

UNIVERSIDAD DE EL SALVADOR
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MATEMÁTICA
ESCUELA DE BIOLOGÍA



**“DISTRIBUCIÓN ALTITUDINAL DE MURCIÉLAGOS FILOSTÓMIDOS
(CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE) EN LA ZONA CENTRAL DE
CHALATENANGO, EL SALVADOR”**

PRESENTADO POR:
RAQUEL CONCEPCIÓN ALVARADO LARIOS

PARA OPTAR AL GRADO DE:
LICENCIADA EN BIOLOGÍA

CIUDAD UNIVERSITARIA, SAN SALVADOR, MARZO 2019

UNIVERSIDAD DE EL SALVADOR
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MATEMÁTICA
ESCUELA DE BIOLOGÍA

**“DISTRIBUCIÓN ALTITUDINAL DE MURCIÉLAGOS FILOSTÓMIDOS
(CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE) EN LA ZONA CENTRAL DE
CHALATENANGO, EL SALVADOR”**

PRESENTADO POR:
RAQUEL CONCEPCIÓN ALVARADO LARIOS

PARA OPTAR AL GRADO DE:
LICENCIADA EN BIOLOGÍA

DOCENTE ASESORA:
Ms. D. VIRGINIA GERALDINE RAMÍREZ

CIUDAD UNIVERSITARIA, SAN SALVADOR, MARZO 2019

UNIVERSIDAD DE EL SALVADOR
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MATEMÁTICA
ESCUELA DE BIOLOGÍA

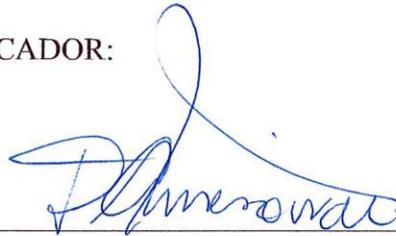
**“DISTRIBUCIÓN ALTITUDINAL DE MURCIÉLAGOS FILOSTÓMIDOS
(CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE) EN LA ZONA CENTRAL DE
CHALATENANGO, EL SALVADOR”**

PRESENTADO POR:
RAQUEL CONCEPCIÓN ALVARADO LARIOS

PARA OPTAR AL GRADO DE:
LICENCIADA EN BIOLOGÍA

TRIBUNAL CALIFICADOR:

LICDA. DORA ALICIA ARMERO DURÁN



LIC. JOSÉ DAVID PABLO CEA



Ms. D. VIRGINIA GERALDINE RAMÍREZ



CIUDAD UNIVERSITARIA, SAN SALVADOR, MARZO 2019

UNIVERSIDAD DE EL SALVADOR

RECTOR

MTRO. ROGER ARMANDO ARIAS ALVARADO

VICERRECTOR ACADÉMICO

DR. MANUEL DE JESÚS JOYA ÁBREGO

VICERRECTOR ADMINISTRATIVO

ING. NELSON BERNABÉ GRANADOS

SECRETARIO GENERAL

LIC. CRISTÓBAL HERNÁN RÍOS BENÍTEZ

FISCAL

LIC. RAFAEL HUMBERTO PEÑA MARÍN

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MATEMÁTICA

DECANO

LIC. MAURICIO HERNÁN LOVO CÓRDOVA

VICE DECANO

LIC. CARLOS ANTONIO QUINTANILLA APARICIO

DIRECTORA ESCUELA DE BIOLOGÍA

M. Sc. ANA MARTHA ZETINO

DEDICATORIA

A mis padres.

AGRADECIMIENTOS

A Geraldine Ramírez, por su asesoría, amistad, sugerencias y paciencia en la realización de esta investigación.

A Dora Alicia Armero Durán y José David Pablo Cea, por su amistad, evaluaciones, observaciones y sugerencias a este documento, que permitieron mejorarlo.

A los dueños de las propiedades que visité, porque sin interés alguno me brindaron apoyo para realizar la fase de campo: César Galeano y familia, René Aguilar y familia, Armando Duarte y familia, al Sr. Wil Reyes. De igual forma, a las personas que me tomaron como parte de su propia familia: Luz Díaz, Niña Sonia, Lili Galeano, Toñi León, Daniel Vásquez y familia.

Al Programa de Conservación de Murciélagos de El Salvador por patrocinar parte de la investigación. En especial a Luis Girón y Melissa Rodríguez, así como a los demás miembros por su amistad y consejos.

A mis compañeros del Museo de Historia Natural de El Salvador: Eunice Echeverría, Jenny Menjívar, Gabriel Cerén, René Gregorio “Don Goyo” (QEPD) y a mis demás compañeros, por todo el apoyo brindado durante el proceso.

A Abel Alexei Aguilar Platero, por sus enseñanzas y ayudarme en la elaboración del mapa.

A Adriana Arias Aguilar, por sus sugerencias para suplir inconvenientes en campo, además de brindarme literatura.

A mi familia, porque sin su apoyo no hubiese podido lograr todo lo alcanzado hasta hoy.

A mis amigos y colegas, que desde el inicio hasta la culminación de este trabajo han estado presentes, brindándome su apoyo: Jeniffer, César, Ricardo, Guadalupe, Ronald, Gretel, Andrea, Lucía, Karla, Margarita, Raúl, Maryory, Francisco, Néstor, Yader, Jenny Maribel, Emanuel, Aaron, Diego, Abizaí, Iliana, Roberto Amado, Alejandra, Thomas, Claudia Carolina y Saúl.

ÍNDICE

Contenido	Número de página
ÍNDICE DE TABLAS.....	xi
ÍNDICE DE FIGURAS	xii
RESUMEN.....	15
I. INTRODUCCIÓN.....	16
II. OBJETIVOS.....	16
2.1 Objetivo general.....	17
2.2 Objetivos específicos	17
III. FUNDAMENTO TEÓRICO.....	18
3.1 Antecedentes	18
3.2 Generalidades de los murciélagos.....	19
3.2.1 Familia Phyllostomidae	19
3.2.1.1 Subfamilia Phyllostominae	20
3.2.1.2 Subfamilia Glossophaginae.....	21
3.2.1.3 Subfamilia Carollinae.....	21
3.2.1.4 Subfamilia Stenodermatinae	21
3.2.1.5 Subfamilia Desmodontinae	21
3.3 Diversidad de especies en gradientes altitudinales	22
3.4 Factores que limitan la distribución de los organismos	22
3.4.1 Temperatura.....	23
3.4.2 Humedad.....	23
3.5 Patrones de distribución altitudinal de los murciélagos.....	24
3.5.1 Patrones de distribución altitudinal en los murciélagos de la familia Phyllostomidae	25

IV.	MATERIALES Y MÉTODOS.....	27
4.1	Ubicación y descripción del área de estudio.....	27
4.2	Características físicas.....	27
4.2.1	Topografía.....	27
4.2.2	Clima.....	27
4.2.3	Hidrología.....	28
4.2.4	Suelos.....	28
4.2.5	Zonas de vida.....	29
4.3	Vegetación.....	30
4.4	Fauna.....	31
4.5	Toma de datos en campo.....	31
4.5.1	Período de muestreo.....	31
4.5.2	Caracterización de estratos.....	32
4.5.3	Sitios de muestreo.....	32
4.5.4	Captura e identificación.....	35
4.5.5	Esfuerzo de muestreo.....	36
4.5.6	Variables meteorológicas.....	36
4.6	Análisis de datos.....	36
4.6.1	Riqueza.....	37
4.6.1.1	Estimadores de riqueza.....	37
4.6.1.1.1	Chao 1.....	37
4.6.1.1.2	ACE (Abundance Coverage Estimator).....	37
4.6.1.1.3	Estimador Jackknife 1.....	38
4.6.2	Diversidad.....	38
4.6.2.1	Índice de Shannon-Wiener.....	39

4.6.2.2 Índice de Margalef.....	39
4.6.2.3 Índice de Simpson	39
4.6.2.4 Curvas de rarefacción	40
4.6.2.5 Curvas de rango-abundancia o abundancias relativas.....	40
4.6.2.5 Índice de Morisita-Horn	40
4.6.3 Pruebas de normalidad: Shapiro-Wilk.....	41
4.6.4 Coeficiente de correlación de Pearson.....	41
4.6.5 Análisis de correspondencia canónica.....	42
V. RESULTADOS	43
5.1 Composición de especies	43
5.2 Diversidad y distribución de las especies de murciélagos	46
5.2.1 Riqueza.....	46
5.2.2 Estimadores de riqueza.....	47
5.2.3 Diversidad de murciélagos	49
5.3 Estructura	51
5.3.1 Sexos.....	51
5.3.2 Estados reproductivos.....	53
5.3.2.1 Machos	53
5.3.2.2 Hembras	54
5.3.3 Edades.....	56
5.3.4 Nichos tróficos.....	57
5.4 Correlaciones con las variables meteorológicas	59
5.5 Variación de la diversidad de especies de murciélagos con respecto al recambio de vegetación.....	61

VI.	DISCUSIÓN.....	65
VII.	CONCLUSIONES.....	73
VIII.	RECOMENDACIONES	75
IX.	REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	76
X.	ANEXOS.....	85

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Listado de especies capturadas en la zona central del departamento de Chalatenango, de noviembre de 2015 a junio de 2016.....	43
Tabla 2. Especies de murciélagos capturadas a lo largo del gradiente altitudinal, de noviembre de 2015 a junio de 2016.....	44
Tabla 3. Abundancias totales de las especies de murciélagos capturadas durante cada muestreo, de noviembre de 2015 a junio de 2016 (“Tr. Lluv-sec”= Transición lluviosa-seca, “Ép-Sec”= Época seca, “Tr. Sec-lluv”= Transición seca-lluviosa, “Ép-Lluv”=Época lluviosa).....	45
Tabla 4. Especies estimadas y capturadas a lo largo del gradiente altitudinal, con los estimadores de riqueza: Chao 1, ACE y Jackknife 1.	47
Tabla 5. Listado de las especies capturadas en el estudio, pero denotando los estratos en que estaban presentes cada una (“X”= presencia, “-”= ausencia).....	49
Tabla 6. Resultados del índice de Morisita-Horn para los cuatro estratos del gradiente altitudinal de noviembre de 2015 a junio de 2016.	51
Tabla 7. Abundancia de las especies con respecto a las formaciones vegetales presentes en el gradiente altitudinal.	62

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1. Presencia de hoja nasal, en un individuo perteneciente a la familia Phyllostomidae (*Trachops cirrosus*), junto a otras características, que varían de subfamilia a subfamilia y de especie a especie (Tomado de: Timm et al. 1999). 20
- Figura 2. Ubicación de las estaciones de muestreo en el gradiente altitudinal en la zona central de Chalatenango; asimismo, pueden observarse los estratos del gradiente. Los puntos naranjas indican las cabeceras municipales y los puntos blancos, indican las estaciones de muestreo. Elaborado por: Abel Alexei Argueta Platero y Raquel Concepción Alvarado Larios. 34
- Figura 3. Proceso de captura e identificación de los murciélagos: (3A y 3B): Colocación de redes, (3C): liberación de un individuo, (3C): identificación del murciélago, en la fotografía, determinando edad. 35
- Figura 4. Abundancias relativas de los individuos capturados de noviembre de 2015 a junio de 2016, en cuanto al gradiente altitudinal en la zona central de Chalatenango. 46
- Figura 5. Riqueza de especies que se mostró en el gradiente altitudinal, durante noviembre de 2015 a junio de 2016. Puede notarse que el estrato 1 y 3 poseen igual número de especies, a diferencia del estrato 2 y 4; sin embargo, debe notarse que en el estrato 4 sólo se tuvo el registro de dos especies durante todo el estudio. 47
- Figura 6. Curvas de acumulación de especies por cada estrato establecido en el gradiente altitudinal; los datos provienen del período de noviembre de 2015 a junio de 2016; la escala del eje Y se ajustó al número total de especies capturadas para todo el gradiente, de esta forma poder comparar mejor todos los estratos. 48

Figura 7. Curvas de rango-abundancia, representando a los cuatro estratos del gradiente altitudinal; cada especie está descrita por dos prefijos: dos letras del género y dos de la especie.	50
Figura 8. Machos y hembras con respecto al gradiente altitudinal, capturados durante noviembre de 2015 a junio de 2016.....	52
Figura 9. Proporción de sexos durante el estudio, las cuales se diferencian por cada muestreo.	52
Figura 10. Estado reproductivo en machos con respecto al gradiente altitudinal, capturados en la zona central de Chalatenango de noviembre de 2015 a junio de 2016.....	53
Figura 11. Estado reproductivo en machos, con respecto a las épocas y transiciones de noviembre de 2015 a junio de 2016.....	54
Figura 12. Estado reproductivo en hembras con respecto al gradiente altitudinal, capturadas en la zona central de Chalatenango de noviembre de 2015 a junio de 2016.....	55
Figura 13. Estado reproductivo en hembras durante las épocas y transiciones de noviembre de 2015 a junio de 2016.....	55
Figura 14. Edad de los individuos con respecto al gradiente altitudinal, capturados en la zona central de Chalatenango de noviembre de 2015 a junio de 2016.....	56
Figura 15. Edad de los individuos capturados durante las épocas y transiciones de noviembre de 2015 a junio de 2016.....	57
Figura 16. Nichos tróficos a los que pertenecen los individuos con respecto al gradiente altitudinal, capturados en la zona central de Chalatenango de noviembre de 2015 a junio de 2016.	58

Figura 17. Nichos tróficos a los que pertenecen los individuos capturados durante las épocas y transiciones de noviembre de 2015 a junio de 2016..... 58

Figura 18. (A) Variabilidad de la temperatura durante el estudio en los cuatro estratos, (B) variabilidad de la humedad relativa durante el estudio en los cuatro estratos; (C) correlación de la temperatura con la diversidad de los cuatro estratos durante el estudio, (D) correlación de la humedad relativa con la diversidad de los cuatro estratos durante el estudio. 60

Figura 19. Riqueza de especies, de acuerdo a las formaciones vegetales (Lauer 1954) encontradas en la zona central de Chalatenango, de noviembre de 2015 a junio de 2016... 61

Figura 20. Curvas de rango-abundancia, representando a las tres formaciones vegetales presentes en el gradiente altitudinal; cada especie está descrita por dos prefijos: dos letras del género y dos de la especie. 63

Figura 21. Gráfico del ACC, donde puede notarse la influencia de las variables de la vegetación (riqueza: Veg.S) y la elevación (Elev) sobre las especies de murciélagos presentes en el gradiente altitudinal de la zona central de Chalatenango. Cada especie se puede identificar con la primera letra del género y las siguientes dos letras de la especie. . 64

RESUMEN

Se presentan los resultados sobre la distribución de murciélagos filostómidos a lo largo de un gradiente altitudinal con cuatro estratos, ubicado en la zona central de Chalatenango, El Salvador. Esto se determinó mediante el establecimiento de estratos (E1: 350-800 m.s.n.m; E2: 800-1,200 m.s.n.m; E3: 1200-1800 m.s.n.m. y E4: 1800-2730 m.s.n.m.), con tres estaciones de muestreo cada uno; en total, doce estaciones de muestreo para todo el gradiente. Las estaciones de muestreo fueron visitadas en cuatro ocasiones: la transición lluviosa-seca (noviembre 2015), época seca (febrero 2016), transición seca-lluviosa (abril 2016) y época lluviosa (junio 2016). Se registraron 19 especies, pertenecientes a las 5 subfamilias de la familia Phyllostomidae; las especies más abundantes fueron *Glossophaga soricina* (19.25%), *G. commissarisi* (13.10%), *Artibeus jamaicensis* (9.52%), *A. lituratus* (9.13%), *Sturnira parvidens* (8.13%), *Carollia subrufa* (7.74%), *S. hondurensis* (7.14%), *G. leachii* (6.35%) y *A. toltecus* (5.16%). La estructura de los murciélagos se analizó a través de su sexo, estado reproductivo, edad y nicho trófico. Se registró que el inicio de la época de reproducción fue durante la transición seca-lluviosa, asimismo la mayor abundancia de individuos jóvenes durante la época lluviosa demuestra que se dieron los primeros alumbramientos. Los nichos tróficos, presentaron diferencias sobre los murciélagos hematófagos y omnívoros, donde los primeros se registraron hasta el Estrato 2 y los segundos se registraron hasta el Estrato 3. La mayor diversidad se presentó en el Estrato 3 ($H'=2.46$, $\lambda=0.89$, $D_{Mg}=3.0$) y la menor en el Estrato 4 ($H'=0.68$, $\lambda=0.48$, $D_{Mg}=0.32$). La similitud entre los estratos fue mayor entre el Estrato 2 y Estrato 3 ($I_{M-H}=0.48$) y la mayor disimilitud la tuvo el Estrato 4 con el resto del gradiente. Los datos obtenidos de temperatura (T°) y humedad relativa (HR) se analizaron mediante la prueba paramétrica de Pearson, para comprobar si existía correlación entre dichas variables y la diversidad (H') de murciélagos. Se analizó si el recambio de las formaciones vegetales presentaban una influencia en la diversidad, mediante un análisis de correspondencia canónica, para los resultados obtenidos mostró que la elevación (por ende, T° y HR) tiene mayor influencia en la distribución de los murciélagos. Sin embargo, la vegetación mostró una fuerte influencia sobre la distribución de los murciélagos del estrato más bajo del gradiente.

I. INTRODUCCIÓN

La altitud posee una marcada influencia en la diversidad de especies, ya que a medida aumenta la altitud, disminuye la diversidad. Esto se debe no sólo a la altitud, sino a otros factores que son influenciados por la misma; uno de los más notorios es el clima, ya que la temperatura disminuye al ascender por una ladera montañosa (Ayllón 2003); lo que da como resultado, la formación de diferentes tipos de vegetación (Ferrerías-Chasco y Fidalgo-Hijano 1999), que representan una diversidad de recursos para especies de animales vertebrados, además el clima influye de manera directa sobre éstos, debido a que algunos poseen restricciones térmicas para ciertos tipos de clima (Hawkins 2003; McCain 2006, 2007).

Para el caso de los murciélagos, se sabe que su diversidad de especies disminuye con la altitud, en el caso de los filostómidos, tienen mayores limitantes fisiológicas para poder desplazarse a altitudes mayores a los 2,500 msnm; a diferencia de los murciélagos insectívoros que pueden desplazarse a mayores altitudes. La familia Phyllostomidae posee gran importancia en el ecosistema para la regeneración de muchas especies vegetales, así como para la polinización de especies que sólo florecen durante la noche y para el control de pequeños vertebrados (LaVal y Rodríguez-Herrera 2002).

En El Salvador, la mayoría de estudios realizados en fauna quiróptera, se han llevado a cabo principalmente en el departamento de Santa Ana (Aldana et al. 2004; Girón 2005; Fajardo 2011; Ramos y Rauda 2012; Morales-Rivas 2016; Quijano-Vásquez 2017; González-Linares et al. 2017) y un estudio en La Libertad (Romero 2011).

En el departamento de Chalatenango, existen pocos estudios de esta índole, lo que propicia al desconocimiento de la riqueza natural de dicho departamento. Por esta razón, se realizó el estudio en la zona central del mismo, ya que su relieve da la pauta para la formación de diferentes zonas climáticas. Esto da como resultado una gran variedad de ecosistemas; además, el departamento sufre constantemente la fragmentación de ecosistemas (OEA 1974; MAG 2013).

II. OBJETIVOS

2.1 Objetivo general

Estimar la distribución altitudinal de murciélagos filostómidos en la zona central de Chalatenango.

2.2 Objetivos específicos

- Conocer la composición, estructura y diversidad de murciélagos filostómidos en un gradiente altitudinal de la zona central de Chalatenango.
- Correlacionar las variables climáticas con la diversidad de murciélagos filostómidos en el gradiente altitudinal.
- Analizar si el cambio de especies vegetales a lo largo del gradiente altitudinal causa variación en la diversidad de murciélagos filostómidos.

II. FUNDAMENTO TEÓRICO

3.1 Antecedentes

Las investigaciones con quirópteros en El Salvador, tienen un estudio pionero en la década de los años 1950, cuando Heinz Felten publicó una serie de artículos con las descripciones de los murciélagos presentes en el país y junto con ello claves taxonómicas para identificarlos (Felten 1955, 1956a, 1956b, 1956c, 1956d, 1957).

Tras varias décadas, a inicios de los 2000, empezó el auge de investigaciones de estos mamíferos. Aldana et al. (2004), fueron los primeros en realizar una investigación de este tipo, seguido de Girón (2005); hasta llegar al 2010 con Fajardo y su estudio de composición y diversidad de murciélagos; todos estos realizados en el departamento de Santa Ana. En 2011, Romero, realiza un estudio de la estructura poblacional en una especie en particular *Carollia subrufa*, dicho estudio realizado, esta vez en el departamento de La Libertad. Posterior a estos autores, Morales-Rivas (2016), González-Linares et al. (2017) y Quijano-Vásquez (2017) realizaron investigaciones con murciélagos, también en el departamento de Santa Ana. De los cuales, ningún estudio consideró la distribución altitudinal de los murciélagos.

En el área centroamericana, principalmente con murciélagos se han hecho algunos estudios sobre gradientes altitudinales (Echeverría-Tello 2013). En cuanto a América Latina, se han realizado estudios en México con distribución altitudinal de mastofauna y diversidad de murciélagos en un gradiente altitudinal (Sánchez-Cordero 2001; Vargas-Contreras y Hernández-Huerta 2001; Briones-Salas et al. 2005) y en regiones de América del Sur, con análisis de distribución altitudinal de mamíferos pequeños, diversidad y distribución de fauna quiróptera, análisis biogeográfico y estudios de patrones altitudinales de una especie en particular (Vivar-Pinares 2006; Bejarano-Bonilla et al. 2007; Flores-Saldaña 2008; Cadenillas-Ordinola 2010; Sánchez y Glannini 2014; Martins et al. 2015).

Para el caso del departamento de Chalatenango, actualmente, sólo cuenta con tres investigaciones de carácter biológico (Rivera-Ayala y Flores-Martínez 2016; Vásquez-Díaz 2017; Pineda-Menjívar y Rojas-Mata 2017); además de un estudio microclimático (Salazar

2010). Sin embargo, también se han realizado investigaciones de carácter agrario o farmacéutico en el departamento (Campos et al. 2005; Alarcón e Ibañez 2008).

3.2 Generalidades de los murciélagos

Los murciélagos se clasifican en el orden Chiroptera, siendo este el segundo orden más diverso de la clase Mammalia. Entre las características peculiares de estos organismos se encuentran sus patrones de actividad, siendo activos principalmente en horas nocturnas y crepusculares. Se diferencian del resto de mamíferos por poseer la capacidad del vuelo (LaVal y Rodríguez-Herrera 2002; Torres-Flores y Guevara-Chumacero 2010).

Clásicamente el orden Chiroptera se divide en dos subórdenes: el Megachiroptera y el Microchiroptera. El primero lo constituyen los llamados zorros voladores, cuya distribución se encuentra en regiones tropicales y subtropicales del viejo mundo; el segundo y el más diverso, se encuentra distribuido en todo el mundo, contando con una mayor riqueza en las zonas tropicales (Morton 1989; LaVal y Rodríguez-Herrera 2002; Simmons 2005). Actualmente, gracias a estudios moleculares, los subórdenes antes mencionados se han reclasificado en Yinpterochiroptera (murciélagos del viejo mundo) y Yangochiroptera (murciélagos del nuevo mundo) (Teeling et al. 2005; Torres-Flores y Guevara-Chumacero 2010).

3.2.1 Familia Phyllostomidae

La familia Phyllostomidae, está distribuida principalmente en los trópicos de América. Se encuentra dentro de la superfamilia Noctilionoidea, del suborden Yangochiroptera; dentro de esta superfamilia, la familia Phyllostomidae es de las más numerosas (Zhao et al. 2011). Agrupa cinco subfamilias: Phyllostominae, Carrollinae, Glossophaginae, Stenodermatinae y Desmodontinae (LaVal y Rodríguez-Herrera 2002).

Los murciélagos de esta familia se caracterizan por poseer una peculiar estructura en forma de hoja nasal, extendida libremente por encima de las fosas nasales, también la presencia de una membrana en forma de herradura que envuelva dichas fosas desde abajo (Figura 1). Los miembros pertenecientes a esta familia, varían mucho en tamaño (LaVal y Rodríguez-Herrera 2002).

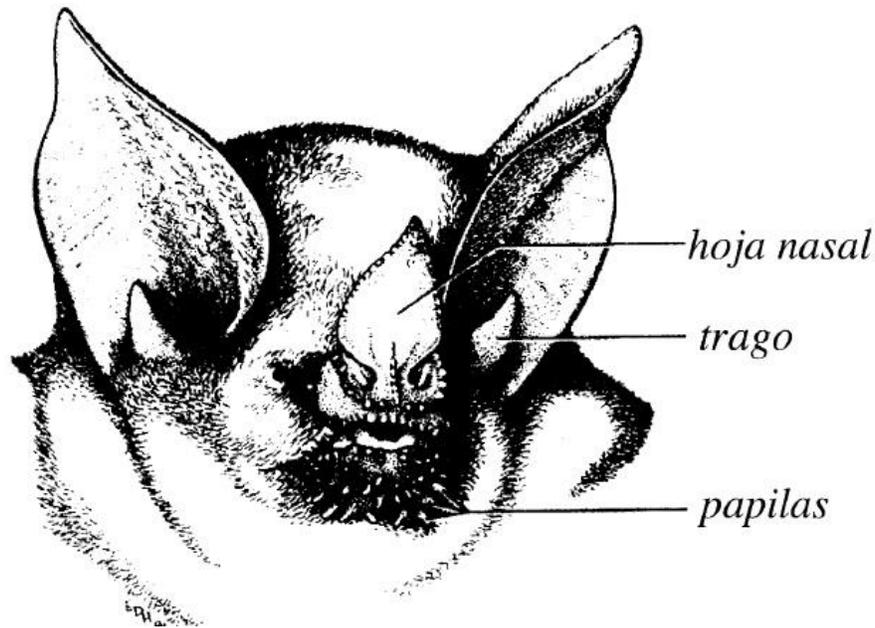


Figura 1. Presencia de hoja nasal, en un individuo perteneciente a la familia Phyllostomidae (*Trachops cirrosus*), junto a otras características, que varían de subfamilia a subfamilia y de especie a especie (Tomado de: Timm et al. 1999).

Los murciélagos pertenecientes a esta familia se alimentan principalmente de frutos y néctar, aunque también miembros de algunas subfamilias tienen hábitos alimentarios carnívoros y hematófagos (LaVal y Rodríguez-Herrera 2002).

Las subfamilias mencionadas anteriormente, se describen a continuación:

3.2.1.1 Subfamilia Phyllostominae

La mayoría de los murciélagos de esta subfamilia son carnívoros; tienen la peculiar característica de que la hoja nasal y las orejas son muy largas, además de poseer un uropatagio muy largo, con alas anchas. Los tamaños de los organismos agrupados en esta subfamilia son variados, encontrándose desde muy grandes (*Vampyrum spectrum*) hasta muy pequeños. Su vuelo es lento y generalmente se desplazan en bosques primarios, buscando presas en diferentes micro hábitats (suelo, troncos de árboles y vegetación); el tamaño de éstas varía, desde pequeños artrópodos, hasta vertebrados (aves y pequeños mamíferos) (LaVal y Rodríguez-Herrera 2002).

3.2.1.2 Subfamilia Glossophaginae

Los individuos pertenecientes a esta familia son pequeños, con adaptaciones anatómicas especializadas para poder alimentarse del néctar de las flores; incluyendo un hocico muy largo y angosto, que se rodea de pelos largos sensoriales, una lengua muy larga. Poseen la capacidad de permanecer suspendidos en el aire; su uropatagio es corto, algunas veces inexistente. Su función en el ecosistema es notoria, al ser polinizadores importantes en los bosques tropicales (LaVal y Rodríguez-Herrera 2002).

3.2.1.3 Subfamilia Carollinae

Tienen una característica muy conspicua, al poseer una hilera de verrugas en forma de U, en torno a una verruga central de mayor tamaño en la barbilla y una pequeña cola en el uropatagio. Se diferencian de los demás grupos de murciélagos por poseer una preferencia alimentaria por plantas del género *Piper*. Además de sus verrugas características, son considerablemente abundantes, principalmente en zonas alteradas y debido a su preferencia con el *Piper*, son distribuidores de plantas pioneras en bosques tropicales (LaVal y Rodríguez-Herrera 2002).

3.2.1.4 Subfamilia Stenodermatinae

Es la subfamilia más numerosa; en esta se encuentran los murciélagos frugívoros, donde estos carecen de cola y su uropatagio es muy pequeño (incluso puede estar ausente). Su cara es más aplanada, con ojos muy grandes, a diferencia de las demás subfamilias; muchas especies poseen líneas faciales y dorsales; son importantes en la dispersión de semillas de diversas especies de plantas en los bosques tropicales (LaVal y Rodríguez-Herrera 2002).

3.2.1.5 Subfamilia Desmodontinae

Son los llamados murciélagos vampiros, se diferencia de las demás subfamilias por alimentarse de sangre; debido a ello, se reconocen fácilmente ya que la hoja nasal se ha modificado en una almohadilla plana y larga, además de sus incisivos superiores están modificados para poder alimentarse. Sus pulgares son alargados y sus alas poseen una musculatura y estructura ósea muy especializada; que les permite correr y brincar en el suelo para atacar a su presa. Sólo existen tres especies en esta subfamilia, de la cual sólo

una se alimenta de sangre de mamíferos, las otras dos se alimentan de sangre de aves (LaVal y Rodríguez-Herrera 2002).

3.3 Diversidad de especies en gradientes altitudinales

El patrón de distribución más comúnmente observado es el decrecimiento de la riqueza de especies a medida aumenta la altitud. Cuando se compara esos extremos es obvio que se encontrará menor riqueza en los topes de tierras altas que de las tierras bajas; debido a los marcados cambios en el clima, comunidades vegetales y comunidades de fauna que se toman en cuenta para la formulación de numerosos conceptos ecológicos como la teoría de nichos, zonas de vida, ensamblaje de especies y la biogeografía de islas (Grytnes y McCain 2007).

Sin embargo, cuando se hacen conclusiones a base de las pruebas de correlaciones con la altitud, muchas veces dichas pruebas ignoran que los estratos medios tienen mayor número de especies que los estratos bajos (Rahbek 1995).

En cuanto a patrones de distribución en gradientes altitudinales se mencionan cuatro: a) la disminución de la riqueza de especies, a medida aumenta la altitud; b) la zona baja tiene considerablemente un alto número de especies, manteniéndolo, luego la riqueza decrece a medida aumenta la altitud; c) existe un pico de riqueza en las elevaciones medias, donde la riqueza se ve disminuida en tierras bajas y altas; d) la riqueza de especies se ve aumentada en la zona media, pero con una considerable reducción en el gradiente de mayor altitud (McCain y Grytnes 2010).

La estructura de una comunidad puede ser expresada como un patrón o una organización física de la comunidad; es decir, en cómo está distribuida la diversidad (Franklin et al. 1981; Noss 1990). En estudios con murciélagos la estructura se basa principalmente en los nichos tróficos (Medellín 1993, Aguirre 2002), aunque también se toman en cuenta datos de sexo, edad, estados reproductivos, entre otros.

3.4 Factores que limitan la distribución de los organismos

Los factores que tienen influencia en la distribución de los organismos son numerosos. Dichos factores pueden influir de formas distintas para cada taxón (Krebs 1985). Para el caso de pequeños mamíferos, los principales factores que influyen su

distribución altitudinal son: los climáticos, principalmente la temperatura y la humedad (disponibilidad de agua); las cuales influenciarán de manera directa en sus recursos alimentarios y por ende su presencia en un lugar determinado (Hawkins 2003; McCain 2006, 2007).

3.4.1 Temperatura

Debido a que la luz solar no llega de igual forma a todo el globo terráqueo, la temperatura posee drásticas diferencias sobre el globo, esto influye en la diversidad de especies. Las diferencias en la riqueza de las comunidades de especies, es notoria al comparar las especies de hábitats templados con las de hábitats tropicales. Los organismos tienen dos opciones a las condiciones térmicas: tolerar la temperatura del ambiente actual, o evadirla mediante adaptaciones evolutivas y genéticas (Krebs 1985).

Su influencia directa en la distribución de especies animales y vegetales, puede actuar en cualquier etapa del ciclo vital del organismo y afectar las funciones fisiológicas de éste; además de influir de manera indirecta en la capacidad de competencia, resistencia a enfermedades, depredación, recurso alimentario (en el caso de especies animales), entre otros (Krebs 1985).

La altitud tiene influencia sobre la temperatura, ya que ésta disminuye 0.6 °C cada 100 m; obteniendo como resultado, la formación de diferentes tipos de vegetación o ecosistemas. Para el caso de los murciélagos se encuentra mayor riqueza donde la temperatura es alta, caso contrario donde ésta es muy baja (Krebs 1985; Ferreras-Chasco y Fidalgo-Hijano 1999; Ayllón 2003; McCain 2006).

3.4.2 Humedad

El agua por sí sola o en conjunto con la temperatura, es el factor físico más importante que ejerce influencia sobre la ecología de organismos terrestres, ya sean organismos vegetales o animales. La humedad que posee la atmósfera, es significativa; de ella, depende la pérdida de agua a través de la piel y los pulmones de los animales, quienes la necesitan para que sus sistemas excretores funcionen adecuadamente. Además, las plantas están ligadas directamente al agua, obteniéndola ya sea del suelo o de la atmósfera (Krebs 1985).

Una característica muy notoria es que la vegetación de cualquier área, es producto del clima que posea la misma; ya que los factores climáticos, principalmente la temperatura y la humedad, son los que influencia directamente en la distribución de la vegetación (Krebs 1985).

Debido a que las precipitaciones aumentan con la altitud, esto ayuda a la formación de ecosistemas característicos, como los bosques nebulosos; donde las especies vegetales se caracterizan por ser menos resistentes a la escasez de humedad, a diferencia de las especies distribuidas a menor altitud (Krebs 1985; Ferreras-Chasco y Fidalgo-Hijano 1999).

Además la disponibilidad de agua, tiene que ser suficiente para la presencia de numerosas especies de organismos; en especial, para los murciélagos donde la riqueza de dichos organismos, se ve aumentada, donde el agua tiene mayor disponibilidad (McCain 2006).

La humedad en el ambiente puede darse a través de las precipitaciones, nubosidades y formaciones de nieblas (Ayllón 2003).

La temperatura y humedad que posee un gradiente altitudinal, determina los picos de riqueza de murciélagos. En algunos casos la mayor riqueza se da en altitudes medias, debido a que la base de la montaña posee altas temperaturas y poca humedad. Contrario en donde la base de la montaña presenta mayor humedad, puede observarse que la riqueza de murciélagos va disminuyendo de forma lineal, al incrementar el gradiente (McCain 2006, 2007).

3.5 Patrones de distribución altitudinal de los murciélagos

En el nuevo mundo se han realizado algunos estudios para poder estimar la distribución de los murciélagos, dividiendo a menudo las comunidades por familia (Stevens 2004).

Las comunidades de murciélagos presentan patrones característicos en su distribución altitudinal, la cual como se mencionó anteriormente está ligada a la temperatura y humedad; por ello, hay una disminución lineal de la riqueza en ambientes húmedos o tropicales; y donde, la riqueza de especies se da a elevaciones medias, debido a

que la base de la montaña es seca y árida, como en muchos caso de las regiones templadas (McCain 2006, 2007). Además, también se dan patrones de distribución similares a los propuestos por el modelo nulo de efecto de dominio medio de diversidad (MDE, Mid Domain Effect por sus siglas en inglés) (Collwell y Hurt 1994), el cual plantea que es el resultado del traslape aleatorio de las especies en la distribución de los ámbitos de las especies de dominios delimitados.

Los murciélagos poseen la capacidad de reducir su metabolismo y temperatura drásticamente, lo que se conoce como torpor; lo cual se evidencia principalmente en regiones con temperaturas muy bajas. Además, necesitan tener mucha energía para poder volar, pues liberan mucho calor de esta manera; esto está ligado principalmente a su dieta, por ello es que se pueden encontrar mayor diversidad de murciélagos insectívoros a grandes altitudes, a diferencia de los murciélagos filostómidos que están acostumbrados más a climas tropicales (Graham 1983; Morton 1989).

Cuando existe una marcada influencia por la perturbación antropogénica, es decir, la fragmentación del paisaje, en numerosos estudios se ha observado que la diversidad de especies de murciélagos tiene picos en elevaciones medias (McCain 2006).

3.5.1 Patrones de distribución altitudinal en los murciélagos de la familia Phyllostomidae

Dentro de los murciélagos filostómidos, se puede observar que la riqueza de los murciélagos frugívoros está ligada principalmente al ecosistema y a la temperatura; encontrando un decrecimiento de la riqueza de elevaciones medias a altas (Graham 1983).

Para el caso de los murciélagos nectarívoros, su distribución altitudinal, está más influenciada por la temperatura que otros factores; sin embargo, muchas especies de esta familia se pueden encontrar de altitudes medias a altas (Graham 1983; LaVal y Rodríguez-Herrera 2002).

En el caso de los murciélagos carnívoros, éstos tienen su distribución más influenciada por la disponibilidad de recursos alimentarios, que por los pisos de vegetación; ya que sus presas pueden estar con menor presencia a grandes altitudes; probablemente por

ello sólo se les encuentren de altitudes bajas a medias (Graham 1983; LaVal y Rodríguez-Herrera 2002).

La distribución altitudinal de los murciélagos hematófagos, está fuertemente relacionada con la temperatura, pero débilmente asociada con los pisos de vegetación. Sin embargo, puede encontrarse en diferentes altitudes, siempre y cuando su recurso alimentario esté disponible; regresando a altitudes bajas donde se pueden encontrar sus refugios (Graham 1983).

III. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 Ubicación y descripción del área de estudio

El departamento de Chalatenango se encuentra ubicado en el norte de El Salvador, en la cordillera fronteriza con Honduras. Los municipios donde se realizó el estudio, según el Ministerio de Medio Ambiente y Recursos Naturales (MARN) (s.a.); se encuentran dentro del área protegida El Pital-La Palma, perteneciente al área de conservación Alotepeque-La Montañona.

Los sitios de muestreo se eligieron, de acuerdo al mapa de zonas climáticas de Köppen, Sapper y Lauer, el cual separa dichas zonas por su gradiente altitudinal, delimitando cada uno de ellos por una determinada altitud.

4.2 Características físicas

4.2.1 Topografía

El departamento de Chalatenango, según el Sistema Nacional de Estudios Territoriales (s.a.), se encuentra entre dos unidades morfoestructurales: la montaña fronteriza y la fosa central o graben. Los municipios en donde se realizó el estudio, se encuentran en la montaña fronteriza; con altitudes desde los 400 hasta los 2730 m.s.n.m.

4.2.2 Clima

La zona de interés en este estudio posee cuatro zonas climáticas según el mapa de Köppen, Sapper y Lauer (Anexo 1), dichas zonas, clasificadas de acuerdo a la altitud de una zona en particular. Las zonas climáticas presentes se describen a continuación:

- Awaig, sabana tropical caliente o tierra caliente, que comprende los valles interiores desde los 200 a 800 m.s.n.m.; es un clima cálido con época seca larga, caracterizado por poseer una estación seca, durante el invierno en los meses de noviembre a abril (Cardenal et al. 2000). Según el Sistema Nacional de Estudios Territoriales (SNET) (s.a.), posee temperaturas que oscilan desde los 27 a 22 °C.
- Awbig, sabana tropical calurosa o tierra templada, que comprende pequeñas planicies a superficies alomadas desde los 800 a 1,200 m.s.n.m.; es un clima cálido con época seca larga, caracterizado por una estación seca, durante el invierno; entre

los meses de noviembre a abril (Cardenal *et al.* 2000). Según el SNET (s.a.), esta zona climática posee temperaturas que oscilan desde los 22 a 20 °C, en planicies altas y 21 a 19 °C en las faldas de montañas; la temperatura del mes más caluroso es inferior a los 22 °C, sin embargo, al menos cuatro meses al año presenta temperaturas mayores a 10 °C (Cardenal *et al.* 2000).

- Cwbig, clima tropical de las alturas, aún tierra templada; comprende las planicies altas, valles y faldas de montañas desde los 1,200 a 1,800 m.s.n.m.; es un clima templado con época seca larga (Cardenal *et al.* 2000). Según el SNET (s.a.), dicha zona tiene temperaturas oscilantes de 20 a 16 °C en planicies altas y valles, con probabilidades de heladas en los meses de diciembre, enero y febrero; además con temperatura de 21 a 19 °C en las faldas de montañas, sin probabilidades de heladas (Cardenal *et al.* 2000).
- Cwbig, clima tropical de las alturas, tierra fría; se ubica en los picos y cumbres montañosas superiores a los 1,800 m.s.n.m. y los 2,700 m.s.n.m., donde se ubica el cerro “El Pital”, siendo éste el punto más alto del país, es un clima templado con época seca larga. Según el SNET (s.a.), la zona comprende temperaturas que oscilan de 16 a 10 °C en valles y hondonadas; en donde cada año hay presencia de heladas y escarchas. La estación seca en la montaña fronteriza, se ve reducida a tres o cuatro meses (Cardenal *et al.* 2000).

4.2.3 Hidrología

El área protegida, del cual forman parte algunos de los municipios del estudio (San Ignacio y La Palma); forma parte de la cuenca alta del Río Lempa, además de poseer numerosos riachuelos y ríos de considerable caudal (MARN s.a.)

4.2.4 Suelos

Según el MAG (2012), dentro de la zona de interés, se distribuyen tres tipos de suelos: litosoles, latosoles arcillo rojizos y latosoles arcillosos ácidos (Anexo 2). En la zona en donde se realizarán puntos de muestreo del municipio de Tejutla, se encuentran litosoles; en el municipio de La Palma se encuentran litosoles, latosoles arcillo rojizos y latosoles arcillosos ácidos; en cuanto al municipio de San Ignacio se encuentran principalmente latosoles arcillosos ácidos y menor proporción latosoles arcillo rojizos y litosoles.

4.2.5 Zonas de vida

El área de estudio, se encuentra en cuatro tipos de bioclimas o zonas de vida, de las seis existentes en El Salvador (Anexo 3), según la clasificación de Holdridge (1967); las cuales se describen a continuación.

- *Bosque húmedo tropical (bh-ST)*

Esta zona de vida cubre un área considerablemente extensa en el país (1, 811, 800 has.), es decir el 86.34% del territorio nacional y es la principal zona de vida en el país. La precipitación por año varía entre los 1,400 a los 2,000 mm, siendo esta última su principal característica. El patrón climático es caracterizado por ser monzónico, con época lluviosa persistente y además sus meses de sequía. Esto último da lugar a una vegetación más xerofítica, donde predominan especies caducifolias o deciduas. Esta formación del bosque, abarca desde el nivel del mar, hasta los 1,700 msnm y se divide en dos zonas (Cardenal et al. 2000):

- a) Subzona baja con temperaturas altas, denominada bosque húmedo tropical caliente.
- b) Subzona baja, llamada bosque húmedo subtropical fresco, con temperaturas inferiores a la de la subzona anterior.

La fisiografía presente en esta zona de vida es variada; con pendientes pronunciadas en la cadena volcánica y planicies costeras, donde predominan los suelos aluviales. En los sectores erosionados y de suelos pobres, abundan los “chaparrales” (*Curatella americana*), en ocasiones con asocio al nance (*Byrsonima crassifolia*) y en zonas de mayor altitud con el roble (*Quercus aleoidas*). En el área de la zona de vida húmeda subtropical caliente, las condiciones son favorables para el crecimiento de especies forestales introducidas como la “teca” (*Tectona grandis*) y “melina” (*Gmelina arborea*), las cuales están más adecuadas a este tipo de zona por su característica caducifolia (Cardenal et al. 2000).

- *Bosque muy húmedo subtropical (bmh-ST)*

La extensión que posee en el territorio salvadoreño es de 170,280 has., es decir el 8.11% del territorio. Es la zona próxima superior al húmedo subtropical (fresco), con una

precipitación anual de 1,000 a 1,500 mm, que en muchas ocasiones sobrepasa los 2,000 mm anuales (Cardenal et al. 2000).

Esta zona de vida se ubica tanto en la cadena volcánica central, como en la montaña fronteriza. Los cafetales en los suelos de esta zona (andosoles), tienen un uso muy rentable. Sobre las escorias de las áreas con suelos pocos profundos, hay presencia de la asociación de “roble” (*Q. tristis*) con algunas especies como “zopilocuavo” (*Piscidia grandiflora*), “tambor” (*Alchornea laltifolia*), “capulín” (*Trema micrantha*) y otras especies de la familia Lauraceae. A pesar, de que el área de esta zona, está siendo utilizada en algunas partes para pastoreo extensivo y agricultura de barbecho, siendo éste último el que tiene mejor uso; tiene mayor uso para el desarrollo forestal, en donde se pueden encontrar plantaciones de “ciprés” (*Cupressus lusitanica*) (Cardenal et al. 2000).

- *Bosque muy húmedo montano bajo subtropical (bmh-MB)*

Posee una extensión de 33,750 has.; es decir el 1.61% del territorio salvadoreño. Se ubica en la región de Sabanetas, La Palma y Montecristo; comprende bosques de coníferas en más del 50% de la zona de vida. La precipitación presente en dicha zona de vida está entre los 2000 y 4000 mm. Además la condensación registrada anualmente, aumenta de forma progresiva a medida aumenta la altura de la vegetación. El uso más apropiado a esta zona, debería ser la producción de agua y conservación de la zona de transición entre diferentes tipos de bosques (Cardenal et al. 2000).

- *Bosque muy húmedo montano subtropical (bmh-M)*

Es la zona de vida con menor extensión en El Salvador, con apenas unas 360 has., constituyendo el 0.02% del territorio salvadoreño y está restringida en la parte alta del cerro El Pital, en el norte del departamento de Chalatenango (Cardenal et al. 2000).

4.3 Vegetación

El área de interés, donde se ubica el gradiente altitudinal, presenta diferentes tipos de vegetación.

En las zonas bajas, existe la presencia de chaparrales, los cuales surgen sustituyendo a los pinos, cuando éstos han sido talados. Este tipo de vegetación es una variación seca del

bosque semihúmedo, la cual es una formación de vegetación con arbustos de mediana estatura (3-6 m de altura), las cuales se encuentran en suelos pobres, rocosos; principalmente en las regiones en el norte o noroeste del país. Esta vegetación recibe su nombre gracias a la predominancia del característico “chaparro” (*Curatella americana*), donde existe asociación con algunas especies arbóreas, como el “nance” (*Byrsonimia crassiflora*), la “guayaba” (*Psidium guajava*), leguminosas como el “guaje” y melastomatáceas “cirín” (Lauer 1954).

Según el MARN (s.a.) en zonas de mayor altitud hasta el cerro El Pital, se pueden encontrar principalmente pinares y asociación pino-roble y remanentes de bosque nebuloso. El área en donde se encuentra esta vegetación, existe la presencia de cuatro familias de Gimnospermas (Taxaceae, Podocarpaceae, Abietaceae y Cupressaceae). Las especies de pinos son sobresalientes, entre ellas destacan “pino blanco” (*Pinus pseudostrobus*), “pinabete-pino” (*P. ayacahuite*), “pino” (*P. tenuifolia*), “pino ocote” (*P. oocarpa*) y pinabete (*Abies guatemalensis*). El resto de vegetación característica es de “ahuehuete” (*Taxus baccatta*), numerosas epífitas, helechos arborescentes, arbustos, cipresales (*Cupressus lusitanica*) y una extensa variedad de plantas con usos medicinales.

4.4 Fauna

Estudios realizados por el MARN (s.a.), muestran el informe de aves, con énfasis en las que tienen una distribución restringida a zonas altas; entre ellas destaca el “búho cornudo” (*Bubo virginianus*), “el tecolote” (*Aegolius ridgwayi*), “chara copetona” (*Cyanolyca pumilo*, *Aphelocoma unicolor*) y otros. Asimismo, para el área de conservación Alotepeque-La Montañona se tiene el informe de numerosas especies de anfibios y reptiles con alguna categoría de amenaza, así como el caso de numerosas especies de aves y una especie de murciélago (*Myotis velifer*) (MARN 2011, 2015).

4.5 Toma de datos en campo

4.5.1 Período de muestreo

La recolecta de datos se realizó durante la época lluviosa y seca, en los meses de noviembre (transición lluviosa-seca) del año 2015, febrero (época seca), abril (transición

seca-lluviosa) y junio (época lluviosa) del año 2016. La caracterización de los estratos se realizó al mismo tiempo que la captura de individuos.

4.5.2 Caracterización de estratos

Uno de los métodos para caracterizar estratos, es la caracterización vegetal, la cual se realizó a través de transectos debido a la rapidez con la que se mide y a que las muestras vegetales presentan mayor heterogeneidad (Mostacedo y Fredericksen 2000).

El transecto es un rectángulo situado en un determinado tipo de vegetación, el tamaño puede ser variable y depende del tipo de plantas que se vayan a medir (Mostacedo y Fredericksen 2000).

Para caracterizar y describir cada estrato, en cada estación de muestreo se realizaron 3 transectos de 25 m de largo por 2 m de ancho, es decir uno por cada red de las estaciones de muestreo; totalizando 9 transectos por cada estrato, 36 por todo el gradiente; donde se tomarán datos de altura y CAP (circunferencia a la altura del pecho), de las especies arbóreas representativas de la vegetación; es decir, que se tomarán en cuenta aquellos árboles que posean un CAP mayor a 10 cm y una altura mayor a 2 m (Mostacedo y Fredericksen 2000; adecuación del método empleado por Cadenillas-Ordinola 2010); además de tomar en cuenta la fenología de la especie, para ver su estado según la estacionalidad.

Se utilizó la clasificación vegetal propuesta por Lauer (1954) para El Salvador, la cual separa las formaciones vegetales, de acuerdo a su altitud y además describe los diferentes bosques que se encuentran dentro de cada formación, en conjunto con las especies que se pueden encontrar en dichos bosques para poder categorizarlos como tal.

4.5.3 Sitios de muestreo

Se establecieron cuatro estratos, en función a las zonas climáticas de Köppen, Sapper y Lauer, siendo las siguientes (MARN 2013) (Figura 2):

1. Awaig, Sabana tropical caliente o tierra caliente (200-800 msnm, en la investigación se empezará desde los 350 msnm)
2. Awaig, Sabana tropical calurosa o tierra templada (800-1,200 msnm)
3. Cwbig, Clima tropical de las alturas, todavía tierra templada (1,200-1,800 msnm)

4. Cwbig, Clima tropical de las alturas, tierra fría (1,800-2,700 msnm)

En cada estrato, se situaron tres estaciones de muestreo. Cada estación está compuesta por 3 redes de neblina de 2.5 m de alto por 12 m de largo. Se colocaron por la tarde, para posteriormente abrirse desde las 18:00 H hasta las 00:00 H y se revisaron cada 30 minutos.

Para el muestreo se eligieron noches que no tuvieran influencia de luna llena; ya que la luz reflejada afecta en la captura efectiva de los murciélagos y mamíferos, en general. Por ello, cada estación de cada estrato, tuvo visitas alternadas durante todo el mes de muestreo; de esta forma, todas fueron muestreadas con la misma influencia lunar.

Debido a que la extensión geográfica de un gradiente posee un gran impacto sobre el patrón derivado de la riqueza de especies, el esfuerzo de muestreo y el muestreo de un gradiente corto, puede hacer que se pierdan puntos de muestreo de las bajas altitudes, por lo tanto, no se puede apreciar el cambio a lo largo del patrón de distribución de riqueza de especies del gradiente altitudinal (Rahbek 2005).

Sin embargo, para evitar ruidos en los datos, un requerimiento mínimo para cualquier conjunto de datos es elucidar la variación a lo largo de un gradiente ambiental, eso incluye datos que abarquen todo el gradiente, o al menos la parte del gradiente donde los cambios en los patrones se espera que ocurran, para poder observar el cambio en la riqueza de especies; es decir tener el mismo esfuerzo de muestreo en todos los estratos del gradiente (Rahbek 2005).

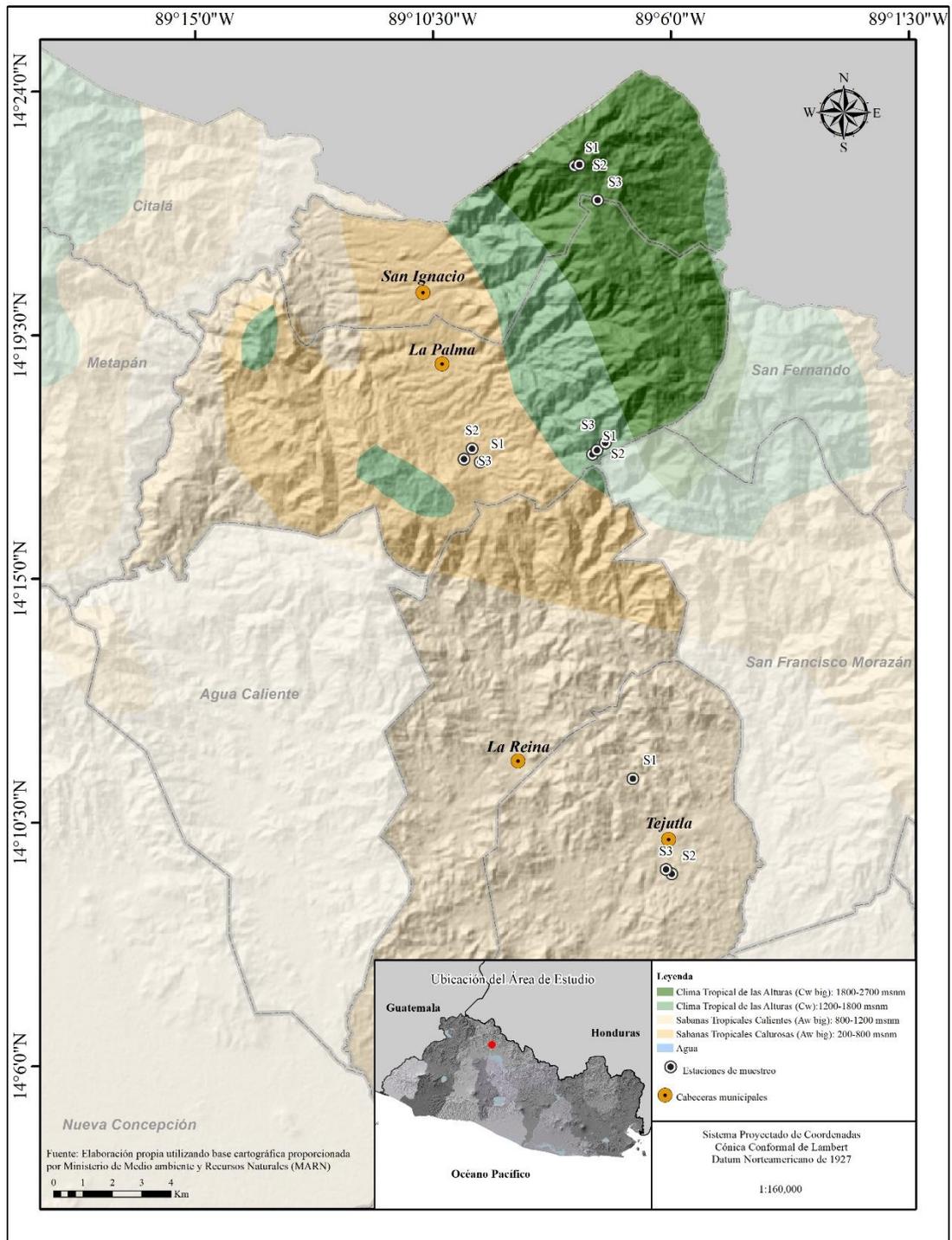


Figura 2. Ubicación de las estaciones de muestreo en el gradiente altitudinal en la zona central de Chalatenango; asimismo, pueden observarse los estratos del gradiente. Los puntos naranjas indican las cabeceras municipales y los puntos blancos, indican las estaciones de muestreo. Elaborado por: Abel Alexei Argueta Platero y Raquel Concepción Alvarado Laríos.

4.5.4 Captura e identificación

Como se mencionó anteriormente, se utilizaron 3 redes de neblina para la captura de individuos. Cuando un espécimen quedaba atrapado en las redes de neblina, se liberaba con el auxilio de guantes de cuero y bolsas de tela, posteriormente el animal se colocaba dentro de la bolsa de tela, para evitar que se lastimara (Figura 3A, B, C).

Luego los organismos se identificaron con las claves taxonómicas para murciélagos de México (Medellín et al. 2008) y Costa Rica (Timm et al. 1999; LaVal y Rodríguez-Herrera 2002), además de la guía de mamíferos de Reid (2009) y para ello se utilizó un pie de rey o calibrador vernier y una lupa (Figura 3D). Se tomaron datos de sexo, peso, edad, estado reproductivo y longitud de antebrazo.



Figura 3. Proceso de captura e identificación de los murciélagos: (3A y 3B): Colocación de redes, (3C): liberación de un individuo, (3C): identificación del murciélago, en la fotografía, determinando edad.

4.5.5 Esfuerzo de muestreo

Se realizaron 4 muestreos. En cada uno se trabajó una estación por estrato, por noche; por ello, los estratos fueron visitados 3 veces durante cada muestreo; totalizando 12 noches de trabajo. En cada estación de muestreo, se obtuvo un esfuerzo de 216 horas/red en una noche, es decir que en cada estrato se obtuvo un esfuerzo de muestreo de 648 horas/red, totalizando 2,592 horas/red para todo el gradiente altitudinal, en un muestreo. Es decir, que durante el trabajo, se obtuvo un esfuerzo de 10,368 horas/red. El cálculo de estas últimas se obtiene a través del siguiente procedimiento (Medellín 1993):

$$\text{Horas/red} = \text{Total m/red} (\sum \text{m/red cada noche}) * \text{Total horas trabajadas}$$

4.5.6 Variables meteorológicas

Debido a la falta de estaciones meteorológicas en todos los estratos en estudio, se tomaron datos de humedad relativa y temperatura, con un datalogger. De esta forma se obtuvieron datos de dichas variables, para cada estación de muestreo durante cada viaje de muestreo.

Los datos obtenidos a través del datalogger tienen como objeto proporcionar una idea más clara de las variaciones meteorológicas en función del gradiente altitudinal. Con esto, relacionarlas de manera más precisa con las variaciones graduales de la diversidad de filostómidos en función de este gradiente; ya que el registro de dichos datos se tomó cada vez que se revisaron las redes, durante las noches de muestreo.

4.6 Análisis de datos

Para el análisis de los datos obtenidos se utilizaron estimadores de riqueza, tanto de incidencia (Jackknife 1) como de abundancia (Chao 1, ACE), índices de riqueza, equitatividad y dominancia (Margalef, Shannon-Wiener y Simpson); curvas de rarefacción y curvas de rango-abundancia para poder comparar los análisis de los índices de diversidad alfa y por ende poder comparar los estratos estudiados; índices de similitud para la comparación de los estratos del gradiente altitudinal y una correlación de Pearson para observar si cada variable meteorológica tiene influencia sobre la diversidad de murciélagos filostómidos; sin embargo, para proceder a estos análisis, previamente se realizó la prueba de normalidad de Shapiro-Wilk. Además de un análisis de correspondencia canónica

(ACC) para determinar cuáles variables tuvieron mayor influencia sobre los murciélagos durante el estudio.

4.6.1 Riqueza

4.6.1.1 Estimadores de riqueza

Se utilizan para determinar si existió eficacia en el muestreo. Utilizan los datos de la ocurrencia de especies, abundancia relativa y número de zonas de muestreo; de esta forma poder estimar la riqueza esperada de las especies para una determinada zona de muestreo (Carmona-Galindo y Carmona 2013).

Los estimadores de riqueza se dividen en dos grupos: incidencia y abundancia (Basualdo 2011; Gotelli y Colwell 2011). Los de incidencia, estiman la presencia de las especies que pueden estar presentes en los lugares de muestreo. Los de abundancia parten de la idea que los especímenes, pueden ser muestreados e identificados como individuos distintos (Gotelli y Colwell 2011).

4.6.1.1.1 Chao 1

Es un estimador de riqueza de abundancia; se recomienda principalmente para grandes cantidades de muestras de especies (Basualdo 2011). Estima el número de especies esperadas, tomando en consideración la relación que existe entre el número de especies representadas por un individuo (singletons) y el número de especies representadas por dos individuos en las muestras (doubletons) (Villareal et al. 2006).

Chao 1:
$$S_1 = S_{obs} + \frac{F_1^2}{2F_2}$$

Dónde:

S_{obs} = número de especies en las muestras; F_1 = número de especies que sólo aparecieron una vez en la muestra; F_2 = el número de especies con dos ocurrencias exactas en la muestra.

4.6.1.1.2 ACE (Abundance Coverage Estimator)

Es otro estimador de riqueza que se basa en la abundancia de los individuos muestreados. Se recomienda su uso cuando hay pocas muestras de especies observadas

(Basualdo 2011). ACE, estima la riqueza a partir de la cobertura de la estimación de la muestra. El estimador separa las frecuencias observadas en dos grupos: abundantes y raros. Las especies abundantes son aquellas que tienen más de k individuos en la muestra, las raras son las que tienen una, dos,..., hasta llegar a k individuos en la muestra. Un valor global de $k= 10$, sugerido en evidencia empírica (Chao y Lee 1992).

$$ACE \quad S_{ace} = S_{common} + \frac{S_{rare}}{C_{ace}} + \frac{F_1}{C_{ace}} \gamma_{ace}^2$$

Dónde:

S_{common} = Especies que aparecen más de 10 veces en el muestreo; S_{rare} = las especies que ocurren 10 veces o menos; F_1 = es el número de especies que sólo aparecieron una vez en la muestra; C_{ace} = estimador de cobertura de abundancia de la muestra; γ_{ace} = coeficiente de variación estimado para F_1 para las especies raras.

4.6.1.1.3 Estimador Jackknife 1

Es un estimador de riqueza de incidencia; presentan mayor estabilidad, en sus resultados tanto a nivel de familia, como de especie (Basualdo 2011). Este estimador considera el número de especies que ocurre solamente en una muestra del estudio; sólo ese número de especies es considerado para calcular el número de especies no vistas (Burnham y Overton 1979).

$$Jackknife 1: \quad S_{jackk1} = S_{obs} + q_1 \left(\frac{m-1}{m} \right)$$

Dónde:

S_{obs} = número de especies observadas en las muestras; q_1 = especies encontradas sólo en un muestreo; m = número total de muestreos.

4.6.2 Diversidad

La diversidad de especies, se analizó a través de los índices de diversidad alfa (α), es decir la diversidad presente en cada estrato y diversidad beta (β), para poder observar la heterogeneidad que existe en éstos.

La diversidad alfa representa la diversidad de especies en todas las subunidades locales relevantes, por regla, abarca dos variables importantes: riqueza de especies y abundancia relativa de las especies. Se utilizan diversos índices para su estudio, sin embargo, en este se utilizó el índice de Shannon-Wiener y de Simpson.

4.6.2.1 Índice de Shannon-Wiener

Es un índice para medir la equidad, el cual asume que todas las especies están representadas en las muestras; indica qué tan uniformes están representadas las especies (en abundancia), tomando en cuenta las especies muestreadas (Moreno 2001; Villareal et al. 2006).

Shannon-Wiener:
$$H' = -\sum p_i \ln p_i$$

Dónde: p_i = proporción de individuos de la especie i respecto al total de individuos; $\ln p_i$ = logaritmo natural de la proporción de individuos por especie i .

4.6.2.2 Índice de Margalef

Es un índice de diversidad alfa, para medir la riqueza específica de las especies; que relaciona el número de especies de acuerdo con el número total de individuos (Villareal et al. 2006).

Margalef:
$$D_{Mg} = \frac{S-1}{\ln N}$$

Dónde: S : número de especies; N : número total de individuos.

4.6.2.3 Índice de Simpson

Es un índice que cuenta las especies que tienen mayor representatividad, sin tomar en cuenta las demás; muestra la probabilidad de que dos individuos que se saquen al azar de una muestra correspondan a una misma especie (Moreno 2002; Villareal et al. 2006).

Simpson:
$$\lambda = \sum p_i^2$$

Dónde: p_i : es la abundancia proporcional obtenida de la especie i ; esto es calculado a partir del total de los individuos de la especie i entre el total de individuos de toda la muestra.

4.6.2.4 Curvas de rarefacción

Se utiliza para poder comparar índices de diversidad alfa entre los hábitats, en este caso, estratos; ello se hace en base a un mismo número de individuos, para eso hace una corrección matemática para que el número de individuos a comparar sean iguales, es decir, la curva calcula el promedio de la riqueza de especies esperadas para un número dado de individuos (Gotelli 2008; Carmona-Galindo y Carmona 2013).

4.6.2.5 Curvas de rango-abundancia o abundancias relativas

Los gráficos de abundancias relativas o rango-abundancia sirven para poder comparar aspectos biológicos importantes de la diversidad de especies, como la riqueza (S) y las abundancias relativas; son una alternativa viable para los índices de diversidad. Al realizar una curva de rango-abundancia deben calcularse los valores p_i de una comunidad de especies, el cual se obtiene de la siguiente forma:

$$p_i = \frac{n_i}{N}$$

Dónde: n_i = número de individuos de cada especie i , N = muestra total

Posterior al cálculo de p_i , se realiza el cálculo de cada p_i con un logaritmo base 10; por medio de $\log_{10}p_i$, los gráficos realizados a partir de $\log_{10}p_i$ enfatizan las diferentes formas que pueden presentar las curvas, cambios en el orden de las abundancias de las especies, así como la diferenciación entre las muestras con respecto a su dominancia numérica (Feinsinger 2004). En tanto más se presenten valores mayores de riqueza y/o equidad, la curva se aproxima a una pendiente plana ($m=0$) y cuando se presentan menores valores de riqueza y/o equidad, la curva tiende a inclinarse de forma acentuada (Carmona-Galindo y Carmona 2013).

La diversidad beta, se utiliza para ver el recambio de especies, evaluándolo principalmente por proporciones o diferencias; estas diferencias, para dos comunidades o más pueden evaluarse a través de índices y coeficientes de similitud/disimilitud.

4.6.2.5 Índice de Morisita-Horn

Es un índice de similitud cuantitativo con una fuerte influencia de la riqueza de especies y las muestras, relaciona las abundancias específicas con las abundancias relativa

y total. Es muy sensible a la abundancia de las especies más abundantes (Moreno 2001; Álvarez 2006).

Morisita-Horn:
$$I_{M-H} = \frac{2\sum(an_i*bn_j)}{(da+db)aN*bN}$$

Dónde: **an_i**= número de individuos de la *i*-ésima especie del sitio A; **bn_j**= número de individuos de la *j*-ésima especie del sitio B; **da**= $\sum an_i^2/aN^2$; **db**= $\sum bn_j^2/bN^2$

4.6.3 Pruebas de normalidad: Shapiro-Wilk

Esta prueba se utiliza para ver si la variable aleatoria estudiada, tiene una distribución normal, así posteriormente poder aplicar un estadístico de acuerdo a su distribución (normal, no normal) (Shapiro-Wilk 1965).

Shapiro-Wilk:
$$W = \left[\frac{[\sum_{i=l}^k a_{n-i+1}(x_{(n-1+1)} - x_{(i)})]}{SD\sqrt{n-1}} \right]^2$$

Dónde: **n**: número total de observaciones; **SD**: desviación estándar; **x_(i)**: muestras ordenadas de menor a mayor; **x_(n-1+1)**: muestras ordenadas de mayor a menor; **k**: número entero mayor o menor o igual a n/2; **a_{n-1+1}**: coeficiente para n observado.

4.6.4 Coeficiente de correlación de Pearson

El coeficiente de correlación de Pearson cuantifica el grado de asociación que existe entre dos variables cuantitativas, ya sea de manera negativa o positiva o sin relación alguna (Bonilla 2000).

Pearson:

$$r = \frac{n\sum xy - (\sum x)(\sum y)}{\sqrt{[n\sum x^2 - (\sum x)^2][n\sum y^2 - (\sum y)^2]}}$$

Dónde: **n**: número de pares de muestras; **x**: valores de la variable x; **y**: valores de la variable y.

4.6.5 Análisis de correspondencia canónica

El análisis de correspondencia canónica (ACC) es una modificación del análisis de correspondencia (AC); los ejes principales no sólo son extraídos en un bigráfico, sino que también tratan de explicar la mayoría de la inercia (es decir, la falta de independencia entre los objetos y las variables), además de explicar su correlación con variables adicionales, es maximizada. El ACC utiliza los algoritmos promedios del AC. En cada paso de la ejecución del ACC, los puntos de las unidades de muestreo son determinados, los cuales se restringen a una combinación de variables ambientales (usualmente estandarizadas), donde se utilizan las técnicas de regresión múltiple de los mínimos cuadrados ordinarios (Quinn y Keough 2002).

IV. RESULTADOS

5.1 Composición de especies

En todo el gradiente altitudinal, se registraron 19 especies y 11 géneros, los cuales se agrupan en las 5 subfamilias que están dentro de la familia Phyllostomidae; asimismo, los individuos fueron colocados en el listado taxonómico de acuerdo al propuesto por Simmons (2005) (Tabla 1).

Tabla 1. Listado de especies capturadas en la zona central del departamento de Chalatenango, de noviembre de 2015 a junio de 2016.

Orden Chiroptera

Familia Phyllostomidae

Sub-familia Desmodontinae

Desmodus rotundus (É. Geoffroy 1910)

Sub-familia Glossophaginae

Anoura geoffroyi Gray 1838

Glossophaga commissarisi Gardner 1962

Glossophaga leachii Gray 1844

Glossophaga soricina (Pallas 1766)

Sub-familia Phyllostominae

Phyllostomus discolor Wagner 1843

Sub-familia Carollinae

Carollia cf. castanea H. Allen 1890

Carollia perspicillata (Linnaeus 1758)

Carollia subrufa (Hahn 1905)

Sub-familia Stenodermatinae

Artibeus aztecus K. Andersen 1906

Artibeus jamaicensis Leach 1821

Artibeus lituratus (Olfers 1818)

Artibeus toltecus (Saussure 1860)

Chiroderma salvini Dobson 1878

Chiroderma villosum Peters 1860

Platyrrhinus helleri (Peters 1866)

Sturnira hondurensis Goodwin 1940

Sturnira parvidens Goldman 1917

Uroderma davisii Baker and McDaniel 1972

Se capturaron 504 individuos durante todo el muestreo (Tabla 3), donde el Estrato 2 fue el que presentó mayor abundancias. La especie con mayor abundancia fue *G. soricina* con 97 individuos capturados durante todo el estudio y la que tuvo menor abundancia fue *U. davisii* con 1 individuo capturado durante todo el estudio (Tabla 2).

Tabla 2. Especies de murciélagos capturadas a lo largo del gradiente altitudinal, de noviembre de 2015 a junio de 2016.

Especies/estratos	1 (350-800 m.s.n.m.)	2 (800-1200 m.s.n.m.)	3 (1200- 1800 m.s.n.m.)	4 (1800- 2700 m.s.n.m.)	TOTAL
Sub familia Desmodontinae					
<i>Desmodus rotundus</i>	5	2	0	0	7
Sub familia Glossophaginae					
<i>Anoura geoffroyi</i>	0	0	3	9	12
<i>Glossophaga commissarisi</i>	13	23	30	0	66
<i>Glossophaga leachii</i>	8	6	18	0	32
<i>Glossophaga soricina</i>	11	76	10	0	97
Sub familia Phyllostominae					
<i>Phyllostomus discolor</i>	3	4	3	0	10
Sub familia Carrollinae					
<i>Carollia cf. castanea</i>	3	0	0	0	3
<i>Carollia perspicillata</i>	1	1	12	0	14
<i>Carollia subrufa</i>	18	4	17	0	39
Sub familia Stenodermatinae					
<i>Artibeus aztecus</i>	0	0	5	0	5
<i>Artibeus jamaicensis</i>	39	7	2	0	48
<i>Artibeus lituratus</i>	3	32	11	0	46
<i>Artibeus toltecus</i>	1	11	14	0	26
<i>Chiroderma salvini</i>	1	2	2	0	5
<i>Chiroderma villosum</i>	1	7	1	0	9
<i>Platyrrhinus helleri</i>	2	0	5	0	7
<i>Sturnira hondurensis</i>	0	2	21	13	36
<i>Sturnira parvidens</i>	13	22	6	0	41
<i>Uroderma davisii</i>	1	0	0	0	1
TOTAL	123	199	160	22	504

De forma temporal, el mes con mayor abundancia fue abril y el mes con menor abundancia fue febrero, correspondientes a la Transición seca-lluviosa y Época seca respectivamente (Tabla 3).

Tabla 3. Abundancias totales de las especies de murciélagos capturadas durante cada muestreo, de noviembre de 2015 a junio de 2016 (“Tr. Lluv-sec”= Transición lluviosa-seca, “Ép-Sec”= Época seca, “Tr. Sec-lluv”= Transición seca-lluviosa, “Ép-Lluv”=Época lluviosa).

Especies/mes	2015		2016		Total
	Tr. Lluv-sec (Nov.)	Ép-Sec (Feb.)	T. Sec-lluv (Abr.)	Ép-Lluv (Jun.)	
Sub familia Desmodontinae					
<i>Desmodus rotundus</i>	1	3	1	2	7
Sub familia Glossophaginae					
<i>Anoura geoffroyi</i>	4	1	7	0	12
<i>Glossophaga commissarisi</i>	8	13	24	21	66
<i>G. leachii</i>	3	6	15	8	32
<i>G. soricina</i>	0	5	79	13	97
Sub familia Phyllostominae					
<i>Phyllostomus discolor</i>	1	0	3	6	10
Sub familia Carollinae					
<i>Carollia cf. castanea</i>	3	0	0	0	3
<i>C. perspicillata</i>	2	2	10	0	14
<i>C. subrufa</i>	19	10	2	8	39
Sub familia Stenodermatinae					
<i>Artibeus aztecus</i>	1	0	1	3	5
<i>A. jamaicensis</i>	3	3	20	22	48
<i>A. lituratus</i>	1	5	19	21	46
<i>A. toltecus</i>	6	2	8	10	26
<i>Chiroderma salvini</i>	2	1	0	2	5
<i>C. villosum</i>	0	0	4	5	9
<i>Platyrrhinus helleri</i>	0	0	6	1	7
<i>Sturnira hondurensis</i>	3	1	18	14	36
<i>S. parvidens</i>	13	9	8	11	41
<i>Uroderma davisii</i>	0	0	1	0	1
TOTAL	70	61	226	147	504

En cuanto a la abundancia relativa de los individuos capturados a lo largo del gradiente altitudinal, la mayor abundancia relativa la presentaron *G. soricina* (19.25%) y *G. commissarisi* (13.10%); en cambio, la menor abundancia relativa la presentó *U. davisii* (0.20%) (Figura 4).

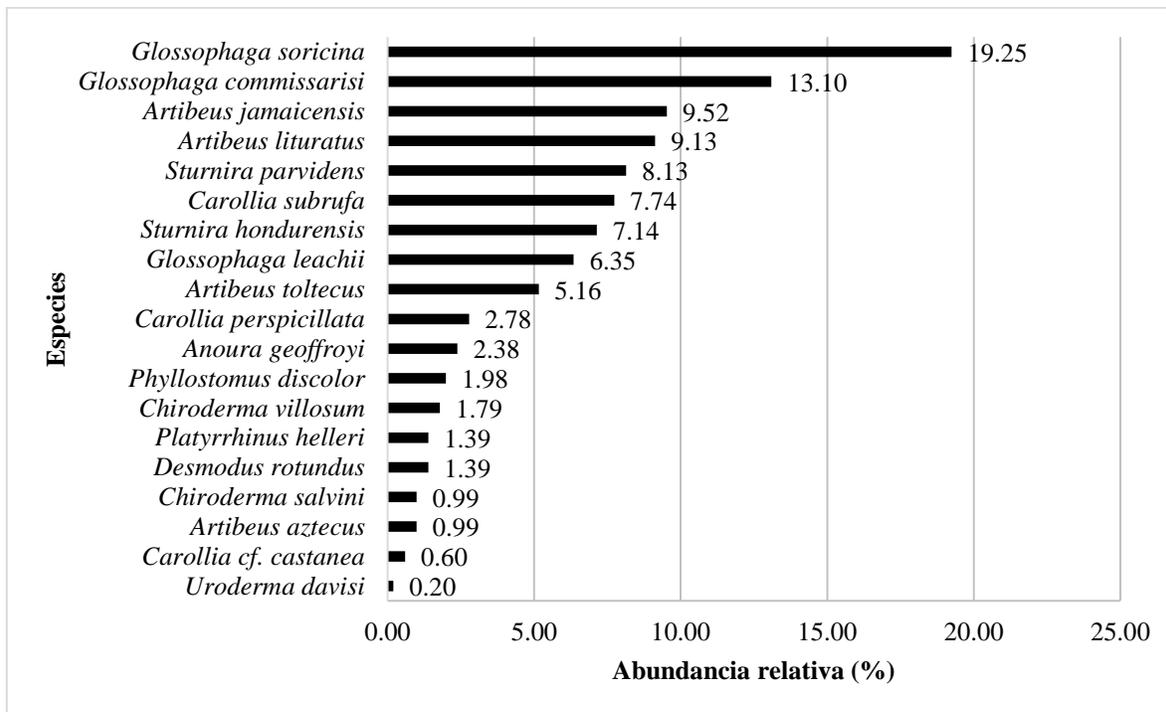


Figura 4. Abundancias relativas de los individuos capturados de noviembre de 2015 a junio de 2016, en cuanto al gradiente altitudinal en la zona central de Chalatenango.

5.2 Diversidad y distribución de las especies de murciélagos

5.2.1 Riqueza

A lo largo del gradiente altitudinal, se obtuvo el registro de 19 especies: *Carollia cf. castanea*, *C. perspicillata*, *Desmodus rotundus*, *Anoura geoffroyi*, *Glossophaga commissarisi*, *G. leachii*, *G. soricina*, *Phyllostomus discolor*, *Artibeus aztecus*, *A. jamaicensis*, *A. lituratus*, *A. toltecus*, *Chiroderma salvini*, *C. villosum*, *Platyrrhinus helleri*, *Sturnira hondurensis*, *S. parvidens*, *Uroderma davisii*. De los cuatro estratos, el 1 (350-800 msnm) y el 3 (1,200-1,800 msnm) poseen la misma cantidad de especies (16), a diferencia del estrato 2 (800-1,200 msnm) y 4 (1,800-2,700 msnm) que poseen riquezas diferentes (14 y 2 especies respectivamente) (Figura 5).

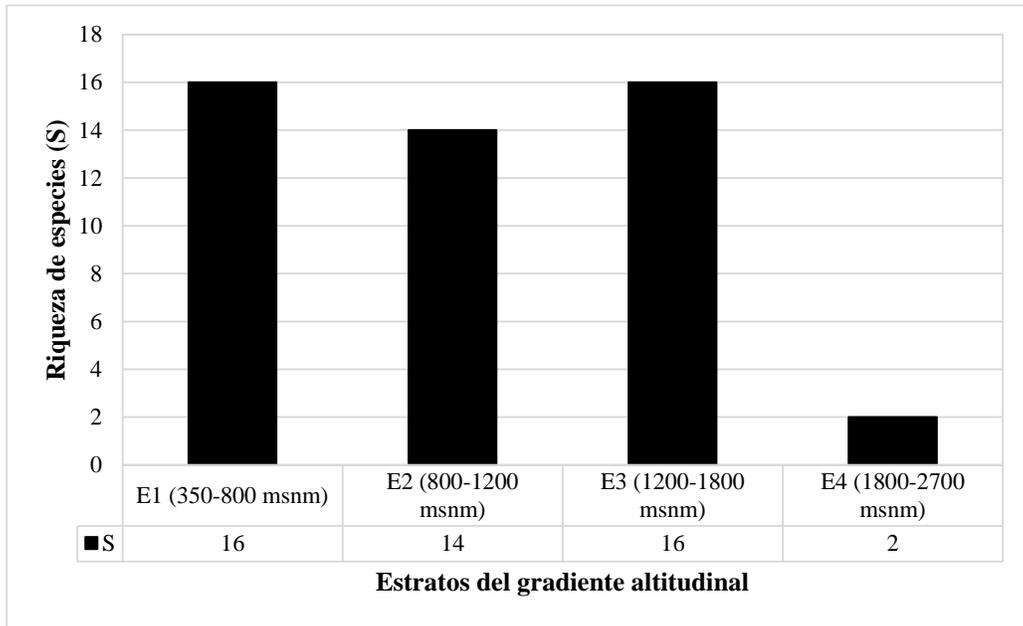


Figura 5. Riqueza de especies que se mostró en el gradiente altitudinal, durante noviembre de 2015 a junio de 2016. Puede notarse que el estrato 1 y 3 poseen igual número de especies, a diferencia del estrato 2 y 4; sin embargo, debe notarse que en el estrato 4 sólo se tuvo el registro de dos especies durante todo el estudio.

5.2.2 Estimadores de riqueza

Para estimar la riqueza esperada de los cuatro estratos del gradiente, se utilizaron los estimadores Chao 1, ACE y Jackknife 1.

Para los cuatro estratos, se obtuvo más del 50% de las especies capturadas; de los cuales, el Estrato 1 presentó los menores valores de representatividad, a diferencia de los Estratos 2 y 3 los cuales mostraron casi el 100% de representatividad y el Estrato 4, el cual mostró el 100% de representatividad de las especies esperadas (Tabla 4).

Tabla 4. Especies estimadas y capturadas a lo largo del gradiente altitudinal, con los estimadores de riqueza: Chao 1, ACE y Jackknife 1.

Estrato	Especies	Estimadores de riqueza		
		Chao 1	ACE	Jackknife 1
1	Capturadas	16	16	16
	Esperadas	28.5	18.29	20.95
	% Representatividad	56.14	87.5	76.37
2	Capturadas	14	14	14
	Esperadas	14.16	14.26	14.96
	% Representatividad	98.87	98.17	93.58

3	Capturadas	16	16	16
	Esperadas	16.25	16.25	16.99
	% Representatividad	98.46	98.46	94.17
4	Capturadas	2	2	2
	Esperadas	2	2	2
	% Representatividad	100	100	100

Según los estimadores de riqueza, los Estratos 2 y 3 son los que más cerca estuvieron de alcanzar la riqueza total del sitio, el Estrato 4 alcanzó la riqueza total y para el Estrato 1, el modelo sugiere que con más esfuerzo de muestreo se puede alcanzar la riqueza total del sitio (Figura 6).

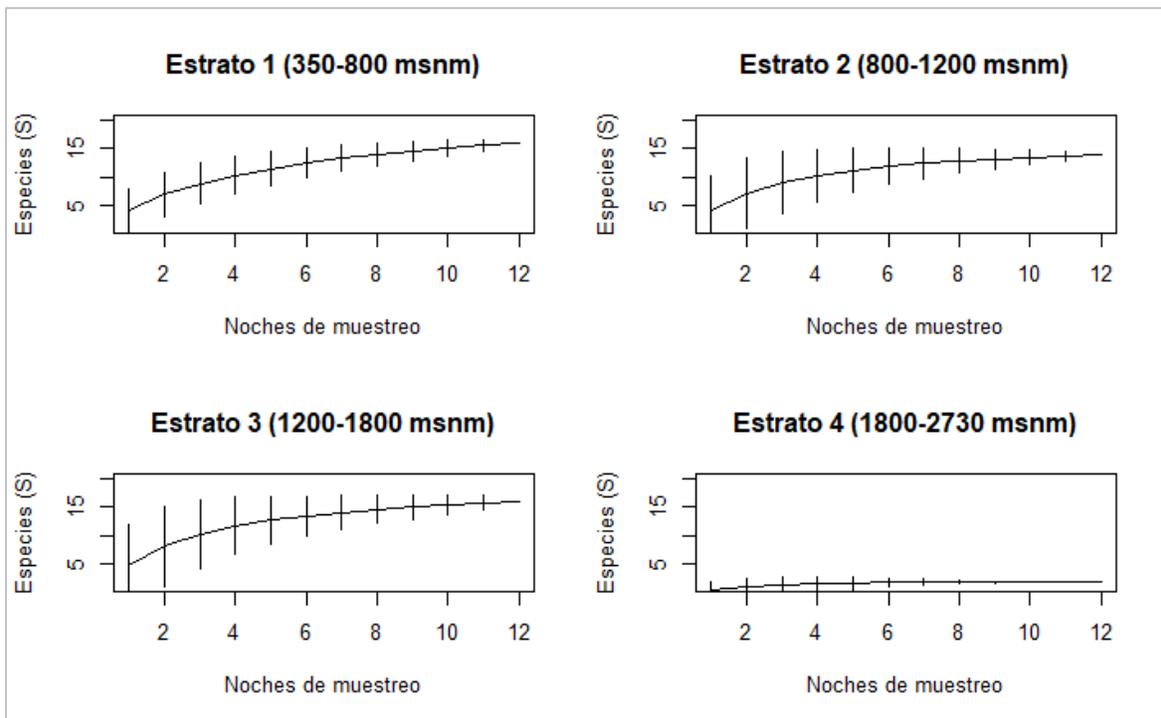


Figura 6. Curvas de acumulación de especies por cada estrato establecido en el gradiente altitudinal; los datos provienen del período de noviembre de 2015 a junio de 2016; la escala del eje Y se ajustó al número total de especies capturadas para todo el gradiente, de esta forma poder comparar mejor todos los estratos.

La composición de especies por cada estrato fue variable; sin embargo, durante el estudio pudo notarse que la mayoría de especies tienen una distribución altitudinal amplia (13 especies) que van desde el estrato 1 hasta el estrato 3. En el caso de *S. hondurensis*, presenta una amplia distribución, la cual es a partir del estrato 2 hasta el estrato 4. Tres

especies tuvieron presencia sólo en un estrato durante el estudio y tres especies tuvieron presencia en dos estratos (Tabla 5).

Tabla 5. Listado de las especies capturadas en el estudio, pero denotando los estratos en que estaban presentes cada una (“X”= presencia, “-”= ausencia).

Especies/estratos	1 (350-800 m.s.n.m.)	2 (800-1200 m.s.n.m.)	3 (1200-1800 m.s.n.m.)	4 (1800-2700 m.s.n.m.)
Sub familia Desmodontinae				
<i>Desmodus rotundus</i>	X	X	-	-
Sub familia Glossophaginae				
<i>Anoura geoffroyi</i>	-	-	X	X
<i>Glossophaga commissarisi</i>	X	X	X	-
<i>G. leachii</i>	X	X	X	-
<i>G. soricina</i>	X	X	X	-
Sub familia Phyllostomidae				
<i>Phyllostomus discolor</i>	X	X	X	-
Sub familia Carrollinae				
<i>Carollia cf. castanea</i>	X	-	-	-
<i>C. perspicillata</i>	X	X	X	-
<i>C. subrufa</i>	X	X	X	-
Sub familia Stenodermatinae				
<i>Artibeus aztecus</i>	-	-	X	-
<i>A. jamaicensis</i>	X	X	X	-
<i>A. lituratus</i>	X	X	X	-
<i>A. toltecus</i>	X	X	X	-
<i>Chiroderma salvini</i>	X	X	X	-
<i>C. villosum</i>	X	X	X	-
<i>Platyrrhinus helleri</i>	X	-	X	-
<i>Sturnira hondurensis</i>	-	X	X	X
<i>S. parvidens</i>	X	X	X	-
<i>Uroderma davisii</i>	X	-	-	-

La subfamilia con mayor riqueza de especies fue la Subfamilia Stenodermatinae (10), seguido de la subfamilia Glossophaginae (4) y Carrollinae (3) las subfamilias con menor riqueza de especies fueron Desmodontinae (1) y Phyllostominae (1).

5.2.3 Diversidad de murciélagos

La mayor diversidad se presentó en el Estrato 3 ($H'=2.46$, $\lambda=0.89$, $D_{Mg}=3.0$) y en el Estrato 1 ($H'=2.18$, $\lambda=0.84$, $D_{Mg}=3.12$), debido a que presentaron misma cantidad de riqueza, aunque el Estrato 3 presentó mayor cantidad de abundancia, seguido del Estrato 2

($H'=1.98$, $\lambda=0.79$, $D_{Mg}=2.46$) que presentó menos cantidad de riqueza y mayor cantidad de individuos en todo el gradiente y el Estrato 4 fue el que tuvo la menor diversidad de todo el gradiente ($H'=0.68$, $\lambda=0.48$, $D_{Mg}=0.32$).

Los Estratos 1 y 2 mostraron similitudes entre las abundancias de las especies; sin embargo puede notarse la mayor dominancia para *A. jamaicensis* y *G. soricina* (Estrato 1 y 2 respectivamente); con respecto al Estrato 3, las especies que presentaron mayores dominancias tienen igualdades similares entre sí, al ser el más diverso y para el Estrato 4, que sólo se encontraron 2 especies, no presenta una desigualdad marcada entre las mismas (Figura 7).

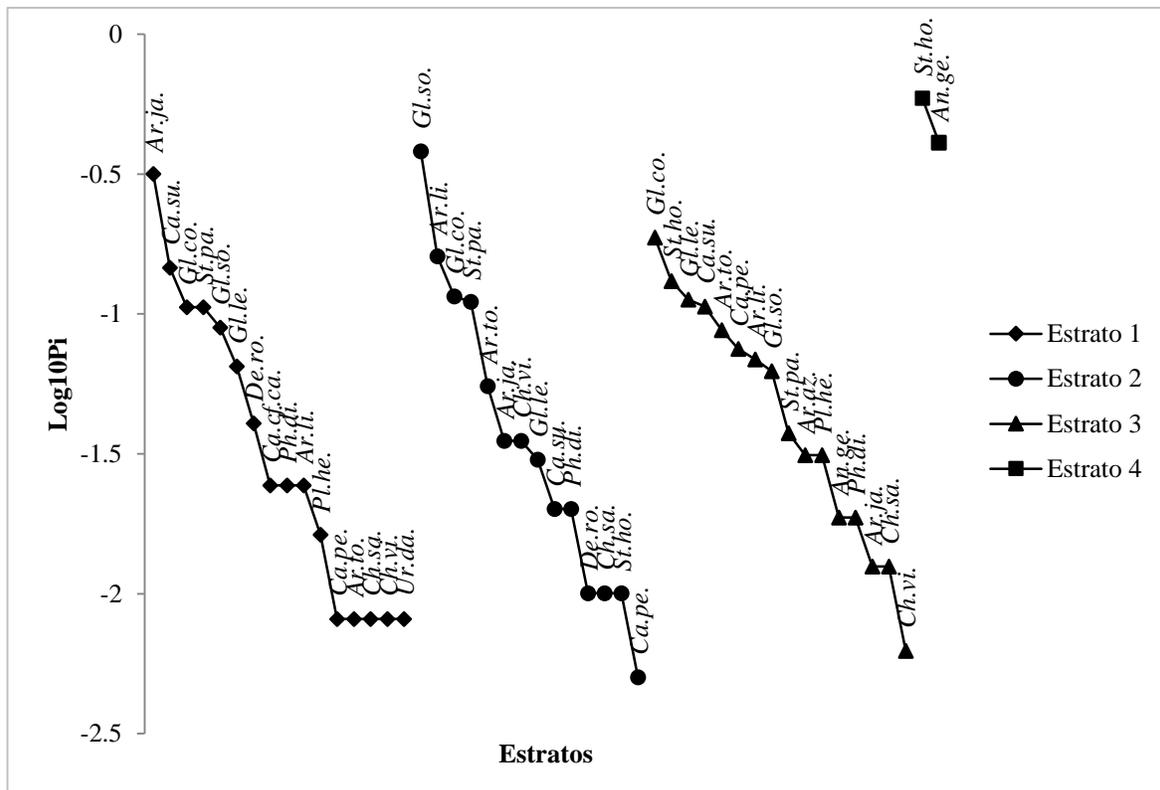


Figura 7. Curvas de rango-abundancia, representando a los cuatro estratos del gradiente altitudinal; cada especie está descrita por dos prefijos: dos letras del género y dos de la especie.

La similitud entre los estratos del gradiente se obtuvo a través del índice de Morisita-Horn, lo cual dio como resultado una mayor similitud entre el Estrato 3 con los Estratos 1 y 2; el Estrato 4 fue el que menor similitud presentó con respecto a los demás estratos presentes en el gradiente (Tabla 6).

Tabla 6. Resultados del índice de Morisita-Horn para los cuatro estratos del gradiente altitudinal de noviembre de 2015 a junio de 2016.

Morisita-Horn	E1 (350-800 m.s.n.m.)	E2 (800-1200 m.s.n.m.)	E3 (1200-1800 m.s.n.m.)	E4 (1800-2700 m.s.n.m.)
E1 (350-800 m.s.n.m.)	1			
E2 (800-1200 m.s.n.m.)	0.44	1		
E3 (1200-1800 m.s.n.m.)	0.46	0.48	1	
E4 (1800-2700 m.s.n.m.)	0	0.02	0.28	1

5.3 Estructura

5.3.1 Sexos

De los 504 individuos que se capturaron durante todo el estudio, el 54% (274) de ellos eran hembras (H) y el 46% (230) restante eran machos (M).

A lo largo del gradiente altitudinal; en los Estratos 1, 3 y 4 se capturó mayor cantidad de hembras que de machos (63%, 53%, 64% respectivamente), excepto con el Estrato 2 donde se obtuvo mayor cantidad de machos; sin embargo, en dicho Estrato entre ambos sexos no existe mucha desigualdad (50%, 1 individuo) (Figura 8).

Con respecto a cada muestreo, las proporciones de sexos fueron similares; excepto en la época seca y transición seca-lluviosa, donde se obtuvo una notable mayoría de hembras, (61% y 59% respectivamente); durante la transición lluviosa-seca y la época lluviosa fue donde se capturó mayor cantidad de machos que de hembras (54% y 52% respectivamente), aunque dicha diferencia no es tan notoria (Figura 9).

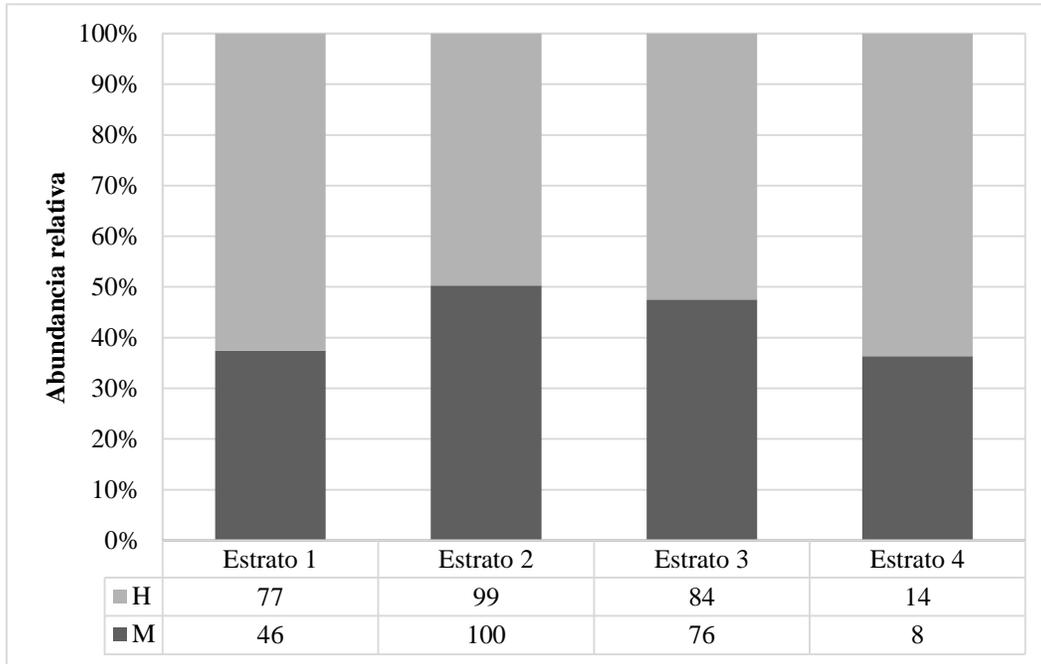


Figura 8. Machos y hembras con respecto al gradiente altitudinal, capturados durante noviembre de 2015 a junio de 2016.

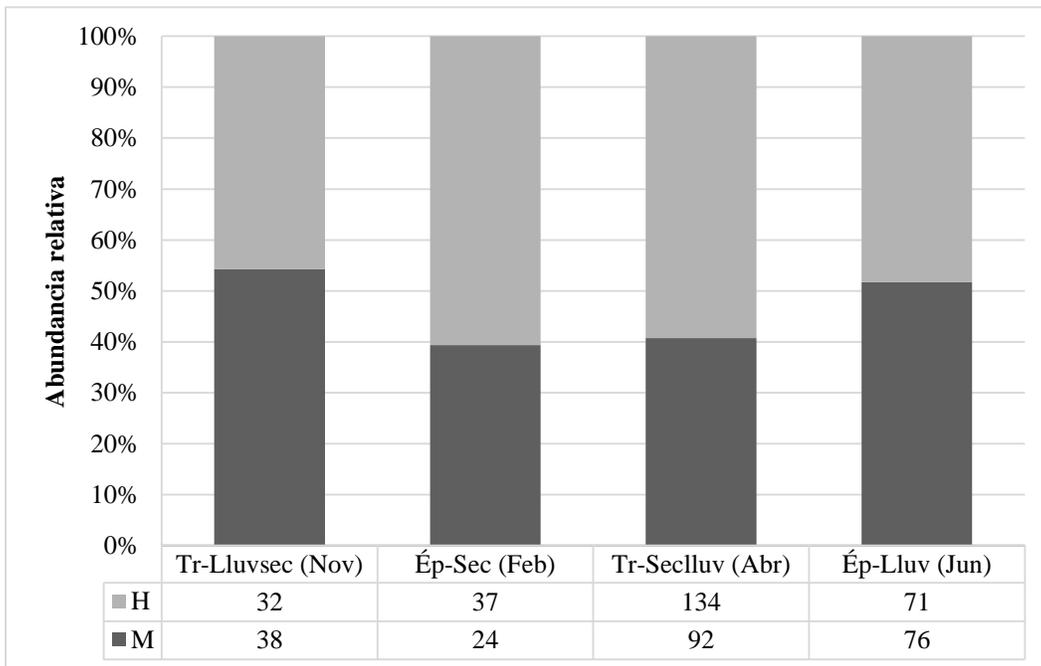


Figura 9. Proporción de sexos durante el estudio, las cuales se diferencian por cada muestreo.

5.3.2 Estados reproductivos

5.3.2.1 Machos

Se obtuvo el 76% de captura de machos no escrotados (NE, 176) y 24% de machos escrotados (E, 55). El estado reproductivo NE estuvo presente en la mayoría de individuos capturados a lo largo del gradiente altitudinal; sin embargo, este se observó más en el Estrato 2 y 3 (73% y 78% respectivamente) (Figura 10).

Con respecto al estado reproductivo de acuerdo a las épocas y transiciones, hubo tendencias similares para las dos estaciones y ambas transiciones de éstas, siendo el estado NE el que estuvo presente en la mayoría de los individuos capturados; sin embargo, para la transición lluviosa-seca se presentaron cantidades similares de machos E y NE, posteriormente puede notarse que para la transición seca-lluviosa y época lluviosa se obtuvo la mayor cantidad de machos NE (Figura 11).

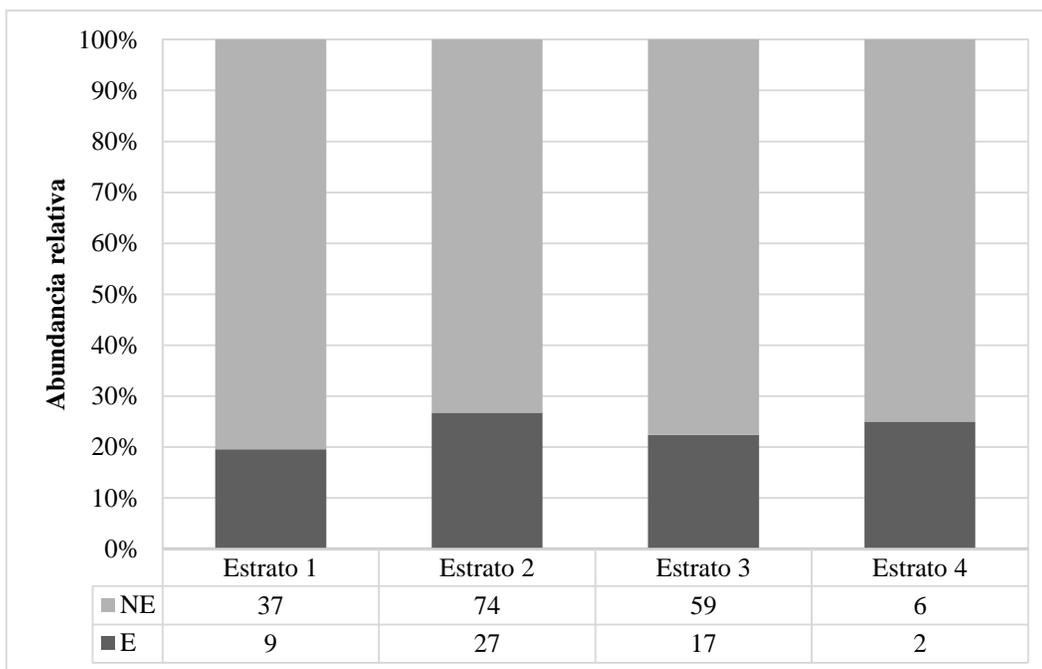


Figura 10. Estado reproductivo en machos con respecto al gradiente altitudinal, capturados en la zona central de Chalatenango de noviembre de 2015 a junio de 2016.

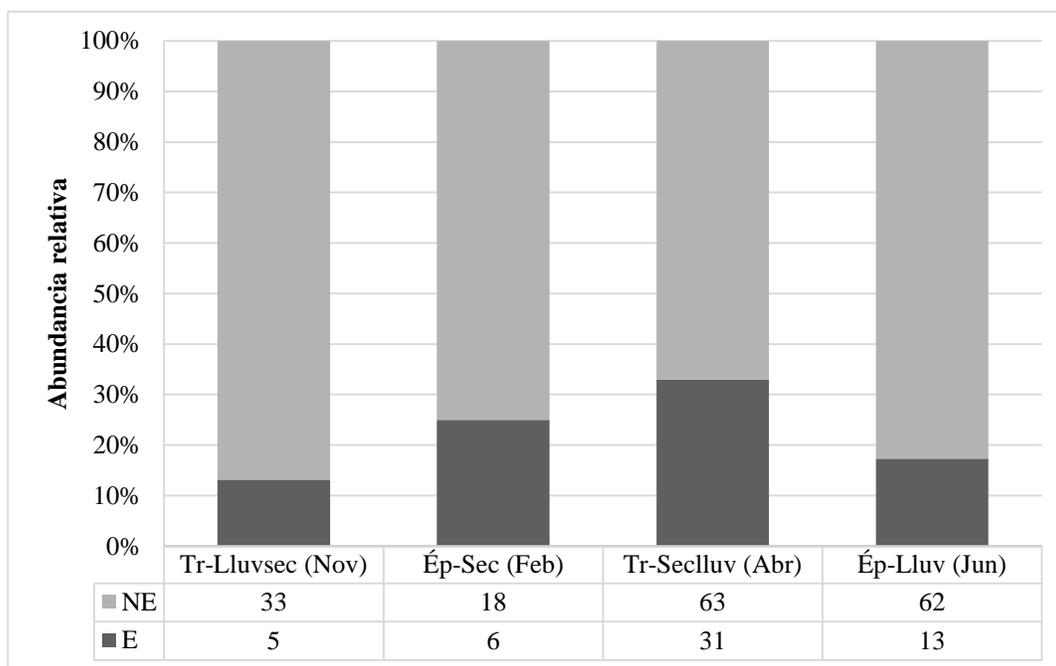


Figura 11. Estado reproductivo en machos, con respecto a las épocas y transiciones de noviembre de 2015 a junio de 2016.

5.3.2.2 Hembras

En el estado reproductivo de hembras capturadas, hubo mayor presencia de hembras no lactantes (NL, 62%), seguido de hembras lactantes (L, 20%) y por último las hembras grávidas (G, 18%). Las hembras en estado NL fueron las más abundantes en todo el gradiente altitudinal, presentando mayor abundancia (86%) en el Estrato 4. La menor abundancia de hembras en estado NL fue en los Estratos 2 y 3 (59% y 60% respectivamente) (Figura 12).

De forma temporal; durante la transición lluviosa-seca sólo se capturaron hembras NL (100%), en la época seca se obtuvieron capturas de hembras NL y en menor cantidad de hembras G (62% y 34% respectivamente), posteriormente en la transición seca-lluviosa y época lluviosa se obtuvo captura de hembras con los 3 estados reproductivos. Sin embargo, en la transición seca-lluviosa hubo mayor abundancia de hembras L (30%) y siempre las hembras NL predominaron en los últimos dos muestreos (transición seca-lluviosa, 53% y época lluviosa 63%) (Figura 13).

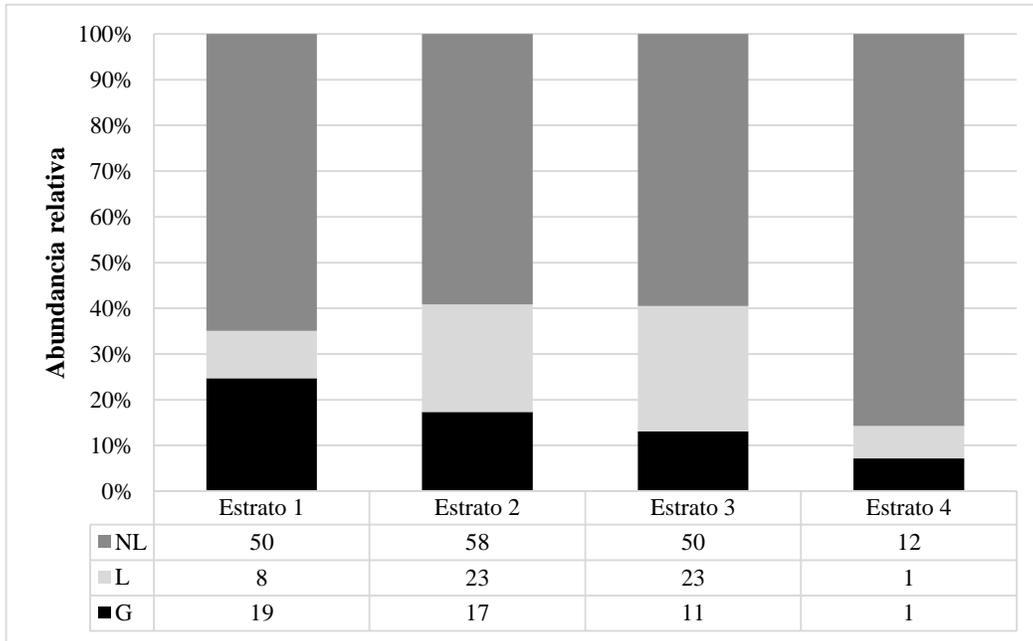


Figura 12. Estado reproductivo en hembras con respecto al gradiente altitudinal, capturadas en la zona central de Chalatenango de noviembre de 2015 a junio de 2016.

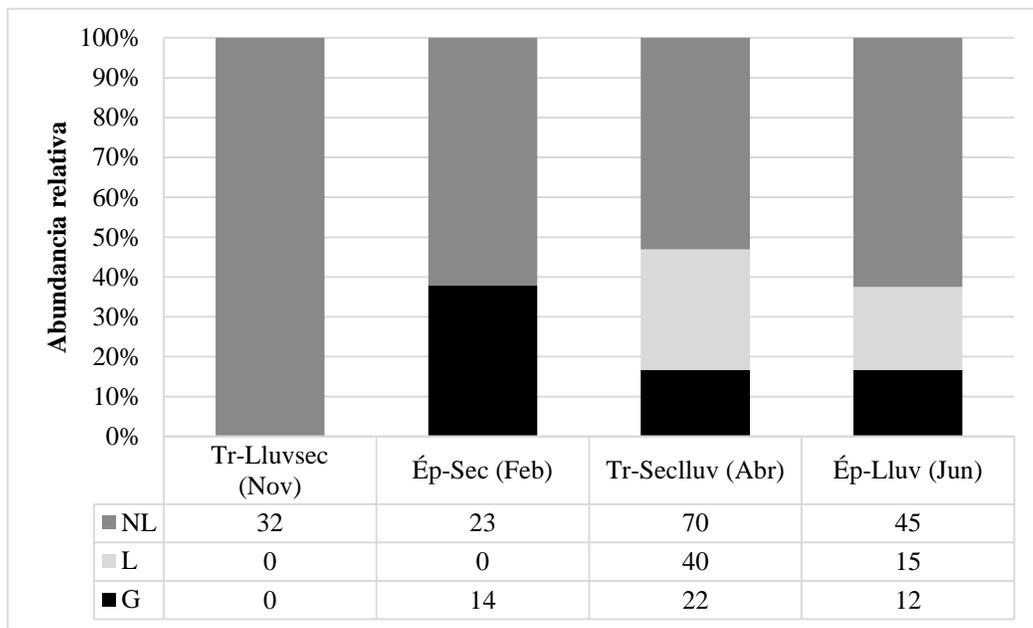


Figura 13. Estado reproductivo en hembras durante las épocas y transiciones de noviembre de 2015 a junio de 2016.

5.3.3 Edades

Se capturó mayor cantidad de individuos adultos (A) (317, 63%) que individuos jóvenes (J) (187, 37%).

En el gradiente altitudinal, la mayor abundancia de individuos capturados fueron adultos, lo cual puede notarse principalmente en los Estratos 1, 2 y 3 (64%, 63% y 63% respectivamente); sin embargo, en el Estrato 4 se capturaron individuos con proporciones iguales en edad (50% en ambas edades) (Figura 14).

La presencia de individuos adultos en los meses de muestreo, fue la mayor tendencia; sin embargo, puede notarse que en la transición seca-lluviosa además de haber mayor captura de individuos, la mayoría de estos fueron adultos (65%), seguidos en la época lluviosa (54%) aunque en este muestreo se registró la mayor abundancia de jóvenes (46%) (Figura 15).

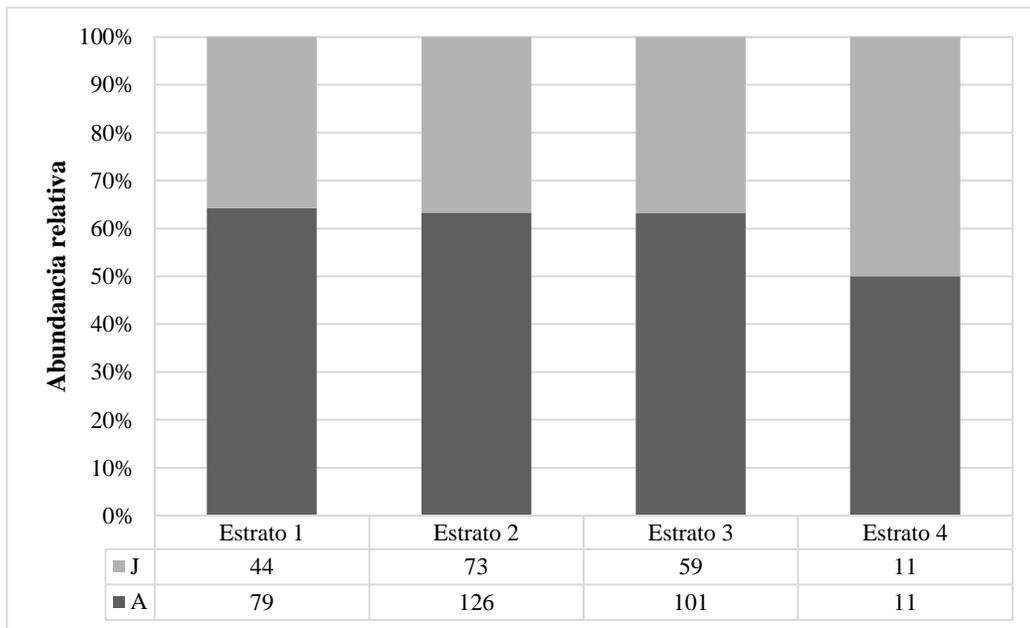


Figura 14. Edad de los individuos con respecto al gradiente altitudinal, capturados en la zona central de Chalatenango de noviembre de 2015 a junio de 2016.

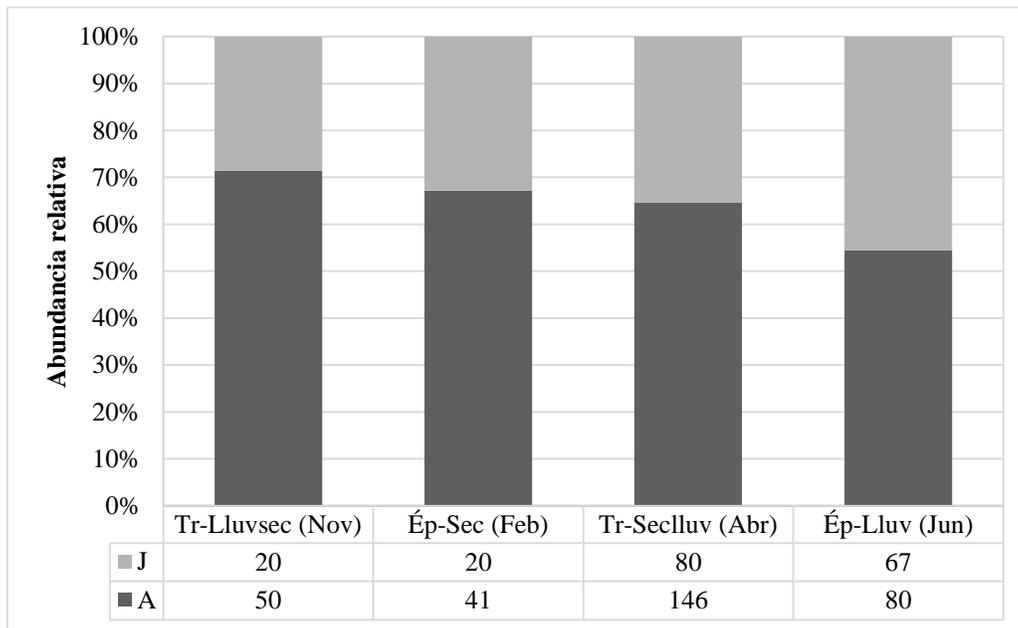


Figura 15. Edad de los individuos capturados durante las épocas y transiciones de noviembre de 2015 a junio de 2016.

5.3.4 Nichos tróficos

Se capturó 56% de murciélagos frugívoros (Frug.), 41% de murciélagos nectarívoros (Nect.), 2% de murciélagos omnívoros y 1% de murciélagos hematófagos (Hem.).

A lo largo del gradiente el altitudinal, la mayoría de individuos capturados fueron murciélagos frugívoros, especialmente en el Estrato 1 (67%); sin embargo, en el Estrato 2 se obtuvo mayor abundancia relativa de murciélagos nectarívoros (53%). Los murciélagos omnívoros se registraron del Estrato 1 al Estrato 3, en pequeños porcentajes y los murciélagos hematófagos sólo se registraron en los Estratos 1 y 2 (Figura 16).

De forma temporal, los murciélagos frugívoros y nectarívoros presentaron mayor abundancia relativa; los primeros con mayores abundancias en las transición lluviosa-seca (76%) y la época lluviosa (66%), los murciélagos nectarívoros presentaron mayores abundancias relativas durante la transición seca-lluviosa (55%). Los murciélagos hematófagos se registraron durante las dos estaciones y ambas transiciones, presentaron mayor abundancia relativa en la Ép-Sec (5%) y los murciélagos omnívoros, presentaron

mayor abundancia relativa durante la Ép-Lluv (4%) sólo en la Ép-Sec no se obtuvo registro de este grupo (Figura 17).

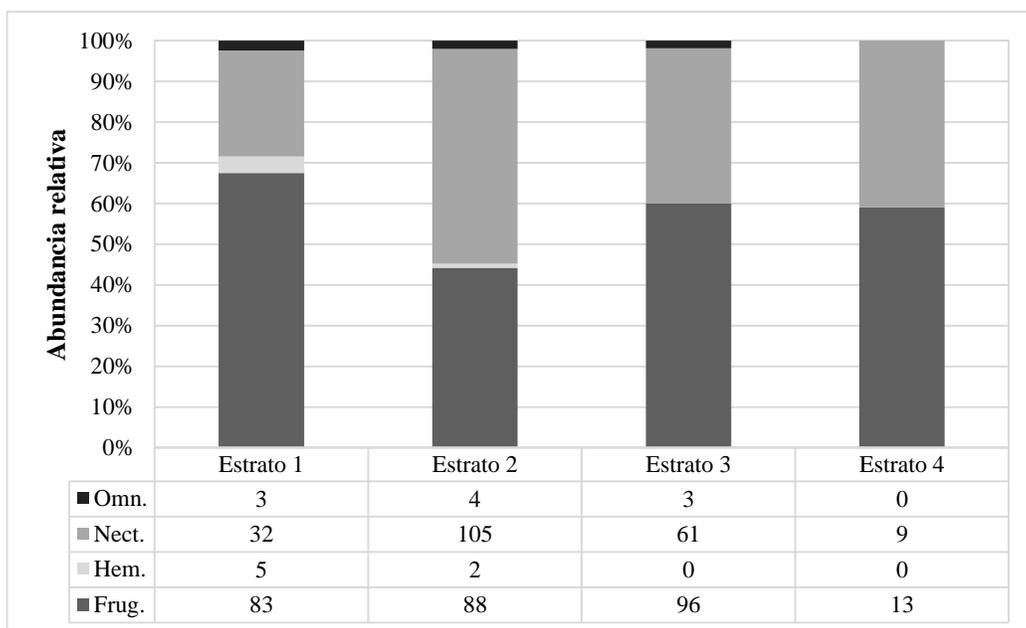


Figura 16. Nichos tróficos a los que pertenecen los individuos con respecto al gradiente altitudinal, capturados en la zona central de Chalatenango de noviembre de 2015 a junio de 2016.

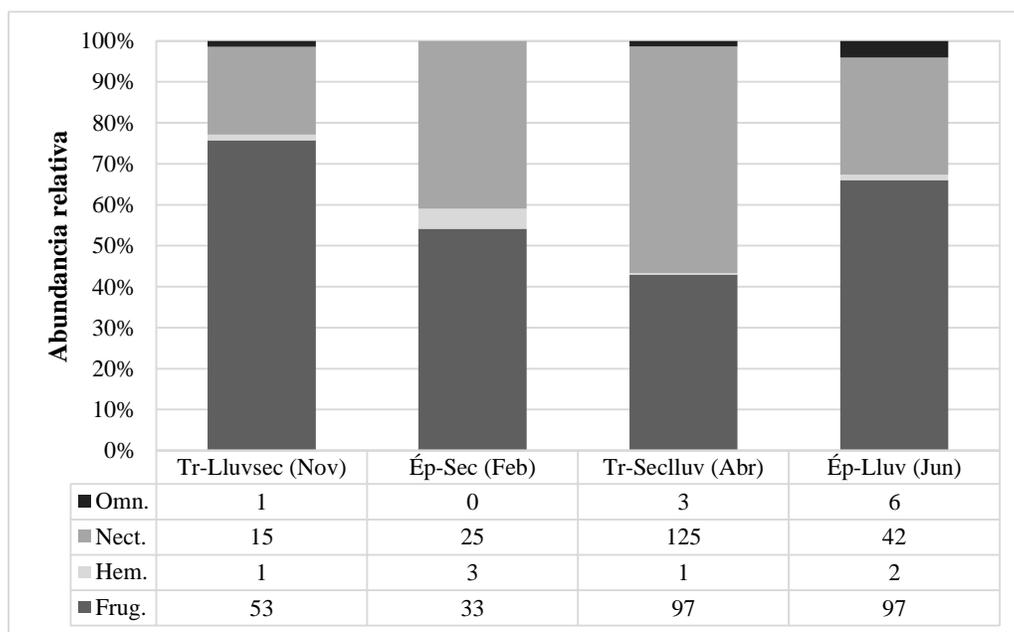


Figura 17. Nichos tróficos a los que pertenecen los individuos capturados durante las épocas y transiciones de noviembre de 2015 a junio de 2016.

5.4 Correlaciones con las variables climáticas

Se utilizó la prueba de Shapiro-Wilk para verificar si los datos de las variables “Temperatura”, “Humedad Relativa” y “Diversidad (H’)” fueron normales y posteriormente, aplicar una correlación de Pearson.

La temperatura durante noviembre de 2015 a junio de 2016 mostró normalidad en los datos ($W=0.95$, $p=0.44$), así como la humedad relativa ($W=0.98$, $p=0.99$). Asimismo, la diversidad (H’) mostró normalidad ($W=0.89$, $p=0.07$).

Se utilizaron correlaciones para ver la influencia tanto de la temperatura como de la humedad relativa en la diversidad de los murciélagos filostómidos, a lo largo del gradiente altitudinal.

La temperatura mostró una variabilidad tanto temporal como espacial; los valores de temperatura variaron desde 9.6 a 27.5 ° C, además hay una disminución notoria de la misma a medida se va aumentando el gradiente altitudinal, la mayor temperatura se obtuvo en el Estrato 1 en la transición lluviosa-seca y en la transición seca-lluviosa (27.5° C), el menor valor de temperatura se obtuvo en el Estrato 4 durante la época seca (9.6 °C) (Figura 18A).

La temperatura se correlaciona de forma positiva, con respecto a la diversidad (H’) ($r=0.73$, $p=0.00$) (Figura 18C).

La humedad relativa mostró variabilidad, fue notorio un aumento de ésta a medida se iba ascendiendo en el gradiente altitudinal; sin embargo, el aumento de la humedad relativa no era directamente proporcional a la altitud, ya que varió según las épocas. El menor valor se obtuvo durante la transición lluviosa-seca en el Estrato 1 (71.66%) y el mayor valor se obtuvo durante la época seca en el Estrato 4 (93.6%) (Figura 18B).

La humedad relativa se correlaciona de forma negativa de forma poco significativa, con respecto a la diversidad ($r=-0.43$, $p=0.09$) (Figura 18D).

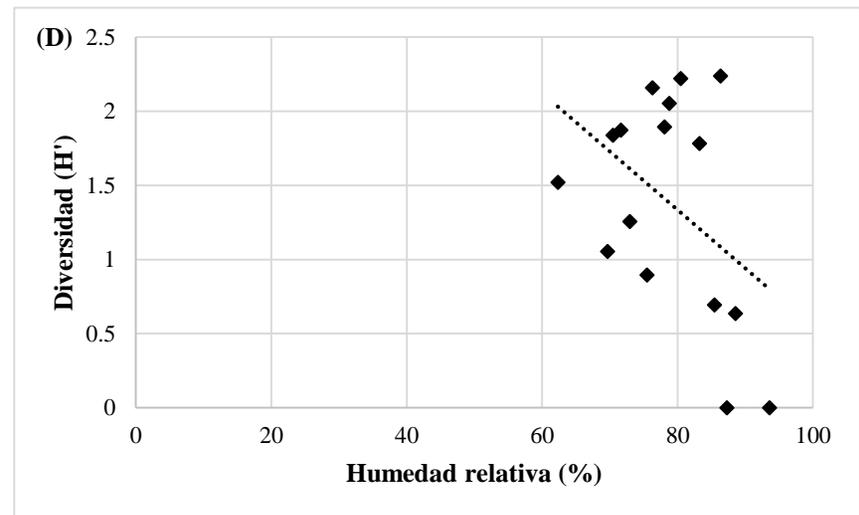
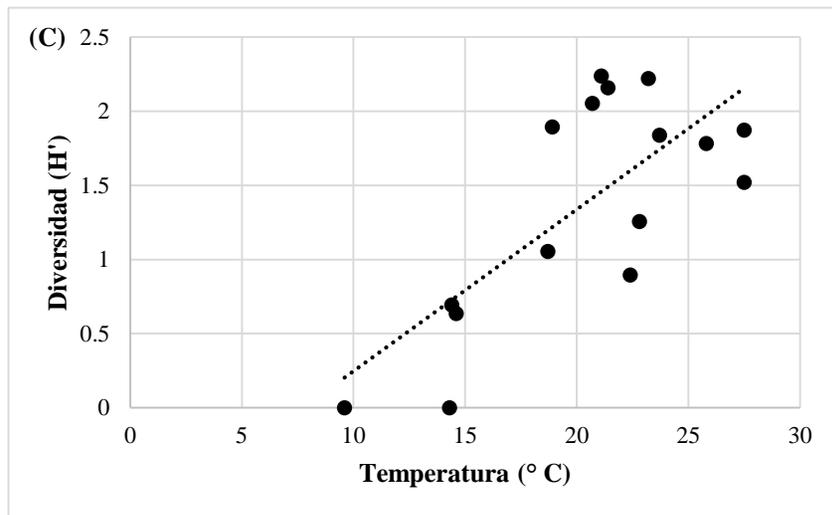
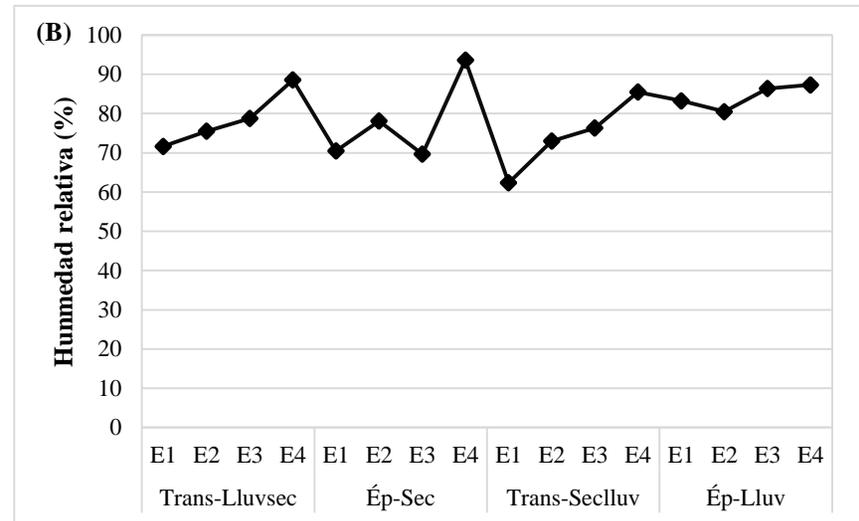


Figura 18. (A) Variabilidad de la temperatura durante el estudio en los cuatro estratos, (B) variabilidad de la humedad relativa durante el estudio en los cuatro estratos; (C) correlación de la temperatura con la diversidad de los cuatro estratos durante el estudio, (D) correlación de la humedad relativa con la diversidad de los cuatro estratos durante el estudio.

5.5 Variación de la diversidad de especies de murciélagos con respecto al recambio de vegetación

De acuerdo a la clasificación de las formas de la vegetación de El Salvador, propuesta por Lauer (1954), en la zona de muestreo, se encuentran cuatro formaciones de las once que describe: (1) bosque semihúmedo caducifolio (BSHC), (2) sabanas secas y montes secos (SSC-MSC), (3) bosques serranos mesofíticos (BSM) y (4) bosques nebulosos (BNB). Asimismo, Lauer en su clasificación agrupa a (1) y (2) en un ambiente similar, por lo cual para este estudio se maneja como Ecotono BSHC y SSC-MSC (Ec. BSHC y SSC-MSC) y mantiene separados en ambientes diferentes a (3) y (4).

La riqueza de especies de murciélagos fue similar entre las formaciones del Ecotono BSHC, SSC-MSC y BSM; la primera con 16 especies y la segunda con 18 especies, BNB con 2 especies (Figura 19).

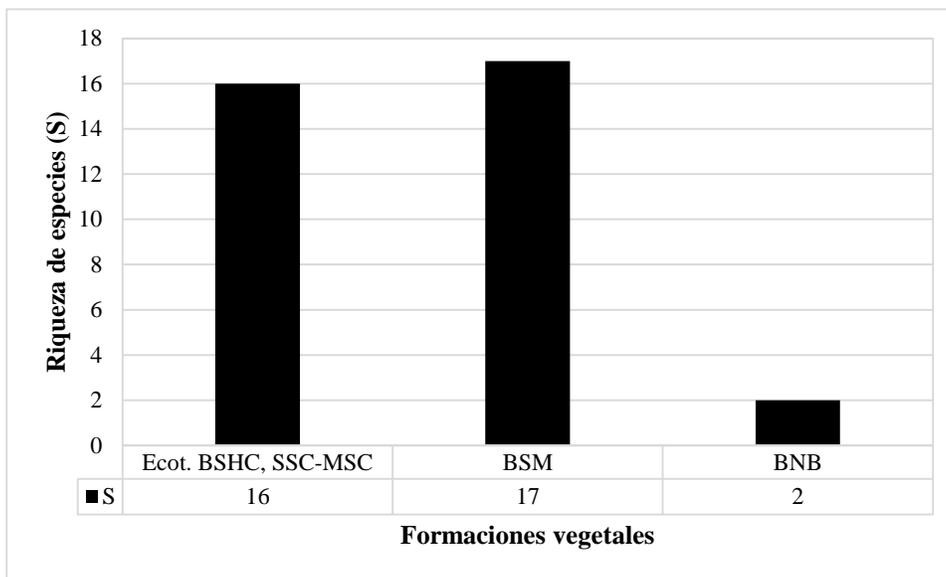


Figura 19. Riqueza de especies, de acuerdo a las formaciones vegetales (Lauer 1954) encontradas en la zona central de Chalatenango, de noviembre de 2015 a junio de 2016.

En cuanto a la abundancia de individuos, al igual que la riqueza, fue mayor en las formaciones del Ecotono BSHC y SSC-MSC y BSM, predominando mayor abundancia de individuos en esta última que en la formación BNB (Tabla 7)

Tabla 7. Abundancia de las especies con respecto a las formaciones vegetales presentes en el gradiente altitudinal.

Estratos (m.s.n.m.)	350-800	800-1200	1200-1800	1800-2730
Especies/ Form. Vegetal	BSHC y SSC- MSC		BSM	BNB
Subfamilia Desmodontinae				
<i>Desmodus rotundus</i>	5	2	0	0
Subfamilia Glossophaginae				
<i>Anoura geoffroyi</i>	0	0	3	9
<i>Glossophaga commissarisi</i>	13	23	30	0
<i>G. leachii</i>	8	6	18	0
<i>G. soricina</i>	11	76	10	0
Subfamilia Phyllostominae				
<i>Phyllostomus discolor</i>	3	4	3	0
Subfamilia Carrollinae				
<i>Carollia cf. castanea</i>	3	0	0	0
<i>C. perspicillata</i>	1	1	12	0
<i>C. subrufa</i>	18	4	17	0
Subfamilia Stenodermatinae				
<i>Artibeus aztecus</i>	0	0	5	0
<i>A. jamaicensis</i>	39	7	2	0
<i>A. lituratus</i>	3	32	11	0
<i>A. toltecus</i>	1	11	14	0
<i>Chiroderma salvini</i>	1	2	2	0
<i>C. villosum</i>	1	7	1	0
<i>Platyrrhinus helleri</i>	2	0	5	0
<i>Sturnira hondurensis</i>	0	2	21	13
<i>S. parvidens</i>	13	22	6	0
<i>Uroderma davisii</i>	1	0	0	0
Sub-total (por estrato)	123	199	160	22
TOTAL (por FV)	123		359	22

Con respecto a la diversidad, la formación vegetal que presentó la mayor diversidad fue BSM ($H'=2.40$, $\lambda=0.88$, $DMg=3.12$), luego el Ec. BSHC y SSC-MSC ($H'=2.18$, $\lambda=0.84$, $DMg=2.72$) y la formación BNB presentó la menor diversidad ($H'=0.68$, $\lambda=0.48$, $DMg=0.32$). Las formaciones del Ecot. BSHC y SSC-MSC, y BSM mostraron igualdades similares entre las abundancias de las especies; sin embargo, para la formación del Ecot. BSHC y SSC-MSC *A. jamaicensis* tiene una pronunciada dominancia con respecto a las otras especies; además, las especies de la formación BSM presentan una abundancia intermedia entre sí y son pocas las especies que presentan dominancias tan pronunciadas.

Las especies presentes en la formación BNB no presentaron una desigualdad tan marcada, entre las abundancias (Figura 20).

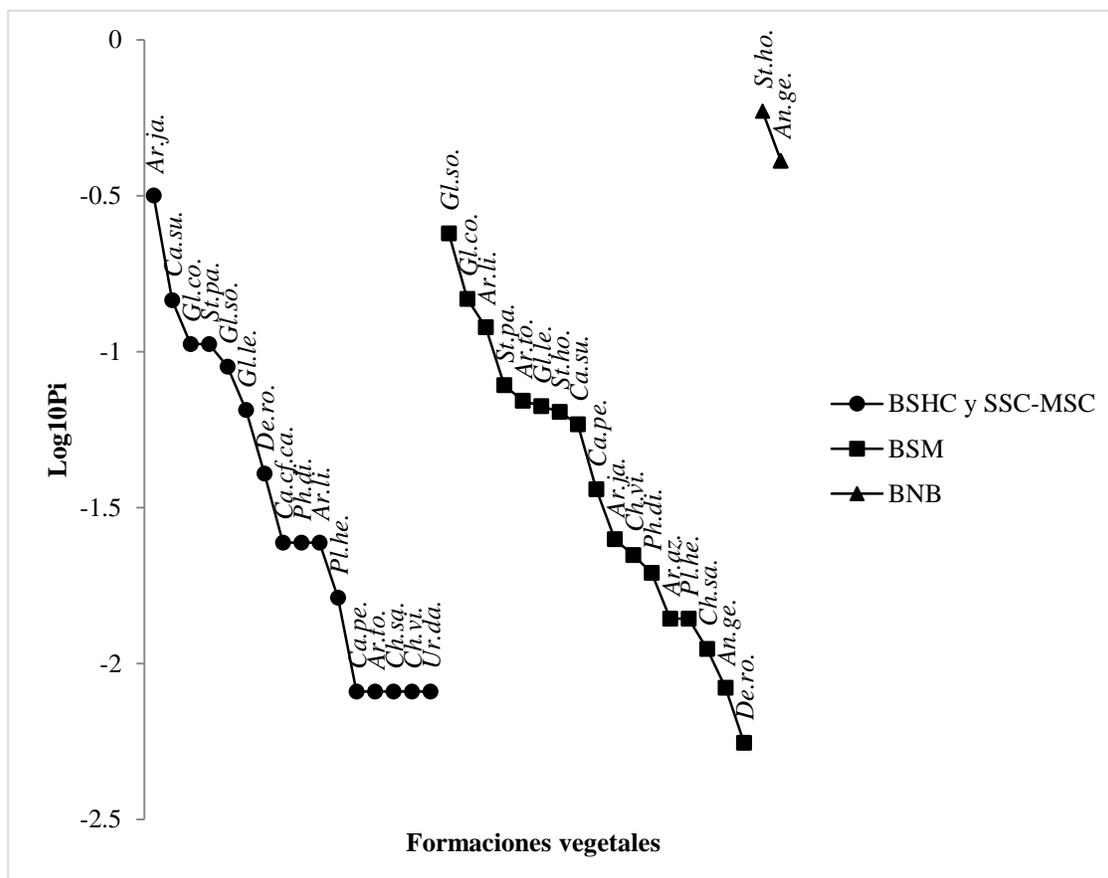


Figura 20. Curvas de rango-abundancia, representando a las tres formaciones vegetales presentes en el gradiente altitudinal; cada especie está descrita por dos prefijos: dos letras del género y dos de la especie.

El análisis de correspondencia canónica (ACC) mostró que los murciélagos filostómidos se ven fuertemente influenciados por la elevación (por consiguiente con las variables climáticas de la temperatura y humedad relativa); sin embargo, en la parte baja del gradiente los murciélagos están mediados principalmente por la vegetación que por la elevación (Figura 21).

Por lo tanto puede observarse que especies como *A. geoffroyi* y *S. hondurensis* son mayormente influenciadas por la elevación; a diferencia de *A. jamaicensis*, *D. rotundus* y *U. davisi* que en los estratos bajos del gradiente tiene mayor influencia por la vegetación.

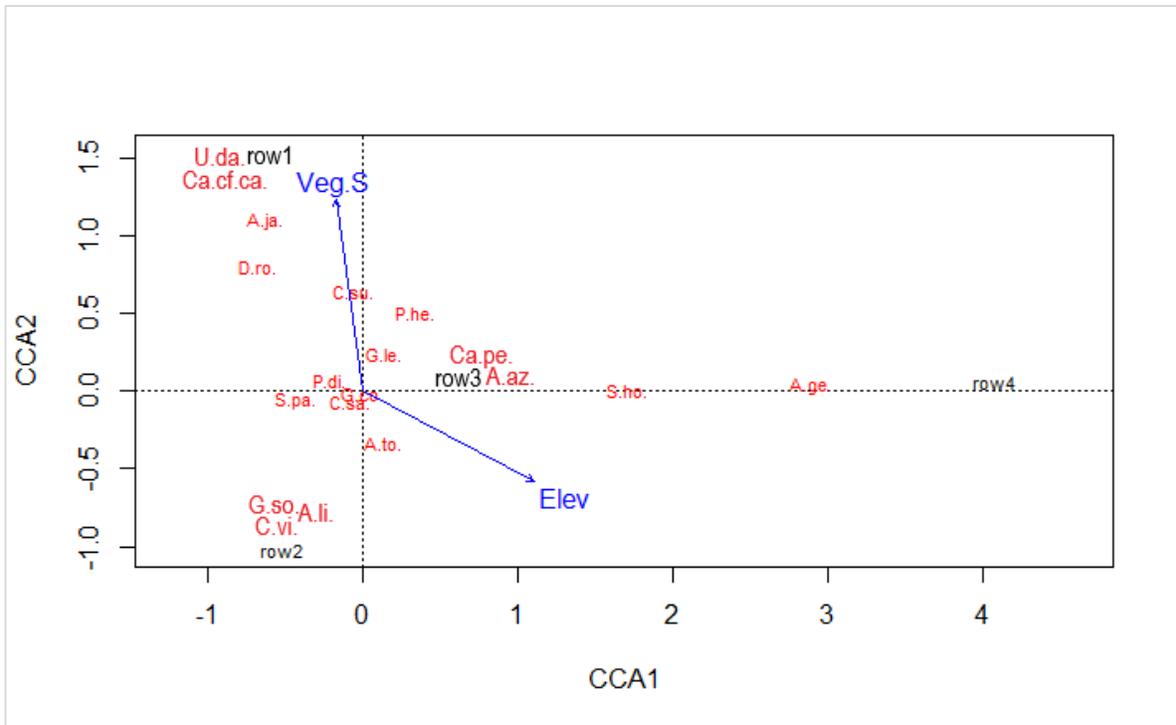


Figura 21. Gráfico del ACC, donde puede notarse la influencia de las variables de la vegetación (riqueza: Veg.S) y la elevación (Elev) sobre las especies de murciélagos presentes en el gradiente altitudinal de la zona central de Chalatenango. Cada especie se puede identificar con la primera letra del género y las siguientes dos letras de la especie.

V. DISCUSIÓN

Los valores de temperatura y humedad relativa, muestran una correlación significativa, a medida se aumenta la elevación de una zona, dónde la temperatura se comporta con una disminución en sus valores y la humedad relativa en un aumento (Ayllón 2003; McCain 2006; Grytnes y McCain 2007).

La temperatura mostró una disminución gradual al aumentar la elevación en el gradiente, donde presentó promedios de 27 °C en el nivel más bajo del gradiente y 14 °C en el nivel más alto. De forma temporal, los menores valores se presentaron durante la época seca y lluviosa. En zonas tropicales, donde las bases de las montañas presentan temperaturas cálidas y húmedas, los patrones de diversidad tienen la tendencia al declive sobre el gradiente (McCain 2006; Grytnes y McCain 2007). Estudios realizados en Costa Rica (Echeverría-Tello 2013) muestran que la riqueza y la abundancia tienen una relación positiva, conforme el valor de la temperatura aumenta. Tal es el caso presentado acá, la diversidad (H') de murciélagos filostómidos presenta una correlación positiva con respecto a la temperatura, lo que puede notarse a lo largo del gradiente altitudinal y en los muestreos durante la época seca; donde la temperatura mostró los menores valores registrados durante el estudio, principalmente en el último nivel del gradiente, el cual presentó valores menores a los registrados normalmente (MARN 2016).

Asimismo, para el caso de la humedad relativa, presentó valores correlacionados a la elevación. Sus valores mostraron un incremento de forma gradual al aumentar la elevación en el gradiente, con un promedio de 71% en el nivel más bajo del gradiente y un 88% en el nivel más alto. Para el gradiente altitudinal situado en Costa Rica, Echeverría-Tello (2013) encontró una relación negativa de la abundancia y la riqueza de murciélagos filostómidos con respecto a las variables de precipitación y humedad. Situación similar se presenta en este estudio, donde la diversidad (H') presentó una correlación negativa, en cuanto al aumento de los valores de la humedad relativa.

Tal como lo describe Krebs (1985) y McCain (2006), la temperatura y la humedad, las cuales dependen de la elevación (Ferrerías-Chasco y Fidalgo-Hijano 2001); poseen una

fuerte influencia sobre la biodiversidad. Esto se pudo constatar mediante los valores obtenidos de diversidad y los patrones de distribución de los murciélagos filostómidos; donde la vegetación presentó una influencia en segundo grado para el patrón; es decir, fue menor a comparación de los componentes abióticos.

Con respecto a la composición de especies, la familia Phyllostomidae en el gradiente altitudinal, se vio representada por las cinco subfamilias que se encuentran registradas en El Salvador, con 19 especies. Patrones similares en cuanto a la representación de las subfamilias han sido registrados en gradientes altitudinales de México (Sánchez-Cordero 2001; Vargas-Contreras y Hernández-Huerta 2001; Briones-Salas et al. 2005), Costa Rica (Echeverría-Tello 2013), Colombia (Bejarano-Bonilla et al. 2007), Perú (Vivar-Pinares 2006) y Brasil (Martins et al. 2015). Sin embargo, los resultados presentados en Costa Rica, Colombia y Perú presentan una mayor composición de especies a los presentados en México y en este estudio, probablemente porque el gradiente estudiado en Costa Rica tiene la influencia de la vertiente del Océano Atlántico, el cual provee de grandes cantidades de humedad a la parte continental (Echeverría-Tello 2013). En cuanto a los casos de Sur América, debido a la influencia de los Andes y la selva Amazónica en dichas sierras, además para el caso de Colombia, el gradiente altitudinal estudiado era de mayor amplitud. Martins et al. (2015), en Brasil sólo registra 14 especies en el gradiente altitudinal estudiado, a pesar de encontrarse en la zona atlántica; sin embargo, Carvalho et al. (2019) registra un compilado de 31 especies en diversos gradientes de la zona del bosque atlántico brasileño.

Algunas especies de murciélagos, no se encontraban registradas en la zona del gradiente altitudinal (Owen y Girón 2012), tal es el caso de *Desmodus rotundus* (Tejutla y La Palma), *Glossophaga leachii*, *Phyllostomus discolor*, *Carollia perspicillata*, *Carollia subrufa*, *Sturnira hondurensis* (La Palma), *Artibeus aztecus* (La Palma), *A. toltecus* (Tejutla, La Palma) y *Uroderma davisi*.

La distribución de los murciélagos filostómidos, presentó un amplio patrón de las especies sobre el gradiente altitudinal; donde 13 especies se encontraron presentes en tres estratos; tres especies en dos y otras tres especies, se registraron solamente en uno, de los cuatro estratos del gradiente.

La mayoría de las especies presentaron una distribución altitudinal, similar a la presentada por LaVal y Rodríguez-Herrera (2002), Medellín et al. (2008) y Reid (2009). Algunas especies presentaron patrones de distribución mayores o menores a los descritos, como en el caso de las especies del género *Glossophaga*, donde los autores anteriores presentan registros hasta los 2600 msnm y en este estudio se encontraron hasta los 1300 msnm. Asimismo, *Carollia subrufa* y *C. perspicillata* tienen registros límite hasta los 1200 msnm y en este estudio fueron encontradas hasta los 1300 m.s.n.m. Además Morales-Rivas (2016) registra *C. castanea* para el Parque Nacional Montecristo, especie que se encontró en este estudio también; sin embargo, los especímenes encontrados se han planteado como *C. cf. castanea*, ya que se deben seguir recolectando especímenes para su correcta confirmación. Owen y Girón (2012) no la habían registrado previamente.

Para el caso de las especies del género *Sturnira* se puede notar un patrón de distribución marcado, donde *S. parvidens* es más abundante desde tierras bajas, hasta los 1300 m.s.n.m., aunque a esta altitud se encuentra de forma más escasa. Contrario a *S. hondurensis*, que puede encontrarse a partir de los 1000 m.s.n.m. hasta los 2600 m.s.n.m. Patrón que concuerda con la distribución presentada por Owen y Girón (2012) y Sánchez-Cordero (2001), pero que amplía la distribución altitudinal según lo presentado por Reid (2009).

Con respecto a las especies del género *Artibeus* registradas para este estudio, *A. jamaicensis* y *A. lituratus* presentaron una diferenciación en su distribución altitudinal. Las mayores abundancias de *A. jamaicensis* se registraron en los niveles más bajos del gradiente. En cuanto a *A. lituratus*, las mayores abundancias se presentaron a partir de los 1000 m.s.n.m. Referente a *A. toltecus*, su abundancia fue menor a las dos especies anteriores, pero se tuvo el registro hasta los 1300 m.s.n.m. En relación a *A. aztecus*, esta especie posee un registro por encima de los 2600 m.s.n.m. (Owen y Girón 2012); sin embargo, en el período en que se realizó este estudio se pudo encontrar sólo a 1300 m.s.n.m.

A pesar de que se encontraron especies que no se habían registrado previamente para algunas zonas del gradiente altitudinal, algunas especies que habían sido reportadas por Owen y Girón (2012) para la zona, no se encontraron durante el estudio; tal es el caso

de *Carollia sowelli*, *Centurio senex* y *Artibeus phaeotis*. Probablemente se deba a que estas especies son poco ocurrentes cerca de la vertiente del Océano Pacífico (*C. sowellii*), otras son especies más difíciles de ver, debido a sus adaptaciones a climas fríos (*C. senex* y *A. phaeotis*).

Las mayores abundancias se presentaron en los primeros tres estratos del gradiente, principalmente en el segundo y tercer estrato, con una disminución en la misma en el cuarto estrato. Esto demuestra que en los primeros estratos probablemente se presentó mayor productividad (Grytnes y McCain 2007) al poseer mayores abundancias de especies. Temporalmente, la abundancia fue mayor durante la transición de la época seca-lluviosa y lluviosa; probablemente debido a la mayor disponibilidad de alimento en cuanto a frutos y flores (observación personal), además de los factores abióticos que contribuyen fuertemente (temperatura y humedad relativa).

La regla de Rapoport, menciona que la distribución altitudinal puede ser un espejo de la distribución latitudinal; en cuyo caso Stevens (1992) plantea que este modelo se basa en los puntos de muestreo y en estudios regionales. Con los puntos de muestreo es más común descubrir el patrón lineal decreciente de la riqueza de especies y con los estudios regionales, se puede tener un sesgo al enfocarse en un solo nivel del gradiente; ya que el esfuerzo de muestreo es desigual y se presentan sesgos adicionales. Esto puede ser relacionado en aspectos regionales de la distribución de una especie, con la riqueza de los ensamblajes locales de las otras especies. Sin embargo, Rahbek (1995) plantea que los patrones de riqueza de especies no siempre presentan un decrecimiento lineal; principalmente, porque previamente no se tomaban en cuenta el esfuerzo de muestreo y el área en donde se realizaba. Por ello, es que muchas veces se ignoraba que podían existir picos de riqueza de especies en las elevaciones medias y asimismo, diferentes patrones de distribución en gradientes altitudinales.

El patrón de distribución sobre el gradiente altitudinal, que presentan las especies de murciélagos, posiblemente se relacione mejor con el modelo nulo de efecto de dominio medio; las especies que se encontraron en este estudio tienen una amplia extensión en cuanto a su distribución y son pocas las que poseen una extensión corta (Dunn et al. 2007). Patrones similares que se ajustan a este modelo se han descrito previamente (Rahbek 2005;

McCain 2007; Grytnes y McCain 2007; McCain y Grytnes 2010) y se ven similitudes con los encontrados en zonas como México (Sánchez-Cordero 2001; Briones-Salas et al. 2005), Colombia (Bejarano-Bonilla et al. 2007) y Costa Rica (Echeverría-Tello 2013). Además, Carvalho et al. (2019) argumentan que la baja presencia de murciélagos filostómidos a grandes elevaciones, se deba al origen tropical de la familia; por ende, la adaptabilidad que poseen para establecerse en estas zonas, es menor comparada con los murciélagos de otras familias. Asimismo, Lomolino (2001) propone que los gradientes altitudinales en la variación de la diversidad de especies, son el resultado de la combinación de varios procesos ecológicos y evolutivos.

Con respecto a la estructura de los murciélagos filostómidos en el gradiente presente en la zona central de Chalatenango; la mayoría de individuos capturados fueron hembras, aunque las proporciones entre ambos sexos no fueron tan desiguales. Sin embargo, se capturó mayor cantidad de hembras durante la época seca y la transición seca lluviosa.

Los estados reproductivos mostraron mayor variabilidad con respecto a los sexos. Los machos no escrotados presentaron mayor abundancia a lo largo del todo el gradiente, así como en ambas épocas y transiciones; a pesar de esto se pudo registrar un leve aumento de machos escrotados durante la época seca, transición seca lluviosa y época lluviosa. Esto puede concordar con la presencia de hembras grávidas a partir de la época seca y posteriormente, en la transición seca lluviosa, pueden encontrarse hembras lactantes. Para la época lluviosa las hembras no lactantes son mayoría, donde las hembras lactantes y grávidas presentan cantidad similares en abundancias relativas. Además hembras grávidas se encontraron sólo en los Estratos 1, 2 y 3, en el Estrato 2 y 3 se registraron hembras lactantes. De esta forma, se puede explicar porqué se encontró mayor cantidad de individuos jóvenes a medida se iba pasando de la época seca a la época lluviosa. Este patrón concuerda con el período bimodal de reproducción que presentan varios miembros de la familia Phyllostomidae (Felten 1956d; LaVal y Rodríguez-Herrera 2002; Reid 2009) y en este estudio se vio reflejado el primer pico de reproducción.

En cuanto los nichos tróficos, los murciélagos frugívoros presentaron las mayores abundancias en todo el gradiente, seguidos de los murciélagos nectarívoros, los cuales presentaron mayor abundancia en el Estrato 2; los murciélagos omnívoros se registraron

desde el Estrato 1 al Estrato 3 y los murciélagos hematófagos se registraron sólo en los primeros dos Estratos. Patrones similares se han encontrado en gradientes altitudinales de zonas como Bolivia (Flores-Saldaña 2008) y Brasil (Martins et al. 2015; Carvalho et al. 2019) donde los murciélagos frugívoros presentaron las mayores abundancias, aunque Flores-Saldaña (2008) presentó que los murciélagos nectarívoros no tuvieron tanta presencia sobre el gradiente altitudinal, así como los murciélagos omnívoros. En cambio Martins et al. (2015) mostró que los murciélagos nectarívoros se encontraron también de altitudes bajas a altitudes medias, donde mostró el caso especial de que los murciélagos omnívoros y hematófagos sólo se presentaron en un nivel de su gradiente en estudio. Carvalho et al. (2019) reporta igualmente, un declive en los murciélagos frugívoros a lo largo del gradiente altitudinal. También, menciona el aumento de los vampiros comunes al aumentar la altitud; sin embargo, esto no es tan notorio como la dominancia que presentan los murciélagos frugívoros en toda la zona, a pesar del declive en las especies de este nicho.

Sánchez-Cordero (2001) para un gradiente ubicado sobre una Sierra de Oaxaca, México; presenta mayores abundancias de murciélagos frugívoros sobre el gradiente y poca presencia de murciélagos hematófagos. Sin embargo, pocas especies frugívoras se registraron en época seca, la mayoría se registraron en época lluviosa, a diferencia de los hematófagos que tuvieron presencia en ambas épocas, además de no tener registro de murciélagos nectarívoros. Durante este estudio se obtuvieron las mayores abundancias de murciélagos frugívoros en la transición lluviosa seca (~75%) y época seca (~55%), en menor proporción murciélagos nectarívoros, pero estos presentaron mayor abundancia en la transición seca lluviosa (>55%) y seca (~40%), probablemente a la apertura de flores que se encontraba en la época (observación personal). En cuanto a los murciélagos hematófagos, sus abundancias no fueron tan notables, como las de los otros nichos; sin embargo, para la época seca se obtuvo mayor registro que en las otras estaciones y la única especie de murciélago omnívoro, se capturó en la época lluviosa y ambas transiciones, excepto la época seca donde no se tuvo ningún registro.

La diversidad de especies en el gradiente altitudinal presentó variabilidad, principalmente en el último estrato del gradiente; el estrato más diverso para el estudio fue el Estrato 3 ($H' = 2.46$, $\lambda = 0.89$, $D_{Mg} = 3.0$), el cual presentó mayor equitatividad y dominancia

entre las especies, además de tener una expansión de especies añadidas intermedia, por ello las especies más dominantes, presentaron igualdades similares entre sus abundancias; en comparación de la diversidad obtenida en el Estrato 1, este presentó menos equidad y dominaron menos especies ($H'=2.18$, $\lambda=0.84$, $D_{Mg}=3.12$), aunque la expansión de especies añadidas fue levemente mayor. El contraste, se encuentra en el Estrato 4, el cual fue el menos diverso al presentar poca equidad y dominancia entre sus especies y una baja expansión de especies añadidas ($H'=0.68$, $\lambda=0.48$, $D_{Mg}=0.32$).

Al continuar con investigaciones en gradientes altitudinales de la zona central de Chalatenango, se pueden encontrar más especies, principalmente para niveles de altitud como el establecido en el Estrato 1, ya que la curva de acumulación de especies y los estimadores de riqueza manifiestan que pueden encontrarse una mayor cantidad de especies a las encontradas durante este estudio; así como en los Estratos 2 y 3, los cuales estuvieron a punto de tener una asíntota en la curva de acumulación de especies, además esto fue respaldado por los resultados de los estimadores de riqueza.

En cuanto a la similitud de diversidad dentro del gradiente, los estratos que presentaron mayor similitud entre sí fueron los Estrato 2 y 3; en cambio, el Estrato 4 fue el que presentó mayor disimilitud con respecto a los demás estratos del gradiente, a pesar de esto tuvo una mínima similitud con el Estrato 3 y Estrato 2, con una nula similitud con respecto al Estrato 1.

Con respecto a la vegetación y su influencia sobre las especies de murciélagos; la mayor riqueza se obtuvo en el bosque serrano mesofítico con 17 especies, formación vegetal que agrupa dos estratos del gradiente altitudinal, seguido del ecotono bosque semihúmedo caducifolio y sabanas secas-montes secos; finalmente, la formación con menos riqueza fue el bosque nebuloso con 2 especies; asimismo las abundancias fueron mayores en la formación vegetal intermedia.

La diversidad de murciélagos con respecto a las formaciones vegetales, mostró que el bosque serrano mesofítico fue la más diversa al presentar mayor equitatividad y dominancia entre las especies ($H'=2.40$, $\lambda=0.88$, $D_{Mg}=3.12$), seguido del ecotono bosque semihúmedo caducifolio y sabanas secas-montes secos; la menor diversidad se encontró en

el bosque nebuloso; asimismo puede observarse que la dominancia entre las especies presentes en las formaciones vegetales más diversas no presentó desigualdades tan marcadas. Calderón-Patrón et al. (2013), en una Sierra de Oaxaca, México, encontró un patrón donde la riqueza y diversidad de especies de murciélagos disminuye gradualmente sobre cuatro tipos de bosques ubicados a diferentes altitudes, donde los autores reportan mayor cantidad de riqueza y diversidad en un bosque perennifolio, ubicado en los niveles más bajos de la montaña; en contrario a lo encontrado en este estudio, donde la mayor diversidad de especies se encuentra en las formaciones vegetales ubicadas en los estratos medios del gradiente y donde el ecotono bosque semihúmedo caducifolio y sabanas secas-montes secos presentó de igual forma menor diversidad a pesar de encontrarse en el primer nivel del gradiente.

Asimismo, el ACC indica que las especies presentes en el gradiente altitudinal ubicado en la zona central de Chalatenango, durante el estudio tuvieron mayor influencia de la elevación y por consiguiente de las variables climáticas presentes, para la determinación de su distribución y en menor grado la vegetación. No obstante, debido a que la temperatura y la humedad relativa están fuertemente correlacionadas con la elevación, el nivel de influencia por ambas variables no puede ser completamente evaluado para los murciélagos filostómidos; por lo tanto, se requiere de futuros experimentos en campo para evaluar dichas variables.

Sin embargo, la vegetación presenta una fuerte influencia de distribución para las especies que se encontraron en el nivel más bajo del gradiente, donde se encuentra un ecotono de vegetación, probablemente debido a las especies presentes en dichas formaciones como *Piper arboreum*, *Psidium guajava*, *Syzigum jambos* entre otros, que son especies vegetales de las cuales hacen uso alimentario algunas de las especies de los murciélagos filostómidos (LaVal y Rodríguez-Herrera 2002; Reid 2009). Grytnes y McCain (2007) plantean que si bien los ecotonos pueden influenciar a los picos de riqueza y diversidad de especies, no son el factor principal para determinar un patrón de distribución, ya que deben realizarse más estudios para delimitar la complejidad de las poblaciones fuente y poblaciones sumidero, que suelen dominar en este tipo de hábitats.

VI. CONCLUSIONES

- A nivel del gradiente altitudinal, se encontraron las cinco subfamilias de murciélagos pertenecientes a la familia Phyllostomidae, once géneros y diecinueve especies. Las especies más abundantes fueron *Glossophaga soricina* (19.25%), *G. commissarisi* (13.10%), *Artibeus jamaicensis* (9.52%), *A. lituratus* (9.13%), *Sturnira parvidens* (8.13%), *Carollia subrufa* (7.74%), *S. hondurensis* (7.14%), *G. leachii* (6.35%) y *A. toltecus* (5.16%).
- Los estados reproductivos en los murciélagos no presentaron una diferencia notoria en sus abundancias a lo largo del gradiente, en el caso de los machos, con las hembras se puede notar que la presencia de hembras lactantes fue mayor en los estratos medios; para las épocas y transiciones, sí se puede verificar diferencias y que el inicio de la época de reproducción es a partir de la época seca, asimismo la mayor abundancia de individuos jóvenes durante la época lluviosa demuestra que se han dado los primeros alumbramientos.
- Los nichos tróficos de los murciélagos sobre el gradiente, presentaron diferencias principalmente sobre los murciélagos hematófagos y omnívoros, donde los primeros no pasaron del segundo estrato y los segundos se registraron hasta el tercer estrato; con respecto a la temporalidad, los murciélagos hematófagos mostraron mayor abundancia durante la época seca, no así en las demás épocas y los murciélagos omnívoros se capturaron durante todas las épocas excepto en la época seca; tanto geográfica como temporalmente, los murciélagos frugívoros y nectarívoros presentaron las mayores abundancias.
- La mayor diversidad de murciélagos filostómidos se presentó en el tercer estrato del gradiente, donde se obtuvo una riqueza igual a la del primer estrato; sin embargo, mayor cantidad de especies se distribuyeron de forma equitativa y dominante.

Además, la similitud de diversidad entre los estratos mostró mayor similitud entre los Estratos 2 y 3, que comparten varias especies entre sí.

- El gradiente altitudinal presentó diferenciación climática en todos sus estratos, en los cuales la temperatura disminuye al aumentar la elevación y la humedad relativa aumenta. Estas variables presentan influencia sobre la diversidad, ya que la temperatura se correlaciona de forma positiva con la diversidad y la temperatura de forma negativa.
- La vegetación presenta un papel importante para la diversidad de los murciélagos filostómidos; la mayor diversidad se encontró en la formación vegetal BSM donde las especies se presentaron con mayor equidad y dominancia. Al analizar si las variables climáticas o la vegetación presentan mayor variación sobre la distribución de murciélagos, puede notarse que las variables climáticas son las que influyen principalmente para el patrón de distribución y la vegetación influye principalmente sobre las especies que se encuentran en los niveles más bajos del gradiente.

VII. RECOMENDACIONES

- Futuros estudios deben considerar la fragmentación del paisaje y su influencia sobre la diversidad de murciélagos, así como otras especies en el ecosistema; además de ejecutarse en otros gradientes altitudinales, en diferentes zonas del país.
- Profundizar con estudios que tomen en cuenta mayor cantidad de factores abióticos para la distribución de especies sobre los ecosistemas, principalmente en el departamento de Chalatenango donde pocas zonas del bosque nebuloso se encuentran bien conservadas; de esta manera evidenciar de forma más robusta los factores que influyen en la distribución de especies.
- Realizar estudios sobre enfermedades de murciélagos en la zona, principalmente en las áreas donde los cultivos agrícolas se encuentran muy próximos a las zonas boscosas.
- Continuar con estudios que tomen en cuenta la elevación de los ecosistemas, así como monitoreos con este objetivo y de esta forma evaluar como las especies pueden llegar a comportarse en diferentes escenarios de cambio climático.
- Proseguir con la ejecución de estudios de patrones de distribución altitudinal sobre otras familias de murciélagos, dentro de la zona así como en otras partes donde se encuentran macizos montañosos como Volcán Chichontepec en San Vicente, Cerro Cacahuatique en Morazán, Volcán Conchagua en La Unión, al igual que en otras montañas presentes en el país y ver si el patrón de distribución altitudinal encontrado en este estudio mantiene alguna similitud entre los sitios.

IX. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguirre LF. 2002. Structure of a neotropical savanna bat community. *J. Mammal.* 83(3): 775-784.
- Alarcón S RC e Ibañez S LC. 2008. Determinación de las características fisicoquímicas de la miel producida por las especies de abejas sin aguijón: *Melipona beecheii* (jicota) y *Tetragonisca angustula* (chumelo) de meliponicultores de la zona norte del departamento de Chalatenango. Trabajo de graduación de Licenciatura. El Salvador (SS): Universidad de El Salvador. 283 p.
- Aldana P ID, Linares T JE, Valle H JA. 2004. Hábitat y distribución de los quirópteros en el Parque Nacional Montecristo, municipio de Metapán, departamento de Santa Ana. Trabajo de graduación de Licenciatura. El Salvador (SA): Universidad de El Salvador. 92 p.
- Ayllón T. 2003. Elementos de meteorología y climatología. 2ª edición. México (CDMX): Editorial Trillas. 211 p.
- Basualdo CV. 2011. Choosing the best non-parametric richness estimator for benthic macroinvertebrates databases. *Rev. Soc. Entomol. Argent.* 70 (1-2): 27-38.
- Bejarano-Bonilla DA, Yate-Rivas A, Bernal-Bautista MH. 2007. Diversidad y distribución de la fauna quiróptera en un transecto altitudinal en el departamento del Tolima, Colombia. *Caldasia* 29 (2): 297-308.
- Bonilla G. 2000. Cómo hacer una tesis de graduación con técnicas estadísticas. 4ª edición. El Salvador (SS): Universidad Centroamericana José Simeón Cañas. 342 p.
- Briones-Salas M, Sánchez-Cordero V, Santos-Moreno A. 2005. Diversidad de murciélagos en un gradiente altitudinal de la Sierra Mazateca, Oaxaca, México. En: Sánchez-Cordero V y Medellín RA, editores. *Contribuciones mastozoológicas en homenaje a Bernardo Villa*. México: Instituto de Biología, Instituto de Ecología, UNAM. p. 67-76.

- Burnham KP y Overton WS. 1979. Robust estimation of population size when capture probabilities vary among animals. *Ecology* 60: 927-936.
- Cadenillas-Ordinola RE. 2010. Diversidad, ecología y análisis biogeográfico de los murciélagos del Parque Nacional Cerros de Amotape, Tumbes de Perú. Trabajo de graduación de *Magister en Zoología*. Perú (Lima): Universidad Nacional Mayor de San Marcos. 111 p.
- Calderón-Patrón JM, Briones-Salas M, Moreno CE. 2013. Diversidad de murciélagos en cuatro tipos de bosque de la Sierra Norte de Oaxaca, México. *Therya* 4(1): 121-137.
- Campos JR, Rodríguez F HE, Salinas G RE. 2005. Caracterización y evaluación de la sostenibilidad de la producción orgánica de Acopo de R.L. en Los Planes, Chalatenango. Trabajo de graduación de Ingeniería. El Salvador (SS): Universidad de El Salvador. 189 p.
- Cardenal R, Roque-Baldovinos R, Bahamond A, Cáceres G, Campos AH, Cañas-Dinarte C, González LA, Martí M, Peraza X, Rodríguez-Díaz R, *et al.* 2000. Enciclopedia de El Salvador: Tomo I. España (Barcelona): Grupo editorial OCEANO. 224 p.
- Carvalho WD, Martins MA, Esbérard CEL, Palmeirim JM. 2019. Traits that allow bats of tropical lowland origin to conquer mountains: Bat assemblages along elevational gradients in the South American Atlantic Forest. *J. Biogeogr.* 2019;00:1-16.
- Carmona-Galindo V y Carmona TV. 2013. La diversidad de los índices de diversidad. *Bioma* 2(14): 20-28.
- Chao A y Lee SM. 1992. Estimating the number of classes via sample coverage. *Journal of the American Statitital Association* 87(417): 210-217.
- Colwell RK y Hurt GC. 1994. Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapoport effect. *Am. Nat.* 144 (4): 570-595.
- Dunn RR, McCain CM, Sanders NJ. 2007. When does diversity fit null model predictions? Scale and range size mediate the mid-domain effect. *Global Ecol. Biogeogr.* 16: 305-312.

- Echeverría-Tello JL. 2013. Ensamblajes de murciélagos frugívoros y nectarívoros en un gradiente altitudinal de Costa Rica y su potencial distribución bajo escenarios de cambio climático. Trabajo de graduación de *Magíster Scientiae*. Costa Rica (Turrialaba): Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. 97 p.
- Fajardo S ME. 2011. Composición y diversidad de quirópteros del Parque Nacional San Diego y San Felipe las Barras, Metapán, durante la estación seca a la estación lluviosa en el año 2010. Trabajo de graduación de Licenciatura. El Salvador (SA): Universidad de El Salvador. 59 p.
- Feinsinger P. 2004. El diseño de estudios de campo para la conservación de la biodiversidad. Bolivia (Sta. Cruz de la Sierra): Editorial FAN. 243 p.
- Felten H. 1955. Fledermäuse (Mammalia, Chiroptera) aus El Salvador. *Senck. Biol.* 36(5/6): 271-285.
- _____. 1956a. Fledermäuse (Mammalia, Chiroptera) aus El Salvador. *Senck. Biol.* 37(1/2): 69-86.
- _____. 1956b. Fledermäuse (Mammalia, Chiroptera) aus El Salvador. *Senck. Biol.* 37(3/4): 179-212.
- _____. 1956c. Fledermäuse (Mammalia, Chiroptera) aus El Salvador: *Senck. Biol.* 37(5/6): 341-367.
- _____. 1956d. Quirópteros (Mammalia, Chiroptera) en El Salvador. *Comunicaciones* 5(4): 153-170.
- _____. 1957. Fledermäuse (Mammalia, Chiroptera) aus El Salvador. *Senck. Biol.* 38(1/2): 1-22.
- Ferreras-Chasco C y Fidalgo-Hijano C. 1999. Biogeografía y edafogeografía. España (M): Editorial Síntesis. 262 p.

- Flores-Saldaña MG. 2008. Estructura de las comunidades de murciélagos en un gradiente ambiental en la Reserva de la Biósfera y Tierra Comunitaria de origen Pilón Lajas, Bolivia. *Mastozoología Neotropical* 15(2): 309-322.
- Franklin JF, Cromack K Jr, Denison W, McKee A, Maser C, Sedell J, Swanson F, Juday G. 1981. Ecological characteristics of old-growth Douglas-Fir forests. Estados Unidos (Oregon): United States Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest forest and range experiment station. 48 p.
- Girón G LE. 2005. Identificación y distribución de los murciélagos del sector Los Andes del volcán de Santa Ana, Complejo Los Volcanes, Santa Ana, El Salvador. Trabajo de graduación de Licenciatura. El Salvador (SS): Universidad de El Salvador. 71 p.
- González-Linares JA, Paz-Melara AO, Pineda-Contreras RA. 2017. Composición de murciélagos (Chiroptera) del Área Natural Privada, Parque Geoturístico El Limo, Metapán, durante los meses de abril a julio del año 2016. Trabajo de graduación de Licenciatura. El Salvador (SA): Universidad de El Salvador. 74 p.
- Gotelli NJ y Colwell RK. 2011. Chapter 4: Estimating species richness. En: Magurran AE y McGill BJ, editores. *Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment*. Reino Unido: Oxford University Press. p. 39-54.
- Gotelli NJ. 2008. *A Primer of Ecology*. 4th Edition. Estados Unidos (MA): Sinauer Associates. 291 p.
- Graham GL. 1983. Changes in bat species diversity along an elevational gradient up the Peruvian Andes. *J. Mamm.* 64(4): 559-571.
- Grytnes JA y McCain CM. 2007. Elevational trends in biodiversity. En: Simon AL, editor. *Encyclopedia of Biodiversity*. Elsevier. 8p.
- Hawkins BA, Field R, Cornell HV, Currie DJ, Guégan J-F, Kaufman DM, Kerr JT, Mittelbach GG, Oberdorff T, O'Brien EM, et al. 2003. Energy, water and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84(12): 3105-3117.
- Holdridge LR. 1967. *Life zone ecology*. Costa Rica (SJ): Tropical Science Center. 206 p.

- Krebs CJ. 1985. *Ecología: Estudio de la distribución y la abundancia*. 2ª edición. México (CDMX): Editorial Harla. 753 p.
- Lauer W. 1954. Las formas de vegetación de El Salvador. *Comunicaciones* 3(1): 41-45.
- LaVal RK, Rodríguez-H B. 2002. *Murciélagos de Costa Rica (Bats)*. Costa Rica (Heredia): Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio). 320 p.
- Lomolino MV. 2001. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology & Biogeography* 10: 3-13.
- Martins MA, de Carvalho WD, Dias D, de S. Franca D, de Oliveira MB, Peracchi AL. 2015. Bat species richness (Mammalia, Chiroptera) along an elevational gradient in the Atlantic Forest of Southeastern Brazil. *Acta Chiropterologica* 17(2): 401-409.
- Ministerio de Agricultura y Ganadería. 2012. *Clasificación de suelos por división política de El Salvador, C.A.* El Salvador (Soyapango): Ministerio de Agricultura y Ganadería. 86 p.
- _____. 2013. *Uso actual de suelo de la República de El Salvador, C.A.* El Salvador (Soyapango): Ministerio de Agricultura y Ganadería. 4p.
- Ministerio de Medio Ambiente y Recursos Naturales. s.a. *Catálogo de espacios naturales*. El Salvador (SS): Plan nacional de ordenamiento y desarrollo territorial. 185 p.
- _____. 2011. *Integración de la información existente relacionada con el estudio en formato fichas de las áreas de conservación*. El Salvador (SS): World Institute for Conservation and Environment. 254 p.
- _____. 2015. Acuerdo 74: Listado Oficial de especies de vida silvestre amenazadas o en peligro de extinción. En: *Diario Oficial*. Tomo No. 479, No. 181. p. 45-65.
- _____. 2016. *Boletín climatológico, anual 2015*. El Salvador (SS): MARN. 16 p.

- McCain CM. 2006. Could temperature and water availability drive elevational species richness patterns? A global case study for bats. *Global Ecol. Biogeogr.* 16: 1-13.
- _____. 2007. Area and mammalian elevational diversity. *Ecology* 88(1): 76-86.
- McCain CM y Grytnes JA. 2010. Elevational gradients in species richness. En: *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. John Wiley & Sons. 10 p.
- Medellín RA. 1993. Estructura y diversidad de una comunidad de murciélagos en el trópico húmedo mexicano. En: Medellín RA y Ceballos G, editores. *Avances en el Estudio de los Mamíferos de México*. Publicaciones especiales. México (CDMX): Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C., p. 333-350.
- Medellín RA y Gaona O. 1999. Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, Mexico. *Biotropica* 31(3): 478-485.
- Medellín RA, Arita HT, Sánchez O. 2008. Identificación de los murciélagos de México, Clave de Campo. Segunda edición. México (CDMX): Universidad Nacional Autónoma de México. 80 p.
- Morales-Rivas AE. 2016. Dieta, actividad y reproducción de los murciélagos *Anoura geoffroyi* y *Sturnira hondurensis* en el bosque nublado del Parque Nacional Montecristo, El Salvador. Trabajo de graduación de Licenciatura (SS): Universidad de El Salvador. 92 p.
- Morton PA. 1989. Murciélagos tropicales americanos. Estados Unidos (TX): Fondo Mundial para la Naturaleza. 48 p.
- Mostacedo B y Fredericksen TS. 2000. Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal. Bolivia (Sta. Cruz de la Sierra): BOLFOR. 87 p.
- Noss RF. 1990. Indicators for Monitoring Biodiversity: A Hierarchical Approach. *Conservation Biology* 4(4): 355-364.
- Organización de los Estados Americanos. 1974. El Salvador: Zonificación agrícola-Fase I. Estados Unidos (WA): OEA. 260 p.

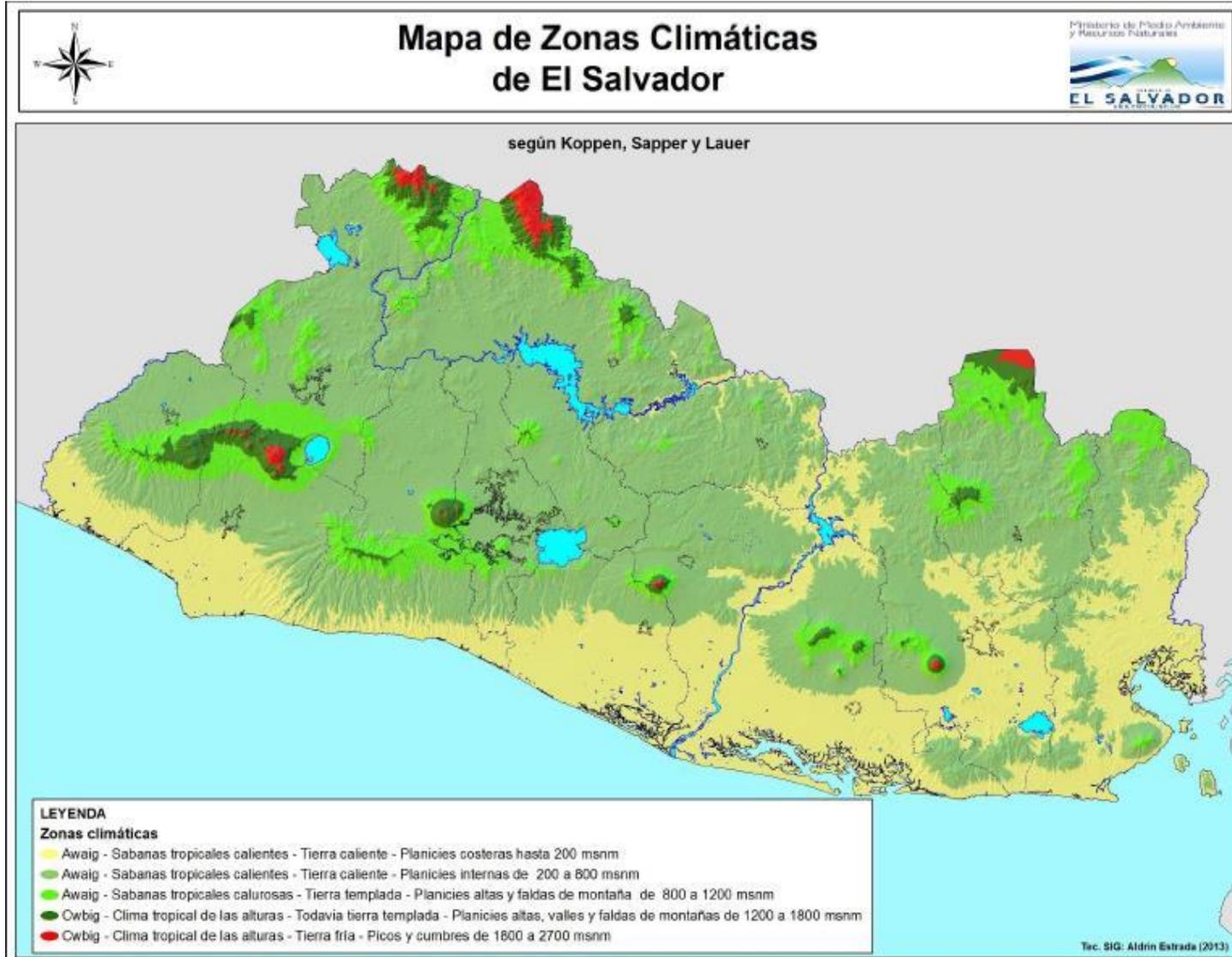
- Organización de las Naciones Unidas para la educación, la ciencia y la cultura – Programa el Hombre y la Biósfera. 2010. Reserva de la Biósfera Trifinio-Fraternidad. El Salvador (SS): MARN. 59 p.
- Owen JG y Girón L. 2012. Revised Checklist and distributions of land mammals of El Salvador. Occasional Papers, Museum of Texas Tech University. 310: 30
- Pineda-Menjívar ME y Rojas-Mata MA. 2017. Diversidad y composición de la ictiofauna en la zona media y baja de la subcuenca del Río Sumpul, Chalatenango, El Salvador. Trabajo de graduación de Licenciatura (SS): Universidad de El Salvador. 69 p.
- Quijano-Vásquez KJJ. 2017. Dispersión de semillas por murciélagos frugívoros en el Parque Nacional Montecristo, El Salvador. Trabajo de graduación de Licenciatura (SS): Universidad de El Salvador. 73 p.
- Quinn GP y Keough MJ. 2002. Experimental Design and Data Analysis for Biologists. Estados Unidos (NY): Cambridge University Press. 537 p.
- Rahbek C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* 18 (2): 200-205.
- Rahbek C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters* 8: 224-239.
- Ramos B DE y Rauda Z WG. 2012. Clasificación de los murciélagos filostómidos respecto al uso de hábitat en el Parque Nacional Montecristo, Metapán, Santa Ana, de junio a noviembre de 2011. Trabajo de graduación de Licenciatura. El Salvador (SA): Universidad de El Salvador. 74 p.
- Reid FA. 2009. A Field Guide to the Mammals of Central America y Southeast Mexico. Second Edition. Estados Unidos (NY): Oxford University Press. 346 p.
- Rivera-Ayala RE y Flores-Martínez JA. 2016. Sistematización del conocimiento etnobotánico del uso de la biodiversidad vegetal, en el cantón Las Pilas, municipio

- de San Ignacio, Chalatenango. Trabajo de graduación de Licenciatura. El Salvador (SS): Universidad de El Salvador. 94 p.
- Romero F MO. 2011. Estructura poblacional del murciélago de cola corta (*Carollia subrufa*) presente en la formación rocosa, conocida como cueva del murciélago en el Área Natural Protegida Walter Thilo Deininger, Departamento de La Libertad, El Salvador. Trabajo de graduación de Licenciatura. El Salvador (SS): Universidad de El Salvador. 48 p.
- Salazar CH. 2010. Estudio microclimático de un bosque natural de asociación pino-roble en el municipio de La Reina, Departamento de Chalatenango. El Salvador (SS): MARN y AECID. 33 p.
- Sánchez-Cordero V. 2001. Elevation gradients of diversity for rodents and bats in Oaxaca, México. *Global Ecol. Biogeogr.* 10: 63-76.
- Sánchez MS y Glannini NP. 2014. Altitudinal patterns in two syntopic species of *Sturnira* (Mammalia: Chiroptera: Phyllostomidae) in the montane rain forests of Argentina. *Biotropica* 46(1): 1-5.
- Shapiro SS y Wilk MB. 1965. An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika* 52 (3/4): 591-611.
- Simmons NB [Internet]. 2005. Order Chiroptera. En: Wilson DE y Reeder DM, editores. *Mammals species of the World: a taxonomic and geographic reference*. 3a Edición, Vol. 1. Baltimore (MD): Johns Hopkins University Press; [Citado 20 febrero 2017]. Disponible en: <https://www.departments.bucknell.edu/biology/resources/msw3/>
- Sistema Nacional de Estudios Territoriales [Internet]. s.a. Clima en El Salvador. San Salvador (ES): Ministerio de Medio Ambiente y Recursos Naturales. [Citado 4 noviembre 2014]. Disponible en: <http://www.snet.gob.sv/ver/meteorologia/clima+en+el+salvador/>
- Stevens GC. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *Am. Nat.* 140 (6): 893-911.

- Stevens RD. 2004. Untangling latitudinal richness gradients at higher taxonomic levels: familial perspectives on the diversity of New World bat communities. *J. Biogeogr.* 31: 655-674.
- Teeling EC, Springer MS, Madsen O, Bates P, O'Brien SJ, Murphy WJ. 2005. A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. *Science* 307: 580-584.
- Timm RM, LaVal RK, Rodríguez-Herrera B. 1999. Clave de campo para los murciélagos de Costa Rica. *Brenesia* 52: 1-32.
- Torres-Flores JW y Guevara-Chumacero LM. 2010. Perspectivas sobre el origen y filogenia de los murciélagos. *ContactoS* 77:5-9.
- Vargas-Contreras JA y Hernández-Huerta A. 2001. Distribución altitudinal de la mastofauna en la Reserva de la Biósfera "El Cielo", Tamaulipas, México. *Acta Zool. Mex. (n.s.)* 82: 83-109.
- Vásquez-Díaz, RA. 2017. Biodiversidad y distribución altitudinal de Macromycetes en el Cerro La Palma, municipio La Palma, departamento de Chalatenango, El Salvador. Trabajo de graduación de Licenciatura. El Salvador (SS): Universidad de El Salvador. 103 p.
- Villareal H, Álvarez M, Córdoba S, Escobar F, Fagua G, Gast F, Mendoza H, Ospina M, Umaña AM. 2006. Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de la biodiversidad. 2ª edición. Colombia (Bogotá): Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. 236 p.
- Vivar-Pinares SE. 2006. Análisis de distribución altitudinal de mamíferos pequeños en el Parque Nacional Yanachaga Chemillén, Pasco, Perú. Trabajo de graduación de *Magister en Zoología*. Perú (Lima): Universidad Nacional Mayor de San Marcos. 103 p.
- Zhao H, Xu D, Zhang S, Zhang J. 2011. Widespread losses of vomeronasal signal transduction in bats. *Mol. Biol. Evol.* 28(1):7-12.

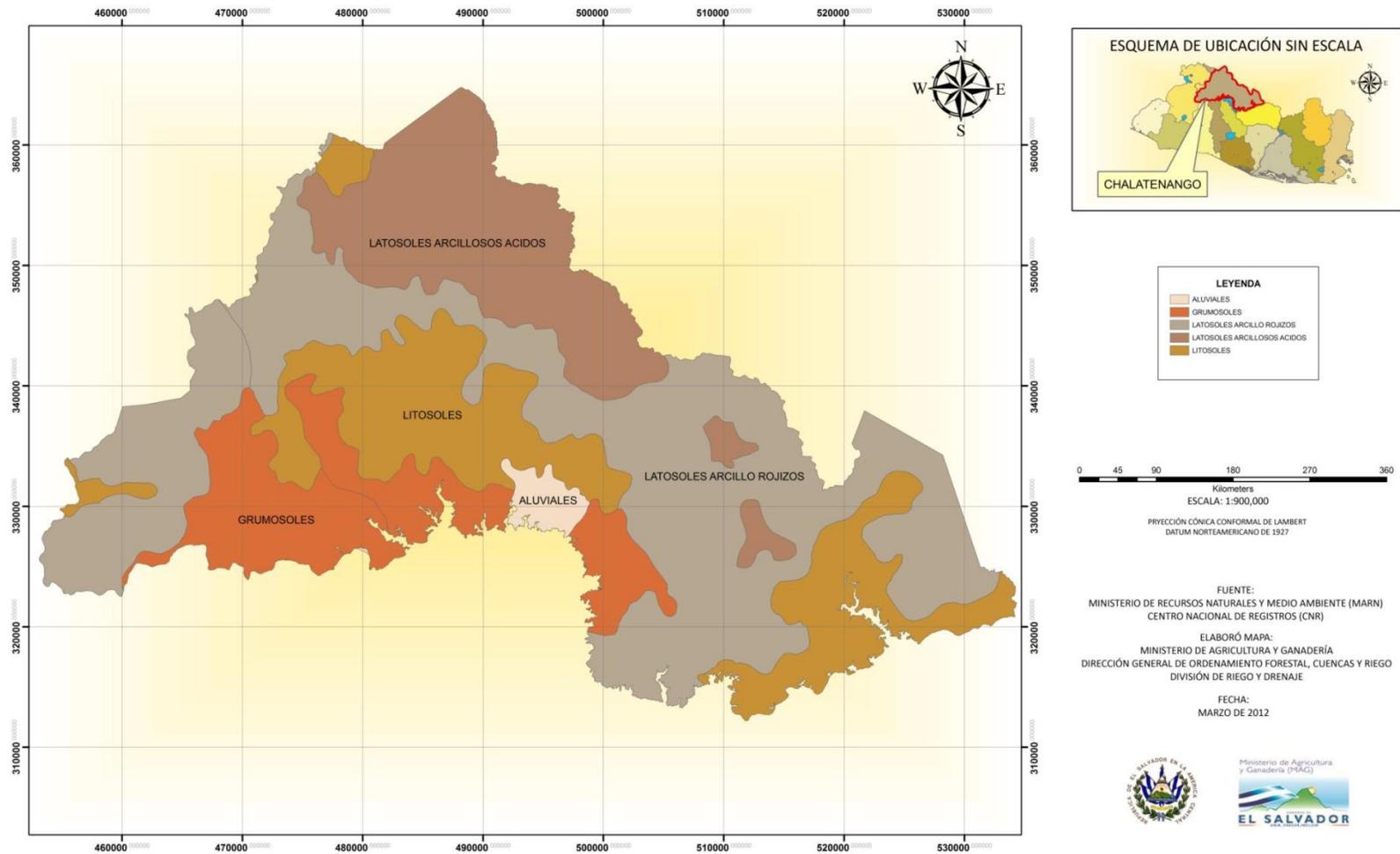
X. ANEXOS

Anexo 1. Mapa de las zonas climáticas existentes en El Salvador, según Köppen, Sapper y Lauer. Fuente: Sistema Nacional de Estudios Territoriales.



Anexo 2. Mapa de los suelos presentes en el departamento de Chalatenango. Fuente: Ministerio de Agricultura y Ganadería (2012).

MAPA PEDOLOGICO DEL DEPARTAMENTO DE CHALATENANGO, EL SALVADOR



Anexo 3. Mapa de las zonas de vida presentes en El Salvador, según Holdridge. Fuente: Ministerio de Agricultura y Ganadería (2013).

