cambios climáticos extremos, incluso de corta duración (Saunders 2014; Qureshi 2015).

Las respuestas fisiológicas de animales endotermos ante cambios de temperatura ambiental están asociadas con cambios en sus gastos metabólicos (Schmidt-Nielsen 1997; Willmer et al. 2005). Estos organismos tienen un rango de temperaturas donde funcionan de forma óptima, presentando bajos costos fisiológicos, conocido como zona de tolerancia térmica (ZT; Brett 1952), la cual ha sido considerada como equivalente a su zona termoneutral (Bozinovic et al. 2014). Las respuestas de los endotermos ante un cambio repentino de la temperatura ambiental dependerán de la tendencia de este cambio. Por ejemplo cuando los murciélagos enfrentan una disminución en la temperatura (por debajo de su ZT), aumentan su consumo de energía para cubrir los costos metabólicos asociados a la termorregulación (Ayala-Berdon et al. 2009), sin embargo, su capacidad para procesar y asimilar el alimento pone un límite superior al consumo de energía que pueden tener bajo estas condiciones (McWhorter y Martínez Del Rio 2000). De modo que cuando su costo metabólico es mayor a su capacidad para obtener energía de su alimento, deben utilizar estrategias de ahorro de energía, buscar alimento de mejor calidad, o migrar hacia zonas con temperaturas ambientales menos costosas (Ayala-Berdon et al. 2017).

A temperaturas ambientales por arriba de la ZT, los costos metabólicos aumentan rápidamente (Licht y Leitner 1967). Este aumento se debe principalmente a un incremento en la actividad bioquímica a nivel celular generada por la temperatura, y parcialmente a la activación de mecanismos de enfriamiento (Schmidt-Nielsen 1997). Las limitantes para los murciélagos bajo estas condiciones no tienden a estar asociadas con la obtención de energía, sino con la pérdida de agua y la regulación de la conducta para controlar la temperatura corporal (Neuweiler 2000). Esta regulación conductual puede llevar a los murciélagos a comer néctares más diluidos para aumentar su ingesta de agua, cambiar patrones de actividad para evitar sobrecalentarse, y/o incrementar el consumo de alimento cuando el néctar es concentrado para obtener suficiente agua para enfriarse, o ingerir agua de manera adicional al néctar (Ayala-Berdon et al. 2011).

En este estudio exploramos el efecto que cambios en la temperatura ambiental y en la calidad de alimento tienen sobre la temperatura corporal, la ingesta de néctar y la condición corporal de dos especies de murciélagos nectarívoros: *Anoura geoffroyi* y *Leptonycteris yerbabuena*. Elegimos a estas especies debido a que presentan diferencias importantes en su capacidad para obtener energía y presentan diferentes tendencias evolutivas en sus nichos térmicos (Ortega-García et al. 2017). *A. geoffroyi* (clado Choeronycterines, *sensu* Carstens et al. 2002), tiene una alta capacidad digestiva, y su nicho térmico ha evolucionado hacia temperaturas ambientales más frías; mientras que *L. yerbabuena*

(clado Glossophaginae *sensu* Carstens et al. 2002) tiene una capacidad digestiva limitada y presenta un nicho térmico que ha evolucionado hacia condiciones más cálidas (Ayala-Berdon et al. 2009). Esto nos permitirá entender cómo la fisiología metabólica y digestiva interactúa con los cambios directos e indirectos generados por eventos climáticos extremos posiblemente asociados al cambio climático (Herring et al. 2015).

Material y Métodos

Especies de estudio

Leptonycteris yerbabuena se alimenta principalmente del néctar y polen de plantas tropicales y subtropicales, diversas cactáceas y magueyes. Se ha demostrado una estrecha relación mutualista entre este murciélago y algunas de las plantas que poliniza (Valiente-Banuet et al. 1996). El límite norte de su distribución se encuentra del sureste de los Estados Unidos, extendiéndose a través de las partes desérticas de México hasta Honduras (Jones y Bleier 1974; Arita y Humphrey 1988; Arita 1991; Lee y Bradley 1992; Powell et al. 1993). *L. yerbabuena* tiene poblaciones migratorias en el norte de su distribución, pero en el resto de ésta se considera una especie residente (Rojas-Martínez et al. 1999). Se puede encontrar desde el nivel del mar hasta los 2 400 msnm, pero comúnmente se encuentra por debajo de los 550 msnm (Arita 2005; Russell y Wilson 2006). Ayala-Berdon y colaboradores (2008) determinaron que *L. yerbabuena* posee una capacidad digestiva limitada por lo que depende de alimentarse de néctares de buena calidad ($\geq 20\%$ de concentración) para mantener una condición corporal viable.

Anoura geoffroyi es una especie que se alimenta principalmente de néctar y polen (Ortega y Alarcón-D 2008; Caballero-Martínez et al. 2009). Dentro de las especies de la subfamilia Glossophaginae tiene una de las distribuciones geográficas más amplias, desde el norte de México hasta el sur de la Cuenca Amazónica, además de habitar en islas del Caribe como Trinidad y Granada (Eisenberg 1989; Eisenberg y Redford 1999). Su distribución altitudinal va de los 400 a los 3 600 msnm, siendo una de las especies de murciélagos nectarívoros dentro de esta subfamilia que vive a mayores altitudes (Graham 1983; Reid 2009). La capacidad digestiva de *A. geoffroyi* (determinada en este estudio, ver sección *Respuestas de consumo y capacidad digestiva* de este manuscrito) está fisiológicamente limitada, sin embargo *A. geoffroyi* puede obtener una mayor cantidad de energía al alimentarse de néctares de concentraciones bajas en comparación con *L. yerbabuena*.

Captura y mantenimiento

Para llevar a cabo nuestros experimentos capturamos seis individuos de cada especie. Todos los individuos fueron machos adultos no reproductivos (testículos inguinales). Capturamos a los individuos de *A. geoffroyi* en el mes de noviembre del 2014, y a los de *L. yerbabuena* en noviembre del 2015. Ambas especies fueron atrapadas en la Cueva del Murciélago (19° 45.378' N, 101° 21.507' W) ubicada cerca del poblado de Tiristarán, municipio de Morelia, Michoacán, México, con el permiso de colecta SGPA/DGVS 12889. Nuestro tamaño de muestra fue determinado por limitantes impuestas por el permiso de colecta.

Una vez capturados los murciélagos fueron transportados a condiciones de laboratorio en el Campus Morelia de la Universidad Nacional Autónoma de México. Dentro del laboratorio fueron colocados en colonias por especie en jaulas de vuelo (1.80 altura y 2.0 X 1.20 m de base) bajo condiciones de temperatura y humedad relativa controlada ($21 \pm 1.3^{\circ}\text{C}$ y $61.5 \pm 5.7\%$ humedad relativa). Las primeras 48 hrs fueron consideradas como periodo de adaptación, donde los murciélagos fueron entrenados para alimentarse en bebederos artificiales y tanto su consumo de alimento como su peso fueron cuidadosamente monitoreados cada hora. Los individuos que no se alimentaron solos o perdieron hasta 10% de su peso corporal sin recuperarlo en las próximas horas fueron liberados en la cueva y reemplazados por nuevos individuos. Utilizamos Nekton-plus® (Guenter Enderle, Tarpon Springs, FL, USA) como dieta de mantenimiento. Para llevar a cabo nuestros experimentos los individuos fueron separados y colocados en jaulas individuales del mismo tamaño.

Respuestas de consumo y capacidad digestiva

Para determinar la respuesta en consumo volumétrico de néctar ante cambios en su calidad medimos las respuestas de consumo de los murciélagos (*sensu* Ayala-Berdon et al. 2008). La respuesta de consumo es la relación que hay entre la ingesta volumétrica de alimento y la calidad del mismo (Martínez Del Rio et al. 2001). Para medir las respuestas de consumo seguimos la metodología utilizada por Ayala-Berdon et al. (2008, 2009). Medimos la respuesta de consumo en *A. geoffroyi* para tener datos detallados bajo las condiciones ambientales de mantenimiento ($21 \pm 1.3^{\circ}\text{C}$ y $61.5 \pm 5.7\%$ humedad relativa). Esto no se hizo para *Leptonycteris yerbabuena* ya que sus respuestas de consumo han sido medidas anteriormente (ver: Ayala-Berdon et al. 2008; Ayala-Berdon y Schondube 2011), por

lo cual utilizamos los datos ya publicados para describirlas. Brevemente, el experimento consistió en alimentar con seis concentraciones de azúcar (5, 10, 15, 25, 30 y 35% peso/volumen) a los murciélagos. Cada solución les fue presentada durante una noche completa. Utilizamos un diseño de cuadrado latino para suministrar las soluciones de néctar a los diferentes individuos durante los experimentos (Zar 1999). Debido a que nuestras soluciones experimentales no ofrecían proteína a los animales, nuestros experimentos consistieron en tres noches donde los murciélagos se alimentaron de las soluciones experimentales de sacarosa seguidas de una noche de descanso donde los murciélagos recibieron la dieta de mantenimiento. Cada solución de sacarosa fue pesada al inicio (C_{pi}) y al final de cada noche (C_{pf}) (± 0.01 g OhausTM, Burlington, NC, USA). Cada noche iniciamos los experimentos a las 20:00 y los finalizamos a las 7:00 am del día siguiente. El alimento consumido fue estimado por medio de restar el peso final del peso inicial ($C_{pi} - C_{pf}$). Cada noche de experimentación colocamos un bebedero control para determinar si había cambios de volumen debidos a la evaporación. Durante este experimento, debido a que fue conducido a temperatura de mantenimiento, no encontramos evaporación.

Para estimar la capacidad digestiva (*sensu* Ayala-Berdon et al. 2008), obtuvimos el valor de la pendiente de la relación log-log entre el consumo volumétrico y la concentración de las soluciones de sacarosa (Martínez Del Río et al. 2001). Para esto utilizamos un análisis de regresión lineal (Zar 1999). Si el valor de la pendiente no difiere estadísticamente de -1, el murciélago presenta alimentación compensatoria (*sensu* Martínez Del Río et al. 2001). En contraste, cuando los individuos presentan valores de la pendiente distintos a -1 presentan una limitante fisiológica para obtener energía de soluciones diluidas que genera una relación positiva entre la cantidad total de azúcar ingerido (g) y la concentración de la sacarosa del néctar (McWhorter y Martínez Del Río, 1999). Utilizamos el valor de la pendiente como un indicador de la capacidad digestiva de los murciélagos siguiendo a Martínez Del Río et al. (2001).

Respuestas a cambios en la temperatura y calidad del alimento

Con el fin de entender las respuestas directas e indirectas de los murciélagos a temperaturas extremas y sus costos fisiológicos asociados, sometimos a los murciélagos de ambas especies a tres tratamientos de temperatura ambiental. En cada tratamiento de temperatura ofrecimos tres concentraciones de azúcar (ver abajo). Esto nos permitió determinar si existía una interacción entre el efecto directo causado por cambios en la temperatura ambiental (respuestas fisiológicas del individuo), y los efectos indirectos que

un cambio de temperatura puede generar en la calidad del néctar del que estas especies de murciélagos se alimentan. Los tres tratamientos de temperatura fueron definidos con base en los nichos térmicos de cada especie (ver Ortega-García et al. 2017), por lo cual las temperaturas experimentales variaron entre especies (*L. yerbabuena*: temperatura máxima $26.8 \pm 0.05^\circ\text{C}$, media $20.7 \pm 1.04^\circ\text{C}$ y mínima $13.5 \pm 0.9^\circ\text{C}$; *Anoura geoffroyi*: temperatura máxima $31 \pm 1.2^\circ\text{C}$, media $15.2 \pm 0.4^\circ\text{C}$ y mínima $11.3 \pm 1.1^\circ\text{C}$). La temperatura media del experimento se encontró dentro de la zona de tolerancia térmica de cada especie, la temperatura máxima se encontró por encima de la ZT de cada especie, mientras que la temperatura mínima se encontró cercana al límite inferior de la ZT (Ortega-García et al. 2017).

Para determinar los efectos combinados de la temperatura y la calidad del alimento, que nos permiten simular los efectos directos e indirectos del cambio climático sobre los murciélagos, los enfrentamos a diferentes calidades de alimento dentro de cada una de las temperaturas experimentales. Utilizamos tres concentraciones de néctar (alta 35%, media 20% y baja 5% para *L. yerbabuena*; y alta 35%, media 18% y baja 5% para *A. geoffroyi*). La concentración del néctar media representa el promedio de la concentración de azúcar (peso/volumen) presente en el néctar de las plantas que las especies de estudio consumen comúnmente en campo (von Helversen y Reyer, 1984; Dar et al. 2006; Rodríguez-Peña 2007). Las concentraciones alta y baja se establecieron utilizando valores de concentración cercanos a los límites superiores e inferiores del néctar encontrados en plantas quireptofílicas (von Helversen 1993; Rodríguez-Peña 2007). Las diferentes combinaciones de los tratamientos fueron administrados a los murciélagos al azar, siguiendo un diseño similar al del cuadrado latino, en el cual cada noche los diferentes individuos experimentales recibieron diferentes combinaciones de temperatura/concentración. Utilizamos un bebedero control para cada combinación de temperatura/concentración. La evaporación que se registró en los bebederos control fue restada del C_{pf} de los bebederos que se suministraron a cada individuo al final de cada corrida. La evaporación registrada osciló entre 0.4 a 4.5 ml dependiendo de la concentración de la solución y la temperatura ambiental del experimento, la mayor evaporación se presentó a las temperaturas máximas. Al inicio de cada experimento (20:00 hrs) se pesó al bebedero (C_{pi}) y a cada murciélago (M_{mi}) y al finalizar cada corrida se tomaron otra vez estos datos (7:00 hrs; C_{pf} y M_{mf}). El alimento consumido y el cambio de peso de los individuos (ΔM_m) fueron estimados calculando $C_{pi} - C_{pf}$ y $M_{mi} - M_{mf}$. El cambio en el peso de los murciélagos se tomó como el indicador de la calidad corporal de los individuos, si los individuos perdían peso esto sugería que los costos metabólicos asociados a las condiciones de temperatura y calidad de alimento fueron altos, lo que dificultó que los individuos experimentales confrontaran estas

condiciones de forma exitosa. Una vez terminados los experimentos, todos los murciélagos fueron liberados en la misma cueva donde fueron colectados.

Patrones de actividad y estrategias de ahorro de energía

Durante cada una de las noches donde llevamos a cabo experimentos de respuestas de consumo a diferentes temperaturas les colocamos a los murciélagos un radiotransmisor en la espalda (modelo Ag376, marca Lotek Wireless, peso 0.7 g). Esto nos permitió tomar su temperatura corporal durante todos los experimentos. El radiotransmisor fue adherido al murciélago utilizando un pegamento especial para no dañar su piel (Vetbond tissue adhesive 3M). Los radiotransmisores fueron previamente calibrados en una tina de baño María con ayuda de un termómetro digital (Marca CITIZEN, Modelo CT-513W, Exactitud $\pm 0.1^{\circ}\text{C}$). El radioreceptor que usamos para registrar la información de los transmisores (SRX-DL2 Lotek Wireless) fue programado para registrar la temperatura corporal cada 5 minutos. Medimos la temperatura corporal de los murciélagos con el fin de determinar sus patrones de actividad y estrategias de ahorro de energía ante las diferentes condiciones de temperatura y calidad de alimento presentes en los experimentos. Esto nos permitió inferir si hubo un mayor costo metabólico y determinar en qué condiciones los murciélagos fueron capaces de continuar en actividad. Para hacer esto determinamos la temperatura normotérmica de los murciélagos. La normotermia se define como la temperatura normal del cuerpo en animales endotermos en fase de descanso (Merola-Zwartjes y Ligon 2000). Ésta la calculamos colocando a cada murciélago en un compartimento pequeño en el cual sólo podía estar perchado, y se les ofreció alimento *ad libitum*. Durante este proceso su temperatura corporal fue registrada por un periodo de 24 hrs con el mismo equipo de radiotransmisores mencionados anteriormente. Durante el periodo de toma de datos, los murciélagos estuvieron en una temperatura ambiental dentro su zona de tolerancia térmica (19°C para *A. geoffroyi* y 21°C para *L. yerbabuena*; Ortega-García et al. 2017).

Dividimos la temperatura corporal de los murciélagos en cuatro categorías: 1) hipertermia, cuando la temperatura corporal fue mayor que la temperatura normotérmica más una desviación estándar; 2) normotermia (ver valores arriba); 3) hipotermia, cuando la temperatura corporal fue menor que la temperatura normotérmica menos una desviación estándar; y 4) torpor, cuando la temperatura corporal fue menor de 5°C en comparación con la temperatura normotérmica (Kelm y von Helversen

2007). Para cada murciélago determinamos la cantidad de minutos que estuvieron en cada categoría de temperatura corporal durante las diferentes noches de experimentación.

Análisis de datos

Respuestas a cambios en la temperatura y calidad del alimento

Para identificar las posibles interacciones entre la temperatura ambiental y la capacidad digestiva de las especies, comparamos las pendientes de las respuestas de consumo ($\log []$ vs. \log consumo volumétrico) que tuvieron los murciélagos bajo cada temperatura ambiental utilizando un análisis de covarianza (ANCOVA). Por otro lado, también se compararon las pendientes de la relación existente entre el consumo de azúcar (gr.) vs. el ΔM_m de los individuos bajo las tres temperaturas de experimentación con el fin de identificar si hubo un efecto de las variables experimentales sobre la condición corporal de los murciélagos. Finalmente, para evaluar el efecto de la temperatura ambiental, de la concentración del alimento, o de su interacción sobre la temperatura corporal de los murciélagos utilizamos un modelo mixto. En este modelo la temperatura ambiental se analizó como un factor anidado dentro de la categoría de temperatura corporal de los murciélagos y los individuos se establecieron como el factor aleatorio dentro del modelo. Todos los análisis se realizaron con el programa JMP 8.0 (SAS Institute Inc.).

Resultados

Respuestas de consumo y capacidad digestiva

Encontramos que el valor de la pendiente de las respuestas de consumo de *A. geoffroyi* fue estadísticamente diferente del valor compensatorio esperado de -1 ($m = -0.81 \pm 0.07$, $t = -2.39$, g.l. = 5, $p = 0.03$). Adicionalmente, los datos previamente publicados para *L. yerbabuena* muestran una pendiente mayor a la de *A. geoffroyi* ($m = -0.61 \pm 0.04$, $t > 2.95$, $p = 0.005$, Ayala-Berdon et al. 2008). Esto indica que el consumo de alimento está fisiológicamente limitado en ambas especies, sin embargo *A. geoffroyi* puede obtener hasta un 79.6% de energía al alimentarse de néctares de concentraciones bajas, en comparación con *L. yerbabuena* que sólo obtiene un 45.4%.

Consumo de energía y patrones de ganancia de peso al enfrentar temperaturas y calidad del alimento extremos

El consumo de energía de *A. geoffroyi* estuvo influenciado tanto por la temperatura de los experimentos como por la concentración del néctar ($F_{2,53}=6.48$ $p=0.003$ y $F_{1,53}=22.74$ $p<0.0001$ respectivamente; valores obtenidos de ANCOVA). Adicionalmente el ΔM_m de esta especie se vio afectado positivamente por la concentración del néctar ($F_{1,53}=16.02$ $p=0.0002$). En general, los murciélagos de esta especie no perdieron peso bajo ninguna de las combinaciones de temperatura y concentración de néctar (sólo un individuo lo hizo en un experimento; Fig. 2), y fue en la temperatura ambiental mínima donde lograron obtener una mayor ganancia de peso (Fig. 1).

En el caso de *L. yerbabuena* también encontramos efectos significativos de la temperatura ambiental y la concentración del alimento ($F_{2,52}=7.42$ $p=0.001$ y $F_{1,53}=113.98$ $p<0.0001$ respectivamente; valores obtenidos del ANCOVA) sobre la cantidad de energía consumida. De forma similar a lo que sucedió con *A. geoffroyi*, encontramos que su ΔM_m se vio afectado positivamente por la concentración del néctar ($F_{1,52}=60.15$ $p<0.0001$). Sin embargo, al observar los patrones de ΔM_m a nivel individual y para cada concentración de néctar, *L. yerbabuena* tuvo pérdidas de peso cuando se alimentó de la menor concentración de azúcar (5% peso/volumen; Fig. 2).

Respuestas a cambios en la temperatura ambiental y calidad del alimento

Tanto la temperatura ambiental como la calidad del néctar tuvieron un efecto en el consumo de alimento de *Anoura geoffroyi* ($F_{2,53}=3.31$ $p=0.04$, y $F_{1,53}=614.17$ $p<0.0001$, respectivamente), sin embargo, no encontramos una interacción entre estas dos variables ($F_{2,53}=1.50$ $p=0.23$). En el caso de *L. yerbabuena* también encontramos un efecto de la temperatura ambiental y la concentración del néctar sobre el consumo de alimento ($F_{2,52}=5.62$ $p=0.006$ y $F_{1,52}=35.68$ $p<0.0001$ respectivamente) pero a diferencia de *A. geoffroyi*, en *L. yerbabuena* hubo una interacción entre ambas variables ($t_{1,35}=2.09$ $p=0.04$) donde el consumo de néctar fue menor a temperatura máxima (Fig. 3).

Patrones de temperatura corporal

La temperatura normotérmica de *A. geoffroyi* fue de $36.4 \pm 0.5^\circ\text{C}$, mientras que la de *L. yerbabuena* fue de $37.7 \pm 0.7^\circ\text{C}$. Estos valores base nos permitieron determinar el tiempo que los animales pasaron en cada una de las diferentes categorías de temperatura corporal. El modelo mixto mostró que la temperatura ambiental fue el factor que determinó la cantidad de tiempo que *A. geoffroyi* pasó dentro

de cada categoría de temperatura corporal ($F_{8,204}=42.27$ $p<0.0001$; Fig. 4). Las respuestas de temperatura corporal de *L. yerbabuena* fueron diferentes a las de *A. geoffroyi* ante las distintas combinaciones de temperatura y calidad del néctar (Fig. 4). A continuación describimos el tiempo que los individuos de ambas especies pasaron dentro de cada categoría de temperatura corporal.

Hipertermia

Ambas especies de murciélagos presentaron valores de temperatura corporal por arriba de la normotermia cuando la temperatura ambiental fue máxima (*L. yerbabuena* temperatura máxima $26.8 \pm 0.05^\circ\text{C}$ y *Anoura geoffroyi* $31 \pm 1.2^\circ\text{C}$). Por ejemplo, *A. geoffroyi* pasó en promedio 583.6 ± 77.4 minutos (\pm D.E.) de la noche en hipertermia a temperaturas ambientales altas, mientras que *L. yerbabuena* tuvo un promedio de 321.3 ± 260.1 minutos (valores extremos: 63.7 y 100% y 0.7 a un 100% de la noche respectivamente para *A. geoffroyi* y *L. yerbabuena*). A temperaturas ambientales medias (*L. yerbabuena* $20.7 \pm 1.04^\circ\text{C}$ y *Anoura geoffroyi* $15.2 \pm 0.4^\circ\text{C}$), *A. geoffroyi* pasó en promedio 76.1 ± 93.9 minutos de la noche en hipertermia, mientras que *L. yerbabuena* tuvo un promedio de 18.3 ± 33.2 (valores extremos: 0.7 y un 62% de la y 0 a 9.1% de la noche respectivamente para *A. geoffroyi* y *L. yerbabuena*). A temperaturas ambientales mínimas (para *L. yerbabuena* $13.5 \pm 0.9^\circ\text{C}$ y para *Anoura geoffroyi* $11.3 \pm 1.1^\circ\text{C}$) *A. geoffroyi* pasó en promedio 65.3 ± 84.6 minutos de la noche en hipertermia, mientras que *L. yerbabuena* tuvo un promedio de 16.6 ± 20.5 (valores extremos: 0 al 40.7% y de 0 a 11% de la noche para *A. geoffroyi* y *L. yerbabuena* respectivamente; Fig. 4). El modelo mixto mostró que la temperatura ambiental fue la variable que hizo que *A. geoffroyi* y *L. yerbabuena* entrarán en hipertermia ($F_{2,51}=199.12$ $p<0.0001$ y $F_{2,53}=34.68$ $p<0.0001$ respectivamente).

Normotermia

Cuando los murciélagos estuvieron expuestos a las temperaturas ambientales máximas (*L. yerbabuena* $26.8 \pm 0.05^\circ\text{C}$ y *Anoura geoffroyi* $31 \pm 1.2^\circ\text{C}$) la normotermia se presentó en promedio 32.7 ± 59.6 minutos de la noche para *A. geoffroyi*, mientras que *L. yerbabuena* tuvo un promedio de 226.6 ± 205.1 minutos (valores extremos: 0 y 30.9% y de 0 a 90.7% de la noche respectivamente para *A. geoffroyi* y *L. yerbabuena*). A temperaturas ambientales medias (*L. yerbabuena* $20.7 \pm 1.04^\circ\text{C}$ y *Anoura geoffroyi* $15.2 \pm 0.4^\circ\text{C}$) *A. geoffroyi* pasó en promedio 188.8 ± 195 de la noche, mientras que *L. yerbabuena* tuvo un promedio de 148.8 ± 124 (valores extremos: entre 0 a 96.9% y de 0 a 58.7% del tiempo respectivamente para *A. geoffroyi* y *L. yerbabuena*). Finalmente a temperaturas ambientales mínimas (para *L. yerbabuena* $13.5 \pm 0.9^\circ\text{C}$ y para *Anoura geoffroyi* $11.3 \pm 1.1^\circ\text{C}$), *A. geoffroyi* pasó

en promedio 123.7 ± 123.3 minutos de la noche, mientras que *L. yerbabuena* tuvo un promedio de 37.5 ± 105.6 (valores extremos: 0 a 66.4% de la noche y 0 a 47.6% respectivamente para *A. geoffroyi* y *L. yerbabuena*; Fig. 4). Los resultados del modelo mixto mostraron que la temperatura ambiental tuvo efectos significativos sobre el tiempo que *A. geoffroyi* y *L. yerbabuena* pasaron en normotermia ($F_{2,51}=5.44$, $p=0.007$ y $F_{2,53}=7.89$, $p=0.001$ respectivamente).

Hipotermia

A temperaturas ambientales máximas (*L. yerbabuena* temperatura máxima $26.8 \pm 0.05^{\circ}\text{C}$ y *Anoura geoffroyi* $31 \pm 1.2^{\circ}\text{C}$) la hipotermia se presentó en promedio 1.94 ± 7 minutos de la noche para *A. geoffroyi*, mientras que *L. yerbabuena* tuvo un promedio de 87.7 ± 152.9 minutos (valores extremos: de 0 a 5.3% y de 0 a 97.6% de la noche respectivamente para *A. geoffroyi* y *L. yerbabuena*). A temperaturas ambientales medias (*L. yerbabuena* $20.7 \pm 1.04^{\circ}\text{C}$ y *Anoura geoffroyi* $15.2 \pm 0.4^{\circ}\text{C}$) *A. geoffroyi* pasó en promedio 314.4 ± 209 de la noche, mientras que *L. yerbabuena* tuvo un promedio de 468.6 ± 133.1 (valores extremos: 0 a 97.2% y de un 26.1 a 100% del tiempo respectivamente para *A. geoffroyi* y *L. yerbabuena*). A temperaturas ambientales mínimas (para *L. yerbabuena* $13.5 \pm 0.9^{\circ}\text{C}$ y para *Anoura geoffroyi* $11.3 \pm 1.1^{\circ}\text{C}$) *A. geoffroyi* pasó en promedio 380.6 ± 194.5 minutos de la noche, mientras que *L. yerbabuena* tuvo un promedio de 498.8 ± 178.1 (valores extremos: de 19.2 a 100% y de 13.6 a 98.3% para *A. geoffroyi* y *L. yerbabuena* respectivamente; Fig. 4). El modelo mixto mostró que la temperatura ambiental tuvo efectos significativos sobre el tiempo que *A. geoffroyi* pasó en hipotermia ($F_{2,51}=25.71$ $p<0.0001$). Mientras que en el caso de *L. yerbabuena* encontramos que tanto la temperatura ambiental ($F_{2,53}=72.18$ $p<0.0001$) como una interacción entre temperatura y concentración del néctar tuvieron un efecto significativo sobre el tiempo que los murciélagos de esta especie estuvieron en hipotermia durante la noche ($F_{4,53}=2.74$ $p=0.04$).

Torpor

El torpor no se presentó a temperaturas ambientales máximas en ninguna de las dos especies. *A. geoffroyi* entró en torpor a partir de que los individuos fueron expuestos a temperaturas ambientales medias ($15.2 \pm 0.4^{\circ}\text{C}$), donde pasó en promedio 1.7 ± 6.1 minutos de la noche (valores extremos: 0.8 a 4.2% del tiempo). *L. yerbabuena* no entró en torpor a temperaturas ambientales medias. A temperaturas ambientales mínimas (para *L. yerbabuena* $13.5 \pm 0.9^{\circ}\text{C}$ y para *Anoura geoffroyi* $11.3 \pm 1.1^{\circ}\text{C}$) *A. geoffroyi* pasó en promedio 27.5 ± 57.9 minutos de la noche, mientras que *L. yerbabuena* tuvo un promedio de 78 ± 157.5 (valores extremos: de 8.5 a 35.6% y 0.3 a 80.7% para *A. geoffroyi* y *L. yerbabuena* respectivamente; Fig. 4). Cuando los individuos de *A. geoffroyi* se alimentaron del

alimento más diluido (5%) en combinación con la temperatura ambiental más fría se registró la temperatura corporal más baja (24.2°C). Para *L. yerbabuena* la temperatura corporal menor también se presentó en estas mismas condiciones (25.5°C). El modelo mixto mostró que la temperatura ambiental tuvo efectos significativos respecto al tiempo que *A. geoffroyi* estuvo en torpor ($F_{2,51}=3.62$ $p=0.03$). Mientras que para *L. yerbabuena* tanto la temperatura ambiental, como la concentración del néctar y su interacción tuvieron efectos significativos sobre el uso del torpor ($F_{2,53}=5.79$ $p=0.006$; $F_{2,53}=3.51$ $p=0.03$ y $F_{4,53}=3.60$ $p=0.01$ respectivamente).

Discusión

Encontramos que tanto la temperatura ambiental como la calidad del néctar afectaron el consumo de energía de las dos especies de murciélagos. Ambas especies fueron capaces de sostener un peso promedio positivo al enfrentar las diferentes combinaciones experimentales de temperatura y calidad del alimento, sin embargo mostraron diferentes estrategias metabólicas y condición corporal. Al analizar las estrategias metabólicas de cada especie para enfrentar temperaturas extremas encontramos que las respuestas de *A. geoffroyi* están fuertemente influenciadas por la temperatura ambiental, mientras que *L. yerbabuena* se ve afectada por combinaciones específicas de temperatura y calidad del alimento. Ambas especies usaron torpor al confrontar temperaturas frías. En esta sección primero discutimos la relación que existe entre la calidad del alimento, temperatura ambiental y el consumo de energía en ambas especies. Posteriormente presentamos cómo estas variables cambian la condición corporal de los individuos, y las estrategias que estos toman para poder confrontar los cambios en los factores abióticos en los que viven. Finalmente relacionamos nuestros resultados con la capacidad de ambas especies para sobrevivir a los efectos directos e indirectos de eventos extremos de temperatura.

Relación entre calidad del alimento, temperatura y consumo de energía

Encontramos que ambas especies de murciélagos nectarívoros tuvieron un mayor consumo de alimento cuando disminuyó la concentración de azúcar en su dieta. Esto se relaciona con que ambas especies intentaron compensar su consumo energético por medio de aumentar su consumo volumétrico al alimentarse de néctares diluidos (Fig. 1). Sin embargo, ambas especies tienen capacidades digestivas que limitan fisiológicamente la cantidad máxima de energía que pueden obtener para cubrir sus necesidades energéticas. Este tipo de respuestas han sido encontradas en el pasado para otras especies de murciélagos nectarívoros, variando las capacidades digestivas de estos animales de muy altas a

relativamente limitadas (Ayala-Berdon et al. 2008). Las especies reportadas con mayores capacidades digestivas son *Leptonycteris nivalis* y *Choeronycteris mexicana*, quienes presentan valores de las pendientes de sus respuestas de consumo que no fueron estadísticamente diferentes a -1, lo que indica que pueden lograr alimentación compensatoria (*sensu* McWhorter y Martínez del Río 2000). Esto les permite a ambas especies tanto enfrentar los altos costos energéticos presentes en climas fríos, como alimentarse de néctares florales diluidos sin ver comprometida su ingesta de energía (Ayala-Berdon et al. 2013).

Recientemente, Cruzblanca-Castro y colaboradores (2018), encontraron que individuos de *A. geoffroyi* de una población en Tlaxcala, México, presentaron capacidades digestivas altas que también les permiten obtener un consumo de energía independiente a la calidad de su alimento. Nuestros resultados con la misma especie difieren de los de estos autores. Los individuos de *A. geoffroyi* que utilizamos en nuestros experimentos capturados cerca de Morelia, Michoacán, fueron incapaces de llevar a cabo una alimentación compensatoria debido a la existencia de una limitante digestiva que controla la cantidad de energía que pueden obtener al alimentarse de néctar con una concentración de azúcar igual o menor al 15% (peso/volumen). Esta variación espacial en las capacidades digestivas de un murciélago nectarívoro no había sido reportada en el pasado. Poblaciones distantes de otras dos especies de murciélagos nectarívoros (*Glossophaga soricina* y *Leptonycteris yerbabuena*) no habían mostrado variación geográfica en sus capacidades digestivas, indicando que la capacidad digestiva de diferentes poblaciones de murciélagos nectarívoros es poco variable (Ramírez et al. 2005; Ayala-Berdon et al. 2008; Ayala-Berdon y Schondube 2011), ya que la actividad de la enzima sacarasa que controla la capacidad digestiva de diferentes poblaciones de murciélagos nectarívoros varía poco (Ayala-Berdon et al. 2013). La actividad de la enzima sacarasa que controla la capacidad digestiva de estos organismos parece no ser plástica, la diferencia entre nuestros resultados y los de Cruzblanca-Castro et al. (2018) sugieren que ambas poblaciones estudiadas pueden estar mostrando adaptaciones a condiciones ambientales locales, como la temperatura, con la población de mayor altitud (Tlaxcala, 2 280 msnm) presentando una mayor capacidad digestiva que la población que habita a una menor altitud (Morelia, 1 920 msnm). Ayala-Berdon y colaboradores (2013), encontraron que una diferencia en la capacidad digestiva entre dos especies del género *Leptonycteris* pueden ser el resultado de la adaptación de una de ellas (*L. nivalis*) a temperaturas más frías, este cambio en la capacidad digestiva entre las dos poblaciones de *A. geoffroyi* es desconocido y requiere ser investigado en el futuro.

Además del efecto de la calidad de alimento, nuestros experimentos mostraron diferentes patrones de consumo de energía ante cambios en la temperatura ambiental. Ambas especies presentaron

menores consumos de energía a temperaturas ambientales altas y/o intermedias, regulando su consumo total de energía en relación a sus costos metabólicos. Esto es similar a lo encontrado por Ayala-Berdon et al. (2009), quienes mostraron que *Glossophaga soricina* presentó menores consumos de energía cuando la temperatura ambiental es alta. *A. geoffroyi* no incrementó su consumo de energía ante la disminución en temperatura que ocurrió entre la temperatura ambiental alta ($31 \pm 1.2^{\circ}\text{C}$) y la temperatura media ($15.2 \pm 0.4^{\circ}\text{C}$), pero mostró un aumento en el consumo de energía cercano a un 20% cuando enfrentó la temperatura baja ($11.3 \pm 1.1^{\circ}\text{C}$; Fig. 1). Esto indica que esta especie tiene una alta capacidad para soportar cambios en la temperatura ambiental sin experimentar costos metabólicos importantes, salvo cuando esta es cercana a los 10°C . *L. yerbabuena* mostró un aumento en su consumo de energía con el cambio de la temperatura alta ($26.8 \pm 0.05^{\circ}\text{C}$) a la temperatura media ($20.7 \pm 1.04^{\circ}\text{C}$), a pesar de que la diferencia entre ambas temperaturas experimentales fue menor a la que hubo en el experimento con *A. geoffroyi*, y un nuevo aumento en su consumo de energía al pasar de la temperatura intermedia a la temperatura mínima ($13.5 \pm 0.9^{\circ}\text{C}$). Los resultados para esta especie muestran aumentos en los costos metabólicos asociados a la disminución de la temperatura ambiental cuando esta es cercana a los 20°C . Los resultados para ambas especies concuerdan con lo encontrado por Ortega-García y colaboradores (2017), quienes plantean que el clado al que pertenece *A. geoffroyi* ha evolucionado su nicho térmico para enfrentar condiciones más frías, mientras que el clado al que pertenece *L. yerbabuena* presenta una evolución de su nicho térmico hacia climas más cálidos. Nuestros resultados y los de Ortega-García et al. (2017) ayudan a explicar las distribuciones altitudinales de ambas especies, siendo *A. geoffroyi* una especie que está a mayores altitudes (400-3 600 msnm; Graham 1983; Reid 2009), y por lo tanto en climas más fríos que *L. yerbabuena* (0-2 400 msnm; Russell y Wilson 2006).

L. yerbabuena mostró una interacción entre la calidad del alimento y la temperatura ambiental que afectó su consumo de energía (Figs. 1 y 3). El cual fue menor al esperado cuando se alimentó de néctar diluido a altas temperaturas, lo que sugiere la existencia de costos relacionados a un mayor número de vuelos de forrajeo a altas temperaturas, por lo cual los murciélagos podrían preferir disminuir su actividad de alimentación limitando su consumo de energía. Estos costos no son muy claros y deben de ser investigados a detalle ya que sugieren que incluso esta especie que ha evolucionado su nicho térmico hacia temperaturas mayores puede tener problemas para sobrevivir a estas condiciones cuando su alimento es de baja calidad.

Cambios en la condición corporal ante diferentes temperaturas ambientales y calidades de alimento

La capacidad de ganar masa corporal en forma de grasa, incrementando la condición corporal, estuvo positivamente relacionada con la ingesta de energía en ambas especies de murciélagos (Fig. 2). La grasa puede actuar como una reserva de energía clave, sobre todo en animales que dependen de recursos alimenticios como el néctar que es variable en el tiempo y el espacio (Chalcoff et al. 2006). La mayor cantidad de peso ganado por *A. geoffroyi* fue de 3.1g, lo que equivale al 15.5% de su masa corporal (considerando un murciélago de 20g). En el caso de *L. yerbabuena* la mayor ganancia de peso fue de 3.6g (14.4% de su masa corporal, considerando un murciélago de 25g). Estos porcentajes son cercanos a lo que se ha reportado como la cantidad de peso que los murciélagos nectarívoros pueden aumentar en su masa corporal (6-21%; McNab 1976), y sugieren que existen limitantes asociadas a la capacidad de vuelo de estos animales que controlan la máxima cantidad de energía que pueden almacenar en forma de grasa sin incrementar de forma importante sus costos de vuelo.

A. geoffroyi presentó una ganancia de peso en la mayoría de las condiciones experimentales, su mayor ganancia fue con concentraciones de azúcar al 35 y 18% (peso/volumen) en comparación con la solución al 5% (peso/volumen), independientemente de la temperatura ambiental (Figs. 1 y 2). A pesar de la existencia de una limitante digestiva en la población estudiada de esta especie, los individuos experimentales ganaron peso incluso al alimentarse del néctar al 5% (peso/volumen) a temperaturas mínimas, lo que muestra la versatilidad de esta especie para sobrevivir ante diversos escenarios de cambio de temperatura y calidad de su alimento.

Leptonycteris yerbabuena mostró ganancias de peso sobre todo al alimentarse de néctares al 20 y 35% (peso/volumen) de concentración, y tendió a perder peso al consumir el néctar al 5% (peso/volumen). Esto está claramente relacionado con su capacidad digestiva que limita la ingesta de energía a concentraciones por debajo del 15% (peso/volumen; Ayala-Berdon et al. 2008; Ayala-Berdon y Schondube 2011). Hay un claro efecto de la capacidad digestiva sobre la condición corporal de esta especie (Ayala-Berdon y Schondube 2011). Adicionalmente, esto estuvo afectado por la temperatura ambiental, presentando pérdida de peso sobre todo a temperaturas frías, pero también a temperaturas cálidas, donde un individuo se vio afectado en su ganancia de peso, y otros tres presentaron ganancias de peso mínimas. Por lo cual a pesar de que esta especie presenta un nicho térmico que ha evolucionado hacia temperaturas altas (Ortega-García et al. 2017) muestra mejor condición corporal a temperaturas intermedias (Fig. 2).

Estrategias metabólicas para responder a los efectos directos e indirectos del cambio de temperatura ambiental

Ambas especies de murciélagos presentaron diferencias en sus estrategias metabólicas como respuesta a los cambios tanto en temperatura ambiental como en la calidad del alimento (Fig. 4). Aunque las dos especies pasaron más tiempo en hipertermia a temperaturas altas, este efecto fue mayor en *A. geoffroyi* que en *L. yerbabuena*, y en el caso de esta última especie el tiempo que pasó con temperaturas mayores a las normotérmicas fue mayor al alimentarse con néctar concentrado en comparación con la concentración intermedia o baja. El tiempo que *A. geoffroyi* pasó en hipertermia fue de casi 6 horas, lo cual muestra que el aumento de la temperatura corporal no se debió a su actividad de forrajeo durante la cual se incrementa su temperatura corporal (Honma e Hiroshige 1987; Ayala-Berdon et al. 2017), sino a que los individuos en descanso también mostraron hipertermia. Esto parece ser resultado de su incapacidad de regular la temperatura corporal dentro del rango normotérmico al enfrentar temperaturas ambientales altas, lo que ya ha sido reportado para otros endotermos (McKechnie y Wolf 2010). En *L. yerbabuena*, el patrón fue diferente, con menores tiempos de hipertermia cuando los murciélagos se alimentaron de néctares diluidos (5% peso/volumen), lo que sugiere que esta especie aprovecha el consumo volumétrico adicional de agua para enfriarse por evapotranspiración. Resultados similares han sido observados con aves nectarívoras, que bajo ciertas condiciones ambientales consumen agua además de néctar para lograr mantener un buen balance hídrico, lo cual está muy relacionado a su metabolismo y temperatura corporal (Lotz y Nicolson 1999). Esto sugiere la existencia de un compromiso (trade-off) donde a altas temperaturas alimentarse de néctares diluidos ayuda a controlar la temperatura corporal, aunque puede reducir la condición corporal de los individuos. Una alternativa sería buscar alimentarse de néctares concentrados, añadiendo consumo de agua para lograr tanto un balance energético como un mejor control de la temperatura corporal (Fleming et al. 2004).

El tiempo pasado en normotermia varió entre ambas especies, *A. geoffroyi* pasó una mayor cantidad de tiempo en normotermia en temperaturas ambientales intermedias y frías, en temperaturas frías usó poco esta estrategia cuando ingirió alimento de baja calidad (5% peso/volumen), donde incrementó el uso de la hipotermia para ahorrar energía.

En general *A. geoffroyi* mostró estrategias metabólicas estables en temperaturas medias y frías (Fig. 4), lo que sugiere su adaptación a ambientes templados y fríos (Arita 2005; Russell y Wilson 2006). Mientras que *L. yerbabuena* presentó mayor uso de la normotermia a temperaturas cálidas, con una disminución del uso de esta estrategia metabólica y un aumento del uso de la hipotermia en

temperaturas medias y frías lo que está muy relacionado a los climas más cálidos utilizados por esta especie (Graham 1983; Reid 2009).

El uso de torpor en estas dos especies parece representar estrategias metabólicas con diferentes propósitos. A *A. geoffroyi* el uso de torpor le da la oportunidad de mantener o incluso aumentar su masa corporal ante condiciones ambientales no óptimas. Stawski y Geiser (2010), encontraron que el murciélago de origen subtropical *Nyctophilus bifax* usa torpor aun cuando tiene un alto índice de condición corporal. Estos autores sugieren que el uso de torpor se maximiza mientras que se minimiza el forrajeo, no porque haya periodos de poco alimento o bajas reservas de energía sino probablemente para evitar la predación cuando los murciélagos no requieren alimentarse. El uso de torpor en *A. geoffroyi* ante temperaturas frías parece ser la causa de que pueda ganar mayor masa corporal cuando su alimento es de concentración media o alta, y mantener un consumo de energía constante cuando la concentración de azúcar en el néctar es baja (5% peso/volumen). Esta estrategia es benéfica ante las condiciones climáticas en las que suele distribuirse la especie, ya que si bien puede estar a bajas altitudes, frecuentemente se le asocia a zonas montañosas al igual que la mayoría de las especies dentro de éste género (Reid 1997; Ortega y Arita 2005; Gardner 2007).

En contraste, el uso de torpor en *L. yerbabuena* es resultado de la interacción entre temperatura ambiental y la calidad del alimento. A diferencia de *A. geoffroyi*, *L. yerbabuena* no logra una ganancia de masa corporal importante al usar torpor cuando hace frío y su alimento es de baja calidad (5% peso/volumen) lo que limita su capacidad para sobrevivir ante temperaturas frías (Figs. 2 y 4; Ayala-Berdon et al. 2013).

Un menor uso de estrategias de ahorro de energía (hipotermia y torpor) y una mejor condición corporal en *A. geoffroyi* ante temperaturas frías parece ser el resultado tanto de la evolución de su nicho térmico hacia climas más fríos (Ortega-García et al. 2017), como de una mayor afinidad de la enzima sacarasa por su substrato, lo que puede darle una mayor capacidad para obtener energía (Schondube et al. 2001; Ayala-Berdon et al. 2013). Mientras que un menor uso de la hipertermia ante temperaturas cálidas en *L. yerbabuena*, es consistente con la hipótesis de que el clado donde se encuentra el género *Leptonycteris* presenta una evolución de sus nichos térmicos hacia condiciones más cálidas (Ortega-García et al. 2017).

Respuestas esperadas ante los efectos directos e indirectos de temperaturas extremas

Nuestros resultados indican diferentes capacidades de las especies para responder a los efectos directos e indirectos de eventos extremos de temperatura. Aunque los eventos de temperaturas extremas son comunes en la naturaleza (Katz y Brown 1992), diferentes escenarios de cambio climático a futuro proyectan no solo un aumento en la temperatura del planeta, sino también una mayor ocurrencia de eventos climáticos extremos (IPCC 2014). Asumiendo que estas predicciones son correctas, esperamos que los efectos del cambio climático a través de eventos de temperaturas extremas sean distintos para cada una de nuestras especies de estudio con base en las respuestas de los resultados experimentales y la tendencia evolutiva de su nicho térmico (Ortega-García et al. 2017). De manera directa, eventos extremos de temperaturas altas imponen problemas metabólicos a *A. geoffroyi* lo que le impide controlar su temperatura corporal, y puede generarle problemas de termorregulación fatales (Wolf 2000), si los eventos extremos de temperaturas altas aumentan, u ocurre un incremento continuo en la temperatura ambiental es probable que las poblaciones de esta especie que se distribuyen en zonas bajas o intermedias sean amenazadas. Diferentes estudios reportan que las especies de zonas montañosas son uno de los grupos de especies más amenazadas por el cambio climático antropogénico e incluso ya se han establecido extinciones en montañas del trópico asociadas al cambio climático para diferentes animales (Pounds et al. 1999; Tiessen 2011).

Podríamos asumir que los efectos directos que tiene un aumento en la temperatura, o una mayor cantidad de eventos extremos de temperaturas altas sobre las capacidades fisiológicas asociadas a termorregulación en *L. yerbabuena* podrían ser menos negativos, ya que esta especie mostró una menor expresión de la hipertermia, y una buena capacidad de enfriamiento asociada al uso de néctares diluidos bajo condiciones de alta temperatura lo que puede asociarse con un menor costo metabólico. Ambas especies fueron capaces de sobrevivir aun cuando enfrentaron condiciones de frío o calor extremo en conjunto con una calidad de alimento mala por periodos cortos (24 hrs), sin embargo desconocemos su capacidad para enfrentar estos cambios durante mayores periodos de tiempo, éste es un tema que debe ser estudiado en el futuro.

Al enfrentar temperaturas bajas, ambas especies utilizaron estrategias como la hipotermia y el torpor, siendo esto más notorio en *L. yerbabuena*. El torpor es una estrategia muy efectiva para conservar agua y energía, lo que incrementa las probabilidades de sobrevivencia de los mamíferos (Welman et al. 2017), esto ayuda a disminuir el peligro de extinción en murciélagos ya que reduce su riesgo de depredación, e incluso puede incrementar su éxito reproductivo ya que las hembras pueden retrasar el desarrollo fetal en periodos ambientales desfavorables (Geiser y Brigham 2012) y concede a los murciélagos resiliencia ante altas temperaturas (Bondarenco et al. 2014). Sin embargo, nuestro

conocimiento del uso del torpor aún es limitado y requiere más estudio. Adicionalmente es importante considerar el tipo de refugio utilizado por los murciélagos, ya que su capacidad para sobrevivir eventos extremos de temperatura utilizando esta estrategia puede variar dependiendo de los sitios donde las diferentes especies pasan el periodo diurno (i.e. cuevas, bajo hojas, follaje o en agujeros en árboles; Bondarenco et al. 2016; Rodríguez-Herrera et al. 2016; Welman et al. 2017).

Los efectos de los eventos de temperaturas extremas también pueden afectar a los murciélagos de forma indirecta. Distintos estudios acerca de la asociación entre estos animales y las plantas de las que se alimentan han mostrado una estrecha interacción con fuertes efectos evolutivos (Valiente-Banuet et al. 1996; Cummings et al. 2014). Diferentes modelos de escenarios donde se dan combinaciones entre un aumento de la temperatura y una menor precipitación muestran reducciones en las distribuciones geográficas de varias cactáceas (Téllez-Valdés y Dávila-Aranda 2003), lo cual podría afectar de forma importante a las especies de murciélagos que las visitan por medio de disminuir la cantidad de recursos alimenticios disponibles para ellas. Además de disminuir la distribución geográfica de las plantas el aumento de temperatura también afecta la calidad y cantidad de néctar, por ejemplo, Takkis et al. (2015), realizaron experimentos para evaluar el aumento de temperatura en la calidad y cantidad de néctar en dos plantas polinizadas por abejas, encontrando que un calentamiento climático moderado beneficia la secreción de néctar de una de las plantas mientras que en la otra hay efectos negativos, sin embargo, un fuerte calentamiento como el que se proyecta por diferentes modelos para el siglo 21 reduciría la secreción de néctar de ambas especies, afectando esta red de interacciones.

Actualmente no sabemos si las poblaciones de nuestras especies de estudio ya están siendo afectadas a causa de una disminución en la calidad o cantidad de su alimento, pero si sabemos que ya hay consecuencias de los eventos climáticos extremos sobre los murciélagos. Algunos eventos abióticos extremos, causaron la muerte de más de 1000 zorros voladores en Nueva Gales del Sur y el sureste de Queensland en 1990 y 1991 durante un invierno húmedo, ventoso y frío que provocó que el alimento fuera escaso (Hall y Richards 2000). Nuestros resultados mostraron que la calidad del néctar tiene una fuerte influencia sobre la condición corporal de los individuos, afectando diferentes aspectos ecológicos de los mismos. Hay pocos trabajos que han estudiado la concentración del néctar en plantas quiropterofílicas lo que limita nuestro conocimiento para poder entender las posibles consecuencias del cambio en la calidad del néctar sobre las especies que se alimentan de él, consideramos importante comenzar a realizar investigaciones en este campo.

Por último, O'Shea y colaboradores (2016) analizaron las principales causas de mortalidad en murciélagos a nivel global, encontrando que a partir del año 2000 factores abióticos como los eventos climáticos extremos han aumentado sus efectos negativos sobre las poblaciones de estos animales y se proyecta que esta tendencia siga en aumento en los siguientes años. La exposición a periodos cortos de calor o frío extremo es más peligrosa para las poblaciones que un aumento de temperatura global lento, ya que resulta en muertes en masa y probables extinciones locales (Bondarenko et al. 2014). Comenzar a entender los mecanismos que permiten a las especies confrontar los cambios en su ambiente es primordial ante las amenazas actuales ya que las consecuencias del colapso de las poblaciones o migraciones en masa hacia lugares distantes a sitios con mejores condiciones pueden traer importantes consecuencias en nuestros ecosistemas.

Bibliografía

- Arita H. T. (2005) *Leptonycteris curasoae*. En: Los mamíferos silvestres de México (Eds. Ceballos G. y G. Oliva), pp. 121-122. Fondo de Cultura Económica, México.
- Arita H. T. (1991) Spatial segregation in long-nosed bats, *Leptonycteris nivalis* and *Leptonycteris curasoae*, in Mexico. *Journal of Mammalogy*, 72:706-714.
- Arita H. T. y S. R. Humphrey (1988) Revisión taxonómica de los murciélagos magueyeros del genero *Leptonycteris* (Chiroptera:Phyllostomidae). *Acta Zoologica Mexicana*, 29:1-60.
- Ayala-Berdon J., R. Vázquez-Fuerte, R. Beamonte-Barrientos y J. E. Schondube (2017) Effect of diet quality and ambient temperature on the use of torpor by two species of neotropical nectar-feeding bats. *Journal of Experimental Biology*, 220:920-929, doi:10.1242/jeb.142422
- Ayala-Berdon J., R. Galicia, C. Flores-Ortiz, R. A. Medellín y J. E. Schondube (2013) Digestive capacities allow the Mexican long-nosed bat (*Leptonycteris nivalis*) to live in cold environments. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, 164:622-628, <http://dx.doi.org/10.1016/j.cbpa.2013.01.015>
- Ayala-Berdon J., N. Rodríguez-Peña, M. Orduña-Villaseñor, K. E. Stoner, D. H. Kelm y J. E. Schondube (2011) Foraging behaviour adjustments related to changes in nectar sugar concentration in phyllostomid bats. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, 160:143-148.
- Ayala-Berdon J. y J. E. Schondube (2011) A physiological perspective on nectar-feeding adaptation in phyllostomid bats. *Physiological and Biochemical Zoology*, 84(5):458-466, doi:10.1086/661541
- Ayala-Berdon J., J. E. Schondube y K. E. Stoner (2009) Seasonal intake responses in the nectar-feeding bat *Glossophaga soricina*. *Journal of Comparative Physiology B*, 179:553-562.
- Ayala-Berdon J., J. E. Schondube, K. E. Stoner, N. Rodriguez-Peña, y C. Martínez Del Rio (2008). The intake responses of three species of leaf-nosed Neotropical bats. *Journal of Comparative Physiology B*, 178:477-485.
- Bondarenco A., G. Körtner y F. Geiser (2016) How to keep cool in a hot desert: torpor in two species of free-ranging bats in summer. *Temperature*, 3(3):476-483.
- Bondarenco A., G. Körtner y F. Geiser (2014) Hot bats: extreme thermal tolerance in a desert heat wave. *Naturwissenschaften*, 101:679-685.

- Bozinovic, F., F. Ferri-Yáñez, H. Naya, M. B. Araújo y D. E. Naya (2014) Thermal tolerances in rodents: species that evolved in cold climates exhibit a wider thermoneutral zone. *Evolutionary Ecology Research*, 16:143-152.
- Brett, J.R. (1952) Temperature tolerance in young pacific salmon, genus *Oncorhynchus*. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 9:265- 323.
- Caballero-Martínez L. A., I. V. Rivas Manzano y L. I. Aguilera Gómez (2009) Hábitos alimentarios de *Anoura geoffroyi* (Chiroptera:Phyllostomidae) en Ixtapan del Oro, Estado de México. *Acta Zoológica Mexicana*, 25(1):161-175.
- Carstens B. C., B. L. Lundrigan y P. Myers (2002) A phylogeny of the neotropical nectar-feeding bats (Chiroptera: Phyllostomidae) based on morphological and molecular data. *Journal of Mammalian Evolution*, 9 (1):23-53.
- Chalcoff V. R., M. A. Aizen y L. Galetto (2006) Nectar concentration and composition of 26 species from the temperate forest of South America. *Annals of Botany*, 97:413-421.
- Cruzblanca-Castro M., M. Martínez-Gómez y J. Ayala-Berdon (2018) Food processing does not affect energy intake in the nectar-feeding bat *Anoura geoffroyi*. *Mammalian Biology* 88:176-179, doi.org/10.1016/j.mambio.2017.10.008
- Cruz-Neto A. P. y A.S. Abe (1997). Metabolic rate and thermoregulation in the nectarivorous bat, *Glossophaga soricina* (Chiroptera, Phyllostomatidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 57:203-209.
- Dar S., M. del C. Arizmendi y A. Valiente-Banuet (2006) Diurnal and nocturnal pollination of *Marginatocereus marginatus* (Pachycereeae:Cactaceae) in central Mexico. *Annals of Botany*, 97:423-427, doi:10.1093/aob/mcj045
- Díaz-Valenzuela R. y R. Ortíz-Pulido (2011) Effects of a snowstorm event on the interactions between plants and hummingbirds: fast recovery of spatio-temporal patterns. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82:1243-1246.
- Eisenberg, J.F. (1989) *Mammals of the Neotropics. Volumen 1. The northern Neotropics*. Chicago and Londres, The University of Chicago Press, 550 pp.
- Eisenberg, J.F. y K. H. Redford (1999) *Mammals of the Neotropics. Volumen 3. The central Neotropics*, Chicago and Londres, The University of Chicago Press, 624 pp.

- Fleming P. A., D. A. Gray y S. W. Nicolson (2004) Circadian rhythm of water balance and aldosterone excretion in the whitebellied sunbird *Nectarinia talatala*. *Journal of Comparative Physiology B*, 174:341-346.
- Fraser M. W., G. A. Kendrick, J. Statton, R. K. Hovey, A. Zavala-Perez y D. I. Walker (2014) Extreme climate events lower resilience of foundation seagrass at edge of biogeographical range. *Journal of Ecology*, 102:1528-1536, doi:10.1111/1365-2745.12300
- Gardner J. L., E. Rowley, P. de Rebeira, A. de Rebeira y L. Brouwer (2017) Effects of extreme weather on two sympatric Australian passerine bird species. *Philosophical Transactions B*, 372:20160148, dx.doi.org//10.109/rstb.2016.01.0148
- Graham G. L. (1983) Changes in bat species diversity along an elevational gradient up the Peruvian Andes. *Journal of Mammalogy*, 64:559-571.
- Grant P. R. (2017) Evolution, climate change, and extreme events. *Science*, 357(6350):451- 452, doi:10.1126/science.aao2067
- Hall L. y G. Richards (2000) *Flying Foxes: Fruit and Blossom Bats of Australia*. Krieger Publishing Company, Malabar, Florida, USA.
- Herring S. C., M. P. Hoerling, J. P. Kossin, T. C. Peterson y P. A. Stott. (2015). Introduction. En: *Explaining extreme events of 2014 from a climate perspective* (Herring S. C., M. P. Hoerling, J. P. Kossin, T. C. Peterson y P. A. Stott. Eds.), pp. 51-53. Special Supplement to the *Bulletin of the American Meteorological Society*, 96(12).
- von Helversen O. y Y. Winter (2003) Glossophagine bats and their flowers: costs and benefits for plants and pollinators. In: *Bat ecology* (Ed. by Kuntz T. & B. Fenton), 346-389. The University of Chicago Press. United States of America.
- von Helversen O. (1993). Adaptations of flowers to the pollination by glossophagine bats. En: *Animal-plant interactions in tropical environments*. (Barthlott W. Naumann CM, Schmidt-Loske K, Schuchmann K L, Eds.), pp. 41-59. Bonn: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig.
- von Helversen O. y H. U. Reyer (1984) Nectar intake and energy expenditure in a flower visiting bat. *Oecologia*, 63:178-184.

- Honma K. I. y T. Hiroshige (1978) Internal synchronization among several circadian rhythms in rats under constant light. *American Journal of Physiology*, 235(5):R243-R249, <https://doi.org/10.1152/ajpregu.1978.235.5.R243>
- IPCC (2014) Cambio climático 2014 Informe de Síntesis. Resumen para responsables de políticas. https://www.ipcc.ch/pdf/assessment-report/ar5/syr/AR5_SYR_FINAL_SPM_es.pdf. Consultado el 15 de febrero de 2018.
- Jameson M. A., L. A. Burkle, J. S. Manson, J. B. Runyon, A. M. Trowbridge y J. Zientek. Global change effects on plant-insect interactions: the role of phytochemistry. *Current opinion in Insect Science*, 23:70-80, [dx.doi.org/10.1016/j.cois.2017.07.009](https://doi.org/10.1016/j.cois.2017.07.009)
- Jones J. K. Jr. y W. J. Bleier (1974) Sanborn's long-tongued bat *Leptonycteris curasoae* in El Salvador. *Mammalia*, 38:144-145.
- Katz R. W. y B. G. Brown (1992) Extreme events in a changing climate: variability is more important than averages. *Climatic change*, 21:289-302.
- Kelm D. H. y O. von Helversen (2007) How to budget metabolic energy: torpor in a small Neotropical mammal. *Journal of Comparative Physiology B*, 177:667-677, [doi:10.1007/s00360-007-0164-5](https://doi.org/10.1007/s00360-007-0164-5)
- Lee T. E. Jr. y R. D. Bradley (1992) New distribution records of some mammals from Honduras. *Texas Journal of Science*, 44:109-111.
- Licht P. y P. Leitner (1967) Physiological responses to high environmental temperatures in three species of microchiropteran bats. *Comparative Biochemical Physiology*, 22:371-387.
- Lotz C. N. y S. W. Nicolson (1999) Energy and water balance in the lesser double-collared sunbird (*Nectarinia chalybea*) feeding on different nectar concentrations. *Journal of Comparative Physiology B*, 169:200-206.
- Martínez Del Rio C., J. E. Schondube, T. J. McWhorter y L. G. Herrera (2001) Intake responses in nectar feeding birds: digestive and metabolic causes, osmoregulatory consequences, and coevolutionary effects. *American Zoologist*, 41:902-915.
- McKechnie A. E. y B. O. Wolf (2010) Climate change increases the likelihood of catastrophic avian mortality events during extreme heat waves. *Biology letters*, 6(2):253-256, [doi: 10.1098/rsbl.2009.0702](https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0702)

- McNab B. K. (1976) Seasonal fat reserves of bats in two tropical environments. *Ecology*, 57:332-338.
- McWhorter, T. J. y C. Martínez Del Rio (2000) Does gut function limit hummingbird food intake? *Physiological and Biochemical Zoology*, 73:313-324.
- Merola-Zwartjes M. y J. D. Ligon (2000) Ecological energetics of the Puerto Rican tody: heterothermy, torpor, and intra-island variation. *Ecology*, 81(4):990-1003.
- Neuweiler G. (2000) *The biology of bats*. New York Oxford, Oxford University Press.
- Ortega J. e I. Alarcón-D. (2008) *Anoura geoffroyi* (Chiroptera:Phyllostomidae). *Mammalian species*, 818:1-7.
- Ortega J. y H. T. Arita (2005) *Anoura geoffroyi*. En: *Los mamíferos silvestres de México* (Eds. Ceballos G. & G. Oliva), pp. 211. Fondo de Cultura Económica, México.
- Ortega-García S., L. Guevara, J. Arroyo-Cabrales, R. Lindig-Cisneros, E. Martínez-Meyer, E. Vega y J. E. Schondube (2017) The thermal niche of Neotropical nectar-feeding bats: its evolution and application to predict responses to global warming. *Ecology and Evolution*, 7:6691-6701, doi:10.1002/ece3.3171
- O'Shea T. J., P. M. Cryan, D. T. S. Hayman, R. K. Plowright y D. G. Streicker (2016) Multiple mortality events in bats: a global review. *Mammal Review*, 46:175-190, doi:10.1111/mam.12064
- Parmesan C. y G. Yohe (2003) A globally coherent finger-print of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421:37-42.
- Powell M. S., G. Owen y R. D. Bradley (1993) Northwoty records of bats from Honduras. *Texas Journal of Science*, 45:179-182.
- Qureshi I. (2015) Indians wilt under heatwave in Telangana state. *BBC News* 25 May 2015. Available at: <http://www.bbc.com/news/world-asia-india-32876148>. Consultado el 30 de enero de 2018.
- Ramírez N., L. G. Herrera M. y L. Mirón M. (2005) Physiological constraint to food ingestion in a New world nectarivorous bat. *Physiological and Biochemical Zoology*, 78(6):1032-1038.
- Reid, F. (2009) *A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico*. Second edition. Oxford University Press, 334 pp.

Rodríguez-Herrera B., L. Viquez-R., E. Cordero-Schmidt, J. M. Sandoval y A. Rodríguez-Durán (2016) Energetics of tent roosting in bats: the case of *Ectophylla alba* and *Uroderma bilobatum* (Chiroptera:Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy*, 97(1):246-252.

Rodríguez-Peña N., K. E. Stoner, J. E. Schondube, J. Ayala-Berdon, C. M. Flores-Ortiz y C. Martínez Del Rio (2007) Effects of sugar composition and concentration on food selection by Saussure's long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) and the Long-tongued bat (*Glossophaga soricina*). *Journal of Mammalogy*, 88(6):1466-1474, dx.doi.org/10.1644/06-MAMM-A-353R1.1

Rojas-Martínez A., M. Valiente-Banuet, C. Arizmendi, A. Alcántara-Eguren y H. Arita (1999) Seasonal distribution of the long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in North America: does a generalized migration pattern really exist? *Journal of Biogeography*, 26:1065-1077.

Russell C. y D. E. Wilson (2006) *Leptonycteris yerbabuena*. *Mammalian Species*, 797:1-7, doi.org/10.1644/796.1

Saunders L (2014) Extreme heat event devastates Qld native Flying-fox colonies. Media Release 26 January, Bat Conservation and Rescue Qld, Inc. <http://bats.org.au/uploads/newsevents/media/press-releases/Heatdisastermr6012014.pdf>. Consultado el 30 de enero de 2018.

Scaven V. L. y N. E. Raftery (2013) Physiological effects of climate warming on flowering plants and insect pollinators and potential consequences for their interactions. *Current Zoology*, 59(3):418-426, doi.org/10.1093/czoolo/59.3.418

Schmidt-Nielsen, K. (1997). *Animal physiology: Adaptation and environment*, Quinta Edición. ed. USA: Cambridge University Press, Cambridge.

Schondube J. E., L. G. Herrera-M y C. Martínez del Rio (2001) Diet and the evolution of digestion and renal function in phyllostomid bats. *Zoology*, 104(1):59-73, <https://doi.org/10.1078/0944-2006-00007>

Takkis K., T. Tscheulin , P. Tsalkatis,T. Petanidou (2015) Climate change reduces secretion in two common Mediterranean plants. *AoB PLANTS* 7:plv111; doi:10.1093/aobpla/plv111

Tiessen H. (2011) Introduction. *Climate change and biodiversity in the tropical Andes* (Eds. Herzog S. K., Martínez R., Jørgensen P., Tiessen H.) ix-xi pp. Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) and Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE).

- Valiente-Banuet A., A. Rojas-Martínez, M.C. Arizmendi, y P. Dávila (1997) Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, central Mexico. *American Journal of Botany*, 84(4):452-455.
- Valiente-Banuet, A., M.C. Arizmendi, A. Rojas-Martínez y L. Domínguez-Canseco (1996) Ecological relationships between columnar cacti and nectar feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 12:103-119.
- Welbergen J. A., S. M. Klose, N. Markus y P. Eby (2008) Climate change and the effects of temperature extremes on Australian flying-foxes. *Proceedings of the Royal Society B*, 275:419-425, doi:10.1098/rspb.2007.1385
- Welman S., A. A. Tuen y B. G. Lovegrove (2017). Using thermoregulatory profiles to assess climate change vulnerability in an arboreal tropical bat: heterothermy may be a pre-adaptive advantage. *Climate research*, 74:161-170.
- Willmer P., G. Stone e I. Johnson (2005) *Environmental physiology of animals*. Segunda edición. Blackwell Publishing. UK.
- Wolf B. (2000) Global warming and avian occupancy of hot deserts; a physiological and behavioral perspective. *Revista Chilena de Historia Natural*, 73:395-400, <http://dx.doi.org/10.4067/S0716-078X2000000300003>
- Zar J. H. (1999) *Biostatistical analysis*. Cuarta Edición. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.
- Zimmerman F. R. (1937) Migration of little brown bats. *Journal of Mammalogy*, 17: 363.

Pies de figura

Fig. 1 Cambio en el peso de los murciélagos (panel inferior) y consumo de energía (panel superior) para los diferentes tratamientos experimentales. En ambos paneles se representan las diferentes concentraciones de azúcar de las soluciones experimentales en código de color. Los valores representan medias \pm error estándar, máx = temperatura máxima, med = temperatura media y min = temperatura mínima.

Fig 2 Cambios en el peso corporal (ΔM) en respuesta a la cantidad de azúcar ingerida por los murciélagos en los tres tratamientos de temperatura para ambas especies de estudio. Cada punto representa un individuo experimental. La concentración de azúcar en las soluciones experimentales se representa por las diferentes figuras y de acuerdo con la leyenda.

Fig. 3 Respuestas de consumo de dos especies de murciélagos *Glossophaginos*. Los ejes están en logaritmo, cada símbolo representa la concentración de alimento para cada individuo. Las tres líneas de regresión representan los tres tratamientos de temperatura ambiental. La línea sólida representa la temperatura máxima, la línea de puntos a la temperatura media y la línea discontinua a la temperatura mínima.

Fig. 4 Patrones de temperatura corporal para *Leptonycteris yerbabuena* y *Anoura geoffroyi*. En cada panel se representa la respuesta térmica en el orden de temperatura mínima, media y máxima. Cada barra de color representa las diferentes concentraciones de sacarosa. Los valores representan medias \pm error estándar, máx = temperatura máxima, med = temperatura media y min = temperatura mínima. El criterio para definir cada patrón se explica a detalle en la sección de métodos.

Fig. 1

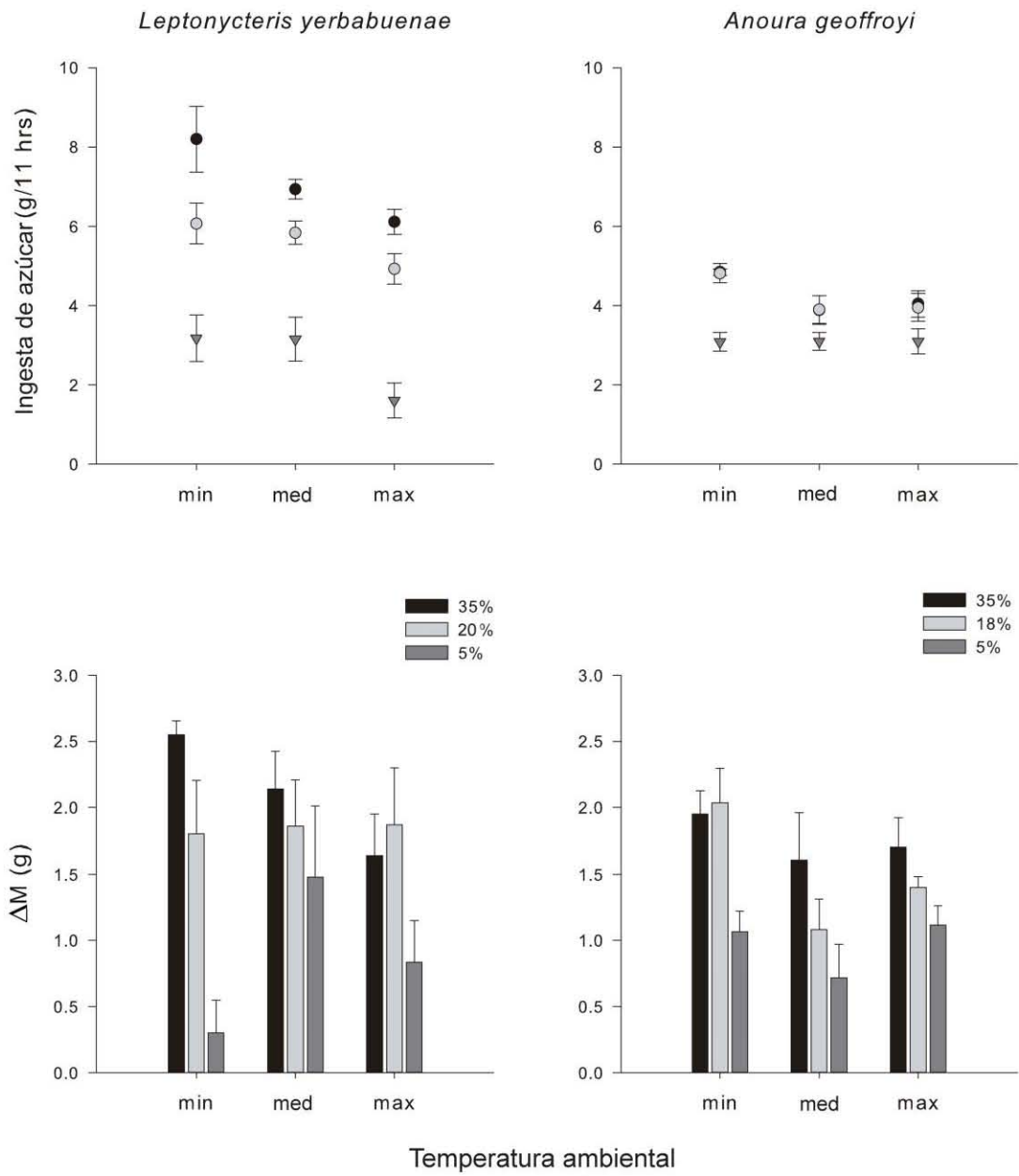


Fig. 2

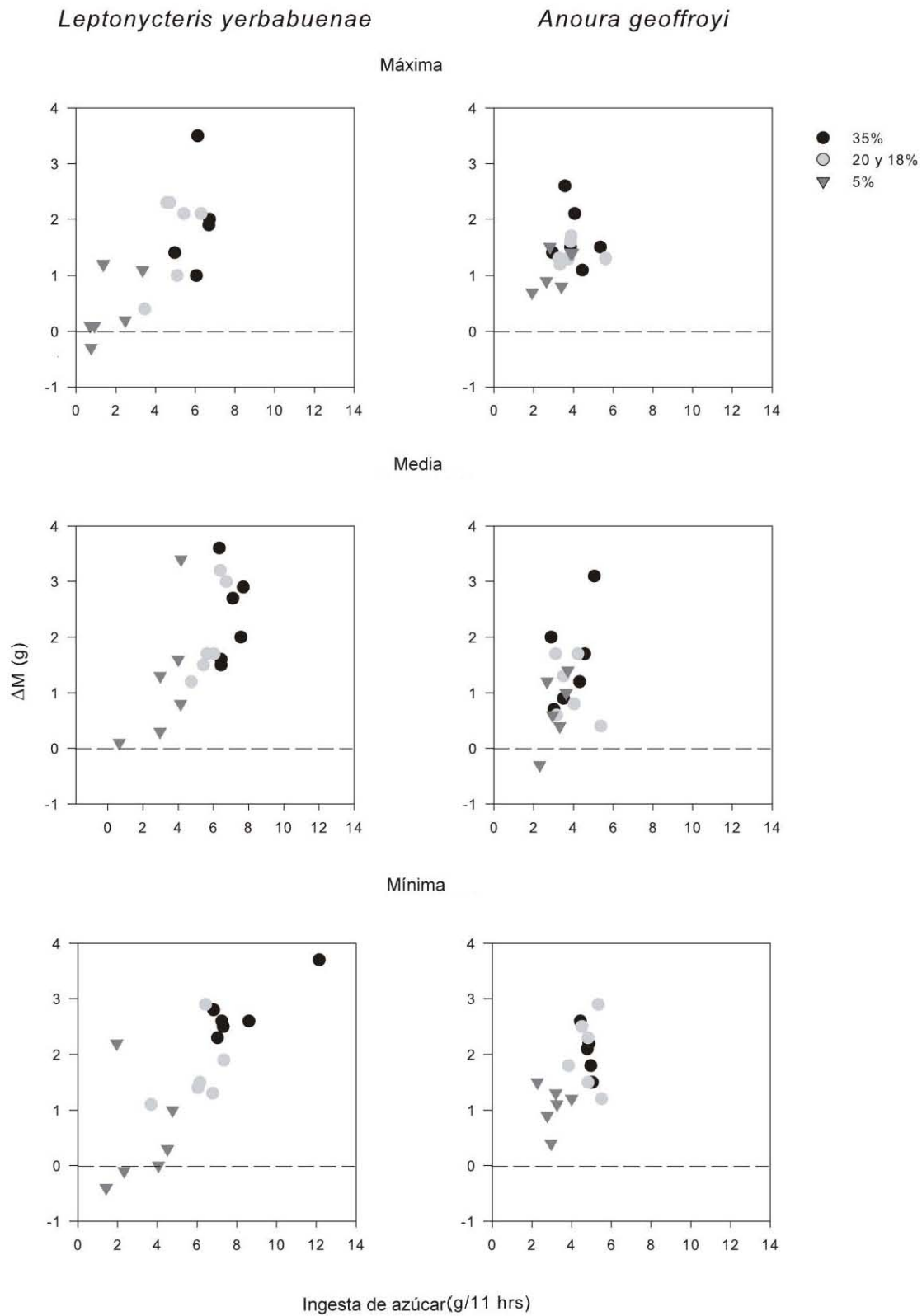


Fig. 3

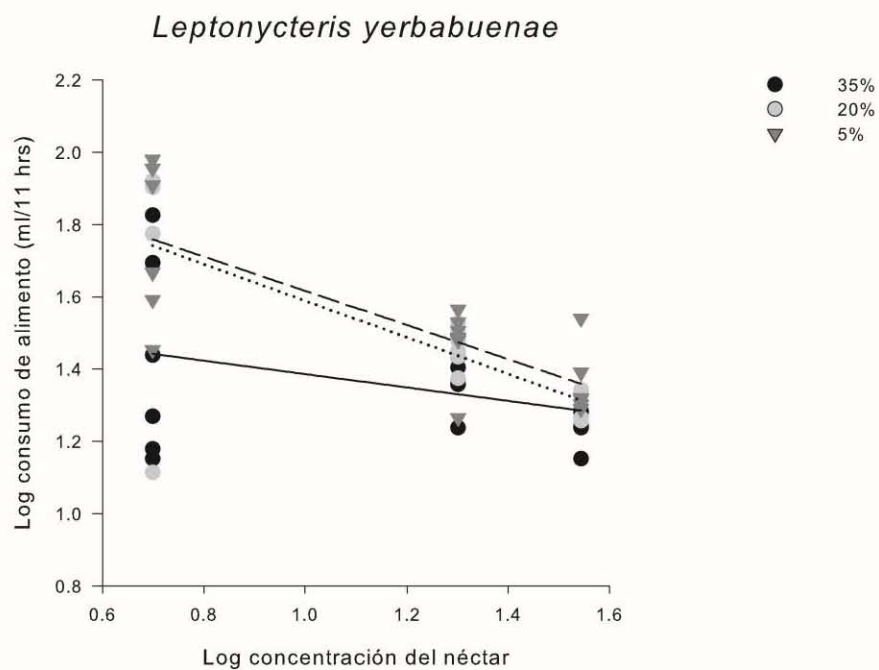
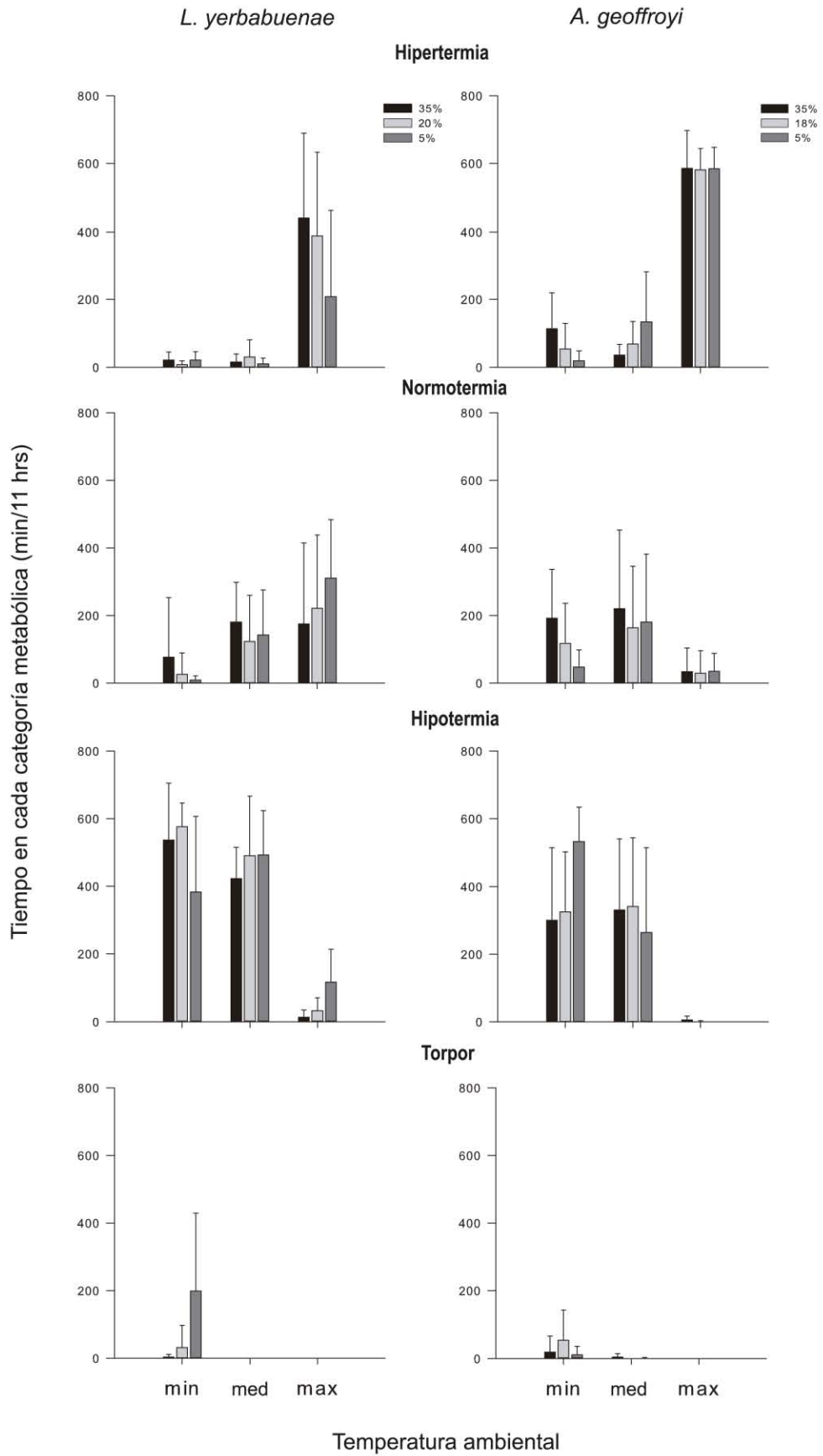


Fig. 4



Conclusiones generales

La ecofisiología ha mostrado ser una rama de la ciencia que puede ayudarnos a generar conocimiento que permita mitigar diferentes amenazas para la biodiversidad a escalas pequeñas y amplias. Los resultados obtenidos en el primer capítulo de esta tesis demuestran que las especies de murciélagos nectarívoros pertenecientes a la subfamilia Glossophaginae difieren en sus tolerancias térmicas y en la tendencia evolutiva de esta característica. Un clado dentro de la subfamilia ha evolucionado hacia condiciones cálidas, mientras que el otro hacia condiciones frías. Nuestros resultados demuestran que el ancestro de esta subfamilia se originó en condiciones más frías que las actuales. Tomando como base los nichos térmicos estimados y un aumento de la temperatura a nivel global de 1°C, encontramos que hasta un 75% de las localidades donde habitan estas especies pasará de una zona de tolerancia a una zona de resistencia, mientras que hasta un 28% saldrá de los límites superiores de la zona de resistencia, lo que indica que aún las especies nocturnas serán afectadas por el cambio climático antropogénico.

Desarrollamos una sección de perspectivas con base a los nichos térmicos estimados en el capítulo I, con el objetivo de poner a prueba si el intervalo térmico común para nuestras especies de estudio podía hablarnos de centros de alta riqueza para este grupo. Esta aproximación nos permitió identificar los sitios de mayor riqueza de estas especies, los cuales se encuentran en México y Colombia. Pudimos observar que las temperaturas mínimas parecen ser una de las variables abióticas que influye fuertemente los patrones de riqueza de este grupo de murciélagos. Esta nueva aproximación puede ayudarnos a comprender la historia biogeográfica de este grupo y proponer mejores aproximaciones para afrontar distintas amenazas como el cambio climático antropogénico.

Nuestro análisis a escala pequeña, el cual se desarrolló en el capítulo II, nos permitió comprender las estrategias que usan las especies de murciélagos nectarívoros para sobrevivir ante eventos climáticos extremos. *Anoura geoffroyi*, un murciélago asociado a zonas montañosas y con una mayor capacidad digestiva que nuestra otra especie de estudio (*Leptonycteris yerbabuena*), tuvo estrategias metabólicas fuertemente influenciadas por la temperatura ambiental. En general *A. geoffroyi* mostró estrategias metabólicas bastante estables en temperaturas medias y frías, lo que sugiere su adaptación a ambientes templados y fríos. Por otro lado, *Leptonycteris yerbabuena* se vio afectada por combinaciones específicas de temperatura y calidad del alimento. *L. yerbabuena* presentó mayor uso

de la normotermia a temperaturas cálidas, con una disminución del uso de esta estrategia metabólica y un aumento del uso de la hipotermia en temperaturas medias y frías lo que está muy relacionado a los climas más cálidos utilizados por esta especie.

El uso de estrategias de ahorro de energía como el torpor en estas dos especies parece representar estrategias metabólicas con diferentes propósitos. A *A. geoffroyi* el uso de torpor le da la oportunidad de mantener o incluso aumentar su masa corporal ante condiciones ambientales no óptimas, en contraste, nuestros resultados sugieren que el uso de torpor en *L. yerbabuena* es resultado de la interacción entre temperatura ambiental y la calidad su alimento. Las respuestas de ambas especies a la temperatura ambiental y calidad del alimento parecen estar relacionadas con las tendencias evolutivas de sus nichos térmicos y de sus capacidades digestivas.

Por lo tanto, estas especies tienen diferentes capacidades para responder a los efectos directos e indirectos de los eventos extremos de temperatura. De manera directa, eventos extremos de temperaturas altas imponen problemas metabólicos a *A. geoffroyi* lo que le impide controlar su temperatura corporal, y puede generarle problemas de termorregulación fatales. Por otro lado, podríamos asumir que los efectos directos que tiene un aumento en la temperatura, o una mayor cantidad de eventos extremos de temperaturas altas sobre las capacidades fisiológicas asociadas a termorregulación en *L. yerbabuena* podrían ser menos negativos, ya que esta especie mostró una menor expresión de la hipertermia, y una buena capacidad de enfriamiento asociada al uso de néctares diluidos bajo condiciones de alta temperatura.

Adicionalmente, es crucial considerar los efectos de los eventos de temperaturas extremas de forma indirecta, ya que estos mamíferos tienen una fuerte interacción con las plantas que polinizan. Una buena calidad de alimento permite a estos animales costear su metabolismo pero si las recompensas florales disminuyen su calidad y cantidad es posible que estos animales se vean forzados a usar estrategias de ahorro de energía, en ocasiones esto les permite sobrevivir, pero si los eventos climáticos son muy extremos pueden ocasionar pequeñas extinciones en masa o el movimiento de estas especies hacia sitios lejanos que provoquen la pérdida de su papel clave en nuestros ecosistemas.

Esperamos que la información generada en este estudio contribuya a una inclusión de los mecanismos fisiológicos en escenarios de cambio climático a futuro o pasado con el propósito de tener una mejor aproximación de estas predicciones y contribuyan al avance del conocimiento de los patrones macrofisiológicos de las especies.