

## **Bolitoglossa subpalmata (Plethodontidae) Filogenia y modelamiento de nicho ecológico presente-futuro.**

Villalobos-Chinchilla, Alejandro\*<sup>1</sup> y Castro-Céspedes, Valeria<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Escuela de Ciencias Biológicas con énfasis en ecología y desarrollo sostenible,  
Universidad Latina de Costa Rica, Sede San Pedro.

**Enviado:** 05/01/2018 | **Revisión de Pares:** 16/02/2018 | **Aceptado:** 13/06/2018 | **Publicado:** 10/11/2018

### **Resumen**

Costa Rica se coloca en la primera posición de diversidad de salamandras a nivel mundial (con 0.96 especies por cada 1000 km<sup>2</sup>). Se conocen 49 especies de salamandras que pertenecen a tres distintos géneros. En los trópicos de América, las salamandras se han diversificado y una radiación adaptativa que ocurrió en el pasado, originó un único clado: el supergénero *Bolitoglossa* (Plethodontidae). Por otro lado, un gran número de especies se han desarrollado en distintos hábitats y la diversificación de especies ocurre en áreas geográficas restringidas, e incluye la forma, elevación y zonación. Una teoría de la colonización de las *Bolitoglossas* es que el ancestro era arborícola que habitaba tierras bajas, y este se dispersó a tierras más altas del paisaje geográfico. La *Bolitoglossa subpalmata* es una especie nocturna, que se puede encontrar sobre bromelias, y durante el día se puede encontrar debajo de rocas, troncos y escombros. Habitan bosques nubosos, principalmente en la Cordillera de Talamanca y es una especie muy sensible a la fragmentación y alteración del hábitat y su población desciende drásticamente si se ve alterada. El objetivo de este proyecto es determinar la filogenia y realizar un modelo del nicho actual y la predicción de nicho a futuro (para el año 2050) y que posibles cambios puede tener el nicho de la *Bolitoglossa subpalmata*. En cuanto a nicho actual, la distribución de *B. subpalmata* se ajusta, sin embargo, a futuro, este se expande hacia el Sur. En la filogenia de la *B. subpalmata*, se obtuvieron cinco grupos hermanos y se logró determinar el origen del clado de acuerdo con las teorías de dispersión.

**Palabras claves:** Plethodontidae, *Bolitoglossa subpalmata*, filogenia, modelo de nicho, membrana interdigital, istmo centroamericano.

### **Abstract**

Costa Rica is placed in the first position of diversity of salamanders worldwide (with 0.96 species per 1000 km<sup>2</sup>). There are 49 known species of salamanders that belong to three different genera. In the tropics of America, salamanders have diversified and an adaptive radiation that occurred in the past, originated a single clade: the supergenus *Bolitoglossa* (Plethodontidae). On the other hand, a large number of species have been developed in different habitats and the diversification of species occurs in restricted geographical areas, and includes the form, elevation and zoning. One theory of the colonization of the *Bolitoglossas* is that the ancestor was arboreal that inhabited the lowlands, and this was dispersed to higher lands of the geographical landscape. The *Bolitoglossa subpalmata* is a nocturnal species, which can be found on bromeliads, and during the day can be found under rocks, trunks and debris. They inhabit cloudy forests, mainly in the Talamanca mountain range and is a species very sensitive to the fragmentation and alteration of the habitat and its population descends drastically if it is disturbed. The objective of

---

\*Correspondencia con el autor: valecastro.th@hotmail.com

this project is to determine the phylogeny and make a model of the current niche and future niche prediction (for the year 2050) and possible changes can have the niche of the *Bolitoglossa subpalmata*. As for the current niche, the distribution of *B. subpalmata* is adjusted, however, in the future, it expands towards the South. In the phylogeny of the *B. subpalmata*, five sibling groups were obtained and the origin of the clade was determined in accordance with dispersion theories.

**Keywords:** Plethodontidae, *Bolitoglossa subpalmata*, phylogeny, niche model, interdigital membrane, Central American isthmus.

*Bolitoglossa* es el género más ampliamente distribuido del orden Caudata, se extiende desde el sureste de Norte América (San Luis, México), por el Amazonas (Brasil), hasta las montañas de Bolivia en Sur América. Este supergénero contiene más de 80 especies, habitan en bosques fríos y húmedos (Parra-Olea, García-París & Wake, 2004). Costa Rica es un país con una topografía muy variada, por lo que cuenta con una gran diversidad climática, lo que coloca al país en la primera posición de diversidad de salamandras a nivel mundial (con 0.96 especies por cada 1000 km<sup>2</sup>). Se conocen 49 especies de salamandras que pertenecen a tres distintos géneros (Kubicki & Arias, 2016; Boza-Oviedo et al., 2012). El sureste de la Cordillera de Talamanca y el Oeste de Panamá son las áreas montañosas menos exploradas de Centro América (Boza-Oviedo et al., 2012).

En los trópicos de América, las salamandras se han diversificado. Una radiación adaptativa que ocurrió en el pasado originó un único clado: el supergénero *Bolitoglossa* (Plethodontidae), y un gran número de especies se han desarrollado en distintos hábitats. La diversificación de especies ocurre en áreas geográficas restringidas e incluye la forma, elevación y zonación. El supergénero *Bolitoglossa* incluye pequeñas y grandes formas, desde patas con membranas interdigitales completamente desarrolladas hasta patas sin membrana interdigital, los cuales se relacionan si son terrestres o arborícolas (García-París, Good, Parra-Olea & Wake, 1999; Parra-Olea, García-París & Wake, 2004).

*Bolitoglossa* es un grupo monofilético, basado en la morfología entre los distintos miembros del grupo. Una teoría de la colonización de las *Bolitoglossas* es que el ancestro era arborícola y habitaba tierras bajas; luego este se dispersó a tierras más altas del paisaje geográfico. Una de las hipótesis del origen del clado es que se originaron en Sur América, y se expandieron al Norte atravesando el istmo de Panamá. Un grupo se asentó en la Cordillera de Talamanca dando origen a procesos de especiación (procesos simpátricos) (Boza-Oviedo et al., 2012). El grupo que logró pasar por completo el quedó aislado de las poblaciones de Sur América, debido a que el istmo se cerró (Parra-Olea, García-París & Wake, 2004).

La *Bolitoglossa subpalmata* es una especie nocturna, que se puede encontrar sobre bromelias, y durante el día pueden estar bajo de rocas, troncos y escombros. Habitan bosques nubosos, principalmente en la Cordillera Volcánica Central, es una especie muy sensible a la fragmentación y alteración del hábitat y su población desciende drásticamente si se ve alterada, es muy similar y frecuentemente confundida con *B. pesrubra*. Su presencia ha sido reportada en muchas áreas protegidas del país como: Volcán Cacao, Parque Nacional Rincón de la Vieja, Reserva Bosque Nuboso Monteverde, Parque Nacional Volcán Poás, Parque Nacional Volcán Irazú, Parque Nacional Volcán Turrialba y Parque Nacional Braulio Carrillo (Leenders, 2016). (Fig. 1)

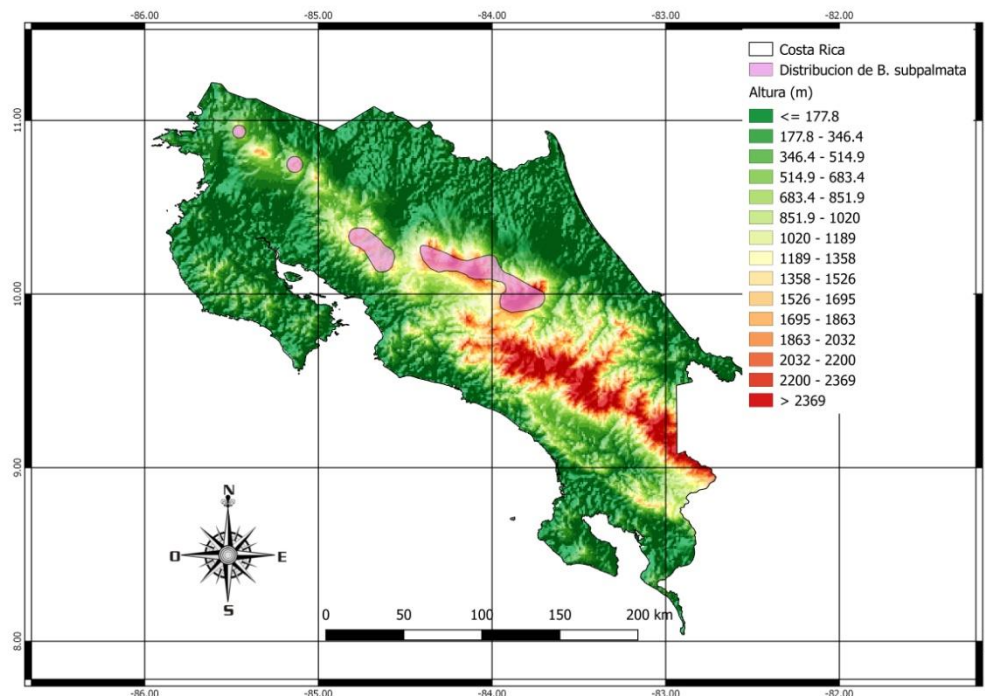


Figura 1. Distribución histórica de la *B. subpalmata*.

El objetivo de este proyecto es determinar la filogenia y el modelo del nicho actual junto con la predicción del nicho a futuro (para el año 2050) y que posibles cambios puede tener el nicho de la *Bolitoglossa subpalmata*.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Modelamiento de nicho

Para el modelamiento de nicho ecológico en el presente y en el futuro para el 2050, se utilizó la página web IUCN Red List (International Union for Conservation of Nature), para descargar los datos de la distribución histórica de *B. subpalmata*, *B. bramei*, *B. gracilis*, *B. pesrubra*, *B. gomezi*, *B. tica*, *B. compacta* y *B. nigrescens*, y GBIF (Global Biodiversity Information Facility) y los puntos de especímenes preservados (brindan las coordenadas de los lugares donde fueron colectados). Se utilizó el software QGIS 2.18.3 (Quantum Geographic Information System), desarrollado por QGIS Development Team, para abrir los puntos geográficos y la distribución de la *B. subpalmata* y de las otras *Bolitoglossa* (*B. bramei*, *B. gracilis*, *B. pesrubra*, *B. gomezi*, *B. tica*, *B. compacta* y *B. nigrescens*); por último, se utilizó la página WorldClim versión

1.4 para descargar las variables bioclimáticas y se usó para el modelo del presente el cuadrante 23 con una resolución de 30 arc-segundos (1 Km<sup>2</sup> aproximadamente). Para las capas bioclimáticas del futuro (al 2050), se descargaron a 30 arc-segundos.

Las variables bioclimáticas que se descargaron de WorldClim fueron: altitud y bioclim, (esta incluye: temperatura anual promedio, rango de temperatura diurno promedio, temperatura isotérmica, temperatura estacional, máxima temperatura del mes más caliente, mínima temperatura del mes más frío, temperatura anual promedio del mes más frío y más caliente, temperatura promedio del cuarto más húmedo, temperatura promedio del cuarto más seco, temperatura promedio del cuarto más frío, precipitación anual, precipitación del mes más húmedo, precipitación del mes más seco, precipitación estacional, precipitación del cuarto más húmedo, precipitación del cuarto más seco, precipitación del cuarto más caliente, y precipitación del cuarto más frío).

El software Maxent 3.3.3 (Software for Species Habitat Modeling), desarrollado por Phillips, Anderson & Schapire en el 2006, se utilizó para realizar un modelamiento de nicho a presente y 33 años en el futuro (2050), al porcentaje del 25% de error de lugares posibles de encontrar a la especie. El análisis de la predicción de nicho se realizó en base a los gráficos y tablas que nos brindó Maxent.

### Árbol filogenético

Se escogieron 17 especies diferentes del género *Bolitoglossa*, más la especie del outgroup: *Ambystoma maculatum*, para realizar el árbol filogenético. Se utilizó la página web NCBI (National Center for Biotechnology Information) para descargar las cadenas con los marcadores moleculares del Citocromo B de entre 647 a 803 bp (pares de bases). Con el software Mesquite 1.12, desarrollado por Wayne P. Maddison y David R. Maddison, se ordenaron manualmente las cadenas de aminoácidos, luego, con el software PAUP 4, desarrollado por David Swofford, se realizó un análisis Heurístico, consenso de Adams y un análisis Bootstrap/Jackknife para obtener el árbol filogenético más acertado. Las características que se tomaron en cuenta para el análisis fueron la presencia/ausencia de membrana interdigital y altura (tomando como parámetro el bosque montano).

Las especies de *Bolitoglossa* que se utilizaron para realizar el análisis filogenético fueron: *B. robinsoni*, *B. bramei*, *B. nigrescens*, *B. compacta*, *B. tica*, *B. gomezi*, *B. aureogularis*, *B. splendida*, *B. kamuk*, *B. subpalmata*, *B. pesrubra*, *B. gracilis* (de Costa Rica), *B. diaphora*, *B. rostrata*, *B. equatoriana*, *B. peruviana*, *B. zapoteca*, y la especie *Ambystoma maculatum* como outgroup.

## RESULTADOS

### Modelamiento de nicho presente

Para el modelo de nicho actual de *B. subpalmata*, la predicción de Maxent, indica que las zonas donde hay una mayor posibilidad de encontrar a *B. subpalmata* es en las zonas montañosas (Fig. 2) principalmente en la Cordillera Volcánica Central (C.V.C) y en la Cordillera de Tilarán (C.T) que justamente calza con el área de distribución histórica (Fig 1) para esta especie de *Bolitoglossa*. El modelo nos muestra que el nicho actual de esta salamandra está ampliamente extendido a lo largo de Costa Rica y Panamá; el limitante que evita que la *B. subpalmata* se disperse, en cuanto a barreras geográficas, es la falta o continuidad de un sistema

montañoso (cordilleras continuas) que conecte las cordilleras del Norte y Centro de Costa Rica con los cerros más elevados de Panamá.

Por otro lado, en cuanto a las barreras físicas que tienen un gran rol limitante en la distribución de la *B. subpalmata*, están la altura (32.3% y 0%), precipitación del cuarto más frío (19% y 1.5%) y un tercer factor importante por considerar es el rango de promedio diario (8% y 0%), cada uno de estos factores son presentados con su porcentaje de contribución e importancia de permutación respectivamente.

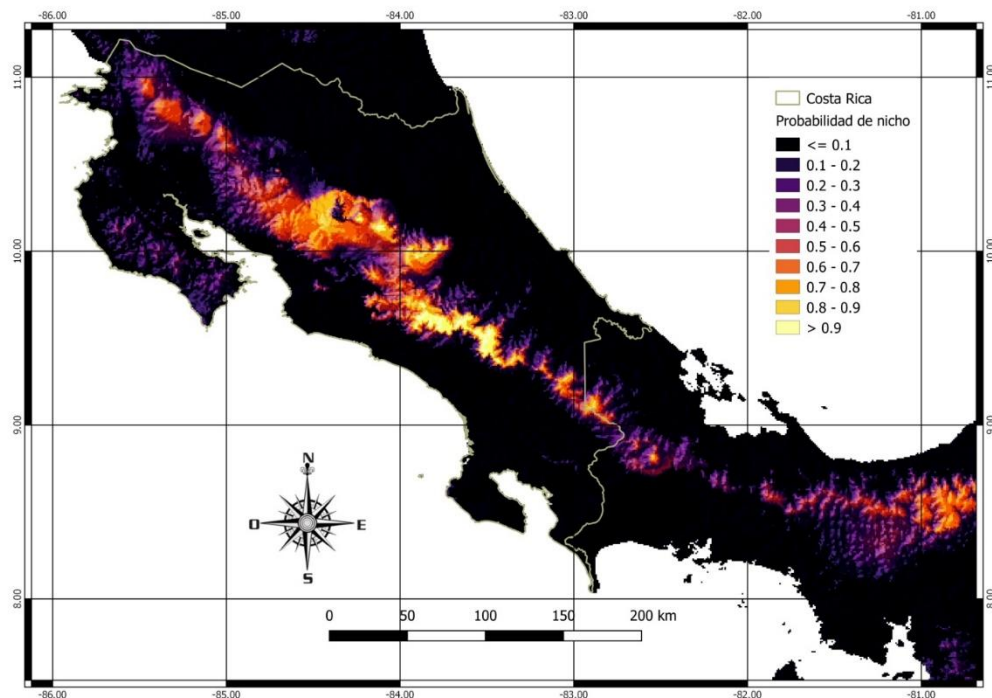


Figura 2. Modelo de nicho actual para la *B. subpalmata*

### Modelamiento de nicho futuro

En la predicción de nicho potencial del futuro a 33 años (para el año 2050) (Fig. 3), se esperaba una reducción del área del nicho de la *B. subpalmata* debido al cambio climático; sin embargo, esto no sucedió, el modelo realizado por Maxent nos muestra que el área de probabilidad de nicho se aumenta y se extiende hacia el sur, pasando por Panamá hacia Sur América; pero se reduce la probabilidad de nicho en su área de distribución histórica. Este resultado nos indica que la *B. subpalmata* regresa a su zona de origen o su nicho ancestral en Sudamérica (apoyando una teoría del origen las Bolitoglossas). Las variables más importantes para la expansión del nicho de esta *Bolitoglossa* son la isotermia, la máxima temperatura del mes más cálido, la temperatura estacional y la altura. En Costa Rica, la probabilidad de nicho se reduce en las Cordilleras de Guanacaste y Tilarán, y aumenta en la Cordillera Central y Talamanca; no obstante, este escenario no es tan factible debido a la poca movilidad de las salamandras, pasar de una cordillera a otra, para esta especie es imposible.

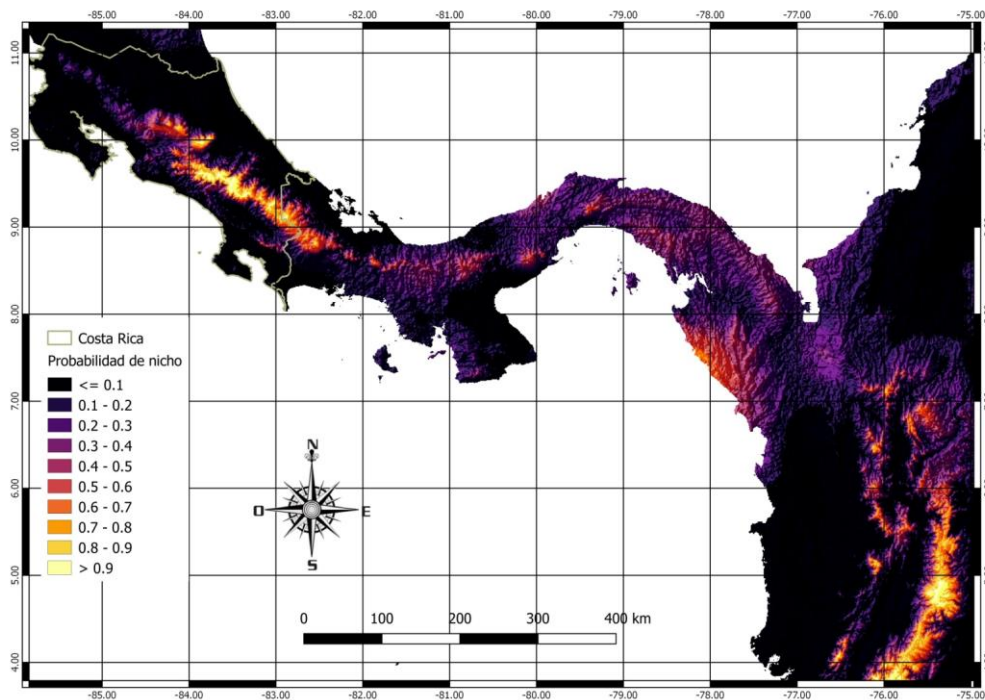


Figura 3. Predicción del nicho al 2050 para la *B. subpalmata*

### Árbol filogenético

*B. subpalmata* pertenece a un grupo monofilético que incluye a *B. tica*, *B. bramei*, *B. kamuk*, *B. splendida*, *B. pesrubra* y *B. gracilis*; dichas *Bolitoglossas* se encuentra más cercanamente emparentadas con *B. equatoriana*. Los ancestros más lejanos de *B. subpalmata* son *B. gomezi* y *B. peruviana*.

En el árbol se presentan cinco grupos hermanos: *B. zapoteca* con *B. rostrata*, *B. aureularis* con *B. robinsoni*, *B. tica* con *B. bramei*, *B. kamuk*, *B. splendida*, *B. subpalmata*, *B. pesrubra* y *B. gracilis*, *B. equatoriana* con *B. compacta* y *B. nigrescens*, y finalmente *B. gomezi* con *B. peruviana*.

El carácter de habitar por encima del bosque montano, apareció en *B. nigrescens* y luego desapareció, y reapareció en *B. pesrubra*, *B. kamuk*, *B. robinsoni* y *B. rostrata* (carácter polarizado), todos pertenecientes a diferentes grupos hermanos. Mientras que el carácter de presencia de membrana desarrollada se presentó por primera vez en *B. gomezi* y *B. peruviana*,

desapareció, y reapareció en *B. equatoriana*, *B. gracilis*, *B. splendida*, *B. tica*, *B. robinsoni*, *B. aureularis*, *B. rostrata*, *B. zapoteca* y *B. diaphora*. (Fig. 4)

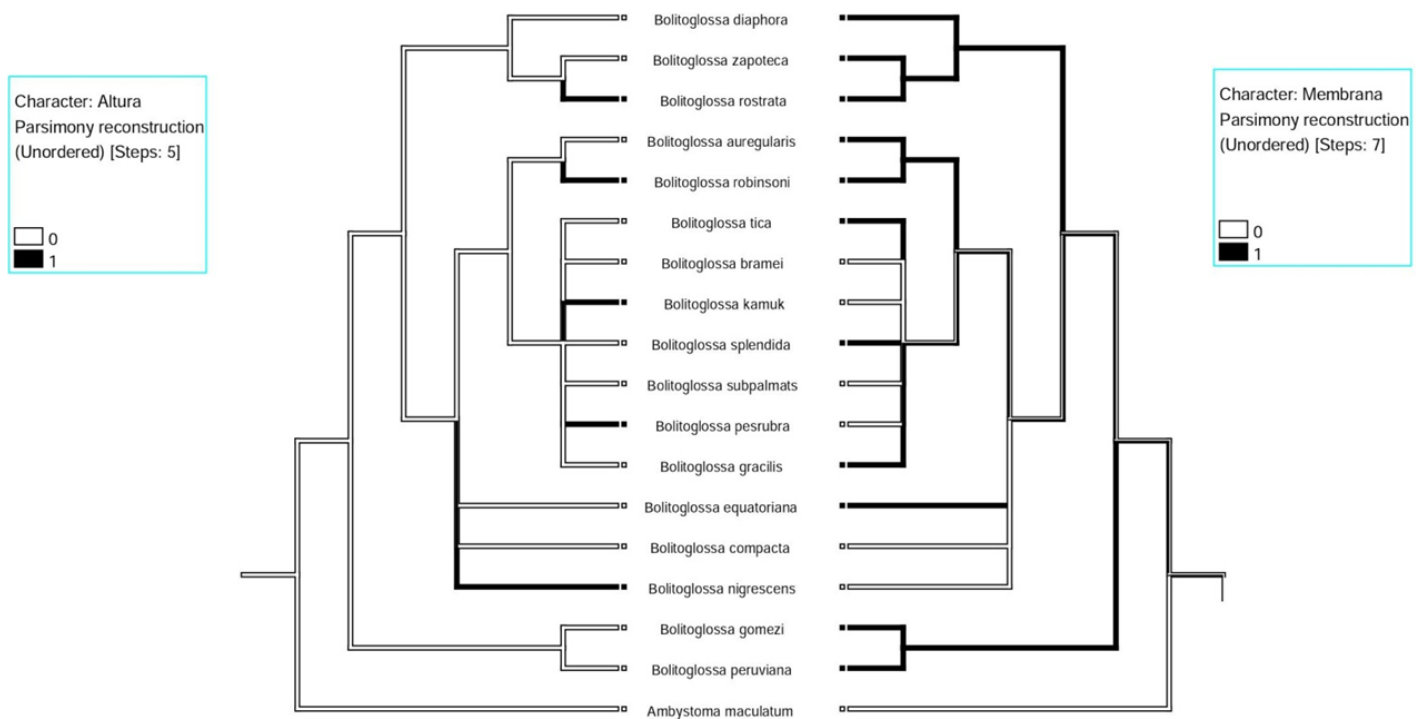


Figura 4. Árbol filogenético de *B. subpalmata*

## DISCUSIÓN

### Modelamiento de nicho actual

Boza-Oviedo et al., 2012, encontraron que las *B. pesrubra* que habían encontrado en la Cordillera Volcánica Central eran en realidad *B. subpalmata*, las habían identificado mal, por lo que restringieron a la *B. subpalmata* a la Cordillera Volcánica Central y la *B. pesrubra* a la Cordillera de Talamanca, sin embargo esto no es la primera vez que sucedía; anteriormente, Slevin, 1946 y Walters, 1953, habían reportado individuos de *B. subpalmata* en la Cordillera de Talamanca, pero estos eran en realidad juveniles de *B. marmórea*, situación que se dio entre 1946 y 1953. El clado de *B. subpalmata* se presenta únicamente en la Cordillera Volcánica Central, Cordillera Volcánica de Guanacaste y Cordillera de Tilarán, estas situaciones le dan peso a nuestra hipótesis: De los puntos que se encuentran fuera del área de distribución histórica de la *B. subpalmata*, podrían ser en realidad individuos mal identificados, debido a las erróneas descripciones de la especie que se daba en años anteriores (Fig. 5 y 6). Hubo otros casos donde se confundían varias salamandras, como, la *B. robusta* y *B. sombra* con *B. nigrescens*, esto se daba por falta de información y porque las descripciones que se tenían en ese momento estaban basadas en sub-adultos (Hanken, Wake & Savage, 2005).

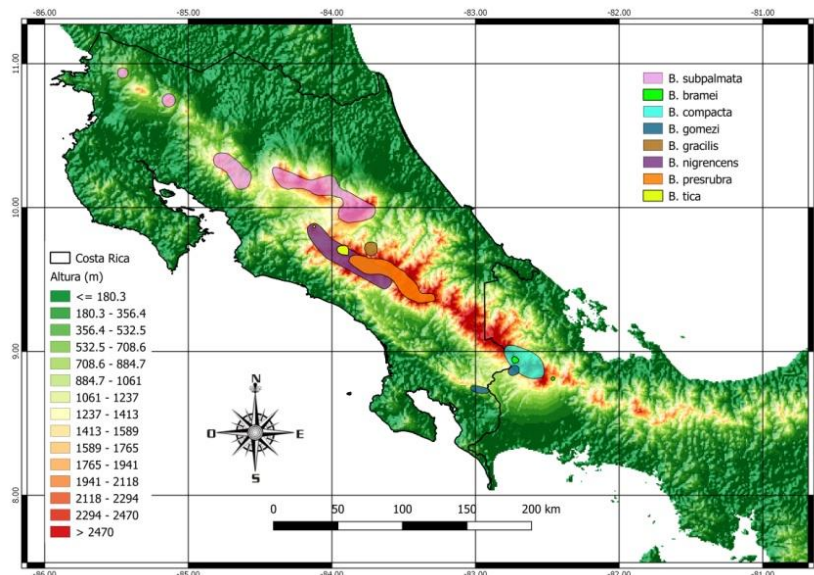


Figura 5. Distribución histórica de *Bolitoglossas* de Costa Rica.

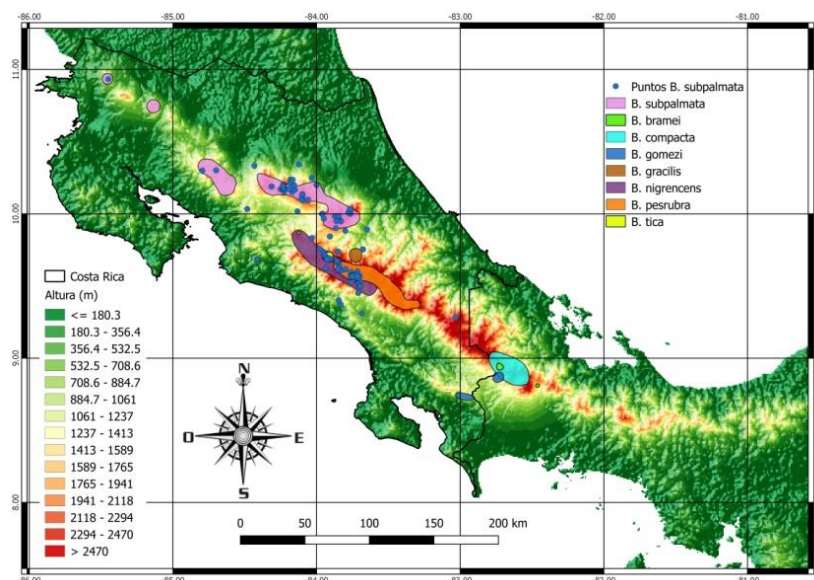


Figura 6. Distribución histórica y puntos de muestreo de *Bolitoglossa subpalmata*.

### Modelamiento de nicho futuro

A pesar del actual cambio climático que modifica las temperaturas y los patrones de distribución de lluvias en el continente, se esperaría una reducción en el nicho de esta especie (*B. subpalmata*); no obstante, el modelo de nicho predice que el nicho de *B. subpalmata* podría verse expandido hacia el sur de América, a lo largo de los Andes. Dicha expansión podría deberse a que este modelo no toma en cuenta las variables de uso de suelo, depredación, cobertura vegetal, expansión humana, fragmentación de hábitat, contaminación y competencia, y si esas variables se tomaran en cuenta, probablemente el modelo de nicho futuro nos presentaría un escenario más realista. La expansión de este nicho nos podría estar presentando



un caso de regresión al nicho ancestral del clado *Bolitoglossa*. Si este fuera el caso, se estaría aceptando la hipótesis (1) de que las *Bolitoglossa* se originaron principalmente en Sur América y se fueron dispersando y expandiendo hacia Norte América. También existe otra hipótesis (2) que es contraria a la anterior, la cual dice que el clado *Bolitoglossa* se originó en Centro América y mayoritariamente se expandió hacia Sur América (con unas cuantas especies que se deslazaron hacia el Norte) utilizando el istmo de Panamá como puente y cuando se asentaron en Costa Rica y Panamá, empezaron los procesos de especiación. Por esta razón, la Cordillera de Talamanca es tan diversa en especies, ya que posee un alto grado de endemismo, y también proponen que los linajes de Sur América no han tenido el tiempo suficiente para diversificarse. (Parra-Olea, García-París & Wake, 2004). Nuestro árbol filogenético respalda estas teorías, en cual *B. gomezi* y *B. peruviana* son los ancestros más lejanos; *B. peruviana* se originó en Sur América (apoyando la hipótesis 1), y *B. gomezi* se originó en Centro América (apoyando la hipótesis 2); las *Bolitoglossa* *diaphora*, *zapoteca* y *rostrata* (habitan en el Norte de América) tienen como ancestro común a *B. gomezi* que es originaria del centro de América y por lo tanto esta a su vez sería el ancestro de las *Bolitoglossa* del Norte de América y las del Sur de América dándole validez a la hipótesis 2.

### Árbol filogenético

Según Boza-Oviedo et al., 2012, *B. kamuk* es fuertemente respaldado para ser el grupo hermano de *B. pesrubra*, y *B. tica* es respaldada para ser hermana de *B. subpalmata*, lo que concuerda con nuestros resultados donde de igual manera estas especies resultaron ser especies hermanas; también Boza-Oviedo et al., 2012, dice que *B. aureogularis* es hermana de *B. robinsoni*, que fue recientemente descrita; que *B. compacta*, *B. nigrescens* y *B. sombra* forman un clado fuertemente respaldado por análisis Bayesiano, lo cual concuerda con los resultados de nuestro árbol filogenético, y aunque no se incluyó *B. sombra* en este estudio, *B. compacta* y *B. nigrescens*, si resultaron ser un grupo hermano. (Fig. 7)

Boza-Oviedo et al., 2012 propusieron que este taxón es principalmente alopátrico, por ejemplo con la *B. subpalmata*, esta se encuentra en la Cordillera Volcánica de Guanacaste, Cordillera de Tilarán y Cordillera Volcánica Central, y estas Cordilleras se encuentran separadas geográficamente de la Cordillera de Talamanca donde se presentaron procesos de especiación del tipo simpátrico.

Parra-Olea, García-París & Wake, 2004, proponen que el gran desarrollo de la membrana interdigital se ve asociado a comportamientos arborícolas o semi-arborícolas, y que las especies que no tienen desarrollada la membrana interdigital, desarrollan dedos largos y se encuentran principalmente a nivel del suelo (Fig. 7 y 8), esto se puede considerar como un carácter polarizado debido a que los ancestros *B. gomezi* y *B. peruviana*, presentan membrana interdigital desarrollada y algunas especies de *Bolitoglossa* pierden esta característica, mientras otras la conservan.

*B. diaphora*, *B. zapoteca* y *B. rostrata*, presentan la característica de membrana interdigital desarrollada, un carácter simplesiomórfico, que proviene de su ancestro *B. gomezi*. (Fig. 7)

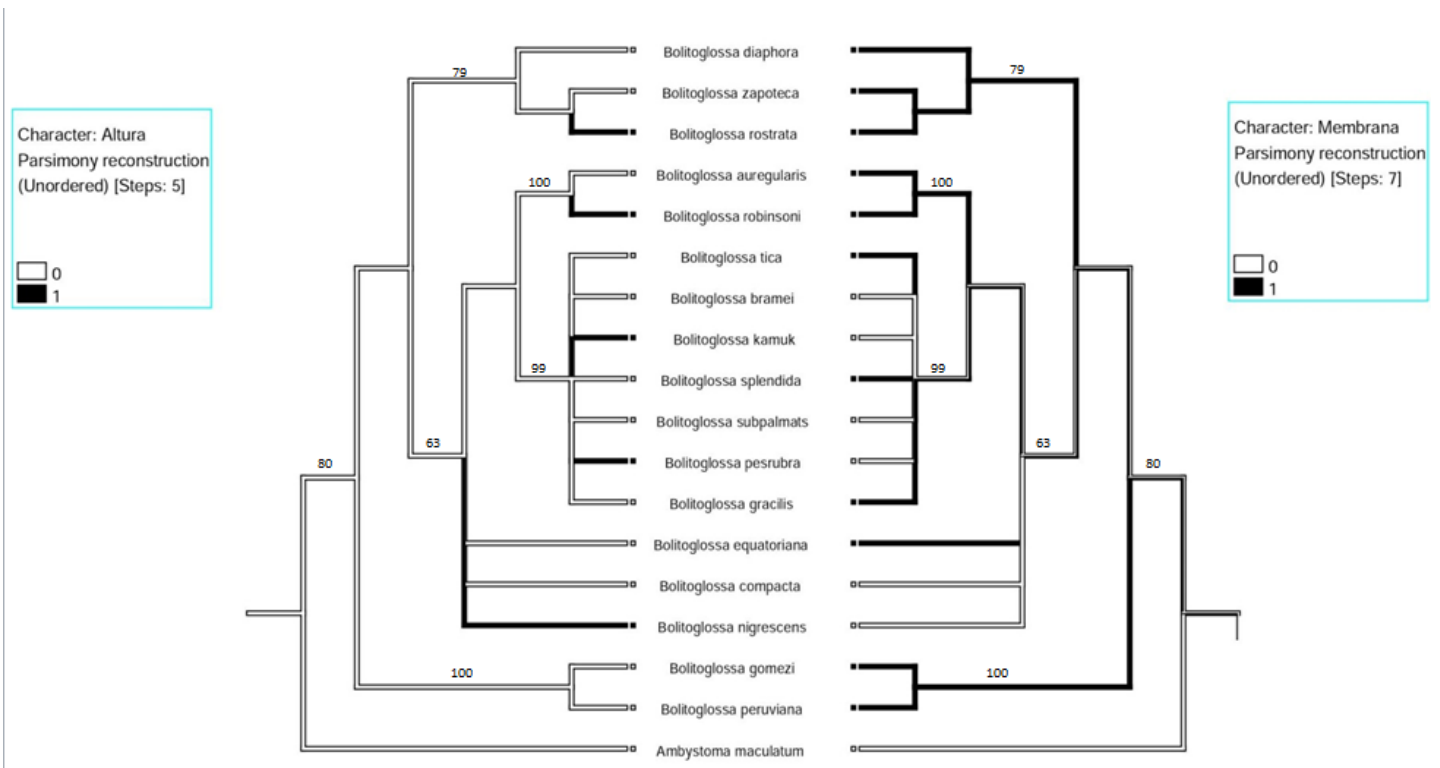


Figura 7. Árbol Filogenético de la *Bolitoglossa subpalmata*.

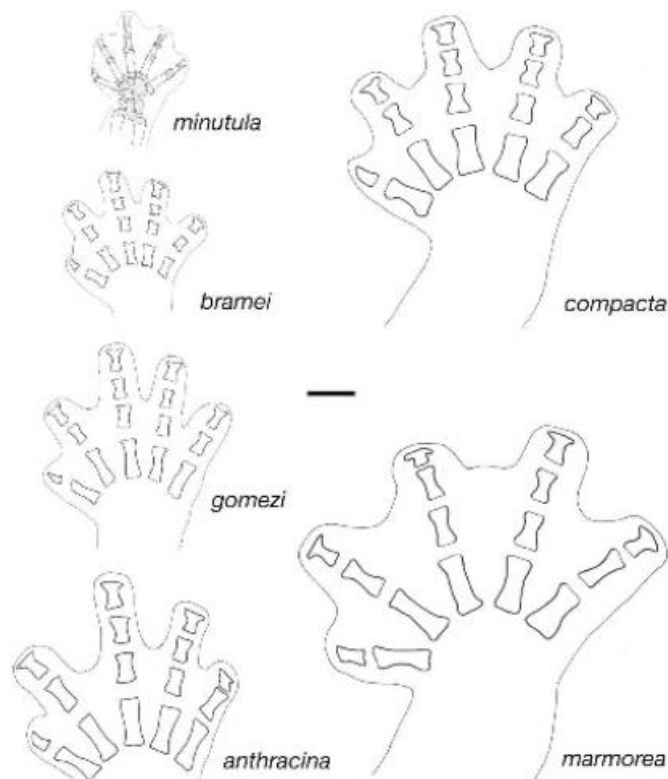


Figura 8. Desarrollo de membrana interdigital en algunas especies de *Bolitoglossa*.

---

## REFERENCIAS

- Bolaños, F y Wake, D.B. (2009). Two new species of montane web-footed salamanders (Plethodontidae: Bolitoglossa) from the Costa Rica-Panamá border region. *Zootaxa*, 57-98.
- Boza-Oviedo, E., Rovito, S. M., Chaves, G., García-Rodríguez, A., Artavia, L. G., Bolaños, F y Wake, D. B. (2012). Salamanders from the eastern Cordillera de Talamanca, Costa Rica, with descriptions of five new species (Plethodontidae: Bolitoglossa, Nototriton, and Oedipina) and natural history notes from recent expeditions. *Zootaxa*, 3309, 36-61.
- García-París, M., Good, D. A, Parra-Olea, G y Wake, D. B. (1999). Biodiversity of Costa Rican salamanders: Implications of high levels of genetic differentiation and phylogeographic structure for species formation. *PNAS*, 97 (4), 1640-1647.
- Hanken, J, Wake, D. B. y Savage, J. M. (2005). A Solution to the Large Black Salamander Problem (Genus *Bolitoglossa*) in Costa Rica and Panama. *Copeia*, 2, 227-245.
- Kubicki, B y Arias, E. (2016). A beautiful new yellow salamander, genus *Bolitoglossa* (Caudata: Plethodontidae), from the northeastern slopes of the Cordillera de Talamanca, Costa Rica. *Zootaxa*, 2, 329-346.
- Leenders, T. (2016). *Amphibians of Costa Rica*. Zona. Costa Rica: Tropical Publication.
- Parra-Olea, G., García-París, M. y Wake, D. B. (2004). Molecular diversification of salamanders of the tropical American genus *Bolitoglossa* (Caudata: Plethodontidae) and its evolutionary and biogeographical implications. *Biological Journal of the Linnean Society*, 81, 325-346.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190, 231–259.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Wake, D. B, Savage, J. M y Hanken, J. (2007). Montane Salamanders from the Costa Rica–Panama Border Region, with Descriptions of Two New Species of *Bolitoglossa*. *Copeia*, 3, 556-656.