

## VEREDICTO

Quienes suscriben, integrantes del jurado designado por el Consejo de Estudios de Postgrado de la Universidad de los Andes para conocer y emitir veredicto sobre el **Trabajo de Grado de Maestría** presentado por **Weimar Aurelio Pérez Muñoz**, realizado bajo la tutoría del Dr. **Pascual Soriano** presentado como requisito parcial para optar al Grado de *Magister Scientiae* en **Ecología Tropical**, que se titula:

**“Patrones de Distribución Geográfica de Murciélagos Insectívoros (*Emballonuridae, Molossidae y Vespertilionidae*) en cinco Países Andino-Tropicales.”**

Hacen constar lo siguiente:

**PRIMERO:** Que hoy 11 de marzo de 2011 a las 2:30 p.m., nos constituimos como jurado en el salón de reuniones del Postgrado en Ecología Tropical, siendo el Presidente del Jurado el Dr. Pascual Soriano

**SEGUNDO:** A continuación procedimos a discutir si se lleva a cabo su defensa pública. Luego de considerar las observaciones críticas de cada miembro del jurado, acordamos por unanimidad autorizar su presentación.

**TERCERO:** A las 3:00 p.m. de este mismo día, se dio curso al Acto Público de sustentación del Trabajo de Grado de Maestría presentado a requerimiento del jurado en el Salón A-10 de la Facultad de Ciencias.

**CUARTO:** Una vez concluida la sustentación correspondiente, el jurado interrogó al aspirante sobre los diversos aspectos a que el Trabajo se refiere. **QUINTO:** Seguidamente el Presidente del Jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el Trabajo presentado.

**SEXTO:** Una vez concluido el acto de presentación y discusión, el jurado procedió a su deliberación final y decidió aprobar el Trabajo de Grado de Maestría presentado a nuestra consideración.



Dr. Pascual Soriano  
Tutor - Jurado



Dr. Eulogio Chacón  
Jurado



Dr. José Ochoa  
Jurado



Laboratorio de  
Ecología Animal A

**PATRONES DE DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE MURCIÉLAGOS INSECTÍVOROS  
(EMBALLONURIDAE, MOLOSSIDAE Y VESPERTILIONIDAE) EN CINCO PAISES  
ANDINO-TROPICALES.**

*Biol.* WEIMAR A. PÉREZ

Trabajo de Grado para optar al grado de *Magister Scientiae* en Ecología Tropical

Postgrado en Ecología Tropical

Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas – ICAE, Facultad de Ciencias

Universidad de Los Andes.

Tutor: Dr. PASCUAL J. SORIANO

Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes.

Mérida, Venezuela, Marzo de 2011.

## **DEDICATORIA**

*A mi madre y mi hija:*

*Omaira y Sarita*

## AGRADECIMIENTOS

La realización de los estudios de maestría y de este trabajo no hubiese sido posible sin contar con la ayuda de muchas personas e instituciones, de antemano me disculpo si algunos se me olvidan, a todos mis más sinceros agradecimientos:

A mi tutor Dr. Pascual J. Soriano, por la acertada asesoría, las discusiones ecológicas y todo el apoyo recibido desde el comienzo.

A los Drs. José Ochoa y Eulogio Chacón-Moreno, jurados de este trabajo, por sus comentarios y acertadas correcciones al mismo.

M.Sc. Héctor E. Ramírez-Chaves, por las discusiones sobre el tema de trabajo, la metodología y la asesoría recibida.

Mi familia en Colombia, Omaira, Manuel, Sarita, Mérida, Sandra; a mi padre. A mis amigos en Colombia, Fabián, Anderson, Aldalberto, Ofelia, Armando, entre muchos otros.

A mis amigos y “familia” en Venezuela que son muchos: Yohana, Yolanda, Diana, Elizabeth, Rocío, Adriana, Estefany, Jessica, Francesca, Aude, Juliette, Antoula, Nidia, Amelie, Hanna, Carmen, Luis Rose, Roman, Jorge, William, Rafael “cubanito”, Rafael, Maykoll, Guillermo, Daniel, Antonio, Juan Carlos, Juancho, Leonardo, Hugo, Alexis, Marcelo, a todos muchas gracias.

A mis caseros durante mi última etapa en Venezuela: Williams, Daniel, Yelitza.

Las discusiones científico-humano-socialistas con todos, así como las tardes, mañanas o noches de música, películas, comida y cervezas fueron estupendas.

Por otro lado, numerosas instituciones y personas aportaron datos para este trabajo:

Dr. Victor Pacheco, MUSM, Lima, Perú; Dra. Josefa Celsa Señaris, MHLS, Caracas, Venezuela; Dr. Francisco Bisbal, EBRG, Parque Nacional Henry Pittier, Aragua, Venezuela; Dra. Mercedes Salazar, MUCV, Caracas, Venezuela; Tec. Johnny Murillo, CVULA, Mérida, Venezuela; Dra. Danny Zurc, Colección Zoológica Colegio San José de La Salle – ITM, Medellín, Antioquia; Dra. Maria del Pilar Rivas, MHN-UC, Popayán, Colombia; M.Sc. Jhon Harold Castaño, MHNUC, Manizales, Colombia; Dr. Bruce D. Patterson, FMNH, Chicago, Estados Unidos; Dr. Sergio Solari, Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia y Dr. Daniel Cadena, Universidad de Los Andes, Bogotá, Colombia.

Finalmente a todos los profesores del programa de maestría del Postgrado en Ecología Tropical y a todo el personal técnico y administrativo del Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas de la Universidad de Los Andes.

# CONTENIDO

	<b>Pág.</b>
<b>RESUMEN</b>	1
<b>1. INTRODUCCIÓN</b>	2
1.1 Patrones de distribución geográfica de murciélagos Neotrópicales: los insectívoros.	2
1.2 Poniendo a prueba las hipótesis: el problema con los murciélagos estrictamente insectívoros.	4
1.3 Modelos de nicho ecológico y modelos de distribución de especies.	5
1.4 Hipótesis de trabajo.	9
<b>2. OBJETIVOS</b>	10
2.1 Objetivo general.	10
2.2 Objetivos específicos.	10
<b>3. METODOLOGÍA</b>	11
3.1 Área de estudio y capas de datos ambientales.	11
3.2 Selección de las especies y datos de presencia.	14
3.3 Construcción de los modelos de distribución.	19
3.4 Importancia de las variables ambientales en la distribución.	21
<b>4. RESULTADOS</b>	23
4.1 Selección de variables ambientales incluidas en los modelos.	23
4.2 Recolección de información.	25
4.3 Modelos de distribución de especies.	28
4.4 Importancia de las variables en la distribución.	35
<b>5. DISCUSION</b>	50
5.1 Recolección de información.	50
5.2 Modelos de distribución de especies.	51
5.3 Importancia de las variables en la distribución.	55
5.3.1 <i>Influencia de la altitud y la temperatura en la distribución de especies.</i>	56
5.3.2 <i>Influencia de la precipitación en la distribución de especies.</i>	58
5.3.3 <i>Conclusiones finales.</i>	59
<b>6. BIBLIOGRAFIA</b>	61
<b>ANEXOS</b>	71

## LISTA DE TABLAS

	<b>Pág.</b>
<b>Tabla 1.</b> Especies de murciélagos insectívoros de las familias Emballonuridae, Molossidae y Vespertilionidae seleccionadas para este trabajo.	15
<b>Tabla 2.</b> Instituciones del orden internacional (ubicadas fuera del área de estudio) y nacional (en el área de estudio) que albergan y aportaron datos de ocurrencia de las especies modeladas en este trabajo.	17
<b>Tabla 3.</b> Selección de las variables que usamos en los modelos de distribución de especies.	23
<b>Tabla 4.</b> Número de localidades por especie en cada uno de los países del área de estudio.	26
<b>Tabla 5.</b> Número de localidades usadas por los modelos para entrenamiento y prueba y valores de área bajo la curva ROC (AUC) con la desviación estándar para cada especie modelada.	30
<b>Tabla 6.</b> Índice de importancia relativa (IR %) de las variables para cada una de las especies modeladas.	39

## LISTA DE FIGURAS

	<b>Pág.</b>
<b>Figura 1.</b> Esquemas de los patrones de distribución de grupos funcionales de murciélagos.	3
<b>Figura 2.</b> Delimitación del área de estudio para este trabajo.	12
<b>Figura 3.</b> Número de localidades aportadas por la revisión de instituciones internacionales para los cinco países en estudio	27
<b>Figura 4.</b> Número de localidades aportadas por colecciones nacionales de los cinco países de estudio.	28
<b>Figura 5.</b> Mapas probabilísticos de la distribución de cuatro especies de murciélagos insectívoros: a) <i>E. auripendulus</i> , b) <i>R. naso</i> , c) <i>S. bilineata</i> y d) <i>P. macrotis</i> .	31
<b>Figura 6.</b> Mapas probabilísticos de la distribución de cuatro especies de murciélagos insectívoros: a) <i>M. riparius</i> , b) <i>L. ega</i> , c) <i>E. glaucinus</i> y d) <i>E. diminutus</i> .	33
<b>Figura 7.</b> Mapas probabilísticos de la distribución de cuatro especies de murciélagos insectívoros: a) <i>L. blossevillii</i> , b) <i>M. bondae</i> , c) <i>M. pretiosus</i> y d) <i>P. centralis</i> .	34
<b>Figura 8.</b> Mapas probabilísticos de la distribución de cuatro especies de murciélagos insectívoros: a) <i>M. oxyotus</i> , b) <i>M. keaysi</i> , c) <i>E. fuscus</i> y d) <i>L. cinereus</i> .	36
<b>Figura 9.</b> Graficas del Análisis de Componentes Principales de los valores de IR %.	40
<b>Figura 10.</b> Curvas de respuesta probabilística de seis especies de murciélagos insectívoros a seis de las variables ambientales incluidas en el modelo.	42
<b>Figura 11.</b> Curvas de respuesta probabilística de ocho especies de murciélagos insectívoros a seis de las variables ambientales incluidas en el modelo.	44
<b>Figura 12.</b> Curvas de respuesta probabilística de seis especies de murciélagos insectívoros a seis de las variables ambientales incluidas en el modelo.	45
<b>Figura 13.</b> Curvas de respuesta probabilística de nueve especies de murciélagos insectívoros a seis de las variables ambientales incluidas en el modelo.	47
<b>Figura 14.</b> Curvas de respuesta probabilística de nueve especies de murciélagos insectívoros a cuatro de las variables ambientales incluidas en el modelo.	48

## RESUMEN

Los murciélagos insectívoros, a diferencia de otros ensambles, no se distribuyen ampliamente dentro de un rango altitudinal. La mayoría únicamente alcanzan bajas altitudes y sólo algunos vespertiliónidos y molósidos de origen extratropical pueden distribuirse a mayores alturas. Se ha propuesto que la temperatura y la tolerancia ecofisiológica, son los factores que determinan su distribución; no obstante, la distribución que conocemos puede ser el efecto del sesgo en las técnicas de muestreo utilizadas. Métodos directos como la evaluación de respuestas ecofisiológicas, así como el mejoramiento e intensidad de los muestreos, podrían resolver algunas incógnitas; sin embargo, en el caso de murciélagos insectívoros las dificultades metodológicas en campo y laboratorio se incrementan. Otro enfoque de investigación que puede ser aplicado es el modelado de la distribución de especies, que permite predecir áreas de distribución potencial de las especies, sobre coberturas de datos ambientales. Usamos el algoritmo Maxent para modelar la distribución potencial de algunas especies de murciélagos insectívoros en cinco países andino-tropicales con el fin de hacer una evaluación de sus patrones de distribución y los factores ambientales que los determinan. Encontramos que la altitud y su relación con la temperatura son los factores ambientales más importantes que determinan la distribución de los murciélagos insectívoros estudiados. Las estrategias evolutivas de termorregulación desarrolladas por los vespertiliónidos y molósidos han permitido que algunas especies de estas familias puedan colonizar ambientes más fríos, al contrario de los emballonúridos de origen tropical que se encuentran restringidos a bajas elevaciones con temperaturas cálidas. El modelado de distribución de especies es una buena herramienta para generar distribuciones potenciales de murciélagos y probar hipótesis biogeográficas a nivel de grupos funcionales.

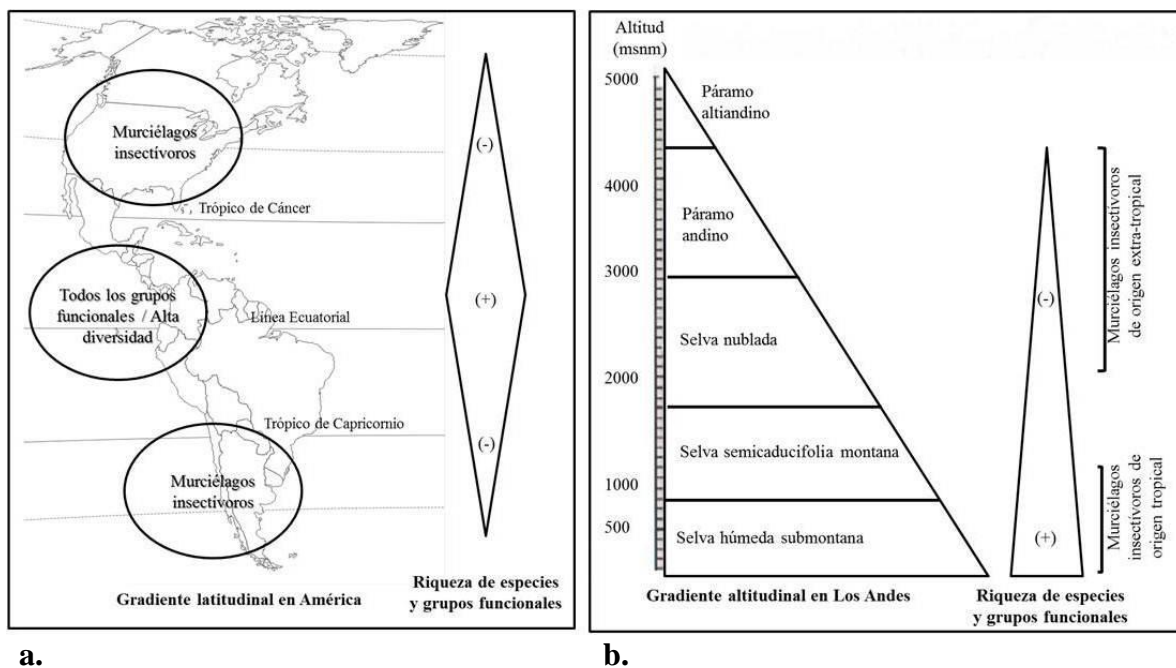
# 1. INTRODUCCIÓN

## 1.1 Patrones de distribución geográfica de murciélagos Neotrópicales: los insectívoros.

Los murciélagos constituyen el grupo de mamíferos más diversificado en el Neotrópico (Voss y Emmons 1996), dentro de los cuales se encuentra una amplia gama de grupos funcionales que se clasifican de acuerdo a la dieta y la estrategia de forrajeo (Wilson 1973). Es así que encontramos murciélagos que son frugívoros nómadas, frugívoros sedentarios, nectarívoros, polinívoros, insectívoros aéreos, insectívoros del follaje, carnívoros y hematófagos (McNab 1971, Wilson 1973, Soriano 1985, 2000). La distribución geográfica de los murciélagos en el continente americano no es uniforme pues la riqueza de especies se ve reducida con el incremento de la latitud y la altitud (Brown 1995, Willig *et al.* 2003, Stevens 2004) (Figura 1). No sólo los murciélagos exhiben estos patrones de distribución, la gran mayoría de taxa biológicos las presentan y su explicación se ha convertido en uno de los interrogantes más antiguos de la biología y la ecología (Pianka 1966). Numerosos investigadores han documentado estos patrones en mamíferos y han tratado de explicarlos a través de varias hipótesis que incluyen factores climáticos, temporales, espaciales, productividad, interacciones bióticas, entre otras (Fischer 1960, Fleming 1973, Wilson 1974, McCoy y Connor 1980, Mares y Ojeda 1982; Arita *et al.* 1990, Willig y Sandlin 1991, Mares 1992, Willig y Gannon 1997, Lyons y Willig 2002, Stevens y Willig 2002, Patten 2004, entre otros).

Cuando observamos los patrones latitudinales de los murciélagos en términos de su estructura funcional, vemos que en los trópicos la mayoría de los grupos funcionales están representados, mientras que a mayores latitudes se reduce la cantidad de grupos y son los insectívoros los únicos que alcanzan mayores latitudes (Stevens 2004). Por otro lado, en gradientes altitudinales en la región Neotropical, se ha documentado un descenso en la riqueza de especies de murciélagos con el

incremento en la altitud (Nowak 1994, Patterson *et al.* 1998, Sánchez-Cordero 2001, Willig *et al.* 2003). Los factores que determinan estos patrones en Los Andes, por ejemplo, no han sido documentados adecuadamente y se han planteado hipótesis relacionadas con la complejidad del hábitat, la temperatura y la abundancia de recursos (Graham 1983). Soriano (2000) emprendió un análisis basado en la estructura funcional de los ensamblajes de murciélagos en bosques lluviosos y selvas nubladas Neotropicales y encontró diferencias en los patrones de diferentes grupos funcionales, los frugívoros y los nectarívoros decaen a una tasa baja y constante, pero desaparecen a elevaciones de medias a altas, sin alcanzar las mayores alturas; por otro lado, los gremios estrictamente insectívoros se reducen a una mayor tasa con el incremento de la altitud, pero constituyen el único grupo que alcanza las mayores alturas, con representantes de las familias Vespertilionidae y Molossidae, de origen extra-tropical; mientras que la familia Emballonuridae, de origen tropical, sólo alcanza hasta aproximadamente los 1000 m de altitud (Koopman 1982, Soriano *et al.* 1999, Soriano 2000).



**Figura 1.** Esquemas de los patrones de distribución de grupos funcionales de murciélagos. a. Patrón de distribución latitudinal en América, b. Patrón de distribución altitudinal en Los Andes.

Los patrones de riqueza y distribución de las especies son frecuentemente explicados por la acción de factores como el clima, productividad, complejidad del hábitat, abundancia de recursos, entre otros (Brown 1995). Sin embargo, estudios que han usado la variación morfológica de murciélagos (como criterio de adaptación a estos factores) y su relación con la variación altitudinal no han llegado a ser concluyentes debido a su debilidad para explicar los límites de distribución de los grupos funcionales (Stevens 2004, Ruiz 2006). Así, en gradientes altitudinales, factores como la temperatura y la precipitación tienen efectos biológicos importantes en la distribución de las especies (Terborgh 1971) pero sus efectos no son fácilmente explicables debido a que en la naturaleza estos factores co-varían (Patterson *et al.* 1989). Algunos autores han propuesto como hipótesis, que estos patrones de distribución altitudinal observados en murciélagos, particularmente en los insectívoros del Neotrópico, están relacionados con la capacidad de resistencia a las bajas temperaturas (termorregulación) que a su vez está fuertemente afectada por la dieta y por la disponibilidad de recursos (Graham 1983, Soriano 2000).

## **1.2 Poniendo a prueba las hipótesis: el problema con los murciélagos estrictamente insectívoros.**

Para poner a prueba hipótesis biogeográficas, es necesario contar con una serie de datos soportados por muestreos sistemáticos que permitan un amplio entendimiento de la distribución actual de la especie o especies en estudio. Para el caso de los murciélagos estrictamente insectívoros, éste requerimiento es difícil de conseguir ya que, las técnicas de muestreo usadas convencionalmente tales como las redes de niebla, presentan sesgos al atrapar principalmente las especies de vuelo bajo y que forrajean dentro del bosque, como la mayoría de los filostómidos, es por eso que el conocimiento actual que se tiene de la familia Phyllostomidae es mucho mayor que de todas las otras familias no filostómidas juntas (Miller 2003). Los murciélagos estrictamente insectívoros de

las familias Emballonuridae, Molossidae y Vespertilionidae por ejemplo, son, por el contrario, difícilmente atrapables ya que muchas especies forrajean por encima del dosel y esto hace que sean uno de los grupos menos representados en los inventarios de especies en un ambiente dado y por lo tanto, su representatividad en colecciones biológicas es baja (Voss y Emmons 1996, Ochoa *et al.* 2000, Barnett *et al.* 2006). Recientemente, se ha venido aplicando la técnica de detección acústica para obtener inventarios más adecuados que incluyan a los murciélagos insectívoros (Kalko *et al.* 1996, O'Farrell y Miller 1997, O'Farrell *et al.* 1999, Ochoa *et al.* 2000, Miller 2003), de esta manera se ha podido tener certeza de que algunas especies que hasta el momento se consideraban raras en su distribución neotropical, son en realidad bastante comunes (Kalko y Aguirre 2007).

Por otro lado, existen métodos de campo y laboratorio que evalúan la capacidad termoregulatoria de las especies, así como la disponibilidad de recursos y la dieta (Machado y Soriano 2007, Ruiz 2006) que podrían ayudar a poner a prueba hipótesis biogeográficas. Sin embargo, para el caso de los murciélagos estrictamente insectívoros estos enfoques metodológicos son de difícil ejecución, debido a la escasez de individuos que pueden ser obtenidos, además de las dificultades inherentes que impone tanto la evaluación de su dieta como la disponibilidad de los recursos que consumen.

### **1.3 Modelos de nicho ecológico y modelos de distribución de especies.**

Recientemente se han desarrollado herramientas bioinformáticas que permiten predecir la distribución potencial de las especies vegetales y animales en una determinada región con base en puntos de presencia conocida de la especie y una serie de coberturas de datos ambientales tipo grilla, generados a partir de Sistemas de Información Geográfica (SIG). Estas herramientas que se han denominado Modelos de Nicho Ecológico (MNE) se basan en la teoría y el concepto de nicho ecológico (*sensu* Grinnell 1917 y Hutchinson 1957, principalmente). No hay un consenso para

definir si los modelos responden al concepto *Grinnelliano* de nicho o a los conceptos de nicho fundamental y nicho real de Hutchinson (1957) y aunque algunos autores han tratado de esclarecer el uso del concepto y su importancia en los modelos (Peterson 2001, Soberón y Peterson 2005, Araújo y Guisan 2006), la imposibilidad de incluir en los modelos todas las dimensiones posibles del nicho ecológico, entre otras limitaciones, ha hecho que preferiblemente, se denomine estos métodos como Modelos de Distribución de Especies (SDM's por sus siglas en inglés) (Guisan y Thuiller 2005, Elith *et al.* 2006).

Los SDM's han sido usados en la última década para abordar diversos aspectos de la biología, entre los que se encuentran: i) Generar la distribución potencial de especies de interés para poner a prueba hipótesis biogeográficas (Peterson 2001, Anderson *et al.* 2002a, b, Anderson 2003, Anderson y Martínez-Meyer 2004, Raxworthy *et al.* 2003, 2007, Kozak y Wiens 2006, Buermann *et al.* 2008, Jayat *et al.* 2009). ii) Evaluar efectos del cambio climático en especies y paisajes (Peterson *et al.* 2002a, Pearson y Dawson 2003, Thomas *et al.* 2004, Thuiller *et al.* 2005, Anciães y Peterson 2006, Araújo *et al.* 2006, Hernández 2006, Araújo y Luoto 2007). iii) Definir áreas de alta diversidad para programas de conservación (Iloldi-Rangel *et al.* 2004, Sánchez-Cordero *et al.* 2005, Rodríguez *et al.* 2007, Toribio y Peterson 2008). iv) Modelar la distribución de enfermedades y sus vectores (Costa *et al.* 2002, Peterson *et al.* 2002b, Peterson y Shaw 2003, Peterson *et al.* 2004, Williams *et al.* 2008, Sulbaran-Romero 2009). v) Evaluar límites altitudinales y rangos de distribución de especies (Hernández *et al.* 2006, Cadena y Loiselle 2007, Munguía *et al.* 2008, Graham *et al.* 2010). vi) Evaluar el estado de conservación de especies y de paisajes (Loiselle *et al.* 2003, Chefaoui *et al.* 2005, Young *et al.* 2009). vii) Conocer la distribución de especies en el pasado y sus causas de extinción (Bonaccorso *et al.* 2006, Weaver *et al.* 2006, Nogués-Bravo *et al.* 2008). viii) Predecir el comportamiento de especies invasoras (Peterson y Vieglais 2001, Soberón *et al.* 2001, Peterson

2003, Broennimann *et al.* 2007, Warren *et al.* 2008). ix) Relacionar la distribución de especies con la estructura del paisaje (Jaberg y Guisan 2001, Chacón-Moreno 2009). x) Evaluar la pérdida de poblaciones por fragmentación de hábitats (Peterson *et al.* 2006). xi) Modelar la distribución de poblaciones humanas en el pasado (Banks *et al.* 2006), Entre otros.

En Venezuela, Suarez del Moral (2009) aplicó los principios del modelado de distribución de especies para modelar la distribución de la línea de contacto bosque-páramo en Los Andes y Arzac (2008) generó la distribución espacial de formas de vida de plantas en un gradiente altotérmico mediante muestreos de vegetación, análisis estadísticos y el uso de Sistemas de Información Geográfica para encontrar los patrones de distribución de las formas de vida y el patrón de distribución bajo escenarios de cambio climático.

Hasta el momento se han desarrollado y aprovechado varios métodos y algoritmos informáticos para generar modelos de distribución de especies. Una de las primeras técnicas fue BIOCLIM, un modelo bioclimático que se basa en la sobreposición y caracteriza sitios que están dentro del hiperespacio ambiental ocupado por una especie (Nix, 1986). Le sigue DOMAIN, un algoritmo de distancia que evalúa nuevos sitios potenciales en términos de su similitud ambiental con los sitios de presencia conocida (Carpenter *et al.* 1993). Ambos enfoques requieren solamente de datos de presencia de las especies, han sido aplicados principalmente a estudios con especies vegetales y no se desempeñan muy bien en comparación con nuevos métodos, además están muy influenciados por errores espaciales de los datos (Elith *et al.* 2006, Graham *et al.* 2008). Los modelos lineales generalizados y los modelos aditivos generalizados (GLMs y GAMs, por sus siglas en inglés) son métodos de regresión que presentan resultados muy robustos debido a su fundamento estadístico, al igual que el método de regresión adaptativa multivariada (Multivariate Adaptive Regression Splines, MARS)

que utiliza regresiones basadas en respuestas no lineales; sin embargo, estas técnicas requieren datos de presencia-ausencia para poder ser aplicadas (Yee y Mitchell 1991, Austin 2002, Lehmann *et al.* 2002, Thuiller 2003, Leathwick *et al.* 2005).

El método de Análisis del Factor de Nicho Ecológico ENFA-BIOMAPPER computa un grupo de factores no correlacionados, resumiendo los gradientes ambientales principales en la región considerada, de forma similar a un Análisis de Componentes Principales (Hirzel *et al.* 2001, 2002); aunque prometedora, ésta técnica no ha sido ampliamente usada y no se han hecho comparaciones de su rendimiento con respecto a otros métodos disponibles. Por el contrario, existen dos métodos que han sido usados considerablemente a lo largo de la última década: el Algoritmo Genético de Producción de Reglas (Genetic Algorithm of Rule-set Production-GARP) que imita procesos genéticos y que selecciona un juego de reglas (p.e. adaptaciones a la regresión y especificaciones de rango) que predicen la mejor distribución de una especie en términos de evolución genética (Stockwell y Peters 1999). Este algoritmo presenta buen rendimiento, pero debido a su operatividad genética, genera resultados diferentes cada vez que se lo aplica a un mismo conjunto de datos. Como una forma de solucionar los problemas automatizados de GARP, se exploró la aplicación del concepto probabilístico de Máxima Entropía, que había venido usándose exitosamente en procesamiento y teoría del lenguaje (Berger *et al.* 1996), al problema de la distribución de especies. MaxEnt (Phillips *et al.* 2004, 2006) es una técnica que se ha desempeñado satisfactoriamente en comparación con otros métodos disponibles y ha mostrado ser bastante resistente a errores de tipo espacial en los datos (Elith *et al.* 2006, Graham *et al.* 2008). Se desempeña bien en diferentes regiones, con diferentes resoluciones de datos e incluso con tamaños de muestra pequeños (Hernández *et al.* 2006, Guisan *et al.* 2007, Loiselle *et al.* 2008, Wisz *et al.* 2008). En este trabajo nos proponemos usar esta nueva técnica bioinformática para adelantar una evaluación de la

distribución potencial de murciélagos insectívoros con el fin de encontrar patrones de distribución y definir cuáles son los factores ambientales que los determinan, así como la forma en que lo hacen.

#### **1.4 Hipótesis de trabajo.**

Aunque las bases subyacentes de los métodos de modelado de distribución de especies actualmente no permiten evaluar hipótesis relacionadas con las capacidades fisiológicas de los murciélagos, ni definir criterios de abundancia o disponibilidad de recursos; explorar esta nueva herramienta podría responder inquietudes acerca de los factores ambientales que determinan los patrones de distribución, lo cual resultará en un mejor entendimiento de la ecología de las especies y en el desarrollo de nuevas hipótesis que apunten hacia explicar los mecanismos que actúan y mantienen la diversidad biológica en los trópicos. Así, nos preguntamos: ¿Cuáles son los factores que influyen en los patrones de distribución de murciélagos insectívoros en el Neotrópico y cómo interactúan para definir los patrones observados? A título de hipótesis pensamos que las especies exhiben diferentes patrones y que estos son explicados por un mismo conjunto de variables, que interactúan de diferentes formas en la definición de los límites de distribución específicos. Los resultados podrían darnos luces acerca del papel que juegan factores relacionados con la temperatura, la altitud, la topografía y la precipitación en la distribución geográfica de las especies, agregando así, otra dimensión de análisis a los problemas que han sido planteados.

## **2. OBJETIVOS**

### **2.1 Objetivo general.**

Determinar los patrones de distribución geográfica de algunas especies de murciélagos insectívoros neotropicales y los factores ambientales que los generan, usando como herramienta bioinformática el modelo de distribución de especies de máxima entropía (Maxent).

### **2.2 Objetivos específicos.**

- Generar la distribución potencial de algunas especies de murciélagos insectívoros en cinco países andino-tropicales usando el algoritmo de máxima entropía (Maxent).
- Buscar patrones de distribución entre los grupos de especies y determinar la interacción de los factores ambientales que los generan.

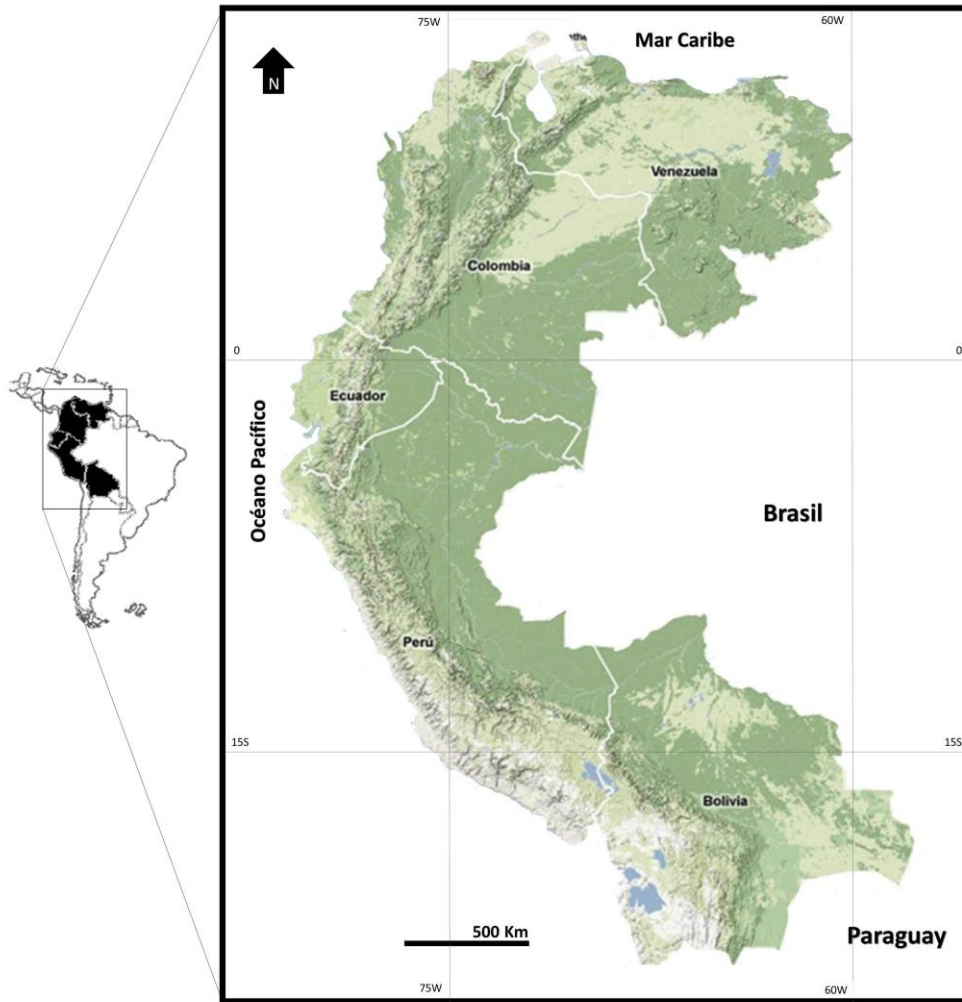
### 3. METODOLOGÍA

#### 3.1 Área de estudio y capas de datos ambientales.

El área de estudio corresponde a la porción continental ocupada por los cinco países andino-tropicales: Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia (Figura 2). El área se encuentra entre los 22° 50' S, 64° 19' W cerca del trópico de Capricornio en Bolivia y los 12° 27' N, 71° 40' W en la Península de la Guajira en Colombia. El rango altitudinal comprende desde el nivel del mar, hasta aproximadamente los 6400 msnm (Máxima altura del Modelo de Elevación Digital-DEM). No incluimos islas ni archipiélagos en nuestra área de estudio. La región se caracteriza principalmente por la presencia de la cordillera de los Andes que ocupa el lado occidental del continente, se divide en tres porciones bien definidas en la parte suroccidental de Colombia y culmina en una extensión de la cordillera Oriental colombiana que en Venezuela se denomina la Cordillera de Mérida. Se destaca la presencia de diferentes formaciones montañosas como la serranía de La Macarena y la Sierra Nevada de Santa Marta en Colombia, la Cordillera de la Costa y la formación del escudo Guyanés en Venezuela. El área de estudio también abarca la región conocida como Chocó Biogeográfico en Colombia y Ecuador, así como las tierras bajas de la Amazonía que se incluyen dentro de los límites políticos de estos países y las formaciones de altiplanos en Perú y Bolivia. Escogimos una gran extensión para el área de estudio con el fin de recopilar una buena cantidad de datos de ocurrencia de las especies; ya que, ampliando el rango geográfico de estudio podemos asegurar una mayor cantidad y calidad de datos.

Las capas ambientales que inicialmente recolectamos para el área de estudio, corresponden a las coberturas de 19 variables bioclimáticas disponibles en la base de datos WorldClim (<http://www.worldclim.org>), las cuales presentan una resolución espacial de 30 arc s, que es

equivalente a un pixel de  $0.86 \text{ Km}^2$  en el Ecuador, lo cual se refiere comúnmente en la bibliografía como una resolución de  $1 \text{ Km}^2$  y son derivadas de la interpolación de datos de precipitación mensual, máximos, mínimos y promedios de temperatura que cubren un periodo desde el año 1950 hasta el 2000 (Hijmans *et al.* 2005).



**Figura 2.** Delimitación del área de estudio para este trabajo, abarcando la porción continental de cinco países andino-tropicales: Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia. Destaca la cordillera de Los Andes al occidente. Fuente: Google Maps: <http://maps.google.es/>.

Pese a los errores espaciales que la interpolación de datos de estaciones climatológicas puede generar, actualmente la información de WorldClim de Suramérica es considerada ideal para modelar a escala local y continental en esta región y ha sido usada en este tipo de investigaciones (Chapman

*et al.* 2005, Elith *et al.* 2006, Cadena y Loisel 2007, Guisan *et al.* 2007, Loisel *et al.* 2008, entre otros). Adicionalmente incluimos cuatro variables topográficas (altitud, pendiente, orientación del terreno e índice topográfico compuesto) derivadas del Modelo de Elevación Digital - DEM Hydro - 1K de 1 Km<sup>2</sup> de resolución, suministradas por el Servicio Geológico de los Estados Unidos (USGS 2001, <http://edcdaac.usgs.gov/gtopo30/hydro/>) y una variable categórica poligonal de las ecoregiones propuestas por la WWF (World Wildlife Foundation) (Olson *et al.* 2001, [www.worldwildlife.org/ecoregions](http://www.worldwildlife.org/ecoregions)). Todas las capas fueron cortadas para delimitar el área de estudio y transformadas a formato ASCII Raster usando el programa ArcView GIS 3.3 (ESRI 1998).

Debido a que algunas de las variables ambientales están correlacionadas, lo cual puede afectar la interpretación de los resultados y además, con el fin de constatar la relevancia ecológica de los predictores, adelantamos tres tipos de evaluación, que en conjunto proporcionaron criterios para la escogencia de las variables con mayor significancia ecológica para ser incluidas en los modelos: i) Un análisis de correlación de Pearson entre las 23 variables continuas (19 capas bioclimáticas de WorldClim y 4 topográficas) usando ArcView GIS 3.3 (ESRI 1998). ii) Un Análisis de Componentes Principales (ACP) llevado a cabo con una muestra de 10,000 puntos aleatorios con datos para cada una de las capas, usando el programa estadístico Past versión 1.28 (Hammer y Harper 2004) y iii) Modelos preliminares, con las opciones por defecto del programa, para evaluar de manera preliminar la contribución de la variable a cada una de las especies (ver Selección de especies y datos de presencia, sección 3.2 y Construcción de los modelos de distribución, sección 3.3).

### **3.2 Selección de las especies y datos de presencia.**

Dentro del grupo de murciélagos insectívoros presentes en el Neotrópico se encuentran más de cien especies que comprenden aproximadamente el 50% de los murciélagos reportados en esta región (Voss y Emmons 1996, Soriano 2000, Simmons 2005, Gardner 2008). No se puede modelar la distribución de todas las especies de murciélagos insectívoros presentes en el área de estudio, debido a que la representatividad y cantidad de datos en colecciones biológicas de este grupo es reducida y por otro lado, la inestabilidad taxonómica de algunas formas afecta la calidad de datos y los análisis, debido a los posibles errores en la identificación específica del material. Así, la cantidad de datos recopilados sobre la presencia de una especie, su estabilidad taxonómica y su representatividad en el área de estudio fueron los principales criterios que determinaron su selección para este estudio.

De las familias estrictamente insectívoras, las que están mejor representadas en colecciones biológicas y por lo tanto, ofrecen una mayor cantidad de datos son Vespertilionidae y Molossidae (de origen extratropical) y Emballonuridae (de origen tropical) (Voss & Emmons 1996, Soriano 2000). Teniendo en cuenta la estabilidad taxonómica de las especies en las últimas décadas y basados principalmente en la literatura disponible para el área de estudio (Linares 1997, Albuja 1999, Alberico *et al.* 2000, Wilson y Reeder 2005, Aguirre 2007, Gardner 2008, Tirira 2007) seleccionamos las especies que se relacionan en la Tabla 1.

Para las especies seleccionadas recopilamos la información existente sobre localidades de captura (puntos de ocurrencia o muestras). La principal fuente de información para este tipo de estudios fueron las instituciones que mantienen colecciones biológicas como Museos de Historia Natural, Universidades, Institutos de Biodiversidad Nacionales e Internacionales. Revisamos la información disponible en internet de 34 instituciones internacionales (localizadas fuera de los países del área de

estudio) a través del portal del proyecto Mammals Network Information System - MaNIS (<http://manisnet.org>) y el portal de la Global Biodiversity Information Facility – GBIF (<http://data.gbif.org>) (examinadas entre febrero y marzo de 2010).

**Tabla 1.** Especies de murciélagos insectívoros de las familias Emballonuridae, Molossidae y Vespertilionidae seleccionadas para este trabajo. VEN: Venezuela, COL: Colombia, ECU: Ecuador, PER: Perú, BOL: Bolivia.

Taxón	VEN	COL	ECU	PER	BOL
<b>Familia Emballonuridae Gervais, 1856</b>					
<i>Peropteryx macrotis</i> (J. A. Wagner, 1843)	X	X	X	X	X
<i>Rhynchonycteris naso</i> (Wied-Neuwied, 1820)	X	X	X	X	X
<i>Saccopteryx bilineata</i> (Temminck, 1838)	X	X	X	X	X
<b>Familia Molossidae P. Gervais, 1856</b>					
<i>Eumops aripendulus</i> (G. Shaw, 1800)	X	X	X	X	X
<i>Eumops glaucinus</i> (J. A. Wagner, 1843)	X	X	X	X	X
<i>Molossus bondae</i> J. A. Allen, 1904	X	X	X		
<i>Molossus pretiosus</i> Miller, 1902	X	X			
<i>Promops centralis</i> O. Thomas, 1915	X	X	X	X	X
<b>Familia Vespertilionidae Gray, 1821</b>					
<i>Eptesicus diminutus</i> Osgood, 1915	X	X			
<i>Eptesicus fuscus</i> (Palisot de Beauvois, 1796)	X	X			
<i>Lasiurus blossevillii</i> (Lesson, 1826)	X	X	X	X	X
<i>Lasiurus cinereus</i> (Palisot de Beauvois, 1796)	X	X		X	X
<i>Lasiurus ega</i> (P. Gervais, 1856)	X	X	X	X	X
<i>Myotis keaysi</i> J. A. Allen, 1914	X	X	X	X	X
<i>Myotis oxyotus</i> (W. Peters, 1866)	X	X	X	X	X
<i>Myotis riparius</i> Handley 1960	X	X	X	X	X

Para la recolección de datos depositados en las colecciones nacionales de los países incluidos en el área de estudio, contactamos a los curadores y administradores solicitándoles el envío de la

información necesaria. En Venezuela contactamos cuatro instituciones, en Colombia doce, en Ecuador tres, en Perú una y en Bolivia tres. Algunas colecciones colombianas fueron consultadas a través del Sistema de Información en Biodiversidad–SIB-Colombia (<http://www.siac.net.co>). Presentamos la información detallada de las instituciones internacionales y nacionales que aportaron información para este estudio en la Tabla 2. Finalmente, revisamos e incluimos los datos relacionados en literatura científica (Anderson *et al.* 1982, Anderson 1997, Albuja 1999, Ochoa *et al.* 2000, Aguirre 2002, Alberico *et al.* 2005, Gardner 2008).

Con los datos recolectados organizamos una hoja de cálculo para cada una de las especies. En ella organizamos la información sobre la institución o colección (acrónimo, número de catálogo), identidad taxonómica del espécimen (reino, phylum, clase, orden, familia, género y especie), localidad de colección (país, estado, departamento o provincia, municipio, localidad exacta, altitud), coordenadas geográficas (latitud, longitud), fecha de colección, colector y tipo de espécimen en que se basa el registro. Los registros que no contenían la información geográfica asociada (coordenadas) o ésta presentaba errores, fueron corregidos y georeferenciados con la ayuda de gacetas geográficas en la literatura (Paynter 1982, 1992, 1993, 1997, Stephens y Traylor 1983, Gardner 2008) y con la revisión de gacetas geográficas digitales disponibles en internet (Global Gazetteer Version 2.2 <http://www.fallingrain.com/world/index.html>, NIMA - The GEOnet Names Server (GNS) <http://www.nima.mil/gns/html/> y Fuzzy Gazetteer, FuzzyG v2.1-dev by Christian Kohlschütter <http://tomcat-dmaweb1.jrc.it/fuzzyg/query/>).

**Tabla 2.** Instituciones internacionales (ubicadas fuera del área de estudio) y nacionales (en el área de estudio) que albergan y aportaron datos de ocurrencia de las especies modeladas en este trabajo.

ACRÓNIMO	NOMBRE DE LA INSTITUCIÓN	UBICACIÓN
<b>Instituciones internacionales</b>		
AMNH	American Museum of Natural History	New York, NY, EUA <sup>1</sup>
USNM	United States National Museum of Natural History, Smithsonian Institution	Washington D.C., EUA <sup>1</sup>
FMNH	Field Museum of Natural History	Chicago, IL, EUA <sup>2</sup>
MVZ	Museum of Vertebrate Zoology, University of California	Berkeley, CA, EUA <sup>1</sup>
ROM	Royal Ontario Museum	Ontario, Canadá <sup>1</sup>
KU	University of Kansas Biodiversity Institute	Kansas, NE, EUA <sup>1</sup>
LACM	Los Ángeles County Museum	Los Ángeles, LA, EUA <sup>1</sup>
LSUMZ	Louisiana State University Museum of Zoology	Baton Rouge, LA, EUA <sup>1</sup>
TTU	Museum of Texas Tech University	Lubbock, TX, EUA <sup>1</sup>
MSU	Michigan State University Museum	East Lansing, MA, EUA <sup>1</sup>
MCZ	Museum of Comparative Zoology - Harvard University	Cambridge, MA, EUA <sup>1</sup>
UMMZ	University of Michigan Museum of Zoology	Ann Arbor, MI, EUA <sup>1</sup>
FLMNH	Florida Museum of Natural History	Gainesville, FL, EUA <sup>1</sup>
TCWC	Texas Cooperative Wildlife Collection	College Station, TX, EUA <sup>1</sup>
MSB	Museum of Southwestern Biology	Albuquerque, NM, EUA <sup>1</sup>
YPM	Yale University Peabody Museum	New Haven, CT, EUA <sup>1</sup>
IBUNAM-CNMA	Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México- Colección Nacional de Mamíferos	México D.F., México <sup>2</sup>

NRM	The Swedish National Museum of Natural History, Naturhistoriska Riksmuseet	Stockholm, Suecia <sup>2</sup>
CI	Conservation International Biodiversity Data	Arlington, VA, EUA <sup>2</sup>
EBD_CSIC	Estación Biológica Doñana-Consejo Superior de Investigaciones Científicas	Sevilla, España <sup>2</sup>
DGR	Museum of Southwestern Biology, Division of Genomic Resources	Albuquerque, NM, EUA <sup>1</sup>
MHNG	Muséum d'histoire naturelle de la Ville de Genève	Genève, Suiza <sup>2</sup>
UWBM	University of Washington Burke Museum	Seattle, WA, EUA <sup>2</sup>
<b>Instituciones nacionales</b>		
CVULA	Colección de Vertebrados de la Universidad de los Andes	Mérida, Mérida, Venezuela
EBRG	Museo Estación Biológica Rancho Grande	Parque Nacional Henry Pittier, Aragua, Venezuela
MBUCV	Museo de Biología, Universidad Central de Venezuela	Caracas D.C., Venezuela
MHNLS	Museo de Historia Natural La Salle	Caracas D.C., Venezuela
ICN	Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia	Bogotá D.C., Colombia <sup>3</sup>
MHNUC	Museo de Historia Natural de la Universidad de Caldas	Manizales, Caldas, Colombia
CTUA	Colección Teriológica de la Universidad de Antioquia	Medellín, Antioquia, Colombia
CSJ	Museo de Ciencias Naturales del Colegio de San José de La Salle - ITM	Medellín, Antioquia, Colombia
ISAGEN	ISAGEN S.A.	Medellín, Antioquia, Colombia <sup>3</sup>

IAvH	Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt	Villa de Leyva, Boyacá, Colombia <sup>3</sup>
CORANTIOQUIA	Corporación Autónoma Regional de Antioquia	Medellín, Antioquia, Colombia <sup>3</sup>
MHN-UC	Museo de Historia Natural de la Universidad del Cauca	Popayán, Cauca, Colombia
MUSM	Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos	Lima, Perú.

**Notas:** 1. Revisadas en el portal MaNIS; 2. Revisadas en el portal GBIF; 3. Revisadas en el portal SIB-Colombia.

### 3.3 Construcción de los modelos de distribución.

Generamos los modelos de distribución para cada una de las especies usando el método de máxima entropía (Maxent), un programa bioinformático desarrollado por Steven J. Phillips (Phillips *et al.* 2004, 2006). El objetivo de este algoritmo es predecir la probabilidad de presencia de una especie en un espacio determinado encontrando la distribución de máxima entropía (es decir, la más cercana a la uniformidad), sujeta a las restricciones que las variables ambientales imponen (Phillips *et al.* 2004). Maxent es un método de propósito general que hace predicciones o inferencias a partir de información incompleta y tiene sus orígenes en la mecánica estadística, cuando este algoritmo es aplicado al modelado de la distribución de especies, los pixeles del área de estudio son considerados el espacio en el cual se definirá la distribución de máxima entropía, aquellos pixeles con presencia conocida constituyen los puntos de muestra y las restricciones son las variables climáticas o ambientales incluidas en el modelo (Phillips *et al.* 2006).

La aplicación del principio de máxima entropía al problema de la distribución de especies se apoya en la teoría termodinámica de procesos ecológicos (Aoki 1989, Schneider y Kay 1994) así, la

segunda ley de la termodinámica especifica que en un sistema sin influencias externas, los procesos se mueven en una dirección que maximiza la entropía. Esto es, en ausencia de otras influencias más que las incluidas en las variables ambientales del modelo, la distribución geográfica de una especie tendería a la distribución de máxima entropía (Phillips *et al.* 2006).

Usamos el programa Maxent (Maximum Entropy Species Distribution Modelling, versión 3.3.3a) con los parámetros de regularización, atributos y número de pseudoausencias por defecto (regularization multiplier = 1, auto features y Max number of background points = 10000), ya que esta configuración de parámetros fue probada y sugerida en una reciente revisión del método (Phillips y Dudik 2008). Dividimos el número de muestras de cada una de las especies en dos conjuntos: el 70% para entrenar el modelo (training data) y el restante 30% para probarlo (test data), lo cual nos permite evaluar el rendimiento del modelo, ajustamos el número máximo de iteraciones a 500 y el límite de convergencia a  $1 \times 10^{-5}$ , escogimos las opciones de crear curvas de respuesta y hacer prueba Jackknife para medir la importancia de las variables ambientales y seleccionamos el formato de salida logística para los mapas, lo cual permite una mejor interpretación visual de los resultados. Para cada especie generamos cinco réplicas aleatorias evaluadas con la opción bootstrap y realizamos los análisis con los resultados del modelo promedio. Para una amplia explicación del método, propiedades y opciones ver Phillips *et al.* (2004, 2006), Phillips y Dudik (2008) y el manual de usuario (Phillips 2009).

Para la evaluación de la exactitud y el rendimiento de los modelos usamos el área bajo la curva ROC (Receiver Operating Characteristic) en adelante denominada AUC (Area Under the Curve) (Fielding y Bell 1997). El análisis ROC fue desarrollado en el procesamiento de señales y es ampliamente usado en medicina (Hanley y McNeil 1982, 1983; Zweig y Campbell 1993), se basa en graficar una

curva con los valores de sensibilidad (eje y) en función de los valores del inverso de la especificidad (eje x) del modelo (Zambrana-Torrelío 2007), lo que en modelos de distribución de especies equivale a graficar la proporción de presencias conocidas predichas correctamente en función de la proporción de ausencias conocidas predichas incorrectamente como presentes (Peterson *et al.* 2008). El AUC refleja la probabilidad de que se haya clasificado correctamente los puntos de presencia, con respecto a los puntos de pseudoausencias; esto es, la capacidad que tiene el algoritmo para discriminar sitios donde una especie se encuentra con relación a sitios donde está ausente. Los valores de AUC varían entre 0 y 1, donde un valor de 1 indica un modelo perfecto y un valor de 0.5 o menor implica un modelo que no difiere de una distribución aleatoria (Zambrana-Torrelío 2007). Modelos con un valor de AUC mayor a 0.75 son considerados útiles para la interpretación biológica y ecológica (Elith 2002).

### **3.4 Importancia de las variables ambientales en la distribución.**

Para evaluar la importancia de cada una de las variables ambientales en la distribución de las especies modeladas, usamos un análisis en conjunto de la información que genera el algoritmo: i) Agrupamos en un solo valor el porcentaje de contribución de la variable en el modelo (%C) y el porcentaje de importancia de la variable en la permutación de variables (%P) usando el Índice de Importancia Relativa (IR%) (George y Hadley 1979)  $IR\% = (Ai/\sum Ai) \times 100$ , donde,  $Ai = \%C + \%P$ , para cada variable incluida en el modelo. Este índice combina distintas proporciones con el fin de compensar sus influencias particulares y es usado ampliamente en estudios ecológicos (Segnini y Bastardo 1995). ii) Con los valores de IR% generamos una matriz de especies x variables ambientales, para correr un Análisis de Componentes Principales en el programa MVSP 3.12d (Kovach Computing Services 2001). La normalidad de las variables se comprobó con la prueba de Shapiro-Wilk (Chacín 2000) y aquellas que no mostraron normalidad fueron previamente

transformadas usando arcoseno de la raíz y raíz cuadrada (Segnini 2008). iii) Realizamos una evaluación visual de las gráficas de la prueba Jackknife que corre el modelo. La prueba Jackknife que escogimos, muestra el cambio en los valores de AUC del modelo, cuando se realiza solamente con una variable determinada, con el resto de variables (sin incluir la variable determinada) y cuando se realiza con todas las variables en conjunto.

Buscamos similitudes en los resultados de los tres métodos expuestos anteriormente para determinar las variables que son importantes en la distribución de cada especie y las analizamos por medio de una evaluación visual de las curvas de respuesta probabilística que genera el algoritmo. Estas curvas de respuesta pueden ser interpretadas como intervalos de condiciones ambientales favorables para la especie (Phillips *et al.* 2004).

## 4. RESULTADOS

### 4.1 Selección de variables ambientales incluidas en los modelos.

De las 24 variables ambientales recopiladas, descartamos ocho que no cumplieron con los requisitos para ser seleccionadas y finalmente incluimos 16 variables en los modelos finales de distribución de especies (Tabla 3).

**Tabla 3.** Selección de las variables que usamos en los modelos de distribución de especies. *Criterios:* 1A: No presenta correlación mayor a 0.9 con ninguna de las otras variables; 1B: Presenta correlación mayor a 0.9 con una o más variables; 2A: Está dentro de las 10 variables que más contribuyen a la separación de los datos en el ACP; 2B: La variable no contribuye a la separación de datos en el ACP; 3A: Contribuye en los modelos preliminares de distribución; 3B: No contribuye en los modelos preliminares de distribución. Los códigos en negrita constituyen los criterios usados para la selección de la variable. Las variables en negrita y subrayadas fueron descartadas.

Variable	Definición o descripción	Criterio de selección
PA	Precipitación anual.	1B, 2A, 3B
TA <sup>1</sup>	Promedio de temperatura anual.	1B, 2B, 3B
RDT	Promedio del rango diurno de temperatura (promedio mensual (temperatura máxima – temperatura mínima)).	<b>1A, 2B, 3A</b>
<b><u>ECOR</u></b> <sup>2</sup>	Ecorregión. Contiene 70 ecorregiones en el área de estudio.	---, <b>2B, 3A</b>
OR	Orientación. Describe la dirección de proporción máxima de cambio en las elevaciones entre cada celda y sus ocho vecinas. Se da en grados de 0 a 360 (0-3600) para evitar decimales y aumentar la exactitud de los datos	<b>1A, 2A, 3B</b>
ELEV	Modelo de elevación digital que describe la elevación sobre el nivel del mar para cada celda	<b>1A, 2A, 3A</b>

PEND	Pendiente del terreno. Describe el cambio máximo en las elevaciones entre cada celda y sus ocho vecinas. Se expresa en grados de 0 a 90 (0-9000) para evitar decimales y aumentar la exactitud de los datos.	1A, 2B, 3A
ITC	Índice Topográfico Compuesto (CTI). Generalmente referido como índice de humedad, es una función de la esorrentía que se calcula usando el flujo de corriente y la pendiente del terreno, basada en Moore <i>et al.</i> (1991)	1A, 2A, 3A
<b><u>ISOT</u></b>	Cociente Isotérmico (Isotermalidad).	1B, 2B, 3A
Tmax <sup>3</sup>	Temperatura máxima del mes más caliente.	1B, 2B, 3A
<b><u>PTTMF</u></b>	Promedio de temperatura del trimestre más frío.	1B, 2B, 3B
<b><u>PTTMS</u></b>	Promedio de temperatura del trimestre más seco.	1B, 2B, 3B
<b><u>PTTMC</u></b>	Promedio de Temperatura del trimestre más caliente.	1B, 2B, 3B
<b><u>PTTMH</u></b>	Promedio de temperatura del trimestre más húmedo.	1B, 2B, 3B
Tmin	Temperatura mínima del mes más frío.	1B, 2A, 3A
PTMF	Precipitación del trimestre más frío.	1A, 2A, 3A
<b><u>PMMS</u></b>	Precipitación del mes más seco.	1B, 2B, 3A
PTMS	Precipitación del trimestre más seco.	1B, 2A, 3A
EP	Estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación entre precipitaciones).	1A, 2B, 3A
PTMC	Precipitación de trimestre más caliente.	1A, 2A, 3A
<b><u>PMMH</u></b>	Precipitación del mes más húmedo.	1B, 2A, 3B
PTMH	Precipitación del trimestre más húmedo.	1B, 2A, 3A
RTA	Rango de temperatura anual. Se calcula mensualmente como la diferencia entre la temperatura promedio y la máxima y mínima temperatura del mes. Luego se promedia al año.	1A, 2A, 3A
ET	Estacionalidad de la temperatura. Se calcula a partir de la desviación estándar de la temperatura promedio mensual x 100	1B, 2A, 3A

**Notas:** 1. Descartamos tres variables con las cuales está correlacionada; 2. No incluimos la variable en la correlación; 3. Descartamos dos variables con las que está correlacionada.

## 4.2 Recolección de información.

De las 34 instituciones internacionales revisadas, encontramos información de las especies de interés en 23 de ellas, mientras que de las 23 instituciones nacionales contactadas, sólo doce respondieron aportando datos valiosos y de buena calidad. Desafortunadamente no fue posible conseguir la información de las colecciones nacionales de Ecuador y Bolivia, por lo que complementamos la información de estos países con la revisión de literatura; por ello, la cantidad de datos presentada aquí no refleja la totalidad de la información que estas importantes colecciones pueden albergar. La base de datos resultante constó de 7238 registros que corresponden a 2442 localidades que incluyeron a todas las especies seleccionadas para este estudio; de éstas, sólo 1538 (63%) localidades contenían referencia geográfica, con la ayuda de la revisión de gacetas geográficas alcanzamos a georeferenciar en promedio el 98,1% del total de localidades. Venezuela, Colombia y Perú fueron los países con el mayor número de datos y localidades, mientras que Bolivia y Ecuador en conjunto presentaron una menor cantidad (Tabla 4).

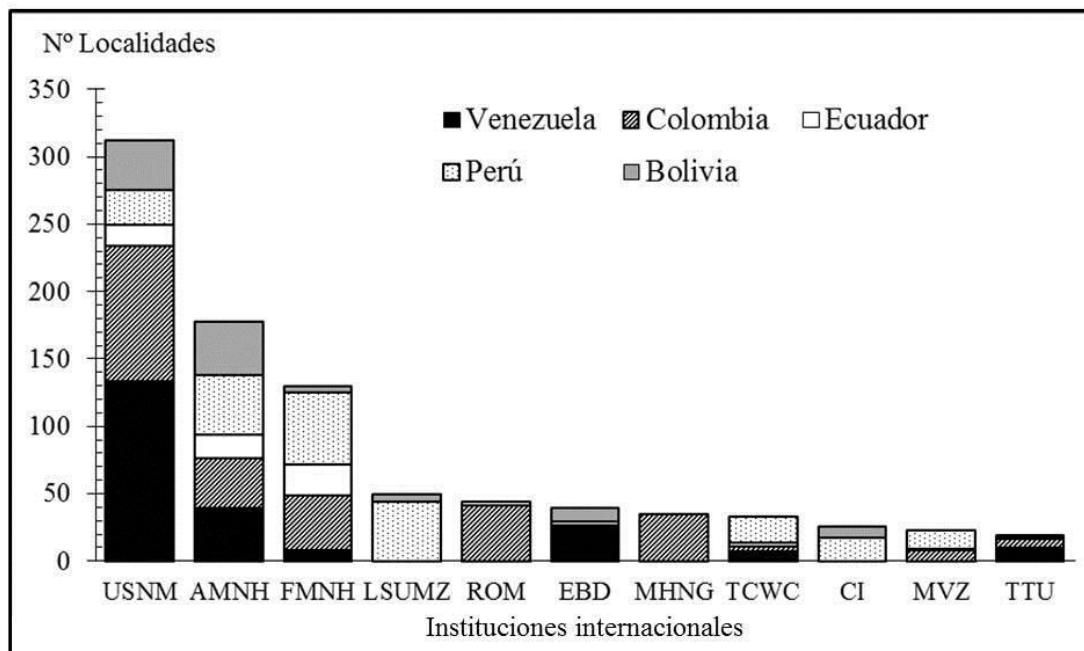
Las especies con la mayor cantidad de localidades fueron *R. naso*, *S. bilineata* y *P. macrotis* (Emballonuridae), mientras que para *E. diminutus*, *E. fuscus* (Vespertilionidae), *M. pretiosus* (Molossidae) la cantidad de datos fue la menor, ya que son especies que, dentro de nuestra área de estudio, sólo se distribuyen en Venezuela y Colombia. El 90% de los datos y localidades recopiladas a partir de la revisión de instituciones internacionales fue aportado por once instituciones, de las cuales el USNM ocupa el primer lugar con una mayor cantidad de localidades para Venezuela y Colombia (133 y 101 respectivamente), seguido por el AMNH y el FMNH; las restantes instituciones aportaron menos de 50 localidades cada una (Figura 3).

**Tabla 4.** Número de localidades por especie en cada uno de los países del área de estudio. Presentamos el total y la proporción de las localidades georeferenciadas. VEN: Venezuela, COL: Colombia, ECU: Ecuador, PER: Perú, BOL: Bolivia.

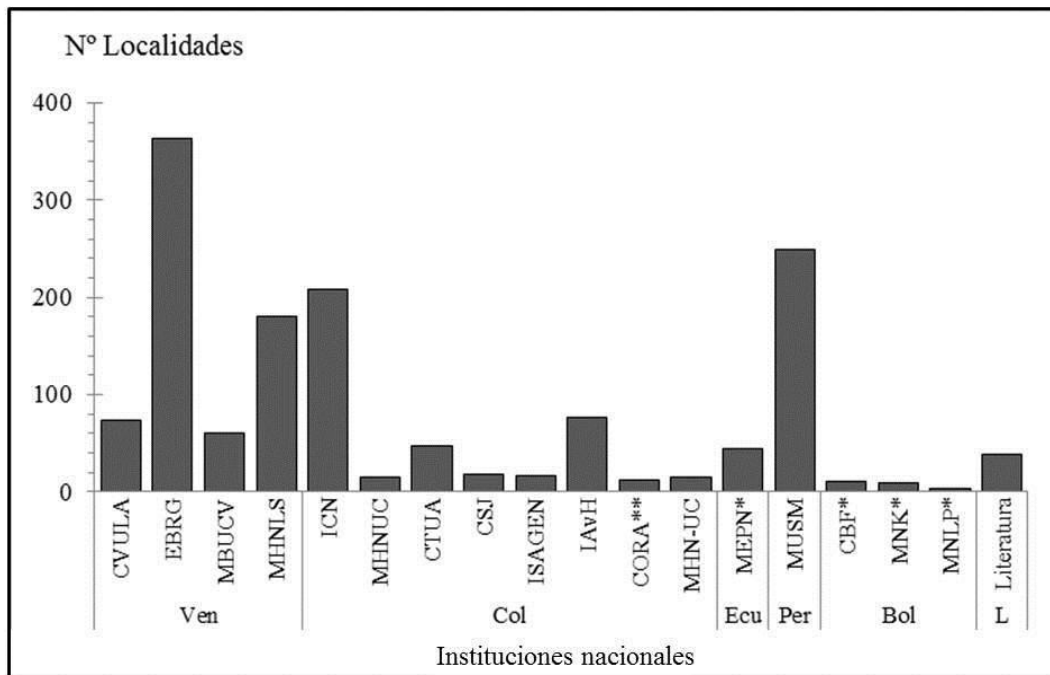
<b>Especies</b>	<b>VEN</b>	<b>COL</b>	<b>ECU</b>	<b>PER</b>	<b>BOL</b>	<b>Total</b>	<b>Georeferenciadas</b>
<i>Pteropteryx macrotis</i>	94	109	3	35	36	277	270 (97,4%)
<i>Rhynchonycteris naso</i>	228	86	24	77	22	437	434 (99,3%)
<i>Saccopteryx bilineata</i>	186	124	43	84	20	457	448 (98%)
<i>Eumops auripendulus</i>	21	20	3	15	14	73	70 (95,9%)
<i>Eumops glaucinus</i>	43	40	2	7	8	100	100 (100%)
<i>Molossus bondae</i>	22	90	9	1	0	122	120 (98,3%)
<i>Molossus pretiosus</i>	29	38	0	0	0	67	65 (97%)
<i>Promops centralis</i>	9	6	9	23	4	51	50 (98%)
<i>Eptesicus fuscus</i>	28	23	0	0	0	51	50 (98%)
<i>Eptesicus diminutus</i>	19	8	0	0	0	27	27 (100%)
<i>Lasiurus blossevillii</i>	48	35	2	26	17	128	124 (96,8%)
<i>Lasiurus cinereus</i>	32	12	0	5	13	62	61 (98,3%)
<i>Lasiurus ega</i>	32	9	3	12	22	78	75 (96,1%)
<i>Myotis keaysi</i>	50	41	11	59	12	173	172 (99,4%)
<i>Myotis oxyotus</i>	36	26	8	44	10	124	117 (94,3%)
<i>Myotis riparius</i>	53	34	16	102	10	215	215 (100%)
<b>Total</b>	<b>930</b>	<b>701</b>	<b>133</b>	<b>490</b>	<b>188</b>	<b>2442</b>	<b>2398 (98,1%)</b>

La revisión de las instituciones nacionales en los cinco países aportó cerca del 43% (3060 registros) de la totalidad de datos recopilados (Figura 4). En Venezuela, el Museo de la Estación Biológica Rancho Grande (EBRG) aportó la mayor cantidad de localidades, seguido por el Museo de Historia Natural de La Salle (MHNLS) y en cantidad similar CVULA y MBUCV. El Instituto de Ciencias Naturales (ICN) y el Instituto Alexander von Humboldt (IAvH) aportaron la mayor cantidad de datos para Colombia, mientras que en Perú, el Museo de la Universidad Mayor de San Marcos

(MUSM) contribuyó con cerca de 250 localidades. Finalmente, la revisión de literatura aportó 39 localidades que no pudieron ser asignadas a una colección en particular.



**Figura 3.** Número de localidades aportadas por la revisión de instituciones internacionales para los cinco países en estudio. Acrónimos: USNM: United States National Museum, Smithsonian Institution; AMNH: American Museum of Natural History; FMNH: Field Museum of Natural History; LSUMZ: Louisiana State University Museum of Zoology; ROM: Royal Ontario Museum; EBD: Estación Biológica Doñana; MHNG: Muséum d'histoire naturelle de la Ville de Genève; TCWC: Texas Cooperative Wildlife Collection; CI: Conservation International; MVZ: Museum of Vertebrate Zoology; TTU: Texas Tech University.



**Figura 4.** Número de localidades aportadas por colecciones nacionales de los cinco países de estudio. \* Colecciones revisadas por literatura: MEPN (Albuja 1999); CBF, MNK y MNLP (Anderson 1997). Acrónimos: CVULA: Colección de Vertebrados de la Universidad de Los Andes; EBRG: Museo Estación Biológica Rancho Grande; MBUCV: Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela; MHNLS: Museo de Historia Natural La Salle; ICN: Instituto de Ciencias Naturales; MNHUC: Museo de Historia Natural de la Universidad de Caldas; CTUA: Colección Teriológica de la Universidad de Antioquia, CSJ: Colegio San José; ISAGEN: Isagen; IAvH: Instituto Alexander von Humboldt; \*\*CORA: Corantioquia; MHN-UC: Museo de Historia Natural de la Universidad del Cauca; MEPN: Museo de la Escuela Politécnica Nacional; MUSM: Museo de Historia Natural de la Universidad de San Marcos; CBF: Colección Boliviana de Fauna; MNK: Museo Noel Kempff Mercado; MNLP: Museo de Historia Natural de La Paz. Ven: Venezuela, Col: Colombia, Ecu: Ecuador, Per: Perú, Bol: Bolivia.

#### 4.3 Modelos de distribución de especies.

Todos los modelos generados presentaron un valor de AUC por encima del valor recomendado, lo cual nos garantiza analizarlos y sacar conclusiones de ellos. El valor promedio de AUC para todas las especies fue de 0,927. El modelo de *E. fuscus* presentó el valor mayor de AUC (0,9881),

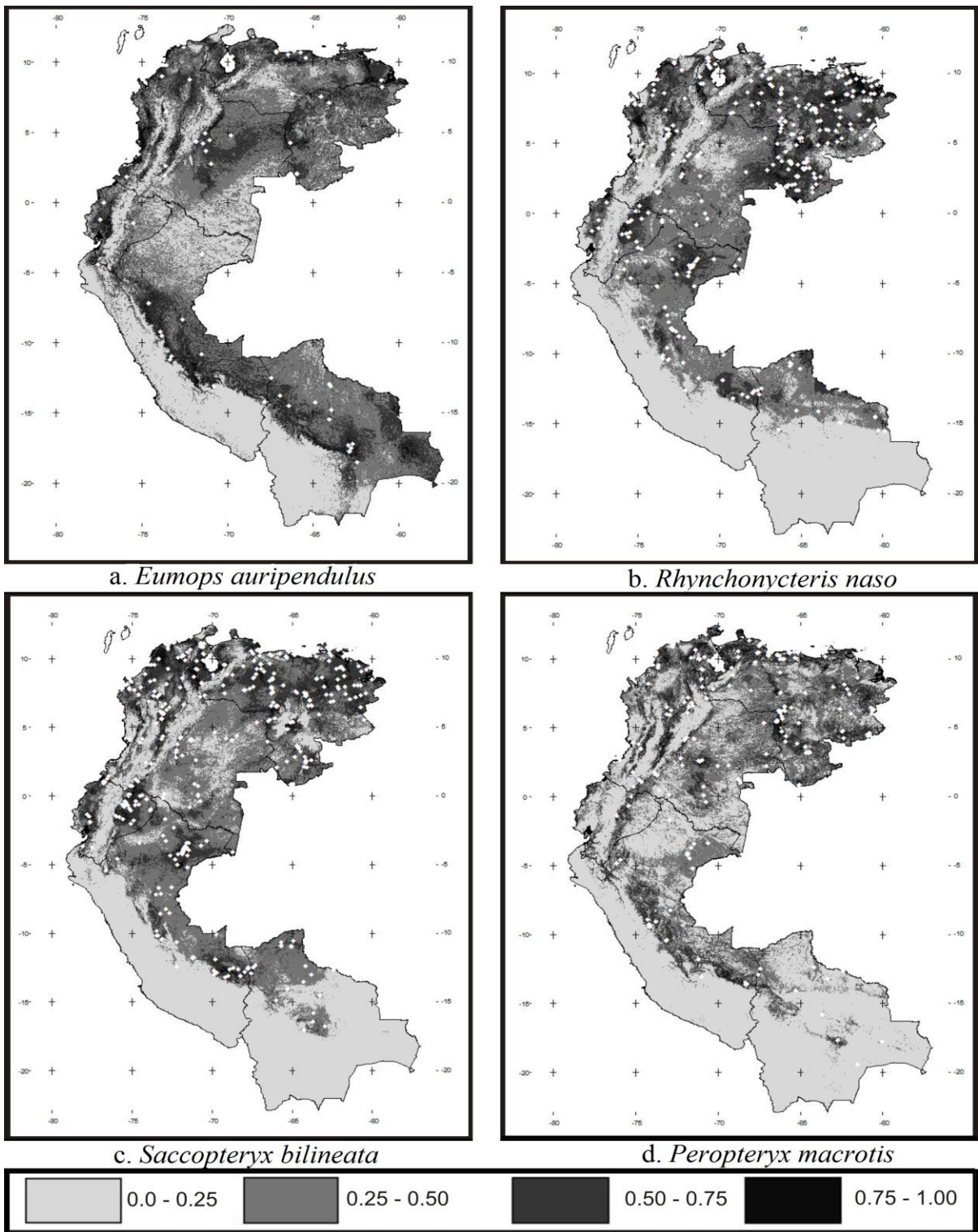
mientras que el modelo de *L. blossevillii* presentó el valor más bajo (AUC=0,8726). *Eptesicus diminutus* fue la especie con el menor número de muestras recopiladas para el entrenamiento y evaluación del modelo, mientras que *S. bilineata* presentó el mayor número de localidades. Presentamos un resumen de resultados de evaluación de los modelos y la cantidad de muestras usadas en el entrenamiento y prueba en la Tabla 5.

En los mapas resultantes de los modelos pudimos observar diferentes patrones espaciales de distribución potencial, que agrupamos por su similitud (Figuras 5-8). *Eumops auripendulus* fue predicha con mayor probabilidad para las regiones bajas de los Andes de Venezuela y Colombia, así como el lado Oriental de los Andes en Perú y Bolivia y la región del Chocó Biogeográfico en Colombia y Ecuador, su distribución se extendió por la Amazonía, la Gran Sabana, la Cordillera de la Costa y el Delta del Orinoco en Venezuela, la parte Norte y la región de los Llanos Orientales en Colombia (Figura 5a). *Rynchonycteris naso* y *Saccopteryx bilineata* presentaron un patrón similar a *E. auripendulus*, salvo que su distribución potencial no incluyó al Sur de Bolivia, ni las partes más bajas de los Andes y se encontró con mayor probabilidad para los Llanos, Amazonas y Delta del Orinoco en Venezuela y las porciones amazónicas de Ecuador y Perú (Figura 5b y c). *Peropteryx macrotis* estuvo más asociada con los valles interandinos y con las zonas bajas del Norte de Colombia y Venezuela, hacia el Sur presentó alta probabilidad en la parte Oriental baja de los Andes de Perú y algunos parches aislados en Bolivia (Figura 5d).

**Tabla 5.** Número de localidades usadas por los modelos para entrenamiento y prueba y valores de área bajo la curva ROC (AUC) con la desviación estándar para cada especie modelada en este trabajo.

Especie	Número de Localidades (datos)		AUC	Desviación estándar AUC
	Entrenamiento (70%)	Prueba (30%)		
<i>Peropteryx macrotis</i>	154	66	0,9238	0,0227
<i>Rhynchonycteris naso</i>	252	108	0,8999	0,0185
<i>Saccopteryx bilineata</i>	270	115	0,897	0,0164
<i>Eumops auripendulus</i>	44	18	0,8889	0,0613
<i>Eumops glaucinus</i>	62	26	0,9189	0,0333
<i>Molossus bondae</i>	75	31	0,9184	0,0249
<i>Molossus pretiosus</i>	38	15	0,9531	0,0465
<i>Promops centralis</i>	33	13	0,9293	0,0582
<i>Eptesicus diminutus</i>	19	7	0,9622	0,0705
<i>Eptesicus fuscus</i>	28	12	0,9881	0,024
<i>Lasiurus blossevillii</i>	77	32	0,8726	0,0368
<i>Lasiurus cinereus</i>	36	15	0,9644	0,0375
<i>Lasiurus ega</i>	47	20	0,901	0,0509
<i>Myotis keaysi</i>	110	47	0,9609	0,026
<i>Myotis oxyotus</i>	79	33	0,9164	0,0297
<i>Myotis riparius</i>	134	57	0,941	0,0242
		<b>Promedio =</b>	<b>0,927</b>	<b>0,036</b>

La distribución de *M. riparius* estuvo fragmentada hacia el Oriente de Venezuela, el piedemonte de la Cordillera Oriental colombiana y la Cordillera de Mérida, algunas zonas bajas de las serranías del Norte de Colombia, la Costa Pacífica y el Amazonas del Ecuador, las partes bajas del Oriente de Perú y una pequeña porción en el Norte de Bolivia (Figura 6a). *Lasiurus ega* se encontró en elevaciones menores en el Norte y Centro de Colombia y Venezuela, incluyendo los Llanos, el Chocó Biogeográfico de Ecuador y la parte baja oriental del Perú hasta Bolivia, alcanzando parte del Altiplano Boliviano (Figura 6b).

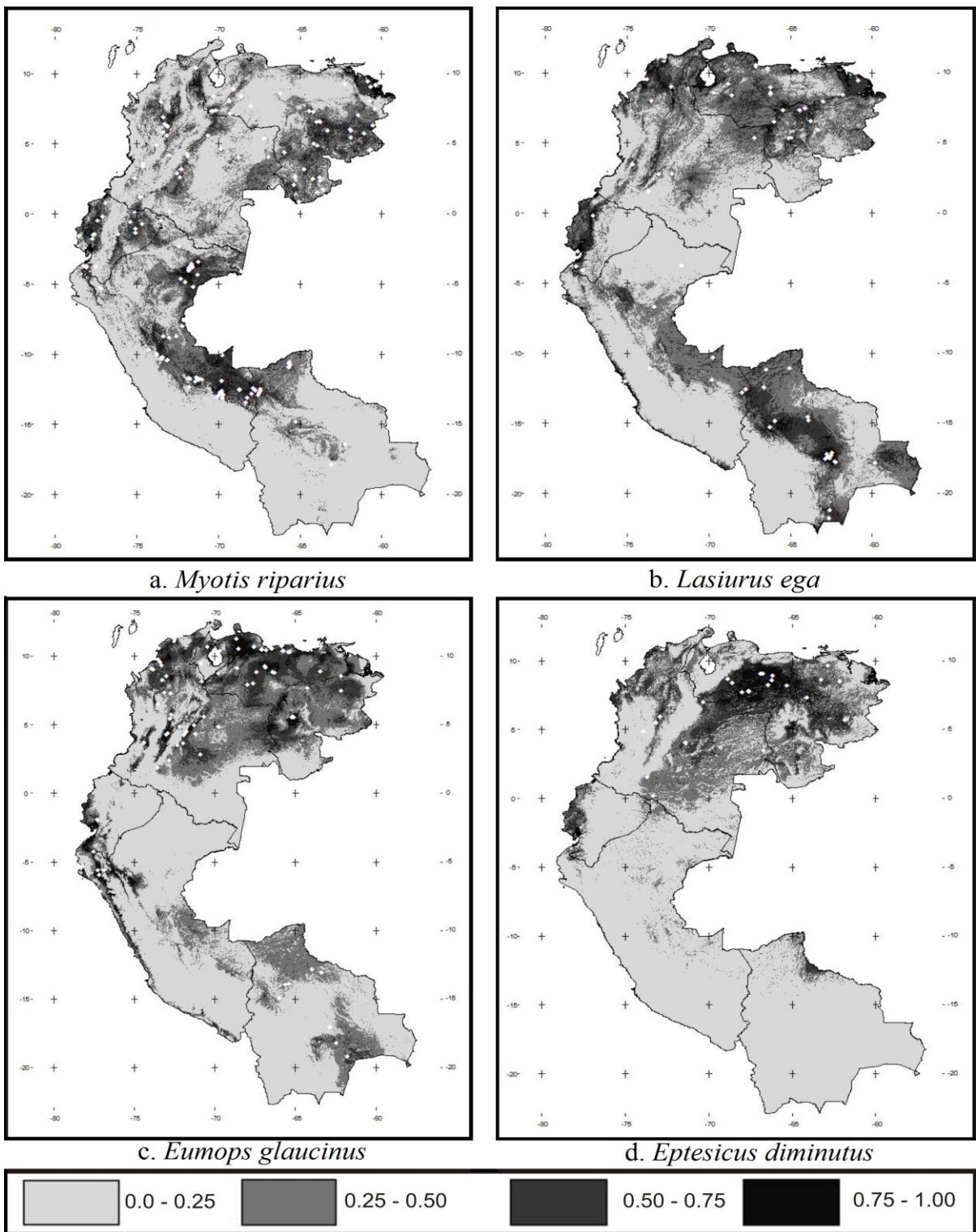


**Figura 5.** Mapas probabilísticos de la distribución de cuatro especies de murciélagos insectívoros: a) *E. auripendulus*, b) *R. naso*, c) *S. bilineata* y d) *P. macrotis*. La probabilidad de presencia de condiciones óptimas para la especie aumenta desde gris claro hasta negro, los puntos blancos representan las localidades de presencia conocida, usadas para generar el modelo.

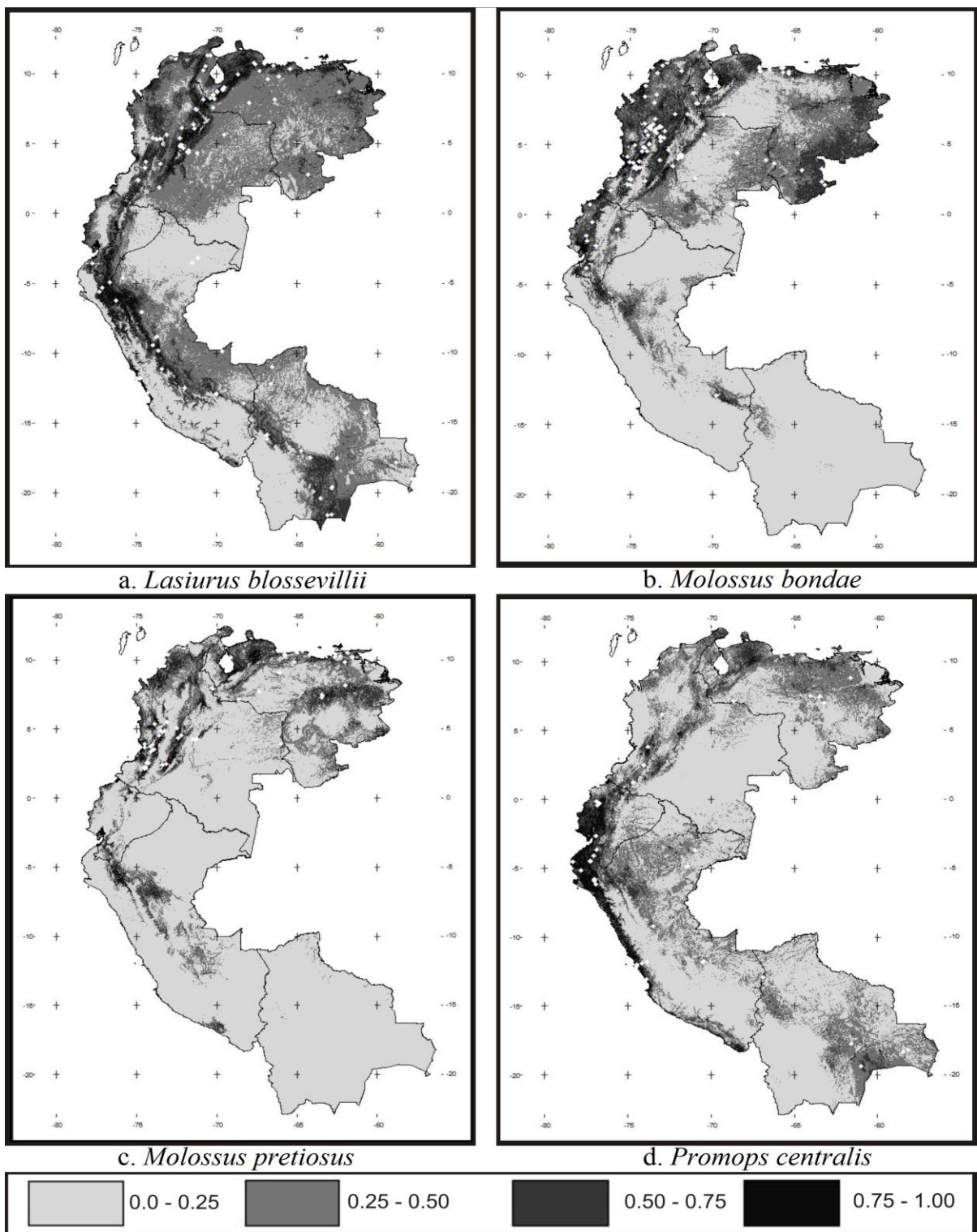
*Eumops glaucinus* presentó mayores probabilidades en el Norte de Venezuela, sobre la porción final de la Cordillera de Mérida, los Llanos venezolanos, zonas bajas del Norte de Colombia, valles interandinos colombianos y una franja por la Costa Pacífica de Ecuador y Perú (Figura 6c).

*Eptesicus diminutus* presentó una distribución restringida hacia los Llanos Orientales de Colombia y con mayores probabilidades en el Oriente de Venezuela, el Norte de Colombia y los valles entre la Cordillera Oriental y Central colombiana, el modelo predijo distribuciones potenciales en la costa ecuatoriana y una pequeña parte en el Norte de Bolivia (Figura 6d).

La distribución de *Lasiurus blossevillii* fue más amplia que las anteriores y mostró mayores probabilidades en los Andes de los cinco países en estudio y la mayoría de las tierras bajas de Colombia y Venezuela, excluyendo el Pacífico de Colombia y Ecuador; hacia el Sur, el modelo muestra probabilidades medias de presencia en algunas partes del Oriente de Perú y Bolivia (Figura 7a). La distribución de *M. bondae* estuvo asociada al Occidente de la Cordillera Oriental colombiana, alcanzando la Costa Pacífica en Colombia hasta el Ecuador; en Venezuela su distribución se extiende por el Oriente del país y el modelo predice algunas regiones probables para los Andes en el Perú (Figura 7b). *Molossus pretiosus* se encontró más restringida a valles interandinos en Colombia, zonas bajas del Norte y en cercanías al Lago de Maracaibo en Venezuela, algunas presencias en el Oriente de Venezuela generaron predicciones a lo largo del río Orinoco; el modelo predijo condiciones adecuadas en algunas regiones de los Andes de Ecuador y Perú (Figura 7c). Por otro lado, *P. centralis* presentó mayores probabilidades de condiciones óptimas en el Chocó Biogeográfico ecuatoriano y la Costa Pacífica de Perú, las probabilidades bajan para las cordilleras en Colombia y Venezuela (Figura 7d).



**Figura 6.** Mapas probabilísticos de la distribución de cuatro especies de murciélagos insectívoros: a) *M. riparius*, b) *L. ega*, c) *E. glaucinus* y d) *E. diminutus*. La probabilidad de presencia de condiciones óptimas para la especie aumenta desde gris claro hasta negro, los puntos blancos representan las localidades de presencia conocida usadas para generar el modelo.

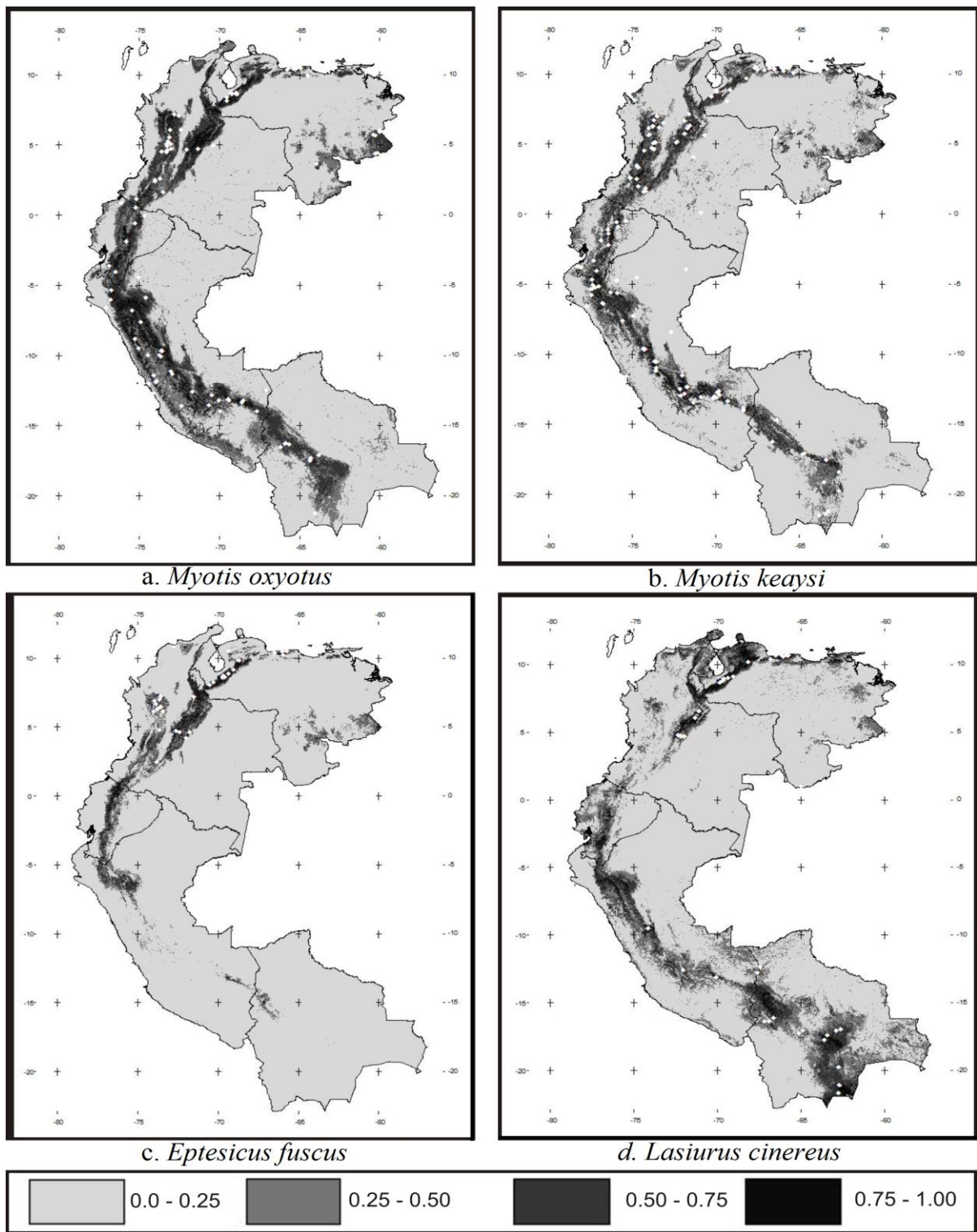


**Figura 7.** Mapas probabilísticos de la distribución de cuatro especies de murciélagos insectívoros: a) *L. blossevillii*, b) *M. bondae*, c) *M. pretiosus* y d) *P. centralis*. La probabilidad de presencia de condiciones óptimas para la especie aumenta desde gris claro hasta negro, los puntos blancos representan las localidades de presencia conocida usadas para generar el modelo.

Cuatro especies *M. oxyotus*, *M. keaysi*, *E. fuscus* y *L. cinereus* (Vespertilionidae) presentaron distribuciones restringidas a elevaciones medias y altas de los Andes (Figura 8). *Myotis oxyotus* y *M. keaysi* presentan una distribución similar, mientras que *E. fuscus* está presente sólo en los Andes de Colombia y Venezuela y el modelo predijo su distribución en Ecuador; por otro lado, la distribución en los Andes de *L. cinereus* mostró una discontinuidad en el Sur de Colombia hacia los Andes de Ecuador, Perú y Bolivia.

#### **4.3 Importancia de las variables en la distribución.**

Presentamos los valores de Índice de Importancia Relativa (IR %) de las variables para las especies en la Tabla 6. La elevación (ELEV) se mantuvo como una variable importante para todas las especies, seguida por la pendiente (PEND) y por la precipitación del trimestre más frío (PTMF), la estacionalidad de la temperatura y las precipitaciones (ET y EP), la temperatura mínima del mes más frío (Tmin) y la precipitación del trimestre más seco (PTMS); Sin embargo, podemos ver que todas las especies presentan diferencias en cuanto a las variables que definen su distribución, siendo algunas de ellas más importantes para ciertas especies, mientras que no lo son para otras; por ejemplo, la temperatura mínima del mes más frío es importante para *R. naso*, *S. bilineata*, *E. glaucinus*, *M. pretiosus*, *P. centralis* y *E. diminutus* y no lo es en gran medida para *L. cinereus*, *M. keaysi*, *M. oxyotus* y *M. riparius*, para las cuales es más importante la temperatura máxima del mes más caliente (Tabla 6).



**Figura 8.** Mapas probabilísticos de la distribución de cuatro especies de murciélagos insectívoros: a) *M. oxyotus*, b) *M. keaysi*, c) *E. fuscus* y d) *L. cinereus*. La probabilidad de presencia de condiciones óptimas para la especie aumenta desde gris claro hasta negro, los puntos blancos representan las localidades de presencia conocida usadas para generar el modelo.

Así mismo, pudimos observar algunas similitudes entre especies; por ejemplo, las tres especies de Emballonuridae incluidas en este trabajo, *R. naso*, *S. bilineata* y *P. macrotis* mostraron su distribución asociada a la elevación, la pendiente, la temperatura anual, la temperatura mínima del mes más frío, el rango de temperatura anual y la estacionalidad de la temperatura, variables que en su mayoría, están relacionadas con la temperatura, mientras que los Vespertilionidae *E. fuscus*, *L. blossevillii* y *L. cinereus* fueron comúnmente definidos por variables relacionadas con la precipitación, tales como: la precipitación del trimestre más frío, la estacionalidad de las precipitaciones y la precipitación del trimestre más húmedo, además también de la elevación y la pendiente (Tabla 6).

El Análisis de Componentes Principales (ACP) alcanzó el 60,25 % de la varianza con los cuatro primeros ejes de ordenamiento, esto nos indica una gran variación en los datos (Figura 9), lo cual gráficamente concuerda con lo que hemos referido en relación a que las variables determinantes de la distribución difieren entre las especies. Podemos notar que el primer eje de ordenamiento fue definido por variables topográficas como la orientación, la pendiente y el índice topográfico compuesto, mientras que el eje dos estuvo más relacionado con la precipitación anual (Figura 9a); el eje tres estuvo estrechamente asociado a la temperatura mínima del mes más frío, mientras que el eje cuatro lo estuvo con la elevación y la temperatura máxima del mes más caliente (Figura 9b).

El ordenamiento de las especies fue disgregado; sin embargo, podemos notar que los embalonúridos estuvieron relativamente cerca en ambas gráficas, mientras que las especies restringidas a los Andes se encontraron juntas en la parte inferior de la gráfica de los dos primeros ejes. Así mismo, pudimos observar que algunas especies compartieron la importancia de cierto grupo de variables; por ejemplo, las especies a la izquierda de la Figura 9A compartieron mayores importancias de Tmin,

ET, TA, ITC, EP y RTA, y se separaron verticalmente por la importancia de Tmax, PA, ELEV, PTMF y RDT; estas mismas especies se encontraron más disgregadas en la gráfica de los ejes de ordenamiento 3 y 4, lo cual nos permitió separar las variables determinantes de su distribución de una forma más clara. Similar al ejemplo anterior, fue el comportamiento de la mayoría de las especies y las variables en el Análisis de Componentes Principales adelantado.

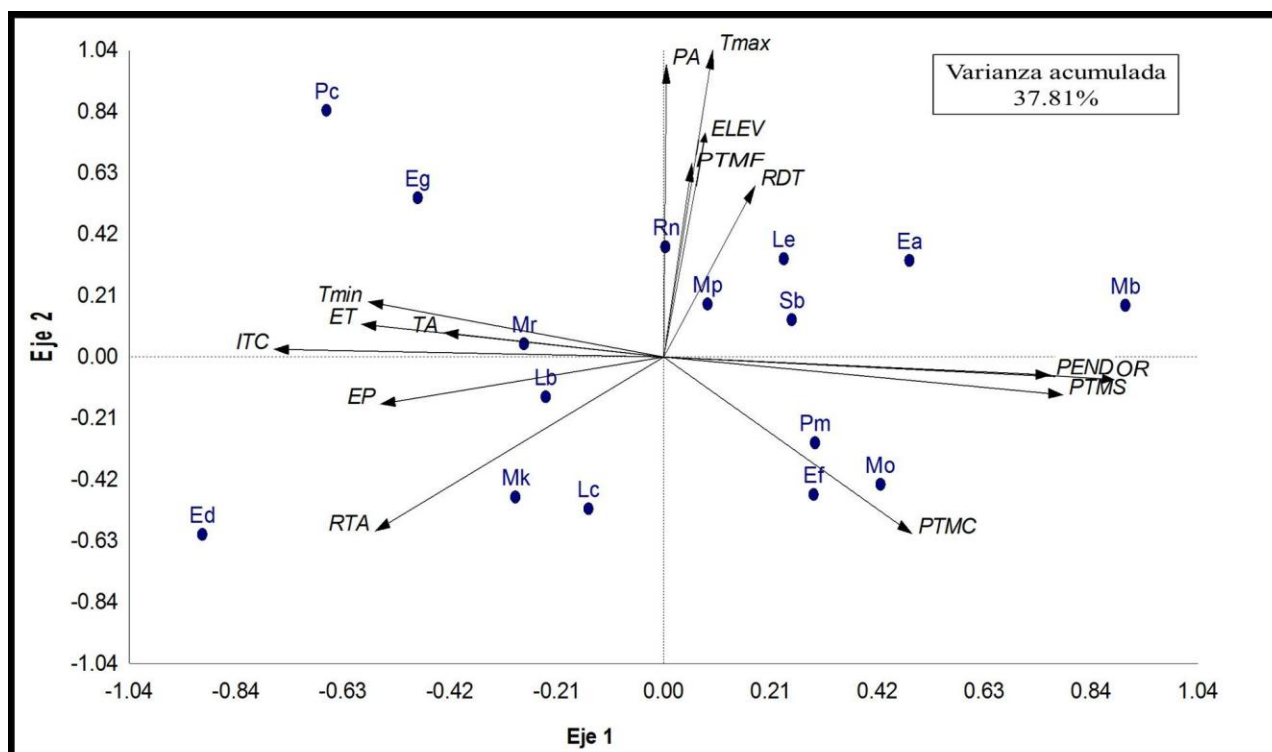
En las gráficas de la prueba de Jackknife que corre el modelo (Anexo 1), pudimos observar que al igual que en los resultados anteriores, las especies difirieron entre ellas en cuanto a la importancia de las variables ambientales en su distribución y fueron muy pocas las variables comunes para algunas de estas especies; podríamos mencionar por ejemplo, la temperatura mínima del mes más frío y la elevación en el caso de los embalonúridos, la estacionalidad de la temperatura para las especies del género *Molossus* incluidas en este trabajo, o la temperatura anual para algunos de los vespertiliónidos tratados aquí.

Cuando buscamos similitudes entre los resultados expuestos hasta aquí, encontramos que trece variables fueron comúnmente importantes como determinantes de la distribución, para al menos tres de las 16 especies estudiadas. Mostramos las gráficas y nuestras interpretaciones de las curvas de respuesta de las especies a esas variables y aquellas variables que mostraron poca importancia, las presentamos al final en el Anexo 2.

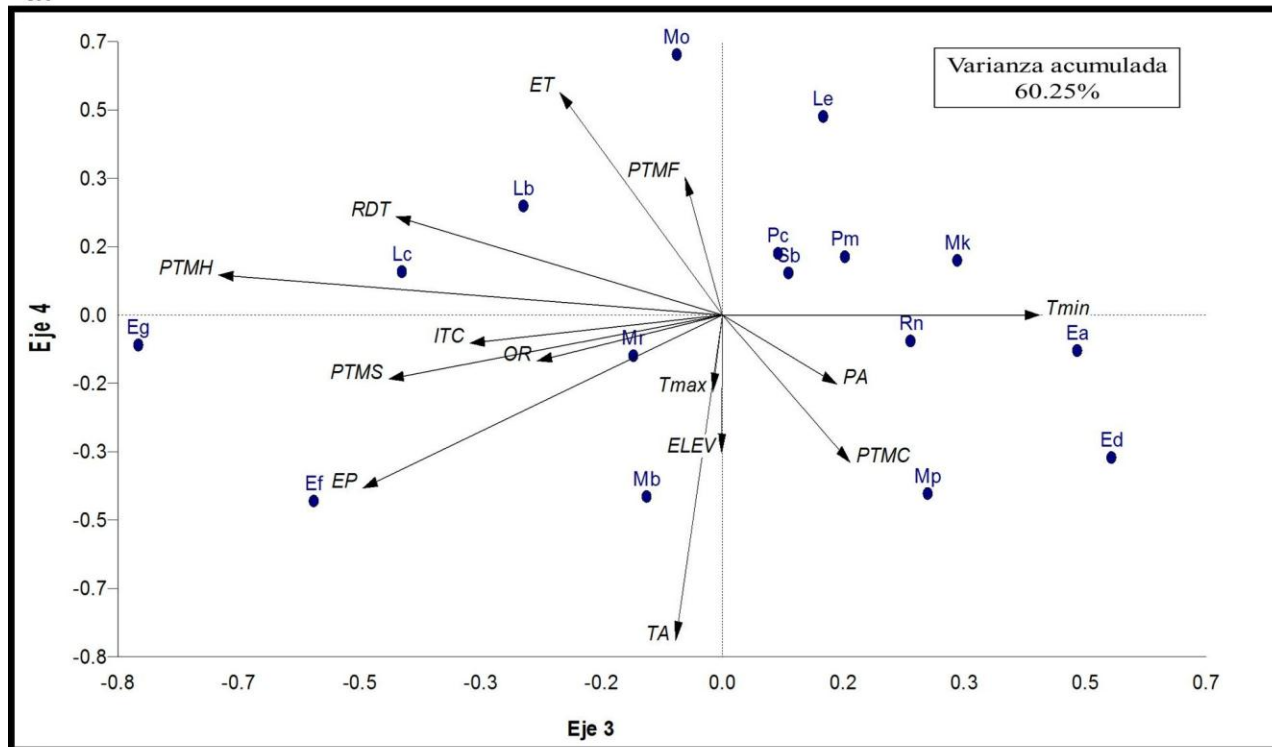
**Tabla 6.** Índice de importancia relativa (IR %) de las variables para cada una de las especies modeladas. Los valores en negrita corresponden a aquellas variables que son más importantes y que en conjunto suman aproximadamente el 80% de la importancia total para la especie. En paréntesis presentamos la abreviatura usada para identificar las especies en las gráficas siguientes y en los anexos.

Especie	Índice de Importancia Relativa (IR %) para cada variable															
	PA	TA	RDT	OR	ELEV	PEND	ITC	Tmax	Tmin	PTMF	PTMS	EP	PTMC	PTMH	RTA	ET
<i>Peropteryx macrotis</i> (Pm)	1,41	<b>8,40</b>	1,74	3,89	<b>12,14</b>	<b>14,98</b>	3,07	<b>6,81</b>	<b>4,83</b>	<b>5,40</b>	4,42	<b>5,77</b>	2,76	3,81	<b>7,13</b>	<b>13,45</b>
<i>Rhynchonycteris naso</i> (Rn)	<b>6,11</b>	<b>5,52</b>	4,71	2,73	<b>6,63</b>	<b>5,94</b>	3,40	3,04	<b>15,82</b>	3,32	<b>6,78</b>	<b>7,30</b>	<b>4,87</b>	2,54	<b>6,93</b>	<b>14,35</b>
<i>Saccopteryx bilineata</i> (Sb)	<b>4,70</b>	<b>7,18</b>	<b>7,06</b>	1,95	<b>10,84</b>	<b>7,78</b>	2,01	2,72	<b>14,06</b>	<b>7,06</b>	4,64	3,10	3,22	<b>5,34</b>	<b>6,48</b>	<b>11,85</b>
<i>Eumops auripendulus</i> (Ea)	<b>7,59</b>	1,47	<b>5,51</b>	2,08	<b>7,83</b>	<b>15,85</b>	<b>13,12</b>	2,17	4,43	<b>7,76</b>	<b>10,60</b>	1,15	3,31	2,51	<b>7,58</b>	<b>7,02</b>
<i>Eumops glaucinus</i> (Eg)	<b>7,21</b>	1,29	<b>15,09</b>	2,34	<b>8,98</b>	2,46	1,30	2,05	<b>8,16</b>	2,13	3,18	<b>14,20</b>	<b>19,60</b>	<b>10,21</b>	2,08	2,73
<i>Molossus bondae</i> (Mb)	2,48	2,89	<b>4,16</b>	2,03	<b>4,82</b>	<b>18,83</b>	3,95	1,61	3,67	<b>6,33</b>	1,51	<b>4,38</b>	1,08	<b>5,77</b>	<b>25,98</b>	<b>10,51</b>
<i>Molossus pretiosus</i> (Mp)	<b>13,35</b>	1,89	0,21	2,16	<b>8,42</b>	<b>14,33</b>	2,13	1,98	<b>6,91</b>	<b>5,04</b>	<b>5,59</b>	<b>5,01</b>	4,75	4,23	0,62	<b>23,39</b>
<i>Promops centralis</i> (Pc)	<b>10,76</b>	3,95	<b>4,65</b>	<b>9,72</b>	<b>6,52</b>	4,19	0,45	1,03	<b>8,74</b>	3,69	<b>16,27</b>	4,09	<b>4,59</b>	<b>6,60</b>	<b>12,00</b>	2,75
<i>Eptesicus diminutus</i> (Ed)	0,79	1,00	0,41	6,08	<b>18,94</b>	2,67	1,15	<b>6,13</b>	<b>21,68</b>	<b>12,41</b>	<b>12,94</b>	<b>7,91</b>	1,70	0,65	0,83	4,73
<i>Eptesicus fuscus</i> (Ef)	2,22	2,06	<b>6,37</b>	1,99	<b>21,29</b>	<b>6,27</b>	1,09	5,04	0,15	<b>9,83</b>	2,98	<b>10,74</b>	1,36	<b>6,98</b>	<b>6,59</b>	<b>15,05</b>
<i>Lasiurus blossevillii</i> (Lb)	2,32	4,43	2,49	3,92	<b>7,28</b>	<b>23,51</b>	1,15	<b>5,13</b>	<b>6,23</b>	<b>6,57</b>	<b>6,95</b>	<b>7,32</b>	<b>5,54</b>	<b>13,17</b>	1,29	2,72
<i>Lasiurus cinereus</i> (Lc)	0,11	3,13	<b>6,10</b>	2,71	<b>11,93</b>	<b>7,80</b>	1,51	<b>4,54</b>	3,96	<b>22,74</b>	<b>5,91</b>	<b>4,48</b>	4,01	<b>15,42</b>	1,42	4,23
<i>Lasiurus ega</i> (Le)	3,66	<b>6,70</b>	<b>15,63</b>	3,37	<b>18,26</b>	<b>11,51</b>	2,91	1,64	3,86	<b>5,21</b>	<b>5,79</b>	2,45	<b>5,54</b>	0,56	<b>8,35</b>	<b>4,56</b>
<i>Myotis keaysi</i> (Mk)	1,96	4,28	0,34	4,97	<b>12,34</b>	<b>7,45</b>	2,58	<b>25,83</b>	<b>7,16</b>	<b>5,56</b>	<b>9,13</b>	<b>6,10</b>	2,29	3,06	1,95	<b>5,01</b>
<i>Myotis oxyotus</i> (Mo)	2,08	<b>13,78</b>	2,48	1,66	<b>23,94</b>	<b>10,15</b>	<b>3,97</b>	<b>13,16</b>	<b>4,25</b>	2,46	3,58	2,79	2,36	<b>7,11</b>	1,31	<b>4,92</b>
<i>Myotis riparius</i> (Mr)	2,04	2,32	<b>7,84</b>	4,09	<b>6,16</b>	<b>4,38</b>	3,06	<b>7,31</b>	2,56	<b>7,68</b>	<b>11,60</b>	<b>8,11</b>	<b>13,68</b>	<b>5,19</b>	3,28	<b>10,69</b>

**Abreviaturas:** PA: Precipitación anual, TA: Temperatura anual, RDT: Rango diurno de temperatura, OR: Orientación, ELEV: Elevación, PEND: Pendiente, ITC: Índice Topográfico Compuesto, Tmax: Temperatura máxima del mes más caliente, Tmin: Temperatura mínima del mes más frío, PTMF: Precipitación del trimestre más frío, PTMS: Precipitación del trimestre más seco, EP: Estacionalidad de las precipitaciones; PTMC: Precipitación del trimestre más caliente, PTMH: Precipitación del trimestre más húmedo, RTA: Rango de temperatura anual, ET: Estacionalidad de la temperatura.



a.

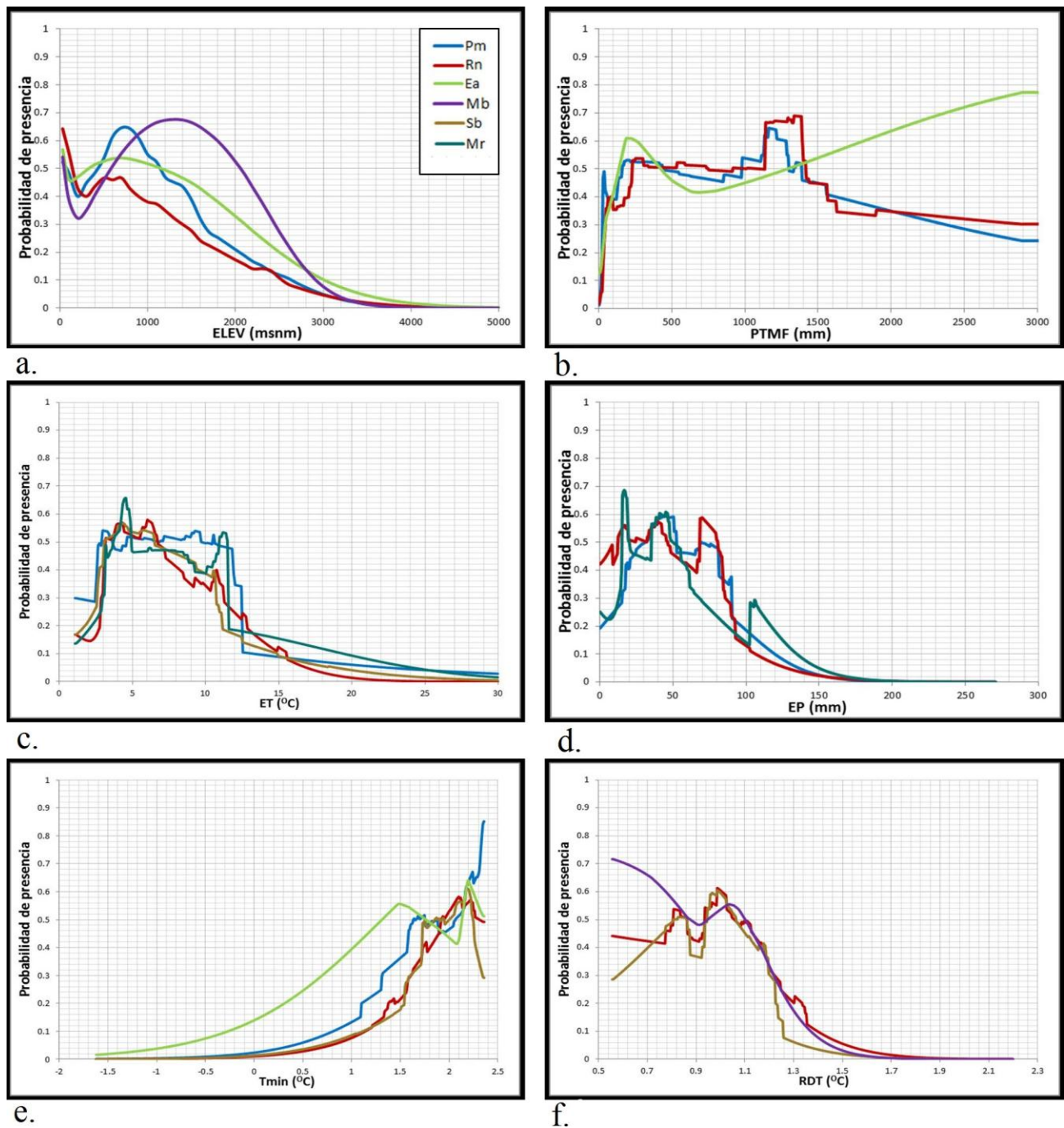


b.

**Figura 9.** Graficas del Análisis de Componentes Principales de los valores de IR %. a) Ejes de ordenamiento 1 y 2, b). Ejes de ordenamiento 3 y 4. Ver la leyenda de la tabla 6 para las abreviaturas usadas.

Las variables ELEV, PTMF, ET, EP, Tmin, RDT, Tmax, PA y TA fueron comúnmente importantes para *R. naso*, *S. bilineata* y *P. macrotis* (Emballonuridae) y su patrón de respuesta fue similar (Figuras 10 y 11). Estas especies presentaron mayores probabilidades de presencia en elevaciones inferiores a los 1000 m. con picos de precipitaciones en el trimestre más frío de entre 1000 y 1500 mm; en regiones en donde la temperatura y la precipitación son poco cambiantes entre estaciones o épocas del año (ET = 5-8 °C y EP = 20 – 50 mm), prefirieron temperaturas mínimas por encima de los 2 °C y sitios donde la temperatura máxima estuvo entre los 27 y 32 °C, con un promedio anual entre 27 y 30 °C y con poca variación diurna; así mismo, estuvieron presentes en regiones en donde las precipitaciones anuales no suman más de 5000 mm (Figuras 10 y 11c, d y f).

Algunas especies de las otras familias incluidas en este trabajo presentaron importancias y curvas de respuesta similares a los embalonúridos. *Eumops auripendulus* (Molossidae) también se encontró preferiblemente por debajo de los 1000 msnm, aunque en regiones donde las precipitaciones fueron mayores (PTMF > 1500 mm, PA > 5000 mm), estuvo con mayor probabilidad en zonas con temperaturas mínimas de hasta 1 °C con una tolerancia de temperatura promedio anual más amplia entre 22 y 30 °C (Figuras 10b, 11d y f). *Molossus bondae* (Molossidae) se encontró en un rango de elevación entre 500 y 2000 m., con menores variaciones diurnas de la temperatura (ET = 0.2 - 1 °C), mayores precipitaciones en el trimestre más húmedo, por encima de 1500 mm, al igual que el también molósido *E. glaucinus* (Figuras 10a, f y 11a); sin embargo, se diferenciaron en cuanto a la precipitación del trimestre más caliente, ya que *M. bondae* se encontró en regiones donde esta variable sobrepasa los 1000 mm, mientras que *E. glaucinus* prefirió regiones donde llueve relativamente poco en el trimestre más caliente del año (PTMC = 100 – 400 mm) (Figura 11e).

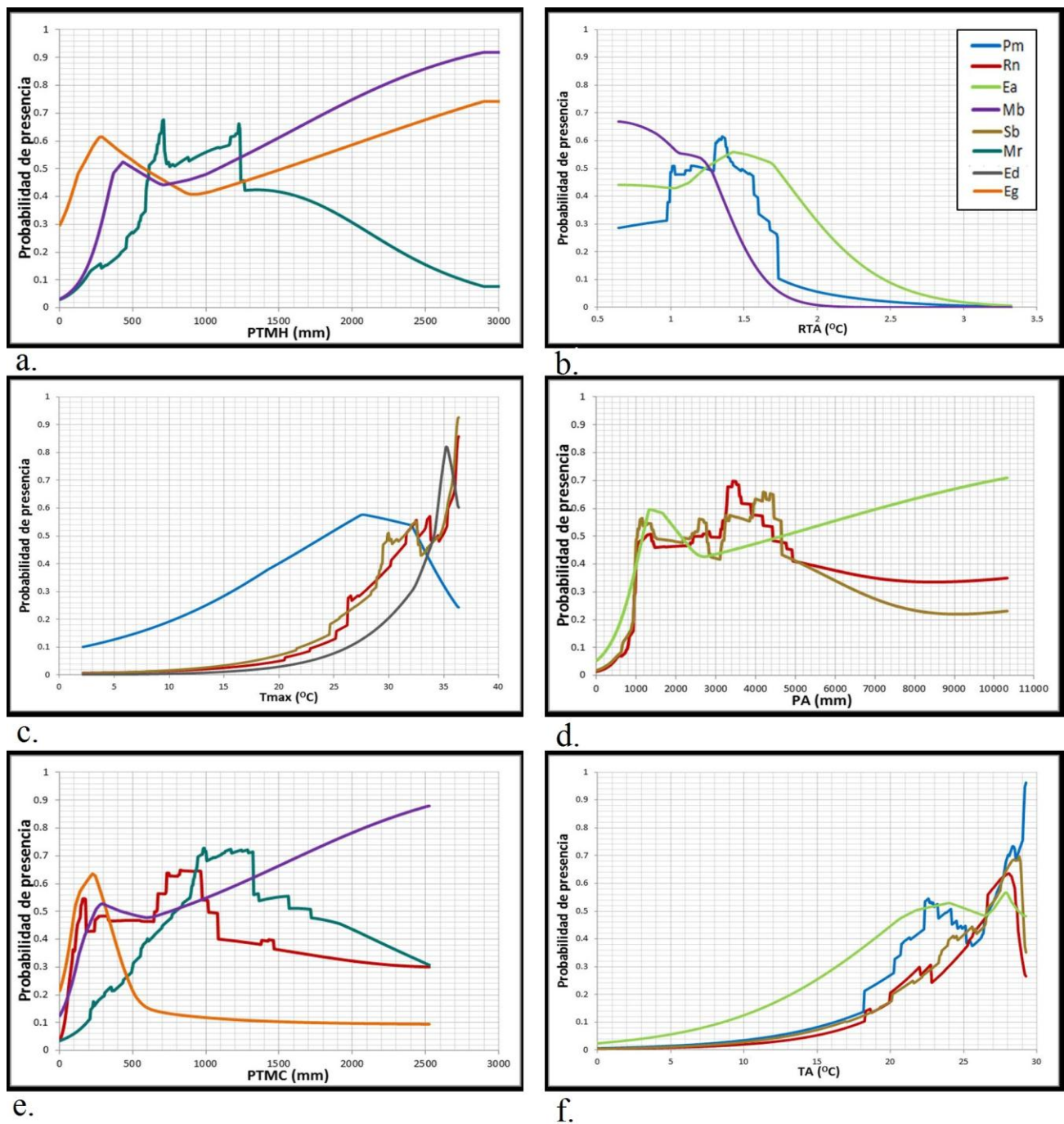


**Figura 10.** Curvas de respuesta probabilística de seis especies de murciélagos insectívoros a seis de las variables ambientales incluidas en el modelo. a) Elevación (ELEV), b) Precipitación del trimestre más frío (PTMF), c) Estacionalidad de la temperatura (ET), d) Estacionalidad de las precipitaciones (EP), e) Temperatura mínima del mes más frío (Tmin) y f) Rango diario de temperatura (RDT). La leyenda de las especies se presenta en la primera figura (a) y las abreviaturas para las especies se presentan en la leyenda de la tabla 6.

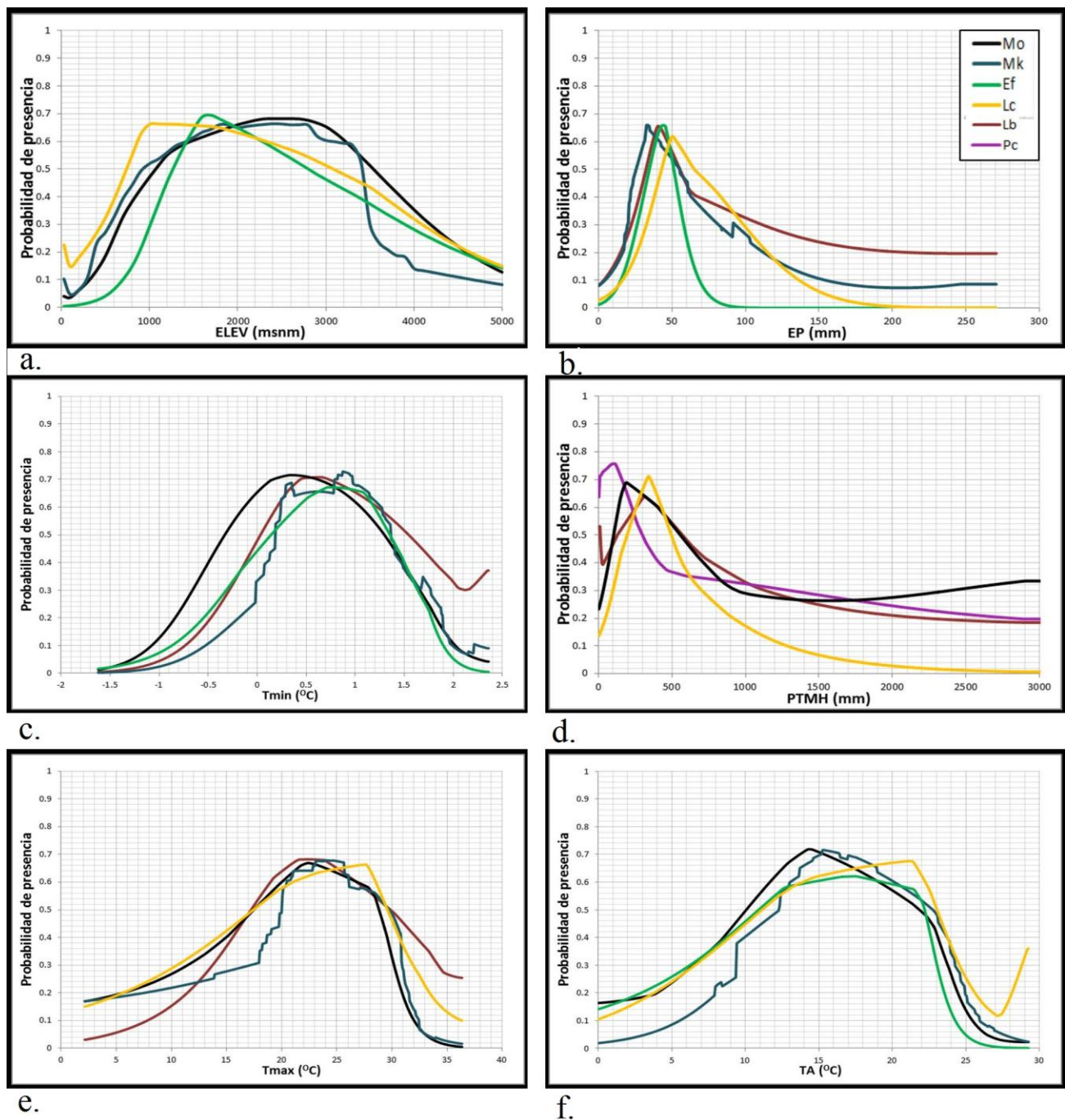
*Myotis riparius* (Vespertilionidae) compartió una respuesta similar a los embalonúridos para las variables ET y EP (Figuras 10c y d). En adición, PTMH y PTMC también fueron importantes para esta especie, mientras que no lo fueron para los embalonúridos; así, *M. riparius* parece preferir zonas donde la precipitación del trimestre más húmedo y del trimestre más cálido son similares (700 – 1300 mm) (Figuras 11a y e).

Otro grupo de especies formado por *M. oxyotus*, *M. keaysi*, *E. fuscus* y *L. cinereus* (Vespertilionidae) también respondió de manera similar a algunas variables ambientales que fueron comúnmente importantes para ellas, tales como ELEV, EP, Tmin, PTMH, Tmax y TA (Figura 12). Estas especies se encontraron en un amplio rango de elevaciones entre los 800 y los 3400 msnm aproximadamente, parecen preferir poca variación en las precipitaciones a lo largo del año, temperaturas mínimas entre 0.3 y 1.5 °C, precipitaciones de hasta 500 mm en el trimestre más húmedo y un rango de temperatura promedio anual entre 10 y 27 °C con temperaturas máximas que sobrepasan los 30 °C (Figura 12). Adicionalmente, para *L. cinereus* fue importante que la precipitación del trimestre más frío estuviera por debajo de los 200 mm y que el rango diurno de temperaturas se encontrara entre 1 y 1.3 °C (Figura 13b y f).

El vespertiliónido *L. blossevillii* presentó respuestas similares a las del grupo anterior en algunas variables como la elevación, con un intervalo entre 900 y 3100 msnm y un máximo alrededor de los 2700 msnm, así mismo la respuesta a variables como EP, Tmin, PTMH y Tmax fue similar a la del grupo anterior (Figuras 12b, c, d y e).



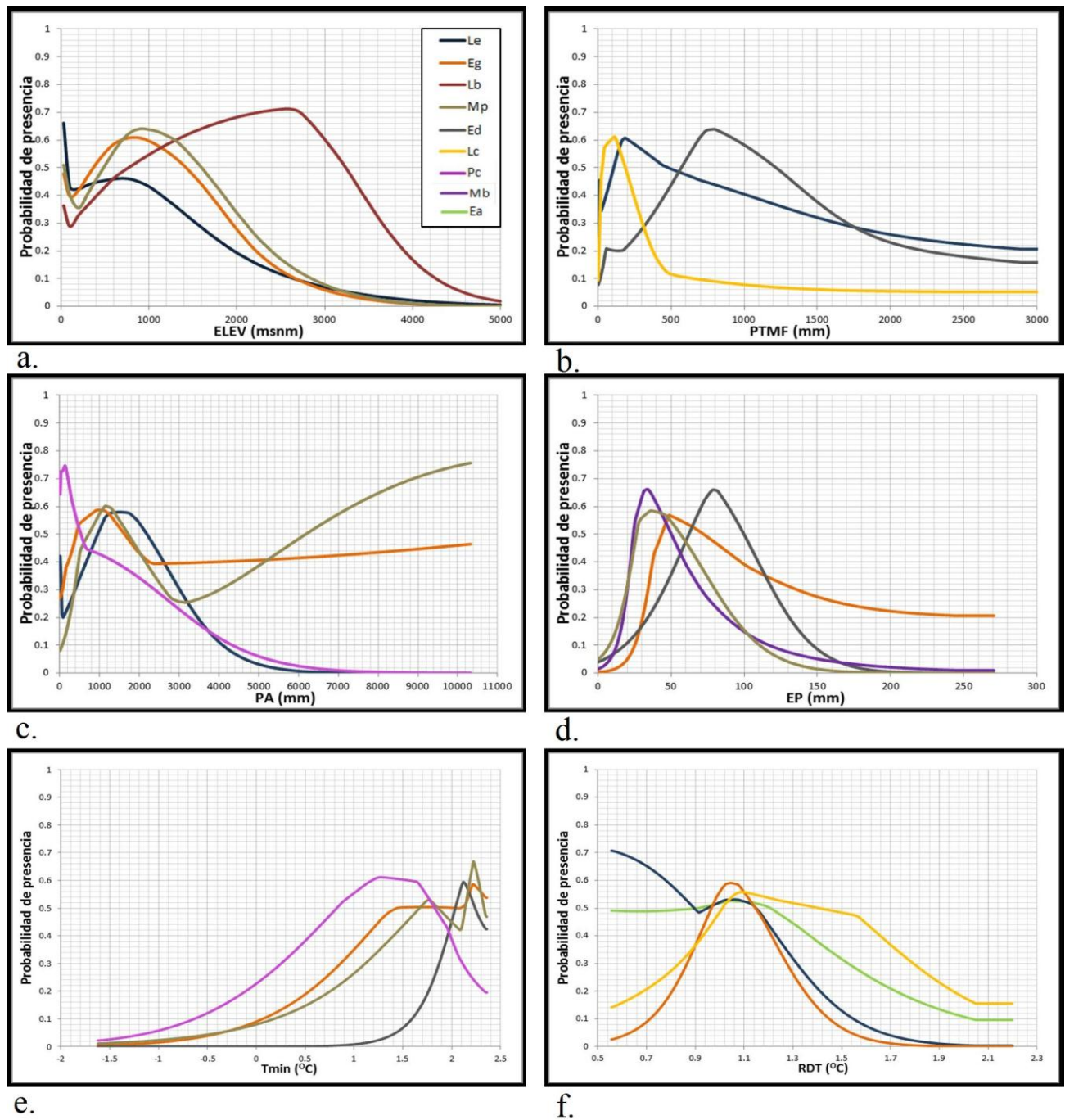
**Figura 11.** Curvas de respuesta probabilística de ocho especies de murciélagos insectívoros a seis de las variables ambientales incluidas en el modelo. a) Precipitación del trimestre más húmedo (PTMH), b) Rango de temperatura anual (RTA), c) Temperatura máxima del mes más caliente (Tmax), d) Precipitación anual (PA), e) Precipitación del trimestre más caliente (PTMC) y f) Temperatura anual (TA). La leyenda de las especies se presenta en la segunda figura (b) y las abreviaturas para las especies se presentan en la leyenda de la tabla 6.



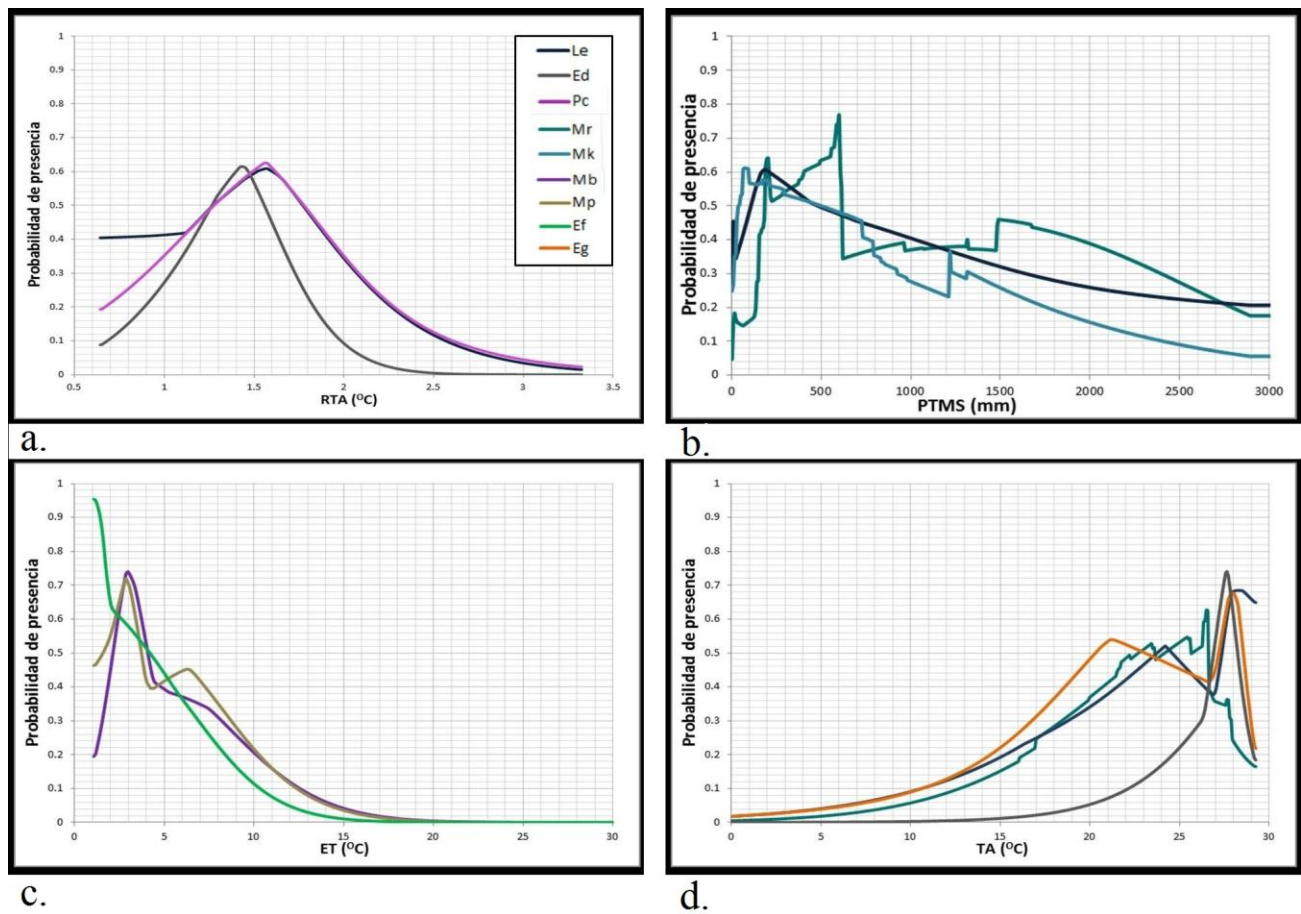
**Figura 12.** Curvas de respuesta probabilística de seis especies de murciélagos insectívoros a seis de las variables ambientales incluidas en el modelo. a) Elevación (ELEV), b) Estacionalidad de las precipitaciones (EP), c) Temperatura mínima del mes más frío (Tmin), d) Precipitación del trimestre más húmedo (PTMH), e) Temperatura máxima del mes más caliente (Tmax) y f) Temperatura anual (TA). La leyenda de las especies se presenta en la segunda figura (b) y las abreviaturas para las especies se presentan en la leyenda de la tabla 6.

En general las especies de Molossidae incluidas en este trabajo respondieron de manera particular o individual a las variables ambientales; sin embargo, *E. glaucinus* y *M. pretiosus* compartieron la importancia de las variables ELEV, PA y Tmin. La estacionalidad de las precipitaciones (EP) también fue importante para las especies anteriores y para *M. bondae*, mientras que ET sólo fue importante para *M. pretiosus* y *M. bondae* (Figuras 13 y 14). *Eumops glaucinus* y *M. pretiosus* se encontraron con mayor probabilidad entre los 400 y 1600 msnm con temperaturas mínimas de hasta 2 °C; sin embargo, difirieron en la respuesta a la precipitación anual, ya que *E. glaucinus* presentó mayores probabilidades en regiones con menos de 1800 mm de precipitación al año, mientras que *M. pretiosus* aumentó su probabilidad de presencia por encima de los 6000 mm de precipitación al año (Figura 13c). La respuesta a la estacionalidad de las precipitaciones fue semejante para *E. glaucinus*, *M. pretiosus* y *M. bondae*, las tres especies tuvieron mayores picos de probabilidad por debajo de 60 mm y la respuesta a la estacionalidad de la temperatura fue semejante para *M. pretiosus* y *M. bondae* (Figuras 13d y 14c). Para *E. glaucinus* también fueron importantes las variables RDT y TA; esta especie prefirió lugares en donde el rango diurno de temperaturas es muy poco y el promedio de temperatura anual varía entre 20 y 28 °C (Figuras 13f y 14d).

Para *P. centralis* (Molossidae) sólo cuatro variables de las estudiadas aquí fueron importantes en su distribución y la respuesta a estas variables fue de alguna manera, diferente a las explicadas hasta ahora. La distribución de esta especie estuvo asociada con una muy baja precipitación en el trimestre más húmedo, al igual que con bajas temperaturas anuales, temperaturas mínimas de hasta 0.8 °C y sus requerimientos de variaciones anuales de temperatura fueron similares a los del vespertiliónido *L. ega*, con un pico de mayor probabilidad en 1.6 °C (Figuras 12d, 13c, e y 14a).



**Figura 13.** Curvas de respuesta probabilística de nueve especies de murciélagos insectívoros a seis de las variables ambientales incluidas en el modelo. a) Elevación (ELEV), b) Precipitación del trimestre más frío (PTMF), c) Precipitación anual (PA), d) Estacionalidad de las precipitaciones (EP), e) Temperatura mínima del mes más frío (Tmin) y f) Rango diario de temperatura (RDT). La leyenda de las especies se presenta en la primera figura (a) y las abreviaturas para las especies se presentan en la leyenda de la tabla 6.



**Figura 14.** Curvas de respuesta probabilística de nueve especies de murciélagos insectívoros a cuatro de las variables ambientales incluidas en el modelo. a) Rango de temperatura anual (RTA), b) Precipitación del trimestre más seco (PTMS), d) Estacionalidad de la temperatura (ET) y d) Temperatura anual (TA). La leyenda de las especies se presenta en la primera figura (a) y las abreviaturas para las especies se presentan en la leyenda de la tabla 6.

Los vespertiliónidos restantes *L. ega* y *E. diminutus* se diferenciaron en cuanto a las variables más importantes en su distribución, así como en la respuesta específica a éstas. *Lasiurus ega* se encontró preferiblemente por debajo de los 1000 m de elevación con bajas precipitaciones en el trimestre más frío y en el trimestre más seco; también prefirió sitios en donde la precipitación anual se encontró entre 1000 y 2100 mm, así como donde la variación diurna de la temperatura no excedió a 1 °C y el promedio de temperatura anual estuvo entre 27 y 29 °C (Figuras 13a, b, c, f y 14d). Por otro lado, *E. diminutus* prefirió sitios en donde las precipitaciones en el trimestre más frío fueron un poco mayores, con baja estacionalidad en ellas (EP = 80 mm), su respuesta a la temperatura promedio

anual fue similar a *L. ega* y se encontró en zonas con temperaturas mínimas de hasta dos grados centígrados y máximas por encima de los 32 °C (Figuras 11c, 13b, d, e, 14a y d).

## 5. DISCUSION

### 5.1 Recolección de información.

La cantidad de información recolectada para adelantar este trabajo fue la apropiada, pero no refleja la totalidad de registros que sobre las especies de murciélagos insectívoros puede existir en colecciones alrededor del mundo. Así, las referencias bibliográficas que encontramos con registros útiles de Ecuador y Bolivia, cuyas colecciones nacionales no pudieron ser revisadas para este trabajo, son de hace más de diez años (Albuja 1999, Anderson *et al.* 1982, 1997) y no reflejan la cantidad de datos que estas colecciones podrían albergar actualmente (Aguirre 2007, Tirira 2007). Por otro lado, los registros encontrados en la literatura sobre inventarios acústicos en la región fueron pocos, sólo en Ochoa *et al.* (2000) encontramos registros que fueron incluidos en este trabajo. El uso y desarrollo de inventarios acústicos para murciélagos insectívoros es muy importante, ya que además de generar información sobre su presencia en lugares en donde no se habían registrado con otros métodos de muestreo (especialmente para las familias Molossidae y Vespertilionidae), también se pueden hacer estimaciones de la abundancia y el uso de los recursos cuantificando el número de llamadas terminales, que corresponden a un intento de captura de un insecto (Kalko y Aguirre 2007).

Aunque sólo doce colecciones nacionales (ubicadas dentro de los países del área de estudio) aportaron datos para este trabajo, en comparación con las 23 colecciones internacionales revisadas, el 43% del total de los datos recopilados para alimentar los modelos fue aportado por colecciones nacionales. Lo anterior, refleja la importancia de las colecciones latinoamericanas como generadoras de conocimiento biológico en la región y consideramos que, uno de los objetivos a futuro, debe estar encaminado hacia garantizar una mayor disponibilidad de acceso libre a los datos que albergan.

Avances importantes se han realizado en busca de lograr este objetivo en Venezuela y Colombia, poniendo a disposición del público la información de algunas de sus colecciones a través de internet (ver: <http://www.simcoz.org.ve> y [www.siac.net.co](http://www.siac.net.co)), esperamos que estas iniciativas se repliquen a otros países de Suramérica, para que investigaciones como ésta, puedan continuar en la región.

La extensión del área de estudio fue un factor importante que permitió recolectar una mayor cantidad de información para generar los modelos de distribución. Para los representantes de la familia Emballonuridae el número de datos encontrado por país fue extenso y, aunque no ocurrió lo mismo para los Molossidae y Vespertilionidae, que se encuentran menos representados en colecciones científicas, en este trabajo, hemos recopilado la mayor cantidad y calidad de registros de presencia que hasta el momento se han usado para modelar la distribución de murciélagos en Suramérica y hemos construido los mapas de distribución más precisos, que hasta ahora se hayan generado, para estas especies en el Neotrópico.

Finalmente, la única especie que presentó un bajo número de registros fue *E. diminutus* (Vespertilionidae) con sólo 27 localidades de presencia, que es menor a las 30 localidades recomendadas como mínimo para correr un modelo de distribución (Wisz *et al.* 2008); sin embargo, los valores de AUC del modelo para esta especie fueron altos y la distribución espacial resultante fue la esperada, teniendo en cuenta la distribución geográfica que para esta especie se relaciona en la literatura (Simmons 2005, Gardner 2008).

## **5.2 Modelos de distribución de especies.**

Los mapas de distribución probabilística de las especies *P. macrotis*, *R. naso* y *S. bilineata* (Emballonuridae) fueron similares a los mapas de distribución de estas especies en Suramérica

presentados por Patterson *et al.* (2007) y Gardner (2008). Sin embargo, en estos mapas, que son fruto de la generalización a partir de las localidades marginales y los puntos de presencia conocida de las especies, se incluye el área ocupada por las tres cordilleras de los Andes en Colombia y a la Cordillera de Mérida en Venezuela, la cual no hizo parte de la distribución encontrada en este trabajo, ni de la distribución conocida de estas especies, ya que los representantes de la familia Emballonuridae en general, se encuentran por debajo de los 1000 m de elevación y no alcanzan alturas superiores en los Andes (Soriano 2000). La distribución presentada en el modelo de *E. auripendulus* (Molossidae) fue muy similar a la presentada por las especies de la familia Emballonuridae incluidas en este trabajo y es semejante también, de la misma manera, con la presentada por Patterson *et al.* (2007) y Gardner (2008).

Entre los Molossidae, sólo el área predicha para *P. centralis* correspondió casi perfectamente con el área de distribución mostrada para esta especie en Patterson *et al.* (2007) y Gardner (2008); recientemente Gregorin y Almeida-Chiquito (2010) revalidaron la especie *P. davisoni* que había sido considerada una sinonimia de *P. centralis* por Gardner (2008); en nuestro trabajo, no separamos a estas especies ya que en el momento de correr los modelos, la revalidación no había sido publicado, sin embargo, la distribución de *P. centralis* estuvo fuertemente asociada al Pacífico en el Ecuador y en Perú, lo que corresponde a la distribución reportada para *P. davisoni* (Gregorin y Almeida-Chiquito (2010). En contraste, nuestros resultados fueron muy restrictivos para *E. glaucinus* y *M. pretiosus*, mientras que para *M. bondae* el modelo predijo nuevas áreas de ocurrencia en los Andes peruanos. La distribución presentada por Patterson *et al.* (2007) para *E. glaucinus* es muy generalizada, abarcando los cinco países del área de estudio, mientras que Gardner (2008) la elimina del oriente de Venezuela; nuestro modelo restringió la presencia de la especie a algunas partes de Colombia, pero la incluyó para el oriente de Venezuela y algunas pocas regiones de Perú,

Ecuador y Bolivia. Recientemente, Baker *et al.* (2009) describieron una nueva especie denominada *Eumops wilsoni* para el occidente de Ecuador y Perú, basados en la revisión de algunos especímenes anteriormente identificados como *E. glaucinus*; en este trabajo no diferenciamos los puntos de presencia entre estas dos especies y observamos que en el modelo resultante, la información ubicada en Ecuador y Perú generó una distribución que parece estar más asociada con la descrita para *E. wilsoni* y separada de la distribución al Norte en Colombia y Venezuela de *E. glaucinus*; sin embargo, consideramos que las dos especies podrían comportarse como equivalentes ecológicos, por lo que la respuesta a las variables ambientales que determinan su distribución debería ser similar.

Toda la extensión de Colombia y casi toda la de Venezuela es presentada como el área de distribución de *M. pretiosus* en los trabajos de Patterson *et al.* (2007) y Gardner (2008). Al contrario en nuestro trabajo, el modelo restringió la presencia de esta especie en parches semicontinuos ubicados en Colombia y Venezuela y predijo su presencia en algunas partes de los Andes de Ecuador y el Noroccidente de Perú, esta especie es común y abundante en Colombia hasta los 1200 m de elevación (Ramírez-Chaves *comm. pers.*) y las predicciones hechas por el modelo podrían ser probadas en un futuro con base en estudios de campo y así, aumentar los límites de distribución de *M. pretiosus* en Suramérica. Por otro lado, el modelo predijo la presencia de *M. bondae* para el lado oriental de Venezuela, incluyendo parte de la Amazonía y la región del Escudo Guayanés, esto es interesante, ya que esta distribución podría corresponder a la distribución de *M. currentium*, una especie emparentada con *M. bondae* y que Gardner (2008) separó, dejando a *M. currentium* para Paraguay, Uruguay y Argentina con una incógnita de presencia en Brasil; la distribución disyunta que generó el modelo para el oriente de Venezuela, podría corresponder a la distribución de *M. currentium* que sería el equivalente ecológico funcional de *M. bondae*.

La extensión del área de distribución de *M. keaysi*, *M. oxyotus*, y *E. fuscus* (Vespertilionidae) generada por los modelos se correspondió casi perfectamente con la distribución restringida a los Andes presentada por Gardner (2008); No obstante, Patterson *et al.* (2007) incluyen el Chocó Biogeográfico de Colombia y Ecuador en la distribución de *M. keaysi* y *M. oxyotus*, el único registro conocido de estas especies en el Pacífico corresponde a una serie de individuos colectados por D. E. Wilson en 1979, en el centro científico Rio Palenque a 150 msnm en el Ecuador (datos USNM). Creemos que nuestros modelos no generaron áreas potenciales para estas especies en esta región, debido al fundamento probabilístico del algoritmo.

Condiciones ambientales favorables en los Andes del Norte de Perú hasta el Ecuador, fueron predichas para *Lasiurus cinereus* en nuestro modelo; sin embargo, hasta ahora, esta especie no ha sido registrada en estas regiones (Patterson *et al.* 2007, Gardner 2008). Así mismo, el modelo de *M. riparius* mostró una distribución fraccionada por toda el área de estudio, exceptuando el Pacífico en Perú y el occidente de Bolivia; sin embargo, Patterson *et al.* (2007) y Gardner (2008) la presentan como una distribución amplia, abarcando casi la totalidad del área de estudio. Por otro lado, la distribución de *E. diminutus* en el modelo se corresponde muy bien con la presentada por Gardner (2008), mientras que Patterson *et al.* (2007) la excluyen de los Llanos de Venezuela. En una reciente revisión del género, la especie *E. diminutus* fue excluida de su distribución en Colombia (Ramírez-Chaves 2009); sin embargo, nosotros seguimos la taxonomía de Gardner (2008), pendientes de una revisión del género que incluya a toda Suramérica.

*Lasiurus blossevillii* fue la especie que mostró una distribución más amplia en nuestro estudio, ya que incluye tierras bajas y también a los Andes y difiere de la distribución presentada por Gardner (2008) que la excluye de los Andes en Colombia, Ecuador y Perú y la incluye en la región de la

Amazonía de estos tres países. Así, los mapas que generamos en este trabajo presentaron el área de distribución geográfica de las especies con mayor precisión que la presentada en Patterson *et al.* (2007) y Gardner (2008), ya que el área de distribución predicha por los modelos se restringe con base en la presencia de condiciones ambientales favorables para el establecimiento de poblaciones viables (Anderson *et al.* 2002a, Phillips *et al.* 2006); por el contrario, los mapas de distribución de especies generados a partir de la unión de puntos de presencia marginales o la extrapolación sobre regiones similares, tienden a sobreestimar el área real de distribución de las especies.

### **5.3 Importancia de las variables en la distribución.**

A pesar de las limitaciones del modelo, que no evalúa todas las dimensiones del nicho que una especie puede tener y todas las restricciones que el ambiente abiótico y biótico impone en la determinación de éste, como las interacciones bióticas y la capacidad de dispersión, hemos podido agrupar especies que responden de manera similar a algunas de las variables ambientales incluidas y otras que responden a las mismas variables pero de forma diferente, lo cual confirma la hipótesis del trabajo; estos resultados concuerdan con lo observado en los patrones de riqueza de especies a nivel de familias en murciélagos de Norteamérica (Patten 2004). Entre las variables más importantes que definieron la distribución de insectívoros en el Neotrópico están: la elevación, que está estrechamente relacionada con cambios directos en la temperatura y en la complejidad del hábitat (Soriano 2000, Sánchez-Cordero 2001); la pendiente del terreno, que aunque constituyó una variable importante, es complicado tratar de explicar su influencia directa en la distribución de murciélagos sin llegar a especulaciones difíciles de probar adecuadamente; la temperatura mínima y máxima, que nos dan idea sobre las tolerancias fisiológicas de las especies (Milne *et al.* 2005) y variables relacionadas con la precipitación que nos dan ideas sobre la productividad primaria y secundaria de los ambientes (Patten 2004).

VARIABLES TOPOGRÁFICAS COMO LA ELEVACIÓN, PENDIENTE Y EL ÍNDICE TOPOGRÁFICO FUERON IMPORTANTES EN LA DISTRIBUCIÓN DE MURCIÉLAGOS INSECTÍVOROS EN LAS SABANAS DEL NOROESTE DE AUSTRALIA, SIENDO LA PRINCIPAL CARACTERÍSTICA AMBIENTAL ASOCIADA CON LA DISTRIBUCIÓN Y EXPLICADA EN RELACIÓN A LAS NECESIDADES DE CUEVAS Y REFUGIOS PARA ESTAS ESPECIES (MILNE *et al.* 2005). NOSOTROS ENCONTRAMOS QUE LA ELEVACIÓN Y LA PENDIENTE FUERON LAS DOS PRIMERAS VARIABLES MÁS IMPORTANTES EN LOS RESULTADOS DEL ÍNDICE DE IMPORTANCIA RELATIVA (TABLA 6); SIN EMBARGO, AL AGRUPAR Y ANALIZAR EN CONJUNTO LOS RESULTADOS DE LOS MÉTODOS USADOS PARA BUSCAR LA IMPORTANCIA Y LA INFLUENCIA DE LAS VARIABLES, FUE LA ELEVACIÓN LA VARIABLE TOPOGRÁFICA QUE PRESENTÓ MAYOR IMPORTANCIA ENTRE LAS ESPECIES Y EXPLICAMOS SU INFLUENCIA A CONTINUACIÓN.

### *5.3.1 Influencia de la altitud y la temperatura en la distribución de especies.*

Aunque la altitud no presentó correlación significativa con las variables de temperatura en la correlación de Pearson llevada a cabo para la selección de variables, sabemos que la relación entre estos dos componentes del modelo es estrecha y podemos hacer el análisis de la influencia de ambas en conjunto, cabe anotar que la elevación también presenta relación con algunas variables ecológicamente importantes como la radiación, la presión atmosférica o la nubosidad; sin embargo en este trabajo no incluimos datos de estas variables que nos pudieran ofrecer una mayor discusión y análisis sobre la influencia de estos factores en la distribución de murciélagos insectívoros en el Neotrópico. Así, la influencia directa o indirecta de estos factores sobre la distribución de especies podría considerarse como un tema interesante para futuras investigaciones.

Encontramos que hay un grupo de especies de murciélagos insectívoros que se distribuyeron exclusivamente a bajas elevaciones, este grupo estuvo formado principalmente por representantes de la familia Emballonuridae que respondieron de forma similar a un grupo de variables, entre las

cuales la más importante fue la temperatura mínima del mes más frío (Tmin) que definió la respuesta de las especies a la temperatura anual (TA) y que pensamos, impuso restricciones ecofisiológicas, que no permitieron a las especies alcanzar mayores alturas; por otro lado, un grupo con comportamiento inverso formado por algunas especies de la familia Vespertilionidae, que se distribuyó en un rango de elevaciones entre los 800 y 3400 m. y fue la temperatura máxima del mes más caliente la variable térmica más importante en la generación de su distribución, presentó menores probabilidades de presencia en regiones con temperaturas mayores a 30 °C y fue la temperatura máxima (Tmax), la variables que condicionó la respuesta de las especies a la temperatura anual (TA). Estos resultados apoyan la hipótesis de Soriano (2000) quien postula que la distribución de murciélagos insectívoros en el Neotrópico está condicionada por la capacidad de termorregulación de las especies, más que por la disponibilidad de recursos del ambiente, ya que el patrón de distribución observado en los Andes no es el mismo para todas las especies y familias insectívoras y difiere de un patrón estocástico o aleatorio (Soriano *et al.* 1999, Soriano 2000).

Otros estudios también han apoyado esta hipótesis, Soriano *et al.* (2002) midieron la respuesta fisiológica a los cambios de temperatura de un murciélago nectarívoro (*Anoura latidens*), un frugívoro (*Sturnira erythromos*) y un insectívoro (*Tadarida brasiliensis*) y encontraron que para *T. brasiliensis* su capacidad de entrar en torpor le permite sobrevivir a mayores elevaciones en los Andes; así mismo, Machado y Soriano (2007) encontraron que las especies de murciélagos insectívoros *Myotis oxyotus* y *Myotis keaysi* (Vespertilionidae) alcanzan mayores elevaciones utilizando la estrategia del torpor. Por el contrario *Saccopteryx bilineata*, al igual que otras especies de las familias Emballonuridae, Natalidae y Mormoopidae principalmente, no tienen la capacidad de entrar en torpor, lo cual las restringe a ocupar ambientes más cálidos ubicados por debajo de los 1000 msnm (Genoud y Bonnacorso 1986, Soriano 2000). La capacidad de termorregulación de estos

murciélagos está explicada en términos de su evolución, ya que aquellos murciélagos que logran colonizar ambientes más fríos, gracias al torpor, son de origen extratropical y su evolución en estas condiciones, les ha permitido soportar las bajas temperaturas de los ambientes temperados; por otro lado, los murciélagos insectívoros de zonas bajas son principalmente de origen tropical y en su evolución no estuvo las condiciones de bajas temperaturas, ni tampoco la estacionalidad térmica (McNab 1969, Genoud y Bonnacorso 1986, Soriano 2000, Soriano *et al.* 2002, Stevens 2004, Ruiz 2006, Machado y Soriano 2007).

Para las especies de la familia Molossidae incluidas en este estudio, las variables relacionadas con la elevación y la temperatura también fueron importantes; sin embargo, los Molossidae respondieron a estas variables de forma similar a los Emballonuridae en algunos casos y en otros de forma similar a los Vespertilionidae, sugiriendo que dentro de esta familia existen distintos patrones para cada especie. Representantes de Molossidae se encontraron tanto a bajas como altas elevaciones; sin embargo, su mecanismo de resistencia a las bajas temperaturas es diferente al que presentan algunos representantes de Vespertilionidae, ya que los primeros no pueden entrar en torpor, pero usan otras estrategias como el comportamiento gregario y la escogencia de refugios calientes para regular su temperatura y así poder colonizar ambientes más fríos (Nowak, 1994, Alberico *et al.* 2005).

### *5.3.2 Influencia de la precipitación en la distribución de especies.*

Las variables relacionadas con la precipitación que incluimos en los modelos como la precipitación anual, la precipitación del trimestre más frío, la estacionalidad de las precipitaciones, entre otras, mostraron ser importantes para todas las familias en este estudio; sin embargo, la respuesta de las especies a estas variables fue diversa y no observamos un patrón determinado. La precipitación anual ha sido una variable importante en trabajos anteriores, estuvo relacionada con los patrones de

riqueza de especies de las familias Emballonuridae, Phyllostomidae y Molossidae en Norteamérica (Patten 2004) y fue el segundo factor más importante que influyó la composición de murciélagos insectívoros en las sabanas del noroeste de Australia (Milne *et al.* 2005). En nuestro trabajo, los murciélagos insectívoros presentaron diferencias inter-específicas en los óptimos y rangos de tolerancia a las variables relacionadas con la precipitación, lo cual nos hace pensar que la influencia directa de las precipitaciones sobre la distribución geográfica de murciélagos insectívoros, está relacionada y juega un papel importante en la separación espacial del nicho ecológico de cada una de las especies.

### *5.3.3 Conclusiones finales.*

En este trabajo evidenciamos que la altitud y su estrecha relación con la temperatura definieron la distribución de murciélagos insectívoros, posiblemente debido a sus tolerancias ecofisiológicas y sus estrategias de termorregulación. De acuerdo a nuestra hipótesis inicial, encontramos que las especies exhiben distintos patrones de distribución, los cuales son explicados por variables similares, en este caso elevación y temperatura, pero que actúan de forma diferente sobre las especies, determinando finalmente sus límites de distribución. Esta diferenciación concuerda y aporta más pruebas a la hipótesis ecofisiológica planteada por Soriano (2000) para explicar las diferencias en la distribución de grupos funcionales de murciélagos en el Neotrópico.

Las distintas variables ambientales relacionadas con la precipitación que incluimos en este trabajo, permiten una diferenciación individual en los nichos ecológicos de las especies, ya que los aumentos en precipitación generan aumento directo en la complejidad de los hábitat, lo cual también está relacionado directamente con la riqueza de especies (Sánchez-Cordero 2001); así, la diferencia en los espectros de respuesta a las diferentes variables relacionadas con la precipitación, por parte de

cada una de las especies de murciélagos del mismo grupo funcional, podría constituir otro mecanismo que ayudaría a explicar el porqué de la alta diversidad tropical.

Finalmente, el enfoque del modelado de distribución de especies y particularmente el método de máxima entropía, genera mapas de distribución que están más relacionados con los requerimientos ecológicos de las especies y son más adecuados para su interpretación y uso para probar hipótesis biogeográficas, que los mapas que sólo muestran la relación espacial entre los puntos de presencia conocida de una especie. Pese a sus limitaciones, el método de máxima entropía funcionó bien poniendo a prueba la hipótesis de nuestro trabajo, generando resultados que están ajustados a la realidad. Este método puede ser usado para explorar los patrones de distribución de murciélagos Neotropicales de distintos gremios o grupos funcionales, como los frugívoros o los nectarívoros e incluso hacer un análisis en conjunto de los patrones de distribución y sus determinantes ambientales, que incluya a todos los grupos funcionales que presentan los murciélagos y otros vertebrados en el Neotrópico, con el fin de aportar a la comprensión de las causas y comprender los mecanismos que mantienen la diversidad en los trópicos.

## 6. BIBLIOGRAFIA

- Aguirre, L. F. 2002. Structure of a neotropical savanna bat community. *Journal of Mammalogy* 83: 775-784.
- Aguirre, L. F. 2007. *Historia Natural, Distribución y Conservación de los murciélagos de Bolivia*. Editorial: Centro de Ecología y Difusión Simón I. Patiño. Santa Cruz, Bolivia.
- Alberico, M., A. Cadena, J. Hernández-Camacho y Y. Muñoz-Saba. 2000. Mamíferos (Synapsida: Theria) de Colombia. *Biota Colombiana* 1: 43-75.
- Alberico, M., C. A. Saavedra-R y H. García-Paredes. 2005. Murciélagos caseros de Cali (Valle del Cauca – Colombia). *Caldasia* 27(1): 117-126.
- Albuja, L. 1999. *Murciélagos del Ecuador*. 2da edición. Departamento de Ciencias Biológicas. Escuela Politécnica Nacional. Quito. Ecuador.
- Anciães, M. y A. T. Peterson. 2006. Climate change effects on neotropical manakin diversity base on ecological niche modeling. *The Condor* 108: 778-791.
- Anderson, R. P. 2003. Real vs. artefactual absences in species distributions: tests for *Oryzomys albigularis* (Rodentia: Muridae) in Venezuela. *Journal of Biogeography* 30: 591–605.
- Anderson, R. P. y E. Martínez-Meyer. 2004. Modeling species' geographic distributions for preliminary conservation assessments: an implementation with the spiny pocket mice (*Heteromys*) of Ecuador. *Biological Conservation* 116: 167–179.
- Anderson, R. P., M. Gómez-Laverde y A. T. Peterson. 2002a. Geographical distributions of spiny pocket mice in South America: insights from predictive models. *Global Ecology and Biogeography* 11: 131–141.
- Anderson, R. P., A. T. Peterson y M. Gómez-Laverde. 2002b. Using niche-based GIS modeling to test geographic predictions of competitive exclusion and competitive release in South American pocket mice. *Oikos* 98: 3–16.
- Anderson, S. 1997. Mammals of Bolivia: taxonomy and distribution. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 231: 1-652.
- Anderson, S., K. Koopman y G. G. Creighton. 1982. Bats of Bolivia: an annotated checklist. *American Museum Novitates* 2750: 1-24.
- Aoki, I. 1989. Holological study of lakes from an entropy viewpoint - Lake Mendota. *Ecological Modelling* 45: 81–93.
- Araújo, M. B. y A. Guisan. 2006. Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography*. doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01584.x.: 1-12.
- Araújo, M. B. y M. Luoto. 2007. The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography* 16: 743-753
- Araújo, M. B., W. Thuiller y R. G. Pearson. 2006. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography* 33: 1712-1728.
- Arita, H. T., J. G. Robinson y K. H. Redford. 1990. Rarity in Neotropical forest mammals and its ecological correlates. *Conservation Biology* 4: 181–192.
- Arzac, A.J. 2008. Distribución espacial de formas de vida de plantas en un gradiente altotérmico en Los Andes Tropicales. Trabajo Especial de Grado, Licenciatura en Biología, Universidad de Los Andes, Venezuela.

- Austin, M. P. 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling* 157: 101–118.
- Baker, R. J., M. M. McDonough, V. J. Swier, P. A. Larsen, J. P. Carrera y L. K. Ammerman. 2009. New species of bonneted bat, genus *Eumops* (Chiroptera: Molossidae) from the lowlands of western Ecuador and Perú. *Acta Chiropterologica* 11(1): 1-13
- Banks, W. E., F. D'Errico, H. L. Dibble, L. Krishtalka, D. West, D. I. Olszewski, A. T. Peterson, D. G. Anderson, J. C. Gillam, A. Montet-White, M. Crucifix, C. W. Marean, M.-F. Sánchez-Goñi, B. Wohlfarth y M. Vanhaeran. 2006. Eco-cultural niche modeling: New tools for reconstructing the geography and ecology of past human populations. *PaleoAnthropology* 2006: 68-83.
- Barnett, A. A., E. M. Sampaio, E. K. V. Kalko, R. L. Shapley, E. Fischer, G. Camargo y H. B. Rodriguez. 2006. Bat of Jaú National Park, central Amazonia, Brasil. *Acta Chiropterológica* 8: 103-128.
- Berger, A.L., S. A. Della Pietra y V. J. Della Pietra. 1996. A maximum entropy approach to natural language processing. *Computer Linguistic* 22(1): 39–71.
- Broennimann, G., U. A. Treiner, H. Muller-Scharer, W. Thuiller, A. T. Peterson y A. Guisan. 2007. Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecological Letters* 10: 701–709.
- Brown, J. H. 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Bonaccorso, E., I. Koch y A. T. Peterson. 2006. Pleistocene fragmentation of Amazon species' ranges. *Diversity and Distributions* 12: 157–164.
- Buermann, W., S. Saatchi, T. Smith, B. Zutta, J. Chaves, B. Mila y C. Graham. 2008. Predicting species distributions across the Amazonian and Andean regions using remote sensing data. *Journal of Biogeography* 35: 1177-1186.
- Cadena, C. D. y B. A. Loiselle. 2007. Limits to elevational distributions in two species of Emberizine finches: disentangling the role of interspecific competition, autoecology, and geographic variation in the environment. *Ecography* 30: 491-504.
- Carpenter, G., A. N. Gillison y J. Winter. 1993. DOMAIN: a flexible modeling procedure for mapping potential distributions of plants, animals. *Biodiversity Conservation* 2: 667–680.
- Chacín, L. F. 2000. Diseño y análisis de experimentos. Ed. Del Vicerrectorado Académico. Universidad Central de Venezuela 1era Ed.
- Chacón-Moreno, E.J. 2009. Ecological and spatial modeling: Mapping ecosystems, landscape changes, and plant species distribution in Llanos del Orinoco, Venezuela. Thesis Ph.D. Wageningen University, Netherlands.
- Chapman, A. D., M. E. S. Muñoz y I. Koch. 2005. Environmental information: placing biodiversity phenomena in an ecological and environmental context. *Biodiversity Informatics* 2: 24-41.
- Chefaoui, R. M., J. Hortal y J. M. Lobo. 2005. Potential distribution modelling, niche characterization and conservation status assessment using GIS tools: a case study of Iberian *Copris* species. *Biological Conservation* 122: 327-338.
- Costa, J., A. T. Peterson y C. B. Beard. 2002. Ecologic niche modeling and differentiation of populations of *Triatoma brasiliensis* Neiva, 1911, the most important Chagas' disease vector in northeastern Brazil (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 67(5): 516-520.

- Elith, J. 2002. Quantitative methods for modeling species habitat: comparative performance and an application to Australian plants. En: Ferson, S. y M. Burgman (Eds.), *Quantitative methods for conservation biology*. New York: Springer-Verlag.
- Elith, J., C. H. Graham, R. P. Anderson, M. Dudik, S. Ferrier, A. Guisan, R. J. Hijmans, F. Huettman, J. R. Leathwick, A. Lehmann, J. Li, L. Lohmann, B. A. Loiselle, G. Manion, C. Moritz, M. Nakamura, Y. Nakazawa, J. M. Overton, A. T. Peterson, S. J. Phillips, K. Richardson, R. Schachetti-Pereira, R. E. Schapire, J. Soberón, S. E. Williams, M. Wisz y N. E. Zimmermann. 2006. Novel methods improve predictions of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129–151.
- ESRI. 1998. Arcview GIS 3.3, Environmental System Research Institute. Inc
- Fielding, A. H. y J. F. Bell. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* 24: 38–49.
- Fischer, A. G. 1960. Latitudinal variation in organic diversity. *Evolution* 14: 64-81.
- Fleming, T. H. 1973. Numbers of mammal species in North and Central American forest communities. *Ecology* 54: 555–563.
- Fuzzy Gazzeter. 2010. Fuzzy G. v 2.1-dev by Christian Kohlschütter <http://tomcat-dmaweb1.jrc.it/fuzzyg/query/>
- Gardner, A. L. 2008. *Mammals of South America Vol. 1. Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Genoud, M. y F. J. Bonaccorso. 1986. Temperature regulation, rate of metabolism, and roost temperature in the greater white-lined bat *Saccopteryx bilineata* (Emballonuridae). *Journal of Mammalogy* 59: 49–54.
- George, E. L. y W. F. Hadley. 1979. Food and habitat partitioning between rock bass *Ambloplites rupestris* and smallmouth bass *Micropterus dolomieu* young of the year. *Transactions of American Fish Society* 108:253-261.
- Global Biodiversity Information Facility-GBIF (consultada en marzo de 2010): <http://data.gbif.org>.
- Global Gazetteer Version 2.2. 2010: <http://www.fallingrain.com/world/index.html>.
- Graham, C. H., J. Elith, A. Guisan, S. J. Phillips, B. Loiselle y R. Hijmans. 2008. The influence of spatial errors in species occurrence data used in distribution models. *Journal of Applied Ecology* 45: 239-247.
- Graham, C. H., N. Silva y J. Velásquez-Tibatá. 2010. Evaluating the potencial causes of range limits of birds of the Colombian Andes. *Journal of Biogeography*. doi:10.1111/j.1365-2699.2010.02356.x: 1-13.
- Graham, G. L. 1983. Changes in bat species diversity along an elevational gradient up the Peruvian Andes. *Journal of Mammalogy* 64: 559-571.
- Gregorin, R. y E. Almeida-Chiquito. 2010. Revalidation of *Promops davisoni* Thomas (Molossidae). *Chiroptera Neotropical* 16(1): 648-660.
- Grinnell, J. 1917. Field tests of theories concerning distributional control. *American Naturalist* 51:115–128.
- Guisan, A. y W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8: 993–1009.

- Guisan, A., C. H. Graham, J. Elith y F. Huettmann. 2007. Sensitivity of predictive species distribution models to change in grain size. *Diversity and Distributions* 3: 332–340.
- Hammer, O. y D. A. T. Harper. 2004. PAST, version 1.28. <http://folk.uio.no/ohammer/past>.
- Hanley, J. y B. McNeil. 1982. The meaning and use of the area under a receiver operating characteristic (ROC) curve. *Radiology* 143: 29-36.
- Hanley, J. y B. McNeil. 1983. A method of comparing the areas under receiver operating characteristic curves derived from the same cases. *Radiology* 148: 839-843.
- Hernández, L.H. 2006. Distribución de seis especies de plantas bajo escenarios de cambio climático, por temperatura, en un páramo de Mérida. Trabajo Especial de Grado Licenciatura en Biología, Universidad de los Andes, Mérida-Venezuela.
- Hernández, P.A., C. H. Graham, L. L. Master y D. L. Albert. 2006. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography* 29: 773–785.
- Hijmans, R.J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones y A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965–1978.
- Hirzel, A. H., V. Helfer, V. y F. Metral. 2001. Assessing habitat suitability models with a virtual species. *Ecological Modelling* 145: 111-121.
- Hirzel, A. H., J. Hausser, D. Chessel y N. Perrin. 2002. Ecological-niche factor analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology* 83: 2027–2036.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks, Cold Spring Harbour Symposium. *Quantitative Biology* 22: 415-427.
- Illoldi-Rangel P., V. Sánchez-Cordero y A. T. Peterson. 2004. Predicting distributions of mexican mammals using ecological niche modeling. *Journal of Mammalogy* 85(4): 658–662.
- Jaberg, C. y A. Guisan. 2001. Modeling the influence of landscape structure on bat species distribution and community composition in the Swiss Jura Mountains. *Journal of Applied Ecology* 38: 1169-1181.
- Jayat, P., S. Pacheco y P. E. Ortiz. 2009. A predictive distribution model for *Andinomys edax* (Rodentia: Cricetidae) in Argentina. *Mastozoología Neotropical* 16(2): 321-332.
- Kalko, E. K. V. y L. F. Aguirre. 2007. Comportamiento de ecolocación para la identificación de especies y evaluación de la estructura de comunidades de murciélagos insectívoros en Bolivia. En: Aguirre, L. F. (Ed.). *Historia Natural, Distribución y Conservación de los murciélagos de Bolivia*. Editorial: Centro de Ecología y Difusión Simón I. Patiño. Santa Cruz, Bolivia.
- Kalko, E. K. V., C. O. Handley Jr. y D. Handley. 1996. Organization, diversity, and long – term dynamics of a Neotropical bat community. En: Cody, M. L. y J. A. Smallwood (Eds.). *Long-term studies of vertebrate community*. Academic Press, U.S.A.
- Koopman, K. F. 1982. Biogeography of the bats of South America. En: Mares, M. A. y H. H. Genoways (Eds.). *Mammalian biology in South America*. Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Pittsburgh.
- Kovach Computing Services. 2001. Multi-Variate Statistical Package, MVSP v. 3.12b.

- Kozak, K. H. y J. J. Wiens. 2006. Does niche conservatism promote speciation? A case study in North American salamanders. *Evolution* 60: 2604-2621.
- Leathwick, J. R., D. Rowe, J. Richardson, J. Elith y T. Hastie. 2005. Using multivariate adaptive regression splines to predict the distributions of New Zealand's freshwater diadromous fish. *Freshwater Biology* 50: 2034-2052.
- Lehmann, A., J. M. Overton, y J. R. Leathwick. 2002. GRASP: generalized regression analysis and spatial prediction. *Ecological Modelling* 157: 189-207.
- Linares, O. J. 1997. Mamíferos de Venezuela. Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela, Caracas.
- Loiselle, B. A., C. A. Howell, C. Graham, J. M. Goerck, T. Brooks, K. Smith y P. H. Williams. 2003. Identifying conservation priorities: sensitivities to model selection. *Conservation Biology* 17: 1591-1600.
- Loiselle, B. A., P. Jorgensen, T. Consiglio, I. Jimenez, J. G. Blake, L. G. Lohmann y O. M. Montiel. 2008. Predicting species distributions from herbarium collections: does climate bias in collection sampling influence model outcome? *Journal of Biogeography* 35: 105-116.
- Lyons, S. K. y M. R. Willig. 2002. Species richness, latitude, and scale sensitivity. *Ecology* 83: 47-58.
- Machado, M. y P. J. Soriano. 2007. Temperature regulation in two insectivorous bats (*Myotis keaysi* and *Myotis oxyotus*) from the Venezuelan Andes. *Ecotropicos* 20(2): 45-54.
- Mammals Network Information System - MaNIS (consultada en febrero de 2010), <http://manisnet.org>.
- Mares, M. A. 1992. Neotropical mammals and the myth of Amazonian diversity. *Science* 255: 976-979.
- Mares, M.A. y R. A. Ojeda. 1982. Patterns of diversity and adaptation in South American hystricognath rodents. Pp. 393-432. En: M. A. Mares y H. H. Genoways (Eds.) *Mammalian biology in South America*. Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Pittsburgh.
- McCoy, E. D. y E. F. Connor. 1980. Latitudinal gradients in the species diversity of North American mammals. *Evolution* 34: 193-203.
- McNab, B. K. 1969. The economics of temperature regulation in Neotropical bats. *Comparative Biochemistry and Physiology* 31:227-268.
- McNab, B. K. 1971. The structure of tropical bat faunas. *Ecology* 52: 352-358.
- Milne, D. J., M. Armstrong, A. Fisher, T. Flores y R. Pavey. 2005. Structure and environmental relationships of insectivorous bat assemblages in tropical Australian savannas. *Austral Biology* 30: 906-919.
- Miller, B. W. 2003. Acoustic surveys and non-phylostomid Neotropical bats: how effective are they? En: *Proceedings of the Bat Conservation International Symposium on Echolocation*, Austin, Texas, April 2002.
- Moore, I.D., R. B. Grayson y A. R. Ladson. 1991. Digital Terrain Modelling: A Review of Hydrological, Geomorphological, and Biological Applications. *Hydrological Processes* 5: 3-30.

- Munguia, M., A. T. Peterson y V. Sánchez-Cordero. 2008. Dispersal limitation and geographical distributions of mammal species. *Journal of Biogeography* 35: 1879–1887.
- NIMA - The GEOnet Names Server (GNS) 2010: <http://www.nima.mil/gns/html/>.
- Nix, H. A. 1986. A biogeographic analysis of Australian Elapid Snakes. En: Longmore, R. (Ed.). *Atlas of Elapid Snakes of Australia*. Australian Flora and Fauna Series Number 7. Australian Government Publishing Service: Canberra.
- Nogués-Bravo, D., J. Rodríguez, J. Hortal, P. Batra y M. B. Araújo. 2008. Climate change, humans, and the extinction of the woolly mammoth. *Plos Biology* 6(4): 685-692.
- Nowak, R. M. 1994. *Walker's Bats of the world*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Ochoa, J., M. J. O'Farrell y B. W. Miller. 2000. Contribution of acoustic methods to the study of insectivorous bat diversity in protected areas from northern Venezuela. *Acta Chiropterológica* 2: 171-183.
- O'Farrell, M. J. y B. W. Miller. 1997. A new examination of echolocation calls of some Neotropical bats (Emballonuridae and Mormoopidae). *Journal of Mammalogy* 78: 954-963.
- O'Farrell, M. J., B. W. Miller y W. L. Gannon. 1999. Qualitative identification of free-flying bats using the Anabat detector. *Journal of Mammalogy* 80: 11-23.
- Olson, D. M, E. Dinerstein, E.D. Wikramanayake, N.D. Burgess, G.V.N. Powell, E.C. Underwood, J.A. D'amico, I. Itoua, H.E. Strand, J.C. Morrison, C.J. Loucks, T.F. Allnutt, T.H. Ricketts, Y. Kura, J.F. Lamoreux, W.W. Wettengel, P. Hedao, & K.R. Kassem. 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *BioScience* 51:933-938
- Patten, M. A. 2004. Correlates of species richness in North American bat families. *Journal of Biogeography* 31: 975-985.
- Patterson, B. D., P. L. Meserve y B. K. Lang. 1989. Distribution and abundance of small mammals along an elevational transect in temperate rainforests of Chile. *Journal of Mammalogy* 70: 67-78.
- Patterson, B. D., D. F. Stotz, S. Solari, J. W. Fitzpatrick y V. Pacheco. 1998. Contrasting patterns of elevational zonation for birds and mammals in the Andes of southeastern Peru. *Journal of Biogeography* 25: 593–607.
- Patterson, B. D., G. Ceballos, W. Sechrest, M. F. Tognelli, T. Brooks, L. Luna, P. Ortega, I. Salazar y B. E. Young. 2007. Digital Distribution Maps of the Mammals of the Western Hemisphere, Version 3.0. NatureServe, Arlington, VA.
- Paynter, R. A. 1982. *Ornithological Gazetteer of Venezuela*. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge.
- Paynter, R. A. 1992. *Ornithological Gazetteer of Bolivia*, 2<sup>nd</sup> ed. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge.
- Paynter, R. A. 1993. *Ornithological Gazetteer of Ecuador*, 2<sup>nd</sup> ed. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge.
- Paynter, R. A. 1997. *Ornithological gazetteer of Colombia*, 2<sup>nd</sup> ed. Museum of Comparative Zoology, Cambridge.
- Pearson, R. G. y T. P. Dawson. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12: 361-371.

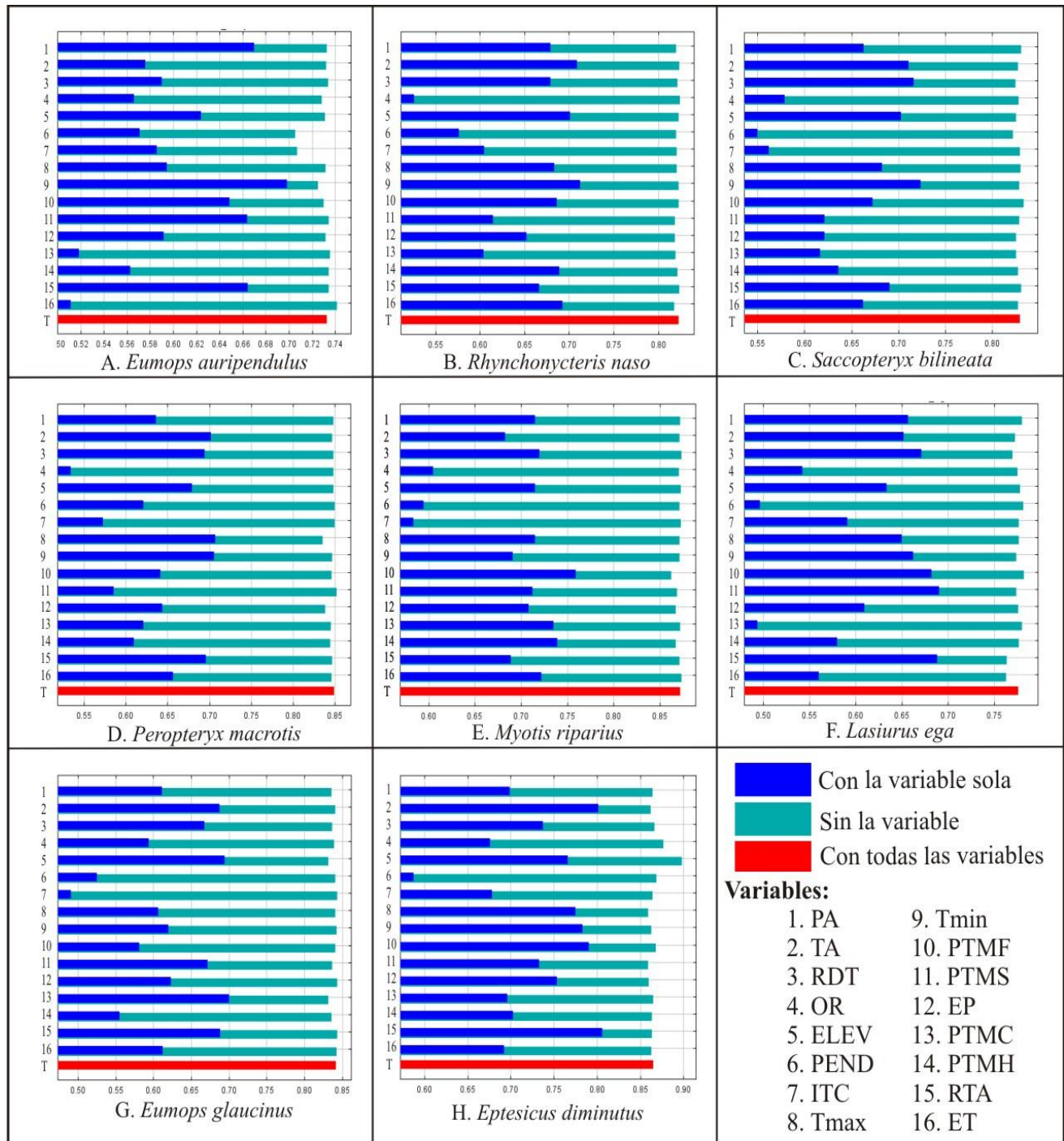
- Peterson, A. T. 2001. Predicting species' geographic distributions based on ecological niche modeling. *The Condor* 103: 599–605.
- Peterson, A. T. 2003. Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. *The Quarterly Review of Biology* 78(4): 419-433.
- Peterson, A. T. y D. A. Vieglais. 2001. Predicting species invasions using ecological niche modeling. *BioScience* 51: 363-371.
- Peterson, A. T. y J. Shaw. 2003. *Lutzomyia* vectors for cutaneous leishmaniasis in southern Brazil: ecological niche models, predicted geographic distribution, and climate change effects. *International Journal of Parasitology* 33: 919–931.
- Peterson, A. T., M. A. Ortega-Huerta, J. Bartley, V. Sanchez-Cordero, J. Soberon, R. H. Buddemeier y D. R. B. Stockwell. 2002a. Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature* 416: 626-629.
- Peterson, A. T., V. Sánchez-Cordero, C. B. Beard y J. M. Ramsey. 2002b. Ecologic niche modeling and potential reservoirs for Chagas disease, Mexico. *Emerging Infectious Diseases* 8: 662-667.
- Peterson, A. T., J. T. Bauer y J. N. Mills. 2004. Ecological and geographic distribution of filovirus disease. *Emerging Infectious Diseases* 10: 40-47.
- Peterson, A. T., V. Sánchez-Cordero, E. Martínez-Meyer y A. G. Navarro-Sigüenza. 2006. Tracking population extirpations via melding ecological niche modeling with land-cover information. *Ecological Modelling* 195: 229-236.
- Peterson, A. T., M. Papeş y J. Soberón. 2008. Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modelling. *Ecological Modelling* 213: 63-72.
- Pianka, E. R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *The American Naturalist* 100(910): 33-46.
- Phillips, S. J. 2009. A brief tutorial on Maxent version 3.3.3a. AT&T Research.
- Phillips, S. J. y M. Dudík. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31: 161-175.
- Phillips, S. J., M. Dudík y R. E. Schapire. 2004. A maximum entropy approach to species distribution modeling. In: *Proceedings of the 21st International Conference on Machine Learning*, ACM Press, New York.
- Phillips, S. J., R. P. Anderson y R. E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231–259.
- Ramírez-Chaves, H. 2009. Revisión taxonómica de los murciélagos del género *Eptesicus* Rafinesque (Mammalia: Chiroptera: Vespertilionidae) para Colombia. Tesis M.Sc. Biología. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Raxworthy, C. J., E. Martínez-Meyer, N. Horning, R. A. Nussbaum, G. E. Schneider, M. A. Ortega-Huerta y A. T. Peterson. 2003. Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. *Nature* 426: 837–841.
- Raxworthy, C. J., C. M. Ingram, N. Rabibisoa y R. C. Pearson. 2007. Applications of ecological niche modeling for species delimitation: a review and empirical evaluation using day geckos (*Phelsuma*) from Madagascar. *Systematic Biology* 56(6): 907-923.

- Rodríguez, J. P., L. Brotons, J. Bustamante y J. Seoane. 2007. The application of predictive modelling of species distribution to biodiversity conservation. *Diversity and Distributions* 13: 243-251.
- Ruiz A. 2006. Termorregulación, recursos y límites altitudinales en murciélagos frugívoros y nectarívoros andinos. Ph.D. Tesis Ecología Tropical. Universidad de los Andes, Mérida-Venezuela.
- Sánchez-Cordero, V. 2001. Elevation gradients of diversity for rodents and bats in Oaxaca, Mexico. *Global Ecology and Biogeography* 10: 63-73.
- Sánchez-Cordero, V., P. Iloldi-Rangel, M. Linaje, S. Sarkar y A. T. Peterson. 2005. Deforestation and extant distributions of Mexican endemic mammals. *Biological Conservation* 126: 465-473.
- Schneider, E. y J. Kay. 1994. Life as a manifestation of the second law of thermodynamics. *Mathematical Computer Modelling* 19 (6–8): 25-48.
- Segnini, S. 2008. *Fundamentos de bioestadística*. Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, Mérida.
- Segnini, S. y H. Bastardo. 2008. Cambios ontogenéticos en la dieta de la trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*) en un Rio Andino Neotropical. *Biotropica* 27(4): 495-508.
- Simmons N. B. 2005. Order Chiroptera. En: Wilson, D. E. y D. M. Reeder (Eds.). *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*, 3ra Ed. Johns Hopkins University Press.
- Sistema de Información en Biodiversidad – SIB-Colombia, <http://www.siac.net.co>.
- Soberón, J. y A. T. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2: 1-10.
- Soberón, J., J. Golubov y J. Sarukhan. 2001. The importance of *Opuntia* in Mexico and routes of invasion and impact of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae). *Florida Entomologist* 84(4): 486-492.
- Soriano, P. J. 1985. Ecología de comunidades. En: Aguilera, M. (Ed.). *El estudio de los mamíferos en Venezuela, evaluación y perspectivas*. Asociación Venezolana para el Estudio de los Mamíferos, Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas.
- Soriano, P. J. 2000. Functional structure of bat communities in tropical rain forests and Andean cloud forests. *Ecotropicos* 13: 1–20.
- Soriano, P. J., A. Díaz de Pascual, J. Ochoa y M. Aguilera. 1999. Biogeographic analysis of the mammal communities in the Venezuelan Andes. *Interciencia* 24: 17–25.
- Soriano, P. J., A. Ruiz y A. Arends. 2002. Physiological responses to ambient temperature manipulation by three species of bats from Andean cloud forest. *Journal of Mammalogy* 83(2): 445-457.
- Stephens, L. y M. A. Traylor. 1983. *Ornithological Gazetteer of Peru*. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge.
- Stevens, R. D. 2004. Untangling latitudinal richness gradients at higher taxonomic levels: familial perspectives on the diversity of new world bat communities. *Journal of Biogeography* 31: 665–674.

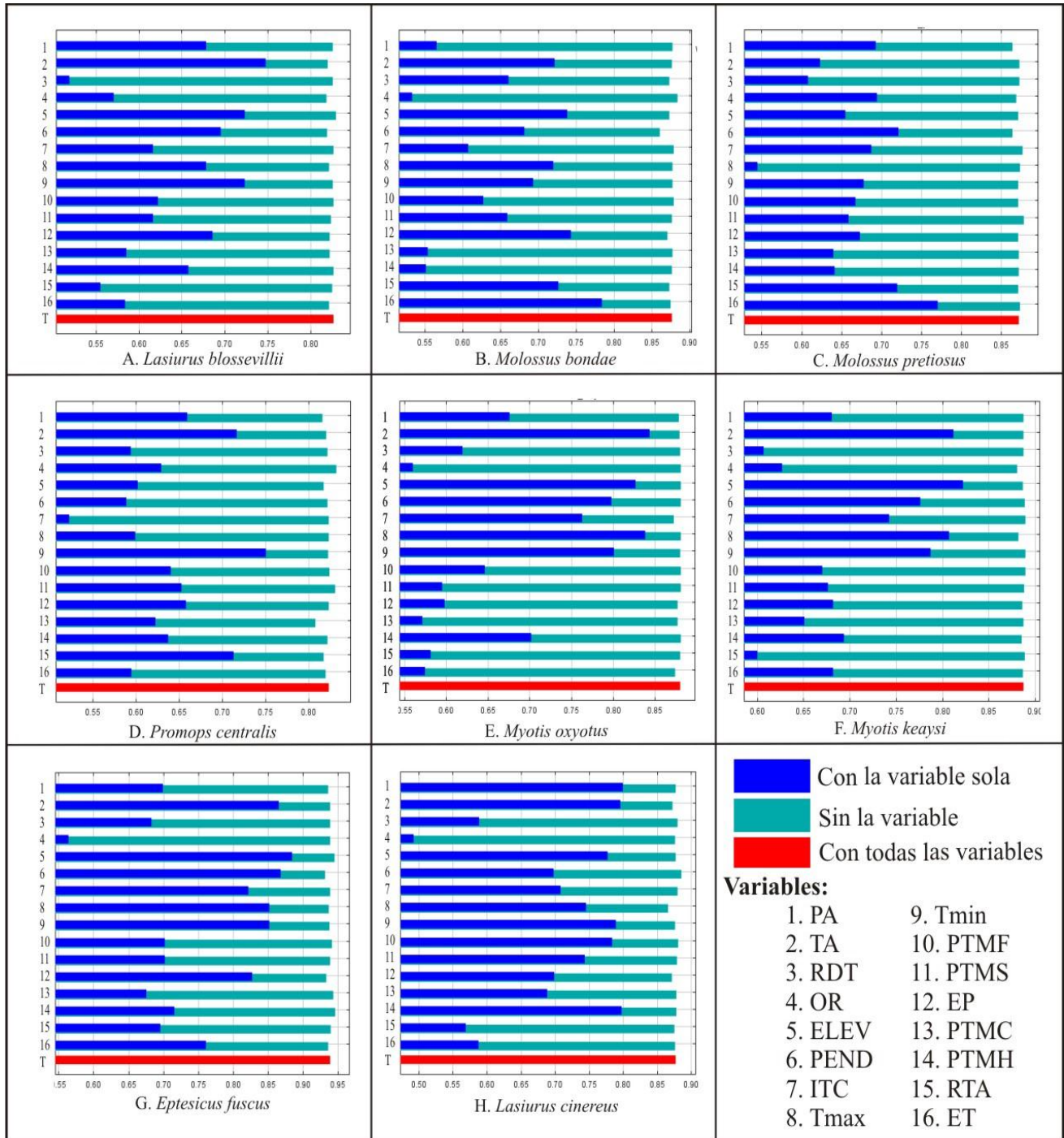
- Stevens, R. D. y M. R. Willig. 2002. Geographical ecology at the community level: perspectives on the diversity of New World bats. *Ecology* 83: 545-560.
- Stockwell, D. B. y D. Peters. 1999. The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographic Information Systems* 13: 143-158.
- Sulbarán-Romero, J.E. 2009. Modelo de distribución espacial del hábitat de Triatomíneos y zonas de riesgo de la enfermedad de Chagas en los municipios Andrés Bello y Morán del estado Lara, Venezuela. Trabajo de Grado de Maestría, Postgrado en Ecología Tropical, Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Terborgh, J. 1971. Distribution on environmental gradients: Theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Peru. *Ecology* 52: 23-40.
- Thomas, C. D., A. Cameron, R. E. Green, M. Bakkenes, L. J. Beaumont, Y. C. Collingham, B. F. N. Erasmus, M. F. de Siqueira, A. Grainger, L. Hannah, L. Hughes, B. Huntley, A. S. van Jaarsveld, G. F. Midgley, L. Miles, M. A. Ortega-Huerta, A. T. Peterson, O. L. Phillips y S. E. Williams. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* 427: 145–148.
- Thuiller, W. 2003. BIOMOD – optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change. *Global Change Biology* 9: 1353–1362.
- Thuiller, W., D. M. Richardson, P. Pysek, G. F. Midgley, G. O. Hughes y M. Rouget. 2005. Niche-based modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. *Global Change Biology* 11: 2234–2250.
- Tirira, D. 2007. *Guía de campo de los mamíferos del Ecuador*. Ediciones Murciélago Blanco. Publicación especial sobre los mamíferos del Ecuador 6. Quito.
- Toribio, M. y A. T. Peterson. 2008. Prioritisation of Mexican lowland forests for conservation using modelled geographic distributions of birds. *Journal for Nature Conservation* 16: 109-116.
- USGS. 2001. HYDRO1k - Elevation Derivative Database, U. S. Geological Survey, Washington, D.C. <http://edcdaac.usgs.gov/gtopo30/hydro/>.
- Voss, R. S. y L. H. Emmons. 1996. Mammalian diversity in Neotropical lowland rainforests: a preliminary assessment. *American Museum of Natural History* 230: 3-115.
- Warren, D. L., R. E. Glor y M. Turelli. 2008. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution* 62(11): 2868–2883.
- Weaver, K. F., T. Anderson y R. Guralnick. 2006. Combining phylogenetic and ecological niche modeling approaches to determine distribution and historical biogeography of Black Hills mountain snails (Oreohelicidae). *Diversity and Distributions* 12: 756-766.
- Williams, R., F. O. Fasina y A. T. Peterson. 2008. Predictable ecology and geography of avian influenza (H5N1) transmission in Nigeria and West Africa. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene* 102: 471-479.
- Willig, M. R. y E. A. Sandlin. 1991. Gradients in species density and species turnover in New World bats: a comparison of quadrat and band methodologies. En: Mares, M. A. y D. J. Schmidly (Eds.). *Latin American mammals: their conservation, ecology, and evolution*. University of Oklahoma Press, Norman.

- Willig, M. R. y M. R. Gannon. 1997. Gradients of species density and turnover in marsupials: a hemispheric perspective. *Journal of Mammalogy* 78: 756–765.
- Willig, M. R., B. D. Patterson y R. D. Stevens. 2003. Patterns of range size, richness, and body size in the Chiroptera. En: Kunz, T. H. y M. B. Fenton (Eds.). *Bat Ecology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Wilson, D.E. 1973. Bats faunas: a trophic comparison. *Systematic Zoology* 22: 14-29.
- Wilson, D. E. y D. M. Reeder. 2005. *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*, 3ra Ed. Johns Hopkins University Press.
- Wilson, J. W., III. 1974. Analytical zoogeography of North American mammals. *Evolution* 28: 128-140.
- Wisz, M. S., R. J. Hijmans, J. Li, S. J. Phillips, A. T. Peterson, C. H. Graham y NCEAS Predicting Species Working Group. 2008. Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions* 14: 763-773.
- Yee, T. W. y N. D. Mitchell. 1991. Generalized additive models in plant ecology. *Journal of Vegetal Sciences* 2: 587–602.
- Young, B. E., I. Franke, P. A. Hernández, S. K. Herzog, L. Paniagua, C. Tovar, T. Valqui. 2009. Using Spatial Models to Predict Areas of Endemism and Gaps in the Protection of Andean Slope Birds. *The Auk* 126(3): 554-565
- Zambrana-Torrel, C. M. 2007. Distribución potencial de los murciélagos de Bolivia. En: Aguirre, L. F. (Ed.). *Historia Natural, Distribución y Conservación de los murciélagos de Bolivia*. Editorial: Centro de Ecología y Difusión Simón I. Patiño. Santa Cruz, Bolivia.
- Zweig, M. H. y G. Campbell. 1993. Receiver-operating characteristic (ROC) plots: a fundamental evaluation tool in clinical medicine. *Clinical Chemistry* 39(4): 561–577.

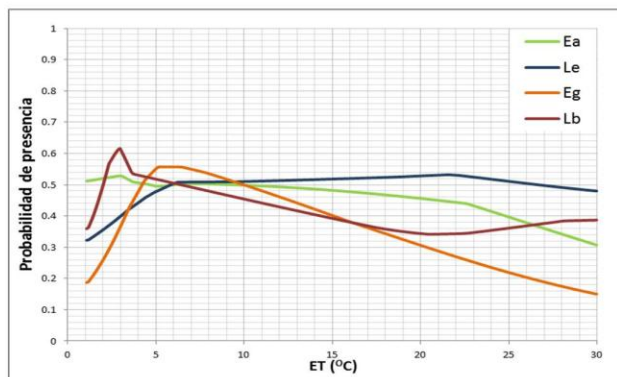
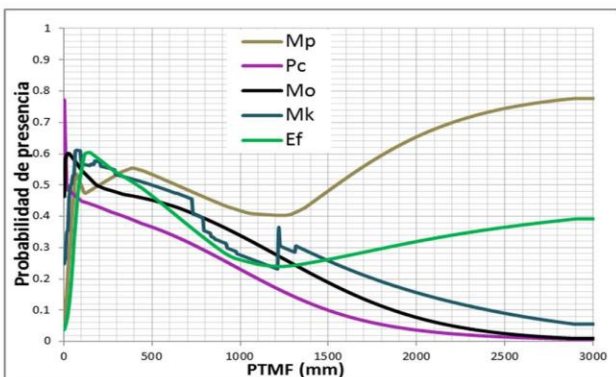
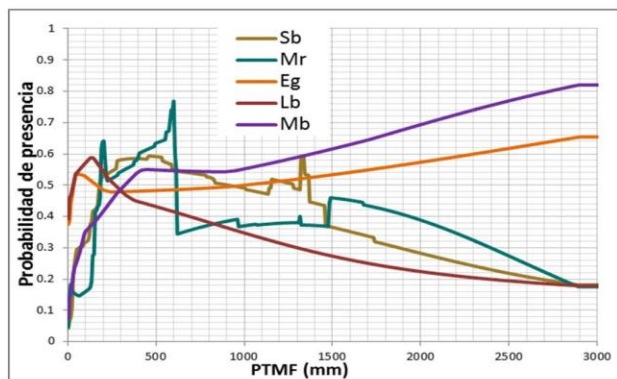
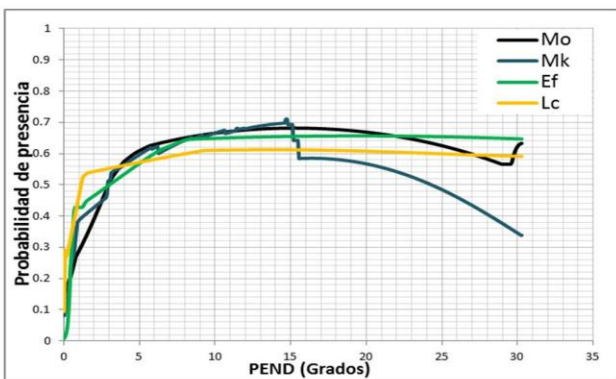
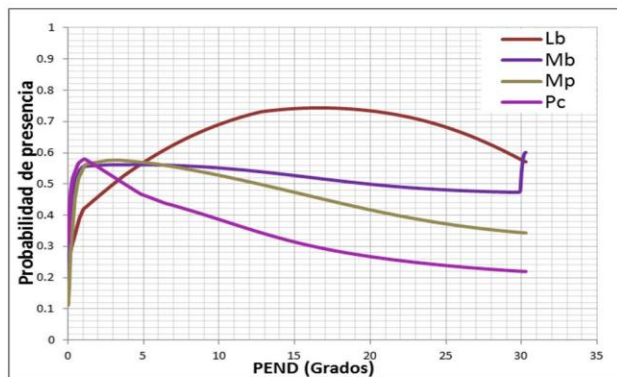
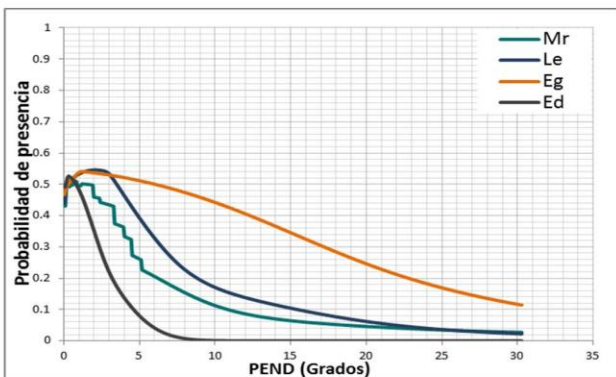
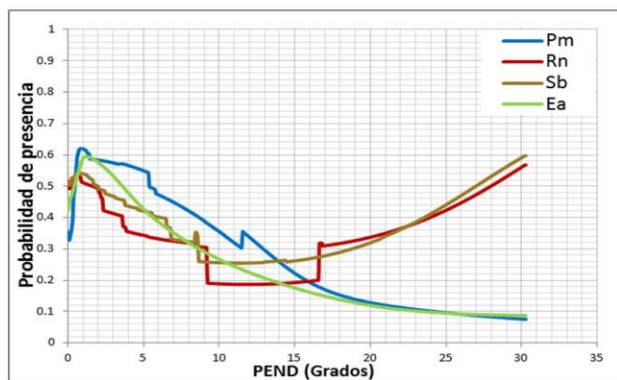
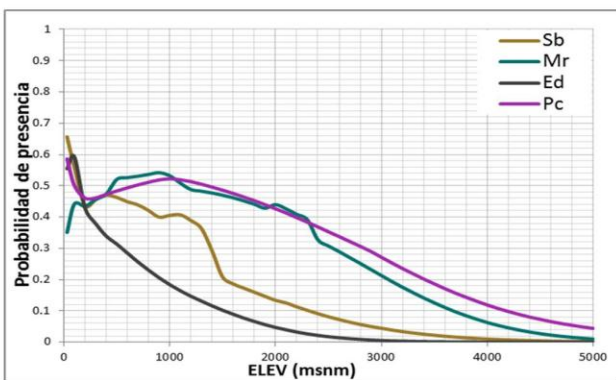
**ANEXO 1.** Gráficas del análisis de Jackknife de la importancia de las 16 variables ambientales a partir del cambio en el valor del área bajo la curva (AUC) en los modelos para cada una de las especies incluidas en este estudio. La barra azul muestra el valor de AUC del modelo usando solamente la variable correspondiente, la barra verde claro muestra el valor de AUC del modelo sin incluir esa variable y la barra roja muestra el valor de AUC del modelo con todas las variables incluidas.



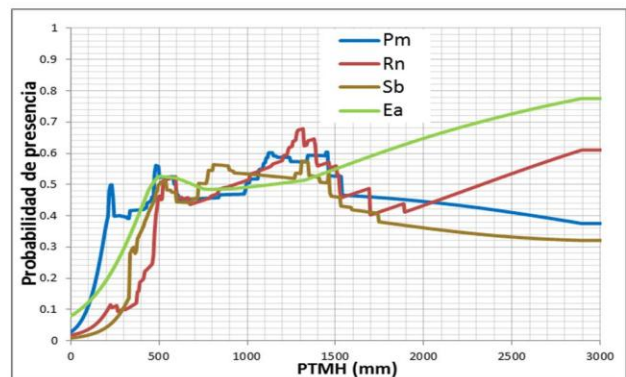
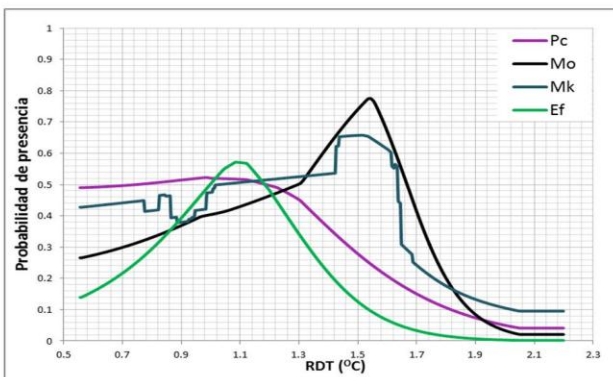
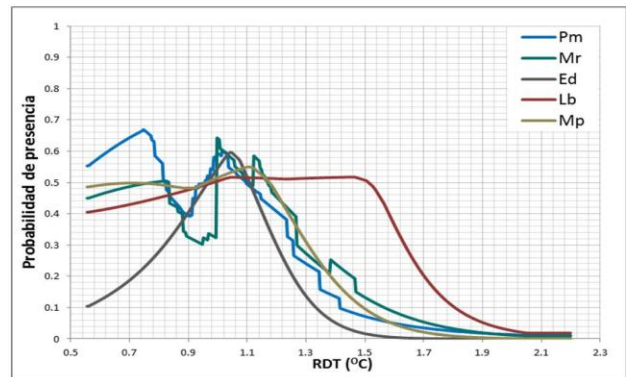
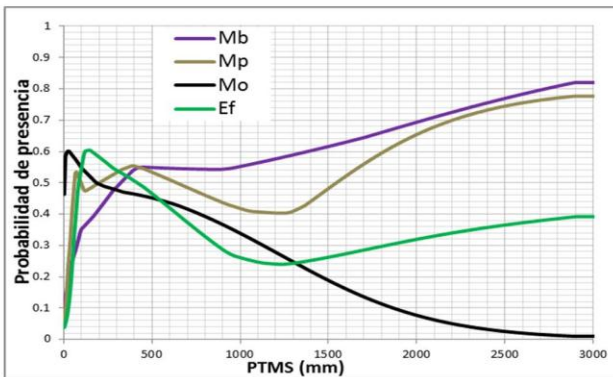
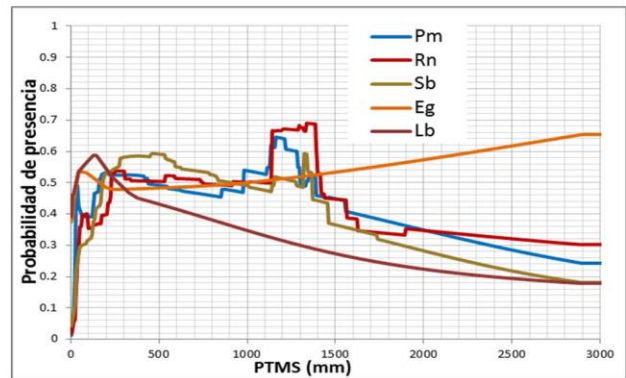
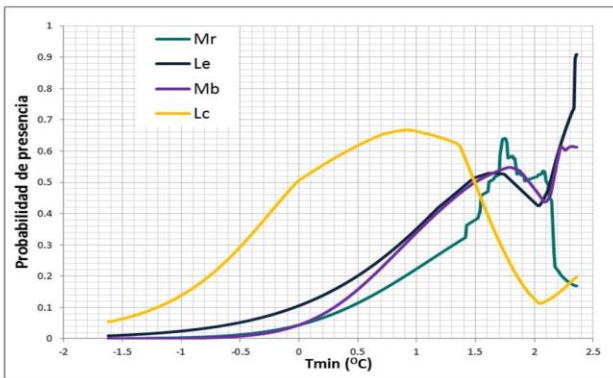
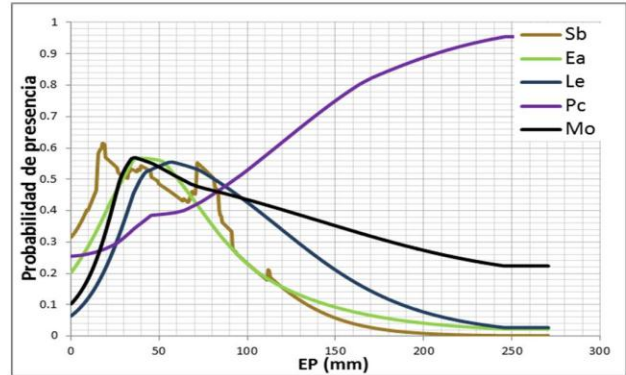
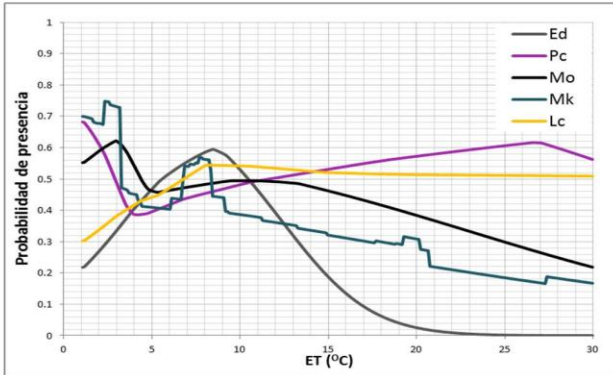
Continuación Anexo 1.



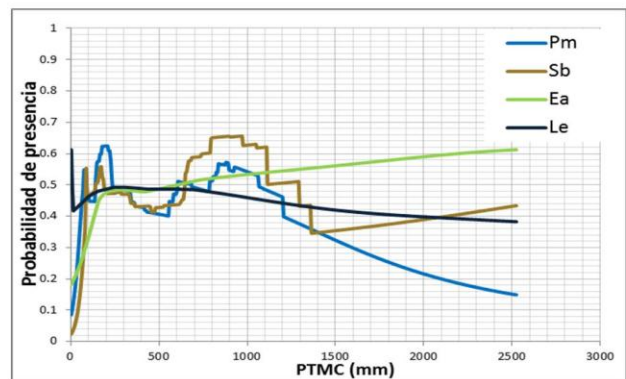
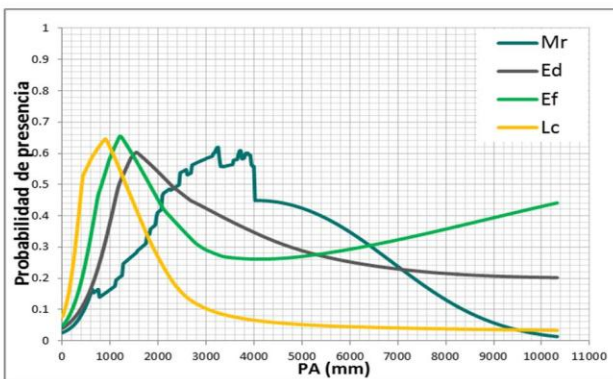
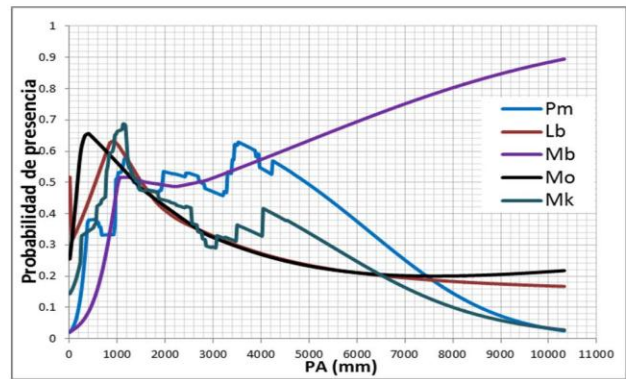
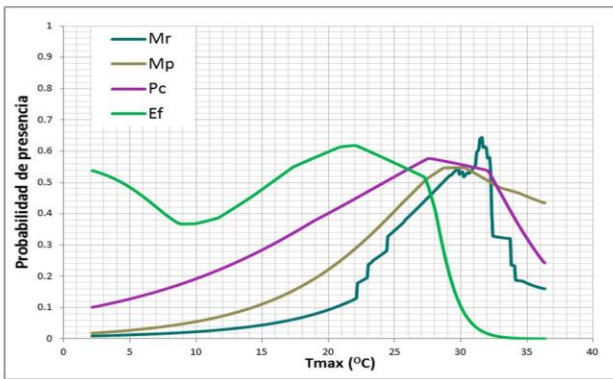
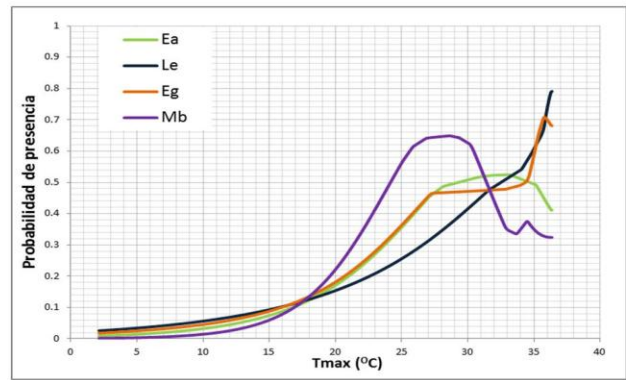
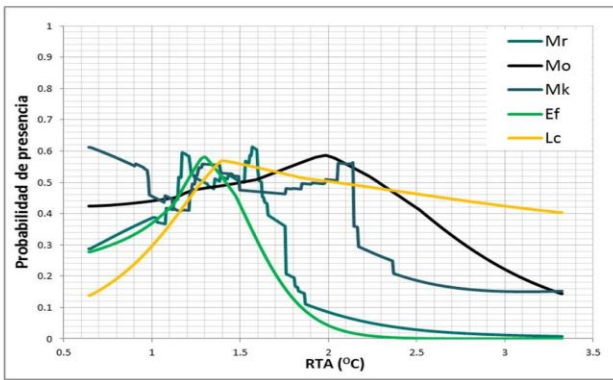
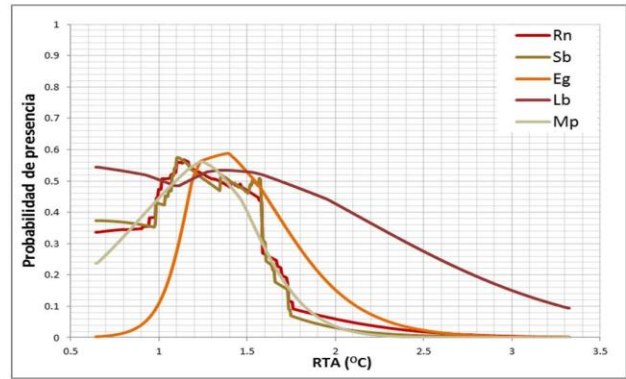
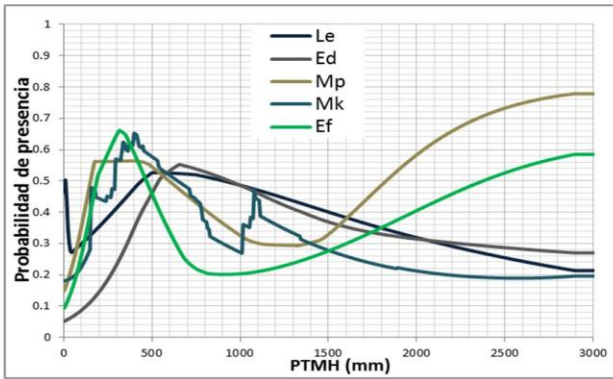
**ANEXO 2.** Curvas de respuesta de las especies a variables que no se incluyen en los resultados debido a que no presentaron mayor importancia en los análisis realizados. La leyenda de las especies se presenta en cada gráfica y las abreviaturas para las especies y las variables se presentan en la leyenda de la tabla 6.



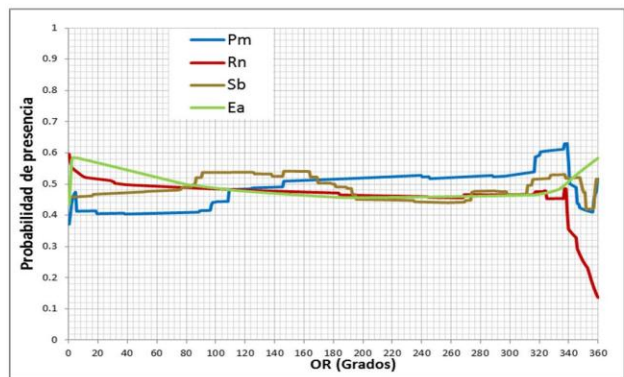
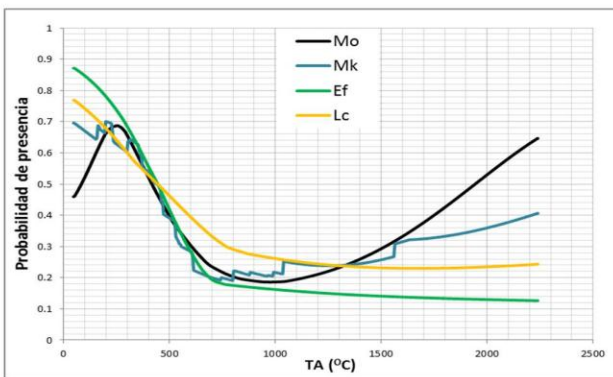
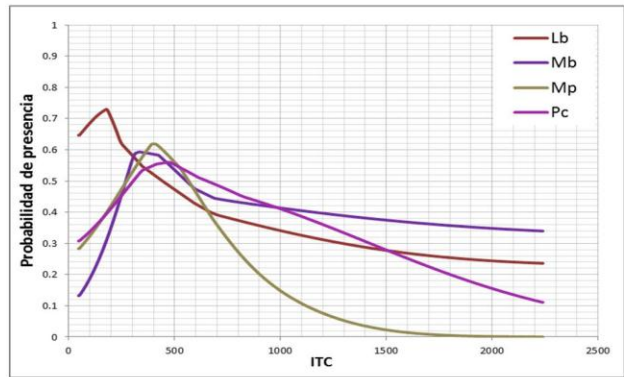
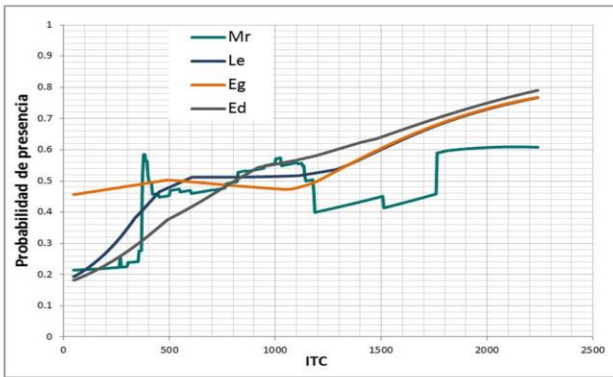
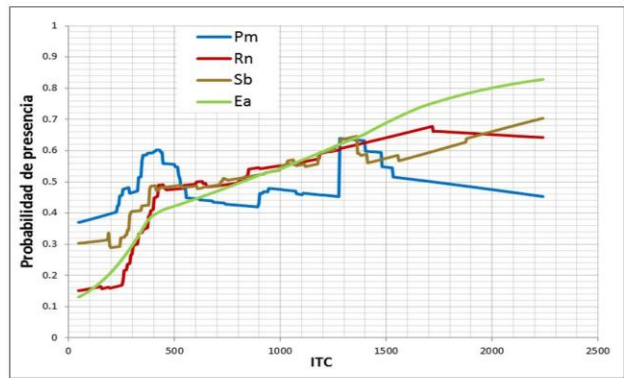
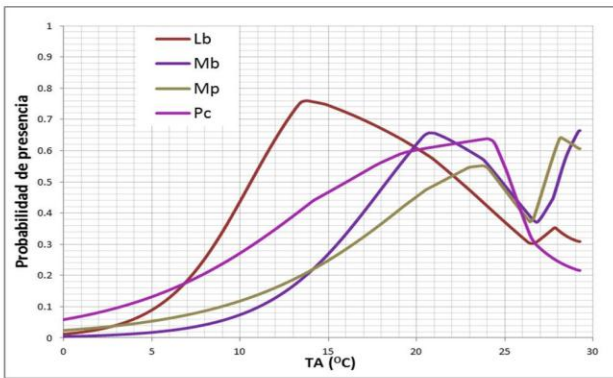
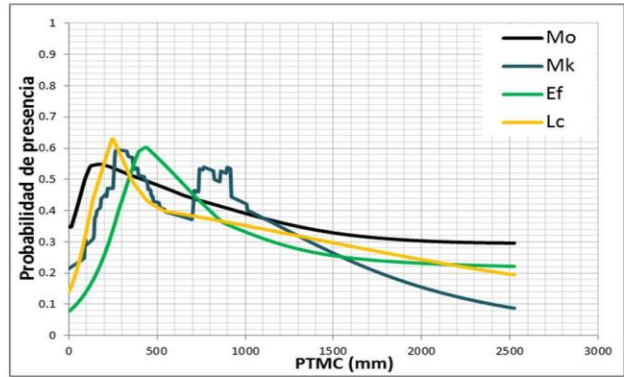
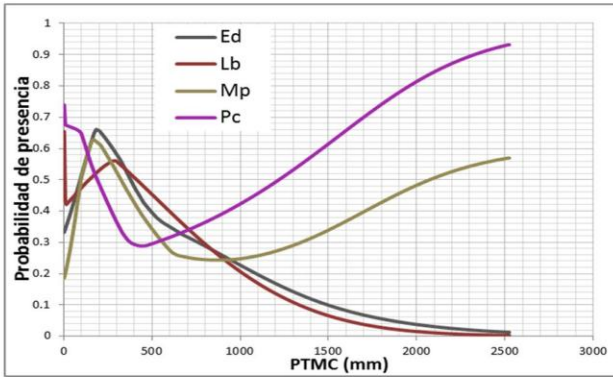
Continuación Anexo 2



Continuación Anexo 2



Continuación Anexo 2



Continuación Anexo 2

