



CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL  
DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA

ESCUELA DE POSGRADO

**Ensamblajes de murciélagos frugívoros y nectarívoros en un gradiente  
altitudinal de Costa Rica y su potencial distribución bajo escenarios de  
cambio climático**

por

José Luis Echeverría Tello

Tesis sometida a consideración de la Escuela de Posgrado  
como requisito para optar por el grado de

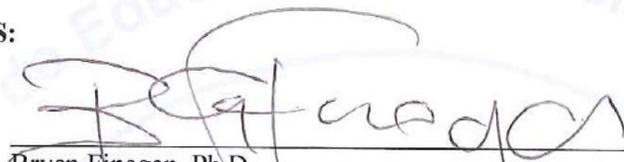
*Magister Scientiae* en Manejo y Conservación de  
Bosques Naturales y Biodiversidad

Turrialba, Costa Rica, 2013

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

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

**FIRMANTES:**



Bryan Finegan, Ph.D.  
**Director de tesis**



Pablo Imbach, Ph.D.  
**Miembro Comité Consejero**

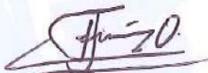
Bernal Rodríguez, Ph.D.  
**Miembro Comité Consejero**



Joel Sáenz, M.Sc.  
**Miembro Comité Consejero**



Sergio Vilchez, M.Sc.  
**Miembro Comité Consejero**



Thomas Dormody, Ph.D. / Francisco Jiménez, Dr. Sc.  
**Decano / Vicedecano de la Escuela de Posgrado**



José Luis Echeverría Tello  
**Candidato**

## **DEDICATORIA**

A mi mamá, Virginia Floridalma por su buen ejemplo, apoyo y cariño incondicional a lo largo de mi vida.

A todos mis tíos, en especial a mi tío pepito Q.E.P.D. por su lucha, nobleza y amor por la vida, siempre estarán en mi corazón.

A mis primos y primas por su apoyo recibido en todo momento.

A mis sobrinos por hacer de la vida algo especial, de la manera que solo los niños lo pueden lograr.

A Mónica por su apoyo y amor que me ha brindado en todos estos años que llevamos juntos.

A Guatemala mi bello país.

A Costa Rica por haberme acogido en estos dos años que duraron mis estudios.

A los murciélagos, por ser mi inspiración para estudiar la ecología e impactos de cambios en ecosistemas naturales de Mesoamérica.

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Servicio Alemán de Intercambio Académico -DAAD- por el apoyo financiero que me brindo a través del programa regional de becas para Centroamérica para realizar mis estudios de maestría en el CATIE.

A Bryan Finegan por el tiempo y apoyo para realizar esta investigación y su entusiasmo por la docencia y la ciencia y ser un buen formador de ecólogos de todas partes del mundo.

A Sergio Vílchez por todo el apoyo, entusiasmo y atención brindada para realizar esta investigación, sin tu asesoría y conocimientos esto no hubiera sido posible concretar.

A Bernal, Joel y Pablo por las asesorías, consejos y el tiempo brindado para revisión de documentos.

A Juan Carlos, Natalia Samaniego y Cristian Brenes por la ayuda brindada cada vez que algo no me salía bien en SIG.

A mis amigos Manuel, Cata, Dario y Fabi por compartir tantos buenos momentos en el trabajo de campo y a lo largo de estos dos maravillosos años.

A todos mis compañeros de la maestría de Bosques por todos los trabajos, giras y buenos momentos que compartimos a lo largo de nuestros estudios en CATIE.

A la promoción 2011-2012 por ser unos excelentes compañeros y haber sido mi familia estos dos años, los llevaré siempre en mi corazón. ¡¡Nunca Cambien!! En especial a Claudia, Amilkar, Manuel, Cata, David, Alfredo, Juanita, Sandra, Ricaldo, Natalia, Fer, Borboleta, Maria Lisa, el gato, Pao Naranjo, Pao Pinto, Dario, Clifford, Hannah, Fabi, Andrea, Víctor y Anita.

A todas las personas que de alguna u otra manera me apoyaron y colaboraron con el trabajo de campo en Barbilla, Atirro, La Esperanza, Tapantí y Villa Mills.

## **BIOGRAFÍA**

El autor nació en la ciudad de Guatemala, el 20 de noviembre de 1982. Se graduó en 2009 de la Universidad de San Carlos de Guatemala de la carrera de Biología. Ha colaborado como asistente de investigación e investigador asociado en diferentes proyectos relacionados con ecología y conservación de mamíferos en Centroamérica. Laboró tres años como investigador del Centro de Estudios Conservacionistas de la Universidad de San Carlos de Guatemala así como dos años como Técnico de la Estrategia Nacional de Uso, Manejo y Conservación de la Diversidad Biológica para el Consejo Nacional de Áreas Protegidas. Ha recibido diferentes capacitaciones sobre manejo de vida silvestre, cambio climático y conservación de biodiversidad en diferentes partes de Centroamérica así como haber participado como expositor en diferentes eventos nacionales e internacionales. Es autor y coautor de varias publicaciones relacionadas con ecología y conservación de mamíferos así como de informes nacionales sobre el cumplimiento del Convenio sobre Diversidad Biológica y colaboración en la elaboración de la Política Nacional sobre Diversidad Biológica de Guatemala. En 2011 ingresó a la maestría en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y Biodiversidad, culminando con Honores en diciembre del 2012.

# CONTENIDO

DEDICATORIA.....	III
AGRADECIMIENTOS.....	IV
BIOGRAFÍA .....	V
CONTENIDO.....	VI
RESUMEN .....	X
SUMMARY .....	XII
ÍNDICE DE CUADROS .....	XIV
ÍNDICE DE FIGURAS .....	XVI
LISTA DE UNIDADES, ABREVIATURAS Y SIGLAS .....	XVIII
1 INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 Justificación.....	2
1.2 Objetivos del estudio .....	4
1.2.1 Objetivo general.....	4
1.2.2 Objetivos específicos .....	4
1.2.3 Preguntas e hipótesis del estudio .....	4
2 MARCO CONCEPTUAL.....	5
2.1 Ensamblajes de murciélagos frugívoros y nectarívoros .....	5
2.2 Consideraciones climáticas y espaciales relevantes para gradientes altitudinales .....	7
2.3 Biodiversidad en gradientes altitudinales .....	8
2.4 Patrones de distribución altitudinal de murciélagos frugívoros y nectarívoros.....	10
2.5 Los Modelos de distribución de especies y su relación con el concepto de Nicho .....	11

2.6 El Cambio Climático .....	13
2.6.1 Contexto.....	13
2.6.2 Escenarios de cambio climático.....	14
2.6.3 Vulnerabilidad de la biodiversidad ante el cambio climático.....	15
3 BIBLIOGRAFÍA.....	17
4 ARTÍCULOS DE INVESTIGACIÓN .....	24
ARTICULO 1. RIQUEZA, ABUNDANCIA Y COMPOSICIÓN DE MURCIÉLAGOS FRUGÍVOROS Y NECTARÍVOROS EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL DE COSTA RICA	
RESUMEN .....	24
1 INTRODUCCIÓN.....	25
2 MATERIALES Y MÉTODOS.....	28
2.1 Área de Estudio.....	28
2.2 Selección de sitios y muestreo de murciélagos.....	28
2.3 Variables climáticas y covariables.....	30
2.4 Análisis de datos .....	32
2.4.1 Diversidad de murciélagos frugívoros y nectarívoros .....	32
2.4.2 Composición y clasificación de los ensambles de murciélagos frugívoros y nectarívoros.....	33
2.4.3 Relación entre la riqueza, abundancia y composición de murciélagos con variables climáticas, de elevación, hábitat y posición espacial de las unidades muestrales .....	33
3 RESULTADOS .....	36
3.1 Caracterización de la comunidad de murciélagos Frugívoros y Nectarívoros del Gradiente Altitudinal .....	36

3.2 Determinación de los ensambles de murciélagos frugívoros y nectarívoros.....	40
3.3 Relaciones entre variables y unidades de muestreo.....	43
3.4 Relación entre la riqueza y abundancia de murciélagos con variables climáticas, de elevación, hábitat y espaciales.....	44
3.5 Autocorrelación espacial entre la composición de murciélagos, el clima y la elevación.....	46
3.6 Contribución de las variables climáticas, la elevación y el espacio para explicar la composición de murciélagos observada.....	47
4. DISCUSION.....	49
4.1 Diversidad de murciélagos frugívoros y nectarívoros del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills.....	49
4.2 Composición de los ensambles de murciélagos.....	50
4.3 Patrones altitudinal de riqueza de especies y abundancia de murciélagos frugívoros y nectarívoros y su relación con las variables analizadas.....	53
4.4 Patrones espaciales del clima, la elevación y la composición de murciélagos frugívoros y nectarívoros.....	56
5 CONCLUSIONES.....	58
6 BIBLIOGRAFÍA.....	59
Anexo 1 Listado total de especies y abundancias observadas de murciélagos.....	65
ARTICULO 2. IMPACTO POTENCIAL DEL CAMBIO CLIMÁTICO SOBRE LA DISTRIBUCIÓN DE MURCIÉLAGOS FRUGIVOROS Y NECTARÍVOROS EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL DE COSTA RICA.....	67
RESUMEN.....	67
1 INTRODUCCIÓN.....	68

2 MATERIALES Y MÉTODOS.....	71
2.1 Área de Estudio.....	71
2.2 Selección de sitios y muestreo de murciélagos.....	71
2.3 Variables utilizadas para modelar la distribución actual y futura de murciélagos .....	72
2.4 Análisis de datos .....	75
2.4.1 Construcción de modelos predictivos actuales y futuros.....	75
3 RESULTADOS .....	77
3.1 Modelos predictivos de distribución actual y futura.....	77
3.2 Comparación del área de distribución de las especies de murciélagos entre los modelos actuales y futuros .....	83
3.3 Distancias euclideas entre los modelos de distribución actual y los modelos de distribución futuros para los años 2020 y 2080 .....	84
4 DISCUSIÓN.....	85
4.1 Modelos predictivos de distribución actual y futura de las especies de murciélagos....	85
4.2 Impactos potenciales del cambio climático sobre las especies de murciélagos modeladas .....	87
4.3 Murciélagos como potenciales indicadores de cambios climáticos.....	90
5 CONCLUSIONES.....	90
6 BIBLIOGRAFÍA.....	92
ANEXO 1 Funciones ajustadas de los modelos CAO actuales.....	96

## RESUMEN

Los sistemas montañosos poseen un particular interés para la conservación, ya que estas zonas poseen una alta biodiversidad, proveen una serie de bienes y servicios de los cuales depende el bienestar humano, y son ecosistemas excepcionalmente frágiles ante cambios ambientales y perturbaciones. El estudio de la biodiversidad en gradientes altitudinales es un tema central en la investigación contemporánea sobre diversos aspectos ecológicos y evolutivos, ya que en estos sitios se presenta una alta variación climática que ocurre a distancias relativamente cortas, siendo excelentes laboratorios naturales para monitorear la influencia de la variación ambiental en la biodiversidad, ecología y repuestas de los ecosistemas al cambio. El cambio climático está modificando las comunidades biológicas, aumentando el riesgo de la pérdida de biodiversidad que ya está en marcha debido a otros factores de estrés, como lo es la fragmentación y transformación de paisajes naturales, por lo que la comunidad científica así como las personas encargadas de la gestión de los recursos naturales debemos entender y predecir los posibles impactos del cambio climático sobre la biodiversidad, de tal manera que se diseñen estrategias de conservación y adaptación que minimicen el riesgo de la pérdida de especies. El presente trabajo busca aportar nuevos conocimientos sobre i) los patrones de distribución altitudinal que presentan murciélagos frugívoros y nectarívoros así como los mecanismos que determinan su ensamblaje y ii) evaluar los potenciales impactos del cambio climático en la distribución altitudinal de estos mamíferos, a través de la utilización de escenarios climáticos futuros. El estudio se desarrolló en el extremo oeste de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica. Se instalaron 28 unidades de muestreo sobre un transecto altitudinal, el cual abarco una variación en la elevación de los 360 a 3000 metros sobre el nivel del mar. Cada unidad de muestreo tuvo un esfuerzo de dos noches utilizando cuatro redes de niebla de 12 metros de largo por 3 de ancho, las cuales fueron operadas de las 18:00 a 24:00 horas. Se logró la identificación de 27 especies de murciélagos frugívoros y nectarívoros; la riqueza de especies fue mayor a elevaciones bajas, reduciéndose al aumentar la elevación. Se identificaron dos ensambles de murciélagos, uno asociado a elevaciones bajas, desde los 361 a 1003 m, y otro asociado a elevaciones altas, desde los 1185 a 3000 m. Por medio de un análisis de partición de la varianza se encontraron relaciones significativas entre la composición de especies de murciélagos y las variables climáticas cuando el espacio fue

controlado (las variables espaciales provienen de las distancias geográficas entre pares de unidades de muestreo), por el contrario, las relaciones entre la composición de especies y el espacio fueron no significativas cuando el clima fue controlado. Esta evidencia apoya la hipótesis de ensamblaje de nicho como el principal mecanismo para el recambio de especies de murciélagos frugívoros y nectarívoros del gradiente altitudinal, lo que a su vez justifica el realizar modelos de distribución de especies relacionando datos ecológicos derivados de conteos de murciélagos con variables ambientales presentes en el gradiente altitudinal. Utilizando la técnica de Ordenación Aditiva Restringida se modeló la distribución actual de diez especies de murciélagos relacionando su patrón de ocurrencia con las variables climáticas de temperatura promedio anual así como temperatura máxima del mes más cálido. Los modelos de distribución ajustados al clima actual fueron proyectados a climas de escenarios futuros de la familia A1B para un horizonte de tiempo 2020 y 2080, con el fin de identificar áreas de distribución potencial y potenciales impactos de los cambios climáticos sobre la distribución de especies de murciélagos. La familia de escenarios A1B proyecta un escenario de cambios climáticos moderados, en donde para el 2020 se prevé un aumento de la temperatura en aproximadamente 1°C, mientras que para el 2080 el aumento previsto es de aproximadamente 4°C. Los modelos futuros predicen un aumento altitudinal en el área de distribución de las especies de murciélagos asociadas a elevaciones bajas así como migraciones altitudinales de las especies asociadas a elevaciones medias y altas, la cual se da en dirección norte a sur del gradiente altitudinal. Seis especies presentaron una reducción de entre el 60 al 85% del área que potencialmente pueden ocupar para el año 2080 con respecto al área que actualmente ocupan, lo que representa una grave amenaza para estas especies. Este trabajo resalta la importancia de establecer acciones de conservación enfocadas en garantizar una buena conectividad a lo largo de gradientes altitudinales, facilitando la migración altitudinal de la biodiversidad así como su adaptación ante los rápidos cambios climáticos que actualmente experimenta la tierra, esfuerzos necesarios para garantizar la perpetuidad de las especies así como de los servicios ecosistémicos asociados.

*Palabras clave: Gradiente altitudinal, hipótesis de ensamblaje, murciélagos, cambio climático, ordenación aditiva restringida, Costa Rica.*

## SUMMARY

Mountain systems have a particular conservation concern, as these areas have high biodiversity, provide a range of goods and services on which human welfare depends, and are exceptionally fragile ecosystems to environmental changes and disturbances. The study of biodiversity in altitudinal gradients is a central theme in contemporary research on various topics of ecology and evolution, since these sites show a high climatic variation that occurs over relatively short distances, and are excellent natural laboratories to monitor the influence of environmental variation on biodiversity, ecology and responses of ecosystems to change. Climate change is altering the biological communities, increasing the risk of biodiversity loss that is already in place because of other stressors, such as fragmentation and transformation of natural landscapes, so that the scientific community and those responsible for the management of natural resources must understand and predict the potential impacts of climate change on biodiversity, so that conservation strategies are designed and adapted to minimize the risk of species loss. This paper aims to provide new insights into i) the altitudinal distribution patterns of nectar-feeding and fruit-feeding bats and the mechanisms that determine their assembly and ii) the potential impacts of climate change on the altitudinal distribution of these mammals through the use of future climate scenarios. The study was conducted on the western edge of the Cordillera de Talamanca, Costa Rica. 28 sampling units were installed on an altitudinal transect, which included a variation in elevation of 360-3000 meters above sea level. Each sampling unit was an effort of two nights using four mist nets of 12 meters long and 3 meters wide, which were operated from 18:00 to 24:00 hours. It was possible to identify 27 species of fruit feeding and nectar feeding bats; species richness was higher at lower elevations, decreasing with increasing elevation. Two bat assemblages were identified, one associated with low elevations, from 361 to 1003 m, and another associated with high elevation, from 1185-3000 m. Through variance partitioning analysis, significant relationships were found between the composition of bat species and climatic variables when space was controlled (spatial variables come from the geographical distances between pairs of sampling units), however, relations between species composition and space were not significant when climate was controlled. This evidence supports the niche assembly hypothesis as the main mechanism for the turnover of species of fruit feeding and nectar feeding bats in an altitudinal gradient, which in turn justifies the construction of species distribution models based on environmental

variables, elevation and bat count data from field sampling. Using the technique of Constrained Additive Ordination the current potential distributions of ten species of bats were modeled in relation to mean annual temperature and maximum temperature of the warmest month. Distribution models were adjusted to current climate scenarios as well as projected future climates from the A1B family for a time horizon of 2020 and 2080, in order to identify potential areas of distribution and potential impacts of climate change on these distributions. The A1B scenario family projects moderate climate change, where temperature is expected to increase by about 1°C, while for 2080 the projected increase is about 4°C. Future models predict an increase in altitudinal range of bat species associated with low elevations and altitudinal migration of species associated with middle and upper elevations, which would occur in a north-south direction on the altitudinal gradient. Six species showed a reduction of between 60 to 85% of the potential habitat area by 2080 with respect to the area currently occupied, which represents a serious threat to these species. This work highlights the importance of conservation actions aimed at ensuring good connectivity along altitudinal gradients, facilitating altitudinal migration of biodiversity and adaptation to rapid climate change, contributing to efforts to ensure perpetuity of the species and associated ecosystem services.

*Keywords: Altitudinal gradient, community assembly, bats, climate change, constrained additive ordination, Costa Rica.*

## ÍNDICE DE CUADROS

### ARTICULO 1. RIQUEZA, ABUNDANCIA Y COMPOSICIÓN DE MURCIÉLAGOS FRUGÍVOROS Y NECTARÍVOROS EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL DE COSTA RICA

Cuadro 1. Atributos climáticos y de elevación de las 28 unidades de muestreo .....	29
Cuadro 2. Variables climáticas evaluadas para explicar la riqueza, abundancia y composición de murciélagos .....	32
Cuadro 3. Diversidad de murciélagos asociada a los cuatro estratos altitudinales.....	36
Cuadro 4. Especies indicadoras para cada uno de los dos ensamblajes identificados en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills.....	41
Cuadro 5. Correlaciones entre la riqueza y abundancia de murciélagos con variables de elevación, clima, hábitat y ubicación de las unidades experimentales .....	45
Cuadro No. 6. Análisis de partición jerárquica. Se muestran las variables explicativas más importantes para explicar el patrón de riqueza y abundancia observado en el gradiente.....	45
Cuadro 7. Resultados del análisis de partición de la varianza para la comunidad de murciélagos frugívoros y nectarívoros .....	48

### ARTICULO 2. IMPACTO POTENCIAL DEL CAMBIO CLIMÁTICO SOBRE LA DISTRIBUCIÓN DE MURCIÉLAGOS FRUGIVOROS Y NECTARÍVOROS EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL DE COSTA RICA.

Cuadro 1. Elevación y atributos climáticos actuales y futuros de las 28 unidades de muestreo. ....	74
----------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Cuadro 2. Rangos de temperatura predichos y valores de pseudo-R <sup>2</sup> de los modelos ajustados de distribución actual de las especies de murciélagos .....	77
Cuadro 3. Área potencialmente ocupada (ha) por las especies de murciélagos según los modelos de distribución actual y futuros.. .....	83
Cuadro 4. Movimiento de las especies de murciélagos entre los modelos de distribución actual y modelos proyectados para el 2020 y 2080.....	84

## ÍNDICE DE FIGURAS

### ARTICULO 1. RIQUEZA, ABUNDANCIA Y COMPOSICIÓN DE MURCIÉLAGOS FRUGÍVOROS Y NECTARÍVOROS EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL DE COSTA RICA

Figura 1. Gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills.....	30
Figura 2. Abundancias relativas de murciélagos registrados.....	37
Figura 3. Rangos de distribución altitudinal históricos para Mesoamérica y observados en el gradiente altitudinal Caribe Villa Mills. ....	38
Figura 4. Curva de acumulación de la riqueza observada (Sobs Mao Tau) y esperada (Chao 1) .....	38
Figura 5. Curvas de rarefacción de especies de murciélagos frugívoros y nectarívoros registrados en los cuatro estratos altitudinales del gradiente Caribe-Villa Mills.. ....	39
Figura 6. Análisis de conglomerados de las U.M. en función de la composición de murciélagos frugívoros y nectarívoros (método de Ward, distancia Bray-Curtis).....	40
Figura 7. Ordenación NMS entre las U.M. y el total de especies de murciélagos analizadas..	42
Figura 8. ACP entre las variables climáticas, elevación y U.M. ....	43
Figura 9. Correlogramas de Mantel a través de clases de distancia de pares de unidades de muestreo.....	46

ARTICULO 2. IMPACTO POTENCIAL DEL CAMBIO CLIMÁTICO SOBRE LA DISTRIBUCIÓN DE MURCIÉLAGOS FRUGIVOROS Y NECTARÍVOROS EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL DE COSTA RICA.

Figura 1. Gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills.....74

Figura 2. Modelo de ordenación aditivo restringido proveniente de conteos de murciélagos en 28 unidades de muestreo del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills.....78

Figura 3. Distribuciones actuales y futuras proyectadas para los años 2020 y 2080 de murciélagos frugívoros y nectarívoros utilizando escenarios climáticos A1B con diferentes modelos de circulación general.....79

## LISTA DE UNIDADES, ABREVIATURAS Y SIGLAS

<b>ACP</b>	Análisis de componentes principales
<b>CAO</b>	Ordenación aditiva restringida
<b>ha</b>	Hectáreas
<b>m</b>	Metros sobre el nivel del mar
<b>Pa</b>	Precipitación anual
<b>Pct</b>	Precipitación del trimestre más cálido
<b>Pe</b>	Precipitación estacional (Coeficiente de variación)
<b>Pft</b>	Precipitación del trimestre más frío
<b>Phm</b>	Precipitación del mes más húmedo
<b>Pht</b>	Precipitación del trimestre más húmedo
<b>Psm</b>	Precipitación del mes más seco
<b>Pst</b>	Precipitación del trimestre más seco
<b>Te</b>	Temperatura Estacional (desviación estándar *100)
<b>Tma</b>	Temperatura media anual
<b>Tmct</b>	Temperatura media del trimestre más cálido
<b>Tmft</b>	Temperatura media del trimestre más frío
<b>Tmht</b>	Temperatura media del trimestre más húmedo
<b>Tmst</b>	Temperatura media del trimestre más seco
<b>Tnfm</b>	Temperatura mínima del mes más frío
<b>Tra</b>	Rango de Temperatura Anual (Txcm - Tnfm)
<b>Txcm</b>	Temperatura máxima del mes más cálido
<b>UM</b>	Unidades muestrales

# 1 INTRODUCCIÓN

Los sistemas montañosos poseen un particular interés para la conservación de la biodiversidad y de los servicios ecosistémicos, ya que estas zonas poseen una alta diversidad atribuida principalmente a las variaciones climáticas que ocurren en distancias relativamente cortas, son ecosistemas excepcionalmente frágiles ante cambios naturales así como a los provocados por actividades antropogénicas, y proveen una serie de bienes y servicios de los cuales depende el bienestar humano (Körner *et al.* 2005).

Los ecosistemas montanos presentan una serie de aspectos que repercuten en una alta vulnerabilidad ante rápidos cambios ambientales y perturbaciones, entre los más relevantes están, que la biodiversidad en estos ambientes está adaptada a rangos relativamente estrechos de temperatura y precipitación (y por consiguiente de altitud), así como la morfología propia de las montañas, ya que al presentar fuertes pendientes y capas de suelo relativamente delgadas, hace que la recuperación en los ecosistemas montanos sea típicamente lenta o inclusive no ocurra (Körner *et al.* 2005; Nogués-Bravo *et al.* 2007).

El aumento en la concentración de gases de efecto invernadero que ha ocurrido en los últimos 40 años, derivado de diversas actividades humanas, es la principal causa del aumento en la temperatura promedio global que ha sido observado en las últimas décadas, llamándose a este fenómeno como “cambio climático”. Evidencia del cambio climático es el aumento en la temperatura de la superficie terrestre y de los océanos, cambios en los patrones de distribución e intensidad de la precipitación, incremento del nivel del mar, derretimiento de los glaciares, desplazamiento del hielo marino en el Ártico, y disminución de la capa de nieve en el hemisferio norte (IPCC 2007; Karl y Trenberth 2005).

Diferentes estudios han demostrado, que además de los cambios observados en los patrones del clima, el cambio climático está afectando las comunidades biológicas, modificando la distribución actual de las especies, generando nuevas interacciones en nuevos ensamblajes biológicos y aplicando nuevas presiones de selección (La Val 2004; McCain y Colwell 2011; Pounds *et al.* 2005; Thomas 2005). La evidencia de tales cambios es escasa para los trópicos, donde el gradiente en la temperatura superficial latitudinal hace que los cambios altitudinales

sean más probables (Colwell *et al.* 2008). La ubicación de transectos en zonas montañosas ofrece excelentes laboratorios naturales para comprender la influencia de la variación ambiental sobre la biodiversidad y evaluar los potenciales impactos del cambio climático en sistemas naturales, utilizando para ello, escenarios climáticos futuros (Malhi *et al.* 2010; Raper y Giorgi 2005).

La presente investigación de tesis pretende caracterizar ensambles<sup>1</sup> de murciélagos frugívoros y nectarívoros en un gradiente altitudinal de Costa Rica, identificando posibles relaciones de la distribución de murciélagos con variables climáticas actuales y modelando el potencial efecto del cambio climático en la distribución de este grupo de vertebrados, a través de la utilización de un conjunto de escenarios climáticos futuros para un horizonte de tiempo 2020 y 2080.

## 1.1 JUSTIFICACIÓN

Uno de los principales objetivos de la ecología y la conservación es determinar cuáles factores afectan la distribución de la biodiversidad a lo largo de gradientes ambientales (McCain 2007a). La evaluación y utilización de indicadores biológicos sensibles a las condiciones climáticas actuales puede aportar grandemente al entendimiento de los procesos de cambio que experimenta la biota atribuidos al cambio climático, y de esta manera, aportar en la toma de decisiones sobre el manejo de la biodiversidad y monitoreo de ésta a largo plazo (Jones *et al.* 2009; Thomas 2005).

Los murciélagos frugívoros y nectarívoros presentan una serie de limitaciones en su distribución relacionados con aspectos fisiológicos y de obtención de recursos; la distribución de estos organismos se encuentra restringida a las franjas tropicales y subtropicales de América, presentando límites altitudinales de distribución bastante marcados (Simmons 2005; Willig *et al.* 2005). Comparados con otras familias de murciélagos del neotrópico, los filostómidos tienen restricciones termorregulatorias y alimentarias que pueden influir en su

---

<sup>1</sup> El término ensamble se define como un grupo de especies con origen filogenético común, los cuales utilizan recursos similares dentro de una comunidad. (Fauth *et al.* 1996; Istock 1973).

distribución, tal es el caso de la incapacidad de estos animales en entrar en torpor prolongado, en comparación de varias especies de murciélagos insectívoros que habitan en zonas templadas o de mayor elevación (McNab 1969; 1988; Stevens 2004).

Por lo anterior, se espera identificar ensambles característicos de murciélagos frugívoros y nectarívoros que estén fuertemente asociados a variables climáticas actuales, desarrollando modelos predictivos en base a estas variables para el gradiente altitudinal. Posteriormente, se evaluará la distribución de estos organismos reemplazando las variables climáticas actuales por variables climáticas provenientes de escenarios climáticos futuros, proponiendo el uso de murciélagos frugívoros y nectarívoros en un programa de monitoreo a largo plazo para evaluar los potenciales impactos del cambio climático en ecosistemas montañosos para de Mesoamérica.

Otra consideración del uso de murciélagos como indicadores biológicos la proporciona Jones *et al.* (2009), en donde se argumenta que los murciélagos pueden ser utilizados como potenciales indicadores de cambios climáticos, principalmente porque estos poseen una taxonomía estable; una significativa porción de sus ensambles puede ser muestreada rápidamente con un esfuerzo razonable y a un costo relativamente bajo, lo que permite realizar comparaciones en distintas localidades o en diferentes tiempos; poseen un amplio rango geográfico de distribución; presentan una gran variedad de gremios alimenticios; y tienen tasas reproductivas bajas, experimentando rápidos declives en sus poblaciones.

Los murciélagos frugívoros y nectarívoros han establecido relaciones mutualistas muy estrechas con especies vegetales, siendo eficientes dispersores de semillas así como potenciales agentes polinizadores (Dumont 2003; Helverses y Winter 2003). Por lo anterior, es importante considerar a este grupo de vertebrados como agentes de adaptación del cambio climático para especies de plantas, evaluando en un futuro las potenciales modificaciones de estas relaciones ante cambios climáticos.

## 1.2 Objetivos del estudio

### 1.2.1 *Objetivo general*

Contribuir al conocimiento de ensamblajes de murciélagos en gradientes altitudinales tropicales y modelar el impacto potencial del cambio climático en la distribución de especies sobre estos gradientes, utilizando a los murciélagos frugívoros y nectarívoros como grupo indicador.

### 1.2.2 *Objetivos específicos*

Caracterizar los ensamblajes de murciélagos frugívoros y nectarívoros del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills.

Evaluar la relación de la riqueza, abundancia y composición de murciélagos frugívoros y nectarívoros con variables climáticas y espaciales del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills.

Evaluar el efecto de escenarios de cambio climático sobre especies de murciélagos frugívoros y nectarívoros del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills.

### 1.2.3 *Preguntas e hipótesis del estudio*

¿Cuántos ensamblajes de murciélagos es posible caracterizar y cuál será la composición de los mismos?

¿Qué tipo de relación existe entre la riqueza, abundancia y composición de murciélagos con respecto a variables climáticas actuales y espaciales del gradiente altitudinal?

¿Cuáles serán los efectos potenciales de los cambios esperados en el aumento de la temperatura atribuidos al cambio climático sobre la distribución de especies de murciélagos en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills?

**H<sub>1</sub>:** La diferenciación de nichos a lo largo de gradientes ambientales determina la estructura de la comunidad de murciélagos frugívoros y nectarívoros del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills.

**H<sub>2</sub>:** La limitación en la dispersión determina la estructura de la comunidad de murciélagos frugívoros y nectarívoros del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills.

## 2 MARCO CONCEPTUAL

### 2.1 Ensamblajes de murciélagos frugívoros y nectarívoros

La mayoría de las definiciones relacionadas con comunidades ecológicas de organismos, definen a esta como un conjunto de poblaciones o especies que probablemente interactúan a través de asociaciones mutualistas, tróficas o competitivas, las cuales ocurren entre especies que comparten dominios espaciales y temporales (Patterson *et al.* 2005). Los estudios ecológicos por lo general estudian un subconjunto de las comunidades ecológicas, a menudo relacionados con limitaciones en el interés y expertis de un determinado taxón (ej. murciélagos, aves, bacterias) o de procesos (ej. frugívora, nectarivoría) (Patterson *et al.* 2005). El término ensamble se define como un grupo de especies con origen filogenético común, los cuales utilizan recursos similares dentro de una comunidad. Al utilizar este término, el taxón, los recursos así como los dominios geográficos deben de estar claramente descritos (Fauth *et al.* 1996; Istock 1973).

Los diferentes tipos de alimentación, los principales hábitos en la utilización de dormideros, los tipos de ecolocación y la utilización de diferentes estratos del bosque para movilizarse han sido utilizados individualmente o en combinación para identificar la interacción de ensambles de murciélagos (Kalko 1997; Patterson *et al.* 2005). Patterson *et al.* (2005) recomiendan utilizar una clasificación univariada, basada solamente en el tipo de alimento que es consumido por murciélagos, debido a que esto está relacionado con la plasticidad del comportamiento y la variación de las especies de murciélagos que comparten recursos similares. A continuación se describirán algunas características relevantes sobre los ensambles de murciélagos nectarívoros y frugívoros.

Para el caso del continente americano, los murciélagos que se alimentan de néctar, polen y frutos del bosque pertenecen a la familia Phyllostomidae, de los cuales los más especializados se encuentran dentro de las subfamilias Phyllostominae y Glossophaginae (nectarívoros) así como Sternodermatinae y Carollinae (frugívoros) (Dumont 2005; Helversen y Winter 2005).

La adaptación a la nectarivoría ha conllevado una serie de cambios anatómicos y fisiológicos en los murciélagos, lo que les ha permitido depender del polen y del néctar casi

exclusivamente para satisfacer sus requerimientos energéticos y nutricionales, entre las que destacan sus cabezas y lenguas muy alargadas así como una reducción parcial de la dentadura (Arita y Martínez 1990; Helversen y Winter 2005). Similar a los colibrís, los murciélagos nectarívoros combinan altas tasas metabólicas con el vuelo, el cual demanda un alto consumo de energía (McNab 1969; Norberg *et al.* 1993). Los altos requerimientos energéticos que necesitan estos murciélagos provienen principalmente del consumo de grandes cantidades de néctar, obtenido de la visita de una gran cantidad de flores, lo que da un comportamiento alimenticio bastante costoso (Tschapka 2004). Dentro de las familias de plantas que estos animales visitan están: Agavaceae, Cactaceae, Bombacaceae, Convulvulaceae, Fabaceae, Mimosaceae, Bignonaceae, Sapotaceae, Gesneriaceae, Cecropiaceae, Marcgraviaceae, Solanaceae, entre otras (Helsersen y Winter 2005; Tschapka 2004, Tschapka *et al.* 2006).

Los murciélagos frugívoros se encuentran entre los animales dispersores de semillas más abundantes en los trópicos del continente americano, desempeñando un papel crucial en la sucesión tropical de comunidades biológicas (Medellín y Gaona 1999). De las 173 especies que comprende la familia Phyllostomidae, 90 son principalmente frugívoras (Patterson *et al.* 2005). Muscarella y Fleming (2007) basados en el número de géneros, identificaron las cinco mayores familias de plantas que producen frutos consumidos por murciélagos filostómidos, siendo estas: Cactacea, Arecaceae, Sapotaceae, Moraceae (incluyendo a la familia Cecropiaceae) y Myrtaceae. Kelm *et al.* (2008) lograron identificar 41 tipos de semillas que eran dispersadas por murciélagos en un bosque tropical de Costa Rica, de las cuales el 44% pertenecía a especies de estados tempranos de sucesión, 36% a especies de estados medianos de sucesión, y el 20% a especies de estados tardíos de sucesión.

Las características que hace que estos animales sean eficientes dispersores de semillas son las de consumir frutos maduros, donde las semillas son excretadas sin que el tracto digestivo les cause daño; poseen la capacidad de defecar o escupir las semillas en pleno vuelo; pasan poco tiempo forrajeando en un mismo sitio; y utilizan varias rutas de forrajeo, incluyendo áreas boscosas y espacios abiertos (Dumont 2005; Muscarella y Fleming 2007).

## **2.2 Consideraciones climáticas y espaciales relevantes para gradientes altitudinales**

Las condiciones climáticas restringen la cantidad de especies que pueden sobrevivir en diferentes localidades y elevaciones, estas restricciones pueden ser directas, las cuales se relaciona con los límites fisiológicos de las especies o indirectas, las cual se relacionan con la disponibilidad de recursos (productividad) que una cierta localidad puede brindar a los organismos que la habitan (Hawkins *et al.* 2003; McCain 2007a).

Los transectos altitudinales poseen características abióticas que cambian en distancias cortas (Malhi *et al.* 2010). Varios factores climáticos cambian predeciblemente, uno de los más obvios es la temperatura, la cual decrece linealmente con el incremento de la elevación, a razón de 0.4 a 0.7°C por cada 100 metros que aumenta la altitud, otros son la presión del aire, la cual disminuye con el aumento de la elevación, y la radiación solar, la cual aumenta con el aumento de la elevación. Otros factores climáticos tienen una relación más compleja, uno de estos es la precipitación, la cual puede darse en forma de lluvia, nieve y por la condensación de nubes (Barry 2008; McCain y Grytnes 2010).

El patrón de la precipitación en los trópicos presenta muchas variantes en gradientes altitudinales, estando influenciados por patrones climáticos locales, la pendiente así como la proximidad del océano o de algún cuerpo de agua grande (Barry 2008). Se ha documentado una mayor precipitación a elevaciones bajas e intermedias o presentando poca variación a lo largo de gradientes tropicales (Barry 2008, McCain y Grytnes 2010).

La interacción que se da principalmente entre la temperatura y la precipitación determina la productividad total que puede darse a una cierta elevación, la cual puede llegar a restringir que una especie ocurra en un cierto punto así como el tamaño de poblaciones y el número total de individuos (Hawkins *et al.* 2003). La mayor productividad que ocurre en un gradiente altitudinal está relacionada con temperaturas altas así como con abundante disponibilidad de agua, lo que permite ofrecer una mayor cantidad de recursos que soporte un mayor número de especies así como mayores abundancias (McCain 2007a).

Además de las consideraciones climáticas anteriormente descritas, es importante también considerar la relación del espacio con la biodiversidad y con las condiciones climáticas. Las condiciones ambientales usualmente presentan alta correlación espacial, por lo que la distancia geográfica es un factor importante que afecta la composición de la biodiversidad (Tuomisto *et al.* 2003; Chust *et al.* 2006). Para explicar el alto recambio de especies que caracteriza a los bosques tropicales, es necesario explorar los efectos del espacio sobre las comunidades que ahí habitan (Potts *et al.* 2002).

Hubbell (1997) establece que en una comunidad neutral, donde se asume que todos los individuos tienen las mismas probabilidades de reproducción y muerte, y donde existe limitación en la dispersión, la similitud de la biodiversidad (florística en este caso) entre parcelas se espera que decrezca a una escala logarítmica conforme se incrementa la distribución geográfica (teoría neutral). De tal forma que la variación ambiental que ocurre en gradientes altitudinales así como la distribución geográfica existente entre puntos de observación aportaría una mayor explicación sobre el recambio de especies en estos gradientes.

### **2.3 Biodiversidad en gradientes altitudinales**

La montaña fue hasta mediados del siglo XVIII un espacio ajeno a la curiosidad científica, siendo los precursores del estudio de la diversidad natural en estos ambientes los científicos Bénédicte de Saussure, Goethe, Amado Bonpland y Alejandro de Humboldt (Martín 2000). Humboldt junto a Bonpland fueron los primeros científicos en estudiar las montañas en los trópicos americanos, en su obra “Geografía de las Plantas” realizaron el primer análisis sobre la importancia de la diversidad biológica en los bosques tropicales de montaña, concluyendo que cada altura bajo los trópicos, al presentar condiciones particulares, ofrece también productos variados según la naturaleza de las circunstancias (Ezcurra 2005).

A mediados de la década de los noventa, el patrón de que existía una reducción de la biodiversidad con el aumento de la elevación era una hipótesis ampliamente aceptada, siendo frecuentemente comparada con los patrones latitudinales de la riqueza de especies, la cual disminuye al aumentar la latitud (Arita y Rodríguez 2003; Grytnes y McCain 2007). Si bien es

cierto que para muchos casos, el gradiente altitudinal recapitula el patrón observado en la riqueza latitudinal de especies (Rohde 1992; Teoborh 1977, 1985), no es el único patrón observado para gradientes altitudinales (Rahbek 1995, 2005). Para algunos taxa, principalmente vertebrados, la riqueza y abundancia cambian con la altura, pero los patrones no son constantes y estos pueden variar en distintas regiones geográficas, grupos taxonómicos y asociaciones tróficas (Grytnes 2003; Heaney y Lomolino 2001; McCain 2004, 2007a; McCain y Grytnes 2010; Patterson *et al.* 1990; Wake *et al.* 1992).

Existen cuatro tendencias principales que describen el patrón de la riqueza de especies en gradientes altitudinales (McCain y Grytnes 2010): 1) la riqueza disminuye al aumentar la elevación; 2) la riqueza se mantiene en niveles altos en una franja asociada a elevaciones bajas, disminuyendo posteriormente con forme aumenta la altitud; 3) la riqueza aumenta en elevaciones intermedias, disminuyendo hacia los dos extremos del gradiente; y 4) la riqueza de especies aumenta en elevaciones intermedias, pero esta tiene una fuerte reducción en el extremo de mayor altitud. Los mismos autores también discuten las hipótesis mayormente empleadas en la literatura para explicar el patrón observado en la riqueza de especies, dividiéndolas en cuatro categorías: hipótesis climáticas, espaciales, bióticas e históricas (Grytnes y McCain 2007; McCain y Grytnes 2010).

Una relación positiva entre la temperatura y la riqueza de especies ha sido demostrada tanto en gradientes latitudinales como altitudinales, siendo el patrón previsto el de presentar una disminución de la riqueza conforme la temperatura disminuye (Heaney 2001; McCain 2007a; McCain y Grytnes 2010). Niveles altos de productividad son asociados a elevaciones bajas e intermedias, debido a que en varios casos los niveles de disponibilidad de agua son mayores a estas elevaciones. Una relación positiva entre la riqueza de especies y productividad tendrá un patrón previsto de presentar un incremento de la biodiversidad asociado a zonas con abundante agua y temperaturas elevadas (McCain y Grytnes 2010).

La relación especies-área predice mayor riqueza de especies en pisos altitudinales que cubran un área mayor, tradicionalmente esto ocurre en elevaciones bajas, pero en algunas regiones montañosas con valles muy empinados esta se encuentra en elevaciones intermedias (Grytnes & McCain 2007). McCain (2007b) evaluó la relación especies-área en 34 trabajos disponibles

en la literatura, encontrando que menos del 40% de los estudios muestran una fuerte respuesta a esta variable.

Otra hipótesis espacial es la denominada “efecto dominancia media” (*mid-domain effect*), la cual predice un patrón de joroba en la riqueza de especies al medio del gradiente o dominio, una vez los rangos de las especies se encuentran distribuidos al azar dentro de un dominio geométrico (ej. entre la base y la cima de una montaña), ocurriendo mayor traslape de los rangos de distribución de los organismos al centro del gradiente, en comparación a los extremos (Colwell *et al.* 2004). Esta hipótesis es principalmente utilizada para explicar patrones de distribución altitudinal para vertebrados terrestres (McCain 2005, 2009, 2010).

## **2.4 Patrones de distribución altitudinal de murciélagos frugívoros y nectarívoros**

Una forma de distinguir los patrones en la distribución de las comunidades ha sido el de dividir las por grupos funcionales (Stevens 2004). En murciélagos el criterio más ampliamente utilizado es el de gremio trófico, el cual está relacionado principalmente con el hábito alimenticio de los murciélagos (Kalko 1997, Patterson *et al.* 2005). Todas las comunidades de murciélagos estudiadas en gradientes altitudinales presentan dos patrones característicos, que son, una disminución de la riqueza de especies con el aumento de la elevación, lo que sucede principalmente en ambientes tropicales, o bien un incremento de la riqueza a elevaciones intermedias, lo que sucede principalmente en ambientes de transición tropical-templado y templados (Iñiguez-Davalos 1993; Handley 1976; McCain 2007a; Patterson *et al.* 1996). Para ambos casos, la diversidad se reduce considerablemente por encima de las 2000 m, llegando en algunos casos a no lograr registros de murciélagos entre los 2600 a 4100 m para varios gradientes analizados (McCain 2007a).

Los diferentes grupos funcionales de murciélagos no disminuyen proporcionalmente con el gradiente, presentando tasas de declinación distinta (Ghaham 1983; Patterson *et al.* 1996; Kalko 1998). En las zonas de tierras bajas existen pocas especies dominantes así como un mayor número de especies raras, en comparación con las zonas altas de las montañas (Ghaham 1993, McCain 2007a). Los murciélagos frugívoros tienden a dominar los ensambles en bosques tropicales de tierras bajas, al incrementarse la elevación los murciélagos insectívoros

se convierten en el grupo más dominante (Graham 1983; Kalko 1998, McCain 2007 a; Patterson *et al* 1996).

Los murciélagos frugívoros y nectarívoros responden más directamente a los cambios en el clima que los insectívoros, ya que estos solamente se encuentran en las zonas neotropicales, lo cual se asocia a restricciones termorreguladoras y alimentarias que influyen en su distribución, tanto latitudinal como altitudinalmente; a diferencia de varios grupos de murciélagos insectívoros, los cuales pueden entrar en torpor prolongado así como tener un sistema de termorregulación más flexible, lo que les permite colonizar ambientes templados así como picos de altas montañas (Graham 1983; McNab 1969; Willig *et al.* 2005; Speakman *et al.* 2005). Una alta diversidad de murciélagos frugívoros y nectarívoros está fuertemente asociada a temperaturas elevadas así como gran disponibilidad de agua (McCain 2007 a).

## **2.5 Los Modelos de distribución de especies y su relación con el concepto de Nicho**

La distribución del área que ocupan las especies es una compleja expresión de la ecología e historia evolutiva de estas, la cual está determinada por diversos factores que operan a diferentes intensidades en diferentes escalas (Pearson y Dawson 2003). Los modelos de distribución de especies son modelos empíricos, que por medio de procedimientos estadísticos y cartográficos relacionan observaciones efectuadas en el campo con variables ambientales predictivas, los cuales tienen el propósito de identificar los lugares apropiados en donde las poblaciones de especies pueden sobrevivir por medio de sus requerimientos ambientales (Guisan y Thuiller 2005; Soberón y Nakamura 2009).

Las observaciones pueden ser puntos de presencia, presencia/ausencia, abundancias u observaciones oportunistas. Las variables predictivas comúnmente utilizadas son: 1) variables climáticas, generadas a partir de la interpolación de datos de estaciones climatológicas y utilizando la elevación como covariable; 2) información sobre edafología, litología y geología; 3) variables obtenidas mediante teledetección; y 4) variables de tipo demográfico como índices de población o proximidad a vías de comunicación, que son útiles como indicadores del grado de influencia antrópica (Guisan y Thuiller 2005; Hijmans *et al.* 2005; Mateo *et al.* 2011).

El concepto de nicho está estrechamente relacionado con los fundamentos teóricos sobre los que han desarrollado los modelos predictivos de distribución de especies, entendiendo por nicho, a la unión específica de los requerimientos de recursos y el conjunto de condiciones ambientales sobre las cuales las poblaciones de especies poseen tasas positivas de crecimiento, siendo la mayor parte de estas dimensiones, características climáticas y otros factores físicos (Soberón y Nakamura 2009).

Soberón y Paterson (2005) enlistan tres condiciones necesarias para que una especie esté presente en un sitio: 1) las condiciones abióticas deben de ser favorables; 2) un apropiado conjunto de especies debe de estar presente (ej. polinizadores, dispersores de semilla, plantas que brinden alimento y refugio, etc.) y otras ausentes (ej. competidores fuertes; predadores especializados y patógenos); y 3) las especies estarán presentes si las áreas son accesibles para estas. Bajo estas tres condiciones se han desprendido dos importantes conceptos sobre la distribución de las especies relacionadas al término de nicho, el de Nicho Fundamental y el de Nicho Realizado o Efectivo.

El Nicho Fundamental se refiere al lugar en donde las especies pueden vivir según las condiciones propias del ambiente (clima y factores físicos); por su parte el Nicho Realizado es considerado como un subconjunto del Nicho Fundamental, en el cuál las especies están restringidas debido a sus interacciones interespecíficas, es decir, es la parte del Nicho Fundamental que las especies realmente usarían después de tomar en cuenta efectos de competencia y depredación. En la actualidad la gran mayoría de los modelos de distribución de especies ignora la información relacionada con variables bióticas, por lo que estos modelan el Nicho Fundamental de las especies más no su Nicho Idealizado (Soberón y Peterson 2005; Soberón y Nakamura 2009).

Los modelos de distribución de especies están en pleno desarrollo y expansión con nuevos métodos y estrategias para el tratamiento e interpretación, ligado a un constante incremento de información de los sistemas ecológicos así como el desarrollo de novedosos tratamientos estadísticos y potentes programas de computación, por lo que estos modelos deben de considerarse como un acercamiento útil y mejorable de la realidad, aplicable a muchos problemas actuales, como por ejemplo la evaluación de los potenciales impactos del cambio

climático en la distribución de las especies, diseño de reservas, especies invasoras, entre otros (Mateo *et al.* 2011; Pearson y Dawson 2004; Soberón y Nakamura 2009).

## **2.6 El Cambio Climático**

### **2.6.1 Contexto**

El equilibrio entre la energía recibida por la radiación solar y la remitida por el planeta es el principal mecanismo que genera el clima en la tierra; cerca del 31% de la energía recibida es reflejada al espacio por las capas más externas de la atmósfera así como por superficies con un elevado albedo, entre otros. La energía restante es absorbida por la superficie terrestre y por la atmósfera, en donde algunos gases presentes en la atmósfera absorben gran cantidad de esta radiación, irradiándola nuevamente hacia la tierra, fenómeno conocido como “efecto invernadero”, el cual tiene como consecuencia calentar la superficie del planeta, perimiendo el desarrollo de la vida. Los gases que contribuyen al efecto invernadero son comúnmente llamados “Gases de Efecto Invernadero –GEI–”, siendo los principales el vapor de agua y el dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>), así como el metano (CH<sub>4</sub>), óxido nitroso (N<sub>2</sub>O) y ozono (O<sub>3</sub>) (Cifuentes-Jara 2010; Karl y Trenberth 2005).

El clima varía a través del tiempo, bajo la influencia de mecanismos internos propios (tales como El Niño) y de factores externos, tanto naturales como por origen antropogénico. Las variaciones solares, los movimientos planetarios, las erupciones volcánicas, y los cambios en la composición de la atmósfera, son algunos de los factores externos naturales que afectan el clima. Evidencia científica ha determinado que el aumento en las concentraciones de GEI en la atmósfera derivados de diversas actividades humanas se ha convertido en el factor externo dominante sobre el clima en los últimos 50 años, fenómeno conocido popularmente como “calentamiento global” ó “cambio climático”, al incluir otros efectos (Cifuentes-Jara 2010; Karl y Trenberth 2005).

Entre los años 1979 y 2004 el aumento de los GEI aumento en un 70%, para el año 2005, las concentraciones de CO<sub>2</sub> y CH<sub>4</sub> excedieron los valores naturales de los últimos 650,000 años, siendo la consecuencia de esto, un incremento en la temperatura promedio global. Evidencias

del cambio climático son el aumento de la temperatura de la superficie terrestre y de los océanos, los cambios en los patrones de distribución e intensidad de la precipitación, el incremento del nivel del mar, el derretimiento de los glaciares, el desplazamiento del hielo marino en el Ártico y la disminución de la capa de nieve en el hemisferio norte (Cifuentes-Jara 2010; Karl y Trenberth 2005).

### ***2.6.2 Escenarios de cambio climático***

Un escenario climático es una representación lógica y generalmente simplificada de un posible clima futuro, el cual se basa en un conjunto de supuestos, tales como tendencias en la demanda de energía, emisiones de GEI's, cambios del uso del suelo y los supuestos sobre el comportamiento del sistema climático a diferentes escalas de tiempo (IPCC-TGICA 2007; Raper y Giorgi 2005).

El panel Intergubernamental sobre Cambio Climático (IPCC por sus siglas en inglés) generó escenarios de emisiones de GEI hasta el año 2100, fundados en cuatro líneas evolutivas de la sociedad, en donde se proponen diferentes comportamientos de emisiones basados en alternativas de desarrollo, los cuales son utilizados para conjeturar el cambio climático a futuro (Cifuentes-Jara 2010; IPCC 2000). Ningún escenarios climático futuro cuenta con una probabilidad estadística de suceder, ya que estos están basados en supuestos, por lo que no se recomienda el escoger un escenario como más probable sobre otro (Raper y Giorgi 2005).

Actualmente, los escenarios climáticos futuros más ampliamente utilizados están basados en Modelos de Circulación General (MCG), los cuales son complejos modelos físico-matemáticos que representan el sistema climático en la atmósfera, océano, criósfera y superficie de la tierra. Los MCG, en combinación con escenarios que muestran diferentes tendencias de aumento de los GEI, han demostrado tener una alta precisión en sus resultados de simulaciones, aunque presentan el problema de la baja resolución de sus datos modelados, por lo cual son necesarias técnicas de reducción de escala para poder trabajar en regiones pequeñas (IPCC-TGICA 2007; Santoso *et al.* 2008). Se puede tener acceso a los datos provenientes de estos modelos en sitios especializados en internet como: World Climate Research Program Couple Model Intercomparison Project (WCRP-CMIP3); The Nature

Conservancy (TNC); Climate Research Unit (CRU); IPCC; o Worldclim (IPCC-TGICA 2007).

### ***2.6.3 Vulnerabilidad de la biodiversidad ante el cambio climático***

Tres son las consideraciones teóricas acerca de las consecuencias en la distribución de las especies y comunidades naturales ante rápidos cambios climáticos. Una es que las especies puedan rastrear apropiadas condiciones espaciales, que permita a las especies migrar; otra, que las especies se adapten, evolucionando *in situ* o presentando suficiente plasticidad fenotípica que le permita mantenerse inmune ante cambios ambientales; y la última, es que las especies se extingan, al menos localmente. El modelaje en los cambios de los rangos de distribución de las especies y biomas utilizando escenarios de climas futuros es una vía para explorar la primera de estas alternativas (Peterson *et al.* 2005).

Los ensambles de especies actuales, las distribuciones geográficas de estas, así como las adaptaciones locales de poblaciones, reflejan las condiciones que han predominado sobre la tierra en los pasados 1,000 años (Overpeck *et al.* 2005). El efecto de los cambios en los regímenes de temperatura y precipitación atribuidos al cambio climático probablemente modificará la distribución actual de las especies, generando nuevas interacciones en nuevos ensambles biológicos, aplicando nuevas presiones de selección entre estas, por lo que directa o indirectamente, el cambio climático dominará los procesos de evolución en el próximo siglo e inclusive más (Thomas 2005).

Muchos estudios sugieren que el calentamiento global está impulsando a especies a extenderse hacia los polos o altitudes mayores en latitudes templadas; la evidencia de estos cambios es escasa para los trópicos, donde el gradiente en la temperatura superficial latitudinal hace que los cambios altitudinales sean más probables que el desplazamiento hacia los polos (Colwell *et al.* 2008). La biodiversidad asociada a ambientes montanos presenta una serie de aspectos intrínsecos que repercuten en una alta vulnerabilidad ante rápidos cambios ambientales y perturbaciones, entre las más relevantes están, que la biodiversidad asociada a estos ambientes está adaptada a rangos relativamente estrechos de temperatura y precipitación (y por consiguiente de altitud); y la morfología propias de las montañas, ya que al presentar fuertes

pendientes así como de tener capas de suelo relativamente delgadas, hace que la recuperación de los ecosistemas montanos ante perturbaciones sea típicamente lenta o inclusive no ocurra (Körner *et al* 2005; Nogués-Bravo *et al.* 2007)

La Val (2004) y Pounds *et al.* (2005) proveen evidencia de cambios en los rangos altitudinales en la distribución de vertebrados en un bosque tropical de tierras altas en Costa Rica, donde la colonización y aumento de las abundancias de especies típicas de tierras bajas en zonas altitudinales mayores; el declive de poblaciones de zonas bajas; la desaparición de especies propias de las cimas de las montañas; y reducción masiva de poblaciones de ranas y sapos, incluyendo la extinción de un sapo endémico de la zona son los hallazgos principales de estos estudios.

Colwell *et al.* (2008) analizaron datos de rangos elevacionales para cuatro bases de datos disponibles para plantas e insectos en un transecto altitudinal de Costa Rica, evaluando el potencial de la biodiversidad de experimentar una reducción de especies en tierras bajas y el riesgo de extinciones en las cimas de montañas bajo proyecciones de cambio climático, proponiendo que la falta de un conjunto de especies adaptadas a temperaturas mayores en las tierras bajas de los trópicos, hace que el reemplazamiento de las especies que tienden a migrar hacia zonas de mayor altitud impulsada por el aumento de temperatura no pueda darse, aumenta la posibilidad de una reducción substancial de especies para las tierras bajas de los trópicos (desgaste biótico). Los autores también proponen que la extinción de especies en las cimas de las montañas es mínima para el conjunto de especies analizadas.

### 3 BIBLIOGRAFÍA

1. Arita, H; Martínez, C. 1990. Interacciones flor-murciélago: un enfoque zoocéntrico. Universidad Nacional Autónoma de México. México. Publicaciones especiales. 35 p.
2. Arita, H; Rodríguez, P. 2003. Ecología geográfica y macroecología. *In* Llorente, J; Morrone, J. eds. Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. Universidad Nacional Autónoma de México. p. 63-80.
3. Barry, R.G. 2008. Mountain weather and climate. Cambridge, United Kingdom. Cambridge University press.
4. Cifuentes-Jara, M. 2010. A B C del cambio climático en Mesoamérica. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, CATIE. Turrialba, Costa Rica. Serie Técnica no. 383. 83 p.
5. Chust, G; Chave, J; Condit, R; Aguilar, S; Lao, S; Pérez, R. 2006. Determinants and spatial modeling of tree  $\beta$ -diversity in a tropical forest landscape in Panama. *Journal of Vegetation Science* 17:83-92.
6. Colwell, R; Brehm, G; Cardelús, C; Gilman, A; Longino, J. 2008. Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science* 322:258-261.
7. Colwell, R; Rahbek, R; Gotelli, N. 2004. The mid-domain effect and species richness patterns: What have we learned so far? *American Naturalist* 163 (3): 1-23.
8. Dumont, E. 2005. Bats and fruit: an ecomorphological approach. *In* Kunz, T; Fenton, B. eds. *Bat Ecology*. United States. p. 398-429.
9. Ezcurra E. 2005. Los pasos de Humboldt: la fundación metodológica de la biogeografía moderna durante el siglo de la ilustración. *In* Llorente, J; Morrone, J. eds. *Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines*. Universidad Nacional Autónoma de México. México. p. 11-17.
10. Fauth, J; Camara, B; Resetarits, J; Van Buskirk; McCollum, S. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *American Naturalist* 147:282-286.
11. Graham, G.L. 1983. Changes in bat diversity along an elevational gradient up the Peruvian Andes. *Journal of Mammalogy* 64:559-571.

12. Grytnes, J. 2003. Species-richness patterns of vascular plants along seven altitudinal transects in Norway. *Ecography* 26:291-300.
13. Grytnes, J; McCain, C. 2007. Elevational trends in biodiversity. *Encyclopedia of Biodiversity* 11:1-8.
14. Guisan, A; Thuiller, W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8:993-1009.
15. Hawkins, B.A; Field, R; Cornell, H.V; Currie, D.J. Guégan, J.F. Kaufman, D.M. Kerr, J.T; Mittelbach, G.G; Oberdorff, T; O'Brien, E; Porter, E.E; Turner, J.R. 2003. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84:3105-3117.
16. Handley, C.O. 1976. Mammals of the Smithsonian Venezuelan project. *Brigham Young University Science Bulletin, Biological Series* 20:1.91.
17. Heaney, L.R. 2001. Small mammal diversity along elevational gradients on the Philippines: an assessment of patterns and hypotheses. *Global Ecology & Biogeography* 10:12-36.
18. Heaney, L.R; Lomolino, M.V. 2001. Frontispiece: diversity patterns of small mammals along elevational gradients. *Global Ecology & Biogeography* 10:1-10.
19. Helversen, O; Winter, Y. 2005. Glossophagine bats and their flowers: costs and benefits for plants and pollinators. *In* Kunz, T; Fenton, B. eds. *Bat Ecology*. The University of Chicago press. United States. p. 346-397.
20. Hijmans, R; Cameron, S; Parra, J; Jones, P; Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25:1965-1978.
21. Hubbell, S. 1997. A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs. *Coral Reefs* 16, Suppl: s9-s21.
22. Iñiguez-Davalos, L.I. 1993. Patrones ecológicos en la comunidad de murciélagos de la Sierra de Manantlan. *In* Medellín, R; Ceballos, G. eds. *Avances en el estudio de los mamíferos de México*. Asociación mexicana de mastozoología. Publicaciones especiales, Vol 1:355-370.
23. IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). 2000. Informe especial: escenarios de emisiones (en línea). Consultado Oct. 2011. Disponible en: <http://www.grida.no/climate/ipcc/spmpdf/sres-s.pdf>

24. IPCC-TGICA (Intergovernmental Panel on Climate Change-Task Group on Data and Scenario Support for Impact and Climate Assessment. 2007. General guidelines on the use of scenario data for climate impact and adaptation assessment. Version 2. Prepared by Carter on behalf of the IPCC. Finlandia. 66 pp.
25. Istock, C. 1973. Population characteristics of a species ensemble of waterboatmen (Corixidae). *Ecology* 54:535-544.
26. Jones, G; Jacobs, D; Kunz, T; Willig, M; Racey, P. 2009. Carpe noctem: the importance of bats as bioindicators. *Endangered Species Research* 8:93-115.
27. Karl, T; Trenberth, K. 2005. What is climate change? *In* Lovejoy, E; Hannah, L. eds. *Climate change and biodiversity*. Yale University press. United States. p. 15-28.
28. Kalko, E. 1997. Diversity in tropical bats. *In*: *Tropical biodiversity and systematics*. Ulrich, H. ed. *Proceedings of the international symposium on biodiversity and systematic in tropical ecosystems*. p 13-43.
29. Kalko, E. 1998. Organization and diversity of tropical bat communities through space and time. *Zoology*, 101:281-297.
30. Kelm, D; Wiesner, K; Helversen, A. 2008. Effects of artificial roosts for frugivorous bats on seed dispersal in a Neotropical forest pasture mosaic. *Conservation Biology* 22(3):733-741.
31. Körner, C; Ohsawa, M; Spehn, E; Berge, E; Bugmann, H; Groombridge, B; Thoma, H; Ives, J; Jodha, N; Messerli, B; Price, M; reasoned, M; Rodgers, A; Thonell, J; Yashino, M; Baron, J; Barry, R; Blais, J; Bradley, R; Hofstede, R; Kapos, V; Leavitt, P; Monson, R; Nagy, L; Schindler, D; Vinebrooke, R; Watanabe, T. 2005. Mountain systems. *In* Hassan, R; Scholes, R; Ash, N. eds. *Ecosystems and human well-being: current state and trends, Volume 1. Millennium Ecosystem Assessment*. Island press. p. 681-716.
32. LaVal, R. 2004. Impact of global warming and locally changing climate on tropical cloud forest bats. *Journal of Mammalogy* 85(2):237-244.
33. Malhi, Y; Silman, M; Salinas, N; Bush, M; Meir, P; Saatchi, S. 2010. Introduction: elevation gradients in the tropics: laboratories for ecosystem ecology and global change research. *Global Change Biology* 16:3171-3175.
34. Mateo, R; Felicísimo, A; Muñoz, J. 2011. Modelos de distribución de especies: una revisión sintética. *Revista Chilena de Historia Natural* 84:217-240.

35. Martín, P. 2000. Humboldt en los Andes de Ecuador, ciencia y romanticismo en el descubrimiento científico de la montaña. *Scripta Nova* 58:16-26.
36. McCain, C. 2004. The mid-domain effect applied to elevational gradients: species richness of small mammals in Costa Rica. *Journal of Biogeography* 31:19-31.
37. McCain, C. 2005. Elevational gradients in diversity of small mammals. *Ecology* 86:366-372.
38. McCain, C. 2007a. Could temperature and water availability drive elevational species richness patterns? A global case study for bats. *Global Ecology and Biogeography* 16:1.13.
39. McCain, C. 2007. Area and mammalian elevational diversity. *Ecology* 88 (1): 76-86.
40. McCain, C. 2009. Global analysis of bird elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography* 18:346-360.
41. McCain, C. 2010. Global analysis of reptile elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19:541-553.
42. McCain, C; Colwell, R. 2011. Assessing the threat to montane biodiversity from discordant shifts in temperature and precipitation in a changing climate. *Ecology Letters* 14: 1236-1245.
43. McCain, C; Grytnes, J. 2010. Elevational gradients in species richness. *Encyclopedia of life Sciences*. September 2010:1-10.
44. McNab, B.K. 1969. The economics of temperature regulations in Neotropical bats. *Comp Biochem Physiol Part A* 31:227-268.
45. McNab, B.K. 1988. Complications inherent in scaling basal rate of metabolism in mammals. *Quart Rev Biol* 63:25.53.
46. Medellín, R; Gaona, O. 1999. Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, Mexico. *Biotropica* 31(3):478-485.
47. Melo, F; Rodríguez-Herrera, B; Chazdon, R; Medellín, R; Ceballos, G. 2009. Small tent-roosting bats promote dispersal of large-seeded plants in a Neotropical forest. *Biotropica* 41(6): 737-743.
48. Muscarella, R; Fleming, T. 2007. The role of frugivorous bats in tropical forest succession. *Biol. Rev* no.82:573-590.

49. Nogués-Bravo, D; Araújo, M.B; Errea, M.P; Martínez-Rica, J.P. 2007. Exposure of global mountain systems to climate warming during the 21st Century. *Global Environmental Change* 17:420-428.
50. Norberg, U.M; Kunz, T.H; Steffensen, Y; Winter, Y; Helversen, O. 1993. The cost of hovering and forward flight in a nectar-feeding bat, *Glossophaga soricina*, estimated from aerodynamic theory. *Journal of Experimental Biology*, 182:207-227.
51. Overpeck, J; Cole, J; Bartlein, P. 2005. A “paleoperspective” on climate variability and change. *In* Lovejoy, E; Hannah, L. eds. *Climate change and biodiversity*. Yale University press. United States. p. 91-108.
52. Patterson, B.D; Pacheco, V; Solari, S. 1996. Distributions of bats along an elevational gradient in the Andes of southeastern Peru. *Journal of Zoology* 240:637-658.
53. Patterson, B.D; Meserve, P.L. Lang, B.K. 1990. Quantitative habitat associations of small mammals along an elevational transect in temperate rainforest of Chile. *Journal of Mammalogy* 71(4):620-633.
54. Patterson, B; Willig, M; Stevens, R. 2005. Trophic strategies, niche partitioning, and patterns of ecological organization. *In* Kunz, T; Fenton, B. eds. *Bat Ecology*. The University of Chicago press. United States. p. 536-579.
55. Pearson, R; Dawson, P. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12:361-371.
56. Pearson, R; Dawson, P. 2004. Bioclimate envelope models: What they detect and what they hide. *Global Ecology and Biogeography* 13:469-476.
57. Peterson, A; Tian, H; Martínez-Meyer, E; Sánchez-Cordero, V; Huntley, B. 2005. Modeling distributional shifts on individual species and biomes. *In* Lovejoy, E; Hannah, L. eds. *Climate change and biodiversity*. United States. Yale University.
58. Potts, M.D; Ashton, P.S; Kaufman, L.S; Plotkin, J.B. 2002. Habitat patterns in tropical rain forests: a comparison of 105 plots in northwest Borneo. *Ecology* 83:2782-2997.
59. Pounds, A; Fogden, P; Masters, L. 2005. Case study: responses of natural communities to climate change in a highland tropic forest. *In* Lovejoy, E; Hannah, L. eds. *Climate change and biodiversity*. Yale University press. United States. p. 70-74.

60. Rahbek C. 1995. The elevational gradient of species richness: A uniform pattern? *Ecography* 18: 200-205.
61. Rahbek C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecological Letter* 8: 224-239.
62. Rohde, K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos* 65:514-527.
63. Raper, S; Giogi, F. 2005. Climate change projections and models. *In* Lovejoy, E; Hannah, L. eds. *Climate change and biodiversity*. Yale University press. United States. p. 199-210.
64. Santoso, H; Idinoba, M; Imbach, P. 2008. *Climate scenarios: what we need to know and how to generate them*. CIFOR. Bogos, Indonesia. 27p.
65. Stevens, R.D. 2004. Untangling latitudinal richness gradients at higher taxonomic level: familial perspectives on the diversity of new world bat communities. *Journal of Biogeography* 31: 665-674.
66. Simmons, N. 2005. Bats of the world. *In* Wilson, D.E; Reeder, D.M. eds. *Mammal species of the world*. 3ra edición. The Jonhs Hopkins University press.
67. Soberón, J; Nakamura, B. 2009. Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *PNAS* 106(2):19644-19650.
68. Soberón, J; Peterson, A. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2:1-10.
69. Speakman, J; Thomas, D. 2005. Physiological ecology and energetics of bats. *In* Kunz, T; Fenton, B. eds. *Bat Ecology*. The University of Chicago press. United States. p. 398-429.
70. Terborgh J. 1977. Bird species diversity on an Andean elevational gradient. *Ecology* 58: 1007-1019.
71. Terborgh J. 1985. The role of ecotonos in the distribution of Andean birds. *Ecology* 66:1237-1246.
72. Thomas, C. 2005. Recent evolutionary effects of climate change. *In* Lovejoy, E; Hannah, L. eds. *Climate change and biodiversity*. Yale University press. United States. p. 75-88.
73. Tschapka, M. 2004. Energy density patterns of nectar resources permit coexistence within a guild of Neotropical flower-visiting bats. *J. Zool* 263:7-21.

74. Tschapka, M; Stefan, D; Helversen, O. 2006. Bat visits to *Marcgravia pittieri* and notes on the inflorescence diversity within the genus *Marcgravia* (Marcgraviaceae). *Flora* 201:383-388.
75. Tuomisto, H; Ruokolainen, K; Agular, M; Sarmiento, A. 2003. Floristic patterns along a 43 km long transect in an Amazonian rain forest. *Journal of Ecology* 91:743-756.
76. Wake, B; Theodore, W; Papenfuss, J. 1992. Distribution of salamanders along elevational transects in Mexico and Guatemala. *Biogeography of Mesoamerica* 1:303-319.
77. Willig, M.R; Patterson, B.D; Stevens, R.D. 2005. Patterns of range size, richness and body size. *In* Kunz, T; Fenton, B. eds. *Bat Ecology*. The University of Chicago press. United States. p. 580-621.

## **4 ARTÍCULOS DE INVESTIGACIÓN**

### **ARTICULO 1. RIQUEZA, ABUNDANCIA Y COMPOSICIÓN DE MURCIÉLAGOS FRUGÍVOROS Y NECTARÍVOROS EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL DE COSTA RICA**

#### **RESUMEN**

El estudio de la biodiversidad en gradientes altitudinales es un tema central en la investigación contemporánea sobre diversos aspectos ecológicos y evolutivos, ya que en estos gradientes se presenta una alta variación climática que ocurre a distancias relativamente cortas, lo que los convierte en excelentes laboratorios naturales para monitorear la influencia de la variación ambiental sobre la biodiversidad, ecología y repuestas de los ecosistemas al cambio. El presente estudio describe los patrones altitudinales en la riqueza, abundancia y composición de murciélagos frugívoros y nectarívoros en un gradiente altitudinal de Costa Rica, ubicado al extremo oeste de la cordillera de Talamanca, el cual va de los 361 a 3000 metros sobre el nivel del mar. Un total de 28 unidades de muestreo fueron instaladas en cuatro estratos altitudinales en los que fue dividido el gradiente altitudinal. Cada unidad de muestreo tuvo un esfuerzo de dos noches utilizando cuatro redes de niebla de 12 metros de largo por 2.5 metros de ancho, las cuales fueron operadas de las 18:00 a 24:00 horas. Se colectaron datos de riqueza, abundancia y composición de especies de murciélagos, así como de variables climáticas, elevación, hábitat y espaciales, esta última dada por las coordenadas geográficas de cada unidad de muestreo. Se encontró evidencia sobre la presencia de una estructura espacial en la composición de murciélagos así como de gradientes ambientales, los cuales están fuertemente correlacionados a los cambios en la elevación. La mayor riqueza de especies de murciélagos ocurre a elevaciones bajas, en donde la temperatura y precipitación muestran una correlación positiva. Se identificaron dos ensambles de murciélagos, uno formado por especies asociadas a elevaciones bajas y otro por especies asociadas a elevaciones altas. La variación en la composición de especies de murciélagos es explicada en un 60% por las variables de clima, elevación y del espacio. Al evaluar la contribución de cada una de las variables se encontraron relaciones significativas entre la composición de especies de murciélagos y las variables

climáticas cuando el espacio fue controlado, por el contrario, las relaciones entre la composición de especies y el espacio fueron no significativas cuando el clima fue controlado. Esta evidencia apoya la hipótesis de ensamblaje de nicho como el principal mecanismo para el recambio de especies de murciélagos frugívoros y nectarívoros del gradiente altitudinal.

Palabras clave: *gradiente altitudinal; ensambles; murciélagos frugívoros y nectarívoros; riqueza; abundancia; composición; clima; espacio.*

## 1 INTRODUCCIÓN

Los gradientes altitudinales son pilares fundamentales para la investigación contemporánea sobre diversos temas de ecología y evolución, así como para la comprensión de las tendencias actuales de la biodiversidad a gran escala, cambio climático y conservación (McCain y Grytnes 2010). Según Malhi *et al.* (2010) las características más sobresalientes de la ubicación de transectos altitudinales para monitoreo de la biodiversidad son: a) presentar una alta variación climática que ocurre en distancias relativamente cortas, por lo que estas zonas son excelentes laboratorios naturales para monitorear la influencia de la variación ambiental en la biodiversidad, ecología y repuestas de los ecosistemas al cambio; b) el recambio de especies que ocurre en estas zonas es una proporción grande de la riqueza de biodiversidad que posee la Tierra, en donde los “*hotspots*” más importantes involucran ambientes tropicales montanos; c) las montañas juegan un rol importante como refugio de biodiversidad ante cambios ambientales, ofreciendo una variedad de microclimas que pueden ser utilizadas por la biodiversidad para migrar o adaptarse.

Los murciélagos (orden *Chiroptera*) pueden llegar a representar la mitad de las especies de mamíferos en los bosques tropicales (Kalko 1998). Para el caso del continente americano, los murciélagos que se alimentan de néctar y polen, así como de frutos del bosque pertenecen a la familia *Phyllostomidae*, la cual es endémica del continente (Muscarella y Fleming 2007). En el proceso de alimentarse de polen o néctar, los murciélagos nectarívoros sirven como importantes polinizadores de las plantas que visitan, donde se estima que más de 1000 especies de plantas del Neotrópico pueden ser polinizadas por estos murciélagos (Helvesen y

Winter 2003). Por su parte Melo *et al.* (2009) y Dumont (2003) mencionan que los murciélagos frugívoros son eficientes dispersores de semillas, tanto de estadios tempranos de sucesión así como semillas de árboles de bosques maduros.

Los murciélagos filostómidos se encuentran restringidos a las franjas tropicales y subtropicales del continente. Dentro de su limitada zona de distribución estos animales también encuentran límites altitudinales (Simmons 2005; Willig *et al.* 2003). Comparados con otras familias de murciélagos del Neotrópico, los filostómidos tienen restricciones termorregulatorias y alimentarias que pueden influir en su distribución, tal es el caso de la incapacidad de estos animales de entrar en torpor prolongado, en comparación de varias especies de murciélagos insectívoros que habitan en zonas templadas (McNab 1969; 1988; Stevens 2004). Lo anterior sugiere que estos organismos puedan presentar relaciones muy estrechas con variables climáticas, principalmente con la temperatura (Stevens 2004).

Se han documentado dos patrones característicos en la distribución altitudinal de la riqueza de especies de murciélagos, siendo uno el de presentar una marcada reducción de la biodiversidad conforme aumenta la altitud y el otro, una mayor diversidad asociada a elevaciones intermedias (McCain 2007). Ejemplo para el primero de estos patrones es documentado por Patterson *et al.* (1996) en la Reserva de Biosfera Manu en Perú, en donde la diversidad disminuye de cerca de 100 especies en las zonas más bajas a menos de 20 para las zonas de mayor elevación; ejemplo para el segundo caso es documentado por Iñiguez-Dávalos (1993) para la Sierra de Manantlan en México, en donde la mayor diversidad de especies ocurre en altitudes intermedias.

La diversidad beta puede ser definida como la variación en la composición de especies entre sitios en un área geográfica de interés (Whittaker 1972). Si la variación en la composición de una comunidad de organismos es aleatoria y está acompañada por procesos bióticos (ej. reproducción) que generan autocorrelación espacial, es posible identificar un gradiente en la composición de la comunidad y la diversidad beta puede ser interpretada en términos del recambio de especies a lo largo del gradiente (Legendre *et al.* 2005).

Las principales hipótesis relacionadas con el origen de la diversidad beta son: a) la composición de especies está asociada a procesos estocásticos relacionados a la limitación por

dispersión de las especies (Hubbell 2005), los cuales se presentan de una forma autocorrelacionada y dependen predominantemente de la distancia geográfica (Beaudrot y Marshall 2011); y b) la distribución de especies está relacionada a condiciones ambientales (Soberón y Nakamura 2009). Para probar estas hipótesis, la variación de la composición de la comunidad debe ser analizada para determinar la existencia de patrones espaciales significativos (diferentes al azar) así como si las variables ambientales explican una proporción significativa de la variación en la composición de la comunidad analizada (Legendre *et al.* 2005).

La presente investigación explora cada una de estas hipótesis relacionadas con el recambio de especies de murciélagos frugívoros y nectarívoros en un gradiente altitudinal de Costa Rica, donde por medio de diferentes procedimientos se exploró la influencia del espacio y del clima para explicar la variación en la composición de especies. Los objetivos del estudio son: i) caracterizar los ensamblajes de murciélagos frugívoros y nectarívoros en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills y ii) Evaluar la relación de la riqueza, abundancia y composición de murciélagos frugívoros y nectarívoros con variables climáticas y espaciales del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills.

## 2 MATERIALES Y MÉTODOS

### 2.1 Área de Estudio

El área de estudio está ubicada sobre la vertiente del mar Atlántico, en el extremo oeste de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica y denominada en esta investigación como *gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills* (Fig. 1). El área está delimitada por la división de aguas continental en la parte superior y por los ríos Reventazón y Matina al Norte y Sur respectivamente. Tiene un área de 227 674 ha y una variación altitudinal desde los 300 a 3400 m. La Cordillera de Talamanca se formó tanto por acumulación de sedimentos del Terciario marino como por actividad volcánica (Castillo 1984). Con respecto a la biogeografía actual de la zona y en particular con la fitogeografía, esta presenta una gran afinidad con los bosques de los Andes y en menor grado con los bosques mesófilos de las montañas ubicadas al norte de Mesoamérica (México y Guatemala), esto debido a limitaciones en la dispersión de las especies a causa de la depresión nicaragüense, la cual separa las montañas del norte de América Central de las de Costa Rica y Panamá (Kapelle 2001).

### 2.2 Selección de sitios y muestreo de murciélagos

Se diseñó un muestreo estratificado en función de las cuatro zonas de vida (Holdridge 1978) presentes en el área de estudio, las cuales corresponden a cuatro estratos altitudinales, siendo estos: bosque muy húmedo Premontano (bmh-P), de los 361 a 676 m; bosque pluvial Premontano (bp-P), de los 880 a 1317 m; bosque pluvial Montano Bajo (bp-MB), de los 1437 a 2320 m; y bosque pluvial Montano (bp-M), de los 2600 a 3000 m. Para cada estrato altitudinal se establecieron 7 unidades de muestreo, tomando en cuenta los siguientes criterios: a) estar dentro de zonas poco alteradas por actividades humanas, b) estar separadas entre sí a una distancia horizontal de al menos 500 metros, y c) que abarquen el máximo de variación posible de la altitud dentro del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills (Figura 1 y Cuadro 1).

Los atributos de la diversidad de murciélagos que fueron evaluados en el presente estudio son: la riqueza, abundancia y la composición de especies de murciélagos frugívoros y nectarívoros. Las especies registradas del resto de gremios de murciélagos no fueron evaluadas, debido a que la utilización de redes de niebla es eficiente principalmente para el muestreo de

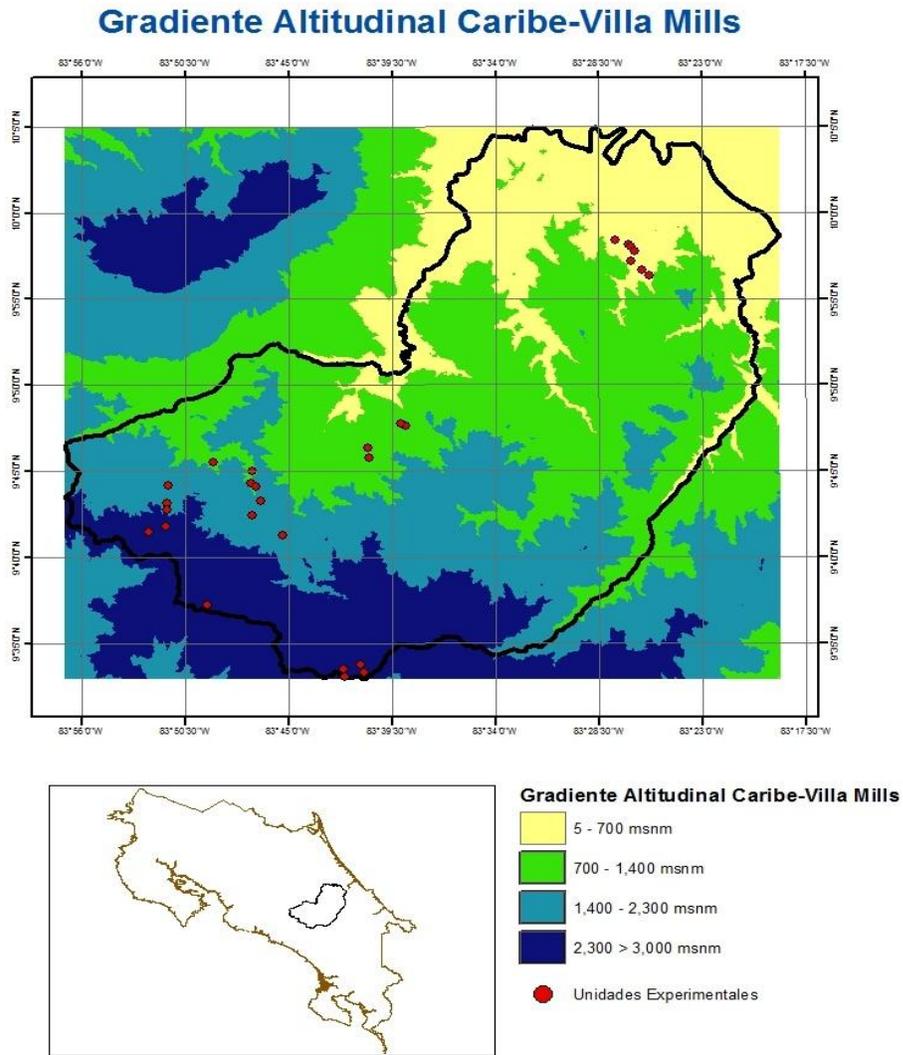
murciélagos filostómidos, siendo la gran mayoría de estos, murciélagos frugívoros y nectarívoros (Patterson *et al.* 1996). La información del total de especies registradas así como sus abundancias se presenta en el Anexo 1.

Cada unidad de muestreo tuvo un esfuerzo de dos noches, utilizando cuatro redes de niebla de 12 metros de largo \* 2.5 metros de alto, las cuales permanecieron abiertas desde las 18:00 hasta las 24:00 horas. Las redes fueron colocadas en sitios ubicados a lo largo de rutas de vuelo utilizadas por murciélagos, como lo son senderos, caminos y zonas naturales desprovistas de vegetación. Las redes se colocaron en diferentes posiciones entre las dos noches de muestreo por unidad muestral, con el fin de aumentar la captura de murciélagos (Kingston 2009, Kunz *et al.* 2009). Los muestreos se realizaron en un lapso de seis meses (febrero a Julio del 2012). Cada mes se muestreó entre cuatro y cinco unidades de muestreo diferentes; los eventos de muestreo fueron intercalados utilizando varios estratos altitudinales por mes, maximizando de esta forma la separación entre eventos de muestreo en un mismo estrato altitudinal.

Los murciélagos capturados fueron identificados hasta especie con base a caracteres taxonómicos externos propuestos por Timm *et al.* (1999); cada murciélago fue marcado por medio de corte de pelo para evitar que fueran contados dos veces durante un mismo evento de muestreo. A cada individuo se le registró el sexo, estado reproductivo, longitud del ante brazo, hora de captura y número de red en la que fue capturado.

*Cuadro 1. Atributos climáticos y de elevación de las 28 unidades de muestreo*

	Media $\pm$ EE	Rango
Elevación (msnm)	1552,50 $\pm$ 169,54	361 - 3000
Temperatura promedio anual (°C)	17,69 $\pm$ 0,96	9,59 – 24,33
Temperatura mínima del mes más frío (°C)	12,30 $\pm$ 0,93	4,80 – 18,90
Precipitación anual (mm)	3397,14 $\pm$ 158,76	2346 – 5202
Coefficiente de variación de la Precipitación (%)	41,25 $\pm$ 2,68	23 – 64
Precipitación del mes más seco (mm)	119,61 $\pm$ 12,02	31 – 202



*Figura 1. Gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills. Elaboración propia. Fuente: Imágenes ASTGTM\_NO9W084\_dem y ASTGTM\_N10W084\_dem en formato tif, disponible gratuitamente en el portal: <http://gdem.ersdac.jspacesystems.or.jp>.*

### **2.3 Variables climáticas y covariables**

Las variables que fueron consideradas para explicar los atributos de los ensambles de murciélagos fueron divididas en: a) climáticas, b) de hábitat, c) elevación, y d) ubicación espacial. Las variables climáticas están conformadas por valores de temperatura, precipitación, así como de variables derivadas de los valores de temperatura mensual y valores de precipitación, las cuales representan tendencias anuales de estacionalidad y factores

ambientales extremos. La información proviene de capas de Sistema de Información Geográfico en formato raster con una resolución de 1 km<sup>2</sup> el píxel, obtenidas de la base de datos mundial WorldClim (<http://worldclim.org/bioclim.htm>), la cual ha sido elaborada utilizando promedios anuales para el periodo de 1950 – 2000 derivados de interpolaciones de estaciones meteorológicas a nivel global y utilizando modelos elevacionales, entre otros (Hijmans *et al.* 2005). Un total de 18 variables climáticas fueron tomadas en cuenta para los análisis, las cuales se resumen en el Cuadro 2.

Las variables de hábitat fueron la cobertura del dosel y estratificación vertical, las cuales fueron estimadas a partir de un punto ubicado al centro de cada red de niebla colocada por cada unidad muestral, de esta forma fueron tomadas cuatro medidas por unidad de muestreo. Para estimar la cobertura del dosel se utilizó un densiómetro esférico, haciendo cuatro mediciones dirigidas hacia los cuatro puntos cardinales y obteniendo un promedio de estas mediciones por cada punto medido, para luego multiplicarlo por 1.04, obteniendo así el porcentaje de cobertura del dosel por cada punto (Matteucci y Colma 1982). La medida final de la cobertura del dosel fue estimada por medio del promedio de la cobertura del dosel calculada en los cuatro puntos de cada unidad de muestreo.

La estructura vertical del bosque fue evaluada siguiendo la metodología propuesta por Thiollay (1992), en donde se estimó de manera subjetiva el porcentaje de cobertura de la vegetación en 5 estratos del bosque: a) 0-2m, b) 2-9m, c) 10-20m, d) 20-30m y e) >30m. En cada punto y para cada estrato de altura se asignó un valor de 0 cuando no exista cobertura de vegetación dentro del estrato, 1 si la cobertura fue de 1-33%, 2 si fue de 34-66% y de 3 si fue mayor al 67%; estos valores asignados fueron sumados para obtener una medida de la estratificación vertical por punto. La medida final de la estratificación vertical fue estimada por medio del promedio de las cuatro medidas tomadas para cada unidad de muestreo.

La elevación se refiere a los metros sobre el nivel del mar es que se encontraba cada uno de las unidades de muestreo. Tres fueron las variables relacionada con la ubicación de las unidades experimentales: las coordenadas geográficas de estas, incluyendo la separación horizontal entre unidades experimentales, la distancia más cercana a matrices de cobertura no forestal y la distancia más cercana a caminos.

*Cuadro 2. Variables climáticas evaluadas para explicar la riqueza, abundancia y composición de murciélagos. Fuente: Hijmans et al. (2005) a excepción de la evapotranspiración real, que es de Imbach et al. (2010).*

#	Abreviatura	Nombre de la Variable	Unidades de medición
1	Tma	Temperatura media anual	°C
2	Te	Estacionalidad en la temperatura	%
3	Txcm	Temperatura máxima del mes más cálido	°C
4	Tnfm	Temperatura mínima del mes más frío	°C
5	Tra	Rango anual de temperatura	°C
6	Tmht	Temperatura media del trimestre más húmedo	°C
7	Tmst	Temperatura media del trimestre más seco	°C
8	Tmct	Temperatura media del trimestre más cálido	°C
9	Tmft	Temperatura media del trimestre más frío	°C
10	Pa	Precipitación anual	mm
11	Phm	Precipitación de mes más lluvioso	mm
12	Psm	Precipitación del mes más seco	mm
13	Pe	Estacionalidad en la precipitación	%
14	Pht	Precipitación del trimestre más húmedo	mm
15	Pst	Precipitación del trimestre más seco	mm
16	Pct	Precipitación del trimestre más cálido	mm
17	Pft	Precipitación del trimestre más frío	mm
18	Evapot	Evapotranspiración real anual	mm

## 2.4 Análisis de datos

### 2.4.1 Diversidad de murciélagos frugívoros y nectarívoros

Se estimó la riqueza y abundancia de murciélagos por cada unidad de muestreo, así como para cada estrato altitudinal, se reportan las abundancias relativas y los rangos altitudinales de la distribución de las especies, en donde se tomó como límite inferior el registro de menor altitud y como límite superior el registro de mayor altitud obtenido a través del muestreo de murciélagos (McCain 2004).

Se elaboraron curvas de acumulación de especies para el muestreo total así como para cada estrato altitudinal, utilizando como medida de esfuerzo cada una de las noches de captura de murciélagos, teniendo un esfuerzo total de muestreo de 56 noches y de 14 noches por estrato altitudinal. Se estimó la riqueza de murciélagos frugívoros y nectarívoros presente en el gradiente altitudinal utilizando el estimador no paramétrico Chao 1. Para comparar la riqueza

y abundancia entre los cuatro estratos altitudinales se utilizaron curvas de rarefacción de especies, estos análisis se realizaron por medio del programa EstimateS versión 9 (Colwell 2011).

#### ***2.4.2 Composición y clasificación de los ensambles de murciélagos frugívoros y nectarívoros***

Para estos análisis fueron utilizadas 21 especies, siguiendo el criterio de que cada especie debía de haberse registrado en al menos dos unidades de muestreo distintas. Para determinar la semejanza de la composición de especies de murciélagos entre cada una de las unidades de muestreo se realizó un Análisis de Conglomerados, utilizando el algoritmo de Ward con distancias de Bray-Curtis. Los ensambles de murciélagos fueron determinados mediante el criterio de especies indicadoras, el cual otorga a las especies un valor que ocurre entre 0 (no indicador) a 100 (perfecto indicador) y toma en cuenta una prueba de significancia de  $p < 0.05$  obtenido a partir de permutaciones (McCune y Grace 2002). Este análisis se realizó por medio del lenguaje R utilizando el intérprete del programa Infostat 2011 p y la librería Indispec (AUTOR) (Balzarini *et al.* 2008).

Para visualizar la interrelación entre las unidades de muestreo y las especies de murciélagos se realizó un análisis de ordenación con el método NMS (Nonmetric Multidimensional Scaling), el cual permite observar la distribución de las unidades de muestro (parcelas) en el espacio de las especies (McCune y Grace 2002). Este análisis se realizó con el programa Qeco e Infostat versión 2011p (Balzarini *et al.* 2008), seleccionando el coeficiente de similitud de Bray-Curtis como medida de distancia.

#### ***2.4.3 Relación entre la riqueza, abundancia y composición de murciélagos con variables climáticas, de elevación, hábitat y posición espacial de las unidades muestrales***

Para determinar de una forma indirecta posibles relaciones entre las variables de elevación, variables climáticas y las unidades muestrales, se realizó un análisis de componentes principales (ACP). Los valores de las variables y observaciones de murciélagos de las unidades muestrales fueron estandarizadas, con lo cual el análisis se realizó sobre la matriz de

correlación de las variables. El resultado se presenta en un gráfico Biplot, el cual muestra las observaciones y las variables en un mismo gráfico, de forma tal que se pueden hacer interpretaciones sobre las relaciones conjuntas entre observaciones y variables. El análisis se realizó utilizando el programa Infostat 2011p (Balzarini *et al.* 2008).

Para identificar patrones espaciales en las variables climáticas, elevación y composición de murciélagos se realizaron correlogramas de Mantel basados en distancia entre pares de unidades de muestreo. Para ello fueron conformadas cinco matrices de distancia, cuatro de variables respuesta (temperatura, precipitación, elevación y composición de murciélagos) y la quinta matriz que corresponde a la variable predictiva, conformada por las distancias geográficas entre pares de unidades de muestreo. La matriz de composición de murciélagos fue transformada en distancias de Hellinger, el cual se ha recomendado para datos de abundancias de especies (Legendre y Gallagher 2001). Se utilizaron distancia euclideas como medidas de distancia para el resto de las matrices. Las clases de distancia fueron estimadas partiendo de una separación de 1500 metros entre pares de parcelas. Las clases de distancia que tenían menos de 10 unidades de muestreo fueron agrupadas en clases vecinas, con el fin de ajustar las clases de distancia en intervalos que tuvieran suficiente evidencia para realizar las pruebas de Mantel. En total fueron creadas 19 clases de distancia, teniendo distancias entre unidades muestrales en categorías desde 0-500 metros hasta 53,000 a 54,500 metros. Los coeficientes de correlación de Mantel se compararon entre las clases de distancia para observar las relaciones de autocorrelación espacial entre variables a lo largo del gradiente altitudinal, los valores de p fueron obtenidos a partir de 1000 permutaciones y corregidos por medio de la prueba de Benhamin Hotelling (B-H). Este análisis se realizó por medio del lenguaje R utilizando el intérprete del programa Infostat 2011p y las librerías Ecodist y Multtest (Balzarini *et al.* 2008).

Para identificar las variables más importantes en la descripción del patrón observado de la riqueza, abundancia y composición de los ensambles de murciélagos se realizaron varios procedimientos dependiendo de la naturaleza de los datos.

En el caso de la riqueza y abundancia de murciélagos se realizaron regresiones simples utilizando modelos lineales generalizados (GLM) así como modelos aditivos generalizados (GAM) según el comportamiento de las variables predictivas y de respuesta (riqueza y

abundancia de murciélagos). Se utilizaron en ambos casos una distribución esperada de Poisson para las variables respuesta. Para todos los análisis se utilizó un  $\alpha=0.05$  y los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas fueron probados. El segundo procedimiento fue el de realizar pruebas de partición jerárquica para determinar los efectos de las variables significativas identificadas por medio de los GLM y GAM. La partición jerárquica proporciona estimaciones de las capacidades explicativas independientes y en conjunto de cada una de las variables, teniendo en cuenta todos los posibles modelos en un entorno de regresiones multivariadas (Mac Nally 2002). El resultado de este análisis es una lista en donde los resultados pueden ser clasificados por sus contribuciones independientes ( $I$ ) (Mc Nally 1996; Mac Nally 2002). Con los valores de  $I$  obtenidos del análisis de partición jerárquica se realizaron MLG con el fin de definir cuál es el mínimo valor de  $I$  para obtener un valor significativo de  $p$ , encontrándose que valores de  $I$  mayores a 10 presentan significancia. Con este criterio, se escogieron las variables con valores de  $I$  por encima de 10 como las variables más importantes que explican el patrón en la riqueza y abundancia observada. Estos análisis fueron realizado con el programa Qeco e Infostat 2011p (Balzarini *et al.* 2008).

Con el fin de conocer la contribución del clima, la elevación y el espacio para explicar la variación en la composición de murciélagos se realizó un análisis de partición de la varianza. Se evaluaron cuatro matrices: una formada por las variables climáticas relacionadas con la temperatura, la segunda formada por las variables relacionadas con la precipitación, la tercera por la elevación y la cuarta por el espacio dada en términos de la descomposición espectral de la varianza de las coordenadas geográficas planas de las 28 unidades de muestreo. Con este análisis se examinó si el recambio de especies de murciélagos está fuertemente asociada al ambiente (hipótesis de ensamblaje por nicho) o bien por el espacio (hipótesis de ensamblaje por dispersión) (Legendre *et al.* 2005). El análisis fue realizado utilizando el software estadístico QEco.

Al conjunto de variables climáticas, de elevación y espaciales se le aplicó un análisis de regresiones múltiples hacia adelante con el fin de identificar las variables de mayor importancia para explicar la composición de especies de murciélagos. El análisis fue realizado utilizando el software estadístico QEco.

### 3 RESULTADOS

#### 3.1 Caracterización de la comunidad de murciélagos Frugívoros y Nectarívoros del Gradiente Altitudinal

Se registraron 694 murciélagos pertenecientes a 27 especies. El Cuadro 3 resume la información de las especies registradas para cada estrato altitudinal.

*Cuadro 3. Diversidad de murciélagos asociada a los cuatro estratos altitudinales*

Especies de murciélagos	Estrato altitudinal			
	<i>bmh-P</i> 361 a 677m	<i>bp-P</i> 880 a 1317m	<i>bp-MB</i> 1437 a 2320m	<i>bp-M</i> 2600 a 3000m
<i>Artibeus jamaicensis</i>	✓	✓		
<i>Artibeus lituratus</i>	✓			
<i>Carollia castanea</i>	✓	✓		
<i>Carollia perspicillata</i>	✓	✓		
<i>Carollia sowelli</i>	✓	✓	✓	
<i>Centurio senex</i>			✓	
<i>Chiroderma salvini</i>		✓		
<i>Dermanura azteca</i>		✓	✓	✓
<i>Dermanura phaeotis</i>	✓	✓		
<i>Dermanura tolteca</i>		✓	✓	
<i>Dermanura watsoni</i>	✓	✓		
<i>Enchisthenes hartii</i>			✓	
<i>Mesophylla macconnelli</i>		✓		
<i>Platyrrhinus helleri</i>	✓	✓		
<i>Platyrrhinus vittatus</i>		✓	✓	
<i>Sturnira ludovici</i>		✓	✓	✓
<i>Sturnira mordax</i>		✓	✓	✓
<i>Vampyressa thylene</i>	✓	✓		
<i>Vampyriscus nimphaea</i>	✓			
<i>Anoura cultrata</i>			✓	
<i>Anoura geoffroyi</i>		✓	✓	✓
<i>Choeroniscus godmani</i>	✓			
<i>Glossophaga commissarisi</i>	✓	✓		
<i>Glossophaga soricina</i>	✓	✓		
<i>Hylonycteris underwoodi</i>	✓	✓	✓	
<i>Lonchophylla robusta</i>	✓	✓		
<i>Phyllostomus hastatus</i>		✓		
<i>Total de especies</i>	15	21	11	4

Las especies más abundantes fueron *S. ludovici*, *D. watsoni*, *P. vittatus*, *C. perspicillata* y *S. mordax*, las cuales suman el 66.28% del total de las capturas, mientras que las especies menos abundantes fueron *V. nimphaea*, *L. robusta*, *M. macconnelli*, *A. cultrata* y *P. hastatus*, las cuales suman el 1.1% del total de las capturas (Figura 2).

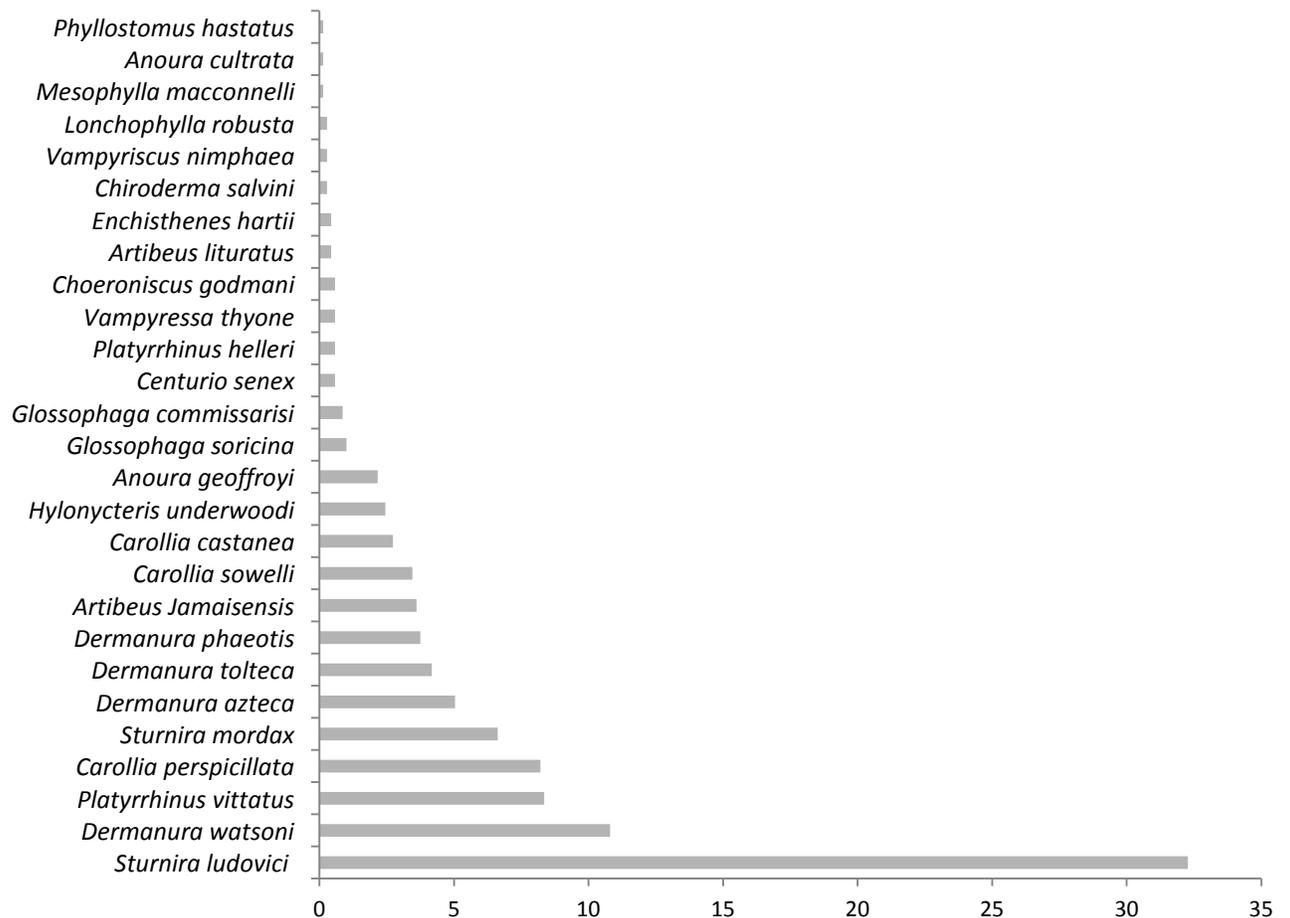


Figura 2. Abundancias relativas de murciélagos registrados

Con la información obtenida en este estudio se amplía el rango de distribución altitudinal para Mesoamérica de: *M. macconnelli* a 1298 m, *C. perspicillata* a 1317 m, *C. senex* a 1700 m, *D. tolteca* a 2320 m, *S. ludovici* y *A. geoffroyi* a 3000 m, con respecto a los registros históricos, los cuales se basan en los trabajos de Reid (2009), La Val y Rodríguez (2002) y Timm *et al* (1999) (Figura 3). Los límites de distribución altitudinal de los datos observados están dados por los registros de menor y mayor elevación obtenidos durante el muestreo de murciélagos.

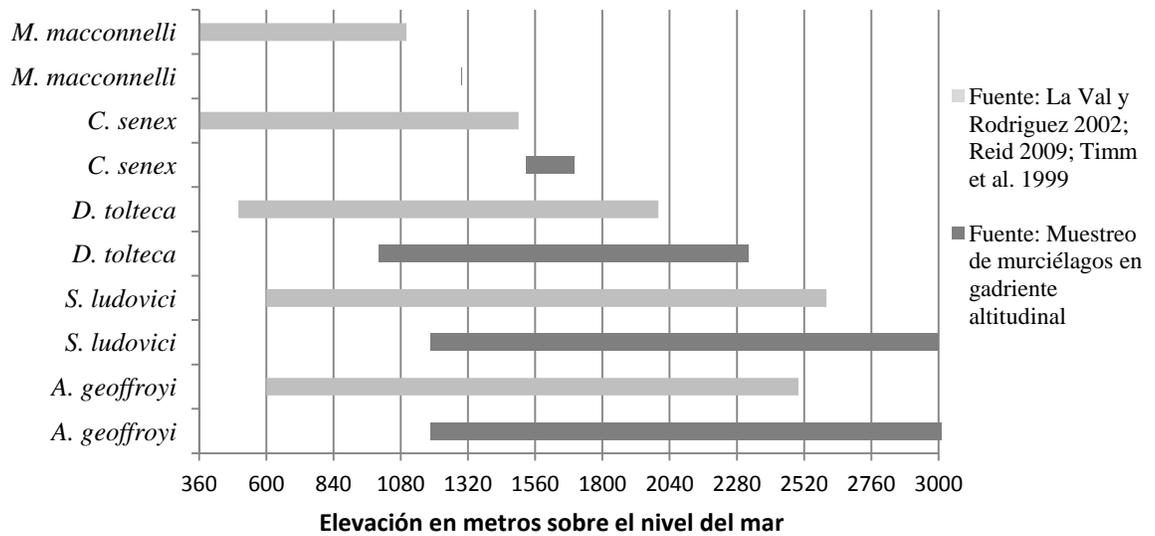


Figura 3. Rangos de distribución altitudinal históricos para Mesoamérica y observados en el gradiente altitudinal Caribe Villa Mills. Los límites altitudinales de las especies observadas están dados por los registros de menor y mayor elevación. En el caso de *M. macconnelli* solamente se obtuvo un registro.

Utilizando el estimador Chao 1 para proyectar la riqueza de especies esperada de acuerdo a la observada, se obtuvo que esta es de 29 especies, lo que da una eficiencia del muestreo del 93% (Figura 4).

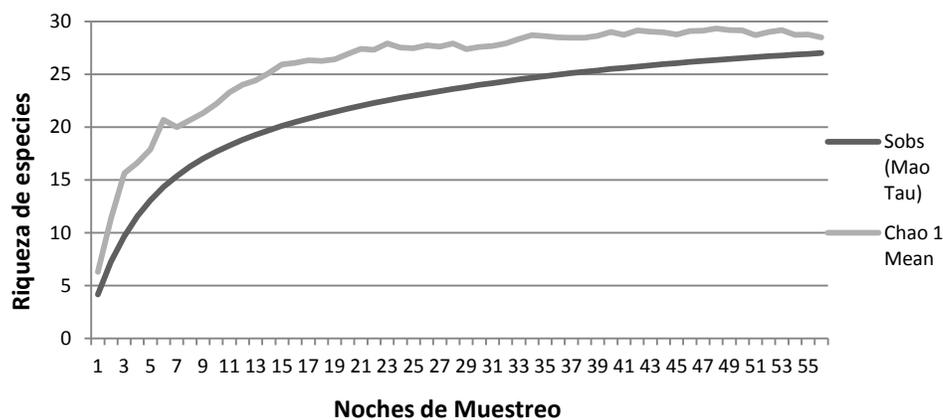


Figura 4. Curva de acumulación de la riqueza observada (Sobs Mao Tau) y esperada (Chao 1)

Las curvas de rarefacción muestran diferencias entre los cuatro estratos altitudinales en la riqueza de especies, indicando que los dos estratos ubicados a menores elevaciones (zonas de vida bmh-P y bp-P) tienen mayores oportunidades de registrar nuevas especies a medida que aumenta el número de murciélagos capturados, así mismo estos dos estratos presentan la mayor riqueza de especies. Los estratos de menor elevación (zonas de vida bp-MB y bp-M) tienen menor oportunidad de registrar nuevas especies. El estrato ubicado entre los 1437 a 2320 (zona de vida bp-MB) presenta una riqueza significativamente menor que los dos estratos de menor elevación; y por último, el estrato de mayor elevación (zona de vida bp-M) presenta la menor riqueza observada, la cual es significativamente menor que el resto de los estratos altitudinales (Figura 5).

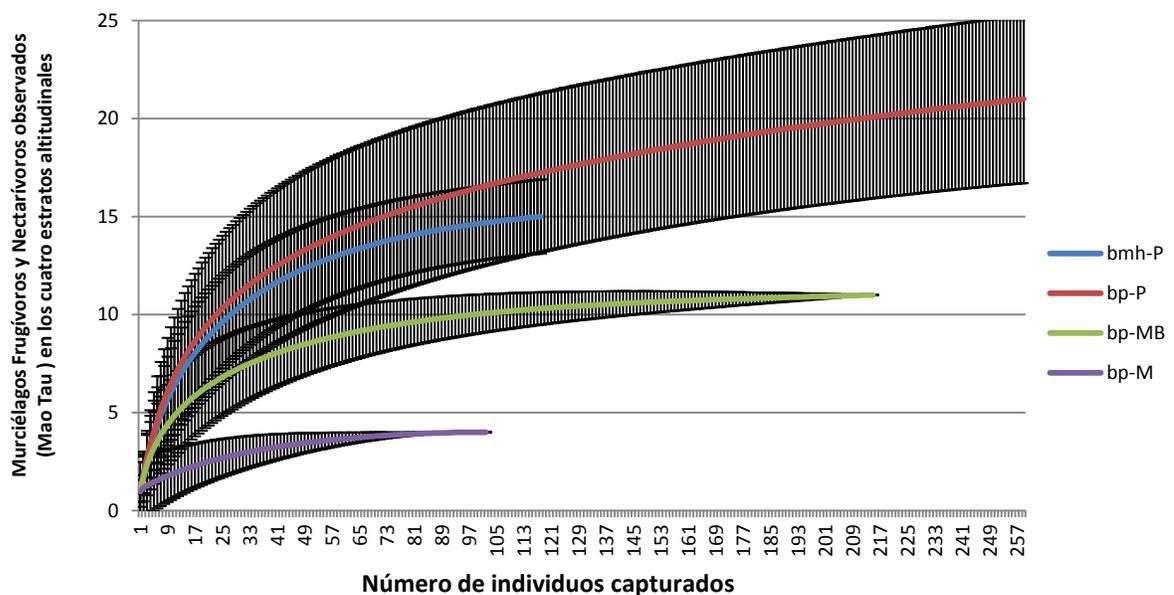


Figura 5. Curvas de rarefacción de especies de murciélagos frugívoros y nectarívoros registrados en los cuatro estratos altitudinales del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills. Las barras verticales representan los intervalos de confianza al 95%.

### 3.2 Determinación de los ensambles de murciélagos frugívoros y nectarívoros

Las unidades de muestreo formaron dos grupos en función a la composición de especies de murciélagos (Figura 6). Estos grupos fueron corroborados por medio de un análisis de especies indicadoras (Cuadro 4) el cual identificó 12 especies que muestran diferencias significativas entre ensambles ( $P < 0,05$  y valores indicadores mayores a 0,6). Las especies indicadoras de las unidades muestrales ubicadas entre los 361 y 1003 m (ensamble de tierras bajas) son: *Artibeus jamaicensis*, *C. perspicillata*, *Dermanura phaeotis*, *D. watsoni*, *Glossophaga soricina*, *C. castanea*, *C. sowellii* y *G. commissarisi*. Las especies indicadoras de las unidades muestrales ubicadas entre los 1185 a 3000m (ensamble de tierras altas) son: *S. ludovici*, *A. geoffroyi*, *D. azteca* y *S. mordax*.

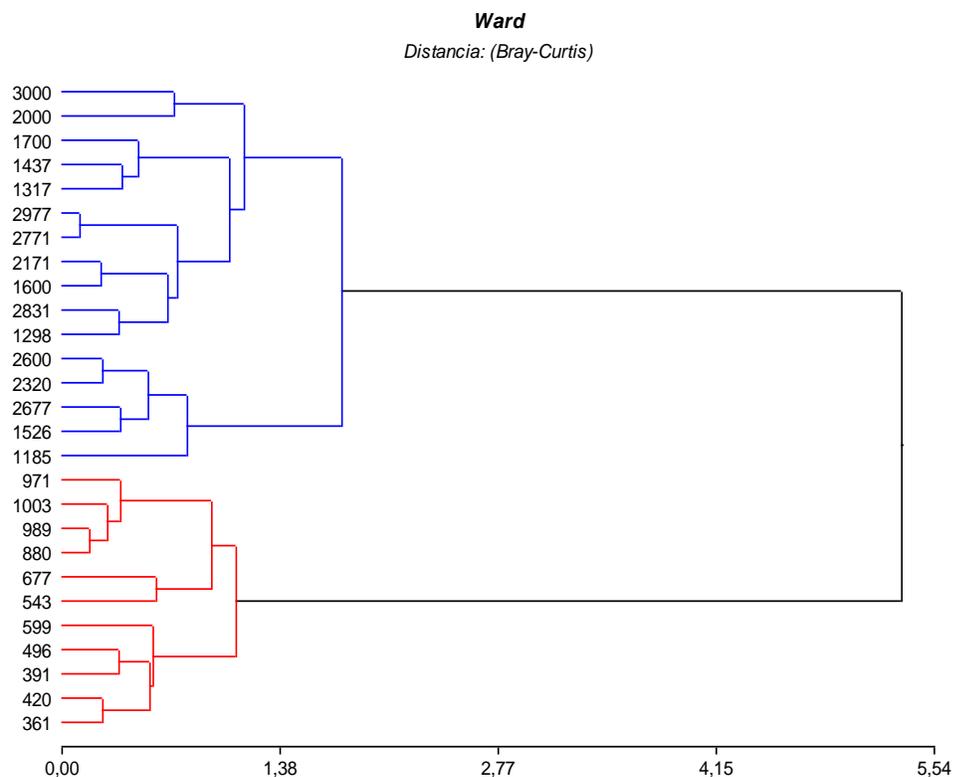


Figura 6. Análisis de conglomerados de las U.M. en función de la composición de murciélagos frugívoros y nectarívoros (método de Ward, distancia Bray-Curtis). Los números se refieren a la elevación de las U.M. El dendrograma identifica dos grupos, uno de tierras bajas conformado por las U.M. ubicadas de los 361 a 1003 m; y otro de tierras altas, conformado por las U.M. ubicadas de los 1185 a 3000 m.

Cuadro 4. Especies indicadoras para cada uno de los dos ensamblajes identificados en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills.

<b>Especies</b>	<b>VI</b>	<b>P</b>	<b>Especies</b>	<b>VI</b>	<b>P</b>
<i>Tierras bajas</i>			<i>Tierras altas</i>		
<i>Artibeus jamaicensis</i>	0.80	0.001	<i>Sturnira ludovici</i>	1	0.001
<i>Carollia perspicillata</i>	0.91	0.001	<i>Anoura geoffroyi</i>	0.70	0.010
<i>Dermanura phaeotis</i>	0.88	0.001	<i>Dermanura azteca</i>	0.70	0.012
<i>Dermanura watsoni</i>	0.98	0.001	<i>Sturnira mordax</i>	0.70	0.013
<i>Carollia sowelli</i>	0.80	0.002			
<i>Glossophaga soricina</i>	0.74	0.002			
<i>Glossophaga commissarisi</i>	0.75	0.003			

El análisis de ordenación NMS confirmó los dos grupos reconocidos por el análisis de conglomerados (Figura 7). La ordenación mostró un 9.56 de estrés final, lo que significa que la ordenación es buena y no se tiene el riesgo de sacar conclusiones falsas (McCune y Grace 2002). El eje 1 de la ordenación sintetiza el gradiente altitudinal en la composición de especies con un 80,09% de la varianza explicada, ubicándose las unidades experimentales de tierras bajas con valores negativos en el eje, y las de tierras altas con valores positivos.

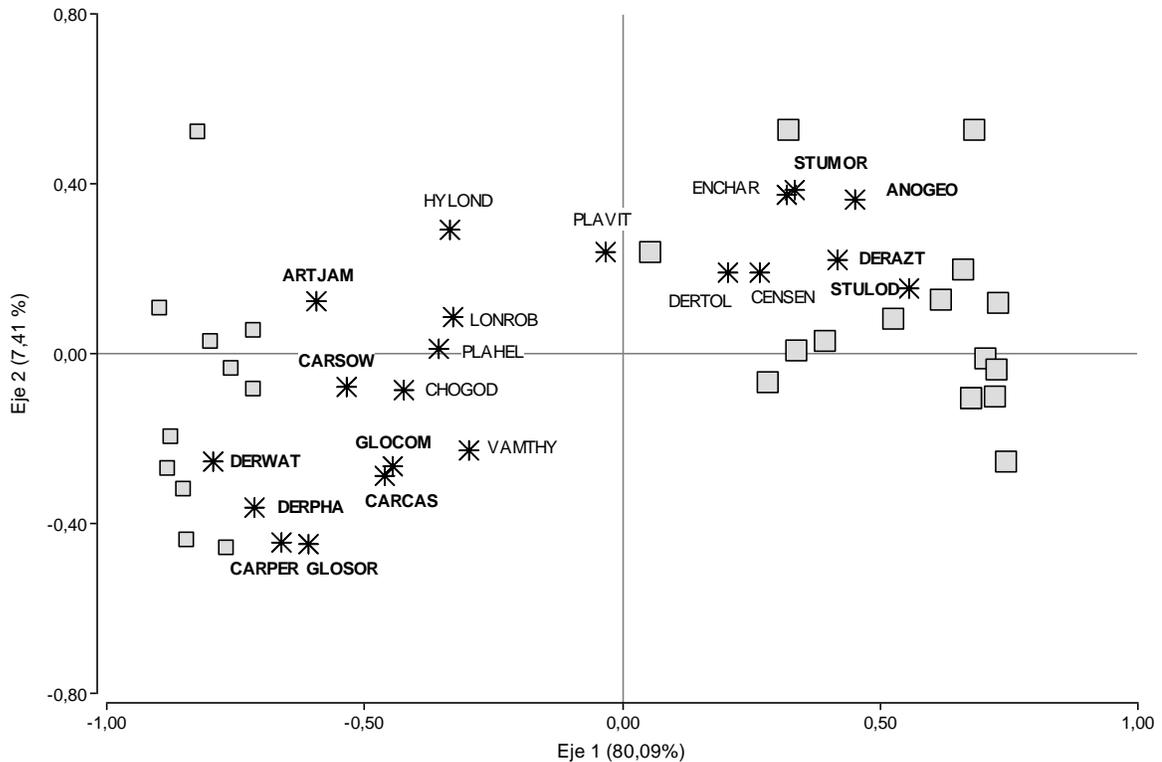


Figura 7. Ordenación NMS entre las U.M. y el total de especies de murciélagos analizadas. Cuadros de tamaño pequeño corresponde a U.M. situadas entre los 361 a 1003 m; cuadros de tamaño grande corresponde a U.M. situadas entre los 1185 a 3000 m. Especies en negrita son las indicadoras de cada ensamble. Las especies han sido etiquetadas siguiendo las siguientes abreviaturas: *STRLUD*, *Sturnira ludovici*; *ANOGEO*, *Anoura geoffroyi*; *DERAZT*, *Dermanura azteca*; *STUMOR*, *Sturnira mordax*; *DEXTOL*, *Dermanura tolteca*; *CENSEN*, *Centurio senex*; *ENCHAR*, *Enchisthenes hartii*; *PLAVIT*, *Platyrrhinus vittatus*; *CARSOW*, *Carollia sowelli*; *CARPER*, *Carollia perspicillata*; *CARCAS*, *Carollia castanea*; *DERWAT*, *Dermanura watsoni*; *DERPHA*, *Dermanura phaeotis*; *ARTJAM*, *Artibeus jamaicensis*; *GLOSOR*, *Glossophaga soricina*; *GLOCOM*, *Glossophaga commissarisi*; *LONROB*, *Lonchophylla robusta*; *HYLOND*, *Hylonycteris underwoodi*; *PLAHEL*, *Platyrrhinus helleri*; *CHOGOD*, *Choeroniscus goodmani*; *VAMTHY*, *Vampyressa thylene*.

### 3.3 Relaciones entre variables y unidades de muestreo

Los cambios en la elevación con respecto a las variables climáticas tienen una fuerte correlación negativa con las variables de temperatura así como con la evapotranspiración real, lo cual puede ser observado sobre el eje 1 del ACP, el cual es el que explica la mayor variabilidad en las observaciones (Figura 8). Por otro lado, las variables relacionadas con la precipitación presentan correlaciones más débiles con la elevación, lo que puede ser observado por los ángulos cercanos a 90° que forman el vector de la elevación con respecto a los vectores de estas variables (Balzarini *et al.* 2008). El eje 2 del ACP está asociado con diferentes variables de precipitación, por lo que este eje explica principalmente la variación en la precipitación que ocurre en el gradiente altitudinal, aunque con una menor variabilidad explicada de las observaciones. Las unidades muestrales asociadas al ensamble de tierras bajas se encuentran relacionadas con valores altos de temperatura, mientras que las unidades muestrales asociadas al ensamble de tierras altas están asociadas a elevaciones mayores y por consiguiente a menores valores de temperatura; unas pocas unidades muestrales de este ensamble están asociadas a valores altos de precipitación.

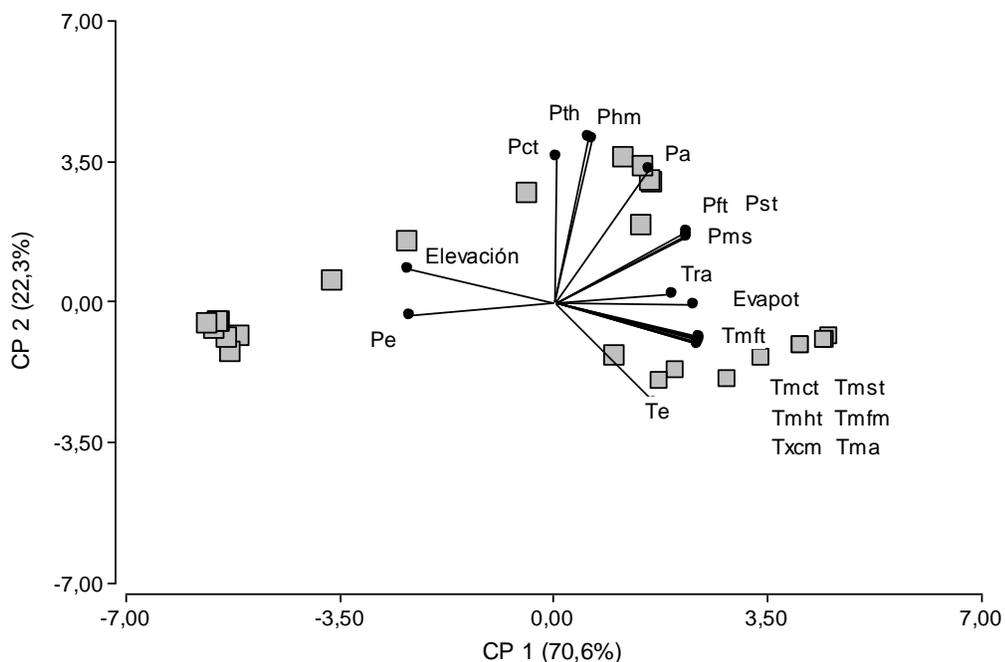


Figura 8. ACP entre las variables climáticas, elevación y U.M. Cuadros de tamaño pequeño: U.M. del ensamble de tierras bajas; cuadros de tamaño grande: U.M. del ensamble de tierras altas. El significado de las abreviaturas aparece en el Cuadro 2.

### **3.4 Relación entre la riqueza y abundancia de murciélagos con variables climáticas, de elevación, hábitat y espaciales**

Se encontró una relación significativa y negativa de la elevación con la riqueza y abundancia de murciélagos (Cuadro 5). Todas las variables climáticas mostraron una relación positiva con la riqueza, aunque algunas no son significativas. La riqueza no presentó relaciones significativas con las variables de hábitat así como de distancias a caminos y matrices de no cobertura, pero sí presentó relación positiva y significativa con las coordenadas geográficas.

La abundancia de murciélagos presentó una relación positiva y significativa con variables climáticas relacionadas con temperatura y una relación negativa con variables climáticas relacionadas con la precipitación, aunque solamente la precipitación del trimestre más cálido fue significativa. Se encontró una relación negativa y significativa con la estratificación vertical y la distancia a caminos, por otro lado, la distancia a matrices de no cobertura tiene una relación positiva y significativa.

Las variables más importantes para explicar el patrón observado de la riqueza de murciélagos en el gradiente altitudinal fueron: evapotranspiración real, amplitud térmica anual, temperatura máxima del mes más cálido, la elevación y el vector 1 de las coordenadas geográficas. Para el caso de la abundancia, las variables más importantes fueron la distancia a caminos, la amplitud térmica anual, la evapotranspiración y el vector 1 de las coordenadas geográficas (Cuadro 6).

*Cuadro 5. Correlaciones entre la riqueza y abundancia de murciélagos con variables de elevación, clima, hábitat y ubicación de las unidades experimentales*

Variable	Riqueza				Abundancia			
	pendiente	chi <sup>2</sup>	p	Modelo	pendiente	chi <sup>2</sup>	p	Modelo
Elevación	-	7,82	0,0052	GLM	-	18,89	<0,0001	GLM
<b>Clima</b>								
Evapotranspiración	+	12,46	0,0004	GLM	+	3,05	0,0655	GLM
Temp. promedio anual	+	7,81	0,0052	GLM	+	7,20	0,0073	GLM
Estacionalidad Temp.	+	3,47	0,0627	GLM	+	2,65	0,1036	GLM
Temp. máx.mes.cálido	+	8,06	0,0045	GLM	+	6,58	0,0103	GLM
Temp. mín.mes.frío	+	7,55	0,0060	GLM	+	7,40	0,0065	GLM
Rango anual de temp	+	7,89	0,0050	GLM	+	3,09	0,0790	GLM
Temp.med.trim.húmedo	+	8,50	0,0035	GLM	+	12,66	0,0004	GLM
Temp.med.trim.seco	+	7,57	0,0059	GLM	+	5,89	0,0153	GLM
Temp.med.trim.cálido	+	7,62	0,0058	GLM	+	5,88	0,0154	GLM
Temp.med.trim.frío	+	7,84	0,0051	GLM	+	6,76	0,0093	GLM
Precipitación anual	+	24,1	<0,001	GAM	-	0,43	0,5099	GAM
Precipit. mes más lluvioso	+	14,85	0,0791	GLM	-	0,31	0,5775	GLM
Precipit. mes más seco	+	29,92	<0,00001	GAM	+	0,25	0,6161	GLM
Estacionalidad.Precipit	+	28,79	<0,0001	GAM	+	0,23	0,6333	GLM
Precipit. trim más húmedo	+	10,73	0,115	GLM	-	0,23	0,6336	GLM
Precipit trim más seco	+	30,37	<0,00001	GAM	-	0,02	0,8748	GLM
Precipit. trim más cálido	+	34,42	<0,0001	GAM	-	8,86	0,0029	GLM
Precipit.trim más frío	+	29,62	<0,00001	GAM	-	1,67	0,1963	GLM
<b>Hábitat</b>								
Cob.dosel	-	0,003	0,9854	GLM	+	2,46	0,1164	GLM
Est.Vertical	-	1,20	0,2737	GLM	-	24,61	<0,0001	GLM
<b>Ubicación</b>								
Coor X	+	20,62	0,0143	GAM	-	19,62	<0,0001	GLM
Coor Y	+	26,77	<0,00001	GAM	+	39,77	<0,0001	GLM
Dist. No Cob.	+	0,64	0,4250	GLM	+	20,61	<0,0001	GLM
Dist. Caminos	+	0,01	0,9067	GLM	-	23,05	<0,0001	GLM

*Cuadro No. 6. Análisis de partición jerárquica. Se muestran las variables más importantes para explicar el patrón de la riqueza y abundancia de murciélagos.*

Riqueza		Abundancia	
Covariables	I	Covariables	I
Evapotranspiración	21,11	Distancia a caminos	28,09
Bio.7 Amplitud térmica anual	18,85	Bio.7.amplitud.termica.anu..	27,30
Bio.5 Temperatura máxima mes más cálido	13,99	Evapotranspiración	25,13
Elevación	12,79	V1 Coordenadas geográficas	12,73
V1 de coordenadas geográficas	10,83		

### 3.5 Autocorrelación espacial entre la composición de murciélagos, el clima y la elevación

Los correlogramas de mantel (Figura 9) sugieren la existencia de un ambiente y un recambio de especies de murciélagos (diversidad beta) espacialmente estructurado, indicando que las unidades de muestreo ubicadas a poca distancia geográfica se parecen más a lo esperado por el azar en cuanto a la composición de especies, elevación y el ambiente; mientras que unidades de muestreo distantes son más diferentes que lo esperado por el azar. Los correlogramas de elevación y temperatura presentan una estructura similar al de la composición de especies, lo que sugiere que el recambio de especies está fuertemente influenciado por la variación en la temperatura asociada a los cambios en elevación del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills. Por otro lado, el correlograma de precipitación es el que mayor discrepancia presenta con respecto a la composición de murciélagos, temperatura y elevación.

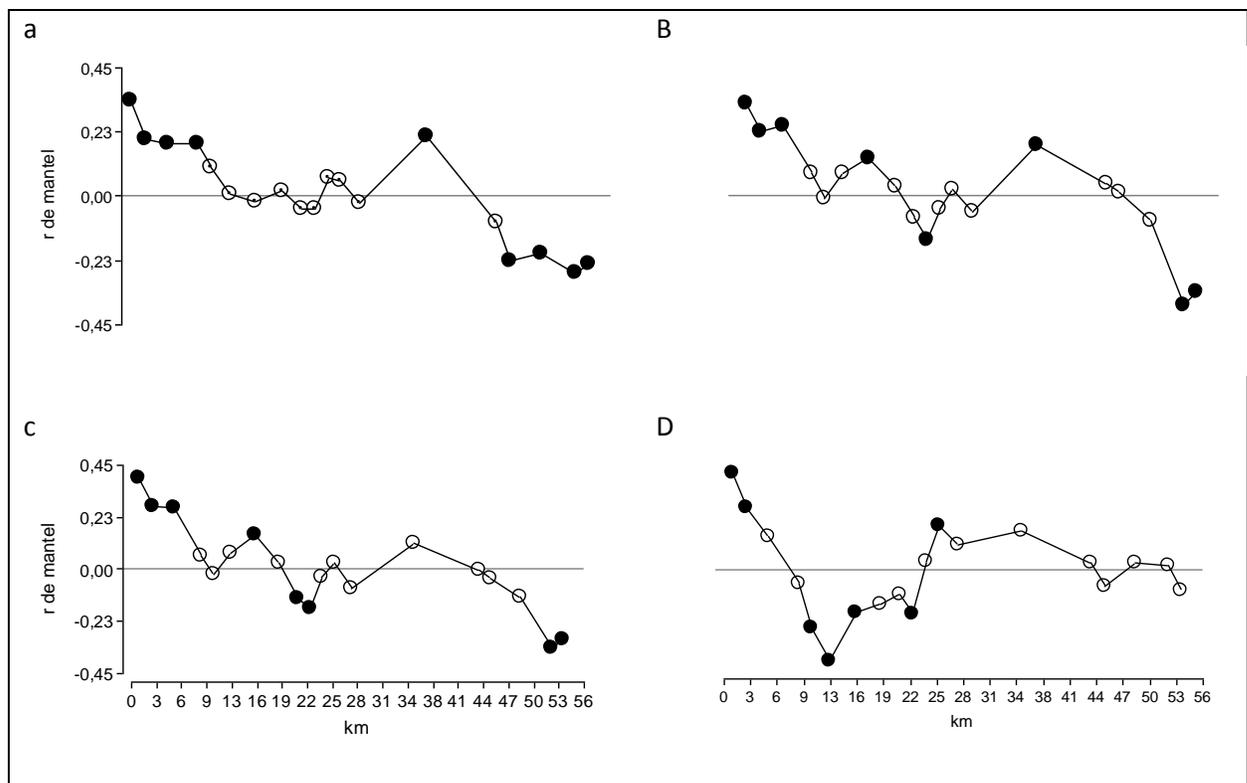


Figura 9. Correlogramas de Mantel a través de clases de distancia de pares de unidades de muestreo. a) Distancia de composición de murciélagos, b) elevación, c) variables climáticas de temperatura, d) variables climáticas de precipitación. Símbolos negros indican correlación significativa ( $\alpha < 0.05$ ).

### **3.6 Contribución de las variables climáticas, la elevación y el espacio para explicar la composición de murciélagos observada**

La variación en la composición de especies de murciélagos en el gradiente altitudinal fue explicada en un 60% por todas las variables ambientales y el espacio (Cuadro 6). En general la variación relativa expresada por la temperatura es la que mayor varianza explica ( $R^2_{\text{adj}} = 0,55$ ,  $p = 0,005$ ), seguido por la variables climáticas de precipitación ( $R^2_{\text{adj}} = 0,50$ ,  $p = 0,005$ ), elevación ( $R^2_{\text{adj}} = 0,38$ ,  $p = 0,005$ ), y en menor importancia el espacio ( $R^2_{\text{adj}} = 0,36$ ,  $p = 0,005$ ).

Cuando se evalúa el efecto puro de cada conjunto de variables (ambientales y espacio) a la variación de la composición de murciélagos, la varianza explicada no es significativa ( $p > 0,05$ ), lo que indica que en el gradiente altitudinal hay un efecto combinado de todas las variables ambientales y del espacio sobre el recambio de especies de murciélagos.

Cuando se controla el efecto del espacio sobre el conjunto de variables ambientales estas siguen explicando variación en la composición de especies ( $p < 0,05$ ), contrario a lo que sucede cuando se controla el ambiente, encontrándose que la variación en la composición de especies atribuida al espacio no es significativa ( $p > 0,05$ ); evidenciando que el recambio de especies o diversidad beta de murciélagos es causado principalmente por el ambiente.

El análisis de regresión múltiple hacia delante identifico que las variables más importantes para explicar la composición de murciélagos son: la elevación, temperatura promedio anual, temperatura del mes más cálido, precipitación del trimestre más cálido, precipitación del trimestre más seco y el vector 1 de las coordenadas geográficas.

*Cuadro 7. Resultados del análisis de partición de la varianza para la comunidad de murciélagos frugívoros y nectarívoros. Coeficientes de determinación ajustado  $R^2_{adj}$  y estadísticos  $F$  son presentados para las variables evaluadas. T: temperatura, P: precipitación, E: elevación y Es: Espacio. El efecto de los factores controlando alguna de las variables se muestra con el símbolo /*

<i>Variables</i>	<i><math>R^2_{adj}</math></i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>Variables</i>	<i><math>R^2_{adj}</math></i>	<i>F</i>	<i>P</i>
T	0,55	4,24	0,005	T E	0,16	1,89	0,005
P	0,50	5,50	0,005	P E	0,16	2,52	0,005
E	0,38	17,63	0,005	T   Es	0,19	2,08	0,005
Es	0,36	8,52	0,005	P   Es	0,14	2,19	0,005
Todas	0,60	3,09	0,005	E   Es	0,10	5,36	0,005
T   P, E, Es	0,05	1,20	0,3	Es   T	0,01	1,12	0,29
P   T, E, Es	0,04	1,24	0,23	Es   P	0,0005	1,01	0,42
E   T, E, Es	0,01	1,31	0,23	Es   E	0,07	2,71	0,005
Es   T, P, E	0,04	1,46	0,18				

## 4. DISCUSION

### 4.1 Diversidad de murciélagos frugívoros y nectarívoros del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills

La diversidad de murciélagos frugívoros y nectarívoros observada en el gradiente altitudinal fue de 27 especies, de las cuales 20 son principalmente frugívoras y 7 nectarívoras. Las especies frugívoras pertenecen a las subfamilias de murciélagos filostómidos (familia Phyllostomidae): Carrollinae, Stenodermatinae y Phyllostominae, está última representada por la especie *Phyllostomus hastatus*, la cual es omnívora y fue incluida debido a que se cuenta con evidencia de que esta especie dispersa una gran cantidad de semillas en los bosques tropicales (Lobova *et al.* 2009). Las 7 especies de murciélagos nectarívoros pertenecen a la subfamilia Glossophaginae. El estudio registró un 70% de los murciélagos frugívoros y nectarívoros reportados para Costa Rica (La Val y Rodríguez-H 2002).

La diversidad de murciélagos frugívoros y nectarívoros observada concuerda con otros trabajos realizados en gradientes altitudinales para Costa Rica, donde se encuentra una gran diversidad de murciélagos asociados a diferentes rangos de distribución altitudinal. Rodríguez-Herrera (2004) documenta la presencia de 16 especies de murciélagos frugívoros y 6 nectarívoros en un gradiente altitudinal ubicado en la cuenca del río Savegre, sobre la vertiente del océano pacífico de la cordillera de Talamanca (0 a 3400 m), por su parte, Timm *et al.* (1989) registro 23 especies de murciélagos frugívoros y 8 nectarívoros en un gradiente altitudinal comprendido desde la reserva La Selva hasta el Parque Nacional Volcán Barba (30 a 2906 m).

En la mayoría de las especies de murciélagos observados, la distribución altitudinal registrada concuerda con la teórica, obtenida a través de los trabajos de Reid (2009), La Val y Rodríguez-Herrera (2002), y Timm *et al.* (1999). Sin embargo, con este trabajo se amplía el rango de distribución altitudinal para Mesoamérica de cuatro especies de murciélagos frugívoros y una nectarívora. *M. macconnelli* sola había sido registrada a elevaciones por debajo de los 1100 m en todo su rango de distribución geográfica (Reid 2009), encontrándose un espécimen de esta especie a 1,298 m. *C. senex* se conocía solo de elevación inferiores a los 1500 m (Reid 2009), encontrándose en esta investigación 3 especímenes a 1526 y uno más a

1700 m. *S. ludovici* habita principalmente en ambientes montañosos, encontrándose hasta los 2600 m (Rodríguez-Herrera 2002; Reid 2009), esta especie fue registrada hasta los 3000 m para el gradiente Caribe-Villa Mills. *D. toltecus* es frecuentemente asociada a elevaciones intermedias, de los 500 a 2000 m (Rodríguez-Herrera 2002), un espécimen de esta especie fue registrado a una elevación de 2230 m. *A. geoffroyi* es una especie nectarívora asociada fuertemente con elevaciones medias y altas, de hasta por lo menos 2500 m (Reid 2009), un espécimen de esta especie fue registrado a 3000 m del gradiente altitudinal Caribe Villa Mills.

## 4.2 Composición de los ensambles de murciélagos

Todos los análisis efectuados para observar el recambio de especies así como la agrupación de las especies en el espacio de las unidades muestrales y de las variables explicativas (análisis de conglomerados, NMS, especies indicadoras y correlogramas) muestran una fuerte evidencia sobre la existencia de un gradiente ecológico en la composición de las especies de murciélagos, la cual se relaciona fuertemente a las condiciones del clima del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills. Dos ensambles de murciélagos frugívoros y nectarívoros fueron identificados en el gradiente altitudinal, uno asociado a elevaciones bajas (360 a 1000 m) y otro asociado a elevaciones altas (1185 a 3000).

Ocho especies caracterizan de buena manera el ensamble de elevaciones bajas, las cuales son: *A. jamaicensis*, *C. perspicillata*, *D. phaeotis*, *D. watsoni*, *C. castanea* (frugívoros), *G. commissarisi* y *G. soricina* (nectarívoros). *A. jamaicensis* es un murciélago grande y robusto, con un peso > 29 gramos; *C. perspicillata* es un murciélago de talla mediana, con un peso > 15 gramos; el resto de murciélagos son de talla pequeña o moderadamente pequeña, con pesos entre 7 a 19 gramos (Reid 2009). Todas las especies poseen una amplia distribución para Mesoamérica, la cual va desde el norte de México o norte de Honduras (*C. castanea*) hasta zonas en Brasil, Perú, Ecuador y norte de Argentina en Suramérica (Reid 2009). La distribución altitudinal teórica de estas especies va desde el nivel del mar hasta no más de 1700 m para el caso de los murciélagos frugívoros y desde el nivel del mar hasta los 3000 m para el caso de las dos especies nectarívoras (La Val y Bernal-Herrera 2002, Reid 2009). La razón por la cual la distribución altitudinal de las especies encontrada en el gradiente Caribe-Villa Mills sea menor a la registrada por la distribución teórica (La Val y Bernal-Herrera 2002,

Reid 2009), se le atribuye a que esta última está basada en todo el rango de distribución de las especies, por lo que diversos factores deben de operar a escala local en el gradiente Caribe-Villa Mills (climática, biótica, históricos, entre otros) para formar el patrón observado en la distribución altitudinal de estas especies.

El ensamble de elevaciones altas lo definen cuatro especies, las cuales son: *S. ludovici*, *D. azteca*, *S. mordax* (frugívoras), y *A. geoffroyi* (nectarívora). Las cuatro especies son consideradas de talla media, con un peso de 13 a 31 gramos (Reid 2009). *S. ludovici* y *A. geoffroyi* tienen un amplio rango de distribución, desde el norte de México hasta el norte de Suramérica; *D. azteca* y *S. mordax* tienen un rango de distribución más estrecho, la primera con poblaciones disjuntas en las montañas del norte de México, norte de Mesoamérica (Chiapas a Honduras) y sur de Mesoamérica (Costa Rica y Panamá) y la segunda es endémica de las montañas de Costa Rica y oeste de Panamá, nombrándose a *S. mordax* con el nombre común de “murciélagos de hombros amarillos de Talamanca”, en alusión a su limitado rango de distribución (Reid 2009). Estas cuatro especies de murciélagos se encuentran asociados a elevaciones medias y altas (La Val y Bernal-Herrera 2002; Timm *et al.* 1989; Reid 2009).

El número de especies que conforman los ensambles identificados en el gradiente altitudinal está en concordancia con lo encontrado en otros estudios para ambientes tropicales, en donde a elevaciones bajas existe un mayor número de especies de murciélagos frugívoros y nectarívoros, declinando el número de especies a medida que aumenta la elevación (Graham 1983; Kalko 1998, McCain 2007; Patterson *et al.* 1996). La distribución altitudinal de los ensambles de murciélagos muestra un rango de distribución estrecho para el ensamble asociado a elevaciones bajas (361 a 1000 m), mientras que para el ensamble asociados a elevaciones mayores, el rango de distribución altitudinal es mayor (1185 a 3000 m); esto concuerda con lo encontrado por Patterson *et al.* (1996), lo que es atribuido a que las especies de elevaciones bajas están adaptadas a climas más estables y predecibles, tales como los que ocurren a elevaciones bajas en ambientes tropicales, mientras que las especies de elevaciones mayores, el rango de distribución altitudinal se extienden sobre la mayor parte del transecto altitudinal, lo que se relaciona con adaptaciones para sobrevivir a una mayor variabilidad ambiental, asociada a cambios fuertes en la elevación (McCain 2007; Patterson *et al.* 1996).

Un caso aparte lo exhiben las especies *D. tolteca* y *P. vittatus*, en donde estas especies no se asocian con ninguno de los dos ensamblajes identificados, por lo que pueden ser consideradas como un eslabón intermedio en la distribución altitudinal de la comunidad de murciélagos frugívoros y nectarívoros del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills. Las dos especies poseen un rango de distribución altitudinal asociadas a elevaciones intermedias, la que va de los 1003 a 2320 m para *D. tolteca* y de 880 a 2000 m para *P. vittatus*; dentro de su distribución altitudinal teórica, estas especies no se registran a elevaciones cercanas al nivel del mar, siendo frecuentemente asociadas a elevaciones intermedias, de entre los 500 a 2000 m (La Val y Bernal-Herrera 2002; Timm *et al.* 1989; Reid 2009). Lo anterior también da evidencia que la distribución de las especies es individualista y el uso de los términos de ensamblaje se refiere a construcciones estadísticas útiles para comprender la distribución de las especies y analizar la biodiversidad de una región pero biológicamente menos reales.

Basado en los análisis efectuados para comprender la relación de las variables con la composición de los ensamblajes de murciélagos, se obtuvo que estos están fuertemente correlacionados con la elevación y la temperatura, lo cual también ha sido encontrado en otros estudios (Ej. Ghaham 1983; Kalko 1998, McCain 2007; Patterson *et al.* 1996, entre otros). Este estrecho vínculo entre la temperatura y la composición de los ensamblajes de murciélagos frugívoros y nectarívoros está relacionado con limitaciones termorregulatorias y de obtención de recursos (McNab 1969; Stevens 2004).

Para comprender la relación de los ensamblajes de murciélagos con la temperatura es necesario definir el término de “zona termo neutral”, la cual es aquella en la que la energía gastada por la termorregulación corporal es mínima (Neuweilev 2000). Esta zona termo neutral se encuentra entre los 30 a 36°C para la mayoría de las especies de murciélagos filostómidos que hasta el momento ha sido analizada. Un incremento en la temperatura por encima de la zona termo neutral demandará un gasto energético para mantenerse fresco, ejemplo de esto es la transpiración o refrescarse abanicando el ala; por debajo de la zona termo neutral, ocurre un gasto de energía para el mantenimiento del calor (Neuweilev 2000; Speakman y Thomas. 2005).

La temperatura corporal de los murciélagos frugívoros está altamente correlacionada con su masa corporal, en donde las especies de montaña, por presentar menores masas corporales,

también exhiben menores valores de temperatura corporal, siendo esta una de las explicaciones de que estas especies de talla mayor no estén presentes a elevaciones altas (Ruiz 2006), lo cual concuerda con los ensamblajes identificados, en donde a elevaciones altas solamente se registraron murciélagos de talla corporal mediana.

Las especies *S. ludovici* y *A. geoffroyi* fueron las únicas especies registradas a una elevación de 3000 m, otros estudios han encontrados que especies de estos dos géneros (*Sturnira* y *Anoura*) son los únicos murciélagos frugívoros y nectarívoros que pueden sobrevivir a elevaciones iguales o mayores a los 3,000 m (Diamond 1973; Koopman 1978; Ruiz 2006). Ruiz (2006) estudio el comportamiento de la termorregulación de 6 especies de estos dos géneros, encontrando que existe un desplazamiento de la zona termo neutral de estos murciélagos, encontrando que para el caso de *S. ludovici* su zona termo neutral estaba entre los 25,5 a 32 °C y la de *A. geoffroyi* estaba entre los 27 a 31°C, concluyendo que el desplazamiento de la zona termo neutral es una característica adaptativa de estas especies para reducir el alto costo de la termorregulación asociada a temperaturas bajas, otras características asociadas a habitar a elevaciones altas son la presencia de un pelaje largo y denso así como la reducción del uropatagio, las cuales pueden estar relacionadas con la disminución de la pérdida de calor.

#### **4.3 Patrones altitudinal de riqueza de especies y abundancia de murciélagos frugívoros y nectarívoros y su relación con las variables analizadas**

El patrón observado de la riqueza de especies de murciélagos frugívoros y nectarívoros es el de presentar un mayor número de especies a elevaciones bajas, disminuyendo la riqueza al aumentar la elevación. Un patrón similar ha sido documentado por Patterson *et al.* (1996), Graham (1983), Muñoz Arango (1990), Handley (1976), entre otros. Este resultado está acorde a lo presentado por McCain (2007), en donde los patrones de disminución monotónica de la riqueza de especies al aumentar la elevación son característicos de los ambientes tropicales, mientras que un patrón de mayor riqueza a elevaciones medias es característico de ambientes templados o de transición tropical-templado.

Se ha evidenciado que la declinación de la distribución altitudinal de los murciélagos no se correlaciona con la declinación de los recursos que utilizan como alimento (Gentry 1992;

2001; Ghaham 1983), más bien sus límites en su distribución están restringidos por limitaciones energéticas que actúan como una barrera limitante para su expansión hacia zonas de mayor elevación (Ghaham 1983, McCain 2007; Stevens 2004).

Se encontró una fuerte relación positiva entre la riqueza de murciélagos y todas las variables climáticas de temperatura y precipitación así como de evapotranspiración real, por otro lado, la elevación presenta una fuerte relación negativa. Estas fuertes relaciones encontradas con el clima están acorde a lo encontrado por otros estudios, en donde los murciélagos frugívoros y nectarívoros responden más directamente a los cambios en la temperatura y precipitación, a diferencia de otros grupos, como por ejemplo el de los murciélagos insectívoros (Graham 1983; McNab 1969; McCain 2007; Patterson *et al.* 1996; Speakman y Thomas 2005). Por otro lado, variables relacionadas a la cobertura del dosel, estratificación vertical del bosque, distancias a caminos y distancias a matrices de no cobertura forestal no fueron significativas, lo que es asociado a que todas las unidades muestrales fueron colocadas en bosques maduros, no evaluándose posibles relación entre diferentes usos de suelo con la riqueza, abundancia y ensambles de murciélagos, por lo que estas variables no tuvieron ninguna influencia en el patrón de riqueza de murciélagos observado.

McCain (2007) sugiere que la combinación de altas temperatura y una mayor disponibilidad de agua son los factores más importantes que inciden en una mayor riqueza de especies de murciélagos en gradientes altitudinales. La temperatura los afecta de forma directa debido a limitaciones relacionadas con la termorregulación de los murciélagos, por otro lado, la disponibilidad de agua los afecta indirectamente debido a que esta incide en la disponibilidad de recursos que determinado hábitat puede ofrecer. La riqueza de especies presenta una relación positiva con la temperatura y la precipitación, por lo que esta investigación está en concordancia por lo postulado por McCain (2007).

La riqueza de especies presentó diferencias significativas relacionadas a su ubicación geográfica, siendo estas positivas con la latitud y longitud (coordenadas “X” y “Y”), lo cual se interpreta a que existe un aumento de la riqueza relacionado con la estructura espacial de las unidades experimentales. Esta estructura espacial está relacionada con el gradiente en la elevación, ya que conforme la latitud y longitud disminuye la elevación aumenta, siendo esta la razón por la cual se encuentra una significancia positiva.

Por medio del análisis de partición jerárquica se evidencio que las variables de evapotranspiración y variables asociadas a la temperatura (amplitud térmica anual y temperatura del mes más cálido) tienen una mayor incidencia sobre el patrón de la riqueza observada en el gradiente altitudinal, en comparación con las variables de precipitación, en donde a pesar que son significativos en los MLG estas no fueron seleccionadas por el análisis de partición jerárquica. Esto es atribuido a que las variables relacionadas con la precipitación no presentan una relación tan fuerte con el gradiente altitudinal (elevación), en comparación con las variables de temperatura, con lo cual su contribución para explicar la riqueza de especies sea inferior a las detectadas por la temperatura y la elevación. Otra variable seleccionada por el análisis de partición jerárquica fue el vector 1 derivado de la descomposición espectral de las coordenadas geográficas, la cual se relaciona con la ubicación de las unidades muestrales a lo largo del gradiente, que como ya fue mencionado en el apartado anterior, estas presentan un gradiente de elevación así como de variables climáticas, principalmente de la temperatura.

Los patrones en la abundancia de murciélagos en gradientes altitudinales han sido escasamente descritos en la literatura; para el caso del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills, la abundancia de murciélagos no muestra un patrón característico con la elevación. Ghaham (1983) encuentra una reducción de la densidad de murciélagos con forme aumenta la elevación, lo que el autor atribuye a un aumento en la mortalidad, reducción en la abundancia de recursos críticos (Ej. refugios) así como una reducción en la productividad de los bosques a elevaciones superiores. Contrario a lo descrito por Graham (1983), la abundancia de murciélagos decrece en ambos extremos del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills (estratos altitudinales bmh-P y bp-M), encontrándose una mayor abundancia en los estratos altitudinales intermedios (bp-P y bp-MB), siendo este el patrón observado de la abundancia de murciélagos en el gradiente altitudinal, en donde se interpreta, que además del clima, otros factores o variables deben de tener una contribución importante en la abundancia de murciélagos registrada.

Basado en los MLG, la abundancia presenta una relación negativa con la elevación y positiva con las variables climáticas relacionadas con la temperatura, como por ejemplo, la temperatura media anual y temperatura del mes más cálido, entre otras; por otro lado, las

variables climáticas relacionadas con la precipitación no presentan significancia, a excepción de la precipitación del trimestre más cálido, la cual fue negativa. A diferencia de la riqueza de especies, la abundancia presenta relaciones significativas negativas con la estratificación vertical y la distancia a caminos y positiva con la distancia a matrices de no cobertura.

Por medio del análisis de partición jerárquica se evidencio que las variables de distancia a caminos, amplitud térmica anual, evapotranspiración, así como el vector 1 de la transformación espectral de las coordenadas geográficas son las más importantes para describir el patrón de la abundancia de murciélagos observado en el gradiente altitudinal. Al igual que la riqueza, las variables relacionadas con la precipitación no fueron seleccionadas por el análisis de partición jerárquica. Lo anterior se relaciona con evidencia que indica que la abundancia de murciélagos presenta valores altos en zonas abiertas o medianamente alterados, debido a una mayor cantidad de recursos alimenticios que ocurren en estas zonas derivados de mayor disponibilidad de luz, como lo son los caminos, sistemas agroforestales, bosques secundarios, entre otros (Harley y González 2007; Medellín *et al.* 2000; Meyer *et al.* 2010), encontrándose mayores abundancias de murciélagos en sitios cercanos a carreteras así como una estratificación vertical más simple, lo que podría suponer que son sitios que presentan mayores condiciones de luz, lo que permita mayor cantidad de frutos y flores disponibles para los murciélagos.

#### **4.4 Patrones espaciales del clima, la elevación y la composición de murciélagos frugívoros y nectarívoros**

Se encontró que en el gradiente altitudinal existe una estructura espacial en la composición de las especies de murciélagos, la elevación y el clima. Las variables climáticas, elevación y composición de murciélagos están espacialmente autocorrelacionadas, es decir que los valores de temperatura, precipitación y composición de murciélagos (dado por sus abundancias) se parecen más entre unidades de muestreo cercanas que entre unidades de muestreo lejanas.

El patrón observado en la composición de especies de murciélagos concuerda con otros estudios (florísticos) que tratan de explicar los factores que determinan la composición y el recambio de especies en paisajes heterogéneos (Potts *et al.* 2002; Sesnie *et al.* 2009; Chain-Guadarrama *et al.* 2012). El área de estudio muestra un claro gradiente altitudinal, que va de

los 300 a más de 3000 m, lo cual tiene una incidencia directa en las condiciones climáticas así como con la composición de especies de murciélagos, lo cual permite interpretar que conforme aumenta la distancia geográfica entre unidades experimentales, sobre todo en la dirección sur-noroeste, la elevación, composición de especies y el clima presentan parámetros totalmente distintos. Esto es fácilmente observado al contrastar los correlogramas de elevación y de temperatura, siendo estos muy similares entre sí, lo que demuestra un efecto de la elevación con las variables climáticas, lo cual está en concordancia con otros estudios, tales como Macia *et al.* (2007) y Chain-Guadarrama *et al.* (2012), en donde los patrones de elevación encontrados en la composición de especies son atribuidos a los gradientes ambientales que en estos sitios ocurren (Ej. la temperatura), y no a un efecto puro de la elevación.

Por medio del análisis de componentes principales entre el clima y las unidades de muestreo se evidencio una fuerte relación entre la elevación y las variables asociadas a la temperatura, lo cual está en concordancia con la variación que muestra la temperatura en ambientes montanos (Barry 2008; Malhi *et al.* 2010; McCain y Grytnes 2010). Por otro lado, las variables relacionadas con la precipitación muestran relaciones negativas menos fuertes con la elevación, lo cual se relaciona a que la precipitación posee una relación más compleja, siendo fuertemente influenciada por patrones climáticos locales, la pendiente, así como la proximidad del océano o de algún cuerpo de agua grande (Barry 2008), por lo que aunque el efecto observado sea el de una reducción de la precipitación con forme aumenta la elevación en el gradiente altitudinal Villa Mills, este no es tan fuerte en comparación con variables de temperatura.

Tomando en cuenta la estructura espacial de los datos ambientales y controlando el espacio, se encontró que el clima sigue teniendo un rol importante en la diferenciación faunística de murciélagos distribuida en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills, contrario a lo que sucede cuando se evalúa el espacio y se controla al clima, en donde el espacio no influye en el recambio de especies de murciélagos. Este resultado apoya el papel del ambiente y la hipótesis de ensamblaje de nicho como el principal mecanismo para el recambio de especies y el mantenimiento de la diversidad beta en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills, lo cual está acorde con los postulados realizados por Gentry (1988), Soberón y Peterson (2005), Soberón y

Nakamura (2009), entre otros; y dejando a un plano secundario el ensamblaje por dispersión, en donde la diversidad beta está influenciada por procesos estocásticos relacionados a la limitación por dispersión de las especies (Hubbell 2005), en donde la estructura de las comunidades dependerá predominantemente de la distancia geográfica (Beaudrot y Marshall 2011, Legendre *et al.* 2005).

Hubbell (2005) especula que la hipótesis de ensamblaje por dispersión debe de ser menos frecuentes en comunidades de animales móviles, con lo cual este trabajo afirma la sospecha de Hubbell, en donde organismos altamente móviles, como son los murciélagos responden de una manera más fuerte a las limitantes que el ambiente les impone y en menor grado a las limitantes derivadas por dispersión. Sin embargo esta afirmación no debe generalizarse para todos los grupos de animales, ya que por ejemplo Beaudrot y Marshall (2011) encuentran que las comunidades de primates en África, Sudamérica, Madagascar y Borneo están estructuradas más por limitaciones a la dispersión que por las condiciones del clima.

Lo encontrado en esta investigación está en concordancia con los supuestos que los murciélagos frugívoros y nectarívoros, al habitar principalmente en ambientes tropicales, estos deben de presentar fuertes relaciones con el ambiente (Willig *et al.* 2005; Stevens 2004; Reid 2009; McNab 1988), siendo este el principal mecanismo de ensamblaje murciélagos frugívoros y nectarívoros del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills.

## 5 CONCLUSIONES

La mayor riqueza de especies de murciélagos ocurre a elevaciones bajas, entre los 361 a 1300 m, encontrándose una fuerte relación positiva con las variables climáticas de temperatura y precipitación, lo cual se asocia a limitantes asociadas en la termorregulación de las especies así como a mayor disponibilidad de recursos (alimento y refugio).

Se encontraron dos ensambles estadísticamente distintos, uno asociado a elevaciones bajas desde los 361 a 1003 m, y otro asociado a elevaciones altas, desde los 1185 a 3000 m. Las especies indicadoras del ensamble de tierras bajas son: *D. watsoni*, *D. phaeotis*, *A. jamaicensis*, *C. castanea*, *C. perspicillata*, *C. sowellii*, *G. commissarisi* y *G. soricina*; por su

parte, las especies indicadoras del ensamble de tierras altas son: *S. ludovici*, *S. mordax*, *A. geoffroyi* y *D. azteca*.

Existe una estructura espacial en la composición de especies y el ambiente, en donde las unidades de muestreo ubicadas a poca distancia geográfica se parecen más a lo esperado por el azar, mientras que las unidades de muestreo distantes son más diferentes que lo esperado por el azar.

Por medio del análisis de partición de la varianza, se encontraron relaciones significativas entre la composición de especies de murciélagos y las variables climáticas cuando el espacio fue controlado, por el contrario, las relaciones entre la composición de especies y el espacio fueron no significativas cuando el clima fue controlado. Está evidencia apoya la hipótesis de ensamblaje de nicho como el principal mecanismo para el recambio de especies de murciélagos frugívoros y nectarívoros del gradiente altitudinal.

## **6 BIBLIOGRAFÍA**

1. Barry, R.G. 2008. Mountain weather and climate. Cambridge, United Kingdom. Cambridge University press.
2. Balzarini, M.G; Gonzales, L; Tablada, M; Casanoves, F; Di Rienzo, J.A; Robledo, C.W. 2008. InfoStat software Estadístico: manual del usuario. Editorial Brujas, Córdoba, Argentina. 336 p.
3. Beaudrot, L. y Marshall, A. 2011. Primate communities are structured more by dispersal limitation than by niches. *Journal of Animal Ecology* 80:332-341.
4. Castillo, R. 1984. Geología de Costa Rica: una sinopsis. Editorial Universidad de Costa Rica. Costa Rica. 182 p.
5. Chain-Guadarrama, A; Finegan, B; Vilchez, S; Casanoves, F. 2012. Determinants or rain-forest floristic variation on an altitudinal gradient in southern Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 28:463-481.
6. Colwell, R.K. 2011. Estimates: Statistical Estimation on Species Richness and Shared Species from Samples. Version 9. User's Guide and application. Disponible en: <http://purl.oclc.org/stimates> (Junio del 2012, último acceso).

7. Diamond, J.M. 1973. Distributional ecology of New Guinae birds. *Science* 179:759-769.
8. Dumont, E. 2005. Bats and fruit: an ecomorphological approach. *In* Kunz, T; Fenton, B. eds. *Bat Ecology*. United States. p. 398-429.
9. Gentry, A.H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75:1-34.
10. Gentry, A.H. 1992. Tropical forest biodiversity: distributional patterns and their conservational significance. *Oikos* 63:19-28.
11. Gentry, A.H. 2001. Patrones de diversidad y composición florística en los bosques de las montañas Neotropicales. *In* Kappelle, M; Brown A. eds. *Bosques nublados del neotrópico*. Primera edición. Instituto Nacional de Biodiversidad, INBIO. Costa Rica.
12. Gleason, H.A. 1926. The individualistic concept of plant association. *Bulletin of Torrey Botanical Club* 53: 7-53.
13. Graham, G.L. 1983. Changes in bat diversity along an elevational gradient up the Peruvian Andes. *Journal of Mammalogy* 64:559-571.
14. Hanley, C.O. 1976. Mammals of the Smithsonian Venezuelan project. *Brigham Young University Science Bulletin* 20(5):1-91.
15. Harvey, C; González, J. 2007. Agroforestry systems conserve species-rich but modified assemblages of tropical birds and bats. *Biodiversity Conservancy* 16:2257-2292.
16. Helversen, O; Winter, Y. 2005. Glossophagine bats and their flowers: costs and benefits for plants and pollinators. *In* Kunz, T; Fenton, B. eds. *Bat Ecology*. The University of Chicago press. United States. p. 346-397.
17. Hijmans, R; Cameron, S; Parra, J; Jones, P; Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25:1965-1978.
18. Hubbell, S.P. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology* 19: 166-172.
19. Imbach, P; Molina, L; Locatelli, B; Roupsard, O; Ciais, P; Mahe, G. 2010. Climatology-based regional modelling of potential vegetation and average annual long-term runoff for Mesoamerica. *Hydrology and Earth System Sciences* 14: 1801-1817.

20. Iñiguez-Davalos, L.I. 1993. Patrones ecológicos en la comunidad de murciélagos de la Sierra de Manantlan. *In* Medellín, R; Ceballos, G. eds. Avances en el estudio de los mamíferos de México. Asociación mexicana de mastozoología. Publicaciones especiales, Vol 1:355-370.
21. Kappelle, M. 2001. Costa Rica. *In* Kappelle, M; Brown, A. eds. Bosques nublados del neotrópico. Instituto Nacional de Biodiversidad. Costa Rica. p. 301-370.
22. Kalko, E. 1998. Organization and diversity of tropical bat communities through space and time. *Zoology*, 101:281-297.
23. Kingston, T. 2009. Analysis of species diversity of bat assemblages. *In* Kunz, T; Parsons, S. eds. Ecological and behavioral methods for the study of bats. Second edition. The Johns Hopkins University Press. United States. p. 195-245.
24. Koopman, K.F. 1978. Zoogeography of Peruvian bats with special emphasis of the role Andes. *Am. Mus Novitates* 2651:1-33.
25. Kunz, T; Hodgkinson, R; Weise, C. 2009. Methods of capturing and handling bats. *In* Kunz, T; Parsons, S. eds. Ecological and behavioral methods for the study of bats. Second edition. The Johns Hopkins University Press. United States. p. 3-35.
26. LaVal, R; Rodríguez-H, B. 2002. Murciélagos de Costa Rica. Instituto Nacional de Biodiversidad, INBio. Costa Rica. 320 p.
27. Legendre, P; Fortin, M.J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80(2): 107-138.
28. Legendre, P; Gallagher, E. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129:271-280.
29. Legendre, P; Borcard, D; Peres-Neto, P. 2005. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* 75(4): 435-450.
30. Mangeaud, A; Videla, M. 2005. En busca de la independencia perdida: la utilización de modelos lineales generalizados mixtos en pruebas de preferencia. *Ecologia Austral* 15:199-206.
31. Matteucci, S; Colma, A. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Secretaria general de la organización de los Estados Americanos. Washington D.C. Estados Unidos. 169 p.

32. McCain, C. 2004. The mid-domain effect applied to elevational gradients: species richness of small mammals in Costa Rica. *Journal of Biogeography* 31:19-31.
33. McCain, C. 2007. Could temperature and water availability drive elevational species richness patterns? A global case study for bats. *Global Ecology and Biogeography* 16:1.13.
34. McCain, C; Grytnes, J. 2010. Elevational gradients in species richness. *Encyclopedia of life Sciences*. September 2010:1-10.
35. Macía, M; Ruokolainen, J; Tuomisto, K; Quisbert, H; Cala, D. 2007. Congruence between floristic patterns of trees and lianas in a southwest Amazonian rain forest. *Ecography* 30:561-577.
36. McCune, B; Grace, J. 2002. *Analysis of ecological communities*. Software, Gleneden Beach, Oregon. 304 p.
37. McNab, B.K. 1969. The economics of temperature regulations in Neotropical bats. *Comp Biochem Physiol Part A* 31:227-268.
38. McNab, B.K. 1988. Complications inherent in scaling basal rate of metabolism in mammals. *Quart Rev Biol* 63:25.53.
39. Mac Nally, R. 1996. Hierarchical partitioning as an interpretative tool in multivariate inference. *Austral Journal of Ecology* 21: 224-228.
40. Mac Nally, R. 2002. Multiple regression and inference in ecology and conservation biology: further comments on identifying important predictor variables. *Biodiversity and Conservation* 11: 1397-1401.
41. Malhi, Y; Silman, M; Salinas, N; Bush, M; Meir, P; Saatchi, S. 2010. Introduction: elevation gradients in the tropics: laboratories for ecosystem ecology and global change research. *Global Change Biology* 16:3171-3175.
42. Medellín, R; Equihua, M; Amin, M. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in Neotropical rainforests. *Conservation Biology* 14:1666-1675.
43. Melo, F; Rodríguez-Herrera, B; Chazdon, R; Medellín, R; Ceballos, G. 2009. Small tent-roosting bats promote dispersal of large-seeded plants in a Neotropical forest. *Biotropica* 41(6): 737-743.
44. Meyer, C; Aguiar, L; Aguirre, L; Baumgarten, J; Clarke, M; Cosson, J.F; Villegas, S.E; Fahr, J; Faria, D; Henry, M; Hodgkison, R; Jenkins, R; Jung, K; Kinston, T; Kunz, T; MacSwiney, C; Moya, I; Pons, J.M; Racey, P; Rex, K; Sampaio, E; Stoner, K; Voigt, C;

- von Staden, D; Weise, C; Kalko, E. 2010. Long-term monitoring of tropical bats for anthropogenic impact assessment: gauging the statistical power to detect population change. *Biological Conservation* 143:2707-2808.
45. Molhagen, T.R; Bogan, M.A. 1997. Bats of the Henry Mountains region of southeaster Utah. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University*, 170:1-13.
  46. Muñoz Arango, J. (1990). Diversidad y hábitos alimenticios de murciélagos en transectos altitudinales a través de la Cordillera Central de los Andes en Colombia. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 25:1-17.
  47. Muscarella, R; Fleming, T. 2007. The role of frugivorous bats in tropical forest succession. *Biol. Rev* no.82:573-590.
  48. Neuweilev, G. 2000. *The biology of bats*. Oxford Univerity Press. New York. Estados Unidos. 216 p.
  49. Patterson, B.D; Pacheco, V; Solari, S. 1996. Distributions of bats along an elevational gradient in the Andes of southeastern Peru. *Journal of Zoology* 240:637-658.
  50. Pearson, R; Dawson, P. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12:361-371.
  51. Pierson, E.D; Rainey, W.E; Corbe, C. 2001. Seasonal patterns of bat distribution along altitudinal gradient in the Sierra Nevada. Report to California State University at Sacramento Foundation, Yosemite Association, and Yosemite Fund, CA.
  52. Potts, M.D; Ashton, P.S; Kaufman, L.S; Plotkin, J.B. 2002. Habitat patterns in tropical rain forests: a compararison of 105 plots in northwest Borneo. *Ecology* 83:2782-2997.
  53. Reid F. 2009. *A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico*. Second edition. Oxford Univerity Press. 346 p.
  54. Rodríguez-Herrera, B. 2004. Distribución altitudinal, endemismo y conservación de mamíferos en la cuenta del río Savegre, Costa Rica. *Brenesia* 61:53-62.
  55. Rodríguez-Herrera, B. 2003. Los taxidermistas del Museo Nacional, su aporte a la zoología de Costa Rica. *In* Peraldo, G. ed. *Ciencia y Técnica en la Costa Rica del siglo XIX*. Editorial Tecnológica de Costa Rica. Cartago, Costa Rica. pp. 347-365.
  56. Rodríguez-Herreda, B; Wilson, D.E. 1998. Distribution of the bats of Costa Rica. 11th International Bat Research Conference. Brasilia University. Brazil. P 20.

57. Ruiz, A. 2006. Termoregulación, recursos y límites altitudinales en murciélagos frugívoros y nectarívoros andinos. Ph.D. Tesis. Universidad de Los Andes. 212 p.
58. Sánchez-Cordero, V. 2001. Elevational gradients of diversity for rodents and bats in Oaxaca, Mexico. *Global Ecology and Biogeography* 10:63-73.
59. Sesnie, S; Finegan, B; Gessler, P; Ramos, Z. 2009. Landscape-scale environmental and floristic variation in Costa Rica old-growth rain forest remnants. *Biotropica* 41:16-26.
60. Simmons, N. 2005. Bats of the world. *In* Wilson, D.E; Reeder, D.M. eds. *Mammal species of the world*. 3ra edición. The Johns Hopkins University press.
61. Soberón, J; Nakamura, B. 2009. Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *PNAS* 106(2):19644-19650.
62. Soberón, J; Peterson, A. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2:1-10.
63. Speakman, J; Thomas, D. 2005. Physiological ecology and energetics of bats. *In* Kunz, T; Fenton, B. eds. *Bat Ecology*. The University of Chicago press. United States. p. 398-429.
64. Stevens, R.D. 2004. Untangling latitudinal richness gradients at higher taxonomic level: familial perspectives on the diversity of new world bat communities. *Journal of Biogeography* 31: 665-674.
65. Szewczak, J.M; Szewczak, S.M; Morison, M.L; Hall, L.S. 1998. Bats of the White-Inyo Mountains of California-Nevada. *Great Basin Naturalist* 58:66-75.
66. Thiollay, J. 1992. Influence of selective logging on bird species diversity in a Guianan Rain Forest. *Conservation Biology* 6:47-63.
67. Timm, R; Wilson, D.E; Clauson, R.K; La Val, R; Vaughan, C. 1989. Mammals of the La Selva-Braulio Carillo complex, Costa Rica. *North American Fauna* 75:1-162.
68. Timm, R; LaVal, R; Rodríguez-H, B. 1999. Clave de campo para los murciélagos de Costa Rica. *Brenesia* 52:1-32.
69. Turner, M; Gardner, R; O'Neill, R. 2001. *Landscape ecology in theory and practice: patterns and process*. Library of congress cataloging in publication data. Springer. United States. 401p.
70. Willig, M.R; Patterson, B.D; Stevens, R.D. 2005. Patterns of range size, richness and body size. *In* Kunz, T; Fenton, B. eds. *Bat Ecology*. The University of Chicago press. United States. p. 580-621.

## ANEXO 1

Listado total de especies y abundancias observadas de murciélagos en las 28 unidades de muestreo instaladas en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills. G = Gremio; F = Frugívoro; N = Nectarívoro; IA = Insectívoro Aéreo; IF = Insectívoro de Follaje; C = Carnívoro; O= Omnívoro (gremios tróficos identificados de acuerdo a Kalko 1998).

Especie	G	bmh-P						bp-P						bp-MB						bp-M						TOTAL						
		361	391	420	496	543	599	677	880	971	989	1003	1185	1298	1317	1437	1526	1600	1700	2000	2171	2320	2600	2677	2730		2771	2831	2977	3000		
<i>Artibeus Jamaicensis</i>	F	-	-	-	1	3	-	3	4	3	5	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	25
<i>Artibeus lituratus</i>	F	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
<i>Carollia castanea</i>	F	2	6	1	-	3	-	-	1	-	2	1	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	19
<i>Carollia perspicillata</i>	F	3	9	3	8	1	2	-	9	3	10	3	1	1	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	57
<i>Carollia sowelli</i>	F	2	1	-	3	-	1	1	3	2	3	1	4	-	-	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	24
<i>Centurio senex</i>	F	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4
<i>Chiroderma salvini</i>	F	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>Dermanura azteca</i>	F	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	2	8	4	2	-	3	11	-	2	-	-	-	-	-	-	-	35	
<i>Dermanura phaeotis</i>	F	3	3	3	1	1	-	-	4	2	3	4	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	26
<i>Dermanura tolteca</i>	F	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	2	2	6	3	9	-	3	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	29
<i>Dermanura watsoni</i>	F	6	5	5	4	6	3	1	10	13	7	10	3	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	75
<i>Enchisthenes hartii</i>	F	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
<i>Mesophylla macconnelli</i>	F	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Platyrrhinus helleri</i>	F	-	-	-	1	-	-	-	1	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4
<i>Platyrrhinus vittatus</i>	F	-	-	-	-	-	-	-	4	5	2	3	31	-	3	2	4	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	58
<i>Sturnira ludovici</i>	F	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	18	8	10	7	41	6	8	3	6	25	22	48	-	5	12	4	1	224		

<i>Sturnira mordax</i>	F	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	2	12	1	19	-	-	4	1	1	-	-	-	-	-	-	-	46
<i>Vampyressa thylene</i>	F	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4
<i>Vampyriscus nimphaea</i>	F	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>Anoura cultrata</i>	N	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Anoura geoffroyi</i>	N	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1	3	2	2	1	4	-	-	-	-	-	1	-	15
<i>Choeroniscus godmani</i>	N	-	-	-	1	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4
<i>Glossophaga commissarisi</i>	N	-	0	2	-	-	-	-	2	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6
<i>Glossophaga soricina</i>	N	2	-	1	1	-	1	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7
<i>Hylonycteris underwoodi</i>	N	-	-	-	-	2	-	1	3	-	2	3	-	1	-	1	1	-	-	2	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	17
<i>Lonchophylla robusta</i>	N	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>Eptesicus fuscus</i>	IA	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Lasiurus blossevillii</i>	IA	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
<i>Micronycteris hirsuta</i>	IF	-	-	1	-	1	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4
<i>Micronycteris microtis</i>	IF	-	-	-	-	-	-	-	-	3	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6
<i>Micronycteris nicefori</i>	IF	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>Myotis keaysi</i>	IA	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	4	-	3	1	23	3	6	5	1	5	2	3	-	-	-	-	-	57	
<i>Myotis nigricans</i>	IA	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Myotis oxyotus</i>	IA	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4
<i>Pteronotus parnellii</i>	IA	-	2	-	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8
<i>Saccopteryx bilineata</i>	IA	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Thyroptera tricolor</i>	IA	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	
<i>Tonatia saurophila</i>	IF	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Chrotopterus auritus</i>	C	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>Phyllostomus hastatus</i>	O	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<b>TOTAL</b>		<b>21</b>	<b>26</b>	<b>17</b>	<b>30</b>	<b>25</b>	<b>8</b>	<b>7</b>	<b>43</b>	<b>34</b>	<b>39</b>	<b>36</b>	<b>66</b>	<b>15</b>	<b>38</b>	<b>19</b>	<b>84</b>	<b>12</b>	<b>62</b>	<b>16</b>	<b>20</b>	<b>50</b>	<b>27</b>	<b>59</b>	<b>2</b>	<b>9</b>	<b>12</b>	<b>4</b>	<b>2</b>	<b>783</b>		

## **ARTICULO 2. IMPACTO POTENCIAL DEL CAMBIO CLIMÁTICO SOBRE LA DISTRIBUCIÓN DE MURCIÉLAGOS FRUGÍVOROS Y NECTARÍVOROS EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL DE COSTA RICA.**

### **RESUMEN**

Diferentes tipos de estudios así como organismos internacionales advierten sobre cambios severos en el clima a causa de diversas actividades humanas, los cuales tendrán diferentes efectos sobre la biodiversidad y el bienestar de la humanidad (Araujo y Rahbek 2006; Hannah *et al.* 2005; IPCC 2007; Körner *et al.* 2005, entre otros). El presente estudio tiene por objetivo evaluar el efecto potencial del cambio climático sobre la distribución de diez especies de murciélagos frugívoros y nectarívoros en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills, ubicado en el extremo oeste de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica, utilizando para ello escenarios climáticos futuros de la familia A1B para un horizonte de tiempo al 2020 y 2080. La modelación de las distribuciones actuales y potenciales futuras de las especies se realizó por medio de la técnica de Ordenación Aditiva Restringida, la cual es una variante de los modelos aditivos generalizados (GAM). Para el caso de la modelación de la distribución actual, se modeló la abundancia predicha para un área de  $1\text{km}^2$ , la cual corresponde al área mínima de información de las variables climáticas. Para el caso de las modelaciones futuras se modeló la presencia y ausencia de las especies. Las variables tomadas en cuenta para predecir la distribución actual de las especies fueron la temperatura promedio anual y la temperatura máxima del mes más cálido; el potencial impacto del cambio climático fue evaluado al reemplazar las variables climáticas actuales por variables provenientes de los escenarios climáticos futuros. Para los escenarios A1B proyectados para el 2020 se prevé un aumento de la temperatura promedio anual de aproximadamente  $1^{\circ}\text{C}$ , mientras que para los escenarios A1B para el 2080 se prevé un aumento aproximado de  $4^{\circ}\text{C}$  de la temperatura promedio anual. Los modelos futuros predicen un aumento altitudinal en el área de distribución así como migraciones altitudinales de las especies asociadas a elevaciones medias y altas, la cual se da en dirección norte a sur del gradiente

altitudinal. Seis especies presentaron una reducción de entre el 60 al 85% del área óptima total que potencialmente pueden ocupar para el año 2080 con respecto a la distribución actual, lo que representa una grave amenaza para la perpetuidad de estas especies. Las zonas de elevación baja del gradiente altitudinal experimentan una pérdida neta de biodiversidad, debido a que no existen especies que reemplacen a las que migran a elevaciones superiores, fenómeno conocido como desgaste biótico. Las distancia euclídeas calculadas entre el área actual de distribución y el área potencial que éstas pueden ocupar para el 2080 son de entre 6300 a 17700 metros, lo cual para las especies de murciélagos no sería una limitante en la búsqueda de nuevos lugares que se ajusten a sus tolerancias ambientales, esto debido a que son organismos altamente móviles.

*Palabras clave*

*Cambio climático, murciélagos frugívoros y nectarívoros, Ordenación Aditiva Restringida, gradiente altitudinal, migración altitudinal.*

## **1 INTRODUCCIÓN**

El cambio climático, además de originar cambios en los patrones de precipitación y temperatura así como aumento de perturbaciones climáticas, también está modificando las comunidades biológicas, aumentando el riesgo de la pérdida de biodiversidad que ya está en marcha debido a otros factores de estrés, como lo es la fragmentación y transformación de paisajes naturales (Hannah *et al.* 2005). Por tal motivo, la comunidad científica así como las personas encargadas de la gestión de los recursos naturales necesitamos urgentemente entender las posibles consecuencias de estos cambios en la distribución de las especies, los riesgos de extinción, la fenología, así como en las interacciones bióticas (McCain y Colwell 2011; Rosenzweig *et al.* 2007).

Muchas especies han extendido sus rangos de distribución hacia los polos o altitudes mayores en latitudes templadas; la evidencia de tales cambios es escasa para los trópicos, donde el gradiente en la temperatura superficial latitudinal hace que los cambios altitudinales sean más probables (Colwell *et al.* 2008). Las montañas poseen un alto riesgo

asociado con la modificación de los regímenes climáticos, ya que ha sido demostrado que estos factores afectan los patrones de distribución altitudinal de las especies. Así mismo, son sitios donde se concentra la mayor parte de la diversidad terrestre del planeta, alto endemismo, poseen especies que actualmente ya están en alto riesgo de extinción, y proveen una serie de servicios de los cuales depende el bienestar humano (McCain y Colwell 2011; Körner *et al.* 2005).

Un ejemplo histórico acerca de cómo los cambios en los regímenes climáticos afecta a la biodiversidad es presentado por Islebe y Hooghiemstra (1997) para la Cordillera de Talamanca, en donde por medio de evidencia palinológica se demuestra que una reducción de solamente entre 1.5 a 2.5°C registrados hace aproximadamente 13,000 años origino una redistribución vertical de los tipos de bosques presentes en la Cordillera, en donde el máximo de elevación que alcanzaban las ecosistemas forestales era alrededor de los 2300 m, a diferencia de la actualidad, en donde los bosques forestales dominados por *Quercus* pueden alcanzar hasta los 3000 a 3200 m (Kappelle *et al.* 1995).

Estudiar los potenciales efectos del cambio climático sobre los organismos montanos es una valiosa oportunidad para medir y comprender los impactos que estos cambios tendrán sobre la biota (Williams *et al.* 2007; McCain y Colwell 2011), información que podrá ser utilizada para la implementación de estrategias y acciones de conservación adecuadas bajo un entorno cambiante (Parmesan y Galbraith 2004; Rosenzweig *et al.* 2007). La utilización de escenarios de posibles climas futuros en base al entendimiento de cómo funciona el clima y los factores que lo afectan es una valiosa herramienta para el estudio de los potenciales efectos de los cambios climáticos sobre los sistemas naturales y sociales (Raper y Giorgi 2005), aunque hay que reconocer que la incertidumbre de estos modelos es alta (Araújo *et al.* 2005; Pearson *et al.* 2006).

En el contexto del estudio de los impactos del cambio climático sobre comunidades de murciélagos, se predicen efectos negativos para diferentes grupos estudiados, en donde se prevé una reducción de las poblaciones así como cambios en la distribución de las especies, aumentando las amenazas actuales que enfrenta este grupo de mamíferos (Adams 2010; Hughes *et al.* 2012; Rebelo *et al.* 2010).

Las principales razones que motivaron el presente estudio se relacionan con explorar los potenciales impactos que el cambio climático tendrá sobre organismos que poseen relaciones mutualistas bastante estrechas con especies vegetales, de tal manera que se explore el papel que estos organismos pueden desempeñar en la adaptación de los bosques tropicales a futuros cambios climáticos. Otra razón, es que estos murciélagos presentan una serie de limitaciones en su distribución relacionados con aspectos fisiológicos y de obtención de recursos, en donde la distribución de estos organismos se encuentra restringida a las franjas tropicales y subtropicales de América, presentando límites altitudinales de distribución bastante marcados (Simmons 2005; Willig *et al.* 2005), lo que hace suponer que estos organismos establezcan relaciones estrechas con el ambiente.

Echeverría (2012) evaluó la importancia del ambiente, la elevación y el espacio (dada por distancia geográfica entre pares de unidades de muestreo) sobre la composición de las especies de murciélagos frugívoros y nectarívoros para el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills, encontrando una fuerte evidencia que apoya la hipótesis de ensamblaje de nicho como el principal mecanismo para el recambio de especies que ocurre a lo largo del gradiente altitudinal, con lo cual se justifica el realizar modelos de distribución de especies relacionando datos ecológicos derivados de conteos de murciélagos con características ambientales actuales, siendo factible el uso de estos organismos como indicadores de potenciales cambios climáticos.

## 2 MATERIALES Y MÉTODOS

### 2.1 Área de Estudio

El área de estudio está ubicada sobre la vertiente del mar Atlántico, en el extremo oeste de la Cordillera de Talamanca y denominada en esta investigación como *gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills*. El área está delimitada por la división de aguas continental en la parte superior y por los ríos Reventazón y Matina al Norte y Sur respectivamente. Tiene un área aproximada de 227674 ha y una variación altitudinal de 300 a 3400 msnm (Figura 1).

La Cordillera de Talamanca se formó tanto por la acumulación de sedimentos del Terciario marino como por actividad volcánica (Castillo 1984). Con respecto a la biogeografía actual de la zona y en particular con la fitogeografía, esta presenta una gran afinidad con los bosques de los Andes y en menor grado con los bosques mesófilos de las montañas ubicadas al norte de Mesoamérica (México y Guatemala), esto debido a limitaciones en la dispersión de las especies a causa de la depresión nicaragüense, la cual separa las montañas del norte de América Central de las de Costa Rica y Panamá (Kappelle 2001).

### 2.2 Selección de sitios y muestreo de murciélagos

Se diseñó un muestreo estratificado en función de las cuatro zonas de vida (Holdridge 1978) presentes en el área de estudio, las cuales corresponden a cuatro estratos altitudinales, siendo estos: bosque muy húmedo Premontano (bmh-P) de los 361 a 676 m, bosque pluvial Premontano (bp-P) de los 880 a 1317 m, bosque pluvial Montano Bajo (bp-MB) de los 1437 a 2320 m, y bosque pluvial Montano (bp-M) de los 2600 a 3000 m. Para cada estrato altitudinal se establecieron 7 unidades de muestreo, tomando en cuenta los siguientes criterios: a) estar dentro de zonas poco alteradas por actividades humanas, b) estar separadas entre sí a una distancia horizontal de al menos 500 metros, y c) que abarquen el máximo de variación posible de la altitud dentro del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills. En la Figura 1 aparece la ubicación de las 28 unidades de muestreo instaladas en el gradiente altitudinal.

Cada unidad de muestreo tuvo un esfuerzo de dos noches utilizando cuatro redes de niebla de 12 metros de largo \* 2.5 metros de alto, las cuales permanecieron abiertas desde las 18:00 a 24:00 horas. Las redes fueron colocadas en sitios ubicadas a lo largo de las rutas de vuelo utilizadas por murciélagos, como lo son senderos, caminos y zonas naturales desprovistas de vegetación. Las redes se colocaron en diferentes posiciones entre las dos noches de muestreo por unidad muestral con el fin de aumentar la captura de murciélagos (Kingston 2009, Kunz *et al.* 2009). Los muestreos de murciélagos se realizaron en un lapso de seis meses (febrero a Julio del 2012). Cada mes se muestreó entre cuatro y cinco unidades de muestreo diferentes, en donde los eventos de muestreo fueron intercalados utilizando varios estratos altitudinales por mes, maximizando de esta forma la separación entre eventos de muestreo en un mismo estrato altitudinal.

Solamente se realizaron modelos de distribución actual y futura para especies de murciélagos frugívoros y nectarívoros. El resto de gremios de murciélagos no fueron evaluados debido a que la utilización de redes de niebla es eficiente principalmente para el muestreo de murciélagos filostómidos, siendo la gran mayoría de estos, murciélagos frugívoros y nectarívoros (Patterson *et al.* 1996).

Los murciélagos capturados fueron identificados hasta especie con base a caracteres taxonómicos externos propuestos por Timm *et al.* (1999); cada murciélago fue marcado por medio de corte de pelo para evitar que fueran contados dos veces durante un mismo evento de muestreo. A cada individuo se le registró el sexo, estado reproductivo, longitud del antebrazo, hora de captura y número de red en la que fue capturado.

### **2.3 Variables utilizadas para modelar la distribución actual y futura de murciélagos**

Las variables climáticas utilizadas en la modelación actual y futura de los murciélagos provienen de capas de Sistema de Información Geográfico en formato raster con una resolución de 1 km<sup>2</sup> el píxel de las siguientes variables: temperatura promedio anual, temperatura máxima del mes más cálido, precipitación del trimestre más seco y precipitación del trimestre más cálido. La información del clima actual fue obtenida de la base de datos mundial WorldClim (<http://worldclim.org/bioclim.htm>), la cual ha sido

elaborada utilizando promedios anuales para el periodo de 1950 – 2000 derivados de interpolaciones de estaciones meteorológicas a nivel global y utilizando modelos elevacionales, entre otros (Hijmans *et al.* 2005).

Las variables climáticas utilizadas para modelar la distribución potencial de murciélagos bajo escenarios de cambio climático provienen de 13 escenarios de la familia A1 (siete para un horizonte de tiempo al 2020 y seis para 2080). Según el IPCC (2000), la familia A1 describe un mundo futuro con rápido crecimiento económico; una población mundial que alcanza su valor máximo hacia mediados del siglo, disminuyendo posteriormente; y una rápida introducción de tecnologías nuevas y más eficientes. Esta familia de escenarios se compone de tres grupos, en donde para modelar la distribución de especies se escogió el grupo A1B, el cual se caracteriza por la utilización equilibrada de fuentes de energía, siendo un grupo de escenarios al cual se le relaciona una emisión de gases de efecto invernadero moderada con respecto a los otros dos grupos de escenarios de la familia A1 (IPCC 2000).

Los escenarios de climas futuros fueron obtenidos de la página web: <http://www.ccafs-climate.org/> con una resolución de 30 segundos (1 km<sup>2</sup> de píxel) en formato ASCII y convertidos a formato raster por medio del programa ArcMap versión 9.3. Estos escenarios han sido proporcionados por el Programa de Investigación sobre Cambio Climático, Agricultura y Seguridad Alimentaria (CCAFS por sus siglas en inglés) así como por el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). La alta resolución de los escenarios utilizados fue obtenida por medio del método Delta, el cual se caracteriza en que las anomalías climáticas originales detectadas por los modelos de circulación para una escala mayor se aplica a un clima de referencia determinado en una superficie de alta resolución. El Cuadro 1 muestra los atributos de la elevación y climáticos actuales y futuros provenientes de las 28 unidades de muestreo establecidas en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills. Los datos de los escenarios climáticos futuros provienen de 13 modelos de la familia A1B utilizando diferentes modelos de circulación general.

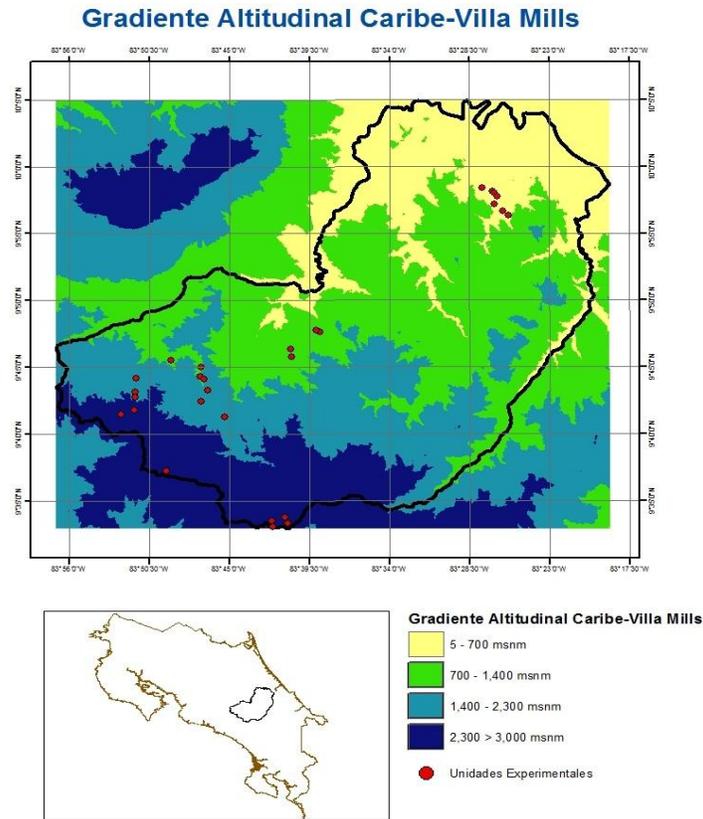


Figura 1. Gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills. Elaboración propia. Fuente: Imágenes ASTGTM\_NO9W084\_dem y ASTGTM\_N10W084\_dem en formato tif, disponible gratuitamente en el portal: <http://gdem.ersdac.jspacesystems.or.jp>.

Cuadro 1. Elevación y atributos climáticos actuales y futuros de las 28 unidades de muestreo.

	Clima Actual		Escenarios 2020		Escenarios 2080	
	Media $\pm$ DE	Rango	Media $\pm$ DE	Rango	Media $\pm$ DE	Rango
Elevación (msnm)	1552,50 $\pm$ 169,54	361-3000				
Temperatura promedio anual $^{\circ}$ C	17,69 $\pm$ 5,08	9,59-24,33	18,81 $\pm$ 5,03	10,80-25,70	21,26 $\pm$ 5,07	12,80-29,20
Temperatura máxima mes más cálido $^{\circ}$ C	23,69 $\pm$ 5,59	15,10-30,50	24,60 $\pm$ 5,55	15,70-32	27,08 $\pm$ 5,59	17,80-36,30
Precip. trimestre más seco (mm)	410 $\pm$ 208	111-663	376 $\pm$ 204	41-695	270 $\pm$ 205	26 - 765
Precip. del trimestre más cálido (mm)	762 $\pm$ 143	506-1033	672 $\pm$ 162	296-1101	529 $\pm$ 299	52 - 1568

## 2.4 Análisis de datos

### 2.4.1 Construcción de modelos predictivos actuales y futuros

La modelación de la distribución actual y potencial de murciélagos se realizó utilizando la técnica de Ordenación Aditiva Restringida (CAO por sus siglas en inglés), en donde la palabra “ordenación” significa un ordenamiento o disposición de especies y sitios en relación con uno o varios gradientes ambientales (Yee 2006). CAO es una generalización de la ordenación restringida cuadrática (CQO), también llamada ordenación canónica Gaussiana, en donde las curvas simétricas en forma de campana de las variables de respuesta son reemplazadas por curvas suavizadas (Yee 2006). En términos generales, los modelos CAO son técnicas de ordenación basados en modelos aditivos generalizados (GAM), caracterizados por presentar una reducción de la dimensionalidad de las covariables en una combinación lineal llamada variable latente, los cuales son útiles para varios tipos de datos ecológicos, en los que se relacionan especies con variables predictivas, donde las variables de respuesta pueden ser datos de detección/no detección y/o conteos con inflación de ceros o sobre dispersión (Yee 2006).

En los modelos CAO, las especies son ordenadas en un espacio unidimensional (Rank = 1) a lo largo de un vector (eje x) que es construido por medio de los diferentes pesos de los “coeficientes de restricción”, los cuales son calculados a partir de las variables predictivas (latentes) (Yee 2006). El modelo CAO fue construido en base a las abundancias que presentaron diez especies de murciélagos en 28 unidades de muestreo instaladas en el gradiente altitudinal Caribe Villa Mills (variables de respuesta) así como con las variables climáticas seleccionadas utilizando una función de enlace de tipo Log. En base a los resultados de los coeficientes de restricción se decidió eliminar del modelo a las variables relacionadas con la precipitación debido a que los valores de peso de los coeficientes eran menores a 0,005, lo que indica que estas variables no están ejerciendo una contribución importante al modelo (Yee 2006). Por lo anterior, tanto los modelos de distribución actual como futura, se basan en un gradiente de temperatura.

El modelo puede ser escrito de la siguiente forma:

$$\text{Log } \mu_{is} = f_s(v_i) \quad s = 1, \dots, S.$$

En donde  $\mu_{is}$  es la probabilidad de la especie  $s$  esté presente en un sitio con variables ambientales  $v_i$  y  $f_s$  es una arbitraria función suavizadora.

El modelo ajustado sirvió para predecir las abundancias de las especies en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills, en donde la información es presentada en mapas elaborados por medio de capas en formato raster con una resolución de  $1\text{km}^2$  el píxel, la cual es la resolución de la cual proviene la información de las variables climáticas utilizadas. Estos análisis se realizaron usando el programa R y utilizando las librerías VGAM, sp y maptools (Balzarini *et al.* 2008; Yee 2006; Yee 2010). Los mapas fueron editados utilizando el programa ArcMap versión 9.3. El ajuste del modelo actual fue medido por medio de un pseudo- $R^2$ , el cual se define como la proporción de la varianza de la variable respuesta que está siendo explicado por las variables predictivas (Hu *et al.* 2006). El pseudo- $R^2$  fue calculado como la raíz cuadrada de la correlación entre la abundancia observada y la abundancia predicha por el modelo en las 28 unidades de muestreo instaladas.

Las variables climáticas utilizadas para ajustar el modelo predictivo de las abundancias de murciélagos actual fueron reemplazados por variables climáticas provenientes de 13 escenarios futuros para un horizonte de tiempo 2020 y 2080, obteniendo de esta manera modelos predictivos futuros de presencia/ausencia de las especies de murciélagos del gradiente altitudinal. Se presentan tres mapas de distribución por especie, uno es el área actual que potencialmente puede ser ocupada por los murciélagos, la cual está dada como las abundancias predichas por  $1\text{km}^2$ . Los dos restantes, proyectan el área que potencialmente puede ser ocupada por los murciélagos utilizando escenarios climáticos A1B para el 2020 y 2080, en donde el área con menor incertidumbre fue calculada como aquella en donde el 100% de los escenario (7 para el 2020 y 6 para el 2080) predicen la presencia de las especies de murciélagos (IPCC 2000).

El área de distribución de las especies de murciélagos en los modelos actuales fue calculada para el total de los píxeles con abundancias predichas iguales o mayores a uno, y para el caso de los modelos futuros sobre el 100% de las píxeles que registraron una presencia. La distancia euclídea de dispersión de la especie entre el área actual ocupada por la especie y el área potencialmente ocupada para los años 2020 y 2080 fue calculada promediando las

coordenadas geográficas planas de los datos de presencia de las especies, midiendo posteriormente las distancias euclídeas entre los tres pares de puntos obtenidos.

### 3 RESULTADOS

#### 3.1 Modelos predictivos de distribución actual y futura

Los modelos de distribución de las diez especies de murciélagos ajustados por medio de la técnica de ordenación CAO en relación al gradiente de temperatura construido (variable latente) identificó los puntos óptimos de distribución, siendo estos las zonas donde se alcanzan las mayores abundancias predichas, así como los rangos de tolerancia ambiental de los murciélagos (Yee 2006) (Cuadro 2). Los valores resultantes de los coeficientes de restricción calculados para el modelo ajustado fueron de 0,84 para la temperatura promedio anual y de -0,59 para la temperatura máxima del mes más cálido. La ordenación muestra que las especies *D. watsoni*, *C. perspicillata*, *C. sowelli* y *A. jamaicensis* podrían encontrarse a elevaciones más bajas, dado que las funciones ajustadas de estas especies están truncadas en el extremo de menor elevación del gradiente altitudinal. Los modelos ajustados para las seis especies restantes (*P. vittatus*, *D. tolteca*, *S. ludovici*, *S. mordax*, *D. azteca* y *A. geoffroyi*) presentan óptimos y límites definidos de tolerancias ambientales (Figura 2; Anexo 1).

Cuadro 2. Rangos de temperatura predichos y valores de pseudo- $R^2$  de los modelos ajustados de distribución actual de las especies de murciélagos. ND: Límite no definido.

<i>Especie</i>	<i>Temp. Prom. °C</i>	<i>Temp. mes cálido °C</i>	<i>Pseudo -R<sup>2</sup></i>	<i>Especie</i>	<i>Temp. Prom. °C</i>	<i>Temp. mes cálido °C</i>	<i>Pseudo -R<sup>2</sup></i>
<i>D. watsoni</i>	18.3 – ND	24.5 – ND	0,91	<i>D. tolteca</i>	13,5 – 21,4	18,6 – 28	0,49
<i>A. jamaicensis</i>	21.4 – ND	28 – ND	0,80	<i>A. geoffroyi</i>	11,2 – 17,9	16,3 – 24,2	0,52
<i>C. perspicillata</i>	18.3 – ND	24.5 – ND	0,55	<i>D. azteca</i>	11,3 – 18,7	16,4 – 25	0,53
<i>C. sowelli</i>	18.5 – ND	24.7 – ND	0,62	<i>S. mordax</i>	12,1 – 18,7	17,1 – 25	0,48
<i>P. vittatus</i>	16 – 21,8	21,7 – 28,4	0,89	<i>S. ludovici</i>	10 – 21,8	15,1 – 28,4	0,50

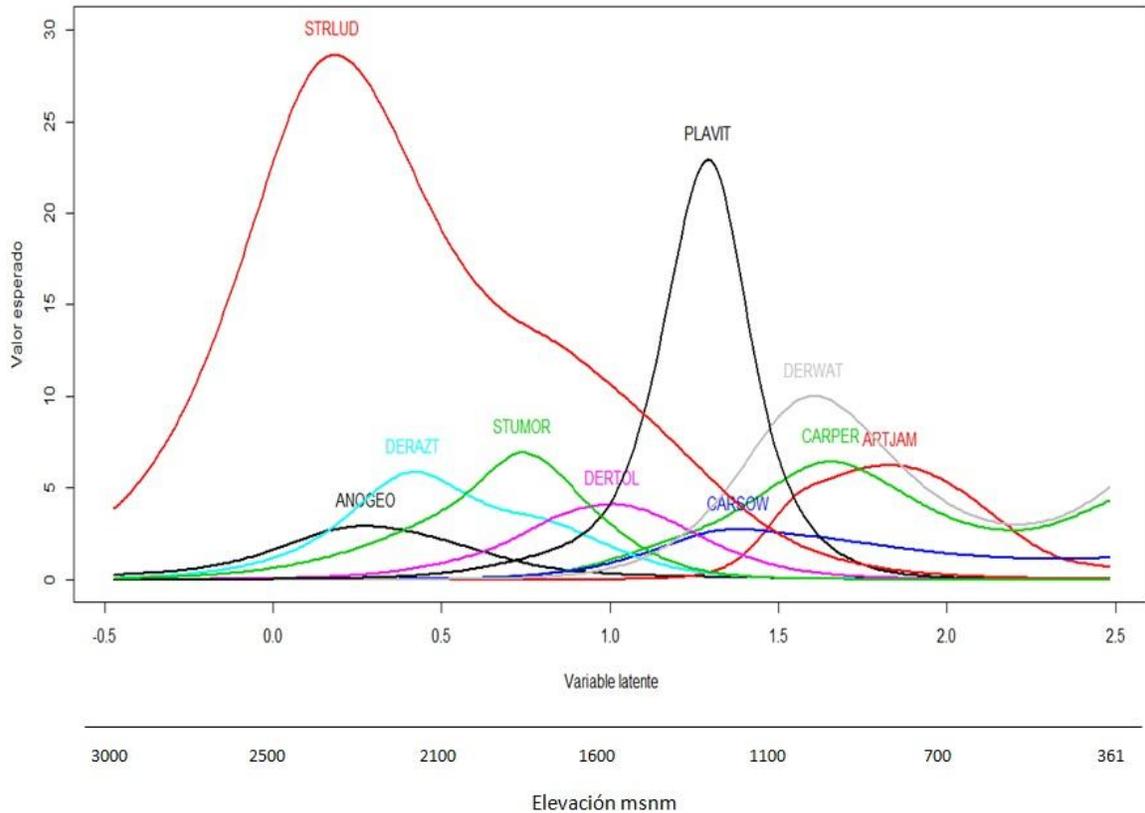


Figura 2. Modelo de ordenación Aditivo Restringido proveniente de conteos de murciélagos en 28 unidades de muestreo del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills. Las especies han sido etiquetadas por medio de las siguientes abreviaturas: STRLUD, *S. ludovici*; ANOGEO, *A. geoffroyi*; DERAZT, *D. azteca*; STUMOR, *S. mordax*; DERTOL, *D. tolteca*; PLAVIT, *P. vittatus*; CARSOW, *C. sowellii*; DERWAT, *D. watsoni*; CARPER, *C. perspicillata*; ARTJAM, *A. jamaicensis*.

La Figura 3 muestra los mapas de distribución actual y futura de las especies de murciélagos modeladas y los rangos altitudinales de distribución histórica reportados para Mesoamérica basados en los trabajos de La Val y Rodríguez-H (2002) y Reid (2009) así como los rangos altitudinales actuales y potenciales para los años 2020 y 2080 utilizando escenarios de cambio climático de la familia A1B.

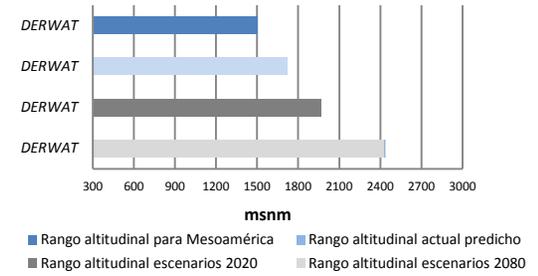
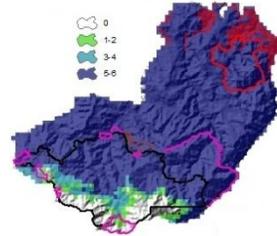
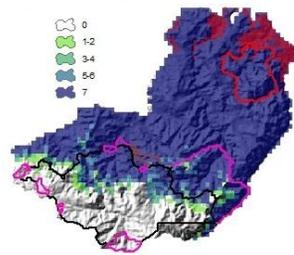
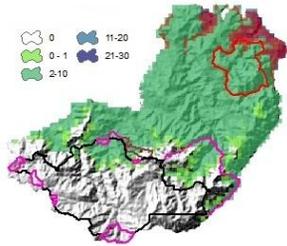
Modelos Actuales

Modelos Escenarios 2020

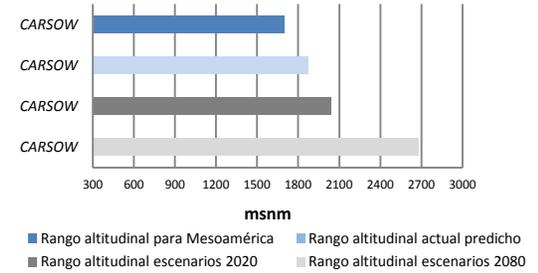
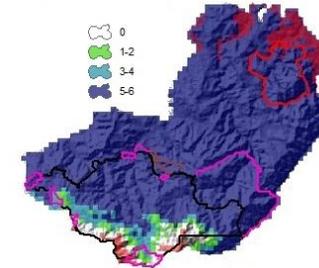
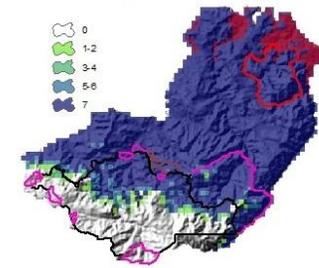
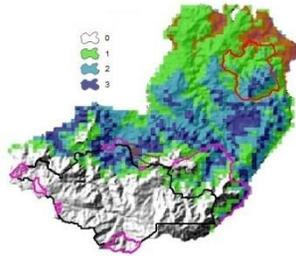
Modelos Escenarios 2080

Distribuciones altitudinales

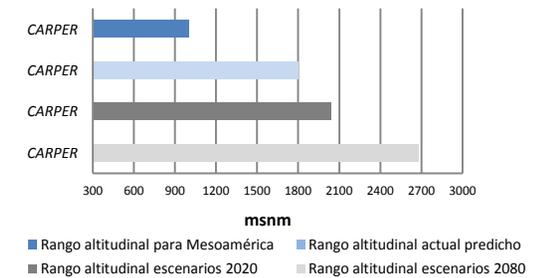
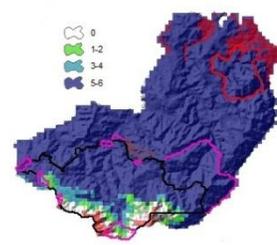
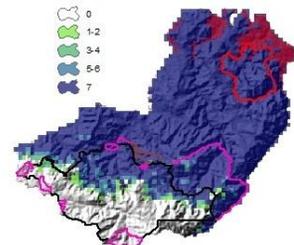
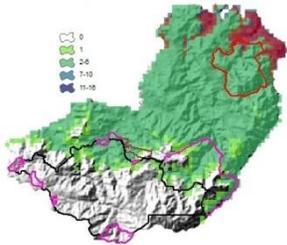
a) *Dermanura watsoni*



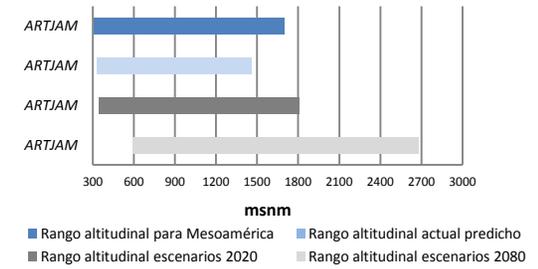
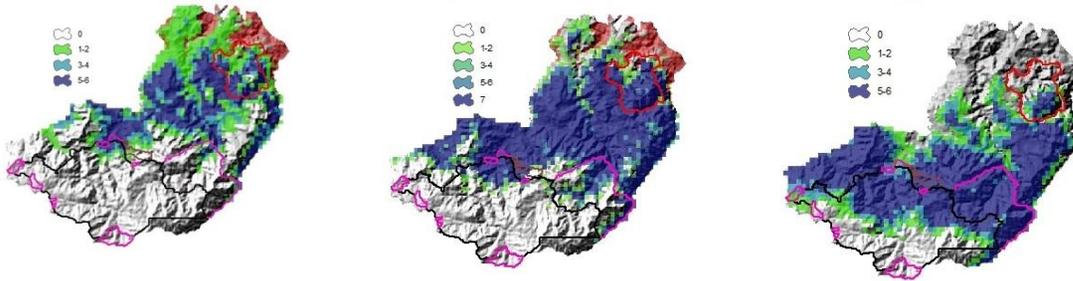
b) *Carollia sowelli*



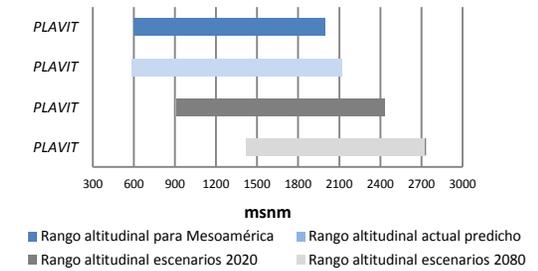
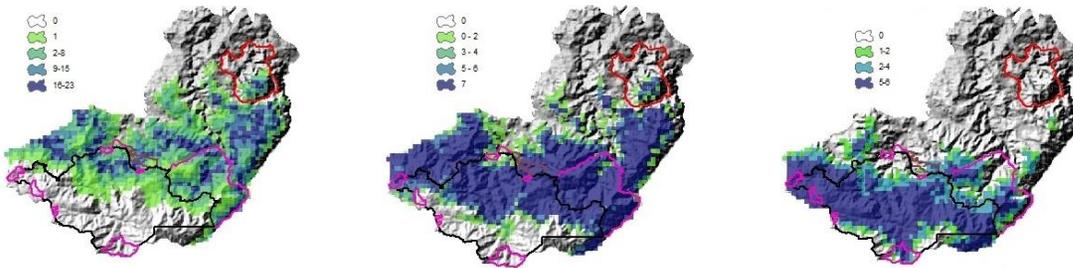
c) *Carollia perspicillata*



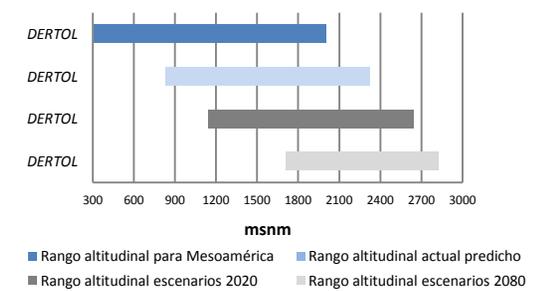
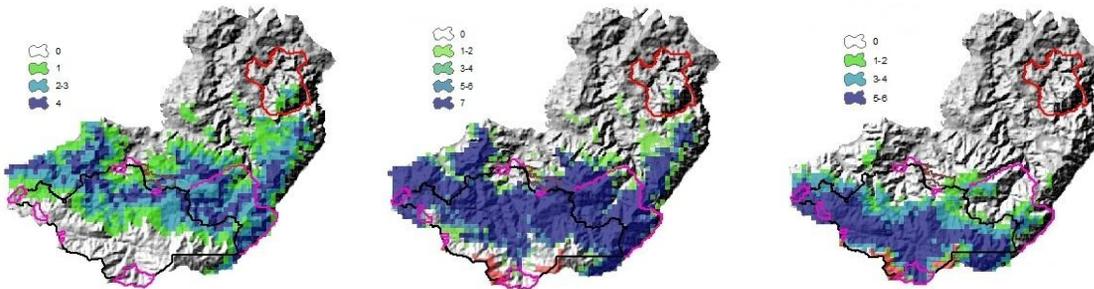
d) *Artibeus jamaicensis*



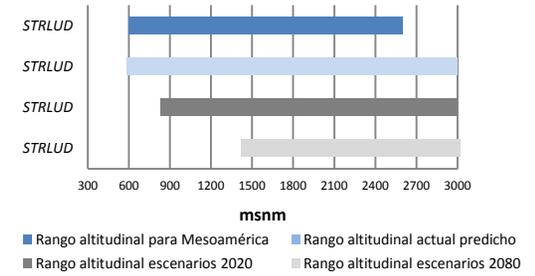
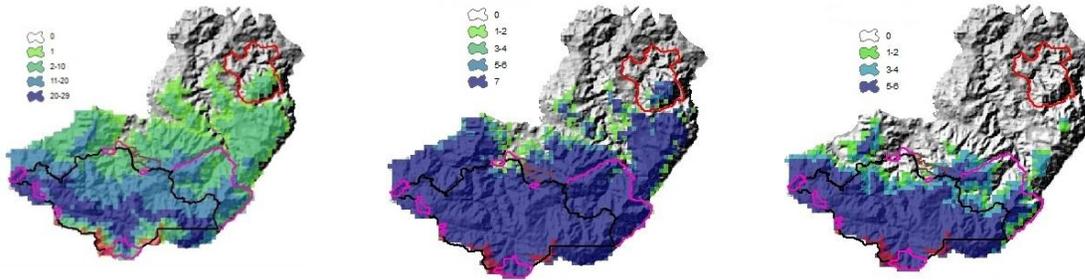
e) *Platyrrhinus vittatus*



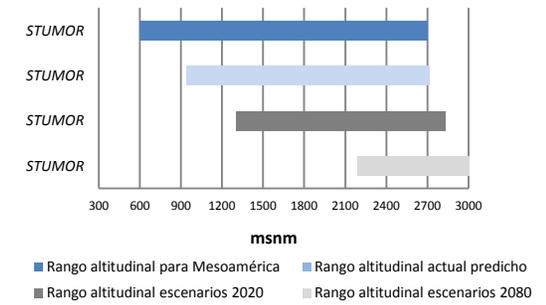
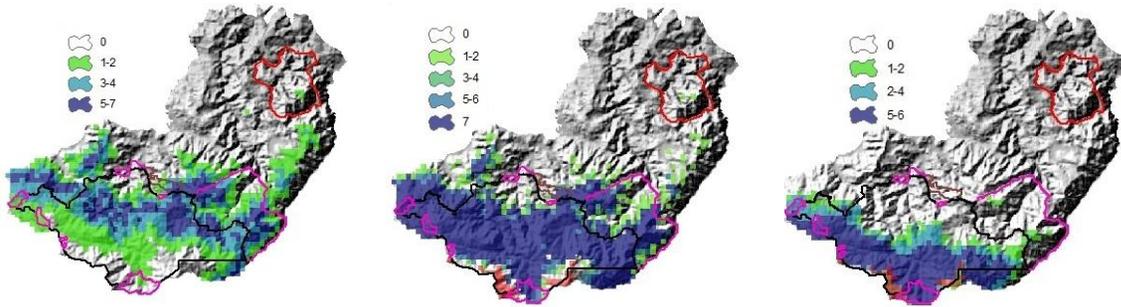
f) *Dermanura tolteca*



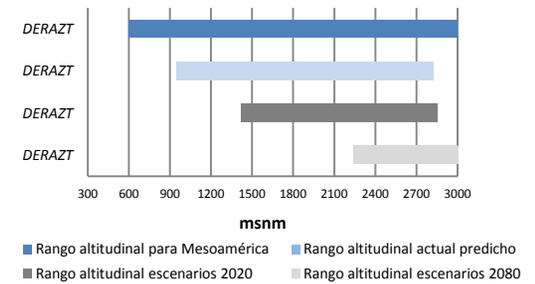
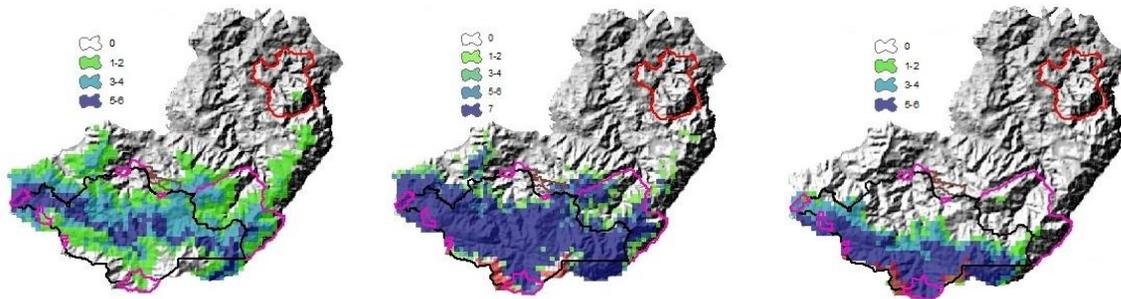
g) *Sturnira ludovici*



h) *Sturnira mordax*



i) *Dermanura azteca*



j) *Anoura geoffroyi*

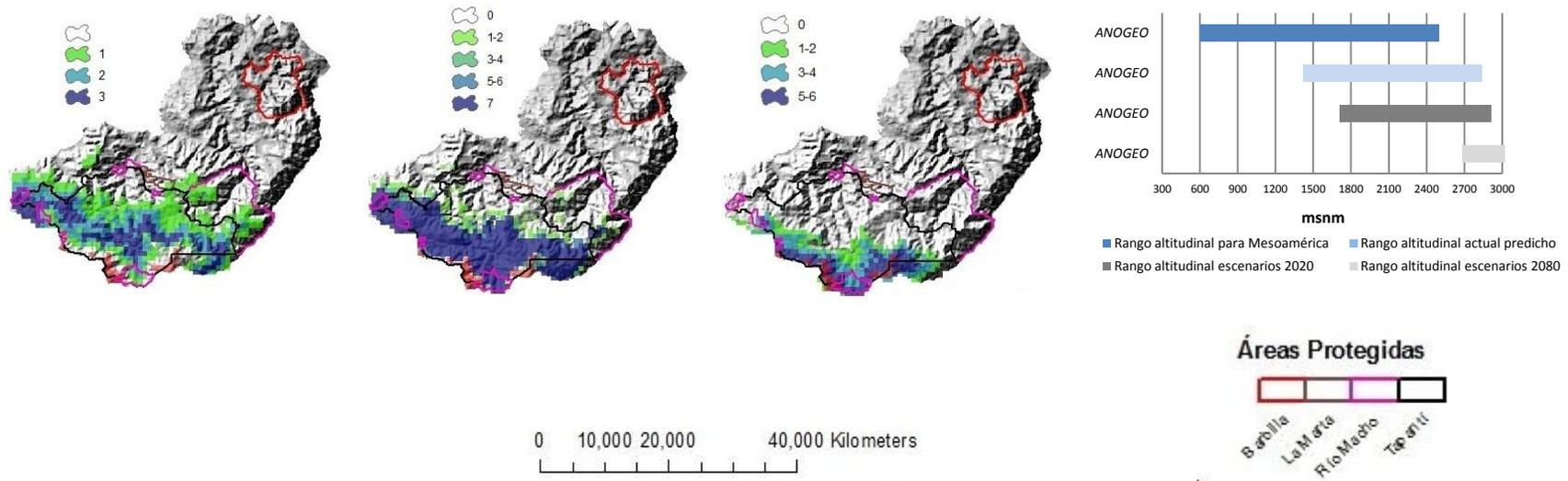


Figura 3. Distribuciones actuales y futuras proyectados para los años 2020 y 2080 de murciélagos frugívoros y nectarívoros utilizando escenarios climáticos A1B con diferentes modelos de circulación general. Las modelos CAO de distribuciones actuales muestran las abundancias predichas de murciélagos en  $1 \text{ km}^2$ . Los escenarios futuros muestran el área de distribución potencial de acuerdo al número de escenarios utilizados para cada periodo de tiempo. La región coloreada en rojo en los mapas representa la zona fuera del rango altitudinal muestreado, en donde no se cuenta con capacidad predictiva, la cual va de elevaciones inferiores a los 360 m y superiores a los 3000 m. También se presentan los rangos de distribución altitudinal históricos reportados por La Val y Rodríguez-H (2002) y Reid (2009) así como los actuales y proyectados para los años 2020 y 2080 según los modelos CAO ajustados.

### 3.2 Comparación del área de distribución de las especies de murciélagos entre los modelos actuales y futuros

El área potencial de presencia en el gradiente altitudinal para tres especies de murciélagos (*D. watsoni*, *C. perspicillata* y *C. sowellii*) aumentó entre un 30 a 35% al comparar la distribución actual con la distribución potencial utilizando escenarios de cambio climático para el año 2080, aunque estos los modelos futuros generados para estas especies deben de ser interpretados con cautela debido a que al funciones ajustadas se encuentran truncadas en el extremo inferior del gradiente. El área de presencia de las siete especies restantes disminuye al comparar las distribuciones actuales con las proyectadas para el año 2080, desde un 18% para el caso de *A. jamaicensis* hasta reducciones más extremas, como es el caso de las especies *D. azteca* y *S. mordax* en donde el área de presencia se reduce en un 75% para el año 2080. *A. geoffroyi* presentó la reducción de área más extrema, siendo esta de un 85% para el año 2080 (Cuadro 3).

*Cuadro 3. Área potencialmente ocupada (Ha) por las especies de murciélagos según los modelos de distribución actual y futuros. Porcentajes de cambio positivo significan un aumento del área ocupada por la especie; porcentajes de cambio negativo significan una reducción del área ocupada.*

<i>Especie</i>	<i>Modelo Actual</i> <i>Ha</i>	<i>Modelos 2020</i> <i>Ha</i>	<i>Modelos 2080</i> <i>Ha</i>	<i>% de cambio entre</i> <i>actual/2080</i>
<i>D. watsoni</i>	145300	163300	196100	+ 35 %
<i>A. jamaicensis</i>	102600	92100	84300	- 18 %
<i>C. perspicillata</i>	155500	172500	201500	+ 30 %
<i>C. sowellii</i>	154400	172100	200400	+ 30 %
<i>P. vittatus</i>	117300	90600	45600	- 61 %
<i>D. tolteca</i>	105700	77500	32300	- 66 %
<i>A. geoffroyi</i>	63700	37600	9600	- 85 %
<i>D. azteca</i>	94300	62600	23200	- 75 %
<i>S. mordax</i>	94000	65700	23400	- 75 %
<i>S. ludovici</i>	165900	132200	55300	- 66 %

### 3.3 Distancias euclideas entre los modelos de distribución actual y los modelos de distribución futuros para los años 2020 y 2080

El Cuadro 4 muestra las distancias euclideas horizontales medidas entre los modelos actuales y futuros ajustados para cada una de las especies de murciélagos del gradiente altitudinal. Esta medida puede ser interpretada como la distancia en que las especies de murciélagos están migrando entre el área que actualmente ocupan con respecto a los modelos futuros proyectados para los años 2020 y 2080, la cual se realizará en una dirección de norte a sur del gradiente altitudinal (según los modelos proyectados). Como es de esperarse, las mayores distancias de migración ocurren para el año 2080, en donde las especies *D. watsoni*, *C. perspicillata* y *C. sowelli* presentan los menores valores, con distancias de migración que van desde los 5715 m a los 6320 m para el año 2080. Por otro lado, las especies asociadas a elevaciones medias y altas presentan mayores distancias de migración, ligadas a un aumento en los rangos altitudinales de distribución, las cuales van desde los 8300 m para *A. geoffroyi* hasta los 17734 m para *P. vittatus*.

*Cuadro 4. Movimiento de las especies de murciélagos entre los modelos de distribución actual y modelos proyectados para el 2020 y 2080. Las medidas están dadas en metros.*

<i>Especie</i>	<i>Escenarios 2020</i>	<i>Escenarios 2080</i>
<i>D. watsoni</i>	2210	6320
<i>A. jamaisensis</i>	5159	15722
<i>C. perspicillata</i>	1972	5715
<i>C. sowelli</i>	1866	5912
<i>P. vittatus</i>	4918	17734
<i>D. tolteca</i>	5945	16467
<i>A. geoffroyi</i>	4162	8300
<i>D. azteca</i>	4834	10337
<i>S. mordax</i>	4682	10863
<i>S. ludovici</i>	3750	11815

## 4 DISCUSIÓN

### 4.1 Modelos predictivos de distribución actual y futura de las especies de murciélagos

Los modelos ajustados utilizando la técnica CAO para las especies de murciélagos son suavizadas, sin embargo varias de las curvas no parecen serlo, tal es el caso de *P. vittatus* o *A. jamaicensis*, esto es atribuido a que las funciones han sido calculadas con un número reducido de unidades de muestreo (28) en donde las distancias entre uno y otro sitio pueden estar muy separadas. Un caso similar es presentado por Yee (2006) con un n similar al utilizado para esta investigación, en donde a pesar que las funciones no han sido determinadas con gran precisión éstas reflejan de buena manera la distribución óptima de especies de acuerdo a gradientes ambientales. Lo anterior, así como los valores calculados de pseudo-R<sup>2</sup>, los cuales van de 0,48 a 0,91, indican que los modelos de distribución actual de murciélagos tiene una buena capacidad predictiva para el gradiente altitudinal, convirtiéndose en una herramienta útil para evaluar los potenciales impactos del cambio climático sobre la biodiversidad en ambientes tropicales.

Los modelos ajustados para las especies de murciélagos muestran rangos de tolerancias ambientales desiguales e individualistas. Al evaluar los cambios en los patrones de distribución utilizando escenarios climáticos para el 2020 y 2080 se observa un movimiento migratorio ascendente en la elevación, el cual va de sur a norte del gradiente altitudinal. Las especies *D. watsoni*, *C. sowelli* y *C. perspicillata* muestran un aumento en el área de distribución, esto es atribuido a que las especies se encuentran con abundancias mayores en el extremo de menor elevación del gradiente, por lo que los modelos generados para estas especies no encuentran los límites de temperatura superior de estos murciélagos, lo cual puede observarse en las gráficas de la funciones suavizadas ajustada para cada especie, en donde el extremo derecho de estas, se encuentran truncadas (Anexo 1). Lo anterior trae como consecuencia que la modelación futura de estas especies predice la presencia de estos murciélagos en sus áreas actuales de distribución, limitándose el cambio a un aumento altitudinal de la distribución, sin embargo se debe de tener mucha precaución con estos resultados ya que es necesario realizar estudios sobre cuáles son los límites de tolerancia en la

temperatura que estas especies pueden soportar (zona termoneutral), mejorando de esta forma las predicciones futuras ajustadas.

Caso contrario lo presentan las especies asociadas a elevaciones medias y altas (*P. vittatus*, *D. tolteca*, *S. ludovici*, *S. mordax*, *D. azteca* y *A. geoffroyi*), en donde los modelos identifican los límites de tolerancia superior e inferior de temperatura, observándose un cambio gradual en la distribución altitudinal, donde el aumento en el rango de elevación y reducción del área de presencia de las especies son las características en común. La explicación de por qué en estas especies si se logra encontrar los límites de tolerancia de temperatura es atribuido a que existe suficiente variación en temperatura (variable latente), tanto dentro del rango de tolerancia de las especies así como fuera de este, lo que permite ajustar un modelo de distribución basado en estas características, contrario a lo que presentan las especies de distribución asociada a elevaciones bajas, en donde no se cuenta con más variación de temperatura al extremo superior del gradiente.

Otro aspecto relevante de discusión relacionado con los modelos ajustados, es el hecho que estos fueron elaborados con una climatología basada entre los años 1950 a 2000 (Hijmans *et al.* 2005) utilizando datos de conteos de murciélagos realizados durante el año 2012, es decir se tiene un desfase de 12 años entre los datos de composición de los murciélagos y los datos utilizados para proyectar su distribución actual, esto hace suponer que los escenarios proyectados para el 2020 y 2080 sean en realidad modelos esperados para un periodo de tiempo mayor, el cual con los datos utilizados y la evidencia recopilada no se puede establecer.

El hecho de que la especies modeladas de murciélagos presenten rangos de tolerancias desiguales e individualistas sugiere que estas especies también presentan adaptaciones propias al ambiente. Ruiz (2006) presenta evidencia relacionada sobre el desplazamiento hacia menores rangos de temperatura de la zona termoneutral en murciélagos de los géneros *Anoura* y *Sturnira* como un mecanismo de adaptación de estas especies a las zonas altas de las montañas.

## **4.2 Impactos potenciales del cambio climático sobre las especies de murciélagos modeladas**

Los escenarios de cambio climático utilizados (familia A1B) predicen un aumento de gases de efecto invernadero moderado, comparado con aquellos escenarios optimistas (familia B1) o pesimistas (familia A2), lo cual es importante de destacar, ya que si se utilizaran datos provenientes de otras familias de escenarios climáticos se tendrían resultados diferentes a los presentados por esta investigación. La utilización de escenarios climáticos futuros de impacto moderado puede dar una buena idea de los posibles cambios futuros en la biodiversidad bajo un contexto de cambio no tan extremista. La evidencia recabada en esta investigación predice que con solamente el aumento en 1°C (escenarios 2020) es suficiente para encontrar cambios en los patrones altitudinales de murciélagos, debido a sus diferentes rangos de tolerancia encontrados por los modelos de presencia ajustados con datos climáticos actuales, los cuales se vuelven más evidentes y extremos al observar los cambios de presencia de las especies esperados al aumentar aproximadamente en 4 °C la temperatura actual (escenarios 2080).

La poca variabilidad en la temperatura que ocurre en los ambientes tropicales comparada con la de zonas templadas predice que los cambios en la distribución de las especies afectadas por el calentamiento global ocurrirá sobre gradientes altitudinales y no sobre gradientes latitudinales (Colwell *et al.* 2008); evidencia de tales cambios es presentada por La Val (2004) para murciélagos; Pounds *et al.* (2005) para anfibios, reptiles y aves; Colwell *et al.* (2008) para epifitas, plantas de la familia rubiácea de sotobosque y hormigas; y Feeley *et al.* (2011) para diferentes géneros de árboles, entre otros.

La potencial migración de las especies hacia zonas de mayor elevación como producto del aumento en la temperatura predice que en las zonas de elevación baja de los trópicos la biodiversidad experimentará un desgaste biótico, entendiéndose esto como la pérdida neta de riqueza de especies de estas zonas debido a que no existen especies adaptadas a zonas más calientes que puedan reemplazar a aquellas que migraron a zonas de mayor elevación en busca de temperaturas más frescas o bien que experimentaron eventos de extinción (Colwell *et al.* 2008). De hecho, los climas tropicales son en la actualidad más calientes que en cualquier otro momento durante al menos los últimos dos millones de años (Bush 2002).

Evidencia de un potencial desgaste biótico de las zonas bajas del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills es predicho por los modelos de distribución de las especies de murciélagos analizadas, en donde especies que poseen sus límites inferiores de distribución a elevaciones entre los 700 a 1000 m, como es el caso de *D. tolteca*, *D. azteca*, *S. mordax* y *P. vittatus*, desaparecería de estas zonas, ya que se predice un aumento considerable en el ámbito de distribución altitudinal para estas especies, encontrándose por arriba de los 1400 m para el año 2080. Este desgaste biótico pudiera ser de mayor proporción al incorporar información sobre los máximos de temperatura que las especies *D. watsoni*, *C. sowelli*, *C. perspicillata* y *A. jamaicensis* puede soportar, ya que la evidencia recopilada en esta investigación predice que estas especies estarán aún presentes en las zonas de menor elevación del gradiente altitudinal para el año 2080.

La desaparición de especies frugívoras y nectarívoras de la zona de baja elevación puede tener consecuencias severas en cuanto la interrupción de relaciones mutualistas entre las especies vegetales y murciélagos, reducción de remoción de semillas, aglutinación de las semillas bajo el árbol madre, un reclutamiento bajo de plántulas, menor flujo de genes y germinación, endogamia, reducción del rendimiento de frutos así como riesgos evolutivos y de extinción local (Cagan *et al.* 2004).

Los rangos de distribución altitudinal actual para varias especies de murciélagos aparecen corridos hacia el extremo de mayor elevación del gradiente altitudinal con respecto a los rangos históricos reportados de las especies para Mesoamérica (Ej. *D. tolteca*, *A. geoffroyi*, *S. ludovici*), por lo que se podría especular en que estas diferencias se relacionan a procesos actuales de migración altitudinal que están experimentando estas especies de murciélagos.

La información presentada en esta investigación está acorde a lo encontrado por Hughes *et al.* (2012) y Adams (2010), en donde se predicen efectos negativos para murciélagos atribuidos al cambio climático, en donde la reducción del área de distribución y aislamiento de poblaciones de especies son los resultados más relevantes de estos trabajos, por otro lado el riesgo de extinción proyectado para finales de siglo es bajo.

Se ha establecido que el riesgo de extinción es mayor para aquellas especies que poseen ámbitos reducidos de distribución altitudinal asociado a elevaciones altas (Colwell *et al.* 2008;

McCain y Colwell 2011). El impacto potencial del cambio climático predice un mayor riesgo de extinción local para las especies ubicadas a elevaciones intermedias (*D. tolteca* y *P. vittatus*) así como para las especies asociadas a elevaciones altas (*S. mordax*, *S. ludovici*, *D. azteca* y *A. geoffroyi*) en donde el área óptima de distribución se reduce entre un 61 a 85% para el año 2080. De estas seis especies, cuatro poseen abundancias predichas actuales bajas, las cuales van de 1 a 6 individuos por km<sup>2</sup>, siendo estas *D. tolteca*, *A. geoffroyi*, *S. mordax* y *D. azteca*, lo cual hace suponer que éstas especies se encuentran altamente amenazadas por el cambio climático debido a que poseen abundancias bajas y el potencial área de distribución futura se reduce notablemente. Por el contrario *P. vittatus* y *S. ludovici* poseen abundancias predichas mayores, las cuales va de 1 a 29 individuos por km<sup>2</sup>, lo cual hace suponer que aunque el área potencial de distribución futura se reduce, las poblaciones pueden tener mayor oportunidad de adaptarse debido a que las especies presentan mayores abundancias.

Es predecible que la biodiversidad va a tener mayores posibilidades de adaptarse a las condiciones climáticas futuras si está cuenta con suficiente hábitat apropiado a lo largo de gradientes ambientales, proporcionado a las especies amenazadas un acceso fácil a temperaturas más frescas en distancias relativamente pequeñas de dispersión, de tal manera que les permita mantenerse dentro de su nicho de temperatura actual (Pounds *et al.* 1999; Colwell *et al.* 2009; McCain y Colwell 2011).

Para el caso del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills existe un complejo de cuatro áreas protegidas que conservan y protegen una proporción relevante del gradiente altitudinal así como de su variación en la elevación, siendo este un aspecto que sin duda favorecerá la adaptación al cambio climático de la biodiversidad, ya que si bien es cierto que el área potencial de distribución futura de las especies se reduce, está se encuentra dentro de áreas protegidas, lo que de alguna manera garantizará la existencia futura de áreas naturales manejadas que faciliten la migración altitudinal de las especies y favorecen la adaptación de las mismas. Sin embargo es necesario la implementación de acciones y estrategias de conservación fuera de las áreas protegidas, de tal manera que se garantice la conectividad de las mismas a lo largo del gradiente altitudinal, facilitando de esta manera la adaptación de la biodiversidad al cambio climático, esfuerzos necesarios para garantizar la perpetuidad de las especies así como de los servicios ecosistémicos asociada a estas.

### **4.3 Murciélagos como potenciales indicadores de cambios climáticos**

Debido al importante rol ecológico y a su relativa fácil captura y manipulación en el campo, los mamíferos menores (murciélagos, roedores, musarañas y marsupiales) son considerados como objetos de estudio adecuados para investigaciones ecológicas y de conservación. El monitoreo directo de estos organismos es un método relativamente rápido y barato para indicar el estado de conservación o deterioro de los ecosistemas así como indicadores de cambios climáticos (Jones *et al.* 2009; Avenant 2001). La evidencia presentada en esta investigación está acorde a lo postulado por Simmons (2005), Willig *et al.* (2005), McNab (1969, 1988) en donde se menciona que los murciélagos filostómidos presentan limitaciones en su distribución relacionados con aspectos fisiológicos y de tolerancia hacia las condiciones del ambiente, en donde estos organismos pueden exhibir fuertes relaciones con las condiciones del ambiente.

Por lo anterior, se propone el uso de las 10 especies de murciélagos modeladas como indicadoras de los potenciales impactos del cambio climático sobre la biodiversidad en un contexto de organismos altamente móviles. Se recomienda continuar con muestreos de murciélagos filostómidos en el área de estudio, de tal manera que puedan ser comparadas estadísticamente las abundancias entre periodos de tiempo así como los rangos altitudinales de distribución, generando más información y conocimiento sobre los potenciales impactos del cambio climático sobre la biodiversidad en ambientes tropicales y contribuyendo con mayor evidencia científica sobre las tendencias que la biodiversidad puede experimentar en las próximas décadas.

## **5 CONCLUSIONES**

Los modelos predictivos de distribución actual de especies de murciélagos frugívoros y nectarívoros utilizando como variables predictivas la temperatura promedio anual y la temperatura máxima del mes más cálido presentan una baja incertidumbre, debido a que los valores de pseudo- $R^2$  muestran un buen ajuste de los modelos.

Existe un alto riesgo de pérdida de especies de murciélagos frugívoros y nectarívoros en las zonas de baja elevación (desgaste biótico) del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills,

asociado a los potenciales cambios en la distribución altitudinal de las especies derivados del calentamiento global, lo cual puede traer consecuencias en la interrupción de relaciones mutualistas entre especies vegetales y murciélagos, reducción en remoción de semillas, aglutinación de las semillas bajo el árbol madre, reclutamiento reducido de plántulas, menor flujo de genes y germinación, mayor riesgo de endogamia, reducción en el rendimiento de frutos y potenciales riesgos de extinciones locales.

Existe un alto riesgo de extinciones locales de especies de murciélagos frugívoros y nectarívoros asociadas a zonas de mayor elevación del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills, en donde el área que potencialmente puede ser ocupada por las especies, de acuerdo a sus rangos de tolerancia de temperatura identificados, se reduce en más de un 60% para el año 2080 con respecto a la distribución actual.

Es necesario implementar acciones y estrategias de conservación que fomenten una buena conectividad del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills, principalmente en zonas de elevación media, entre los bosques del Parque Nacional Barbilla y los bosques del Parque Nacional Tapantí-Macizo Cerro de la Muerte, de tal manera que favorezca potenciales eventos de migración altitudinal y adaptación de las especies al cambio climático.

Los murciélagos frugívoros y nectarívoros pueden ser utilizados como indicadores tempranos de potenciales cambios climáticos dentro de un programa de monitoreo a largo plazo, ya que la distribución de estos organismos está estrechamente ligada al clima, cumplen funciones importantes en la estructura de los bosques tropicales, son animales que presentan una alta movilidad y su estudio es relativamente rápido y a un bajo costo.

## 6 BIBLIOGRAFÍA

1. Adams, R. 2010. Bat reproduction declines when conditions mimic climate change projections for western North America. *Ecology* 91(8): 2437-2445.
2. Araújo, M.B; Rahbek, C. 2006. How does climate change affect biodiversity? *Science*. 313: 1396-1397.
3. Araújo, M.B; Whittaker, R.J. Ladle, R.J; Erhard, M. 2005. Reducing uncertainty in projections of extinction risk from climate change. *Global Ecology and Biogeography* 14:529-538.
4. Avenant, N. 2000. Small mammal community characteristics as indicators of ecological disturbance in the Willem Pretorius Nature Reserve, Free State, South Africa. *Journal of Wildlife Research* 30: 26-33.
5. Bush, M.B. 2002. Distributional change and conservation on the Andean flank, a palaeoecological perspective. *Global Ecological Biogeography* 11, 463-473.
6. Cagan, H; Daily, G; Ehrlich, P. 2004. Ecosystem consequences of bird declines. *PNAS* 101(52): 18042-18047.
7. Colwell, R; Brehm, G; Cardelús, C; Gilman, A; Longino, J. 2008. Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science* 322:258-261.
8. Feeley, K; Silman, M; Bush, M; Farfan, W; Garcia, K; Malhi, Y; Salinas, N; Raurau, N; Saatchi, S. 2011. Upslope migration of Andean trees. *Journal of Biogeography* 38: 783-791.
9. Graham, G.L. 1983. Changes in bat diversity along an elevational gradient up the Peruvian Andes. *Journal of Mammalogy* 64:559-571.
10. Hannah, L; Lovejoy, E; Schneider H. 2005. Biodiversity and climate change in context. *In* Lovejoy, E; Hannah, L. eds. *Climate change and biodiversity*. Yale University press. United States. p. 3-14.
11. Hughes, A; Satasook, C; Bates, P; Bumrungsri, S; Jones, G. 2012. The projected effects of climatic and vegetation changes on the distribution and diversity of Southeast Asian bats. *Global Change Biology* 18: 1854-1865.

12. Hu, B; Shao, J; Palta, M. Pseudo-R<sup>2</sup> in logistic regression model. *Statistica Sinica* 16:847-860.
13. IPCC (2000). Informe especial del IPCC: Escenarios de emisiones. Informe especial del grupo de trabajo III del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático.
14. IPCC (2007). Cambio climático 2007: Informe de síntesis. Contribución de los grupos de trabajo I, II y III al cuarto informe de evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático. Ginebra, Suiza. 104 p.
15. Isleve, G.A; Hooghiemstra, H. 1997. Vegetation and climate history of montane Costa Rica since the last glacial. *Quaternary Science Reviews* 16:589-604.
16. Kappelle, M; Gerrit-Jan, V.U; Cleef, A. 1995. Altitudinal zonation of montane *Quercus* forests along two transects in Chirripó National Park, Costa Rica. *Vegetatio* 119:153.
17. Körner, C; Ohsawa, M; Spehn, E; Berge, E; Bugmann, H; Groombridge, B; Thoma, H; Ives, J; Jodha, N; Messerli, B; Price, M; Reason, M; Rodgers, A; Thonell, J; Yashino, M; Baron, J; Barry, R; Blais, J; Bradley, R; Hofstede, R; Kapos, V; Leavitt, P; Monson, R; Nagy, L; Schindler, D; Vinebrooke, R; Watanabe, T. 2005. Mountain systems. *In* Hassan, R; Scholes, R; Ash, N. eds. *Ecosystems and human well-being: current state and trends, Volume 1. Millennium Ecosystem Assessment*. Island press. p. 681-716.
18. LaVal, R. 2004. Impact of global warming and locally changing climate on tropical cloud forest bats. *Journal of Mammalogy* 85(2):237-244.
19. LaVal, R; Rodríguez-H, B. 2002. Murciélagos de Costa Rica. Instituto Nacional de Biodiversidad, INBio. Costa Rica. 320 p.
20. McCain, C. 2007. Could temperature and water availability drive elevational species richness patterns? A global case study for bats. *Global Ecology and Biogeography* 16:1.13.
21. McCain, C; Colwell, R. 2011. Assessing the threat to montane biodiversity from discordant shifts in temperature and precipitation in a change climate. *Ecology letters* 14: 1236-1245.
22. McNab, B.K. 1969. The economics of temperature regulations in Neotropical bats. *Comp Biochem Physiol Part A* 31:227-268.

23. McNab, B.K. 1988. Complications inherent in scaling basal rate of metabolism in mammals. *Quart Rev Biol* 63:25.53.
24. Parmesan, C; Galbraith, H. 2004. Observed ecological impacts of climate change in North America. Pew Center on Global Climate Change. Arlington, USA. P 1-56.
25. Pearson, R; Thuiller, W; Araújo, M; Martinez-Meyer, E; Brotons, L; McClean, C; Miles, L; Segurado, P; Dawson, P; Lees, D. 2006. Model-based uncertainty in species range prediction. *Journal of Biogeography* 33: 1704-1711.
26. Pounds, A; Fogden, P; Masters, L. 2005. Case study: responses of natural communities to climate change in a highland tropic forest. *In* Lovejoy, E; Hannah, L. eds. *Climate change and biodiversity*. Yale University press. United States. p. 70-74.
27. Raper, S; Giorgi, F. 2005. Climate change projections and models. *In* Lovejoy, E; Hannah, L. eds. *Climate change and biodiversity*. Yale University press. United States. p. 199-210.
28. Rebelo H; Tarroso, P; Jones, G. 2010. Predicted impact of climate change on European bats in relation to their biogeographic patterns. *Global Change Biology*, 16: 561-576.
29. Reid F. 2009. *A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico*. Oxford University Press. 334 pp.
30. Rosenzweig, C; Casassa, G; Karoly, D.J; Imeson, A; Liu, C; Menzel, A. 2007. Assessment of observed changes and responses in natural and managed systems. *In*: *Climate Change 2007: impacts, adaptation and vulnerability*. Contribution of Working group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Parry, M.L; Canziani, O.F; Palutikof, J.P; van der Linden, P.J; Hanson, C.E. eds. Cambridge University Press. p. 79-131.
31. Simmons, N. 2005. Bats of the world. *In* Wilson, D.E; Reeder, D.M. eds. *Mammal species of the world*. 3ra edición. The Johns Hopkins University press.
32. Soberón, J; Nakamura, B. 2009. Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *PNAS* 106(2):19644-19650.
33. Soberón, J; Peterson, A. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2:1-10.
34. Williams, J.W; Jackson, S.T; Kutzbach, J.E. 2007. Projected distributions of novel and disappearing climates by 2100. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104: 5738-5742.

35. Willig, M.R; Patterson, B.D; Stevens, R.D. 2005. Patterns of range size, richness and body size. *In* Kunz, T; Fenton, B. eds. *Bat Ecology*. The University of Chicago press. United States. p. 580-621.
36. Yee, T.W. (2006). Constrained additive ordination. *Ecology* 87(1): 203-213.
37. Yee, T. W. (2010) The VGAM package for categorical data analysis. *Journal of Statistical Software*, 32, 1–34. <http://www.jstatsoft.org/v32/i10/>.

# ANEXO 1

**Funciones ajustadas de los modelos CAO actuales. Cada función tiene 2.5 grados de libertad no lineales y el eje “Y” es el logaritmo de la abundancia promedio predicha**

