

Informe final* del Proyecto JM056
Desarrollo de modelos fisiológicos para predecir la distribución geográfica de murciélagos
filostómidos y colibríes*

Responsable: Dr. Jorge Ernesto Schondube Friedewold
Institución: Universidad Nacional Autónoma de México
Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad
Dirección: Antigua Carretera a Pátzcuaro # 8701, Ex-Hacienda de San José de la Huerta,
Morelia, Mich, 58190, México
Correo electrónico: chon@cieco.unam.mx
Teléfono/Fax: 5623-2764, (443) 322-2764
Fecha de inicio: Junio 29, 2012.
Fecha de término: Mayo 29, 2020
Principales resultados: Base de datos, cartografía, informe final.
Forma de citar el informe final y otros resultados:** Schondube, J. E. 2020. Desarrollo de modelos fisiológicos para predecir la distribución geográfica de murciélagos filostómidos y colibríes. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad. **Informe final SNIB-CONABIO, Proyecto No. JM056.** Ciudad de México.

Resumen:

Los ecofisiólogos han estudiado la forma en que los organismos funcionan internamente para explicar porque los animales y plantas pueden sobrevivir en los lugares donde habitan. Sin embargo, la mayoría de los modelos cuantitativos que se utilizan para modelar distribuciones geográficas de organismos se basan únicamente en variables ambientales (vegetación, altitud, temperatura, etc.). Estos modelos, al utilizar las características ambientales de los sitios donde sabemos que una especie existe para modelar su distribución potencial, se vuelven tautológicos, y no generan explicaciones mecanísticas de la razón por la cual una especie puede ser encontrada en un lugar bajo una serie de condiciones específicas. Diversos estudios desarrollados en la última década han demostrado que las características fisiológicas de los animales tienen un efecto importante en la forma en que estos utilizan los recursos e interactúan con su ambiente. En este proyecto proponemos desarrollar un modelo basado en variables fisiológicas que permita predecir la distribución geográfica de animales nectarívoros y frugívoros. Proponemos que las tasas de asimilación de energía determinadas por el tracto digestivo pueden permitir o limitar la distribución geográfica de los organismos, utilizando como estudio de caso 3 especies de murciélagos filostómidos que se alimentan de néctar y fruta y 3 especies de colibríes. Nuestra hipótesis es que la capacidad digestiva impone un límite superior a los suministros energéticos necesarios para mantener sus necesidades metabólicas. Un decremento en la temperatura ambiental causará un aumento en los gastos metabólicos de los individuos. Como consecuencia, los animales incrementarán el consumo de alimento. Sin embargo, sus capacidades digestivas impondrán un límite superior en el consumo energético y por consecuencia un límite a la cantidad máxima de energía que pueden gastar ante condiciones que impongan una mayor demanda energética. Esta relación entre capacidad digestiva y gasto metabólico puede modelarse para determinar la distribución geográfica de los animales integrando la fisiología de los organismos (i.e. capacidad digestiva y gastos metabólicos) y su ambiente (temperaturas mínimas). Nuestras metas son el desarrollo de un modelo fisiológico obteniendo datos sobre metabolismo en campo, generar distribuciones potenciales para las especies blanco utilizando nuestro modelo, y compararlas con distribuciones potenciales generadas con Maxent.

-
- * El presente documento no necesariamente contiene los principales resultados del proyecto correspondiente o la descripción de los mismos. Los proyectos apoyados por la CONABIO así como información adicional sobre ellos, pueden consultarse en www.conabio.gob.mx
 - ** El usuario tiene la obligación, de conformidad con el artículo 57 de la LFDA, de citar a los autores de obras individuales, así como a los compiladores. De manera que deberán citarse todos los responsables de los proyectos, que proveyeron datos, así como a la CONABIO como depositaria, compiladora y proveedora de la información. En su caso, el usuario deberá obtener del proveedor la información complementaria sobre la autoría específica de los datos.

INFORME FINAL PROYECTO JM056

“Desarrollo de modelos fisiológicos para predecir la distribución geográfica de murciélagos filostómidos y colibríes”.

Responsable : Dr. Jorge E. Schondube

Participantes: Dr. Enrique Martínez Meyer, Dr, Jorge Ayala-Berdón

Diciembre 2019

Índice

I. Resumen	3
II. Introducción	5
III. Modelo ecofisiológico.....	8
- Variables fisiológica	
- Temperaturas Mínimas de Supervivencia (TMS).....	8
- Modelos ecofisiológicos de las especies de murciélagos	11
- Modelos ecofisiológicos de las especies de colibríes	14
- Evaluación de los modelos	17
IV. Modelo de nicho ecológico	19
- Calidad de datos	19
- Definición de la región de referencia M	19
- Selección de variables climáticas	19
- Método de modelado	20
- Parámetros del modelo	20
- Modelos (MaxEnt) de las especies de murciélagos	21
- Modelos (MaxEnt) de las especies de colibríes	24
- Evaluación de los modelos	24
V. Comparación de los resultados de las dos aproximaciones	28
VI. Conclusiones y recomendaciones.....	30
VII. Referencias	31

Anexos

- Anexo 1. Detalles del modelo ecofisiológico
- Anexo 2. Perfil ambiental y calidad de información

I. Resumen

El modelado de distribuciones geográficas potenciales a través de métodos como Maxent y GARP permite generar hipótesis sobre la distribución de los organismos, y relacionar la presencia de estos con variables ambientales. Sin embargo, a pesar de la gran utilidad que tiene la información generada utilizando estas herramientas, consideramos crucial el desarrollo de nuevas aproximaciones para predecir la distribución geográfica de los organismos. Esta propuesta planteó el desarrollo de un nuevo método de modelado que predice distribuciones potenciales de animales endotermos basado en información ecofisiológica. Este nuevo método se probó para predecir la distribución de 6 especies de animales nectarívoros y frugívoros presentes en nuestro país y otras áreas del continente. También se generaron modelos de distribución potencial para estas especies utilizando Maxent, con el objetivo de comparar los resultados de ambas aproximaciones y validar los resultados de nuestro método.

El método que logramos terminar de desarrollar con el apoyo que se dio a este proyecto está basado en mecanismos fisiológicos, e integra la respuesta de los organismos a variables ambientales. Por lo cual permite entender los mecanismos que permiten, o limitan, la presencia de una especie en una localidad. Este valor agregado del nuestro modelo permite generar hipótesis mecanísticas de cómo diferentes animales deben responder a cambios en las condiciones ambientales de los sitios donde actualmente viven, tales como incrementos en la temperatura o cambios en la calidad de su alimento. Dichos cambios ambientales son algunos de los que están sucediendo como parte del cambio climático global.

Durante el desarrollo del proyecto ocurrieron cambios en la taxonomía de dos de las especies blanco de este proyecto, *Leptonycteris curasoae* y *Artibeus jamaicensis*. *L. curasoae*, como se reconoce en la NOM-059-SEMARNAT-2010 es considerado actualmente dos especies: *L. curasoae* con distribución en América del Sur, y *L. yerbabuena* con distribución en México y América Central (Wilson y Reeder 1993). Por su parte, *A. jamaicensis* ha sido separada principalmente en dos especies: *A. jamaicensis* con distribución en México, el Caribe, América Central y la parte al oeste de los Andes en América del Sur; y *A. planirostris* con distribución en unos pocos puntos del Caribe y América del sur al este de los Andes (Larsen *et al.* 2007, 2010). Para fines de este proyecto utilizamos, para el caso de *Leptonycteris*, las definiciones de Wilson y Reeder (1993), y para *A. jamaicensis* las definiciones de Larsen y colaboradores (2007, 2010). Es importante resaltar que aunque el nombre de *L. curasoae* es reconocido en la NOM-059-SEMARNAT-2010, es considerado como incorrecto por los expertos. *L. curasoae* es una especie que solo habita en América del Sur. A pesar de que el nombre *L. curasoae* no es correcto, es el que utilizaremos en este informe debido a que es el que se presenta en la Norma Oficial Mexicana. Aclaramos que nuestra especie real de trabajo es *L. yerbabuena* (*sensu* Wilson y Reeder 1993), y que en

este informe se utiliza el nombre *L. curasoe* como una sinonimia de *L. yerbabuena*. Para evitar confusiones esta especie será señalada en el texto como *L. curasoe (yerbabuena)*.

Nuestros modelos ecofisiológicos, tanto en el caso de los murciélagos (modelado tomando en cuenta la capacidad para obtener energía y el gasto metabólico) como en el caso de colibríes (modelado con la capacidad para obtener energía y el gasto metabólico, y corregido por rangos altitudinales de eficiencia para hacer vuelo suspendido) son modelos que explican de forma extremadamente eficiente las localidades de colecta existentes para las seis especies. De igual forma, los modelos generados con MaxEnt mostraron un muy buen desempeño.

Los modelos de distribución geográfica potencial generados por ambas aproximaciones (modelo ecofisiológico y MaxEnt) mostraron similitudes importantes. Adicionalmente hubo diferencias entre ellos. Para las tres especies de murciélagos los modelos ecofisiológicos explicaron gran parte del área predicha por MaxEnt, en cambio, los modelos ecofisiológicos de los colibríes explicaron un menor porcentaje.

II. Introducción

Los ecofisiólogos han estudiado la forma en que los organismos funcionan como una herramienta para explicar las razones por las cuales los animales y plantas pueden sobrevivir en los lugares donde habitan (Schmidt-Nielsen 1975, Gaston *et al.* 2009). Sin embargo, la mayoría de los modelos cuantitativos que se utilizan para modelar distribuciones geográficas de organismos se basan únicamente en variables ambientales (vegetación, altitud, temperatura, precipitación, etc.; Moreno-Valdez *et al.* 2000, Jaberg y Antoine 2001), y tienden a ignorar su fisiología. Estos modelos, al utilizar las características ambientales de los sitios donde una especie existe para modelar su distribución potencial se vuelven tautológicos, y no permiten entender los mecanismos que permiten explicar por qué una especie puede ser encontrada en un lugar bajo una serie de condiciones específicas.

Diversos estudios desarrollados en la última década han demostrado que las características fisiológicas de los animales tienen un efecto importante en la forma en que estos utilizan recursos e interactúan con su ambiente (Diamond *et al.* 1986, Karasov y Diamond 1988, Diamond 1991, Diamond y Hamond 1992, McWorther y Martínez del Río 1999, McWorther y López-Calleja 2000, Ayala-Berdon *et al.* 2008, 2009). La existencia de capacidades fisiológicas que limitan la cantidad máxima de recursos claves que los animales pueden procesar, tales como agua, proteínas y/o energía, afectan dramáticamente la forma en que los organismos interactúan con su ambiente, y pueden imponer límites a sus distribuciones geográficas (Ayala-Berdon *et al.* 2009, Gaston *et al.* 2009, Kuo y Sanford 2009, Rodríguez-Serrano y Bozinovic 2009, Szathmary *et al.* 2009). Un claro ejemplo es la relación que existe entre el costo metabólico de los animales y su capacidad para invadir ambientes fríos (Arlettaz *et al.* 2000, McKechnie 2008, Ayala-Berdon *et al.* 2013).

A pesar de la importancia que tienen las tasas metabólicas para la evolución de historias de vida (ver McKechnie 2008, McNab 2008, Rodríguez-Serrano y Bozinovic 2009 entre otros), la interacción entre gasto metabólico y temperatura ambiente no es lo suficientemente fuerte para explicar la distribución geográfica de los animales. Un factor que ha sido ignorado al intentar generar modelos de distribución geográfica basados en fisiología, es la capacidad de los animales para procesar su alimento y obtener energía. Nuestra propuesta de trabajo incluye la hipótesis de que la tasa de asimilación de energía, determinada por el tracto digestivo, puede moldear la distribución geográfica de diferentes grupos animales al poner un tope máximo a la cantidad de energía que un organismo puede utilizar para satisfacer sus necesidades metabólicas.

Cuando la temperatura ambiental disminuye, las demandas energéticas de los animales aumentan. Como respuesta a esto, los animales deben de incrementar su consumo de alimento para obtener más energía y así cubrir los mayores costos metabólicos que enfrentan. Sin embargo, la capacidad de digerir y absorber nutrientes puede imponer un tope máximo al consumo de alimento, evitando que los animales aumenten el consumo de energía.

Esto implica la existencia de una interacción entre fisiología (capacidad digestiva y tasa metabólica) y el ambiente (temperaturas mínimas), que debe determinar la capacidad de los animales para sobrevivir, y estar presente en determinadas áreas geográficas.

Utilizando los datos preliminares de respuestas de consumo y capacidades digestivas para el murciélago *Glossophaga soricina* (ver Ayala-Berdon *et al.* 2009 para más detalles), generamos en colaboración con el Dr. Enrique Martínez Meyer del Instituto de Biología de la UNAM, un primer modelo basado en el papel que la capacidad digestiva tiene sobre la distribución geográfica de una especie. Los resultados de ese primer ejercicio de modelado fueron positivos, y sugirieron que las limitantes digestivas juegan un papel crucial para entender la distribución de especies de animales nectarívoros. Sin embargo para completar de desarrollar este nuevo modelo era necesario integrar datos de metabolismo, ya que antes de este proyecto carecíamos de perfiles metabólicos detallados para nuestras especies de estudio. Estos datos fueron obtenidos en campo como parte del proyecto y fueron integrados a los modelos digestivos con lo que se logró hacer modelos ecofisiológicos de la distribución geográfica de las especies blanco.

Nos enfocamos en murciélagos filostómidos que se alimentan de néctar y fruta, y en colibríes, debido a que estos organismos tienen altos requisitos energéticos, y obtienen la mayor parte de su energía de la asimilación y metabolismo de carbohidratos, por lo cual su fisiología digestiva y su capacidad para obtener energía es relativamente simple de modelar (ver Martínez del Río *et al.* 2001). Las especies seleccionadas para este proyecto las hemos estudiado por varios años, y contamos con información detallada sobre su fisiología. Estas incluyen tres especies de murciélagos filostómidos, dos de ellas nectarívoras (*Glossophaga soricina* y *Leptonycteris curasoae (yerbabuena)*) y una frugívora (*Artibeus jamaicensis*), y tres especies de colibríes (*Hylocharis leucotis*, *Colibri thalassinus* y *Eugenes fulgens*). Adicionalmente, *L. curasoae (yerbabuena)* es una especie considerada en la NOM-059-SEMARNAT-2010 con poblaciones migratorias, por lo cual nos presta una oportunidad única para modelar los cambios en distribución geográfica que se deben dar asociados a cambios en temperatura a lo largo de su ruta migratoria.

De igual forma, y con la idea de comparar de manera empírica los resultados obtenidos con nuestro nuevo método de modelado, generamos modelos predictivos de distribución geográfica basado en el concepto de nicho ecológico utilizado por MaxEnt (Phillips *et al.* 2003). Si bien ambos enfoques, modelado de nicho fisiológico y modelado de nicho ecológico parten de una base distinta, consideramos que el ejercicio comparativo es de suma importancia para avanzar en el desarrollo de técnicas para entender y predecir la distribución geográfica de las especies.

III. Modelos ecofisiológicos

Para generar el modelo ecofisiológico de distribución geográfica integramos varios conceptos claves en fisiología animal. Estos incluyen: las respuestas de consumo, la capacidad digestiva, el modelado de funcionamiento intestinal y las respuestas metabólicas a cambios a la temperatura ambiental. Los mecanismos asociados a las principales variables que se utilizaron para generar nuestro modelo ecofisiológico de distribuciones geográficas se detallan en el Anexo 1. Este modelo permite calcular la cantidad de energía que un animal es capaz de obtener de diferentes tipos de alimento, y basado en su metabolismo, determina cuál es la temperatura mínima a la que la especie puede sobrevivir. Esta temperatura se puede mostrar en el espacio geográfico para determinar los lugares donde la especie puede vivir, y la nombramos la Temperatura Mínima de Supervivencia (TMS).

-Variables fisiológicas medidas y resultados de los modelos (Temperaturas Mínimas de Supervivencia - TMS)

Las tres especies de murciélagos fueron capturadas en dos localidades de campo (Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, y Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala), mientras que la captura de las especies de colibríes se llevó a cabo en el Parque Nacional Nevado de Colima. De cada especie de estudio se atraparán y llevaron a cautiverio 10 individuos. En condiciones de laboratorio a todos los individuos se les midieron sus respuestas de consumo (para metodología ver proyecto original), y se determinaron sus curvas metabólicas con un respirómetro portátil en una cámara ambiental donde se podía variar la temperatura. Los datos obtenidos (consumo volumétrico de alimento a diferentes calidades del alimento (concentración de azúcar) y consumo de O₂ a diferentes temperaturas ambientales, nos permitieron calcular los valores de la Temperatura Mínima de Supervivencia (TMS), que es la variable utilizada en el modelo ecofisiológico. Detalles sobre cómo calculamos esta variable pueden ser consultados en el anexo 1. Los valores utilizados son presentados a continuación:

Las TMS calculadas se utilizaron para modelar la distribución geográfica de nuestras especies de estudio. Dichas temperaturas se representaron en mapas como isotermas, representando las temperaturas a las que los animales pueden sobrevivir cuando se consumen alimentos de diferentes calidades (concentraciones de azúcar; 10, 15 y 20% peso/volumen). Las isotermas están basadas en la temperatura mínima del mes más frío del año (enero) en las diferentes regiones geográficas consideradas para el modelado. Dicha información se obtuvo de la base de datos de WorldClim (Hijmans *et al.* 2005). Asumimos que la distribución geográfica de las especies está limitada por las condiciones más extremas encontradas en los diferentes sitios a lo largo del año, de esta manera, los mapas de distribución geográfica que generamos representarán la distribución geográfica anual de especies residentes y la distribución invernal de especies migratorias (*i.e.* *L. curasoe* (*yerbabuena*)).

Mientras que los modelos ecofisiológicos obtenidos para las tres especies de murciélagos filostómidos fueron muy eficientes, y predicen de forma adecuada las distribuciones geográficas conocidas para las especies de estudio (ver abajo), los modelos para los colibríes basados en fisiología digestiva y gasto metabólico no funcionaron bien, prediciendo áreas de distribución geográfica extremadamente grandes que exceden de manera dramática la distribución conocida de las tres especies de colibríes incluidas en nuestro proyecto. Consideramos que esto se debió a una diferencia importante en la fisiología digestiva de ambos grupos de animales. Mientras que las tres especies de murciélagos tienen limitantes digestivas generadas por su capacidad para utilizar alimentos de diferentes calidades (concentraciones de energía) que ponen límites a la cantidad de energía que pueden obtener, y por lo tanto a sus temperaturas de supervivencia; los colibríes no tienen una limitante digestiva generada por sus respuestas de consumo. Esto genera que presenten TMS mucho más bajas que los murciélagos, y que de tener alimento disponible con una concentración de azúcar del 20% (peso/volumen), su capacidad digestiva y gasto metabólico les puede permitir vivir en la mayor parte de nuestro continente.

Debido a que los modelos ecofisiológicos de los colibríes generaron una sobrepredicción de sus áreas de distribución tomamos la decisión de corregirlos añadiendo una nueva variable funcional a nuestro modelo. Esta variable está asociada a su capacidad de vuelo a diferentes altitudes. La morfología de las alas de los colibríes genera importantes limitantes para que estas aves sean eficientes al volar a diferentes altitudes (Altshuler *et al.* 2004). En general, la morfología del ala de los colibríes genera límites altitudinales que reducen los costos de hacer vuelo suspendido, y estos límites ya han sido parcialmente calculados para nuestras especies de estudio. Siguiendo las ideas planteadas por Altshuler y colaboradores (2004) y Stiles y colaboradores (2005) recortamos nuestros modelos ecofisiológicos para colibríes utilizando los límites altitudinales de las tres especies de estudio como una estrategia para corregir sus distribuciones potenciales utilizando zonas óptimas de capacidad de vuelo. Esta corrección asociada a los costos de vuelo generó modelos de distribución potencial más acotados que representan bien las distribuciones conocidas de nuestras especies de estudio.

Valores de las variables fisiológicas medidas, y las Temperaturas Mínimas de Supervivencia (TMS) generada con nuestro modelo ecofisiológico para las tres especies de murciélagos estudiadas.

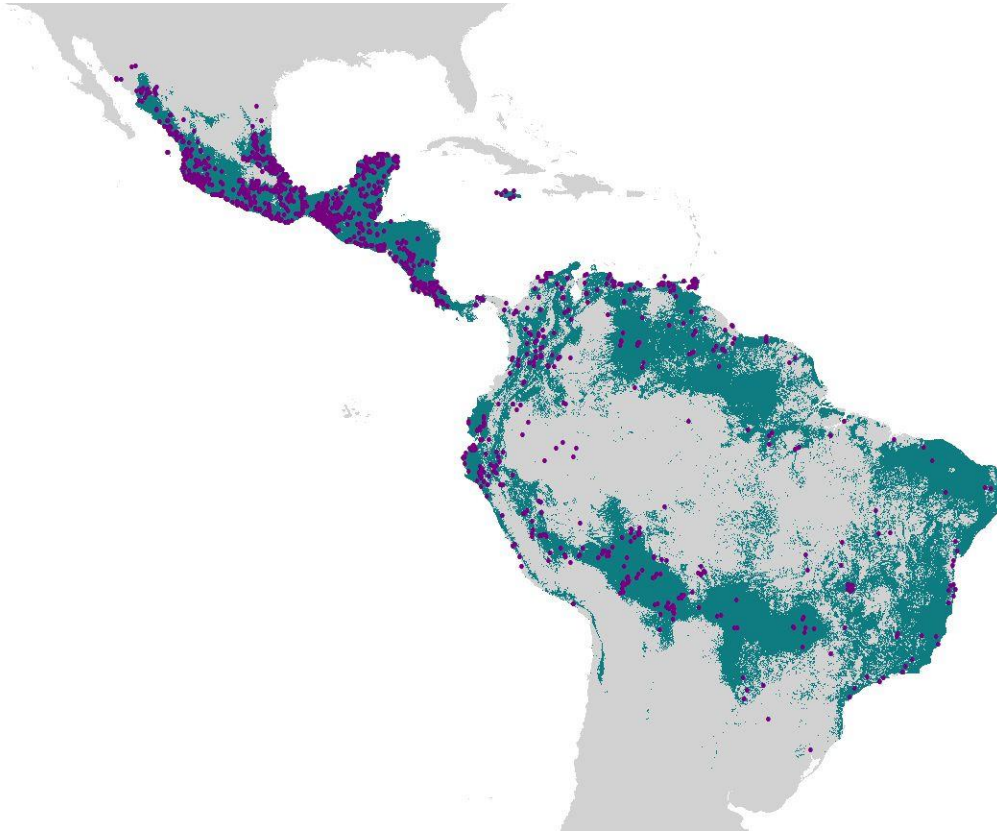
Concentración de azúcar en el alimento (mmol L ⁻¹)	Consumo volumétrico de alimento (g 10h ⁻¹)	Consumo de azúcar (g 10h ⁻¹)	Energía obtenida (kJ 10h ⁻¹)	*O ₂ consumido para oxidar la energía consumida (ml g ⁻¹ h ⁻¹)	Temperatura mínima de supervivencia (°C)
<i>Glossophaga soricina</i>					
584 (20%)	25.11	5.02	56.34	28.02	11.18
<i>Artibeus jamaicensis</i>					
584 (20%)	31.62	6.32	70.84	8.81	13.66
<i>Leptonycteris curasoae (yerbabuena)</i>					
584 (20%)	25.94	5.18	58.11	14.45	11.24

Valores de las variables fisiológicas medidas, y las Temperaturas Mínimas de Supervivencia (TMS) generadas con nuestro modelo ecofisiológico para las tres especies de colibríes estudiadas.

Concentración de azúcar en el alimento (mmol L ⁻¹)	Consumo volumétrico de alimento (g 10h ⁻¹)	Consumo de azúcar (g 10h ⁻¹)	Energía obtenida (kJ 10h ¹)	*O ₂ consumido para oxidar la energía consumida (ml g ⁻¹ h ⁻¹)	Temperatura mínima de supervivencia (°C)
<i>Eugenes fulgens</i>					
584 (20%)	22.25	4.45	49.94	24.83	3.12
<i>Hylocharis leucotis</i>					
584 (20%)	20.45	4.09	45.93	22.84	2.87
<i>Colibri talassinus</i>					
584 (20%)	25.9	5.18	58.24	28.96	3.64

-Modelos ecofisiológicos de las especies de murciélagos

Glossophaga soricina

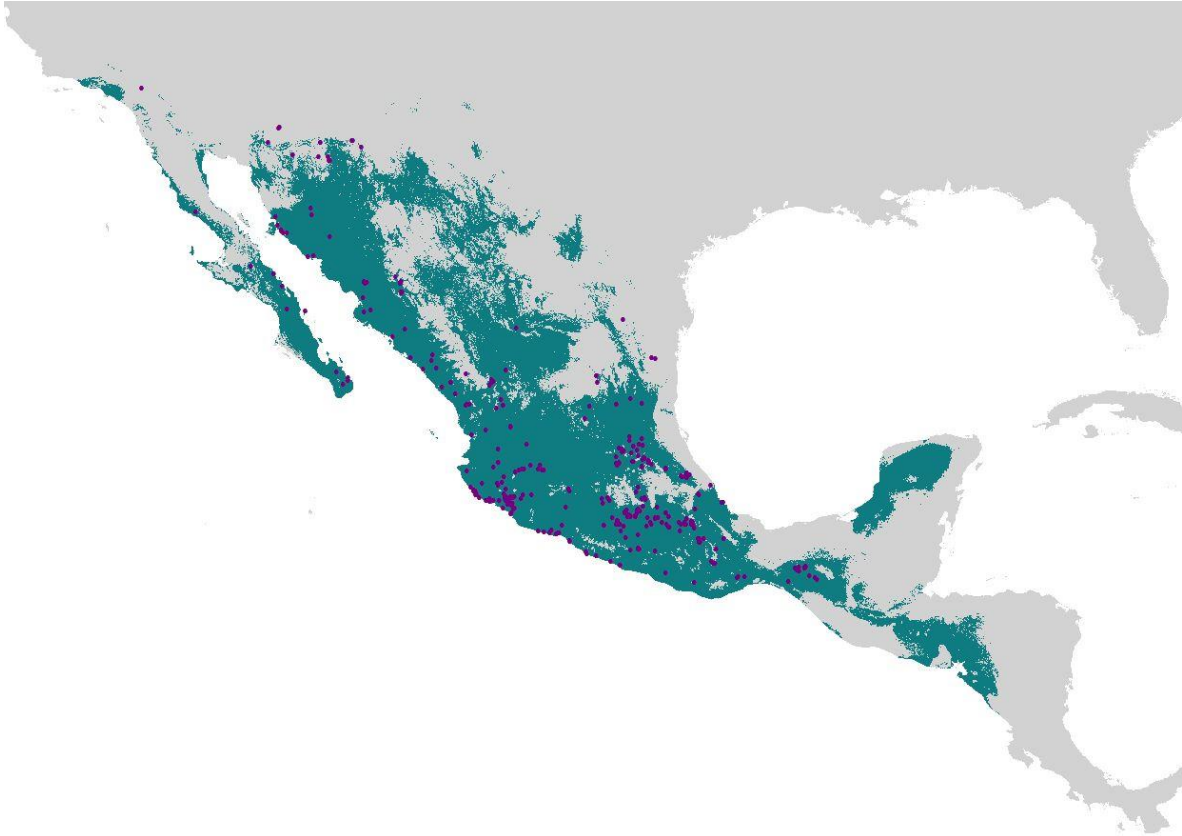


El área en color verde representa el área potencial de distribución de la especie generada utilizando su TMS cuando se alimentan de comida con una concentración de azúcar del 20% (peso/volumen). Los puntos morados son las localidades donde hay registros de colecta para la especie.



Artibeus jamaicensis

El área en color verde representa el área potencial de distribución de la especie generada utilizando su TMS cuando se alimentan de comida con una concentración de azúcar del 20% (peso/volumen). Los puntos morados son las localidades donde hay registros de colecta para la especie.

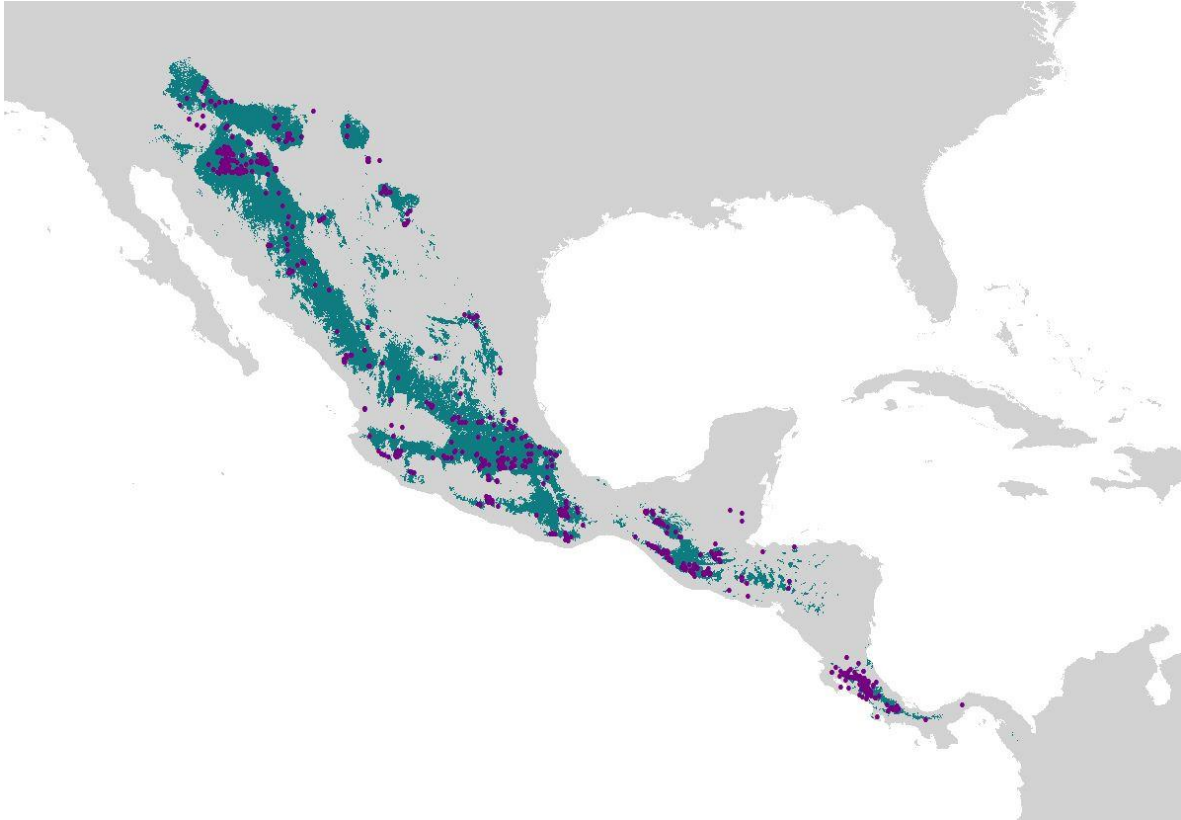


Leptonycteris curasoae (yerbabuena)

El área en color verde representa el área potencial de distribución de la especie generada utilizando su TMS cuando se alimentan de comida con una concentración de azúcar del 20% (peso/volumen). Los puntos morados son las localidades donde hay registros de colecta para la especie.

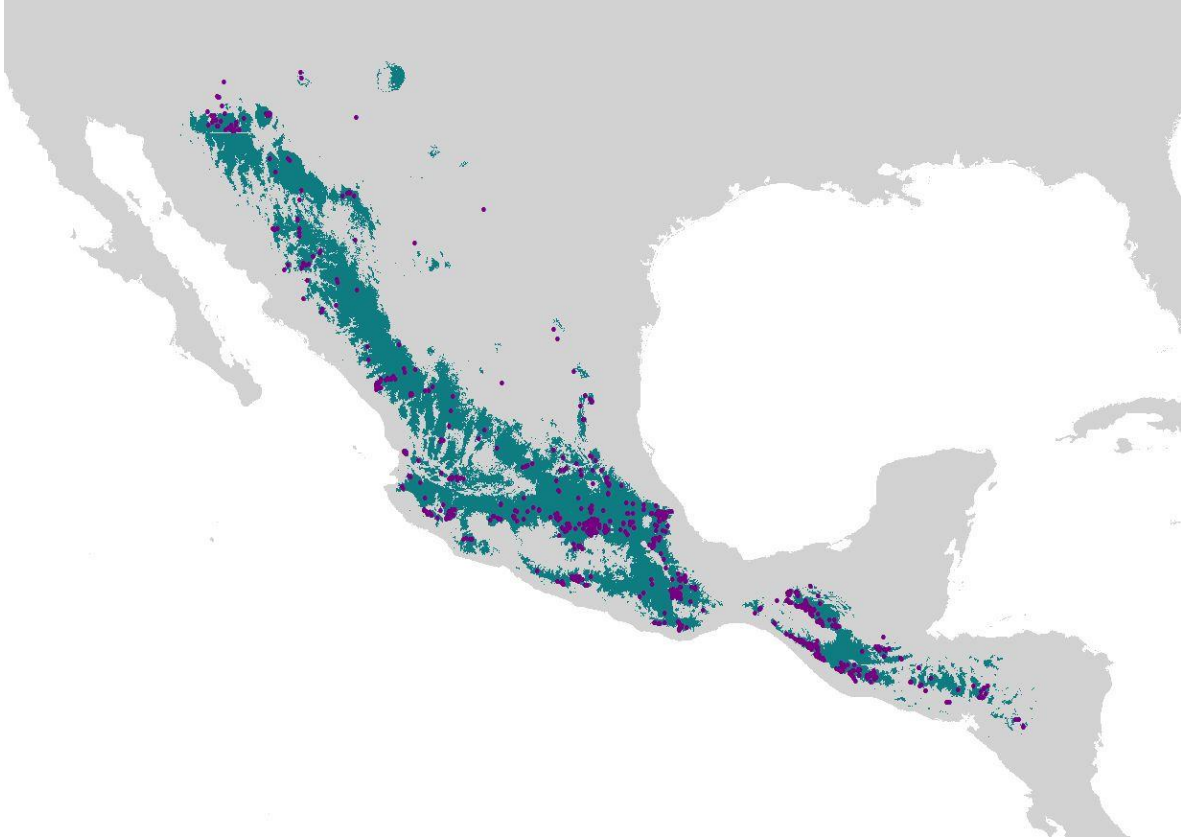
-Modelos ecofisiológicos de las especies de colibríes

Eugenes fulgens



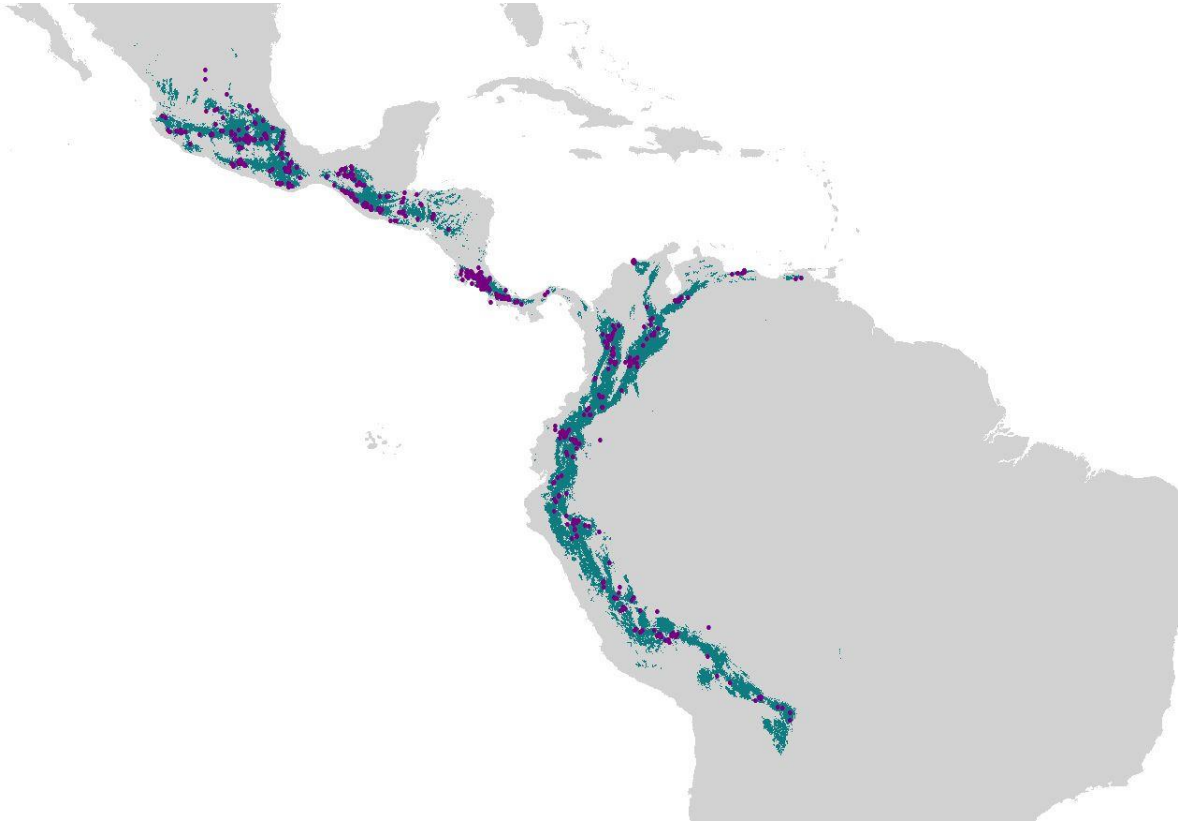
El área en color azul claro representa el área potencial de distribución de la especie generada utilizando su TMS cuando se alimentan de comida con una concentración de azúcar del 20% (peso/volumen), y corregida por distribución altitudinal para tomar en cuenta condiciones óptimos de costos de vuelo (siguiendo a Altshuler *et al.* 2004 y Stiles *et al.* 2005). Los puntos morados son las localidades donde hay registros de colecta para la especie.

Hylocharis leucotis



El área en color azul claro representa el área potencial de distribución de la especie generada utilizando su TMS cuando se alimentan de comida con una concentración de azúcar del 20% (peso/volumen), y corregida por distribución altitudinal para tomar en cuenta condiciones óptimas de costos de vuelo (siguiendo a Altshuler *et al.* 2004 y Stiles *et al.* 2005). Los puntos morados son las localidades donde hay registros de colecta para la especie.

Colibri thalassinus



El área en color azul claro representa el área potencial de distribución de la especie generada utilizando su TMS cuando se alimentan de comida con una concentración de azúcar del 20% (peso/volumen), y corregida por distribución altitudinal para tomar en cuenta condiciones óptimas de costos de vuelo (siguiendo a Altshuler *et al.* 2004 y Stiles *et al.* 2005). Los puntos morados son las localidades donde hay registros de colecta para la especie.

-Validación de los modelos ecofisiológicos

Los mapas de distribución potencial que se generaron a través del modelo ecofisiológico no utilizan información de localidades de colecta. Un primer paso para su validación fue comparar el área predicha vía modelado ecofisiológico con los puntos de colecta históricos. Se cuantificó el número de puntos de colecta que caen dentro del área predicha por nuestro modelo ecofisiológico utilizando un análisis de *chi* cuadrada. Con esto se determinó si la probabilidad de que el número de localidades de colecta que están presentes dentro del área geográfica predicha por nuestro modelo se debe al azar, o a nuestra hipótesis mecánica de nicho fisiológico (siguiendo a Anderson *et al.* 2003). Los valores de dichos análisis pueden ser consultados en la siguiente tabla:

Especies	Registros correctamente predichos	Registros no predichos	Area predicha presente	Area total	χ^2	Valor de <i>p</i>
Muciélagos						<0.00001
<i>Glossophaga soricina</i>	897	6	13120716	16733307	574.84	<0.00001
<i>Artibeus jamaicensis</i>	654	12	12196498	16166694	233.58	<0.00001
<i>Leptonycteris curasoe (yerbabuena)</i>	552	102	3033827	7832721	186.15	<0.00001
Colibríes						
<i>Eugenes fulgens</i>	1300	54	1753304	4526674	1871.99	<0.00001
<i>Hylocharis leucotis</i>	1013	75	1516913	3916360	34.01	<0.00001
<i>Colibri thalassinus</i>	1025	11	3415019	4526674	1990.43	<0.00001

Estos resultados indican que nuestros modelos ecofisiológicos, tanto en el caso de los murciélagos (modelado tomando en cuenta la capacidad para obtener energía y el gasto metabólico) como en el caso de colibríes (modelado con la capacidad para obtener energía y el gasto metabólico, y corregido por rangos altitudinales de eficiencia para hacer vuelo suspendido) son modelos que explican de forma extremadamente eficiente las localidades de colecta existentes para las seis especies. Por lo tanto, nuestros resultados indican que en el

caso de las tres especies de murciélagos y las tres especies de colibríes, el modelado de distribución geográfica basado en rasgos funcionales (fisiología digestiva y metabolismo, y morfología de vuelo en el caso de los colibríes) se ha logrado de forma exitosa.

Adicionalmente determinamos el porcentaje del área modelada con MaxEnt explicada por el modelo ecofisiológico, y el % de área que el modelo ecofisiológico predice por fuera del área predicha por MaxEnt (ver sección que compara las dos aproximaciones de modelado). Finalmente analizamos el valor relativo de las diferentes variables utilizadas por MaxEnt. Esto se llevó a cabo con la idea de conocer si hay variables ambientales que nos puedan ayudar a comprender si las bases fisiológicas utilizadas en nuestro modelo son las correctas. En este sentido, se esperaba que las temperaturas mínimas de la parte más fría del año fueran una de las variables más importantes en los modelos de distribución potencial generados por MaxEnt. Esto ocurrió en dos de las tres especies de murciélagos, sin embargo no fue así para las 3 especies de colibríes. En el caso de las especies de colibríes, la variable del ambiente que mejor explicó su distribución geográfica en los modelos de MaxEnt fue la altitud. Este resultado fue inesperado, y sugiere que nuestra corrección de los modelos ecofisiológicos por rangos altitudinales de eficiencia de vuelo suspendido fue correcta. Las variables más importantes para las 6 especies de estudio con sus porcentajes de contribución pueden ser consultadas en la sección donde se comparan las dos aproximaciones de modelado.

IV. Modelos de nicho ecológico (MaxEnt)

- Calidad de datos

Los registros de colecta históricos de las especies se obtuvieron de la Global Biodiversity Information Facility database (<http://www.gbif.org/>), y fuentes adicionales. Todos los datos de colecta fueron revisados, con base en las recomendaciones emitidas durante el taller de modelado de distribuciones geográficas organizado por CONABIO en enero de 2012. Los datos se corrigieron tomando en cuenta cambios en la taxonomía de las especies, localidad geográfica, datum y fecha. Se llevó a cabo un análisis descriptivo de los datos asociado tanto a su distribución geográfica (latitud y longitud), así como a las variables ambientales más importantes. Este análisis permitió localizar datos fuera de las distribuciones conocidas para las nuestras especies de estudio, los cuales fueron revisados con especial cuidado. Para esta revisión nos basamos en nuestro conocimiento de las especies de estudio, y a la interpretación de sus historias de vida en relación a la información en los puntos de colecta. Adicionalmente, se obtuvieron numerosos puntos de colecta de las bases de datos de expertos en las especies blanco. Se eliminaron todos los datos dudosos antes de la elaboración del modelo (Anexo 2).

- Definición de la región de referencia *M*

Se definió una región de modelado *M* siguiendo las recomendaciones del taller de modelado impartido en enero de 2012. Para las 6 especies de estudio se utilizó su historia evolutiva y patrones biogeográficos. Para las especies de murciélagos definimos la *M* como la región neotropical. En el caso de *Leptonycteris curasoe* (*yerbabuena*) limitamos la *M* basada en los cambios taxonómicos aceptados para esta especie, limitando el área de modelado a la región que se encuentra entre el sur de los Estados Unidos de América y el norte de Centro América. En el caso de las tres especies de colibríes definimos la *M* a sus zonas de distribución geográfica conocidas, evitando traslapes con especies hermanas, y utilizando los patrones biogeográficos conocidos para los diferentes clados de colibríes (ver: McGuire *et al.* 2007 y Schuchmann 1999).

- Selección de variables para hacer el modelado

Los modelos de nicho fueron generados utilizando MaxEnt, y se construyeron con datos de colecta históricos obtenidos de la Global Biodiversity Information Facility database (<http://www.gbif.org/>) y fuentes adicionales como fue indicado anteriormente. Como datos ambientales utilizamos las capas de datos ambientales de WorldClim (<http://biogeو.berkeley.edu/worldclim/worldclim.htm>).

La base de WorldClim incluye 19 variables que expresan diferentes aspectos de la temperatura y la precipitación que pueden ser limitantes para las especies de estudio. Debido a que existen autocorrelaciones entre algunas de estas capas climáticas, utilizamos las capas

independientes que tuvieran una mayor importancia biológica para las especies blanco, y que por lo tanto describieran los factores ambientales importantes que afectan la distribución geográfica de especies animales a escalas regionales y continentales (Pearson y Dawson 2003). Las variables ambientales que seleccionamos fueron: rango diurno promedio de la temperatura, estacionalidad de la temperatura, temperatura máxima del mes más cálido, temperatura mínima del mes más frío, precipitación anual, precipitación del mes más seco y del mes más húmedo, y estacionalidad en la precipitación. Adicionalmente utilizamos capas topográficas: elevación, pendiente y un índice topográfico que refleja la capacidad del terreno de colectar agua con base a su forma (convexa o cóncava). Estas capas fueron obtenidas de la base de datos USGS TOP30 Hydro 1K (<http://lpdaac.usgs.gov/gtopo30/hydro/>; con una resolución de 1 km).

-Método de modelado

Los modelos de nicho ecológico utilizados para generar mapas de distribución potencial que comparamos con nuestro modelo ecofisiológico fueron generados con el método de máxima entropía, utilizando el programa MaxEnt, versión 3.3.3e (Elith *et al.* 2011, Phillips *et al.*, 2006). Este método ha sido reconocido como una técnica robusta para modelar los nichos y las distribuciones geográficas utilizando únicamente datos de presencia (Elith *et al.*, 2006). MaxEnt es un método de computación evolutivo que detecta relaciones no azarosas entre la presencia de especies y datos ambientales, utilizando los puntos de presencia de especies en capas ambientales para caracterizar los nichos ecológicos de éstas, por medio de maximizar una distribución uniforme en el espacio ambiental de los valores promedio de los datos, para producir un mapa probabilístico que representa la distribución potencial de la especie (Phillips *et al.*, 2004, 2006).

Utilizamos el 60% de los puntos de colecta para generar los modelos (entrenamiento) y el 40% restante de los puntos para su validación. Utilizamos un análisis de *chi* cuadrada para determinar si la predictividad observada del modelo es diferente de lo esperado al azar (siguiendo a Anderson *et al.* 2003). Los resultados de estos análisis se muestran a continuación:

- Definición de parámetros

Se seleccionó el tipo de salida 'logistic' y se mantuvieron los parámetros establecidos por default. Se activó 'Create response curves', 'Do jackknife to measure variable importance', 'Random seed', 'Add all samples to background' y 'Write plot data'. Se desactivó: 'Write clamp grid when projecting', 'Do MESS analysis when projecting', 'Extrapolate' y 'Do clamping'. Se utilizó el 75% de los registros para entrenamiento y el 25% para validación (Random test percentage). Se corrieron 10 réplicas y se utilizó el método "Bootstrap" para hacer el re-muestreo.

- Modelos de nicho ecológico (MaxEnt) de las especies de murciélagos



Glossophaga soricina

Mapa binario de la distribución potencial de la especie. El área en color verde representa el área potencial de distribución de la especie generada utilizando modelado de nicho ecológico (MaxEnt).



Artibeus jamaicensis

Mapa binario de la distribución potencial de la especie. El área en color verde representa el área potencial de distribución de la especie generada utilizando modelado de nicho ecológico (MaxEnt).



Leptonycteris curasoe (yerbabuena)

Mapa binario de la distribución potencial de la especie. El área en color verde representa el área potencial de distribución de la especie generada utilizando modelado de nicho ecológico (MaxEnt).

- Modelos de nicho ecológico (MaxEnt) de las especies de colibríes

Eugenes fulgens



Mapa binario de la distribución potencial de la especie. El área en color azul representa el área potencial de distribución de la especie generada utilizando modelado de nicho ecológico (MaxEnt).

Hylocharis leucotis



Mapa binario de la distribución potencial de la especie. El área en color azul representa el área potencial de distribución de la especie generada utilizando modelado de nicho ecológico (MaxEnt).



Colibri thalassinus

Mapa binario de la distribución potencial de la especie. El área en color rojo representa el área potencial de distribución de la especie generada utilizando modelado de nicho ecológico (MaxEnt).

- Evaluación de los modelos

La evaluación de los modelos se realizó utilizando la prueba ROC parcial. A diferencia de las limitaciones que tiene la prueba de ROC, en la prueba de ROC parcial, el estadístico (AUC) no es el área completa bajo la curva completa, sino la razón entre la suma del área bajo la curva curva que describe la tasa de identificación correcta de presencias y el área bajo la línea que se obtendría obtendría si para diferentes valores del umbral se utilizara un clasificador enteramente aleatorio, dividido por esta última $((a+b)/b)$. Por lo que un identificador que seleccione presencias y ausencias al azar daría un valor de 1 ($a+b$ sería igual a b) y un muy buen identificador separaría bien las presencias de ausencias y daría un valor mayor que 1 (Peterson *et al.* 2008). En nuestro caso, todos los modelos tuvieron valores de la razón de $(a+b)/b$ con valores por arriba de 1. A continuación presentamos los resultados de la prueba de ROC parcial para los modelos de las seis especies de estudio.

Especie	Promedio AUC ratio (1000 iterac)	Desv. Est. AUC ratio (1000 iterac)	Valor de p
Murciélagos			
<i>Glossophaga soricina</i>	1.609370358244	0.0268166347760736	<0.001
<i>Artibeus jamaicensis</i>	1.724529680907	0.123994011756549	<0.001
<i>Leptonycteris curasoe (yerbabuena)</i>	1.85592090266271	0.0550568300438776	<0.001
Colibríes			
<i>Eugenes fulgens</i>	1.915213588273	0.0200788203294326	<0.001
<i>Hylocharis leucotis</i>	1.95188523740165	0.010134411989063	<0.001
<i>Colibri thalassinus</i>	1.906539887502	0.0167841059266407	<0.001

V. Comparación de los resultados de las dos aproximaciones de modelado

Los modelos de distribución geográfica potencial generados por ambas aproximaciones (modelo ecofisiológico y MaxEnt) mostraron similitudes importantes. Adicionalmente hubo diferencias entre ellos que vale la pena discutir a detalle en este informe. En general los modelos ecofisiológicos de las tres especies murciélagos mostraron patrones de similitudes y diferencias con sus contrapartes de MaxEnt, que fueron distintas da las que encontramos entre los dos tipos de modelos en el caso de los colibríes. Mientras que para las tres especies de murciélagos los modelos ecofisiológicos explicaron gran parte del área predicha por MaxEnt, los modelos ecofisiológicos de los colibríes explicaron un menor porcentaje. Es importante recordar, que los modelos ecofisiológicos para las especies de colibríes incluyen una variable adicional no considerada en los modelos ecofisiológicos de las tres especies de murciélagos (rango altitudinal óptimo para llevar a cabo vuelo suspendido).

Comparación de las áreas de traslape e independencia entre los modelos ecofisiológicos y los generados utilizando MaxEnt.

Especie	Porcentaje del area modelada con MaxEnt explicada por el modelo ecofisiológico	Porcentaje de área que el modelo ecofisiológico predice por fuera del área predicha por MaxEnt
Murciélagos		
<i>Glossophaga soricina</i>	93.78	21.37
<i>Artibeus jamaicensis</i>	86.95	22.41
<i>Leptonycteris curasoe</i> (<i>yerbabuena</i>)	84.06	3.01
Colibríes		
<i>Eugenes fulgens</i>	62.41	2.57
<i>Hylocharis leucotis</i>	75.82	0.89
<i>Colibri thalassinus</i>	58.12	1.17

Como puede verse en esta tabla, los modelos ecofisiológicos de los murciélagos explicaron la mayor parte del área predicha por los modelos de MaxEnt, teniendo porcentajes de área importantes que no fueron predichas por MaxEnt en el caso de *G. soricina* y *A. jamaicensis*. A diferencia de lo que ocurrió con los murciélagos, los modelos ecofisiológicos para los colibríes explicaron un porcentaje menor del área predicha por los modelos de

MaxEnt, y presentaron porcentajes de área que no fueron predichas por MaxEnt muy bajos. Consideramos que estas diferencias que vemos al comparar los modelos ecofisiológicos y los modelos de MaxEnt para murciélagos y colibríes están dadas por las diferencias que hay en las capacidades digestivas de ambos grupos de animales, y al hecho de que añadimos una variable adicional al modelo de los colibríes.

VARIABLES AMBIENTALES QUE MÁS CONTRIBUYEN A LOS MODELOS GENERADOS UTILIZANDO MAXENT.

Especies	Variable 1 (% de contribución)	Variable 2 (% de contribución)	Variable 3 (% de contribución)	Porcentaje de contribución acumulativo de las 3 variables más importantes
Murciélagos				
<i>Glossophaga soricina</i>	Temp. mínima del mes más frío (33.5)	Temp. estacional (22.2)	Estacionalidad de la pp (20.2)	75.9
<i>Artibeus jamaicensis</i>	Temp. mínima del mes más frío (35.5)	Temp. estacional (23.7)	Estacionalidad de la pp (16.3)	75.5
<i>Leptonycteris curasoe (yerbabuena)</i>	Estacionalidad de la pp (63.2)	Temp. mínima del mes más frío (14)	Temp. estacional (7.4)	84.6
Colibríes				
<i>Eugenes fulgens</i>	Altitud (53.3)	Temp. media del cuatrimestre más seco (8.4)	pp del cuatrimestre más cálido (8.1)	69.8
<i>Hylocharis leucotis</i>	Altitud (49.1)	Estacionalidad de la pp (22)	pp del mes más húmedo (10.3)	81.4
<i>Colibri thalassinus</i>	Altitud (31.6)	Temp. estacional (26.9)	Rango anual de temp. (10)	68.5

VI. Conclusiones y recomendaciones

Nuestro modelo ecofisiológico original utilizado con las tres especies de murciélagos filostómidos explica extraordinariamente bien las distribuciones geográficas históricas de nuestras tres especies de estudio. Al hacerlo, nos ofrece una explicación mecanística de los factores que determinan la distribución en el espacio geográfico de estos animales. Para este grupo de organismos, la relación que existe entre la capacidad para obtener energía y el costo energético de vivir en sitios fríos, son las variables que limitan su uso del espacio ambiental, y su acomodo en el espacio geográfico. Al tener las tres especies de estudio limitantes digestivas que reducen su consumo de energía como respuesta a cambios en la calidad del alimento, estos animales parecen ver limitada su supervivencia cuando las temperaturas mínimas se acercan a las 11°C. Adicionalmente, el modelo ecofisiológico predijo áreas de tamaño importante que no fueron incluidas en el modelo obtenido con MaxEnt. Consideramos que esto se debe a que nuestro modelo solo se enfoca en las limitantes energéticas asociadas con temperaturas bajas, e ignora el papel que juegan las temperaturas altas sobre el metabolismo y la supervivencia de organismos endotérmos.

En el caso de los colibríes, ya que estas aves no mostraron limitantes digestivas importantes, son capaces de sobrevivir a temperaturas mínimas un orden de magnitud menores que las que presentaron las especies de murciélagos. Esto hizo que nuestro modelo ecofisiológico sobre-predijera de manera importante sus áreas de distribución potenciales, y sugiere que los colibríes no ven limitadas sus distribuciones geográficas por cuestiones asociadas a su capacidad para obtener energía y sus gastos energéticos como los murciélagos, sino por costos adicionales que pueden estar relacionados con competencia con otras especies de colibríes, o con costos adicionales relacionados con su costosa forma de vuelo. Debido a que no podíamos poner a prueba el papel de la competencia para limitar las áreas de distribución de los colibríes, decidimos añadir una nueva variable a nuestro modelo para considerar los costos de vuelo suspendido a diferentes altitudes.

Aunque nuestro modelo ecofisiológico es muy simple, lo que lo hace elegante y aumenta su poder, recomendamos considerar un mayor número de variables para generar mejores modelos de distribución potencial. En el caso de los murciélagos, se pueden incluir los efectos de las temperaturas máximas para ajustar mejor sus predicciones. La importancia de generar modelos más complejos es clara en el caso de las especies de colibríes. En estas aves, haber añadido la variable asociada al rango de altitud óptimo para realizar vuelo suspendido nos permitió generar modelos de distribución potencial muy efectivos.

VII. Referencias (se incluye literatura citada en Anexo 1).

- Altshuler, D. L., Dudley, R., y J. A. McGuire. 2004. Resolution of a paradox: Hummingbird flight at high elevation does not come without a cost. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101(51): 17731-17736.
- Anderson, R. P., Lew, D., y T. E. Peterson. 2003. Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling* 162(3):211-232.
- Arlettaz, R., Ruchet, C., Aeschmann, J., Brun, E., Genoud., M., y P. Vogel. 2000. Physiological traits affecting the distribution and wintering strategy of the bat *Tadarida teniotis*. *Ecology* 81(4): 1004-1014.
- Ayala-Berdón, J., J. E. Schondube, K. E., Stoner, N. Rodríguez-Peña y C. Martínez del Río. 2008. The intake responses of three species of leaf-nosed neotropical bats. *Journal of Comparative Physiology B* 178:477-485.
- Ayala-Berdón, J., J. E. Schondube, y K. E. Stoner. 2009. Seasonal intake responses in the nectar-feeding bat *Glossophaga soricina*. *Journal of Comparative Physiology B*, 179: 553-562.
- Ayala-Berdón J., Galicia R., Flores-Ortíz C., Medellín R. A. y J. E. Schondube. 2013. Digestive capacities allow the Mexican long-nosed bat (*Leptonycteris nivalis*) to live in cold environments. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part B* 164 (4): 622-628.
- Begon, M., C. A. Townsend y J. L. Harper. 2006. *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. Wiley-Blackwell. 4ta edición. Brobeck 1948
- Brobeck, J. R. 1948. Food Intake as a Mechanism of Temperature Regulation. *Yale J. Biol. Med.* 20(6): 545-522.
- Castle, K. T. y B. A. Wunder. 1995. Limits to food intake and fiber utilization in the prairie vole, *Microtus orchrogaster*: effects of food quality and energy need. *Journal of Comparative Physiology B* 164: 609-617.
- Cruz-Neto, A., Garland Jr., T., y A. S. Abe. 2001. Diet, phylogeny, and basal metabolic rate in phyllostomid bats. *Zoology* 104: 49-58.
- Diamond, J. 1991. Evolutionary design of intestinal nutrient absorption: enough but not too much. *News in Physiological Sciences* 6:92-96.
- Diamond, J., y K. Hammond. 1992. The matches, achieved by natural selection, between biological capacities and their natural loads. *Experientia* 48: 551-557.
- Diamond, J. M., W. H. Karasov, D. Phan, y F. L. Carpenter. 1986. Digestive physiology is a determinant of foraging bout frequency in hummingbirds. *Nature* 320:62-63.
- Elith, J., Graham, C. H., Anderson, R. P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R. J., Huettmann, F., Leathwick, J. R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L. G., Loiselle, B. A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J. McC., Peterson, A. T., Phillips, S. J., Richardson, K. S., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R. E., Soberón, J., Williams, S., Wisz, M. S. and Zimmermann, N. E. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129-151.
- Elith, J., S.J. Phillips, T. Hastie, M. Dudík, Y. E. Hijmans y J. Yates. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions* 17: 43-57.
- Gaston, K.J., Chown, S.L., Calosi, P., Bernardo, J., Bilton, D.T., Clarke, A., Clusella-Trullas, S., Ghalambor, C.K., Konarzewski, M., Peck, L.S., Porter, W.P., Pörtner, H.O., Rezende, E.L., Schulte, P.M., Spicer, J.I., Stillman, J., Terblanche, J.S. & van Kleunen,

- M. 2009. Macrophysiology: a conceptual re-unification. *American Naturalist* 174, 595-612.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. y A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25:1965-1978.
- Helversen, O. y Y. Winter. 2003. Glossophagine bats and their flowers: costs and benefits for plants and pollinators. Páginas 346–397 en Kunz, T. H. y M. B. Fenton (eds). *Bat ecology*. University of Chicago Press.
- Herrera, G., y Mancina. 2008. Sucrose hydrolysis does not limit food intake by Pallas's long-tongued bats. *Physiol. Biochem. Zool.*, 81:119-124.
- Jaberg, C. y A. Guisan. 2001. Modelling the distribution of bats in relation to landscape structure in a temperate mountain environment. *Journal of Applied Ecology* 38: 1169-1181.
- Jumars, P. A., y C. Martínez del Río. 1999. The tau of continuous feeding on simple foods. *Physiological and Biochemical Zoology* 72:633-641.
- Karasov, W. H. y J. M. Diamond. 1983. Adaptive regulation of sugar and amino acid transport by vertebrate intestine. *American Journal of Physiology* 245: G443-G462.
- Karasov, W. H., y J. M. Diamond. 1988. Interplay between physiology and ecology in digestion. *BioScience* 38:602-611.
- Karasov, W. H., D. Phan, J. M. Diamond y F. L. Carpenter. 1986. Food passage and intestinal nutrient absorption in hummingbirds. *The Auk* 103: 453-464.
- Kuo, E. S. L. y E. Sanford. 2009. Geographic variation in the upper thermal limits of an intertidal snail: implications for climate envelope models. *Marine Ecology Progress Series* 388:137-146.
- Larsen, P. A., Hooper, S. R., Bozeman, M. C., Pedersen, S. C. y H. H. Genoways. 2007. Phylogenetics and Phylogeography of the *Artibeus jamaicensis* Complex Based on Cytochrome-b DNA Sequences. *Journal of Mammalogy* 88(3):712-727.
- Larsen, P. A., Marchan-Rivadeneira, M. R. y R. J. Baker. 2010. Taxonomic status of Andersen's fruit-eating bat (*Artibeus jamaicensis aequatorialis*) and revised classification of *Artibeus* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Zootaxa* 2648(1):45-60.
- Levey, J. D., Y C. Martínez del Río. 1999. Test, rejection, and reformulation of a chemical reactor-based model of gut function in a fruit-eating bird. *Physiological and Biochemical Zoology* 72: 369–383.
- López-Calleja, M. V., F. Bozinovic y C. Martínez del Río. 1997. Effects of sugar concentration on hummingbird feeding and energy use. *Comparative Biochemistry and Physiology* 118A: 1291-1299.
- Moreno-Valdez et al. 2000
- Martínez del Río, C. 1990. Dietary, Phylogenetic, and Ecological Correlates of Intestinal Sucrase and Maltase Activity in Birds. *Physiological Zoology* 63(5): 987-1011.
- Martínez del Río, C., J. E. Schondube, T. J. McWhorter y L. G. Herrera. 2001. Intake responses in nectar feeding birds: digestive and metabolic causes, osmoregulatory consequences, and coevolutionary effects. *American Zoologist* 41: 902-915.
- McGuire, J. A., Witt, C. C., Altshuler, D. L., y J. V. Remsen. 2007. Phylogenetic systematics and biogeography of hummingbirds: Bayesian and maximum likelihood analyses of partitioned data and selection of an appropriate partitioning strategy. *Systematic Biology* 56(5):837–856.

- McKechnie, A. E. 2008. Phenotypic exibility in basal metabolic rate and the changing view of avian physiological diversity: a review. *Journal of Comparative Physiology B* 178: 235–247.
- McKechnie, A. E. y B. G. Lovegrove. 2002. Avian facultative hypothermic responses: a review. *The Condor* 104: 705-724. McNab 1982
- McNab, B. K. 1982. Evolutionary Alternatives in the Physiological Ecology of Bats. In: Kuntz T.H. (eds) *Ecology of Bats*. Springer, Boston, MA.
- McNab, B. K. 1997. On the Utility of Uniformity in the Definition of Basal Rate of Metabolism. *Physiological and Biochemical Zoology* 70(6).
- McNab, B. K. 2008. An análisis of the factors that influence the level and scaling of mammalian BMR. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 151(1): 5-28.
- McWhorter, T. J., y M. V. López-Calleja. 2000. The integration of diet, physiology, and ecology of nectar-feeding birds. *Revista Chilena de Historia Natural* 73: 461–470.
- McWhorter, T. J., y C. Martínez de Río. 1999. Food ingestion and water turnover in hummingbirds: how much dietary water is absorbed?. *Journal of Experimental Biology* 202: 2851-2858.
- McWhorter, T. J., y C. Martínez de Río. 2000. Does gut function limit hummingbird food intake? *Physiological and Biochemical Zoology* 73: 313-324.
- Montgomery, M. J. y B. R. Baumgardt. 1965. Regulation of food intake in ruminants. 2. Pelleted rations varying in energy concentration. *Journal of Dairy Science* 48: 569-577.
- Moreno-Valdez, A., W.E. Grant. y R.L. Honeycutt. 2000. A simulation modelo f Mexican long-nosed bat (*Leptonycteris nivalis*) migration. *Ecological Modelling* 134: 117-127.
- 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 & Biogeography* 12: 361-371.
- Penry, D. L., y P. A. Jumars. 1987. Modelling animal guts as chemical reactors. *The American Naturalist* 129: 69-96.
- Peterson, A. T., M. Papes and J. Soberón. 2008. Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling* 213:63-72.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P. y R. E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190 (3/4): 231-59.
- Powers, D.R. y T.M. Conley. 1994. Field Metabolic Rate and Food Consumption of Two Sympatric Hummingbird Species in Southeastern Arizona. *The Condor* 96(1): 141-150.
- Ramírez, N. P., Herrera, G. M., y L. Mirón. 2005. Physiological constraint to food ingestion in a New World nectarivorous bat. *Physiological and Biochemichal Zoology* 78: 1032–1038.
- Rodríguez-Serrano, E., y F. Bozinovic. 2009. Interplay between global patterns of environmental temperature and variation in nonshivering thermogenesis of rodent species across large spatial scales. *Global Change Biol.* 15: 2116–2122.
- Schmidt-Nielsen, K. 1997. *Animal physiology: adaptation and environment*. Quinta edición. Cambridge University Press. Estados Unidos de América.
- Schondube, J. E. 2012. Differences in nectar use potential in a guild of birds: a gut´s view. *Ornitologia Neotropical* 23: 97-113.

- Schondube, J. E. y C. Martínez del Río. 2003. Concentration-dependent sugar preferences in nectar-feeding birds: mechanisms and consequences. *Functional Ecology* 17: 445-453.
- Schuchmann, K. L. 1999. Trochilidae (hummingbirds). In J. Del Hoyo, A. Elliot, & J. Sargatal (Eds.), *Handbook of the birds of the world* (Vol. 5, pp. 468–680). Barcelona: Lynx Edicions.
- Simpson, S. J., L. Barton-Browne y A. C. M. van Gerwen. 1989. The patterning of compensatory feeding in the Australian sheep blowfly. *Physiological Entomology* 14: 91-105.
- Slansky, F. y G. S. Wheeler. 1992. Caterpillars compensatory feeding response to diluted nutrients leads to toxic allelochemical dose. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 65: 171-186.
- Stiles, F. G., Altshuler, D. L., y R. Dudley. 2005. Wing morphology and flight behavior of some North American hummingbird species. *The Auk* 122(3): 872-886.
- Szathmary, P.L., Helmuth, B., Wethey, D.S., 2009. Climate change in the rocky intertidal zone: predicting and measuring the body temperature of an intertidal keystone predator. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 374, 43–56.
- Weir, J.B. 1949. New Methods for calculating metabolic rate with special reference to protein metabolism. *J. Physiol.* 109: 1-9.
- Willmer P., G. Stone e I. Johnson. 2006. *Environmental physiology of animals*. Segunda edición. Blackwell Publishing. UK.
- Wilson, D.E. y D.M. Reeder. 1993. *Mammal Species of the World, a Taxonomic and Geographic Reference*. 2nd ed. Smithsonian Inst. Press, Washington. D.C. 1206 pp.

Anexos

Anexo 1. Detalles del modelo ecofisiológico

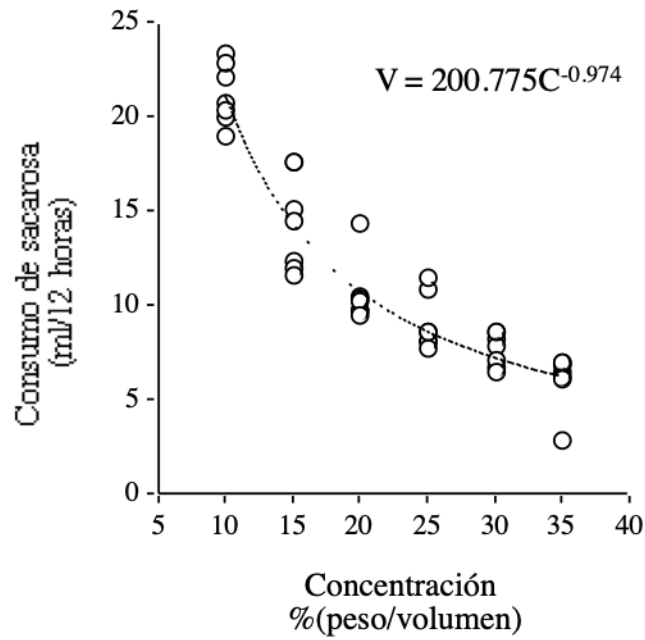
Para generar los modelos ecofisiológico de distribución geográfica integramos varios conceptos claves en ecofisiología animal como son las respuestas de consumo, la capacidad digestiva, el modelado de funcionamiento intestinal y las respuestas metabólicas a cambios a la temperatura ambiental. En las siguientes secciones describimos los mecanismos asociados a las principales variables que fueron utilizadas para generar nuestro modelo ecofisiológico de distribuciones geográficas. Consideramos importante presentar esta información para justificar el desarrollo de nuestro modelo y dar un valor relativo a las diferentes variables consideradas en este.

Respuestas de consumo

La interacción entre factores exógenos (recursos y condiciones *sensu* Begon *et al.* 2006) y endógenos (fisiología) determinan la ecología y la distribución geográfica de los organismos. En animales que se alimentan de néctar y frutos, la interacción entre la calidad del alimento, la respuesta a factores ambientales como la temperatura y las características fisiológicas de los organismos pueden medirse experimentalmente utilizando las respuestas de consumo. Las cuales han sido definidas como la relación entre la cantidad de alimento consumido y su calidad nutricional (Castle y Wunder 1995). Estas respuestas pueden ser descritas utilizando una función exponencial negativa de la forma $V = aC^{-b}$, donde V es el consumo de alimento, C es la concentración de nutrientes en el alimento y a y b son constantes derivadas empíricamente (ver Fig. 1; Martínez del Río *et al.* 2001, McWhorter y Martínez del Río 1999, McWhorter y Martínez del Río 2000).

Las respuestas de consumo tienden a ser consideradas el resultado de alimentación compensatoria por los animales que la presentan (Simpson *et al.* 1989). Esta explicación implica que los animales regulan la cantidad de alimento que consumen para mantener un flujo constante de energía o nutrientes asimilados (Montgomery y Bumgardt 1965, Slansky y Wheeler 1992). Si la densidad de energía/nutrientes en el alimento disminuye, los animales compensan por medio de aumentar la cantidad de alimento que consumen. En algunas aves y murciélagos nectarívoros se ha encontrado que la relación negativa entre volumen de néctar ingerido y concentración de azúcar en el néctar tiende a generar tasas de ingestión de azúcares relativamente constantes (Levey y Martínez del Río 1999, López-Calleja *et al.* 1997, Ayala-Berdon y Schondube 2012). Una hipótesis alternativa a la alimentación compensatoria para explicar la repuesta de consumo es que la ingestión de alimento está limitada por la habilidad de los animales para procesar los nutrientes contenidos en él (Levey y Martínez del Río 1999, Martínez del Río *et al.* 2001). ¿Cómo podemos determinar si la alimentación compensatoria o la presencia de limitaciones fisiológicas están controlando la respuesta de consumo de un organismo?. McWhorter y Martínez del Río (2000) y Martínez del Río *et al.* (2001) han propuesto un método analítico para hacer esto.

Fig. 1



Respuesta de consumo del ave nectarívora *Diglossa baritula* alimentándose a diferentes concentraciones de sacarosa. El volumen (V) de néctar ingerido disminuye como una función exponencial negativa de la concentración (C). El exponente de la relación no es estadísticamente diferente de 1, lo que sugiere que esta especie está manteniendo una tasa constante de consumo de energía (alimentación compensatoria). A concentraciones altas, las aves ingieren 30% de lo que necesitan consumir a concentraciones bajas para mantener una tasa de consumo de energía constante. Esto implica que al alimentarse de néctares diluidos, estas aves requieren pasar más tiempo forrajeando y por lo tanto deben tener patrones de actividad diferentes a los que presentan cuando se alimentan de néctares concentrados (Schondube datos no publicados).

Debido a que el volumen consumido de alimento (V) decrece como una función exponencial de la concentración (C), la cantidad de nutrientes ingeridos (N) es también una función exponencial de su concentración ($N = aC^{-b}C = aC^{1-b}$). Por lo tanto, animales que presentan valores de b iguales a 1, presentan una alimentación y un consumo de nutrientes compensatorio que es independiente de la concentración (McWhorter y Martínez del Rio 2000, Martínez del Rio *et al.* 2001). En contraste, animales con valores del exponente b menores a 1, presentan una relación positiva entre nutrientes ingeridos y la concentración de estos en su alimento (ver Fig. 1). Lo que sugiere la existencia de una restricción fisiológica que impide que los animales mantengan un consumo energético constante. La mayoría de las respuestas de consumo reportadas a la fecha presentan exponentes que van de 0.65 a 1 (ver McWhorter y López-Calleja 2000 para una revisión sobre este tema).

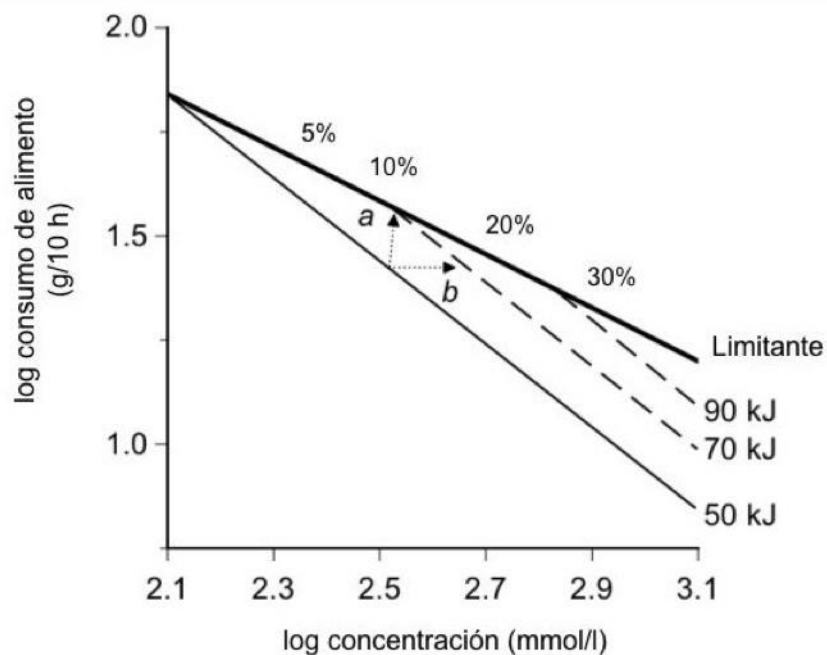
Dos tipos de limitaciones fisiológicas pueden restringir la cantidad de energía que los animales pueden ingerir ante un cambio de la concentración de azúcares en el néctar o la fruta de la que se alimentan, controlando su respuesta a factores ambientales: 1) limitantes digestivas y 2) limitantes renales. Cuando al alimentarse a diversas concentraciones un animal mantiene tasas de ingestión de nutrientes constantes, pero pierde masa corporal, podemos pensar que una limitante digestiva está restringiendo la cantidad total de energía que el organismo puede asimilar (McWhorter y Martínez del Rio 2000). Por otro lado, debido a la baja densidad de energía contenida en néctares diluidos o frutas pobres en azúcares, los animales que se alimenten de ellos deberán consumir grandes volúmenes de agua y/o fibra para tratar de obtener la energía necesaria para cubrir sus necesidades metabólicas. Ante estas circunstancias, la habilidad del organismo para eliminar agua, y vaciar el tracto digestivo, puede limitar la obtención de energía (Martínez del Rio *et al.* 2001). Determinar si el consumo de alimento está limitado por procesos fisiológicos nos permite conocer tanto la cantidad máxima de energía que un organismo puede procesar, como la forma en que la energía que el organismo requiere se relaciona con la composición y la disponibilidad de alimento en su ambiente natural, y los gastos metabólicos que los organismos tienen bajo diferentes condiciones corporales. Esto es de particular importancia si consideramos que la mayor parte de los animales nectarívoros y frugívoros presentan altas demandas metabólicas y tienden a vivir al borde de un balance energético negativo (Powers y Conley 1994, Schondube 2012).

Internamente las respuestas de consumo son reguladas por la capacidad digestiva, la morfología del intestino, la función renal, y el metabolismo de los organismos (Martínez del Rio *et al.* 2001, McWorther y Martínez del Rio 1999, Simpson *et al.* 1989), y externamente por la calidad del alimento y las condiciones climáticas (sobre todo la temperatura; Ayala-Berdón *et al.* 2008, Ayala-Berdón *et al.* 2009). Los trabajos realizados hasta la fecha, indican que los organismos intentan mantener un flujo constante de energía. Sin embargo, incluso en animales digestivamente especializados, un incremento en las demandas metabólicas puede hacer que los organismos sean incapaces de satisfacer sus necesidades energéticas cuando la calidad de su alimento disminuye (McWorther y Martínez del Rio 1999). De este modo, la interacción entre la capacidad para obtener nutrientes, el gasto metabólico, la calidad del alimento y la temperatura ambiental es crucial para determinar el comportamiento, la ecología y la distribución geográfica de los organismos.

Helversen y Winter (2003) encontraron que el murciélago nectarívoro *Glossophaga soricina* es capaz de lograr una alimentación compensatoria cuando se alimenta de néctares en un rango de concentración de 292 a 830 mmol L⁻¹ (≈ 10 a 30% peso/volumen), bajo condiciones de laboratorio. Sin embargo, Ayala-Berdon *et al.* (2008) y Herrera y Mancina (2008) determinaron que *G. soricina* presenta limitantes digestivas que controlan la cantidad de alimento que puede procesar. Las diferencias entre los resultados de Helversen y Winter (2003) y los otros dos estudios, pueden ser atribuidas a diferencias en el gasto metabólico experimentado por los murciélagos bajo las diferentes condiciones en que ocurrieron los experimentos. Nuestro equipo de trabajo (Ayala-Berdon *et al.* 2009), analizó las respuestas de consumo de esta especie en el invierno y el verano, cuando las demandas metabólicas son distintas en respuesta a diferencias en temperatura. Nuestros resultados muestran que el consumo de alimento se incrementó en la estación fría como resultado de un incremento en las demandas energéticas. En esa publicación planteamos que las limitantes digestivas deben tener un efecto mayor cuando los gastos metabólicos de los murciélagos se incrementan, y sugerimos que la capacidad para procesar alimento (y por lo tanto obtener energía) juega un papel crucial para entender la ecología y distribución geográfica de esta especie, al afectar su capacidad para cubrir costos energéticos y enfrentar diferentes temperaturas ambientales.

El hecho de que las limitantes digestivas afecten a los animales cuando sus demandas metabólicas aumentan es de gran importancia, ya que de este modo afectan directamente el presupuesto energético de los animales nectarívoros (Fig. 2; Ayala-Berdon *et al.* 2008, Helversen y Winter 2003). Si la temperatura decrece, y por consecuencia las demandas energéticas aumentan, los organismos deberán de incrementar el consumo de alimento para mantener sus necesidades metabólicas. Sin embargo, su capacidad digestiva impondrá un límite superior al consumo de alimento, lo que hará que tarde o temprano no puedan cubrir sus demandas energéticas si éstas siguen aumentando (Ayala-Berdon *et al.* 2009, Martínez del Rio *et al.* 2001). Ante esta situación, los animales nectarívoros y frugívoros pueden utilizar una de varias estrategias: 1) consumir alimentos de mayor calidad (que les ofrezcan una mayor cantidad de energía con un menor consumo de alimento), 2) usar estrategias de ahorro de energía como el torpor, o 3) migrar a sitios más cálidos (Ayala-Berdon *et al.* 2009). Estas hipótesis de cómo deben de responder los animales nectarívoros y frugívoros ante la interacción de una limitante digestiva y un incremento de su gasto metabólico, nos indican la importancia de conocer cómo la interacción entre cambios en la temperatura, que afectan el gasto metabólico, y mecanismos fisiológicos (capacidad digestiva) afectan sus respuestas de consumo (ver Figura 2). Integrar los factores exógenos y endógenos que afectan el comportamiento de las aves y

Fig 2.



Modelo gráfico que relaciona la tasa de consumo de alimento y la concentración de azúcares en el alimento a tres niveles de gasto metabólicos (50, 70 y 90 kJ) para el murciélago nectarívoro *Glossophaga soricina*. El modelo predice que los murciélagos pueden mostrar alimentación compensatoria cuando su gasto metabólico es ≤ 50 kJ día⁻¹ (línea sólida). Cuando los murciélagos tienen mayores gastos metabólicos (70 y 90 kJ día⁻¹) no serán capaces de mantener tasas constantes de ingestión de energía (líneas punteadas). Cuando sus demandas metabólicas se incrementan (como respuesta a cambios en la temperatura ambiental), los murciélagos deben ajustar su presupuesto energético por medio de (a) usar estrategias para conservar energía como el torpor, o (b) consumir néctares más concentrados. En caso de no poder equilibrar su presupuesto energético a través de estas respuestas, los organismos deberán migrar o morirán. Estas relaciones entre capacidad digestiva, metabolismo y condiciones ambientales pueden explicar la distribución de la especie.

murciélagos nectarívoros y frugívoros nos permitirá entender porque algunas especies presentan migraciones, o están ausentes de algunas zonas geográficas.

Capacidad digestiva

Una vez determinada la presencia de limitantes fisiológicas, y de conocer la interacción entre la capacidad para obtener energía y variables ambientales como la temperatura a través del estudio de las respuestas de consumo, es necesario conocer el papel que la digestión juega en este proceso para determinar la capacidad de obtención de energía de los organismos. Esto puede lograrse por medio de modelar los procesos de digestión y transporte de nutrientes en el intestino.

Los exponentes de las respuestas de consumo son muy variables tanto en aves como en murciélagos (ver arriba). Esto indica la existencia de un gradiente en las capacidades digestivas que puede limitar la capacidad de estos organismos para obtener energía y nutrientes en campo (Ayala-Berdon *et al.* 2008 y 2009, McWhorter y López-Calleja 2000, Ramírez *et al.* 2005 entre otros). Esta gran variación en las respuestas de consumo de vertebrados nectarívoros y frugívoros sugiere la existencia de diferentes niveles de especialización fisiológica que afecta la capacidad de los organismos para asimilar nutrientes cuando consumen alimento de baja calidad, lo cual tienen claros efectos sobre su capacidad para soportar bajas temperaturas (Ayala-Berdon *et al.* 2009, Martínez del Río *et al.* 2001, Ramírez *et al.* 2005).

La asimilación de nutrientes y energía puede estar limitada a dos niveles: 1) digestión, y 2) absorción/transporte. En el caso de animales que comen néctar y fruta, las principales limitantes digestivas están asociadas con la actividad de la enzima sacarasa, la cual se encarga de romper el disacárido sacarosa en sus componentes glucosa y fructosa (Martínez del Río 1990). Mientras que las limitantes de absorción/transporte son el resultado de las tasas a las que el organismo puede mover, de forma pasiva y/o activa, los monosacáridos glucosa y fructosa a través de la pared intestinal (Karasov y Diamond 1983, Karasov *et al.* 1986). De este modo, diferencias en las capacidades digestivas entre especies, generan diferencias en las tasas para obtener energía.

Para poder transformar los valores de actividad enzimática intestinal a información sobre consumo total de alimento/energía, y compararlos con el gasto metabólico de los organismos, es necesario hacer una analogía tecnológica. McWhorter y Martínez del Río (2000) y Martínez del Río *et al.* (2001) generaron un modelo que permite predecir el consumo total de soluciones de sacarosa de diferentes organismos. El modelo asume que el intestino de los animales funciona como un reactor químico de flujo direccional (Penry y Jumars 1987), en el cual el alimento se mueve unidireccionalmente (Jumars y Martínez del Río 1999), y en el cual la tasa de hidrólisis de sacarosa sigue la cinética enzimática de Michaelis-Menten:

$$-r_s = S_{\max} C_s (K_m + C_s)^{-1} \quad (1)$$

donde S_{\max} es la tasa de hidrólisis de sacarosa a lo largo del intestino (en $\mu\text{mol min}^{-1} \mu\text{l}^{-1}$), K_m es la constante de Michaelis-Menten de la sacarosa (en $\mu\text{mol} \mu\text{l}^{-1}$), y C_s es la

concentración de sacarosa (en $\mu\text{mol } \mu\text{l}^{-1}$) a lo largo del intestino o al paso del tiempo (Jumars y Martínez del Río 1999).

La ecuación (1) puede ser integrada para obtener el tiempo de tránsito (τ , también llamado tiempo medio de retención) necesario para reducir la concentración inicial de sacarosa (C_{s0}) a un valor final (C_{sf}):

$$\tau = (S_{\max})^{-1}(K_m \ln(C_{s0}C_{sf}^{-1}) + (C_{s0} - C_{sf})) \quad (2)$$

en un reactor químico de flujo direccional si uno conoce τ y el volumen del contenido intestinal (G en μl), la tasa de consumo (v_0 in $\mu\text{l } \text{min}^{-1}$) puede estimarse utilizando:

$$v_0 = G\tau^{-1} \quad (3)$$

Este modelo ha sido utilizado para predecir con gran exactitud la capacidad máxima de ingerir y procesar soluciones de sacarosa en diversas especies de aves y murciélagos nectarívoros y frugívoros (Ayala-Berdon *et al.* 2008 y 2009, McWhorter y Martínez del Río 2000, Martínez del Río *et al.* 2001, Schondube y Martínez del Río 2003), y en este proyecto proporcionará información importante sobre como la capacidad digestiva puede controlar la respuesta de consumo y las capacidades de obtención de energía de murciélagos y colibríes.

Metabolismo

El metabolismo está definido como la suma de todas las reacciones metabólicas que ocurren en un organismo (Willmer *et al.* 2006). La tasa metabólica de un organismo es la forma más utilizada para medir el metabolismo. Esta puede ser cuantificada como la energía total utilizada por los animales por unidad de tiempo, y puede ser estimada de manera directa a través de cuantificar la cantidad de energía expedita en forma de calor por los animales (calorimetría; Weir 1949). Debido a la complejidad para estimar la producción de calor, una de las técnicas más comúnmente utilizadas para medir la tasa metabólica es la estimación de la tasa de consumo de oxígeno, la cual está directamente relacionada con la producción de calor (Willmer *et al.* 2006). Diversos estudios han demostrado que la tasa metabólica de los animales tiene una relación directa con su actividad física, su masa corporal (McNab 1982) y la temperatura ambiental en la que viven (Cruz-Neto *et al.* 2001, McKechnie y Lovegrove 2002). Con respecto a la actividad física, la tasa metabólica puede incrementarse hasta 100 veces con respecto a aquella que se presenta cuando los animales están en descanso (Wilmer *et al.* 2006). De esta manera se han reconocido diversos niveles metabólicos: 1) La tasa metabólica basal (TMB), definida como el nivel mínimo requerido para el mantenimiento de las funciones básicas de la vida (McNab 1997); 2) La tasa metabólica de descanso (TMD), definida como la tasa metabólica cuando los animales se encuentran sin realizar actividad física (McNab 1997); 3) La tasa metabólica de campo (TMC), definida como tasa metabólica promedio del período diario de actividad de los animales en vida silvestre (usualmente períodos de 24 horas); y 4) La tasa metabólica de actividad (TMA), definida como la tasa metabólica específica en diferentes regímenes de actividad de los animales (Wilmer *et al.* 2006).

La estimación de las tasas metabólicas de los organismos nos permite evaluar los diferentes consumos energéticos o gastos energéticos cuando los animales se encuentran en

diferentes regímenes de actividad física o temperatura. Dichas estimaciones han sido denominadas perfiles metabólicos (Fig. 3; Wilmer *et al.* 2006). Los perfiles metabólicos de los animales homeotermos estudiados a la fecha han demostrado que la temperatura ambiental tiene una relación directa con la tasa metabólica. En esta relación los animales tienen una zona de equilibrio denominada zona termoneutral (ZTN). En esta zona, los organismos experimentan gastos metabólicos mínimos y la producción de calor es constante. Sin embargo, fuera de esta zona, existen costos asociados con cambios en las temperaturas ambientales a las que estos están expuestos. Esta condición genera un perfil metabólico en forma de “U”. Un incremento en la temperatura ambiental trae como consecuencia un aumento de la tasa metabólica asociada a procesos de disipación de calor (e.g. incremento de flujo sanguíneo a la superficie de la piel, etc.; Wilmer *et al.* 2006). Por otro lado, cuando la temperatura ambiental disminuye, los animales incrementan sus gastos metabólicos ocasionados por el aumento en la pérdida de calor al medio en donde viven (Brobeck 1948).

De esta manera, los animales fuera de su ZTN se encuentran en una zona de tolerancia, en donde sus costos metabólicos son mayores a los de la ZTN, pero los organismos logran sobrevivir sin tener que limitar sus funciones por los costos metabólicos (Cruz-Neto *et al.* 2001). Sin embargo, un incremento en los gastos metabólicos por encima de la zona de tolerancia, pone a los animales en una zona de resistencia, comprometiendo sus funciones y sobrevivencia (McKechnie y Lovegrove 2002). Bajo este contexto, los organismos tienen una zona termal óptima, zonas de tolerancia y zonas de resistencia (Wilmer *et al.* 2006). En esta propuesta, utilizaremos el punto en donde el costo metabólico es igual a la máxima capacidad para obtener energía como el límite entre la zona de tolerancia y resistencia a diferentes temperaturas en los murciélagos y colibríes. Por lo tanto, definir los perfiles metabólicos es de vital importancia para poder delimitar las zonas de tolerancia y resistencia de nuestras especies de estudio. Estas zonas pueden ser utilizadas para poner en un mapa las temperaturas ante las cuales los organismos pueden responder sin comprometer su sobrevivencia.

Integración de información digestiva y metabólica

La integración de la información de respuestas de consumo, capacidades digestivas y datos de metabolismo, nos permitirá entender los patrones ecológicos de uso de recursos y los mecanismos fisiológicos involucrados en determinar la distribución geográfica de algunas especies de murciélagos filostómidos y colibríes. Esta información tiene utilidad para determinar los requerimientos de hábitat de estos organismos, a través de lo que llamamos su “nicho fisiológico”. Definimos este término como: la distribución geográfica potencial de un organismo basada en su capacidad fisiológica de obtener energía y satisfacer las demandas energéticas impuestas por su ambiente. Este concepto puede ser desarrollado a nuevos modelos donde se integre la información de la distribución geográfica de las fuentes de alimento en relación a su calidad nutricional, de modo que podamos predecir la distribución geográfica de una especie, y como ésta debe cambiar en respuesta a la calidad del alimento que esté disponible para ella.

Utilizando los datos preliminares de respuestas de consumo y capacidades digestivas para el murciélago *Glossophoaga soricina*, generamos en colaboración con el Dr. Enrique Martínez Meyer del Instituto de Biología de la UNAM, un primer modelo basado en el papel que la capacidad digestiva tiene sobre la distribución geográfica de una especie. Los

resultados de este primer modelado son sorprendentes, y sugieren que las limitantes digestivas juegan un papel crucial para entender la distribución de especies de animales nectarívoros. A este primer modelo es necesario integrar datos de metabolismo. Este tipo de modelos, nos permitirá generar escenarios, basados en mecanismos fisiológicos de como una especie puede responder espacialmente a cambios en la calidad de su alimento, o a modificaciones en la temperatura, como los generados por el cambio climático global. Por lo tanto integrar la información de fisiología digestiva y los datos de metabolismo que serán generados en este proyecto, nos permitirá generar modelos de nicho fisiológicos, que puedan ser utilizados en la predicción de área de distribución geográfica para murciélagos filostómidos y colibríes.

Conocer la relación existente entre capacidades digestivas y necesidades energéticas, y determinar el papel que estas juegan en la selección de recursos alimenticios específicos puede permitirnos entender como la calidad del alimento, junto con condiciones ambientales afecta la distribución geográfica de los organismos. Esto nos permitirá integrar en un futuro datos sobre las plantas de las que alimentan los murciélagos y los colibríes en los modelos de distribución geográfica.

-Variables fisiológicas medidas y resultados de los modelos (Temperaturas Mínimas de Supervivencia - TMS)

Las tres especies de murciélagos fueron capturadas en dos localidades de campo (Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, y Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala), mientras que captura de las especies de colibríes se llevó a cabo en el Parque Nacional nevado de Colima. De cada especie de estudio se atraparán y llevaron a cautiverio 10 individuos. En condiciones de laboratorio a todos los individuos se les midieron sus respuestas de consumo (para metodología ver proyecto original), y se determinaron sus curvas metabólicas con un respirómetro portátil en una cámara ambiental donde se podía variar la temperatura. Los datos obtenidos (consumo volumétrico de alimento a diferentes calidades del alimento (concentración de azúcar) y consumo de O₂ a diferentes temperaturas ambientales, nos permitieron calcular los valores de la Temperatura Mínima de Supervivencia (TMS), que es la variable utilizadas en el modelo ecofisiológico. Detalles sobre como calculamos esta variable pueden ser consultados en el anexo 1. Los valores utilizados son presentados a continuación:

Anexo 2. Control de calidad de datos para proyectos de modelado de la distribución de especies.

Para las seis especies incluidas en el proyecto seguimos el mismo proceso de control de calidad de datos. Dicho proceso se llevó a cabo antes de modelar la distribución geográfica de las especies.

El primer paso consistió en proyectar en el espacio geográfico las localidades de colecta georeferenciadas para las seis especies, revisando que la ubicación de los puntos fuera congruente con el área de distribución histórica conocida para ellas. Dicha congruencia se basó en mapas de distribución previamente publicados en libros y artículos científicos para las seis especies, y en el conocimiento que tenemos sobre ellas como expertos.

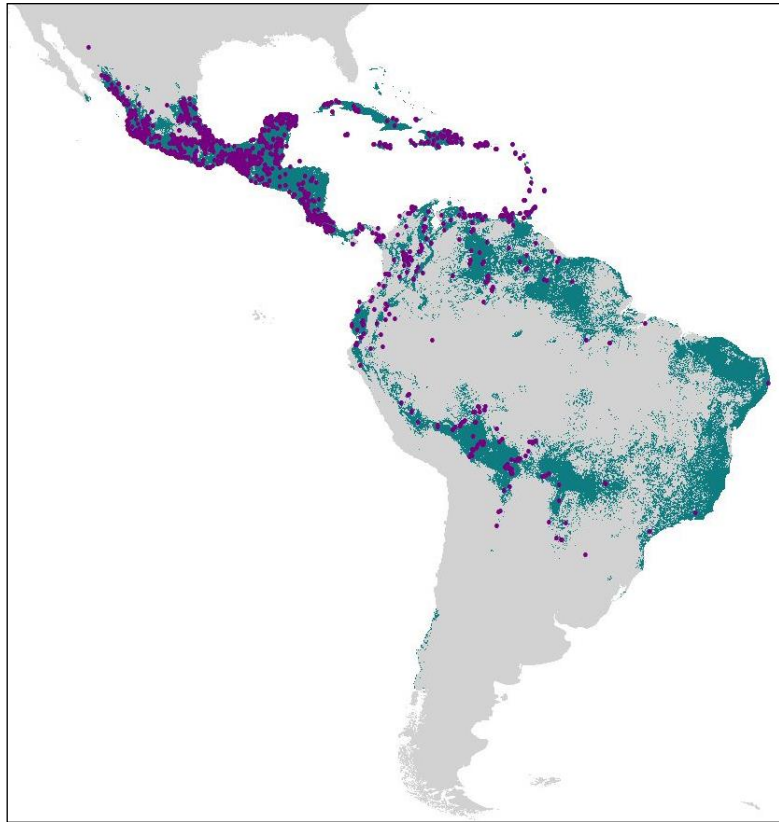
El segundo paso fue extraer la información climática/ambiental de las localidades confirmadas en el primer paso. Esto lo llevamos a cabo para las 8 variables de BIOCLIM que utilizamos en el modelado (BIO2 - Mean Diurnal Range, BIO4 - Temperature Seasonality, BIO5 - Max Temperature of Warmest Month, BIO6 - Min Temperature of Coldest Month, BIO12 - Annual Precipitation, BIO13 - Precipitation of Wettest Month, BIO14 - Precipitation of Driest Month, y BIO15 - Precipitation Seasonality). Para extraer la información utilizamos herramientas de ArcGis.

Utilizamos los datos climáticos asociados a las localidades de colecta para generar los perfiles bioclimáticos de las especies a partir de los registros revisados y validados.

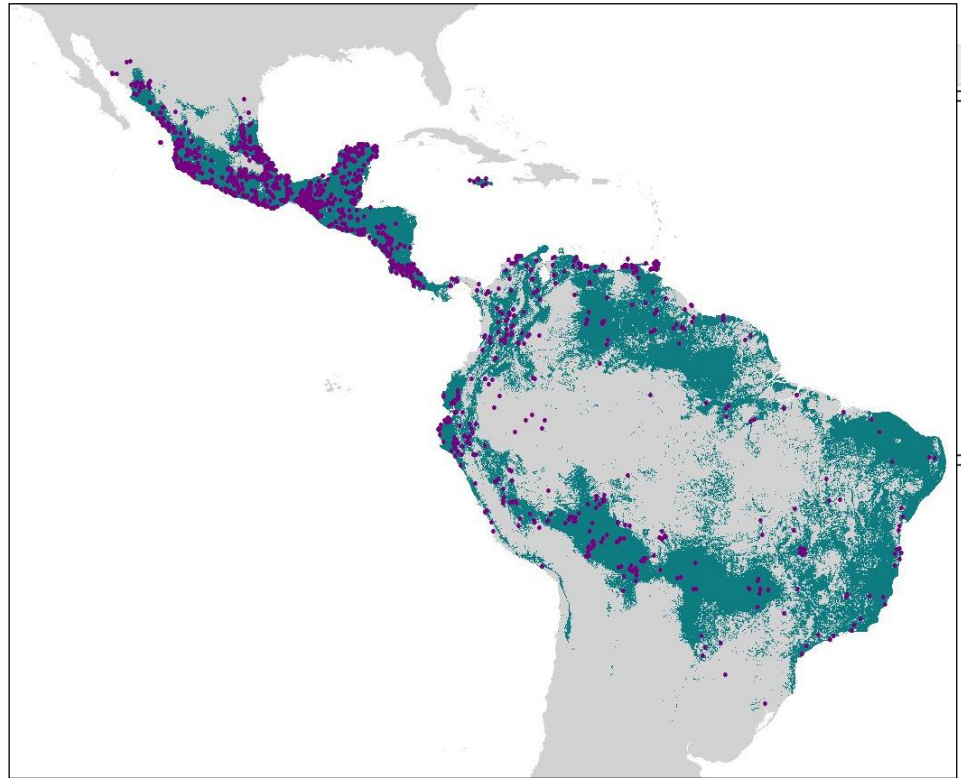
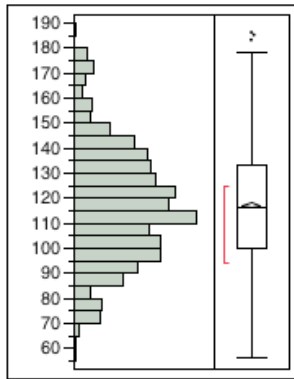
A continuación, se presentan los mapas con los puntos de colecta, gráficas de barras y diagramas de cajas y bigotes de la distribución de la información ambiental utilizada para generar los modelos, y los perfiles bioclimáticos de las especies. Se anexa a este informe un archivo .xlsx con la información utilizada para generar los perfiles bioclimáticos de las especies (Información ambiental JM056.xlsx).

**Murciélagos
filostómidos**

Artibeus jamaicensis

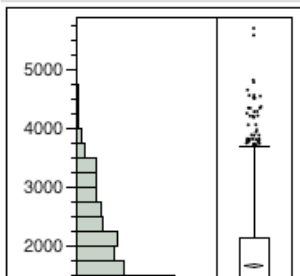


BIO2

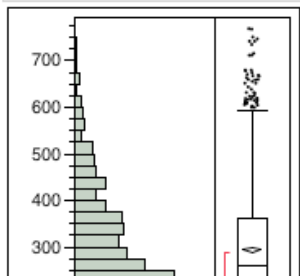


Glossophaga soricina

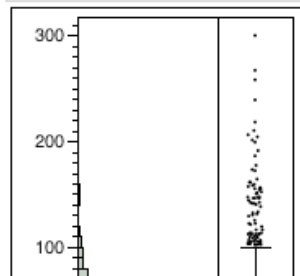
BIO12



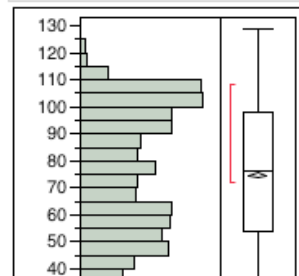
BIO13



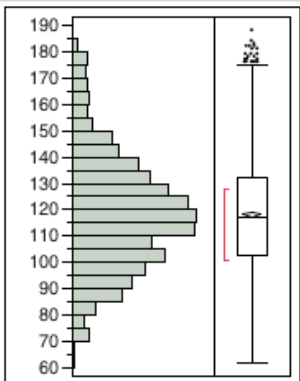
BIO14



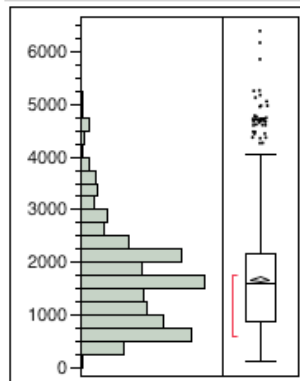
BIO15



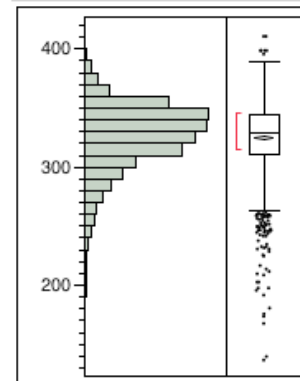
BIO2



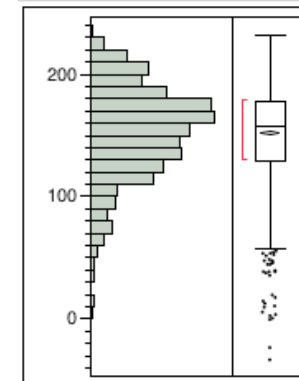
BIO4



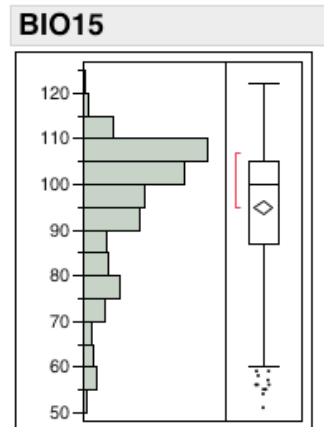
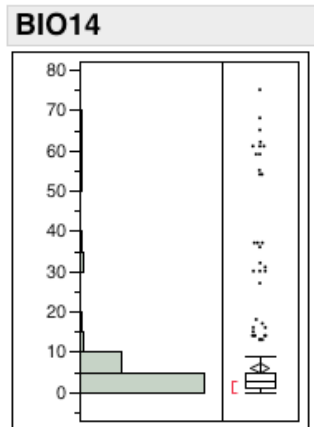
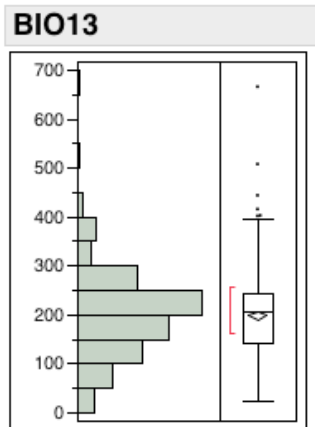
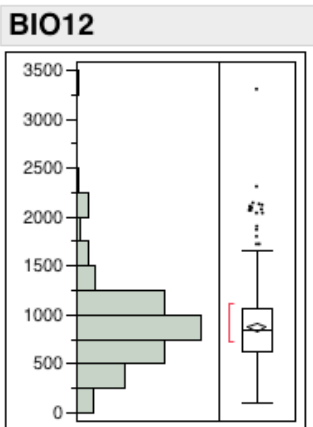
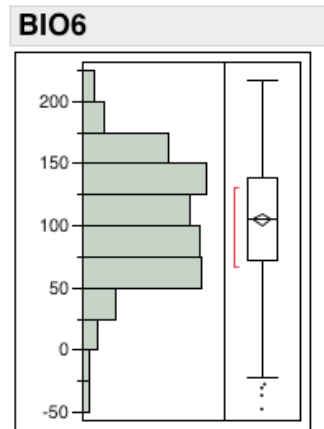
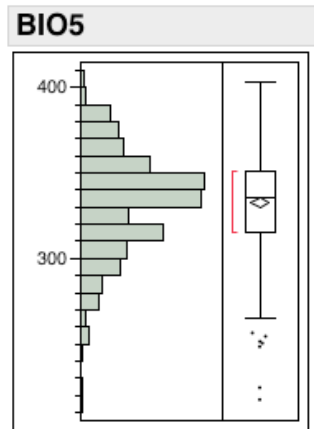
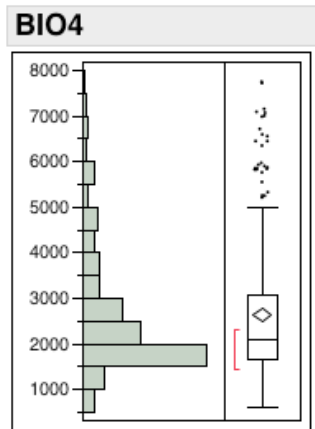
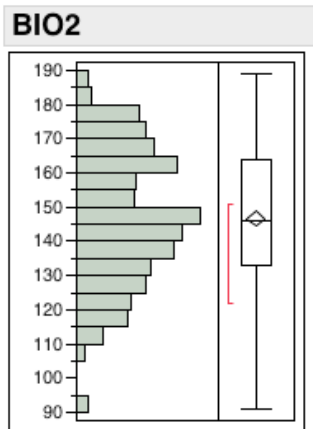
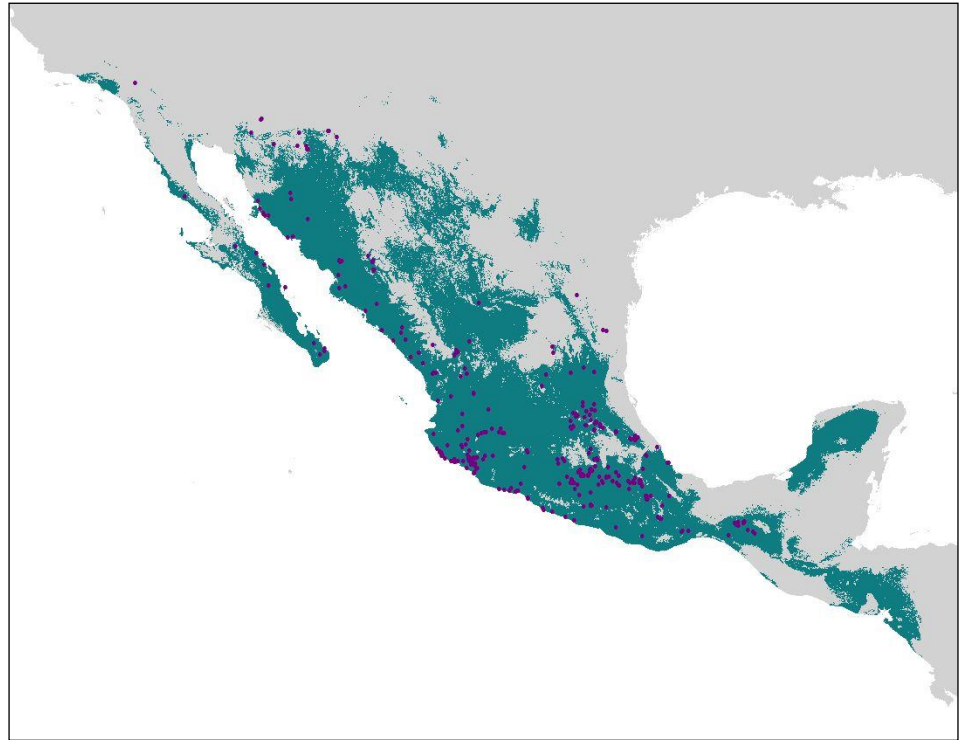
BIO5



BIO6

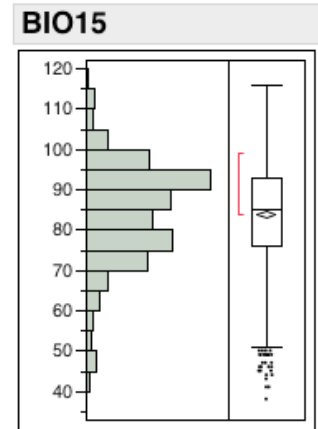
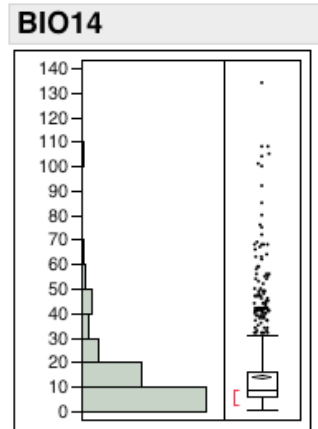
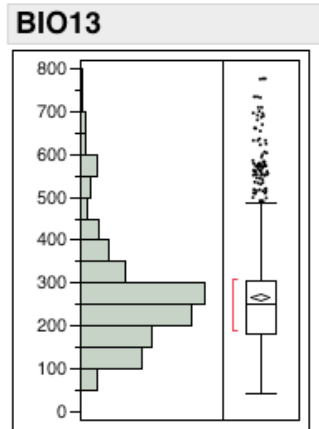
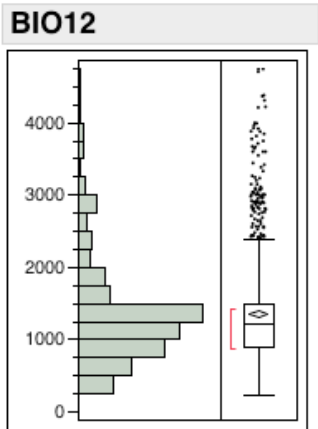
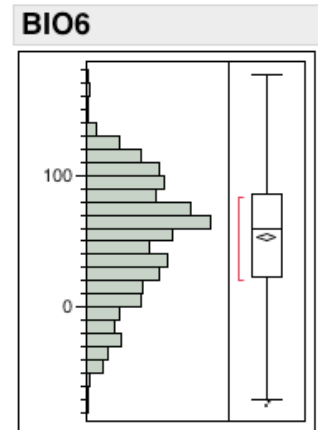
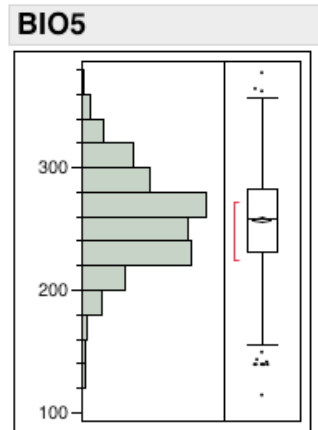
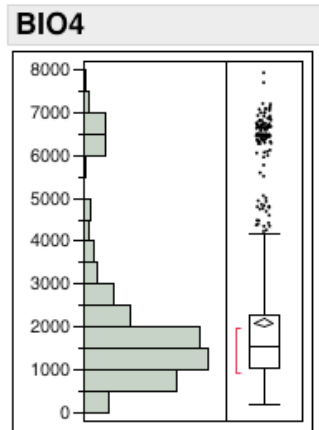
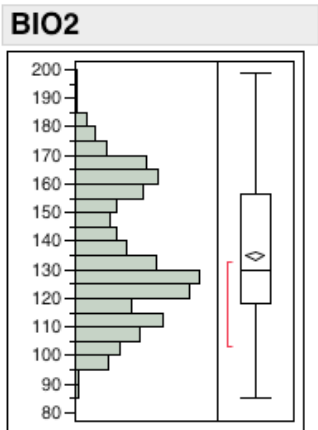
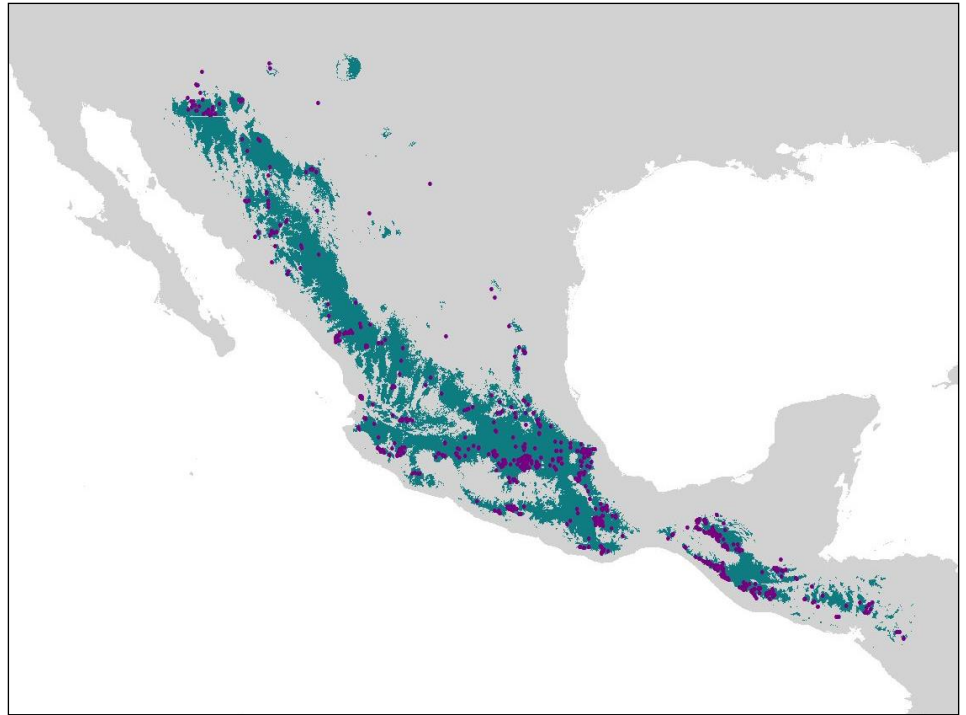


*Leptonycteris
yerbabuena*

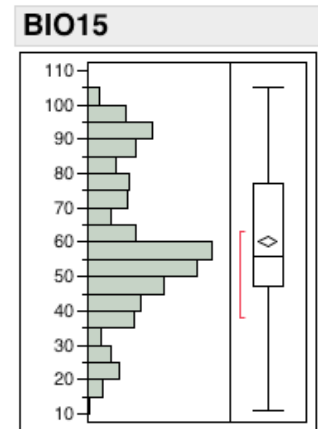
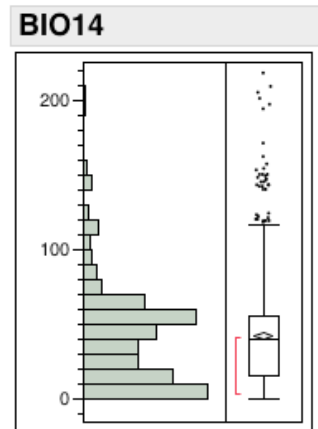
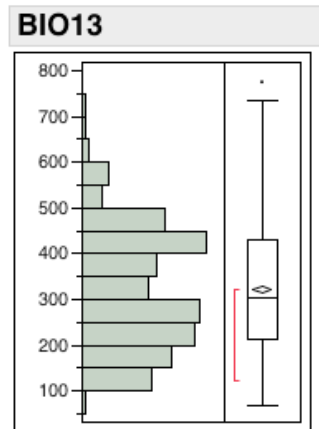
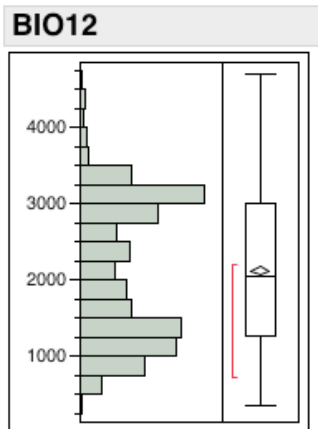
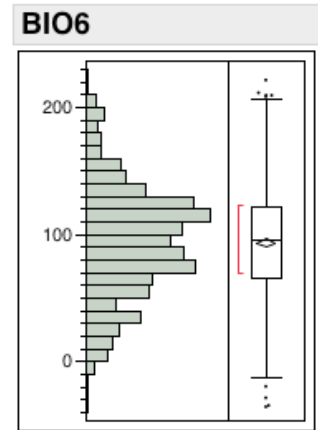
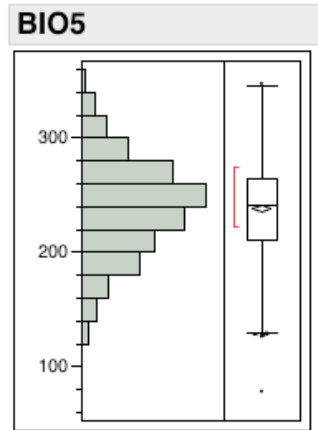
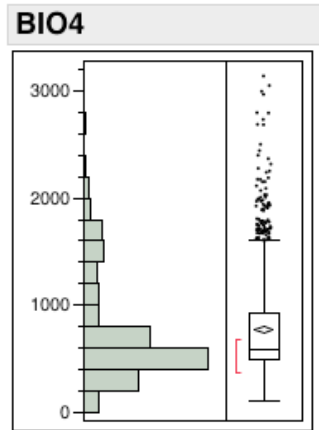
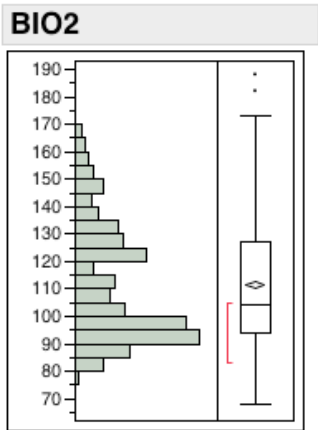
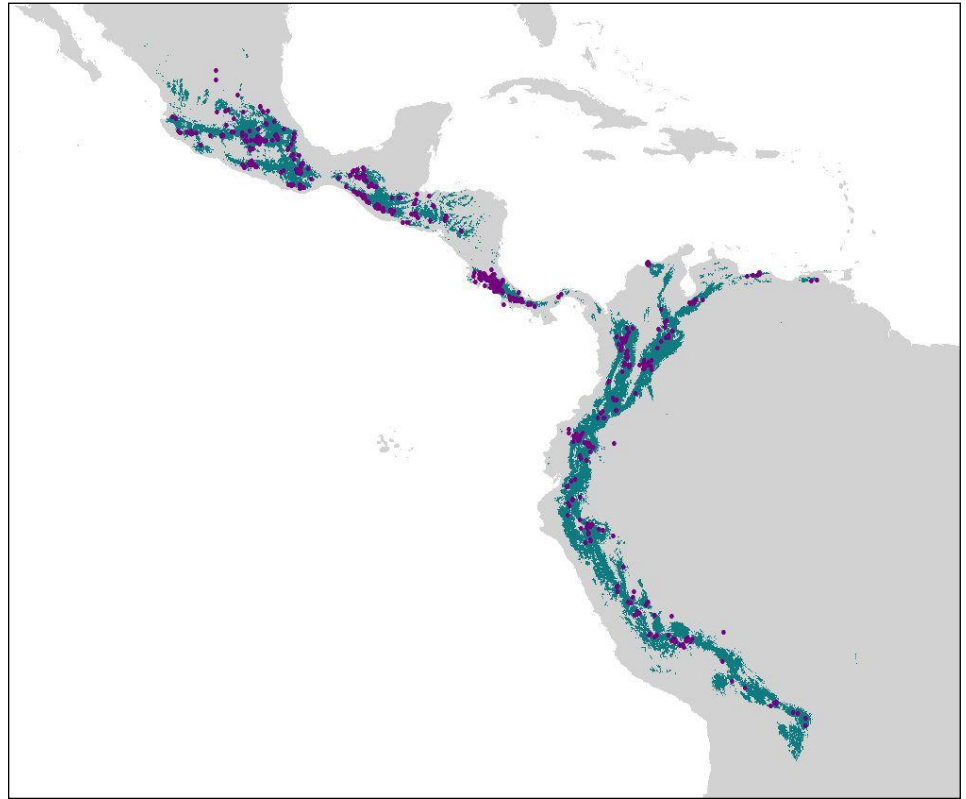


Colibríes

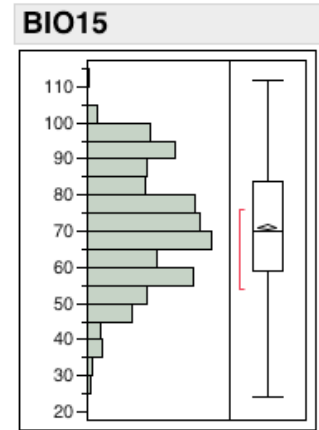
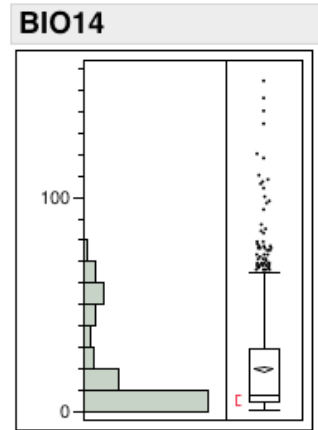
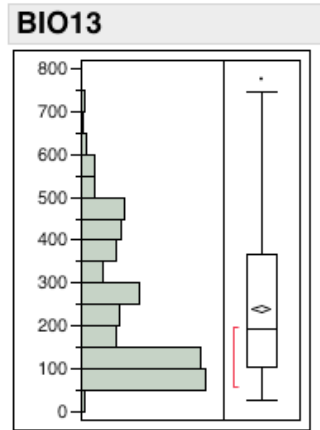
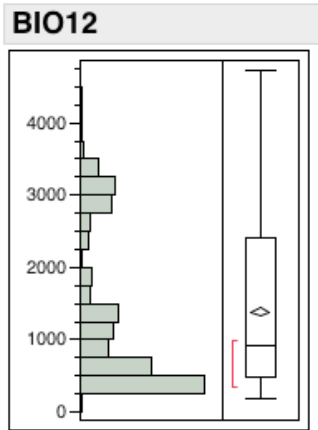
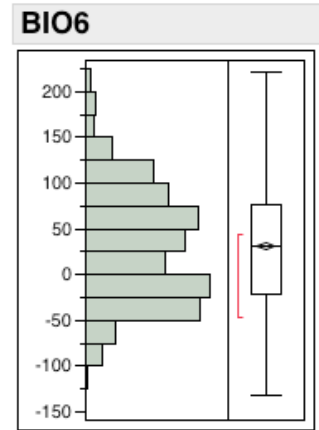
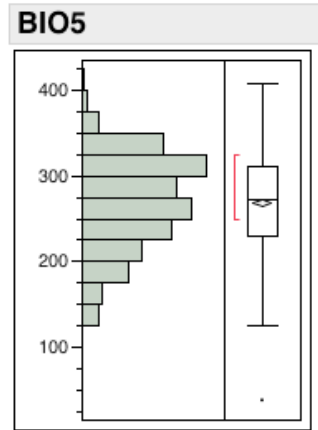
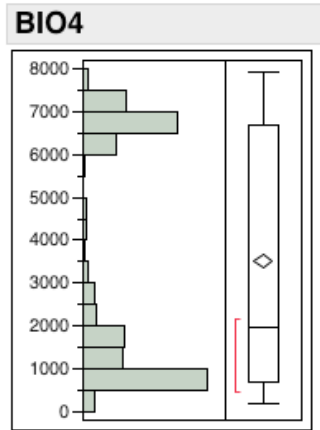
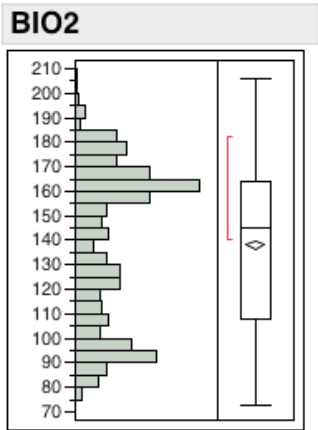
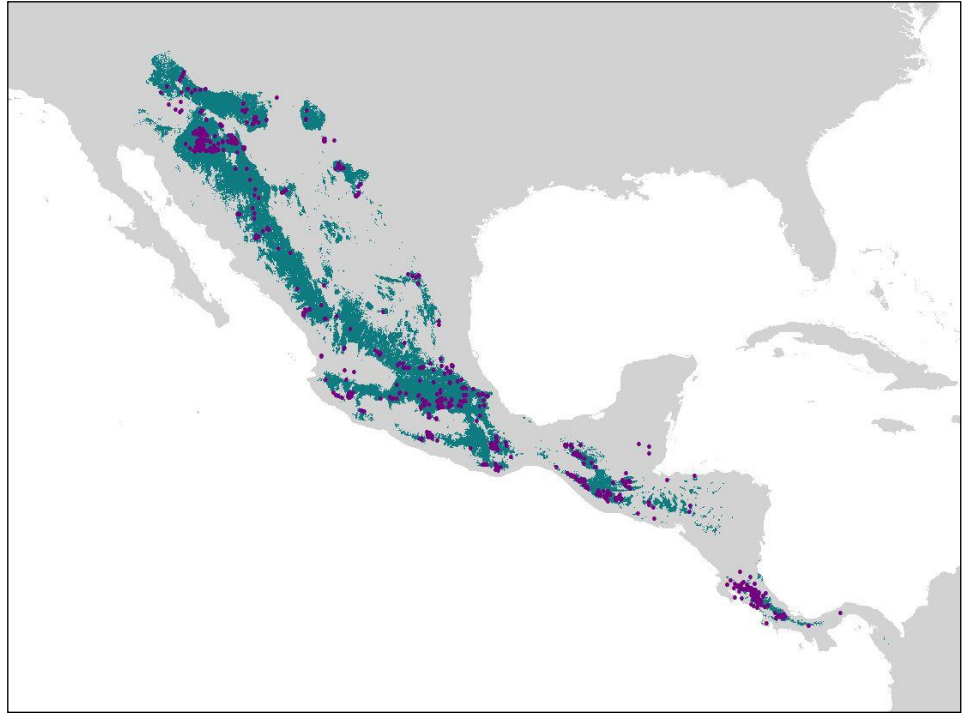
Hylocharis leucotis



Colibri thalassinus



Eugenes fulgens



Perfil bioclimático de las especies incluidas en el proyecto. Para la construcción de esta tabla se utilizaron solamente los registros correctos, de acuerdo con la revisión cuidadosa que realizamos en todo el proceso de control de calidad de datos.

Variables ambientales	No. de localidades	Media	Valor mínimo	Valor máximo	Desviación estándar
<i>Artibeus jamaicensis</i>	2094				
BIO2		116	56	186	23.03
BIO4		1579	112	6034	788.01
BIO5		327	136	410	28.9
BIO6		158	2	229	37.6
BIO12		1388	224	5693	827.08
BIO13		259	69	767	120.8
BIO14		18	0	300	34.23
BIO15		76	10	129	24.55
<i>Glossophaga soricina</i>	2063				
BIO2		117	62	188	22.18
BIO4		1592	112	6377	947.17
BIO5		329	136	410	29.94
BIO6		157	-34	232	39.06
BIO12		1442	0	6300	815.28
BIO13		269	0	767	118.10
BIO14		15	0	300	34.26
BIO15		77	0	197	25.49
<i>Leptonycteris yerbabuenae</i>	375				
BIO2		146	91	189	19.67
BIO4		2083	624	7737	1407.98
BIO5		336	217	403	30.38
BIO6		106	-48	217	46.71

Variables ambientales	No. de localidades	Media	Valor mínimo	Valor máximo	Desviación estándar
BIO12		848	95	3300	412.88
BIO13		206	22	665	86
BIO14		3	0	75	11.77
BIO15		100	51	122	14.25
<i>Hylocharis leucotis</i>	1089				
BIO2		130	85	199	22.73
BIO4		1562	207	7912	1702.53
BIO5		258	114	377	38.03
BIO6		60	-75	176	44.47
BIO12		1214	227	4737	742.79
BIO13		250	42	775	126.51
BIO14		9	1	134	15.37
BIO15		85	38	116	12.67
<i>Colibri thalassinus</i>	1038				
BIO2		104	68	188	21.8
BIO4		589	103	3131	518.69
BIO5		241	78	347	41.81
BIO6		95	-36	221	44.42
BIO12		2054	356	4700	917.52
BIO13		303.5	67	774	132.56
BIO14		40	0	218	33.82
BIO15		56	11	105	21.43
<i>Eugenes fulgens</i>	1355				
BIO2		145	73	206	32.1
BIO4		1983	207	7906	2827.31
BIO5		272	38	408	55.25

Variables ambientales	No. de localidades	Media	Valor mínimo	Valor máximo	Desviación estándar
BIO6		31	-131	221	62.18
BIO12		922	191	4737	1089.93
BIO13		192	27	775	159.7
BIO14		8	1	154	22.89
BIO15		70	24	112	15.89