

**Universidad Nacional
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Escuela de Ciencias Biológicas
Licenciatura de Biología con Énfasis en Manejo de Recursos Naturales**

Informe Escrito Final

Amplitud de hábitat y su relación con la masa corporal, gremio trófico y riesgo de extinción en murciélagos filostómidos (Chiroptera: Phyllostomidae) de distribución continental

“Tesis de grado” presentado como requisito parcial para optar al grado de Licenciatura en Biología con Énfasis en Manejo de Recursos Naturales

Jorge David Carballo Morales

**Campus Omar Dengo
Heredia, 2021**

Este trabajo de graduación fue **aprobado** por el Tribunal Examinador de la Escuela de Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional, como requisito parcial para optar por el grado de Licenciatura en Biología con Énfasis en Manejo de Recursos Naturales.



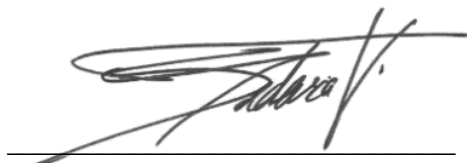
Dra. Yara Azofeifa Romero

Representante, Decano, quién preside



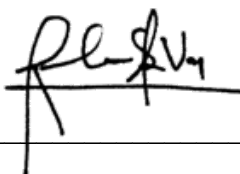
M.Sc. Alexander Gómez Lépiz

Representante, Unidad Académica



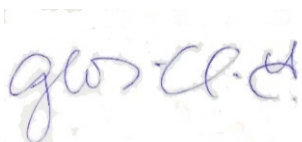
Dr. Federico Villalobos Brenes

Tutor



Dr. Romeo A. Saldaña Vázquez

Asesor



Dra. Gloriana Chaverri Echandi

Invitado especial

Agradecimiento

Le agradezco a mi comité asesor, Dr. Federico Villalobos Brenes, Dr. Romeo A. Saldaña Vazquez y Dr. Leonel Herrera Alsina, por su acompañamiento a lo largo del proceso de elaboración de la tesis, por sus consejos y comentarios. A mi familia, especialmente a mi mamá, mi papá, a mi hermana y hermanos, por su apoyo y comprensión desde el inicio de la carrera. A mis amigas y amigos, que me acompañaron durante algún momento a lo largo de la carrera y que de diversas formas hicieron de mi paso por la universidad una experiencia agradable y divertida, con momentos difíciles de olvidar. A la Asociación de estudiantes de la Escuela de Ciencias Biológicas (La ASO) que me apoyo en múltiples ocasiones con financiamiento e hicieron posible mi PPS en México, mi participación en congresos internacionales y en cursos, experiencias que me permitieron crecer en múltiples dimensiones. A la Universidad Nacional y a las personas académicas y administrativas de la Escuela de Ciencias Biológicas, por su disponibilidad y comprensión en diversas ocasiones. A las personas anónimas que revisaron este documento, por sus comentarios y sugerencias. Finalmente, agradezco a las personas que dedican su vida a estudiar la biología de los murciélagos, sin ellas esta tesis simplemente no sería posible.

Dedicatoria

A mi mamá y a mi papá, Ana Lucía y Harry, por darme la vida y el estudio.

A mis sobrinos, Gael y Franco, por ser una distracción necesaria y una fuente de motivación.

Índice

Miembros del tribunal	I
Agradecimiento	II
Dedicatoria	III
Índice	IV
Índice de cuadros	V
Índice de figuras	VI
Abreviaturas o acrónimos	VII
Resumen	VIII
1. Introducción	1
1.1. Antecedentes	1
1.2. Justificación	7
1.3. Planteamiento del problema	9
1.4. Objetivos	9
1.4.1. Objetivo general	9
1.4.2. Objetivos específicos	10
2. Marco teórico	10
2.1. Nicho ecológico y amplitud de hábitat	11
2.2. Murciélagos filostómidos	12
3. Marco metodológico	15
3.1. Objeto de estudio	15
3.2. Área de estudio	16
3.3. Métodos	16
3.3.1. Ecorregiones y amplitud de hábitat	16
3.3.2. Relación de la amplitud de hábitat con el tamaño corporal y gremio trófico	18
3.3.3. Relación de la amplitud de hábitat con el riesgo de extinción	21
4. Resultados	22
4.1. Ecorregiones y amplitud de hábitat	23
4.2. Relación de la amplitud de hábitat con el tamaño corporal y gremio trófico	25
4.3. Relación de la amplitud de hábitat con el riesgo de extinción	29
5. Discusión	32
5.1. Amplitud de hábitat en murciélagos filostómidos	32
5.2. Influencia del gremio trófico sobre la amplitud de hábitat	33
5.3. Influencia de la masa corporal sobre la amplitud de hábitat	36
5.4. Amplitud de hábitat como predictor de riesgo de extinción	37
6. Conclusiones	39
7. Recomendaciones	39
8. Referencias	40
9. Anexos	74

Índice de cuadros

Cuadro 1. Fórmulas empleadas en la generación de modelos de regresión filogenética .	21
Cuadro 2. Modelos de regresión filogenética generados para conocer la influencia de la masa corporal y el gremio trófico sobre la amplitud de hábitat	27

Índice de figuras

- Figura 1. Mapa de la distribución continental de la familia Phyllostomidae con un gradiente de riqueza según el número de especies por pixel (un grado) y ubicación de las ecorregiones con mayor número de especies 24
- Figura 2. Amplitud de hábitat en relación con las variables utilizadas para su cálculo mediante el análisis de componentes principales, área de distribución geográfica y número de ecorregiones ocupadas 25
- Figura 3. a) Filogenia de la familia Phyllostomidae (tomada de Shi & Rabosky, 2015), y el gremio trófico, masa corporal y amplitud de hábitat de las especies. En donde Car es carnívoro, Fit es fitófago, Fru es frugívoro, Ins es insectívoro, Nec es nectarívoro, Omn es omnívoro y San es sanguinívoro. b) histogramas de la distribución de la masa corporal y amplitud de hábitat, en donde la línea roja indica el valor promedio de ambas variables 26
- Figura 4. Amplitud de hábitat promedio (*i. e.* logaritmo de la amplitud de hábitat con corrección filogenética) de los gremios tróficos, con sus respectivos intervalos de confianza al 95%. Las líneas punteadas verde y azul corresponden al límite inferior del intervalo de confianza de los gremios sanguinívoro y omnívoros, respectivamente. Los puntos grises corresponden a la amplitud de hábitat (*i.e* logaritmo de la amplitud de hábitat) sin corrección filogenética, de las especies según su gremio trófico. En donde Fit es fitófago, Fru es frugívoro, Ins es insectívoro, Nec es nectarívoro, Omn es omnívoro y San es sanguinívoro 28
- Figura 5. Relación entre la masa corporal y amplitud de hábitat según el gremio trófico de las especies. Las líneas indican la pendiente de dicha relación para cada uno de los gremios tróficos (según el modelo corregido filogenéticamente), y los puntos dispersos corresponden a las especies incluidas en el análisis (sin corrección filogenética). El color indica el gremio trófico al que corresponde la línea de pendiente y los puntos. En donde Fit es fitófago, Fru es frugívoro, Ins es insectívoro, Nec es nectarívoro, Omn es omnívoro y San es sanguinívoro 29
- Figura 6. Distribución de las especies en los diferentes estados de conservación, en donde LC es “Baja preocupación”, NT es “Casi amenazada”, VU es “Vulnerable”, EN es “En peligro”, DD es “Deficiente de datos”, y ND son aquellas sin datos en IUCN. Los colores indican la proporción de especies por gremio trófico, en donde Car es carnívoro, Fit es fitófago, Fru es frugívoro, Ins es insectívoro, Nec es nectarívoro, Omn es omnívoro y San es sanguinívoro 30
- Figura 7. a) Amplitud de hábitat promedio de las especies bajo los estados de conservación Baja preocupación (LC), y Casi amenazadas y Amenazadas (NTyTH), con sus respectivos intervalos de confianza al 95%. b) Amplitud de hábitat promedio de las especies con deficiencia de datos (DD) y especies no incluidas en IUCN (ND) con sus respectivos intervalos de confianza al 95%. Los puntos dispersos indican el valor de amplitud de hábitat de cada una de las especies, según su estado de conservación, y la línea punteada azul indica el valor superior del intervalo de confianza de las especies NTyTH 31
- Figura 8. Distribución nula obtenida de diferencias de media tomadas de manera aleatoria. Las líneas punteadas negras delimitan el área de aceptación de la hipótesis nula, y la línea roja indica la diferencia de medias de amplitud de hábitat (*i. e.* logaritmo de la amplitud de hábitat) observada en el ANOVA filogenético 32

Abreviaturas o acrónimos

ACP	Análisis de Componentes Principales (Principal Component Analysis)
AIC	Criterio de Información de Akaike (Akaike's Information Criterion)
AICc	Criterio de Información de Akaike corregido para muestras pequeñas (Akaike's Information Criterion corrected)
AICw	Pesos de Akaike (Akaike's weights)
ANOVA	Análisis de Varianza (Analysis of Variance)
BM	Movimiento Browniano (Brownian Motion)
CP1	Primer Componente Principal (First Principal Component)
CR	En Peligro Crítico (Critically Endangered)
DD	Deficiente de datos (Data Deficient)
EN	En Peligro (Endangered)
IUCN	Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y los Recursos Naturales (International Union for Conservation of Nature and Natural Resources)
LC	Preocupación menor (Least Concern)
ND	Sin datos en IUCN
NT	Casi Amenazada (Near Threatened)
NTyTH	Casi Amenazada y Amenazada
OU	Procesos de Ornstein–Uhlenbeck (Ornstein–Uhlenbeck process)
PGLS	Regresión filogenética generalizada de mínimos cuadrados (Phylogenetic Generalized Least Squares)
TH	Amenazada (Threatened)
VU	Vulnerable (Vulnerable)

Resumen

La amplitud de hábitat representa la variación en el número de ambientes en los que una especie logra ejercer su forma de vida. Esta medida a su vez es un indicador de la tolerancia de las especies ante la variación de condiciones bióticas y abióticas que definen a los diferentes ambientes. La amplitud de hábitat se relaciona con rasgos morfológicos y ecológicos (*i. e.* tamaño corporal, morfología alar, distribución geográfica, abundancia local, etc.), además se ha relacionado con aspectos relevantes para la conservación de las especies como la reducción de poblaciones, reducción de la distribución geográfica y con el riesgo de extinción. A pesar de que se han realizado múltiples estudios sobre amplitud de hábitat en diferentes grupos de vertebrados, invertebrados y plantas utilizando su distribución geográfica o gran parte de esta, a la fecha ningún estudio incluye a los murciélagos como objeto de estudio. La presente investigación utiliza a las especies con distribución continental de la familia Phyllostomidae como objeto de estudio. Esta familia es una de las más diversas entre los vertebrados, y debido a esta diversidad cumple funciones ecológicas esenciales en el neotrópico. Los objetivos de este estudio son: i) calcular la amplitud de hábitat de las especies de murciélagos filostómidos, ii) estimar la relación de la amplitud de hábitat con la masa corporal y gremio trófico, y iii) evaluar la relación entre la amplitud de hábitat y el riesgo de extinción. El análisis se realizó utilizando un enfoque macroecológico y filogenético. La amplitud de hábitat se calculó mediante un análisis de componentes principales del número de ecorregiones ocupadas y el área de distribución geográfica de las especies. La relación de amplitud de hábitat con la masa corporal y el gremio trófico se estimó mediante regresiones filogenéticas e inferencia multimodal. Finalmente, la relación entre la amplitud de hábitat y el riesgo de extinción se evaluó mediante un análisis de varianza filogenético. Se encontró que la amplitud de hábitat es dependiente de la masa corporal y el gremio trófico, y que la amplitud de hábitat se relaciona de manera negativa con el riesgo de extinción. Esta investigación es un aporte al conocimiento ecológico de la familia Phyllostomidae, sus resultados pueden ayudar a entender el patrón actual de su distribución geográfica y riqueza. Además, la relación negativa entre la amplitud de hábitat y el riesgo de extinción se complementa con estudios anteriores que han utilizado otros componentes del nicho, y en conjunto indican que las especies más especializadas presentan mayor riesgo de extinción.

1. Introducción

La amplitud de hábitat (sinónimo de diversidad de hábitat y especialización de hábitat para fines de esta investigación), se define como la variación de ambientes o ecosistemas que una especie ocupa a lo largo de su distribución geográfica (Böhm et al., 2016; González-Suárez et al., 2013). La amplitud del hábitat ha sido relacionada con múltiples rasgos morfológicos y ecológicos, como por ejemplo, la morfología alar, distancia de migración, especialización de dieta y distribución geográfica, entre otros (Eeley & Foley, 1999; Navarro-López, 2017; Reif et al., 2016). Además, se ha relacionado negativamente con el riesgo de extinción en mamíferos, aves, reptiles y anfibios (Böhm et al., 2016; Ducatez et al., 2014; Owens & Bennett, 2000; Tingley et al., 2013). Conocer la relación entre la amplitud de hábitat y la variación de rasgos específicos, y determinar su relevancia en cuanto a la predicción del riesgo de extinción de las especies permite explorar patrones macroecológicos y contribuye a la conservación de las especies.

Los murciélagos de la familia Phyllostomidae, a pesar de ser un grupo ampliamente estudiado, a la fecha no cuentan con información acerca de su amplitud de hábitat (Peixoto et al., 2017; Varzinczak et al., 2019, 2020). Estos murciélagos son parte importante de los ecosistemas neotropicales debido a que cumplen funciones ecológicas esenciales (Castillo-Figueroa, 2020). Sin embargo, en el neotrópico las especies de murciélagos sufren gran amenaza debido principalmente a la deforestación y cambio de uso de suelo, que generan pérdida de hábitat y fragmentación (Frick et al., 2019). La perturbación y pérdida de hábitat causa que algunas especies de la familia Phyllostomidae reduzcan su abundancia o incluso desaparezcan en ambientes perturbados (Carballo-Morales et al., 2021; García-Morales et al., 2013; Gonçalves et al., 2017; Medellín et al., 2000), lo cual puede causar la reducción de sus funciones ecológicas (Cisneros et al., 2015; Farneda et al., 2019).

A la fecha no existe ningún estudio que evalúe la amplitud de hábitat de estos murciélagos, en relación con sus rasgos morfológicos y ecológicos, y con el riesgo de extinción. Por lo tanto, se desconoce la importancia de la amplitud de hábitat sobre los patrones macroecológicos y la conservación de las especies de la familia.

1.1. Antecedentes

La visión de Hutchinson (1959; 1957) sobre la manera en que las especies encajan en los ecosistemas lo llevó a definir el nicho ecológico como un hipervolumen compuesto por

n-dimensiones, las cuales corresponden a los componentes o variables (*i. e.* condiciones ambientales y recursos) que permiten la permanencia de una especie. Con el tiempo estas ideas se generalizaron al definir algunas propiedades del nicho ecológico. Una de estas propiedades es la amplitud del nicho, la cual se definió inicialmente como el espacio abarcado por el hipervolumen del nicho (Levins, 1968). Más tarde, se publicaron estudios claves en donde la definición de amplitud de nicho se redujo a la longitud de una de las dimensiones del hipervolumen, es decir, uno de los componentes del nicho (Colwell & Futuyma, 1971; Feinsinger et al., 1981; Petraitis, 1979; Smith, 1982), lo cual facilitó su medición y a la vez su estudio.

A la fecha se han realizado múltiples estudios con el fin de dilucidar patrones generales que relacionan la amplitud de nicho (o el grado de especialización ecológica) con rasgos intrínsecos o extrínsecos de las especies. Se ha propuesto que la amplitud de nicho se relaciona con la abundancia local de las especies y el área de su distribución geográfica (Brown, 1984), por lo que especies con nichos estrechos suelen ser poco abundantes y con distribución restringida. En un meta-análisis reciente se confirmó que la amplitud de nicho se relaciona con el área de distribución geográfica de las especies, esto utilizando diferentes componentes del nicho (hábitat, dieta y tolerancia climática) para varios grupos taxonómicos (Slatyer et al., 2013). En otro meta-análisis se encontró que la amplitud de nicho promedio de una comunidad se relaciona negativamente con su riqueza taxonómica (Granot & Belmaker, 2020), por lo que especies con menor amplitud de nicho (*i. e.* especies de mayor especialización ecológica) tienden a ocupar sitios que abarcan mayor número de especies.

Se ha observado en estudios previos que la amplitud de nicho se relaciona con la tasa de diversificación de los linajes. En un estudio en donde se utilizó gran número de vertebrados (mas de 5000 especies; aves, mamíferos y anfibios) se encontró que los linajes con menor amplitud de nicho climático promedio (*i. e.* menor tolerancia climática) tienen mayor tasa de diversificación (Rolland & Salamin, 2016), sin embargo, un estudio enfocado únicamente en anfibios encontró una relación contraria (Gómez-Rodríguez et al., 2015). Por otra parte, en diversos estudios que involucran también gran número de especies (más de 1000 especies; plantas, reptiles y vertebrados en general) se ha encontrado que especies de menor amplitud de nicho sufren mayor reducción de sus poblaciones (Ozinga et al., 2013), reducen su área de distribución debido al cambio climático (proyecciones a futuro; Thuiller et al., 2005) y suelen tener mayor riesgo de extinción (Ducatez et al., 2014; Rolland & Salamin, 2016). Estos estudios en conjunto destacan la necesidad de estudiar la amplitud del nicho debido a su

importancia para comprender fenómenos ecológicos, evolutivos e incluso para la conservación de las especies.

La amplitud de nicho también se ha estudiado mediante componentes específicos como lo es la dieta (Beck & Kitching, 2007; Benavidez et al., 2019; Boyes & Perrin, 2009; Brandl et al., 1994; Costa et al., 2008) o el clima (*i. e.* tolerancia climática) (Ficetola et al., 2020; Ralston et al., 2016; Ruggiero, 1994). El hábitat es uno de los componentes más utilizados para estudiar el nicho ecológico de las especies, este es específico de cada especie y se define como el área que contiene los recursos y condiciones que una especie requiere para su desarrollo óptimo (Mathewson & Morrison, 2015). El hábitat se define como el area que contiene y de manera específica se conoce como amplitud de hábitat. La amplitud de hábitat indica la variación de ambientes o ecosistemas en los que una especie se puede ejercer su forma de vida, y ha sido mayormente medida utilizando el número de ambientes abarcados dentro de su distribución (Böhm et al., 2016; González-Suárez et al., 2013). Además, debido a que estos ambientes los define sus distintas condiciones bióticas y abióticas, una especie con mayor amplitud de hábitat debe tener también mayor capacidad de tolerar esta variación de condiciones. En algunos estudios se incluye también información de coexistencia, riqueza y abundancia para la medición de amplitud de hábitat (Devictor et al., 2008; Le Viol et al., 2012; Martinossi-Allibert et al., 2017; Penone et al., 2013; Reif et al., 2010). Sin embargo, este tipo de medida es dependiente del número de especies involucradas y de la disponibilidad de datos más detallados. A pesar de esto, la mayoría de los estudios han sido realizados en pequeña escala, por ejemplo, parques nacionales, cuencas o áreas con límites políticos como países o estados (Devictor et al., 2008; Julliard et al., 2006; Kellner et al., 2019; Penone et al., 2013; Swihart et al., 2003), por lo que sus resultados son representativos para las poblaciones locales, pero no para las especies como tal.

Pocos estudios se han realizado a gran escala, es decir, utilizan la distribución geográfica de las especies o gran parte de esta para obtener una medida de amplitud de hábitat que sea representativa para la especie. En estos estudios se ha explorado la relación de la amplitud de hábitat con diferentes características de especies de diversos taxones. En un estudio realizado con cerca de 500 especies de aves de Europa se encontró que la amplitud de hábitat se relaciona positivamente con su tamaño corporal y con la distancia de migración, además, se relaciona con la amplitud de dieta y amplitud climática (Reif et al., 2016). En otro estudio realizado con más de 9000 especies de aves a nivel global se encontró que la amplitud de hábitat se relaciona positivamente con su abundancia local (Martinossi-Allibert et al., 2017), es decir, las especies con mayor amplitud de hábitat son más abundantes localmente. En

estudios realizados con mamíferos no voladores, uno con más de 200 especies de África y otro con más de 500 especies de Norteamérica, encontraron que la amplitud de hábitat se relaciona de manera positiva con el área de distribución geográfica de las especies (Hernández-Fernández & Vrba, 2005; Pagel et al., 1991), lo cual también ha sido observado en específico con primates de África (Eeley & Foley, 1999), aves (Navarro-López, 2017; Reif et al., 2016) y plantas endémicas de Austria (Essl et al., 2009).

Otros estudios se han enfocado más en relacionar la amplitud de hábitat con aspectos de relevancia directa para la conservación de las especies. En un estudio realizado con 10 especies de mamíferos depredadores de Norteamérica se encontró que especies de menor amplitud de hábitat suelen ser más sensibles a la fragmentación de hábitat (Gehring & Swihart, 2003). Estos resultados se ven apoyados por otro estudio realizado con más de 2000 especies de mamíferos en donde se menciona que especies de menor amplitud de hábitat y/o de mayor tamaño corporal son más vulnerables ante la pérdida de hábitat y la fragmentación (González-Suárez et al., 2013). En un estudio realizado con 145 especies de marsupiales de Australia se encontró que las especies con menor amplitud de hábitat suelen sufrir mayor reducción de su distribución geográfica con el paso del tiempo (Fisher et al., 2003), y de manera similar en otro estudio realizado con aves de Inglaterra se observó que las especies con menor amplitud de hábitat sufren mayor reducción de sus poblaciones (Le Viol et al., 2012). Estos resultados se ven respaldados por estudios que de manera directa relacionan negativamente la amplitud de hábitat con el riesgo de extinción en reptiles (Böhm et al., 2016; Tingley et al., 2013), aves (Owens & Bennett, 2000) y vertebrados en general (Ducatez et al., 2014).

Sin embargo, algunos estudios han obtenido resultados contradictorios. En un estudio sobre reptiles se encontró que la amplitud de hábitat no se relaciona con la respuesta ante la perturbación de hábitat (Doherty et al., 2020). De manera similar, en mamíferos se ha observado que el riesgo de extinción no se relaciona con su amplitud de hábitat (Collen et al., 2011). Por lo tanto, la relación de amplitud de hábitat y riesgo de extinción, o variables relacionadas, puede depender del grupo de interés. Esta dependencia difícilmente puede ser observada si se utiliza grandes grupos como filos o clases, por lo que realizar estudios enfocados en linajes específicos como familias o géneros sigue siendo de gran importancia.

En cuanto a murciélagos, el estudio de amplitud de nicho se ha llevado a cabo desde diversos componentes incluyendo la dieta, el hábitat, tolerancia térmica y uso de refugio, pero al igual que con otros grupos, la mayoría de estos estudios son locales por lo que sus resultados son poco representativos para la especie como un todo (Andreas et al., 2013;

Ashrafi et al., 2011; Fenton, 1982; Kerches-Rogeri et al., 2020; Krüger et al., 2014; Magalhães de Oliveira et al., 2020; Shively et al., 2018). Por lo tanto, son pocos los estudios que se han realizado a gran escala, utilizando la distribución geográfica de las especies o gran parte de esta. En uno de estos estudios enfocado en especies insectívoras y amplitud de dieta, se encontró que esta no se relaciona con el tamaño corporal de las especies (Barclay & Brigham, 1991). En un estudio sobre murciélagos de la familia Rhinolophidae en África se observó que la amplitud de refugio (*i. e.* uso de diferentes tipos de refugio) y amplitud climática se relaciona de manera positiva con su área de distribución (Aronson, 2011). En un estudio global en donde se utilizó más de 900 especies de diversas familias, se encontró que la amplitud climática (*i. e.* tolerancia climática) presenta conservadurismo filogenético de nicho a nivel de orden, es decir, las especies tienden a conservar valores de amplitud climática similares a los de su ancestro y valores similares entre especies cercanas filogenéticamente (Peixoto et al., 2017). Sin embargo, a nivel de familia esto no se cumple para la familia Phyllostomidae, pero sí en Vespertilionidae y Pteropodidae (Peixoto et al., 2017).

Por otra parte, tres estudios se han enfocado en relacionar la amplitud de nicho y el riesgo de extinción. En estos estudios se ha encontrado que las especies con menor amplitud de refugio (*i. e.* especies especializadas en uno o pocos tipos de refugio) (Sagot & Chaverri, 2015), menor amplitud de hábitat (según su morfología alar) (Safi & Kerth, 2004), y menor amplitud de dieta (Boyles & Storm, 2007), poseen mayor riesgo de extinción según las clasificaciones de estado de conservación de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y los Recursos Naturales (IUCN, por sus siglas en inglés). Estos resultados reflejan la importancia de la amplitud de nicho en aspectos ecológicos y la diversidad de los murciélagos, además generan información de relevancia para su conservación, tomando en cuenta que es un grupo altamente amenazado a causa de la actividad humana (Frick et al., 2019; Mickleburgh et al., 2002).

En específico sobre los murciélagos de la familia Phyllostomidae se han realizado únicamente cuatro estudios sobre amplitud de nicho a gran escala, y ninguno de estos es sobre amplitud de hábitat. En un estudio realizado con cinco especies frugívoras se encontró que la amplitud de dieta se relaciona positivamente con la capacidad digestiva de las especies (Saldaña-Vázquez et al., 2015), por lo que especies con mayor amplitud de dieta (*i. e.* generalistas) tienen mayor capacidad digestiva que las especies con menor amplitud de dieta (*i. e.* especialistas). Otro estudio realizado a nivel de familia, el cual incluyó 74 especies, encontró que la amplitud climática se relaciona positivamente con el área de distribución geográfica, pero negativamente con la capacidad de dispersión de las especies (Varzinczak et

al., 2020), lo que indica que especies con mayor tolerancia climática suelen ser especies con distribución más amplia pero de baja movilidad. Por otra parte, estudios con enfoque más evolutivo encontraron que la flexibilidad del límite inferior de la amplitud térmica en especies nectarívoras (Ortega-García et al., 2017) y de la amplitud climática en la familia en general (Varzinczak et al., 2019), facilitó la colonización de zonas altas por parte de algunas especies que han logrado tolerar temperaturas bajas.

Por lo tanto, la presente investigación es un esfuerzo para comprender la amplitud de hábitat en las especies de la familia Phyllostomidae. Se espera aportar información clave para entender la relación entre amplitud de hábitat con rasgos morfológicos y ecológicos, así como con el riesgo de extinción de las especies. Con esto se pretende reducir el vacío de información que existe a la fecha sobre la amplitud de hábitat, y aportar a la conservación de las especies mediante información de relevancia.

La investigación se enfoca en la amplitud del hábitat y su posible relación con rasgos morfológicos y ecológicos, para lo cual se utiliza la masa corporal y el gremio trófico de las especies, respectivamente. Se pretende conocer también si la amplitud de hábitat se relaciona con el riesgo de extinción. Los resultados de estudios anteriores sobre mamíferos no voladores y aves sugieren que la amplitud de hábitat se relaciona de manera positiva con la masa corporal (Hernández-Fernández & Vrba, 2005; Reif et al., 2016). Además, estudios previos sobre reptiles, aves y vertebrados en general, sugieren que la amplitud de hábitat se relaciona de manera negativa con el riesgo de extinción (Böhm et al., 2016; Ducatez et al., 2014; Owens & Bennett, 2000; Tingley et al., 2013), y en murciélagos se ha encontrado esta misma relación utilizando otros componentes del nicho, como lo es el refugio, la dieta y el hábitat (de manera indirecta) (Boyles & Storm, 2007; Safi & Kerth, 2004; Sagot & Chaverri, 2015).

Tomando en cuenta lo anterior, a excepción del gremio trófico que a la fecha no ha sido utilizado en estudios previos, se generaron las siguientes predicciones: 1) se espera que la amplitud de hábitat se relacione positivamente con la masa corporal, esto debido a que en murciélagos se ha observado que el tamaño corporal (masa corporal) influye de manera positiva el uso del espacio (*e. g.* ámbito de hogar y distancia de vuelo) y recursos (*e. g.* alimento) (Freeman & Lemen, 2010; Giannini et al., 2020; Norberg 1994), 2) debido a características específicas de las especies animalívoras (*e. g.* insectívoros y carnívoros), tales como ámbito de hogar pequeño, poco abundantes, de baja movilidad y fidelidad de refugio (Albrecht et al., 2007; Arita, 1993; Bernard & Fenton, 2003; Kalko et al., 1999), se espera que tengan valores bajos de amplitud de hábitat y en promedio menos que las especies

plantívoras (*e. g.* frugívoras y nectarívoras), las cuales se consideran abundantes y de alta movilidad (Bernard & Fenton, 2003; Bianconi et al., 2006; Esbérard et al., 2017; Medellín et al., 2000), por otra parte, debido a particularidades de los murciélagos sanguinívoros y omnívoros no se generaron predicciones para estos gremios (ver adelante); y 3) se espera que la amplitud de hábitat se relacione de manera negativa con el riesgo de extinción, esto debido a que de manera general se ha encontrado que las especies con menor amplitud de nicho (*i. e.* especialistas) tienden a reducir sus poblaciones o desaparecer como respuesta a la perturbación de su hábitat (*e. g.* cambio de uso de suelo y cambio climático) por actividades humanas (Clavel et al., 2011)

1.2. Justificación

La amplitud de hábitat medida a gran escala indica la variación en cuanto al número de ambientes que una especie ocupa a lo largo de su distribución geográfica (Böhm et al., 2016), y de manera indirecta es un indicador de la capacidad que tienen las especies para tolerar la variación biótica y/o abiótica que presentan estos ambientes, como es el caso de las ecorregiones (Olson et al., 2001). La amplitud del hábitat ha sido estudiada en diversos grupos taxonómicos y se ha encontrado que se relaciona con múltiples rasgos, por ejemplo, con la distribución geográfica en primates o morfología alar y distancia de migración, así como con la amplitud de dieta y amplitud climática en aves (Eeley & Foley, 1999; Navarro-López, 2017; Reif et al., 2016) lo cual puede ser de ayuda para entender patrones de distribución y riqueza biológica (Gaston, 2008; Granot & Belmaker, 2020). Además, tomando en cuenta que la actividad humana amenaza la biodiversidad global y afecta principalmente a especies con menor amplitud de nicho (Clavel et al., 2011; Ducatez et al., 2014; Safi & Kerth, 2004), conocer la amplitud de hábitat de las especies es una herramienta fundamental para predecir su respuesta ante estas amenazas (Fisher et al., 2003; Le Viol et al., 2012), y con esto generar acciones prontas de conservación.

Por su parte, los murciélagos de la familia Phyllostomidae han sido utilizados en diversos estudios como modelos biológicos debido principalmente a su diversidad (Rojas et al., 2011; Rossoni et al., 2017; Simmons & Cirranello, 2020) y en estudios de campo debido a la facilidad de captura mediante redes de niebla, principalmente murciélagos frugívoros (Kalko & Handley, 2001; Simmons & Voss, 1998). Por esta razón, a la fecha existe gran cantidad de información sobre su biología (Fleming et al., 2020), la cual se incrementa a diario con nuevas publicaciones. Actualmente, existen diversos estudios para los cuales se ha recopilado información clave sobre estos murciélagos, como por ejemplo, su distribución

geográfica, masa corporal y dieta (Moyers-Arévalo et al., 2018; Rojas et al., 2011; Rojas et al., 2018). Agregado a lo anterior, la IUCN (iucnredlist.org) dispone de información sobre el estado de conservación de las especies que puede ser utilizada como un indicador del riesgo de extinción de las especies. Además, existe material digital disponible que permite clasificar la superficie terrestre en ambientes o ecosistemas, por ejemplo, zonas de vida y ecorregiones (FAO 2012; Olson et al., 2001). En conjunto, esta información es de gran relevancia para estudiar la amplitud de hábitat de estas especies, así como la relación con rasgos ecológicos, morfológicos y el riesgo de extinción.

Sin embargo, a pesar de que esta familia está ampliamente estudiada, y de la disponibilidad de información que existe en la actualidad, parte de su ecología a gran escala sigue siendo incomprendida (Peixoto et al., 2017; Varzinczak et al., 2019, 2020). Por ejemplo, aún se requiere información para comprender los mecanismos y procesos que han formado el patrón de distribución geográfica y diversidad que se observa actualmente. Se cree que estos murciélagos se originaron en la región tropical de Suramérica (Czaplewski et al., 2003; Lim 2009), y a partir de este punto a lo largo de su historia evolutiva se diversificaron y expandieron su distribución, por lo que han logrado colonizar casi de manera completa el continente americano incluidas las Antillas (Rojas et al., 2016). La distribución de las especies no es equitativa, por lo que algunas poseen amplia distribución, mientras que otras se restringen a zonas específicas. Por esta razón, la familia exhibe un patrón de riqueza marcado, en donde las zonas tropicales cerca del ecuador y las tierras bajas mantienen el mayor número de especies, mientras que las zonas de mayor latitud y altitud tienen un número menor de especies (Graham, 1983; Martins et al., 2015; Rex et al., 2008; Villalobos & Arita, 2010). Comprender la amplitud de hábitat de las especies de este grupo sería un aporte al conocimiento sobre el origen de sus patrones de distribución y diversidad. De manera específica, ayudaría a entender qué rasgos limitan la distribución geográfica actual de una especie.

Por otra parte, al igual que muchos otros grupos animales, los murciélagos se encuentran amenazados por la acción humana (*e. g.* pérdida de hábitat, fragmentación y sobreexplotación de recursos naturales) (Frick et al., 2019; Mickleburgh et al., 2002). Los murciélagos filostómidos no son la excepción, y en estudios previos se ha encontrado que algunas especies reducen su abundancia ante la perturbación de hábitat debido al cambio de uso de suelo (Carballo-Morales et al., 2021; Farneda et al., 2019; Gonçalves et al., 2017; Medellín et al., 2000), lo cual es dependiente de su gremio trófico, masa corporal y distribución geográfica. Esta reducción de poblaciones con el tiempo puede llevar a la extinción de las especies (Le

Viol et al., 2012). En el caso de los murciélagos filostómidos, esto puede significar la pérdida total o parcial de las funciones que cumplen en los ecosistemas neotropicales, incluyendo ambientes antropizados (Castillo-Figueroa, 2020). Estas funciones son esenciales, ya que debido a su diversidad trófica son importantes polinizadores, dispersores de semillas y controladores de poblaciones de vertebrados e invertebrados (Kunz et al., 2011), además debido a la abundancia de algunas especies, estos murciélagos son parte de la dieta de aves nocturnas (Escarlate-Tavares & Pessôa, 2005; Rocha & López-Baucells, 2014) y reptiles (Martin-Solano et al., 2016), e incluso de otros murciélagos (Oprea et al. 2014).

A la fecha no existen estudios que busquen predecir el riesgo de extinción en murciélagos filostómidos utilizando la amplitud de algún componente de nicho (pero ver Sagot & Chaverri, 2015). En estudios previos se ha utilizado la amplitud de hábitat con este fin y se ha encontrado que se relaciona negativamente con el riesgo de extinción en reptiles (Böhm et al., 2016; Tingley et al., 2013), en aves (Owens & Bennett, 2000) y en vertebrados en general (Ducatez et al., 2014). Este tipo de información puede ayudar a saber qué especies requieren ser priorizadas con el fin de proteger sus poblaciones y en general los ecosistemas que forman parte de su hábitat.

1.3. Planteamiento del problema

La amplitud del hábitat y su relación con rasgos morfológicos y ecológicos ha mostrado ser de gran ayuda para entender parte de la ecología de diversos grupos taxonómicos. Además, la amplitud de hábitat ha sido destacada en múltiples estudios por su relevancia en conservación debido a su relación con el riesgo de extinción de las especies. Sin embargo, para el caso de la familia Phyllostomidae este tipo de información no existe. Por lo tanto, el presente proyecto de investigación pretende, mediante el uso de métodos comparativos con enfoque filogenético y macroecológico, responder la siguiente pregunta:

¿Qué influencia tiene la masa corporal y el gremio trófico sobre la amplitud de hábitat en las especies de la familia Phyllostomidae, y como esta variación puede ayudar a predecir el riesgo de extinción de estas especies?

1.4. Objetivos

1.4.1. Objetivo general

- Evaluar la relación de la amplitud de hábitat con la masa corporal, el gremio trófico y el estado de conservación en murciélagos con distribución continental de la familia

Phyllostomidae, mediante un enfoque macroecológico y filogenético, como un aporte al conocimiento ecológico de la familia y a la conservación de sus especies.

1.4.2. Objetivos específicos

- Calcular una medida de amplitud de hábitat para las especies con distribución continental de la familia Phyllostomidae, mediante su distribución geográfica y las ecorregiones que estas abarcan.
- Estimar la influencia de la masa corporal y el gremio trófico sobre la amplitud de hábitat en especies con distribución continental de la familia Phyllostomidae, mediante análisis comparativos con enfoque filogenético.
- Determinar la relación entre la amplitud de hábitat con el estado de conservación de las especies con distribución continental de la familia Phyllostomidae, para su uso como predictor de riesgo de extinción.

2. Marco teórico

El estudio del nicho ecológico se basa en el análisis de la extensión de sus propiedades. La amplitud de nicho es una de estas propiedades y permite conocer el grado de especialización ecológica enfocada en uno de sus componentes (*i. e.* recursos o condiciones ambientales) (Carscadden et al., 2020), como lo es el hábitat. La amplitud de hábitat es la variación en cuanto al número de ambientes o ecosistemas en los que una especie se desarrolla (Böhm et al., 2016; González-Suárez et al., 2013). Esta se ha relacionado con rasgos en las especies (Gehring & Swihart, 2003; Reif et al., 2016), y con su riesgo de extinción (Ducatez et al., 2014).

Por otra parte, los murciélagos son mamíferos que se han logrado distribuir prácticamente a nivel global. Entre los murciélagos se encuentra la familia Phyllostomidae, que se distribuye únicamente en el neotrópico y es considerada una de las familias más diversas entre los vertebrados del planeta (Fleming et al., 2020; Freeman, 2000). Esta familia es esencial en los ecosistemas neotropicales (Castillo-Figueroa, 2020), sin embargo, algunas especies se ven amenazadas por la acción humana (Carballo-Morales et al., 2021; Farneda et al., 2019; Medellín et al., 2000).

A continuación, se presentan de manera detallada diferentes temáticas relacionadas a la presente investigación con el fin de aclarar los conceptos que serán utilizados a lo largo de la misma.

2.1. Nicho ecológico y amplitud de hábitat

El término nicho ecológico fue utilizado por primera vez a inicios del siglo XX (Elton, 1927; Grinnell, 1917). Sin embargo, fue Hutchison (1959; 1957) quien formalizó el término y definió el nicho ecológico como un hipervolumen de n-dimensiones, en donde estas dimensiones son aquellas variables o componentes bióticos y abióticos que permiten la persistencia de una especie. En otras palabras, estos componentes son los recursos de los que una especie dispone como sus fuentes de alimento o sitios de refugio, o las condiciones ambientales que logra tolerar como la temperatura o precipitación. Sin embargo, el nicho ecológico varía entre especies y a lo largo del tiempo evolutivo. Esta variación puede deberse a la interacción con el ambiente y el consumo de los recursos, lo cual se conoce como construcción del nicho (Laland et al., 2016; Odling-Smee et al., 1996). Por otra parte, el nicho ecológico refleja la manera en que las especies forman parte de los ecosistemas por lo que a su vez se relaciona de manera intrínseca con la variación de rasgos en las especies (Pigot et al., 2016; Reif et al., 2016; Schoener, 1971).

El nicho ecológico se caracteriza principalmente por sus propiedades: amplitud, solapamiento y posición, las cuales permiten estudiar el nicho de las especies desde distintas perspectivas (Carscadden et al., 2020). De manera específica, la amplitud de nicho fue definida inicialmente como el espacio que cubre el hipervolumen del nicho ecológico (Levins, 1968), sin embargo, esta definición se redujo a una única dimensión que forma parte del hipervolumen (Colwell & Futuyma, 1971; Sexton et al., 2017; Smith, 1982). Por lo tanto, la amplitud de nicho es una medida de variación e indica el uso de un recurso o el ámbito de tolerancia a una condición ambiental (Carscadden et al., 2020). Esta variación puede ser mayor o menor en dependencia del componente del nicho y de las especies de interés, por lo que el nicho puede ser amplio o estrecho. Este gradiente amplio-estrecho de nicho ecológico es utilizado como medida de especialización ecológica (Devictor et al., 2010; Futuyma & Moreno, 1988), y las especies con nicho amplio se conocen como generalistas, mientras que las de nicho estrecho se conocen como especialistas.

La amplitud del nicho se ha estudiado utilizando diversos componentes del nicho como lo es la dieta (Benavidez et al., 2019; Brandl et al., 1994) o la tolerancia térmica (Ortega-García et al., 2017). El hábitat, el cual es el componente central de la presente investigación, es uno

de los más estudiados. De manera específica se conoce como amplitud de hábitat, e indica la variación en cuanto al número de ambientes o ecosistemas en los que una especie ocurre a lo largo de su distribución geográfica (Böhm et al., 2016; González-Suárez et al., 2013). Existen estudios que utilizan la amplitud de hábitat como medida de la variación de ambientes a nivel local (Devictor et al., 2008; Julliard et al., 2006; Kellner et al., 2019), sin embargo, estos serán ignorados debido al enfoque macroecológico del presente estudio. La amplitud de hábitat se ha relacionado con la variación de múltiples rasgos morfológicos y ecológicos en diversos grupos taxonómicos (Eeley & Foley, 1999; Essl et al., 2009; Navarro-López, 2017; Slatyer et al., 2013). Por otra parte, se ha relacionado también con aspectos de importancia para la conservación como lo es reducción de poblaciones (Le Viol et al., 2012; Warren et al., 2001), reducción del rango geográfico (Fisher et al., 2003) y riesgo de extinción (Böhm et al., 2016; Ducatez et al., 2014; Tingley et al., 2013).

2.2. Murciélagos filostómidos

El orden Chiroptera actualmente cuenta con aproximadamente 1400 especies (Simmons & Cirranello, 2020), las cuales se distribuyen prácticamente en todo el globo, con excepción de algunas islas y la Antártida (Nowak & Walker, 1994). Este grupo es el segundo con mayor número de especies entre los mamíferos, superado únicamente por los roedores (Burgin et al., 2018). Los murciélagos son los únicos mamíferos con capacidad de volar y de los pocos que realizan ecolocalización, lo cual les ha permitido colonizar lugares y consumir recursos que son prácticamente inalcanzables para muchos otros vertebrados (Kunz & Fenton, 2005). A lo largo de su distribución han logrado colonizar gran variedad de áreas tropicales, templadas y árticas, aunque su diversidad es mayor en el trópico (Parker et al., 1997; Siivonen & Wermundsen, 2008; Willig et al., 2003). Han logrado explorar diferentes estructuras naturales (*e. g.* vegetación de sotobosque, cavidades en troncos vivos o muertos, cavernas, etc.) y artificiales (*e. g.* tejados de casas, edificios, puentes, etc.) para su uso como refugio (Kunz, 1982; Kunz et al., 2003; Voss et al., 2016). Y a pesar de que la mayoría de las especies se alimentan de animales, principalmente insectos, las formas de captura y en general el comportamiento alimentario es muy diverso (Aizpurua & Alberdi, 2018; Arlettaz et al., 2001; Chiu et al., 2010; Kalko et al., 1999; Pavey, 2021; Stidsholt et al., 2021). Además, las especies de dos familias se alimentan de material vegetal (Wang et al., 2020), y una de estas, la familia Phyllostomidae, contiene especies que de manera excepcional se alimentan de sangre (Carter et al., 2021).

Los murciélagos de la familia Phyllostomidae, también conocidos como murciélagos neotropicales de hoja nasal, son cerca de 220 especies superada únicamente por la familia Vespertilionidae en cuanto a número de especies (Simmons & Cirranello, 2020). Los murciélagos filostómidos se originaron en el neotrópico, específicamente en el norte de América del sur, hace aproximadamente entre 30 o 40 millones de años (Jones et al., 2005; Shi & Rabosky, 2015; Teeling et al., 2005). Desde su origen esta familia ha logrado expandir su distribución al punto de colonizar regiones subtropicales, por lo que se distribuyen desde el norte de Argentina y Chile, hasta el sur de Estados Unidos (Rojas et al., 2016). La distribución de las especies no es homogénea a lo largo del continente, siendo el trópico y las tierras bajas las zonas de mayor riqueza, la cual se reduce con el aumento latitudinal y altitudinal (Graham, 1983; Martins et al., 2015; Rex et al., 2008; Stevens, 2006; Villalobos & Arita, 2010). Sin embargo, debido a la diversidad de ecosistemas en el continente americano, estos murciélagos habitan desiertos (Fleming & Holland, 2018), bosques tropicales (Ávila-Cabadilla et al., 2014; Rex et al., 2008), sabanas (Olímpio et al., 2016; Zortéa & Alho, 2008), páramos (Carrera-E et al., 2019) y áreas antropizadas (Medina et al., 2007; Numa et al., 2005; Verde et al., 2018), entre otros.

Los murciélagos neotropicales de hoja-nasal son considerados la mayor radiación adaptativa entre los mamíferos y uno de los grupos más diversos entre los vertebrados (Fleming et al., 2020; Freeman, 2000). Esta diversidad se observa en múltiples rasgos, entre estos su dieta. Se cree que el ancestro de la familia tenía una dieta principalmente insectívora, al igual que la mayoría de las especies en el orden (Rojas et al., 2011). Sin embargo, durante su historia evolutiva, adaptaciones morfológicas, fisiológicas y ecológicas tuvieron lugar lo cual facilitó la diversificación y especialización de su dieta (Datzmann et al., 2010; Dumont et al., 2012; Rojas et al., 2012; Saldaña-Vázquez et al., 2015; Schondube et al., 2001; Stockwell, 2001). Por lo tanto, debido a estas adaptaciones en esta familia hay especies frugívoras (subfamilia Stenodermatinae y Carollinae), nectarívoras y polinívoras (subfamilias Glossophaginae y Lonchophyllinae), sanguinívoras (subfamilia Desmodontinae), insectívoras (subfamilias Macrochinae y Micronycterinae) y carnívoras (subfamilia Phyllostominae), además tiene muchas especies omnívoras distribuidas en las diferentes subfamilias (Rojas et al., 2011). Esta variación en la dieta les confiere gran importancia en los ecosistemas neotropicales, llegando a ser considerados como organismos esenciales. Estos murciélagos son importantes polinizadores y dispersores de más de 700 especies de plantas, además son importantes controladores de poblaciones de vertebrados e invertebrados (Jones et al., 2017; Kalka & Kalko, 2006; Kunz et al., 2011; Marques et al., 2015; Tschapka & von Helversen,

2007; Vehrencamp et al., 1977). Estas funciones las realizan también en zonas antropizadas como cultivos o áreas urbanas, por lo que llegan a afectar de manera positiva la economía de la zona (Librán-Embú et al., 2017; Tremlett et al., 2020).

Por otra parte, en general los murciélagos se consideran mamíferos pequeños, con un ancestro que pudo haber pesado alrededor de 12 gramos (Moyers-Arévalo et al., 2018), lo cual está por debajo del promedio y la mediana entre las especies modernas (aproximadamente 45 y 15 gramos, respectivamente). Sin embargo, existen especies como *Acerodon jubatus* y *Pteropus vampyrus* (familia Pteropodidae) que pueden llegar a pesar más de 1000 gramos (Kunz & Jones, 2000). Entre los murciélagos filostómidos no hay especies que alcancen tal magnitud, pero de igual forma poseen gran variación en cuanto a pesos (Giannini et al., 2020). Al igual que en otras familias, en la familia Phyllostomidae hay especies pequeñas que rondan los cinco gramos como es el caso de *Micronycteris brosetti*, *M. yatesi*, *Ectophylla alba* y *Lichonycteris obscura* (Wilman et al., 2014). La familia cuenta también con especies de gran tamaño que pueden rondar o superar los 100 gramos como es el caso de *Chrotopterus auritus*, *Phyllostomus hastatus*, *P. latifolius* y *Vampyrum spectrum* (Wilman et al., 2014). Este último, *V. spectrum*, es el murciélago de mayor tamaño en el continente americano, ya que su peso ronda los 180 gramos (Acosta & Azurduy, 2006; Navarro & Wilson, 1982).

Finalmente, los murciélagos filostómidos al igual que el orden en general se encuentran amenazados por la actividad humana (Jones et al., 2009; Mickleburgh et al., 2002). En el neotrópico, la destrucción de bosques y la expansión de la actividad agrícola, ganadera y la urbanización amenaza la biodiversidad de la región incluyendo la familia Phyllostomidae (Castillo-Figueroa, 2020; Frick et al., 2019). Algunas especies de esta familia sufren reducción de sus poblaciones o incluso desaparecen ante la perturbación y fragmentación de hábitat, lo cual se ha relacionado con aspectos intrínsecos y extrínsecos de las especies (Carballo-Morales et al., 2021; Farneda et al., 2019; Otálora-Ardila & López-Arévalo, 2021). La reducción de las poblaciones puede a su vez generar la pérdida de especies, lo cual puede significar el desequilibrio en los ecosistemas neotropicales debido a la importancia de estos murciélagos (Díaz et al., 2013; Dirzo et al., 2014; Newbold et al., 2020).

A la fecha, las especies de murciélagos filostómidos se encuentran clasificadas por la IUCN en diversas categorías según su estado de conservación: 68.78% se encuentran categorizados como “Baja preocupación”, 6.8% como “Casi amenazadas” y 6.8% como “Amenazadas” (*i. e.* Vulnerables, En peligro y En peligro crítico) (IUCN 2021). Además, 17.6% están categorizadas como “Deficiente de datos”, lo cual indica que estas especies no

cuentan aún con la información necesaria para conocer su estado de conservación (IUCN 2021). Entre las especies “Amenazadas”, solo *Phyllonycteris aphylla* se encuentra en “Peligro crítico” (IUCN 2021). Esta especie al igual que *Chiroderma improvisum* son especies insulares, característica relacionada anteriormente con la vulnerabilidad y riesgo de extinción en murciélagos (Jones et al., 2009). De manera contraria, las demás especies con algún grado de riesgo de extinción (“Casi amenazadas”, “Amenazadas”) son especies de distribución continental. Algunas de estas especies tienen distribución restringida, por ejemplo, *Lonchophylla dekeyseri* y *Sturnira nana*, lo cual es parte de los criterios utilizados por la IUCN para asignar los estados de conservación y se ve respaldado por estudios previos (Jones et al., 2003; UICN 2012). Sin embargo, no todas las especies cuentan con características relacionadas de manera previa con el riesgo de extinción. Por otra parte, especies recientemente reportadas aún no han sido incluidas en la IUCN tal es el caso de *Lonchorhina mankomara* (Mantilla-meluk & Montenegro, 2016) y *Sturnira adrianae* (Molinari et al., 2017).

3. Marco metodológico

3.1. Objeto de estudio

La presente investigación se realizó utilizando como objeto de estudio a las especies de la familia Phyllostomidae (Orden Chiroptera) con distribución continental (aproximadamente 200 especies). Esta familia es reconocida por ser una de las mayores radiaciones adaptativas entre los vertebrados (Fleming et al., 2020; Freeman, 2000). Esto se refleja en su diversidad de aspectos morfológicos, fisiológicos y ecológicos (Arita, 1990; Rojas et al., 2011; Schondube et al., 2001).

Esta investigación tiene como objetivo evaluar si la variación morfológica y ecológica de las especies se relaciona con su capacidad para ocupar diferentes ambientes o ecosistemas a lo largo de su distribución geográfica, es decir, su amplitud de hábitat. Como variable morfológica se utilizó la masa corporal de las especies y como variable ecológica se utilizó el gremio trófico de las mismas. Por otra parte, la investigación pretende probar si la amplitud de hábitat puede ser de utilidad en predecir el riesgo de extinción de las especies, para lo cual se utilizaron los estados de conservación de IUCN. La amplitud de hábitat es un indicador del grado de especialización ecológica de las especies, y ha sido destacada en múltiples estudios por su relevancia en diversas ramas de biología (Aronson, 2011; Eeley & Foley,

1999; Forsman & Aberg, 2008; Gehring & Swihart, 2003; Overington et al., 2011; Reif et al., 2016), incluyendo biología de la conservación (Ducatez et al., 2014; Kellner et al., 2019; Le Viol et al., 2012).

3.2. Área de estudio

Debido a la naturaleza de la investigación no fue necesario realizar muestreos de campo en un área específica. Sin embargo, al ser una investigación macroecológica enfocada en las especies con distribución continental de la familia Phyllostomidae, se puede considerar esta distribución geográfica como el área de estudio de la investigación. La familia Phyllostomidae es endémica de América, y su distribución continental abarca desde el norte de Argentina y Chile hasta el sur de Estados Unidos (Rojas et al., 2016).

3.3. Métodos

Los datos requeridos para esta investigación se obtuvieron de literatura publicada y repositorios públicos en línea. Esta sección se divide según los objetivos específicos: ecorregiones y amplitud de hábitat, relación entre amplitud de hábitat con el tamaño corporal y gremio trófico, y relación entre la amplitud de hábitat con el riesgo de extinción. A continuación, se detalla los métodos utilizados para cumplir con estos objetivos. Todos los análisis se realizaron utilizando el lenguaje de programación R (versión 4.0.2; R Core Team, 2020) mediante el ambiente de desarrollo RStudio (Versión 1.4.1103; RStudio Team, 2021), por lo que solo se mencionan las funciones utilizadas y el paquete al que pertenece. En los casos en que se utilizó otro software, se hará la aclaración necesaria.

3.3.1. Ecorregiones y amplitud de hábitat

La amplitud de hábitat de una especie indica la variación en cuanto al número de ambientes o ecosistemas en los cuales una especie puede ejercer su forma de vida, por lo que puede ser medida utilizando el número de ecosistemas o ambientes que abarca su distribución geográfica (Böhm et al., 2016; González-Suárez et al., 2013). Para esta investigación se utilizó el área de distribución geográfica y número de ecorregiones ocupadas por las especies para calcular su amplitud de hábitat. A continuación se detalla la obtención de datos y el cálculo de la medida de amplitud de hábitat utilizada.

Distribución geográfica y ecorregiones

La distribución geográfica de los murciélagos filostómidos se obtuvo del trabajo de Rojas et al. (2018). Este estudio brinda capas geográficas de la distribución (capas de distribución) de especies de murciélagos neotropicales pertenecientes a la superfamilia Noctilionoidea, a la cual pertenece la familia Phyllostomidae. Estas capas representan una actualización a las capas de distribución de IUCN, debido a que incluyen registros de presencia recientes y toman en cuenta variables climáticas y espaciales. Las capas de distribución geográficas se utilizaron en formato GeoPackage (.gpkg), el cual es posible cargar a R (ver adelante).

Las ecorregiones se obtuvieron del trabajo de Olson et al. (2001), en el cual el material se presenta en formato de capa geográfica (.gpkg). Las ecorregiones son regiones o espacios geográficos específicos y sus límites son definidos según la flora y fauna que contienen, así como especies endémicas y condiciones climáticas (Olson et al., 2001). Debido a su grado de detalle, las ecorregiones ofrecen gran resolución y han sido utilizadas en estudios previos sobre especialización ecológica (Gehring & Swihart, 2003; González-Suárez et al., 2013) y como unidad de estudio para la conservación de especies (Fritz et al., 2009). La capa geográfica de ecorregiones (capa de ecorregiones) abarca el globo en su totalidad, por lo que se modificó en el software QGIS (versión 3.10.10-A Coruña; QGIS.org 2019) mediante la función cortar. Con esto se obtuvo una capa geográfica con 267 ecorregiones, las cuales están abarcadas por el área continental de América.

Cálculo de amplitud de hábitat

Antes de realizar el cálculo de amplitud de hábitat de las especies fue necesario obtener el número de ecorregiones que estas ocupan, para lo cual se utilizó las capas de distribución de las especies y la capa de ecorregiones. Las capas de distribución y la capa de ecorregiones se cargaron a R mediante la función readOGR del paquete rgdal (versión 1.5-21; Bivand et al., 2021). Además, las capas de distribución de las especies se limpiaron de errores especiales (e. g. corrección de geometrías), mediante la función clgeo_Clean del paquete cleangeo (versión 0.2-3; Blondel, 2019), esto con el fin de evitar problemas en pasos posteriores. Con la función crop del paquete raster (versión 3.4-5; Hijmans, 2020) se cortó la capa de ecorregiones según la capa de distribución de cada especie, y esto dio como resultado la lista de las ecorregiones, y por ende, el número de ecorregiones que estas ocupan (ver Anexo 1 y Anexo 2). En el caso de las especies: *Dermanura azteca*, *D. tolteca*, *Centurio senex*, *Choeronycteris mexicana*, *Desmodus rotundus*, *Diaemus youngi*, *Diphylla ecaudata*, *Glossophaga soricina*, *Leptonycteris nivalis*, *L. yerbabuena*, *S. hondurensis* y *S. parvidens*, debido a su amplia distribución y/o complejidad de su capa de distribución, la limpieza de

errores espaciales no fue suficiente por lo que fue necesario utilizar el software QGIS y la función cortar, la cual tiene la misma finalidad que crop del paquete raster en R.

El cálculo de la amplitud de hábitat se realizó utilizando el número de ecorregiones ocupadas por la especie y el área de su distribución (ver Anexo 1). Estas dos variables se encuentran parcialmente relacionadas, es decir, especies con mayor área de distribución ocupan también más ecorregiones y de igual forma, especies con menor área de distribución ocupan menos ecorregiones. Sin embargo, esta relación es difusa en valores intermedios, en donde especies con mayor área de distribución no implica mayor número de ecorregiones ocupadas, y especies con igual número de ecorregiones ocupadas pueden diferir por mucho en cuanto a su área de distribución. Lo anterior puede deberse a que las ecorregiones varían en tamaño, por ejemplo, las ecorregiones de tierras altas suelen tener menor tamaño que las ecorregiones de tierras bajas (Olson et al., 2001). Por lo tanto, con el fin de tomar en cuenta esta variación y tener una medida que indique la heterogeneidad del número de ecorregiones en el área de distribución se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) de estas dos variables, y se utilizó el primer componente principal (CP1) como medida de amplitud de hábitat. El CP1 se re-escaló con el fin de obtener una medida que varía de 1 a 10, por lo que especies con valores cercanos a 1 son aquellas de menor amplitud de hábitat (*i. e.* especialistas de hábitat) y especies con valores cercanos a 10 son aquellas de mayor amplitud de hábitat (*i. e.* generalistas de hábitat). El área de la distribución de las especies se calculó con la función gArea del paquete rgeos (versión 0.5-5; Bivand & Rundel 2020), el ACP se realizó con la función prcomp del paquete stats (versión 4.0.2; R Core Team, 2020) y los datos se re-escalaron con la función rescale del paquete scales (versión 1.1.1; Wickham & Seidel, 2020).

Finalmente, con el fin de visualizar la distribución continental de la familia Phyllostomidae y las ecorregiones que estas abarcan se generó un mapa de riqueza, y se resaltó las ecorregiones de mayor riqueza de especies. Esto se realizó con las funciones lets.presab del paquete letsR (versión 4.0; Vilela & Villalobos, 2015) y la función ggplot del paquete ggplot2 (versión 3.3.3; Wickham, 2016).

3.3.2. Relación de la amplitud de hábitat con el tamaño corporal y gremio trófico

Con el fin de conocer la influencia de variables ecológicas y morfológicas sobre la amplitud de hábitat se realizó un análisis comparativo con enfoque filogenético. Para esto se utilizó la masa corporal, indicador de tamaño corporal, como variable morfológica y el

gremio trófico como variable ecológica. A continuación, se detalla el proceso de obtención de datos y el análisis de datos.

Tamaño corporal y gremio trófico

La masa corporal se obtuvo principalmente del estudio de Moyers-Arévalo et al. (2018), en el cual se compila este dato para más de 700 especies del orden Chiroptera. Se utilizaron fuentes de información complementarias con el fin de lograr el dato de masa corporal para el mayor número de especies posibles (Cordero-Schmidt et al., 2017; Faurby et al., 2018; Pacheco et al., 2018; Rocha et al., 2014; Wilman et al., 2014) (ver Anexo 1). En este estudio se utilizó la masa corporal como indicador de tamaño corporal, ya que es una variable ampliamente reportada por lo que se conoce para la mayoría de las especies.

El gremio trófico se obtuvo principalmente del material suplementario del estudio de Rojas et al. (2011). Este estudio presenta una clasificación del gremio trófico para la mayoría de los géneros de la familia Phyllostomidae, en donde se toma en cuenta los alimentos que forman parte de la dieta de manera predominante o estricta, y excluye los que son complementarios. Además, se utilizaron fuentes de información complementarias con el fin de lograr tener el gremio trófico de la mayor cantidad de especies posibles (Bolzan et al., 2015; Wilman et al., 2014; Zamora-Gutierrez & Ortega, 2020) (ver Anexo 1). Con esto se logró clasificar a las especies en siete gremios tróficos: frugívoros, nectarívoros, insectívoros, carnívoros, sanguinívoros, fitófagos y omnívoros. Siendo frugívoras aquellas especies que se alimentan principalmente de frutas, nectarívoras las que se alimentan principalmente de néctar y/o polen, insectívoras aquellas que se alimentan principalmente de invertebrados (*i. e.* insectos y otros invertebrados), carnívoras aquellas que se alimentan principalmente de vertebrados (*i. e.* carne), sanguinívoras aquellas que se alimentan de sangre, fitófagas aquellas que se alimentan tanto de frutas como de néctar y/o polen, y omnívoras aquellas que se alimentan tanto de animales (*i. e.* invertebrados y/o vertebrados) como materia vegetal (*i. e.* frutas, néctar y/o polen).

Regresión filogenética

Se realizó un análisis comparativo con enfoque filogenético para estimar la relación entre la amplitud de hábitat con la masa corporal y el gremio trófico. Se decidió utilizar este enfoque debido a que permite tomar en cuenta la no independencia de los datos debido a la historia evolutiva que comparten las especies (Felsenstein, 1985). Con este fin se utilizó regresiones filogenéticas generalizadas de mínimos cuadrados (PGLS, por sus siglas en

inglés). Los PGLS son regresiones generalizadas en donde mediante una matriz de covarianza se incluye la relación del linaje usando una filogenia y un modelo evolutivo (*e. g.* movimiento browniano o proceso Ornstein-Uhlenbeck, etc.). Previo al análisis, la amplitud del hábitat y la masa corporal se transformaron con logaritmo con el fin de reducir el sesgo a la derecha que presentan ambas variables. Para este análisis se utilizó la filogenia de Shi & Rabosky (2015), la cual contiene más de 800 especies de murciélagos y fue construida con secuencias nucleares y mitocondriales, por lo que tiene gran apoyo y ha sido empleada previamente en estudios sobre murciélagos filostómidos (Varzinczak et al., 2019, 2020). Los PGLS se realizaron con la función `gls` del paquete `nlme` (versión 3.1-148; Pinheiro et al., 2020).

En específico para esta investigación, se generaron una serie de modelos empleando diferentes fórmulas (*i. e.* combinaciones de variables independientes) y dos modelos evolutivos. Entre las fórmulas empleadas se incluyen cinco para los modelos alternativos, y una para los modelos nulos (Cuadro 1). Los modelos alternativos son aquellos que incluyen al menos una variable independiente en la fórmula (*i. e.* masa corporal y gremio trófico), y los modelos nulos son los que incluyen únicamente el intercepto. Por otra parte, los modelos evolutivos utilizados fueron el movimiento browniano (BM) y el proceso de Ornstein-Uhlenbeck (OU). Las matrices de BM y OU ajustan los datos según los parámetros λ y α , respectivamente, y se construyeron utilizando la función `corPagel` y `corMartins` del paquete `ape` (versión 5.4-1; Paradis & Schliep, 2019). En el caso de BM, λ puede variar de 0 a 1, lo cual indica la dependencia filogenética de la variación de los rasgos (*i. e.* señal filogenética) (Freckleton et al., 2002). Por lo tanto, λ igual a 0 indica que la variación de los rasgos no es filogenéticamente dependiente y, por el contrario, λ igual a 1 indica que los rasgos son dependientes filogenéticamente, y que evolucionaron de acuerdo a BM (Freckleton et al., 2002). Por otra parte, α es la fuerza de selección que actúa sobre los rasgos que puede variar de 0 a infinito (Butler & King, 2004). Debido a que OU tiene implícito BM, α igual a 0 indica que no hay fuerza de selección y que el rasgo varía únicamente según BM, mientras que valores de α mayores a 0 indican la intensidad de la fuerza de selección (Butler & King, 2004). Sin embargo, conforme el valor de α se incrementa también se aumenta la independencia filogenética, por lo que modelos con valores altos de α pueden asemejarse a modelos con λ igual a cero, es decir, modelos sin corrección filogenética (Paradis 2014). Tomando en cuenta la variación posible de estos parámetros (λ y α), se generaron réplicas en donde se mantuvo constante la fórmula (ver Cuadro 1) y el

modelo evolutivo de los PGLS, pero, el valor de λ varió de 0 a 1 con intervalos de 0.01, y el valor de α varió de 0 a 500, con intervalos de 0.5.

Cuadro 1. Fórmulas empleadas en la generación de modelos de regresión filogenética.

Fórmula
AH ~ Masa + GT + Masa : GT
AH ~ Masa + GT
AH ~ Masa
AH ~ GT
AH ~ Masa : GT
AH ~ 1*

* Fórmula empleada para los modelos nulos, AH es amplitud de hábitat, Masa es masa corporal, GT es gremio trófico y los símbolos “+” y “:” indican efecto adicional e interacción, respectivamente.

Debido a la gran cantidad de modelos generados (más de 6000 modelos) se utilizó un enfoque de inferencia multimodal empleado el Criterio de Información de Akaike corregido para muestras pequeñas (AICc). Este enfoque estadístico permite seleccionar el mejor modelo tomando en cuenta su ajuste y su complejidad (número de parámetros) (Wagenmakers & Farrell, 2004). Entre las réplicas (*i. e.* modelos en donde la única variación fue el valor del parámetro del modelo evolutivo) se seleccionó una, la cual tiene el valor del parámetro que genera el modelo de menor AICc. Con esto, se obtuvieron finalmente 12 modelos que representan las seis fórmulas y los dos modelos de evolución empleados. A estos modelos se les calculó el valor de pesos de AIC (AICw), el cual indica la probabilidad de que el modelo sea el mejor modelo, por lo que el mejor modelo será el de mayor AICw (Wagenmakers & Farrell, 2004). Por lo tanto, se utilizó el valor de AICw para conocer cuáles son los mejores modelos. Finalmente, se aplicó una prueba de *post hoc* ajustadas por el método Tukey mediante la función emmeans del paquete emmeans (versión 1.5.3; Lenth, 2020).

3.3.3. Relación de la amplitud de hábitat con el riesgo de extinción

Con el fin de conocer si la amplitud de hábitat puede predecir el riesgo de extinción de las especies, se realizó un análisis comparativo con enfoque filogenético. Con este análisis se pretendió conocer si las especies con diferente riesgo de extinción se diferencian por su valor de amplitud de hábitat.

Riesgo de extinción

Como indicador de riesgo de extinción se utilizó la clasificación de estados de conservación propuestos por IUCN (enero 2021; referencia: 9bad664b-e9cd-46c3-8da8-c2c4ee2d19a7), lo cual se ha realizado en estudios anteriores (Ducatez et al., 2014; Sagot & Chaverri, 2015). Siendo las especies clasificadas como “Baja preocupación” las de menor riesgo de extinción seguidas por las que se clasifican como “Casi amenazadas”, “Vulnerables”, “En peligro” y “En peligro crítico” (LC, NT, VU, EN y CR, respectivamente). Estas últimas tres se agrupan como “Amenazadas” (TH). Las especies sin estado de conservación por deficiencia de datos (DD), fueron descartadas para el análisis, así como las especies que del todo no tienen datos en IUCN (ND).

Análisis de varianza con enfoque filogenético

Para conocer la relación entre la amplitud de hábitat y el riesgo de extinción, se realizó un Análisis de Varianza con enfoque filogenético (ANOVA filogenético). Este análisis consta de un ANOVA convencional, el cual luego se pone con una distribución nula generará mediante simulaciones de los datos dependientes sobre la filogenia y el modelo evolutivo BM (Garland et al., 1993; Revell, 2012). Debido a que la mayoría de las especies se encuentran bajo la categoría LC, y pocas están dentro de las demás categorías, se generó una nueva categoría agrupando a las especies NT y TH, la cual se nombró NTyTH, esto con el fin de evitar categorías con bajo número de muestra. Al igual que en el análisis anterior, la amplitud de hábitat se transformó mediante logaritmo con el fin de reducir el sesgo a la derecha y se utilizó la filogenia del estudio de Shi & Rabosky (2015). El ANOVA filogenético se realizó con la función *phylANOVA* del paquete *phytools* (versión 0.7-10; Revell, 2012), y se generaron 10000 simulaciones.

Finalmente, la diferencia de medias observada en el ANOVA filogenético se puso a prueba mediante una distribución nula, con el fin de conocer la probabilidad de que esta diferencia se dé de manera aleatoria. La distribución nula se construyó mediante diferencia de medias obtenidas de 10000 aleatorizaciones de los valores de amplitud de hábitat y la asignación de las categorías (LC o NTyTH; respetando la proporción observada).

4. Resultados

Esta sección se divide en tres según los objetivos específicos, de igual forma como se realizó en los métodos: Ecorregiones y amplitud de hábitat, Relación entre amplitud de hábitat con el tamaño corporal y gremio trófico, y Relación entre la amplitud de hábitat con el riesgo de extinción.

4.1. Ecorregiones y amplitud de hábitat

Se logró obtener la capa geográfica de la distribución de 195 especies, por lo que fue posible calcular el valor de amplitud de hábitat para este mismo número de especies (ver adelante; Anexo 1). Estas especies en total ocupan 164 ecorregiones a lo largo de América, sin embargo, en el norte de América del sur se concentra la mayor cantidad de especies. Se encontró que las ecorregiones de mayor riqueza son las que se encuentran en la cordillera de los Andes o cerca de esta (Figura 1). Siendo el Páramo Andino del Norte la ecorregión con mayor número de especies, mientras que las ecorregiones de menor riqueza son las que se encuentran cerca de los límites de la distribución de la familia, es decir, el sur de Estados Unidos y norte de México, y en el norte de Argentina, Chile y Uruguay. En el caso de las especies, se encontró que en promedio ocupan 41.44 ecorregiones. Sin embargo, especies como *Lonchophylla orcesi*, *Lophostoma kalkoae* y *S. nana*, ocupan únicamente una ecorregión. Mientras que otras especies ocupan mayor cantidad de ecorregiones como es el caso de *D. rotundus* con 153 ecorregiones y *G. soricina* con 145 ecorregiones. En el anexo 2 se presenta de manera completa el nombre de las ecorregiones que cada especie ocupa.

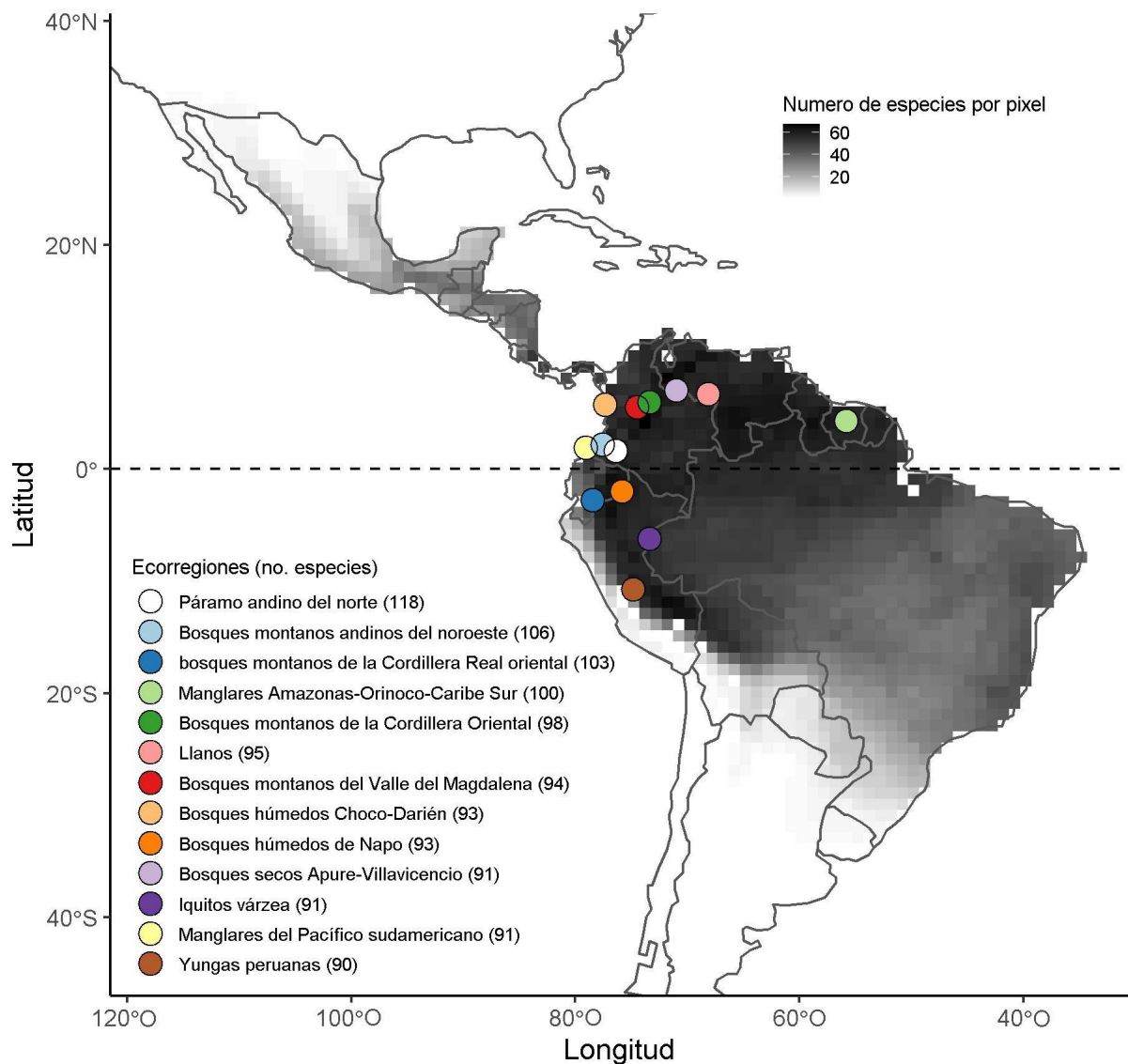


Figura 1. Mapa de la distribución continental de la familia Phyllostomidae con un gradiente de riqueza según el número de especies por píxel (un grado) y ubicación de las ecorregiones con mayor número de especies.

En el ACP se encontró que el primer componente principal (CP1) logró explicar el 94.66% de la variación de las variables incluidas en el análisis, área de distribución y número de ecorregiones ocupadas. El valor de CP1 contiene información de ambas variables, las cuales a pesar de estar aparentemente relacionadas positivamente, en valores intermedios esta relación es difusa (Figura 2), por lo que no es posible decir que mayor área de distribución implica un mayor número de ecorregiones. Se encontró que la mayoría de las especies tienen valores de amplitud de hábitat bajos, y que el valor promedio es de 3.03. La especie *L. kalkoae* es la especie con menor amplitud de hábitat (*i. e.* la especie más especialista de hábitat) con un valor de 1, y *D. rotundus* es la especie con mayor amplitud de hábitat (*i. e.* la especie más generalista de hábitat) con un valor de 10.

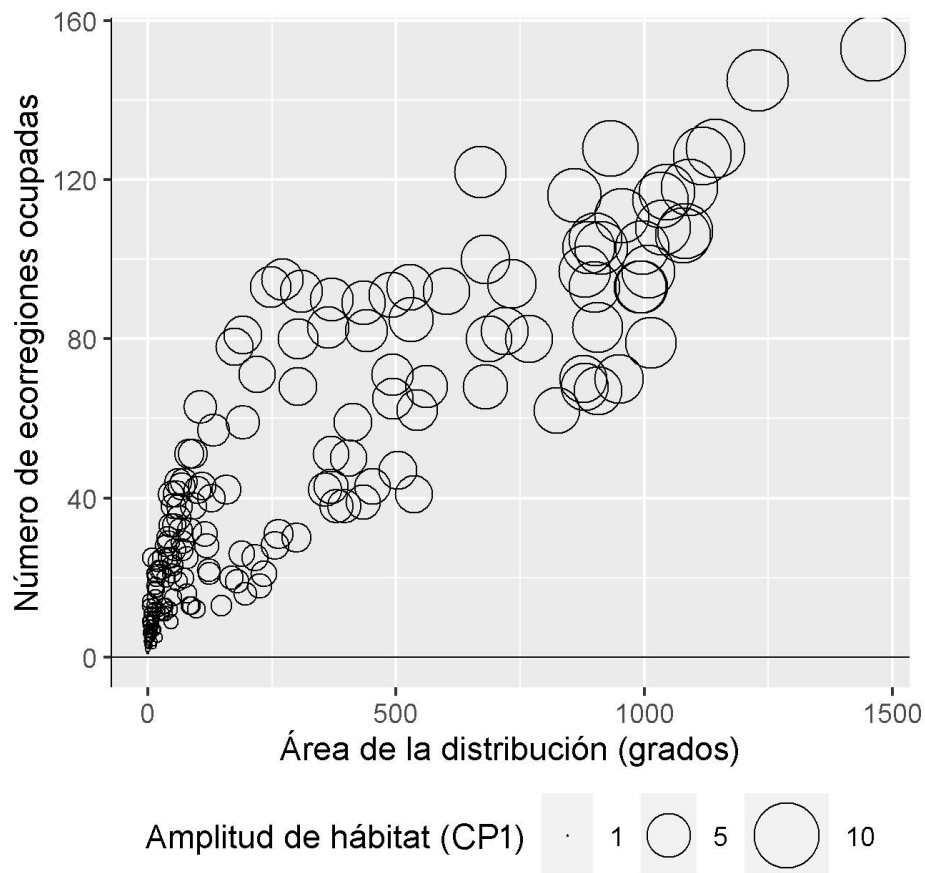


Figura 2. Amplitud de hábitat en relación con las variables utilizadas para su cálculo mediante el análisis de componentes principales, área de distribución geográfica y número de ecorregiones ocupadas.

4.2. Relación entre amplitud de hábitat con el tamaño corporal y gremio trófico

Se logró obtener el dato de masa corporal para 165 especies (Anexo 1). En general las especies tienen masa corporal baja, siendo 21.88 gramos el peso promedio. La especie de menor peso es *Micronycteris brosetti* con 4.72 gramos, y la especie de mayor peso es *Vampyrum spectrum* con 177.29 gramos. Por otra parte, se logró obtener el dato de gremio trófico para 195 especies, siendo en su mayoría frugívoras, con 104 especies, seguidas por las insectívoras (35), nectarívoras (30), omnívoros (17), fitófagas (5), sanguívoras (3) y carnívoras (1) (Anexo 1). Sin embargo, a pesar de la disponibilidad de datos, masa corporal, gremio trófico y amplitud de hábitat, el análisis se realizó únicamente con 134 especies que son las que además se encuentran en la filogenia de Shi & Rabosky (2015), excluyendo a la especie *V. spectrum* por ser la única carnívora (Figura 3).

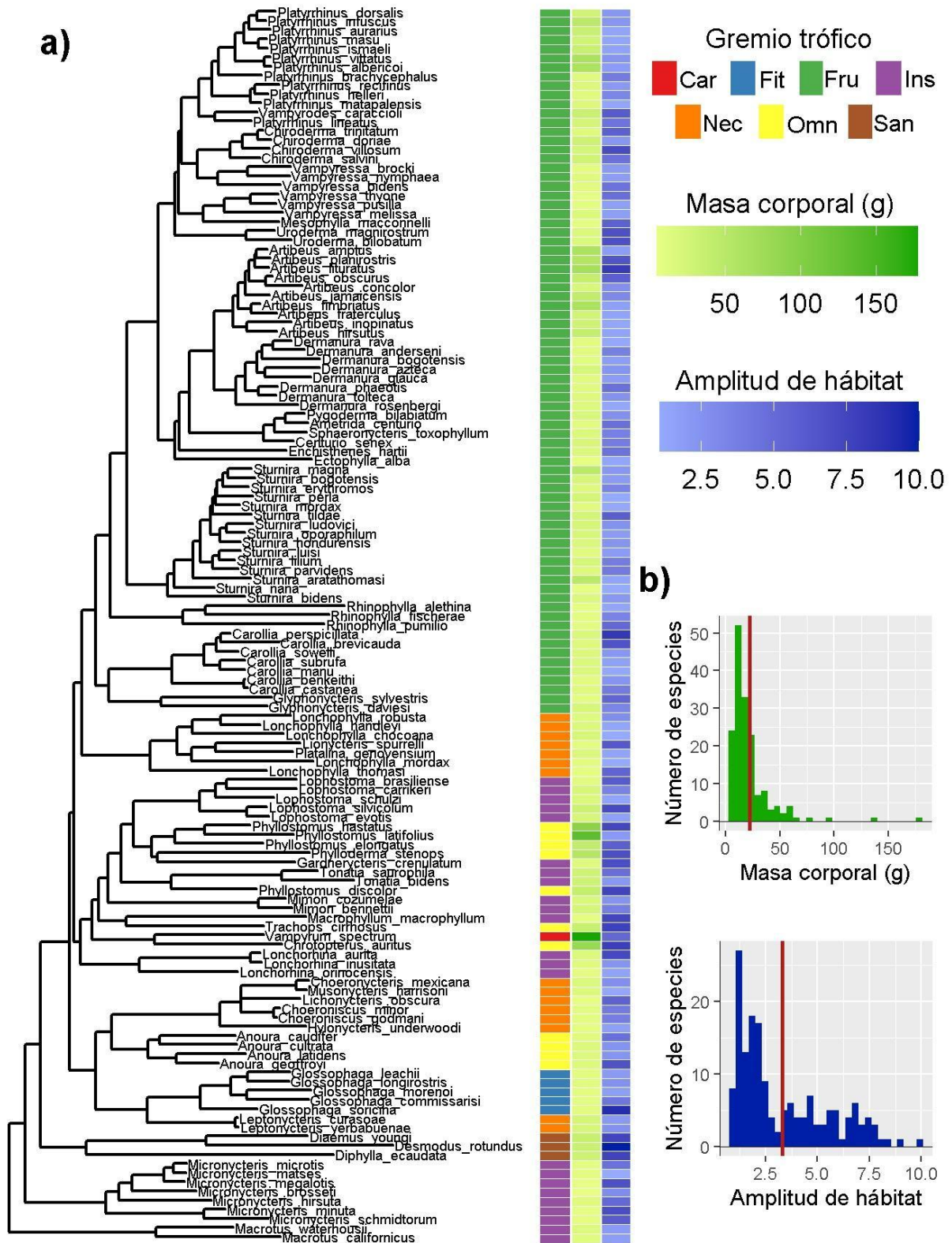


Figura 3. a) Filogenia de la familia Phyllostomidae (tomada de Shi & Rabosky, 2015), y el gremio trófico, masa corporal y amplitud de hábitat de las especies. En donde Car es carnívoro, Fit es fitófago, Fru es frugívoro, Ins es insectívoro, Nec es nectarívoro, Omn es omnívoro y San es sanguinívoro. b) Histogramas de la distribución de la masa corporal y amplitud de hábitat, en donde la línea roja indica el valor promedio de ambas variables.

Del total de modelos realizados se seleccionó, según el valor de AICc, uno por cada una de las seis fórmulas y los dos modelos evolutivos utilizados (BM y OU), con lo que se obtuvieron doce modelos (Cuadro 2). De estos doce modelos se encontró que el mejor modelo, según el valor de AICw, indica que la amplitud de hábitat de las especies se explica por el gremio trófico al que pertenecen (AICw = 25.7%). El segundo mejor modelo, el cual también tiene un valor alto de AICw (21.2%), de igual forma señala que el gremio trófico explica la variación de amplitud de hábitat, pero requiere de la interacción con la masa corporal. Ambos modelos contienen matrices de covarianza generadas con OU como modelo de evolución, y valores relativamente altos de α (>200). Estos valores indican que los rasgos están sometidos a una fuerte presión selectiva, por lo que los residuos del modelo son prácticamente independientes de la filogenia empleada (Paradis 2014). Esto se confirma con los siguientes dos modelos, los cuales utilizan la misma fórmula, y BM como modelo evolutivo con λ igual a cero.

Cuadro 2. Modelos de regresión filogenética generados para conocer la influencia de la masa corporal y el gremio trófico sobre la amplitud de hábitat.

Fórmula	Modelo evolutivo (parámetro)	d	AICc	AICw (%)
AH ~ GT	OU ($\alpha = 240.5$)	7	250.1035	25.7
AH ~ Masa : GT	OU ($\alpha = 232$)	8	250.4904	21.2
AH ~ GT	BM ($\lambda = 0$)	7	250.8357	17.8
AH ~ Masa : GT	BM ($\lambda = 0$)	8	251.1672	15.1
AH ~ Masa + GT	OU ($\alpha = 236$)	8	251.8591	10.7
AH ~ Masa + GT	BM ($\lambda = 0$)	8	252.51	7.7
AH ~ Masa + GT + Masa : GT	OU ($\alpha = 248.5$)	13	257.0585	0.8
AH ~ Masa + GT + Masa : GT	BM ($\lambda = 0$)	13	257.9993	0.5
AH ~ 1*	BM ($\lambda = 0.22$)	2	259.6894	0.2
AH ~ Masa	BM ($\lambda = 0.21$)	3	261.3350	0.1
AH ~ 1*	OU ($\alpha = 143.5$)	2	261.5322	0.1
AH ~ Masa	OU ($\alpha = 123$)	3	263.0747	0

*modelos nulos, d es el número de parámetros del modelo, AICc es Criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas (por sus siglas en inglés), AICw es pesos de AIC, AH es la amplitud de hábitat, Masa es masa corporal, GT es gremio trófico y los símbolos “+” y “:” indican efecto adicional e interacción, respectivamente.

El mejor modelo PGLS incluye únicamente al gremio trófico y una corrección filogenética por OU. Este modelo indica que la amplitud de hábitat (*i. e.* logaritmo de la amplitud de hábitat) es dependiente del gremio trófico (Figura 4). Mediante la prueba *post hoc* se encontró que la amplitud de hábitat es estadísticamente mayor en el gremio omnívoro (IC =

1.2454 - 1.9601) y sanguinívoro (IC = 1.4310 - 2.7996), que en el gremio frugívoro (IC = 0.8359 - 1.1124) y nectarívoro (IC = 0.5172 - 1.1639). Por otra parte, la amplitud de hábitat promedio del gremio fitófago (IC = 0.6318 - 1.6920) e insectívoro (IC = 0.9880 - 1.4873) no se diferencian de ningún otro gremio.

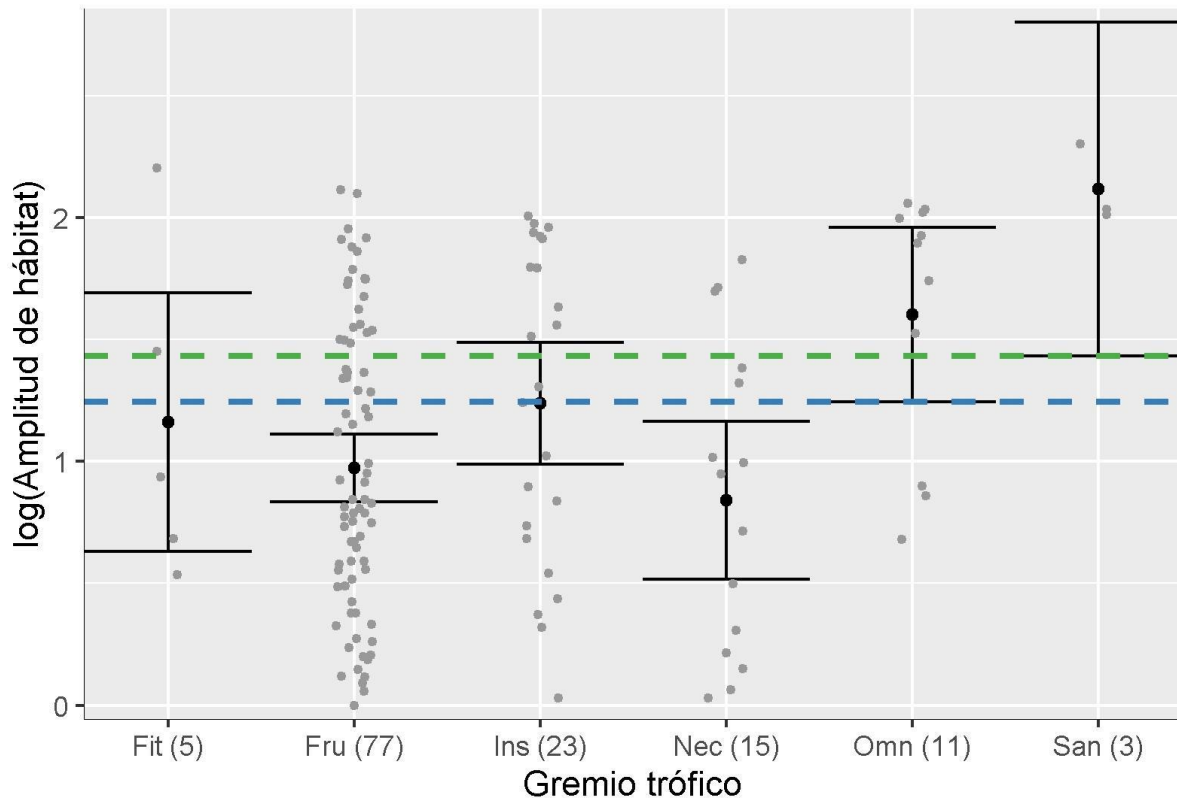


Figura 4. Amplitud de hábitat promedio (*i. e.* logaritmo de la amplitud de hábitat con corrección filogenética) de los gremios tróficos, con sus respectivos intervalos de confianza al 95%. Las líneas punteadas verde y azul corresponden al límite inferior del intervalo de confianza de los gremios sanguinívoro y omnívoros, respectivamente. Los puntos grises corresponden a la amplitud de hábitat (*i.e.* logaritmo de la amplitud de hábitat) sin corrección filogenética, de las especies según su gremio trófico. En donde Fit es fitófago, Fru es frugívoro, Ins es insectívoro, Nec es nectarívoro, Omn es omnívoro y San es sanguinívoro.

El segundo mejor modelo incluye interacción entre el gremio trófico y la masa corporal, y corrección filogenética por OU. Este modelo indica que la amplitud de hábitat (*i. e.* logaritmo de la amplitud de hábitat) varía en relación con la masa corporal y el gremio trófico (Figura 5). Se observa que la pendiente del gremio omnívoro y sanguinívoro es positiva (0.0786 y 0.225, respectivamente), por lo que en las especies de estos gremios el aumento de masa corporal está asociado con el aumento de amplitud de hábitat. Por otra parte, el gremio fitófago, frugívoro, insectívoro y nectarívoro mostraron una pendiente negativa (-0.0721,

-0.1158, -0.0401 y -0.2169, respectivamente), por lo que en las especies de estos gremios el aumento de masa corporal está asociado con la reducción de amplitud de hábitat.

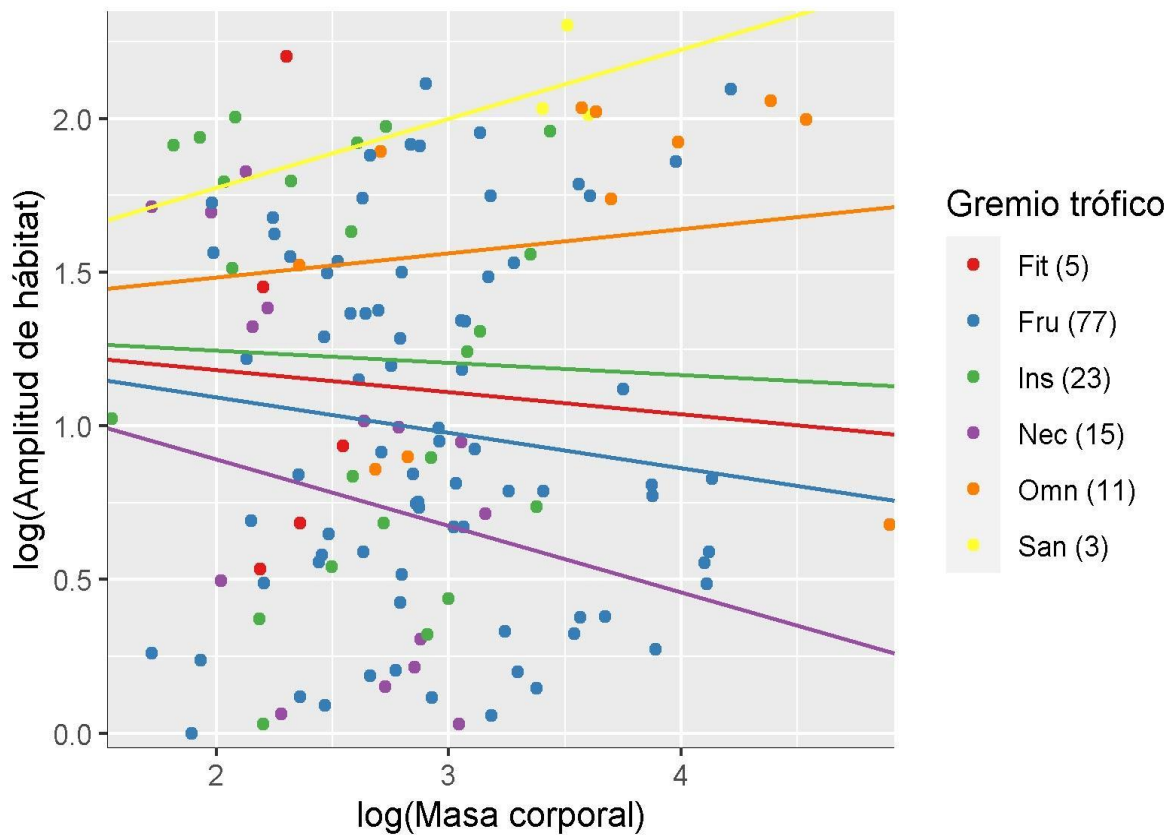


Figura 5. Relación entre la masa corporal y amplitud de hábitat según el gremio trófico de las especies. Las líneas indican la pendiente de dicha relación para cada uno de los gremios tróficos (según el modelo corregido filogenéticamente), y los puntos dispersos corresponden a las especies incluidas en el análisis (sin corrección filogenética). El color indica el gremio trófico al que corresponde la línea de pendiente y los puntos. En donde Fit es fitófago, Fru es frugívoro, Ins es insectívoro, Nec es nectarívoro, Omn es omnívoro y San es sanguinívoro.

4.3. Relación de la amplitud de hábitat con el riesgo de extinción

Se encontró que de las 195 especies a las que se les calculó la amplitud de hábitat, 152 especies están clasificadas bajo uno de los estados de conservación de la IUCN (Figura 7; Anexo 1). El estado LC tiene 129 especies, siendo el de mayor representatividad, mientras que los estados NT, VU y EN tienen 11, 7 y 5 especies, respectivamente. Además, 33 especies tienen la clasificación DD, y 10 especies aún no se incluyen en IUCN.

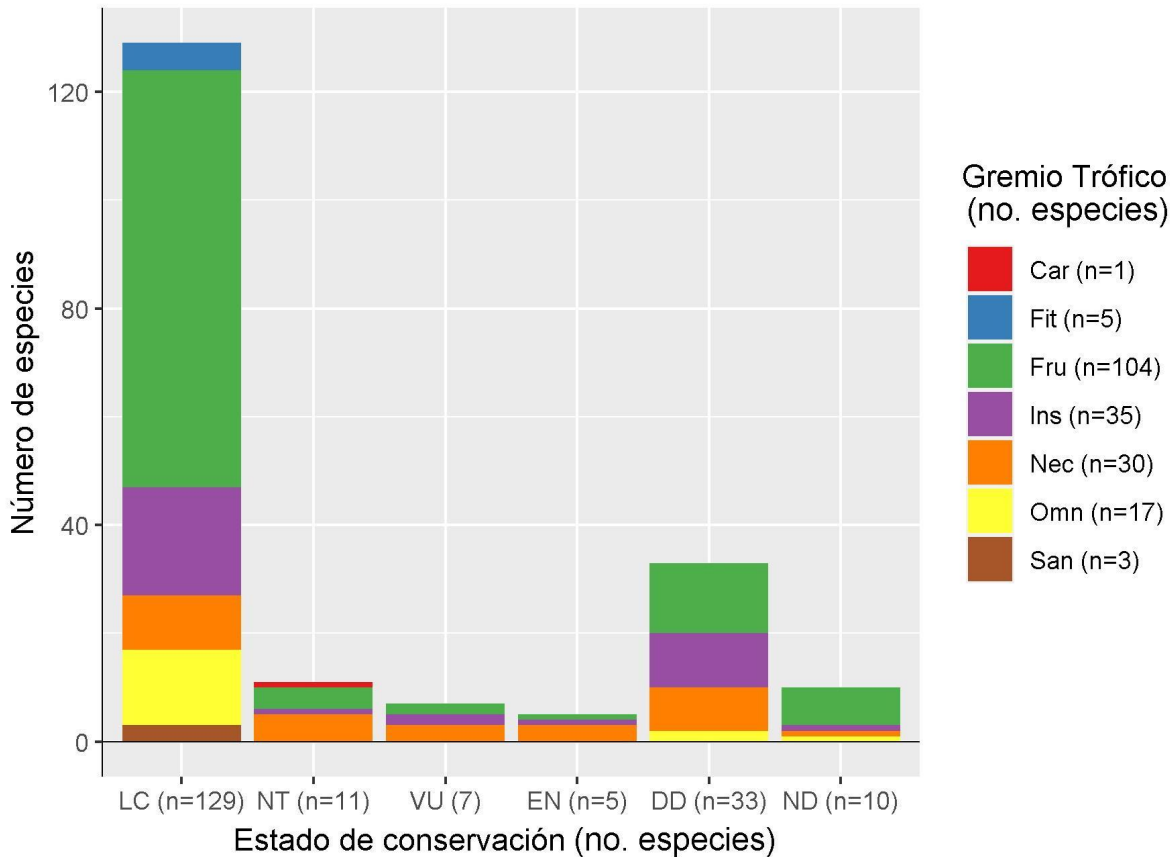


Figura 6. Distribución de las especies en los diferentes estados de conservación, en donde LC es “Baja preocupación”, NT es “Casi amenazada”, VU es “Vulnerable”, EN es “En peligro”, DD es “Deficiente de datos”, y ND son aquellas sin datos en IUCN. Los colores indican la proporción de especies por gremio trófico, en donde Car es carnívoro, Fit es fitófago, Fru es frugívoro, Ins es insectívoro, Nec es nectarívoro, Omn es omnívoro y San es sanguívoro.

El ANOVA filogenético se realizó únicamente con 127 especies, las cuales contienen información de amplitud de hábitat, estado de conservación (LC y NTyTH) y están presentes en la filogenia utilizada (Shi & Rabosky, 2015). Se encontró que la amplitud de hábitat promedio (*i. e.* logaritmo de la amplitud de hábitat promedio) difiere entre especies con distinto riesgo de extinción (Figura 7a). La amplitud de hábitat de las especies agrupadas como NTyTH (*i. e.* especies con mayor riesgo de extinción, IC = 0.7451 - 0.2245) es menor a la amplitud de hábitat de las especies con estado de conservación LC (*i. e.* especies con menor riesgo de extinción, IC = 1.3345 - 1.1145). Además, el promedio de la amplitud de hábitat de las especies con categoría DD y ND (especies que no fueron incluidas en ningún análisis; IC = 0.3764 - 0.1934 y 0.3706 - 0.1019, respectivamente) no difiere al de las especies NTyTH (Figura 7b).

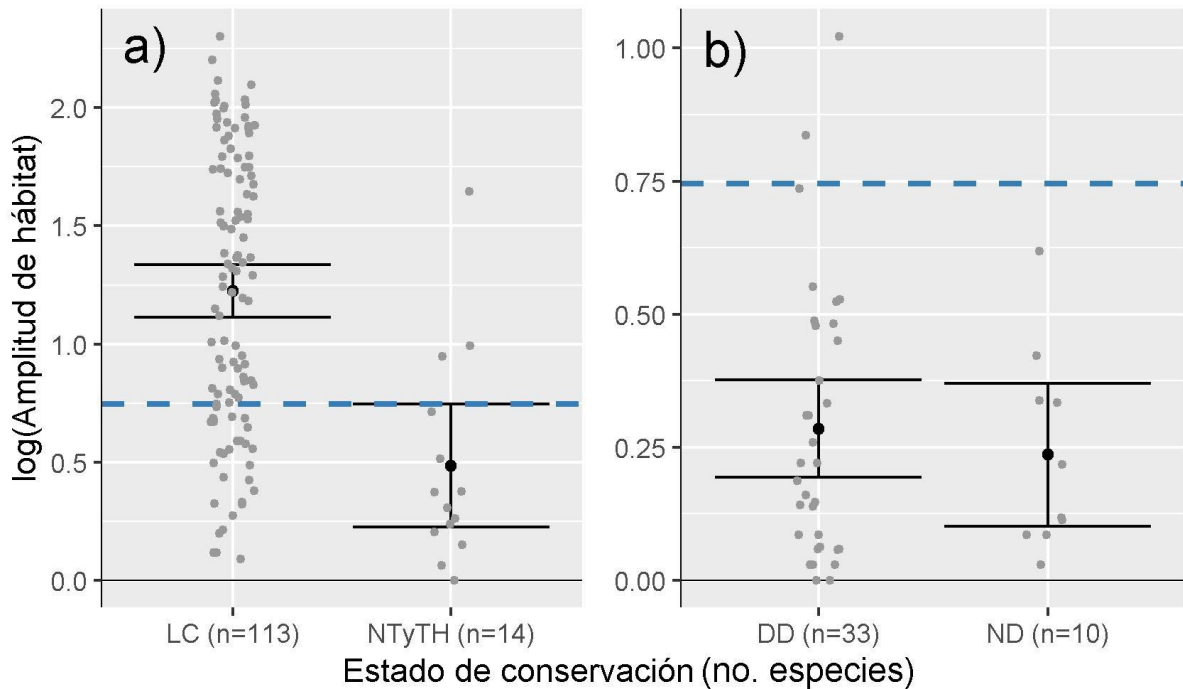


Figura 7. a) Amplitud de hábitat promedio de las especies bajo los estados de conservación Baja preocupación (LC), y Casi amenazadas y Amenazadas (NTyTH), con sus respectivos intervalos de confianza al 95%. b) Amplitud de hábitat promedio de las especies con deficiencia de datos (DD) y especies no incluidas en IUCN (ND) con sus respectivos intervalos de confianza al 95%. Los puntos dispersos indican el valor de amplitud de hábitat de cada una de las especies, según su estado de conservación, y la línea punteada azul indica el límite superior del intervalo de confianza de las especies NTyTH.

Finalmente, la diferencia entre el promedio de amplitud de hábitat de las especies LC y NTyTH obtenida en el ANOVA filogenético se puso a prueba mediante una distribución nula. Se encontró que esta diferencia es mayor que las diferencias obtenidas en los modelos nulos por lo que cae fuera del área de aceptación de la hipótesis nula (Figura 8). Con esto es posible afirmar que en promedio las especies con mayor riesgo de extinción tienen menor amplitud de hábitat, y que especies con menor riesgo de extinción tienen mayor amplitud de hábitat.

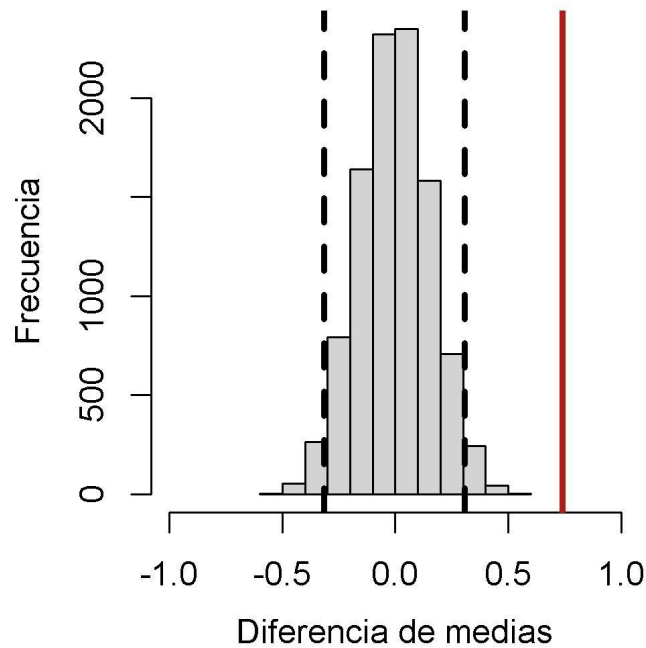


Figura 8. Distribución nula obtenida de diferencias de media tomadas de manera aleatoria. Las líneas punteadas negras delimitan el área de aceptación de la hipótesis nula, y la línea roja indica la diferencia de medias de amplitud de hábitat (i. e. logaritmo de la amplitud de hábitat) observada en el ANOVA filogenético.

5. Discusión

5.1. Amplitud de hábitat en murciélagos filostómidos

La amplitud de hábitat fue calculada utilizando el número de ecorregiones ocupadas por especie y su área de distribución geográfica. Se encontró que las especies no se distribuyen de manera homogénea, y las ecorregiones ubicadas al norte de Suramérica son las que concentran el mayor número de especies. Lo cual se ha observado en estudios previos sobre el gradiente de riqueza en murciélagos neotropicales (Alroy, 2019; Ramos-Pereira & Palmeirim, 2013; Villalobos & Arita, 2010). Además, se observó que especies con valores bajos de amplitud de hábitat se encuentran principalmente en las ecorregiones de mayor riqueza de murciélagos filostómidos. Estas observaciones corroboran lo encontrado en un meta-análisis reciente que muestra que la riqueza de un sitio se relaciona negativamente con la amplitud de nicho de sus especies (*i. e.* vertebrados, invertebrados y plantas), por lo que las especies en sitios de alta riqueza suelen ser más especialistas (Granot & Belmaker, 2020). Con esto se muestra que la amplitud de hábitat, y posiblemente la amplitud de nicho en

general, se relaciona con la distribución actual y el patrón de riqueza en la familia Phyllostomidae. Por esta razón, variables relacionadas con la amplitud del nicho en murciélagos filostómidos pueden contribuir a entender aspectos de su biogeografía y patrones macroecológicos.

5.2. Influencia del gremio trófico sobre la amplitud de hábitat

Anteriormente ningún estudio sobre vertebrados ha utilizado el gremio trófico con el fin de explorar la amplitud de algún componente de nicho, por lo que esta sería la primera investigación en que se utilice esta variable para estudiar la amplitud de hábitat. En murciélagos filostómidos, la agrupación de las especies según su gremio trófico se ve respaldada por estudios que han agrupado a las especies de manera similar utilizando rasgos morfológicos del cráneo (Dumont et al., 2012), de las alas (Marinello & Bernard, 2014) y de la hoja nasal (Arita, 1990). Por lo que se considera una variable de gran poder predictivo y de relevancia biológica. Por esta razón, las especies de los diferentes gremios tróficos se suelen diferenciar por aspectos ecológicos, por ejemplo, su respuesta ante la perturbación del hábitat (Carballo-Morales et al., 2021; Medellín et al., 2000). Por esta razón, se decidió conocer si la amplitud de hábitat es dependiente del gremio trófico de las especies.

Se encontró que tanto los murciélagos del gremio frugívoro, nectarívoro y fitófago (*i. e.* especies plantívoras) y los murciélagos del gremio insectívoro poseen valores bajos de amplitud de hábitat (ver Figura 4), lo cual contradice las predicciones. Se esperaba que las especies plantívoras tuvieran mayor amplitud de hábitat que las especies del gremio insectívoro y carnívoro, este último no fue incluido en el análisis. Las especies del gremio frugívoro, nectarívoro y fitófago, suelen considerarse como abundantes en ambientes naturales e incluso en ambientes perturbados (Arita, 1993; Ávila-Cabadilla et al., 2009; Carrasco-Rueda & Loiselle, 2020; de Oliveira et al., 2017; Kalko & Handley, 2001; Medellín et al., 2000). Algunas especies tienen gran capacidad para desplazarse largas distancias (Arnone et al., 2016; Bianconi et al., 2006; Esbérard et al., 2017; Medellín et al., 2018; Montiel et al., 2006) y también se ha observado que suelen tener amplio ámbito de hogar (Albrecht et al., 2007; Bernard & Fenton, 2003; Cortés-Delgado & Sosa, 2014; Loayza & Loiselle, 2008). Estas características se relacionan con el uso de recursos y del espacio, permitiéndole a las especies exponerse a mayor variación de condiciones bióticas y abióticas. De manera contraria, las especies insectívoras suelen ser murciélagos de menor ámbito de hogar, menor movilidad y menor abundancia tanto en ambientes naturales como perturbados (Albrecht et al., 2007; Bernard & Fenton, 2003; Kalko et al., 1999; Medellín et al., 2000).

A pesar de estas diferencias ya mencionadas en cuanto a aspectos ecológicos entre las especies plantívoras e insectívoras, también comparten algunas características que pueden limitar su capacidad de colonizar y tolerar diferentes ambientes. Estas características pueden estar limitando su amplitud de hábitat, lo cual explicaría los resultados de la presente investigación. Entre estas características están algunas relacionadas al uso y selección de refugios diurnos. En algunas especies insectívoras, por ejemplo, en miembros de los géneros *Lonchorhina*, *Lophostoma*, *Macrophyllum*, *Micronycteris*, *Mimon* y *Tonatia* se ha reportado que utilizan solamente un tipo de refugio o pocos tipos, entre estos está cavidades en árboles vivos, cavernas o termiteros arbóreos, por lo que son considerados especialistas de refugio (Sagot & Chaverri, 2015; Voss et al., 2016). De igual forma, en especies frugívoras como es el caso de miembros de la subfamilia Stenodermatinae como por ejemplo en los géneros *Artibeus*, *Dermanura*, *Uroderma* y *Vampyressa*, se ha observado que utilizan únicamente el follaje del sotobosque para construir sus refugios (Rodríguez-Herrera et al., 2007). Además, en especies de los géneros *Carollia*, *Artibeus* y *Sturnira*, especies frugívoras que se refugian en árboles maduros, se ha reportado gran especificidad en cuanto al grosor de estos árboles (Cortés-Delgado & Sosa, 2014; Evelyn & Stiles, 2003; Paniagua et al., 2006). Adicional a esto, en ambos grupos (*i. e.* especies plantívoras e insectívoras) se ha reportado también fidelidad de refugio, es decir, utilizan un mismo refugio por un tiempo prolongado (Bernard & Fenton, 2003; Kalko et al., 1999; Lewis, 1995). El tipo refugio es un rasgo de gran importancia en la vida de los murciélagos, ya que les confiere protección ante las condiciones climáticas y sus depredadores, este es un sitio de descanso pero también es donde realizan gran parte de sus interacciones intraespecíficas incluyendo la reproducción y crianza (Kunz et al., 2003). Por lo tanto, la forma en que los individuos de una especie seleccionan un sitio como refugio y que tan específicos sea, puede tener efectos a diferentes escalas, tal y como se está sugiriendo en la presente investigación en donde la amplitud de hábitat puede depender de estos aspectos.

Otra posible explicación para la baja amplitud de hábitat observada en las especies plantívoras, principalmente frugívoras y nectarívoras, es la distribución de las plantas que utilizan (*i. e.* refugio y alimento). En estudios que involucran comunidades de murciélagos a lo largo del continente americano se ha observado que la abundancia y riqueza de especies frugívoras y nectarívoras se reduce de manera abrupta en regiones fuera del trópico, ante lo cual los autores sugieren que se debe a la dependencia de estas especies por las plantas tropicales (Alroy, 2019; Sánchez & Giannini, 2018). Estos autores además sugieren que puede existir un efecto del clima y el tamaño corporal de las especies frugívoras y

nectarívoras (Alroy, 2019; Sánchez & Giannini, 2018), lo cual se comenta más adelante (ver sección 5.3). Estas explicaciones no son excluyentes entre sí, y en conjunto pueden ayudar a entender la baja amplitud de hábitat observada en los gremios plantívoros, y su similitud con murciélagos insectívoros. Estas explicaciones en conjunto recalcan la importancia del uso y selección de refugio, así como el alimento en limitar la amplitud de hábitat de las especies.

Por otra parte, para los murciélagos omnívoros y sanguinívoros no se planteó una predicción debido a algunas de sus particularidades, sin embargo, se encontró que estos murciélagos tienen mayor amplitud de hábitat, lo cual los diferencia de los murciélagos frugívoros y nectarívoros (Figura 4). Los omnívoros, en el caso de esta investigación, son murciélagos que dentro de su dieta predominan tanto animales como plantas (Rojas et al., 2011). Entre estos murciélagos se encuentran las especies del género *Phyllostomus*, y las especies *Trachops cirrhosus* y *Chrotopterus auritus* (subfamilia Phyllostominae), así como las especies del género *Anoura* (subfamilia Glossophaginae) (Figura 2). Se ha observado que estos murciélagos en cuanto a dieta pueden considerarse como generalistas por la variedad de animales y plantas de las que se alimentan (Caballero-Martínez et al., 2009; Fabián et al., 2008; Giannini & Kalko, 2005; Leal et al., 2018; Willig et al., 1993). Ya en estudios previos sobre aves se ha reportado que la amplitud de dieta se relaciona positivamente con la amplitud de hábitat (Navarro-López, 2017; Reif et al., 2016), lo cual puede estar sucediendo también en estos murciélagos. Agregado a esto, se ha reportado que algunas de las especies que forman parte de este gremio logran adaptarse y cambiar su dieta ante la variación de la disponibilidad del recurso (Rex et al., 2010), tal como se ha observado en *A. caudifer* (Barros et al., 2013). Además, en la especie *A. geoffroyi* se ha encontrado que las hembras ante la reducción de la temperatura por motivos estacionales en bosques templados se desplazan en busca de sitios con temperaturas cálidas (Saldaña-Vázquez et al., 2020). Esta capacidad de adaptarse a la disponibilidad de recursos y a la variación estacional de las condiciones climáticas, junto con su aparente amplia dieta, puede ser la causa de su mayor amplitud de hábitat, y su diferencia con las especies frugívoros y nectarívoros.

Finalmente, el gremio sanguinívoro está representado únicamente por tres especies: *D. rotundus*, *D. youngi* y *D. eucaudata* (subfamilia Desmodontinae) (Figura 2). Estas especies poseen adaptaciones morfológicas, fisiológicas y sensoriales únicas entre los vertebrados (Kürten & Schmidt, 1982; Rossoni et al., 2017; Schondube et al., 2001; Zepeda Mendoza et al., 2018), las cuales están enfocadas en su dieta y comportamiento alimentario. En estudios previos se ha encontrado que adaptaciones, principalmente morfológicas, asociadas a la dieta suelen ser un indicador de especialización ecológica (*i. e.* menor amplitud de nicho). Esto se

ha observado en abejas (longitud de la lengua en el género *Bombus*; Goulson & Darvill, 2004), en serpientes (apertura de la mandíbula en *Rhabdophis tigrinus*; Mori & Vincent, 2008), y en murciélagos filostómidos (alargamiento del rostro en *Musonycteris harrisoni* y *Platalina genovensium*; Ossa et al., 2020; Rossoni et al., 2017; Tschapka et al., 2008). Con lo anterior, es de esperar que suceda de igual forma en los murciélagos sanguinívoros, sin embargo, de manera contraria se ha observado que estos murciélagos incluyen gran variedad de vertebrados en su dieta, por lo que pueden ser considerados como generalistas (Carter et al., 2021). Por lo tanto, de manera similar a como se argumentó para los omnívoros, la relación entre amplitud de dieta y amplitud de hábitat puede explicar lo observado. Además, estos murciélagos, sobre todo *D. rotundus*, se han visto afectados por la introducción de ganado en América (Lee et al., 2012), lo cual puede estar facilitando la colonización de nuevos ambientes debido al aumento de disponibilidad de alimento, y con esto lograr mayor amplitud de hábitat tal y como se observó.

5.3. Influencia de la masa corporal sobre la amplitud de hábitat

El tamaño corporal de los organismos se relaciona con sus requerimientos, por lo que organismos grandes tienen características que les permite utilizar mayor variedad de recursos y condiciones. Entre estas características está, por ejemplo, mayor ámbito de hogar (Ofstad et al., 2016; Tucker et al., 2014), mayor distribución geográfica (Diniz-Filho & Tôrres, 2002; Olifiers et al., 2004) y mayor tamaño de presas (Costa et al., 2008). En específico, en murciélagos filostómidos la masa corporal se ha visto relacionada positivamente con la movilidad, capacidad de almacenamiento de energía (Giannini et al., 2020; Norberg 1994) y la fuerza de la mordida (Freeman & Lemen, 2010). Debido a esto, se esperaba que la masa corporal se relacionara positivamente con su amplitud de hábitat, tal y como se ha observado en mamíferos no voladores (Hernández-Fernández & Vrba, 2005) y en aves (Reif et al., 2016). Sin embargo, se encontró que la relación entre la masa corporal y la amplitud de hábitat depende del gremio trófico de las especies, y únicamente en el gremio omnívoro y sanguinívoro se cumplió la relación positiva esperada.

Por otra parte, en los demás gremios tróficos (*i. e.* frugívoro, nectarívoros, fitófagos e insectívoros) se encontró que la relación es negativa. En el caso de los murciélagos fitófagos e insectívoros, la pendiente de esta relación es cercana a cero, lo cual puede indicar que la relación es nula o que la masa corporal afecta mínimamente la amplitud de hábitat de estas especies. En cambio, en el gremio nectarívoro y frugívoro se encontró que la pendiente es pronunciada, lo cual se interpreta como un mayor efecto de la masa corporal sobre la

amplitud de hábitat. La abundancia y riqueza de estas especies suele ser alta en ecosistemas tropicales (Sánchez & Giannini, 2018). Sin embargo, en un estudio a gran escala se encontró que existe una variación latitudinal en cuanto al tamaño corporal de las especies, por lo que especies de mayor tamaño se encuentran distribuidas cerca del ecuador y las especies que logran distribuirse a mayor latitud e incluso fuera del trópico son principalmente pequeñas (Alroy, 2019). El autor considera que este patrón de tamaño corporal se debe que a la variación de las condiciones climáticas (*e. g.* temperatura y precipitación), relacionadas con la estacionalidad y el aumento latitudinal, afectan la productividad de las plantas utilizadas por los murciélagos (*i. e.* refugio y alimento) y las especies más especializadas no lograron adaptarse a esta variante (Alroy, 2019; Stevens, 2013). Adicionalmente, estudios recientes sugieren que la altitud puede estar afectando la distribución de las especies según su tamaño corporal. En un estudio sobre dieta en murciélagos frugívoros, se encontró que en el género *Artibeus* (*Artibeus-Dermanura*; subfamilia Stenodermatinae) la predominancia en su dieta por parte de las plantas de los géneros *Ficus* (familia Moraceae) y *Cecropia* (familia Urticaceae) (plantas abundantes en tierras bajas) es mayor en especies grandes y en tierras bajas (Saldaña-Vázquez et al., 2013). Estos resultados se complementan con lo encontrado en una revisión reciente, en donde se observó que la dieta de las especies de la tribu Ectophyllini (a la cual pertenece el género *Artibeus* y otros géneros también frugívoros) es diferente en tierras altas (Castaño et al., 2018), en comparación con la observada en tierras bajas, en donde las especies parecen poseer mayor grado de especialización (Giannini & Kalko, 2004). Finalmente, un estudio sobre heterotermia en murciélagos neotropicales sugiere que especies frugívoras de menor tamaño podrían tener mayor capacidad de tolerar temperaturas bajas (Czenze & Dunbar, 2020). Estos estudios en conjunto indican que los murciélagos pequeños, principalmente frugívoros, han logrado adaptarse a regiones extratropicales y tierras altas variando su dieta y tolerando temperaturas bajas. Lo anterior podría explicar los resultados de la presente investigación, en donde especies de menor tamaño en el gremio frugívoro y nectarívoro poseen mayor amplitud de hábitat que especies grandes.

5.4. Amplitud de hábitat como predictor de riesgo de extinción

Se encontró que las especies con mayor riesgo de extinción (*i. e.* especies “Casi amenazadas” o “Amenazadas”, NTyTH) en promedio tienen menor amplitud de hábitat, en comparación con las especies categorizadas como “Baja preocupación” (LC), lo cual está de acuerdo con las predicciones. Estos resultados confirman lo encontrado en otros grupos de

vertebrados tales como, reptiles, aves y mamíferos no voladores, en donde la amplitud de hábitat se relaciona negativamente con el riesgo de extinción (Böhm et al., 2016; Ducatez et al., 2014; Owens & Bennett, 2000; Tingley et al., 2013). En parte, estos resultados pueden deberse al hecho de que entre los criterios de IUCN se incluye la distribución geográfica para definir el estado de conservación de las especies (UICN 2012). Sin embargo, la medida de amplitud de hábitat calculada en este estudio es una integración de la información del número de ecorregiones y el área de distribución de las especies, lo cual permite tomar en cuenta el hecho de que las ecorregiones varían en tamaño. En murciélagos se ha relacionado la amplitud de otros componentes del nicho y se ha obtenido la misma relación con el riesgo de extinción, lo cual apoya los resultados de la presente investigación y, en general, el uso del nicho de las especies en este tipo de estudios. Los componentes estudiados en murciélagos son: el refugio (Sagot & Chaverri, 2015), el hábitat medido según la morfología alar (Safi & Kerth, 2004) y la dieta (Boyles & Storm, 2007). Por lo tanto, la amplitud de hábitat y otros componentes del nicho puede determinar la respuesta de los murciélagos ante los cambios ambientales actuales, como pérdida de hábitat, causando que especies más especializadas sean las de mayor riesgo de extinción (Clavel et al., 2011). Lo anterior se ha logrado probar en marsupiales, aves y mariposas, y se observó que especies con menor amplitud de hábitat (*i. e.* mayor grado de especialización) son más vulnerables a reducir su distribución geográfica o sufrir declive poblacional (Fisher et al., 2003; Le Viol et al., 2012; Warren et al., 2001).

Por otra parte, se encontró que la amplitud de hábitat de las especies “Deficiente de datos” (DD) y sin datos en IUCN (ND) se mantiene por debajo del IC superior de las especies NTyTH (Figura 7b). Con esto, es posible pensar que alguna de estas especies deberían estar bajo una categoría de preocupación (*i. e.* “Casi amenazada” o “Amenazada”). Ya en estudios previos se han realizado esfuerzos por conocer el estado de conservación de especies categorizadas como DD por la IUCN (Ribeiro et al., 2016), cómo se realizó para la especie de murciélago filostómido *L. peracchii* (Teixeira et al., 2014). Otros estudios incluso recalcan la importancia de identificar indicadores de riesgo de extinción más allá de las categorías de la IUCN, esto debido a que la reducción de poblaciones y la posterior extinción de las especies suele ser un proceso acelerado, y hacer cambios en el estado de conservación puede tomar más tiempo (Geyle et al., 2021). Este tipo de información puede ayudar a tomar acciones para la pronta conservación de las especies y/o ecosistemas que forman parte de su hábitat (Ribeiro et al., 2016).

6. Conclusiones

Este estudio representa un esfuerzo pionero en conocer la variación de amplitud de hábitat en murciélagos filostómidos, considerada como una de las familias más diversas entre los vertebrados (Fleming et al., 2020; Freeman, 2000). Esta diversidad, además, representa una oportunidad para explorar la amplitud de hábitat, y de nicho en general, utilizando el gremio trófico de las especies, lo cual no se ha realizado en estudios anteriores. Finalmente, este estudio se complementa con estudios anteriores en donde se ha relacionado la amplitud de otros componentes del nicho con el riesgo de extinción en murciélagos (Boyles & Storm, 2007; Safi & Kerth, 2004; Sagot & Chaverri, 2015). En concreto, con esta tesis se obtuvo las siguientes conclusiones: i) la distribución de los murciélagos filostómidos no es homogénea, y las ecorregiones de mayor riqueza se encuentran en el norte de Suramérica, ii) la variación de la amplitud de hábitat refleja la diversidad de la familia Phyllostomidae, iii) Los murciélagos omnívoros y sanguinívoros tienen en promedio mayor amplitud de hábitat que los murciélagos frugívoros y nectarívoros, iv) especies de mayor masa corporal tienen mayor amplitud de hábitat en murciélagos omnívoros y sanguinívoros, pero menor amplitud de hábitat en murciélagos frugívoros y nectarívoros, y v) las especies con menor amplitud de hábitat tienen mayor riesgo de extinción. Aspectos ecológicos y evolutivos de la familia Phyllostomidae siguen siendo parcialmente incomprendidos, por ejemplo, su patrón de distribución y riqueza, además, los murciélagos filostómidos son se encuentran bajo amenaza debido a la pérdida de hábitat y fragmentación en el neotrópico (Fleming et al., 2020). Por esta razón, se considera que los resultados de esta investigación pueden ser de gran utilidad para comprender el origen de la distribución actual de las especies, y qué factores determinan su permanencia, además, son resultados relevantes para la conservación de las especies que pueden ser de utilidad en la toma de decisiones y priorización de esfuerzos de investigación.

7. Recomendaciones

- Debido a la diversidad de rasgos morfológicos y ecológicos que presenta la familia Phyllostomidae (Fleming et al., 2020; Freeman, 2000), se recomienda utilizar más variables que reflejen dicha diversidad (*e. g.* morfología alar, comportamiento alimentario, tamaño de ámbito de hogar, altitud a la que se distribuyen etc.), lo cual

podría ayudar a explicar de manera más completa la variación de amplitud de hábitat, y en general la amplitud de nicho en esta familia.

- Se recomienda para futuras investigaciones incorporar la amplitud de otros componentes del nicho (*e. g.* dieta, refugio, temperatura, etc.) con el fin de conocer la relación entre estos componentes, tal y como se ha observado en otros grupos taxonómicos (Navarro-López, 2017; Reif et al., 2016). La utilización de múltiples componentes del nicho generaría una mejor aproximación al nicho de la especie como un hipervolumen, tal y como lo describió Hutchinson (1959; 1957).
- Este estudio se enfocó en especies con distribución continental, por lo que se excluye especies insulares, sin embargo, se recomienda realizar estudios similares enfocados en estas especies insulares. Entre estas especies está la única categorizada como “En peligro crítico”, y además de las amenazas por parte de la acción humana, en las islas tropicales los desastres naturales también ponen en riesgo a los murciélagos (Nassar et al., 2020).
- Pocos estudios sobre amplitud de nicho a gran escala se han realizado utilizando como objeto de estudio a los murciélagos, por lo que se recomienda estudiar por ejemplo a la familia Vespertilionidae o Pteropodidae, las cuales poseen gran variación de rasgos como distribución geográfica y tamaño corporal, respectivamente, que no se observa en la familia Phyllostomidae.

8. Referencias

- Acosta, L., & Azurduy, H. (2006). Primeras colectas del falso vampiro *Vampyrum spectrum* (Phyllostomidae, Chiroptera) en el sector sur del bosque seco chiquitano, Santa Cruz, Bolivia. *Kempffiana*, 2(1), 119–126.
[http://www.museonoelkempff.org/sitio/Informacion/KEMPPFIANA/Kempffiana%202\(1\)/119-126.pdf](http://www.museonoelkempff.org/sitio/Informacion/KEMPPFIANA/Kempffiana%202(1)/119-126.pdf)
- Aizpurua, O., & Alberdi, A. (2018). Ecology and evolutionary biology of fishing bats. *Mammal Review*, 48(4), 284–297. <https://doi.org/10.1111/mam.12136>

- Albrecht, L., Meyer, C. F., & Kalko, E. K. (2007). Differential mobility in two small phyllostomid bats, *Artibeus watsoni* and *Micronycteris microtis*, in a fragmented neotropical landscape. *Acta Theriologica*, 52(2), 141-149.
- Alroy, J. (2019). Latitudinal gradients in the ecology of New World bats. *Global Ecology and Biogeography*, 28(6), 784–792. <https://doi.org/10.1111/geb.12892>
- Andreas, M., Reiter, A., Cepáková, E., & Uhrin, M. (2013). Body size as an important factor determining trophic niche partitioning in three syntopic rhinolophid bat species. *Biologia*, 68(1), 170-175. <https://doi.org/10.2478/s11756-012-0139-1>
- Arita, H. T. (1990). Noseleaf Morphology and Ecological Correlates in Phyllostomid Bats. *Journal of Mammalogy*, 71(1), 36–47. <https://doi.org/10.2307/1381314>
- Arita, H. T. (1993). Rarity in Neotropical Bats: Correlations with Phylogeny, Diet, and Body Mass. *Ecological Applications*, 3(3), 506–517. <https://doi.org/10.2307/1941919>
- Arlettaz, R., Jones, G., & Racey, P. A. (2001). Effect of acoustic clutter on prey detection by bats. *Nature*, 414(6865), 742–745. <https://doi.org/10.1038/414742a>
- Arnone, I. S., Trajano, E., Pulchério-Leite, A., & Passos, F. de C. (2016). Long-distance movement by a great fruit-eating bat, *Artibeus lituratus* (Olfers, 1818), in southeastern Brazil (Chiroptera, Phyllostomidae): evidence for migration in Neotropical bats? *Biota Neotropica*, 16(1), 1-6. <https://doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2015-0026>
- Aronson, J. (2011). *The relationship between niche breadth and geographic range size in African Horseshoe bats (Rhinolophidae, Chiroptera)* [Tesis de maestría, University of Cape Town]. <https://open.uct.ac.za/handle/11427/10070>
- Ashrafi, S., Beck, A., Rutishauser, M., Arlettaz, R., & Bontadina, F. (2011). Trophic niche partitioning of cryptic species of long-eared bats in Switzerland: implications for conservation. *European Journal of Wildlife Research*, 57(4), 843–849. <https://doi.org/10.1007/s10344-011-0496-z>

- Ávila-Cabadilla, L. D., Stoner, K. E., Henry, M., & Añorve, M. Y. A. (2009). Composition, structure and diversity of phyllostomid bat assemblages in different successional stages of a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management*, 258(6), 986–996. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.12.011>
- Ávila-Cabadilla, L. D., Stoner, K. E., Nassar, J. M., Espírito-Santo, M. M., Alvarez-Añorve, M. Y., Aranguren, C. I., Henry, M., González-Carcacia, J. A., Dolabela Falcão, L. A., & Sánchez-Azofeifa, G. A. (2014). Phyllostomid bat occurrence in successional stages of neotropical dry forests. *PloS One*, 9(1), e84572. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0084572>
- Barclay, R. M., & Brigham, R. M. (1991). Prey Detection, Dietary Niche Breadth, and Body Size in Bats: Why are Aerial Insectivorous Bats so Small? *The American Naturalist*, 137(5), 693–703. <https://doi.org/10.1086/285188>
- Barros, M. A. S., Rui, A. M., & Fabian, M. E. (2013). Seasonal variation in the diet of the Bat *Anoura caudifer* (Phyllostomidae: Glossophaginae) at the southern limit of its geographic range. *Acta Chiropterologica*, 15(1), 77–84. <https://doi.org/10.3161/150811013x667876>
- Beck, J., & Kitching, I. J. (2007). Correlates of range size and dispersal ability: a comparative analysis of sphingid moths from the Indo-Australian tropics. *Global Ecology and Biogeography*, 16(3), 341–349. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00289.x>
- Benavidez, A., Palacio, F. X., Rivera, L. O., Echevarria, A. L., & Politi, N. (2019). Diet of Neotropical parrots is independent of phylogeny but correlates with body size and geographical range. *The Ibis*, 160, 742–754. <https://doi.org/10.1111/ibi.12630>
- Bernard, E., & Fenton, M. B. (2003). Bat Mobility and Roosts in a Fragmented Landscape in Central Amazonia, Brazil. *Biotropica*, 35(2), 262–277. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2003.tb00285.x>

- Bianconi, G. V., Mikich, S. B., & Pedro, W. A. (2006). Movements of bats (Mammalia, Chiroptera) in Atlantic Forest remnants in southern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23(4), 1199–1206. <https://doi.org/10.1590/s0101-81752006000400030>
- Bivand, R., & Rundel, C. (2020). *rgeos: Interface to Geometry Engine - Open Source ('GEOS')*. R package version 0.5-5. <https://CRAN.R-project.org/package=rgeos>
- Blondel, E. (2019). *cleangeo: Cleaning Geometries from Spatial Objects*. R package version 0.2-3. <https://CRAN.R-project.org/package=cleangeo>
- Böhm, M., Williams, R., Bramhall, H. R., McMillan, K. M., Davidson, A. D., Garcia, A., Bland, L. M., Bielby, J., & Collen, B. (2016). Correlates of extinction risk in squamate reptiles: the relative importance of biology, geography, threat and range size: Extinction risk correlates in squamate reptiles. *Global Ecology and Biogeography*, 25(4), 391–405. <https://doi.org/10.1111/geb.12419>
- Bolzan, D. P., Pessôa, L. M., Peracchi, A. L., & Strauss, R. E. (2015). Allometric patterns and evolution in neotropical nectar-feeding bats (Chiroptera, Phyllostomidae). *Acta Chiropterologica*, 17(1), 59–73. <https://doi.org/10.3161/15081109acc2015.17.1.005>
- Boyes, R. S., & Perrin, M. R. (2009). Generalists, specialists and opportunists: niche metrics of Poicephalus parrots in southern Africa. *The Ostrich*, 80(2), 93–97. <https://doi.org/10.2989/ostrich.2009.80.2.5.832>
- Boyles, J. G., & Storm, J. J. (2007). The perils of picky eating: dietary breadth is related to extinction risk in insectivorous bats. *PloS One*, 2(7), e672. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000672>
- Brandl, R., Kristín, A., & Leisler, B. (1994). Dietary niche breadth in a local community of passerine birds: an analysis using phylogenetic contrasts. *Oecologia*, 98(1), 109–116. <https://doi.org/10.1007/BF00326096>

- Brown, J. H. (1984). On the Relationship between Abundance and Distribution of Species. *The American Naturalist*, 124(2), 255–279. <https://doi.org/10.1086/284267>
- Burgin, C. J., Colella, J. P., Kahn, P. L., & Upham, N. S. (2018). How many species of mammals are there? *Journal of Mammalogy*, 99(1), 1–14. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx147>
- Butler, M. A., & King, A. A. (2004). Phylogenetic Comparative Analysis: A Modeling Approach for Adaptive Evolution. *The American Naturalist*, 164(6), 683–695. <https://doi.org/10.1086/426002>
- Caballero-Martínez, L. A., Manzano, I. V. R., & Gómez, L. I. A. (2009). Hábitos alimentarios de *Anoura geoffroyi* (Chiroptera: Phyllostomidae) en Ixtapan del Oro, Estado de México. *Acta Zoológica Mexicana*, 25(1), 161-175. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0065-17372009000100014&lng=es&nrm=iso
- Carballo-Morales, J. D., Saldaña-Vázquez, R. A., & Villalobos, F. (2021). Trophic guild and forest type explain phyllostomid bat abundance variation from human habitat disturbance. *Global Ecology and Conservation*, 25(e01425), e01425. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01425>
- Carrasco-Rueda, F., & Loiselle, B. A. (2020). Dimensions of phyllostomid bat diversity and assemblage composition in a tropical forest-agricultural landscape. *Diversity*, 12(6), 238. <https://doi.org/10.3390/d12060238>
- Carrera-E, J. P., Phillips, C., Solari, S., Ordóñez-Garza, N., Balaguera-Reina, S. A., & Bradley, R. (2019). Phyllostomid bats as a model to test zoogeographic units in Ecuador: insights for biogeography, conservation, and management. In R.D. Bradley, H. H. Genoways, D. J. Schmidly, & L. C. Bradley. (Eds.) *From Field to Laboratory: A*

- Memorial Volume in Honor of Robert J. Baker*. (pp. 309-331). Museum of Texas Tech University.
- Carscadden, K. A., Emery, N. C., Arnillas, C. A., Cadotte, M. W., Afkhami, M. E., Gravel, D., Livingstone, S. W., & Wiens, J. J. (2020). Niche breadth: Causes and consequences for ecology, evolution, and conservation. *The Quarterly Review of Biology*, *95*(3), 179–214. <https://doi.org/10.1086/710388>
- Carter, G., Brown, B., Razik, I., & Ripperger, S. (2021). Penguins, falcons, and mountain lions: The extraordinary host diversity of vampire bats. In B. K. Lim, M. B. Fenton, R. M. Brigham, S. Mistry, A. Kurta, E. H. Gillam, A. Russell, & J. Ortega (Eds.), *50 Years of Bat Research* (pp. 151–170). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-54727-1_10
- Castaño, J. H., Carranza, J. A., & Pérez-Torres, J. (2018). Diet and trophic structure in assemblages of montane frugivorous phyllostomid bats. *Acta Oecologica*, *91*, 81–90. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2018.06.005>
- Castillo-Figueroa, D. (2020). Why bats matters: A critical assessment of Bat-Mediated Ecological Processes in the Neotropics. *European Journal of Ecology*, *6*(1), 77–101. <https://doi.org/10.17161/euroj ecol.v6i1.13824>
- Chiu, C., Reddy, P. V., Xian, W., Krishnaprasad, P. S., & Moss, C. F. (2010). Effects of competitive prey capture on flight behavior and sonar beam pattern in paired big brown bats, *Eptesicus fuscus*. *The Journal of Experimental Biology*, *213*(Pt 19), 3348–3356. <https://doi.org/10.1242/jeb.044818>
- Cisneros, L. M., Fagan, M. E., & Willig, M. R. (2015). Effects of human-modified landscapes on taxonomic, functional and phylogenetic dimensions of bat biodiversity. *Diversity & Distributions*, *21*(5), 523–533. <https://doi.org/10.1111/ddi.12277>

- Clavel, J., Julliard, R., & Devictor, V. (2011). Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(4), 222–228. <https://doi.org/10.1890/080216>
- Collen, B., McRae, L., Deinet, S., De Palma, A., Carranza, T., Cooper, N., Loh, J., & Baillie, J. E. M. (2011). Predicting how populations decline to extinction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 366(1577), 2577–2586. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0015>
- Colwell, R. K., & Futuyma, D. J. (1971). On the Measurement of Niche Breadth and Overlap. *Ecology*, 52(4), 567–576. <https://doi.org/10.2307/1934144>
- Cordero-Schmidt, E., Barbier, E., Vargas-Mena, J. C., Oliveira, P. P., Santos, F. D. A. R., Medellín, R. A., Herrera, B. R., & Venticinque, E. M. (2017). Natural History of the Caatinga Endemic Vieira's Flower Bat, *Xeronycteris vieirai*. *Acta Chiropterologica*, 19(2), 399–408. <https://doi.org/10.3161/15081109acc2017.19.2.016>
- Cortés-Delgado, N., & Sosa, V. J. (2014). Do Bats Roost and Forage in Shade Coffee Plantations? A Perspective from the Frugivorous Bat *Sturnira hondurensis*. *Biotropica*, 46(5), 624–632. <https://doi.org/10.1111/btp.12142>
- Costa, G. C., Vitt, L. J., Pianka, E. R., Mesquita, D. O., & Colli, G. R. (2008). Optimal foraging constrains macroecological patterns: body size and dietary niche breadth in lizards. *Global Ecology and Biogeography*, 17(5), 670–677. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00405.x>
- 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*, 27(103), 263–282.
- Czenze, Z. J., & Dunbar, M. (2020). Body mass affects short-term heterothermy in Neotropical bats. *Biotropica*, 52(5), 963–968. <https://doi.org/10.1111/btp.12807>

- da Rocha, P. A., Feijó, A., Dias, D., Mikalauskas, J., Ruiz-Esparza, J., & Ferrari, S. F. (2014). Major extension of the known range of the capixaba nectar-feeding bat, *Dryadonycteris capixaba* (Chiroptera, Phyllostomidae). Is this rare species widely distributed in eastern Brazil?. *Mastozoología Neotropical*, *21*(2), 361-366.
- Datzmann, T., von Helversen, O., & Mayer, F. (2010). Evolution of nectarivory in phyllostomid bats (Phyllostomidae Gray, 1825, Chiroptera: Mammalia). *BMC Evolutionary Biology*, *10*, 165. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-165>
- de Oliveira, H. F. M., de Camargo, N. F., Gager, Y., & Aguiar, L. M. S. (2017). The response of bats (mammalia: Chiroptera) to habitat modification in a neotropical Savannah. *Tropical Conservation Science*, *10*, 1-14, 194008291769726. <https://doi.org/10.1177/1940082917697263>
- Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W., Venail, P., Villéger, S., & Mouquet, N. (2010). Defining and measuring ecological specialization. *The Journal of Applied Ecology*, *47*(1), 15–25. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01744.x>
- Devictor, V., Julliard, R., & Jiguet, F. (2008). Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos*, *117*, 507-514,. <https://doi.org/10.1111/j.2008.0030-1299.16215.x>
- Díaz, S., Purvis, A., Cornelissen, J. H. C., Mace, G. M., Donoghue, M. J., Ewers, R. M., Jordano, P., & Pearse, W. D. (2013). Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. *Ecology and Evolution*, *3*(9), 2958–2975. <https://doi.org/10.1002/ece3.601>
- Diniz-Filho, J. A. F., & Tôrres, N. M. (2002). Phylogenetic comparative methods and the geographic range size – body size relationship in new world terrestrial carnivora. *Evolutionary Ecology*, *16*(4), 351–367. <https://doi.org/10.1023/a:1020210321776>

- Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J. B., & Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science*, *345*(6195), 401–406.
<https://doi.org/10.1126/science.1251817>
- Doherty, T. S., Balouch, S., Bell, K., Burns, T. J., Feldman, A., Fist, C., Garvey, T. F., Jessop, T. S., Meiri, S., & Driscoll, D. A. (2020). Reptile responses to anthropogenic habitat modification: A global meta-analysis. *Global Ecology and Biogeography*, *29*(7), 1265-1279. <https://doi.org/10.1111/geb.13091>
- Ducatez, S., Tingley, R., & Shine, R. (2014). Using species co-occurrence patterns to quantify relative habitat breadth in terrestrial vertebrates. *Ecosphere*, *5*(12), art152.
<https://doi.org/10.1890/es14-00332.1>
- Dumont, E. R., Dávalos, L. M., Goldberg, A., Santana, S. E., Rex, K., & Voigt, C. C. (2012). Morphological innovation, diversification and invasion of a new adaptive zone. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *279*(1734), 1797-1805.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2011.2005>
- Eeley, H. A. C., & Foley, R. A. (1999). Species richness, species range size and ecological specialization among African primates: geographical patterns and conservation implications. *Biodiversity and Conservation*, *8*(8), 1033–1056.
<https://doi.org/10.1023/a:1008831320469>
- Elton, C. S. (1927). *Animal ecology*. Sidgwick and Jackson
- Esbérard, C. E. L., Godoy, M. S. M., Renovato, L., & Carvalho, W. D. (2017). Novel long-distance movements by Neotropical bats (Mammalia: Chiroptera: Phyllostomidae) evidenced by recaptures in southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, *52*(1), 75–80.
<https://doi.org/10.1080/01650521.2016.1273751>

- Escarlate-Tavares, F., & Pessôa, L. M. (2005). Bats (Chiroptera, Mammalia) in barn owl (*Tyto alba*) pellets in northern pantanal, Mato Grosso, Brazil. *Mastozoologia Neotropical*, *12*(1), 61–67. <https://www.redalyc.org/pdf/457/45712107.pdf>
- Essl, F., Staudinger, M., Stöhr, O., Schratt-Ehrendorfer, L., Rabitsch, W., & Niklfeld, H. (2009). Distribution patterns, range size and niche breadth of Austrian endemic plants. *Biological Conservation*, *142*(11), 2547–2558. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.05.027>
- Evelyn, M. J., & Stiles, D. A. (2003). Roosting Requirements of Two Frugivorous Bats (*Sturnira lilium* and *Artibeus intermedius*) in Fragmented Neotropical Forest. *Biotropica*, *35*(3), 405. <https://doi.org/10.1646/02063>
- Fabián, M. E., Rui, A. M., & Waechter, J. L. (2008). Plantas utilizadas como alimento por morcegos (Chiroptera, Phyllostomidae), no Brasil. In N. R. Reis, A. L. Peracchi & G. A. S. D. Santos (Eds), *Ecologia de morcegos* (pp. 51-70). Technical Books Editora.
- FAO. (2012). *Global ecological zones for FAO forest reporting: 2010 Update*. FAO: Rome, Italy.
- Farneda, F. Z., Meyer, C. F. J., & Grelle, C. E. V. (2019). Effects of land-use change on functional and taxonomic diversity of Neotropical bats. *Biotropica*, *28*, 784. <https://doi.org/10.1111/btp.12736>
- Faurby, S., Davis, M., Pedersen, R. Ø., Schowanek, S. D., Antonelli, A., & Svenning, J.-C. (2018). PHYLACINE 1.2: The Phylogenetic Atlas of Mammal Macroecology. *Ecology*, *99*(11), 2626. <https://doi.org/10.1002/ecy.2443>
- Feinsinger, P., Spears, E. E., & Poole, R. W. (1981). A Simple Measure of Niche Breadth. *Ecology*, *62*(1), 27–32. <https://doi.org/10.2307/1936664>
- Felsenstein, J. (1985). Phylogenies and the Comparative Method. *The American Naturalist*, *125*(1), 1–15. <https://doi.org/10.1086/284325>

- Fenton, M. B. (1982). Echolocation calls and patterns of hunting and habitat use of bats (microchiroptera) from Chillagoe, north Queensland. *Australian Journal of Zoology*, 30(3), 417. <https://doi.org/10.1071/zo9820417>
- Ficetola, G. F., Lunghi, E., & Manenti, R. (2020). Microhabitat analyses support relationships between niche breadth and range size when spatial autocorrelation is strong. *Ecography*, 63, 1. <https://doi.org/10.1111/ecog.04798>
- Fisher, D. O., Blomberg, S. P., & Owens, I. P. F. (2003). Extrinsic versus intrinsic factors in the decline and extinction of Australian marsupials. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270(1526), 1801–1808. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2447>
- Fleming, T. H., & Holland, J. N. (2018). Nectar Bat-Plant Interactions in North American Deserts. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 29(1), 33–39. <https://doi.org/10.4404/hystrix-00036-2017>
- Fleming, T. H., Dávalos, L. M., & Mello, M. A. R. (2020). *Phyllostomid Bats: A Unique Mammalian Radiation*. University of Chicago Press. <https://doi.org/10.7208/chicago/9780226696263.001.0001>
- Forsman, A., & Aberg, V. (2008). Associations of variable coloration with niche breadth and conservation status among Australian reptiles. *Ecology*, 89(5), 1201–1207. <https://doi.org/10.1890/07-1670.1>
- Freckleton, R. P., Harvey, P. H., & Pagel, M. (2002). Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence. *The American Naturalist*, 160(6), 712–726. <https://doi.org/10.1086/343873>

- Freeman, P. W. (2000). Macroevolution in Microchiroptera: recoupling morphology and ecology with phylogeny. *Evolutionary Ecology Research*, 2(3), 317-335.
<http://www.evolutionary-ecology.com/issues/v02n03/ffar1140.pdf>
- Freeman, P. W., & Lemen, C. A. (2010). Simple predictors of bite force in bats: the good, the better and the better still. *Journal of Zoology*, 282(4), 284–290.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2010.00741.x>
- Frick, W. F., Kingston, T., & Flanders, J. (2019). A review of the major threats and challenges to global bat conservation. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 1469(1), 5-25 <https://doi.org/10.1111/nyas.14045>
- Fritz, S. A., Bininda-Emonds, O. R. P., & Purvis, A. (2009). Geographical variation in predictors of mammalian extinction risk: big is bad, but only in the tropics. *Ecology Letters*, 12(6), 538–549. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01307.x>
- Futuyma, D. J., & Moreno, G. (1988). The evolution of ecological specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19(1), 207–233.
<https://doi.org/10.1146/annurev.es.19.110188.001231>
- García-Morales, R., Badano, E. I., & Moreno, C. E. (2013). Response of Neotropical bat assemblages to human land use. *Conservation Biology*, 27(5), 1096–1106.
<https://doi.org/10.1111/cobi.12099>
- Garland Jr, T., Dickerman, A. W., Janis, C. M., & Jones, J. A. (1993). Phylogenetic analysis of covariance by computer simulation. *Systematic biology*, 42(3), 265-292.
- Gaston, K. J. (2008). Biodiversity and extinction: the dynamics of geographic range size. *Progress in Physical Geography*, 32(6), 678–683.
<https://doi.org/10.1177/0309133308101385>
- Gehring, T. M., & Swihart, R. K. (2003). Body size, niche breadth, and ecologically scaled responses to habitat fragmentation: mammalian predators in an agricultural landscape.

- Biological Conservation*, 109(2), 283–295.
[https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(02\)00156-8](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(02)00156-8)
- Geyle, H. M., Tingley, R., Amey, A. P., Cogger, H., Couper, P. J., Cowan, M., Craig, M. D., Doughty, P., Driscoll, D. A., Ellis, R. J., Emery, J.-P., Fenner, A., Gardner, M. G., Garnett, S. T., Gillespie, G. R., Greenlees, M. J., Hoskin, C. J., Scott Keogh, J., Lloyd, R., ... Chapple, D. G. (2021). Reptiles on the brink: identifying the Australian terrestrial snake and lizard species most at risk of extinction. *Pacific Conservation Biology*, 27(1), 3. <https://doi.org/10.1071/pc20033>
- Giannini, N. P., & Kalko, E. K. V. (2004). Trophic structure in a large assemblage of phyllostomid bats in Panama. *Oikos*, 105(2), 209–220.
<https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12690.x>
- Giannini, N. P., & Kalko, E. K. V. (2005). The guild structure of animalivorous leaf-nosed bats of Barro Colorado Island, Panama, revisited. *Acta Chiropterologica*, 7(1), 131–146. [https://doi.org/10.3161/1733-5329\(2005\)7\[131:tgsoal\]2.0.co;2](https://doi.org/10.3161/1733-5329(2005)7[131:tgsoal]2.0.co;2)
- Giannini, N. P., Amador, L. I. & Moyers-Arevalo, R. L. (2020). The Evolution of Body Size in Noctilionoid Bats. In T. H. Fleming, L. M. Dávalos, & M. A. R. Mello (Eds.), *Phyllostomid Bats: A Unique Mammalian Radiation* (pp. 123-148). University of Chicago Press. <https://doi.org/10.7208/chicago/9780226696263.001.0001>
- Gómez-Rodríguez, C., Baselga, A., & Wiens, J. J. (2015). Is diversification rate related to climatic niche width?: Diversification and climatic niche width. *Global Ecology and Biogeography*, 24(4), 383–395. <https://doi.org/10.1111/geb.12229>
- Gonçalves, F., Fischer, E., & Dirzo, R. (2017). Forest conversion to cattle ranching differentially affects taxonomic and functional groups of Neotropical bats. *Biological Conservation*, 210, 343–348. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.04.021>

- González-Suárez, M., Gómez, A., & Revilla, E. (2013). Which intrinsic traits predict vulnerability to extinction depends on the actual threatening processes. *Ecosphere*, 4(6), 1–16. <https://doi.org/10.1890/es12-00380.1>
- Goulson, D., & Darvill, B. (2004). Niche overlap and diet breadth in bumblebees; are rare species more specialized in their choice of flowers? *Apidologie*, 35(1), 55–63. <https://doi.org/10.1051/apido:2003062>
- Graham, G. L. (1983). Changes in Bat Species Diversity along an Elevational Gradient up the Peruvian Andes. *Journal of Mammalogy*, 64(4), 559–571. <https://doi.org/10.2307/1380511>
- Granot, I., & Belmaker, J. (2020). Niche breadth and species richness: Correlation strength, scale and mechanisms. *Global Ecology and Biogeography*, 29(1), 159–170. <https://doi.org/10.1111/geb.13011>
- Grinnell, J. (1917). The Niche-Relationships of the California Thrasher. *The Auk*, 34(4), 427–433. <https://doi.org/10.2307/4072271>
- Hernández-Fernández, M., & Vrba, E. S. (2005). Body size, biomic specialization and range size of African large mammals: Biomic specialization of African mammals. *Journal of Biogeography*, 32(7), 1243–1256. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01270.x>
- Hijmans, R. J. (2020). *raster: Geographic Data Analysis and Modeling*. R package version 3.4-5. <https://CRAN.R-project.org/package=raster>
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415–427. <https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>
- Hutchinson, G. E. (1959). Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, 93(870), 145–159. <https://doi.org/10.1086/282070>
- IUCN (2021). *The IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2021-1. <https://www.iucnredlist.org>. Consultado en Enero de 2021.

- Jones, K. E., Bininda-Emonds, O. R. P., & Gittleman, J. L. (2005). Bats, clocks, and rocks: diversification patterns in Chiroptera. *Evolution*, *59*(10), 2243–2255.
<https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2005.tb00932.x>
- Jones, K. E., Mickleburgh, S. P., Sechrest, W., & Walsh, A. L. (2009). Global overview of the conservation of island bats: importance, challenges and opportunities. In T. H. Fleming & P. A. Racey (Eds.) *Island Bats: Evolution, Ecology, and Conservation.*, 496–530. <https://doi.org/10.7208/chicago/9780226253312.001.0001>
- Jones, K. E., Purvis, A., & Gittleman, J. L. (2003). Biological correlates of extinction risk in bats. *The American Naturalist*, *161*(4), 601-614.
- Jones, P. L., Hämsch, F., Page, R. A., Kalko, E. K. V., & O'Mara, M. T. (2017). Foraging and Roosting Behaviour of the Fringe-Lipped Bat, *Trachops cirrhosus*, on Barro Colorado Island, Panamá. *Acta Chiropterologica*, *19*(2), 337–346.
<https://doi.org/10.3161/15081109ACC2017.19.2.010>
- Julliard, R., Clavel, J., Devictor, V., Jiguet, F., & Couvet, D. (2006). Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecology Letters*, *9*(11), 1237–1244.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00977.x>
- Kalka, M., & Kalko, E. K. V. (2006). Gleaning bats as underestimated predators of herbivorous insects: diet of *Micronycteris microtis* (Phyllostomidae) in Panama. *Journal of Tropical Ecology*, *22*(1), 1–10.
<https://doi.org/10.1017/S0266467405002920>
- Kalko, E. K. V., & Handley, C. O. (2001). Neotropical bats in the canopy: diversity, community structure, and implications for conservation. *Plant Ecology* *153*, 319–333.
<https://doi.org/10.1023/A:1017590007861>
- Kalko, E. K. V., Friemel, D., Handley, C. O., & Schnitzler, H.-U. (1999). Roosting and Foraging Behavior of Two Neotropical Gleaning Bats, *Tonatia silvicola* and *Trachops*

- cirrhosus* (Phyllostomidae). *Biotropica*, 31(2), 344–353.
<https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1999.tb00146.x>
- Kellner, K. F., Duchamp, J. E., & Swihart, R. K. (2019). Niche breadth and vertebrate sensitivity to habitat modification: signals from multiple taxa across replicated landscapes. *Biodiversity and Conservation*, 28(10), 2647–2667.
<https://doi.org/10.1007/s10531-019-01785-w>
- Kerches-Rogeri, P., Niebuhr, B. B., Muylaert, R. L., & Mello, M. A. R. (2020). Individual specialization in the use of space by frugivorous bats. *The Journal of Animal Ecology*, 89(11), 2584–2595. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13339>
- Krüger, F., Clare, E. L., Greif, S., Siemers, B. M., Symondson, W. O. C., & Sommer, R. S. (2014). An integrative approach to detect subtle trophic niche differentiation in the sympatric trawling bat species *Myotis dasycneme* and *Myotis daubentonii*. *Molecular Ecology*, 23(15), 3657–3671. <https://doi.org/10.1111/mec.12512>
- Kunz, T. H. (1982). Roosting Ecology of Bats. In T. H. Kunz (Ed.), *Ecology of Bats* (pp. 1–55). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4613-3421-7_1
- Kunz, T. H., & Fenton, B. M. (2005). *Bat Ecology*. University of Chicago Press.
- Kunz, T. H., & Jones, D. P. (2000). *Pteropus vampyrus*. *Mammalian Species*, 642(1), 1.
[https://doi.org/10.1644/1545-1410\(2000\)642<0001:pv>2.0.co;2](https://doi.org/10.1644/1545-1410(2000)642<0001:pv>2.0.co;2)
- Kunz, T. H., Braun de Torrez, E., Bauer, D., Lobova, T., & Fleming, T. H. (2011). Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1223, 1–38.
<https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2011.06004.x>
- Kunz, T. H., & Lumsden, L. F. (2003). Ecology of cavity and foliage roosting bats. In T. H. Kunz & M. B. Fenton (Eds.) *Bat Ecology*, 1, 3–89.
[https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2004\)085<0366:BE>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2004)085<0366:BE>2.0.CO;2)

- Kürten, L., & Schmidt, U. (1982). Thermoperception in the common vampire bat (*Desmodus rotundus*). *Journal of Comparative Physiology*, *146*(2), 223–228.
<https://doi.org/10.1007/bf00610241>
- Laland, K., Matthews, B., & Feldman, M. W. (2016). An introduction to niche construction theory. *Evolutionary Ecology*, *30*, 191–202.
<https://doi.org/10.1007/s10682-016-9821-z>
- Le Viol, I., Jiguet, F., Brotons, L., Herrando, S., Lindström, A., Pearce-Higgins, J. W., Reif, J., Van Turnhout, C., & Devictor, V. (2012). More and more generalists: two decades of changes in the European avifauna. *Biology Letters*, *8*(5), 780–782.
<https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0496>
- Leal, E. S. B., Chaves, L. D. S., Prado Neto, J. G. do, Passos Filho, P. B. de, Ramalho, D. D. F., Guerra Filho, D. D. Q., De Lyra-Neves, R. M., Telino-Júnior, W. R., & Moura, G. J. B. de. (2018). What constitutes the menu of *Trachops cirrhosus* (Chiroptera)? A review of the species' diet. *Neotropical Biology and Conservation*, *13*(4).
<https://doi.org/10.4013/nbc.2018.134.08>
- Lee, D. N., Papeş, M., & Van den Bussche, R. A. (2012). Present and potential future distribution of common vampire bats in the Americas and the associated risk to cattle. *PloS One*, *7*(8), e42466. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0042466>
- Lenth, R. V. (2020). *emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means*. R package version 1.5.3. <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>.
- Levins, R. (1968). *Evolution in Changing Environments: Some Theoretical Explorations*. Princeton University Press.
<https://play.google.com/store/books/details?id=yOQ9DwAAQBAJ>
- Lewis, S. E. (1995). Roost fidelity of bats: A review. *Journal of Mammalogy*, *76*(2), 481–496.
<https://doi.org/10.2307/1382357>

- Librán-Embid, F., De Coster, G., & Metzger, J. P. (2017). Effects of bird and bat exclusion on coffee pest control at multiple spatial scales. *Landscape Ecology*, *32*(9), 1907–1920. <https://doi.org/10.1007/s10980-017-0555-2>
- Lim, B. K. (2009). Review of the origins and biogeography of bats in South America. *Chiroptera Neotropical*, *15*(1), 391-410.
- Loayza, A. P., & Loiselle, B. A. (2008). Preliminary information on the home range and movement patterns of *Sturnira lilium* (Phyllostomidae) in a naturally fragmented landscape in Bolivia. *Biotropica*, *40*(5), 630–635. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2008.00422.x>
- Magalhães de Oliveira, H. F., Camargo, N. F., Hemprich-Bennett, D. R., Rodríguez-Herrera, B., Rossiter, S. J., & Clare, E. L. (2020). Wing morphology predicts individual niche specialization in *Pteronotus mesoamericanus* (Mammalia: Chiroptera). *PloS One*, *15*(5), e0232601. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0232601>
- Mantilla-meluk, H., & Montenegro, O. (2016). Nueva especie de *Lonchorhina* (Chiroptera: Phyllostomidae) de Chiribiquete, Guayana colombiana. *Revista Biodiversidad Neotropical*, *6*(2 Jul-Dic), 171. <https://doi.org/10.18636/bioneotropical.v6i2.576>
- Marinello, M. M., & Bernard, E. (2014). Wing morphology of Neotropical bats: a quantitative and qualitative analysis with implications for habitat use. *Canadian Journal of Zoology*, *92*(2), 141–147. <https://doi.org/10.1139/cjz-2013-0127>
- Marques, J. S., Tagliati, M. C., & Faria, A. P. G. (2015). Diurnal versus nocturnal pollination success in *Billbergia horrida* Regel (Bromeliaceae) and the first record of chiropterophily for the genus. *Anais Da Academia Brasileira de Ciencias*, *87*(2), 835–842. <https://doi.org/10.590/0001-3765201520140340>
- Martin-Solano, S., Toulkeridis, T., Addison, A., & Pozo-Rivera, W. E. (2016). Predation of *Desmodus rotundus* Geoffroy, 1810 (Phyllostomidae, Chiroptera) by *Epicrates*

- cenchrina* (Linnaeus, 1758)(Boidae, Reptilia) in an Ecuadorian Cave. *Subterranean Biology / International Society of Subterranean Biology*, 19, 41.
<https://subtbiol.pensoft.net/article/8731/download/pdf/>
- Martinossi-Allibert, I., Clavel, J., Ducatez, S., Viol, I. L., & Teplitsky, C. (2017). Does habitat specialization shape the evolutionary potential of wild bird populations? *Journal of Avian Biology*, 48(8), 1158–1165. <https://doi.org/10.1111/jav.01011>
- Martins, M. A., Carvalho, W. D. D., Dias, D., França, D. D. S., Oliveira, M. B. D., & Peracchi, A. L. (2015). Bat Species Richness (Mammalia, Chiroptera) Along an Elevational Gradient in the Atlantic Forest of Southeastern Brazil. *Acta Chiropterologica*, 17(2), 401–409.
<https://doi.org/10.3161/15081109ACC2015.17.2.016>
- Mathewson, H. A., & Morrison, M. L. (2015). The misunderstanding of habitat. In *ML Morrison and HA Mathewson (Eds.) Wildlife habitat conservation. Concepts, challenges, and solutions (pp. 3-8)*. Johns Hopkins University Press.
- Medellín, R. A., Equihua, M., & Amin, M. A. (2000). Bat Diversity and Abundance as Indicators of Disturbance in Neotropical Rainforests. *Conservation Biology*, 14(6), 1666–1675. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2000.99068.x>
- Medellín, R. A., Rivero, M., Ibarra, A., de la Torre, J. A., González-Terrazas, T. P., Torres-Knoop, L., & Tschapka, M. (2018). Follow me: foraging distances of *Leptonycteris yerbabuena* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Sonora determined by fluorescent powder. *Journal of Mammalogy*, 99(2), 306–311.
<https://doi.org/10.1093/jmammal/gyy016>
- Medina, A., Harvey, C. A., Merlo, D. S., Vílchez, S., & Hernández, B. (2007). Bat diversity and movement in an agricultural landscape in matiguás, Nicaragua: Bats in

- agricultural landscapes. *Biotropica*, 39(1), 120–128.
<https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2006.00240.x>
- Mickleburgh, S. P., Hutson, A. M., & Racey, P. A. (2002). A review of the global conservation status of bats. *Oryx: The Journal of the Fauna Preservation Society*, 36(1), 18–34. <https://doi.org/10.1017/s0030605302000054>
- Molinari, J., Bustos, X. E., Burneo, S. F., Camacho, M. A., Moreno, S. A., & Fermín, G. (2017). A new polytypic species of yellow-shouldered bats, genus *Sturnira* (Mammalia: Chiroptera: Phyllostomidae), from the Andean and coastal mountain systems of Venezuela and Colombia. *Zootaxa*, 4243(1), 75–96.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4243.1.3>
- Montiel, S., Estrada, A., & León, P. (2006). Bat assemblages in a naturally fragmented ecosystem in the Yucatan Peninsula, Mexico: species richness, diversity and spatio-temporal dynamics. *Journal of Tropical Ecology*, 22(03), 267–276.
<https://doi.org/10.1017/s026646740500307x>
- Mori, A., & Vincent, S. E. (2008). An integrative approach to specialization: relationships among feeding morphology, mechanics, behaviour, performance and diet in two syntopic snakes. *Journal of Zoology*, 275(1), 47–56.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2007.00410.x>
- Moyers-Arévalo, R. L., Amador, L. I., Almeida, F. C., & Giannini, N. P. (2018). Evolution of body mass in bats: insights from a large supermatrix phylogeny. *Journal of Mammalian Evolution*, 1–16. <https://doi.org/10.1007/s10914-018-9447-8>
- Nassar, M. J., Aguirre, L. F., Rodríguez-Herrera, B., Medellín, R. S. (2020). Threats, Status, and Conservation Perspectives for Leaf- Nosed Bats. In T. H. Fleming, L. M. Dávalos, & M. A. R. Mello (Eds.), *Phyllostomid Bats: A Unique Mammalian Radiation* (pp.

- 435-456). University of Chicago Press.
<https://doi.org/10.7208/chicago/9780226696263.001.0001>
- Navarro-López, J. (2017). *Nicho trófico en Falconidae: heterogeneidad de hábitat, nutrición y reproducción* [Tesis de doctorado, Universidad Autónoma de Madrid].
https://repositorio.uam.es/bitstream/handle/10486/682655/navarro_lopez_juan.pdf?sequence=1
https://repositorio.uam.es/bitstream/handle/10486/682655/navarro_lopez_juan.pdf?sequence=1#page=34
- Navarro, L. D., & Wilson, D. E. (1982). *Vampyrum spectrum*. *Mammalian Species*, 23(184), 1–4. <https://doi.org/10.2307/3503798>
- Newbold, T., Bentley, L. F., Hill, S. L. L., Edgar, M. J., Horton, M., Su, G., Şekercioğlu, Ç. H., Collen, B., & Purvis, A. (2020). Global effects of land use on biodiversity differ among functional groups. *Functional Ecology*, 34(3), 684-693.
<https://doi.org/10.1111/1365-2435.13500>
- Norberg, U. M. (1994). Wing design, flight performance, and habitat use in bats. In P. C. Wainwright, & S. M. Reilly (Eds.), *Ecological morphology: integrative organismal biology* (pp. 205-239).
- Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1994). *Walker's Bats of the World*. JHU Press.
- Numa, C., Verdú, J. R., & Sánchez-Palomino, P. (2005). Phyllostomid bat diversity in a variegated coffee landscape. *Biological Conservation*, 122(1), 151–158.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.07.013>
- Odling-Smee, F. J., Laland, K. N., & Feldman, M. W. (1996). Niche Construction. *The American Naturalist*, 147(4), 641–648. <https://doi.org/10.1086/285870>
- Ofstad, E. G., Herfindal, I., Solberg, E. J., & Sæther, B.-E. (2016). Home ranges, habitat and body mass: simple correlates of home range size in ungulates. *Proceedings of the*

Royal Society B: Biological Sciences, 283(1845), 20161234.

<https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1234>

Olifiers, N., Vieira, M. V., & Grelle, C. E. V. (2004). Geographic range and body size in Neotropical marsupials. *Global Ecology and Biogeography*, 13(5), 439–444.

<https://doi.org/10.1111/j.1466-822x.2004.00115.x>

Olímpio, A. P. M., Ventura, M. C. da S., Mascarenhas, M. de J. O., Nascimento, D. C. do, Andrade, F. A. G. de, Fraga, E. da C., & Barros, M. C. (2016). Bat fauna of the Cerrado savanna of eastern Maranhão, Brazil, with new species occurrences. *Biota Neotropica*, 16(3). <https://doi.org/10.1590/1676-0611-bn-2015-0089>

Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V. N., Underwood, E. C., D'amico, J. A., Itoua, I., Strand, H. E., Morrison, J. C., Loucks, C. J., Allnutt, T. F., Ricketts, T. H., Kura, Y., Lamoreux, J. F., Wettengel, W. W., Hedao, P., & Kassem, K. R. (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *BioScience*, 51(11), 933.

[https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0933:teotwa\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0933:teotwa]2.0.co;2)

Oprea, M., Vieira, T. B., Pimenta, V. T., Mendes, P., Brito, D., Ditchfield, A. D., de Knecht, L. V., & Esbérard, C. E. L. (2014). Bat predation by *Phyllostomus hastatus*. *Chiroptera Neotropical*, 12(1), 255-258.

Ortega-García, S., Guevara, L., Arroyo-Cabrales, J., Lindig-Cisneros, R., Martínez-Meyer, E., Vega, E., & Schondube, J. E. (2017). The thermal niche of Neotropical nectar-feeding bats: Its evolution and application to predict responses to global warming. *Ecology and Evolution*, 7(17), 6691–6701. <https://doi.org/10.1002/ece3.3171>

Ossa, G., Zamora, H. T., & Velazco, P. M. (2020). *Platalina genovensium* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Mammalian Species*, 52(995), 105–113.

<https://doi.org/10.1093/mspecies/seaa008>

- Otálora-Ardila, A., & López-Arévalo, H. F. (2021). Effect of the matrix-edge-forest interior gradient on the phyllostomid bats assemblage in sub-andean forest fragments. *Caldasia*, 43(2). <https://dx.doi.org/10.15446/caldasia.v43n2.85071>
- Overington, S. E., Griffin, A. S., Sol, D., & Lefebvre, L. (2011). Are innovative species ecological generalists? A test in North American birds. *Behavioral Ecology*, 22(6), 1286–1293. <https://doi.org/10.1093/beheco/arr130>
- Owens, I. P., & Bennett, P. M. (2000). Ecological basis of extinction risk in birds: habitat loss versus human persecution and introduced predators. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97(22), 12144–12148. <https://doi.org/10.1073/pnas.200223397>
- Ozinga, W. A., Colles, A., Bartish, I. V., Hennion, F., Hennekens, S. M., Pavoine, S., Poschlod, P., Hermant, M., Schaminée, J. H. J., & Prinzing, A. (2013). Specialists leave fewer descendants within a region than generalists: Scarce descendants of specialists. *Global Ecology and Biogeography*, 22(2), 213–222. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2012.00792.x>
- Pacheco, V., Sánchez-Vendizú, P., & Solari, S. (2018). A New Species of *Anoura* Gray, 1838 (Chiroptera: Phyllostomidae) from Peru, with Taxonomic and Biogeographic Comments on Species of the *Anoura caudifer* Complex. *Acta Chiropterologica*, 20(1), 31–50. <https://doi.org/10.3161/15081109ACC2018.20.1.002>
- Pagel, M. D., May, R. M., & Collie, A. R. (1991). Ecological aspects of the geographical distribution and diversity of mammalian species. *The American Naturalist*, 137(6), 791–815. <https://doi.org/10.1086/285194>
- Paniagua, L. L., Lorenzo, C., Ramírez, D. O., & Naranjo, E. (2006). Selección de refugios por tres especies de murciélagos frugívoros (Chiroptera: Phyllostomidae) en la Selva

- Lacandona, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 77(002).
<https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2006.002.341>
- Paradis, E. (2014). An introduction to the phylogenetic comparative method. In L. Z. Garamszegi (Eds.), *Modern phylogenetic comparative methods and their application in evolutionary biology* (pp. 3-18). Springer.
- Paradis, E., & Schliep K. (2019). ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics* 35: 526-528.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty633>
- Parker, D. I., Lawhead, B. E., & Cook, J. A. (1997). Distributional limits of bats in Alaska. *Arctic*, 50(3), 256–265. <http://www.jstor.org/stable/40511704>
- Pavey, C. R. (2021). Comparative echolocation and foraging ecology of horseshoe bats (Rhinolophidae) and Old World leaf-nosed bats (Hipposideridae). *Australian Journal of Zoology*. <https://doi.org/10.1071/zo20047>
- Pebesma, E. 2018. Simple Features for R: Standardized Support for Spatial Vector Data. *The R Journal* 10 (1), 439-446, <https://doi.org/10.32614/RJ-2018-009>
- Peixoto, F. P., Villalobos, F., & Cianciaruso, M. V. (2017). Phylogenetic conservatism of climatic niche in bats. *Global Ecology and Biogeography*, 26(9), 1055–1065.
<https://doi.org/10.1111/geb.12618>
- Penone, C., Kerbiriou, C., Julien, J.-F., Julliard, R., Machon, N., & Le Viol, I. (2013). Urbanisation effect on Orthoptera: which scale matters? *Insect Conservation and Diversity*, 6(3), 319–327. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2012.00217.x>
- Petraitis, P. S. (1979). Likelihood Measures of Niche Breadth and Overlap. *Ecology*, 60(4), 703–710. <https://doi.org/10.2307/1936607>
- Pigot, A. L., Trisos, C. H., & Tobias, J. A. (2016). Functional traits reveal the expansion and packing of ecological niche space underlying an elevational diversity gradient in

- passerine birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1822), 20152013. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2013>
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., & R Core Team (2020). *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-148, <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>.
- QGIS.org (2019). *QGIS Geographic Information System*. QGIS Association. <http://www.qgis.org>.
- R Core Team (2020). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Ralston, J., DeLuca, W. V., Feldman, R. E., & King, D. I. (2016). Realized climate niche breadth varies with population trend and distribution in North American birds: Trends influence realized climate niche. *Global Ecology and Biogeography*, 25(10), 1173–1180. <https://doi.org/10.1111/geb.12490>
- Ramos-Pereira, M. J., & Palmeirim, J. M. (2013). Latitudinal diversity gradients in New World bats: are they a consequence of niche conservatism? *PloS One*, 8(7), e69245. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0069245>
- Reif, J., Hořák, D., Krištín, A., Kopsová, L., & Devictor, V. (2016). Linking habitat specialization with species' traits in European birds. *Oikos*, 125(3), 405–413. <https://doi.org/10.1111/oik.02276>
- Reif, J., Jiguet, F., & Šťastný, K. (2010). Habitat specialization of birds in the Czech Republic: comparison of objective measures with expert opinion. *Bird Study*, 57(2), 197-212. <https://doi.org/10.1080/00063650903477046>
- Revell, L. J. (2012) phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, 3,217-223. [doi:10.1111/j.2041-210X.2011.00169.x](https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00169.x)

- Rex, K., Czaczkas, B. I., Michener, R., Kunz, T. H., & Voigt, C. C. (2010). Specialization and omnivory in diverse mammalian assemblages. *Écoscience*, *17*(1), 37–46.
<https://doi.org/10.2980/17-1-3294>
- Rex, K., Kelm, D. H., Wiesner, K., Kunz, T. H., & Voigt, C. C. (2008). Species richness and structure of three Neotropical bat assemblages. *Biological Journal of the Linnean Society*, *94*(3), 617–629. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.01014.x>
- Ribeiro, J., Colli, G. R., Caldwell, J. P., & Soares, A. M. V. (2016). An integrated trait-based framework to predict extinction risk and guide conservation planning in biodiversity hotspots. *Biological Conservation*, *195*, 214–223.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.12.042>
- Rocha, R., & López-Baucells, A. (2014). Opportunistic predation by Crested Owl *Lophotrix cristata* upon Seba's Short-tailed Bat *Carollia perspicillata*. *Ornithology Research*, *22*(1), 35–37. <https://doi.org/10.1007/bf03544230>
- Rodríguez-Herrera, B., Medellín, R. A., & Timm, R. M. (2007). *Murciélagos neotropicales que acampan en hojas*. Editorial INBio.
- Rojas, D., Moreira, M., Ramos Pereira, M. J., Fonseca, C., & Dávalos, L. M. (2018). Updated distribution maps for neotropical bats in the superfamily Noctilionoidea. *Ecology*, *99*(9), 2131. <https://doi.org/10.1002/ecy.2404>
- Rojas, D., Vale, A., Ferrero, V., & Navarro, L. (2011). When did plants become important to leaf-nosed bats? Diversification of feeding habits in the family Phyllostomidae. *Molecular Ecology*, *20*(10), 2217–2228.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05082.x>
- Rojas, D., Vale, A., Ferrero, V., & Navarro, L. (2012). The role of frugivory in the diversification of bats in the Neotropics. *Journal of Biogeography*, *39*(11), 1948–1960. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2012.02709.x>

- 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>
- Rolland, J., & Salamin, N. (2016). Niche width impacts vertebrate diversification. *Global Ecology and Biogeography*, *25*(10), 1252–1263. <https://doi.org/10.1111/geb.12482>
- Rossoni, D. M., Assis, A. P. A., Giannini, N. P., & Marroig, G. (2017). Intense natural selection preceded the invasion of new adaptive zones during the radiation of New World leaf-nosed bats. *Scientific Reports*, *7*(1), 11076. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-08989-6>
- RStudio Team (2021). *RStudio: Integrated Development Environment for R*. RStudio, PBC, Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>.
- Ruggiero, A. (1994). Latitudinal correlates of the sizes of mammalian geographical ranges in south America. *Journal of Biogeography*, *21*(5), 545. <https://doi.org/10.2307/2845657>
- Safi, K., & Kerth, G. (2004). A Comparative Analysis of Specialization and Extinction Risk in Temperate-Zone Bats. *Conservation Biology*, *18*(5), 1293–1303. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00155.x>
- Sagot, M., & Chaverri, G. (2015). Effects of roost specialization on extinction risk in bats. *Conservation Biology*, *29*(6), 1666–1673. <https://doi.org/10.1111/cobi.12546>
- Saldaña-Vázquez, R. A., Ortega, J., Guerrero, J. A., Aiza-Reynoso, M. I., MacSwiney G, M. C., Aguilar-Rodríguez, P. A., Ayala-Berdon, J., & Zamora-Gutiérrez, V. (2020). Ambient temperature drives sex ratio and presence of pregnant females of *Anoura geoffroyi* (Phyllostomidae) bats living in temperate forests. *Journal of Mammalogy*, *101*(1), 234–240. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyz186>

- Saldaña-Vázquez, R. A., Ruiz-Sánchez, E., Herrera-Alsina, L., & Schondube, J. E. (2015). Digestive capacity predicts diet diversity in Neotropical frugivorous bats. *The Journal of Animal Ecology*, *84*(5), 1396–1404. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12383>
- Saldaña-Vázquez, R. A., Sosa, V. J., Iñiguez-Dávalos, L. I., & Schondube, J. E. (2013). The role of extrinsic and intrinsic factors in Neotropical fruit bat–plant interactions. *Journal of Mammalogy*, *94*(3), 632–639. <https://doi.org/10.1644/11-mamm-a-370.1>
- Sánchez, M. S., & Giannini, N. P. (2018). Trophic structure of frugivorous bats in the Neotropics: emergent patterns in evolutionary history. *Mammal Review*, *48*(2), 90–107. <https://doi.org/10.1111/mam.12116>
- Schoener, T. W. (1971). Large-Billed Insectivorous Birds: A Precipitous Diversity Gradient. *The Condor*, *73*(2), 154–161. <https://doi.org/10.2307/1365836>
- 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*(1), 59–73. <https://doi.org/10.1078/0944-2006-00007>
- Sexton, J. P., Montiel, J., Shay, J. E., Stephens, M. R., & Slatyer, R. A. (2017). Evolution of Ecological Niche Breadth. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *48*(1), 183–206. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-023003>
- Shi, J. J., & Rabosky, D. L. (2015). Speciation dynamics during the global radiation of extant bats. *Evolution*, *69*(6), 1528–1545. <https://doi.org/10.1111/evo.12681>
- Shively, R., Barboza, P., Doak, P., & Jung, T. S. (2018). Increased diet breadth of little brown bats (*Myotis lucifugus*) at their northern range limit: a multimethod approach. *Canadian Journal of Zoology*, *96*(1), 31–38. <https://doi.org/10.1139/cjz-2017-0017>
- Siivonen, Y., & Wermundsen, T. (2008). Distribution and foraging habitats of bats in northern Finland: *Myotis daubentonii* occurs north of the Arctic Circle. *Vespertilio*, *12*, 41–48. <https://ceson.org/vespertilio/12/Siivonen2008vesp.pdf>

- Simmons, N. B., & Cirranello, A. L. (2020). *Bat Species of the World: A taxonomic and geographic database*. Batnames.org.
- Simmons, N. B., & Voss, R. S. (1998). The mammals of Paracou French Guiana: a Neotropical lowland rainforest fauna. Part I. Bats. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 237, 1-219. <https://digitallibrary.amnh.org/handle/2246/1634>
- Slatyer, R. A., Hirst, M., & Sexton, J. P. (2013). Niche breadth predicts geographical range size: a general ecological pattern. *Ecology Letters*, 16(8), 1104–1114. <https://doi.org/10.1111/ele.12140>
- Smith, E. P. (1982). Niche Breadth, Resource Availability, and Inference. *Ecology*, 63(6), 1675. <https://doi.org/10.2307/1940109>
- Stevens, R. D. (2006). Historical processes enhance patterns of diversity along latitudinal gradients. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1599), 2283–2289. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3596>
- Stevens, R. D. (2013). Gradients of bat diversity in Atlantic forest of south America: Environmental seasonality, sampling effort and spatial autocorrelation. *Biotropica*, 45(6), 764–770. <https://doi.org/10.1111/btp.12056>
- Stidsholt, L., Greif, S., Goerlitz, H. R., Beedholm, K., Macaulay, J., Johnson, M., & Madsen, P. T. (2021). Hunting bats adjust their echolocation to receive weak prey echoes for clutter reduction. *Science Advances*, 7(10). <https://doi.org/10.1126/sciadv.abf1367>
- Stockwell, E. F. (2001). Morphology and flight maneuverability in New World leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Zoology*, 254(4), 505–514. <https://doi.org/10.1017/S0952836901001005>
- Swihart, R. K., Gehring, T. M., Kolozsvary, M. B., & Nupp, T. E. (2003). Responses of “resistant” vertebrates to habitat loss and fragmentation: the importance of niche

- breadth and range boundaries. *Diversity and Distributions*, 9(1), 1–18.
<https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2003.00158.x>
- Teeling, E. C., Springer, M. S., Madsen, O., Bates, P., O'brien, S. J., & Murphy, W. J. (2005). A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. *Science*, 307(5709), 580–584. <https://doi.org/10.1126/science.1105113>
- Teixeira, T. S. M., Weber, M. M., Dias, D., Lorini, M. L., Esbérard, C. E. L., Novaes, R. L. M., Cerqueira, R., & Vale, M. M. (2014). Combining environmental suitability and habitat connectivity to map rare or Data Deficient species in the Tropics. *Journal for Nature Conservation*, 22(4), 384–390. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2014.04.001>
- Thuiller, W., Lavorel, S., & Araujo, M. B. (2005). Niche properties and geographical extent as predictors of species sensitivity to climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 14(4), 347–357. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2005.00162.x>
- Tingley, R., Hitchmough, R. A., & Chapple, D. G. (2013). Life-history traits and extrinsic threats determine extinction risk in New Zealand lizards. *Biological Conservation*, 165, 62–68. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.05.028>
- Tremlett, C. J., Moore, M., Chapman, M. A., Zamora-Gutierrez, V., & Peh, K. S. (2020). Pollination by bats enhances both quality and yield of a major cash crop in Mexico. *Journal of Applied Ecology*, 57(3), 450–459. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13545>
- Tschapka, M., & von Helversen, O. (2007). Phenology, nectar production and visitation behaviour of bats on the flowers of the bromeliad *Werauhia gladioliflora* in a Costa Rican lowland rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 23(4), 385–395.
<https://doi.org/10.1017/S0266467407004129>
- Tschapka, M., Sperr, E. B., Caballero-Martínez, L. A., & Medellín, R. A. (2008). Diet and Cranial Morphology of *Musonycteris harrisoni*, a Highly Specialized Nectar-Feeding

- Bat in Western Mexico. *Journal of Mammalogy*, 89(4), 924–932.
<https://doi.org/10.1644/07-mamm-a-038.1>
- Tucker, M. A., Ord, T. J., & Rogers, T. L. (2014). Evolutionary predictors of mammalian home range size: body mass, diet and the environment. *Global Ecology and Biogeography*, 23(10), 1105–1114. <https://doi.org/10.1111/geb.12194>
- UICN. (2012). *Categorías y Criterios de la Lista Roja de la UICN: Versión 3.1*. Segunda edición. Gland, Suiza y Cambridge, Reino Unido: UICN. vi + 34pp.
<https://portals.iucn.org/library/node/10316>
- Varzinczak, L. H., Moura, M. O., & Passos, F. C. (2019). Shifts to multiple optima underlie climatic niche evolution in New World phyllostomid bats. *Biological Journal of the Linnean Society*, 128(4), 1008–1020. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blz123>
- Varzinczak, L. H., Moura, M. O., & Passos, F. C. (2020). Strong but opposing effects of climatic niche breadth and dispersal ability shape bat geographical range sizes across phylogenetic scales. *Global Ecology and Biogeography*, *geb.13163*.
<https://doi.org/10.1111/geb.13163>
- Vehrencamp, S. L., Stiles, F. G., & Bradbury, J. W. (1977). Observations on the Foraging Behavior and Avian Prey of the Neotropical Carnivorous Bat, *Vampyrum spectrum*. *Journal of Mammalogy*, 58(4), 469–478. <https://doi.org/10.2307/1379995>
- Verde, R. S., Silva, R. C., & Calouro, A. M. (2018). Activity patterns of frugivorous phyllostomid bats in an urban fragment in southwest Amazonia, Brazil. *Iheringia, Serie Zoologia*, 108(0). <https://doi.org/10.1590/1678-4766e2018016>
- Vilela, B., & Villalobos, F. (2015). letsR: a new R package for data handling and analysis in macroecology. *Methods in Ecology and Evolution*.
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.12401>

- Villalobos, F., & Arita, H. T. (2010). The diversity field of New World leaf-nosed bats (Phyllostomidae). *Global Ecology and Biogeography*, *19*(2), 200–211.
<https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00503.x>
- Voss, R. S., Fleck, D. W., Strauss, R. E., Velazco, P. M., & Simmons, N. B. (2016). Roosting Ecology of Amazonian Bats: Evidence for Guild Structure in Hyperdiverse Mammalian Communities. *American Museum Novitates*, *3870*(3870), 1–43.
<https://doi.org/10.1206/3870.1>
- Wagenmakers, E.-J., & Farrell, S. (2004). AIC model selection using Akaike weights. *Psychonomic Bulletin & Review*, *11*(1), 192–196. <https://doi.org/10.3758/bf03206482>
- Wang, K., Tian, S., Galindo-González, J., Dávalos, L. M., Zhang, Y., & Zhao, H. (2020). Molecular adaptation and convergent evolution of frugivory in Old World and neotropical fruit bats. *Molecular Ecology*, *29*(22), 4366–4381.
<https://doi.org/10.1111/mec.15542>
- Warren, M. S., Hill, J. K., Thomas, J. A., Asher, J., Fox, R., Huntley, B., Roy, D. B., Telfer, M. G., Jeffcoate, S., Harding, P., Jeffcoate, G., Willis, S. G., Greatorex-Davies, J. N., Moss, D., & Thomas, C. D. (2001). Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. *Nature*, *414*(6859), 65–69.
<https://doi.org/10.1038/35102054>
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York. ISBN 978-3-319-24277-4, <https://ggplot2.tidyverse.org>.
- Wickham, H., & Seidel, D. (2020). *scales: Scale Functions for Visualization*. R package version 1.1.1. <https://CRAN.R-project.org/package=scales>
- Willig, M. R., Camilo, G. R., & Noble, S. J. (1993). Dietary overlap in frugivorous and insectivorous bats from edaphic cerrado habitats of Brazil. *Journal of Mammalogy*, *74*(1), 117–128. <https://doi.org/10.2307/1381910>

- Willig, M. R., Patterson, B. D., & Stevens, R. D. (2003). Patterns of range size, richness, and body size in the Chiroptera. *Bat Ecology*, 580–621.
https://www.researchgate.net/profile/Bruce_Patterson2/publication/233884769_Patterns_of_range_size_richness_and_body_size/links/0deec51518dd763e47000000/Patterns-of-range-size-richness-and-body-size.pdf
- Wilman, H., Belmaker, J., Simpson, J., De La Rosa, C., Rivadeneira, M. M., & Jetz, W. (2014). EltonTraits 1.0: Species-level foraging attributes of the world’s birds and mammals: Ecological Archives E095-178. *Ecology*, 95(7), 2027–2027.
<https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1890/13-1917.1>
- Yoh, N., Syme, P., Rocha, R., Meyer, C. F., & López-Baucells, A. (2020). Echolocation of Central Amazonian ‘whispering’ phyllostomid bats: call design and interspecific variation. *Mammal Research*, 65, 583-597.
<https://doi.org/10.1007/s13364-020-00503-0>
- Zacks, R. (2008). A Comparison of hemoparasite loads between bats (F: Phyllostomidae) of different feeding guilds in San Luis, Costa Rica. *Tropical Ecology Collections*, 3-10.
- Zamora-Gutierrez, V., & Ortega, J. (2020). *Lichonycteris obscura* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Mammalian Species*, 52(999), 165–172.
<https://doi.org/10.1093/mspecies/seaa012>
- Zepeda Mendoza, M. L., Xiong, Z., Escalera-Zamudio, M., Runge, A. K., Thézé, J., Streicker, D., Frank, H. K., Loza-Rubio, E., Liu, S., Ryder, O. A., Samaniego Castruita, J. A., Katzourakis, A., Pacheco, G., Taboada, B., Löber, U., Pybus, O. G., Li, Y., Rojas-Anaya, E., Bohmann, K., ... Gilbert, M. P. T. (2018). Hologenomic adaptations underlying the evolution of sanguivory in the common vampire bat. *Nature Ecology & Evolution*, 2(4), 659–668. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0476-8>

Zortéa, M., & Alho, C. J. R. (2008). Bat diversity of a Cerrado habitat in central Brazil.

Biodiversity and Conservation, 17(4), 791–805.

<https://doi.org/10.1007/s10531-008-9318-3>

9. Anexos

Anexo 1. Lista de las especies y su respectivo valor de ecorregiones ocupadas, área de distribución, masa corporal, gremio trófico, estado de conservación y amplitud de hábitat. Disponible también en formato de hoja de cálculo.

Especie	No. ecorregiones ocupadas	Área de distribución (grados)	Masa corporal (gramos)	Gremio Trófico	Estado de conservación	Amplitud hábitat (CPI)
<i>Ametrida centurio</i> *	68	561.5605	10.15	Fru	LC	4.7132
<i>Anoura aequatoris</i> *	27	55.0991	8.89 a	Omn	LC	1.9393
<i>Anoura cadenai</i>	6	1.305	NA	Omn	DD	1.1519
<i>Anoura carishina</i>	14	3.8365	NA	Omn	ND	1.3965
<i>Anoura caudifer</i>	71	492.4402	10.55	Omn	LC	4.5891
<i>Anoura cultrata</i>	44	60.0278	16.85 b	Omn	LC	2.4578
<i>Anoura fistulata</i>	20	16.6192	12.8	Omn	DD	1.6135
<i>Anoura geoffroyi</i> *	122	668.9055	15	Omn	LC	6.6426
<i>Anoura latidens</i>	41	57.5706	14.65 b	Omn	LC	2.3614
<i>Anoura luismanueli</i>	11	6.8102	14.05 b	Omn	LC	1.3168
<i>Anoura peruana</i>	7	3.5062	NA	Omn	LC	1.1882
<i>Artibeus amplus</i> *	21	48.6283	60.35	Fru	LC	1.7417
<i>Artibeus concolor</i> *	31	263.2028	19.24	Fru	LC	2.6988
<i>Artibeus fimbriatus</i> *	13	88.2195	60.93	Fru	LC	1.6268
<i>Artibeus fraterculus</i> *	13	12.7469	25.54	Fru	LC	1.3943
<i>Artibeus hirsutus</i> *	13	34.5453	39.36	Fru	LC	1.4615
<i>Artibeus inopinatus</i> *	6	3.5991	29.3	Fru	DD	1.1589
<i>Artibeus jamaicensis</i> *	57	132.2993	42.56	Fru	LC	3.0653
<i>Artibeus lituratus</i> *	126	1116.8097	67.65	Fru	LC	8.1408
<i>Artibeus obscurus</i> *	67	906.6204	36.86	Fru	LC	5.7466
<i>Artibeus planirostris</i> *	79	1013.011	53.38	Fru	LC	6.4296
<i>Carollia benkeithi</i> *	26	188.7552	10.53	Fru	LC	2.3214
<i>Carollia brevicauda</i> *	97	879.1713	14.33	Fru	LC	6.5502
<i>Carollia castanea</i> *	68	302.1013	13.17	Fru	LC	3.914
<i>Carollia manu</i> *	5	1.8006	18.7	Fru	LC	1.1238
<i>Carollia monohernandesi</i>	13	12.6079	NA	Fru	DD	1.3939
<i>Carollia perspicillata</i> *	128	1142.5111	18.21	Fru	LC	8.2792
<i>Carollia sowelli</i> *	32	66.7778	17.63	Fru	LC	2.1233
<i>Carollia subrufa</i> *	17	17.8042	16.31	Fru	LC	1.5283
<i>Centurio senex</i> *	78	174.8052	21.56	Fru	LC	3.8179
<i>Chiroderma doriae</i> *	18	225.2426	30.18	Fru	LC	2.197
<i>Chiroderma salvini</i> *	95	270.3312	26.58	Fru	LC	4.6155
<i>Chiroderma trinitatum</i> *	80	767.6297	13.88	Fru	LC	5.7033
<i>Chiroderma villosum</i> *	116	859.4178	22.99	Fru	LC	7.0518
<i>Choeroniscus godmani</i> *	71	220.5109	8.63	Nec	LC	3.7515
<i>Choeroniscus minor</i> *	59	412.5712	9.23	Nec	LC	3.9878
<i>Choeroniscus periosus</i>	5	5.288	10.05 b	Nec	VU	1.1345
<i>Choeronycteris mexicana</i> *	42	158.8713	16.19	Nec	NT	2.703
<i>Chrotopterus auritus</i> *	118	1091.6822	80.31	Omn	LC	7.8265
<i>Dermanura anderseni</i> *	43	452.1292	11.77	Fru	LC	3.636
<i>Dermanura azteca</i> *	38	51.7838	20.75	Fru	LC	2.2547
<i>Dermanura bogotensis</i> *	24	20.5959	11.5	Fru	LC	1.7442
<i>Dermanura cinerea</i> *	42	356.9375	12.19	Fru	LC	3.3132
<i>Dermanura glauca</i> *	20	71.834	11.63	Fru	LC	1.7836
<i>Dermanura gnoma</i> *	62	822.9787	10.86	Fru	LC	5.3409

<i>Dermanura phaeotis</i>	92	309.7701	12.45	Fru	LC	4.6482
<i>Dermanura rava*</i>	5	2.6047	10.6	Fru	LC	1.1263
<i>Dermanura rosenbergi*</i>	7	9.2536	14.3	Fru	DD	1.2059
<i>Dermanura tolteca*</i>	44	72.579	15.01	Fru	LC	2.4964
<i>Dermanura watsoni*</i>	33	46.208	12.32	Fru	LC	2.0895
<i>Desmodus rotundus*</i>	153	1460.8701	33.46	San	LC	10
<i>Diaemus youngi*</i>	107	1082.7549	36.59	San	LC	7.4734
<i>Diphylla ecaudata*</i>	128	931.5548	30.05	San	LC	7.6293
<i>Dryadonycteris capixaba</i>	12	42.5475	5.22 c	Nec	DD	1.4565
<i>Ectophylla alba*</i>	10	10.3803	5.6	Fru	NT	1.2982
<i>Enchisthenes hartii*</i>	93	247.0051	16.42	Fru	LC	4.4844
<i>Gardnerycteris crenulatum*</i>	103	913.0282	13.56	Ins	LC	6.8321
<i>Gardnerycteris koepckeae</i>	3	1.9009	18.61 b	Ins	DD	1.0649
<i>Glossophaga commissarisi*</i>	80	301.704	9.05	Fit	LC	4.268
<i>Glossophaga leachii*</i>	30	40.5545	10.58	Fit	LC	1.9833
<i>Glossophaga longirostris*</i>	40	128.344	12.76	Fit	LC	2.5498
<i>Glossophaga morenoi*</i>	22	27.8646	8.91	Fit	LC	1.7074
<i>Glossophaga soricina*</i>	145	1228.3337	10.01	Fit	LC	9.0468
<i>Glyphonycteris behnii</i>	13	85.5621	11.32 b	Fru	DD	1.6186
<i>Glyphonycteris daviesi*</i>	38	380.2361	21.29	Fru	LC	3.2665
<i>Glyphonycteris sylvestris*</i>	93	526.8297	9.44	Fru	LC	5.3464
<i>Hsunnycteris cadenai</i>	10	9.4439	NA	Nec	DD	1.2953
<i>Hsunnycteris pattoni</i>	15	50.2801	NA	Nec	DD	1.5692
<i>Hylonycteris underwoodi</i>	21	16.8346	7.53	Nec	LC	1.6438
<i>Lampronycteris brachyotis*</i>	93	899.0875	11.89	Ins	LC	6.4931
<i>Leptonycteris curasoae*</i>	29	68.8212	23.54	Nec	VU	2.0408
<i>Leptonycteris nivalis</i>	32	83.0396	25.64 b	Nec	EN	2.1734
<i>Leptonycteris yerbabuena*</i>	43	109.0583	21.2	Nec	NT	2.5792
<i>Lichonycteris obscura*</i>	92	601.5349	5.6 b	Nec f	LC	5.5469
<i>Lionycteris spurrelli</i>	83	904.9275	8.39	Nec	LC	6.2151
<i>Lonchophylla bokermanni</i>	4	0.1069	11.8 b	Nec	EN	1.089
<i>Lonchophylla chocoana*</i>	2	0.1571	21	Nec	DD	1.0299
<i>Lonchophylla concava</i>	21	16.5014	NA	Nec	LC	1.6428
<i>Lonchophylla dekeyseri</i>	13	148.7588	11.8 b	Nec	EN	1.8133
<i>Lonchophylla fornicata</i>	9	3.1928	NA	Nec	DD	1.2465
<i>Lonchophylla handleyi*</i>	8	10.1289	17.33	Nec	LC	1.2382
<i>Lonchophylla hesperia</i>	12	19.935	11.8 b	Nec	NT	1.3869
<i>Lonchophylla inexpectata</i>	3	9.9758	NA	Nec	ND	1.0897
<i>Lonchophylla mordax*</i>	3	1.6933	9.76	Nec	NT	1.0642
<i>Lonchophylla orcesi</i>	1	0.0819	22 d	Nec	DD	1.0001
<i>Lonchophylla orienticollina</i>	22	23.7386	NA	Nec	DD	1.6947
<i>Lonchophylla peracchii</i>	7	8.9796	NA	Nec	LC	1.2051
<i>Lonchophylla robusta*</i>	51	90.7709	13.96	Nec	LC	2.7597
<i>Lonchophylla thomasi*</i>	80	686.4681	7.22	Nec	LC	5.4533
<i>Lonchorhina aurita*</i>	111	954.6848	15.33	Ins	LC	7.1973
<i>Lonchorhina fernandezi</i>	6	8.6096	14.32 b	Ins	EN	1.1744
<i>Lonchorhina inusitata</i>	21	232.692	13.29 b	Ins	DD	2.3087
<i>Lonchorhina mankomara</i>	2	0.2347	NA	Ins	ND	1.0301
<i>Lonchorhina marinkellei</i>	7	13.1085	17 b	Ins	VU	1.2178
<i>Lonchorhina orinocensis*</i>	13	31.4872	8.88	Ins	VU	1.4521
<i>Lophostoma brasiliense*</i>	100	679.1051	10.18	Ins	LC	6.0227
<i>Lophostoma carrikeri*</i>	39	433.3569	21.72	Ins	LC	3.4598

<i>Lophostoma evotis</i> *	18	14.972	20.05	Ins	LC	1.5492
<i>Lophostoma kalkoae</i>	1	0.0625	NA	Ins	DD	1
<i>Lophostoma occidentale</i>	8	7.3234	NA	Ins	NT	1.2296
<i>Lophostoma schulzi</i> *	9	45.9234	18.31	Ins	LC	1.3781
<i>Lophostoma silvicolum</i> *	103	996.706	31.06	Ins	LC	7.0899
<i>Macrophyllum macrophyllum</i> *	106	1078.7048	8.03	Ins	LC	7.4313
<i>Macrotus californicus</i> *	19	60.609	12.13	Ins	LC	1.7194
<i>Macrotus waterhousii</i> *	27	69.2815	15.18	Ins	LC	1.983
<i>Mesophylla macconnelli</i> *	82	718.4986	7.24	Fru	LC	5.6112
<i>Micronycteris brosetti</i> *	30	299.0641	4.72	Ins	DD	2.7796
<i>Micronycteris giovanniae</i>	3	0.2431	NA	Ins	DD	1.0598
<i>Micronycteris hirsuta</i> *	85	529.2321	13.21	Ins	LC	5.117
<i>Micronycteris matses</i> *	2	0.2347	9.05	Ins	DD	1.0301
<i>Micronycteris megalotis</i> *	93	991.8387	6.14	Ins	LC	6.7788
<i>Micronycteris microtis</i> *	83	362.1068	7.91	Ins	LC	4.5429
<i>Micronycteris minuta</i> *	97	1007.4423	6.88	Ins	LC	6.9453
<i>Micronycteris sanborni</i>	16	196.0961	6.3 b	Ins	LC	2.048
<i>Micronycteris schmidtorum</i> *	94	732.7474	7.63	Ins	LC	6.0103
<i>Micronycteris yatesi</i> *	6	0.3888	6	Ins	DD	1.149
<i>Mimon bennettii</i> *	50	404.4799	23	Ins	LC	3.6965
<i>Mimon cozumelae</i>	43	66.9923	18.61 b	Ins	LC	2.4496
<i>Musonycteris harrisoni</i> *	6	4.6576	15.27	Nec	VU	1.1622
<i>Neonycteris pusilla</i>	3	0.7351	12.35 b	Ins	DD	1.0613
<i>Phylloderma stenops</i> *	105	900.8221	53.84	Omn	LC	6.8537
<i>Phyllostomus discolor</i> *	115	1032.2522	37.79	Omn	LC	7.5547
<i>Phyllostomus elongatus</i> *	68	879.8039	40.37	Omn	LC	5.6936
<i>Phyllostomus hastatus</i> *	108	1037.148	93.52	Omn	LC	7.3625
<i>Phyllostomus latifolius</i>	21	123.7481	134 b	Omn	LC	1.9731
<i>Platalina genovensium</i> *	11	20.1991	17.8	Nec b	NT	1.3581
<i>Platyrrhinus albericoi</i> *	23	50.2006	61.5	Fru	LC	1.8058
<i>Platyrrhinus angustirostris</i>	38	91.9844	NA	Fru	LC	2.3786
<i>Platyrrhinus aquilus</i>	2	0.2093	NA	Fru	DD	1.0301
<i>Platyrrhinus aurarius</i> *	11	28.5111	34.51	Fru	LC	1.3837
<i>Platyrrhinus brachycephalus</i> *	47	504.1793	14.05	Fru	LC	3.9148
<i>Platyrrhinus chocoensis</i>	7	6.5141	22 b	Fru	VU	1.1975
<i>Platyrrhinus dorsalis</i> *	35	62.3306	26	Fru	LC	2.1984
<i>Platyrrhinus fusciventris</i>	38	395.8943	NA	Fru	LC	3.3147
<i>Platyrrhinus guianensis</i>	4	10.4715	NA	Fru	ND	1.1209
<i>Platyrrhinus helleri</i> *	63	105.6127	13.66	Fru	LC	3.1607
<i>Platyrrhinus incarum</i> *	25	215.4735	13.58	Fru	LC	2.3741
<i>Platyrrhinus infuscus</i> *	31	114.9225	48.07	Fru	LC	2.242
<i>Platyrrhinus ismaeli</i> *	15	14.2564	35.34	Fru	NT	1.4582
<i>Platyrrhinus lineatus</i> *	65	494.2013	23.81	Fru	LC	4.4169
<i>Platyrrhinus masu</i> *	7	14.3389	27	Fru	LC	1.2216
<i>Platyrrhinus matapalensis</i> *	8	6.5687	16	Fru	NT	1.2273
<i>Platyrrhinus nigellus</i> *	25	41.5813	23.05	Fru	LC	1.8384
<i>Platyrrhinus nitelinea</i>	12	12.2714	NA	Fru	DD	1.3633
<i>Platyrrhinus recifinus</i> *	20	168.7369	17.7	Fru	LC	2.0821
<i>Platyrrhinus umbratus</i>	25	8.6363	24.5 b	Fru	DD	1.7369
<i>Platyrrhinus vittatus</i> *	38	63.1448	62.3	Fru	LC	2.2897
<i>Pygoderma bilabiatum</i> *	28	255.8859	19.3	Fru	LC	2.5874
<i>Rhinophylla alethina</i> *	9	10.2246	6.91	Fru	NT	1.2681

<i>Rhinophylla fischeriae</i> *	43	368.6288	8.43	Fru	LC	3.3788
<i>Rhinophylla pumilio</i> *	68	679.7235	9.49	Fru	LC	5.0772
<i>Scleronycteris ega</i>	16	79.1931	49 b	Nec g	DD	1.6878
<i>Sphaeronycteris toxophyllum</i> *	51	369.0552	16.28	Fru	LC	3.6169
<i>Sturnira adrianae</i>	17	16.5256	NA	Fru	ND	1.5244
<i>Sturnira aratathomasi</i> *	11	5.8956	48.96	Fru	LC	1.314
<i>Sturnira bakeri</i>	8	1.0056	NA	Fru	LC	1.2101
<i>Sturnira bidens</i> *	33	53.2618	17.44	Fru	LC	2.1113
<i>Sturnira bogotensis</i> *	29	41.084	20.51	Fru	LC	1.9553
<i>Sturnira burtonlimi</i>	4	0.3709	NA	Fru	DD	1.0898
<i>Sturnira erythromos</i> *	59	190.8526	15.7	Fru	LC	3.3048
<i>Sturnira hondurensis</i> *	41	46.481	17.2	Fru	LC	2.3272
<i>Sturnira koopmanhilli</i>	9	3.5248	NA	Fru	DD	1.2475
<i>Sturnira lilium</i> *	41	535.6532	21.17	Fru	LC	3.8341
<i>Sturnira ludovici</i> *	42	99.1328	22.43	Fru	LC	2.519
<i>Sturnira luisi</i> *	28	36.2536	11.99	Fru	LC	1.9108
<i>Sturnira magna</i> *	28	118.4486	48.29	Fru	LC	2.164
<i>Sturnira mistratensis</i>	4	0.1854	22.27 b	Fru	DD	1.0892
<i>Sturnira mordax</i> *	4	2.155	11.79	Fru	LC	1.0953
<i>Sturnira nana</i> *	1	0.1889	6.64	Fru	EN	1.0004
<i>Sturnira oporophilum</i> *	25	79.4422	21.37	Fru	LC	1.9551
<i>Sturnira parvidens</i> *	81	191.2442	14.85	Fru	LC	3.9574
<i>Sturnira perla</i>	3	0.4977	24.13	Fru	DD	1.0606
<i>Sturnira sorianoi</i>	13	2.8391	19.1 d	Fru	DD	1.3638
<i>Sturnira tildae</i> *	70	876.1976	24.04 b	Fru	LC	5.7417
<i>Tonatia bidens</i> *	19	180.4316	29.29	Ins	DD	2.0885
<i>Tonatia saurophila</i> *	82	441.1569	28.56	Ins	LC	4.7568
<i>Trachops cirrhosus</i> *	117	1044.513	35.63	Omn	LC	7.6516
<i>Trinycteris nicefori</i> *	89	434.4455	8.95	Fru	LC	4.9434
<i>Uroderma bakeri</i>	11	34.5694	NA	Fru	ND	1.4024
<i>Uroderma bilobatum</i> *	93	994.3339	17.08	Fru	LC	6.7865
<i>Uroderma convexum</i>	25	47.2366	NA	Fru	ND	1.8559
<i>Uroderma davisii</i>	5	2.079	NA	Fru	ND	1.1246
<i>Uroderma magnirostrum</i> *	103	888.1991	17.71	Fru	LC	6.7556
<i>Vampyressa bidens</i> *	62	542.1192	11.89	Fru	LC	4.4757
<i>Vampyressa brocki</i> *	22	121.6598	8.57	Fru	LC	1.9963
<i>Vampyressa elisabethae</i>	4	0.3012	NA	Fru	ND	1.0896
<i>Vampyressa melissa</i> *	20	36.3802	16.39	Fru	VU	1.6744
<i>Vampyressa nymphaea</i> *	25	30.0573	13.9	Fru	LC	1.8029
<i>Vampyressa pusilla</i> *	12	98.5946	9.08	Fru	DD	1.6292
<i>Vampyressa sinchi</i>	9	2.0458	NA	Fru	ND	1.243
<i>Vampyressa thyone</i> *	90	369.2476	7.3	Fru	LC	4.7722
<i>Vampyrodes caraccioli</i> *	70	948.8168	35.12	Fru	LC	5.9654
<i>Vampyrodes major</i>	51	83.5257	NA	Fru	LC	2.7374
<i>Vampyrum spectrum</i> *	91	491.5089	177.29	Car	NT	5.1784
<i>Xeronycteris vieirai</i>	5	18.0467	12.3 e	Ins	DD	1.1738

NA = valor no encontrado. La masa corporal que no se obtuvo de Moyers-Arévalo (2018), y el gremio trófico que no se obtuvo de Rojas et al. (2011) se señala con una letra la cual corresponde a una de las fuentes de información complementarias: a = Pacheco et al. (2018), b = Wilman et al. (2014), c = Rocha et al. (2014), d = Faurby et al. (2018), e = Cordero-Schmidt et al. (2017), f = Zamora-Gutierrez & Ortega (2020) y g = Bolzan et al. (2015). *Especies presentes en la filogenia de Shi & Rabosky (2015) y utilizadas en los análisis comparativos.

Anexo 2. Lista especies y ecorregiones que estas ocupan. En donde 1 indica la presencia y 0 indica la ausencia. Disponible en formato de hoja de cálculo.