

# Termorregulación y tasas metabólicas de murciélagos nectarívoros del género *Anoura* (Chiroptera:Phyllostomidae) en una selva nublada de Los Andes venezolanos

Adriana Ruiz †<sup>1</sup> | Pascual J. Soriano <sup>2</sup> | Marjorie Machado <sup>3\*</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Naturales y Exactas, Ciudad Universitaria Meléndez, Universidad del Valle, Cali, Colombia.

<sup>2</sup>Postgrado en Ecología Tropical (ICAE), Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.

<sup>3</sup>Departamento de Biología, Facultad Experimental de Ciencias y Tecnología. Centro de Estudios en Zoología Aplicada (CEZA). Universidad de Carabobo, Valencia, Venezuela.

## Correspondencia

Email: mmachado3@uc.edu.ve

## Financiamiento

Red Latinoamericana de Botánica (RLB-Chile), Scott Neotropical Fund (Cleveland metroparks), CDECH-ULA, Venezuela, Cleveland Metroparks Zoo, Latin American Fellowship of the American Society of Mammalogist, Postgrados Integrados en Ecología-FONACIT-Venezuela, Idea Wild Assistance Support y COLCIENCIAS (Colombia)

## Editor Académico:

Haidy Rojas

## Copyright

Ruiz et al.

Distribuido bajo

Creative Commons CC-BY 4.0

**Cómo citar este artículo:** Ruiz A, Soriano, PJ, & Machado, M. 2024. Termorregulación y tasas metabólicas de murciélagos nectarívoros del género *Anoura* (Chiroptera:Phyllostomidae) en una selva nublada de Los Andes venezolanos. *Ecotrópicos*. 35:e0022. <https://doi.org/10.53157/ecotropicos.682a-rbtc>

## RESUMEN

En los murciélagos neotropicales, los límites de distribución altitudinal parecen asociarse a factores ambientales que afectan distintamente a los diferentes grupos funcionales. Para determinar si la termorregulación y/o las tasas metabólicas explican las restricción de las especies nectarívoras del género *Anoura* a los ambientes de montaña (500-3000 msnm), medimos temperatura corporal ( $T_c$ ), tasa metabólica basal (TMB) y conductancia térmica ( $C$ ) de (*A. cultrata*, *A. geoffroyi* y *A. latidens*), en un intervalo de temperaturas ambiente ( $T_a$ ) entre 10 y 38 °C. Las tres especies mostraron termorregulación normotérmica, manteniendo su  $T_c$  constante (33-35 °C) aún a bajas temperaturas. Ninguna especie entró en torpor, en concordancia con sus altas TMB (103-131%, de lo esperado para su masa corporal). Observamos una disminución de sus temperaturas críticas inferiores ( $T_{ci}$ ). La conductancia térmica en las tres especies fue menor a lo esperado para mamíferos (90-98%). Estas especies no mostraron diferencias en TMB y  $C$  con respecto a las especies de bajas elevaciones. En las tres especies el costo metabólico estimado a la temperatura del refugio, excedió la TMB entre 2,5 y 2,9 veces, valores similares al límite fisiológico predicho (2,5 x TMB). Las especies de montaña pueden mantener mayores diferenciales de temperatura al desplazar su zona de termoneutralidad, disminuyendo así el alto costo de la termorregulación. El comportamiento gregario en forma de harems observado dentro del refugio, pudiera permitirles disminuir su conductancia y mantener un mejor balance térmico.

## Palabras clave:

Adaptaciones fisiológicas, alta montaña, hipotermia, normotermia

## INTRODUCCIÓN

Los murciélagos nectarívoros del Viejo y Nuevo Mundo se encuentran restringidos en su distribución a las regiones tropicales y subtropicales (von Helversen, 1993), con aproximadamente 50 especies adaptadas al consumo de néctar y polen (Howell, 1974b,a; Koopman, 1981; Arita & Santos-del-Prado, 1990). En el Nuevo Mundo, los murciélagos nectarívoros son miembros de la familia Phyllostomidae, de los cuales los más especializados pertenecen a la subfamilia Glossophaginae (*sensu* Baker *et al.*, 2003), con muy pocas especies alcanzando las franjas subtropicales (Cockrum, 1991). Una de las razones por las cuales estos nectarívoros se encuentran limitados en su distribución latitudinal se atribuye a la necesidad de un suministro continuo de recursos a lo largo del año y, por ende, a su incapacidad para entrar en torpor (disminución de la frecuencia cardíaca, tasa respiratoria y temperatura corporal) prolongado o hibernación (McNab, 1969; Fleming *et al.*, 1993; Fleming & Nassar, 2002; Fleming, 2002; Stevens *et al.*, 2006). Por el contrario, la distribución subtropical de los pequeños nectarívoros (<50 g) del Viejo Mundo (Familia Pteropodidae), parece estar relacionada con su capacidad de utilizar la heterotermia (cambios locales y temporales de la temperatura corporal relacionados con la temperatura ambiental) (McNab, 1989; Geiser *et al.*, 1996; Bonaccorso & McNab, 1997; Bartels *et al.*, 1998).

En el Neotrópico se encuentran aproximadamente 38 especies de glosófaginos (Koopman, 1981; Molinari, 1994; Simmons *et al.*, 2005; Díaz *et al.*, 2021), de los cuales sólo nueve alcanzan los ambientes de montaña (Patterson *et al.*, 1996; Soriano *et al.*, 1999). En Los Andes de Venezuela, estos nectarívoros están representados principalmente por los miembros del género *Anoura*, con un total de cinco especies (*Anoura caudifera*, *A. cultrata*, *A. latidens*, *A. luismanueli* y *A. geoffroyi*), que se distribuyen desde los 500 m hasta los 3000 m de elevación, encontrándose algunas de ellas restringidas a mayores altitudes (Handley, 1984; Linares, 1998; Molinari, 1994). Algunos estudios sugieren que la declinación en la riqueza de especies de murciélagos en los gradientes de montaña está relacionada con las consecuencias fisiológicas de su capacidad termorregulatoria (McNab, 1969, 1980; Soriano *et al.*, 2002; Stevens, 2004). Sin embargo, la disponibilidad de recursos también disminuye con el gradiente y podría tener un efecto concomitante con el de la temperatura (McNab, 1969, 1970; Terborgh & Weske, 1975; Humphrey & Bonaccorso, 1979; McNab, 1982; Fleming, 1986). Es probable que la interacción entre estos dos factores, pueda explicar la diversificación y la coexistencia de hasta cuatro especies del género *Anoura* en las altas elevaciones.

Algunos estudios indican que los límites de distribución en murciélagos, están asociados a factores climáticos (McNab, 1973, 1974, 1976; Bartels *et al.*, 1998; Soriano *et al.*, 2002; Stevens, 2004). Sin embargo, debido a que la disponibilidad de recursos también responde a estos cambios, es difícil separar el efecto de cada uno de ellos como determinante de la riqueza de especies. Dentro de los murciélagos, el éxito de los insectívoros en los ambientes con estacionalidad climática, donde los recursos varían dentro y entre estaciones, el uso del torpor facultativo u obligado, así como la migración, favorecen su permanencia en mayores latitudes (McNab, 1969; Speakman *et al.*, 1991; Genoud, 1993). Algunas evidencias indican que, aunque el torpor puede ser utilizado en ambientes con bajas temperaturas, también puede ser usado para ahorrar energía aún en las zonas tropicales, por especies que tienen limitada capacidad de almacenar lípidos y/o enfrentarse a una disminución de los recursos (Audet & Thomas, 1997). Es probable que los requerimientos termorregulatorios y el tipo de dieta de las especies determinen los límites de distribución, donde las características ecológicas de cada especie pueden reflejarse en las diferencias fisiológicas.

Poco se conoce sobre la termorregulación y las tasas metabólicas basales (consumo mínimo de oxígeno en condiciones de reposo) de los glosófaginos de montaña (>1800 m). La información disponible se restringe a la especie, *A. latidens*, cuyo patrón de termorregulación, es similar al de los nectarívoros de bajas elevaciones (Soriano *et al.*, 2002); es decir, mantiene la normotermia (mantenimiento de la temperatura corporal estable e independiente de la temperatura ambiente) a bajas temperaturas y no entra en torpor, a diferencia de los frugívoros de alta montaña (Ruiz & Soriano, 2021). Por el contrario, las bajas temperaturas ambientales favorecen una alta tasa metabólica basal y una disminución de la temperatura crítica inferior (menor temperatura ambiental en la cual el individuo responde con la mínima tasa metabólica) (Soriano *et al.*, 2002). Las bajas temperaturas ejercen presiones selectivas sobre las estrategias termorregulatorias, cuyas consecuencias dependerán del tamaño corporal de las es-

pecies (Ruiz & Soriano, 2021). Los murciélagos del género *Anoura* muestran tallas por debajo de 20 g, lo que los expone a una gran pérdida de calor debido a su mayor relación superficie-volumen (Ashton *et al.*, 2000). Si estas especies no utilizan el torpor, otros mecanismos alternativos podrían ser la disminución de su conductancia (medida de pérdida de calor corporal o valor inverso del aislamiento térmico), por un aumento de la densidad o largo del pelaje con relación a especies ubicadas a menor elevación (Pohl, 1976), la selección de refugios con altas temperaturas (McNab, 1974; Kurta & Kunz, 1988; Arends *et al.*, 1995; Rodríguez-Durán, 1995), el comportamiento gregario (McNab, 1974; Audet & Fenton, 1988; Genoud, 1993) o alguna combinación de las anteriores. Las altas demandas energéticas de los glosófaginos (von Helversen, 2003); sin embargo, los hacen potenciales candidatos para la heterotermia o el torpor facultativo, principalmente en las especies que habitan en las altas elevaciones (McNab, 1983).

Con el propósito de determinar si las especies del género *Anoura* muestran adaptaciones termoregulatorias y altas tasas metabólicas que puedan explicar su distribución altitudinal (> 2000 m), medimos las siguientes variables fisiológicas: tasa metabólica basal (TMB), temperatura corporal ( $T_c$ ) y conductancia térmica húmeda ( $C$ ), de tres especies del género (*A. cultrata*, *A. geoffroyi* y *A. latidens*), las cuales coexisten en las selvas nubladas andinas de Venezuela. Estudios previos sobre la termorregulación y metabolismo basal fueron realizados para *A. latidens* (Soriano *et al.*, 2002), cuyos datos pertenecen a un solo individuo. Adicionalmente, comparamos con la información disponible en la literatura para otros glosófaginos (Microchiroptera) y nectarívoros pteropódidos (Megachiroptera) de bajas elevaciones.

## MÉTODOS

### | Sitio y animales de estudio

Realizamos la captura de los animales y los experimentos metabólicos entre los meses de marzo y mayo de 2003, en la Cueva de Benito (8°7'3" N - 71°44'29" W), localizada a 3 km al sur de la población de Guaraque, estado Mérida, Venezuela, a una elevación de 2384 msnm y con una temperatura promedio de 15,4 °C. En este refugio coexisten tres especies de murciélagos nectarívoros, *Anoura cultrata*, *A. geoffroyi* y *A. latidens*. De acuerdo a Ataroff & Sarmiento (2004), la vegetación natural de la zona corresponde a un bosque siempreverde seco montano, cuya vegetación original fue reemplazada por potreros destinados a ganadería extensiva. Utilizando una trampa de arpa en la entrada de la cueva, capturamos los animales a su regreso al refugio en las horas de la madrugada (entre las 0500 y 0700 h) y los trasladamos a un laboratorio, instalado en el pueblo de Guaraque cercano a la cueva. Mantuvimos los murciélagos en jaulas metálicas (23x18x38 cm), por un máximo de tres días para evitar su aclimatación (lo que garantiza una respuesta más cercana a las condiciones en la naturaleza), bajo condiciones de poca luz y de temperatura natural (entre 21-23 °C). Los alimentamos con compotas para bebés a base de frutas tropicales, cuidando que no perdieran más del 10% de su masa corporal inicial. En todos los casos empleamos individuos adultos post-absortivos, de ambos sexos cuyas hembras no mostraron señales de preñez ni lactancia. A los individuos capturados de cada especie les medimos el largo del pelaje en la región interescapular utilizando una regla enrasada a cero, acotando en cada caso la longitud desde la base hasta la punta del pelo.

### | Procedimiento de laboratorio

En las mediciones empleamos el mismo protocolo para la determinación de parámetros metabólicos en especies del género *Sturnira* (Ruiz & Soriano, 2021). Medimos el consumo de oxígeno ( $VO_2$ , en  $mL O_2 g^{-1} h^{-1}$ ) en estado de reposo, durante el período de inactividad de los murciélagos, entre las 0900-1800 h, usando un respirómetro de flujo abierto. Cada experimento duró entre 2 y 4 h, hasta obtener el valor de consumo mínimo de  $O_2$  en mL que incorporamos al  $VO_2$ . Pesamos (m) y medimos la temperatura rectal ( $T_c$ ) de los individuos dentro de los 30 segundos, antes y después de cada experimento. Para asegurarnos que los animales estuvieran post-absortivos, los alimentamos entre cuatro y seis horas antes de iniciar los experimentos (Kovtun & Zhukova, 1994).

Para cada una de las especies determinamos experimentalmente la tasa metabólica de reposo (medida como consumo de oxígeno,  $VO_2$ ), temperatura corporal ( $T_c$  en  $^{\circ}C$ ) y conductancia térmica húmeda ( $C$  en  $mLO_2 g^{-1} h^{-1}$ ). Colocamos a cada individuo en una cámara de PVC de 450 mL, sellada con una tapa hermética, cuyas paredes internas fueron recubiertas con una malla, para facilitar la posición vertical de los murciélagos. Sumergimos la cámara en un baño de agua con temperatura controlada en un intervalo de temperaturas ambiente ( $T_a$ ), entre los 10-38  $^{\circ}C$ . Medimos la temperatura dentro de la cámara mediante un termopar tipo T (cobre-constantan), conectado a un teletermómetro digital (Modelo HH23 Omega, Stanford, Connecticut). Por la cámara hicimos circular aire con una bomba de pecera, a una tasa de flujo entre 90 y 120  $mL/min$ , asegurando una adecuada circulación dentro de las cámaras. El aire saliente de la cámara fue depurado removiendo el agua y el  $CO_2$ , a través de unas columnas de sílica gel y cal sodada; para luego medirlo con un flujómetro Cole Parmer (Modelo P/N: 10130). El aire fue pasado a través de un analizador de oxígeno previamente calibrado (Applied Electrochemistry, modelo S3A-II Ametek, Pittsburg, Pennsylvania), cuya señal se transmitió a una interfase conectada a un computador (Software de adquisición de datos construido por el Laboratorio de Instrumentación Científica, Universidad de Los Andes, Mérida) que registró el porcentaje de oxígeno en la muestra, durante cada experimento.

## | Estimación de parámetros

Calculamos el consumo de oxígeno masa-específico ( $VO_2 m^{-1}$ ), de acuerdo a la relación de Depocas & Hart (1957). La conductancia térmica “húmeda” mínima ( $C$ ) fue calculada usando la ecuación de McNab (1980). Corregimos todos los resultados a valores estándar de presión y temperatura. Probamos el efecto de la temperatura ambiente en los parámetros fisiológicos medidos mediante regresiones lineales. Para determinar la temperatura más baja a la cual los animales normotérmicos mantienen una tasa metabólica basal (temperatura crítica inferior,  $T_{ci}$ ), usamos dos métodos: (1) el de mínimos cuadrados (Nickerson *et al.*, 1989), donde el punto de intersección entre dos líneas sea la mínima suma de las desviaciones al cuadrado de los datos, entre el consumo de oxígeno vs. la temperatura ambiente; y (2) al graficar la conductancia térmica vs. la temperatura ambiente, identificamos el punto donde la conductancia térmica aumenta del mínimo. Este método es útil en animales pequeños, donde el intervalo de la zona termoneutral (intervalo de temperaturas ambiente donde la tasa metabólica es independiente de la temperatura) es reducido y los mínimos cuadrados no dan una estimación precisa (Bonaccorso *et al.*, 1992). Empleamos un promedio entre el resultado de ambos métodos.

También calculamos la conductancia térmica mínima de dos formas: (1) graficando la conductancia en contra de la temperatura ambiente e identificando el punto en el cual  $C$  aumenta del nivel mínimo; y (2) usando la pendiente de la regresión de tasa metabólica por debajo de  $T_{ci}$ . Para la conductancia estimamos el promedio y el error estándar en el intervalo de  $T_a$  donde  $C$  era independiente de  $T_a$ .

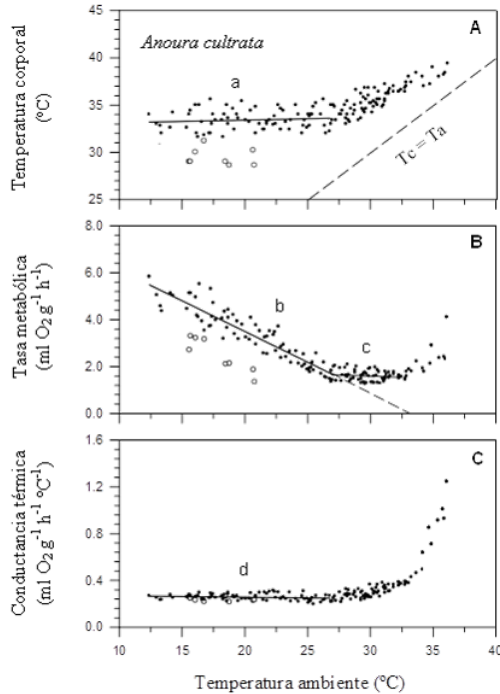
## | Análisis estadísticos

Mediante una prueba de  $t$  de Student comparamos los valores promedio entre sexos para las variables que fueron independientes de la temperatura ambiente. Cuando las diferencias no fueron significativas, analizamos los datos de ambos sexos conjuntamente para los diferentes parámetros. Usamos el análisis de varianza de una vía (ANOVA), para probar las diferencias entre los individuos de cada especie. Mediante un Análisis de Covarianza (ANCOVA) probamos las diferencias en las pendientes de regresión, intercepto e interacción entre sexos, especies y las covariables (masa corporal y temperatura ambiente). Presentamos los valores promedio de masa corporal, metabolismo basal, temperatura corporal y conductancia térmica como las medias  $\pm ES$  (error estándar). El tamaño de la muestra ( $n$ ), es igual al número de medidas realizadas, y  $N$  el número de individuos o especies. La significancia estadística fue aceptada en  $p < 0,05$ . Para los análisis usamos el programa JMP 5.0.1.2 (SAS Institute Inc. Campus Drive, Cary, NC, USA, 1989-2003).

## RESULTADOS

### | *Anoura cultrata*

Empleamos diez machos y siete hembras en 147 medidas de respirometría. La masa corporal post-absortiva osciló entre 12,95 y 18,95 g con un promedio de 15,7 g ( $\pm 1,2$ ;  $n = 17$ ). La masa corporal fue muy variable dentro de cada sexo con promedios para los machos de  $16,11 \pm 1,35$  g, significativamente mayores ( $t = 5,23$ ;  $g.l. = 29$ ;  $p = 0,000$ ) a los de las hembras de  $15,14 \pm 0,62$ . No encontramos diferencias significativas entre sexos, en ninguno de los parámetros fisiológicos medidos en esta muestra (temperatura corporal, tasa metabólica basal y conductancia térmica;  $t = 0,21$ ;  $1,52$ ;  $0,72$ ; respectivamente;  $0,13 < p < 0,83$ ).



**FIGURA 1** A. Temperatura corporal, B. Tasa metabólica masa-específica y C. Conductancia térmica húmeda masa-específica como función de la temperatura ambiente en *A. cultrata* ( $n = 17$  individuos). Las regresiones son indicadas para a: regulación de la temperatura corporal, b: tasa metabólica por debajo de la termoneutralidad, c: tasa metabólica basal y d: conductancia térmica por debajo de la termoneutralidad. La línea discontinua en A representa la igualdad entre temperaturas ambiente ( $T_a$ ) y corporal ( $T_c$ ). Los círculos blancos representan los individuos hipotérmicos durante los experimentos. Datos en Tabla 1.

Este nectarívoro respondió a los cambios de temperatura ambiente como un endotermo (Figura 1). Los individuos de ambos sexos mantuvieron una temperatura corporal ( $T_c$ ) constante e independiente del ambiente (línea a en Figura 1A; la pendiente de la regresión no fue significativamente diferente de cero,  $r^2 = 0,01$ ;  $p = 0,389$ ;  $n = 71$ ) y no encontramos diferencias significativas entre machos y hembras ( $t = 0,21$ ;  $p = 0,83$ ). La  $T_c$  promedio fue de  $33,4 \text{ °C} \pm 0,12$  en un intervalo de temperaturas ambiente que alcanzó un valor mínimo de  $12 \text{ °C}$ . Las diferencias en masa corporal entre sexos no explicaron las variaciones de temperatura corporal (ANCOVA; sexo,  $F = 0,012$ ;  $p = 0,91$ ; masa corporal,  $F = 0,10$ ;  $p = 0,76$ ; interacción,  $F = 0,02$ ;

$p = 0,88$ ). En temperaturas ambiente por debajo de 21 °C, algunos individuos fueron hipotérmicos (círculos blancos, en Figura 1A), con una temperatura corporal promedio (29,4 °C  $\pm$ 0,24) menor a la de los normotérmicos.

La temperatura crítica inferior (Tci) para *A. cultrata* fue de 27 °C. Por debajo de esta temperatura, la tasa de metabolismo de los normotérmicos incrementó en respuesta a la progresiva disminución de la temperatura, sin mostrar diferencias entre machos y hembras (ANCOVA; masa corporal,  $F = 2,97$ ;  $p = 0,089$ ; sexo,  $F = 0,20$ ;  $p = 0,66$ ; interacción,  $F = 0,18$ ;  $p = 0,67$ ), de acuerdo a la regresión,  $VO_2 m^{-1} = 8,72 - 0,26Ta$  (línea b en Figura 1B; la pendiente significativamente diferente de cero,  $r^2 = 0,85$ ;  $p = 0,000$ ;  $n = 71$ ). Los individuos hipotérmicos igualmente mostraron este incremento, pero las tasas metabólicas fueron más bajas (círculos blancos en Figura 1B;  $n = 8$ ). La proyección de la tasa metabólica para normotérmicos por debajo de la Tci interceptó el eje de temperatura ambiente en 33,5 °C, cuyos límites de confianza del 95% englobaron la temperatura corporal promedio registrada durante los experimentos ( $33,2 < Tc < 33,7$ ).

La zona de termoneutralidad (ZTN) se extendió entre los 27 y 32 °C (línea c en Figura 1B; la pendiente no difirió significativamente de cero,  $r^2 = 0,017$ ;  $p = 0,32$ ;  $n = 59$ ). La tasa de metabolismo basal (TMB) tampoco varió significativamente entre sexos (ANCOVA; masa corporal,  $F = 4,86$ ;  $p = 0,03$ ; sexo  $F = 1,42$ ;  $p = 0,24$ ; interacción,  $F = 0,05$ ;  $p = 0,83$ ), con un promedio de  $1,61 \pm 0,03 mL O_2 g^{-1} h^{-1}$  ( $n = 59$ ), o 102% del valor esperado para mamíferos con una masa corporal de  $15,4 \pm 0,15g$  (McNab, 1988). Este mismo valor equivale al 65% del esperado de la curva límite que usualmente separa la termorregulación efectiva del torpor en pequeños endotermos (McNab, 1983). Por encima de la termoneutralidad la tasa metabólica aumentó rápidamente y la temperatura corporal máxima llegó a 39,4 °C, a una temperatura ambiental de 36 °C.

Por debajo de ZTN, la conductancia térmica húmeda mínima (C) no difirió significativamente entre los individuos normotérmicos e hipotérmicos ( $t = 1,80$ ;  $p = 0,0752$ ;  $n = 78$ ), ni entre sexos (ANCOVA; masa corporal,  $F = 5,60$ ;  $p = 0,02$ ; sexo,  $F = 0,01$ ;  $p = 0,91$ ; interacción,  $F = 0,47$ ;  $p = 0,50$ ) y fue independiente de la temperatura ambiental (línea d en Figura 1C; la pendiente no varió significativamente de cero,  $r^2 = 0,017$ ;  $p = 0,25$ ;  $n = 79$ ). La C promedio fue  $0,25 \pm 0,003 mL O_2 g^{-1} h^{-1} °C^{-1}$ , o 98% del valor esperado para mamíferos con una masa corporal de  $16,1 \pm 0,13 g$  (Herreid & Kessel, 1967). Este valor de conductancia se encuentra dentro del intervalo de confianza del 95% de la pendiente de regresión de la tasa metabólica en el límite inferior de la zona de termoneutralidad ( $0,26 \pm 0,01$ ).

### | *Anoura geoffroyi*

Usamos 25 hembras y 16 machos en 188 experimentos de respirometría. La masa corporal de todos los individuos capturados osciló en un intervalo entre 12,2 y 19,91 g con una media de  $14,8 \pm 1,26 g$  ( $n = 41$ ). La masa corporal promedio de los machos fue de  $15,76 \pm 1,13 g$ ;  $n = 16$ , significativamente mayor ( $t = 9,5$ ;  $p = 0,000$ ) a la de las hembras ( $14,17 \pm 0,89g$ ;  $n = 25$ ). A pesar de las variaciones en masa corporal, no encontramos diferencias significativas entre sexos para los parámetros fisiológicos analizados (temperatura corporal, tasa metabólica basal y conductancia térmica;  $t = 1,55$ ; 0,60 y 0,54, respectivamente;  $0,124 < P < 0,593$ ).

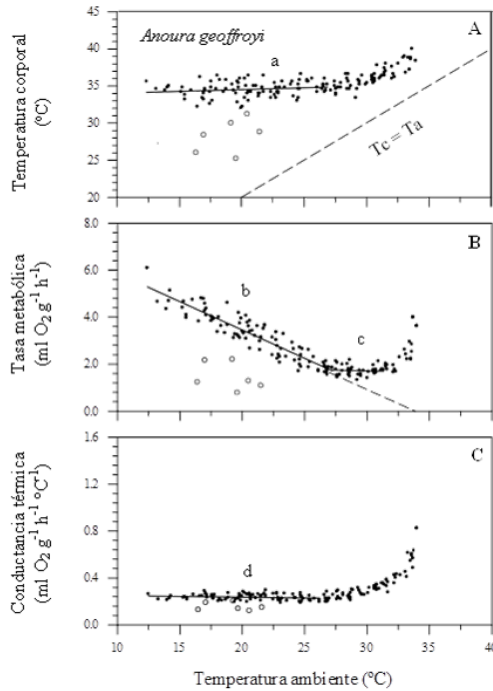
Los individuos de ambos sexos regularon su Tc como normotérmicos y la mantuvieron constante e independiente del ambiente (línea a en Figura 2A; la pendiente de la regresión varió significativamente de cero,  $r^2 = 0,03$ ;  $p = 0,106$ ;  $n = 90$ ). A pesar de las diferencias en masa corporal entre machos y hembras no observamos diferencias significativas en su temperatura corporal (ANCOVA; masa corporal,  $F = 0,06$ ;  $p = 0,81$ ; sexo,  $F = 1,04$ ;  $p = 0,31$ ; interacción,  $F = 0,02$ ;  $p = 0,89$ ). La Tc promedio fue  $34,6 \pm 0,1$  °C, en un intervalo de temperaturas ambiente similar al de *A. cultrata*. En seis de 60 experimentos a temperaturas ambiente por debajo de 22 °C, la temperatura corporal de algunos individuos cayó por debajo de 30 °C (círculos blancos en Figura 2A).

La Tci para esta especie se ubicó en 27 °C. Por debajo de esta temperatura, los individuos normotérmicos mostraron un incremento de su tasa metabólica a medida que disminuyó la temperatura ambiente. Los machos y las hembras no mostraron diferencias en la pendiente de regresión de la tasa metabólica (ANCOVA; masa corporal,  $F = 24,6$ ;  $p = 0,0001$ ; sexo,  $F = 2,69$ ;  $p = 0,10$ ; interacción,  $F = 0,33$ ;  $p = 0,57$ ), la cual es descrita por la ecuación,  $VO_2 m^{-1} = 8,27 - 0,24Ta$  (línea b en Figura 2B; la pendiente difirió significativamente de cero,  $r^2 = 0,83$ ,  $p = 0,000$ ,  $n = 90$ ). La proyección de la tasa metabólica

**Tabla 1** Comparación energética de murciélagos nectarívoros de las familias Phyllostomidae (Subfamilia Glossophaginae; *sensu* Baker *et al.*, 2003) y Pteropodidae (Subfamilia Macroglossinae y Pteropodinae). Las abreviaturas, TMB = tasa metabólica basal masa-específica; C = conductancia térmica masa-específica; %TMB' = del valor esperado de tasa metabólica basal (McNab, 1988); %C' = del valor esperado de conductancia térmica (Herreid & Kessel, 1967); F= cociente entre valor esperado de la tasa metabólica basal y conductancia térmica; Tc= temperatura corporal; Tci= temperatura crítica inferior; Tem= temperatura crítica máxima; TR= temperatura del refugio; D= distribución, C= continental, I= insular; E= Elevación; B= bajas elevaciones; A= altas elevaciones; R= Región, TR= Trópico, ST= Subtrópico; T= Torpor; N= no entra en torpor; S= entra en torpor. RT= regulación de la temperatura corporal, B= buena, I= intermedia, P= pobre. Para las especies con más de un valor para un parámetro se tomó el promedio (si no diferían en más del 5%) o el valor más bajo (si diferían en más del 5%).

TAXA	Masa (g)	TMB	%TMB'	C	%C'	F	Tc	Tci	Tem	TR	Refugio	D	E	R	T	RT
<b>Phyllostomidae Glossophaginae</b>																
<i>A. caudifera</i> <sup>1,2,3</sup>	11,3	2,49	145	0,28	92	1,6	36,0	27,0	37,0	25,4	Cuevas	C	B	TR	N	B
<i>A. cultrata</i> <sup>4</sup>	15,8	1,61	103	0,25	97	1,1	33,4	27,0	32,0	15,4	Cuevas	C	A	TR	N	B
<i>A. geoffroyi</i> <sup>4</sup>	14,9	1,72	108	0,24	91	1,2	34,6	27,0	31,0	15,4	Cuevas	C	A	ST	N	B
<i>A. latidens</i> <sup>4,5</sup>	14,8	2,10	132	0,26	98	1,3	34,8	27,0	32,5	15,4	Cuevas	C	A	TR	N	B
<i>Choeriscus godmani</i> <sup>6</sup>	10,1	1,89	106	0,31	97	1,1	36,6	32,0	39,0	26,7	Cuevas	C	B	TR	N	B
<i>Erophylla bombifrons</i> <sup>7</sup>	16,1	1,10	71	0,38	149	0,5	33,0	30,0	33,0	26,0	Cuevas	I	B	TR	N	I
<i>Glossophaga longirostris</i> <sup>6</sup>	13,5	1,96	120	0,30	108	1,1	37,5	31,5	36,0	26,7	Cuevas	C	B	TR	N	B
<i>G. soricina</i> <sup>1,2,3</sup>	8,8	2,43	131	0,37	108	1,2	36,5	31,4	35,2	26,0	Cuevas	C	B	TR	S	I
<i>Leptonycteris curasoae</i> <sup>6</sup>	24,0	1,42	102	0,24	115	0,9	35,3	30,5	37,0	26,7	Cuevas	C	B	ST	N	B
<i>L. sanborni</i> <sup>8</sup>	22,0	1,66	117	0,19	87	1,3	35,7	30,0	38,0		Cuevas	C	B	ST	N	B
<i>Monophyllus redmani</i> <sup>7</sup>	8,7	1,28	69	0,58	168	0,4	34,0	30,5	35,0	28,0	Cuevas	I	B	TR	N	I
<b>Pteropodidae Macroglossinae</b>																
<i>Eonycteris spelaea</i> <sup>2</sup>	51,6	0,93	84	0,15	108	0,8	34,0	28,0	33,0	26,0	Cuevas	C	B	TR	N	B
<i>Macroglossus minimus</i> <sup>9</sup>	15,3	1,48	94	0,22	84	1,1	37,1			26,5	Árboles	C	A	TR	N	B
<i>M. minimus</i> <sup>9</sup>	16,4	0,88	57	0,21	83	0,7	35,3	31,0		26,5	Árboles	C	B	TR	S	P
<i>M. minimus</i> <sup>10</sup>	16,3	1,29	83	0,22	87	1,0	35,6	30,9	33,0		Árboles	C	B	TR	S	P
<i>Megaloglossus woermanni</i> <sup>11</sup>	12,4	1,75	104									C	B	TR		P
<i>Melonycteris melanops</i> <sup>9</sup>	53,3	0,82	74	0,13	93	0,8	34,9	28,0	33,0	26,5	Árboles	I	B	TR	N	I
<i>Syconycteris australis</i> <sup>9</sup>	15,3	1,73	110	0,22	84	1,3	36,5	28,0	36,0	26,5	Árboles	C	A	TR	N	B
<i>S. australis</i> <sup>9</sup>	16,3	1,04	67	0,18	71	0,9	35,3	29,0	37,5	26,5	Árboles	C	B	TR	S	P
<i>S. australis</i> <sup>12,13</sup>	17,8	1,44	95	0,28	116	0,8	36,4	33,0	33,0	21,0	Árboles	C	B	ST	S	B
<b>Pteropodinae</b>																
<i>Pteropus scapulatus</i> <sup>12</sup>	362,0	0,67	105	0,05	100	1,0	36,5	24,0	35,0	26,5	Árboles	C	B	ST	N	B

1. McNab (1969); 2. McNab (1989); 3. Cruz-Neto & Abe (1997); 4. Este estudio; 5. Soriano *et al.* (2002); 6. (Arends *et al.*, 1995); 7. Rodríguez-Durán (1995); 8. Carpenter & Graham (1967); 9. Bonaccorso & McNab (1997); 10. Bartels *et al.* (1998); 11. Kulzer & Storff (1980); 12. Bartholomew *et al.* (1964); 13. Geiser *et al.* (1996)



**FIGURA 2** A. Temperatura corporal, B. Tasa metabólica masa-específica y C. Conductancia térmica húmeda masa-específica como función de la temperatura ambiente en *A. geoffroyi* ( $n = 41$  individuos). Las regresiones son indicadas para a: regulación de la temperatura corporal, b: tasa metabólica por debajo de la termoneutralidad, c: tasa metabólica basal y d: conductancia térmica por debajo de la termoneutralidad. La línea discontinua en A representa la igualdad entre temperaturas ambiente ( $T_a$ ) y corporal ( $T_c$ ). Los círculos abiertos representan los individuos hipotérmicos durante los experimentos. Datos en Tabla 1.

por debajo de la  $T_{ci}$  interceptó el eje de temperaturas ambiente en  $34,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ , cuyo intervalo de confianza del 95%, engloba la temperatura corporal promedio registrada durante los experimentos. Los individuos hipotérmicos tuvieron tasas metabólicas más bajas (círculos blancos en Figura 2B;  $r^2 = 0,1496$ ;  $p = 0,4488$ ;  $n = 6$ ).

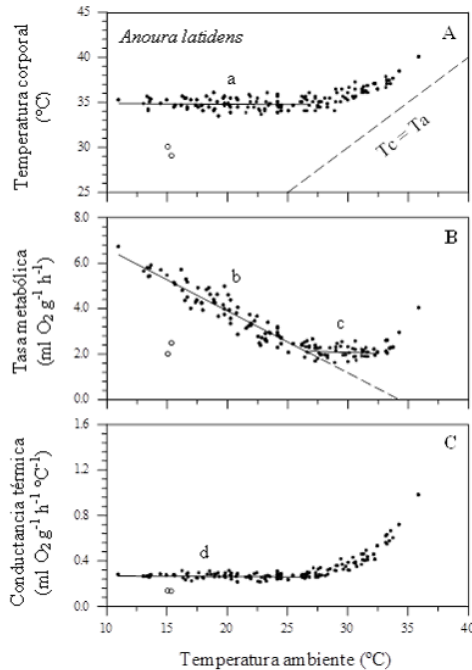
La ZTN se extendió entre  $27$  y  $31\text{ }^{\circ}\text{C}$  (línea c en Figura 2B; su pendiente no difirió significativamente de cero,  $r^2 = 0,006$ ;  $p = 0,65$ ;  $n = 39$ ); por encima de este intervalo la tasa metabólica aumentó y alcanzó una temperatura corporal máxima de  $40\text{ }^{\circ}\text{C}$ . La TMB promedio fue  $1,72 \pm 0,03\text{ mL O}_2\text{ g}^{-1}\text{ h}^{-1}$  ( $n = 39$ ), o 107% del valor esperado para mamíferos con una masa corporal de  $14,5 \pm 0,17\text{ g}$  y 66% del valor esperado de la curva límite. No se encontraron diferencias significativas entre machos y hembras (ANCOVA; masa corporal,  $F = 13,30$ ;  $p = 0,001$ ; sexo,  $F = 1,19$ ;  $p = 0,28$ ; interacción,  $F = 0,36$ ;  $p = 0,55$ ).

Por debajo de la  $T_{ci}$  ( $< 27\text{ }^{\circ}\text{C}$ ), la C de machos y hembras disminuyó ligeramente con la  $T_a$  ( $r^2 = 0,046$ ;  $p = 0,043$ ;  $n = 90$ ). Sin embargo, por debajo de  $26\text{ }^{\circ}\text{C}$  fue independiente de  $T_a$  (línea d en Figura 2C; la pendiente de la regresión no fue significativamente diferente de cero,  $r^2 = 0,031$ ;  $P = 0,11$ ;  $n = 82$ ) y no encontramos diferencias significativas entre sexos (ANCOVA; masa corporal,  $F = 29,25$ ;  $p = 0,0001$ ; sexo,  $F = 0,006$ ;  $p = 0,94$ ; interacción,  $F = 0,81$ ;  $p = 0,37$ ). La C promedio fue de  $0,24 \pm 0,003\text{ mL O}_2\text{ g}^{-1}\text{ h}^{-1}\text{ }^{\circ}\text{C}^{-1}$ , o 91% del valor esperado para mamíferos con una masa corporal de  $15 \pm 0,14\text{ g}$ . Este valor de conductancia se encuentra dentro del intervalo de confianza del 95% de la pendiente de regresión de la tasa metabólica en el límite inferior de la zona de termoneutralidad ( $0,24 \pm 0,01$ ). Los individuos hipotérmicos mostraron una conductancia promedio significativamente menor a la de los normotérmicos ( $t = 7,45$ ;  $p = 0,000$ ;  $n = 6$ ).



### | *Anoura latidens*

Para un total de 155 experimentos de respirometría, utilizamos 15 hembras y seis machos, cuya masa corporal osciló entre 12,4 y 17,3 g con un promedio de  $14,6 \pm 0,97g$  ( $n = 21$ ). La masa corporal promedio de los machos ( $15,4 \pm 0,95g$ ) fue significativamente mayor ( $t = 8,39; p = 0,000$ ) a la de las hembras ( $14,2 \pm 0,7g$ ). Los individuos de ambos sexos no mostraron diferencias significativas en temperatura corporal, tasa metabólica basal y conductancia térmica ( $t = 0,49; 1,24; 0,89$ ; respectivamente;  $0,223 < p < 0,413$ ).



**FIGURA 3** A. Temperatura corporal, B. Tasa metabólica masa-específica y C. Conductancia térmica húmeda masa-específica como función de la temperatura ambiente en *A. latidens* ( $n = 21$  individuos). Las regresiones son indicadas para a: regulación de la temperatura corporal, b: tasa metabólica por debajo de la termoneutralidad, c: tasa metabólica basal y d: conductancia térmica por debajo de la termoneutralidad. La línea discontinua en A representa la igualdad entre temperaturas ambiente ( $T_a$ ) y corporal ( $T_c$ ). Los círculos abiertos representan los individuos hipotérmicos durante los experimentos. Datos en Tabla 1.

Esta especie al igual que las anteriores respondió a los cambios de  $T_a$  como un endotermo (Figura 3). La  $T_c$  fue regulada, constante e independiente en todo el intervalo de temperaturas ambiente (línea a en Figura 3A; la pendiente no difirió significativamente de cero,  $r^2 = 0,002; p = 0,69; n = 84$ ) y no se encontraron diferencias significativas entre sexos (ANCOVA; masa corporal,  $F = 0,67; p = 0,41$ ; sexo,  $F = 0,02; p = 0,89$ ; interacción,  $F = 14,67; p = 0,0003$ ). El promedio de  $T_c$  fue de  $34,8 \pm 0,07$  °C. Sólo en dos experimentos a temperaturas ambiente  $< 16$  °C, la temperatura corporal fue regulada a 29 °C.

La  $T_{ci}$  para *A. latidens* fue a 27 °C. Por debajo de esta temperatura, la tasa metabólica incrementó a medida que la temperatura ambiental disminuyó de forma similar en ambos sexos (ANCOVA; masa corporal,  $F = 4,75; p = 0,03$ ; sexo,  $F = 2,1; p = 0,15$ ; interacción,  $F = 0,04; p = 0,84$ ), de acuerdo a la regresión,  $VO_2m = 9,37 - 0,27T_a$  (línea b en Figura 3B; la pendiente varió significativamente de cero,  $r^2 = 0,90; p = 0,000; n = 84$ ). La proyección de la línea de regresión de la tasa metabólica por debajo de la temperatura crítica inferior interceptó el eje de temperaturas ambiente en 34,7 °C, cuyo intervalo de confianza

del 95%, engloba la temperatura corporal promedio registrada durante los experimentos.

La ZTN se extendió entre 27 y 32,5 °C (línea c en Figura 3B; la pendiente no difirió significativamente de cero,  $r^2 = 0,006$ ;  $p = 0,63$ ;  $n = 44$ ); por encima de la cual la tasa metabólica aumentó progresivamente, alcanzando una Tc máxima de 40 °C. La TMB promedio de los machos ( $2,14 \pm 0,06$ ) no fue significativamente diferente (ANCOVA; masa corporal,  $F = 10,13$ ;  $p = 0,003$ ; sexo,  $F = 0,75$ ;  $p = 0,39$ ; interacción,  $F = 1,68$ ;  $p = 0,20$ ) a la de las hembras ( $2,05 \pm 0,04$ ). La TMB promedio para la especie en la termoneutralidad fue  $2,1 \pm 0,04 \text{ mL O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$  ( $n = 44$ ), o 130% del valor esperado para mamíferos con una masa corporal de  $14,1 \pm 0,12 \text{ g}$  y 80% del valor esperado de la curva límite.

La C por debajo de la Tci fue independiente de la Ta (línea d en Figura 3C; cuya pendiente no fue significativamente diferente de cero,  $r^2 = 0,008$ ;  $p = 0,40$ ;  $n = 84$ ). La C promedio fue de  $0,26 \pm 0,002 \text{ mL O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1} \text{ } ^\circ\text{C}^{-1}$ , o 99% del valor esperado para mamíferos con una masa corporal de  $15,2 \pm 0,25 \text{ g}$ . No encontramos diferencias significativas entre machos y hembras (ANCOVA; masa corporal,  $F = 29,28$ ;  $P = 0,0001$ ; sexo,  $F = 1,56$ ;  $p = 0,21$ ; interacción,  $F = 0,88$ ;  $p = 0,35$ ). El valor de conductancia promedio se encontró dentro del intervalo de confianza del 95% de la pendiente de regresión de tasa metabólica ( $0,27 \pm 0,01$ ).

## Comparación entre especies

La masa corporal promedio de *A. cultrata* fue significativamente mayor a la de *A. geoffroyi* y *A. latidens* (ANOVA;  $F = 35,92$ ;  $p = 0,0001$ ; Prueba de HSD Tukey). La Tc de los individuos normotérmicos de las tres especies fue independiente de la Ta ( $F = 1,75$ ;  $p = 0,19$ ) y ninguna entró en torpor. Las temperaturas más bajas a las cuales la Tc normoterma pudo ser mantenida por más de 2h fue de 12 °C para *A. cultrata* y *A. geoffroyi* y de 11 °C para *A. latidens* (Figuras 1, 2 y 3, respectivamente). La Tci para las tres especies fue similar (27 °C).

La temperatura corporal varió significativamente según la especie (ANOVA;  $F = 11,74$ ;  $p = 0,0001$ ). La diferencia en masa corporal ( $F = 23,63$ ;  $p = 0,0001$ ; *A. latidens* y *A. geoffroyi* < *A. cultrata*), no explicó la variación en la regulación de la temperatura (ANCOVA; masa corporal,  $F = 0,18$ ;  $p = 0,67$ ; especies,  $F = 34,17$ ;  $p = 0,0001$ ; interacción,  $F = 0,73$ ;  $p = 0,48$ ). Una prueba *a posteriori* de comparación múltiple (Tukey HSD) mostró que *A. cultrata* mantuvo una Tc significativamente más baja. Las aparentes variaciones en la regulación de la temperatura entre las especies no parecen ser explicadas por las diferencias en la masa corporal.

La tasa metabólica de los normotérmicos, por debajo de la termoneutralidad incrementó linealmente en todas las especies. Aunque la Ta y la masa corporal fueron parcialmente responsables de la mayor parte de la variación en la tasa metabólica ( $r^2 = 0,98$ ), las diferencias entre especies fueron significativas, aunque sus coeficientes de regresión fueron similares (ANCOVA; masa corporal,  $F = 30,37$ ;  $p = 0,0001$ ; especies,  $F = 3807,13$ ;  $p = 0,0001$ ; Ta,  $F = 870,86$ ;  $p = 0,0001$ ; interacción masa-especies,  $F = 0,61$ ;  $p = 0,55$ ; interacción especies-Ta,  $F = 0,69$ ;  $p = 0,50$ ). Igualmente, aunque la tasa metabólica en la zona de termoneutralidad varió significativamente en estos nectarívoros (ANCOVA; masa corporal,  $F = 48,34$ ;  $p = 0,0001$ ; especies,  $F = 41,74$ ;  $p = 0,0001$ ; Ta,  $F = 0,99$ ;  $p = 0,32$ ; interacción masa-especies,  $F = 2,5$ ;  $p = 0,10$ ), sólo *A. latidens* mostró una tasa metabólica basal más alta de lo esperado para su masa corporal (Tukey HSD).

La conductancia térmica incrementó exponencialmente por encima de los 26 o 27 °C de temperatura ambiente según la especie. Por debajo de esta temperatura, aunque la C fue significativamente diferente entre las especies (ANCOVA; masa corporal,  $F = 111,39$ ;  $p = 0,0001$ ; especies,  $F = 22,50$ ;  $P = 0,0001$ ; Ta,  $F = 5,40$ ;  $p = 0,21$ ; interacción,  $F = 0,24$ ;  $p = 0,79$ ), sólo *A. geoffroyi* presentó el valor significativamente más bajo del esperado para su masa corporal (Tukey HSD). La densidad y largo del pelaje es una de las características de los miembros del género, que pueden estar correlacionadas con su conductancia; sin embargo, encontramos diferencias significativas en el largo del pelaje entre las tres especies (*A. geoffroyi* =  $8,0 \pm 0,09$  ( $n = 22$ ); *A. cultrata* =  $7,52 \pm 0,12$  ( $n = 12$ ); *A. latidens* =  $6,78 \pm 0,12$  ( $n = 13$ );  $F = 31,88$ ;  $p = 0,0001$ ; Tukey HSD), siendo *A. geoffroyi*, la que mostró el pelaje más largo.

## DISCUSIÓN

### | Termorregulación

*Anoura cultrata*, *A. geoffroyi* y *A. latidens* respondieron como homeotermos a los cambios de temperatura ambiente (Figuras 1, 2 y 3, respectivamente). Al igual que otros glosófaginos de bajas elevaciones y pteropódidos de montaña, ninguna de las especies entró en torpor como respuesta a las bajas temperaturas (Carpenter & Graham, 1967; McNab, 1969; Arends *et al.*, 1995; Bonaccorso & McNab, 1997; McNab & Bonaccorso, 2001; Soriano *et al.*, 2002). Aunque en murciélagos insectívoros y frugívoros de montaña el uso del torpor puede ser una consecuencia de su menor tamaño corporal y de TMB normales o bajas (Machado & Soriano, 2007; Ruiz & Soriano, 2021), en los nectarívoros este mecanismo no parece proporcionarles una ventaja adaptativa. La respuesta termorregulatoria de los murciélagos en condiciones ambientales extremas podrían limitarlos en su distribución altitudinal, debido a su pequeño tamaño corporal y a la mayor relación superficie-volumen, que los enfrenta a la pérdida de grandes cantidades de calor metabólico (McNab, 1974; Soriano *et al.*, 2002). Las especies consideradas en este estudio parecen haber superado esta dificultad, puesto que son las que exhiben las mayores masas corporales dentro del género.

Algunas evidencias indican que la heterotermia o torpor facultativo en murciélagos tropicales y de bajas elevaciones (microchiroptera y megachiroptera) puede ser usado para conservar energía por especies que no pueden almacenar grasas o como respuesta a los cambios en la disponibilidad de recursos, así como por la pérdida de agua por respiración (Geiser *et al.*, 1996; Audet & Thomas, 1997; Bonaccorso & McNab, 1997; Cruz-Neto & Abe, 1997; Bartels *et al.*, 1998; McNab & Bonaccorso, 2001). En consecuencia, al tomar los valores de Tci de las especies consideradas en la Tabla 1 podemos inferir que la disminución de la Tci en las especies de montaña pudiera compensar dicho gasto (ANCOVA; masa,  $F = 0,132$ ;  $p = 0,73$ ; elevación,  $F = 11,22$ ;  $p = 0,01$ ). La adaptación de los nectarívoros a los climas más fríos involucra un desplazamiento de la zona termoneutral hacia menores temperaturas, como fue referido para frugívoros del género *Sturnira*, en algunas poblaciones de pteropódidos de montaña (Tabla 1) e incluso para aves que habitan en las zonas templadas (Canterbury, 2002; Ruiz & Soriano, 2021).

Algunos individuos exhibieron indicios de no estar en buenas condiciones nutricionales, pues entraron en hipotermia durante los experimentos; sin embargo, muy pocos de ellos no mostraron una recuperación posterior (*A. latidens* = 1, *A. cultrata* = 2 y *A. geoffroyi* = 2) y fueron ingresados a la Colección de Vertebrados de la Universidad de Los Andes (CVULA) como respaldos taxonómicos de las especies de estudio (CVULA-7104, CVULA-7106, CVULA-7110, CVULA-7112 y CVULA-7114). Es posible que el efecto de laboratorio pueda subestimar el uso y la profundidad del torpor que puede darse en condiciones naturales (Geiser *et al.*, 2000). En recurrentes visitas a la cueva, observamos que las especies de *Anoura* parecieran estar activas durante el día, así como también se ha observado en *A. caudifera* y otros glosófaginos, lo que hace poco factible que utilicen el torpor en condiciones naturales (McNab, 1969; von Helversen, 2003). Desde el punto de vista energético, sus altas TMB con relación a lo esperado para su masa corporal, parecen sugerir que es probable que no exista una limitación en la disponibilidad de recursos en los ambientes de montaña (Bonaccorso & McNab, 1997).

### | Tasa metabólica basal

En las tres especies la tasa metabólica basal (TMB) fue similar o mayor al intervalo de confianza del 95% obtenido de la regresión para murciélagos nectarívoros de bajas elevaciones en función de su masa corporal; además, no observamos diferencias significativas con las de glosófaginos de bajas elevaciones (ANCOVA;  $F = 0,23$ ;  $p = 0,64$ ;  $n = 11$ ; Tabla 1). Al igual que en otros glosófaginos, el pequeño tamaño corporal que caracteriza a los *Anoura* y sus TMB (McNab, 1983), no son buenos predictores del uso del torpor, especialmente como mecanismo para explicar las adaptaciones a las bajas temperaturas ambientales. Las altas tasas metabólicas por debajo de la termoneutralidad, les permite a las especies del género *Anoura* mantener sus temperaturas corporales independientes del ambiente a pesar del alto gasto energético que significa la homeotermia en pequeñas

masas corporales (McNab, 1969; Arends *et al.*, 1995; Rodríguez-Durán, 1995).

Aunque los nectarívoros de montaña que estudiamos no mostraron TMB significativamente más altas que las encontradas en especies de bajas elevaciones, Soriano *et al.* (2002) encontraron valores por encima de lo esperado en tres especies de murciélagos neotropicales de alta montaña. Estos autores, estimaron una TMB de 170% para un individuo de *A. latidens*, mientras que en nuestro estudio determinamos un valor promedio de 132% ( $n = 21$ ). La diferencia entre estas estimaciones puede deberse a dos posibles razones: por un lado, los datos obtenidos por Soriano *et al.* (2002), podrían no corresponder a la TMB sino a la tasa metabólica en reposo (TMR), debido al corto tiempo de experimentación utilizado en ese caso (~1,5 h).

En masas corporales pequeñas las bajas TMB de los nectarívoros pteropódidos, pueden explicar el uso del torpor en algunas especies; no obstante, en especies de glosófaginos aún con TMB por debajo del 70% del valor esperado, no se evidencia el uso del torpor (Tabla 1). Sólo una alta disponibilidad de recursos podría permitirle a estos nectarívoros, disminuir la dependencia sobre sus reservas energéticas (proporcionales a su tamaño corporal), esenciales para entrar en torpor.

## | Conductancia térmica

Los *Anoura* tienen conductancias térmicas mínimas hasta de un 10% por debajo de las esperadas por la relación alométrica para mamíferos (Herreid & Kessel, 1967). Todos los miembros del género entran a los ambientes de montaña (Koopman, 1981) y se refugian en pequeños grupos familiares (Lemke & Tamsitt, 1979; Galindo-Galindo *et al.*, 2000). En murciélagos, este comportamiento reduce la conductancia térmica, aumentando el aislamiento total hasta en 2,8 veces, lo cual permite mantener un mayor diferencial de temperatura, aún en las más bajas temperaturas (Kurta, 1985). Algunas características morfológicas de los *Anoura* como su pelaje largo y denso, así como una reducción en el uropatagio pueden contribuir a la disminución de la conductancia (90-99%). Por ejemplo, *A. geoffroyi* posee el pelaje más largo entre las tres especies, coincidiendo con la menor conductancia, mientras que *A. latidens*, con el pelaje más corto mantiene un menor aislamiento. Estas características concuerdan con sus límites de distribución y sus TMB. Probablemente, el pequeño tamaño corporal que caracteriza a todos los glosófaginos, y sus altas tasas de producción de calor favorecen conductancias similares, aunque en algunas especies están relacionadas con las altas temperaturas de sus refugios (Arends *et al.*, 1995; Rodríguez-Durán, 1995). Contrariamente, en las especies de montaña, las altas tasas metabólicas y bajas conductancias, se relacionan con refugios más fríos, cuyas temperaturas están por debajo de la  $T_{ci}$  (Bonaccorso, 1998).

## | Patrones de distribución altitudinal y límites fisiológicos

Dentro del género *Anoura*, *A. geoffroyi* alcanza el mayor límite de distribución latitudinal (Koopman, 1981; Simmons *et al.*, 2005), coincidiendo igualmente con su capacidad de ocupar las más altas elevaciones andinas (~3000 m). Siguiendo la hipótesis del efecto Rapoport (Stevens, 1992; Ruggiero *et al.*, 1998), donde la variabilidad climática en un gradiente altitudinal puede explicar los intervalos de distribución de las especies, la tolerancia ambiental de *A. geoffroyi* podría reflejarse en sus amplios intervalos de distribución latitudinal y altitudinal. En México, una población de esta especie habita en el límite norte de su distribución (19° N), utilizando cuevas, cuyos valores de temperatura en su interior son similares (15,2-15,5 °C; Ramírez-Pulido *et al.* 2001) a los registrados en este estudio (a 2384 m de elevación). Si el límite latitudinal de *A. geoffroyi* es también el fisiológico, es posible estimar la máxima tasa metabólica de reposo individual (TMR<sub>máx</sub>) y la temperatura fisiológicamente limitante (TFL). Root (1988) y Stapp *et al.* (1991) calcularon que el límite fisiológico de las especies en los bordes de su distribución es de 2,5 veces la TMB (Repasky, 1991; Canterbury, 2002).

## | Comparación de los patrones de termorregulación entre nectarívoros y frugívoros de alta montaña.

En contraste a los nectarívoros de montaña, las especies frugívoras del género *Sturnira* que alcanzan las elevaciones andinas y centroamericanas (1000-3000 m), muestran dos diferentes respuestas metabólicas y termorregulatorias (heterotermia y normotermia), adaptadas a los ambientes con bajas temperaturas (Soriano *et al.*, 2002; Ruiz & Soriano, 2021; Garin *et al.*, 2018). Estas respuestas parecen estar determinadas por sus máximos tamaños corporales en relación a la calidad y cantidad de los recursos que consumen. Aunque los nectarívoros y frugívoros de montaña no muestran diferencias en sus TMB (ANCOVA;  $F = 0,05$ ;  $p = 0,83$ ;  $n = 7$ ; los valores considerados provienen de la Tabla 1), la principal diferencia está relacionada con la regulación de la temperatura corporal y la disminución de la tasa metabólica por debajo de la termoneutralidad. Los pequeños frugívoros que viven en mayores altitudes entran en torpor (Soriano *et al.*, 2002; Ruiz & Soriano, 2021), mientras que los de bajas elevaciones mantienen altas tasas metabólicas en mayores tamaños corporales (70 g). Por el contrario, el consumo de néctar y polen sólo permite altas TMB en pequeñas masas corporales (< 35g), cuando las cantidades de alimento requeridas son pequeñas (McNab, 1989).

Al igual que los glosófaginos, los frugívoros de alta montaña también muestran bajas C, que están relacionadas con sus respuestas termorregulatorias (Soriano *et al.*, 2002; Ruiz & Soriano, 2021). Por un lado, los frugívoros de menor tamaño corporal que entran en torpor, tienden a mantener menores conductancias, mientras que las especies más grandes, termorregulan y tienen mayores C. Tanto los frugívoros como los nectarívoros de montaña muestran una reducción del uropatagio, así como pelajes densos y largos, que en gran medida pueden estar altamente relacionados con la disminución de sus conductancias térmicas. Sin embargo, las especies de estos géneros que habitan a bajas elevaciones también muestran estas características morfológicas e igualmente parecen estar relacionadas con una disminución de sus conductancias térmicas. En ambientes con altas temperaturas, estos rasgos probablemente se relacionan más con la disminución de la pérdida de agua, mientras que a bajas temperaturas puede relacionarse con la pérdida de calor.

La ZTN es la zona de menor inversión energética vinculada con la termorregulación, por lo que debería esperarse que la temperatura de los refugios se acerque a esos valores, sin embargo, los resultados indican que la  $T_{ci}$  de las tres especies es muy superior a la temperatura media del refugio (15,4 °C). La diferencia entre estos parámetros puede ser compensada por aspectos morfológicos (densidad y longitud de pelaje, reducción del uropatagio y orejas pequeñas) y conductuales de los individuos (formación de harems y selección de pequeños domos en el techo del refugio). En Los Andes venezolanos las formaciones kársticas son escasas, lo que hace prioritaria la protección de las cuevas que se forman en dichos espacios, dadas las dependencias fisiológicas de estos murciélagos. El hecho de que las tres especies de *Anoura* venezolanas de alta montaña compartan la Cueva de Benito como refugio natural refuerza la consideración anterior.

## | Conclusiones

El patrón de termorregulación y las tasas metabólicas basales observadas en los nectarívoros estudiados son similares a las referidas para glosófaginos de bajas elevaciones. La amplia distribución latitudinal como altitudinal de los miembros del género *Anoura*, parece estar correlacionada con una eficiencia en la termorregulación a las bajas temperaturas, mostrando diferencias con las de bajas elevaciones, tales como una disminución de la temperatura crítica inferior y una menor temperatura corporal promedio, muy similar a lo observado en frugívoros de alta montaña. Sin embargo, su presencia a mayores elevaciones no estuvo asociada con su capacidad de entrar en torpor como estrategia de ahorro de energía. La ausencia del torpor en *Anoura* podría estar directamente relacionada con el tamaño de sus reservas de lípidos, lo que les permitiría mantener altas tasas metabólicas masa-específicas. En consecuencia, el costo de mantener una TMB alta en ambientes con bajas temperaturas, sólo puede ser sostenido, si una oferta constante de recursos puede compensar la demanda diaria de energía en relación a su tamaño corporal. A

pesar de la baja productividad ambiental que ha sido referida para los ambientes de montaña, el consumo de grandes cantidades de néctares ricos en energía, asociado a la máxima capacidad de asimilación de los nectarívoros (~100%) y al bajo costo de su estrategia de búsqueda de alimento (vuelo sostenido), podrían explicar las diferencias inter-específicas en sus TMB y C. A diferencia de los frugívoros, la evolución de la endotermy en los nectarívoros que alcanzan las altas elevaciones, les permite mantener su termorregulación constante por un incremento compensatorio de sus TMB y C en menores tamaños corporales. Las diferencias encontradas con nectarívoros pteropódidos, están relacionadas con sus balances diarios de energía, dado que la baja disponibilidad de recursos en donde se encuentran los megachiroptera, sugieren que el uso del torpor no es una adaptación exclusiva a las bajas temperaturas, sino también como mecanismo de ahorro de energía. Sin embargo, es necesario confirmar bajo condiciones naturales, si los nectarívoros de montaña del Neotrópico entran en torpor durante cortos períodos de tiempo, lo cual no fue detectado en condiciones de laboratorio.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Germán Alba y Carlos Santiago (†) del Laboratorio de Instrumentación Científica (Universidad de Los Andes, Venezuela) por su colaboración en el mantenimiento y adaptación de los equipos utilizados durante los experimentos. A la Alcaldía y Parroquia del municipio de Guaraque (estado Mérida) por el apoyo logístico durante el período de campo y laboratorio. A Johnny Murillo y Acacio Mora por su asistencia durante el período de captura de los animales. Adriana Ruiz recibió financiamiento parcial de las siguientes instituciones: Red Latinoamericana de Botánica (RLB-Chile), Scott Neotropical Fund (Cleveland Metroparks Zoo), Consejo de Estudios Científicos y Humanísticos (ULA, Venezuela; Proyecto No. C-1097-01-01-ED), Latin American Fellowship of the American Society of Mammalogist, Postgrados Integrados en Ecología-FONACIT-Venezuela, Idea Wild Assistance Support y COLCIENCIAS (Colombia). El contenido de este trabajo es parte de la tesis doctoral de Adriana Ruiz, quien falleció sin tener ocasión de publicarlo. Por tal razón hemos considerado importante honrar su esfuerzo.

## CONFLICTOS OF INTERESES

Los autores no declararán ningún conflicto de interés para la realización y publicación de este trabajo.

## ABSTRACT

**Thermoregulation and metabolic rates of nectarivorous bats of the genus *Anoura* (Chiroptera:Phyllostomidae) in a Venezuelan Andean cloud forest.** In Neotropical bats, the altitudinal distribution limits seem to be associated with environmental factors, which affect the different functional groups differently. In order to determine if thermoregulation and/or metabolic rates can explain why nectarivorous species of the genus *Anoura* are restricted to mountain environments; we measured the body temperature ( $T_c$ ), basal metabolic rate (BMR) and thermal conductance (C) of three species (*Anoura cultrata*, *A. geoffroyi* and *A. latidens*), in a range of ambient temperatures ( $T_a$ ) between 10 and 38 °C. The three species showed a normothermal thermoregulation pattern, maintaining their body temperature constant (33-35 °C) even at low temperatures. None of these nectarivores entered torpor, corresponding to their high BMR (103-131%). A decrease in their lower critical temperatures ( $T_{ci}$ ) will be observed. The thermal conductance in the three species was lower than expected for mammals (90-98%). These mountain nectarivores did not show significant differences in TMB and C with respect to low elevation species. In the three species, the estimated metabolic cost at the shelter temperature exceeded the BMR between 2.5 and 2.9 times, values similar to the predicted physiological limit (2.5 X BMR). Mountain species can maintain greater temperature differentials by displacement their zone of thermoneutrality, thus reducing the high cost of thermoregulation. Furthermore, the gregarious behavior in the form of harems (between 8-14 individuals) observed within the refuge could allow

them to reduce their conductance and maintain a better thermal balance. The survival of these populations of high mountain nectarivores is related to their thermoregulatory capacity.

**KEYWORDS:** High mountain areas, hypothermy, normothermy, physiological adaptations, tropics.

## REFERENCIAS

- Arends A, Bonaccorso F, & Genoud M. 1995.** Basal rates of metabolism of nectarivorous bats (Phyllostomidae) from a semiarid thorn forest in Venezuela. *Journal of Mammalogy* **76**(3):947–956. <https://doi.org/https://doi.org/10.2307/1382765>.
- Arita H & Santos-del-Prado K. 1990.** Conservation biology of nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Mammalogy* **80**(1):31–41. <https://doi.org/https://doi.org/10.2307/1383205>.
- Ashton K, Tracy M, & De Queiroz A. 2000.** Is bergmann's rule valid for mammals? *American Naturalist* **156**(4):390–415. <https://doi.org/https://doi.org/10.1086/303400>.
- Ataroff M & Sarmiento L. 2004.** Las Unidades Ecológicas de los Andes de Venezuela. In: **La Marca E & Soriano P** (Eds.) *Reptiles de Los Andes de Venezuela*, pp. 9–26. Fundación Polar, Codepre-ULA, Fundacite-Mérida, Biogeos, Mérida. <http://www.saber.ula.ve/handle/123456789/37773>.
- Audet D & Fenton B. 1988.** Heterothermy and the use of torpor by the bat *Eptesicus fuscus* (Chiroptera: Vespertilionidae): a field study. *Physiological Zoology* **61**(3):197–204. <https://doi.org/https://doi.org/10.1086/physzool.61.3.30161232>.
- Audet D & Thomas D. 1997.** Facultative hypothermia as a thermoregulatory strategy in the phyllostomid bats, *Carollia perspicillata* and *Sturnira lilium*. *Journal of Comparative Physiology B* **167**:146–152. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/s003600050058>.
- Baker R, Hooper S, Porter C, & Van Der Bussche R. 2003.** Diversification among new world leaf-nosed bats: an evolutionary hypothesis and classification inferred from digenomic congruence of dna sequence. *Occasional Paper- The Museum, Texas Tech University* **230**:1–32. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.156931>.
- Bartels W, Law BS, & Geiser F. 1998.** Daily torpor and energetics in a tropical mammal, the northern blossom-bat *Macroglossus minimus* (Megachiroptera). *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology* **168**(3):233–239. <https://doi.org/10.1007/s003600050141>.
- Bartholomew GA, Leitner P, & Nelson JE. 1964.** Body temperature, oxygen consumption, and heart rate in three species of australian flying foxes. *Physiological Zoology* **37**(2):179–198. <https://doi.org/10.1086/physzool.37.2.30152330>.
- Bonaccorso FJ. 1998.** *Bats of Papua New Guinea. Conservation International Tropical Field Guide Series*. Conservation International, Washington, D.C., 489 pp.
- Bonaccorso FJ, Arends A, Genoud M, Cantoni D, & Morton T. 1992.** Thermal ecology of moustached and ghost-faced bats (Mormoopidae) in venezuela. *Journal of Mammalogy* **73**(2):365–378. <https://doi.org/10.2307/1382071>.
- Bonaccorso FJ & McNab BK. 1997.** Plasticity of energetics in blossom bats (Pteropodidae): impact on distribution. *Journal of Mammalogy* **78**(4):1073–1088. <https://doi.org/10.2307/1383050>.
- Canterbury G. 2002.** Metabolic adaptation and climatic constrains on winter bird distribution. *Ecology* **83**(4):946–957. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[0946:MAACCO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[0946:MAACCO]2.0.CO;2).
- Carpenter RE & Graham JB. 1967.** Physiological responses to temperature in the long-nosed bat, *Leptoncyteris sanborni*. *Comparative Biochemistry and Physiology* **22**(3):709–722. [https://doi.org/10.1016/0010-406X\(67\)90764-5](https://doi.org/10.1016/0010-406X(67)90764-5).
- Cockrum E. 1991.** Seasonal distribution of northwestern populations of the long-nosed bats, *Leptoncyteris sanborni* Family Phyllostomidae. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica* **62**(2):181–202. <https://www.revistas.unam.mx/index.php/zoo/article/view/7049/6557>.

- Cruz-Neto A & Abe A. 1997.** Taxa metabólica e termorregulação no morcego nectarívoro, *Glossophaga soricina* (Chiroptera, Phyllostomidae). *Revista Brasileira de Biologia. Revista Brasileira de Biologia* **57**(2):203–209. <https://biblat.unam.mx/es/revista/revista-brasileira-de-biologia/15>.
- Depocas F & Hart JS. 1957.** Use of the pauling oxygen analyzer for measurement of oxygen consumption of animals in open-circuit systems and in a short-lag, closed-circuit apparatus. *Journal of Applied Physiology* **10**(3):388–392. <https://doi.org/10.1152/jappl.1957.10.3.388>.
- Díaz M, Solari S, Gregorin R, Aguirre L, & Bárquez R. 2021.** *Clave de identificación de los Murciélagos Neotropicales*. Fundación Programa de Conservación de los Murciélagos de Argentina (PCMA), Tucumán, Argentina. <https://ri.conicet.gov.ar/handle/11336/156765>.
- Fleming T. 1986.** The structure of neotropical bat communities: a preliminary analysis. *Revista Chilena de Historia Natural* **59**:135–150. [https://rchn.biologiachile.cl/pdfs/1986/2/Fleming\\_1986.pdf](https://rchn.biologiachile.cl/pdfs/1986/2/Fleming_1986.pdf).
- Fleming T. 2002.** Pollination biology of four species of sonoran desert columnar cacti. In: **Fleming T & Valiente-Banuet A** (Eds.) *Columnar cacti and their mutualists. Evolution, ecology, and conservation*, pp. 207–224. The University of Arizona Press, Tucson, USA. <https://doi.org/10.2307/j.ctv23khrmw.15>.
- Fleming T & Nassar J. 2002.** Population biology of the lesser long-nosed bat *Leptonycteris curasoae* in Mexico and Northern South America. In: **Fleming T & Valiente-Banuet A** (Eds.) *Columnar cacti and their mutualists. Evolution, ecology, and conservation*, pp. 283–305. The University of Arizona Press, Tucson, USA. <https://doi.org/10.2307/j.ctv23khrmw.19>.
- Fleming T, Núñez R, & Sternberg L. 1993.** Seasonal changes in diets of migrant and non-migrant nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope analysis. *Oecologia (Berlín)* **94**:72–75. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/BF00317304>.
- Galindo-Galindo C, Castro-Campillo A, Salame-Méndez A, & Ramírez-Pulido J. 2000.** Reproductive events and social organization in a colony of *Anoura geoffroyi* (Chiroptera: Phyllostomidae) from a temperate Mexican cave. *Acta Zoológica Mexicana (N.S.)* (80):51–68. <https://doi.org/10.21829/azm.2000.80801891>.
- Garin I, Chaverri G, Jimenez L, Castillo-Salazar C, & Aihartza J. 2018.** Contrasting thermal strategies of montane neotropical bats at high elevations. *Journal of thermal biology* **78**:352–355. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2018.10.017>.
- Geiser F, Coburn DK, Kourtner G, & Law BS. 1996.** Thermoregulation, energy metabolism, and torpor in blossom-bats, *Syconycteris australis* (Megachiroptera). *Journal of Zoology* **239**(3):583–590. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1996.tb05944.x>.
- Geiser F, Holloway JC, Körtnert G, Maddocks TA, Turbill C, & Brigham RM. 2000.** Do patterns of torpor differ between free-ranging and captive mammals and birds? In: **Heldmaier G & Klingenspor M** (Eds.) *Life in the cold: eleventh international hibernation symposium*, pp. 95–102. Springer. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1996.tb05944.x>.
- Genoud M. 1993.** Temperature regulation in subtropical tree bats. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* **104**(2):321–331. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(93\)90324-W](https://doi.org/10.1016/0300-9629(93)90324-W).
- Handley C. 1984.** New species of mammals from northern South America: a long-tongued bat, genus *Anoura* Gray. *Proceedings of the Biological Society of Washington* **97**:513–521. <https://www.biodiversitylibrary.org/part/46176>.
- Herreid CF & Kessel B. 1967.** Thermal conductance in birds and mammals. *Comparative Biochemistry and Physiology* **21**(2):405–414. [https://doi.org/10.1016/0010-406X\(67\)90802-X](https://doi.org/10.1016/0010-406X(67)90802-X).
- Howell D. 1974a.** Bats and pollen: Physiological aspects of the syndrome of chiropterophily. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* **48**(2):263–276. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(74\)90707-5](https://doi.org/10.1016/0300-9629(74)90707-5).
- Howell DJ. 1974b.** Acoustic behavior and feeding in glossophagine bats. *Journal of Mammalogy* **55**(2):293–308. <https://doi.org/10.2307/1378999>.



- Humphrey SR & Bonaccorso FJ. 1979.** Population and community ecology. In: **Baker RJ, Jones JK, & Carter DC** (Eds.) *Biology of bats of the New World family Phyllostomidae*, pp. 409–441. Texas Tech Press. <https://www.biodiversitylibrary.org/bibliography/142603>.
- Koopman KF. 1981.** The distributional patterns of new world nectar-feeding bats. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **68**(2):352. <https://doi.org/10.2307/2398802>.
- Kovtun MF & Zhukova NF. 1994.** Feeding and digestion intensity in chiropterans of different trophic groups. *Folia Zoologica* **43**(4):377–386.
- Kulzer E & Storff R. 1980.** Schlaf-Lethargie bei dem afrikanischen Langzungenflughund *Megaloglossus woermanni* Pagenstecher, 1885. *Zeitschrift für Säugetierkunde* **45**:23–29. [https://www.zobodat.at/pdf/Zeitschrift-Saeuetierkunde\\_45\\_0023-0029.pdf](https://www.zobodat.at/pdf/Zeitschrift-Saeuetierkunde_45_0023-0029.pdf).
- Kurta A. 1985.** External insulation available to a non-nesting mammal, the little brown bat (*Myotis lucifugus*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* **82**(2):413–420. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(85\)90876-X](https://doi.org/10.1016/0300-9629(85)90876-X).
- Kurta A & Kunz TH. 1988.** Roosting metabolic rate and body temperature of male little brown bats (*Myotis lucifugus*) in summer. *Journal of Mammalogy* **69**(3):645–651. <https://doi.org/10.2307/1381365>.
- Lemke T & Tamsitt J. 1979.** *Anoura cultrata* (Chiroptera: Phyllostomidae) from Colombia. *Mammalia* **43**(4):567–583. <https://doi.org/10.1515/mamm.1979.43.4.567>.
- Linares O. 1998.** *Mamíferos de Venezuela*. Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela, Caracas., Venezuela.
- Machado M & Soriano P. 2007.** Temperature regulation in two insectivorous bats (*Myotis keaysi* and *Myotis oxyotus*) from the venezuelan andes. *Ecotropicos* **20**(2):45–54. <http://bdigital2.ula.ve:8080/xmlui/654321/7933>.
- McNab B. 1988.** Complications inherent in scaling the basal rate of metabolism in mammals. *The Quarterly Review of Biology* **63**(1):25–54. <https://www.jstor.org/stable/2827977>.
- McNab B & Bonaccorso F. 2001.** The metabolism of New Guinean pteropodid bats. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology* **171**(3):201–214. <https://doi.org/10.1007/s003600000163>.
- McNab BK. 1969.** The economics of temperature regulation in neotropical bats. *Comparative Biochemistry and Physiology* **31**(2):227–268. [https://doi.org/10.1016/0010-406X\(69\)91651-X](https://doi.org/10.1016/0010-406X(69)91651-X).
- McNab BK. 1970.** Body Weight and the Energetics of Temperature Regulation. *Journal of Experimental Biology* **53**(2):329–348. <https://doi.org/10.1242/jeb.53.2.329>.
- McNab BK. 1973.** The rate of metabolism of the spiny rat, *Proechimys semispinosus*, with comments on the ecological factors that influence the basal rate of metabolism in rodents and lagomorphs. *Boletim de Zoologia e Biologia Marinha* **30**:93–103. <https://doi.org/10.11606/issn.2526-3366.bzbm.1973.121291>.
- McNab BK. 1974.** The behavior of temperate cave bats in a subtropical environment. *Ecology* **55**(5):943–958. <https://doi.org/10.2307/1940347>.
- McNab BK. 1976.** Seasonal fat reserves of bats in two tropical environments. *Ecology* **57**(2):332–338. <https://doi.org/10.2307/1934821>.
- McNab BK. 1980.** On estimating thermal conductance in endotherms. *Physiological Zoology* **53**(2):145–156. <https://doi.org/10.1086/physzool.53.2.30152577>.
- McNab BK. 1982.** Evolutionary alternatives in the physiological ecology of bats. In: **Kunz TH** (Ed.) *Ecology of Bats*, p. 151–200. Springer, Boston, MA. ISBN 9781461334217. [https://doi.org/10.1007/978-1-4613-3421-7\\_4](https://doi.org/10.1007/978-1-4613-3421-7_4).
- McNab BK. 1983.** Energetics, body size, and the limits to endothermy. *Journal of Zoology* **199**(1):1–29. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1983.tb06114.x>.

- McNab BK. 1989.** Temperature regulation and rate of metabolism in three bornean bats. *Journal of Mammalogy* **70**(1):153–161. <https://doi.org/https://doi.org/10.2307/1381678>.
- Molinari J. 1994.** A new species of *Anoura* (Mammalia Chiroptera Phyllostomidae) from the Andes of northern South America. *Tropical Zoology* **7**(1):73–86. <https://doi.org/10.1080/03946975.1994.10539242>.
- Nickerson DM, Facey DE, & Grossman GD. 1989.** Estimating Physiological Thresholds with Continuous Two-Phase Regression. *Physiological Zoology* **62**(4):866–887. <https://doi.org/10.1086/physzool.62.4.30157934>.
- Patterson BD, Pacheco V, & Solari S. 1996.** Distribution of bats along an elevational gradient in the Andes of south-eastern Peru. *Journal of Zoology* **240**(4):637–658. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1996.tb05313.x>.
- Pohl H. 1976.** Thermal adaptation in the whole animal. In: **Bligh J, Cloudsley-Thompson J, & Macdonald A** (Eds.) *Environmental Physiology of Animals*, pp. 259–286. John Wiley and Sons, New York.
- Ramirez-Pulido J, Galindo-Galindo C, Castro-Campillo A, Salame-Mendez A, & Armella MA. 2001.** Colony size fluctuation of *Anoura geoffroyi* (Chiroptera: Phyllostomidae) and temperature characterization in a mexican cave. *The Southwestern Naturalist* **46**(3):358. <https://doi.org/10.2307/3672433>.
- Repasky RR. 1991.** Temperature and the northern distributions of wintering birds. *Ecology* **72**(6):2274–2285. <https://doi.org/10.2307/1941577>.
- Rodríguez-Durán A. 1995.** Metabolic rates and thermal conductance in four species of neotropical bats roosting in hot caves. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* **110**(4):347–355. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(94\)00174-R](https://doi.org/10.1016/0300-9629(94)00174-R).
- Root T. 1988.** Environmental factors associated with avian distributional boundaries. *Journal of Biogeography* **15**(3):489. <https://doi.org/10.2307/2845278>.
- Ruggiero A, Lawton JH, & Blackburn TM. 1998.** The geographic ranges of mammalian species in South America: spatial patterns in environmental resistance and anisotropy. *Journal of Biogeography* **25**(6):1093–1103. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1998.00253.x>.
- Ruiz A & Soriano PJ. 2021.** Adaptive strategies of frugivore bats to andean cloud forests. In: **Myster RW** (Ed.) *The Andean Cloud Forest*, p. 151–175. Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-57344-7\\_8](https://doi.org/10.1007/978-3-030-57344-7_8).
- Simmons N, Wilson D, & Reeder D. 2005.** Order Chiroptera. In: *Mammals Species of the World: A taxonomic and geographic reference*, 3rd edition, pp. 312–529. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA.
- Soriano PJ, Díaz de Pascual A, Ochoa J, & Aguilera M. 1999.** Biogeographic analysis of the mammal communities in the Venezuelan Andes. *Interciencia* **24**(1):17–25. [https://www.researchgate.net/publication/286881217\\_Biogeographic\\_analysis\\_of\\_the\\_mammal\\_communities\\_in\\_the\\_Venezuelan\\_Andes](https://www.researchgate.net/publication/286881217_Biogeographic_analysis_of_the_mammal_communities_in_the_Venezuelan_Andes).
- Soriano PJ, Ruiz A, & Arends A. 2002.** Physiological responses to ambient temperature manipulation by three species of bats from andean cloud forests. *Journal of Mammalogy* **83**(2):445–457. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2002\)083<0445:PRTATM>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2002)083<0445:PRTATM>2.0.CO;2).
- Speakman JR, Webb PI, & Racey PA. 1991.** Effects of disturbance on the energy expenditure of hibernating bats. *The Journal of Applied Ecology* **28**(3):1087. <https://doi.org/10.2307/2404227>.
- Stapp P, Pekins PJ, & Mautz WW. 1991.** Winter energy expenditure and the distribution of southern flying squirrels. *Canadian Journal of Zoology* **69**(10):2548–2555. <https://doi.org/10.1139/z91-359>.
- Stevens G. 1992.** The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *The American Naturalist* **140**(6):893–911. <http://www.jstor.org/stable/2462925>.
- Stevens R, Willig S, & Strauss R. 2006.** Latitudinal gradients in the phenetic diversity of New World bat communities. *Oikos* **112**(1):41–50. <http://www.jstor.org/stable/3548556>.

- Stevens RD. 2004.** Untangling latitudinal richness gradients at higher taxonomic levels: familial perspectives on the diversity of New World bat communities. *Journal of Biogeography* **31**(4):665–674. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2003.01042.x>.
- Terborgh J & Weske JS. 1975.** The role of competition in the distribution of andean birds. *Ecology* **56**(3):562–576. <https://doi.org/10.2307/1935491>.
- von Helversen O. 1993.** Adaptations of flowers to the pollination by glossophagine bats. In: **Barthlott W, Naumann C, Schmidt-Loske K, & Schuchmann K** (Eds.) *Animal-Plant interactions in tropical environments*, pp. 41–59. Zoologisches Forschungsmuseum Alexander Koenig, Bonn, Germany.
- von Helversen O. 2003.** Glossophagine bats and their flowers: costs and benefits for plants and pollinators. In: **Kunz T & Fenton M** (Eds.) *Bat ecology*, pp. 346–397. The University of Chicago Press, Chicago, USA. <https://press.uchicago.edu/ucp/books/book/chicago/B/bo3627946.html#anchor-table-of-contents>.