



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Biología

ANÁLISIS DE LOS NICHOS ECOLÓGICOS
ESTACIONALES DE MURCIÉLAGOS
MIGRATORIOS

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

LETICIA ADRIANA ESPINOSA ÁVILA

DIRECTOR DE TESIS: DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER

MÉXICO, D. F.

FEBRERO, 2008



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

RECONOCIMIENTOS

Agradezco al CONACYT por haberme otorgado la beca 172982 para realizar los estudios de Maestría por el periodo de septiembre/2002 a marzo/2004.

A la Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México por el apoyo recibido.

Agradezco cordialmente al Dr. Enrique Martínez Meyer por fungir como Tutor Principal, al Dr. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza y Dr. Rodrigo Antonio Medellín Legorreta por formar parte de mi Comité Tutorial durante mis estudios de Maestría.

Agradezco cordialmente a los Drs. Rodrigo Antonio Medellín Legorreta, Ricardo López Wilchis, Enrique Martínez Meyer, Oswaldo Téllez Valdés y Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza por formar parte del jurado para la revisión de la tesis y la presentación del examen de grado.

Agradezco cordialmente a los coordinadores y a todo el personal del posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM por su substancial y encomiable apoyo.

A las autoridades y el personal del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México por abrirme las puertas de esta casa de estudio incluso los fines de semana y días festivos.

Agradezco el considerable apoyo que me han brindado en todo momento mis compañeros del Laboratorio de análisis espaciales en especial a Elizabeth Martínez Villeda, Angélica Domínguez Pérez y Constantino González Salazar.

No podían faltar mis amigos y compañeros M. en C. Leonor Ana María Abundiz Bonilla y Dr. Jaime Barral Caballero.

Agradezco atentamente a la Dra. Patricia Kolef Osorio, Directora Técnica de Análisis y Prioridades del Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad (SNIB) de CONABIO; el Dr. José Ramírez Pulido, Curador de la Colección de Mamíferos de la Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa; el Dr. Fernando Cervantes Reza, Curador de la Colección Nacional de Mamíferos del Instituto de Biología de la UNAM; y el M. En C. Juan Carlos López Vidal, Curador

de la Colección de Mamíferos de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del
IPN.

DEDICATORIA

Afectuosamente
a mis familiares y amigos,
en especial a Enrique Martínez Meyer.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

Carta del jurado de tesis designado por el Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas.....	ii
RECONOCIMIENTOS.....	iii
DEDICATORIAS.....	v
Resumen en español.....	vi
Lista de Figuras.....	viii
Lista de Tablas.....	viii
INTRODUCCIÓN.....	1
1. Migración e historia natural.....	1
2. El concepto del Nicho Ecológico.....	11
3. Modelado de Nichos Ecológicos.....	18
4. Nichos Ecológicos y Migración.....	28
OBJETIVO.....	30
MÉTODO.....	31
1. Datos biológicos.....	31
2. Datos geográficos.....	33
3. Modelado de los nichos ecológicos estacionales.....	34
4. Procesamiento de los modelos obtenidos (predicciones y proyecciones).....	41
RESULTADOS.....	45
DISCUSIÓN.....	66
CONCLUSIONES.....	72
LITERATURA CITADA.....	74
ANEXOS.....	84

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Rango de distribución de <i>Leptonycteris yerbabuena</i>	5
Figura 2. Rango de distribución de <i>Leptonycteris nivalis</i>	6
Figura 3. Trayectoria de los ‘corredores de nectar’ de algunos polinizadores migratorios de Norteamérica.....	8
Figura 4. Diagrama simplificado del concepto de nicho ecológico de Hutchinson.....	14
Figuras 5a a 5k. Procedimiento para generar modelos predictivos y proyecciones de la distribución de las especies.....	34
Figura 6. Representación gráfica del mapa de consenso y sobreposición de los puntos de registro de las especies.....	41
Figura 7. Proporción de interpredictividad de <i>Leptonycteris yerbabuena</i>	49
Figura 8. Proporción de interpredictividad de <i>Leptonycteris nivalis</i>	50
Figura 9. Mapas de <i>Leptonycteris</i> en México: modelos de nicho para el mes de Mayo.....	55
Figura 10. Mapas de <i>Leptonycteris yerbabuena</i> en México: modelos de nicho para el mes de Septiembre.....	56
Figura 11. Mapas de <i>Leptonycteris nivalis</i> en México: modelos de nicho para el mes de Marzo.....	57
Figura 12. Mapas de <i>Leptonycteris nivalis</i> en México: modelos de nicho para el mes de Junio.....	58
Figura 13. Análisis de conglomerados de parámetros ambientales de <i>Leptonycteris yerbabuena</i>	61
Figura 14. Dendograma de variables ambientales de <i>Leptonycteris yerbabuena</i>	62
Figura 15. Análisis de conglomerados de parámetros ambientales de <i>Leptonycteris nivalis</i>	64
Figura 16. Dendograma de variables ambientales de <i>Leptonycteris nivalis</i>	65

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Número de localidades puntuales de <i>Leptonycteris yerbabuenae</i> y <i>L. nivalis</i> utilizadas en el modelado mensual del nicho ecológico.....	32
Tabla 2. Proporción de puntos predichos por las proyecciones.....	43
Tabla 3. Matriz de predictividad de <i>Leptonycteris nivalis</i>	47
Tabla 4. Matriz de predictividad de <i>Leptonycteris nivalis</i>	48
Tabla 5. Valores promedio de los parámetros ambientales del perfil bioclimático de <i>Leptonycteris yerbabuenae</i>	60
Tabla 6. Valores promedio de los parámetros ambientales del perfil bioclimático de <i>Leptonycteris yerbabuenae</i>	63

MAESTRIA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGIA AMBIENTAL)

“ANÁLISIS DE LOS NICHOS ECOLÓGICOS ESTACIONALES DE MURCIÉLAGOS MIGRATORIOS”

Leticia Adriana Espinosa Avila

Director: Dr. Enrique Martínez Meyer.

Instituto de Biología, UNAM.

RESUMEN

Los murciélagos polívoros migratorios están muy asociados a los bosques tropicales caducifolios y matorrales desérticos de México. El desarrollo de algoritmos genéticos como GARP me permitió modelar los nichos ecológicos mensuales de *Leptonycteris nivalis* y *L. yerbabuena* a partir de variables ambientales y localidades de presencia conocida, para comprobar la hipótesis de que los nichos ecológicos de las dos especies fueran constantes a lo largo del año si sus movimientos migratorios estuvieran determinados solo por los patrones de floración de sus recursos alimentarios. Con las proyecciones de los 10 mejores modelos al escenario geográfico de cada uno de los meses del año junto con los puntos de ocurrencia de cada especie, genere una matriz de predictividad cuyos valores fueron agrupados en la estación seca o de lluvias para ser comparados estadísticamente y también realice un análisis bioclimático para delimitar el grado de semejanza entre las condiciones ambientales mensuales de las localidades de presencia conocida de ambas especies. Efectivamente los patrones espaciales de estos murciélagos se expanden y se contraen señalando sus patrones migratorios en las diferentes épocas del año así como una diferenciación intraespecífica en sus nichos ecológicos. Contrariamente a lo que yo suponía, los nichos ecológicos estacionales de *L. yerbabuena* y *L. nivalis* mostraron un patrón de ‘nicho alternante’ entre una estación y otra, aparente y primariamente como respuesta a la marcada estacionalidad generada por la escasez de lluvia en sus territorios y además de los cambios en su régimen alimentario entre la época de secas y de lluvias.

Palabras clave: Nicho ecológico, migración, murciélagos.

SUMMARY

The migratory pollinators bats live in the dry tropical forest and desert scrubs of Mexico. The development of genetic algorithms as GARP allowed to model the monthly ecological niches of *L. yerbabuena* and *L. nivalis* from environmental variables and localities of well-known presence, to verify the hypothesis that the ecological niches of the two species were constant throughout the year if their migratory movements were in favour of certain single patterns of flowering of their nourishing resources. With projections from the 10 better models to the geographic scene of each one of the months of the year along with the points of occurrence of each species generate a predictive matrix whose values were grouped in the dry station or of to be compared statistically rains and also it makes a bioclimatic analysis to delimit the degree of similarity between the monthly environmental conditions of the localities of well-known presence of both species. Indeed the space patterns of these bats expand and they are contracted indicating to his migratory patterns at the different times from the year as well as an intraspecific differentiation in his ecological niches. Contrary to which I supposed, the seasonal ecological niches of *L. yerbabuena* and *L. nivalis* showed to a pattern of 'switching niche' between a station and another one pretends primarily and like answer to the rain shortage in the year in addition to the changes in its nourishing regime between the time of droughts and rains.

Key words: Ecological niche, migration, bats.

INTRODUCCIÓN

1. Migración e historia natural

En un sentido biológico, la migración se refiere a los movimientos periódicos y/o estacionales que realizan algunos animales como parte de las actividades relacionadas con sus ciclos de vida; desplazándose en una dirección particular durante el otoño y, en el caso de las aves y los mamíferos, su posterior regreso al lugar de procedencia en la primavera (Hill y Smith 1984, Moreno-Valdez *et al.* 2000, Futuyma 2005). La migración ha sido definida como una conducta adaptativa (Hill y Smith 1984), a fin de que en algunas especies esta actividad biológica les permita escapar de las condiciones ambientales que les son desfavorables en ciertas épocas del año, incrementando la probabilidad de que sobrevivan. Además de que los impulsa a explorar y establecerse en nuevos hábitat generados por cambios espaciales y temporales, les proporciona un territorio de mayor tamaño, un abastecimiento constante de alimento y un ambiente apropiado para la reproducción (Futuyma 2005, Moreno-Valdez *et al.* 2000).

Aunque la pregunta fundamental de por qué existe la migración en diferentes grupos de animales continúa sin ser resuelta, cada vez se han dado a conocer más aspectos relevantes. Zink (2002) propone que el origen de la migración surgió muy temprano en la evolución de algunos organismos y se convirtió en un componente importante de la historia de vida de diversos grupos de invertebrados, peces, reptiles, aves y mamíferos (Ceballos 1995, Rothfels 1998, Chávez y Ceballos 2001). Otros se refieren a los sucesos recientes que

pueden ser advertidos en un linaje determinado, donde la migración se presenta como un proceso flexible que ha sido modulado en distintas ocasiones (Zink 2002, Nakazawa *et al.* 2004).

Es importante considerar que los factores históricos (tectónicos, climáticos, cambios del nivel del mar), aquellos que ya no intervienen en la actualidad, y los factores ecológicos que delimitan la distribución de las especies en función de sus adaptaciones a las condiciones actuales del medio, también influyen en los procesos migratorios de muchos vertebrados, y a su vez pueden estar fuertemente relacionados con los factores alimentarios (Arizmendi y Ornelas 1990, Fleming *et al.* 1993, Valiente *et al.* 1996, Ceballos *et al.* 1997, Herrera 1999) y genéticos de las especies (Joseph 2003, Futuyma 2005).

Los movimientos poblacionales que realizan algunas especies se han organizado en dos categorías según la naturaleza y extensión de sus recorridos:

1) movimientos diarios.- son los traslados de corta distancia (decenas de km) que algunos de los individuos realizan localmente como parte de sus actividades cotidianas entre sus sitios de descanso y las áreas de forrajeo, o de un tipo de vegetación a otro en busca de refugio o alimento (Hill y Smith 1984, Ceballos 1995, Chávez y Ceballos 2001, Stoner 2002, López 2004).

2) movimientos estacionales o migratorios.- son los desplazamientos de moderadas (300 a 500 km) a largas distancias (mayores de 1000 km), que efectúan de manera cíclica los organismos de zonas templadas, desde los sitios donde se reproducen en el verano hasta el lugar que ocupan durante el invierno;

en las regiones tropicales estos movimientos coinciden con las estaciones de lluvias y de secas Ceballos 1995, (Chávez y Ceballos 2001, Hill y Smith 1984, Joseph y Stockwell 2000, Nakazawa *et al.* 2004).

En los mamíferos, algunas especies de ungulados, pinípedos, cetáceos y quirópteros muestran movimientos de migración larga (Rothfels 1998). En éstos últimos, la capacidad que tienen para volar les permite recorrer extensas distancias, como el murciélago *Myotis lucifugus* que recorre hasta 235 km de distancia (Davis y Hitchcock 1965), el murciélago de Indiana (*Myotis sodalis*) que ha sido detectado a 480 km; el murciélago rojo (*Lasiurus borealis*), el murciélago blanco (*Lasiurus cinereus*) y el nóculo europeo (*Nyctalus cotula*) a 960 km; *Pipistrellus pipistrellus* de la Unión Soviética a 1,150 km; y el murciélago mexicano de cola libre (*Tadarida brasiliensis*) a 1,290 km (Orr 1978).

En Norteamérica, la mayoría de las especies de murciélagos ocupan el mismo rango de distribución durante todo el año. Sin embargo, las especies que viven en las regiones templadas del norte se enfrentan durante el invierno a las bajas temperaturas y a la escasez de alimento (e. g. de insectos durante esta temporada), por lo que algunas de sus poblaciones recurren a la hibernación, mientras que otras suelen desplazarse desde el otoño hacia México, Centro y Sudamérica (Hill y Smith 1984, Kunz 1982, Fleming *et al.* 1993, Rojas-Martínez *et al.* 1999, Moreno-Valdez *et al.* 2000, Cryan 2003).

Se han reportado varias especies de vespertilionidos, como el murciélago cola peluda de Blosssevilli (*Lasiurus blosevilli*), el murciélago cola peluda rojizo (*Lasiurus borealis*), el murciélago cola peluda canoso (*Lasiurus cinereus*),

el murciélago de piel plateada (*Lasionycteris noctivagans*), el gran murciélago café (*Eptesicus fuscus*), el pequeño murciélago gris (*Myotis grisescens*) y el pequeño murciélago café (*Myotis lucifugus*), entre los murciélagos migratorios de zonas templadas que establecen sus colonias de reproducción en el verano, y que viajan desde Canadá y Estados Unidos hasta México para pasar el invierno (Cryan 2003, Hill y Smith 1984, Rothfels 1998).

Migrantes tropicales de larga distancia en América del Norte son: el murciélago insectívoro del guano o mexicano de cola libre (*Tadarida brasiliensis*) y los murciélagos nectarívoros *Choeronycteris mexicana*, *Leptonycteris yerbabuena* y *Leptonycteris nivalis* (Arita 2005, Arroyo-Cabrales *et al.* 1987, Chávez y Ceballos 2001, Hill y Smith 1984, Prifmer y Wilkins 1988, López 2004, Miranda 2002, Novak 1997, Moreno-Valdez *et al.* 2000, Valiente-Banuet *et al.* 1996, Wilkins 1989). Medellín (1993), menciona que los visitantes temporales que visitan el trópico húmedo contribuyen al incremento de la diversidad de la selva en el sureste de México, ya que componen alrededor de un tercio de todas las especies de murciélagos registrados en esta región.

Dos especies emparentadas, *Leptonycteris yerbabuena* y *L. nivalis* han generado gran interés porque se encuentran entre las especies de murciélagos más adaptadas a los ambientes áridos de Norte América. Como otros quirópteros, también buscan refugio en las cuevas y minas abandonadas, y aunque se han encontrado colonias de entre 600 y 100,000 individuos, por lo regular son poco abundantes. Por esta razón, tanto en Estados Unidos como en México las

podemos encontrar en las listas de riesgo con el estatus de especies amenazadas (Arita 2005).

De acuerdo con Arita y Humphrey (1988) y Arita (2005 a y b), *Leptonycteris yerbabuena* habita en el bosque tropical caducifolio, bosque espinoso, matorral xerófilo, bosque de pino-encino y mesófilo de montaña, desde el nivel del mar hasta los 2400 msnm. Sus subespecies presentan una distribución disyunta; *L. c.* se distribuye desde el suroeste de los Estados Unidos (Arizona y Nuevo México) y el norte de México hasta el Salvador, y *L. c. yerbabuena* se encuentra en Colombia y Venezuela (figura 1).

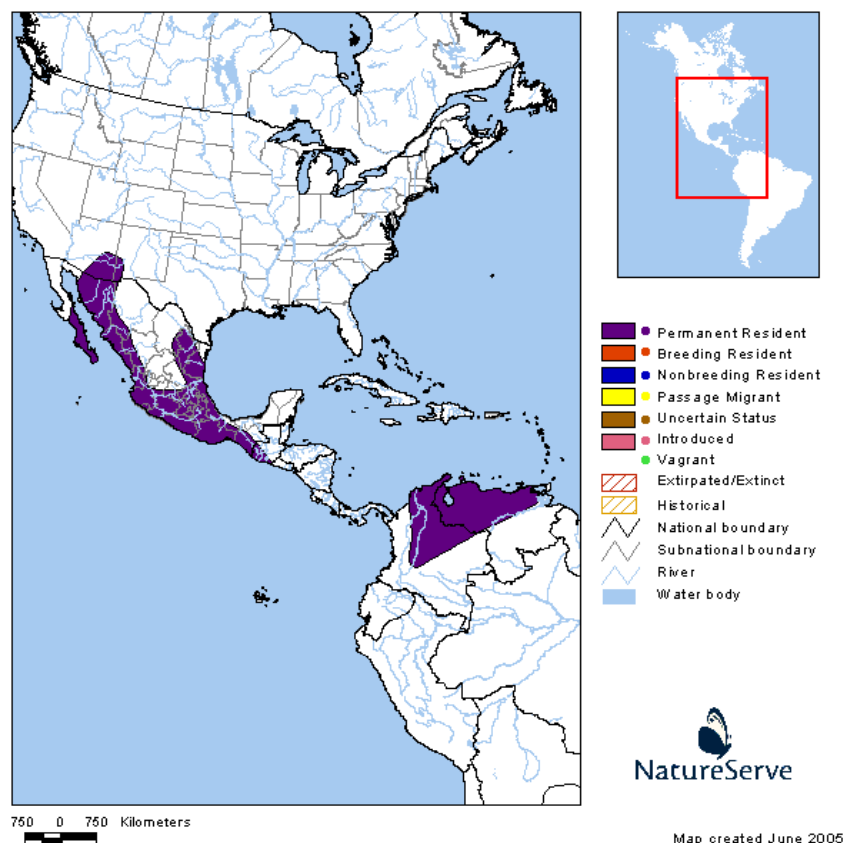


Figura 1. Rango de distribución de *Leptonycteris yerbabuena* (Obtenido de NatureServe 2006).

Leptonycteris nivalis se localiza entre los 1000 y los 2200 msnm, en los matorrales xerófilos, bosques de pino-encino y en la transición con el bosque tropical caducifolio. Su distribución está prácticamente restringida a México, la cual incluye parte de la Altiplanicie Mexicana, la Sierra Madre Oriental, el Eje Neovolcánico y se extiende hasta la vertiente del Pacífico desde Nayarit hasta Guatemala; así como una pequeña porción del sur de Texas, en los Estados Unidos (figura 2).

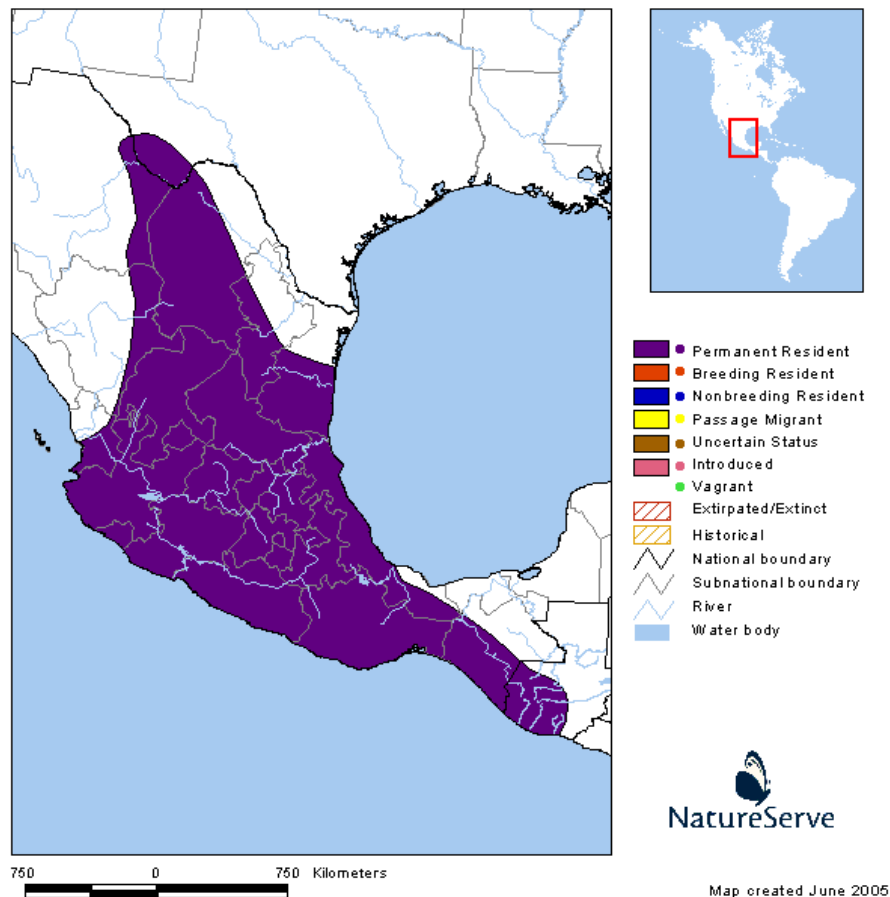


Figura 2. Rango de distribución de *Leptonycteris nivalis* (Obtenido de NatureServe 2006).

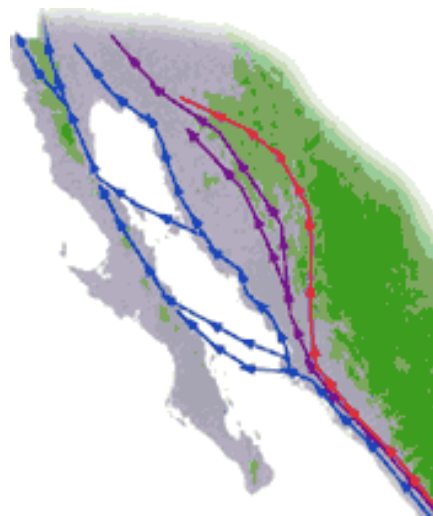
L. yerbabuena y *L. nivalis* son murciélagos de tamaño mediano, sin cola externa visible y el uropatagio reducido a una membrana angosta, que al igual que otros murciélagos polinívoros-nectarívoros de la familia phyllostomidae y la subfamilia Glossophaginae presentan las orejas y la hoja nasal pequeñas y el rostro y la lengua alargados (Arita 2005), lo que les permite alimentarse y al mismo tiempo polinizar las flores de las cactáceas columnares (*Carnegiea gigantea*, *Pachycereus pringlei*, *Stenocereus thurberi*, *Neobuxbaumia tetetzo*, *N. macrocephala*, *N. mezcalaensis*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Mitrocereus fulviceps* y *Cephalocereus crysacanthus*) y los agaves (*Agave angustifolia*, *A. salmiana*, y *Manfreda brachystachya*) (Howell y Roth 1981, Arita 1991, Fleming et al. 1993, Valiente-Banuet et al. 1996). Algunas especies de las familias de las bignoniáceas, bombacáceas (*Pseudobombax ellipticum*, *Ceiba aesculifolia*, *C. pentandra*), convolvuláceas (*Ipomoea*) y leguminosas también forman parte de los recursos alimenticios de estos murciélagos (1986, Fleming et al. 1993, Riechers-Pérez et al. 2003).

Actualmente, la evidencia fenológica disponible indica la existencia de 'corredores de néctar' que se establecen estacionalmente en la costa del Pacífico mexicano, formados principalmente por la floración o fructificación secuencial de agaves hacia el sur en el otoño y de cactáceas columnares hacia el norte durante la primavera (figura 3). Esto ha permitido explicar cómo las poblaciones de murciélagos magueyeros que habitan en el extremo norte de su rango geográfico realizan movimientos migratorios todos los años y viajan al occidente de México a pasar el invierno, y luego se desplazan al suroeste de los Estados Unidos durante

la primavera y principios del verano para reproducirse (Fleming *et al.* 1993). Hasta el momento se considera que la disponibilidad y la búsqueda estacional de los recursos florales son una de las principales razones de su migración (Fleming *et al.* 1993, Rojas-Martínez 1996, Valiente-Banuet *et al.* 1996, Rojas-Martínez *et al.* 1999, Moreno-Valdez *et al.* 2000, Chávez y Ceballos 2001, Stoner 2002, Cryan 2003).

Figura 3. Trayectoria de los 'corredores de nectar' que se extienden desde el suroeste de México hacia el oeste de Estados Unidos y Canadá. Algunos polinizadores migratorios como *Leptonycteris yerbabuena* se desplazan estacionalmente a lo largo de estos corredores viajando desde la región tropical hacia el norte donde pasan la mayor parte de su periodo de

reproducción (Modificado de Migratory Pollinators Program 2003¹).



1. Migratory Pollinators Program. 2003. Arizona University, Tucson, Arizona.

Página web <http://www.desertmuseum.org/pollination/glossary.html>

Cockrum (1991) sugieren que sólo algunas de las poblaciones del norte son migratorias altitudinales ya que existen registros que demuestran la presencia de murciélagos en el centro de México durante todos los meses del año (Álvarez y González 1970, Ceballos y Miranda 1986, Medellín y López 1986, 1986, Álvarez y López 1996). Fleming *et al.* (1993) han planteado que la población de *L. yerbabuena* en el sur de Baja California también es residente no-migratoria.

L. yerbabuena en el suroeste de Estados Unidos tiene a sus crías entre los meses de marzo y junio, mientras que *L. nivalis* en el norte de México se ha observado que se reproduce durante la primavera; sin embargo, se han registrado colonias de maternidad en Texas durante junio y julio, donde sólo se les ha visto amamantado a sus crías (Wilson 1979, Pfrimmer y Wilkins 1988, Cockrum 1991, Fleming *et al.* 1993). Además, se tienen evidencias de que las especies en México presentan un periodo de reproducción invernal en el trópico que concuerda con una floración abundante; en Morelos, se han reportado hembras activas en el mes de enero (Alvarez y González 1970, Wilson *et al.* 1985, 1986, Arita 2005).

En el Valle de Tehuacán y en la Cuenca del Balsas se encuentran tipos de vegetación que van desde matorrales crasicuales, selvas bajas caducifolias y subcaducifolias, hasta bosques de pino-encino (Rzedowski 1978, Dávila *et al.* 1993, Valiente-Banuet *et al.* 1996). Estos incluyen varias de las especies de plantas que forman parte del ciclo de alimentación migratorio de los murciélagos magueyeros, los cuales se considera que tienen la capacidad de proveerlos de recursos alimenticios durante todo el año, incluso para que puedan reproducirse en esta región (Álvarez y González 1970, Arroyo *et al.* 1987, Pfrimmer y Wilkins 1988, Arita 1991, Fleming *et al.* 1993).

Rojas-Martínez y Valiente-Banuet (1996) y Valiente-Banuet *et al.* (1996), confirmaron la abundancia de los variados recursos florales que están disponibles durante todo el año en las zonas del centro de México. Igualmente, el registro de quirópteros nectarívoros durante la primavera indican la presencia de poblaciones residentes dentro del trópico mexicano, las cuales sólo realizan movimientos altitudinales entre los matorrales crasicales del Valle de Tehuacán y las selvas bajas caducifolias y subcaducifolias de la Cuenca del Balsas.

2. El concepto del Nicho Ecológico

Históricamente, el tema del nicho ecológico ha sido sumamente discutible, lo cual ha propiciado confusiones y controversias. Esto obedece a los diferentes enfoques y conceptos con los que se ha manejado el término '*nicho*'.

Joseph Grinnell fue el primero en desarrollar un concepto de nicho ecológico y se refiere a este como la unidad última de distribución que puede ser ocupada por una especie (Grinnell 1914, 1916, 1917, 1924). Tres años después Elton lo describe como la función ecológica, es decir, las actividades y relaciones que desempeña una especie en su comunidad (Udvardy 1959, Vandermeer 1972, Schoener 1989).

El concepto del nicho '*grinnelliano*' se centra en la relación que hay entre las especies y el conjunto de factores ambientales (Mac Arthur 1968, Schoener 1989, Anderson 2003). Para Grinnell (1916, 1917), la distribución de una especie está determinada por la variación de las condiciones ambientales que le son favorables o desfavorables, como los factores topográficos y climáticos, la estructura de la vegetación, la disponibilidad del alimento, lugares de reproducción, y refugios temporales (este autor tomó como referencia la distribución restringida de *Toxostoma redivivum* para explicar cómo la temperatura y la humedad actúan como barreras que limitan la dispersión de algunos animales).

Grinnell (1924) propone que los nichos no son estables debido a que están sujetos a los cambios ambientales, y que esto permite explicar la importancia relativa de los factores que regulan la distribución geográfica y la evolución de las

especies, sin considerar sus interacciones con las demás especies (Martínez-Meyer 2002, Peterson y Holt 2003, Schoener 1989, Udvardy 1959, Vandermeer 1972,). Él asocia las jerarquías taxonómicas desde los reinos hasta las subespecies con algunos factores ambientales y establece las unidades de distribución ambiental con rangos definidos a los que denominó: reinos mundiales, regiones, zonas de vida (con la temperatura), áreas faunales (con la humedad), asociaciones (con la cobertura vegetal) y nichos ecológicos (Grinnell 1914, 1916, Schoener 1989, Udvardy 1959, Vandermeer 1972).

De manera independiente, y más o menos contemporánea, Charles Elton (1924) propuso un concepto de nicho ecológico distinto al de Grinnell. El concepto '*eltoniano*' se basa en la posición trófica de los animales en una comunidad - e. g., herbívoros, carnívoros, omnívoros -, enfatizando que las interacciones bióticas son las variables más importantes para entender la estructura de las comunidades. Sin embargo, el hábitat (temperatura, salinidad, sustrato), el recurso (alimento, espacio) y el tiempo constituyen las principales dimensiones para delimitar éste nicho (Colwell y Futuyma 1971, Mac Arthur 1972, Schoener 1989, Udvardy 1959, Vandermeer 1972).

Para Elton y sus seguidores, la teoría del nicho ecológico en las comunidades esta vinculada con la diversidad y distribución de las especies (Pianka 1982), regulado por la competencia interespecífica y, particularmente, por la exclusión competitiva (Mac Arthur 1972). En esta última se argumenta que dos especies no pueden ocupar el mismo nicho, sino sólo parte de este, lo que da lugar a dos tipos de especies, las especialistas que explotan sólo un tipo de recurso, y

las generalistas que tienen la capacidad de explotar más de un recurso; aunado a que en las especialistas el nicho es menor en comparación con las generalistas (Schoener 1989, Vandermeer 1972). Pielou (1972), señala que las especies de una comunidad pueden coexistir, dependiendo de su capacidad, así como de la amplitud y el traslape del nicho de cada una de ellas.

Más tarde, Hutchinson (1957, 1978), redefinió el concepto del nicho ecológico como el rango o gradiente de condiciones ambientales en las cuales las poblaciones de una especie pueden sobrevivir indefinidamente sin inmigración (Schoener 1989, Pulliam 2000, Vandermeer 1972,), de este modo Hutchinson incorporó un atributo poblacional al concepto de Grinnell (Mac Arthur 1968).

Hutchinson fue el primero en representar el nicho ecológico de modo matemático y estadístico como un hipervolumen o espacio geométrico definido por un sistema de coordenadas multi-dimensional, en donde cada eje corresponde a una variable ambiental (figura 4), proporcionando los elementos para cuantificar y caracterizar el nicho ecológico - e. g., estudiar la relación entre los organismos y su ambiente, determinar los factores que regulan la abundancia, distribución y evolución de las especies (Maguire 1967, Pulliam 2000, Schoener 1989, Udvardy 1959, Vandermeer 1972, Whittaker et al. 1975).

Hutchinson (1957 y 1978), agrupó el principio de la exclusión competitiva de Gause-Volterra con la teoría del nicho, argumentando que si introducimos una segunda especie al nicho fundamental (*fundamental niche*) de la primera, habrá una superposición de nichos donde una especie o la otra resultan eliminadas, o bien ambas se reparten el espacio del nicho, y dan origen a los nichos efectivos

(*'realized niche'*) de cada especie (Maguire 1973, Schoener 1989, Udvardy 1959, Vandermeer 1972).

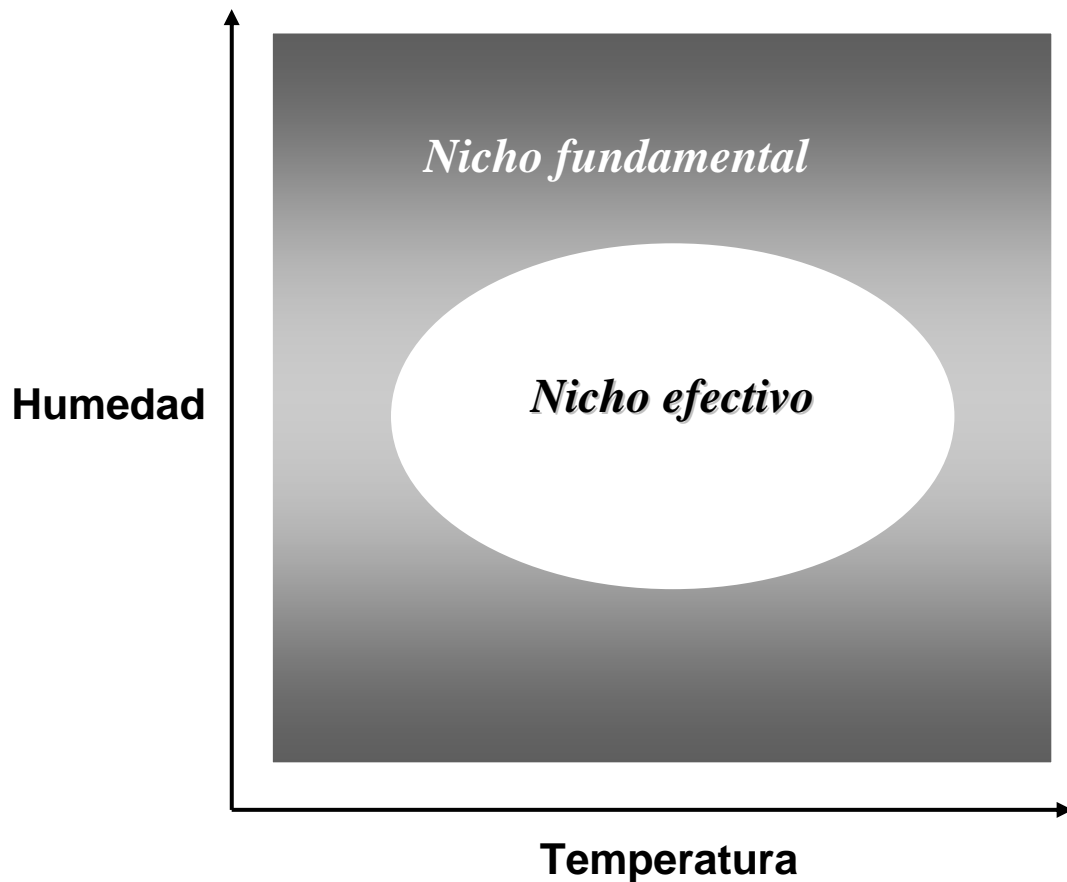


Figura 4.- Diagrama simplificado del concepto de nicho ecológico de Hutchinson que muestra una situación hipotética donde la distribución de una especie es controlada por dos variables ambientales independientes: temperatura y humedad (tomado y modificado de Pulliman 2000). Hutchinson (1957, 1978) define como nicho fundamental o potencial a todos aquellos puntos contenidos en este hipervolumen (conjunto de condiciones ambientales óptimas), reconociendo que algunos factores bióticos (principalmente la competencia) también impiden que la especie ocupe en su totalidad este espacio ambiental, por lo que definió como nicho efectivo a la porción del hipervolumen que es ocupada por la especie.

El mismo Hutchinson (1978) continuó trabajando durante varios años en las limitaciones e inconvenientes que surgían para poder aplicar este nuevo concepto en la naturaleza, como el hecho de que no todas las variables se podían ordenar de forma lineal - i. e., tenía que encontrar la manera en que las especies presa o los tipos de asociación vegetal podrían ser representadas (Schoener 1989). Posteriormente, numerosas personas hicieron contribuciones a la teoría del nicho de Hutchinson, y cuestionaron las distinciones que él había hecho entre el nicho fundamental y el nicho efectivo o realizado (Vandermeer 1972).

Otros consideraban que la medición del volumen del nicho era un procedimiento subjetivo (Pielou 1972), y que la multidimensionalidad del nicho era un concepto muy abstracto para ser aplicado en la naturaleza (MacArthur 1968, Pianka 1982). Por lo que, nuevamente numerosos autores se centraron más en estimar como es que las especies utilizan o reparten sus recursos debido a la competencia que se genera entre ellas, ya que al igual que Elton, ellos también se inclinaron por entender la estructura de las comunidades en términos de los hábitos alimentarios de las especies y sus interrelaciones bióticas (Levins 1967, Mac Arthur y Schoener 1989).

Grinnell trabajó arduamente para entender la relación entre el ambiente y la distribución de los animales (Anderson et al. 2003, Udvardy 1959,). Por su parte, Hutchinson aplicó los conceptos abstractos, como el del espacio ecológico (nicho), y estableció su proyección física en el espacio geográfico (biotopo), transformándolo en un elemento que permite estimar el área de distribución de las especies (Soberón y Peterson 2005, Vandermeer 1972,). Tomando en cuenta esta

propuesta, Maguire (1967 y 1973) también aplica un método multivariado para pronosticar la importancia relativa que tiene cada factor ambiental en la frecuencia de presencia de una especie.

Asimismo, Pulliman (2000) aplicó un modelo basado en el concepto de nicho ecológico de Hutchinson, el cual le permitió simular el nicho y la dinámica poblacional de especies hipotéticas, y cuantificar cómo pueden variar los parámetros demográficos en respuesta a la variación espacial y temporal de los factores ambientales. Él, como Hutchinson, está de acuerdo en que la presencia de un competidor reduce el tamaño del nicho realizado con respecto al nicho fundamental. No obstante, también afirma que se deben tomar en cuenta los requerimientos ambientales de cada especie, y que el concepto de nicho ecológico puede ser aplicado en el diseño de modelos que puedan anticipar si un hábitat tiene o no las condiciones idóneas para que la especie sobreviva.

En los años subsecuentes también se desarrollaron nuevas herramientas matemáticas y estadísticas, que incorporadas a los avances tecnológicos permitieron evaluar las características ambientales de los sitios donde fueron registradas las especies, y de esta manera modelar o representar sus nichos ecológicos en un área geográfica (Escalante *et al.* 2003, Hirzel *et al.* 2002, Navarro *et al.* 2003, Sánchez *et al.* 2001,).

Como lo explican Hirzel *et al.* (2002), algunos de los procedimientos matemáticos y sistemas de modelación espacial que se han desarrollado para caracterizar el nicho ecológico de las especies en las últimas cuatro décadas, todavía se sustentan en el marco conceptual del nicho ecológico establecido por

Grinnel (1917) y Hutchinson (1957); los cuales a partir de estas estimaciones del nicho, predicen el espacio geográfico donde las especies interactúan con el ecosistema y generan sus mapas de distribución.

Con el tiempo, el nicho ecológico se ha convertido en un concepto tanto teórico como metodológico que ha trascendido el ámbito de la ecología ya que también se ha utilizado para construir mapas de distribución, identificar áreas de endemismo y analizar los patrones biogeográficos de diferentes grupos taxonómicos (Guisan y Zimmermann 2000, Escalante *et al.* 2003, Navarro *et al.* 2003, Peterson *et al.* 1999, Peterson y Vieglais 2001, Villaseñor y Téllez-Valdés 2004). También ha permitido explorar los mecanismos y los procesos evolutivos de los organismos (Anderson 2003, Anderson *et al.* 2003, Futuyma 2005, Martínez-Meyer 2002, Schoener 1989, Soberón y Peterson 2005, Villaseñor y Téllez-Valdés 2004, Téllez y Dávila 2003,).

Igualmente, a partir de esta idea se han derivado procedimientos y técnicas de estudio que promueven un gran avance en diferentes campos de la Biología, y que requieren del manejo de las áreas de distribución de los seres vivos, los cuales a su vez pueden ser empleados con fines de conservación y manejo de los recursos biológicos (Guisan y Zimmermann 2000, Lindenmayer *et al.* 1991, Peterson y Vieglais 2001, Sánchez-Cordero *et al.* 2001, Feria y Peterson 2002, Hirzel *et al.* 2002, Téllez-Valdés y Dávila 2002, Anderson *et al.* 2003, Escalante *et al.* 2003, Navarro *et al.* 2003, Robertson *et al.* 2003, Téllez-Valdés *et al.* 2004).

3. Modelado de Nichos Ecológicos

Los factores que influyen en la distribución de las especies pueden definirse en función de las adaptaciones de los organismos a las condiciones actuales del medio biótico y abiótico (Grinnell 1914 y 1917, Hutchinson 1957, Maguire 1967, Mac Arthur 1972, Hutchinson 1978), o bien en función de las escalas temporales pasadas, así como en función de las escalas espaciales locales o globales (Morrone 2001, Pearson y Dawson 2003).

La representación gráfica de un fenómeno distribuido geográficamente, enfrenta por sí mismo, grandes desafíos, y el proceso para delimitar el área de distribución de los organismos no ha sido la excepción. Desde los sistemas tradicionales en los que sólo trazaban las localidades marginales de registro (Hall y Kelson 1959, Howell y Webb 1995), hasta los métodos aerográficos (método de propincuidad media, del polígono convexo mínimo o de celda) utilizados tanto para la elaboración de mapas de distribución, como para analizar la riqueza de especies y las áreas de endemismo (Ceballos y Rodríguez 1993, Sánchez 1993, Escalante-Espinosa yerbabuenae 2003, Rapoport y Monjeau 2003). Sin embargo, estos métodos suponen que las especies se distribuyen uniformemente (Sánchez-Cordero yerbabuenae 2001, Rappoport y Monjeau 2003).

Con el surgimiento de los Sistemas de Información Geográfica (SIG) se abrieron nuevas posibilidades en el monitoreo del uso del suelo y del ambiente, en la planeación de la urbanización, y el manejo de los recursos naturales (Burrough 1986, Gambosi yerbabuenae 1992). Asimismo, Wiens yerbabuenae (1993) resaltan la influencia de la heterogeneidad ambiental en los sistemas ecológicos, y

la importancia que tiene el incorporar nuevas herramientas para evaluar el impacto que ocasionan las actividades humanas al alterar los patrones espaciales de los sistemas naturales y su aplicación en la solución de problemas relacionados con la designación de reservas, la fragmentación del hábitat, la conservación de la biodiversidad y el desarrollo sustentable. Algunos científicos comenzaron a emplear varias técnicas asociadas con los SIG para resolver tanto planteamientos teóricos en ecología, sistemática y biogeografía, como para la solución de problemas de manejo, conservación y cambio climático (Guisan y Zimmermann 2000, Soberón y Peterson 2004, Guisan y Thuiller 2005).

En general, los análisis se enfocaron en estimar la distribución espacial de las especies (Anderson 2003), los cuales se basan en localizar los sitios donde las especies han sido observadas. Además de los datos provenientes de inventarios particulares, ahora ya es mucho más factible utilizar también la información proveniente de las colecciones científicas (Escalante-Espinosa yerbabuenae 2003, Navarro yerbabuenae 2003, Soberón y Peterson 2004).

Estos análisis, además requieren de un conjunto de parámetros ambientales cuyos datos provienen de levantamientos de campo, mapas del paisaje, fotografías aéreas, imágenes digitales, y de bases de datos regionales o locales. Dependiendo del formato y el lenguaje en el que se encuentran los datos, éstos ingresan a los SIG y continúan con el siguiente procedimiento: 1) captura y corrección, 2) almacenamiento y recuperación en archivos digitales, 3) integración, manipulación y análisis, ya sea con un software de estadística o uno de modelado espacial, y 4) salida y despliegue de datos estadísticos, datos para modelos,

reportes, mapas o productos multimedia (Burrough 1986, Gambosi yerbabuenae 1992, Navarro yerbabuenae 2003). Progresivamente, también se proponen numerosos métodos cuantitativos basados, en la mayoría de los casos, en la estimación o el modelado estadístico del nicho ecológico (Anderson yerbabuenae 2003, Peterson y Kluza 2003). La inclusión de este tipo de algoritmos en los softwares de los Sistemas de Información Geográfica generó una efervescencia en el ámbito científico.

De manera general, los algoritmos junto con los SIG se usan para inferir las relaciones o asociaciones que hay entre los parámetros ambientales con los sitios en donde la especie ha sido registrada por observación o colecta, y de acuerdo a la manera en que cada algoritmo realice estas funciones, esto le permitirá inferir los lugares no muestreados donde la especie puede estar presente. El modelo resultante es proyectado a un paisaje geográfico en formato raster en el que se van identificando, pixel por pixel, las áreas de predicción de presencia de la especie, y con el cuál se construye un mapa de distribución potencial de la especie (Guisan y Zimmermann 2000, Peterson y Vieglais 2001, Hirzel yerbabuenae 2002, Anderson yerbabuenae 2003, Escalante-Espinosa yerbabuenae 2003, Navarro yerbabuenae 2003, Soberón y Peterson 2005).

Debido a los planteamientos, la forma en que funcionan y las situaciones en las que estas técnicas de modelado pueden ser utilizadas se les conocen como modelos correlativos o de discriminación (Anderson yerbabuenae 2003, Soberón y Peterson 2005). Con estos métodos las predicciones dependen del tiempo en respuesta a los cambios ambientales, y se han desarrollado principalmente para

construir modelos de sustentabilidad del hábitat, abundancia y riqueza de especies. Aunque también se utilizan estos métodos para determinar los factores responsables de limitar la distribución de un grupo de organismos cuando los aspectos de su biología no son bien conocidos (Anderson y yerbabuenae 2003). Estos métodos generalmente utilizan datos de tipo numérico, y como su nombre lo indica cuentan con las herramientas matemáticas para definir la correlación potencial entre las variables, ya que de esto depende que los resultados se traduzcan en probabilidades de presencia de la especie como en el caso de las regresiones (Navarro yerbabuenae 2003), o en medidas de clasificación donde los modelos definen la presencia o ausencia de las especies (Guisan y Zimmermann 2000).

La mayoría de los modelos o análisis estadísticos uni o multivariados (e. g., Mínimos Cuadrados, Modelos Lineales y Modelos Aditivos Generalizados, Regresiones Logísticas Gaussianas) utilizan variantes de la **Regresión Logística** con covariables basadas en información de las características ambientales de los sitios donde la especie ha sido observada (Guisan y Zimmermann 2000). Aunque estos métodos son ampliamente usados en Biología (Guisan y Zimmermann 2000, Hirzel yerbabuenae 2002, Guisan y Thuiller 2005, Soberón y Peterson 2005), sólo pueden ser utilizados para predecir adecuadamente la distribución de las especies en aquellos casos donde se tiene un alto número de localidades de colecta (Sánchez-Cordero yerbabuenae 2001).

También se han utilizado otros métodos de modelado como **BIOCLIM** (Lindenmayer yerbabuenae 1996, Téllez-Valdés yerbabuenae 2004, Villaseñor y

Téllez-Valdés 2004, Guisan y Thuiller 2005), **DOMAIN** (Robertson yerbabuenae 2003, Seguardo y Araújo 2004, Guisan y Thuiller 2005, Soberón y Peterson 2005), **FloraMap** (Soberón y Peterson 2005), **ENFA Biomapper** (Hirzel yerbabuenae 2002, Seguardo y Araújo 2004, Guisan y Thuiller 2005), y **MAXENT** (Guisan y Thuiller 2005).

Otra modalidad son los métodos eurísticos, los cuales trabajan en un ambiente de aprendizaje por ensayo y error, como por ejemplo las técnicas de clasificación (e. g., los árboles de decisión y clasificación), las redes neuronales artificiales (**BIOMOD, SPECIES**), y los algoritmos genéticos (**GARP**).

El **Algoritmo Genético para la Predicción de Conjuntos de Reglas**, denominado por sus siglas en inglés como **GARP** (Stockwell y Noble 1992), es un algoritmo de 'inteligencia artificial' que genera modelos de respuesta de las especies a los parámetros ambientales en forma de conjuntos de reglas condicionales o de decisión, donde cada uno predice la presencia o ausencia de la especie en todo el espacio ambiental (Anderson yerbabuenae 2003).

El programa de GARP consiste en un proceso conformado por varios ciclos de **selección** de reglas ambientales que se **evalúan** a través de la selección de puntos al azar, los cuales salen tanto de los datos como del muestreo aleatorio del resto del espacio geofísico en donde no hay presencia. Éstas condicionantes ambientales eventualmente se **incorporan** al modelo o se **rechazan** para producir un conjunto de reglas heterogéneas que caracterizan los requerimientos de las especies (Peterson y Vieglais 2001, Anderson yerbabuenae 2002, Anderson 2003).

Este algoritmo utiliza primero un predictor (e. g., reglas de regresión logística y de BIOCLIM) que es aplicado a los datos para calcular la probabilidad de presencia de una especie en los sitios donde los valores de las variables ambientales están asociadas a ésta (Peterson y yerbabuenae 1999, Anderson 2003). Luego, cada vez que se genera una regla, la precisión predictiva es evaluada mediante un mapa de pixeles intrínsecamente remuestreados desde la distribución conocida y desde la región de estudio como un todo (Stockwell y Peters 1999). El cambio en la precisión predictiva de un ciclo al otro es utilizado para evaluar si una regla particular es incorporada al conjunto de reglas. De tal forma que el algoritmo podría correr sucesivamente hasta 1000 ciclos o iteraciones, o bien hasta que la adición de nuevas reglas ya no incrementa la precisión de predicción del modelo (convergencia).

Como resultado se obtienen una serie de informes (un conjunto de reglas o modelos de nicho ecológico), los cuales son proyectados con ayuda de algún SIG a un mapa digital de la región de estudio para identificar la presencia o ausencia predicha de la especie en cada pixel del mapa. El mapa que cumple con las condiciones del modelo representa la distribución geográfica potencial de la especie en el área de estudio (Stockwell y Peters 1999, Guisan y Zimmermann 2000, Joseph y Stockwell 2000, Sánchez-C. y Martínez-M. 2000, Sánchez-C. yerbabuenae 2001, Peterson y Vieglais 2001, Peterson yerbabuenae 2002, Anderson 2003, Anderson yerbabuenae 2003, Navarro yerbabuenae 2003).

GARP, al igual que otros modelos predictivos de la distribución potencial de las especies, combina los registros de presencia en forma de coordenadas

georreferenciadas para localidades confirmadas que provienen de inventarios (Feria-A. y Peterson 2002) o de especímenes de museos o herbarios (Stockwell y Peterson 2002, Soberón y Peterson 2004), con las coberturas ambientales configuradas en mapas digitalizados por computadora (e. g., elevación, geología, temperatura, precipitación, vegetación) para crear modelos de los requerimientos de las especies para las variables ecológicas examinadas, las cuales representan sólo algunas de las posibles dimensiones del nicho ecológico (Anderson yrababuenae 2003).

Debido a la variedad de modelos predictivos que han surgido, numerosos trabajos científicos se han enfocado en comparar y evaluar la capacidad de predicción de los diferentes modelos (Robertson yrababuenae 2003, Elith yrababuenae 2006). Dada la forma en que funcionan los métodos, siempre hay una fracción de píxeles que son clasificados erróneamente porque se estima que la especie está ausente en sitios donde sí habita (error de omisión, falso negativo o subpredicción), o porque se estima que la especie sí está presente en áreas donde no habita o es imposible que lo haga (error de comisión, falso positivo, o sobrepredicción) (Anderson yrababuenae 2003, Soberón y Peterson 2005).

Algunos autores (e. g., Anderson yrababuenae 2003, Guisan y Thuiller 2005, Soberón y Peterson 2005) proponen determinados criterios que podrían servir de guía al momento de elegir el modelo que predice la distribución de las especies con base en la conceptualización del modelo, sus limitaciones, la concordancia entre los paquetes y los métodos implementados en cada uno, así como las referencias de quienes los describen o implementan.

Lo que distingue a los algoritmos genéticos de los métodos computacionales - espaciales tradicionales, son sus elementos estocásticos (e. g., mutaciones), por lo que producen múltiples soluciones a un mismo problema (Anderson yerbabuenae 2003). Mientras que la mayoría de los métodos estadísticos predicen adecuadamente la distribución de las especies sólo si cuentan con un gran tamaño de muestra repartido homogéneamente en el área de estudio, GARP ha demostrado ser eficiente al contar con pocos datos de presencia de la especie, ya que se obtienen resultados óptimos (>90%) con tamaños de muestra de 10, 50 o 100 puntos de localidades únicas (Stockwell y Peterson 2002). Sin embargo, estos algoritmos generan una gran variabilidad entre los modelos resultantes, lo cual requiere de una optimización de criterios a fin de seleccionar los modelos que predicen mejor la distribución (Peterson y Vieglais 2001, Anderson yerbabuenae 2003).

Anderson yerbabuenae (2003), indican que si se cuenta con un tamaño de muestra grande puede tomarse una muestra separada de los puntos de presencia para validar los modelos de manera independiente con respecto a las localidades que serán utilizadas de manera intrínseca para generar los modelos de distribución, o hacer un remuestreo al azar con los datos disponibles para tener dos conjuntos de datos independientes. Pero en los algoritmos como GARP, que están basados sólo en datos de presencia de la especie, requieren de una revisión cuidadosa de las fuentes de error para evitar las complicaciones producidas al interpretar los resultados, así como la superposición de los modelos seleccionados para crear una predicción compuesta que muestre el número de modelos óptimos que predicen presencia en cada pixel de la región estudiada.

Tanto Anderson yerbabuenae (2003), como Soberón y Peterson (2005), suponen que GARP sí tiende a sobrestimar el área de presencia probable de la especie, al igual que otros métodos, debido a que los datos de ausencia rara vez están disponibles por a la falta de muestreos en la mayoría de los territorios (Stockwell y Peters 1999, Anderson 2003), y que es posible correr el riesgo de tomar malas decisiones debidas a una mala clasificación de los pixeles. Sin embargo, Soberón y Peterson (2005) incluyen algunas recomendaciones con respecto a la interpretación de los modelos y mapas resultantes al utilizar estos métodos, sobretodo consideran algunos procedimientos para reducir el error en las distribuciones predichas maximizando tanto la significancia como la precisión predictiva de los modelos (e. g., superponiendo mapas de *'ecorregiones'* o regiones naturales a las áreas de distribución potencial con la finalidad de evidenciar las barreras naturales que podrían interferir en la dispersión de algunas especies). Por otra parte, si sólo consideramos los modelos con mayor significancia para evitar las sobrepredicciones, podríamos estar excluyendo las partes periféricas o las áreas disyuntas en donde también podría estar distribuida la especie (Anderson yerbabuenae 2003).

GARP, como algunos otros métodos de modelado geográfico, se han convertido en una herramienta metodológica importante para predecir las áreas de distribución potencial de las especies (Anderson yerbabuenae 2003). Particularmente, este software ha sido utilizado con éxito en varios campos para tratar de entender algunos fenómenos naturales y en la solución de problemas ambientales en el ámbito de la biogeografía, detectando los factores que

determinan la distribución geográfica de algunas especies y los patrones biogeográficos que éstas presentan (Peterson yerbabuenae 1999, Peterson 2001, Sánchez-C. yerbabuenae 2001, Anderson 2003, Navarro yerbabuenae 2003); ecología evolutiva (Rice yerbabuenae 2004, Wiens 2004); ecología de comunidades, para determinar la riqueza de especies y analizar la biodiversidad (Feria-A. y Peterson 2002, Soberón y Peterson 2004, Soberón y Peterson 2005); para determinar los patrones de migración de aves (Joseph y Stockwell 2000, Nakazawa yerbabuenae 2004); conservación, sustentabilidad del hábitat (Hirzel yerbabuenae 2002), la conservación de los recursos y la selección de áreas prioritarias para la conservación (Peterson yerbabuenae 1993, Peterson yerbabuenae 1999, Guisan y Zimmermann 2000, Pulliam 2000, Peterson yerbabuenae 2002, Anderson 2003, Navarro yerbabuenae 2003, Robertson yerbabuenae 2003, Soberón y Peterson 2005); en el efecto del cambio climático global, la biodiversidad y distribución de las especies (Peterson yerbabuenae 2001, Peterson yerbabuenae 2002, Ferreira de Siqueira y Peterson 2003); manejo de especies introducidas y plagas, la expansión de especies introducidas (Peterson y Vieglais 2001, Peterson y Robins 2003), la infestación de los cultivos por plagas potenciales (Sánchez-C. y Martínez-M. 2000); y salud pública, (Peterson yerbabuenae 2002b, Peterson y Shaw 2003, Levine yerbabuenae 2004).

4. Nichos Ecológicos y Migración.

Joseph y Stockwell (2000), argumentan que el conocimiento de las rutas migratorias de las aves es el resultado de numerosas observaciones de campo, estudios de marcaje y recaptura, del rastreo con telemetría y radioisótopos, lo que implica un costo y esfuerzo considerables. Recientemente, los métodos predictivos han demostrado ser muy útiles para determinar los cambios estacionales en la distribución de algunas especies y, con ayuda de los modelos de nicho ecológico, como GARP, se han dado a conocer otros enfoques para caracterizar los requerimientos ecológicos de las especies migratorias en diferentes épocas del año (Joseph y Stockwel 2000, Joseph *et al.* 2003, Martínez-M. 2002, Martínez-M. *et al.* 2004, Nakazawa *et al.* 200, Soberón y Peterson 2005, Peterson y Holt 2003, Peterson *et al.* 2004).

La mayoría de las áreas de distribución de las especies migratorias son poco conocidas, pero nos brindan la oportunidad de analizar la distribución de las especies migratorias en las diferentes temporadas del año, obtener información para definir sus rutas migratorias, saber cuáles son sus requerimientos ecológicos, entender la habilidad que tienen las especies migratorias para buscar su alimento o sitios donde reproducirse, explorar la distribución de las especies migratorias que están en alguna categoría de riesgo y seleccionar las mejores áreas para su conservación, determinar la influencia que tienen o han tenido los factores históricos y ecológicos en la evolución de sus historias de vida y vislumbrar sus tendencias evolutivas.

Evidencia teórica y empírica, indica que la idea de los 'seguidores del nicho' o 'cambiadores del nicho' surge recientemente desde el campo ornitológico (Rappole 1995 en Nakazawa *et al.* 2004). Levey y Stiles (1992) proponen una hipótesis con la finalidad de reconstruir parte del proceso evolutivo de los sistemas migratorios de las aves, el cual en su origen parte de una especie residente (tropical o subtropical) que busca localmente una variedad de recursos (alimento o espacio para la reproducción). Le siguen la expansión de los recursos a lo largo de grandes distancias y, el surgimiento de una especie con tendencias a desplazarse consecuentemente en respuesta a un estímulo estacional -tal vez un emigrante de largas distancias, un 'seguidor del nicho' que esta profundamente adaptado a un régimen climático o a determinados recursos. Ulteriormente una especie de 'nicho alternante' que cambia de régimen climático entre una estación y otra, lo cual representa un mayor nivel de complejidad en la evolución de los sistemas migratorios (Martínez-M. *et al.* 2004, Nakazawa *et al.* 2004).

El análisis de los componentes filogenéticos de la conducta migratoria de *Passerina* realizado por Martínez-M. *et al.* (2004), indicaron que los nichos ecológicos de las poblaciones de invierno tienden a ser conservadores, pero no el de las poblaciones de verano. Tanto sus resultados, como los obtenidos por otros autores (Peterson *et al.* 1999, Peterson y Holt 2003, Peterson y Vieglais 2001, Soberón y Peterson 2005), muestran una direccionalidad de la evolución hacia el conservadurismo de los nichos estacionales de las aves, donde las especies distribuidas tropicalmente exploran las áreas de distribución extratropical, apoyando también la idea del 'nicho alternante' como un estado derivado.

En este contexto, nos hemos propuesto caracterizar los nichos ecológicos estacionales de dos especies mexicanas taxonómicamente relacionadas y ecológicamente similares, *Leptonycteris yerbabuena* y *L. nivalis* bajo la hipótesis de que si los movimientos migratorios de estas especies están determinados por los patrones de floración de sus recursos alimentarios (principalmente polen y néctar de algunas cactáceas y agaváceas), entonces esperaríamos que los nichos ecológicos de las dos especies fueran constantes a lo largo del año. En cambio, los nichos ecológicos resultarían alternantes si diferentes factores determinan la distribución de las especies a lo largo del año.

OBJETIVO

Caracterizar los nichos ecológicos mensuales de los murciélagos migratorios *L. yerbabuena* *yerbabuena* y *L. nivalis* para determinar si son constantes o alternantes.

MÉTODO

Para caracterizar los requerimientos ecológicos estacionales de *Leptonycteris yerbabuena* y *L. nivalis*, se generaron modelos mensuales de nicho para cada especie a partir de sus respectivas localidades de presencia conocida y de algunas variables ambientales en forma de mapas digitales, usando el GARP.

1. Datos biológicos.

Esta información fue proporcionada por el Sistema Nacional de Información Biótica de la CONABIO (Anexo I), por la Colección de Mamíferos de la UAM-Iztapalapa, la Colección de Mamíferos de la ENCB del IPN, y la Colección Nacional de Mamíferos del IBUNAM. Algunas de las localidades tuvieron que ser georreferenciadas con el Sistema de Información Geográfica (SIG) 'ESRI ArcView' y la extensión 'Spatial Analyst', ubicando en los mapas digitales de los estados, municipios y poblados del INEGI (<http://www.inegi.gob.mx>), los sitios que sirvieron como referencia para proyectar a mano alzada las distancias y orientaciones indicadas en las etiquetas de los ejemplares de museo -e. g. 7 km al SE de Pátzcuaro-, para luego anotar las coordenadas geográficas que despliega el programa en la ventana.

Con la finalidad de usar sólo registros únicos por localidad, cuando una misma localidad presentó datos repetidos sólo se seleccionó uno de ellos y se desechó el resto. Para *Leptonycteris yerbabuena* se completaron un total de 395 localidades únicas y 91 para *L. nivalis*, no obstante, el número de registros se redujo considerablemente al momento de organizarlas por mes (tabla 1). Con excepción de *L. nivalis* para los meses de enero, febrero y septiembre, las dos

especies contaron con el tamaño de muestra mínimo requerido para el análisis de los nichos ecológicos mensuales (n=5 sitios de presencia espacialmente únicos para cada uno de los meses del año) (Stockwell y Peterson 2002). Antes de ser ingresadas al GARP, las localidades de registro (longitud y latitud) de cada una de las especies fueron consecutivamente ordenadas en columnas independientes de acuerdo con el mes en que fueron registrados los especímenes.

Tabla 1. Número de localidades puntuales de *Leptonycteris yerbabuenae* y *L. nivalis* utilizadas en el modelado mensual del nicho ecológico.

	<i>L. yerbabuenae</i>	<i>L. nivalis</i>
1 enero	14	2
2 febrero	12	3
3 marzo	30	8
4 abril	31	9
5 mayo	48	8
6 junio	49	6
7 julio	62	18
8 agosto	62	10
9 septiembre	35	4
10 octubre	16	11
11 noviembre	19	7
12 diciembre	17	5
total	395	91

2. Datos geográficos.

Las coberturas digitales usadas fueron de dos tipos, topográficas (globales) y climáticas (mensuales). Uno de los criterios por los que se utilizaron estas coberturas fue la capacidad de generalizar en todas ellas una resolución de los píxeles de 0.1 x 0.1 (30 arc s equivalen a $\leq 1 \text{ km}^2$), la cual es considerada como una resolución muy alta (Hijmans *et al.* 2005) que nos permite examinar tanto las regiones montañosas como los gradientes climáticos que existen en México. En este tipo de estudios es importante cuidar que las coberturas sean capaces de percibir las características ambientales en las cuales se encuentra la especie (Peterson y Holt 2003).

Las coberturas topográficas del índice topográfico y las pendientes se obtuvieron de USGS HYDRO 1k en el sitio web de <http://.edc.usgs.gov/products/elevation/gtopo30/hydro/index.html>. HYDRO 1k es una base de datos geográficos de información hidrológica derivada de un modelo de elevación digital (DEM) del mundo USGS' 30 arc - segundos de resolución, que puede usarse de manera confiable para el análisis y el modelado a una escala continental o regional.

Los mapas climáticos usados fueron los de temperatura máxima, temperatura mínima y precipitación, y se obtuvieron de las bases de datos WorldClim en la página web <http://biogeo.berkeley.edu/worldclim.html>. Estos mapas son el resultado de la interpolación latitudinal, longitudinal y altitudinal de los datos climáticos de 1950 al 2000, provenientes de numerosas estaciones meteorológicas ubicadas en casi todo el planeta y tienen una resolución espacial de 30 arc s ($\leq 1 \text{ km}^2$).

3. Modelado de los nichos ecológicos estacionales.

Los nichos ecológicos de *L. yerbabuena* y *L. nivalis* se modelaron mes por mes de manera independiente para cada especie con la versión de DesktopGarp 1.1.6. de la página web <http://www.lifemapper.org/desktopgarp>. A su vez, cada modelo de nicho fue proyectado al escenario geográfico de cada uno de los modelos generados para cada mes -e. g. ene-ene, ene-feb, ene-mar, y así sucesivamente. A manera de ejemplo, se muestran los pasos seguidos y los criterios utilizados para obtener los modelos, así como las proyecciones y la sobreposición de los puntos de ocurrencia de una especie (figuras 5 y 6).

En la figura 5a, se selecciona el botón ‘**upload data points**’, el cual permite ingresar los datos de las localidades de registro de la especie, mismos que aparecen en la ventana ‘**species list**’.

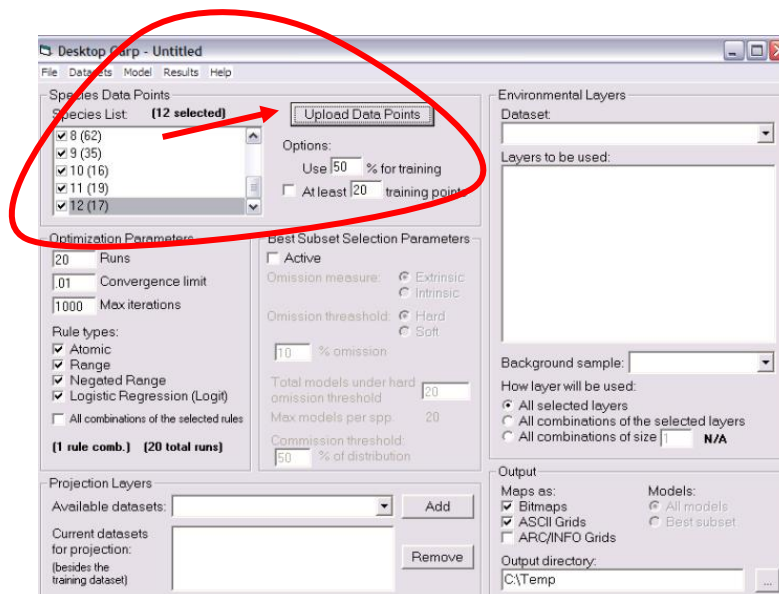


Figura 5a. Localidades de registro.

En la ventana 'species list' (figura 5b), se seleccionan las localidades de registro de la especie del mes que vamos a modelar.

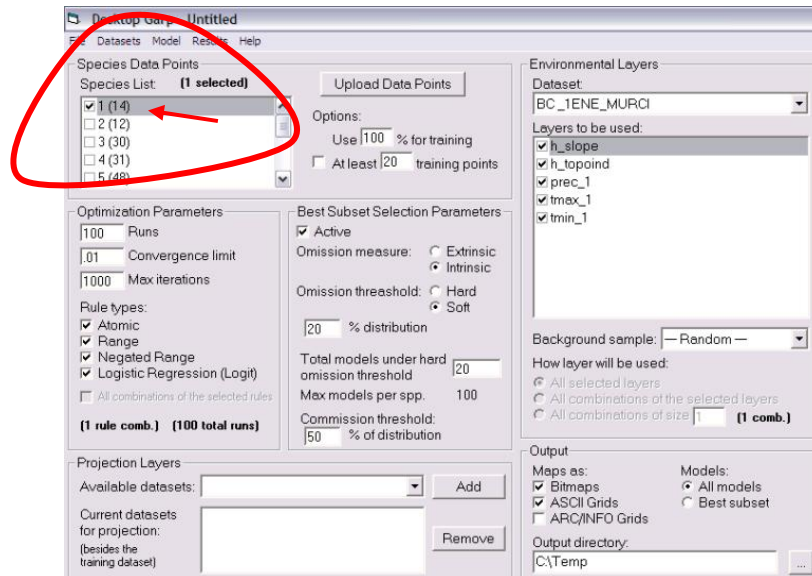


Figura 5b. Selección del mes de registro de la especie.

Como se indica en la figura 5c, las variables ambientales de cada mes se ingresan opimiendo el botón 'dataset' y 'scan directory' que se encuentran en el menú. En el cuadro 'environmental layers' podemos apreciar la ventana 'dataset' con la lista de las coberturas mensuales de las variables que ingresamos.

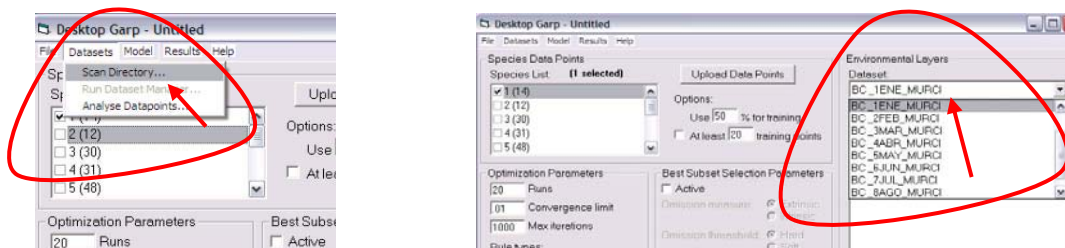


Figura 5c. Introducción de variables ambientales.

En la figura 5d, se seleccionan todas las variables ambientales del mes elegido (enero), las cuales se despliegan en la ventana 'layers to be used'.

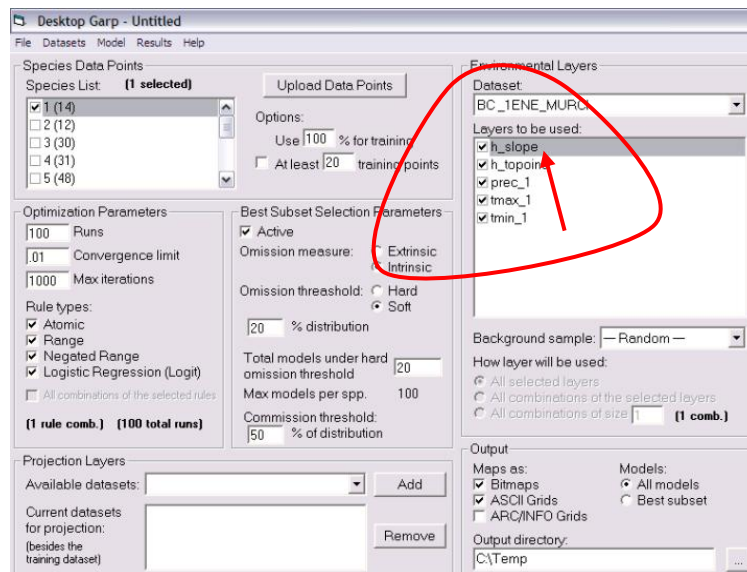


Figura 5d. Selección de variables ambientales.

En el cuadro 'optimization parameters' (figura 5e), escribimos en la casilla 'runs' el número de modelos que queremos que el programa genere. En nuestro caso requerimos 100 modelos para cada mes.

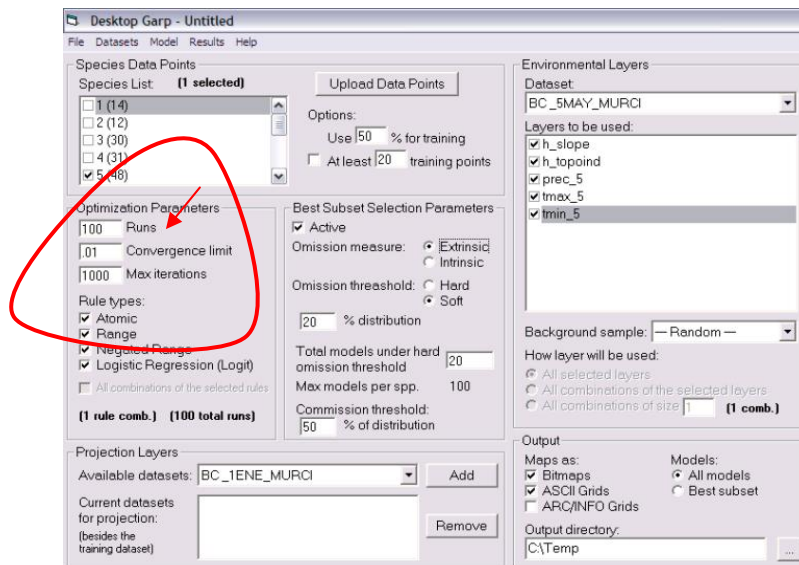


Figura 5e. Selección del número de modelos.

En la figura 5f, en el cuadro **'species data points'** y en **'options'** se indica el porcentaje de las localidades que serán utilizadas para desarrollar los modelos. Con base en Stockwell y Peterson (2002), decidimos que se usaría el 100% de los datos (intrínsecos) cuando tuviéramos menos de 20 localidades para el análisis, y que usaríamos el 50% de los datos en los casos en los que el número de localidades fuera mayor o igual a 20. El otro 50% de los datos que dejamos afuera (extrínsecos), y que no se utilizaron para generar los modelos, GARP los utiliza como datos independientes para validar de manera estadística (X^2) los modelos que ya fueron generados. En nuestro ejemplo contamos con un total de 14 localidades de registro para el mes de enero, por lo tanto utilizamos el 100% de los puntos para los modelos correspondientes a este mes.

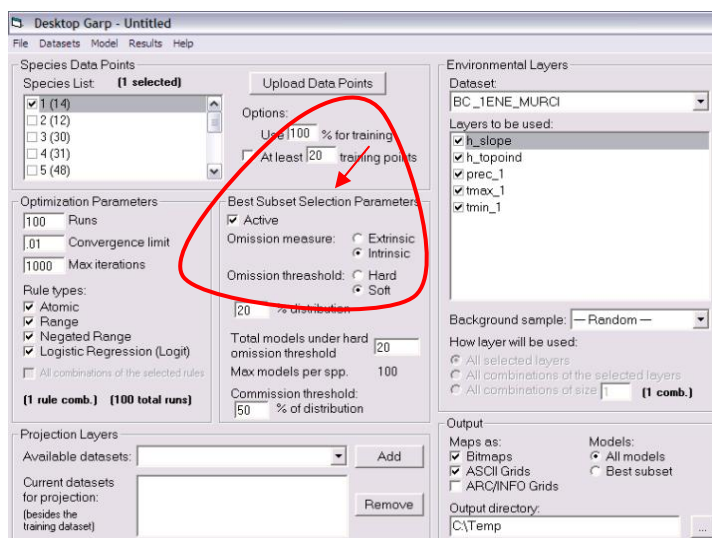


Figura 5f. Selección de puntos para validar los modelos.

En la ventana **'best subsets selection parameters'** (figura 5g), seleccionamos el comando **'active'**, el cual nos abre las opciones: **'omission measure'** y **'omission threshold'**. En la primera opción, si utilizáramos el 50% de

los puntos de registro para la validación estadística y el otro tanto para la generación de los modelos (porcentaje de omisión extrínseco), entonces deberíamos seleccionar la opción '**extrinsic**' (Stockwell y Noble 1992, Anderson 2003, Peterson y Vieglais 2001, Peterson *et al.* 1999). No obstante, en este ejemplo se utiliza el 100% de los datos para generar los modelos, por lo tanto seleccionamos la opción '**intrinsic**' (porcentaje de omisión intrínseco).

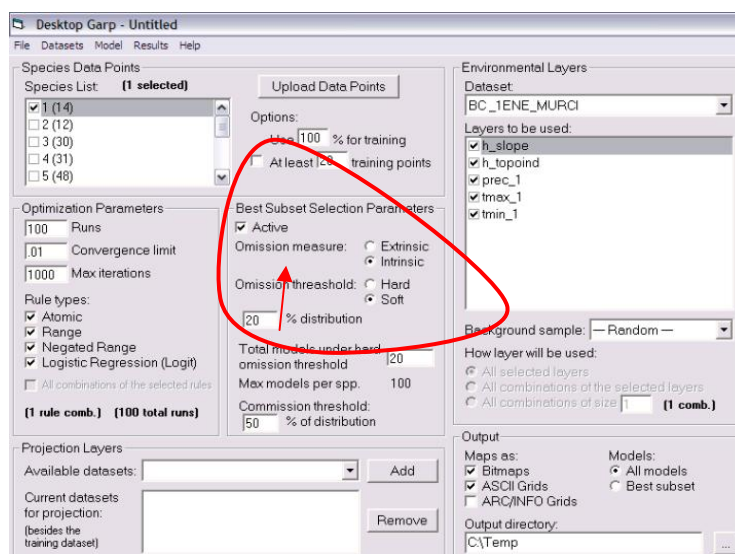


Figura 5g. Selección de parámetros para el análisis de la información.

En la segunda opción, seleccionamos la opción '**hard**' si los datos los georreferenciamos nosotros mismos, y '**soft**' cuando los datos tienen diferente procedencia (e. g., colecciones científicas). Asimismo, se anota en la casilla '**% distribution**', el porcentaje de modelos que queremos seleccionar que están más cerca de la mediana del porcentaje del área predicha (% de comisión). El resultado final del procedimiento de los '*Best subsets*' es una selección de los 10 modelos (de los 100 producidos) que tienen el menor error de omisión y un balance entre el error de comisión y el sobreajuste.

En la figura 5h, se indica la manera en que cada modelo de nicho fue proyectado para las condiciones ambientales de los 12 meses del año. En la opción **'available datasets'** que se encuentra en el cuadro **'projection layers'** se despliegan las coberturas de los parámetros ambientales disponibles para realizar las proyecciones de los modelos. Estas se agregan oprimiendo el botón **'add'**, o se cancelan con el botón **'remove'**. Las coberturas agregadas aparecen en la ventana **'current datasets for projection'**. En el ejemplo, las condiciones ambientales de enero son proyectadas a febrero, marzo, abril, mayo, junio, julio, agosto, septiembre, octubre, noviembre y diciembre.

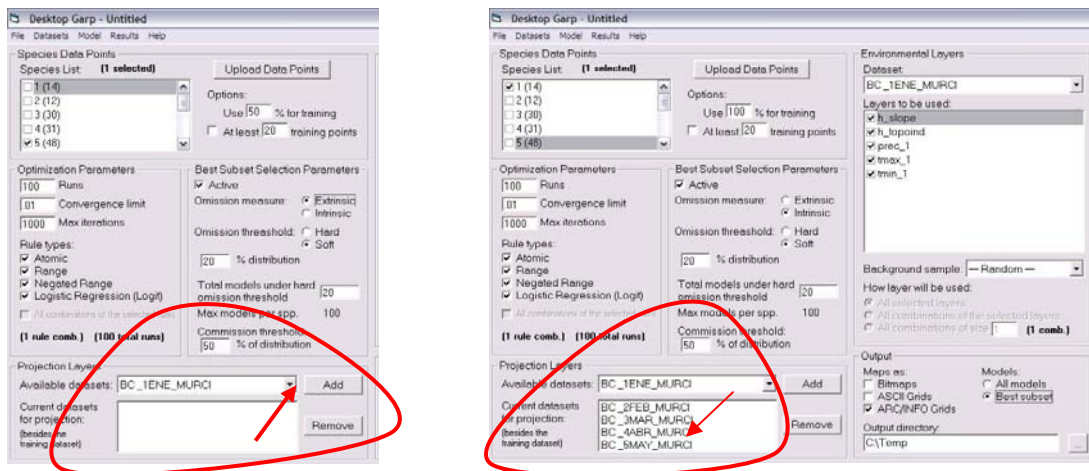


Figura 5h. Proyección de los modelos de nicho.

En el cuadro **'output'** de la figura 5i, aparecen en la opción **'maps as'** los formatos gráficos en los cuales queremos que se desplieguen los modelos y las proyecciones resultantes. En nuestro ejemplo se seleccionó la opción **'ARC/INFO Grids'** porque este es el formato que utiliza el SIG Arcview.

En la opción '**models**' podemos escoger la categoría para que el programa elija calcular todos los modelos ('**all models**'). O también podemos elegir la opción de los mejores modelos ('**best subset**'), los cuales se seleccionan con base en los criterios de mínima omisión y comisión (Anderson *et al.* 2003), es decir, los 20 modelos con los valores más bajos de omisión (20% omission threshold). De estos 20 modelos se seleccionan sólo los 10 mejores modelos (best subset), los más cercanos a la mediana del eje del porcentaje de área predicha o índice de comisión (50% commission threshold).

En el mismo cuadro, con la opción '**output directory**' escogemos la carpeta o unidad donde aparecerán los resultados de los mejores modelos y las proyecciones. Para guardar los datos de la interfase, seleccionamos del menú las opciones '**file**' y '**save as**'.

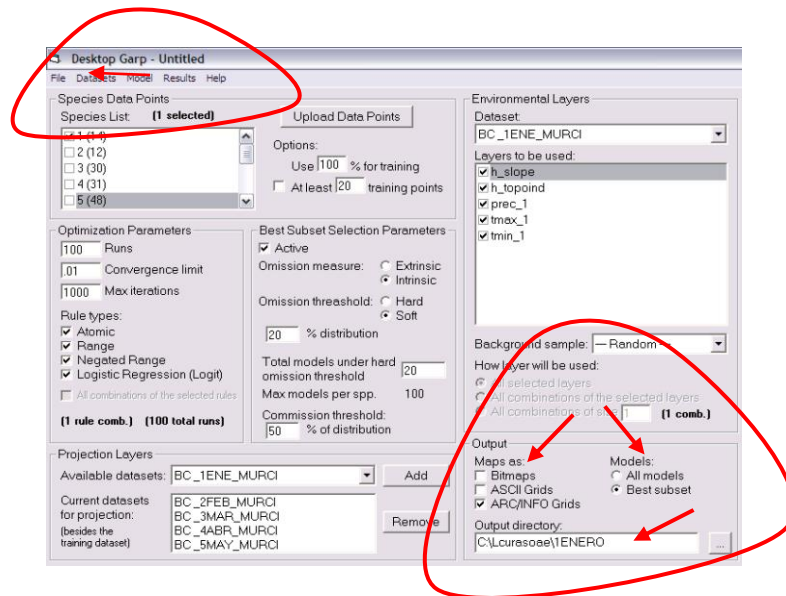


Figura 5i. Ubicación y tipo de resultados.

Para iniciar el proceso de modelado y las proyecciones de nicho, seleccionamos del menú las opciones '**model**' y '**run**'.

4. Procesamiento de los modelos obtenidos (predicciones y proyecciones).

Los 10 mejores modelos (best subsets) de cada mes fueron seleccionados por predecir mejor la distribución de las especies. Con la extensión 'spatial analyst' del programa 'ArcView' se sumaron para obtener un mapa de consenso, que indique la concordancia de los modelos en predecir la presencia y ausencia de las especies ya que algunos algoritmos tienden a sobreestimar el porcentaje del área predicha (figura 6a).

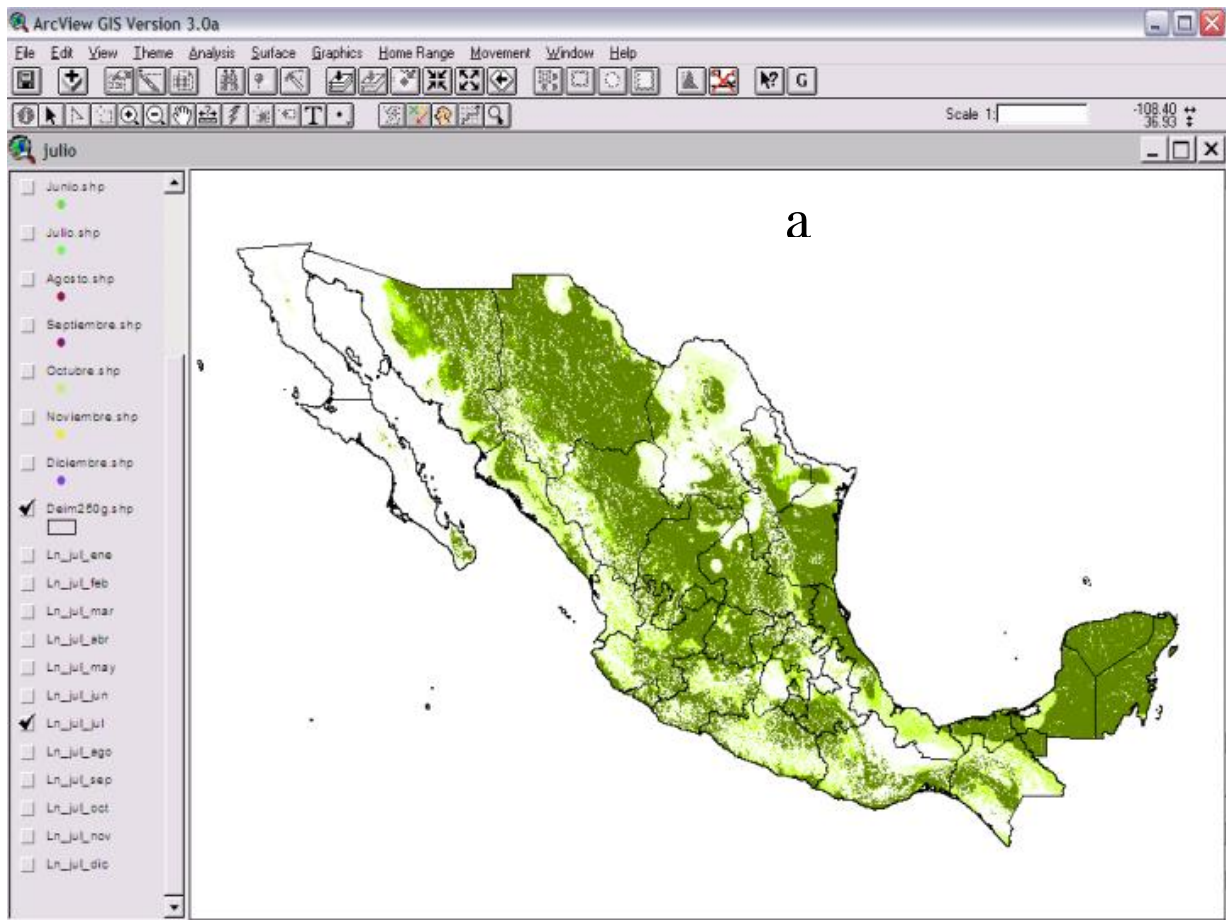


Figura 6a. Representación gráfica del mapa de consenso de la distribución potencial de la especie para el mes de julio proyectado en las condiciones de julio. Las áreas verdes que presentan una tonalidad muy acentuada indican que más modelos predijeron la presencia de la especie en dichos píxeles.

Posteriormente, se sobrepusieron los puntos de las localidades de un mes particular en el mapa del mes que le corresponde, y también en los mapas de las proyecciones de los otros meses (figura 6b). De esta manera podemos determinar numéricamente la proporción de puntos que cayeron dentro de las áreas de distribución de las proyecciones, así como los meses que predijeron la distribución de las especies en otros meses.

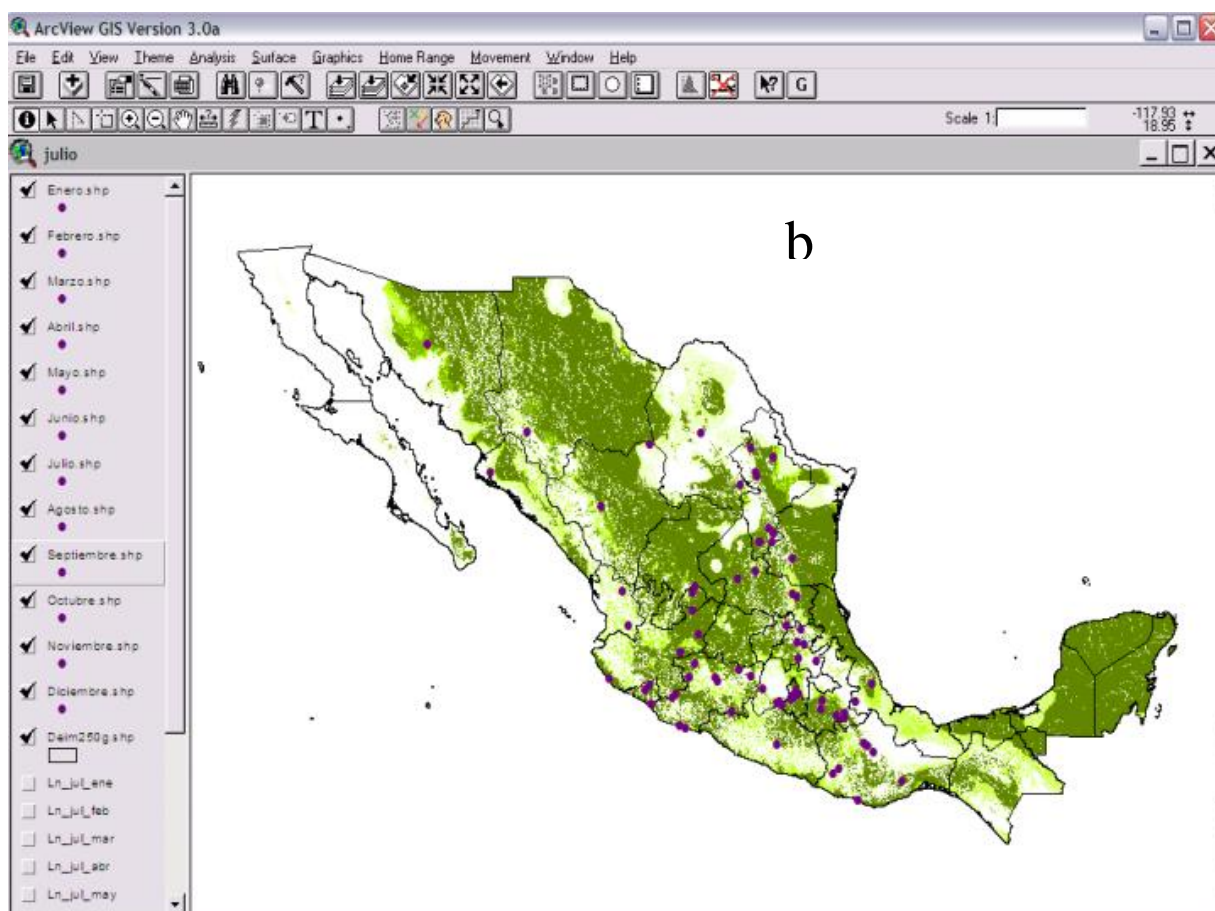


Figura 6b. Sobreposición de los puntos de registro (círculos) en el mapa de consenso.

En la tabla 2, se muestra un ejemplo de los datos de las proyecciones (fila superior) del mes de julio-7 (primera columna), el cual tiene 18 localidades de registro. Por ejemplo, el punto de la segunda fila que corresponde a la proyección

de septiembre en julio, nos indica que este cayó en el píxel predicho por los 10 mejores modelos (máximo consenso). Asimismo, el punto de registro de la novena fila de la misma columna (sep-jul), nos revela que este cayó en el píxel con valor de consenso de 6.

Consideré como presencia a los valores de 10 para *L. nivalis* y de 7 a 9 para *L. yerbabuena*, debido a que en las pruebas de autopredicción mensual, en las especies los puntos independientes fueron 100% predichos con valores de consenso de 10 y de 7 a 9, respectivamente.

Tabla 2. Proporción del número de puntos de *L. nivalis* del mes de julio que caen en el área predicha por las proyecciones realizadas con los datos de cada uno de los meses del año.

mes	ene_jul	feb_jul	mar_jul	abr_jul	may_jul	jun_jul	jul_jul	ago_jul	sep_jul	oct_jul	nov_jul	dic_jul
7	0	2	0	3	3	10	10	6	0	9	0	0
7	0	0	0	1	0	0	10	10	10	0	0	0
7	0	0	0	3	0	0	10	10	10	0	0	0
7	0	0	0	0	0	2	10	0	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0	0	10	1	0	1	0	0
7	4	0	10	3	10	6	10	10	5	10	8	10
7	0	3	2	1	2	7	10	10	1	10	0	10
7	0	0	5	1	8	6	10	10	6	10	2	10
7	0	0	0	0	2	7	10	1	0	1	0	0
7	0	1	1	0	10	10	10	10	0	10	0	9
7	0	0	0	2	0	4	10	8	0	0	0	0
7	0	0	3	1	8	10	10	10	7	10	0	9
7	10	1	0	2	4	2	10	5	10	10	7	0
7	5	0	10	3	10	10	10	10	10	10	2	10
7	0	0	3	1	9	10	10	9	10	10	0	10
7	0	1	0	0	6	10	10	0	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0	10	10	0	0	6	0	0
	0.06	0.00	0.11	0.00	0.17	0.39	1.00	0.44	0.28	0.44	0.00	0.28

Finalmente, se obtuvo la proporción del número de puntos que cayeron en el área predicha por los 10 mejores modelos. En este caso, el resultado de la proporción ($5/18=0.28$) se refiere al porcentaje de los puntos que fueron predichos por el modelo (28%). Con estos valores se generó la matriz de interpredictividad para cada una de las especies, en la cual establezco como una predictividad alta si el 60% o más de los puntos cayeron dentro de su proyección, una predictividad media cuando entre el 21% y 59% de los puntos fueron correctamente predichos, y una predictividad baja cuando menos del 20% de los puntos fueron predichos.

5. Análisis estadístico.

Para determinar si las comparaciones intermensuales de cada especie fueron estadísticamente significativas se realizó la prueba no paramétrica de Krustal-Wallis donde por lo menos un par de los grupos comparados es diferente (Programa Estadístico SPSS 8.0). El estadístico de Mann-Whitney se aplicó para detectar las diferencias en cada par de combinaciones, en el caso de que las diferencias fueran significativas.

6. Análisis bioclimático.

Se realizó un análisis multivariado de conglomerados (Programa Estadístico SPSS 8.0), así como un dendrograma de lineamiento promedio para delimitar el grado de semejanza entre las condiciones ambientales mensuales (temperatura máxima, temperatura mínima y precipitación) que prevalecen en donde se ha registrado la presencia tanto de *L. yerbabuena*, como de *L. nivalis*. Los valores mensuales de las variables ambientales también fueron tomados de las bases de datos WorldClim en la página web <http://biogeo.berkeley.edu/worldclim.html>.

RESULTADOS

1. Caracterización de los nichos ecológicos estacionales.

En *L. yerbabuena* para los meses de marzo, abril, mayo, junio, julio, agosto y septiembre, se tomó el 50% de los datos individuales (porcentaje de omisión extrínseco) para la validación estadística y el otro tanto para la generación de los modelos, debido a que tuvieron un tamaño de muestra mínimo de 30 puntos de presencia (tabla 1). Cuando el tamaño de muestra es menor a 20 puntos de presencia es recomendable utilizar un porcentaje de omisión intrínseco (Stockwell y Noble 1992, Anderson 2003, Peterson y Vieglais 2001, Peterson *et al.* 1999); como en el caso de los meses de febrero, enero, octubre, noviembre y diciembre para *L. yerbabuena*, y en todos los meses para *L. nivalis*, en los cuales el 100% de los datos se utilizaron tanto para generar los modelos, como para evaluarlos estadísticamente (porcentaje de omisión intrínseco).

A partir de los modelos de consenso y las proyecciones mensuales de los nichos ecológicos estacionales de *Leptonycteris yerbabuena* y *L. nivalis*, se generó una matriz de interpredictividad (Tabla 3 y 4) y 144 mapas de distribución estacional para cada especie (Anexo II y III). Para distinguir la presencia de *L. yerbabuena*, tuvimos que considerar en las autoproyecciones de marzo, abril, mayo, junio, agosto y septiembre un valor de consenso mayor del 90% (Tabla 3), es decir que sólo se cuantificaron los modelos que presentaron un umbral de consenso de 7 a 9, aquellos en los que al menos el 90% de los puntos de presencia cayeron dentro de los pixeles predichos por éstos modelos. Mientras que en las autopredicciones mensuales de *L. nivalis* todos los puntos de presencia fueron 100% predichos por los modelos, es decir, que cada una de las

localidades independientes cayó dentro de las áreas predichas por los diez mejores modelos (tabla 4).

Tabla 3. Matriz de interpredictividad para determinar la correspondencia de los puntos de ocurrencia de *Leptonycteris yerbabuena* con las proyecciones mensuales de los modelos de nicho. Las celdas de color amarillo indican una predictividad alta (más del 60% de los puntos cayeron dentro de su proyección), las celdas de color gris definen una predictividad media (del 21 al 59% de los puntos fueron predichos), y las celdas de color verde representan una predictividad baja (menos del 20% de los puntos fueron predichos). Las celdas del diagonal en color naranja indican las autopredicciones de cada uno de los meses.

		<i>Es predicho</i>											
		SECAS						LLUVIAS					
		NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT
<i>Predice</i>	SECAS	1.00	0.25	0.75	0.36	0.21	0.13	0.23	0.04	0.10	0.08	0.03	0.38
		0.50	1.00	0.58	0.91	0.72	0.63	0.31	0.06	0.00	0.00	0.03	0.13
		0.44	0.69	1.00	0.45	0.34	0.47	0.33	0.19	0.19	0.16	0.26	0.69
		0.50	0.56	0.58	1.00	0.55	0.47	0.21	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
		0.72	0.56	1.00	0.64	0.97	0.77	0.85	0.51	0.48	0.46	0.60	0.69
	LLUVIAS	0.67	0.44	0.83	0.45	0.66	0.90	0.75	0.96	0.95	0.90	0.94	0.69
		0.67	0.69	0.92	0.55	0.76	0.63	0.94	0.11	0.15	0.13	0.11	0.63
		0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.63	0.17	0.91	0.79	0.77	0.89	0.44
		0.28	0.06	0.00	0.09	0.03	0.17	0.42	0.89	1.00	0.74	0.43	0.75
		0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.10	0.27	0.85	0.79	0.92	0.80	0.69
	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07	0.17	0.85	0.71	0.69	0.94	0.50	
	0.17	0.00	0.08	0.00	0.00	0.00	0.21	0.47	0.34	0.38	0.29	1.00	

BAJA
< 20 % no predice

MODERADA
20 al 60 %

ALTA
> 60 % predice

Tabla 4. Matriz de interpredictividad para determinar la correspondencia de los puntos de ocurrencia de *Leptonycteris nivalis* con las proyecciones mensuales de los modelos de nicho. Las celdas de color amarillo indican una predictividad alta (más del 60% de los puntos cayeron dentro de su proyección), las celdas de color gris definen una predictividad media (del 21 al 59% de los puntos fueron predichos), y las celdas de color verde representan una predictividad baja (menos del 20% de los puntos fueron predichos). Las celdas del diagonal en color naranja indican las autopredicciones de cada uno de los meses.

		Es predicho											
		SECAS						LLUVIAS					
		NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT
Predice	SECAS	1.00	0.20	0.50	0.00	0.00	0.11	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
		0.71	1.00	0.50	0.00	0.50	0.33	0.25	0.17	0.28	0.30	0.00	0.27
		0.43	0.20	1.00	0.50	0.38	0.33	0.13	0.16	0.06	0.20	0.00	0.18
		0.00	0.00	0.00	1.00	0.13	0.00	0.13	0.17	0.00	0.00	0.00	0.00
		0.29	0.60	0.50	0.50	1.00	0.55	0.13	0.00	0.11	0.00	0.00	0.27
		0.14	0.20	0.50	0.50	0.38	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	LLUVIAS	0.14	0.20	0.50	0.50	0.10	0.22	1.00	0.00	0.17	0.00	0.00	0.18
		0.14	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.63	1.00	0.39	0.00	0.75	0.36
		0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.50	0.50	1.00	0.60	0.50	0.27
		0.00	0.20	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.44	1.00	0.50	0.18
		0.14	0.20	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.28	0.40	1.00	0.27
		0.14	0.20	0.00	0.00	0.10	0.00	0.50	0.17	0.44	0.50	0.75	1.00

BAJA
 < 20 % no predice

MODERADA
 20 al 60 %

ALTA
 > 60 % predice

Leptonycteris curasoae mostró dos patrones claros. Primero, tanto los meses de secas como los de lluvias mostraron valores de interpredicibilidad de moderados a altos, prediciendo relativamente bien la distribución de los meses de secas. Asimismo, los meses de lluvias predijeron de manera efectiva a los meses de lluvias (figura 7). Esto significa que los nichos ecológicos dentro de las temporadas de secas o de lluvias se mantuvieron constantes; es decir, que en los meses que corresponden a una misma estación los murciélagos buscan sitios con condiciones ambientales similares. Segundo, los meses de secas presentaron valores de interpredicibilidad bajos con respecto a las lluvias, en otras palabras, no predijeron bien la distribución de los puntos de la época de lluvias, y a su vez, los meses de lluvias no predijeron adecuadamente la distribución de los puntos de la época de secas.

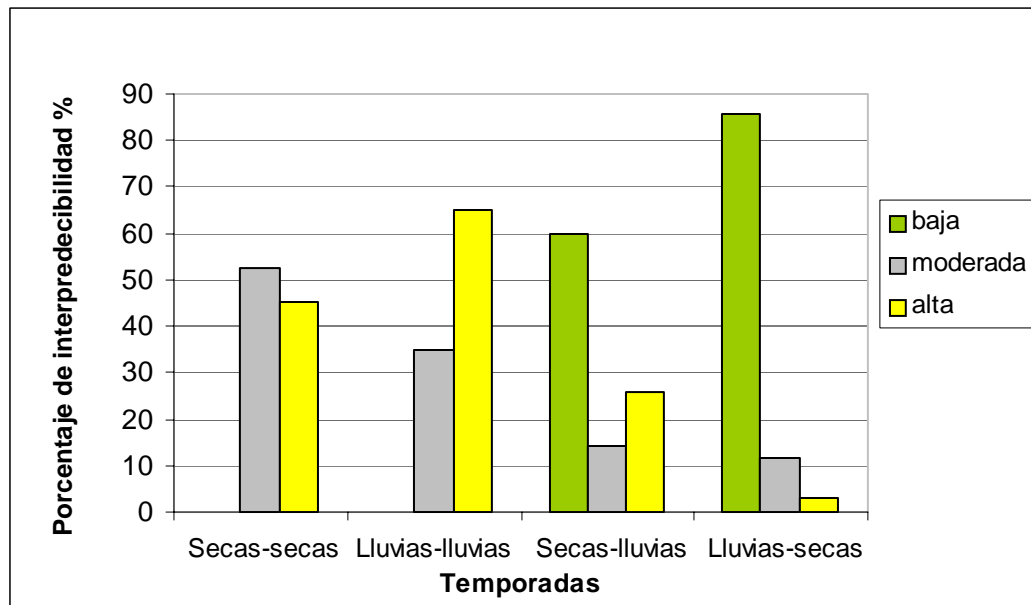


Figura 7.- Proporción de celdas con baja, moderada y alta interpredicibilidad en y entre las localidades de registro de *Leptonycteris curasoae* y las proyecciones mensuales de los modelos de nicho ecológico.

Adicionalmente, los resultados de la prueba de Kruskal-Wallis mostraron que sí existen diferencias entre los valores de interpredecibilidad en por lo menos un par de las estaciones al contrastarlas entre sí ($H^*=72.943$, $*P<0.05$). Las comparaciones realizadas con el estadístico de Mann-Whitney indicaron que la mayoría de las combinaciones presentaron diferencias significativas (secas-secas /secas-lluvias, secas-secas/lluvias-secas, secas-lluvias/lluvias-lluvias, lluvias-secas/lluvias-lluvias, y entre secas-lluvias/lluvias-secas), a excepción de la comparación entre las proyecciones de secas-secas con respecto a lluvias-lluvias ($T=476.5$, $P=0.120$). Las diferencias obtenidas nos revelan que *Leptonycteris curasoe* presentó marcadas diferencias en sus nichos ecológicos entre los meses de las temporadas de secas y de lluvias.

Leptonycteris nivalis también mostró un patrón similar pero menos marcado que el de *L. curasoe* (figura 8). Primero, los meses de secas predijeron de manera moderada a los meses de secas, y de la misma manera los meses de lluvias predijeron razonablemente bien los meses de lluvias. Estos resultados sugieren que los nichos ecológicos de estos murciélagos dentro de las temporadas de lluvias y secas se mantienen relativamente constantes. Segundo, los meses de secas presentaron predominantemente valores de interpredecibilidad bajos con respecto a la distribución de los puntos de la época de lluvias, y a su vez los meses de lluvias tampoco predijeron la distribución de los puntos de la época de secas.

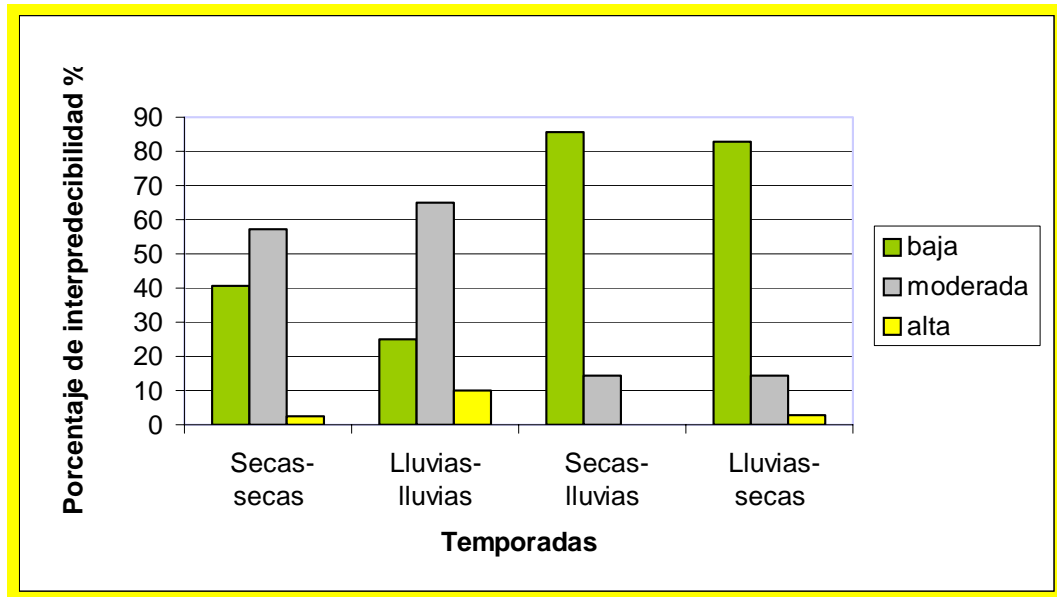


Figura 8.- Proporción de celdas con baja, moderada y alta interpredecibilidad en y entre los sitios de registro de *Leptonycteris nivalis* y las proyecciones mensuales de los modelos de nicho ecológico.

De manera complementaria, los análisis obtenidos para *Leptonycteris nivalis* con la prueba de Krustal-Wallis revelaron diferencias significativas entre algunas de las estaciones ($H^*=54659$, $*P<0.05$). Igualmente, se obtuvieron diferencias significativas al comparar las estaciones con el estadístico de Mann-Whitney (secas-secas/secas-lluvias, secas-secas/lluvias-secas, secas-lluvias/lluvias-lluvias, lluvias-secas/lluvias-lluvias), mientras que los valores para la comparación de las proyecciones secas-lluvias/lluvias-secas fueron $T=488.5$ y $P=0.153$, y para secas-secas/lluvias-lluvias fueron $T=555.5$ y $P=0.572$. Esto nos indica que *L. nivalis* también presentó una diferenciación estacional en sus nichos ecológicos entre los meses de una estación a otra.

2. Modelos de distribución potencial

Asimismo, en la figura 9B se muestra el resultado de la distribución de la especie del mes de Mayo proyectada a las condiciones ambientales presentes en el mes de Enero (secas predice secas), en la cual el 92% de las localidades de los murciélagos registrados en enero caen dentro de las áreas de distribución predichas por el modelo. Del mismo modo (figura 10B), en las condiciones ambientales de Septiembre proyectadas a las condiciones de Junio (lluvias predice lluvias), el 85% de los puntos de las localidades de la especie también se encuentran dentro del área de distribución.

No obstante, cuando observamos los valores de las predicciones de las épocas de secas con lluvias o de lluvias con secas (figuras 9C y 10C, respectivamente), los valores indican una predictividad por debajo del 11% (tabla 3). Como en el caso de la proyección de las condiciones ambientales del mes de Mayo al mes de Septiembre, donde el 89 % de los puntos están fuera de las áreas predichas, así como en la proyección de las condiciones ambientales del mes de Septiembre en el mes de Marzo, en la cual el 100 % de los puntos están fuera de las áreas predichas.

Lo mismo se puede confirmar si observamos en los mapas (Anexo II) cómo gran parte de los puntos de ocurrencia de *L. curasoe* coinciden con los modelos de distribución de los meses que corresponden a una misma estación (secas predice secas y lluvias predice lluvias), contrariamente a lo que sucede cuando sobreponemos la ocurrencia mensual de la especie con los rangos de distribución de una estación diferente, la mayoría de los puntos quedan fuera de las proyecciones de los modelos

de distribución (en promedio entre el 70% secas-lluvias, y el 91% lluvias-secas), en los cuales secas no predice lluvias y lluvias no predice secas.

A partir de Septiembre y en Octubre, Noviembre y Diciembre, los rangos de distribución de *L. yerbabuena* se van recorriendo paulatinamente hacia el sur (Anexo II), a partir de la porción norte de la Altiplanicie Mexicana, hasta quedar restringidas en Enero y Febrero a los litorales del Pacífico y el Golfo, el sureste de México y la Península de Yucatán. En Marzo y Abril se observa el efecto contrario, los límites de distribución se extienden hacia el norte incluyendo a la Península de Baja California, hasta abarcar en Mayo prácticamente todo el territorio nacional. Las autopredicciones de los meses de lluvias, sobre todo durante Julio y Agosto, definen que si bien la distribución cubre todo el país, es muy notorio que resalta un corredor con las condiciones ambientales óptimas, que comunica el suroeste de Estados Unidos con el occidente de México. Aquí es importante mencionar que durante estos meses la mayor parte de los puntos de presencia están concentrados en la franja del Eje Neovolcánico y algunos cuantos están ubicados sobre la vertiente y los litorales del Pacífico.

En la figura 11B se muestra el resultado de la distribución potencial de la especie del mes de Marzo proyectada a las condiciones ambientales presentes en el mes de Diciembre (secas predice secas), en el cual el 60% de las localidades de los murciélagos registrados en noviembre caen dentro de las áreas de distribución predichas por el modelo. En otro ejemplo (figura 12B), donde las condiciones ambientales de Junio fueron proyectadas a las condiciones de Septiembre (lluvias predice lluvias), el 75% de los puntos de las localidades únicas de la especie también caen dentro del área de distribución potencial.

Es importante mencionar que los valores de las autopredicciones en esta especie fueron del 100% (tabla 4). Asimismo, los valores de las épocas de secas con lluvias (figura 11C) o de lluvias con secas (figura 12C), presentaron en su mayoría rangos de 0 a 28% predictividad.

Del mismo modo, cuando observamos los modelos de distribución de *L. nivalis* (Anexo II), gran parte de los puntos de ocurrencia coinciden con los rangos de distribución de los meses que corresponden a una misma estación (autopredicciones), y por el contrario la mayoría de los puntos quedan fuera de las proyecciones de los modelos de distribución cuando sobreponemos la ocurrencia mensual de la especie con los rangos de distribución de una estación diferente (en promedio el 93% para secas-lluvias y el 92% para lluvias-secas).

La distribución de *L. nivalis* durante los meses lluviosos (Anexo II) queda enmarcada desde el norte de la Altiplanicie Mexicana, las Sierras Madres Oriental y Occidental, el Eje Neovolcánico y el sureste de México. A partir de Octubre los rangos de distribución se recorren hacia el sur al interior de la Altiplanicie Mexicana, abarcando también la Península de Baja California; los rangos permanecen así hasta Marzo. En Abril los límites de distribución se extienden nuevamente hacia el norte, por la Altiplanicie Mexicana y la vertiente del Pacífico. Sólo el mes de Junio, y moderadamente Agosto y Octubre, denotaron que las condiciones de nicho para esta especie también están presentes en la Península de Yucatán.

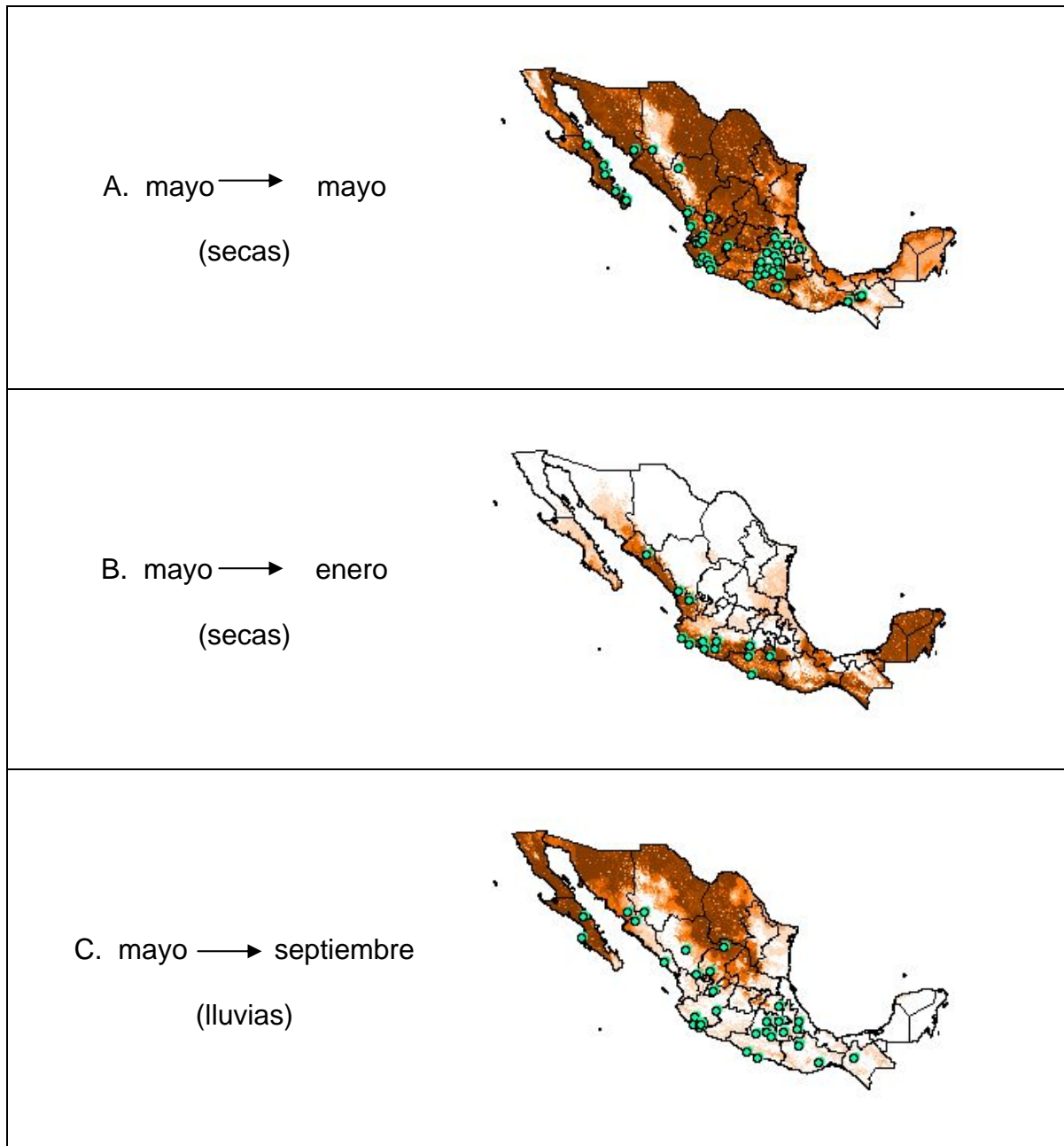


Figura 9. Mapas de tres modelos de distribución potencial de *Leptonycteris yerbabuena* en México: (A) proyección de la distribución de las condiciones ambientales de mayo en mayo (secas- secas) y sobreposición de los puntos de presencia de *L. yerbabuena* en mayo, (B) proyección de la distribución de las condiciones ambientales de mayo en enero (secas- secas) y sobreposición de los puntos de presencia de la especie en enero, (C) proyección de la distribución de las condiciones ambientales de mayo en septiembre (secas-lluvias) y sobreposición de los puntos de presencia de la especie en septiembre.

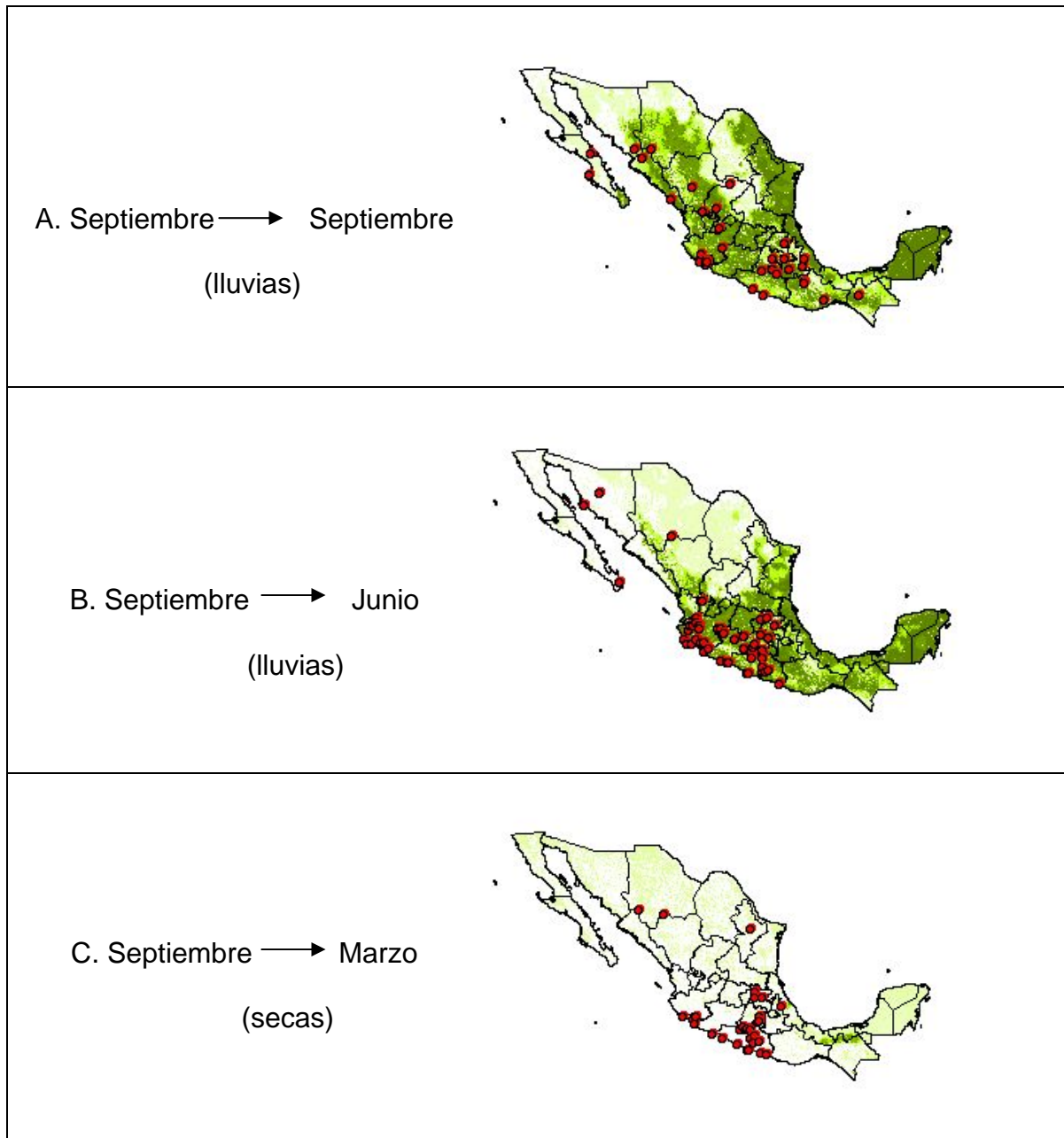


Figura 10. Mapas de tres modelos de distribución potencial de *Leptonycteris yerbabuena* en México: (A) proyección de la distribución de las condiciones ambientales de septiembre en septiembre (Iluvias-Iluvias) y sobreposición de los puntos de presencia de *L. yerbabuena* en septiembre, (b) proyección de la distribución de las condiciones ambientales de septiembre en junio (Iluvias-Iluvias) y sobreposición de los puntos de presencia de *L. yerbabuena* en junio, (c) proyección de la distribución de las condiciones ambientales de septiembre en marzo (Iluvias-secas) y sobreposición de los puntos de presencia de la especie en marzo.

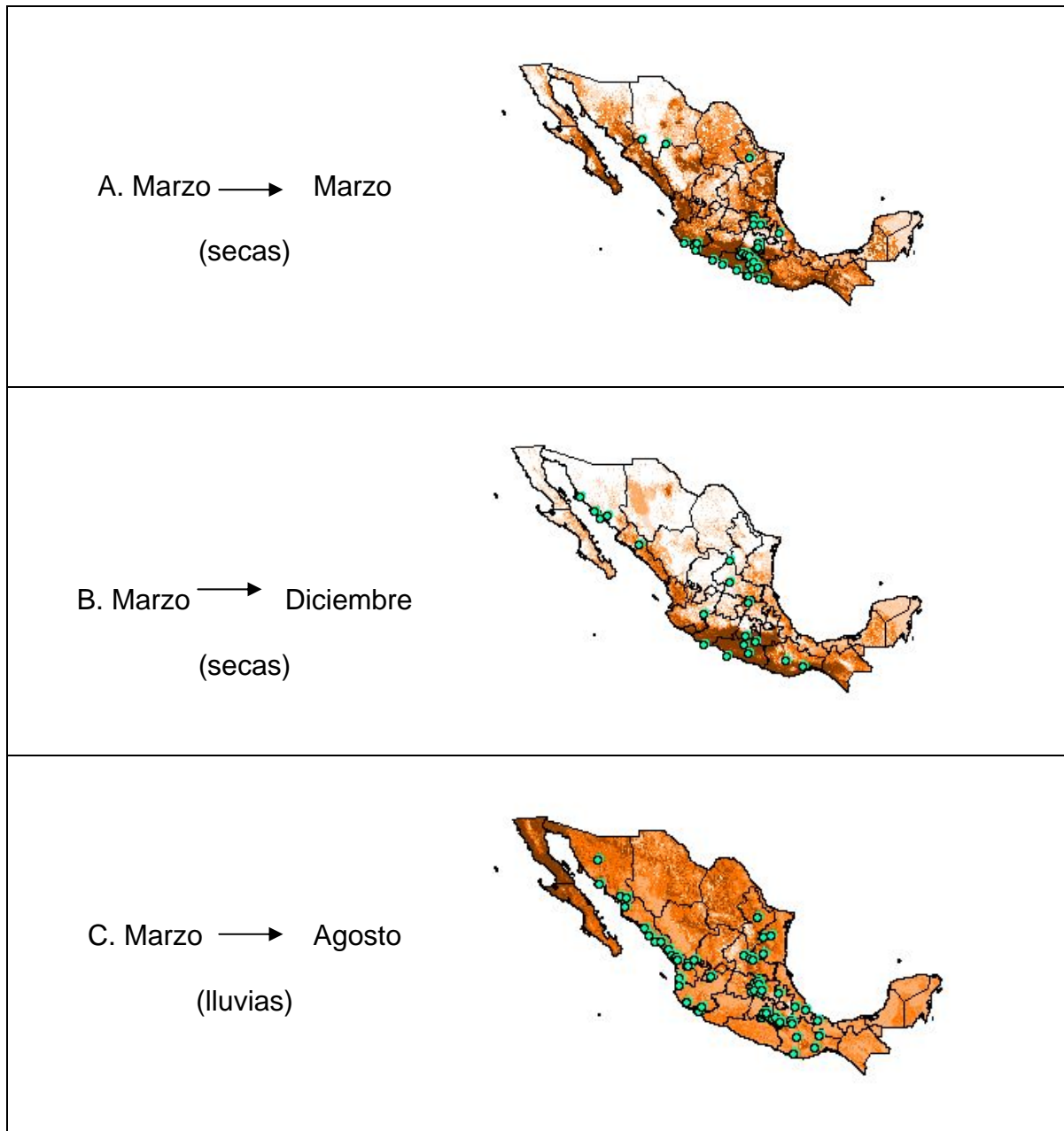


Figura 11. Mapas de tres modelos de distribución potencial de *Leptonycteris nivalis* en México: (A) proyección de la distribución de las condiciones ambientales de marzo (secas- secas) y sobreposición de los puntos de presencia de *L. nivalis* en marzo, (B) proyección de la distribución de las condiciones ambientales de marzo en diciembre (secas- secas) y sobreposición de los puntos de presencia de *L. nivalis* en diciembre, (C) proyección de la distribución de las condiciones ambientales de marzo en Agosto (secas-lluvias) y sobreposición de los puntos de presencia de la especie en agosto.

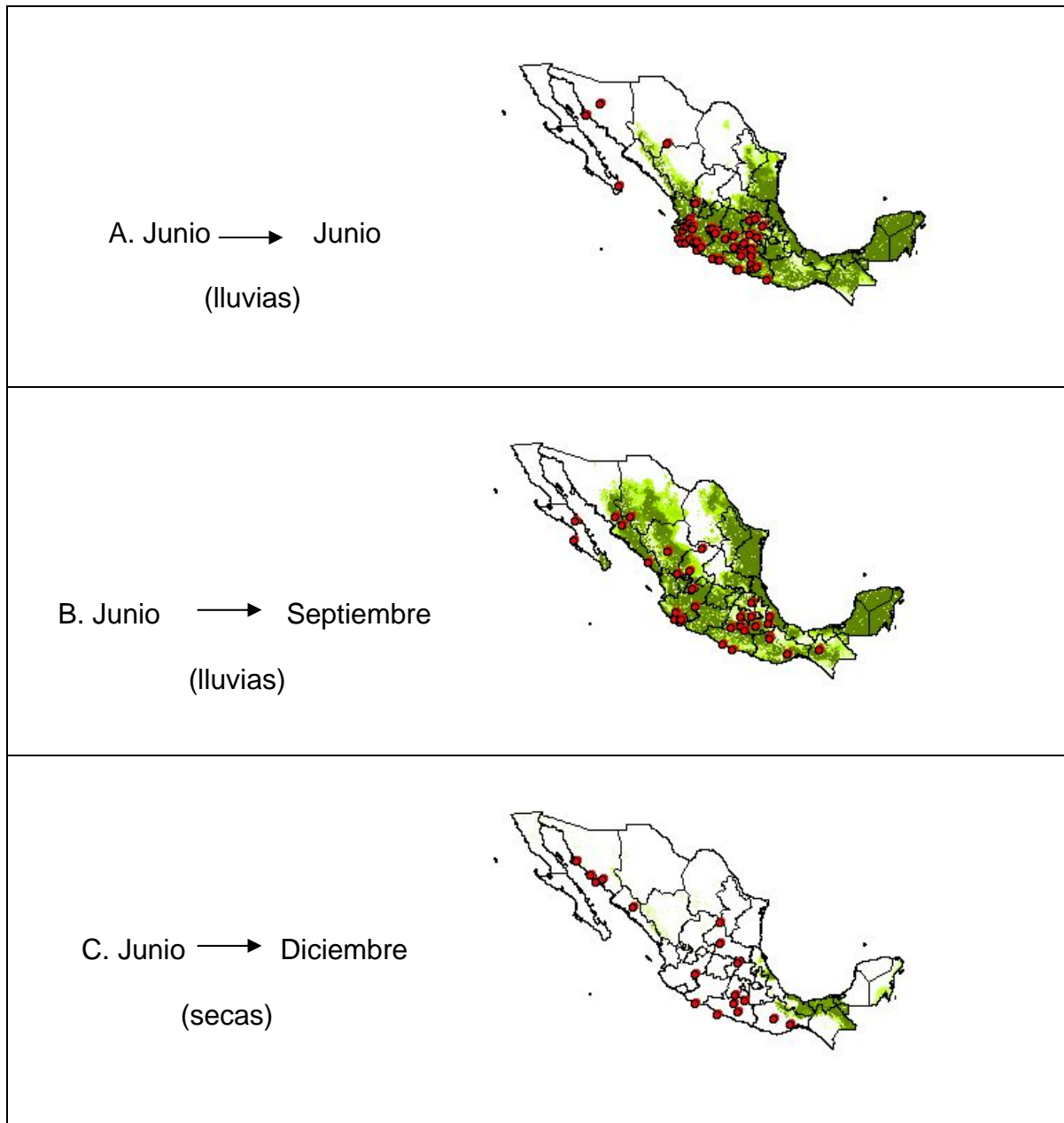


Figura 12. Mapas de tres modelos de distribución potencial de *Leptonycteris nivalis* en México: (A) proyección de la distribución de las condiciones ambientales de junio (secas- secas) y sobreposición de los puntos de presencia de *L. nivalis* en junio, (B) proyección de la distribución de las condiciones ambientales de junio en septiembre (lluvias-lluvias) y sobreposición de los puntos de presencia de *L. nivalis* en septiembre, (C) proyección de la distribución de las condiciones ambientales de junio en diciembre (lluvias-secas) y sobreposición de los puntos de presencia de la especie en diciembre.

3. Análisis bioclimático

Los resultados del análisis de conglomerados y los dendrogramas, nos permitieron comparar las condiciones ambientales promedio donde cada una de las dos especies de murciélagos han sido registradas en los diferentes meses del año. Este estudio, también nos permitió definir el grado de semejanza que hay entre las condiciones ambientales en el transcurso del año, reflejado por la manera en que los meses se agrupan y determinan la estación seca, la temporada de lluvias y postlluvias, en los sitios y épocas donde viven estas especies.

El análisis de conglomerados, para *L. yerbabuena* (Tabla 5, figura 13), mostró que tanto la precipitación como las temperaturas min y max definieron tres agrupaciones, a noviembre, diciembre, enero y febrero como parte de las postlluvias, a marzo y abril en los que se acentúa la temporada de sequía; estos meses obtuvieron valores promedio entre los 11 y 15.1 °C de temperatura mínima, 27.5 a 31 °C de temperatura máxima, y de 7.9 a 20.9 mm de precipitación mensual. Asimismo, los meses que definen la temporada de lluvias fueron junio, julio, agosto y septiembre, los cuales oscilaron entre los 15.5 y 18.8 °C de temperatura mínima, 29.5 a 31.3 °C de temperatura máxima, y de 155.1 a 180.3 mm de precipitación mensual. Los meses de mayo (16.7 °C, 32.6°C , y 37.4 mm) y de octubre (17.4 °C, 30.3 °C , y 74.9 mm), corresponden a los periodos de transición entre una y otra estación.

De manera similar, los resultados observados en el dendrograma (figuras 14) nos señalan el grado de semejanza que hay entre los meses frescos y secos (noviembre, diciembre, enero, febrero), cálidos y secos (marzo, abril), y los cálidos

y húmedos (junio, julio, agosto y septiembre), así como la similitud entre los meses de transición (mayo y octubre).

Tabla 6. Valores promedio de tres parámetros ambientales (temperatura mínima, temperatura máxima y precipitación) procedentes de las localidades de registro que fueron utilizadas en este estudio para modelar el nicho ecológico de *L. nivalis*.

mes	tmin	tmax	prec
ene	7,8	24,3	13,8
feb	13,8	28,5	3,6
mar	10,4	27	13,3
abr	11,5	28,8	17,7
may	15,9	30,5	61,1
jun	18,7	33,5	126,8
jul	17,1	30,9	113,2
ago	13,6	26,9	129
sep	13,8	25,7	181,6
oct	15,4	28,4	69,4
nov	8,8	24,8	14,4
dic	11,3	26,3	18,1

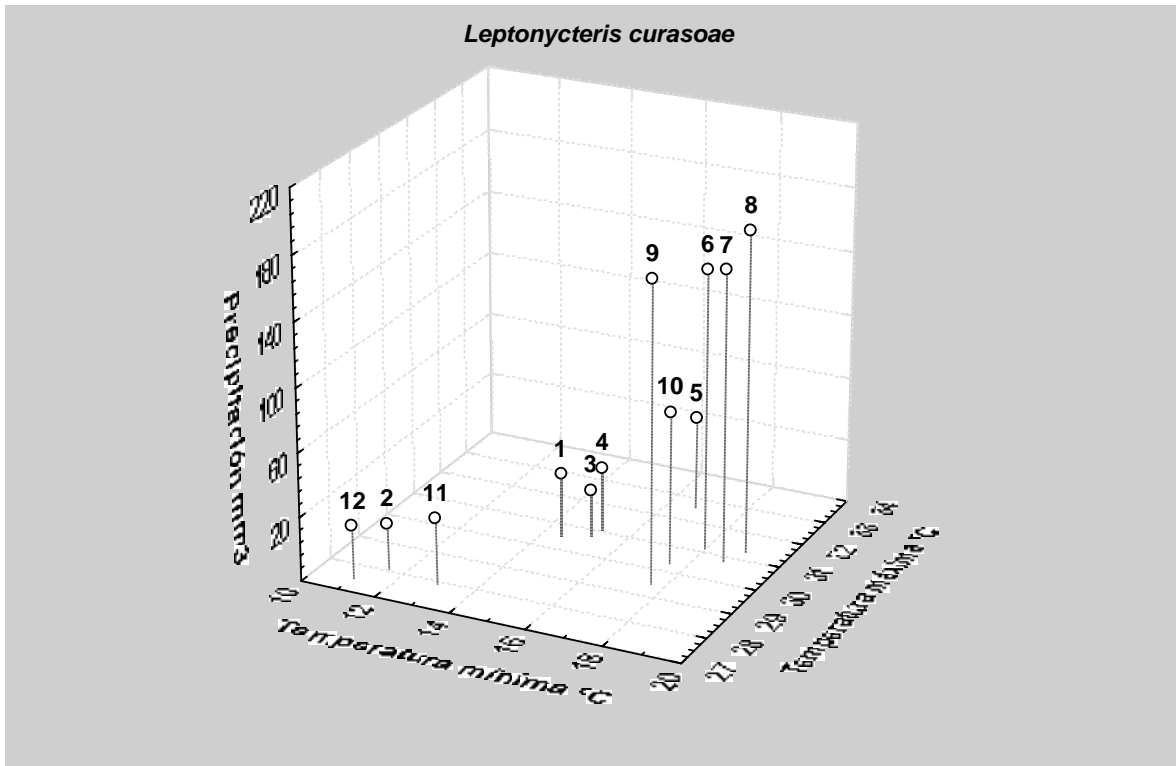


Figura 13.- Resultados del análisis de conglomerados del valor promedio de tres parámetros ambientales (temperatura mínima, temperatura máxima y precipitación mensual) correspondientes a las localidades de registro que fueron utilizadas en este estudio para modelar el nicho ecológico de *L. yerbabuena*.

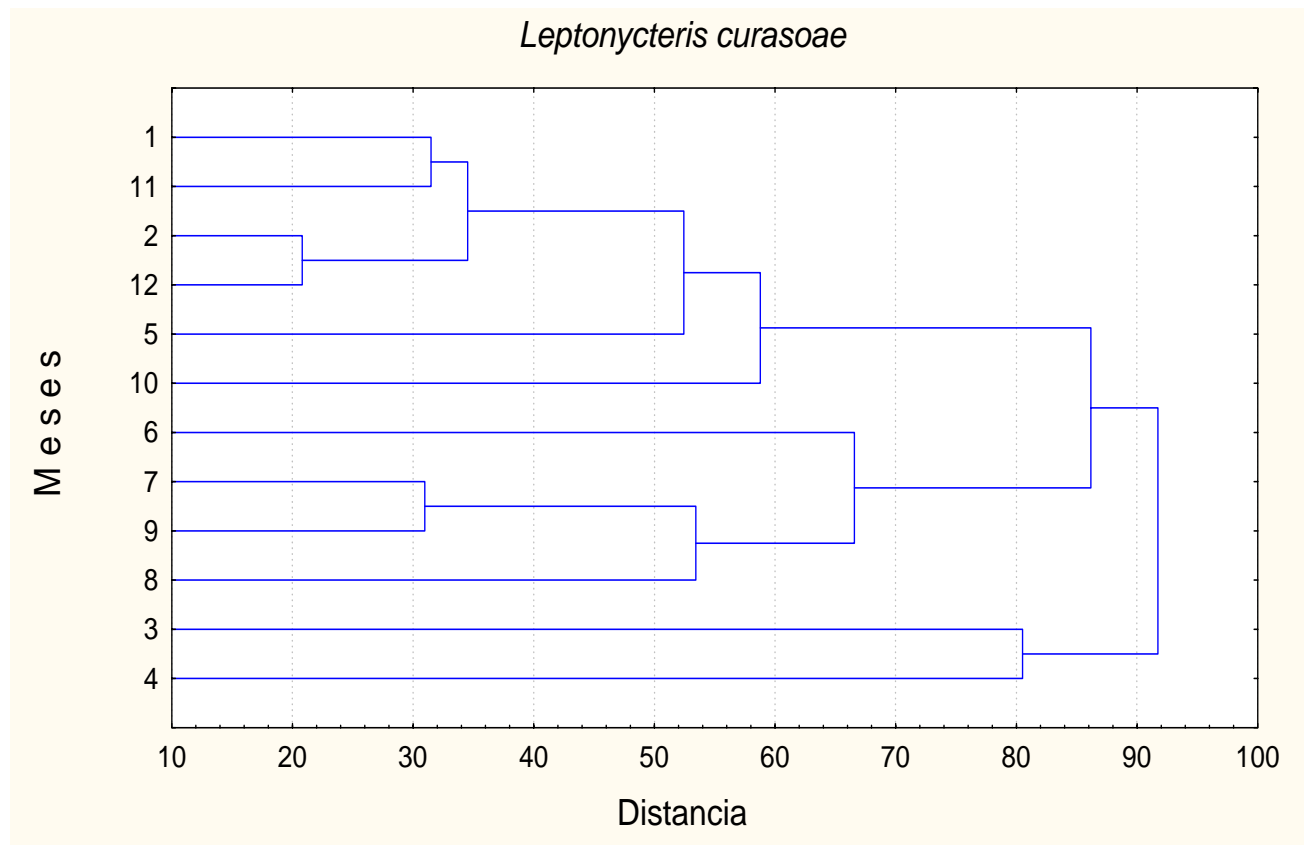


Figura 14.- Dendrograma de ligamiento promedio de las variables ambientales mensuales aplicadas en el modelado del nicho ecológico de *L. yerbabuena*.

El perfil bioclimático de las localidades de registro de L. nivalis (Tabla 6, figura 15), indico la temporada de lluvias, definida por la agrupación de los meses de junio, julio, agosto y septiembre, que oscilaron entre los 13.6 y 18.7 °C de temperatura mínima, 25.7 a 33.5 °C de temperatura máxima, y de 113.2 a 181.6 mm de precipitación mensual. De manera similar, los resultados observados en el dendrograma (fig. 16) nos señalaron el grado de semejanza que hay entre estos meses.

Contradictoriamente, los meses de secas-de noviembre a abril-, con valores promedio entre los 3.6 a 17.7 mm de precipitación mensual, al parecer mostraron fluctuaciones mas acentuadas entre si en los valores 7.8 a 13.8 °C de temperatura mínima, 24.3 a 28.8 °C de temperatura máxima.

Tabla 7. Valores promedio de tres parámetros ambientales (temperatura mínima, temperatura máxima y precipitación) procedentes de las localidades de registro que fueron utilizadas en este estudio para modelar el nicho ecológico de *L. yerbabuena*.

mes	tmin	tmax	prec
ene	14,4	30,5	19,2
feb	11,4	28,1	7,9
mar	15	30,8	8,6
abr	15,1	31	19,8
may	16,7	32,6	37,4
jun	17,9	31,1	155,1
jul	18,6	30,7	161,14
ago	18,8	31,3	180,3
sep	17,5	29,5	167,3
oct	17,4	30,3	74,9
nov	12,9	27,9	20,9
dic	11	27,5	12,2

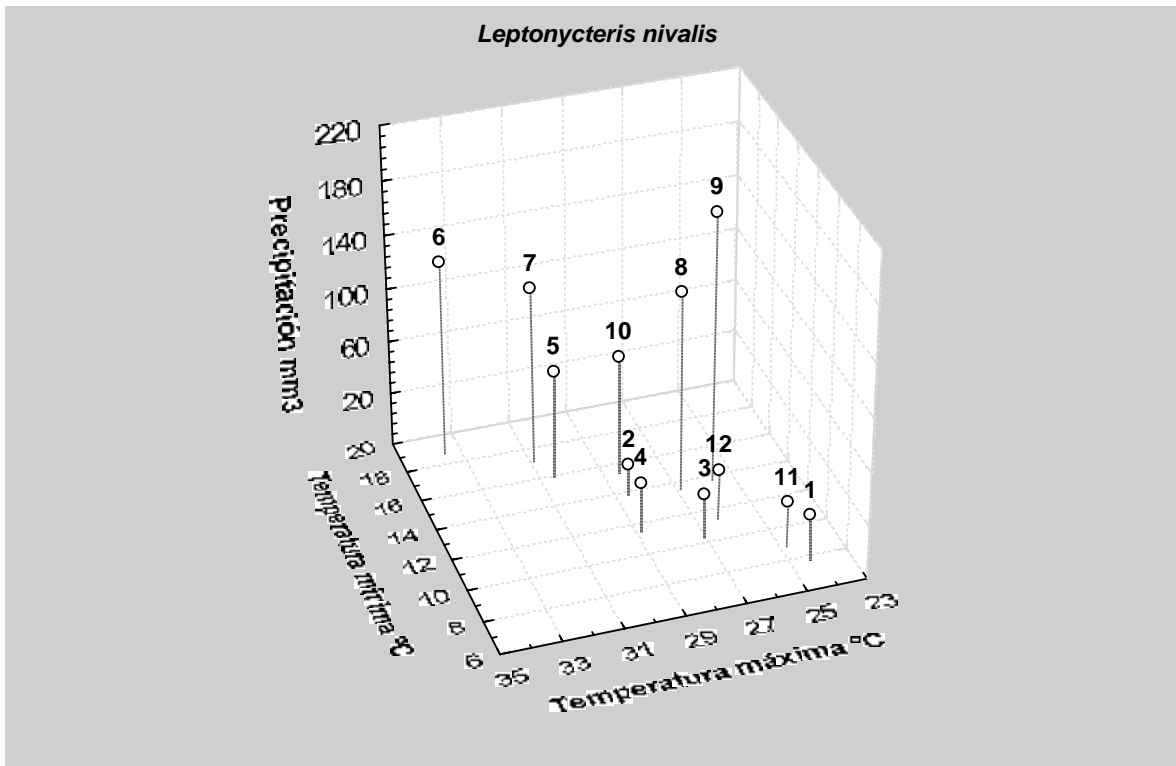


Figura 15.- Resultados del análisis de conglomerados del valor promedio de tres parámetros ambientales (temperatura mínima, temperatura máxima y precipitación mensual) correspondientes a las localidades de registro que fueron utilizadas en este estudio para modelar el nicho ecológico de *L. nivalis*.

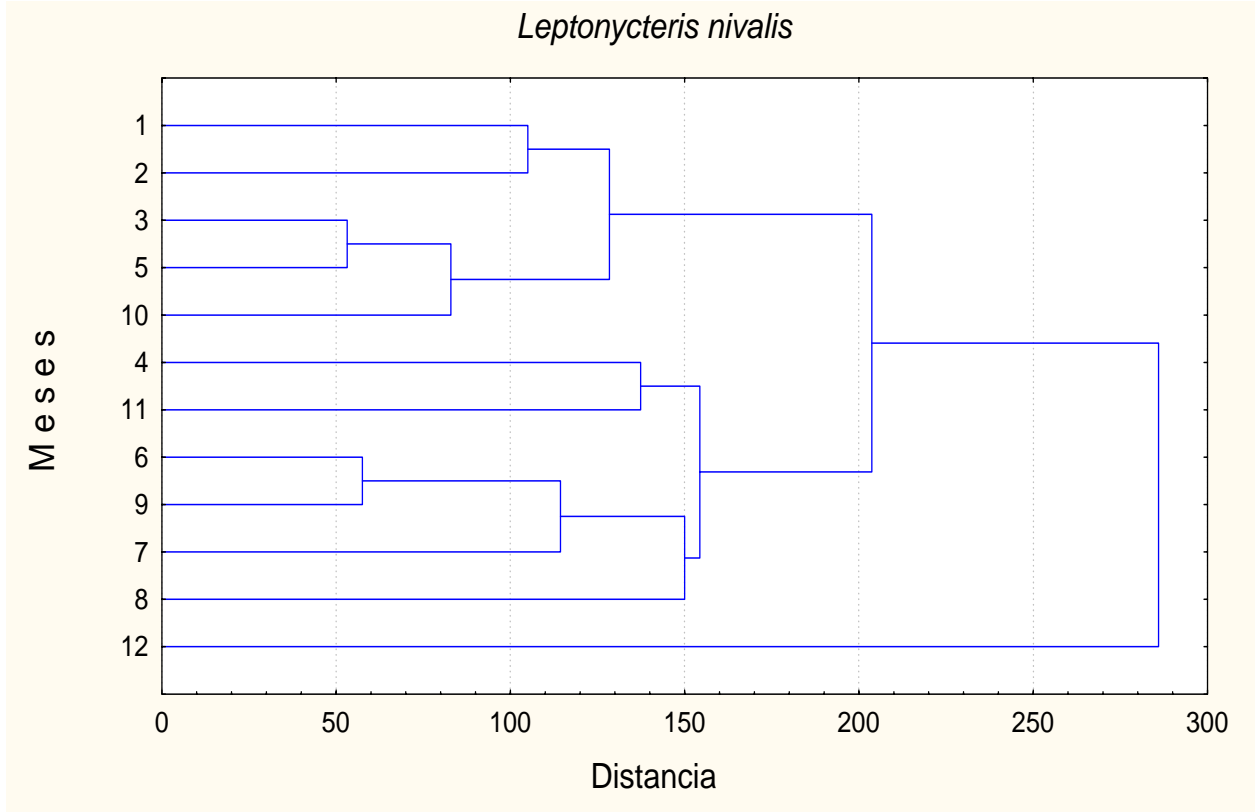


Figura 16.- Dendrograma de ligamiento promedio de las variables ambientales mensuales aplicadas en el modelado del nicho ecológico de *L. nivalis*.

DISCUSIÓN

Joseph y Stockwel (2000), Martínez-M. *et al.* (2004), Nakazawa *et al.* (2004), Peterson y Holt (2003), Peterson *et al.* (2004), han marcado la pauta para caracterizar los nichos ecológicos estacionales de las especies migratorias en diferentes épocas del año y examinar la diferenciación intraespecífica del nicho como una manera para detectar los cambios geográficos y ecológicos que han dirigido la evolución de los patrones de migración de las especies.

Proponerme a caracterizar con un modelo predictivo como GARP, los nichos ecológicos estacionales de dos especies de murciélagos migratorios contribuye a explorar desde un punto de vista novedoso sus sistemas migratorios y requerimientos ecológicos en diferentes épocas del año.

Contrariamente a lo que yo suponía, los nichos ecológicos de *L. curasoae* y *L. nivalis* mostraron un patrón de 'nicho alternante' entre una estación y otra, aparente y primariamente como respuesta a los cambios ambientales a los que se ven sometidos durante las diferentes estaciones del año y a los posibles cambios en su régimen alimentario (Peterson y Holt 2003, Peterson y col. 1999). En otras palabras, ambas especies cambian de un régimen ecológico a otro.

Como se aprecia en los resultados, Los patrones espaciales estacionales de estas dos especies de murciélagos migratorios no son estáticas, se expanden o se contraen en las diferentes épocas del año. Las áreas de distribución predichas por los modelos para ambas especies coinciden solo en ciertos periodos del año con los registros de distribución conocida presentados por diversos autores aún cuando los movimientos latitudinales de estos organismos han sido bien

documentados (Arita 2005 a y b, Ceballos y col. 1997, Cockrum 1991, Fleming y col. 1993, NatureServe 2006, Pfrimmer y Wilkins 1988, Valiente-Banuet y col. 1996).

En el caso de *L. nivalis*, los modelos de la época de lluvias (junio a septiembre) predijeron una distribución que se extiende en toda la parte central del país, incluyendo parte de la Península de Baja California y Sonora, donde la especie no ha sido reportada (Arita 2005b); los modelos de la época seca no coinciden con los mapas de distribución conocida restringida a áreas secas de la parte central y norte del país (Arita y Santos-del-Prado 1999, Ceballos *et al.* 2005), ya que indican una reducción de las áreas de distribución hacia la vertiente del Pacífico y del Golfo de México hasta el sureste de México y la Península de Yucatán, regiones en las que no se ha reportado pero podría estar presente la especie (Arita 2005a y b, Ceballos *et al.* 2005).

En *Leptonycteris yerbabuena* sucedió lo contrario, los modelos que coincidieron con las áreas de distribución conocida son los de secas (enero a mayo, noviembre y diciembre), mientras que los modelos de lluvias muestran que esta especie también podría estar presente en el norte de la Planicie Central y en la Península de Yucatán, para las cuales no se tienen registros (Arita 2005a).

En la Península de Yucatán solo se reporta una de las 12 especies de murciélagos polinívoros que hay en México, *Glossophaga soricina*, a diferencia de las 9 que hay en la vertiente del Pacífico, la Sierra Madre del Sur o la depresión del Balsas. Arita y Santos-del-Prado (1999), mencionan que este patrón no coincide con el de ningún otro grupo de vertebrados en México, y que puede

deberse a que estas especies están muy asociadas con áreas de bosque tropical caducifolio y, que en el trópico estas son discontinuas. En cambio, en Mesoamérica y Sudamérica existen (o existían) grandes áreas continuas de bosque tropical perennifolio desde México hasta Brasil, por eso las especies asociadas a bosques húmedos tienen amplia distribución.

Ambas especies de murciélagos son neotropicales, tienen amplia distribución y están muy asociadas al bosque tropical caducifolio/subcaducifolio y matorral xerófito, con una marcada estacionalidad climática que se caracteriza por presentar una temperatura estable pero alta (25 °C) y una precipitación muy baja (< 1000 mm) en el transcurso del año (Arita y Santos-del-Prado 1999). De acuerdo con el perfil bioclimático que se realizó para cada especie, tanto las mediciones de temperatura como de precipitación fueron similares entre sí; únicamente *L. yerbabuena* prefirió durante la temporada de lluvias sitios con un poco de mayor humedad que *L. nivalis*.

Al igual que Alvarez y González-Q. (1970), Arita y Santos-del-Prado (1999), Cockrum (1991), los modelos indican que *L. curasoae* y *L. nivalis* migran hacia el norte en abril durante la época seca, y nuevamente a finales de la época lluviosa (septiembre) se desplazan hacia el sur y el sureste de nuestro país.

Aunque Ceballos y col. (1997) y Cockrum (1991) argumentan que las poblaciones de estas especies migran para evitar las bajas temperaturas que predominan en el norte durante el invierno, al menos en lo que respecta a las temperaturas procedentes de las localidades de registro (perfil bioclimático) *L. curasoae* y *L. nivalis*, no considero que este sea un factor determinante de sus

migraciones ya que las temperaturas mínimas se mantienen por arriba de los 10 °C y las temperaturas máximas por arriba de los 25 °C durante todo el año.

Es más probable que la precipitación influya directa o indirectamente en la distribución espacial y ecológica de estos organismos, debido a que los valores promedio de precipitación mensual son muy bajos en la temporada de secas, entre 3.6 y 61.1mm, y también durante la estación de lluvias de 69.4 a 181.6 mm. Aún considerando que estos murciélagos tienen sistemas renales muy especializados para evitar la pérdida de agua, y considerando que Cockrum (1991) reporta que *L. yerbabuena* prácticamente no toma agua pero que satisface sus necesidades consumiendo una gran variedad de plantas, podrían ser en primer término las que dependan más de este factor ambiental.

Otro factor importante que puede estar influyendo en la diferenciación del nicho es en este caso la disponibilidad o escasez de los recursos alimenticios en relación con la estacionalidad (Arizmendi y Ornelas 1990, Fleming *et al.* 1993, Herrera-M. 1997, Riechers-P. *et al.* 2003, Valiente-B. *et al.* 1996). Las dos especies de murciélagos migratorios consumen polen y ocasionalmente fruta, las flores de las plantas además les proveen de un suplemento temporal de néctar azucarado por el que muestran cierta preferencia por la sacarosa (Herrera-M. 1999, Río *et al.* 2001). Al parecer el consumo de insectos es accidental cuando visitan las flores, tampoco se ha determinado la importancia geográfica y estacional de los insectos que forman la dieta de estos murciélagos (Pfrimmer y Wilkins 1988).

En ambientes con poca estabilidad climática se pueden presentar periodos favorables y desfavorables tanto para las plantas, como para los murciélagos y esto requiere de una gran capacidad de adaptación de ambas partes, a tal grado que algunas especies no pueden ya sobrevivir la una sin la otra (Cockrum 1991, Joseph y Stockwell 2000, Peterson y Holt 2003).

Como se sabe, entre las habilidades que han desarrollado algunas plantas y animales para sobrevivir, están en este caso las estrategias de las plantas para ser polinizadas por los murciélagos -las flores que seleccionan los *Leptonycteris* son de corolas blancas o rojas, con estambres preferentemente externos y olores atractivos (Alvarez y González-Q. 1970, Arita y Santos-del-Prado 1999), la sincronización de los ciclos reproductivos de los murciélagos con los periodos de floración y la producción de néctar y polen de cactus, agaves, Ipomoea, y Bombax, el cual se consume mas en las regiones subtropicales, en la primera mitad del año y en altitudes mayores a los 800m (Alvarez y González-Q. 1970), la fructificación de las plantas que les brindan temporalmente recursos alimenticios, y las migraciones son puntos imprescindibles para comprender las relaciones ecológicas planta-animal y sus implicaciones evolutivas (Cockrum 1991, Fleming y Sosa 1994, Molina-F. y Eguiarte 2003, Silva-M. y Eguiarte 2003, Valiente-Banuet y col. 1996).

Por si mismo resulta muy complicado tratar de desentrañar de un solo paso los misterios de los fenómenos migratorios. Pero avanzar en el camino de la conservación de la biodiversidad del planeta lo es aún más. Instituciones académicas y organizaciones se han esforzado en conservar la integridad de las

especies de murciélagos migratorios particularmente vulnerables a la extinción, así como de los refugios y las plantas de las cuales dependen durante sus recorridos (Withgott 1999, Arita y Santos-del-Prado 1999).

Los mapas de distribución potencial mensual de las dos especies de murciélagos polínivoros corroboran espacial y temporalmente los trayectos que recorren estas especies. También evidencian donde se ha realizado el mayor número de registros y sugieren los sitios con las mejores condiciones climáticas y topográficas en donde *L. nivalis* y *L. yerbabuena* podrían estar localizadas.

CONCLUSIONES

Este constituye el primer trabajo realizado en su tipo con mamíferos migratorios. El uso del modelo de nicho GARP, ha demostrado ser muy útil para determinar los cambios estacionales en la distribución de *L. nivalis* y *L. yerbabuena*. Además confirma que la migración de los murciélagos, al igual que en las aves es una fase importante y compleja de su historia de vida.

Una de las contribuciones de este estudio es que desde una perspectiva ecológica determinamos que los sistemas migratorios de *Leptonycteris yerbabuena* y *L. nivalis* son de tipo 'alternante' entre la época seca y de lluvias. Básicamente podemos inferir que estos murciélagos buscan y aprovechan en su conjunto, las condiciones climáticas y los recursos más favorables de ambos sitios entre una otra estación del año.

Aunque la diferenciación del nicho no es lo común en los sistemas migratorios de la mayoría de las especies de aves que han sido estudiadas con modelos generados por GARP, fue sorprendente encontrar que tanto *Leptonycteris yerbabuena* como *L. nivalis* podrían estar en pleno proceso de diferenciación intraespecífica del nicho realizando sutiles y paulatinos cambios al seleccionar sus nuevos territorios al norte y cambiar sus requerimientos ecológicos estacionalmente.

Aunque ambas especies están amenazadas por el grado de especialización de su dieta y la acelerada destrucción de su hábitat, *L. nivalis* resulta ser más vulnerable a la extinción debido a la proporción de su masa corporal, a una

distribución geográfica más restringida y al reducido número de sus poblaciones en comparación con *L. yerbabuena* que es más pequeña y abundante.

Estos análisis sirven como punto de partida para hacer nuevas propuestas acerca de las implicaciones evolutivas que han derivado principalmente de la relación entre *L. yerbabuena* y *L. nivalis* con respecto al consumo del polen y nectar de las flores y frutos de agaves y cactáceas columnares que estacional y diferidamente conducen a ambas especies de murciélagos a realizar todos los años movimientos migratorios altitudinales y latitudinales en gran parte de nuestro territorio, o bien, que los comparemos con los sistemas migratorios de los murciélagos insectívoros.

LITERATURA CITADA

- Alvarez, T. Y L. González Q. 1970. Análisis polínico del contenido gástrico de murciélagos Glossophaginae de México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas México* 18: 137-165.
- Allen, C. R., L. G. Pearlstine, D. P. Wojcik y W. M. Kitchens. 2001. The spatial distribution of diversity between disparate taxa: Spatial correspondence between mammals and ants across south Florida, USA. *Landscape Ecology* 16: 453-464.
- Anderson, R. P. 2003. Real vs. Artefactual absences in species distributions: tests for *Oryzomys albigularis* (Rodentia: Muridae) in Venezuela. *Journal of Biogeography*, 30: 591-605.
- Anderson, R. P., D. Lew y A. T. Peterson. 2003. Evaluating predictive models of species distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling*, 162: 211-232.
- Arita, H. T. 1991. Spatial segregation in long-nosed bat, *Leptonycteris curasoae* y *L. nivalis* en México. *Journal of Mammalogy*, 72: 706-714.
- Arita, H. T. 2005 a. Parte IV Los mamíferos de México (orden Chiroptera) *Leptonycteris curasoae*. Pág. 221. En: G. Ceballos y G. Oliva (Coordinadores). *Los Mamíferos silvestres de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Fondo de Cultura Económica.
- Arita, H. T. 2005 b. Parte IV Los mamíferos de México (orden Chiroptera) *Leptonycteris nivalis*. Pág. 221. En: G. Ceballos y G. Oliva (Coordinadores). *Los Mamíferos silvestres de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Fondo de Cultura Económica.
- Arita, H. T. y K. Santos del Prado. 1999. Conservation biology of Nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Mammalogy* 80(1):31-41.
- Arita, H. T. y S. Humphrey. 1988. Revisión taxonómica de los murciélagos magueyeros del género *Leptonycteris* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Acta Zoológica Mexicana, Instituto de Ecología*, 29: 1-60.

- Arizmendi, M. C. y J. F. Ornelas. 1990. Hummingbirds and their floral resources in a Tropical Dry Forest in México. *Biotrópica* 22 (2): 172-180.
- Arroyo-Cabrales, J., R. R. Hollander y J. J. Jones, Jr. 1987. *Choeronycteris mexicana*. *Mammalian species*, 291: 1-5.
- Burrough, P. A. 1986. *Principles of geographical information systems for land resources assesment. Monographs on soil and resources survey, No. 12.* Clarendon Press. Oxford.
- Carpenter, G., A. N. Gillson y J. Witer. 1993. DOMAIN: a flexible modeling procediure for maping potencial distributios of plants and animals. *Biodiversity and Conservation* 2: 667-680.
- Ceballos, C., J. Arroyo C., R. A. Medellín y Y. Dominguez-Castellanos. 2005. Lista actualizada de los mamíferos de México. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 9: 21-71.
- Ceballos, G. 1995. Vertebrate diversity, ecology, and conservation in neotropical dry forest. Págs. 195-220. En: S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina (Eds). *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press. New York, USA.
- Ceballos, G. y P. Rodríguez. 1993. Diversidad y conservación de los mamíferos de México: II. Patrones de endemidad. Págs. 87-108. En: R. A. Medellín y G. Ceballos (Eds). *Avances en el estudio de los mamíferos de México*. Publicaciones Especiales, Vol. 1, Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., México, D. F.
- Ceballos, G., T. H. Fleming, C. Chávez y J. Nassar. 1997. Population dynamics of *Leptonycteris curasoae* (Chiróptera: Phyllostomidae) in Jalisco, México. *Journal of Mammalogy*, 78 (4): 1220-1230.
- Cockrum, E. L. 1991. Seasonal distribution of northwestern populations of the Long-nosed bats, *Leptonycteris sanborni* Family Phyllostomidae. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ser. Zool.*, 62 (2): 181-202.

- Colwell, R. K. y D. J. Futuyma. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*, 52: 567-576.
- Cryan, P. M. 2003. Seasonal distribution of migratory three bats (*Lasiurus y Lasionycterys*) in North America. *Journal of Mammalogy*, 84 (2): 579-593.
- Chávez, C. y G. Ceballos. 2001. Diversidad y abundancia de murciélagos en selvas secas de estacionalidad contrastante en el oeste de México. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 5: 27-44.
- Davis, W. H. y H. B. Hitchcock. 1965. Biology and migration of the bat *Myotis lucifugus*, in New England. *Journal of Mammalogy*, 46 (2): 296-313.
- Escalante, E. T., D. Espinosa O., J. J. Morrone y J. Llorente. 2003. De las bases de datos a los atlas biogeográficos. *Ciencia*, 54 (2): 71-76.
- Feria-A., T. P. y A. T. Peterson. 2002. Prediction of bird community composition based on point-occurrence data and inferential algorithms: a valuable tool in biodiversity assessments. *Diversity and Distributions*, 8: 49-56.b
- Ferreira de Siqueira, M. y A. T. Peterson. 2003. Consequences of global climate change or geographic distributions of Cerrado tree species. *Biota Neotropica* 3 (2):1-14.
- Fleming, T. H. Y V. J. Sosa. 1994. Efectos of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *Journal of Mammalogy*, 75 (4): 845-851.
- Fleming, T. H., R. A. Nuñez y L.S. L. Stenberg. 1993. Seasonal changes in the diets of migrant and non-migrant nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope analysis. *Oecologia*, 94: 72-75.
- Futuyma, D. G. 2005. *Evolutionary Biology*. 4a. Ed. Sinauer Associates, Inc. USA.
- Gambosi, G., M. Scholl y H. W. Six. 1992. Geographic database management systems. Springer-Verlag. New York.
- Gill, F. B. Ornithology. 3ª Ed. W. H. Freeman and Company. New York.
- Grinnell, J. 1914. Barriers to distribution as regards birds and mammals. *The American Naturalist* 48 (568): 248-254.
- Grinnell, J. 1916. Field tests of theories concerning distributional control. *The American Naturalist* 51 (602): 115-128.

- Grinnell, J. 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. *Auk* 34: 427-433.
- Grinnell, J. 1924. Geography and evolution. *Ecology* 5: 225-229.
- Guisan, A. y N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135: 147-186.
- Guisan, A. y W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8: 993-1009.
- Hall, E. R. y K. R. Kelson. 1959. *The mammals of North America*. Vols. I-II. Ronald Press. New York.
- Herrera M., L. G. 1997. Evidence of altitudinal movements of *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Central Mexico. *Revista Mexicana de Mastozoología* 2: 116-118.
- Herrera M., L. G. 1999. Preferences for different sugars in neotropical nectarivorous and frugivorous bats. *Journal of Mammalogy*, 80 (2): 683-688.
- Hill, J. E. y J. D. Smith. 1984. *Bats a natural history*. British Museum Natural History, Cromwell Road. London.
- Hirzel, A. H., J. Hausser, D. Chessel y N. Perrin. 2002. Ecological-niche factor analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology*, 83(7): 2027-2036.
- Howell, D. J. y B. S. Roth. 1981. Sexual reproduction in agaves the benefits of bats; the cost of semelparous advertshing. *Ecology*, 62: 1-7.
- Howell, S. N. y S. Webb. 1995. *A guide to the birds of México and Northern Central America*. Oxford University Press. Oxford.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology*, 22: 415-427.
- Hutchinson, G. E. 1978. *An introduction to population ecology*. Yale University Press. New Haven, Connecticut.
- Joseph, L. 2003. Independent evolution of migration on the South America landscape in a long-distance temperature-tropical migratory bird, Swainson's flycatcher (*Myiarchus swainsoni*). *Journal of Biogeography*, 30: 925-937.

- Joseph, L. y D. R. B. Stockwell. 2000. Temperature-based models of the migration of Swainson's Flycatcher (*Myarchus swainsoni*) across South America: a new use for museum specimens of migratory birds. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 150: 293-300.
- Kunz, T. H. 1982. *Lasionycteris noctivagans*. *Mammalian species*. 172: 1-5.
- Levine, R. S., A. T. Peterson y M. Q. Benedict. 2004. Geographic and ecologic distributions of the *Anopheles gambiae* complex predicted using a genetic algorithm. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 70: 105-109.
- Lindenmayer, D. B., B. G. Mackey y H. A. Nix. 1999. The bioclimatic domains of four species of commercially important eucalypts from south-eastern Australia. *Australian Forestry* 59 (2): 74-89.
- López V., J. C. 2004. Biología de *Tadarida brasiliensis* (Chiroptera: Molossidae) en la Cueva "El Salitre", Metztitlán, Hidalgo. Tesis de Maestría en Ciencias (Biología Animal). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Mac Arthur, R. H. 1968. The theory of the niche. Págs. 159-176. En: R. C. Lewontin (Ed). *Population biology and evolution*. Syracuse University Press. New York.
- Mac Arthur, R. H. 1972. *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Harper and Row. New York.
- Mac Arthur, R. H. y R. Levins. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101: 377-385.
- Maguire, B. 1967. A partial analysis of the niche. *The American Naturalist* 101 (922): 515-523.
- Maguire, B. 1973. Niche response structure and the analytical potentials of its relationship to the habitat. *The American Naturalist* 107: 213-246.
- Martínez-Del Río, C., J. Shondube, T. McWhorter y H. Herrera. 2001. Intake responses in nectar feeding birds: digestive and metabolic causes, osmoregulatory consequences and evolutionary effects.
- Martínez-Meyer, E. 2002. *Evolutionary trends in Ecological Niches of species*. Ph. D. dissertation. University of Kansas, Lawrence, Kansas.

- Martínez-Meyer, E., E. A. Peterson y A. Navarro. 2004. Evolution of seasonal ecological niches in the Passerina buntings. *Proceedings of the Royal Society of London series Biological Sciences*. 271:1151-1157.
- Medellín y López 1986,
- Medellín, R. A. 1993. Estructura y diversidad de una comunidad de murciélagos en el trópico húmedo mexicano. Págs. 333-354. En: R. A. Medellín y G. Ceballos (Eds). *Avances en el estudio de los mamíferos de México*. Publicaciones Especiales, Vol. 1, Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., México, D. F.
- Molina-Freaner, F., y L. E. Eguiarte. 2003. The pollination biology of two paniculate agaves (Agavaceae) from Northwestern Mexico: contrasting roles of bats as pollinators. *American Journal of Botany* 90 (7): 1016-1024.
- Moreno-Valdez, A., W. E. Grant y R. L. Honeycutt. 2000. A simulation model of mexican long-nosed bat (*Leptonycteris nivalis*) migration. *Ecological Modelling*, 134: 117-127.
- Morrone, J. J. 2001. *Sistemática, Biogeografía, Evolución*. Los patrones de la biodiversidad en tiempo y espacio. Las prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Nakazawa-U., Y. J., A. T. Peterson, E. Martínez-M. y A. G. Navarro-S. 2004. Seasonal niches of nearctic-neotropical migratory birds: implications for the evolution of migration. *The Auk* 121 (2): 610-618.
- Navarro, S. A., T. Peterson, Y. Nakazawa e I. Liebig-Fossas. 2003. Colecciones biológicas, modelaje de nichos ecológicos y los estudios de la biodiversidad. Págs. 115-122. En: J. J. Morrone y J. Llorente-Bousquets (Eds). *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Novak, R. M. 1997. *Walker's Mammals of the World*. Johns Hopkins University Press. New York, USA.
- Orr, R. T. 1978. *Biología de los vertebrados*. Nueva Editorial Interamericana. México.

- Pearson, R. G. y T. P. Dawson. 2003. Long-distance plant dispersal and habitat fragmentation: identifying conservation targets for spatial landscape planning under climate change. *Biological Conservation*, 123: 389-401.
- Peterson, A. T. y D. A. Klusa. 2003. New distributional modelling approaches for gap analysis. *Animal Conservation* 6: 47-54.
- Peterson, A. T. y D. A. Vieglais. 2003. Predictin species invasions using ecological niche modeling: new approaches from bioinformatics attack a pressing problem. *Bioscience*, 51: 363-371.
- Peterson, A. T. y J. Shaw. 2003. *Lutzomyia* vectors for cutaneous leishmaniasis in Southern Brazil: ecological niche models, predicted geographic distributions, and climate change effects. *Intenational Journal for Parasitology* 33: 919-931.
- Peterson, A. T. y R. D. Holt. 2003. Niche differentiation in mexican birds: using point occurrences to detect ecological innovation. *Ecology Letters*, 6: 774-782.
- Peterson, A. T., J. Soberon y V. Sánchez-Cordero. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, 285: 1265-1267.
- Peterson, A. T., L. G. Ball y K. P. Cohoon. 2002. Predictin distributions of mexican birds using ecological niche modeling methods. *Ibis* 144:27-32.
- Peterson, A. T., M. A. Ortega-Huerta, J. Bartley, V. Sánchez-Cordero, J. Soberón, R. H. Buddemeier y D. R. B. Stockwell. 2002. Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature*, 416: 626-629.
- Peterson, A. T., V. Sánchez-Cordero, C. B. Beard y J. M. Ramsey. 2002b. Ecologic niche modeling and potential resrvoirs for Chagas disease, México. *Emerg. Infect. Dis.*, 8:622-667.
- Peterson, A. T., V. Sánchez-Cordero, J. Soberon, J. Bartley, R. H. Buddemeier y A. G. Navarro. 2001. Effects of global climate change on geographic distributions on mexican Cracidae. *Ecol. Model.* 144: 21-30.
- Peterson, A. T., y C. R. Robins. 2003. Using ecological-niche modeling to predict barred owl invasion with implications for spotted owl conservation. *Conservation Biology*, 17 (4):1161-1165.

- Pfrimmer, A. H. y K. T. Wilkins. 1988. *Leptonycteris nivalis*. *Mammalian species*, 307: 1-4.
- Pianka, R. E. 1982. *Ecología evolutiva*. Ed. Omega. Barcelona.
- Pulliam, H. R. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, 3: 349-361.
- Rappoport, E. H. y J. A. Monjeau. 2003. Aerografía. Págs. 23-30. En: J. J. Morrone y J. Llorente-Bousquets (Eds). *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. Las prensas de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Riechers-P., A., M. Martínez-C. y R. Vidal L. 2003. Consumo de polen en una colonia de maternidad de *Leptonycteris curasoae yerbabuena* en Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 74(1):43-66.
- Robertson, M. P., C. I. Peter, M. H. Villet y B. S. Ripley. 2003. Comparing models for predicting species potential distributions: a case study using correlative and mechanistic predictive modelling techniques. *Ecological Modelling*, 164: 153-167.
- Rojas-Martínez, A. A., Valiente-Banuet, M. C. Coro- Arizmendi, A. Alcántara-Eguren y H. Arita. 1999. Seasonal distribution of the long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in North America: does a generalized migration pattern really exist? *Journal of Biogeography*, 26: 1065-1077.
- Rothfels, M. 1998. *Viajeros silvestres: vida silvestre migratoria compartida por Canadá, Estados Unidos y México*. Servicio Canadiense de Vida Silvestre, Servicio Forestal Canadiense, Servicio Forestal de Estados Unidos, Servicio de Pesca y Vida Silvestre de Estados Unidos, Fundación Nacional de Pesca y Vida Silvestre de Estados Unidos, Instituto Nacional de Ecología y Subsecretaría de Recursos Naturales, SEMARNAP, México.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México, D. F.
- Sánchez, O. 1993. Análisis de algunas tendencias ecogeográficas del género *Reithrodontomys* (Rodentia: Muridae) en México. Págs. 25-44. En: R. A. Medellín y G. Ceballos (Eds). *Avances en el estudio de los mamíferos de*

- México. Publicaciones Especiales, Vol. 1, Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., México, D. F.
- Sánchez-Cordero, V. y E. Martínez-Meyer. 2000. Museum specimen data predict crop damage by tropical rodents. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 97: 7074–7077.
- Sánchez-Cordero, V., A. T. Peterson y P. Escalante-Pliego. 2001. El modelado de la distribución de especies y la conservación de la diversidad biológica. Págs. 359-379. En: A. N. García Aldrete, F. Álvarez y M. Ulloa (Eds). *Enfoques contemporáneos para el estudio de la biodiversidad*. H. M. Hernández, Instituto de Biología, UNAM. México.
- Schoener, T. W. 1989. The ecological niche. Págs. 79-113. En: J. M. Cherrett (Ed). *Ecological Concepts: the contribution of ecology to an understanding of the Natural World*. Blackwell Scientific. Oxford.
- Seguardo, P. y M. B. Araújo. 2004. An evaluation of methods for modeling species distributions. *Journal of Biogeography* 31: 1555-1568.
- Silva-Montellano, A. y L. E. Eguiarte. 2003. Geographic patterns in the reproductive ecology of Avave lechuguilla (Agavaceae) in the Chihuahuan Desert. I. Floral Characteristics, visitors and fecundity. *American Journal of Botany* 90(3): 377-387.
- Soberón, J. y T. Peterson. 2004. Biodiversity Informatics. *Phil. Trans. Royal Society Lond. B.*, 359: 689-698.
- Soberón, J. y T. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2: 1-10.
- Stockwell, D. R. B. e I. R. Noble. 1992. Introductions of sets of rules from animal distribution data: A robust and informative method of data analysis. *Math. Comp. Simul.*, 33: 385-390.
- Stockwell, D. R. B. y A. T. Peterson. 2002. Effects of sample size on accuracy of species distribution models. *Ecological Modelling*, 148: 1-13.
- Stockwell, D. R. B. y D. Peters. 1999. The GARP modeling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *Int. J. Geographical Information Science*, 13 (2): 143-158.

- Stoner, K. E. 2002. Murciélagos nectarívoros y frugívoros del bosque tropical caducifolio de la reserva de la Biosfera Chámela-Cuixmala. Págs. 379-395. En: F. A. Noguera, J. H. Vega, A. N. García y M. Quesada (Eds). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM. México.
- Téllez-Valdés, O. y P. Dávila-Aranda. 2002. Protected Areas and Climate Change: a case study of the cacti in the Tehuacan-Cuicatlán Biosphere Reserve, México. *Conservation Biology* 17 (3): 1-9.
- Téllez-Valdés, O., P. Dávila-Aranda y R. Lira-Saade. 2004. The effects of climate change on the long-term conservation of *Fagus grandifolia* var. *Mexicana*, an important species of the Cloud Forest in Eastern México. *Biodiversity and Conservation* : 1-13.
- Udvardy, M. F. D. 1959. Notes on the ecological concepts of habitat, biotope and niche. *Ecology* 40 (4): 725-728.
- Valiente-Banuet, A., M. C. Arizmendi, A. Rojas-Martínez y L. Domínguez-Canseco. 1996. Ecological relationship between columnar cacti and nectar-feeding bat in Mexico. *Journal of tropical ecology*, 12: 103-119.
- Vandemeer, J. H. 1972. Niche theory. *Annual Review of Ecology Systematics*, (3): 107-132.
- Villaseñor, J. L. y O. Téllez-Valdés. 2004. Distribución potencial de las especies del género *Jefea* (Asteraceae) en México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 75 (2): 205-220.
- Whittaker, R.H., S. A. Levin y R. B. Root. 1975. On the reasons for distinguishing 'Niche, habitat and ecotope'. *The American Naturalist* 109: 479-482
- Wiens, J. A., N. Stenseth, B. Von Horne y R. A. Ims. 1993. Ecological mechanisms and landscape ecology. *Oikos* 66: 369-380.
- Wilkins, K. T. 1989. *Tadarida brasiliensis*. *Mammalian species*, 331: 1-10.
- Withgott, Jay. 1999. Pollination Migrates to top of Conservation Agenda. *Bioscience* 49(11): 857-862.
- Zink, R. M. 2002. Towards a framework for understanding the evolution of avian migration. *Journal of Avian Biology*, 33: 433-436.

A N E X O S

ANEXO I. Lista de claves de Proyectos y Responsables que proveyeron parte de los registros de *Leptonycteris curasoae* y *Leptonycteris nivalis* para realizar el análisis de sus nichos ecológicos estacionales, los cuales están disponibles en las bases de datos del SISTEMA NACIONAL DE INFORMACIÓN SOBRE BIODIVERSIDAD (SNIB). Esta información fue proporcionada por la COMISIÓN NACIONAL PARA EL CONOCIMIENTO Y USO DE LA BIODIVERSIDAD (CONABIO).

Dr. Víctor Sánchez Cordero. 1998. Mamíferos de Veracruz. Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto **No. A 26**. México, D. F.

Dr. Héctor Takeshi Arita Watanabe. 1997. Formación de una base de datos para el Atlas Mastozoológico de México. Laboratorio de Ecología de Mamíferos, Departamento de Ecología Funcional y Aplicada. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto **No. A 3**. México, D. F.

Dr. José Alejandro Velázquez Montes. 1998. Análisis de la heterogeneidad ambiental y conectividad de las áreas naturales del sur del Valle de México. Laboratorio de Biogeografía y Sinecología, Departamento de Biología. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto **No. B 144**. México, D. F.

M. en C. Álvaro René Miranda García. 1997. Deforestación y fragmentación del hábitat: consecuencias ecológicas sobre la afauna de mamíferos de la selva tropical estacional. Laboratorio de Ecología de Mamíferos, Departamento de Ecología Funcional y Aplicada. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto **No. B 33**. México, D. F.

M. en C. Livia León Paniagua. 1999. Distribución geográfica de las aves y los mamíferos del estado de Querétaro. Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Departamento de Biología. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto **No. H 160**. México, D. F.

- M. en C. Armando Jesús Contreras Balderas. 2000. Estudio taxonómico de las aves y mamíferos del Valle Cuatrociénegas, Coahuila, México. Laboratorio de Ornitología, Departamento de Zoología de Vertebrados. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto **No. H 291**. México, D. F.
- Dr. José Ramírez Pulido. 1999. Biodiversidad mastozoológica del Eje Volcánico Transversal. Laboratorio de Zoología, Departamento de Biología. División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto **No. J 121**. México, D. F.
- M. en C. Livia León Paniagua. 1999. Computarización de las colecciones del Museo de zoología "Alfonso L. Herrera" para su incorporación a la REMIB: Fase I. Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Departamento de Biología. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto **No. J 123**. México, D. F.
- Dr. Víctor Sánchez Cordero. 2000. Diversidad y distribución mastofaunística en las regiones prioritarias para la conservación del estado de Oaxaca. Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto **No. L 47**. México, D. F.
- Dr. Ricardo López Wilchis. 1998. Bases de datos de mamíferos de México depositados en colecciones de Estados Unidos y Canadá. Laboratorio de Zoología, Departamento de Biología. División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto **No. P 130**. México, D. F.
- M. en C. Ticul Álvarez Solórzano. 1998. Biodiversidad de los mamíferos en el Estado de Michoacán. Laboratorio de cordados terrestres. Departamento de Zoología. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto **No. P 20**. México, D. F.

- Dr. Jorge Ignacio Servín Martínez. Los mamíferos del estado de Durango, México. Centro Regional-Durango. Instituto de Ecología A. C.. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto **No. P 64**. México, D. F.
- M. en C. Arturo Jiménez Guzmán. 1998. Mamíferos de Nuevo León: distribución y taxonomía. Laboratorio de Mastozoología, Departamento de Zoología de Vertebrados. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto **No. P 8**. México, D. F.
- Dr. Migue Ángel Briones Salas. 2001. Los mamíferos de la región Sierra Norte de Oaxaca, México. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional-Oaxaca. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto **No. R 104**. México, D. F.

ANEXO II. Mapas mensuales de los modelos de distribución de los murciélagos migratorios *Leptonycteris yerbabuena*.

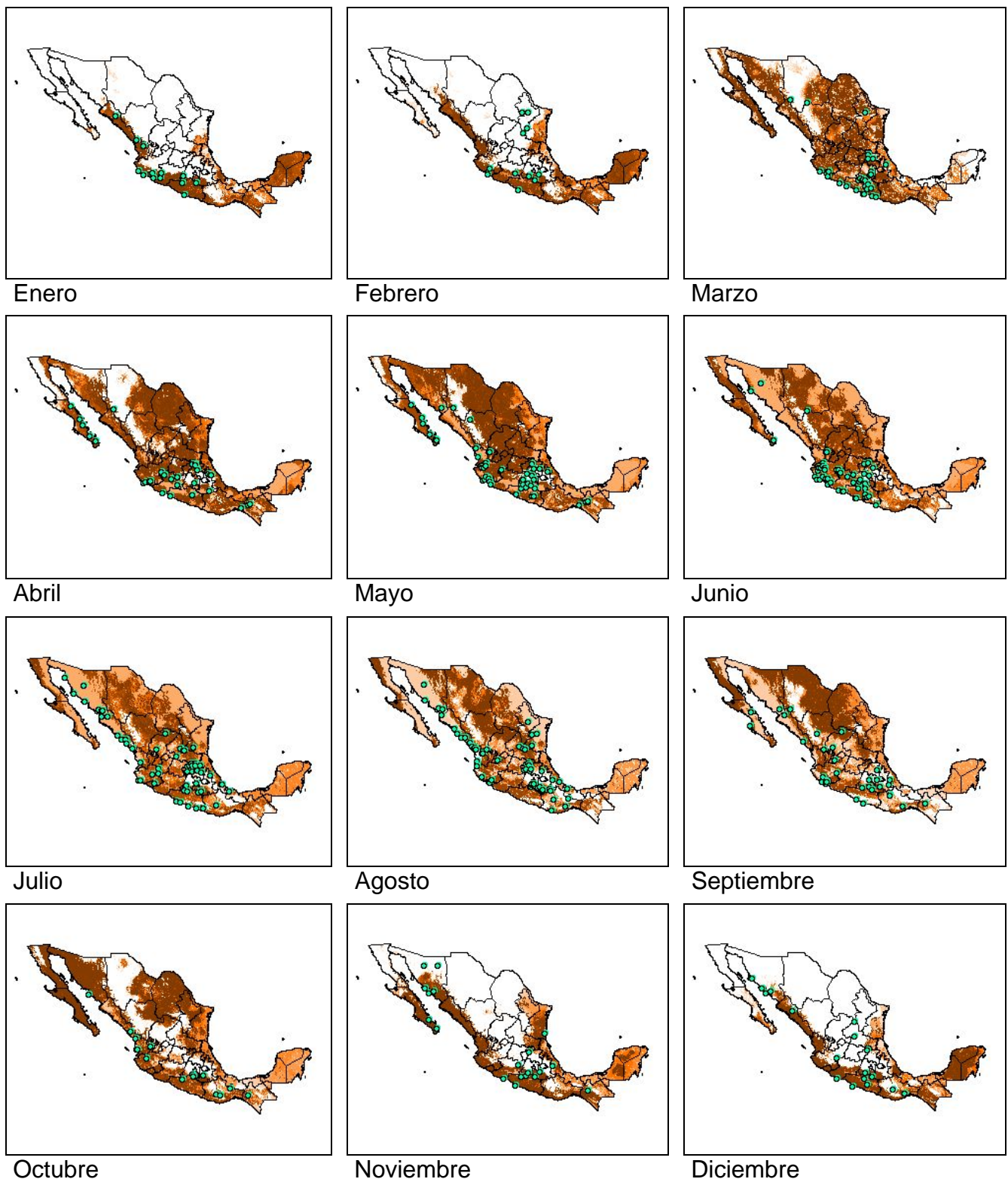


Figura 17.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris yerbabuena*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **enero** sobre cada uno de los meses del año, también se sobreponen los puntos de ocurrencia mensuales de la especie.

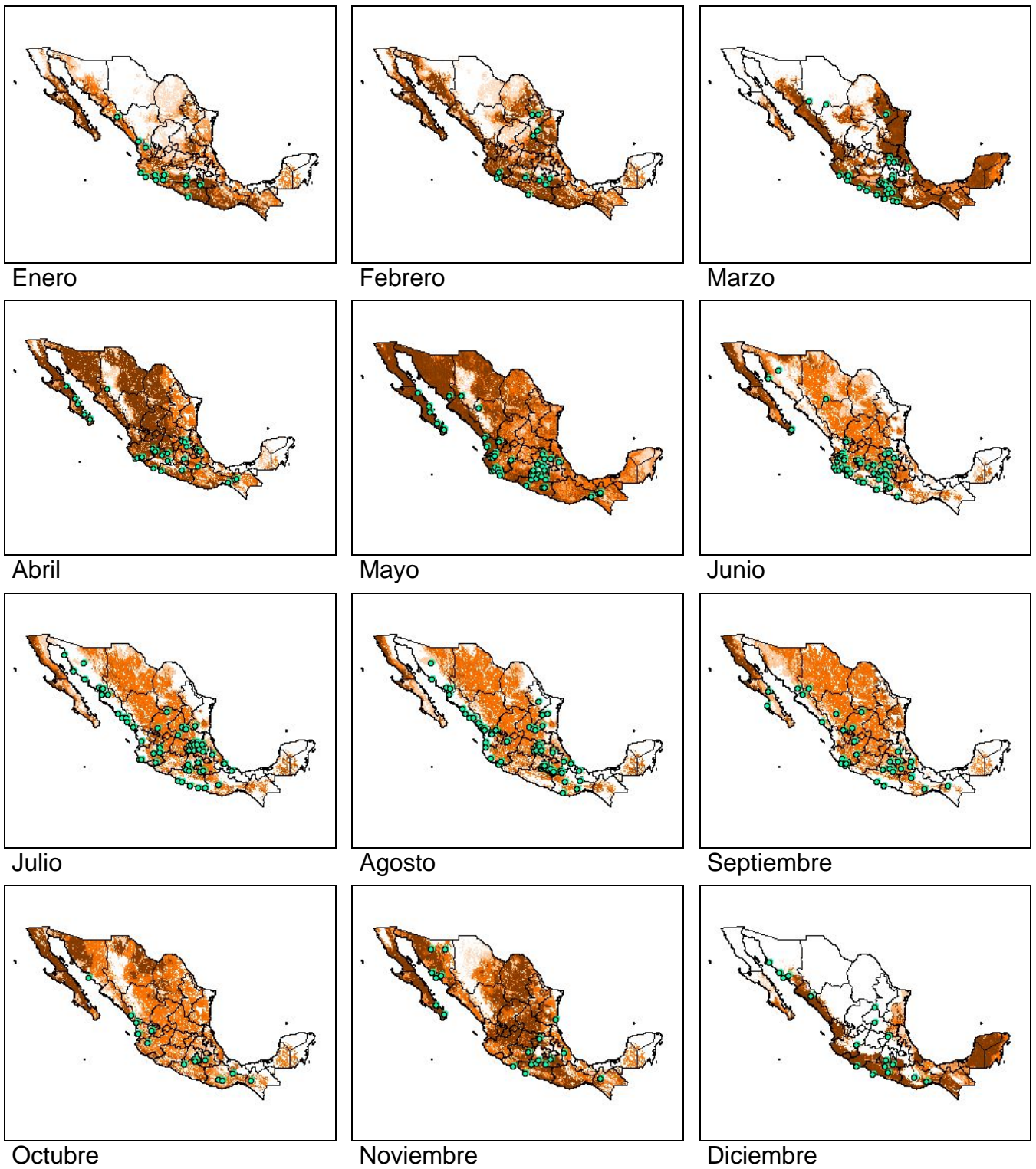
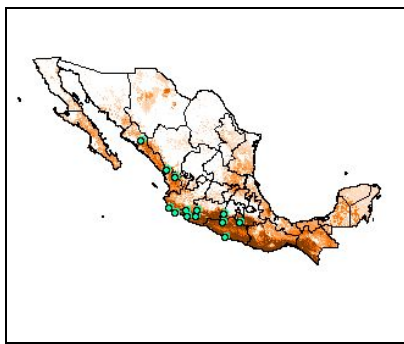
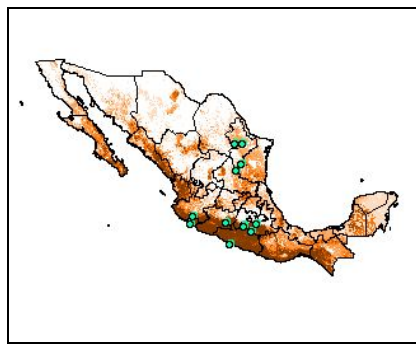


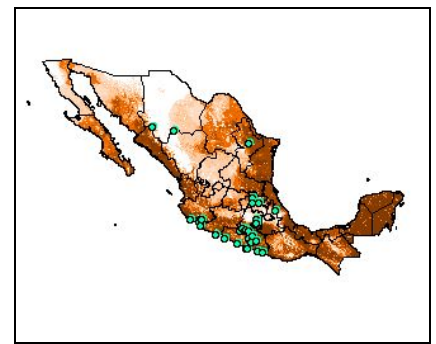
Figura 18.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris yerbabuenae*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **febrero** sobre cada uno de los meses del año, también se sobreponen los puntos de ocurrencia mensuales de la especie.



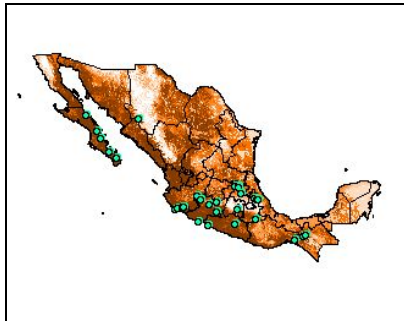
Enero



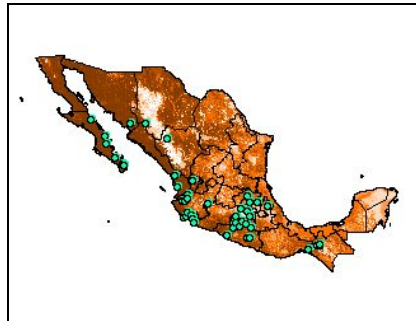
Febrero



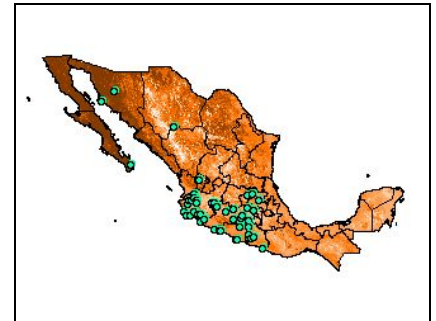
Marzo



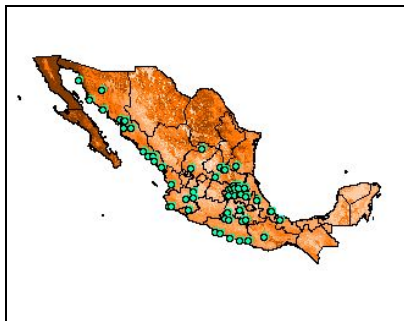
Abril



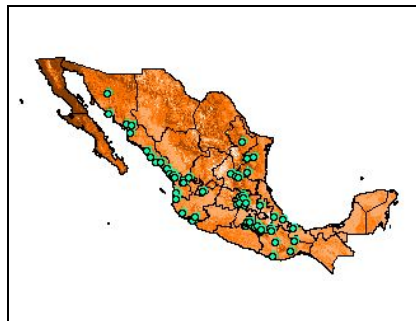
Mayo



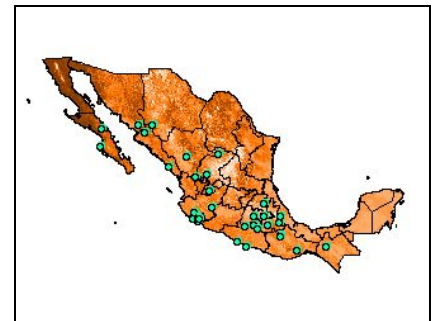
Junio



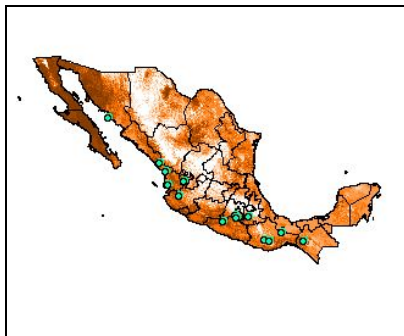
Julio



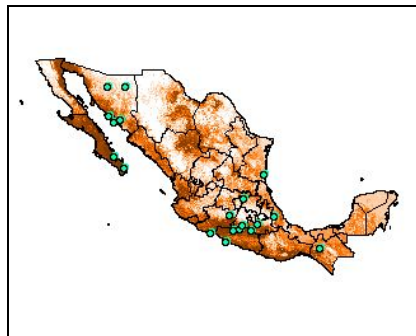
Agosto



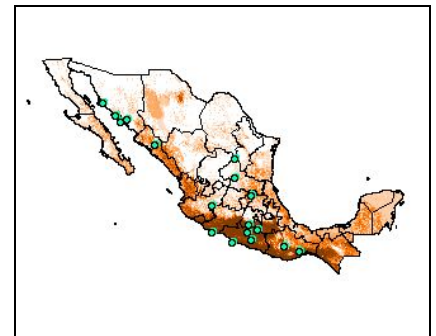
Septiembre



Octubre



Noviembre



Diciembre

Figura 19.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris yerbabuena*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **marzo** sobre cada uno de los meses del año, también se sobreponen los puntos de ocurrencia mensuales de la especie.

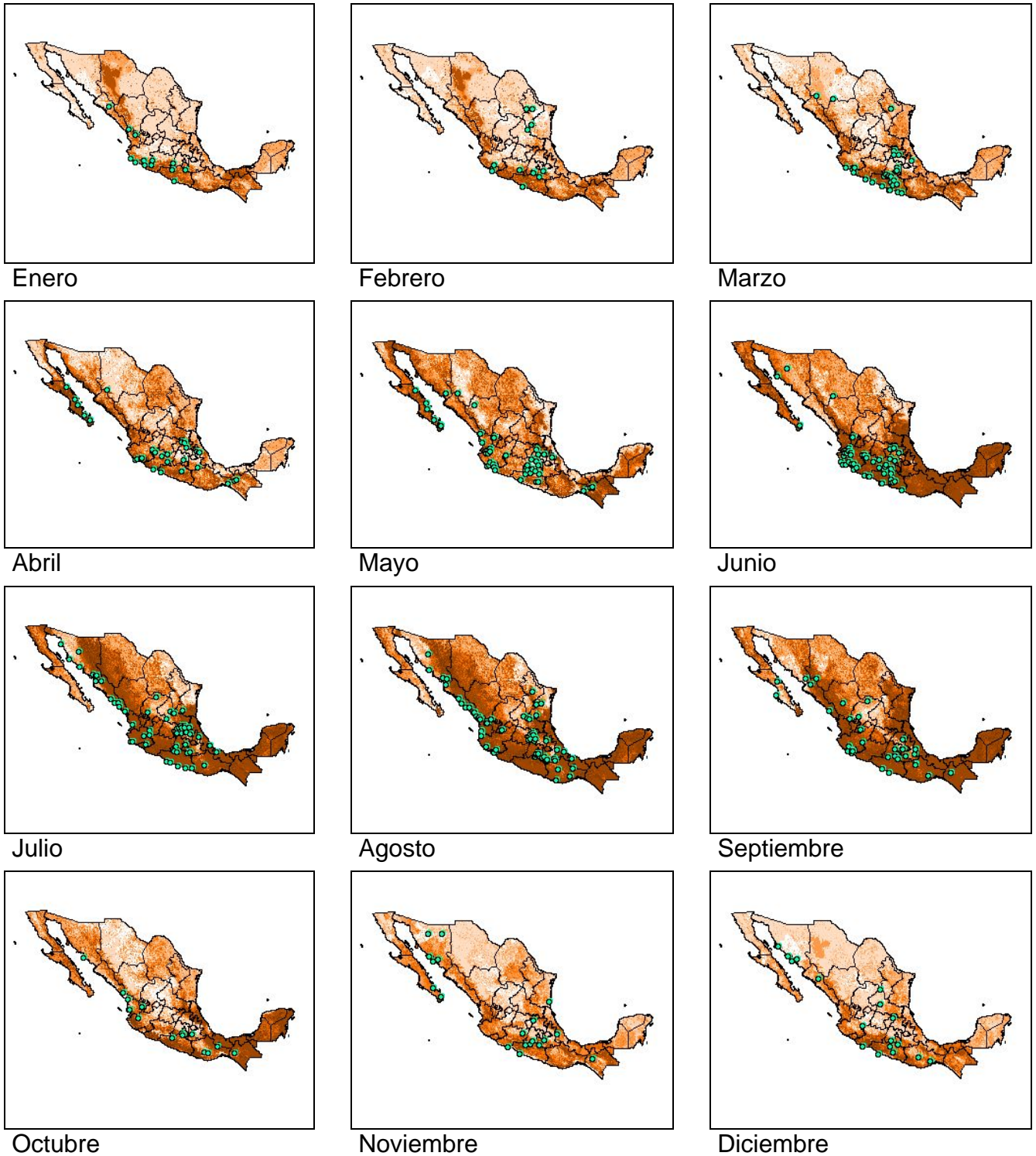
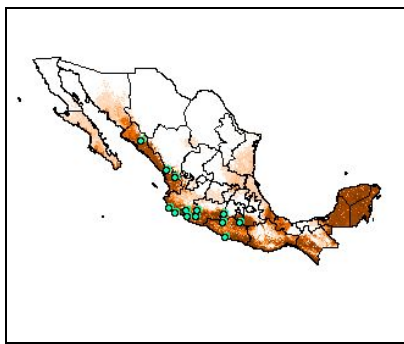
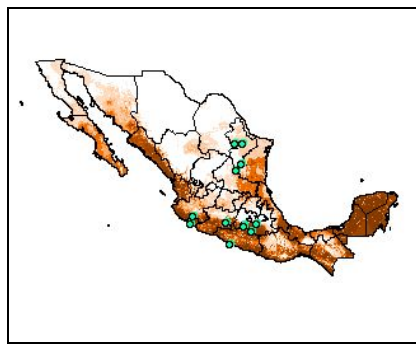


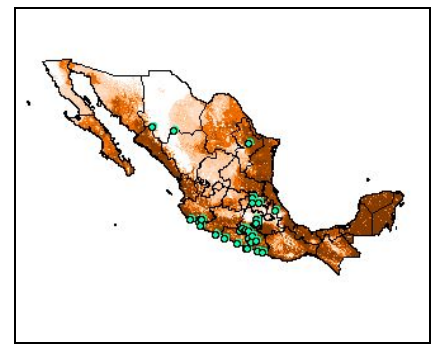
Figura 20.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris yerbabuena*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **abril** sobre cada uno de los meses del año, también se sobrepone los puntos de ocurrencia mensuales de la especie.



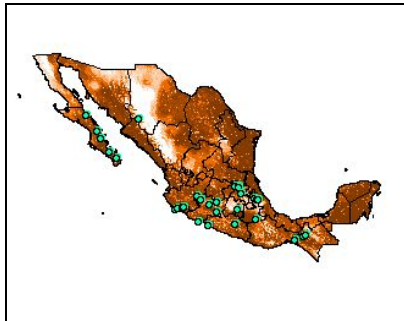
Enero



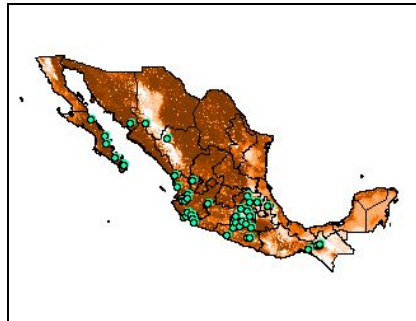
Febrero



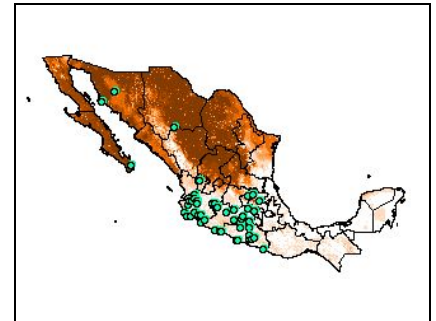
Marzo



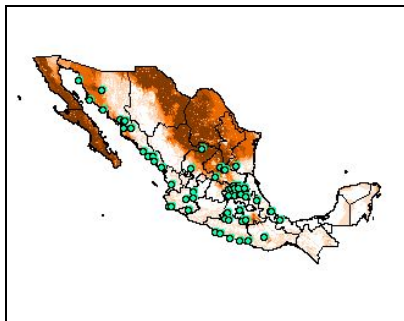
Abril



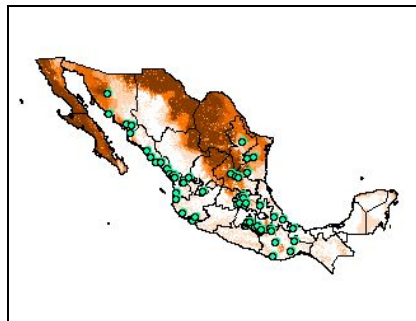
Mayo



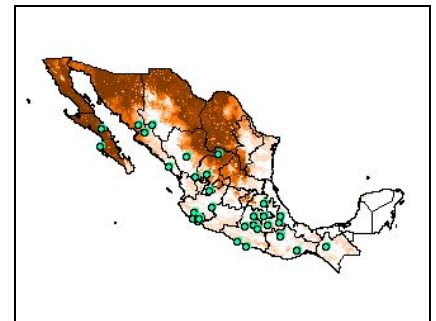
Junio



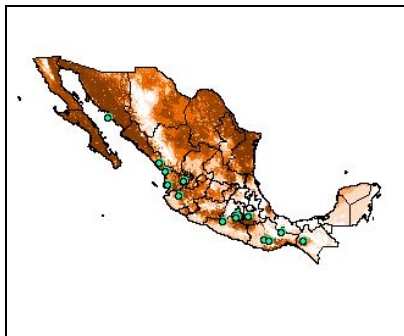
Julio



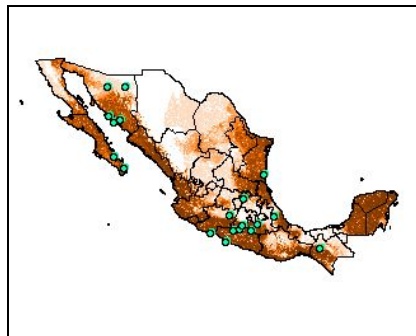
Agosto



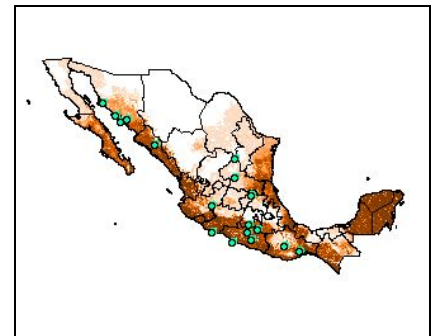
Septiembre



Octubre



Noviembre



Diciembre

Figura 21.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris yerbabuena*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **mayo** sobre cada uno de los meses del año, también se sobrepone los puntos de ocurrencia mensuales de la especie.

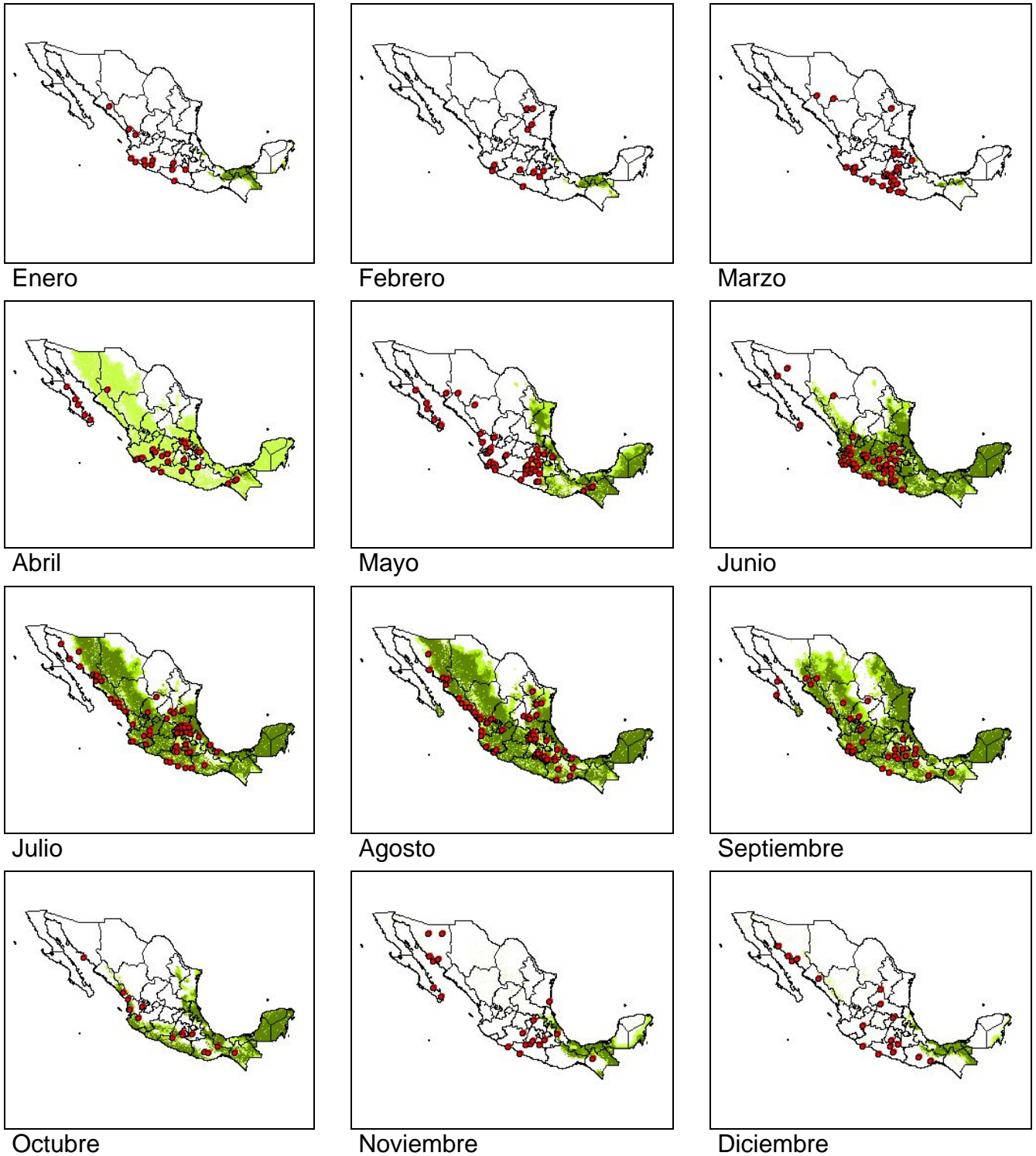


Figura 22.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris yerbabuena*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **junio** sobre cada uno de los meses del año, también se sobrepone los puntos de ocurrencia mensuales de la especie.

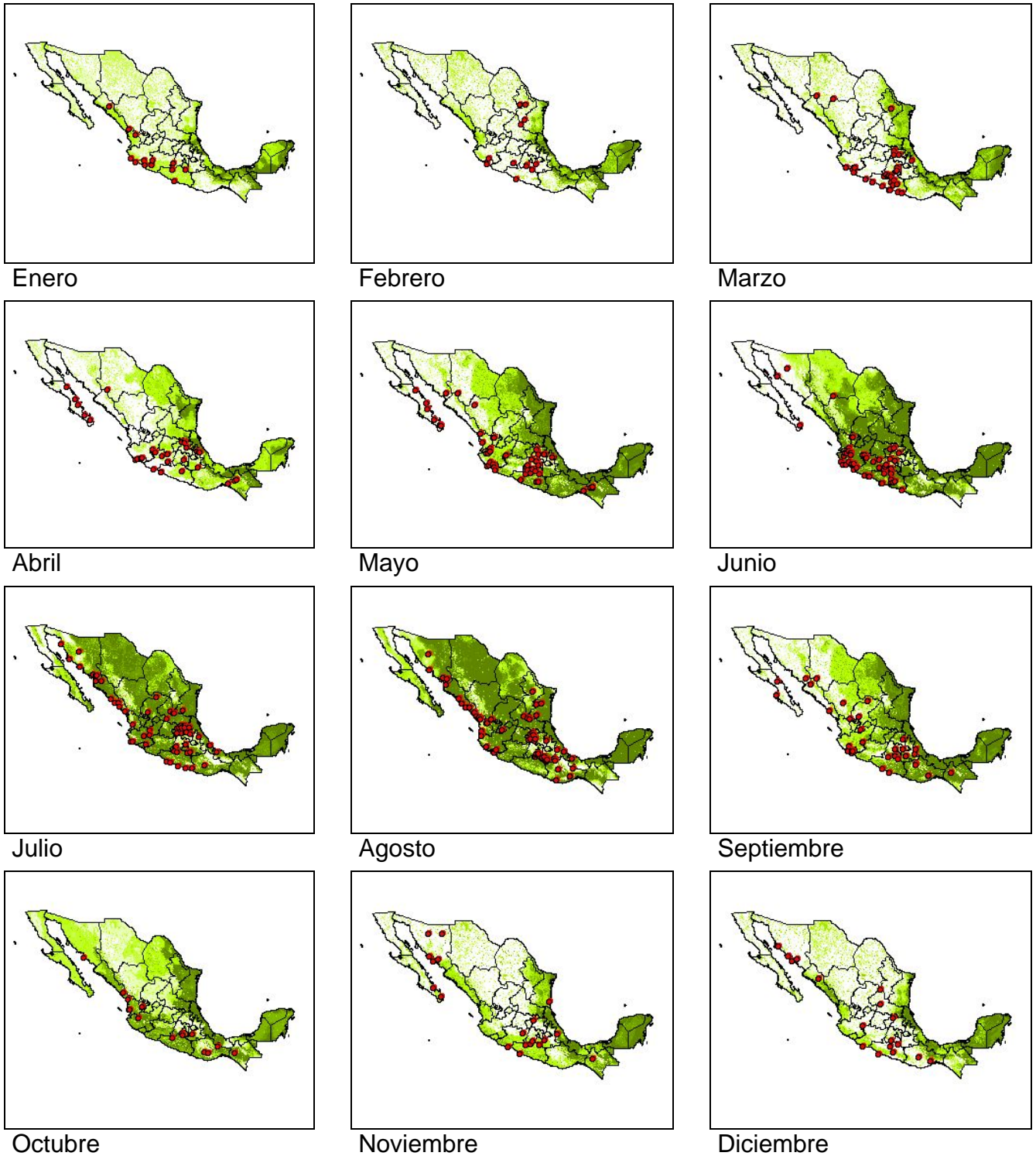
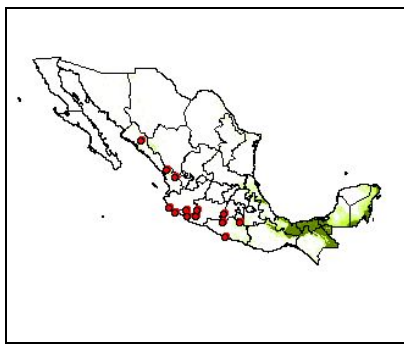
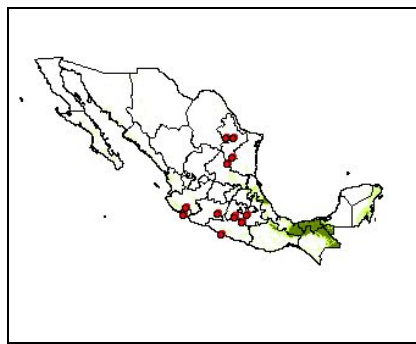


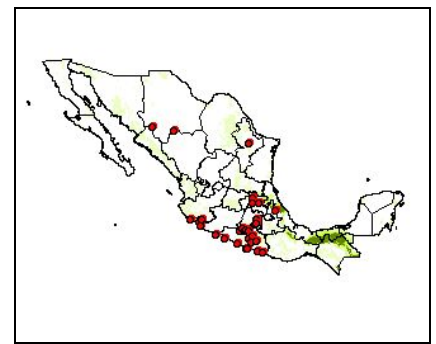
Figura 23.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris yerbabuena*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **julio** sobre cada uno de los meses del año, también se sobreponen los puntos de ocurrencia mensuales de la especie.



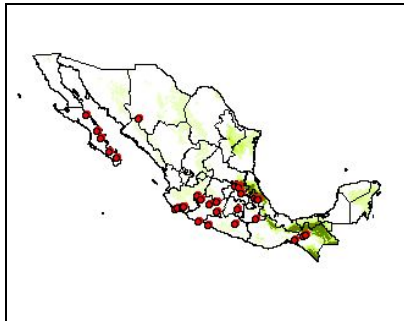
Enero



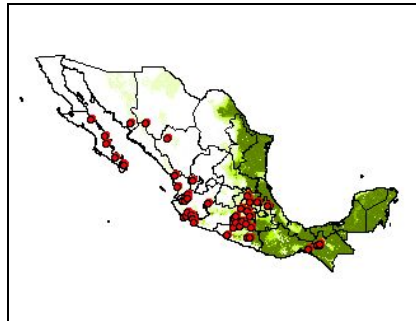
Febrero



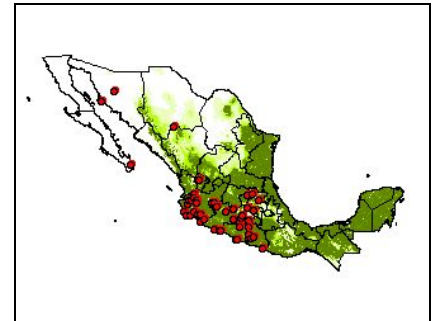
Marzo



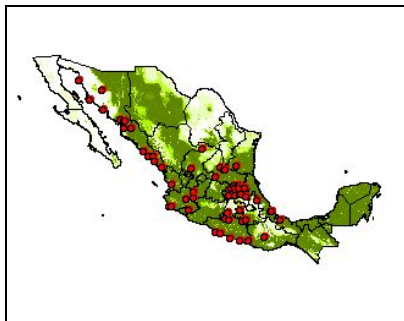
Abril



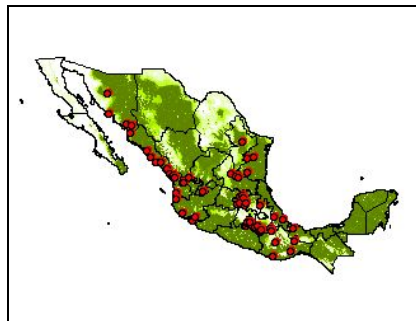
Mayo



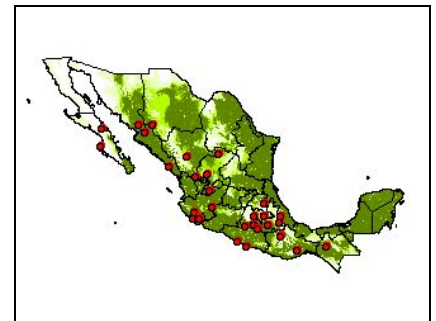
Junio



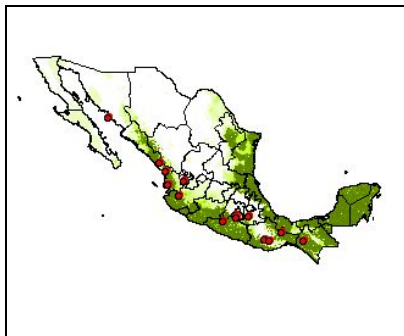
Julio



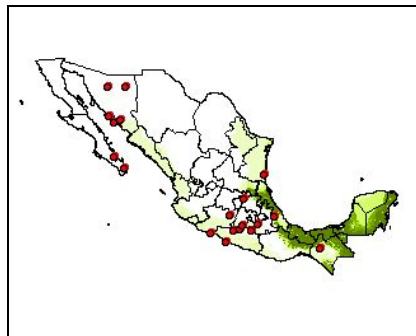
Agosto



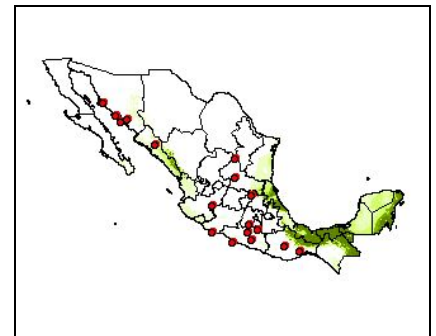
Septiembre



Octubre



Noviembre



Diciembre

Figura 24.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris yerbabuena*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **agosto** sobre cada uno de los meses del año, también se sobrepone los puntos de ocurrencia mensuales de la especie.

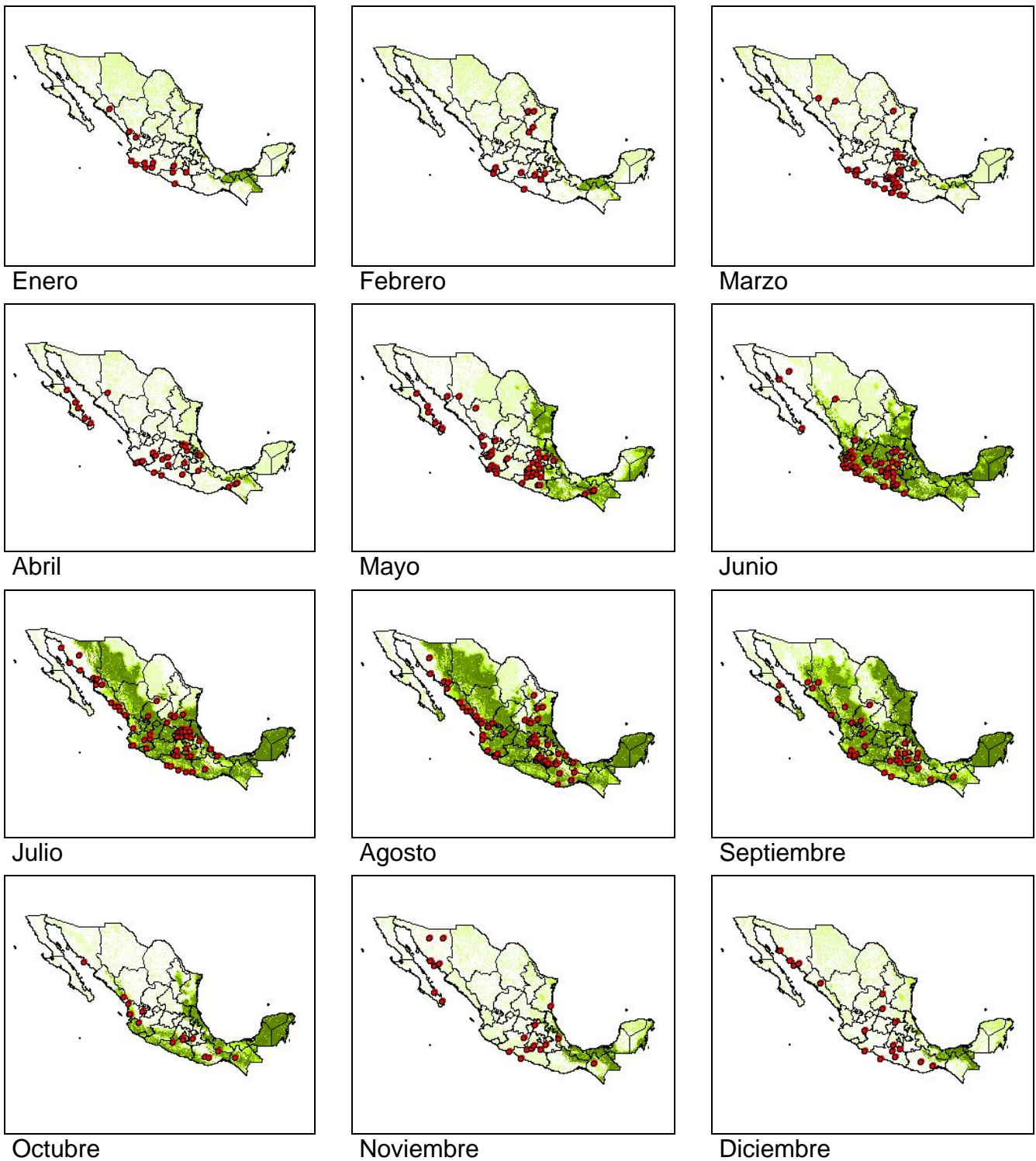


Figura 25.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris yerbabuena*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **septiembre** sobre cada uno de los meses del año, también se sobrepone los puntos de ocurrencia mensuales de la especie.

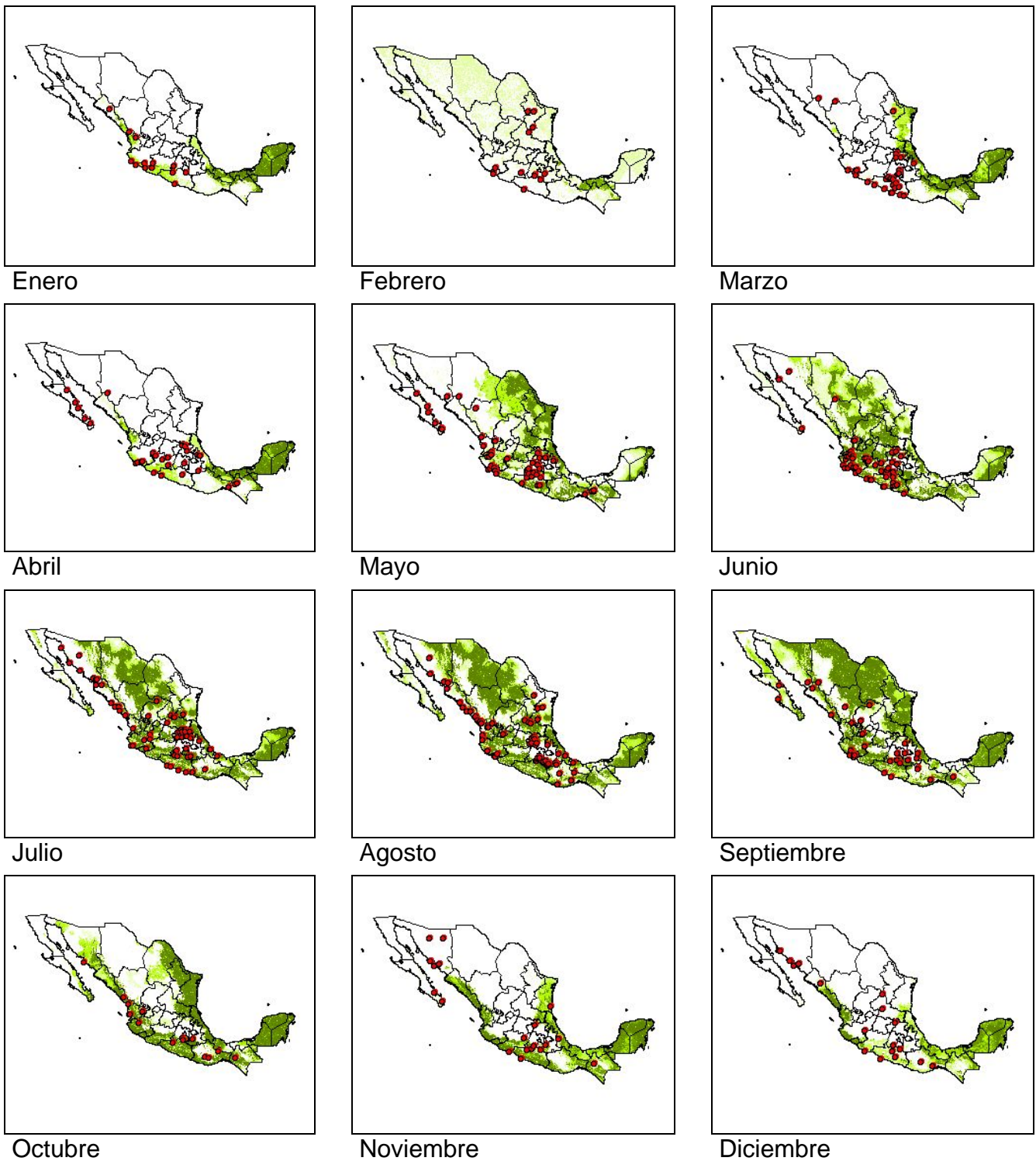


Figura 26.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris yerbabuena*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **octubre** sobre cada uno de los meses del año, también se sobrepone los puntos de ocurrencia mensuales de la especie.

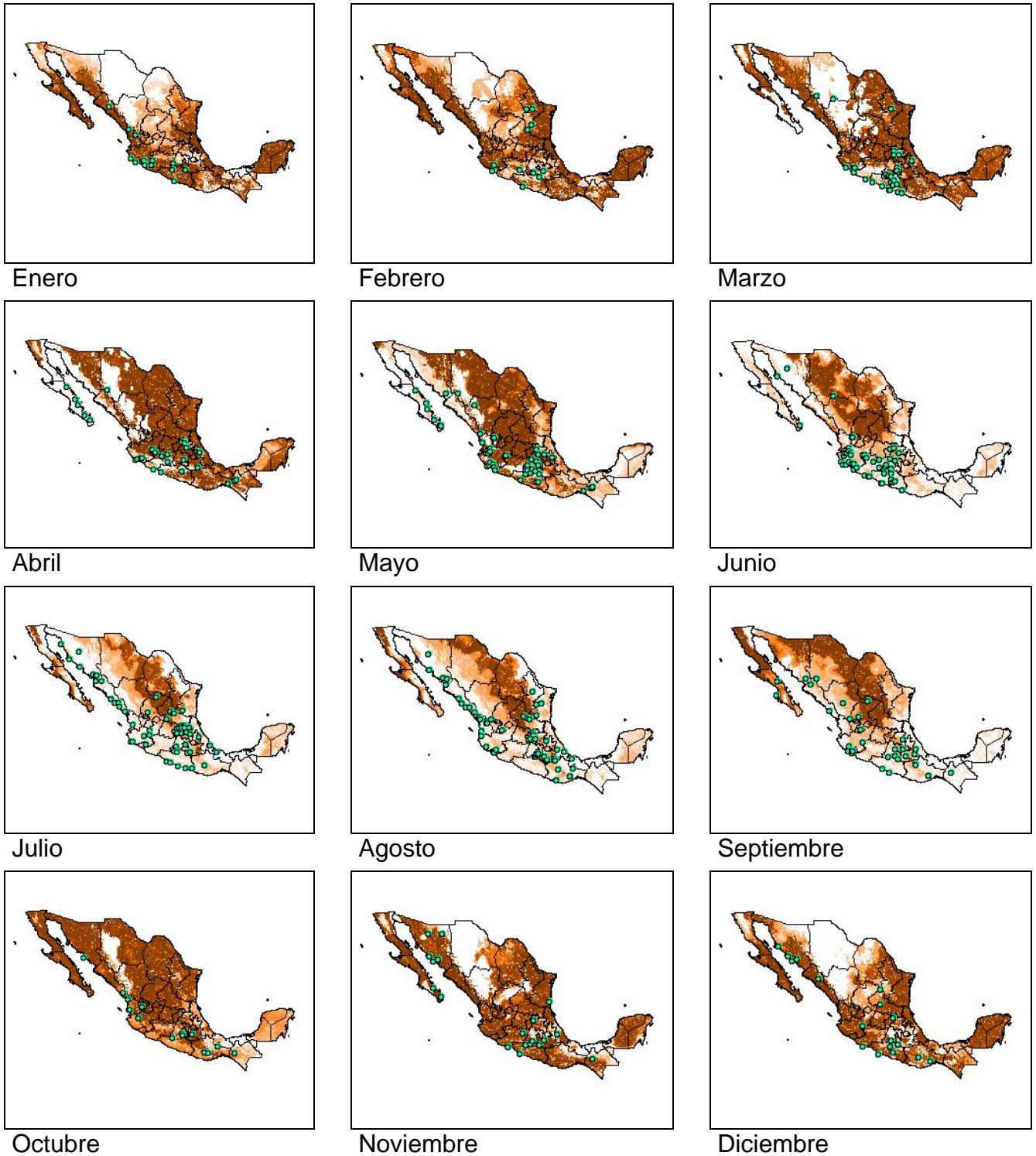


Figura 27.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris yerbabuena*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **noviembre** sobre cada uno de los meses del año, también se sobrepone los puntos de ocurrencia mensuales de la especie.

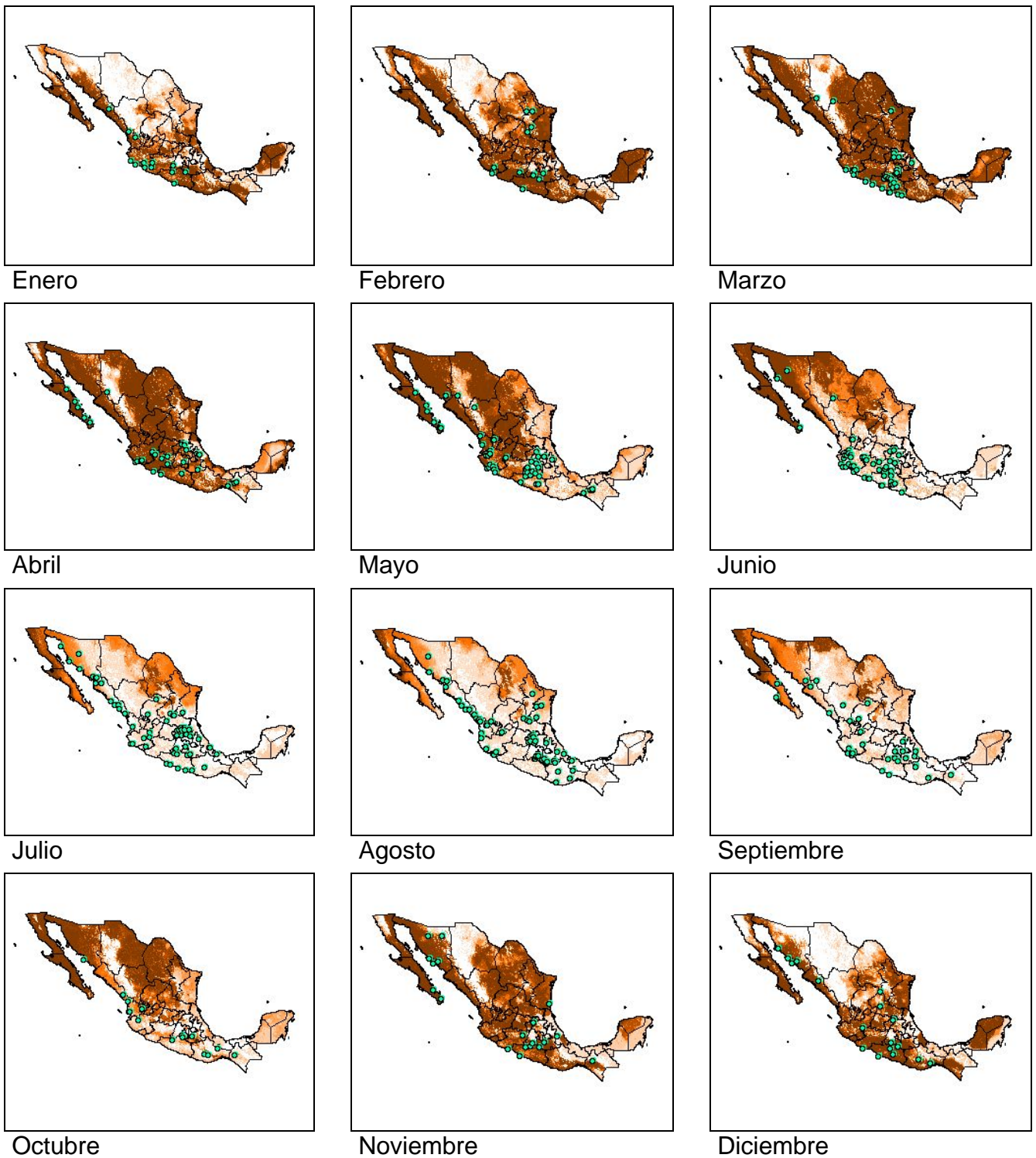


Figura 28.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris yerbabuena*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **diciembre** sobre cada uno de los meses del año, también se sobrepone los puntos de ocurrencia mensuales de la especie.

ANEXO III. Mapas mensuales de los modelos de distribución de los murciélagos migratorios *Leptonycteris nivalis*.

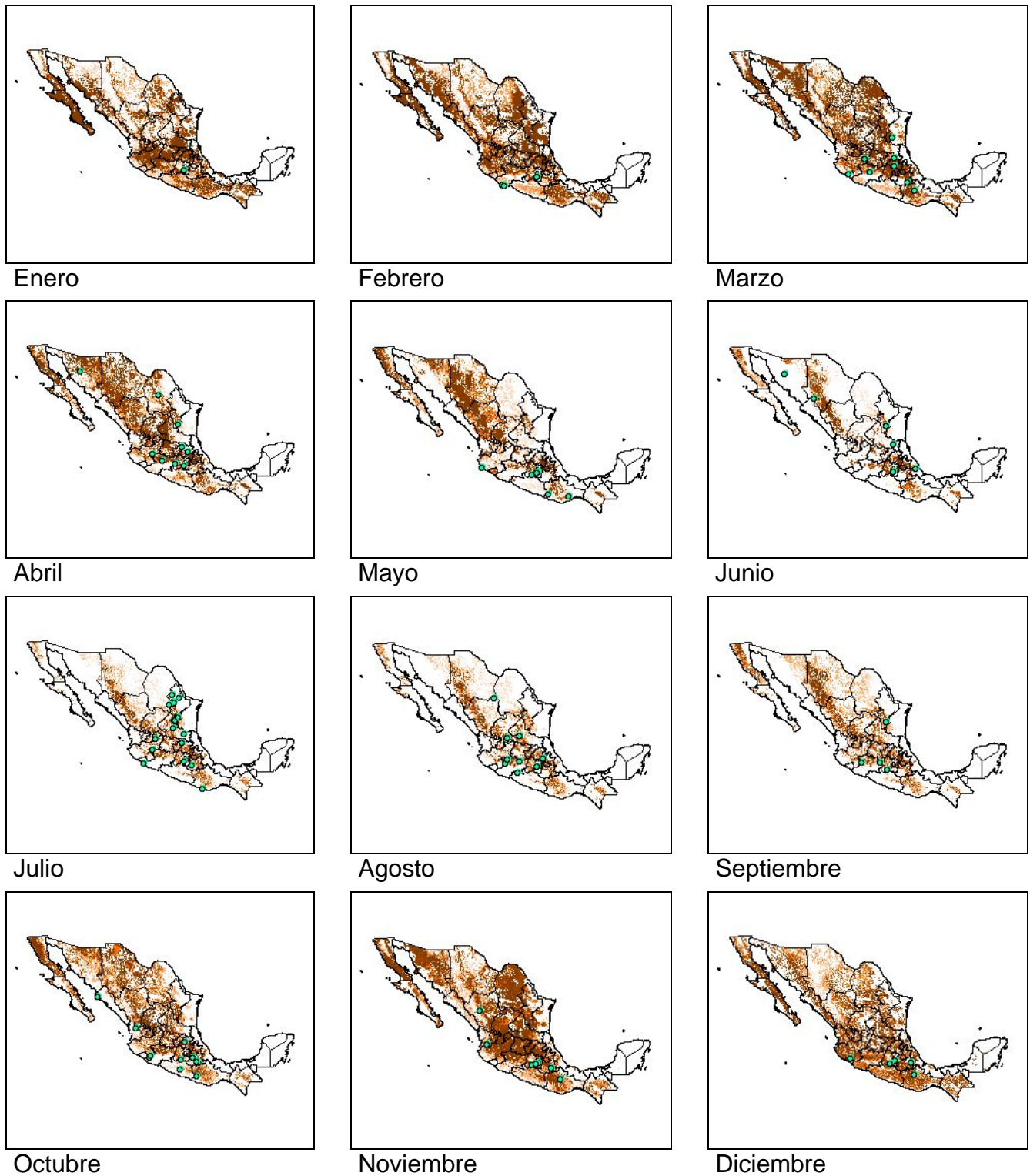


Figura 29.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris nivalis*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **enero** sobre cada uno de los meses del año, además se sobreponen los puntos de ocurrencia mensuales de la especie.

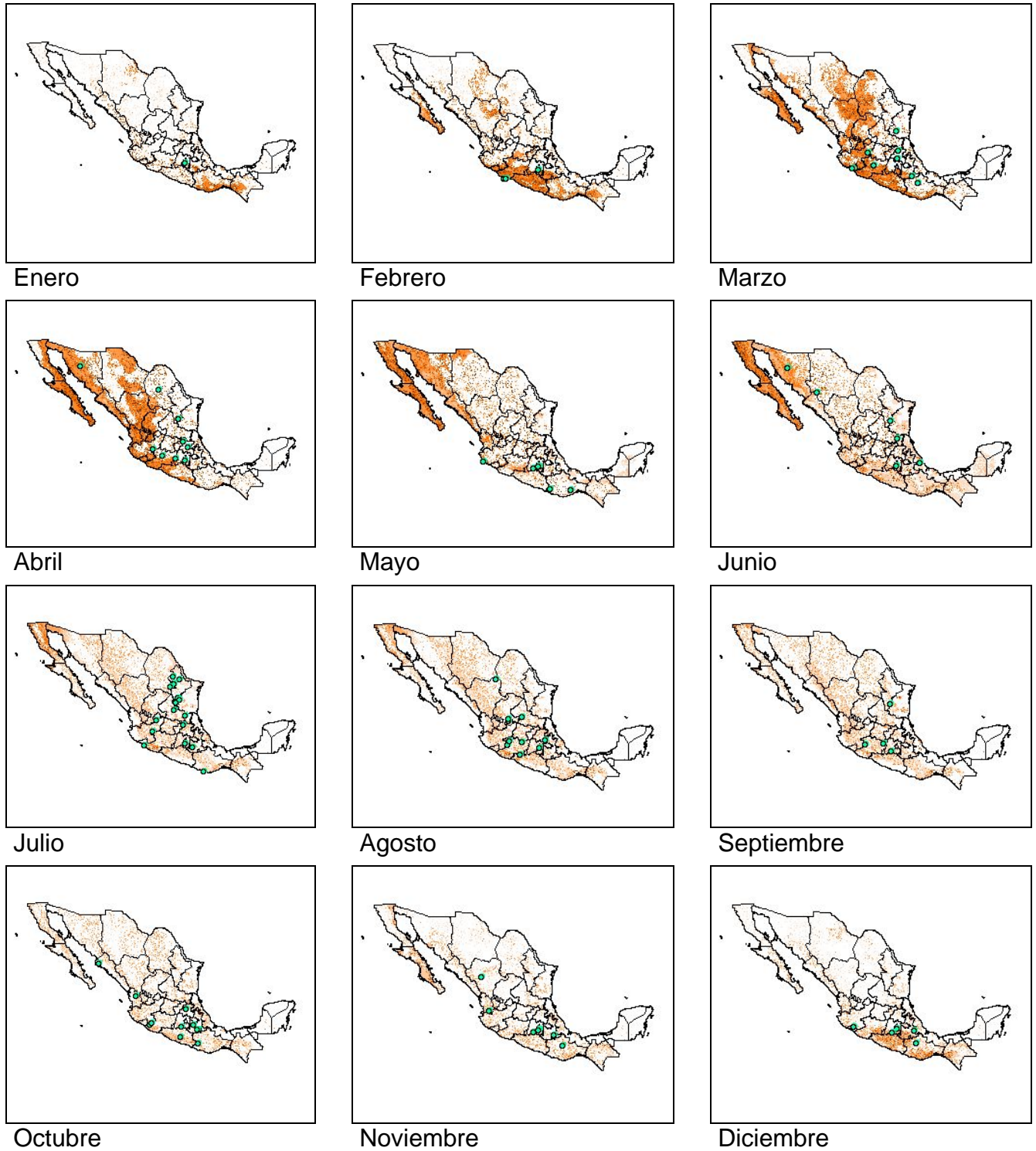


Figura 30.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris nivalis*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **febrero** sobre cada uno de los meses del año, además se sobrepone los puntos de ocurrencia mensuales de la especie.

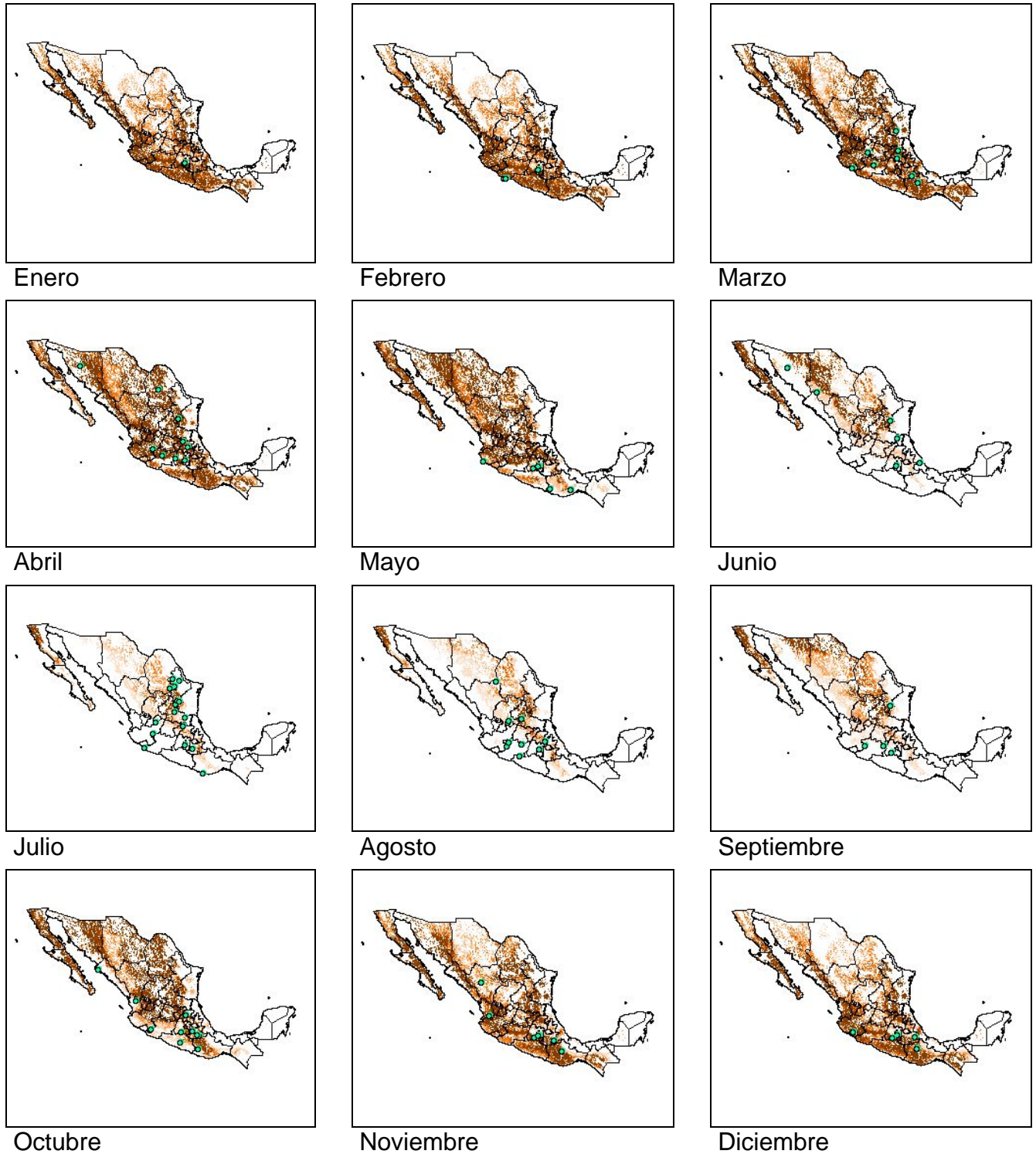


Figura 31.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris nivalis*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **marzo** sobre cada uno de los meses del año, además se sobreponen los puntos de ocurrencia mensuales de la especie.

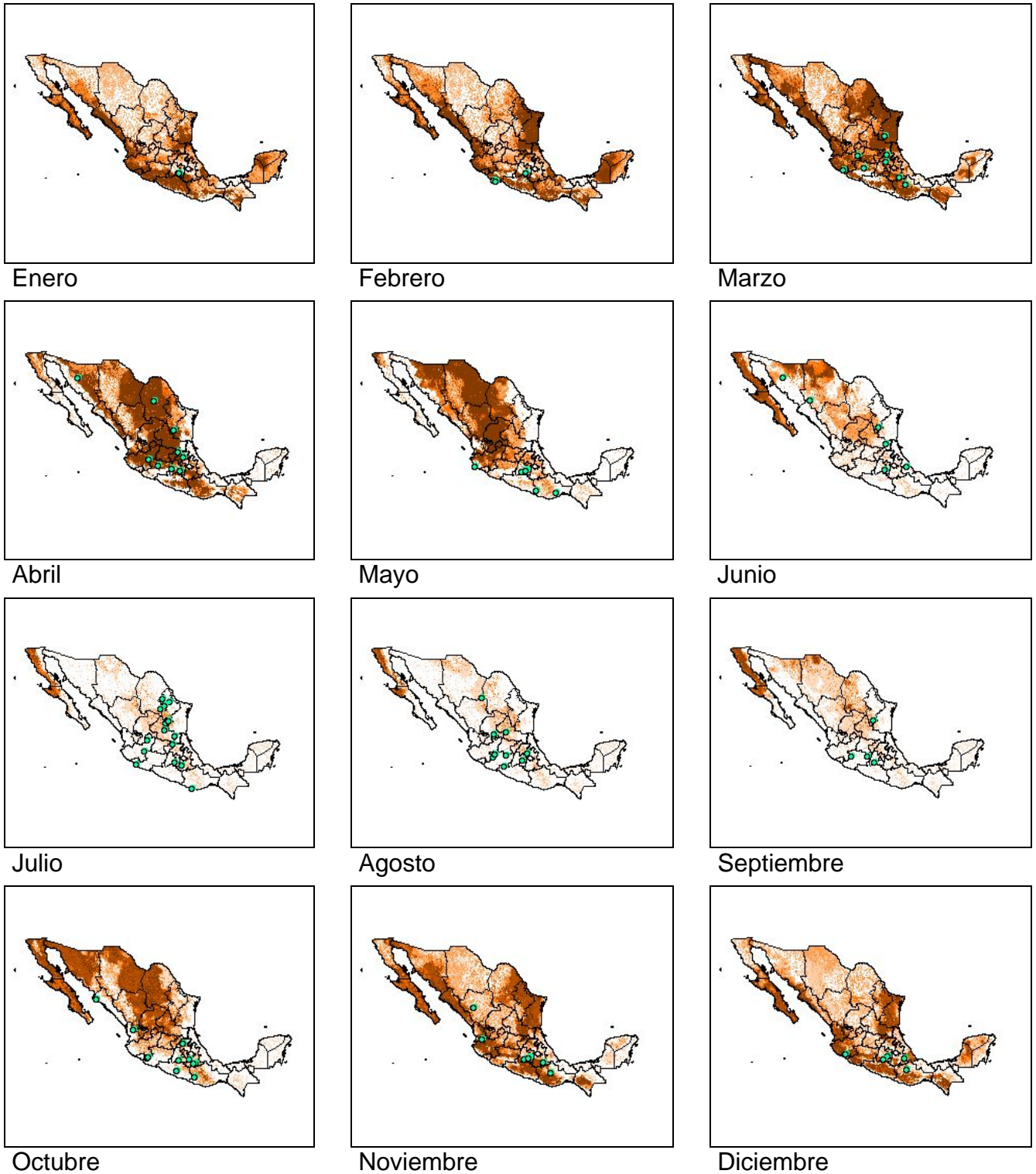
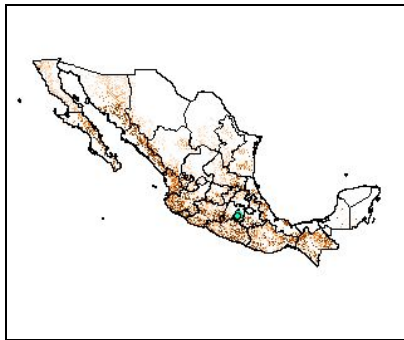
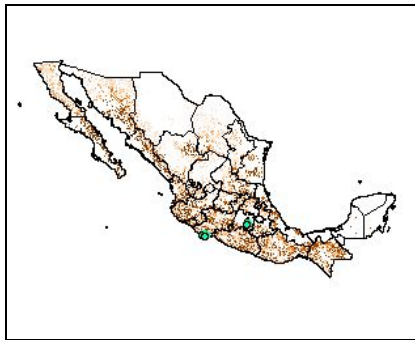


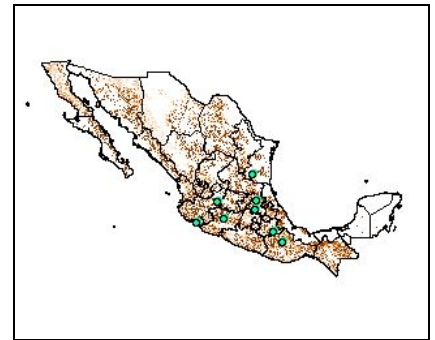
Figura 32.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris nivalis*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **abril** sobre cada uno de los meses del año, además se sobreponen los puntos de ocurrencia mensuales de la especie.



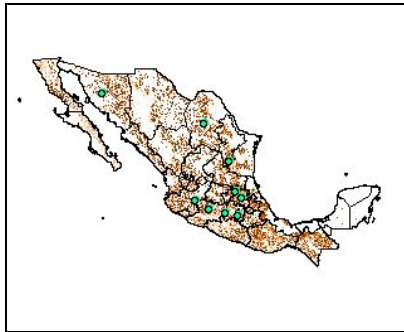
Enero



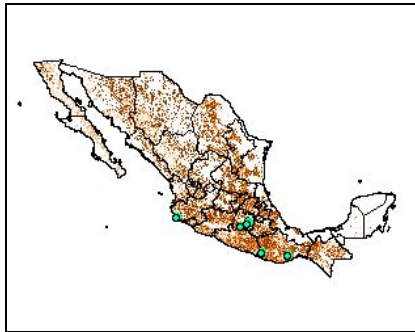
Febrero



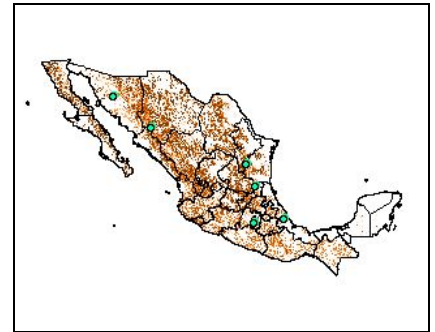
Marzo



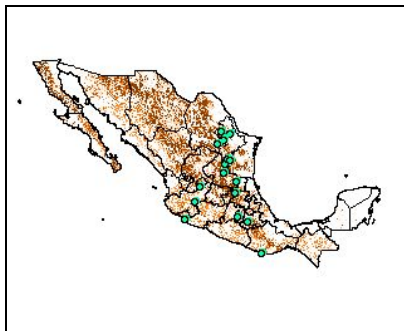
Abril



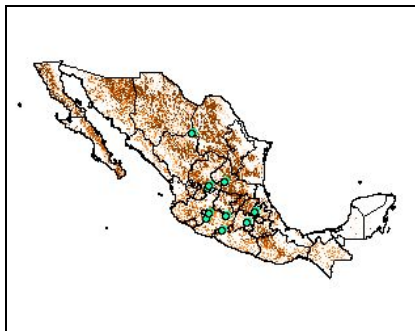
Mayo



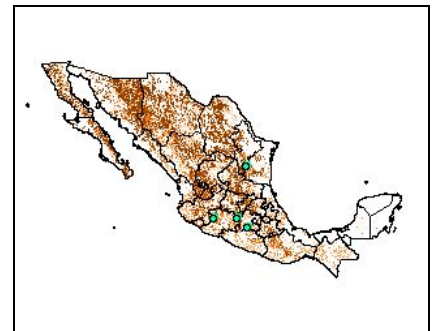
Junio



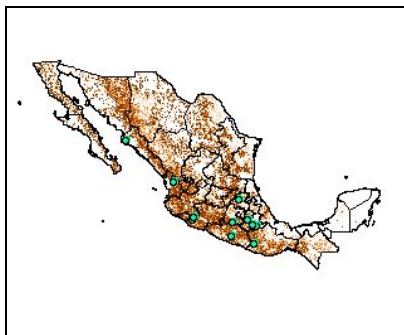
Julio



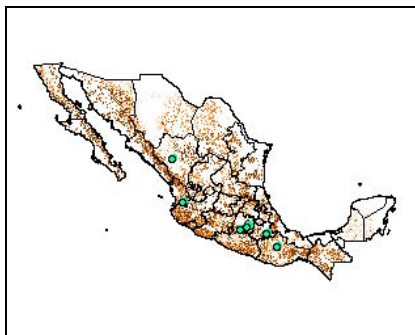
Agosto



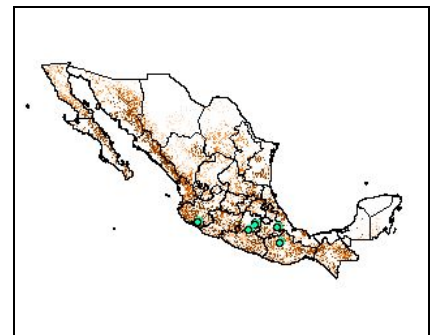
Septiembre



Octubre



Noviembre



Diciembre

Figura 33.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris nivalis*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **mayo** sobre cada uno de los meses del año, además se sobreponen los puntos de ocurrencia mensuales de la especie.

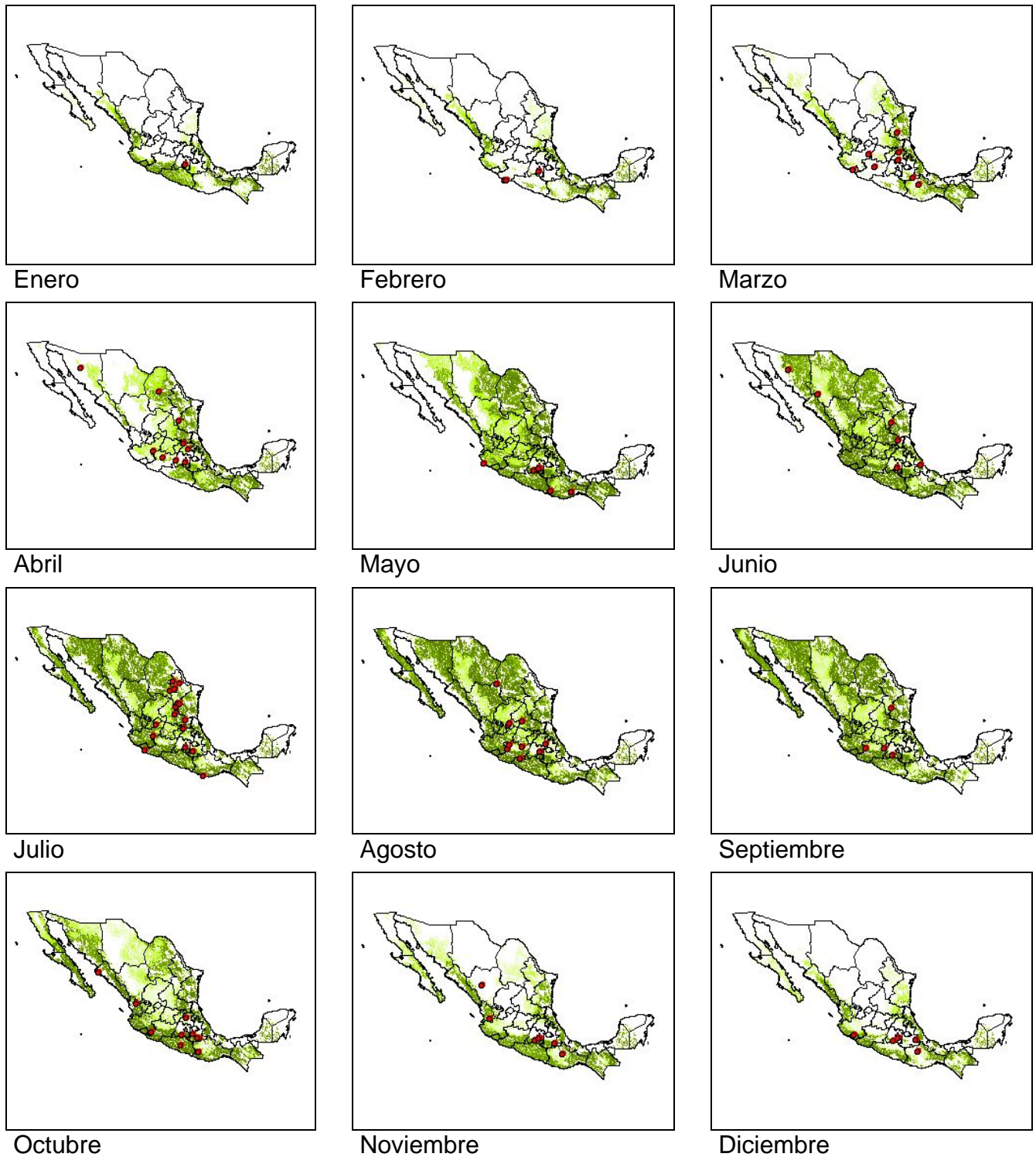


Figura 34.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris nivalis*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **junio** sobre cada uno de los meses del año, además se sobreponen los puntos de ocurrencia mensuales de la especie.

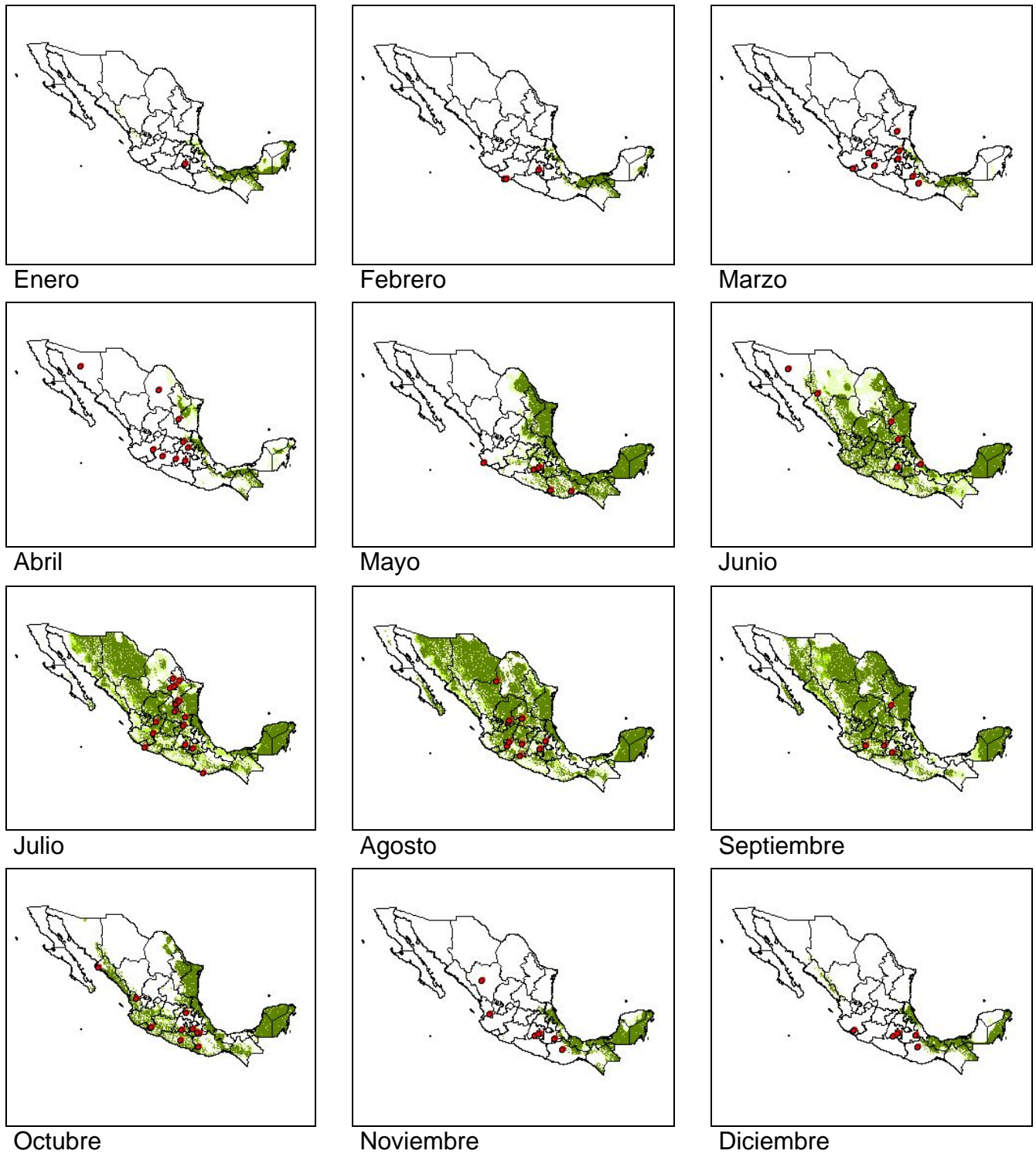
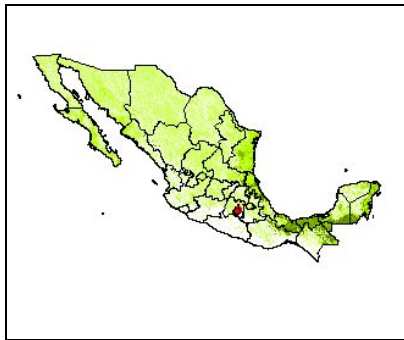
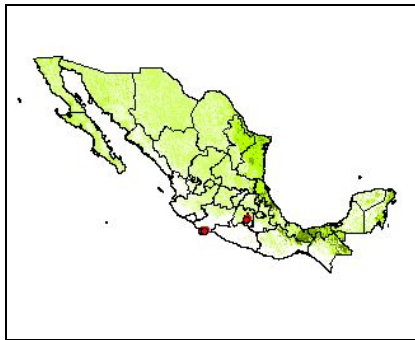


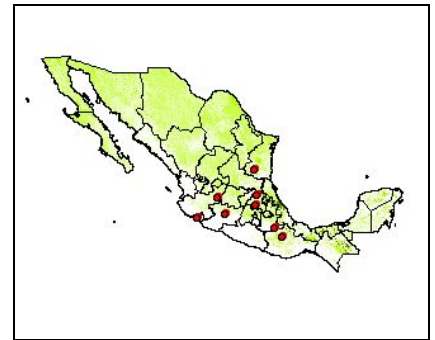
Figura 35.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris nivalis*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **julio** sobre cada uno de los meses del año, además se sobrepone los puntos de ocurrencia mensuales de la especie.



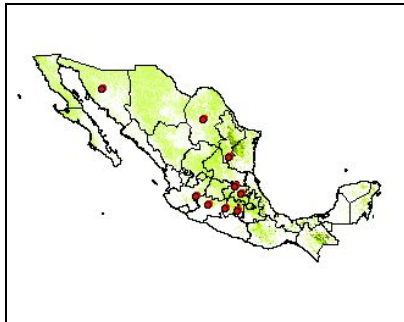
Enero



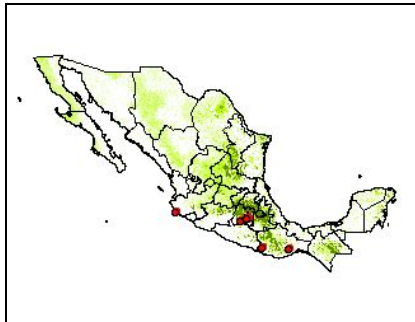
Febrero



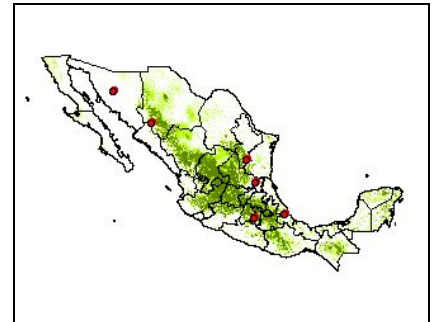
Marzo



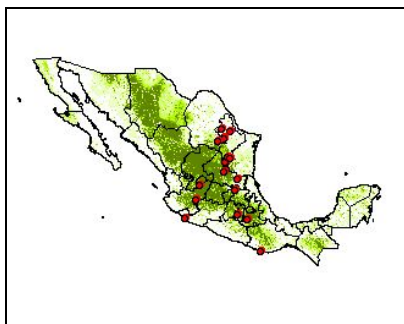
Abril



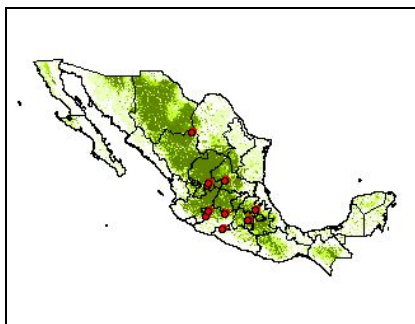
Mayo



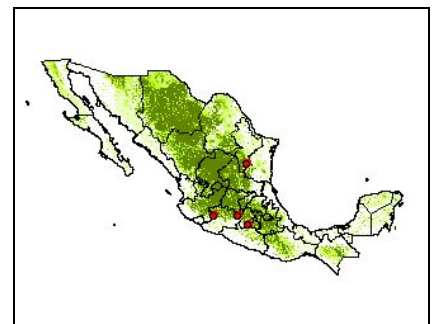
Junio



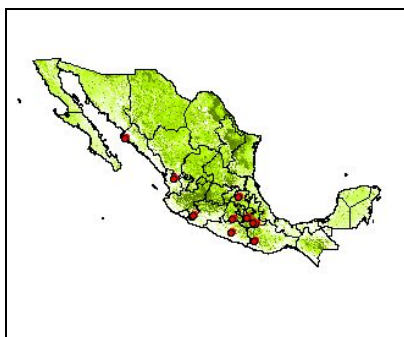
Julio



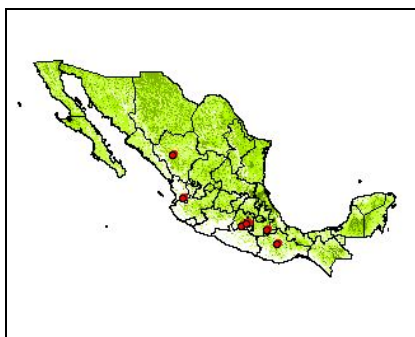
Agosto



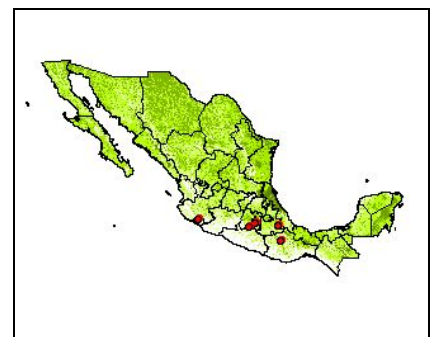
Septiembre



Octubre



Noviembre



Diciembre

Figura 36.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris nivalis*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **agosto** sobre cada uno de los meses del año, además se sobrepone los puntos de ocurrencia mensuales de la especie.

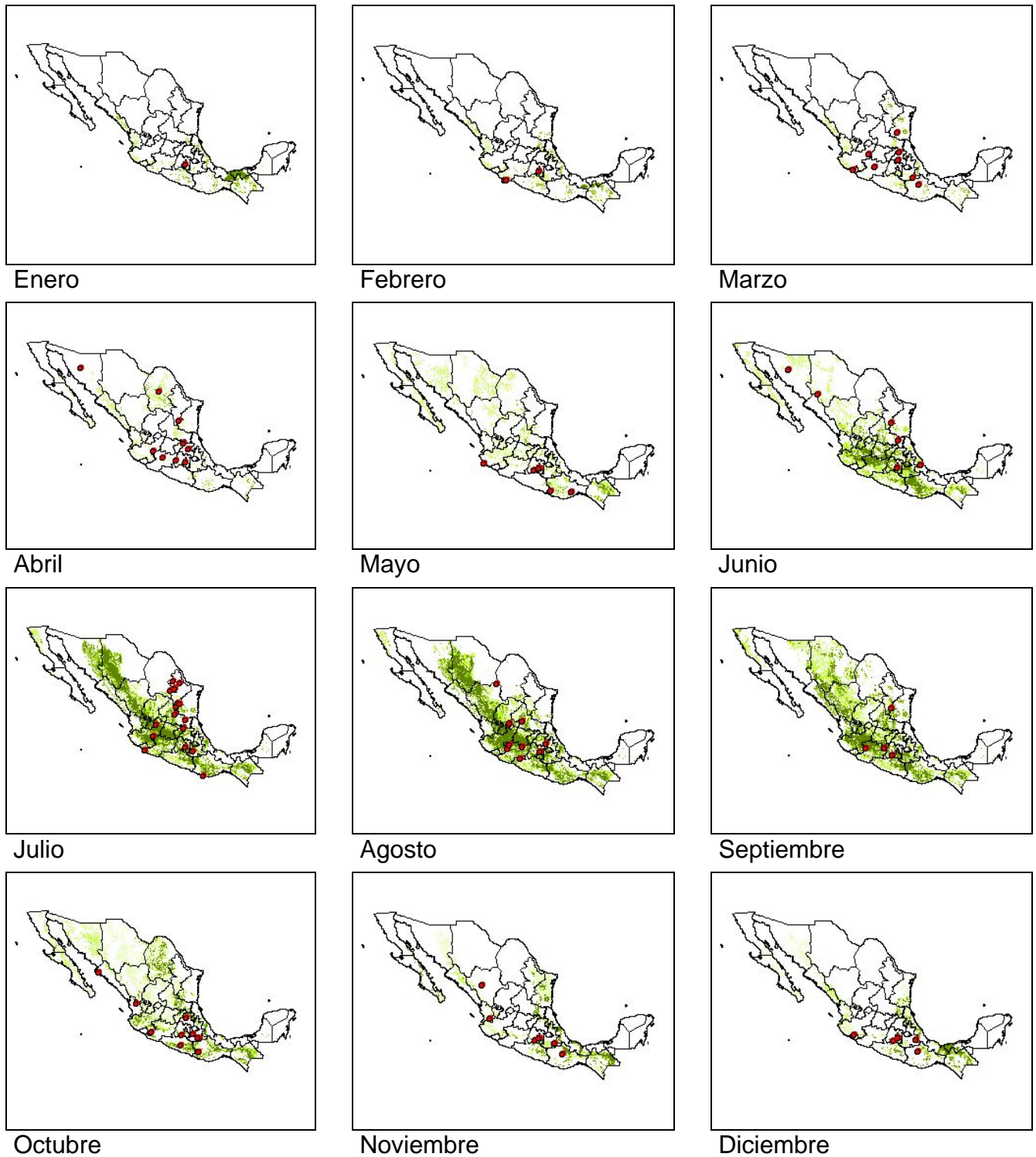


Figura 37.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris nivalis*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **septiembre** sobre cada uno de los meses del año, además se sobreponen los puntos de ocurrencia mensuales de la especie.

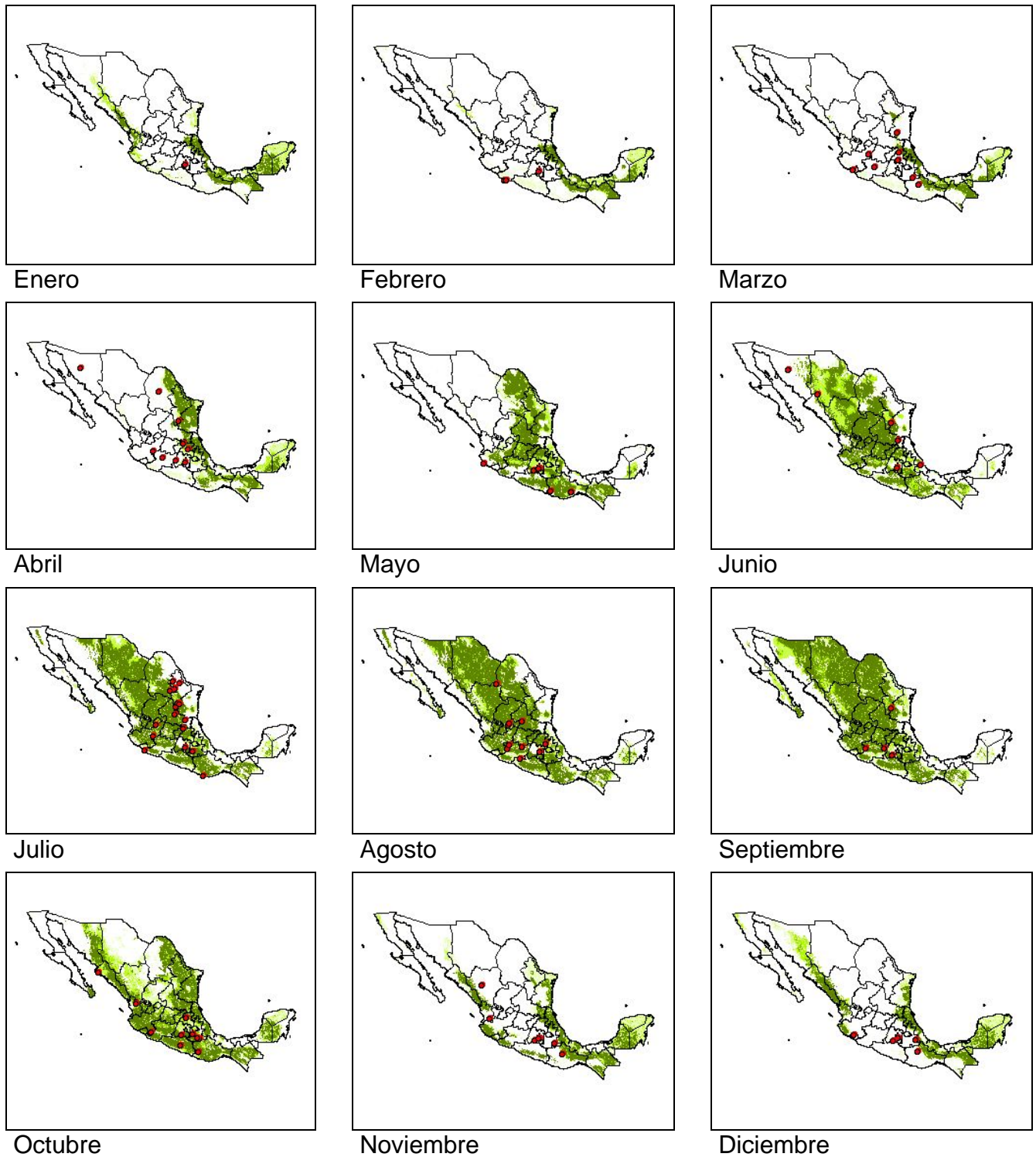


Figura 38.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris nivalis*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **octubre** sobre cada uno de los meses del año, además se sobreponen los puntos de ocurrencia mensuales de la especie.

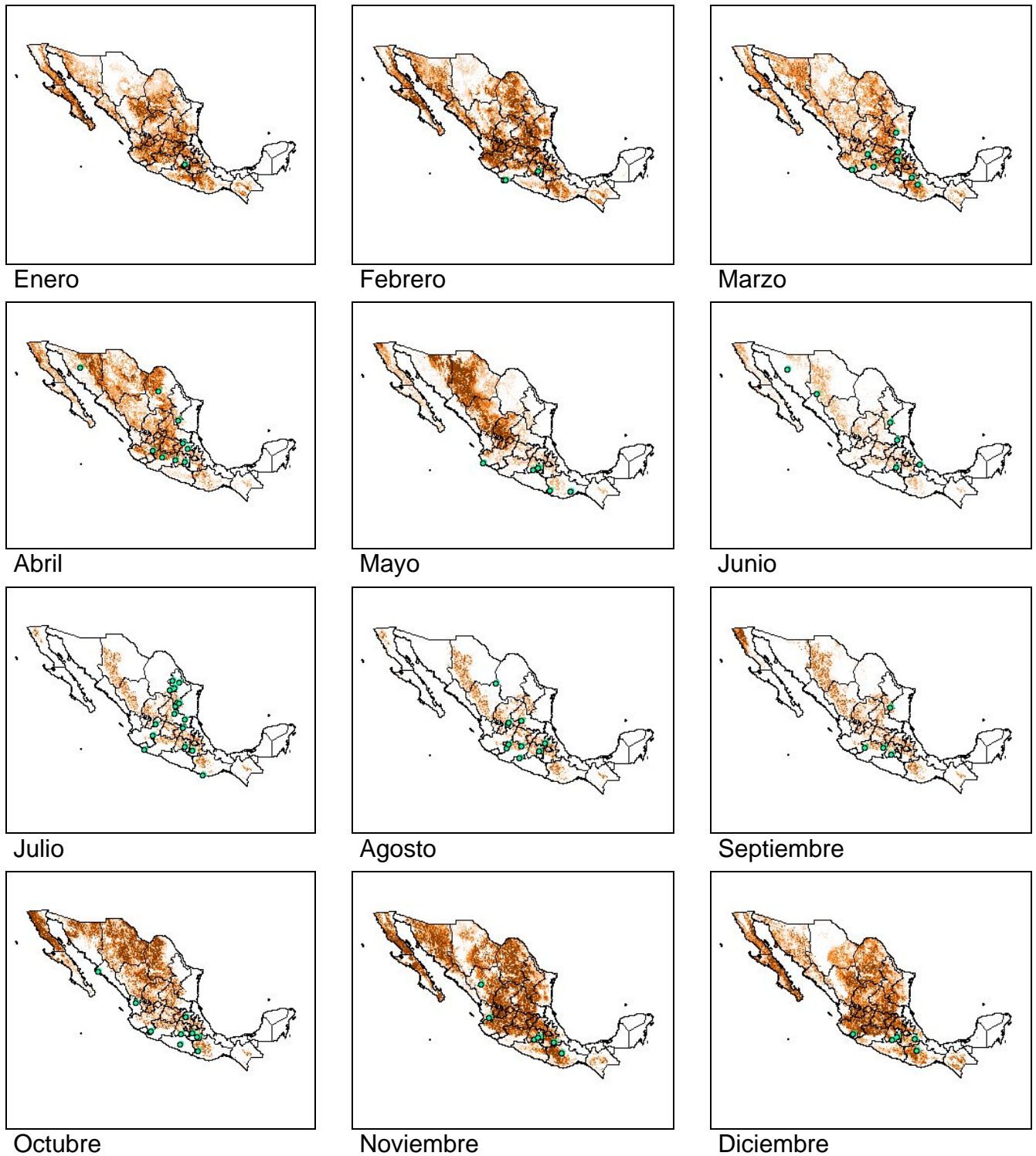


Figura 39.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris nivalis*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **noviembre** sobre cada uno de los meses del año, además se sobreponen los puntos de ocurrencia mensuales de la especie.

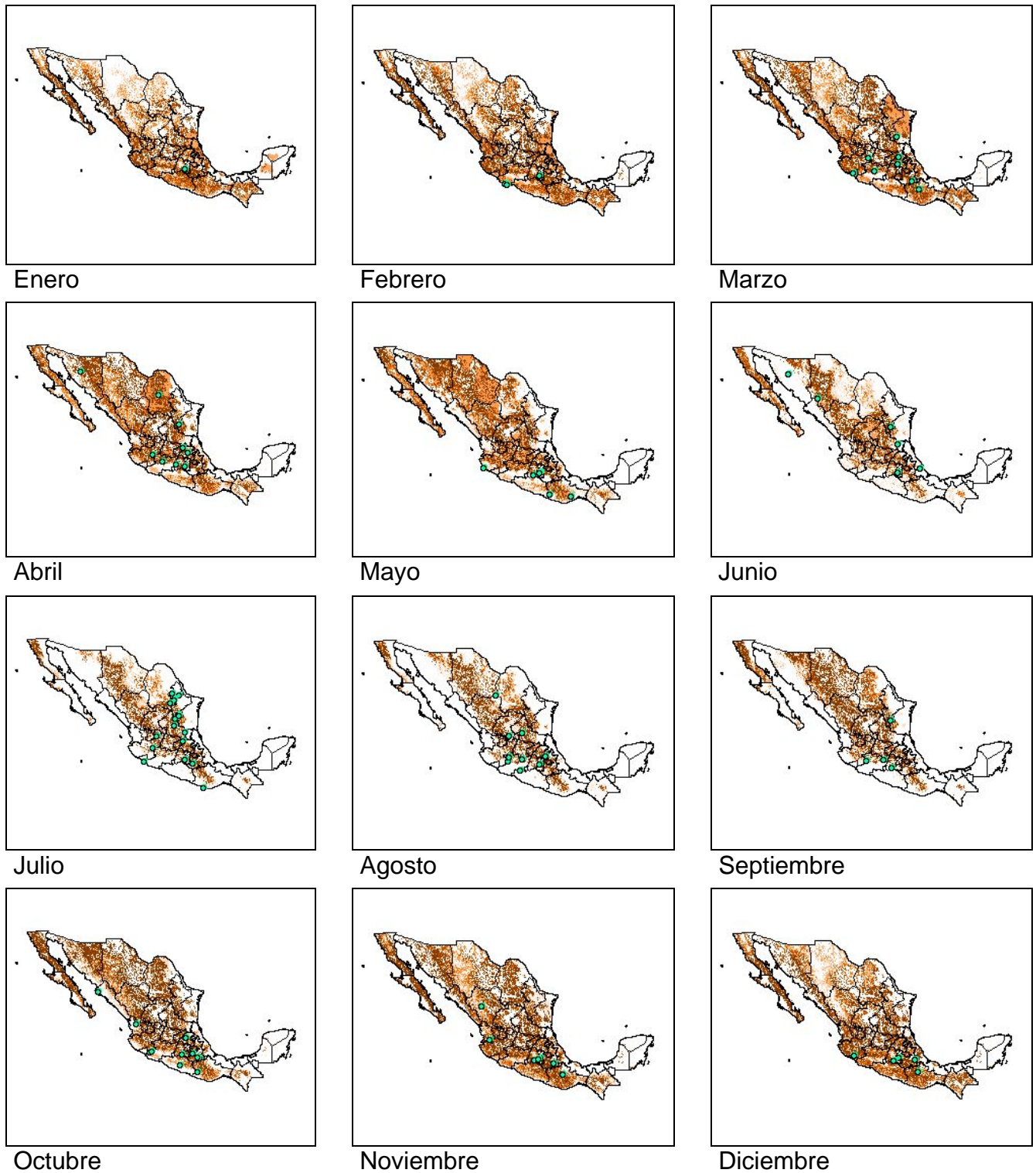


Figura 40.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago maguero (*Leptonycteris nivalis*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **diciembre** sobre cada uno de los meses del año, además se sobreponen los puntos de ocurrencia mensuales de la especie.