

200



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ESTRUCTURA MORFOLÓGICA DE LA FAUNA DE MURCIÉLAGOS DE LA PENÍNSULA DE YUCATÁN

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:
B I O L O G A

P R E S E N T A :
L E O N O R S O L I S R O J A S

DIVISION DE ESTUDIOS PROFESIONALES
DIRECTOR DE TESIS:

DR. HÉCTOR TAKESHI ARITA WATANABE

FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR



FACULTAD DE CIENCIAS UNAM

2001

295161



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

MAT. MARGARITA ELVIRA CHÁVEZ CANO
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis
Estructura Morfológica de la Fauna de Murciélagos de la Península de Yucatán

realizado por Leonor Solis Rojas

con número de cuenta 9455570-1 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dr. Héctor Takeshi Arita Watanabe

Propietario

Dr. Fernando Alfredo Cervantes Reza

Propietario

Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo

Suplente

Dra. Claudia Elizabeth Moreno Ortega

Suplente

M. en C. Livia Socorro León Paniagua

FACULTAD DE CIENCIAS
U. N. A. M.

Consejo Departamental de Biología

Dra. Patricia Ramos Morales

DEPARTAMENTO
DE BIOLOGIA

**A mis papás
Por enseñarme a vivir
Por todo su tiempo,
su apoyo y amor incondicional
Porque nunca serán suficientes las
palabras para agradecer todo lo que
les tengo que agradecer.**

**A mis hermanos Ana, Lore y Luis
Por la fortuna de que el azar y los
genes nos llevaran a vivir juntos y
compartir la vida. Por todos los
momentos que hemos vivido. Porque
a lo largo del tiempo han sido mis
mejores amigos y quiero a cada uno
de manera muy especial. De verdad,
que si me hubiesen puesto a escoger,
nunca hubiese encontrado mejores
hermanos. Y por que gracias a
ustedes comprendo lo que significa la
palabra hermano en toda su
extensión.**

**A mis abuelos por todo lo que me han
enseñado y por todos los momentos
que desde niña agradezco tanto.**

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue realizado en el laboratorio de Macroecología del Departamento de Ecología de los Recursos Naturales del Instituto de Ecología de la U.N.A.M.

Quiero agradecer especialmente a Gaby Guerrero su ayuda incondicional desde que comencé la tesis y hasta el final. Gracias por toda su paciencia, disposición y asesoría en este trabajo.

Agradezco mucho a Héctor Arita, Graciela Guerrero, Euler Pedraza y Heberto Ferreira la ayuda técnica en la programación en Visual Basic que tanto trabajo me costó. A Eduardo Perez, la Dra. Ellen Andersen, Pablo Alarcón y Magaly Olivo por sus comentarios y el tiempo dedicado a la revisión de este trabajo. A la Dra. Claudia E. Moreno por su apoyo incondicional y asesoría a lo largo del trabajo.

Agradezco al Dr. Héctor T. Arita Watanabe por asesorar esta tesis, a la M. En C. Livia León Paniagua, al Dr. L. Gerardo Herrera Montalvo, al Dr. Fernando A. Cervantes Reza, a la Dra. Claudia E. Moreno Ortega, por el tiempo dedicado a la revisión de este trabajo y sus valiosos comentarios.

A todos los amigos, en su momento y en su medida, los nombres sobran, cada uno sabe que esta aquí y porqué esta aquí. Gracias por que todos ustedes significan algo muy especial en la vida, por los momentos inolvidables que forman parte ya de la memoria y que espero sigamos compartiendo y disfrutando a lo largo del tiempo. A las amigas de la prepa, a toda la interminable banda de la facultad, los amigos regados por el mundo que conocí en Canadá, a todos los morelianos y no morelianos pero que nos hemos encontrado en Morelia, a las kloacaskomunicantes y locos acompañantes, a los mastozoólogos del Instituto de Ecología. A los amigos que aparecen por allí sin saber como.. A los maestros que a lo largo del tiempo se convirtieron en amigos. A los compañeros del laboratorio de Macroecología que estuvieron allí a lo largo de estos tres años y al laboratorio de Etnoecología especialmente a la Maga, al Pablo y a Víctor Toledo. A los lugares que se han convertido en algo muy especial y que me enseñaron mucho más que una escuela, a la gente de San Miguelito en Oaxaca, a la gente de Tedrá en Hidalgo, de Ibarra y Yajalón en Chiapas, de Nurío en Michoacán por los sueños que encierran.

A la U.N.A.M. por la oportunidad y honor que resultó estudiar allí.

**“Sólo los murciélagos
se entienden con el mundo
pero al revés”
M. Benedetti**

**“Pies para que los quiero
si tengo alas para volar”
Frida Kalho.**

**“ No soy nada
Nunca seré nada
Fuera de eso tengo en mi
todos los sueños del mundo.”
F. Pessoa**

**“Las preguntas sirven para caminar
no para quedarse parado así nomás
por eso los hombres y mujeres
verdaderos para caminar preguntan
para llegar se despiden y para irse
saludan. Nunca se están quietos.”
Sup. Marcos.**

INDICE

| | |
|--|-----------|
| Resumen | 1 |
| Introducción | 2 |
| Conceptos básicos | 3 |
| Breve reseña histórica del estudio de comunidades | 5 |
| El papel de la ecomorfología en el estudio de comunidades | 10 |
| Estructura de comunidades de murciélagos | 13 |
| Hipotesis | 21 |
| Objetivos | 23 |
| Descripción del área de estudio | 25 |
| Métodos | 31 |
| Resultados | 44 |
| Discusión | 52 |
| Conclusiones | 61 |
| Literatura citada | 63 |



RESUMEN

Este trabajo utiliza el enfoque ecomorfológico para analizar la estructura de la fauna de murciélagos que habita la Península de Yucatán con el objetivo de encontrar patrones, tanto en el nicho que ocupan las especies de murciélagos como en la distancia interespecífica que existe entre las mismas a diferentes escalas geográficas, bajo la premisa de que al aumentar el número de especies en diferentes escalas tanto la distancia entre las especies como el área que ocupan en el espacio ecomorfológico de los diferentes ensambles de murciélagos permanecen constantes.

La Península de Yucatán fue subdividida con base en un cuadro de $4^\circ \times 4^\circ$, en cuadros de $2^\circ \times 2^\circ$, $1^\circ \times 1^\circ$ y $0.5^\circ \times 0.5^\circ$ de latitud-longitud, a partir de los cuales se realizó una base de datos con la composición de especies de cada cuadro, así como con los parámetros básicos de morfología alar (carga alar, cociente de aspecto e índice de punta). Estos datos se asignaron a diferentes categorías: para el total de especies, así como para los gremios de frugívoros, insectívoros aéreos e insectívoros de sustrato. Para estimar la distancia entre las especies se calculó la distancia al vecino más cercano en cada cuadro; mientras que el área del espacio ecomorfológico fue calculado a través de su desviación estándar. Esta metodología permitió obtener la distancia interespecífica y el área en los ensambles reales de murciélagos que habitan la Península de Yucatán. Sin embargo, para poder probar la hipótesis nula fue necesario realizar un modelo nulo, generando 1000 comunidades al azar por cuadro analizado, con el fin de comparar los resultados obtenidos en los ensambles naturales y los obtenidos por el azar. Bajo la suposición de que el incremento de especies promoverá ya sea que la distancia entre las mismas disminuya o se mantenga constante; mientras que el área del morfoespacio o aumentará o permanecerá constante, según el grado de saturación de especies que presenten los ensambles. Los resultados sugieren que la distancia entre las especies disminuye conforme aumenta la riqueza aunque esta distancia es mayor de lo que se esperaría por azar. Mientras que el área ocupada por las especies aumenta conforme se incrementa el número de especies en el ensamble. Al analizar el promedio de la distancia interespecífica por escala se encontró que la distancia entre las especies es mayor de lo que se esperaría por azar. Mientras que para el caso del área que ocupan las mismas, se encontró que para los gremios de frugívoros e insectívoros de sustrato el área es mayor de lo que se esperaría por azar. Sin embargo, en la categoría de insectívoros aéreos los ensambles reales no difieren significativamente de los generados al azar. Y en el total de especies se observó un patrón que depende de la escala, donde en los cuadros pequeños los ensambles reales difieren significativamente del azar, mientras que en los de 2×2 grados no existe una diferencia significativa entre los ensambles reales y los generados por el modelo nulo. Sugiriendo que en general los ensambles de murciélagos de la Península de Yucatán presentan cierto grado de saturación.



INTRODUCCIÓN

"El verdadero estudio es una duda,
la certeza de saber que muy poco se
sabe"

Amancio Sabugo Abril

ECOLOGIA DE COMUNIDADES

La ecología de comunidades tiene como objetivo explicar la variedad y abundancia de los organismos que coexisten en el espacio y el tiempo (Roughgarden y Diamond 1986). Es decir, el por qué encontramos justamente cierto conjunto de especies en un lugar determinado. Para lograr este objetivo es necesario entender los patrones de organización que permiten la coexistencia de las especies y que determinan la composición y estructura de la comunidad, así como los procesos que generan estos patrones de organización (Wilbur y Travis 1984).

1. CONCEPTOS BÁSICOS

¿Qué es una comunidad?

Definir lo que es una comunidad ha causado una gran controversia a lo largo de la historia de la ecología, puesto que cuando se habla de comunidades no necesariamente se hace referencia a entidades discretas o limitadas, sino a sistemas abiertos que empíricamente son difíciles de reconocer y delimitar. Esto se debe a que en la naturaleza las comunidades están interactuando continuamente a lo largo de gradientes ambientales en lugar de formar zonas claramente separadas, lo que ha provocado que este término se utilice de diferentes formas y por lo tanto se le considere una abstracción (Begon *et al.* 1986, Giller 1984).

En principio, el término "comunidad" se refiere a conjuntos de poblaciones de diferentes especies que comparten el mismo tiempo y espacio (Krebs 1978, Gilier 1984, Begon *et al.* 1986, Diamond y Case 1986, Findley 1993); por lo tanto, es necesario que estas especies vivan lo suficientemente cerca para tener el potencial de interactuar (Strong *et al.* 1984).

Dado que la comunidad está conformada por todos los organismos presentes en una unidad espacio-temporal de cualquier magnitud (Palmer y White 1994), al estar compuesta por organismos pertenecientes a todos los niveles tróficos, puede volverse casi infinitamente grande. Para estudiarla es necesario definirla y delimitarla con base en varios factores, tales como espacio, función, asociaciones taxonómicas y/o interacciones en la red trófica (Shimwell 1971, MacArthur 1972, Diamond y Case 1986, Schluter y Ricklefs 1993, Tokeshi 1993). Esto ha llevado a que, por lo general, se estudien muestras que representan sólo una parte de la comunidad, dándole al término un significado más restringido y operativo. Esta restricción involucra el reconocimiento de comunidades de organismos relacionados taxonómicamente; por ejemplo, existen estudios de comunidades de aves, comunidades de murciélagos, etc. Estas comunidades pueden ser llamadas "ensamblajes", término que se refiere a grupos relacionados filogenéticamente y que ocupan el mismo lugar (Jaksic *et al.* 1981, Tokeshi 1993, Fauth *et al.* 1996). Por otro lado, el término "ensamble" se ha utilizado para nombrar conjuntos de especies que coexisten a nivel regional o continental y que no son

consideradas necesariamente "comunidades" debido a que son conjuntos de especies que pueden no estar interactuando.

Las comunidades también se pueden compartimentalizar en unidades ecológicas llamadas "gremios" (Root 1967). Este término hace referencia a un grupo de especies que sin importar su posición taxonómica, utilizan la misma clase de recursos ambientales de manera similar y por lo tanto se considera que tienen papeles equivalentes dentro de la comunidad (Jaksic *et al.* 1981, Fauth *et al.* 1996, Lincon *et al.* 1998).

Por lo anteriormente expuesto, los límites espaciales y temporales de las comunidades son determinados arbitrariamente dependiendo de las preguntas que se desean resolver y de los objetivos de la investigación (Giller 1984, Roughgarden y Diamond 1986, Findley 1993, Fouth 1996, Tokeshi 1993). Los tres aspectos que demarcan una comunidad ecológica son sus límites taxonómicos, espaciales y temporales (Tokeshi 1993). Algunos de los criterios potenciales que podrán confirmar la existencia de las comunidades son las reglas de ensamblaje o la limitación del nicho ecológico (Palmer y White 1994).

Estructura y composición de la comunidad

La comunidad tiene una serie de propiedades que son resultado tanto de las adaptaciones de los organismos al medio físico como de las interacciones entre las especies, las cuales le confieren una composición y estructura particulares, así como una estabilidad dinámica (Pianka 1973, Krebs 1978, Giller 1984, Begon *et al.* 1986, Weins 1989).

La composición de especies en una comunidad se refiere al número e identidad de las especies que coexisten en ella y depende de la tasa a la que la comunidad está perdiendo y ganando especies. Se considera que una comunidad tiene estructura definida si las especies que contiene son una muestra no azarosa (en términos tanto biogeográficos como ecológicos) de las que podrían vivir en ella. Si la comunidad tiene un patrón no aleatorio habrá especies que serán activamente excluidas debido a que no cualquier especie podrá establecerse (Pimm 1991). Los estudios sobre estructura de comunidades tratan de explicar los mecanismos que forman estos patrones y que por lo tanto determinan la estructura de la comunidad.

2. BREVE RESEÑA HISTÓRICA DEL ESTUDIO DE COMUNIDADES

Membresía Limitada

Elton (1927) propuso que las comunidades contienen menos especies de las que potencialmente podrían sobrevivir en cualquiera de las condiciones ambientales reales. Las interacciones que se dan entre las especies y ciertas reglas de ensamblaje determinan cuáles especies pertenecen o no a una comunidad; este fenómeno se ha denominado "membresía limitada" (Roughgarden y Diamond 1986). En los últimos 70 años la ecología de comunidades, con la finalidad de interpretar la membresía limitada y las reglas de ensamblaje de las comunidades, se ha dedicado a tratar de explicar: (1) lo que limita la composición de especies, (2) lo que le permite a las especies coexistir, y (3) si los ensamblajes de especies son conjuntos de taxa que por

procesos aleatorios habitan un sitio o si presentan patrones organizados de composición y estructura (Roughgarden 1989, Drake 1990).

Competencia

En la década de los cuarenta, los estudios en ecología de poblaciones se enfocaron en demostrar que las especies muy similares ecológicamente compiten por los recursos y por lo tanto es muy difícil su coexistencia (Schluter y Ricklefs 1993). Lack (1944) fue el primer ecólogo en abordar el hecho de que las especies relacionadas taxonómicamente y que viven juntas en la naturaleza pueden coexistir por medio de la repartición de recursos (Pimm 1991).

Posteriormente, Hutchinson (1957, 1959) llevó la repartición de los recursos al contexto de la ecología de comunidades conceptualizando las posiciones de las especies que existen dentro del espacio *multidimensional del nicho*. Los ejes de este espacio son factores tanto bióticos como abióticos, a lo largo de los cuales las especies se localizan y pueden realizar la repartición de los recursos para poder coexistir. Este concepto sugiere que las interacciones competitivas entre las especies limitan su empaquetamiento en el espacio del nicho y por lo tanto se puede encontrar un número limitado de especies dentro de una comunidad (Schluter y Ricklefs 1993).

Hutchinson (1957,1959,1965) y MacArthur (1958) descubrieron que especies relacionadas taxonómicamente que coexisten en comunidades locales difieren en atributos morfológicos tales como el tamaño del cuerpo o sus apéndices tróficos, así como en el uso de hábitat, siendo estas diferencias las que reducen la competencia interespecífica y promueven la coexistencia (Schluter y Ricklefs 1993, Findley 1993, Brown 1995). MacArthur y Levins

(1967) por su parte formalizaron el concepto de "límite de similitud" que es el máximo grado en que las especies se pueden sobrelapar en el espacio de nicho y continuar coexistiendo localmente.

Estos trabajos reforzaron la idea de que la propiedad de equilibrio de las comunidades, incluyendo el número de especies coexistentes, es determinada en gran parte por las interacciones ecológicas entre las especies. De acuerdo con estos estudios, la competencia era la principal interacción dentro del ambiente físico local y, por lo tanto, la principal responsable de las propiedades de la comunidad (Cody 1974, Cody y Diamond 1975, Diamond y Case 1986, Weins 1989).

Si se considera a la competencia como la principal fuerza estructuradora de la comunidad, dos especies con requerimientos ecológicos similares no pueden coexistir, lo que da como resultado una "exclusión competitiva" de una de estas especies (Gause 1934). Por otra parte, el "desplazamiento de caracteres" promovería que la competencia entre dos especies similares funcional y morfológicamente tienda a promover cambios evolutivos que permitan su coexistencia (Pimm 1991, Brown 1995).

Utilización de modelos nulos en el estudio de comunidades e importancia de los factores locales y regionales en la estructura de la comunidad

Las ideas sobre el papel que juega la competencia interespecífica se desarrollaron hasta que Simberloff y colaboradores cuestionaron la forma en la que se venía trabajando y pusieron a prueba la hipótesis de competencia

utilizando modelos nulos (Strong *et al.* 1979, Connor y Simberloff 1979). Estos trabajos cuestionaron, entre otros aspectos, la metodología de las investigaciones que se habían realizado, descubriendo que algunas veces no eran estadísticamente válidas. Esto promovió la utilización de modelos estadísticos más rigurosos dentro de la ecología de comunidades (Arita 1997).

Hasta este punto, la ecología de comunidades mantenía la idea de que los patrones de diversidad locales eran el resultado de los procesos ecológicos locales tales como la competencia. Sin embargo, al comparar sitios ecológicamente similares en diferentes regiones se encontraron diferencias sustanciales en la composición de especies, lo que sugirió que las circunstancias históricas como geográficas - peculiares a regiones específicas - dejan su huella en las características de la comunidad local (Ricklefs 1987, Schluter y Ricklefs 1993).

La ecología de comunidades reconoce actualmente que los ensambles de especies son el producto tanto de factores históricos como de las condiciones ecológicas locales. De esta manera, a escalas continentales o regionales procesos a nivel de especie tales como la colonización, la especiación y la extinción, son los que afectan la composición biótica. Por el contrario, a escalas más pequeñas las interacciones ecológicas entre las especies y con el ambiente son las que determinan qué combinaciones de especies pueden coexistir. Así, los procesos macroscópicos (biogeográficos y evolutivos) afectan la estructura microscópica de la comunidad, debido a que las comunidades ecológicas locales son ensambles de los bancos ("pools") de especies regionales y continentales. Por el contrario, los procesos ecológicos microscópicos afectan la

composición de los ensamblajes continentales y regionales, ya que las biotas a grandes escalas reflejan los efectos acumulativos de los fenómenos que ocurren en las comunidades locales (Brown y Nicoletto 1991, Schluter y Ricklefs 1993, Kalko 1998, Arita y Figueroa 1999, Huston 1999, Lawton 1999, Gaston 2000).

Sin embargo, resulta difícil discriminar entre las causas y los efectos de la riqueza de especies a diferentes escalas espaciales, ya que no se sabe qué tanto la riqueza local se deriva de la riqueza regional y viceversa (Cornell y Lawton 1992). Lawton (1999) señala que tal vez la principal debilidad de la ecología de comunidades tradicionales es su énfasis en el estudio de los patrones locales. Al asumir que la mayoría de los factores que determinan la estructura de la comunidad ocurren dentro del sistema se está perdiendo gran parte de lo que sucede en realidad. Esto ha promovido un cambio en el estudio de comunidades que propone incrementar la escala de los estudios en este campo. Este "incremento de escala" contrario a lo que ocurre en geografía, es decir, una resolución fina, se refiere a estudios en grandes áreas que van de lo regional a lo continental (Arita y Rodríguez en prensa). Con base en la premisa de que los patrones sólo emergen cuando se ignoran los detalles, se pretende obtener una imagen más grande de lo que ocurre en los ensamblajes, con el fin de buscar patrones (Lawton 1999) en las distribuciones, abundancias y riqueza de especies, a escalas que van de lo local a lo global (Brown y Maurer 1989, Brown 1995, Lawton 1999).

Las aproximaciones que se han realizado hasta la fecha para separar los procesos ecológicos y evolutivos que determinan la diversidad local con el

objetivo de explicar la diversidad a grandes escalas incluyen básicamente comparaciones de gradientes latitudinales de riqueza de especies, relaciones especie-energía, contrastes de la riqueza local y regional, y el análisis de covarianza taxonómica en riqueza de especies (Caley y Schluter 1997, Karlson y Cornell 1998, Srivastava 1999, Gaston 2000).

3. EL PAPEL DE LA ECOMORFOLOGÍA EN EL ESTUDIO DE COMUNIDADES

La relación que existe entre la forma y función de los organismos ha sido de interés desde la filosofía aristotélica y es una de las cuestiones que la biología ha tratado de explicar y comprender desde sus orígenes. Van der Klaauw (1949) definió el término "morfología ecológica" ahora denominado "ecomorfología" como el estudio de la relación entre la morfología del organismo y su ambiente (Waingrith y Relly 1994). La ecomorfología asume que las formas de los organismos han sido moldeadas por los efectos concurrentes de sus requerimientos ecológicos y sus historias evolutivas. De modo que todo lo que se infiera sobre relaciones ecológicas con base en análisis ecomorfológicos supone una relación consistente entre ecología y morfología (Ricklefs y Miles 1994).

Este tipo de estudios considera que los caracteres morfológicos están organizados en complejos funcionales que pertenecen a tareas ecológicas relevantes e identificables. Asumiendo que las especies que más se parecen en forma y tamaño son las que comparten o aprovechan el mismo tipo de recursos de forma semejante (Ricklefs y Miles 1994).

Van Valen (1965) planteó la hipótesis de la variación de nicho, la cual propone que la variación morfológica refleja las restricciones ecológicas y por consiguiente puede ser una medida del tamaño del nicho de las especies. Así la estructuración de la comunidad puede ser reflejada en una gráfica (Fig.2) (Findley 1993) donde cada eje representaría algún atributo ecológico o morfológico y cada esfera representa el espacio ecomorfológico ocupado por una especie el cual puede ser equivalente a su nicho dentro del ensamble al que pertenece.

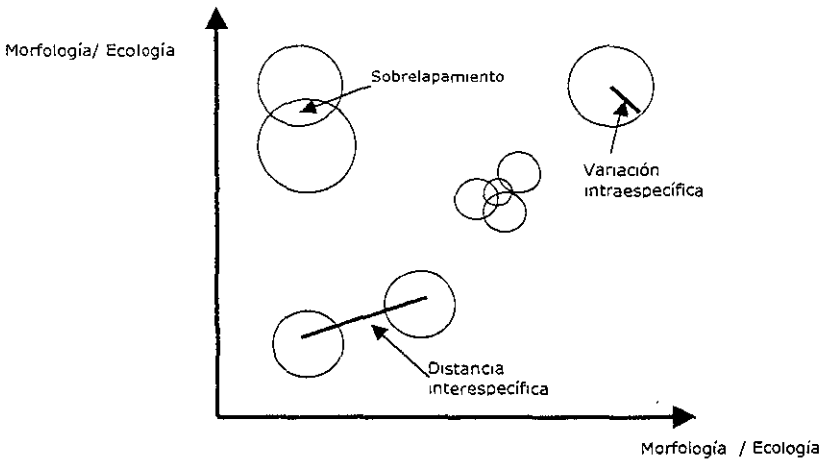


Figura 1. Modelo de comunidad en un espacio bidimensional. Cada eje representa un atributo morfológico o ecológico, las esferas representan el espacio que ocupa cada especie, donde su diámetro representa la variación intraespecífica. La distancia interespecífica es el valor de distancia entre los centros de las dos esferas. El traslape de especies representaría cierto grado de competencia (Modificado de Findley 1993).

Si se considera que en la actualidad uno de los principales retos en ecología de comunidades es comprender la influencia relativa de los procesos locales y regionales en los ensambles de especies que coexisten en una determinada área (Cornell y Lawton 1992, Ricklefs y Schluter 1993, Arta 1997, Lawton 1999) resulta interesante buscar la manera de integrar estos

cuestionamientos dentro del enfoque ecomorfológico. Una de las preguntas más importantes a este respecto es tratar de dilucidar si al aumentar el número de especies en las comunidades se incrementa el promedio de la distancia morfológica entre sus miembros o si el espacio morfológico total se mantiene sin cambios (Findley y Black 1983, Miles y Ricklefs 1984, Ricklefs y Travis 1980).

Los análisis ecomorfológicos con vertebrados han dado lugar a la generalización que propone que conforme aumenta el número de especies en un ensamble, la distancia promedio entre vecinos cercanos permanece constante mientras que el volumen morfológico total ocupado por el ensamble aumenta (Ricklefs y Schluter 1993, Ricklefs y Miles 1994); (Fig.3.A). Esta idea sugiere que las nuevas especies que entran al ensamble deben desarrollar formas novedosas de uso de recursos, ubicándose en posiciones del nicho que no estaban definidas por las especies residentes, con la probabilidad de que si el conjunto de especies que integra el núcleo del ensamble puede resistir la invasión, significaría que este ensamble podría considerarse como saturado. De esta manera, si las especies invasoras no son excluidas por competencia, serían especies que utilizan diferentes recursos a los usados por las especies ya presentes y, por lo tanto, al aumentar el número de especies aumentaría el volumen total de nicho del ensamble, pero la distancia entre las especies se mantendría constante. En cambio, en un ensamble no saturado la influencia de las interacciones es mucho menor a la de la historia de colonización a partir de la región circundante, de tal forma que la diversidad local puede aumentar gradualmente conforme aumenta la diversidad regional, generando patrones

no saturados localmente. Por estas características es posible predecir que las especies que pueden invadir este tipo de ensamblajes lo harían integrándose al espacio del nicho ocupado de antemano por las especies residentes (Fig. 3. B). Los estudios ecomorfológicos en general apoyan más la idea de las comunidades saturadas (Lawton 1999, Moreno 2000).

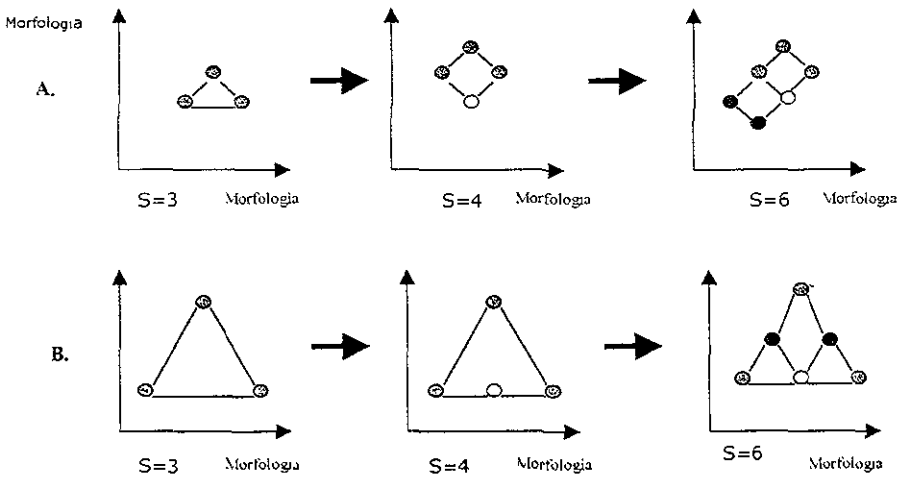


Figura. 2. Distancia interespecífica y volumen en comunidades saturadas y no saturadas. La opción A representa las comunidades saturadas, donde la distancia interespecífica se mantiene constante, pero el volumen aumenta conforme aumenta el número de especies. En la opción B el volumen permanece constante y la distancia interespecífica disminuye conforme aumenta el número de especies.

4. ESTRUCTURA DE COMUNIDADES DE MURCIÉLAGOS.

A pesar de todos los esfuerzos realizados por las investigaciones en ecología de comunidades, no se han logrado responder las preguntas básicas acerca de la estructura de los ensamblajes de especies. Debido a que las comunidades de murciélagos por su distribución y diversidad son consideradas los ensamblajes más complejos de especies simpátricas de mamíferos

(Bonaccorso 1979), los estudios realizados con este grupo han resultado de suma importancia en sus contribuciones para el conocimiento de los patrones y procesos que se llevan a cabo dentro de las comunidades ecológicas (Kalko 1997).

Al ser los únicos mamíferos con capacidad de volar, las adaptaciones morfológicas y sensoriales relacionadas, entre ellas el sistema de ecolocalización, le permiten a los murciélagos acceder a una gran variedad de hábitats y explotar una gran cantidad de recursos.

Los quirópteros, al igual que otros grupos de organismos, alcanzan su mayor diversidad en los ecosistemas tropicales. A diferencia de los murciélagos que habitan zonas templadas, los cuales se alimentan solamente de insectos, los murciélagos que habitan en zonas tropicales presentan una gran variedad de dietas que incluyen néctar, polen, frutas, insectos, sangre y pequeños vertebrados como aves, pequeños roedores, peces, lagartijas y otros murciélagos (Kalko 1997). Esto les confiere una importancia ecológica dentro de la comunidad como depredadores de insectos y vertebrados, dispersores de semillas y polinizadores (Janzen y Wilson 1983). Es por esta razón que los estudios de los murciélagos en los ecosistemas tropicales permiten analizar al conjunto total de especies que conforman los ensamblajes así como lo que está ocurriendo en cada uno de los gremios o categorías alimenticias para observar patrones de estructura en cada grupo.

La aplicación de los estudios ecomorfológicos dentro de la ecología de comunidades de murciélagos a partir de especímenes de museo ha resultado ser una de las herramientas más utilizadas. Esto se justifica debido a que la

colecta adecuada de datos en campo al ser organismos voladores y nocturnos resulta difícil en la mayoría de los casos; ya que las características ecomorfológicas tienen alta repetibilidad de medición y son medidas independientemente de las condiciones ambientales (McNab, 1971, Fenton 1972, Findley 1973, 1976, 1993, Schum 1984 Willing y Moulton 1989, Arita 1992, Ricklefs y Miles 1994 Heller y Volleth 1995,).

Los estudios ecomorfológicos con murciélagos se han basado en distintos atributos incluyendo morfología alar, estructura mandibular, tamaño del cerebro, dimensiones externas generales y variación geográfica (Findley y Wilson 1982). Todos estos trabajos concluyen que al menos en este grupo de mamíferos la correspondencia entre ecología y morfología es lo suficientemente fuerte para hacer predicciones ecológicas, ya que al menos en lo que respecta al vuelo, la morfología alar determina la selección de hábitats de forrajeo y las diferencias en la morfología alar resultan en la repartición de recursos espaciales. Es por estas razones que la forma de las alas de los murciélagos ha sido objeto de especial atención por ser una característica claramente relacionada con la ecología y comportamiento de estos organismos (Lawlor 1973, Findley 1976, Findley y Wilson 1982, Findley y Black 1983, Schum 1984, McKenzie y Rolfe 1986, Aldirdge y Rautenbach 1987, Norberg y Rayner 1987, Crome y Richards 1988, Willing y Moulton 1989, Gindely 1993, Norberg 1994, Arita 1997, Arita y Fenton 1997). De manera que a partir de la morfología alar es posible determinar un nicho ecomorfológico para cada especie y así analizar los conjuntos de especies a partir de un mismo espacio

ecomorfológico reflejando la estructura de la comunidad en una gráfica (Figura 3)

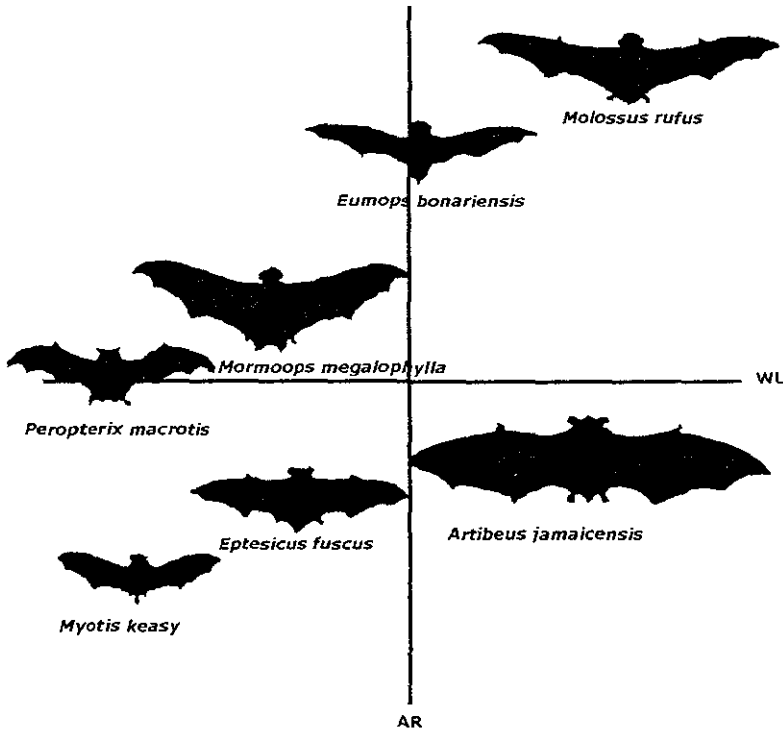


Figura 3. Ejemplo de las siluetas más representativas de los murciélagos que habitan la Península de Yucatán a escala y su ubicación dentro del espacio ecomorfológico, donde en las gráficas cada especie representa un punto y a partir del conjunto de puntos se puede representar el nicho ocupado por el ensamble de murciélagos y analizar así su estructura (Guerrero 1998).

murciélagos ha ido a la par con las ideas que se han desarrollado dentro de la teoría de ecología de comunidades en general. En la década de los setenta, los trabajos con comunidades de murciélagos tropicales reflejaron la idea del efecto de la competencia en la estructuración de la comunidad, siendo los atributos morfológicos y de dieta los más estudiados (Tamsitt 1967, McNab

1971, Fleming 1972, Humphrey 1975, Heithaus, Flemig y Opiet 1975, Bonaccorso 1979, Humphrey y Bonaccorso 1979). En principio se encuentra la relación entre el tamaño de los murciélagos y sus requerimientos ecológicos (Tamsitt 1967); posteriormente se propone que las comunidades de murciélagos tropicales son moldeadas por la estructura de la vegetación, así como por el tipo y el tamaño del alimento (McNab 1971, Fleming 1972, Bonaccorso 1979) siendo importante también la competencia por los sitios de refugio (Humphrey 1975). A partir de la hipótesis de variación de nicho (Van Valen 1965) Findley (1973, 1976), con estudios morfométricos multivariados estimó la estructura de comunidades dentro de este grupo de organismos utilizando sus características morfológicas a través de espacios ecomorfológicos (Figura 3). Con base en la suposición de que para comprender la dinámica de la comunidad, es necesario conocer la extensión a la cual las especies se sobrelapan o son exclusivas en sus demandas ambientales. Encontró que las faunas de murciélagos están compuestas, dentro del espacio morfológico, por un grupo muy empaquetado de especies similares y por pocas especies distintas aisladas. Donde las especies aisladas tienen menor competencia y por esta razón presentan mayor variación morfológica. Posteriormente se comprobó que la morfología de los murciélagos es predictiva de la dieta (Findley y Black 1983), y que las especies más variables en morfología también lo son en dieta. Así especies lejanas morfológicamente de otras en una comunidad muestran también mayor distancia ecológica (Findley y Black 1983, Findley 1993).

En las dos últimas décadas las investigaciones se han distinguido por la incorporación y síntesis de diferentes atributos de las comunidades a fin de lograr un análisis más completo e integral de lo que ocurre en éstas. Al realizarse trabajos de uso diferencial de hábitat relacionando información de morfología alar, características de vuelo y sonidos de ecolocalización (McKenzie y Rolfe 1986, Baggøe 1987, Aldridge y Rautenbach 1987, Crome y Richards 1988, Neuweiler 1989), se comprobó que los murciélagos no pueden acceder a todos los hábitats y recursos de manera igual, ya que están limitados por la morfología alar y sus capacidades sensoriales a un intervalo limitado en el que pueden operar eficientemente (Norberg 1987 y Fenton 1990). Esto confirma la hipótesis de que la morfología alar y los llamados de ecolocalización son partes de un mismo complejo adaptativo (Aldridge y Rautenbach 1987, Arita y Fenton 1997). En el trabajo de Aldridge y Rautenbach (1987) se encontró que la morfología alar y el sonido de ecolocalización determinan la selección y el comportamiento de forrajeo, corroborando la relación entre hábitat de forrajeo y dieta. Este tipo de estudios muestran que especies ecomorfológicamente similares pueden diferenciarse en el comportamiento por la segregación espacial en el uso de hábitat, la selección de sitios de percheo, las estrategias de forrajeo y la dieta (Sanders y Kalko 1996) así como por los llamados de ecolocalización lo que permite su coexistencia.

Las investigaciones que han utilizado modelos nulos como herramienta para el análisis de estructura de las comunidades de murciélagos, con excepción del trabajo de McKenzie y Rolfe (1986) concluyen en general que, los ensamblajes de especies de murciélagos no se pueden distinguir de las

comunidades formadas por eventos estocásticos (Fleming 1986, Willig y Moulton 1989, Findley 1993, Arita 1997).

Recientemente el análisis se ha enfocado en la importancia relativa de factores tanto locales como regionales en la estructuración de la comunidad. Se ha encontrado que en los ensambles de murciélagos tropicales los factores regionales tienen mayor peso que los locales (Findley 1993, Arita 1997, Moreno 2000).

Con respecto a la saturación de las comunidades, existen evidencias de que los ensambles de murciélagos neotropicales no están saturados, debido a que la influencia de interacciones competitivas que generen mecanismos de repartición de recursos no ha sido claramente demostrada (Tamsitt 1967, McNab 1971, Fleming *et al.* 1971, Humphrey *et al.* 1983, Fleming 1986). Además la estructura morfológica de murciélagos tropicales sugiere que los procesos locales tienen una contribución mínima en la estructura de este tipo de ensambles. Por el contrario, parece ser que en los ensambles de murciélagos tropicales los factores regionales tienen mayor peso que los locales (Findley 1993, Willig y Moulton 1989, Arita 1997, Moreno 2000). Todos estos trabajos no han considerado además los patrones existentes en los diferentes gremios o categorías alimentarias y hacen un estudio del conjunto de especies en general. Por lo que resulta interesante conocer los patrones que existen en los ensambles de especies en total así como los que existen en los diferentes gremios alimenticios. Bajo la suposición de que posiblemente exista mayor estructura dentro de los gremios que en el ensamble del total de especies.

Suponiendo que existan patrones en la organización de los ensamblajes que sean reflejados por la escala que se está trabajando, los estudios previos han trabajado básicamente a nivel de paisaje en una sola escala (Willig y Moulton 1989, Arita 1997 y Moreno 2000) y hasta la fecha no se ha realizado ningún estudio con murciélagos tropicales, que compare los patrones que se observan con los resultados obtenidos de empaquetamiento y volumen de los ensamblajes naturales a diferentes escalas y los compare con un modelo nulo. Que además analice lo que ocurre a este respecto en el total de especies así como en diferentes gremios alimenticios, suponiendo que existen diferentes niveles de estructura y saturación de los ensamblajes de murciélagos dependiendo de la escala a la que se está trabajando y dependiendo de la categoría alimentaria.



HIPOTESIS

A partir de lo anterior se generan las siguientes hipótesis o suposiciones para los grupos analizados en este trabajo (total de especies y gremios):

1. Para determinar si los ensamblajes están saturados o no, supondríamos que al incrementar la riqueza en los ensamblajes tanto la distancia entre las especies como el área que ocupan dentro del espacio ecomorfológico permanecerán constantes.

Respecto a la distancia entre las especies las hipótesis son las siguientes:

Ho. Al incrementar el número de especies en el espacio ecomorfológico la distancia entre las mismas se mantiene constante.

Ha. Al incrementar el número de especies en el espacio ecomorfológico la distancia entre las especies no permanece constante.

De manera que si se acepta la hipótesis nula significaría que el ensamblaje está saturado y si se rechaza significaría que el ensamblaje está o no saturado dependiendo si incrementa o disminuye la distancia entre las especies.

2. Respecto al área del espacio ecomorfológico que ocupan las especies las hipótesis son:

Ho. Al incrementar el número de especies en el espacio ecomorfológico el área que ocupan permanecerá constante

Ha. Al incrementar el número de especies el área del espacio ecomorfológico no permanecerá constante.

Si se acepta la hipótesis nula significaría que los ensamblajes no están saturados y que las nuevas especies llegan al espacio ocupado por las especies residentes, si se rechaza dependiendo si disminuye o aumenta el área del espacio significaría que los ensamblajes presentan saturación o no saturación.

3. Con base en los estudios realizados con modelos nulos (Fleming 1986, Willig y Moulton 1989, Findley 1993 y Arta 1997) Supondríamos que:

Ho. Los ensambles de murciélagos que habitan la península de Yucatán son iguales que los generados al azar

Ha. Los ensambles de murciélagos de la Península de Yucatán difieren de los generados al azar por un modelo nulo.

En caso de aceptar la hipótesis nula se supondrá que los ensambles de murciélagos no presentan estructura y si se rechaza significa que los ensambles presentan cierto grado de estructura.

4. Finalmente se analizará si existen diferencias significativas entre el promedio de los resultados obtenidos para las diferentes escalas analizadas en los ensambles reales y los generados por el modelo nulo. Donde las hipótesis son:

Ho. Los ensambles reales son iguales a los generados al azar en cada escala analizada.

Ha. Los ensambles reales difieren de los generados por el modelo nulo en cada escala analizada.

Al igual que el inciso anterior si se acepta la hipótesis nula significa que los ensambles no presentan estructura y si se rechaza se supondrá que los ensambles presentan cierto grado de estructura.



OBJETIVOS

Objetivo General

Determinar si el incremento en el número de especies influye en el área del espacio ecomorfológico y/o en la distancia promedio entre las especies como efecto de la saturación/ no saturación de los ensamblés de murciélagos de la Península de Yucatán.

Objetivos Particulares

- ♦ Utilizando la metodología propuesta por Ricklefs y Travis (1980), para caracterizar el espacio morfológico, estimar la distancia al vecino más cercano y el área ocupada por las especies dentro del espacio ecomorfológico. Determinar los patrones que tiene el incremento en la riqueza de especies respecto a la distancia al vecino más cercano y al área ocupada en el espacio ecomorfológico para los cuadros de $0.5^\circ \times 0.5^\circ$ de latitud longitud en el total de especies y los gremios de murciélagos frugívoros, insectívoros aéreos e insectívoros y carnívoros de sustrato.
- ♦ Determinar si los patrones encontrados en los ensamblés reales, respecto a la distancia interespecífica y el área ocupada por el ensamblé dentro del espacio ecomorfológico difieren significativamente de los ensamblés generados al azar por un modelo nulo en el total de especies y los gremios de murciélagos frugívoros, insectívoros aéreos e insectívoros de sustrato.

- ◆ Determinar si existen diferencias significativas entre el promedio de los resultados de los ensamblajes reales y del modelo nulo por escala (0.5° x 0.5°, 1° x 1° y 2° x 2° de latitud- longitud) en la distancia interespecífica y el área del espacio ecomorfológico de la fauna de murciélagos que habitan la Península de Yucatán, dentro de todos los grupos analizados (total de especies, frugívoros, insectívoros aéreos e insectívoros de sustrato)



DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio de este trabajo es la Península de Yucatán, esta región es una placa relativamente plana de roca carbonatada que mide 525 km de longitud y 322 km de ancho y se proyecta del sur de México y Centroamérica hacia el mar Caribe (Flores 1974, Duch 1988, Arita 1992). Se localiza entre los $17^{\circ} 50' - 21^{\circ} 35' N$ y $86^{\circ} 43' - 92^{\circ} 25' O$, y tiene una composición geológica uniforme y una estructura geomorfológica unitaria, lo que permite reconocerla como una provincia fisiográfica definida. En su parte mexicana abarca los estados de Campeche, Quintana Roo y Yucatán (Ibarra 1996).

Esta región se originó a partir de una serie de levantamientos graduales producidos durante el Mioceno y el Plio-pleistoceno, formando una gran plataforma de rocas calizas de origen marino que datan del Cretácico y que disminuyen de edad desde el sur (Eoceno-Mioceno) hasta el norte (Pleistoceno-Holoceno; Ferrusquía-Villafranca 1993).

FISIOGRAFÍA

- 1) En términos generales los rasgos fisiográficos de esta región son un relieve relativamente plano, con elevaciones y hondonadas que le dan una apariencia ondulada y en donde la Sierrita de Ticul (Yucatán) es de las contadas prominencias que rompen la monotonía del paisaje, con altitudes de hasta 275 msnm (Aguilera 1958).

GEOLOGÍA

La Península puede ser considerada una simple placa de roca caliza de diferentes edades. Sapper estableció un origen cuaternario para la tierra al norte del Paralelo 21°. La planicie costera que se extiende hasta la sierrita de Ticul está formada básicamente por roca caliza del Plioceno, mientras que la Sierrita en sí data del Mioceno (Arroyo Cabrales y Alvarez 1990). La mayor parte del área de Yucatán, al norte de la Sierrita de Ticul, estaba sumergida en el Pleistoceno tardío, por lo que fue un territorio no disponible para los vertebrados hasta muy recientemente (Lee 1980).

Los suelos en la Península presentan escaso desarrollo, excepto en los alrededores de la Sierrita de Ticul. Son suelos muy jóvenes, con horizontes poco definidos, sin diversidad morfológica, y con un franco predominio de suelos de Rendzina, del tipo aluvial o coluvial que se forma por la deposición de material transportado desde las partes más altas de las laderas y de las elevaciones de la roca caliza (Aguilera 1958). Los suelos profundos de la región no son producto de fenómenos de erosión, ya que el material parental (calizas) es deficiente en minerales formadores de suelo.

Con base en la información de Aguilera (1958), Flores (1974) y Duch (1988) se pueden distinguir a grandes rasgos cinco unidades de suelo: Los Gleysoles, los Luvisoles, los Regosoies, las Rendzinas y los Vertisoles (Ibarra 1996).

REPÚBLICA MEXICANA

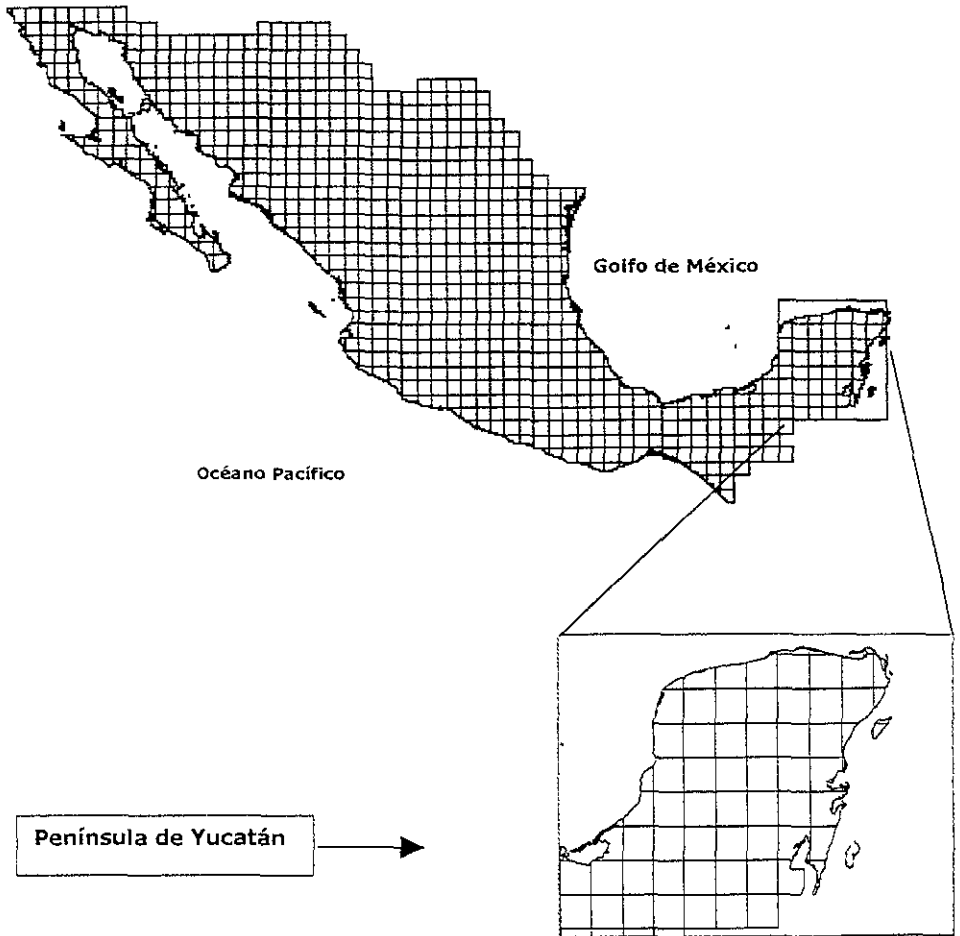


Figura 4. Ubicación del área de estudio.

CLIMA

El área de estudio presenta un marcado gradiente ascendente de humedad en sentido noroeste-sureste, siendo su clima predominante el caliente subhúmedo con lluvias de verano (Aw ;García 1988). La temperatura media anual varía entre 24° y 29°, con oscilaciones de 5 - 6° (entre el mes más caliente (mayo) y el más frío (enero). La precipitación anual es de 300-600 mm en la zona norte y 1,000 - 1,500 mm en la región del sur (Flores 1974, Ibarra 1996). El área se encuentra sometida al régimen de los vientos alisios, aunque durante el otoño e invierno irrumpen también los vientos fríos del norte. Esta zona se distingue también porque las denominadas tormentas tropicales o huracanes afectan de manera impredecible la región (Miranda 1959).

De acuerdo al sistema de clasificación de Köppen, García (1990) reconoce seis tipos principales de climas en la región: BS₀, seco, cálido con lluvias de verano de 450-600 mm, BS₁, semiárido, cálido con lluvias de verano de 700-800 mm, Aw' ' ₀, cálido, el más seco de los subhúmedos, con lluvias de verano y alto porcentaje de lluvia invernal, con temperatura media anual entre 24.5-27.5°C, con precipitaciones que oscilan entre 800 y 1,200 mm, Aw' ' ₁(x') (i'), cálido subhúmedo con lluvias de verano con temperatura media anual superior a los 22°C, Aw' ' ₂, cálido, el más húmedo de los subhúmedos, con lluvias de verano, con temperatura media anual superior a los 22°C, y Am(w), cálido, húmedo, con lluvias de verano, con menos de 5% de porcentaje de lluvia invernal.

HIDROLOGÍA

Una de las características del paisaje de la Península de Yucatán es la carencia de verdaderos ríos, ya que en general sólo existen escasos escurrimientos superficiales como el Río Hondo y el Champotón durante la época de lluvias (Miranda 1958, Duch, 1988). Si bien existen algunos pequeños ríos hacia el suroeste de Campeche estos por lo general son excluidos del concepto peninsular (Ibarra 1996). La única fuente de agua disponible proviene del complejo sistema hidrológico que constituyen los acuíferos subterráneos, formados a partir de las disoluciones interiores del material calcáreo del subsuelo que es producto de la infiltración de agua por los suelos calizos. Esta región se distingue por la presencia de pozos naturales de forma circular denominados cenotes, que se formaron por hundimientos parciales o totales de la bóveda calcárea, producto de disoluciones verticales de agua, las cuales son comunes en este tipo de terrenos (INEGI 1993, Guerrero 1998).

VEGETACIÓN

El INEGI reconoce 9 tipos de vegetación para la Península; sin embargo, Rzedowski (1990) simplifica los tipos de vegetación en esta región en seis categorías: bosque tropical perennifolio y subcaducifolio, bosque tropical caducifolio, bosque espinoso, matorral xerófilo, vegetación acuática y vegetación secundaria. La flora de la Península cuenta con 1,936 especies y 834 géneros de plantas vasculares agrupadas en 153 familias, con un endemismo de 17%. En la actualidad aproximadamente el 40% de la

vegetación original ha sido modificada por actividades humanas tales como la agricultura y la ganadería (Flores-Villela y Gerez 1994).

FAUNA DE VERTEBRADOS

Para un área tropical, la Península de Yucatán tiene una fauna pobre para vertebrados. Esto ha sido explicado por el "efecto península", que se refiere al empobrecimiento de especies debido a la distancia que existe del continente (MacArthur y Wilson 1967, Simpson 1964). Debido a que es una *zona muy homogénea en cuanto a sus características fisiográficas, tipos de vegetación y hábitats*, tiene una diversidad β baja (Arita y Rodríguez en revisión), por lo que las especies de vertebrados por lo general se comparten en toda la península.

La región cuenta con 164 especies de reptiles y aproximadamente 430 especies de aves. En cuanto a mamíferos cuenta con 51 especies de mamíferos no voladores y 45 especies de murciélagos.



MÉTODOS

Determinación de la composición del banco o "pool" de especies

La fauna de murciélagos de la Península de Yucatán está conformada por 45 especies pertenecientes a siete familias (Cuadro 1). De acuerdo con Arita (1997), el banco o "pool" de especies regional se definió con base a las especies que se distribuyen en el goifo y el caribe así como las que habitan en el sureste de México, Belice y Guatemala, áreas que constituyen la base de la Península de Yucatán, quedando un total de 86 especies. A esta cantidad se quitaron 16 especies que habitan únicamente en la selva alta y por tanto no habitan en zonas semisecas, como la selva baja de la Península, reduciéndose a 70 especies dentro del banco de especies. Al no encontrarse datos suficientes para dos especies, se consideraron finalmente 68 especies en total (Cuadro1).

Cuadro1. Listado del banco de especies de murciélagos de la Península de Yucatán basado en Arita (1997).

Emballonuridae

Balantiopteryx plicata
Diclidurus albus
Peropteryx macrotis
Rhynchonycteris naso
Saccopteryx bilineata

Noctilionidae

Noctilio leporinus

Mormoopidae

Mormoops megalophylla
Pteronotus davyi
Pteronotus parnellii
Pteronotus personatus

Phyllostomidae

Artibeus jamaicensis
Artibeus lituratus
Chrotopterus auritus
Carollia brevicauda
Carollia perspicillata
Centurio senex
Chiroderma villosum
Dermanura phaeotis
Dermanura tolteca
Desmodus rotundus
Diaemus youngi
Diphylla ecaudata
Glossophaga commissarisi
Glossophaga soricina
Lonchorhina aurita
Macrophyllum macrophyllum
Macrotus waterhousii
Micronycteris brachyotis
Micronycteris megalotis
Mimon crenulatum
Mimon bennetii
Phyllostomus discolor
Phyllostomus stenops
Sturnira lillium
Sturnira ludovici
Tonatia saurophila
Tonatia brasiliense
Trachops cirrhosus
Uroderma bilobatum
Platyrrhinus helleri
Vampyressa pusilla
Vampirus spectrum

Natalidae

Natalus stramineus

Vespertilionidae

Bauerus dubiaquercus
Eptesicus furinalis
Lasiurus blossevillii
Lasiurus ega
Lasiurus intermedius
Myotis albescens
Myotis elegans
Myotis fortidens
Myotis keaysi
Myotis nigricans
Myotis velifera
Pipistrellus subflavus
Rhogessa tumida

Molossidae

Eumops auripendulus
Eumops bonariensis
Eumops glaucinus
Eumops underwoodi
Molossops greenhalli
Molossus bondae
Molossus molossus
Molossus rufus
Molossus sinaloae
Nyctinomops laticaudatus
Promops centralis
Nyctinomops laticaudatus

Categorías alimentarias

Las especies del área de estudio fueron clasificadas en categorías alimentarias definidas por el criterio de dieta, formando tres grupos: insectívoros aéreos, insectívoros de sustrato (que incluye especies carnívoras pero que su alimento siempre lo obtiene del sustrato) y frugívoros (Cuadro 2). No se consideraron las categorías de hematófagos, nectarívoros y piscívoros dentro del análisis dado el bajo número de especies (una o dos en cada categoría). Sin embargo las especies en total fueron consideradas para los análisis del pool de especies dentro de los cuadrantes de las diferentes escalas. Las categorías de insectívoros aéreos, insectívoros de sustrato y frugívoros fueron utilizadas en los análisis de distancia y volumen ecomorfológico como se verá a continuación.

Cuadro 2. Especies pertenecientes a las categorías alimentarias incluidas en el análisis de distancia y volumen.

| Categoría | Especies | |
|--------------------------|----------------------------------|-------------------------------|
| Frugívoros | <i>Artibeus jamaicensis</i> | <i>Dermanura phaeotis</i> |
| | <i>Artibeus lituratus</i> | <i>Dermanura tolteca</i> |
| | <i>Carollia brevicauda</i> | <i>Sturnira lilium</i> |
| | <i>Carollia perspicillata</i> | <i>Sturnira ludovici</i> |
| | <i>Centurio senex</i> | <i>Uroderma bilobatum</i> |
| | <i>Chirodema villosum</i> | <i>Vampyressa pusilla</i> |
| Insectívoros aéreos | <i>Balantiopteryx plicata</i> | <i>Myotis nigricans</i> |
| | <i>Dichidurus albus</i> | <i>Myotis velifera</i> |
| | <i>Eptesicus furinalis</i> | <i>Natalus stramineus</i> |
| | <i>Lasiurus blossevillii</i> | <i>Pipistrellus subflavus</i> |
| | <i>Lasiurus ega</i> | <i>Pteronotus davyi</i> |
| | <i>Lasiurus intermedius</i> | <i>Pteronotus parnellii</i> |
| | <i>Mormoops megalophylla</i> | <i>Rhogessa tumida</i> |
| | <i>Myotis albescens</i> | <i>Rhynconycteris naso</i> |
| | <i>Myotis elegans</i> | <i>Saccopteryx bilineata</i> |
| | <i>Myotis fortidens</i> | <i>Bauerus dubiaquercus</i> |
| <i>Myotis keaysi</i> | | |
| Insectívoros de sustrato | <i>Chrotopterus auritus</i> | <i>Phyllostomus stenops</i> |
| | <i>Lonchorina aurita</i> | <i>Tonatia brasiliense</i> |
| | <i>Macrophyllum macrophyllum</i> | <i>Tonatia saurophylla</i> |
| | <i>Macrotus waterhousii</i> | <i>Trachops cirrhosus</i> |
| | <i>Micronycteris brachyotis</i> | <i>Vampyrum spectrum</i> |
| | <i>Phyllostomus discolor</i> | |

Escalas Geográficas

A partir de un cuadro de 4 x 4 grados de latitud-longitud, la Península de Yucatán fue subdividida en cuadros de 0.5 x 0.5, 1 x 1, 2 x 2 grados de la siguiente manera (Figura 5) :

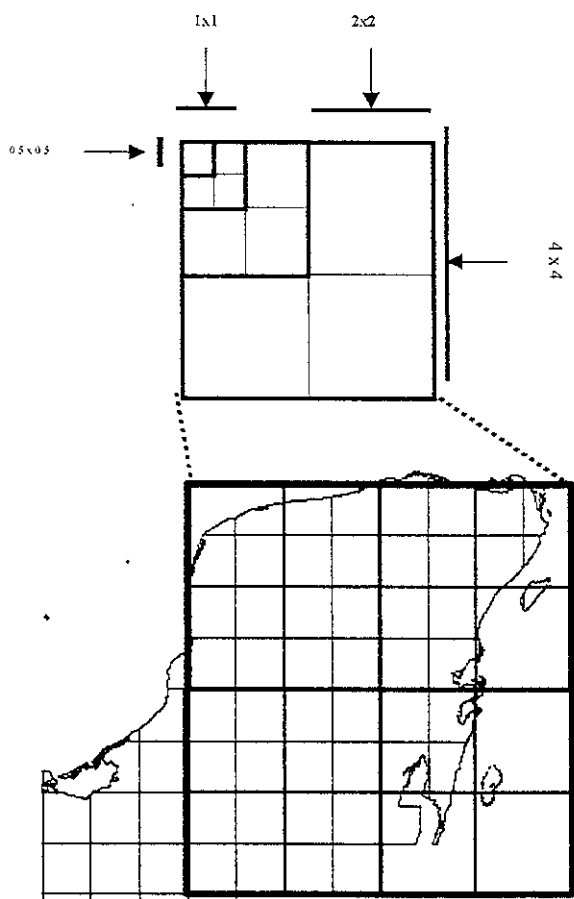


Figura 5. Subdivisión de la Península de Yucatán en cuadros de 4°x 4°, 2°x2°, 1°x 1°, 0.5° x 0.5 ° Latitud- Longitud.

A cada cuadro se asignó una clave, de acuerdo a su localización y a su escala geográfica, a partir de la cual se generó una base de datos de presencia-ausencia con las especies de murciélagos con distribución potencial (Base de datos de Arita *et al.* 1997, WWW.CONABIO.GOB.MX) y sus respectivos datos de morfología alar.

Variables Morfológicas

Para describir la morfología alar de las diferentes especies de murciélagos, se trabajó con ejemplares de museo depositados en la Colección Mastozoológica del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, tomando los siguientes datos según Arita (1992): A partir del rótulo se obtuvo el número de catálogo, sexo y masa corporal. Utilizando un calibrador electrónico se obtuvo la longitud del antebrazo, la longitud del metacarpo y de las falanges del tercer y quinto dígito (Figura 6). Estas medidas se usaron para calcular los parámetros de morfología alar. Las medidas fueron tomadas en milímetros y la masa en gramos, y fueron convertidos al sistema internacional de unidades, es decir metros y kilogramos.

Se obtuvieron medidas de aproximadamente 10 ejemplares por especie, tratando de incluir igual número de hembras y de machos, todos los ejemplares fueron adultos y del área de estudio, pero el tamaño de la muestra tuvo variaciones de acuerdo a la disponibilidad de ejemplares.

Parámetros de morfología alar

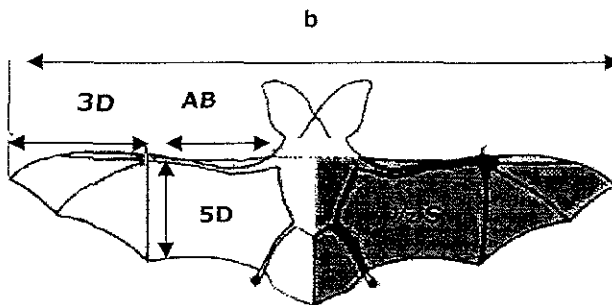


Figura 6. Parámetros morfológicos para calcular la forma y tamaño del ala: longitud del antebrazo (AB), longitud del quinto dígito (5D) y longitud del tercer dígito (3D), área alar ($1/2 S$, región sombreada) y la longitud alar (b).

Para describir la forma y el tamaño del ala se calcularon las siguientes variables:

1) Área alar (S):

Es la superficie del organismo que contribuye al vuelo: incluye cuerpo, alas, uropatagio y orejas. Aunque algunos autores no incluyen el área de la cabeza para hacer sus cálculos (Norberg 1981) como en este caso. Esta medida se expresa en m^2 y determina la magnitud de la sustentación generada por el ala, y por lo tanto, la velocidad a la que el animal puede volar. De esta manera, por ejemplo, las alas angostas poseen pequeña área alar y alta carga alar (ver más adelante) que se traduce en vuelo rápido. Esta variable se calculó a través de la fórmula de Blood y McFarlane (1988):

$$S = 2 [AB * 5D + (0.5 * 5D * 3D)]$$

Donde:

S = área alar (m²)

AB = longitud del antebrazo

5D = longitud del quinto dígito

3D = longitud del tercer dígito

2) Longitud alar (b):

Es también conocida como envergadura y corresponde a la longitud de punta a punta de las alas completamente extendidas y se expresa en metros (Figura. 6). Esta medida determina la capacidad que tiene un animal volador para iniciar el vuelo y la velocidad de la vuelta, conocida como agilidad. Este parámetro fue calculado con la fórmula de Blood y McFarlane (1988):

$$b = 2(3D + AB)$$

Donde:

b = longitud alar (m)

AB = longitud del antebrazo

3D = longitud del tercer dígito

3) Carga alar (WL)

Es la relación que existe entre el peso del cuerpo y el área del ala (Norberg 1994) y mide la fuerza por unidad de área que las alas deben soportar durante el vuelo, que corresponde a la presión que determina la velocidad del vuelo. Es por esta razón que valores bajos en carga alar corresponden a menores velocidades de vuelo que el murciélago puede usar sin perder la sustentación. Esto significa que los murciélagos que presentan bajos valores de carga alar son más ágiles y tienen mayor maniobrabilidad, mientras que los murciélagos que presentan valores altos de carga alar se caracterizan por tener vuelos rápidos.

Este parámetro que tiene unidades de N/m², es definido como:

$$WL = mg / S$$

Donde:

WL = carga alar

m = masa corporal

g = aceleración de la gravedad (9.8 m / s²)

S = área alar

4) Cociente de Aspecto (AR)

Es un número no dimensional que refleja la forma de las alas (Norberg 1994) y se define como la relación de la longitud de un ala a su anchura principal. Este parámetro mide la eficiencia aerodinámica del vuelo. Los murciélagos que presentan altos cocientes de aspecto tienen alas angostas y largas, lo cual es útil para minimizar el costo de vuelo en los murciélagos que migran y tienden a cubrir grandes distancias. Los murciélagos con alas anchas y cortas, por el contrario, presentan bajos cocientes y tienden a ser más maniobrables, con vuelo más lento y un mayor costo de vuelo. Este parámetro se obtiene con la fórmula propuesta por Norberg (1994):

$$AR = b^2 / S$$

Donde:

AR= cociente de aspecto

b = longitud alar

S = área alar

5) Índice de Punta (I tip)

La idea de que la forma de la punta del ala determina la maniobrabilidad y agilidad de los murciélagos ha sido ampliamente aceptada (Aldridge 1987, Norberg 1994). Este índice está diseñado de tal forma que sus valores altos corresponden a alas redondeadas o puntas cuadradas, mientras que los índices bajos indican alas puntiagudas. La punta del ala es la parte propulsora; por lo

que puntas con un alto índice promueven velocidades mayores de vuelo. Este parámetro se calculó usando la fórmula propuesta por Findley *et al.* (1972):

$$I_{tp}: 3D / AB$$

Donde: 3D = longitud del tercer dígito
AB = longitud del antebrazo

Análisis de datos

Los parámetros de carga alar, cociente de aspecto e índice de punta fueron convertidos a unidades de desviación estándar de la media, lo cual permite la comparación entre medidas dimensionales y adimensionales, al ajustarse a una distribución normal con una media igual a cero y una varianza igual a uno.

La ecomorfología utiliza principalmente dos métodos de análisis multivariados: ordenación y análisis de distancias. Este último consiste en localizar a los organismos bajo estudio en un espacio n -dimensional, donde n es el número de variables morfológicas medidas (Findley 1993). Esto nos permite ver la similitud que existe entre los organismos a través de las distancias entre ellos, o bien, qué tan semejantes son estos grupos de organismos de acuerdo con las variables morfológicas (Pielou 1984). Para lograr esto se utilizan principalmente las distancias euclidianas, que son las distancias que existen, en línea recta, entre las parejas de organismos. Los datos pueden ser representados como s -puntos (donde s = al número de especies) en un espacio-dimensional en el cual existen coordenadas que permiten elaborar una matriz de distancias, midiendo las distancias que existen entre las parejas de organismos. Las técnicas para medir las distancias

entre agrupamientos que tienen más de un punto son el ligamiento simple o vecinos más cercanos, vecinos más lejanos, unión de punto medio, unión promedio y agrupación centroide (Pielou 1984, Guerrero 1998). Este trabajo utilizó la primera opción que consiste en unir parejas de acuerdo a la distancia más corta. Primero cada individuo es tratado como un grupo con un solo miembro, uniéndose los grupos más similares de distancias menores para formar un grupo de dos miembros. Así sucesivamente se van uniendo hasta que los n miembros han sido integrados a un grupo que los incluye a todos (Pielou 1984).

Se obtuvieron matrices de distancias para los tres principales parámetros que determinan la forma y el tamaño del ala (WL, AR e I tip), así como matrices para las diferentes combinaciones de los parámetros (WL vs. AR, Ar vs I tip, WL vs. I tip). Esto se hizo tanto para el banco de especies, así como para las diferentes categorías alimentarias. Para ello se implementó un programa en Visual Basic, que permite construir las matrices euclidianas a partir de una base de datos con los respectivos datos de carga alar, cociente de aspecto e índice de punta para cada una de las especies.

Distancia promedio entre las especies y área del espacio ecomorfológico

A partir de las matrices de distancia, para analizar el empaquetamiento o la distancia al vecino más cercano (NND) entre especies, se diseñó un *programa en Visual Basic que relaciona la matriz de distancias euclidianas con la base de datos de presencia-ausencia en cada cuadro*. La distancia entre especies fue medida como el promedio de las distancias al vecino más cercano dentro de cada cuadro.

El volumen del nicho se calculó, usando un programa en Visual Basic, como el producto de las desviaciones estándar de las proyecciones de las especies como un índice del tamaño de esa dimensión, modificando la fórmula propuesta por Ricklefs y Travis (1980), con el fin de obtener un 95% del volumen total y no sólo una proporción del mismo:

$$V = (SD_1) (SD_2) \text{ (Ricklefs y Travis 1980)}$$
$$V = 4(SD_1) 4(SD_2) \text{ *Modificada}$$

Donde

V = volumen

SD = desviación estándar

Modelos nulos

Los programas en Visual Basic permitieron obtener los resultados de empaquetamiento y volumen para cada uno de los cuadros con los ensamblajes naturales. Esto permitió reconocer los patrones que existen en la realidad en las diferentes escalas. Adicionalmente, se probó si estos resultados diferían de patrones aleatorios, por medio de modelos nulos diseñados ex profeso.

La teoría que relaciona la competencia con la organización de la comunidad predice que las especies deben estar más o menos regularmente distribuidas en el espacio morfológico. El concepto del límite de similitud sugiere que la distancia al vecino más cercano debe ser independiente del número de especies. Para poner a prueba esta hipótesis estadísticamente, se generaron 1000 comunidades al azar, tanto para cada cuadro de las diferentes escalas, como para el total de especies y los diferentes gremios de frugívoros, insectívoros aéreos y de sustrato. En cada una de las comunidades generadas al azar cada especie fue elegida independientemente de las demás. Las especies de las comunidades al azar ocupan el mismo espacio morfológico

como en las comunidades naturales, pero su espaciamiento es independiente de las interacciones que existan entre ellas (Gotelli y Graves 1996).

Para generar las comunidades al azar se conservó el número de especies real presente en cada cuadro, y se eligió cualquier especie del banco o "pool" de especies, con la única restricción que cada especie sólo puede aparecer en la comunidad una vez, es decir, que las comunidades se generaron sin reemplazamiento. Se elaboraron dos programas en Visual Basic: uno para el empaquetamiento y otro para el volumen, respectivamente. Se generaron 1000 comunidades al azar por cuadrante a partir de las cuales se calculó tanto el empaquetamiento como el volumen.

Relación entre la riqueza de especies, la distancia al vecino más cercano y el área ocupada por los ensambles en el espacio ecomorfológico.

Si se considera que los ensambles de especies no están saturados, se espera que al incrementar el número de especies disminuya la distancia entre las mismas y el espacio ecomorfológico se mantenga constante.

Para probar esta hipótesis, se realizaron regresiones lineales tomando como variable independiente la riqueza de especies y como variable dependiente la distancia al vecino más cercano.

Para el caso del área del espacio, como en el caso anterior, se realizaron regresiones lineales tomando como variable independiente la riqueza de especies y como variable dependiente el área del espacio ecomorfológico.

Estas regresiones se realizaron para los cuadros de $0.5^\circ \times 0.5^\circ$ en los ensamblajes reales y los generados al azar.

Para comparar los patrones que se encuentran en los ensamblajes reales con los generados por el modelo nulo, se realizó un análisis de covarianza donde se compara si las pendientes obtenidas por las regresiones de los ensamblajes reales y los generados al azar difieren significativamente.

Comparación del promedio de la distancia al vecino más cercano y del área del espacio ecomorfológico en los ensamblajes reales y los generados al azar por escala

Con los valores de distancia al vecino más cercano (NND) y del área del espacio ecomorfológico para el total de especies y los gremios de frugívoros, insectívoros aéreos e insectívoros de sustrato en los ensamblajes de cada cuadro analizado, se calculó un valor promedio de NND y área del espacio ecomorfológico por escala, una para los cincuenta cuadros de $0.5^\circ \times 0.5^\circ$, otro para los catorce cuadros de $1^\circ \times 1^\circ$ y otro para los cuatro cuadros de $2^\circ \times 2^\circ$, manteniendo el valor obtenido en el cuadro de $4^\circ \times 4^\circ$ de latitud-longitud, tanto para los ensamblajes naturales como para los obtenidos al azar.

Si los ensamblajes naturales son generados por azar, esperaríamos que el promedio de las diferencias entre los valores observados y esperados sea igual al cero. Para probar esta hipótesis nula se realizó una prueba de *t* pareada para comparar los valores de los ensamblajes naturales y los obtenidos al azar por escala.



RESULTADOS

Relación entre la riqueza de especies y la distancia al vecino más cercano en los ensamblajes.

Los resultados de regresión entre la riqueza y la distancia al vecino más cercano dentro del espacio ecomorfológico que ocupa la fauna de murciélagos que habita la Península de Yucatán, indican que al aumentar el número de especies en el ensamblaje, la distancia promedio entre ellas disminuye.

Se encontraron pendientes negativas significativas tanto en los ensamblajes reales como en los generados al azar (Cuadro 3) (Figura 8) para todos los casos: el total de especies, como los gremios de frugívoros, insectívoros aéreos e insectívoros de sustrato.

El análisis de covarianza por su parte mostró que existen diferencias significativas entre las pendientes de los ensamblajes reales y las de modelo nulo: para el total de especies se obtuvo una $p < 0.002$ y para los gremios de frugívoros, insectívoros aéreos e insectívoros de sustrato una $p < 0.0001$. Esta diferencia sugiere que existe mayor distancia entre las especies en los ensamblajes reales que los generados por el modelo nulo, a pesar que la tendencia general para ambos casos sea una disminución en la distancia interespecífica con el incremento de especies.

Cuadro 3. Valores obtenidos del análisis de regresión entre la riqueza de especies y la distancia al vecino más cercano para el total de especies y los gremios de frugívoros, insectívoros aéreos e insectívoros de sustrato en los cuadros de 0.5° x 0.5° de latitud-longitud.

| | Ensamblés reales | Ensamblés generados al azar |
|-------------------------------|-------------------------|------------------------------------|
| Total de especies (49) | r=-0.615 p<0.0001 | r=-0.992 p<0.0001 |
| Frugívoros (49) | r=-0.747 p<0.0001 | r=-0.993 p<0.0001 |
| Insectívoros aéreos (49) | r=-0.359 p<0.0100 | r=-0.993 p<0.0001 |
| Insectívoros de sustrato (49) | r=-0.951 p<0.0001 | r=-0.959 p<0.001 |

*La cifra entre paréntesis se refiere a los grados de libertad del análisis.

Riqueza de especies y el área del espacio ecomorfológico

Los resultados de la relación que existe entre la riqueza de especies y el área del espacio ecomorfológico muestran para el total de especies una pendiente negativa significativa, mientras que en los ensamblés generados al azar la pendiente es positiva y significativa. Este resultado significa que el incremento de especies en los ensamblés reales promueve una disminución en el espacio ecomorfológico ocupado por las especies. En los ensamblés generados al azar, en cambio, el espacio ecomorfológico aumenta con el incremento de especies

Por su parte los gremios de murciélagos frugívoros, insectívoros aéreos e insectívoros de sustrato presentaron pendientes positivas significativas tanto en los ensamblés reales como en los generados por el modelo nulo (Cuadro 4)(Figura 9).

El análisis de covarianza realizado mostró que existen diferencias significativas con una p<0.0001 en las pendientes de los ensamblés reales y los generados por el modelo nulo para todos los casos. Es decir, para el total de especies, frugívoros, insectívoros aéreos e insectívoros de sustrato.

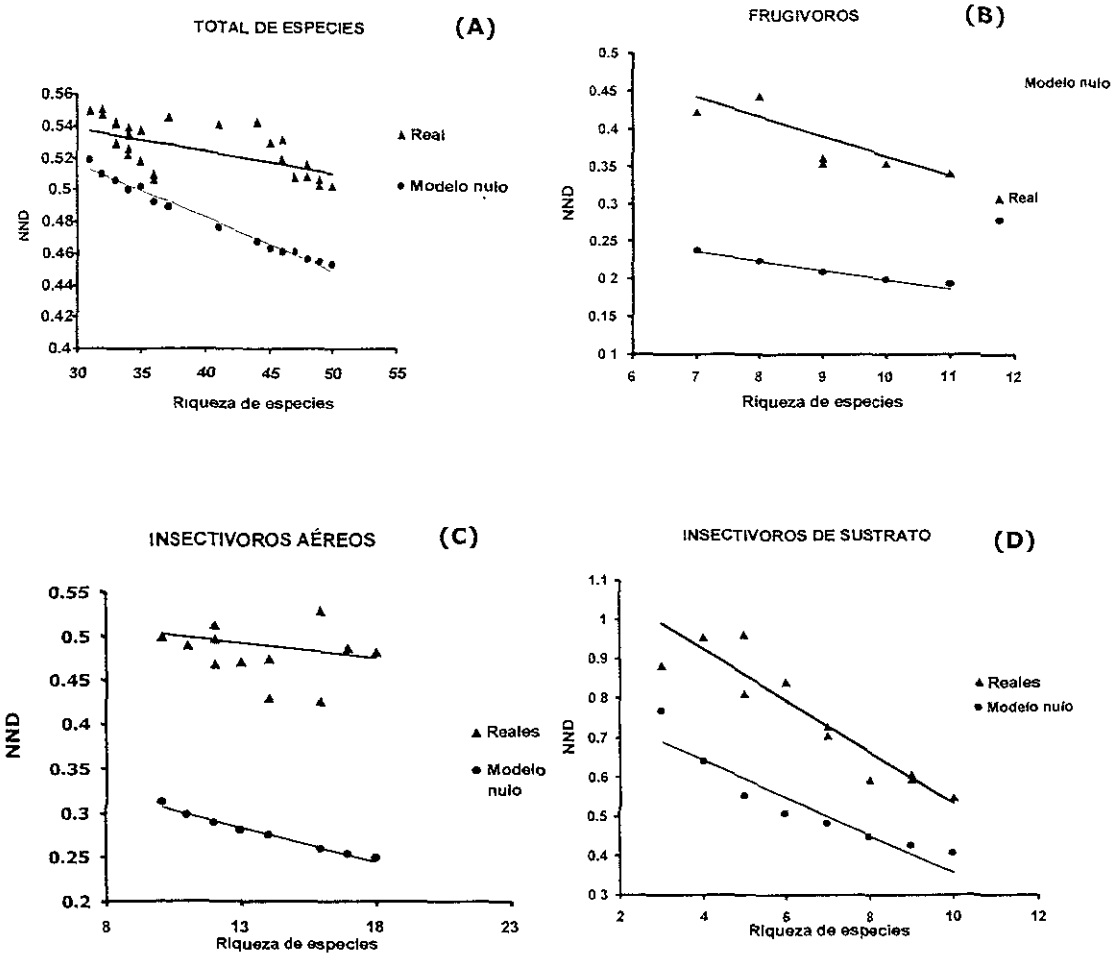


Figura 8. Relación entre la riqueza de especies y la distancia al vecino más cercano en los ensambles reales y los generados por el modelo nulo en los cuadros de $0.5^\circ \times 0.5^\circ$ para: (A) el total de especies, (B) frugívoros, (C) insectívoros aéreos e (D) insectívoros de sustrato.

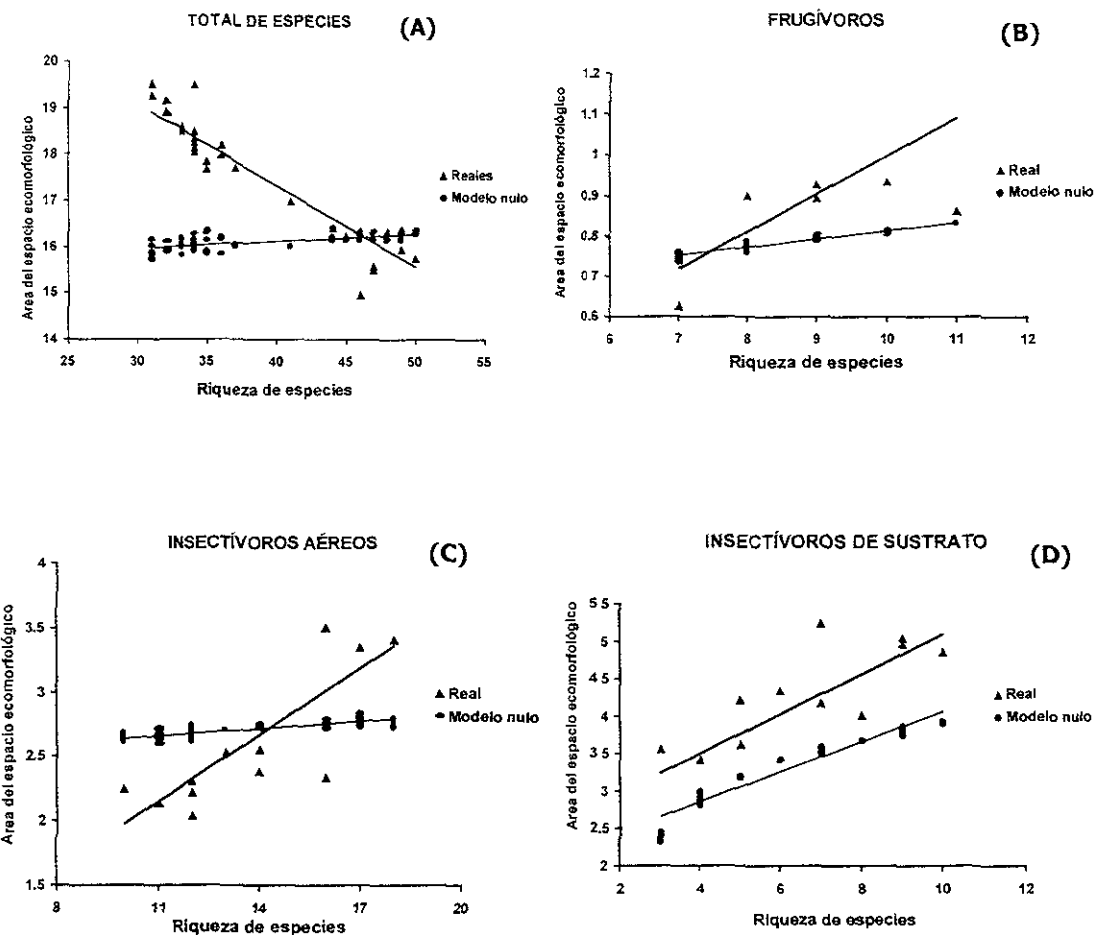


Figura 9. Relación entre la riqueza de especies y el área del espacio ecomorfológico en los ensambles reales y los generado por el modelo nulo en los cuadros de 0.5° x 0.5° para: (A) el total de especies, (B) frugívoros, (C) insectívoros aéreos e (D) insectívoros de sustrato

Cuadro 4. Valores obtenidos del análisis de covarianza entre la riqueza de especies y el área del espacio ecomorfológico para el total de especies y los gremios de frugívoros, insectívoros aéreos e insectívoros de sustrato en los cuadros de 0.5° x 0.5° de latitud-longitud.

| | Ensamblajes reales | Ensamblajes generados al azar |
|-------------------------------|----------------------|-------------------------------|
| Total de especies (49) | r=- 0.946 p < 0.0001 | r=0.659 p<0 001 |
| Frugívoros(49) | r= 0.741 p < 0.0001 | r=0.954 p<0.0001 |
| Insectívoros aéreos (49) | r= 0.889 p < 0.0001 | r= 0.839 p<0.0001 |
| Insectívoros de sustrato (49) | r= 0.929 p < 0.0001 | r=0.963 p<0.0001 |

*La cifra entre paréntesis se refiere a los grados de libertad del análisis.

Promedio de la distancia al vecino más cercano y del área del espacio ecomorfológico por escala

Los resultados de la prueba de *t* pareada que compara los promedios obtenidos por escala de los ensamblajes reales con los obtenidos con el modelo nulo en cada uno de los grupos analizados indicaron en todos los casos que el promedio de la distancia entre las especies encontrada en cada una de las escalas (2 °x 2°, 1°x1°, 0.5° x 0.5°) en los ensamblajes de especies reales difiere significativamente de los ensamblajes generados por el azar (Cuadro 5) (Figura 10).

Cuadro 5. Resultados obtenidos de la prueba de *t* pareada para el promedio total de la distancia al vecino más cercano en las escalas de 2° x 2°, 1°x1°, 0.5° x 0.5° comparando los ensamblajes reales y los generados por el modelo nulo.

| <i>t</i> pareada de la distancia entre las especies | Total de especies | Frugívoros | Insectívoros aéreos | Insectívoros de sustrato |
|---|-------------------|------------|---------------------|--------------------------|
| 2 x 2 (<i>t</i> , 0.05,3) | t =0.020 | t=0 002 | t=0.000 | t=0.007 |
| 1 x 1(<i>t</i> , 0.05,13) | t=0.000 | t=0.000 | t=0.000 | t=0.000 |
| 0.5 x 0.5(<i>t</i> , 0.05,49) | t=0.000 | t=0.000 | t=0.000 | t=0 000 |

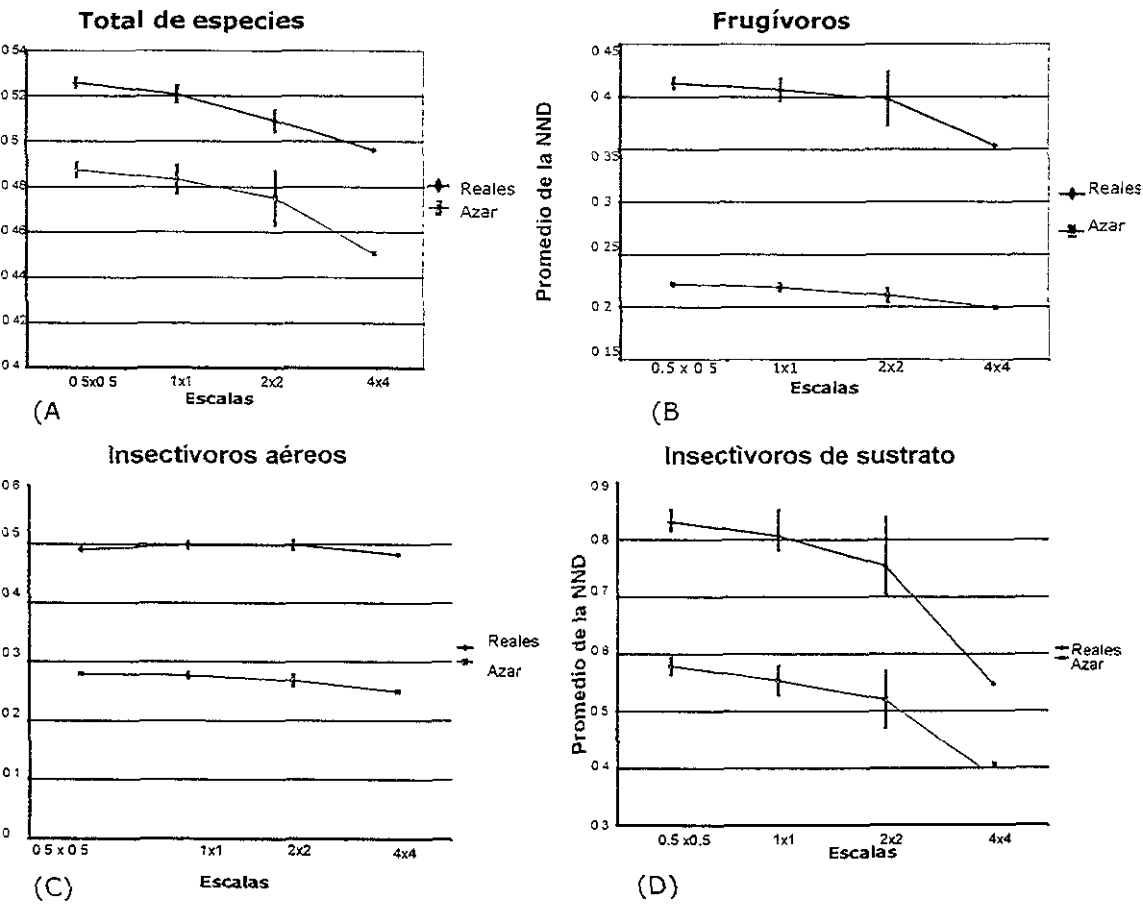


Figura 10. Promedio de la distancia al vecino más cercano por escala para el total de especies (A), frugívoros (B), insectívoros aéreos (C) e insectívoros de sustrato (D), con su respectivo error estándar

Por su parte los resultados de la t pareada que compara el área del espacio ecomorfológico de los ensamblajes reales y los generados al azar en las escalas de 2° x 2°, 1° x 1° y 0.5° x 0.5° en cada grupo analizado fueron los siguientes (Cuadro 4) (Figura 11):

Para el total de especies en la escala de 2° x 2° no se encontraron diferencias significativas entre el ensamblaje real y el generado por el modelo nulo. En las escalas de 1° x 1° y 0.5° x 0.5° se encontraron diferencias significativas entre los ensamblajes reales y los generados al azar.

Por su parte el gremio de insectívoros aéreos no muestra diferencias significativas entre los ensamblajes reales y los generados al azar en ninguna de las escalas analizadas. Finalmente tanto el gremio de frugívoros como el de insectívoros de sustrato muestran diferencias significativas para todas las escalas entre los ensamblajes reales y los generados por el modelo nulo.

Cuadro 5. Resultados obtenidos de la prueba de t pareada para el área del espacio ecomorfológico en las escalas de 2° x 2°, 1° x 1°, 0.5° x 0.5° comparando los ensamblajes reales y los generados por el modelo nulo.

| t pareada del área ocupada por el espacio ecomorfológico | Total de especies | Frugívoros | Insectívoros aéreos | Insectívoros de sustrato |
|--|-------------------|------------|---------------------|--------------------------|
| 2 x 2 (t, 0.05, 3) | t = 0.536 | t = 0.000 | t = 0.673 | t = 0.014 |
| 1 x 1 (t, 0.05, 13) | t = 0.004 | t = 0.027 | t = 0.748 | t = 0.000 |
| 0.5 x 0.5 (t, 0.05, 49) | t = 0.000 | t = 0.004 | t = 0.070 | t = 0.000 |



DISCUSIÓN

Relación entre la riqueza de especies y la distancia al vecino más cercano de los ensambles de murciélagos de la Península de Yucatán.

Los resultados indican que al aumentar el número de especies la distancia interespecífica promedio dentro del espacio ecomorfológico disminuye. Este incremento en el nivel de empaquetamiento conforme aumenta la riqueza coincide con lo encontrado por Fleming (1986), Schum (1984) y Moreno (2000), para los ensambles de murciélagos. Además este patrón concuerda con los modelos nulos generados tanto para aves por Ricklefs y Travis (1980) como para murciélagos Schum (1984).

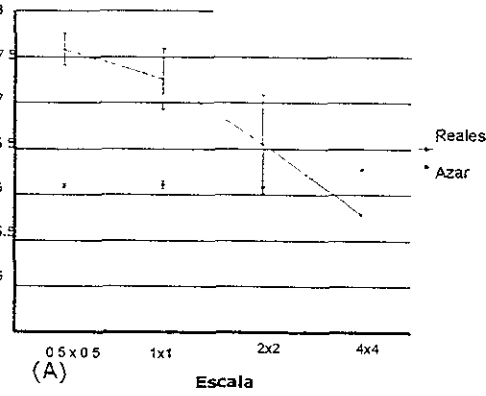
Los resultados encontrados sugieren en general, que la distancia entre las especies disminuye conforme aumenta la riqueza. Es decir, que las especies se integran a los ensambles agrupándose en el espacio definido por las especies residentes, siguiendo un patrón no saturado (Fig 3.B). La tendencia general de las pendientes de los ensambles reales y los generados por el modelo nulo, podrían hacer suponer que no existe diferencia entre los ensambles reales y los generados por el azar. A este respecto el análisis de covarianza mostró que sí existen diferencias significativas entre los ensambles reales y los generados por el modelo nulo, es decir, que existe mayor distancia entre las especies de lo que se esperaría por el azar en los ensambles de cada cuadro de $0.5^{\circ} \times 0.5^{\circ}$ de latitud-longitud tanto en el total de especies de murciélagos, como en los gremios de murciélagos frugívoros, insectívoros aéreos e insectívoros de sustrato, en la Península de Yucatán.

La mayoría de las investigaciones que han utilizado modelos nulos como herramienta para el análisis de la estructura de comunidades de murciélagos, han encontrado que no existen diferencias entre los ensambles reales y los generados al azar (Fleming 1986, Willing y Moulton 1989, Findley 1993 y Arita 1997). Este trabajo respecto a la distancia que existe entre las especies concluye que si existen diferencias significativas entre los ensambles reales y los generados por el modelo nulo. El patrón encontrado sugiere que los ensambles de murciélagos de la Península de Yucatán no siguen un patrón aleatorio, sino que existe cierto grado de organización dentro de los ensambles el cual puede ser provocado por alguna clase de interacción entre las especies tales como la competencia por los sitios de percheo, la dieta, así como por la historia biogeográfica de las especies, sus hábitos y requerimientos ambientales para sobrevivir. Sin embargo la tendencia de disminución de la distancia entre las especies al incrementar la riqueza sugiere a su vez que los ensambles aún no se encuentran saturados por lo que nuevas especies tienen la posibilidad de llegar a colonizar

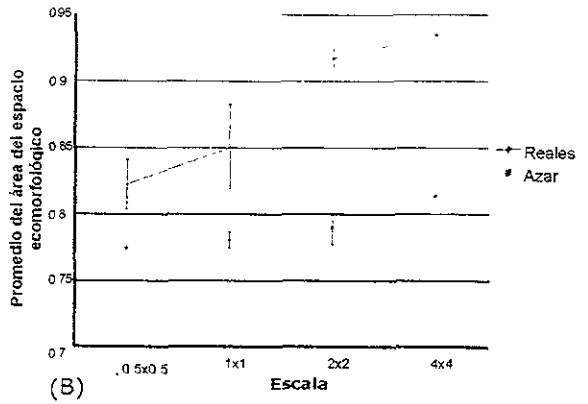
Riqueza de especies y el área del espacio ecomorfológico

Los resultados para el total de especies de murciélagos indican que el incremento de especies en el ensamble provoca una disminución en el área ocupada por las mismas dentro del espacio ecomorfológico. Los ensambles generados al azar, en cambio, presentan justamente el patrón contrario, es decir, existe un aumento en el tamaño del área del espacio ecomorfológico con

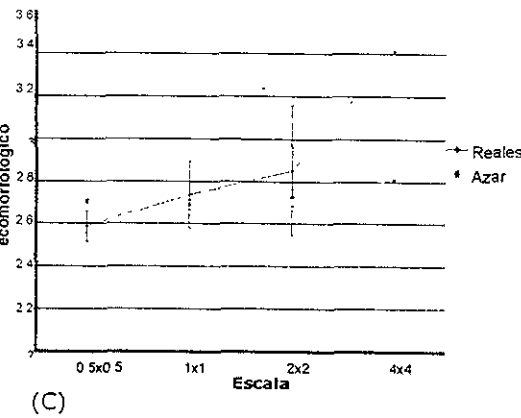
Total de especies



Frugívoros



Insectívoros aéreos



Insectívoros de sustrato

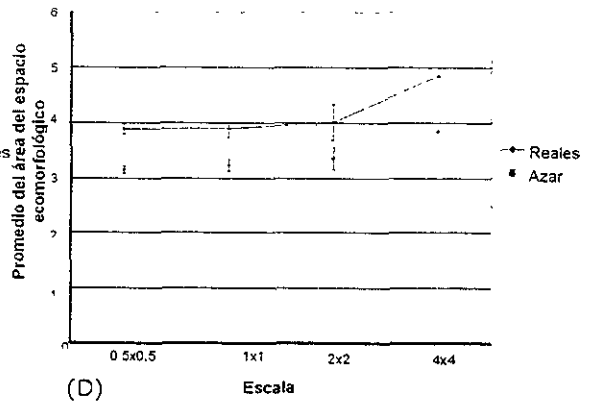


Figura 11. Promedio del área del espacio ecomorfológico por escala para el total de especies (A), frugívoros (B), insectívoros aéreos (C) e insectívoros de sustrato(D), con su respectivo error estándar.

el incremento de especies. Los estudios que relacionan la riqueza y el volumen de nicho ecomorfológico han encontrado que el volumen de la comunidad o se incrementa con la diversidad o no se correlaciona con ella. En el caso de los murciélagos Findley (1973) y Schum (1984) encontraron una relación positiva entre la riqueza y el volumen ecomorfológico de la comunidad. Por su parte Fenton (1973) encontró una relación marginalmente positiva entre la riqueza y el volumen ecomorfológico de la comunidad.

Otros estudios con aves (Bierregaard 1978, Ricklefs y Travis 1980, Travis y Ricklefs 1983, Blondel et al. 1984 y Miles 1985), lagartijas (Schiebe 1987) y peces (Strauss 1987 y Gatz 1979) han encontrado una relación positiva entre el volumen y la diversidad. En estos estudios, el espacio ecomorfológico se incrementa en proporción directa al número de especies. Este patrón general se ha explicado como resultado de la interacción entre las especies en comunidades saturadas, donde el aumento de especies es acompañado por un incremento del volumen del nicho ocupado, mientras la distancia entre las especies se mantiene constante y ha sido generalizado para todos los vertebrados (Ricklefs y Schluter 1993, Ricklefs y Miles 1994). Los resultados muestran un patrón semejante para el total de especies en el modelo nulo. Sin embargo, en el ensamble real surge el efecto contrario, el área ocupada en el espacio morfológico disminuye con el incremento en la riqueza de especies dentro del ensamble. Esta relación contradictoria entre los datos reales y del modelo nulo puede ser explicada como parte de un problema donde, en el análisis a nivel local, como lo equivalen los cuadros de $0.5^\circ \times 0.5^\circ$, se están incluyendo organismos de grupos funcionales muy distintos que

no pueden considerarse competidores potenciales y no están reflejando de manera real lo que ocurre a nivel local. En este caso tal vez, sería más conveniente comparar lo que ocurre entre grupos funcionales similares de aves y murciélagos por ejemplo, donde los papeles dentro de la comunidad son equivalentes, más que comparar gremios tan diversos como nectarívoros y psicóvoros, que seguramente tienen poca interacción en la estructura de la comunidad.

El patrón encontrado no resultaría contradictorio respecto a la distancia entre las especies, si el área ocupada por las mismas, se mantuviera constante dentro del espacio ecomorfológico. Sin embargo, lo encontrado en este estudio, de acuerdo con la hipótesis propuesta, sugiere que al no incrementarse el área del espacio ecomorfológico con el incremento de especies, es probable que nuevas especies pueden llegar al espacio ocupado por las especies residentes, debido a que existe disponibilidad de recursos, es decir, que el ensamble no está saturado.

En el caso de los diferentes gremios analizados el área del espacio ecomorfológico se incrementa conforme aumenta el número de especies dentro del ensamble, lo cual significa que estos gremios presentan un patrón de saturación de especies, es decir, que dentro de los diferentes gremios existe cierta estructura dentro de los grupos funcionales que promueve que las nuevas especies se ubiquen fuera del espacio ocupado por las especies residentes. Este mismo patrón en el área que ocupan las especies de murciélagos fue encontrado por Stevens y Willig (1999) para 15 comunidades de murciélagos en el continente Americano pero analizando la dispersión de los

ensambles mediante árboles de envergadura mínima. Ambos análisis indican que existen patrones no aleatorios consistentes con la teoría de competencia dentro de los ensambles de murciélagos.

El patrón general encontrado para todos los grupos analizados sugiere que existe cierto grado de saturación dentro de los gremios de frugívoros, insectívoros aéreos e insectívoros de sustrato en los ensambles de murciélagos que habitan la Península de Yucatán, mientras que el ensamble total no se encuentra saturado y permite la llegada de nuevas especies dentro del espacio ocupado por las especies residentes.

Los resultados encontrados respecto a la relación entre la riqueza y la distancia entre las especies, así como la relación entre riqueza y área que ocupan en el espacio ecomorfológico son contradictorios. Si la distancia entre las especies disminuye con el incremento de especies esperaríamos que el volumen del espacio ecomorfológico se mantuviese constante y por el contrario se incrementa. Algunas explicaciones probables a este patrón son, que al estar las especies más distantes de lo que se esperaría por azar, esta distancia provoca que se incremente el área del espacio ecomorfológico contrario a la propuesta de Ricklefs y Miles (1994) donde el espacio que ocupan las especies permanecería constante. Otra posible explicación a este patrón es que quizá al aumentar la riqueza, no se añadan especies aisladas, sino pares o grupos de especies morfológicamente similares entre sí, pero diferentes a las especies residentes, de forma que ocuparían espacios fuera del nicho ocupado por las especies residentes pero al estar cercanos entre sí la distancia interespecífica promedio disminuye como se muestra en la Figura 12.

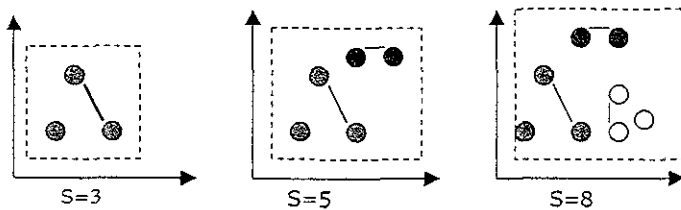


Figura 12. Modelo geométrico potencial, donde el incremento de grupos de especies similares promueve un aumento en el área del espacio ecomorfológico, (recuadros punteados), mientras que disminuye la distancia entre las especies (líneas entre los puntos).

Promedio de la distancia al vecino más cercano y del área del espacio ecomorfológico por escala

El patrón encontrado para la distancia interespecífica entre las especies propone a nivel general que los ensambles de especies de murciélagos presentan cierto grado de estructura en tanto que difieren significativamente de los ensambles generados por el azar en todas las escalas analizadas.

Sin embargo, a partir de los datos de morfología alar no podemos afirmar que el patrón encontrado se deba a un efecto de competencia (McNab 1971, Fleming 1972, Bonaccorso 1979, Humphrey 1975) o simplemente que los factores regionales y biogeográficos determinan esta estructura explicando así la tendencia general de que nuevas especies lleguen a ocupar el espacio determinado por las especies residentes pero que la distancia entre ellas sea mayor que las encontradas por el azar, lo que a su vez explica que existe disponibilidad de recursos dentro del ensamble, es decir, que no está saturado. Por su parte los resultados de la *t* pareada que compara el área del espacio ecomorfológico de los ensambles reales y los generados al azar indican para las categorías alimentarias de frugívoros e insectívoros de sustrato, que

existen diferencias significativas entre los ensamblajes reales y los generados por el modelo nulo. Las diferencias sugieren que el área del espacio ecomorfológico es mayor de lo que se esperaría al azar para todas las escalas analizadas. Este patrón sugiere que en ambos gremios existe cierto grado de competencia entre las especies lo que promueve que nuevas especies que llegan al ensamblaje utilicen los recursos de forma diferente a las especies residentes, por lo que aumenta el área ocupada con el incremento de especies. Por su parte, en la categoría de Insectívoros aéreos para el total de las escalas los ensamblajes reales de especies no difieren significativamente de los generados por el azar en cada una de las escalas analizadas. Esto sugiere que el gremio de insectívoros aéreos de la Península de Yucatán no se encuentra saturado y que las nuevas especies pueden llegar ocupando el espacio morfológico ya existente en el ensamblaje, lo que sugiere que existe suficiente cantidad de recursos disponibles para que lleguen nuevas especies al ensamblaje y que no reflejan un efecto de competencia dentro de este gremio.

En el caso del total de especies se encontró un patrón muy interesante, ya que para los cuadros de $2^\circ \times 2^\circ$ no existe una diferencia significativa entre los ensamblajes reales y los generados al azar. Sin embargo, en los cuadros de $1^\circ \times 1^\circ$ y $0.5^\circ \times 0.5^\circ$ la diferencia entre los ensamblajes reales y los generados por el modelo nulo es significativa. Estos resultados sugieren un patrón donde a pequeñas escalas existe cierto grado de estructura y/o saturación en los ensamblajes de especies; mientras que en grandes áreas o en las escalas más grandes los efectos acumulativos de estos patrones resultan en un patrón aleatorio de especies; como el que encontró Arita (1997) y que sugiere que

son los factores regionales los que tienen mayor peso que los locales en la estructura de los ensamblajes.

Este patrón general encontrado para el área del espacio ecomorfológico del total de especies que habita la Península de Yucatán sugiere que esta región no se encuentra saturada de especies y que nuevas especies pueden llegar a invadir el espacio ocupado por las especies residentes. Sin embargo esta posibilidad está restringida según el gremio al que pertenezcan.

Los resultados del trabajo en general sugieren: (a) que la distancia entre las especies aunque disminuye al incrementar el número de especies, es mayor de lo que se esperaría por el azar tanto para el total de especies como para las categorías alimentarias de frugívoros, insectívoros aéreos e insectívoros de sustrato. Este patrón en la distancia interespecífica sugiere que el ensamblaje de murciélagos de la Península de Yucatán no se encuentra saturado o tiene cierto grado de saturación, que permite que entren nuevas especies aunque la distancia entre ellas será mayor y por lo tanto puede pensarse que existe cierto grado de estructura en el ensamblaje que lo hace diferir del azar. (b) Por su parte el área ocupada por las especies aumenta con el incremento de especies, contrario a lo que podría esperarse con los resultados obtenidos para la distancia, donde podría esperarse que el área se mantuviera constante mientras disminuye la distancia de especies al incrementar la riqueza.

Ambos resultados parecen contradictorios y no es posible medir el grado de dependencia o independencia que tienen los parámetros de distancia entre las especies y el área que ocupan. Las aproximaciones para encontrar una forma de calcular el área del espacio ecomorfológico son complicadas y la

manera de aproximarse hasta ahora ha sido con árboles de envergadura mínima o con las desviaciones estándar de los puntos. Sería importante encontrar una manera de calcular el área de la manera más aproximada posible, así como de asegurar que ambos parámetros sean independientes. Sin embargo, la única explicación probable para este patrón, es que aunque la distancia entre las especies disminuya con el incremento de especies esta distancia al ser mayor a lo esperado, se refleje incrementando el área total del ensamble que no permanece constante y por el contrario aumenta de manera proporcional al incremento en la riqueza de especies, o como se menciona en la Figura 13 que el incremento de grupos de especies similares promueva un incremento en el área ocupada dentro del espacio ecomorfológico, mientras que la distancia entre las especies disminuye. (c) Las comparaciones entre los ensambles reales y los generados por el modelo nulo en las diferentes escalas analizadas sugieren para la distancia entre especies que ésta difiere significativamente de lo que se esperaría al azar tanto para el total de especies como para las diferentes categorías alimentarias; mientras que en el caso del área del espacio ecomorfológico ocupado por los ensambles, las categorías de frugívoros e insectívoros de sustrato difieren de lo que se esperaría al azar coincidiendo con los resultados obtenidos para la distancia entre las especies; sin embargo el gremio de insectívoros aéreos muestra un patrón que no difiere con el que esperaríamos por el azar, y en el caso del total de especies en la escala más grande de dos grados por dos grados, el patrón no difiere significativamente del encontrado por el modelo nulo, siendo que en los

cuadros de un grado por un grado y medio grado por medio grado las diferencias sí son significativas



CONCLUSIONES

1. El incremento en el número de especies promueve una disminución en la distancia interespecífica que existe entre ellas para todos los grupos analizados: total de especies, frugívoros, insectívoros aéreos e insectívoros de sustrato. Sugiriendo que los ensambles no están saturados.
2. El incremento en el número de especies en el caso del total de especies promueve una disminución en el área del espacio ecomorfológico, mientras que promueve un aumento en este parámetro para los diferentes gremios de frugívoros, insectívoros aéreos e insectívoros de sustrato. Sugiriendo que el ensamble total no está saturado y los diferentes gremios presentan cierto grado de saturación.
3. Todos los patrones encontrados al relacionar la riqueza de especies con la distancia entre ellas y el área del espacio ecomorfológico que ocupan en los ensambles reales de los grupos estudiados, difieren significativamente de los patrones generados al azar por el modelo nulo. Esto sugiere de manera general que los ensambles de murciélagos de la Península de Yucatán presentan cierto grado de estructura de especies.
4. La distancia entre las especies de los ensambles de murciélagos de la Península de Yucatán, es diferente a la generada por el modelo nulo en cada una de las escalas analizadas ($2^\circ \times 2^\circ$, $1^\circ \times 1^\circ$ y $0.5^\circ \times$

0.5°) Lo que sugiere que todos grupos analizados presentan cierto grado de estructura, respecto a este parámetro.

5. El área ocupada por los ensambles de murciélagos en las diferentes escalas muestra patrones diferentes en cada uno de los grupos analizados. Lo que sugiere que dependiendo del grupo que se este estudiando, existen patrones dependientes de la escala de análisis, así como diferentes patrones dentro de los gremios donde se presentan diferentes grados de saturación y estructura dentro de los ensambles.

Estos resultados son reflejo de una gran cantidad de factores que están interactuando en los ensambles de especies como lo es la disponibilidad de sitios de percheo, la dieta, la historia biogeográfica de las especies, los microhábitats, etc. Sin embargo, es importante comenzar a buscar respuestas más grandes, patrones que nos den pistas para explicar lo que esta ocurriendo en las comunidades ecológicas.

Es por esta razón que este trabajo contrario a lo encontrado por la generalidad de los estudios de ensambles de murciélagos donde se concluye en general que éstos no se pueden distinguir de las comunidades generadas por eventos estocásticos (Fleming 1986, Willig y Moulton 1989, Findley 1993 y Arita 1997) encuentra que para el caso de la distancia interespecífica los ensambles son diferentes a los generados por azar. Mientras que en el caso de el área que ocupan los ensambles se distinguen distintos patrones en las categorías alimentarias así como patrones a nivel de escala en el total de especies.



LITERATURA CITADA

- Aguilera, H.N. 1958. Suelos. En E. Beltran (eds) Los recursos naturales del sureste y su aprovechamiento pp. 177-212. 2º Tomo Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables A.C. México D.F.
- Aldridge, H. D.J. & I.L. Rautenbach. 1987. Morphology, ecolocation and resource partitioning in insectivorous bats. *Journal of Animal Ecology* 56:763-778.
- Arita, H.T. 1992. Ecology and conservation of cave bat communities in Yucatán, México. Tesis doctoral. University of Florida. Florida. 280p.
- Arita, H.T., 1997, Species composition and morphological structure of the bat fauna of Yucatan, Mexico. *Journal of Animal Ecology* 66:83-97.
- Arita, H.T. & M.B. 1997. Flight and ecolocation in the ecology and evolution of bats. *Trends in Ecology and Evolution* 12:53-58.
- Arita, H.T. & F. Figueroa. 1999. Geographic patterns of body-mass diversity in Mexican mammals. *Oikos* 85:310-319.
- Arroyo-Cabrales. J y T. Alvarez. 1990. *Restos óseos de murciélagos procedentes de las excavaciones en las grutas de Lol- Tún* . serie prehistoria núm 194. Instituto Nacional de Antropología e Historia.
- Baagøe, H. J. 1987. The scandinavian bat fauna : adaptive wing morphology and free flight in the field. En: *Recent advances in the study of bats* pp 57-74. (M.B.Fenton, P. A Racey y J.M V. Rayner eds). Cambridge University Press. Cambridge.
- Begon, M., J.L Harper & C.R, Townsend. 1990. *Ecology. Individuals, populations and communities*. 2 ed. Blackwell Scientific, Cambridge, Mass.
- Bierregaard, R.O 1978. Morphological analyses of community structure in bird of prey. PhD Philadelphia, Pennsylvania, University of Pennsylvania.
- Blondel J., F. Vuilleumier, L.E. Marcus and EcBrowanne. 1984. Is there ecomorphological convergence among mediterranean bird communities of Chile, California and France. *Evol Biol.* 18: 141-213
- Blood, B.R. y D.A. Mc Farlane. 1988. A new method for calculating the wing area of bats. *Mammalia* 52: 601-602.
- Bonaccorso, F. J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bulletin of the Florida State Museum biological sciences* 24:359-408.

- Brown J. H. y B.A. Maurer. 1989. Macroecology : The division of food and space among species on continents. *Science* 243: 1145-1150.
- Brown, J.H. and Nicoletto P.F. 1991. Spatial scaling of species composition: body masses of North American land mammals. *Am Nat.* 138:1478-1512
- Brown J.H. 1995. Macroecology. University of Chicago Press, Chicago.
- Caley, M.J y D.Schluter.1997.The relationship between local and regional diversity. *Ecology.* 78:70-80.
- Cohen, J.E. 1978. *Food Webs and Niche Space*. Princeton University Press, Princeton , N.J.
- Cody, M. L. 1974. *Competition and the structure of bird communities*. Princeton, NJ. Princeton University Press.
- Cody, M.L.1975. Towards a theory of continental species diversities: bird distributions over Mediterranean habitat gradients. In Ecology and Evolution of communities. M.L. Cody y J. M Diamond, Eds. The Belknap Press of Harvard University Press,Cambridge. Pp. 214-257.
- Cody M.L y J. M. Diamond. 1975. Ecology and evolution of communities. The Belnap press of harvard University Press 545 pp.
- Connor,E.F y D.S. Simberloff. 1979 The assembly of species communities: Chance or competition? *Ecology* 60:1132-40.
- Cornell, H.V. y J.H Lawton.1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities; a theoretical perspective. *J. Anim Ecol.* 61: 1-12
- Crome, f.H.J. y G.C. Richards . 1988. Bats and gaps: microchiropteran community structure in a queensland rain forest. *Ecology* 69: 1960-1969.
- Diamond, M.J. & T.J. Case (eds) 1986. *Community Ecology*. Harper and Row, New York
- Drake, J. A. 1990. Communities as assembled structures: do rules govern pattern? *Trends in Ecology and Evolution.* 5:159-164.
- Duch G. J. 1988. *La conformación territorial del estado de Yucatán*. Universidad Autónoma de Chapingo. México.
- Elton, C.S.1927. *The ecology of animals*. Sedegwicz and Jackson. London.

- Fauth, J.E., J. Bernardo., M. Camara., W J. Restarits., J Van Buskirk & S.A. Mc Collum. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *American Naturalist*. 147:282-286
- Fenton M.B. 1972. The structure of aerial feeding bat faunas as indicated by ears and wing elements. *Canadian Journal of Zoology* 50: 287-296.
- Ferrusquía – Villafranca, I. 1993. Geology of Mexico: a synopsis. En: T. P Ramamoorthy, R Bye, A. Lot y J. Fa (eds.) *Biological Diversity of Mexico: origins and distribution*. Pp. 3-108. Oxford University Press. New York.
- Findley J.S. 1973. Phenetic packing as a measure of faunal diversity. *American Naturalist* 107:580-584.
- Findley, J.S. 1976 The structure of bat communities. *American Naturalist*. 110:129-139.
- Findley, J.S. & D.E. Wilson. 1982. Ecological significance of chiropteran morphology. Pp 243-260 En: *Ecology of Bats* (T.H. Kunz, ed). Plenum press. New York. USA.
- Findley, J.S. & H.L. Black. 1983. Morphological and dietary structuring of a Zambian insectivorous bat Community. *Ecology* 64:625-630.
- Findley, S. J. 1993. *Bats, a community perspective*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fleming, T.H., E.T. Hooper y D.E. Wilson. 1972. Three Central American bat communities: structure, reproductive cycle, and movement patterns. *Ecology* 53: 555-569
- Fleming, T. H. 1986. The structure of Neotropical bat communities: a preliminary analysis. *Revista Chilena de Historia Natural* 59: 135-150
- Flores D. A. 1974. Los suelos de la República Mexicana. En J. L. Lorenzo (Coord). *El escenario geográfico*. Departamento de Prehistoria. Instituto Nacional de Antropología e Historia. Pp 7-108.
- Flores-Villela, O. Y P. Gerez. 1994. *Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso del suelo*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y la Universidad Nacional Autónoma de México. 2da. Ed. Ediciones Técnico Científicas s.A. de C. V México D.F.
- Fox, J.B. & J.H. Brown. 1993. Assembly rules for functional groups in North American desert rodent communities. *Oikos*. 67: 358-370

- García, E. 1988. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köpen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)* Offset Larios, México, D.F.
- Gaston, K.J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* .405:220-227.
- Gause, G.F. 1934. *The struggle for existence*. Baltimore:Williams & Wilkins
- Gatz, A. J., Jr. 1979. Community organization in fishes as indicated by morphological features. *Ecology* 60:711-718.
- Giller, P. 1984. *Community Structure and the Niche*. Chapman and Hall. New York.
- Guerrero, P.G. 1998. Estructura morfológica de la comunidad de murciélagos de Yucatán, México. Tesis de licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. P. 62.
- Heller, K. G y M. Volleth 1995. Community structure and evolution of insectivorous bats in the Paleotropics and Neotropics. *Journal of tropical Ecology*. 11:429-442.
- Hiethaus, E.R., Fleming, T.H. y Opler, P.A. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology*. 56:841-854.
- Humphrey, S.R. 1975. Nursery Roost and community diversity of nearctic bats. *Journal of Mammalogy* 56, 2: 321-346.
- Humphrey, S.R. y F.J. Bonaccorso. 1979. Biology of Bats of the New World Family Phyllostomatidae Part III en: Baker J, J.Knos y D.C. Carter. *Special Publications the Museum Texas Tech University* 16:409-441.
- Humphrey, S.R. , F.J. Bonaccorso y T.L Zinn. 1983. Guild structure of surface-gleaning bats in Panamá. *Ecology*. 64: 284-294.
- Huston, M.A.1999. Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. *Oikos* 86. 393-401
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant Biol*, 22: 415-427.
- Hutchinson, G.E., 1959, Homage to Santa Rosalía, or why are there so many kinds of animals?. *American Naturalist*, 93; 145-159.

- Ibarra, M. G. 1996. *Biogeografía de los árboles nativos de la Península de Yucatán: un enfoque para evaluar su grado de conservación*. Tesis doctoral. Facultad de ciencias Universidad nacional Autónoma de México. México. 189p.
- INEGI. 1993. Anuario estadístico del estado de Yucatán. Instituto nacional de Estadística, Geografía e Informática. México
- Jaksic, F.M, H. W. Greene & J. L. Yañez. 1981. The guild structure of a community of predatory vertebrates in Central Chile. *Oecologia*. 49:21-28
- Kalko .1996. Organisation, diversity, and long term dynamics of a Neotropical bat community. En: Cody M. Smallwood J (eds) *Long term studies in Vertebrate Communities* Academic Press, Los Angeles, pp 503-553.
- Kalko E.K.V. 1997. Diversity in tropical bats. In: *Tropical biodiversity and systematics*. H. Ulrich, Ed. Zoologisches Forschungsinstitut and Museum Alexander Koenig, Bonn. Pp.13-43
- Kalko, E.K.V.1998. Organisation and diversity of tropical bat communities through space and time.*Zoology* 101:281-297.
- Karlson, R.H. y H.V Cornell. 1998. Scale -dependent variation in local vs. Regional effects on coral species richness. *Ecology* 68:259-274
- Krebs, J.C. 1978. *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Second edition, Harper and Row. New York.
- Lack,D. 1944. Ecological aspects of species -formation in passerine birds. *Ibis* 1944:260-286.
- Lawlor, T.E. 1973. Aerodynamic characteristics of some Neotropical bats. *Journal of Mammalogy* 54: 71-78.
- Lawton, J.H. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos*. 84:177-192.
- MacArthur, R.H. 1958. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forest. *Ecology* 39:599-619.
- MacArthur, R. H. 1972. *Geographical ecology; Patterns in the distribution of species*. New York. Harper &Row.
- MacArthur R.H. y R.Levins. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *Am Nat*. 101:377-385.

- May, R.M. 1975. Patterns of species abundance and diversity. In: *Ecology and Evolution of communities* (eds. M. L. Cody & J. M. Diamond), pp. 81-120. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- McNab, B.K. 1971. The structure of tropical bat faunas. *Ecology* 52:352-358.
- McKenzie, N. L. Y J.K. Rolfe .1986. Structure of bat guilds in the Kimberley mangroves, Australia. *Journal of Animal Ecology* 55:410-420
- Moreno O.C. 2000. Diversidad de quirópteros en un paisaje del centro de Veracruz. Tesis doctoral. Insituto de Ecología A.C. 150p.
- Neuweiler, G. 1989. Foraging ecology and audition in echolocating bats. *Trends in Ecology and Evolution*. 6:160-166.
- Norberg, U.M. & J.M.V: Rayner.1987. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia:Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation, *Philosophical Transactions, Royal Society of London Ser. B* 316: 335-427
- Norberg U. M. 1994. Wing design, flight performance, and habitat use in bats. Pp 205-239 in *Ecological morphology, integrative organismal biology* (P.C Wainwright &S.M. Reilly, eds), University of Chicago Press.
- Palmer M.J. & P.S. White. 1994. On the existence of ecological communities. *Journal of Vegetation Science*. 5:279-282
- Pianka ,E.R.1973.The structure of lizard communities. *Annu.Rev. Ecol.Syst.* 4:53-74
- Pielau, E.C. 1984. The interpretation of ecological data. Jonh Wiley & sons Inc. USA, 263pp
- Pimm, S.L. 1991 *The Balance of Nature? Ecological Issues in the Conservation of Species and Communities*. Chicago: University of Chicago Press.
- Ricklefs, R.E. y J.Travis.1980. A morphological approach to the study of avian community organization. *The Auk*. 97:321-338.
- Ricklefs, R.E. 1987.Community diversity: relative role of local and regional processes. *Science*. 235:167-171.
- Ricklefs R.E.& D.B. Miles.1994. Ecological and evolutionary inferences from morphology: In: ecological perspective. Pp13-41 En: *Ecological Morphology Integrative Organismal Biology*. (P.C. Wainwright & S.M.Reilly, eds). University of Chicago Press. Chicago.USA.

- Ricklefs, R.E.&D.Schluter (Eds) 1993. *Species diversity in ecological communities*. University of Chicago Press. Chicago. USA.
- Root,R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs* , 37:317-350
- Roughgarden.J & J. Diamond. 1986. Overview: The role of species interactions in community ecology. Pp. 333-343 . En: *Community Ecology*. (J. Diamond & Case J, T. Eds). Harper and Row. New York. USA.
- Roughgarden, J. 1989. The structure and assembly of communities. Pp 203-206. In: *Perspectives in Ecological Theory* (J. Roughgarden, R.M. May & S.A. Levin eds.) Princeton University Press. Princeton.
- Rzedowski J. 1990. Carta vegetación potencial (IIV 8.2) 1:4,000,000. Atlas Nacional de México. Instituto de Geografía U.N.A.M. México.
- Schluter, D. 1982.Distributions of Galápagos ground finches along an altitudinal gradient: The importance of food supply. *Ecology* 63:1504-17.
- Schluter, D y R. E. Ricklefs. 1993. Species diversity. An introduction to the problem . In: *Species diversity in ecological communities* (eds. R.E Ricklefs y D. Schluter), pp. 1-12. University of chicago Press, Chicago.
- Schoener,T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185:27-39
- Schum, M. 1984. Phenetic structure and species richness in North and Central American bat faunas. *Ecology*. 65:1315-1324.
- Shimwell, D.W. 1971. *Description and classification of vegetation*. Seattle: University of Washington Press.
- Simpson G.G. 1964. Species densities of North American recent mammals *Systematic Zoology* 13: 59-63.
- Smith, L.R. 1980. *Ecology and Field Biology*. Third edition. Harper & Row, Publishers. New York. Pp. 835.
- Srivastava, D.S. 1999. Using local-regional richness plots to test for species saturation pitfalls and potentials. *Journal of Animal Ecology* 68:1-16.
- Stevens R.D. y M.R Willig. 1999. Size assortment in New World Bat Communities. *Journal of Mammalogy* 80(2): 644-658.
- Stong,D.R., L.A.Szyska, y D.S. Simberloff. 1979. Tests of community-wide character displacement against null hypotheses. *Evolution* 33:897-913.

- Strong, D.R., D Simberloff, L. G. Abele, & A.B. Thistle (eds) 1984. *Ecological communities: Conceptual issues and the evidence*. Princeton, N. J. Princeton University Press.
- Tamssit, J.R. 1967. Niche and species diversity in neotropical bats. *Nature*. 213:784-786
- Terborg, J .1971. Distribution on environmental gradients: Theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Perú. *Ecology* 52:23-40
- Van Valen, L. 1965. Morphological variation and width of ecological niche. *The American Naturalist*, 49: 377-390.
- Van Valen, L.1979. The evolution of bats. *Evolutionary theory* 4:103-121
- Wainwright, P.C. y S. M. Reilly (Eds). 1994. *Ecological Morphology: integrative organismal biology*. University of Chicago press. Chicago USA:
- Weins J.A. 1989. *The Ecology of Bird Communities*, Vol.1. Cambridge University Press. Cambridge.
- Willig, M. R. Y M. P. Mouton 1989. The role of stochastic and deterministic processes in structuring neotropical bat communities. *Journal of Mammalogy* 70:323-329.
- Willig, M.R., S.J. Presley, R.D. Owen y C. López-González. Composition and structure of bat assemblages in Paraguay: a subtropical-temperate interface. *Journal of Mammalogy* 81(2):386-401.

Referencias

- Aldridge H. D.J. 1986. Manoeuvrability and ecological segregation in the little brown (*Myotis lucifugus*) and Yuma (*M. yumanesis*) bats (Chiroptera: Vespertilionidae). *Canadian Journal of Zoology* 64:1878-1882.
- Aldridge, H. D.J. & I.L. Rautenbach. 1987. Morphology, ecolocation and resource partitioning in insectivorous bats. *Journal of Animal Ecology* 56:763-778.
- Arita, H.T. 1992. Ecology and conservation of cave bat communities in Yucatan, México. Tesis doctoral. University of Florida. Florida.280p.
- Arita, H.T. & M.B. 1997. Flight and ecolocation in the ecology and evolution of bats. *Trends in Ecology and Evolution* 12:53-58.
- Baagøe, H.J. 1987. The scandinavian bat fauna: adaptative wing morphology and free flight in the field. En *Recent advances in the study of bats* pp57-74 (M.B. Fenton, P.A. Racey y J.M.V. Rayner eds.) Cambridge University Press. Cambridge.
- Birney, E.C., J.B. Bowles, R.M. Timm & S.L. Williams. 1974. Mammalian distributional records in Yucatán and Quintana Roo, with comments on reproduction, structure, and status of peninsular populations. *Occasional papers, Bell Museum of Natural History, University of Minnesota*. 13:1-25.
- Bonaccorso, F. J. 1979. Foraging and reproductive ecology in Panamiam bat community. *Bulletin of the Florida State Museum biological sciences* 24: 359-408.
- Connor, E.H. & D. Simberloff. 1979. The assembly of species communities: chance or competition? *Ecology* 60: 1132-1140.
- Crome, F.H.J. & G.C. Richards. 1988. Bats and gaps: microchiropteran community structure in a Queensland rain forest. *Ecology* 69:1960-1969.
- Elton, C.S. 1927. *The ecology of animals*. Sedegwicz and Jackson. London.
- Farney J. & E.D. Fleharty, 1969. Aspect ratio, wing loading, wing span, and membrane areas of bats. *Journal of Mammalogy* 50:287-296.
- Fenton M.B. 1972. The structure of aerial-feeding bat faunas as indicated by ears and wing elements. *Canadian Journal of Zoology* 50:287-296.
- Fenton M.B., P. Racey & J.M.V. Rayner (Eds). 1987. *Recent advances in the study of bats*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Findley, J.S., E.H. Studier y D. E. Wilson. 1972. Morphologic properties of bat wings. *Journal of Mammalogy* 53:429-444.
- Fleming, T.H., E.T. Hooper & D.E. Wilson. 1972. Three Central American bat communities: structure, reproductive cycle, and movement patterns. *Ecology* 53:555-569.

- Heller, K.G.&M. Volleth. 1995. Community structure and evolution of insectivorous bats in the Paleotropics and the Neotropics. *Journal of Tropical Ecology*. 11:429-442.
- Hill, J.E. &J.D. Smith. 1984. *Bats. A natural story*. University of Texas Pres. Austin USA. Pp.243.
- Humphrey, S.R., F.J. Bonaccorso & T.L Zinn. 1983. Guild structure of surface-gleaning bats in Panama. *Ecology* 64:284-294.
- Hutchinson, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalía, or why are there so many kinds of animals?. *American Naturalist*. 93:145-159.
- Mc. Arthur R.H. & R. Levins .1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist*. 101:377-385.
- Mc.Kenzie, N. L. & J.K Rolfe, 1986. Structure of bat guilds in the Kimberley mangroves, Australia. *Journal of animal Ecology* 55:410-420.
- Norberg, U.M. 1981. Allometry of bat wings and legs and comparison with bird wings. *Philosophical Transactions, Royal Society of London* B292:359-398.
- Pennycuik, 1972. *Animal flight*. The Institute of Biology's . Studies in Biology no. 33 Edward arnold publisher. London.
- Roughgarden.J. 1989. The structure and assembly of communities. Pp.203-206 En: *Perspectives in Ecological Theory* (J. Rougharden, R.M. May & S. A. Levin eds). Princeton University Press. Princeton.
- Simberloff, D.& R. Dayan . 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review of ecology and systematics*. 22:115-143.
- Smith, J. D. &A. Starrett.1979. Morphometric analysis of chiropteran wings. *Special Publications the Museum Texas Tech. University*. 16:229-316.
- Struhsaker, T. 1961. Morphological factors regulating flight in bats. *Journal of Mammalogy*. 42:152-159.
- Tramssit, J. R. 1967. Niche and species diversity in neotropical bats. *Nature* 213:784-786.
- Van Valen, L. 1979. The evolution of bats. *Evolutionay theory* 4:103-121.
- Wainwright, P. C. &S. M. Reilly (Eds). 1994. *Ecological Morphology : integrative organismal biology*. University of Chicago press. Chicago. USA.