



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.

AGOSTO, 2008



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

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.

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México la formación y todo 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 Tutoral 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, al comité académico 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 de la UNAM por abrirme las puertas de esta casa de estudio incluso los fines de semana y días festivos.

A la FES Iztacala UNAM gracias por el apoyo recibido.

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

No podía faltar mi amiga y compañera de trabajo M. en C. Leonor Ana María Abundiz Bonilla, gracias por animarme y apoyarme en las buenas y en las no tan buenas.

Agradezco atentamente a la Dra. Patricia Kolef Osorio, Directora Técnica de (SNIB) 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.

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 nectarívoros migratorios están asociados a los bosques tropicales caducifolios y matorrales desérticos de Norteamérica, pero las causas y los patrones de sus sistemas migratorios son aún poco conocidas. El sistema de modelado nichos ecológicos conocido como Genetic Algorithm for Rule-set Production (GARP) me permitió caracterizar los nichos ecológicos mensuales de *Leptonycteris nivalis* y *L. yerbabuena* a partir de variables ambientales y localidades de presencia conocida, para poner a prueba la hipótesis de que si los movimientos migratorios de las dos especies están determinados sólo por los patrones de floración de sus recursos alimentarios, y éstos a su vez están determinados por los factores climáticos, entonces los nichos ecológicos de las dos especies tenderían a ser ‘constantes’ a lo largo del año. Con las proyecciones de cada uno de los modelos mensuales al escenario geográfico del resto de los meses del año, en conjunto con los puntos de presencia de cada especie, generé una matriz de predictividad cuyos valores fueron agrupados en la estación seca o de lluvias para ser comparados estadísticamente. También obtuve el perfil bioclimático para delimitar mediante un análisis de conglomerados el grado de semejanza entre las condiciones climáticas mensuales de la distribución de cada especie. A diferencia de lo que ocurre con la generalidad de las especies migratorias que tienden a conservar su nicho, los resultados de este estudio indican que los nichos ecológicos de las dos especies de murciélagos son de tipo ‘alternante’. Asimismo, se determinó que la temperatura es una variable restrictiva en la distribución de las dos especies debido a que se mantiene constante a lo largo del año, y que la precipitación es la variable que está causando la alternancia de sus nichos ecológicos. Finalmente, el método de las interpredicciones mensuales resultó útil para medir los requerimientos climáticos y la diferenciación intraespecífica en los nichos ecológicos estacionales de *L. nivalis* y *L. yerbabuena*.

Palabras clave: Nicho ecológico, migración, murciélagos.

SUMMARY

Migratory pollinator bats live in the tropical dry forests and desert scrubs of Northamerica. I used species' occurrence data and environmental variables in the ecological niche modeling system GARP (Genetic Algorithm for Rule-set Production) to characterize monthly ecological niches of *Leptonycteris yerbabuena* and *L. nivalis* to test the hypothesis that migration patterns of these bats are determined mainly by the flowering timing of their food resources, which, in turn, are controlled by climate. If so, then I expected that ecological niches of the two bat species remain constant throughout the year; on the contrary, if other variables explained monthly distributions of species, then they would switch niches. By projecting each monthly model onto the geographic scenario of each other month of the year, along with occurrence points of those months, I generated a predictive matrix whose values were statistically compared between dry and wet seasons. Also, for each one of the species I obtained the climatic profile of the occurrences for each month and carried out a similarity analysis. In contrast to what has been observed for most migratory species, which are 'niche trackers', my results indicate that the two bat species are seasonal 'niche switchers'. Furthermore, I observed that temperature restricts the geographic distribution of the two species because it remains constant throughout the year, whereas precipitation is the variable that causes niche variations. Finally, the monthly interprediction approach adopted in this study resulted useful to measure intraspecific seasonal niche differentiation for *L. nivalis* y *L. yerbabuena*.

Key words: Ecological niche modeling, GARP migration, bats, *Leptonycteris yerbabuena*, *Leptonycteris nivalis*

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
OBJETIVOS.....	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).....	37
RESULTADOS.....	42
DISCUSIÓN.....	63
CONCLUSIONES	68
LITERATURA CITADA.....	69
ANEXOS.....	79

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Rango de distribución de <i>Leptonycteris yerbabuena</i>	6
Figura 2. Rango de distribución de <i>Leptonycteris nivalis</i>	7
Figura 3. Trayectoria de los ‘corredores de nectar’ de algunos polinizadores migratorios de Norteamérica.....	9
Figura 4. Diagrama simplificado del concepto de nicho ecológico de Hutchinson.....	14
Figuras 5. Representación gráfica del mapa de consenso y sobreposición de los puntos de registro de las especies.....	38
Figura 6. Representación gráfica del mapa de consenso y sobreposición de los puntos de registro de las especies.....	39
Figura 7. Proporción de interpredictividad de <i>Leptonycteris yerbabuena</i>	46
Figura 8. Proporción de interpredictividad de <i>Leptonycteris nivalis</i>	48
Figura 9. Mapas de <i>Leptonycteris</i> en México: modelos de nicho para el mes de Mayo.....	52
Figura 10. Mapas de <i>Leptonycteris yerbabuena</i> en México: modelos de nicho para el mes de Septiembre.....	53
Figura 11. Mapas de <i>Leptonycteris nivalis</i> en México: modelos de nicho para el mes de Marzo.....	54
Figura 12. Mapas de <i>Leptonycteris nivalis</i> en México: modelos de nicho para el mes de Junio.....	55
Figura 13. Análisis de conglomerados de parámetros ambientales de <i>Leptonycteris yerbabuena</i>	58
Figura 14. Dendograma de variables ambientales de <i>Leptonycteris yerbabuena</i>	59
Figura 15. Análisis de conglomerados de parámetros ambientales de <i>Leptonycteris nivalis</i>	61
Figura 16. Dendograma de variables ambientales de <i>Leptonycteris nivalis</i>	62

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Número de localidades puntuales de <i>Leptonycteris yerbabuena</i> y <i>L. nivalis</i> utilizadas en el modelado mensual del nicho ecológico	32
Cuadro 2. Proporción de puntos predichos por las proyecciones.....	40
Cuadro 3. Matriz de predictividad de <i>Leptonycteris nivalis</i>	44
Cuadro 4. Matriz de predictividad de <i>Leptonycteris nivalis</i>	45
Cuadro 5. Valores promedio de los parámetros ambientales del perfil bioclimático de <i>Leptonycteris yerbabuena</i>	57
Cuadro 6. Valores promedio de los parámetros ambientales del perfil bioclimático de <i>Leptonycteris yerbabuena</i>	60

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 entre regiones específicas que van desde su lugar de nacimiento a otras localidades en un periodo del año y regresando al lugar de procedencia en otro (Hill y Smith 1984, Moreno-Valdez *et al.* 2000, Futuyma 2005). La migración ha sido definida como una conducta adaptativa que es regulada hormonalmente (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, disminuyendo la competencia por los recursos al proporcionarles un territorio de mayor tamaño, un abastecimiento constante de alimento y un ambiente apropiado para la reproducción (McNab 1982, Moreno-Valdez *et al.* 2000, Futuyma 2005, Gill 2007).

Aunque la pregunta fundamental de por qué existe la migración en diferentes grupos 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 (Martínez-Meyer 2002, Zink 2002, Nakazawa *et al.* 2004).

Es importante considerar que los factores históricos (tectónicos, formación de cadenas montañosas, glaciaciones, cambios en el nivel del mar), aquellos que ya no intervienen en la actualidad, y los factores ecológicos (climáticos y bióticos) 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), reproductivos y genéticos de las especies (Joseph 2003, Futuyma 2005, Gill 2007).

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 los organismos de manera cíclica entre regiones específicas a lo largo de rutas establecidas que van desde los sitios donde se reproducen hasta el lugar que ocupan durante el invierno, retornando posteriormente a sus sitios de procedencia (Hill y Smith

1984, Joseph y Stockwell 2000, Nakazawa *et al.* 2004, Gill 2007). En las regiones templadas estos movimientos coinciden con los cambios de la temperatura ambiental, mientras que en los trópicos se debe más a la marcada estacionalidad entre la temporada seca y de las lluvias (Hill y Smith 1984, Ceballos 1995, Chávez y Ceballos 2001, Gill 2007).

En los mamíferos, algunas especies de ungulados, pinípedos, cetáceos y quirópteros muestran movimientos de migración larga (Rothfels 1998). En estos últimos, la capacidad que tienen para volar les permite como a algunos miembros de los géneros *Nyctalus*, *Vespertilio*, *Lasiurus*, *Lasionycterys*, *Miniopterus*, *Pipistrellus*, y *Tadarida* que fueron anillados, realizar recorridos en una sola dirección (norte/sur) de hasta 1,500 Km. (Hill y Smith 1984). El murciélago *Myotis lucifugus* recorre hasta 235 Km. de distancia (Davis y Hitchcock 1965), el murciélago de Indiana (*Myotis sodalis*) ha sido detectado a 480 Km.; el murciélago rojo (*Lasiurus borealis*) y el murciélago blanco (*Lasiurus cinereus*) a 960 Km.; y el murciélago mexicano de cola libre (*Tadarida brasiliensis*) a 1,290 Km. (Hill y Smith 1984, Orr 1978). En Europa, el nóculo europeo (*Nyctalus noctula*) recorre hasta 2000 Km. de distancia y en Rusia dos especies de Pipistrelles (*Pipistrellus pipistrellus* y *P. nathusii*) hasta 1,150 Km.; ambos géneros presentan un patrón de migración del sur o suroeste en el otoño y movimientos de norte o noroeste en primavera (Hill y Smith 1984).

En Norteamérica, la mayoría de las especies de murciélagos ocupan la misma área 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., insectos), por lo que algunas de sus poblaciones recurren a la hibernación, mientras que otras suelen desplazarse en el otoño al sur

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 vespertiliónidos, 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, Kunz 1982, 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 yerbabuenae* 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 migrantes 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 yerbabuenae* y *L. nivalis* han generado gran interés porque se encuentran entre las especies de murciélagos características de los ambientes áridos de Norte América, y porque además presentan

una alimentación especializada en polen y nectar (Álvarez y González-Quintero 1970, Gardner 1977, Herrera 1999). 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 (Hensley y Wilkins 1988, Fleming y Sosa 1994, Arita 2005a y b). A nivel global, sólo *L. nivalis* está considerada en el IUCN 2003 como especie en peligro; en Estados Unidos, como en México, ambas especies que están protegidas por las leyes de cada país, así como por el Programa para la Conservación de Murciélagos Migratorios de México y de los Estados Unidos (PCMM) debido a las amenazas que hay tanto a sus poblaciones como al deterioro de su hábitat (Arita y Prado 1999, Arita 2005, Wilson y Reeder 2005).

De acuerdo con Wilson y Reeder (2005), *Leptonycteris yerbabuenae* se distribuye desde el suroeste de los Estados Unidos (C California, S Arizona y Nuevo México), y desde el norte de México hasta Honduras y el Salvador (Fig. 1). Esta especie 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 (Arita 2005 a).

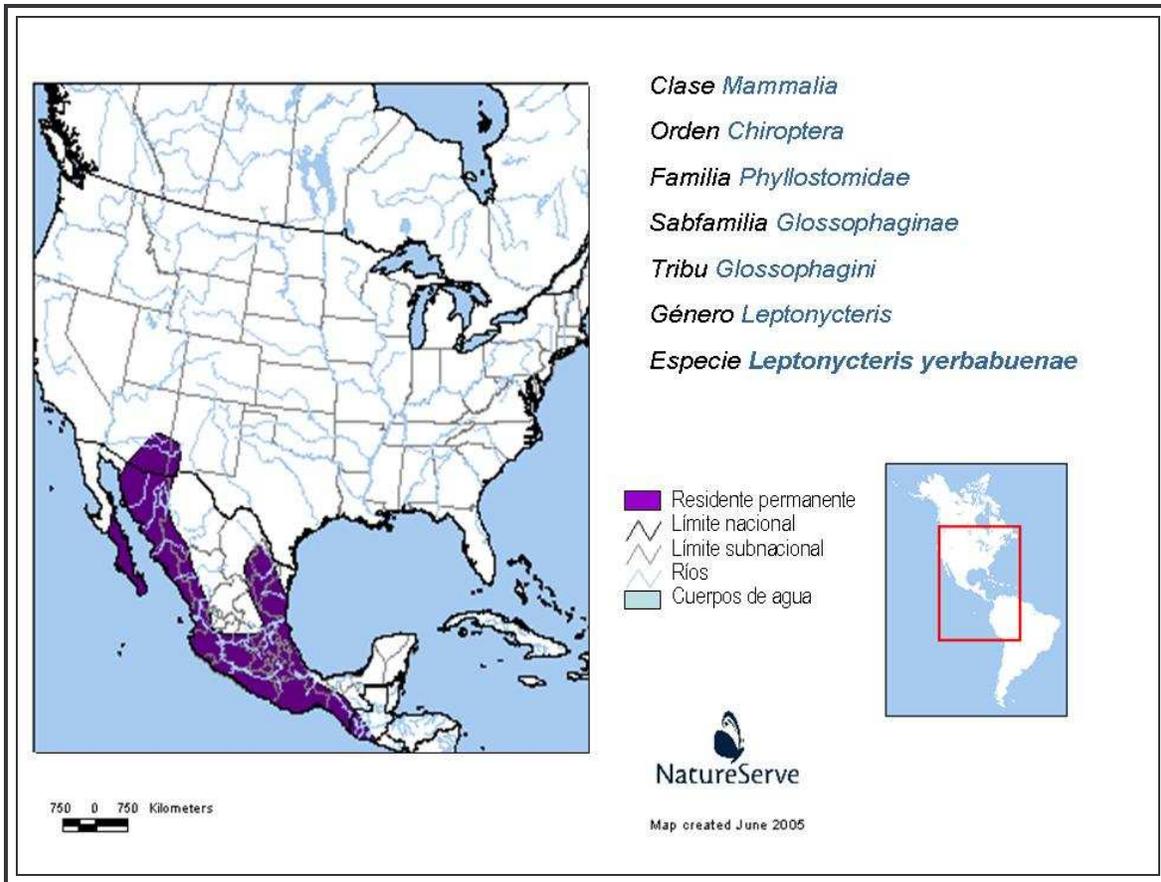


Figura 1. Área de distribución de *Leptonycteris yerbabuenae* (Modificado de Nature Serve 2006).

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 (Arita 2005b). Su distribución está prácticamente restringida a México (Wilson y Reeder 2005), con pequeñas áreas en el SW Texas; en los Estados Unidos, en México habita en la Altiplanicie Mexicana, la Sierra Madre Oriental, el Eje Neovolcánico y la vertiente del Pacífico desde Nayarit hasta Chiapas, y Guatemala (Fig. 2).

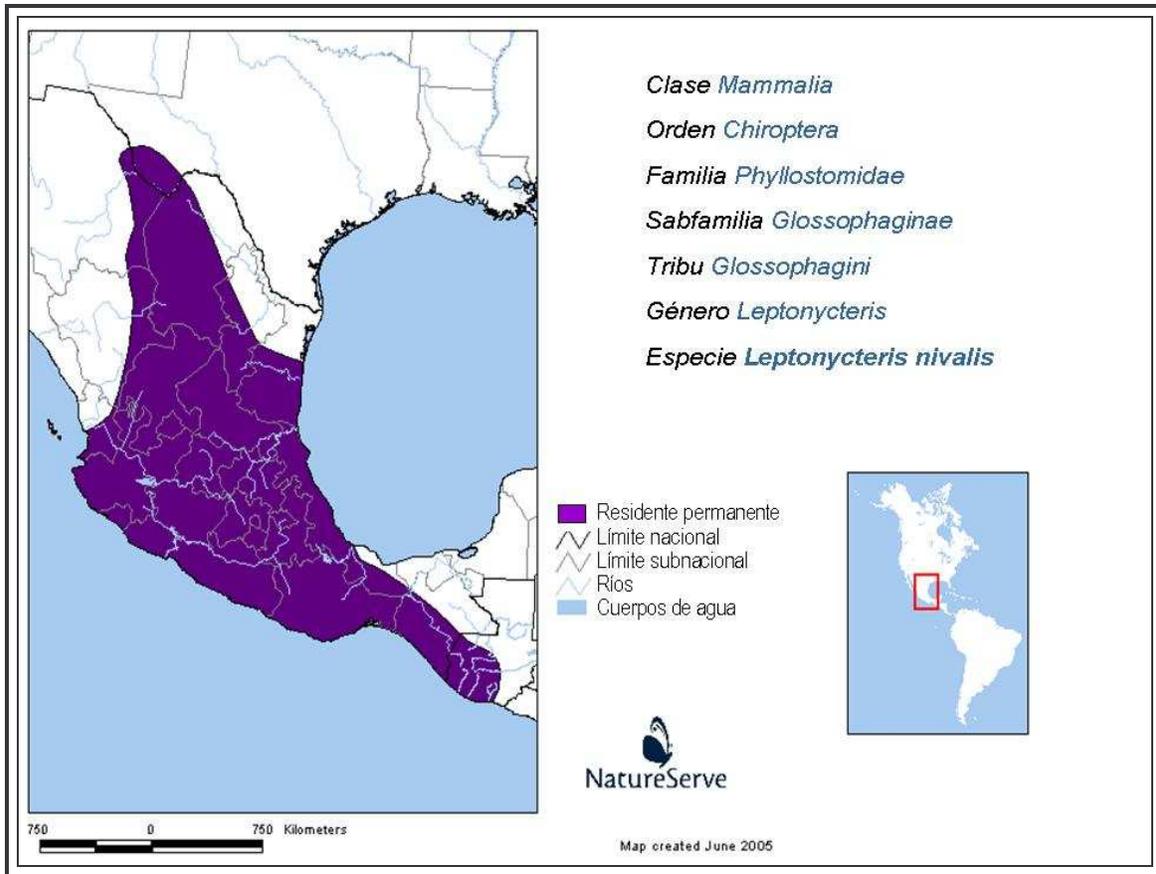


Figura 2. Área de distribución de *Leptonycteris nivalis* (Modificado de NatureServe 2006).

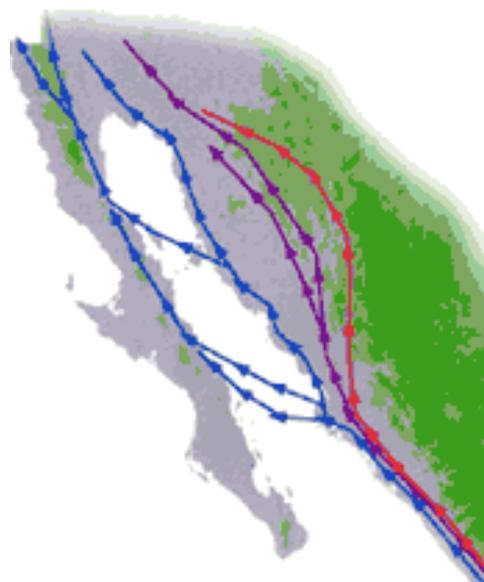
L. yerbabuena y *L. nivalis* son murciélagos de tamaño mediano, sin cola externa visible y el uropatagio reducido a una membrana angosta, que al igual que otros murciélagos polinívoros-nectarívoros de la familia *Phyllostomidae* y la subfamilia *Glossophaginae* presentan las orejas y la hoja nasal pequeñas y el rostro y la lengua alargados (Arita 2005a y b), 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 cysacanthus*) (Álvarez y González-Quintero 1970, Fleming *et al.* 1993, Rojas-Martínez 1996, Valiente-Banuet *et al.* 1996, Cortes-Díaz 1997) y los agaves (*Agave angustifolia*, *A. salmiana*, y

Manfreda brachystachya) (Álvarez y González-Quintero 1970, Howell y Roth 1981, Arita 1991, Fleming *et al.* 1993, Molina-Freaner y Eguiarte 2003, Silva-Montellano y Eguiarte 2003). 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 (Álvarez y González-Quintero 1970, Fleming *et al.* 1993, Stoner 2002, Riechers-Pérez *et al.* 2003).

Actualmente, la evidencia fenológica disponible indica la existencia de 'corredores de néctar' (Fig. 3) 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 (Álvarez y González-Quintero 1970, Cortes-Díaz 1997, Arita y Santos-del-Prado 1999). Esto ha permitido explicar cómo las poblaciones de murciélagos magueyeros que habitan en el extremo norte de su área geográfica de distribución realizan recorridos nocturnos de entre 40 y 100 Km., y movimientos migratorios de hasta 1500 Km. todos los años; estos murciélagos 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 2003.

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



Cockrum (1991) y Herrera (1997), mencionan 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, 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.

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; por

ejemplo, en Morelos, se han reportado hembras activas en el mes de enero (Arita 2005a y b).

En el Valle de Tehuacán y en la Cuenca del Balsas se encuentran tipos de vegetación que van desde matorrales crasicaules, 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 crasicaules 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 ecológico'.

Joseph Grinnell fue el primero en desarrollar un concepto de nicho ecológico y se refiere a éste como la unidad última de distribución que puede ser ocupada por una especie (Grinnell 1914, 1916, 1917, 1924). 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 climáticos y topográficos, 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 (Udvardy 1959, Vandermeer 1972, Schoener 1989, Martínez-Meyer 2002, Peterson y Holt 2003). 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, Udvardy 1959, Vandermeer 1972, Schoener 1989).

De manera independiente, y más o menos contemporáneamente, 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 biótica -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 este nicho (Udvardy 1959, Colwell y Futuyma 1971, Mac Arthur 1972, Vandermeer 1972, Schoener 1989).

Para Elton y sus seguidores, la teoría del nicho ecológico en las comunidades está vinculada con la diversidad y distribución de las especies (Pianka 1982), regulado por la competencia interespecífica y, particularmente, por la exclusión competitiva (MacArthur 1972). En esta última se argumenta que dos especies no pueden ocupar el mismo nicho por mucho tiempo, sino sólo parte de este, lo que da lugar a dos tipos de especies, las especialistas que explotan un número limitado de recursos, y las generalistas que tienen la capacidad de explotar una amplia gama de recursos; aunado a que en las especialistas el nicho es menor en comparación con las generalistas (Vandermeer 1972, Schoener 1989). 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, G. Evelyn 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 (Vandermeer 1972, Schoener 1989, Pulliam 2000), de este modo Hutchinson incorporó un atributo poblacional al concepto de Grinnell (MacArthur 1968).

Hutchinson fue el primero en formalizar matemáticamente el concepto de nicho y lo representó como un hipervolumen o espacio geométrico definido por un sistema de coordenadas multi-dimensional, en donde cada eje corresponde a una variable ambiental (Fig. 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 (Udvardy 1959, Maguire 1967, Vandermeer 1972, Whittaker *et al.* 1975, Schoener 1989, Pulliam 2000).

Hutchinson (1957 y 1978) incorporó el principio de la exclusión competitiva de Gause-Volterra a 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 (Udvardy 1959, Vandermeer 1972, Maguire 1973, Schoener 1989) (Fig. 4).

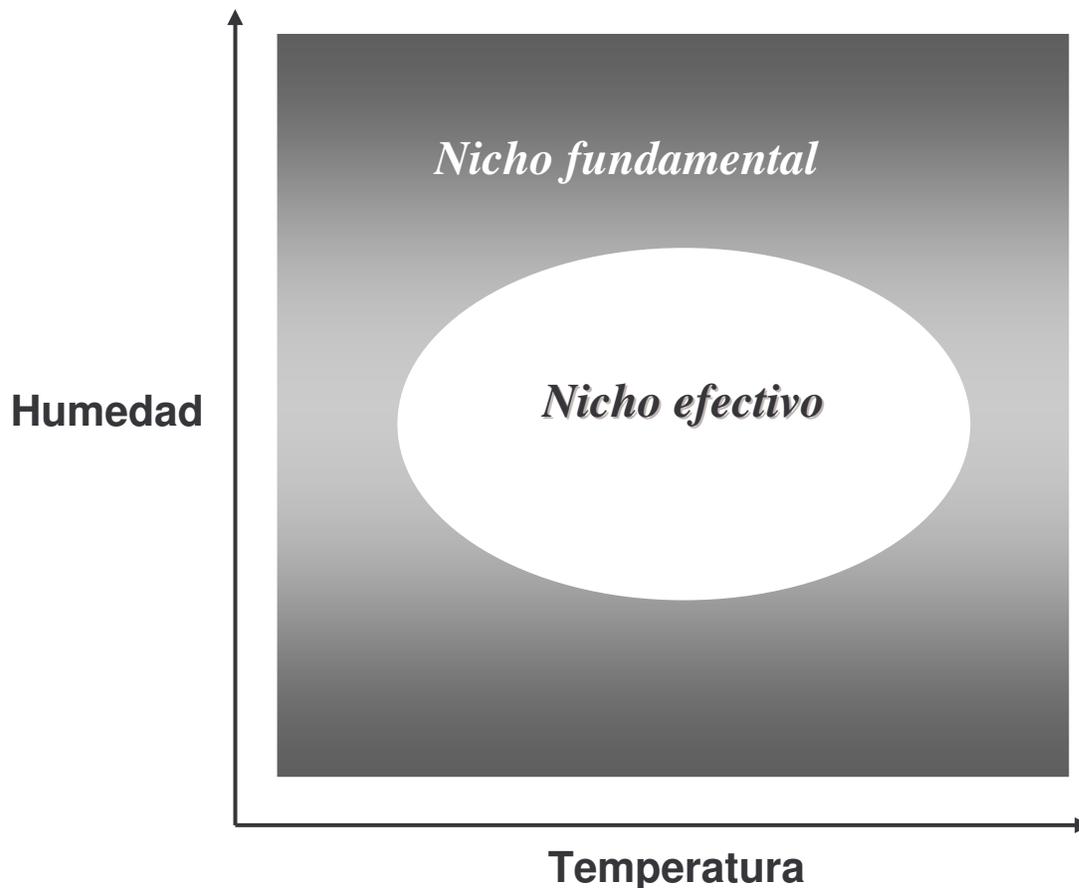


Figura 4.- Diagrama simplificado del concepto de nicho ecológico de Hutchinson que muestra una situación hipotética donde la distribución de una especie es controlada por dos variables ambientales independientes: temperatura y humedad (tomado y modificado de Pulliman 2000). Hutchinson (1957, 1978) define 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 y que la multidimensionalidad del nicho era un concepto muy abstracto para ser aplicado en la naturaleza (MacArthur 1967, Pianka 1982). Por lo que, nuevamente numerosos autores se centraron más en estimar cómo 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 (MacArthur 1972, Schoener 1989).

Grinnell trabajó arduamente para entender la relación entre el ambiente y la distribución de los animales (Udvardy 1959, Anderson *et al.* 2003). 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 (Vandermeer 1972, Soberón y Peterson 2005). 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 efectivo 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 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 Grinnell (1917) y Hutchinson (1957); los cuales a partir de estas estimaciones del nicho, identifican el espacio geográfico en donde se encuentran esas condiciones 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, Peterson y Vieglais 2001, Escalante *et al.* 2003, Navarro *et al.* 2003, Villaseñor y Téllez-Valdés 2004). También ha permitido explorar los mecanismos y los procesos evolutivos de los organismos (Schoener 1989, Martínez-Meyer 2002, Anderson 2003, Anderson *et al.* 2003, Téllez y Dávila 2003, Villaseñor y Téllez-Valdés 2004, Futuyma 2005, Soberón y Peterson 2005).

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 (Lindenmayer *et al.* 1991, Guisan y Zimmermann 2000, Peterson y Vieglais 2001, Sánchez-Cordero *et al.* 2001, Fera 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, yendo 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 areográficos (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 las especies y las áreas de endemismo (Ceballos y Rodríguez 1993, Sánchez 1993, Escalante-Espinosa *et al.* 2003, Rapoport y Monjeau 2003). Sin embargo, estos métodos suponen que las especies se distribuyen uniformemente (Sánchez-Cordero *et al.* 2001, Rapoport 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 *et al.* 1992). Asimismo, Wiens *et al.* (1993) resaltaron 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, estos análisis se enfocaron en estimar la distribución espacial de las especies (Anderson 2003), basándose en localizar los sitios donde las especies han sido registradas. 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 *et al.* 2003, Navarro *et al.* 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. Progresivamente, también se propusieron numerosos métodos cuantitativos basados, en la mayoría de los casos, en la estimación o el modelado estadístico del nicho ecológico (Anderson *et al.* 2003, Peterson y Kluza 2003). La inclusión de este tipo de algoritmos en el software 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 en 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 *et al.* 2002, Anderson *et al.* 2003, Escalante-Espinosa *et al.* 2003, Navarro *et al.* 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 *et al.* 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 *et al.* 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 y la presencia de la especie, 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 *et al.* 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 Generalizados, 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 *et al.* 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 número suficiente de localidades de colecta que represente adecuadamente las condiciones de su nicho y un buen conocimiento de los sitios de ausencia (Sánchez-Cordero *et al.* 2001).

También se han utilizado otros métodos de modelado como **BIOCLIM** (Lindenmayer *et al.* 1996, Téllez-Valdés *et al.* 2004, Villaseñor y Téllez-Valdés 2004, Guisan y Thuiller 2005), **DOMAIN** (Robertson *et al.* 2003, Seguardo y Araújo 2004, Guisan y Thuiller 2005, Soberón y Peterson 2005), **FloraMap** (Soberón y Peterson 2005), **ENFA Biomapper** (Hirzel *et al.* 2002, Seguardo y Araújo 2004, Guisan y Thuiller 2005) y **MAXENT** (Phillips *et al.* 2006).

Otra modalidad son los métodos heurísticos, 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 *et al.* 2003).

El sistema 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 de presencia de la especie como del muestreo aleatorio del resto del espacio geofísico en donde no hay presencia. Estas 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 *et al.* 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 *et al.* 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 un número definido de ciclos o iteraciones (usualmente son 1000), 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-Cordero y Martínez-Meyer 2000, Sánchez-Coredero *et al.* 2001, Peterson y Vieglais 2001, Peterson *et al.* 2002, Anderson 2003, Anderson *et al.* 2003, Navarro *et al.* 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 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, temperatura, precipitación, etc.) 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 *et al.* 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 *et al.* 2003, Elith *et al.* 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 *et al.* 2003, Soberón y Peterson 2005).

Algunos autores (e.g., Anderson *et al.* 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 y la concordancia entre 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 tradicionales, son sus elementos estocásticos (e.g., mutaciones, translocaciones), por lo que producen múltiples soluciones a un mismo problema (Anderson *et al.* 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 *et al.* 2003).

Anderson *et al.* (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 *et al.* (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 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, sobre todo 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 *et al.* 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 *et al.* 2003). Particularmente, este método 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 *et al.* 1999, Peterson 2001, Sánchez-Cordero *et al.* 2001, Anderson 2003, Navarro *et al.* 2003); ecología evolutiva (Wiens 2004); la ecología de comunidades, para determinar la riqueza de especies y analizar la biodiversidad (Feria y Peterson 2002, Soberón y Peterson 2004, Soberón y Peterson 2005); para determinar los patrones de migración de aves (Joseph y Stockwell 2000, Nakazawa *et al.* 2004); conservación, sustentabilidad del hábitat (Hirzel *et al.* 2002), la conservación de los recursos y la selección de áreas prioritarias para la conservación (Peterson *et al.* 1993, Peterson *et al.* 1999, Guisan y Zimmermann 2000, Pulliam 2000, Peterson *et al.* 2002, Anderson 2003, Navarro *et al.* 2003, Robertson *et al.* 2003, Soberón y Peterson 2005); en el efecto del cambio climático global, la biodiversidad y distribución de las especies (Peterson *et al.* 2001, Peterson *et al.* 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-Cordero y Martínez-Meyer 2000); y salud pública (Peterson *et al.* 2002b, Peterson y Shaw 2003, Levine *et al.* 2004).

4. Nichos Ecológicos y Migración.

Joseph y Stockwell (2000), argumentaban 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. Estos autores, fueron los primeros en aplicar un el método predictivo diseñado por Stockwell y Noble (1992), quienes con la finalidad de probar la importancia de los factores climáticos (temperatura) modelaron el nicho ecológico de la especie usando los registros de las colecciones de museo de los ejemplares de una ave migratoria en Suramérica (*Myiarchus swainsoni*), prediciendo su área de distribución potencial.

Recientemente, los métodos predictivos, como GARP, han demostrado ser muy útiles para determinar los cambios estacionales en la distribución de algunas especies de aves migratorias, saber cuáles son los factores que han ocasionado estos cambios en su distribución durante las diferentes épocas del año, e identificar los requerimientos ecológicos de las especies para encontrar su alimento o sitios donde reproducirse (Joseph y Stockwel 2000, Zink 2002, Navarro *et al.* 2003, Nakazawa *et al.* 2004, Peterson y Holt 2003), así como en estudios que involucraron el desarrollo de análisis filogenéticos de los nichos estacionales para determinar la influencia que han tenido los factores históricos y ecológicos en la evolución de sus tendencias evolutivas (Peterson *et al.* 1999, Martínez-Meyer 2002, Joseph *et al.* 2003, Martínez-Meyer *et al.* 2004, Nakazawa *et al.* 2004).

Evidencia teórica, y muy poca eviencia empírica surgida en ambos hemisferios del continente americano desde el campo ornitológico, indican que la mayoría de las

especies estudiadas parecen seguir las mismas condiciones ecológicas ‘seguidoras del nicho’ durante las estaciones del año, mientras que otro grupo cambia de nicho ‘cambiadoras del nicho’ mientras se mueve entre sus áreas de reproducción y de invierno (Levey y Stiles 1992, Rappole 1995 en Nakazawa *et al.* 2004).

Levey y Stiles (1992) proponen una hipótesis donde plantean una serie de sucesos implicados en la evolución de los sistemas migratorios de las aves: (1) Primero a una especie residente (tropical o subtropical) que busca localmente una variedad de recursos (alimento o espacio para la reproducción), (2) surge algún motivo que impulsa a la especie a recorrer grandes distancias para encontrar estos recursos en otras zonas expandiendo su área de distribución, (3) la especie tiende a moverse largas distancias consecuentemente en respuesta a un estímulo estacional –un ‘seguidor del nicho’ que esta profundamente adaptado a un régimen climático o a determinados recursos-, y (4) 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-Meyer *et al.* 2004, Nakazawa *et al.* 2004).

En este contexto, nos hemos propuesto caracterizar los nichos ecológicos estacionales de dos especies estrechamente relacionadas, *Leptonycteris nivalis* y *L. yerbabuena*, 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, bajo el supuesto de que la floración de las plantas en toda su distribución está regulada por condiciones ambientales similares que se presentan en distintos lugares y épocas del año. En cambio, los nichos ecológicos de

los murciélagos resultarían alternantes si diferentes factores (e.g., climáticos) determinan la distribución de las especies a lo largo del año.

OBJETIVO GENERAL

Caracterizar los nichos ecológicos mensuales de los murciélagos migratorios *L. nivalis* y *L. yerbabuena* para determinar si son de nicho constante o alternante.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Modelar el nicho ecológico de *L. nivalis* y *L. yerbabuena* en cada mes del año usando el sistema GARP y proyectarlo a las condiciones ambientales de todos los demás meses del año con el fin de producir mapas de distribución esperada mensual.
- Determinar la predictividad de cada modelo mensual mediante el análisis de su coincidencia espacial con la distribución conocida de los demás meses.
- Caracterizar y comparar las condiciones ambientales de la distribución de cada una de las especies (perfil bioclimático) definidas para cada mes.

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 sistema GARP.

1. Datos biológicos.

Las localidades en donde se han registrado a las dos especies fueron obtenidas mediante el Sistema Nacional de Información Biótica de la CONABIO (Anexo I), de 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 espacialmente con el Sistema de Información Geográfica (SIG) ESRI ArcView, 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 (Cuadro 1). Con excepción de *L. nivalis* para los meses de enero, febrero y septiembre, las dos especies contaron con un tamaño de muestra mínimo de localidades únicas requerido para el análisis de los

nichos ecológicos mensuales (n=5) (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.

Cuadro 1. Número de localidades puntuales únicas de *Leptonycteris yerbabuenae* y *L. nivalis* utilizadas en el modelado mensual de sus nichos ecológicos.

	<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 sec equivalen a $\sim 1 \text{ km}^2$), la cual es considerada como una resolución suficiente para 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 (índice topográfico y pendientes) se obtuvieron de la base de datos de la 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 ($\sim 1 \text{ km}^2$).

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., obtenido de la página web <http://www.lifemapper.org/desktopgarp>. A su vez, cada modelo de nicho mensual fue proyectado al escenario geográfico los demás meses - e.g., ene-ene, ene-feb, ene-mar, y así sucesivamente.

A continuación se mencionan los criterios y los pasos para obtener los modelos de nicho, así como las proyecciones y la sobreposición de los puntos de ocurrencia de una especie:

1.- Se ingresan los datos de las localidades de registro de la especie (ventana '**species list**'), y se seleccionan las localidades de registro de la especie del mes que vamos a modelar. Las variables ambientales de cada mes se ingresan oprimiendo el botón '**dataset**' y '**scan directory**' que se encuentran en el menú. En el cuadro '**environmental layers**' aparece la ventana '**dataset**' con la lista de las coberturas mensuales de las variables que ingresamos. En este punto se seleccionan todas las variables ambientales del mes elegido (e.g., enero), las cuales se despliegan en la ventana '**layers to be used**'.

En el cuadro '**optimization parameters**' escribimos en la casilla '**runs**' el número de modelos que queremos que el programa genere. En nuestro caso requerimos 100 modelos para cada mes. 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, con una prueba de Chi-cuadrada (X^2) los modelos que ya fueron generados (en nuestro caso 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).

En la ventana '**best subsets selection parameters**', 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 caso se utiliza el 100% de los datos para generar los modelos, por lo tanto seleccionamos la opción '**intrinsic**' (porcentaje de omisión intrínseco).

En la segunda opción, seleccionamos la opción '**hard**' si los datos con los que contamos son confiables, tanto en su identificación como en la georreferenciación, y '**soft**' cuando no tenemos mucho control sobre los mismos (e.g., procedentes de colecciones científicas), como es este caso. 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.

Cada modelo de nicho fue proyectado para las condiciones ambientales de los 12 meses del año, desplegando las coberturas de los parámetros ambientales disponibles para realizar las proyecciones de los modelos seleccionando la opción **'available datasets'** que se encuentra en el cuadro **'projection layers'**. Éstas se agregan oprimiendo el botón **'add'**, o se cancelan con el botón **'remove'**. Las coberturas agregadas aparecen en la ventana **'current datasets for projection'** (e.g., las condiciones ambientales de enero son proyectadas a enero, febrero, marzo, abril, mayo, junio, julio, agosto, septiembre, octubre, noviembre y diciembre).

En el cuadro **'output'**, 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 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', y 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 (Fig. 5).

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 (Fig. 6). 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.

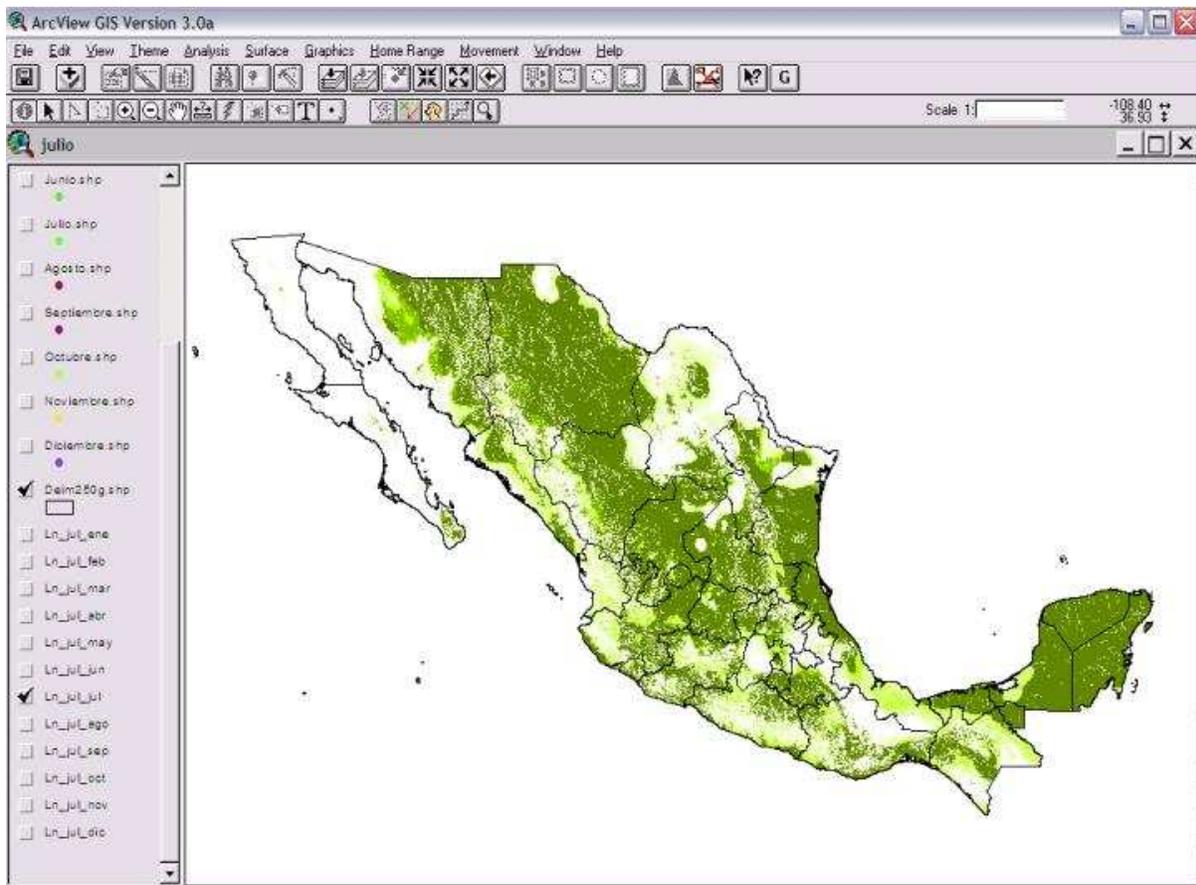


Figura 5. Representación gráfica del mapa de consenso de la distribución potencial de la especie para el mes de julio proyectado en las condiciones de julio. Las áreas verdes que presentan una tonalidad más oscura indican que una mayor cantidad de modelos predijeron la presencia de la especie en dichos píxeles.

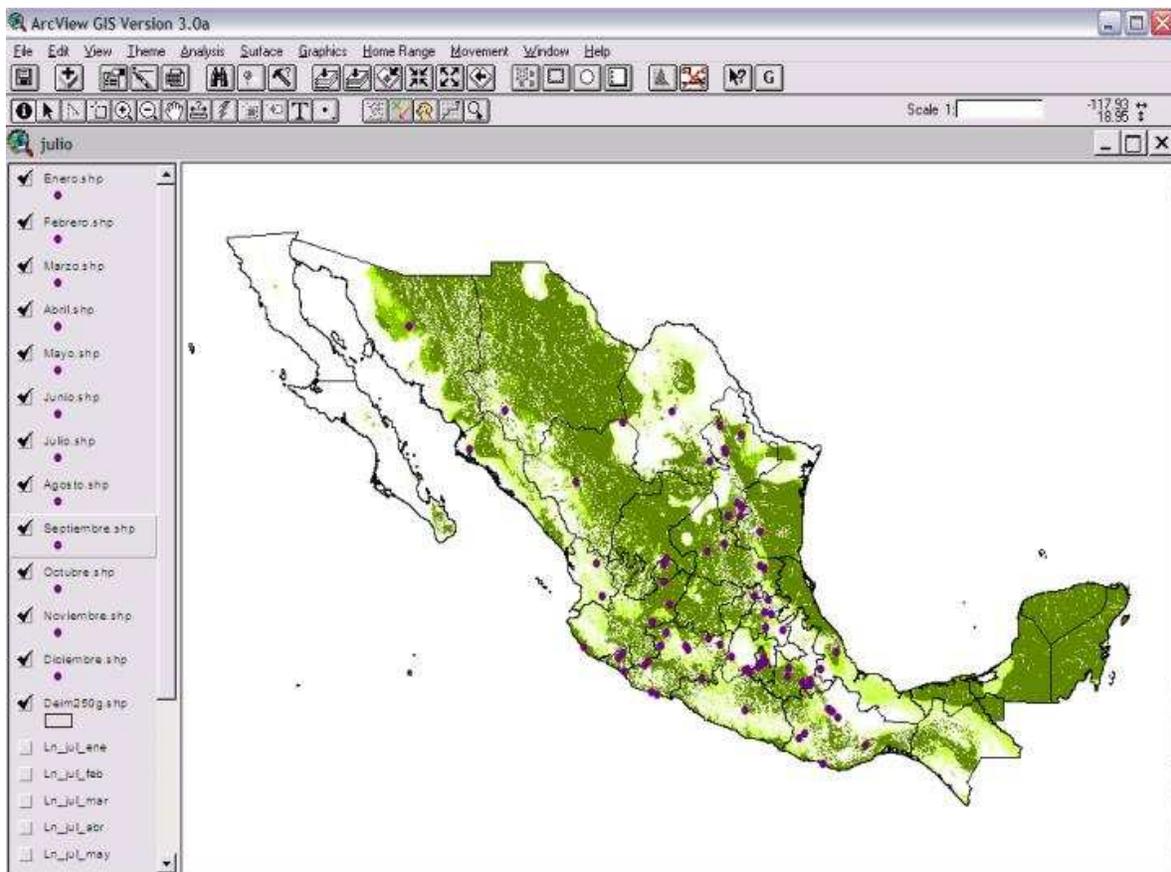


Figura 6. Sobreposición de los puntos de registro (círculos) en el mapa de consenso.

En el Cuadro 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 pixel 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 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 los puntos

independientes fueron 100% predichos con valores de consenso de 10 y de 7a 9, respectivamente.

Cuadro 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 Kruskal-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 (Cuadro 1). Cuando el tamaño de muestra fue menor a 20 puntos de presencia es recomendable utilizar todos los puntos para generar los modelos (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*, y la evaluación de los modelos se hace con datos intrínsecos.

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 (Cuadros 3 y 4) y 144 mapas de distribución estacional para cada especie (Anexo II y III). Para definir las áreas de presencia de *L. yerbabuena*, consideramos en las autoproyecciones de marzo, abril, mayo, junio, agosto y septiembre un valor de predictividad mayor del 90% (Cuadro 3), es decir, se consideraron zonas de presencia aquellos sitios en los que al menos el 90% de los puntos de presencia cayeron dentro de los pixeles predichos, que correspondieron a valores de consenso de 7 a 9. Mientras que en las autopredicciones mensuales de *L. nivalis* todos los puntos de presencia fueron predichos por el máximo consenso (valor 10), es decir, que cada una de las localidades independientes cayó dentro de las áreas predichas por los diez mejores modelos (Cuadro 4).

Cuadro 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 de la 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
		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	
	LLUVIAS	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
----------------------------------	-------------------------------	-------------------------------

Cuadro 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 de la 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	0.20	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
	LLUVIAS	0.14	0.20	0.50	0.50	0.38	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
		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 yerbabuena mostró dos patrones claros. Primero, los meses de secas mostraron valores de interpredictividad 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 (Fig. 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 interpredictividad 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.

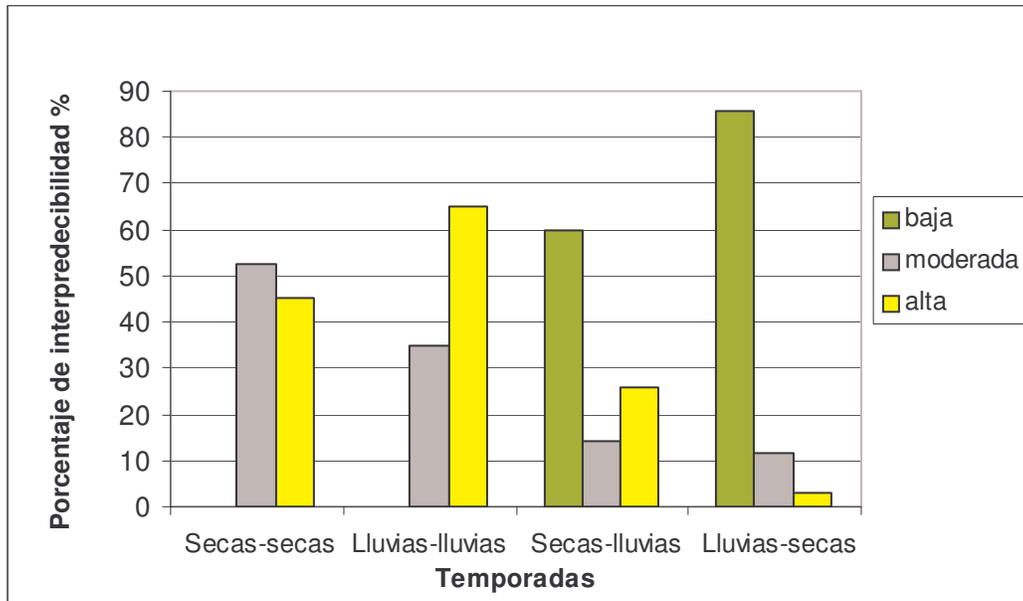


Figura 7.- Proporción de celdas con baja, moderada y alta interpredictividad en y entre las localidades de registro de *Leptonycteris yerbabuena* y las proyecciones mensuales de los modelos de nicho ecológico.

Adicionalmente, los resultados de la prueba de Kruskal-Wallis mostraron que sí existen diferencias entre los valores de interpredictividad 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 yerbabuena* 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. yerbabuena* (Fig. 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 interpredictividad 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.

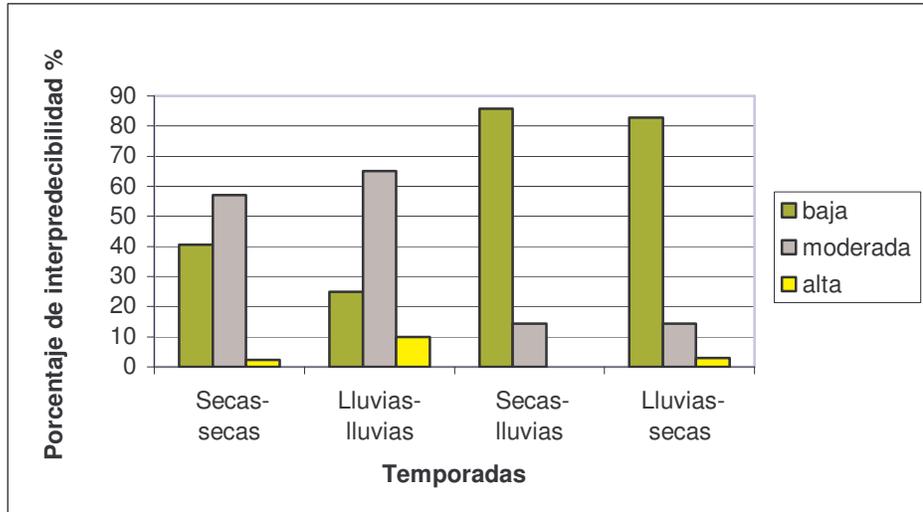


Figura 8.- Proporción de celdas con baja, moderada y alta interpredictividad en y entre los sitios de registro de *Leptonycteris nivalis* y las proyecciones mensuales de los modelos de nicho ecológico.

De manera complementaria, los análisis obtenidos para *Leptonycteris nivalis* con la prueba de Kruskal-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

A manera de ejemplo, en la figura 9B se muestra el resultado de la distribución de *Leptonycteris yerbabuena* del mes de mayo proyectada a las condiciones ambientales del 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 (Fig. 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 (Figs. 9C y 10C, respectivamente), los valores indican una predictividad por debajo del 11% (Cuadro 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. yerbabuena* 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 hasta diciembre, las áreas 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 en las Sierras Vertientes 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 y la Planicie Central, 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 *L. nivalis* 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 (Fig. 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% (Cuadro 4). Asimismo, los valores de las épocas de secas con lluvias

(Fig. 11C) o de lluvias con secas (Fig. 12C), presentaron en su mayoría rangos de 0 a 28% de predictividad.

Del mismo modo, cuando observamos los modelos de distribución de *L. nivalis* (Anexo III), 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 la época seca concuerda con las proyecciones de ambas estaciones, pero cambia opuestamente durante los meses lluviosos (Anexo III). De abril a junio los límites de distribución se extienden hacia el centro y noroeste de México; en las proyecciones de julio a septiembre secas vs lluvias prácticamente están ausentes a excepción de de la Península de Baja California, mientras que en las proyecciones de lluvias vs lluvias ocupan el centro del país; de octubre a marzo se desplazan hacia el sur por la Altiplanicie Mexicana (secas vs lluvias) y por las dos vertientes, la del Pacífico y el Golfo de México, cubriendo el Eje Neovolcánico y el sureste de México.

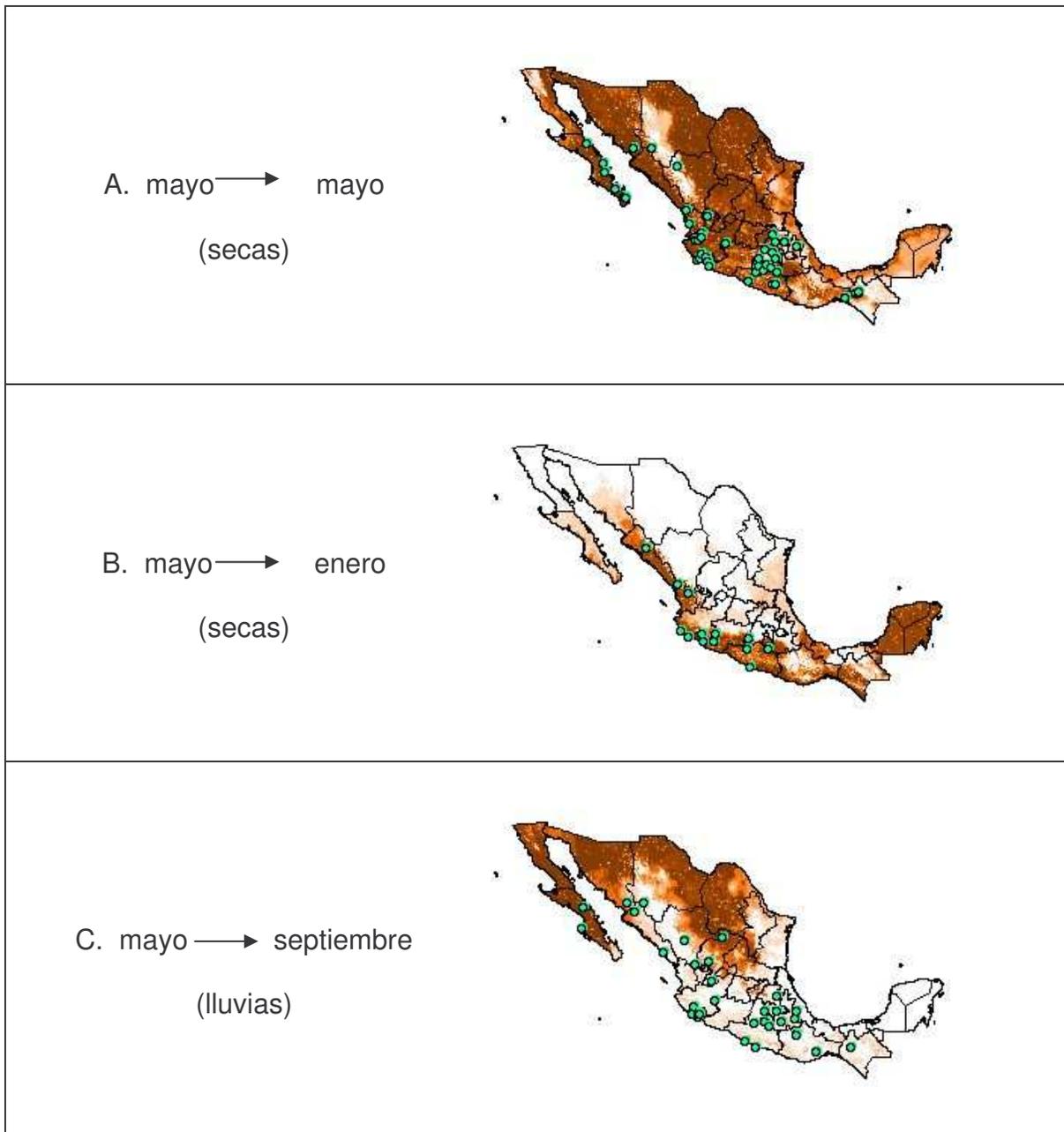


Figura 9. Mapas de tres modelos de distribución potencial de *Leptonycteris yerbabuena* en México: (A) proyección de la distribución de las condiciones ambientales de mayo en mayo y sobreposición de los puntos de presencia de *L. yerbabuena* en mayo (autopredicción), (B) proyección de la distribución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

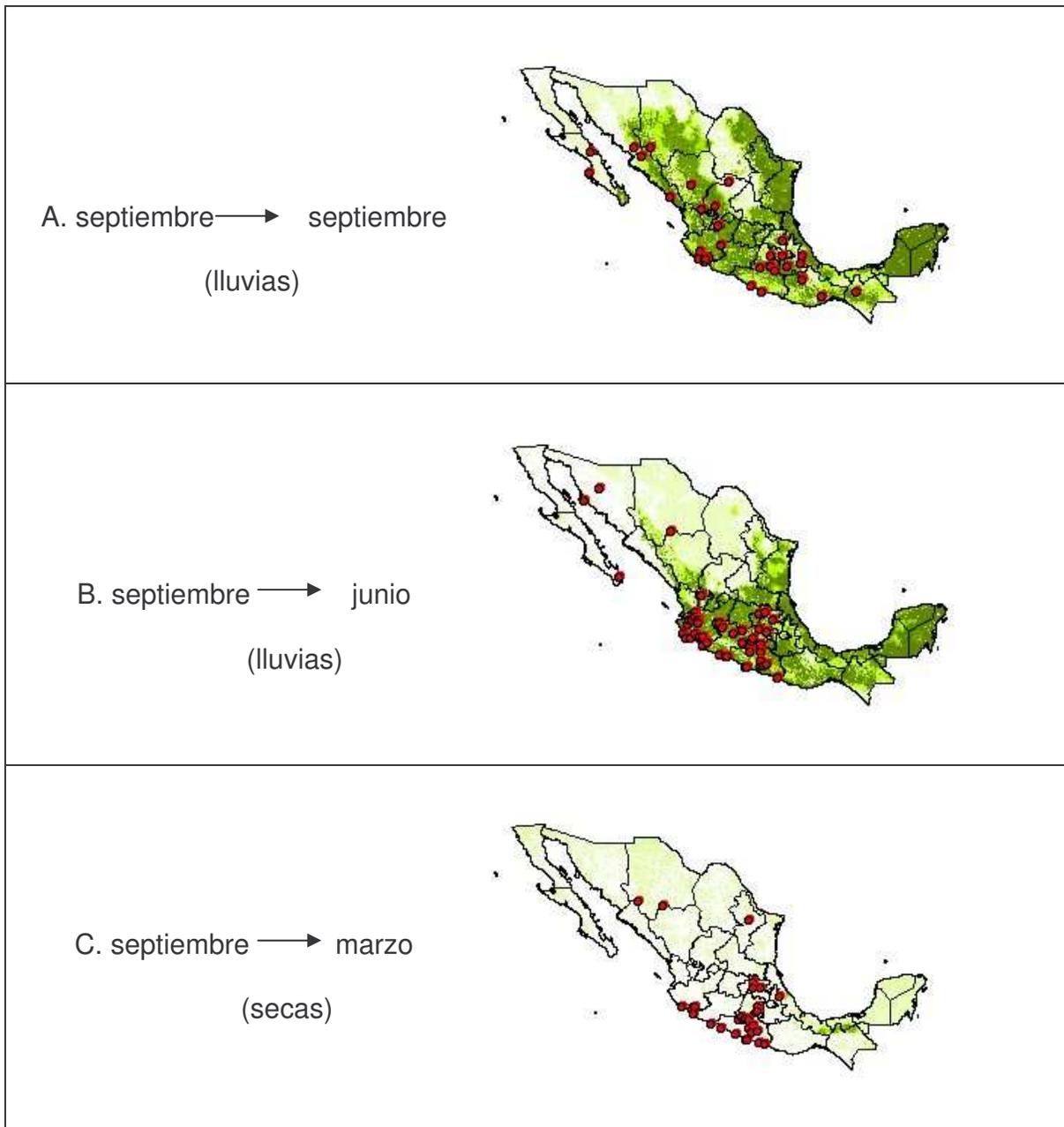


Figura 10. Mapas de tres modelos de distribución potencial de *Leptonycteris yerbabuena* en México: (A) proyección de la distribución de las condiciones ambientales de septiembre en septiembre y sobreposición de los puntos de presencia de *L. yerbabuena* en septiembre (autopredicción), (b) proyección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

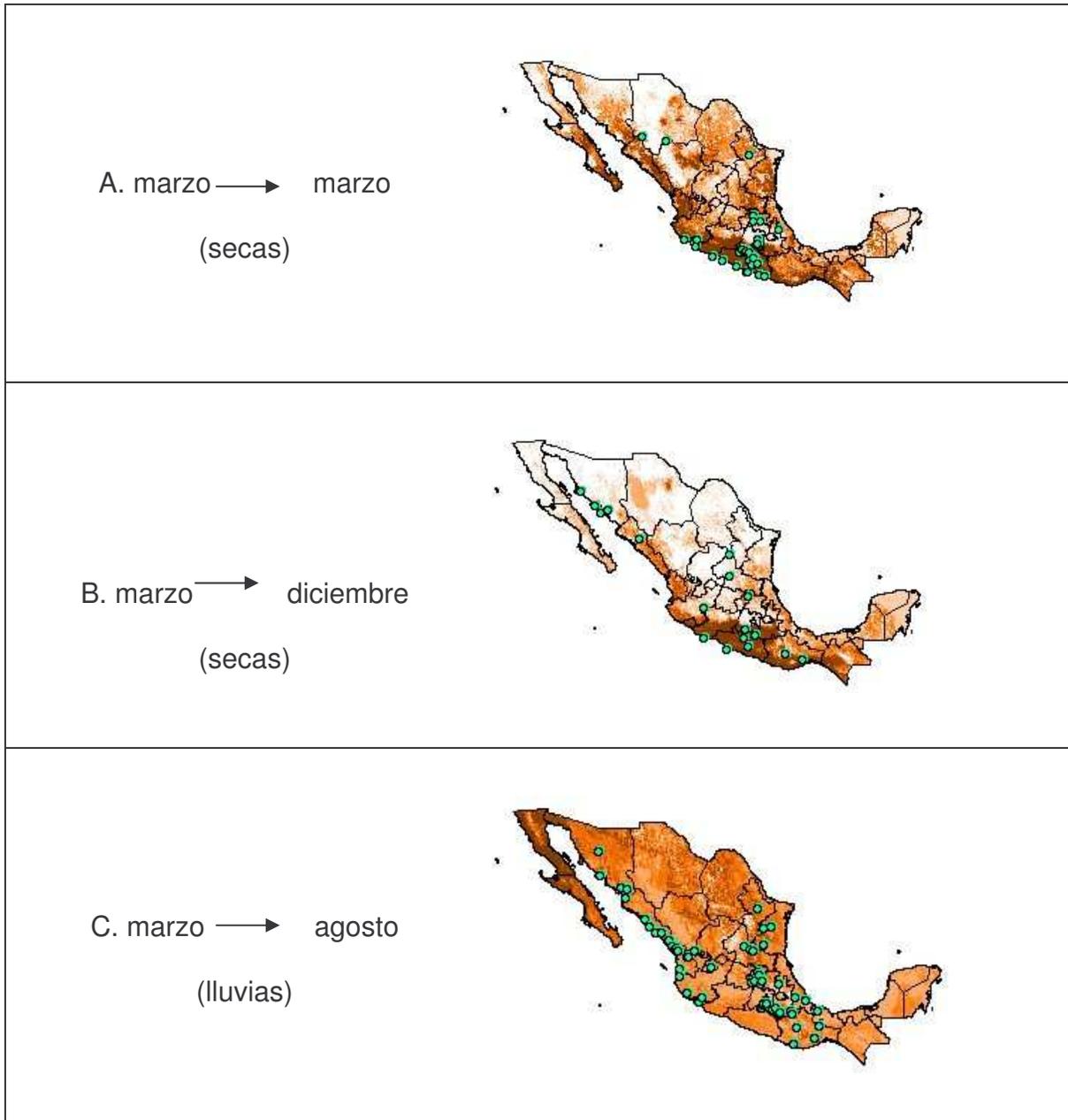


Figura 11. Mapas de tres modelos de distribución potencial de *Leptonycteris nivalis* en México: (A) proyección de la distribución de las condiciones ambientales de marzo en marzo y sobreposición de los puntos de presencia de *L. nivalis* en marzo (autopredicción), (B) proyección de la distribución de 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.

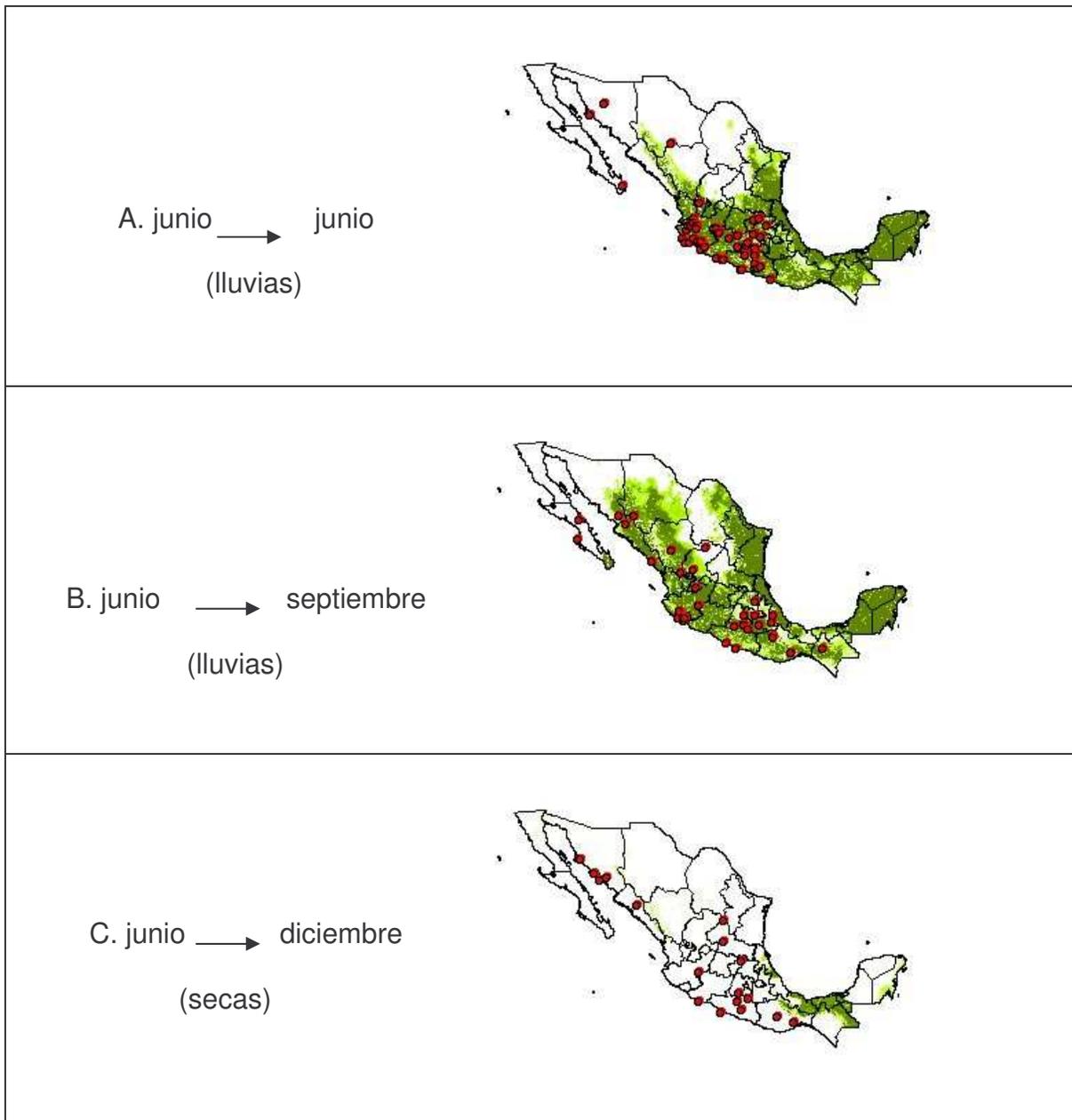


Figura 12. Mapas de tres modelos de distribución potencial de *Leptonycteris nivalis* en México: (A) proyección de la distribución de las condiciones ambientales de junio en junio y sobreposición de los puntos de presencia de *L. nivalis* en junio (autopredicción), (B) proyección de la distribución de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

3. Análisis bioclimático

Los resultados del análisis de conglomerados y los dendogramas nos permitieron comparar las condiciones ambientales promedio donde cada una de las dos especies de murciélagos ha sido registrada en los diferentes meses del año. Este análisis 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 post-lluvias, en los sitios y épocas donde viven estas especies.

El análisis de conglomerados para *L. yerbabuena* (Cuadro 5, Fig. 13), mostró que tanto la precipitación como las temperaturas mínima y máxima definieron tres agrupaciones: noviembre, diciembre, enero y febrero como parte de las post-lluvias, y 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.

Cuadro 5. 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	tmáx	prec
ene	14.4	30.5	19.2
feb	11.4	28.1	7.9
mar	15.0	30.8	8.6
abr	15.1	31.0	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	11.0	27.5	12.2

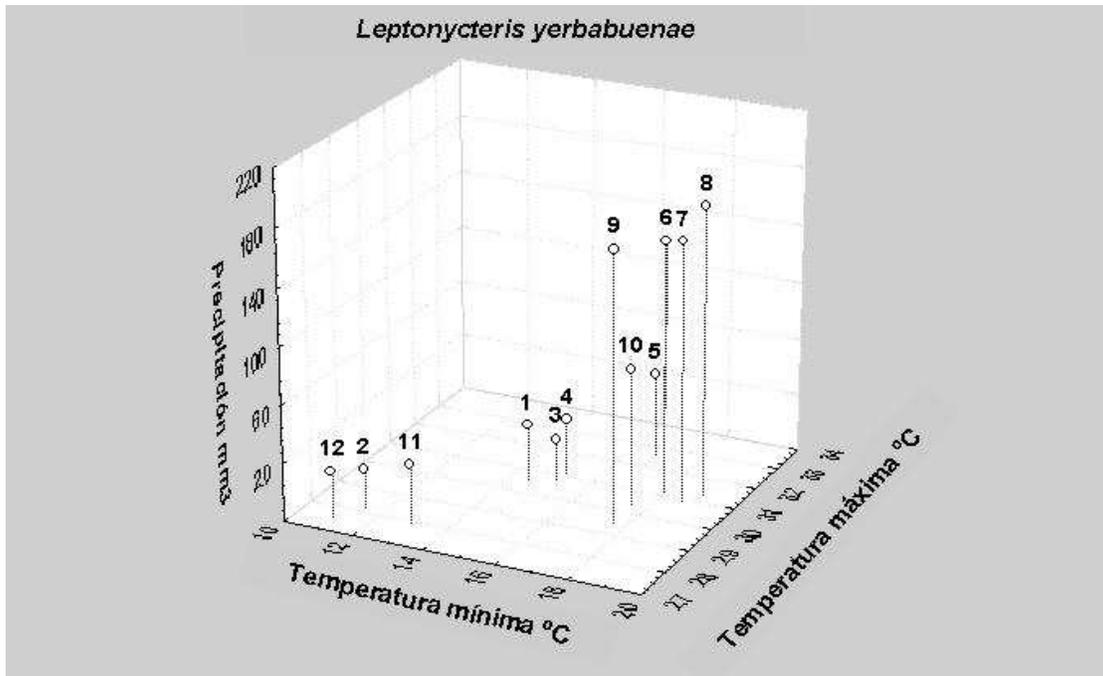


Figura 13.- Resultados del análisis de conglomerados del valor promedio de tres parámetros ambientales (temperatura mínima, temperatura máxima y precipitación mensual) correspondientes a las localidades de registro que fueron utilizadas en este estudio para modelar el nicho ecológico de *L. yerbabuena*.

De manera similar, los resultados observados en el dendograma (Fig. 14) nos señalan el grado de semejanza que hay entre los meses fríos 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).

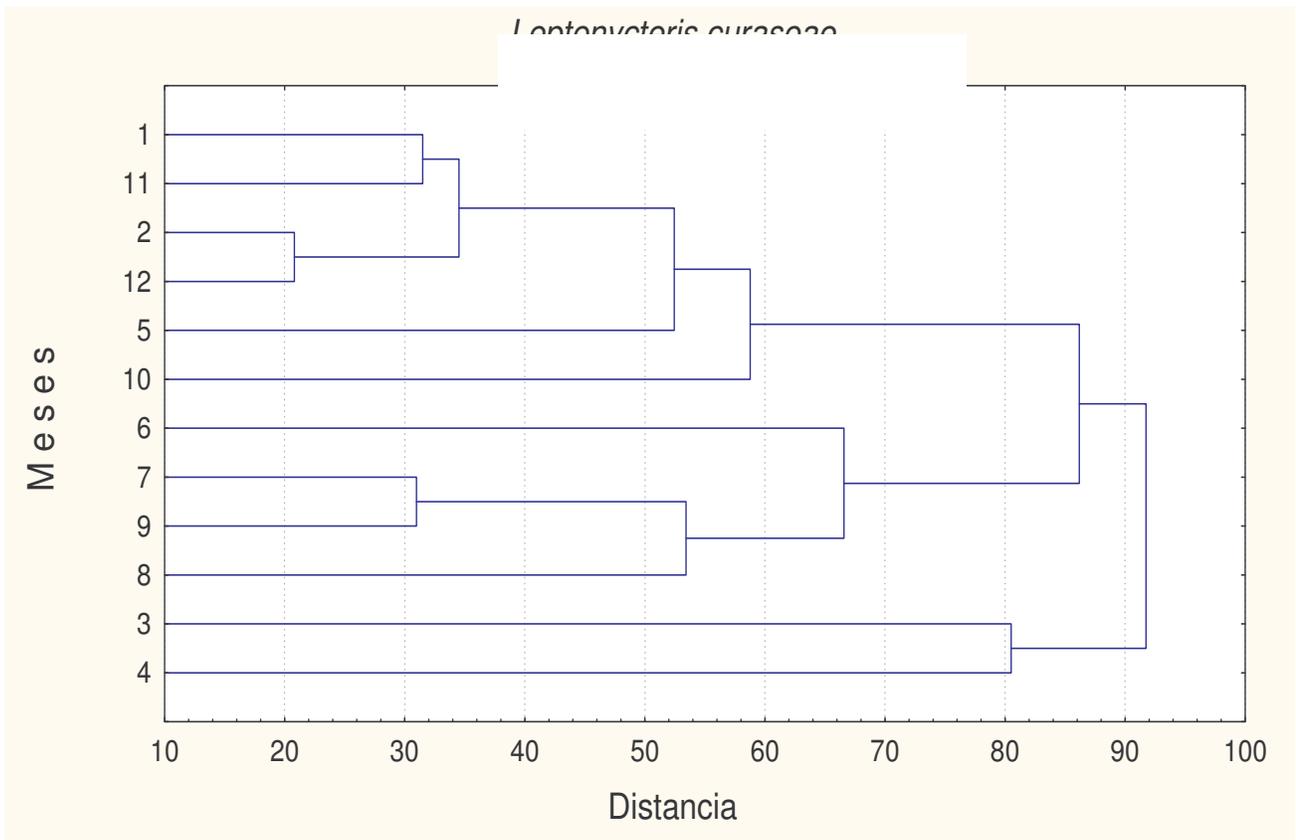


Figura 14.- Dendrograma de ligamiento promedio de las variables ambientales mensuales aplicadas en el modelado del nicho ecológico de *L. yerbabuena*.

El perfil bioclimático de las localidades de registro de *L. nivalis* (Cuadro 6, Fig. 15) indicó 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. Igualmente, los resultados observados en el dendrograma (Fig. 16) nos señalan 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 más acentuadas entre sí; con valores de 7.8 a 13.8 °C de temperatura mínima y de 24.3 a 28.8 °C de temperatura máxima.

Cuadro 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	tmáx	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

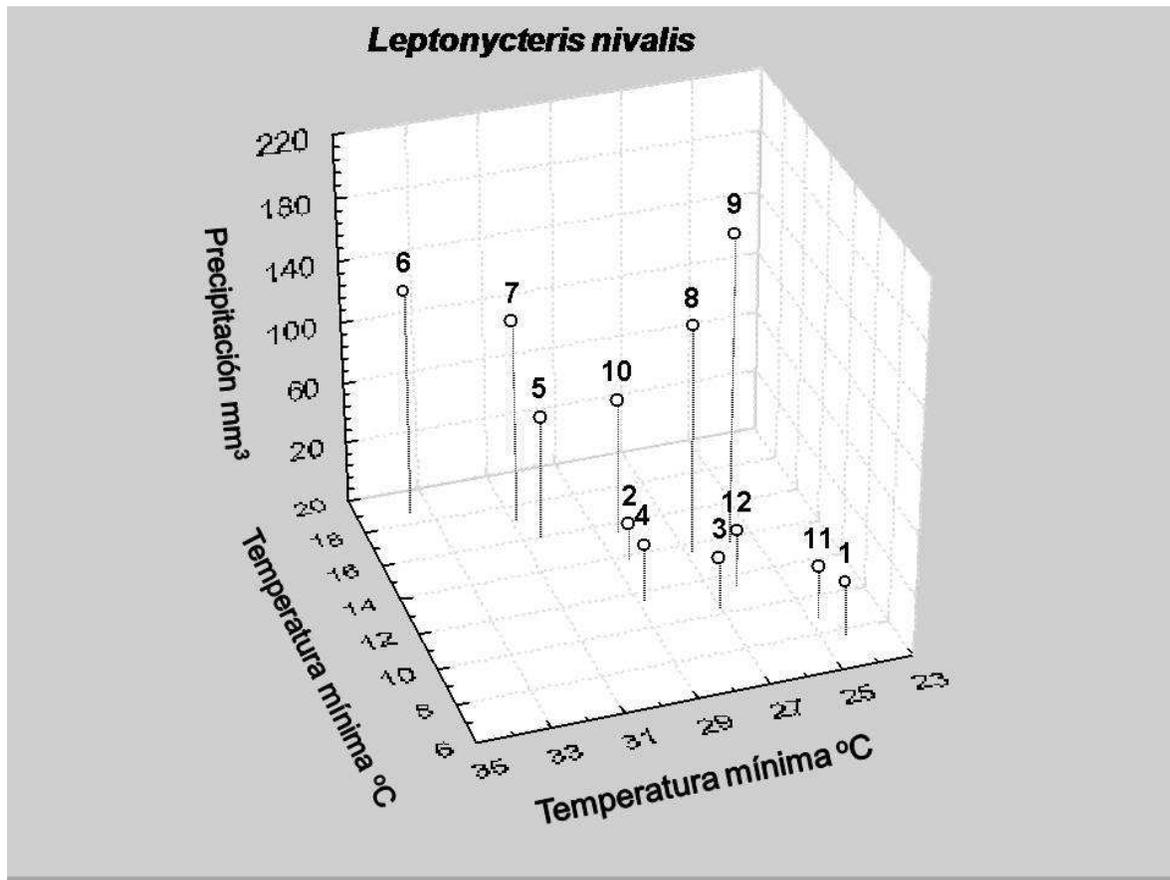


Figura 15.- Resultados del análisis de conglomerados del valor promedio de tres parámetros ambientales (temperatura mínima, temperatura máxima y precipitación mensual) correspondientes a las localidades de registro que fueron utilizadas en este estudio para modelar el nicho ecológico de *L. nivalis*.

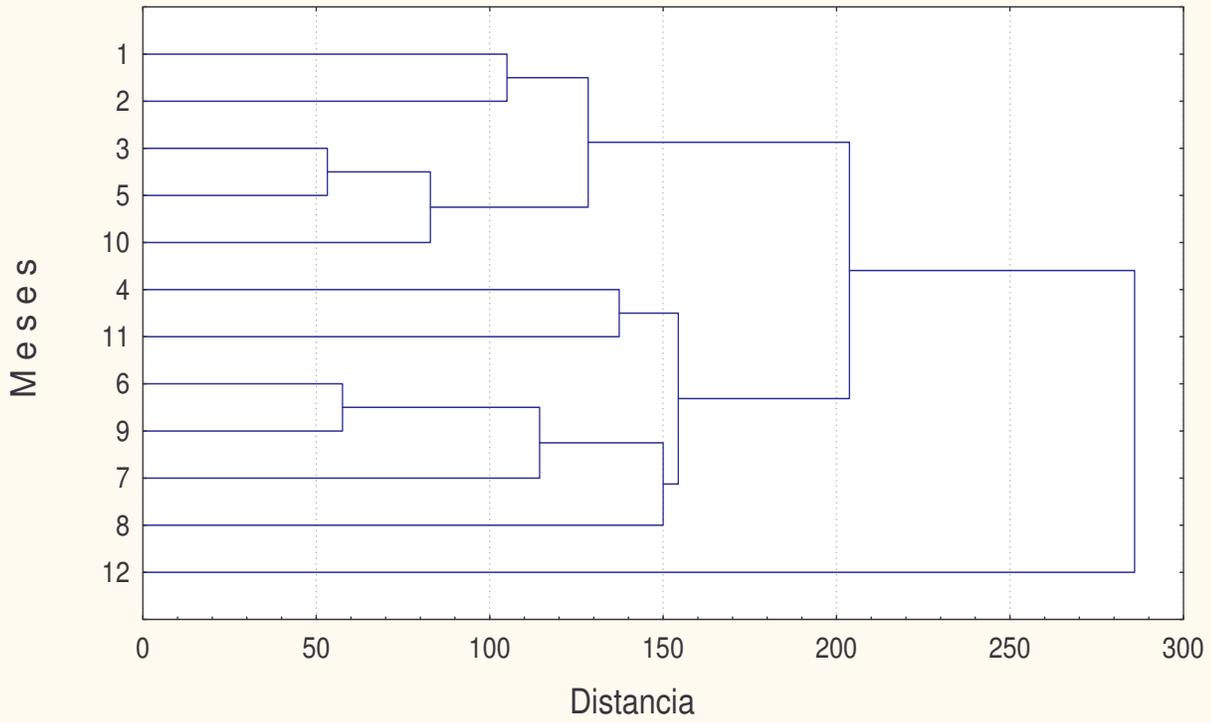


Figura 16.- Dendrograma de ligamiento promedio de las variables ambientales mensuales aplicadas en el modelado del nicho ecológico de *L. nivalis*.

DISCUSIÓN

Un modelo predictivo como GARP nos ha permitido caracterizar por primera vez los nichos ecológicos estacionales de dos especies de murciélagos nectarívoros, lo cual contribuye a explorar desde un punto de vista novedoso los sistemas migratorios y requerimientos ecológicos de estos mamíferos en diferentes épocas del año, de la misma manera en que Joseph y Stockwel (2000), lo hicieron también para definir los nichos climáticos de (*Myiarchus swainsoni*) una ave migrante de Suramérica, que ya ha sido ampliamente estudiada (Joseph et. al 2003).

La correspondencia de los puntos de presencia de *L. nivalis* y de *L. yerbabuena* con las proyecciones mensuales de nicho ecológico generados por GARP nos permitieron reconocer las diferencias estacionales en sus nichos ecológicos observadas en los valores de interpredictividad. Como se aprecia en los resultados, ambas especies cambian de un régimen climático a otro, mostrando un patrón de 'nicho alternante' entre una estación y otra (Nakazawa et al. 2004).

Los perfiles bioclimáticos muestran que las temperaturas máxima y mínima mantienen poca variación a lo largo del año, mientras que la precipitación sí presenta un patrón más estacional. Esto tiene diversas implicaciones; en primer lugar, sugiere que la precipitación es la variable que está causando la alternancia de los nichos a lo largo del año y que la temperatura es una variable restrictiva en la distribución de las dos especies. Es decir, las dos especies toleran mayores variaciones en la precipitación, pero no así en las temperaturas, particularmente la mínima.

Un 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-Montalvo. 1997,

Riechers-Pérez *et al.* 2003, Valiente-Busquets *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-Montalvo, 1999, Río *et al.* 2001). Al parecer el consumo de insectos es accidental cuando visitan las flores. Aunque la precipitación puede ser que no tenga un efecto directo sobre la fisiología de las dos especies de murciélagos (Cockrum 1991), sí determina los ciclos de floración de sus recursos alimentarios, influyendo en la abundancia, distribución y patrones de migración de las dos especies de *Leptonycteris* (Fleming *et al.* 1993, Fleming y Sosa 1994, Cortes-Díaz 1997, Moreno-Valdez *et al.* 2000, Molina-Freaner y Eguiarte 2003, Silva-Montellano y Eguiarte 2003, Valiente-Banuet *et al.* 1996).

Una de las grandes ventajas de trabajar con el modelado mensual de nichos es que tenemos una secuencia temporal de mapas de distribución potencial que nos permiten percibir como cambian de ubicación las áreas y los puntos de registro mensualmente. Para *L. nivalis* se definen dos rutas migratorias que se abren en “V” cuando van en dirección sureste a noroeste en abril (en estos meses nacen las crías). Con excepción de junio a septiembre los mapas de las proyecciones coinciden con el área de distribución que hay para la especie (Arita 2005b, NatureServe 2006, Wilson y Reeder 2005), se reporta que de junio a agosto las hembras junto con sus crías migran y permanecen en el norte, la mayoría de los machos permanece en el sur. Existe la posibilidad de que las poblaciones meridionales no migren (Arita 1991, Hensley y Wilkins 1988). En octubre bajan de nuevo hasta el sureste. Los modelos generados sí están detectando que es durante la temporada de lluvias cuando se da esta segregación entre las poblaciones de murciélagos.

Sólo los modelos de distribución potencial de la temporada seca coinciden con los registros de distribución conocida de *L. yerbabuena* (Ceballos *et al.* 1997, Cockrum 1991, Fleming *et al.* 1993, NatureServe 2006, Valiente-Banuet *et al.* 1996). Parte de las poblaciones de *L. yerbabuena* migran hacia el norte en abril durante la época seca y nuevamente a finales de la época lluviosa (septiembre-octubre) se desplazan hacia el sur y el sureste de nuestro país. Las diferencias las encontramos en las proyecciones de lluvias vs. secas, las condiciones ambientales propicias para esta especie únicamente se encuentran en una porción del Golfo de México y en la Península de Yucatán, para la cual no se tienen registros de la especie (Arita 2005a).

Este efecto de sobre-estimación de la distribución modelada puede deberse a diversas causas: (1) a que la especie sí se encuentre en esos sitios, pero no ha sido registrada, (2) a que la especie no se encuentre en esos sitios por factores no climáticos, como limitaciones en la dispersión o factores históricos y (3) que el modelo no esté generando las relaciones entre los puntos y las variables adecuadamente (Soberón y Peterson 2005). En este caso, es posible que el modelo no esté siendo preciso ya que sólo se están incluyendo cinco variables para generar los modelos y puede ser que no sean necesariamente las más determinantes de la distribución de las especies. La relativa especificidad en la dieta de estas especies limita su distribución a sitios en donde los recursos florales son abundantes, al menos durante algún periodo del año (Álvarez y González-Quintero 1970, Cockrum 1991, Flemming *et al.* 1993, Valiente-Banuet *et al.* 1996).

De esta forma, los resultados sugieren un panorama general en el que la migración está determinada tanto por los patrones geográficos estacionales de las temperaturas mínimas y por la disponibilidad de alimento. Así, los nichos ecológicos de

las dos especies vistos como el hipervolumen n-dimensional propuesto por Hutchinson (1957) se pueden considerar alternantes, pero uno de los ejes importantes –el de la temperatura mínima- se mantiene relativamente constante. Este resultado coincide con lo observado por Joseph y Stockwell (2000) con *Myiarchus swainsoni* en Suramérica, en donde concluyen que la temperatura es el factor que determina los patrones de migración de esta ave. Asimismo, los resultados de este estudio apoyan las ideas propuestas por Ceballos *et al.* (1997) y Cockrum (1991), quienes argumentan que las poblaciones de estos murciélagos migran para evitar las bajas temperaturas que predominan en el norte durante el invierno.

El enfoque seguido en este estudio permitió detectar algunos patrones que permiten entender un poco más sobre el fenómeno de la migración en los murciélagos nectarívoros. Sin embargo, también se revelaron algunas limitaciones que impidieron medir la similitud temporal de los nichos ecológicos de una forma más precisa. Por un lado, están los relativos a los métodos empleados. Primero, el enfoque de interpredicciones está sujeto a variaciones en variables no relevantes y esto puede oscurecer lo que en realidad está definiendo la distribución y la migración de las especies. Segundo, es conveniente hacer un análisis exploratorio que permita determinar las variables informativas y hacer las comparaciones con esas. Además, la disponibilidad de datos mensuales fue relativamente baja, lo que afecta directamente la calidad de los modelos (Stockwell y Peterson 2002). Por otro lado, hay aspectos de la biología de las especies y de la biología de la migración que no fueron considerados. Se conoce que no todas las poblaciones de *Leptonycteris yerbabuena* son migratorias, hay algunas que son residentes; en otras poblaciones hay diferenciación sexual en la migración, primero migran las hembras y después los machos. Finalmente, existe una

diferenciación genética en las poblaciones de *L. yerbabuena*, en donde cada una de las formas sigue rutas migratorias distintas espacial y temporalmente (Wilkinson y Fleming 1996). En futuros estudios es necesario tomar en cuenta todas estas consideraciones para poder realizar análisis más finos que permitan revelar patrones más claros.

CONCLUSIONES

1. Los nichos ecológicos estacionales de *Leptonycteris yerbabuena* y *L. nivalis* son del tipo alternante, pero la temperatura se mantiene relativamente constante.
2. La precipitación es la variable que está causando la alternancia de los nichos a lo largo del año y la temperatura es una variable restrictiva en la distribución de las dos especies.
3. El método de las interpredicciones mensuales resultó útil para medir la diferenciación de los nichos a través del tiempo.

LITERATURA CITADA

- 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.
- Álvarez, 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.
- 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. 2005a. 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. 2005b. 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.
- 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 procedure for mapping potential distributions 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.
- 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.
- 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.
- Cortes-Díaz, V. 1997. El papel de los visitantes en la biología de la polinización de *Stenocereus pruinosus* en el Valle de Tehuacan-Cuicatlán, México. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, Universidad Nacional autónoma de México. Estado de México.
- Cryan, P. M. 2003. Seasonal distribution of migratory three bats (*Lasiurus* y *Lasionycterus*) in North America. *Journal of Mammalogy*, 84 (2): 579-593.

- 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-ocurrence 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 analysys. *Oecología*, 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. 2007. Ornithology. Third edition.. 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.
- Hensley, A. P. y K. T. Wilkins. 1988. *Leptonycteris nivalis*. Mammalian Species, 307: 1-4.

- 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. y D. R. B. Stockwell. 2000. Temperature-based models of the migration of Swainson's Flycatcher (*Myiarchus 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.
- Joseph, L., T. Wilke y D. Alpers 2003. Independent evolution of migration on the South America landscape in a long-distance temperature-tropical migratory bird, Swainsons's flycatcher (*Myiarchus swainsoni*). *Journal of Biogeography*, 30: 925-937.
- 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. 199. 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.
- MacArthur, 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.
- MacArthur, R. H. 1972. *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Harper and Row. New York.
- MacArthur, 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-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.
- McNab, B. K. 1982. Physiologica Ecology. Págs. 169-196. En T. H. (Ed.). *Ecology of Bats*. Plenum Press, New York.
- 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.
- InfoNatura: Animals and Ecosystems of Latin America. 2007. Version 5.0
Arlington, Virginia (USA) NatureServe. <http://www.natureserve.org/infonatura>
- 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., 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.
- 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-Pérez, A., M. Martínez-Coronel 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. *Proceedings of the Royal Society of London series Biological Sciences*, 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., 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.
- Wilson, D. E. y D. M. Reeder. 2005. Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference. Third edition. The Johns Hopkins University Press, Baltimore. Two volumes. 2,142 pp.
- 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 yerbabuena* 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 Mastozología, 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*.

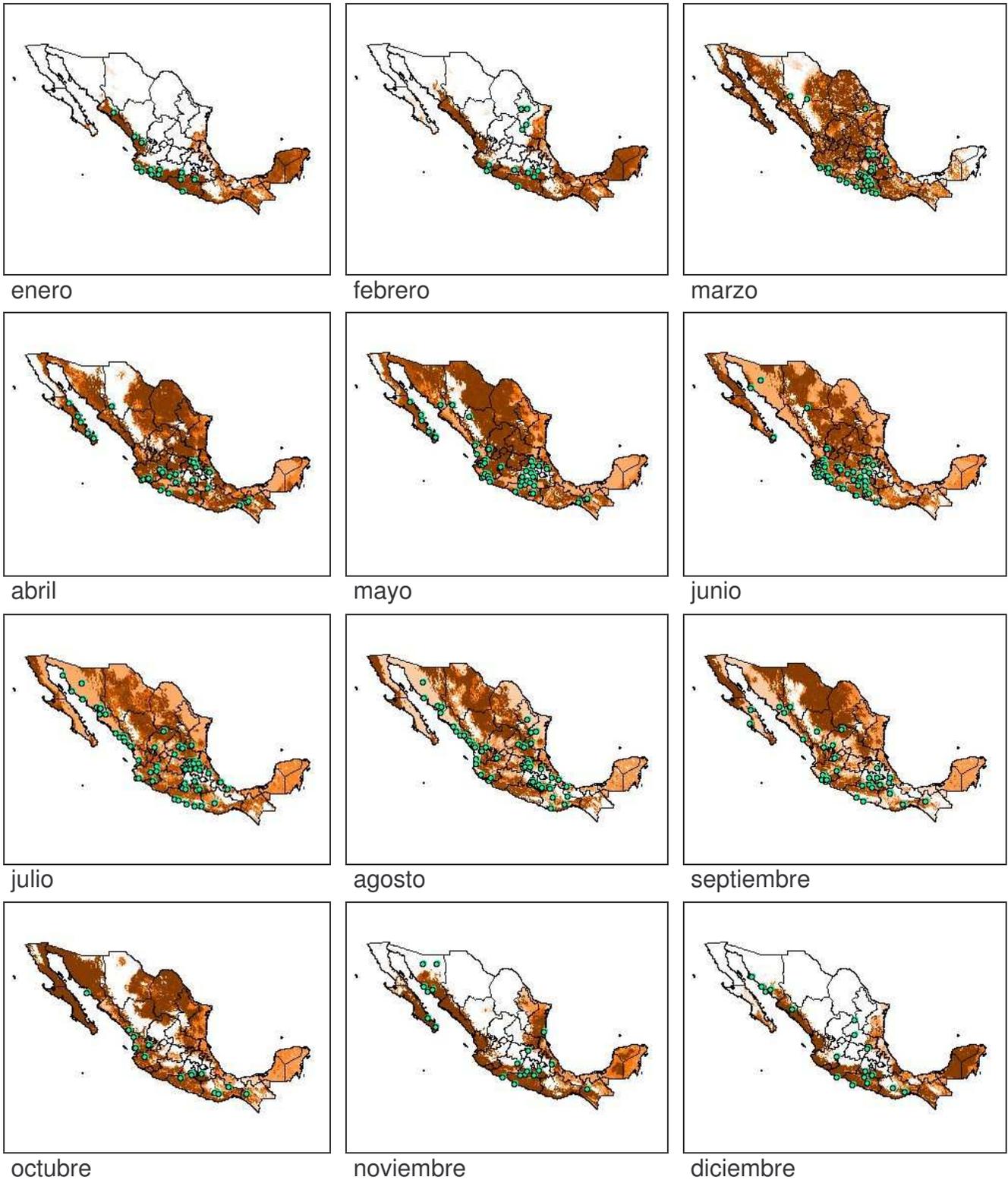


Figura 17.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris yerbabuena*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **enero** sobre cada uno de los meses del año, también se sobreponen los puntos de ocurrencia mensuales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

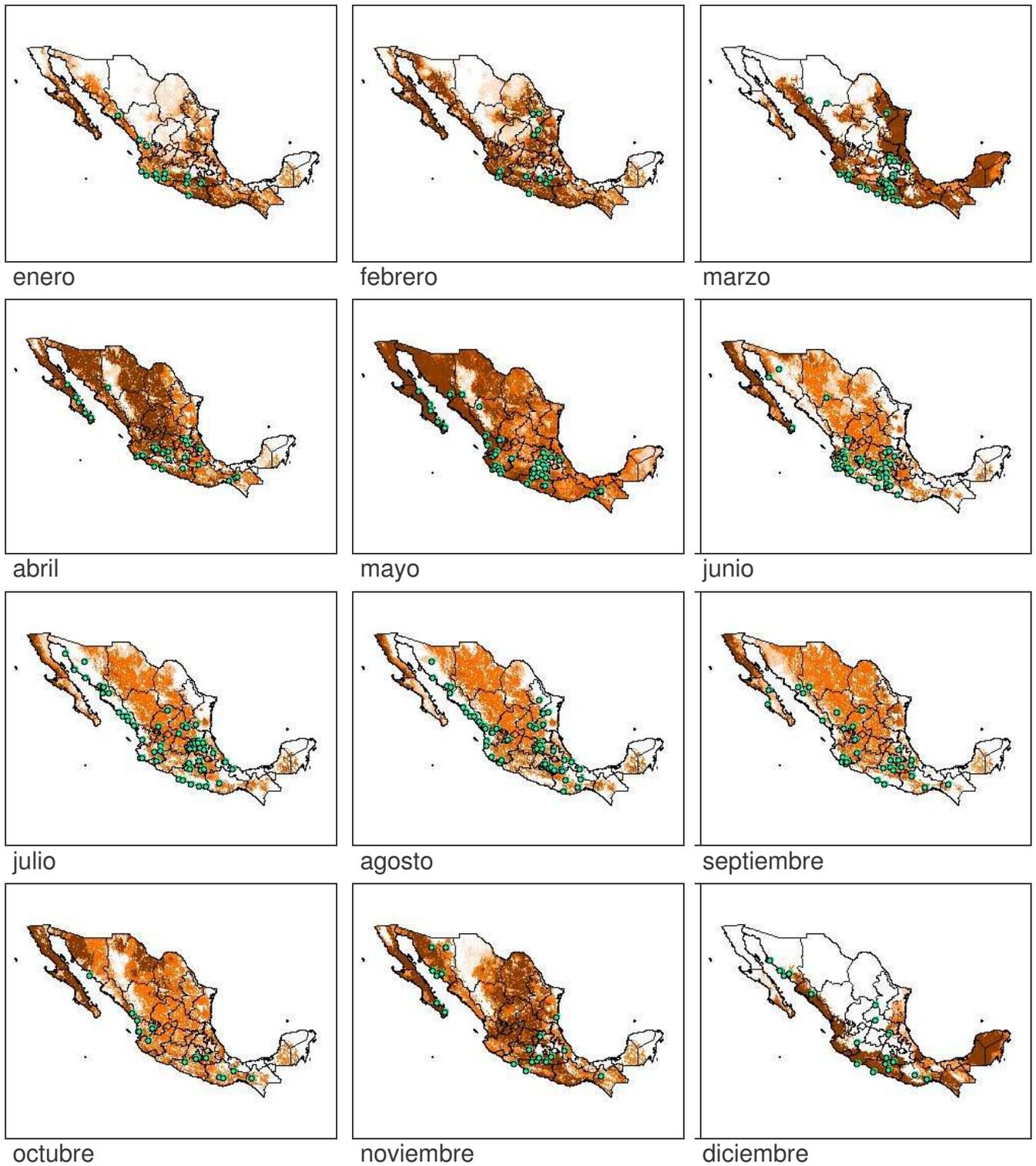


Figura 18.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris yerbabuena*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **febrero** sobre cada uno de los meses del año, también se sobreponen los puntos de ocurrencia mensuales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

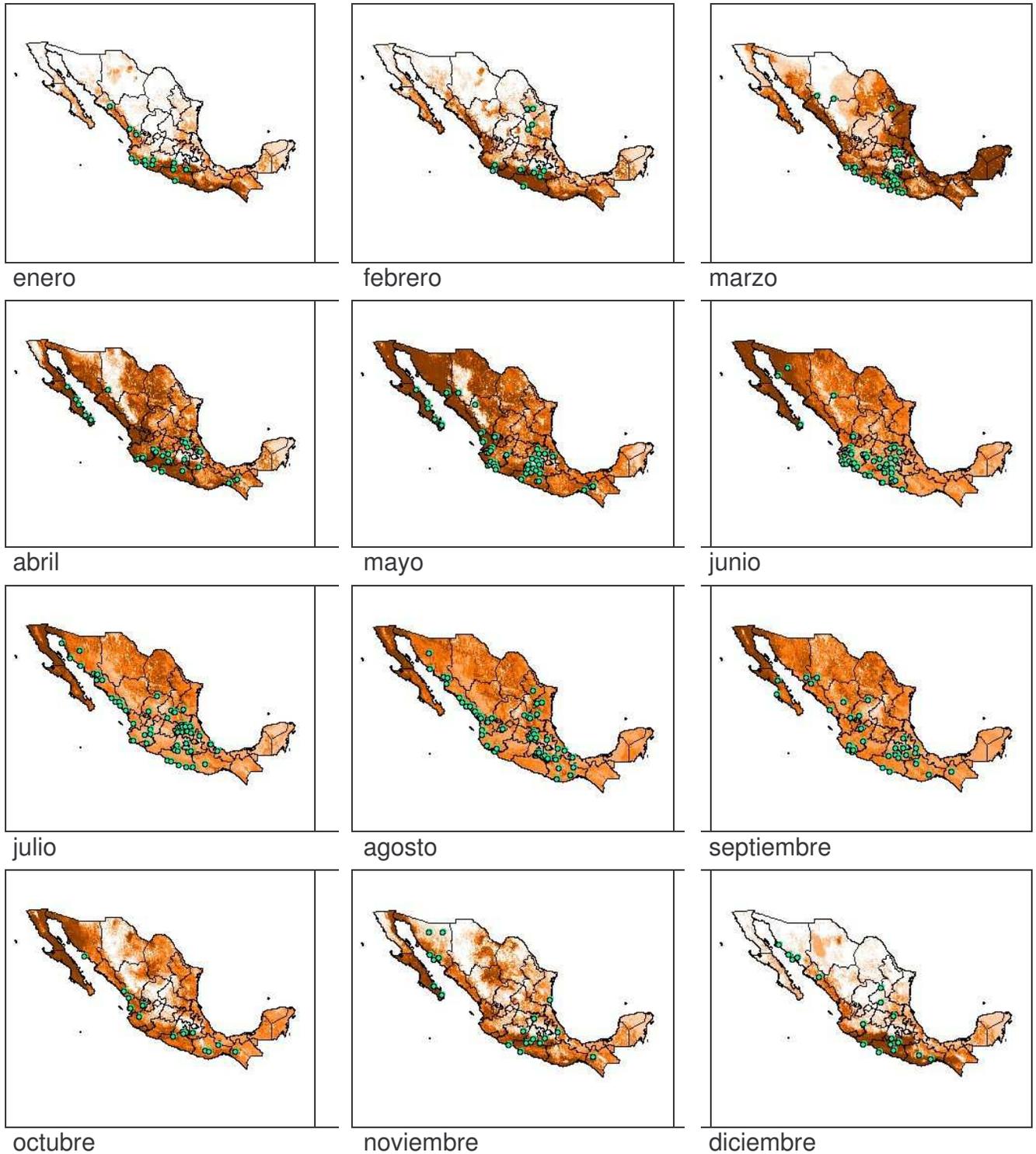


Figura 19.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris yerbabuena*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **marzo** sobre cada uno de los meses del año, también se sobreponen los puntos de ocurrencia mensuales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

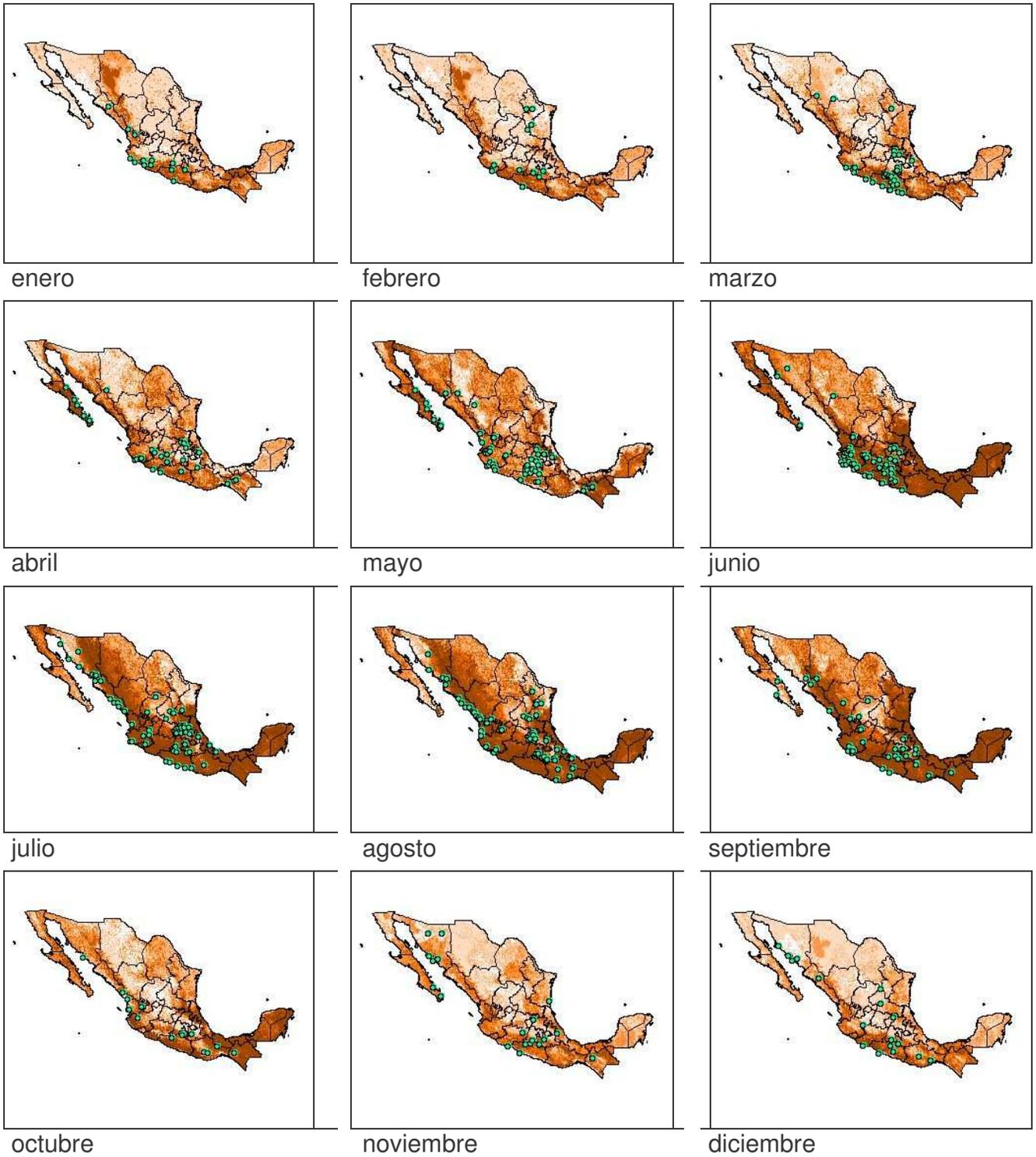


Figura 20.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris yerbabuena*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **abril** sobre cada uno de los meses del año, también se sobreponen los puntos de ocurrencia mensuales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

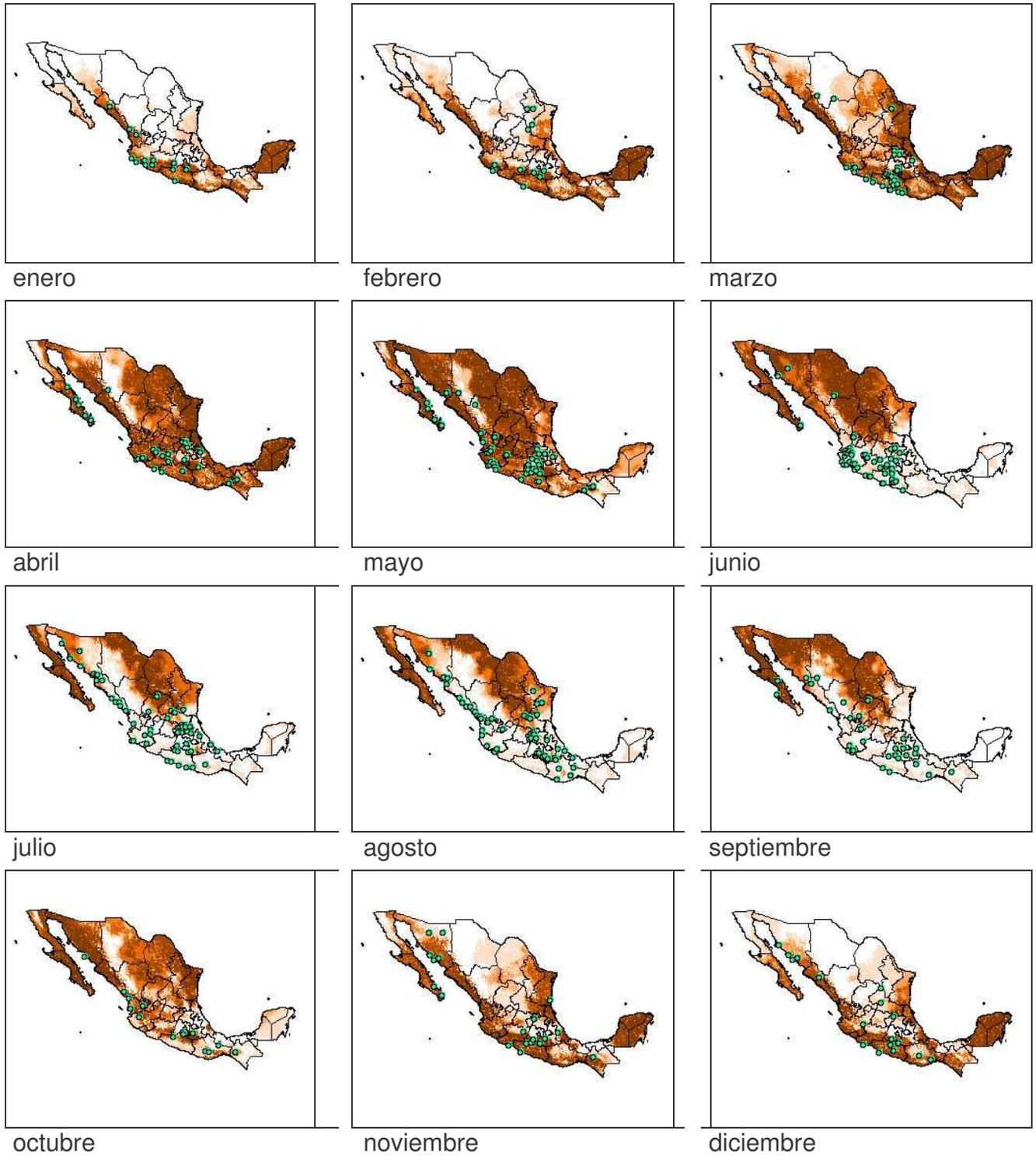


Figura 21.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris yerbabuena*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **mayo** sobre cada uno de los meses del año, también se sobreponen los puntos de ocurrencia mensuales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

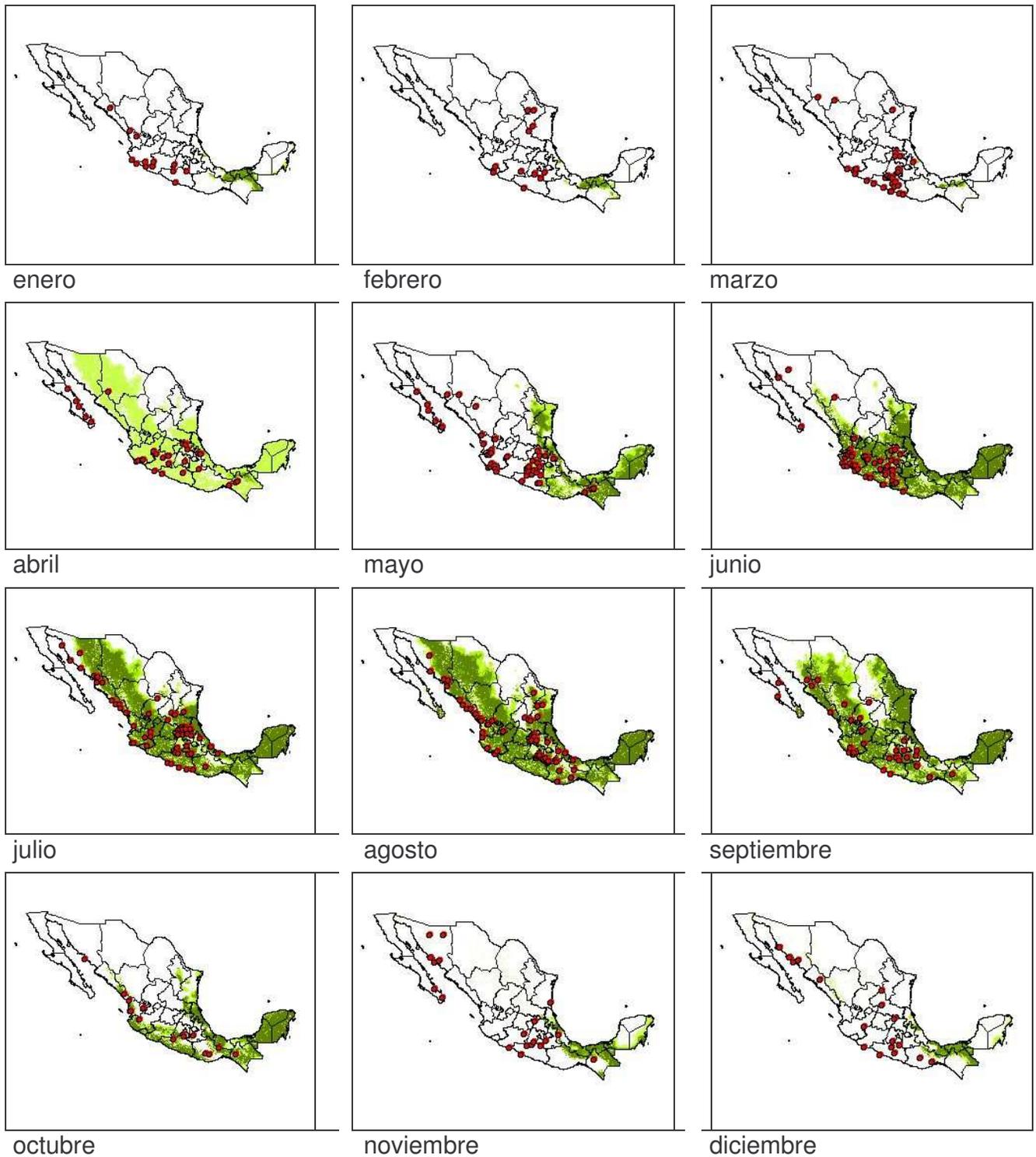


Figura 22.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris yerbabuena*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **junio** sobre cada uno de los meses del año, también se sobreponen los puntos de ocurrencia mensuales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

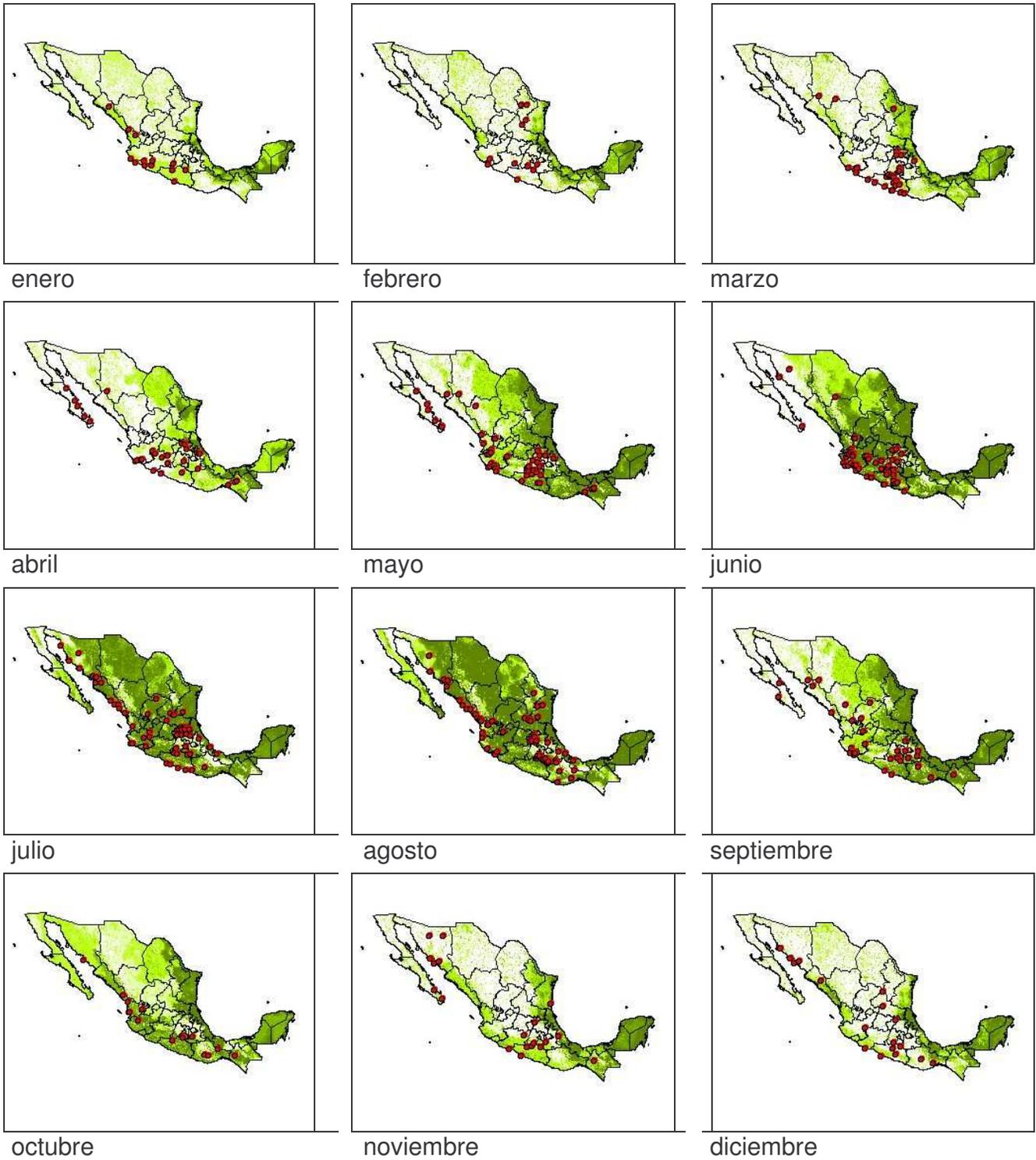


Figura 23.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris yerbabuena*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **julio** sobre cada uno de los meses del año, también se sobreponen los puntos de ocurrencia mensuales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

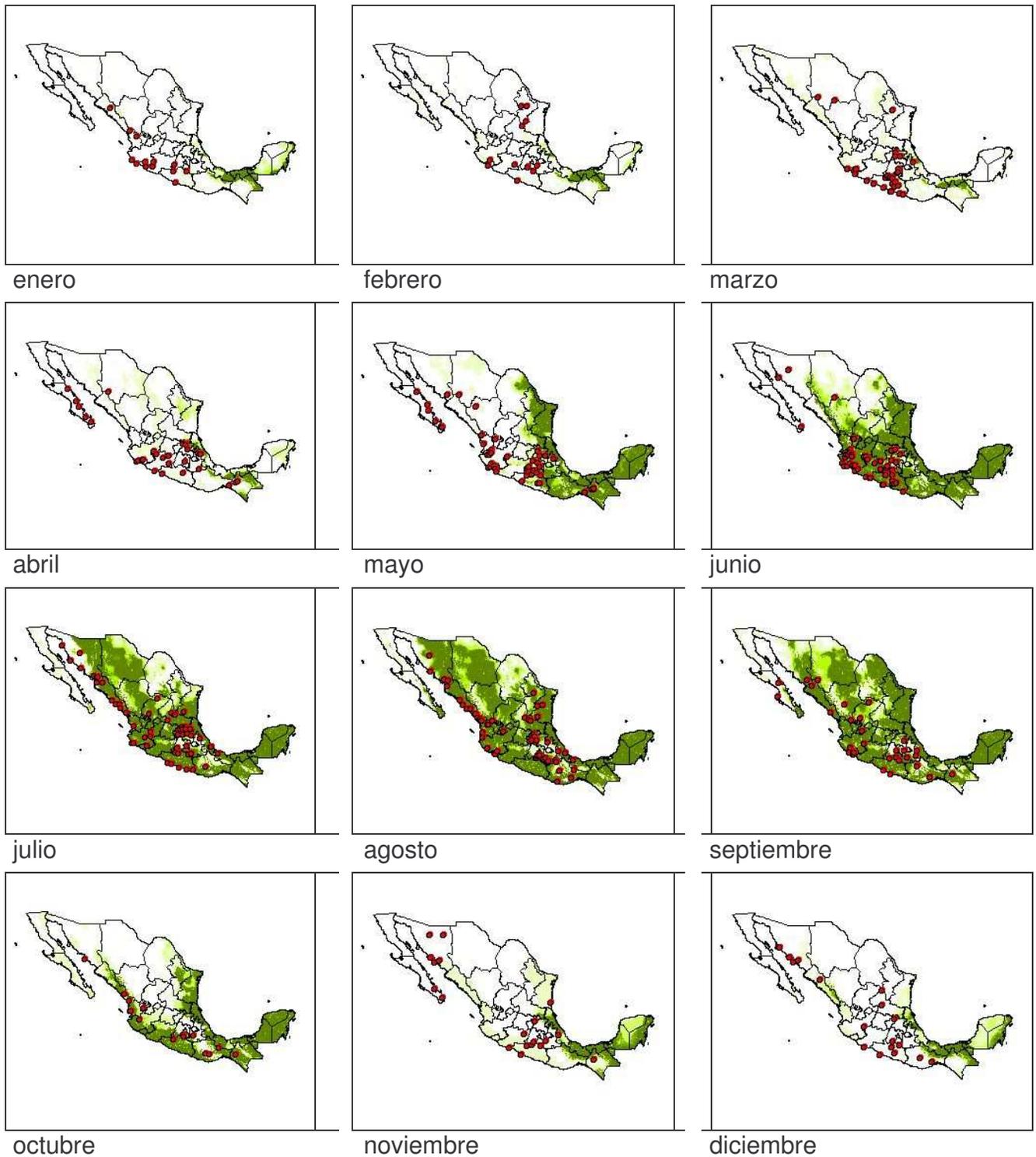


Figura 24.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris yerbabuena*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **agosto** sobre cada uno de los meses del año, también se sobreponen los puntos de ocurrencia mensuales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

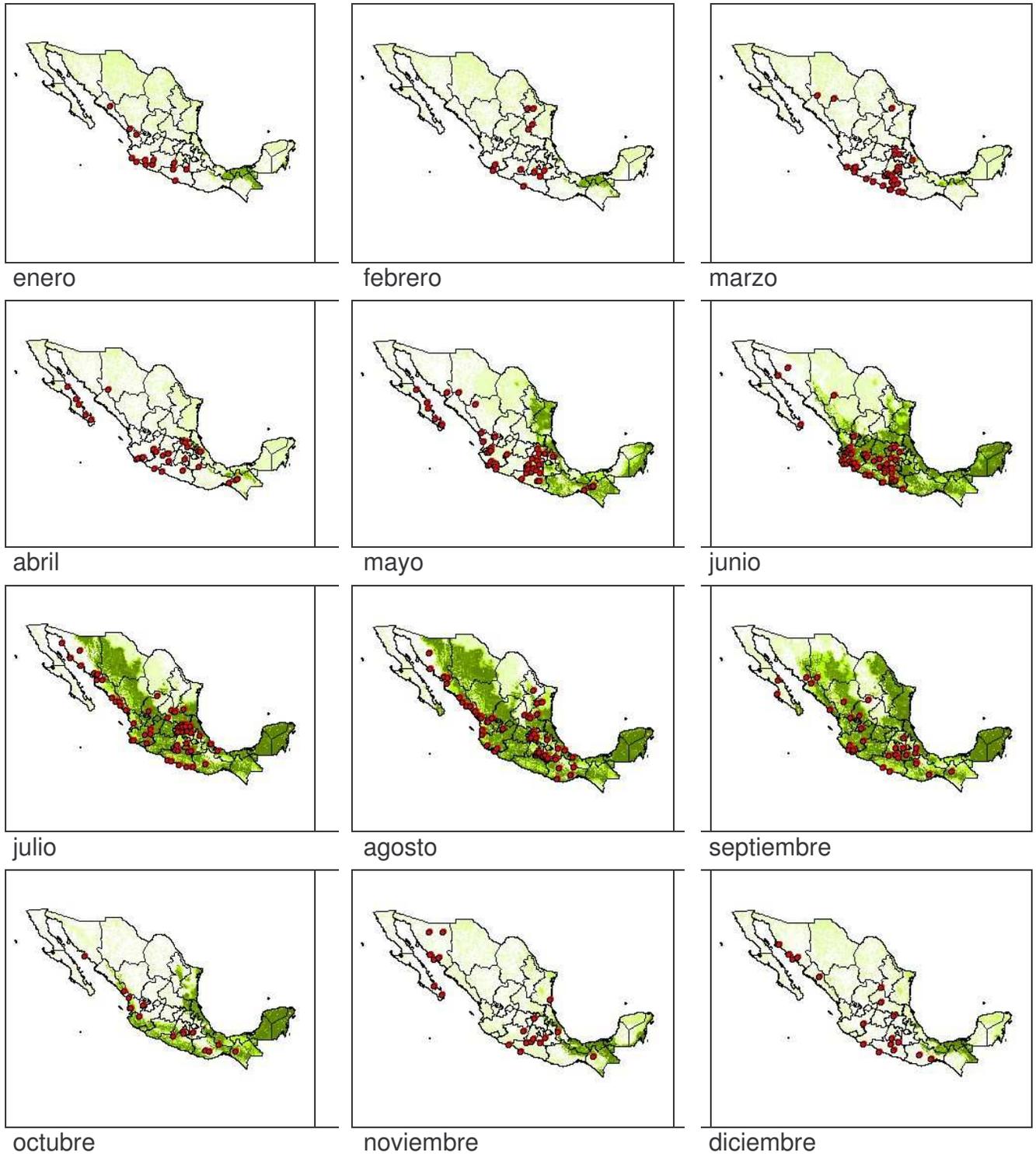


Figura 25.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris yerbabuena*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **septiembre** sobre cada uno de los meses del año, también se sobreponen los puntos de ocurrencia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

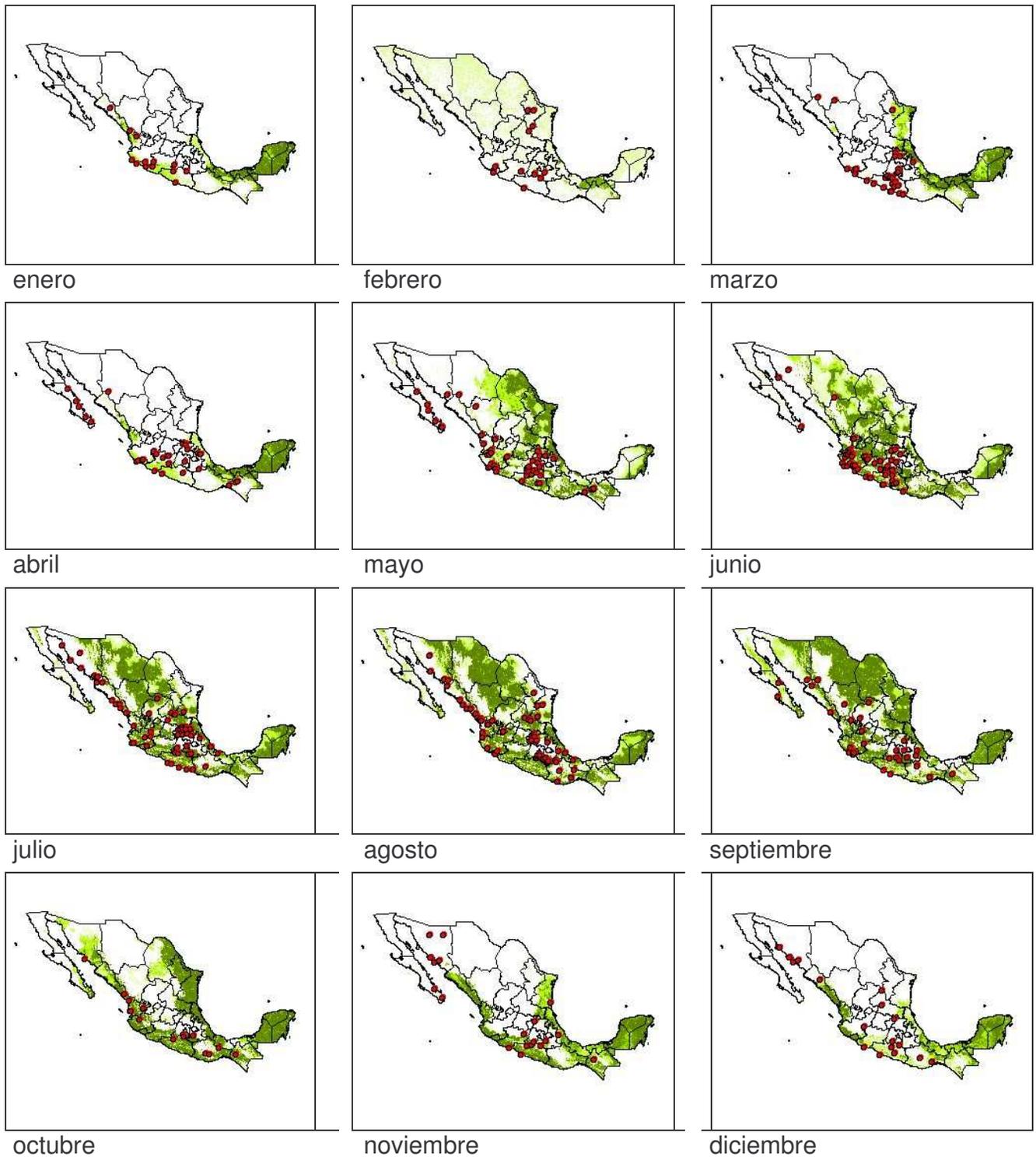


Figura 26.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris yerbabuena*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **octubre** sobre cada uno de los meses del año, también se sobreponen los puntos de ocurrencia mensuales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

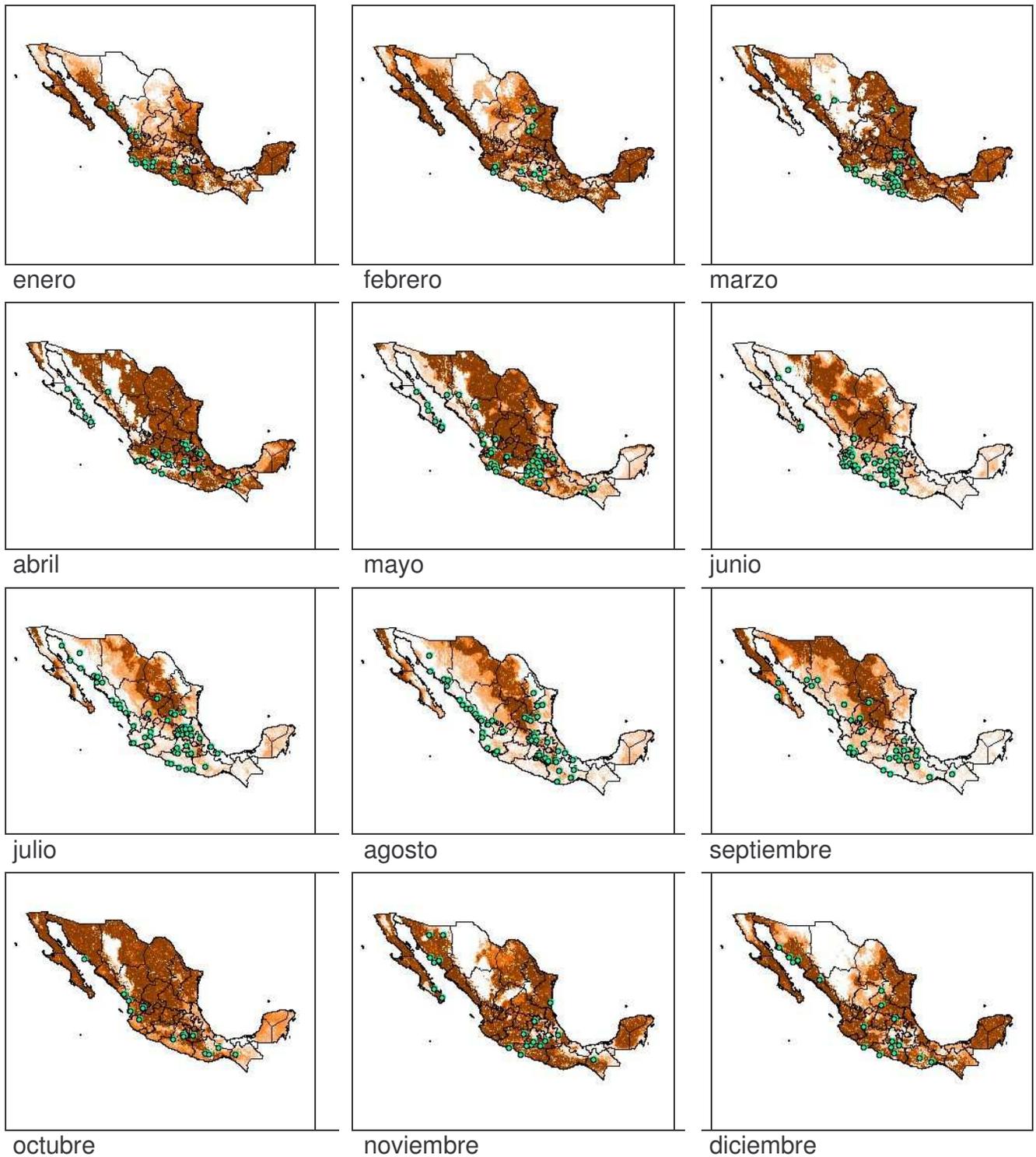


Figura 27.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris yerbabuena*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **noviembre** sobre cada uno de los meses del año, también se sobreponen los puntos de ocurrencia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

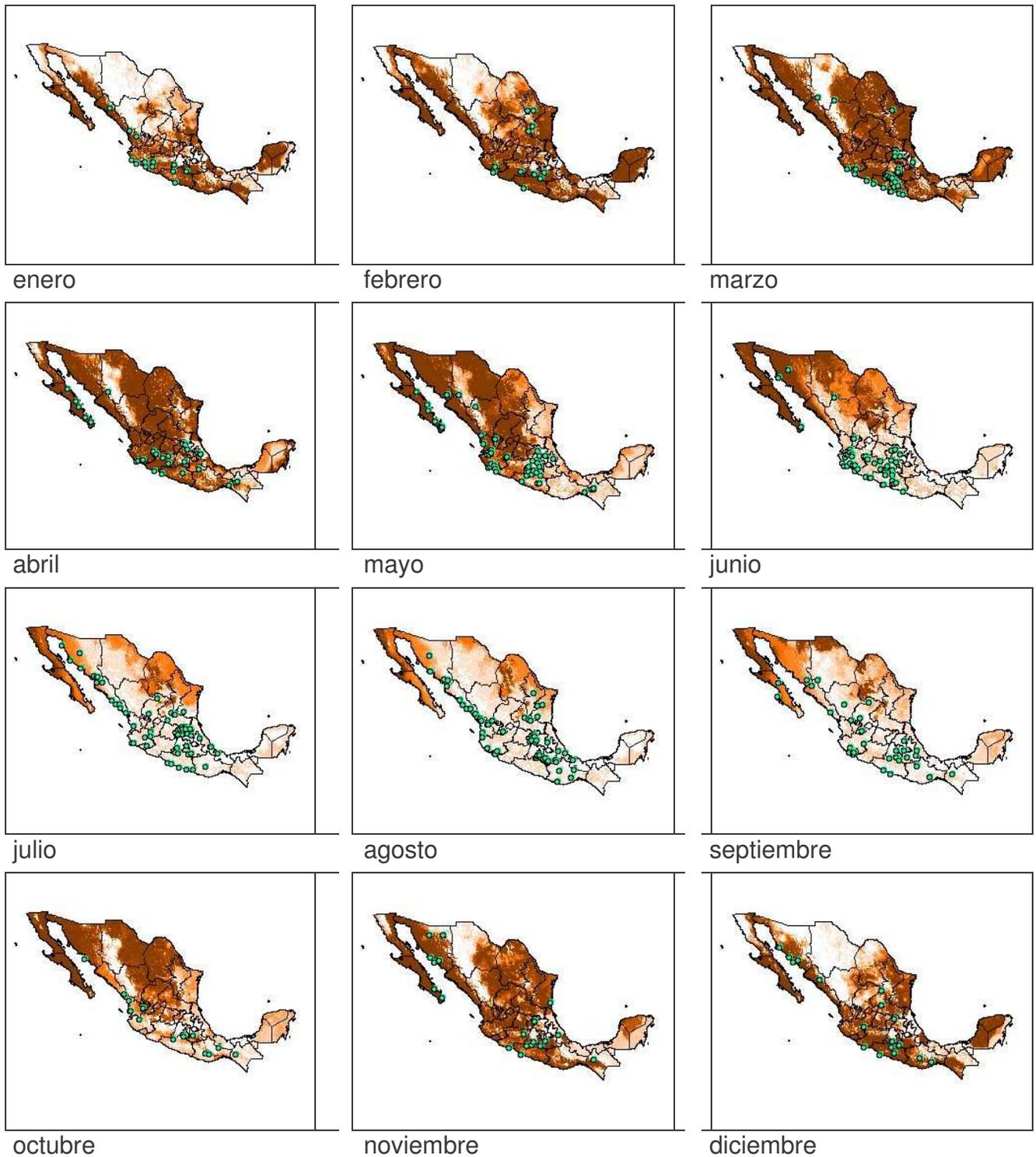


Figura 28.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris yerbabuena*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **diciembre** sobre cada uno de los meses del año, también se sobreponen los puntos de ocurrencia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

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

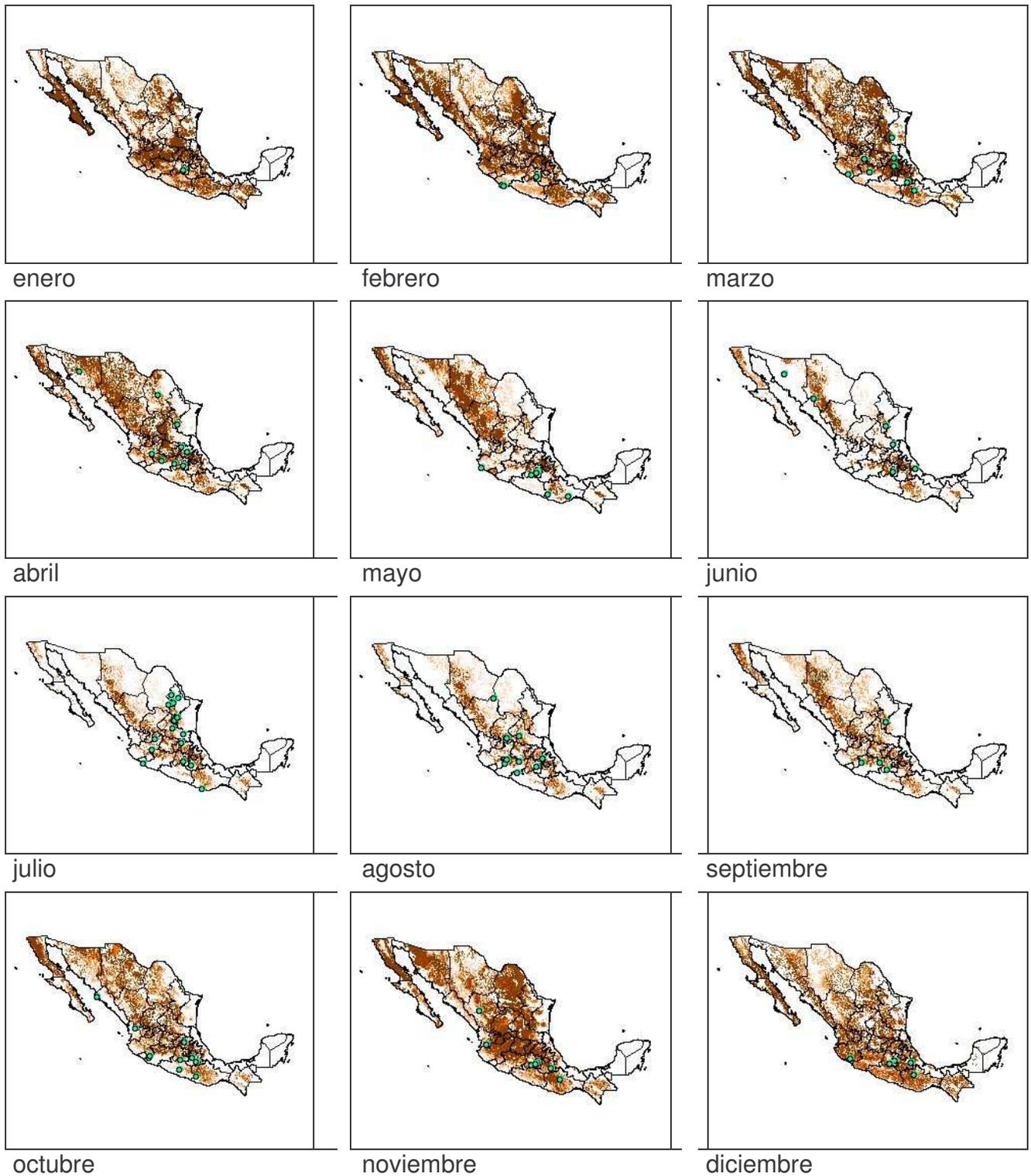


Figura 29.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris nivalis*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **enero** sobre cada uno de los meses del año, además se sobreponen los puntos de ocurrencia mensuales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

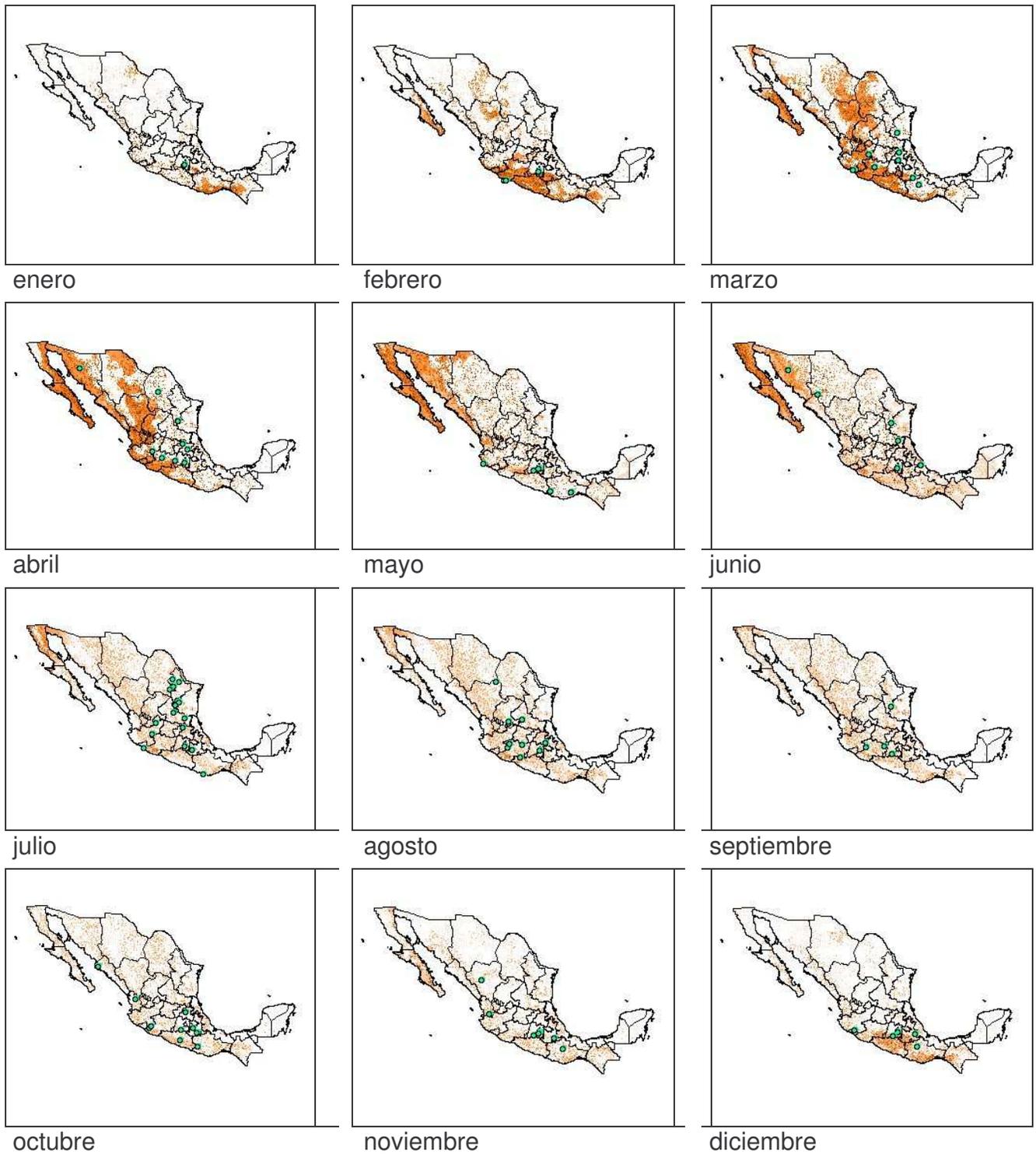


Figura 30.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris nivalis*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **febrero** sobre cada uno de los meses del año, además se sobreponen los puntos de ocurrencia mensuales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

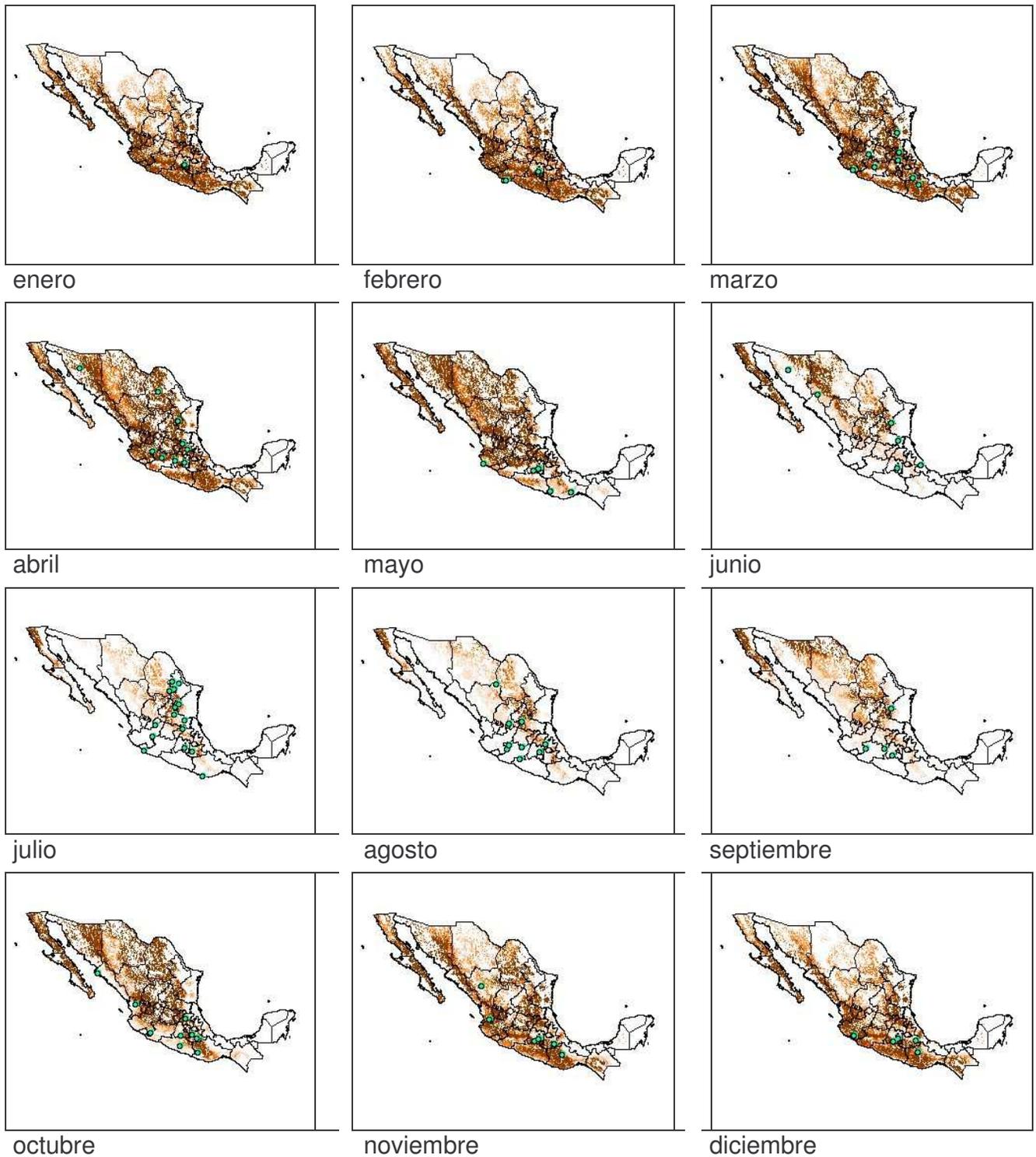


Figura 31.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris nivalis*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **marzo** sobre cada uno de los meses del año, además se sobreponen los puntos de ocurrencia mensuales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

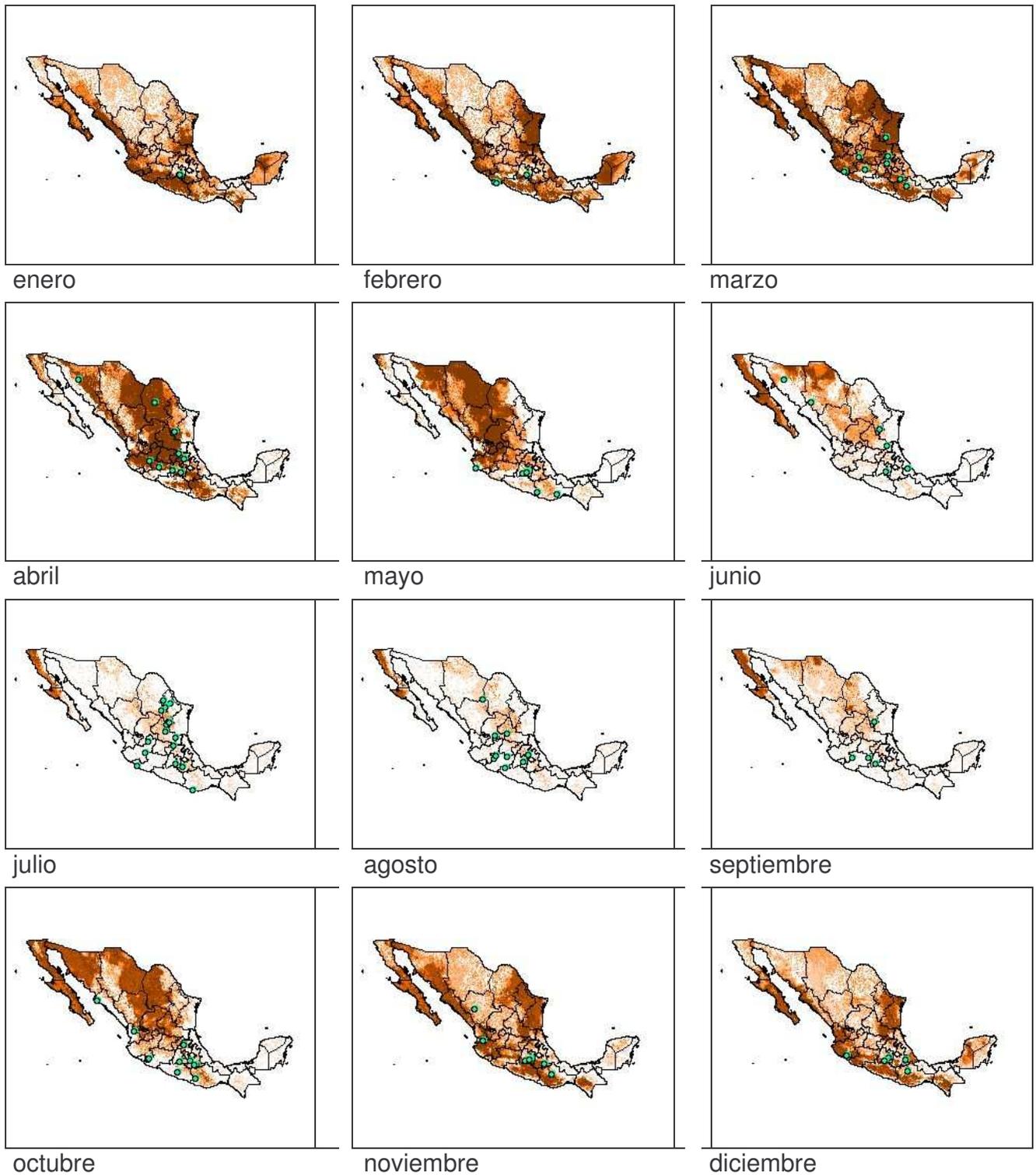


Figura 32.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris nivalis*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **abril** sobre cada uno de los meses del año, además se sobrepone los puntos de ocurrencia mensuales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

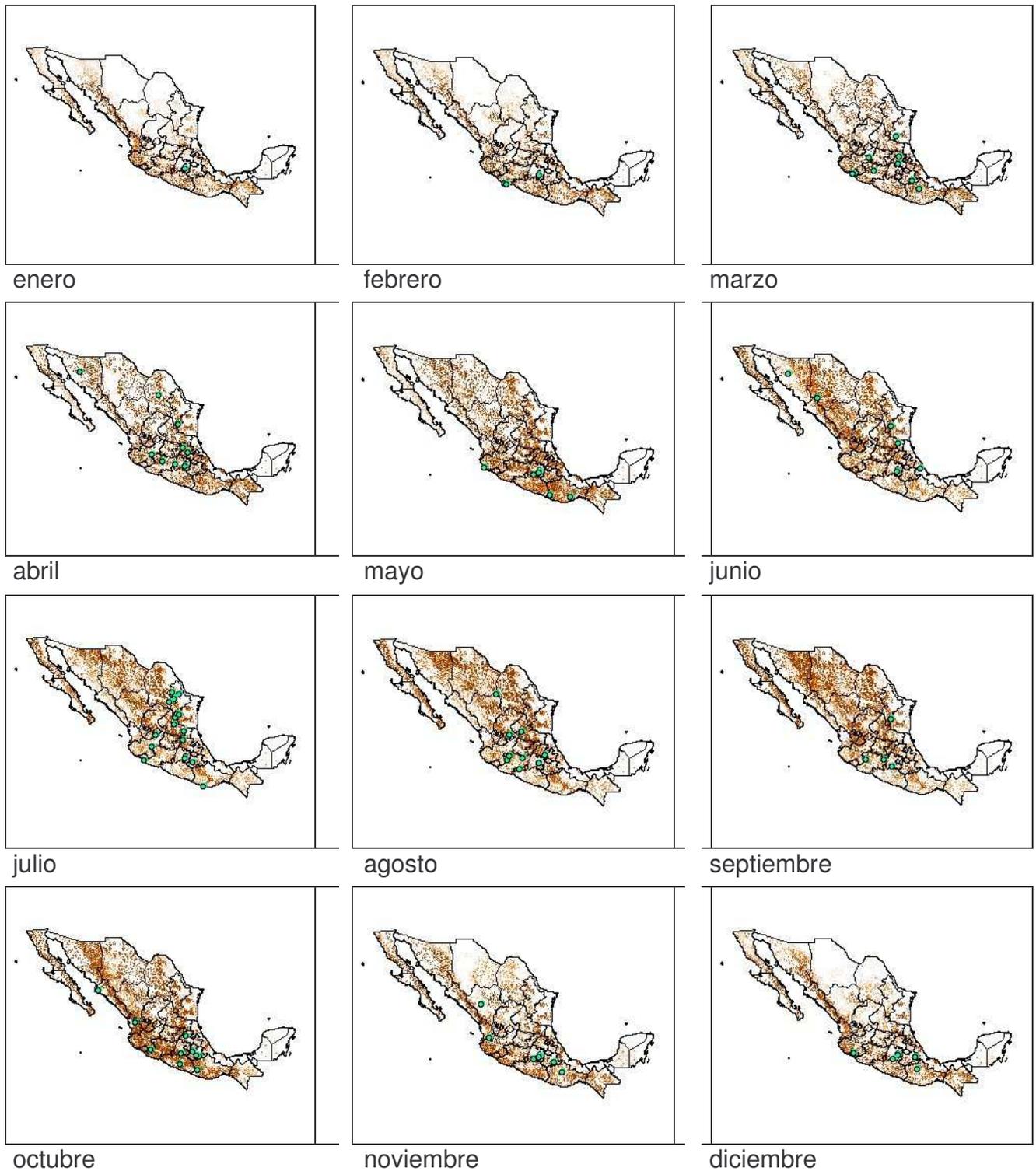


Figura 33.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris nivalis*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **mayo** sobre cada uno de los meses del año, además se sobrepone los puntos de ocurrencia mensuales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

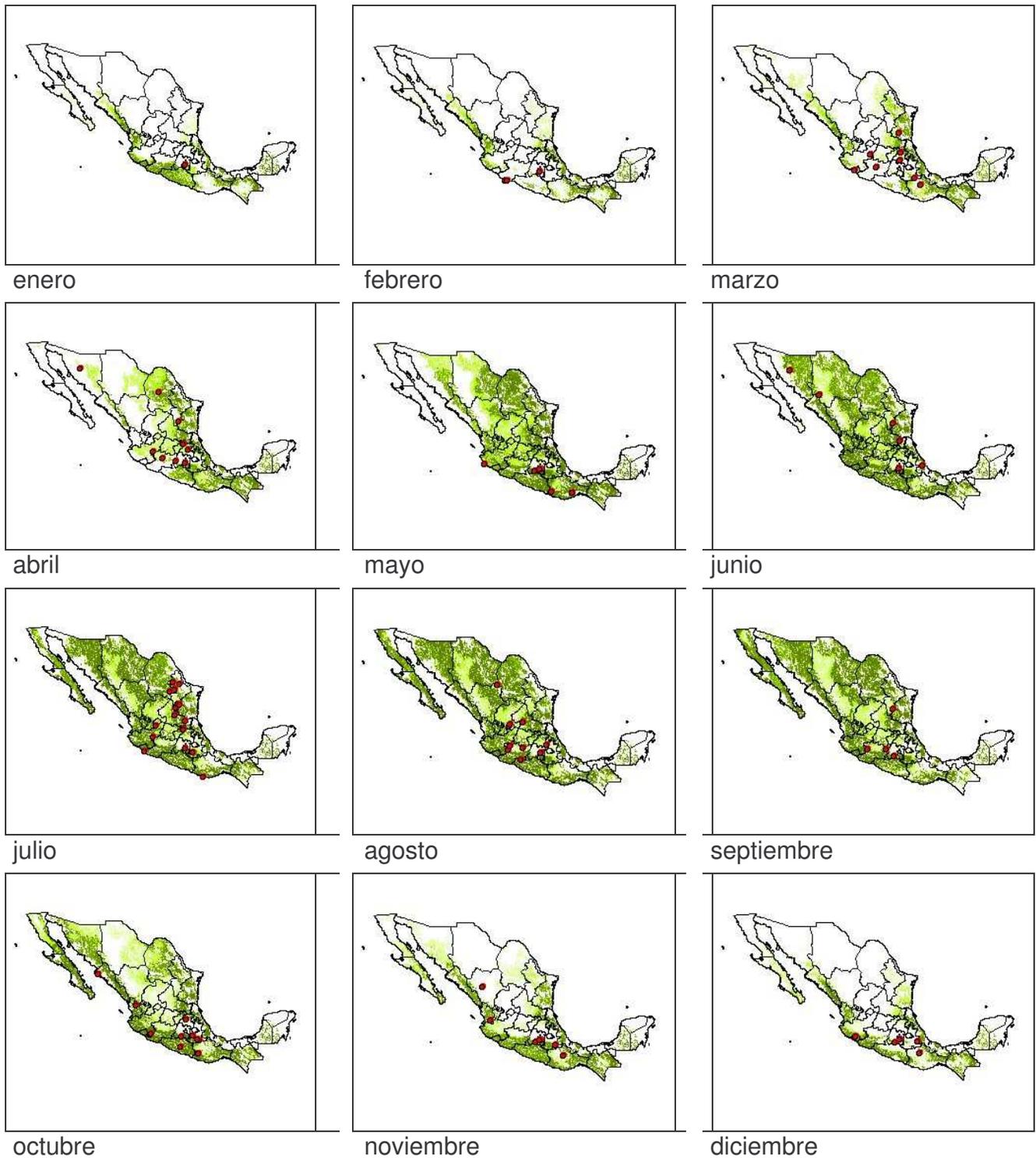


Figura 34.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris nivalis*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **junio** sobre cada uno de los meses del año, además se sobreponen los puntos de ocurrencia mensuales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

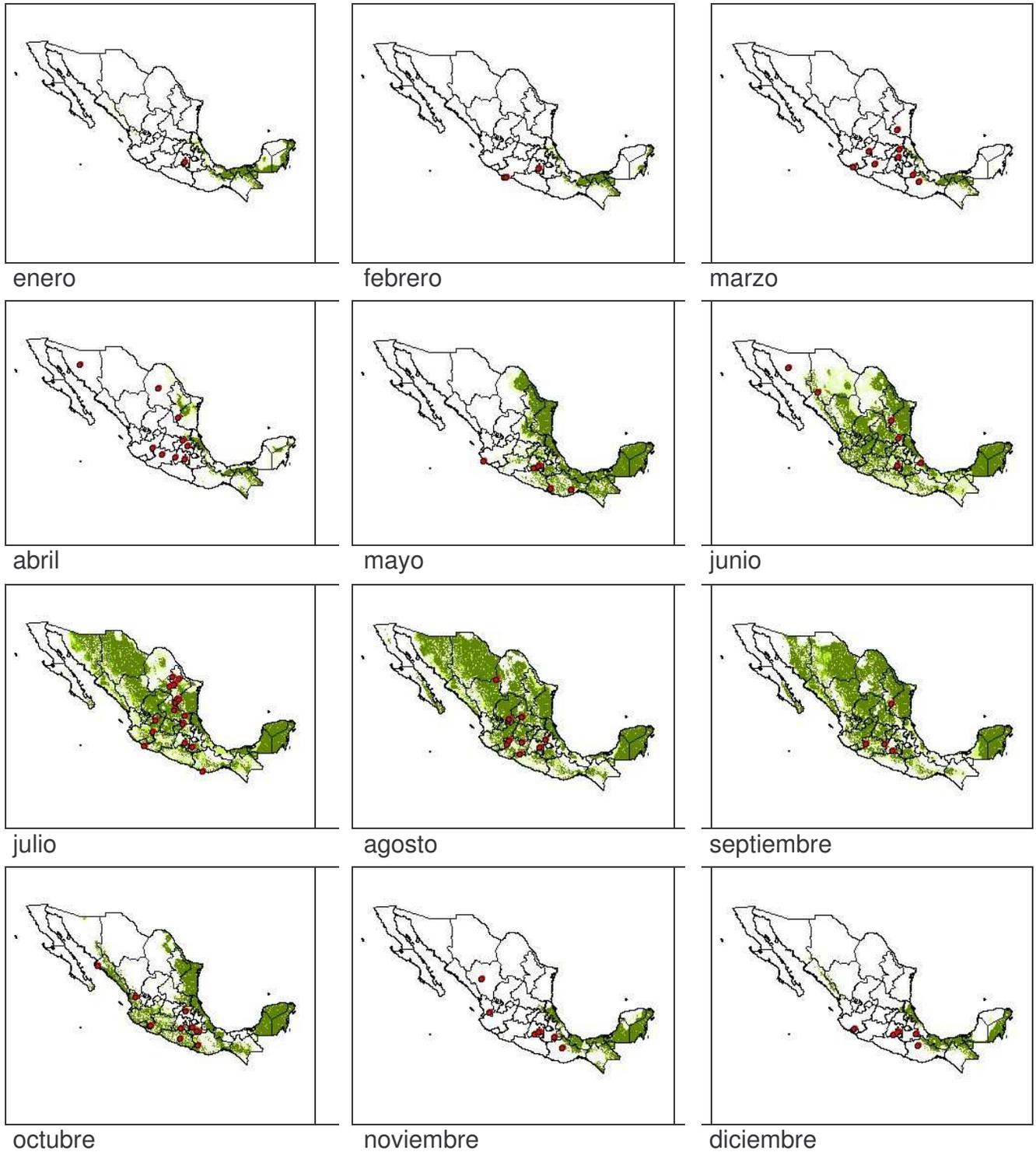


Figura 35.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris nivalis*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **julio** sobre cada uno de los meses del año, además se sobrepone los puntos de ocurrencia mensuales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

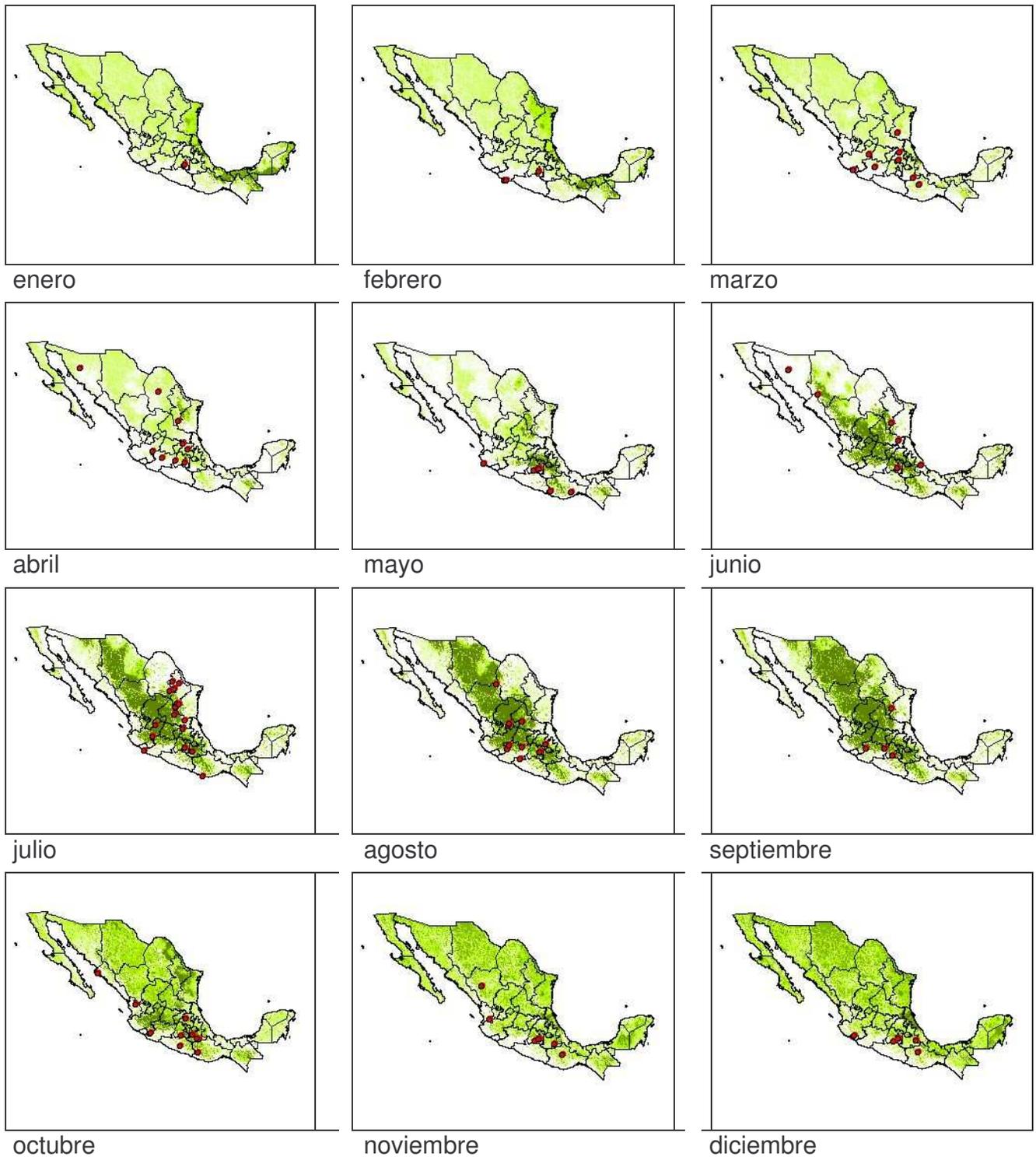


Figura 36.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris nivalis*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **agosto** sobre cada uno de los meses del año, además se sobreponen los puntos de ocurrencia mensuales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

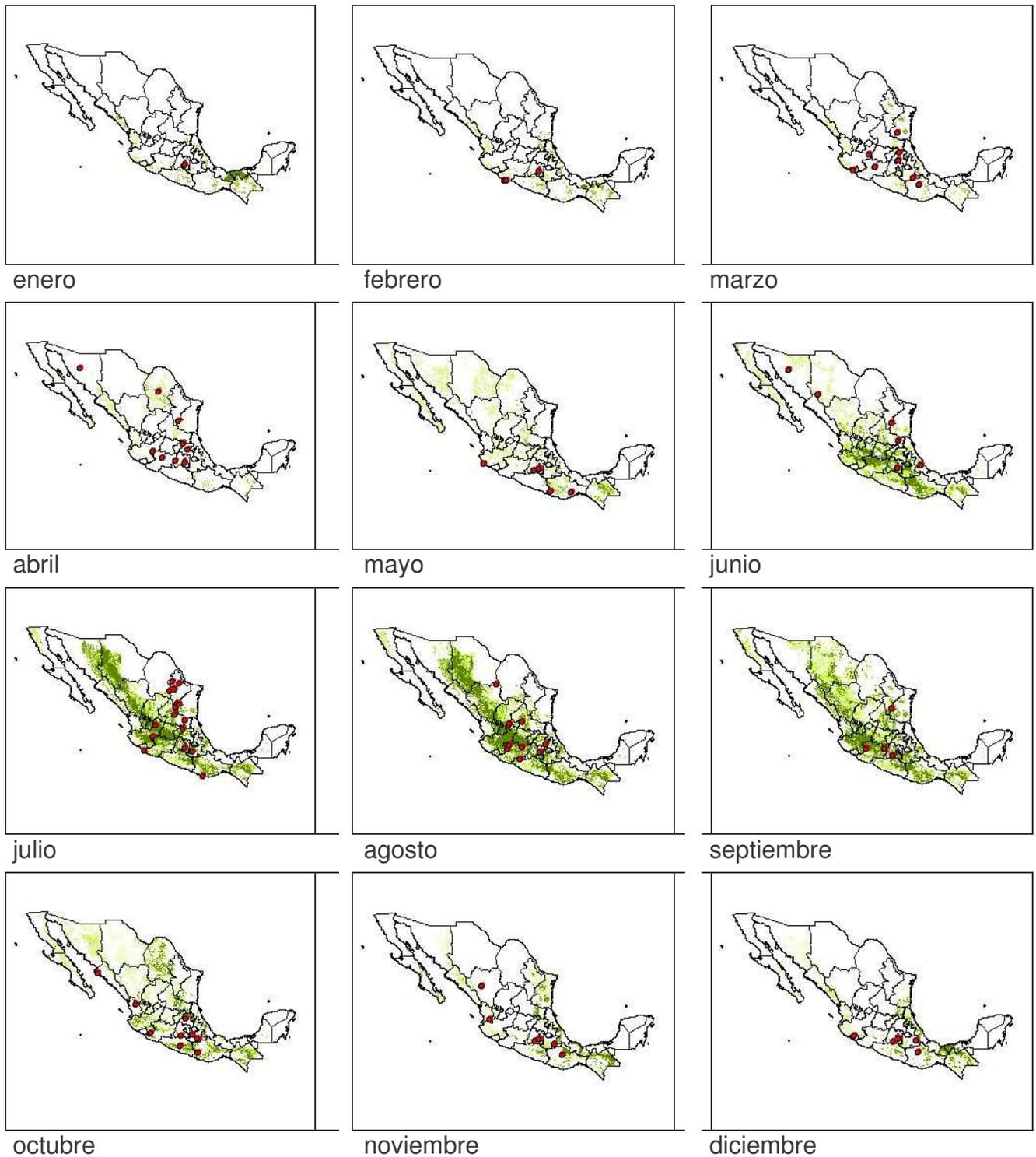


Figura 37.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris nivalis*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **septiembre** sobre cada uno de los meses del año, además se sobreponen los puntos de ocurrencia mensuales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

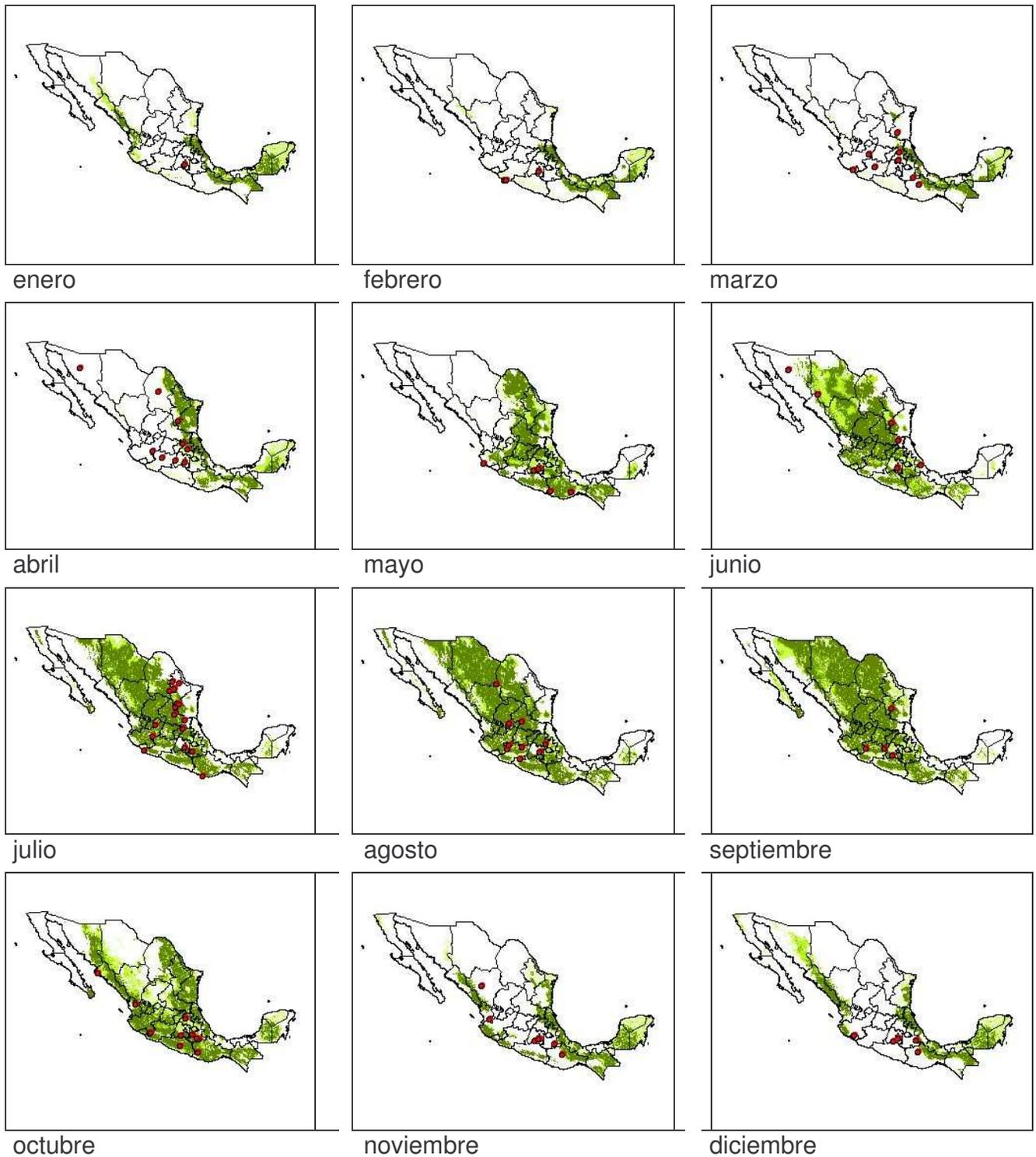


Figura 38.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris nivalis*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **octubre** sobre cada uno de los meses del año, además se sobreponen los puntos de ocurrencia mensuales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

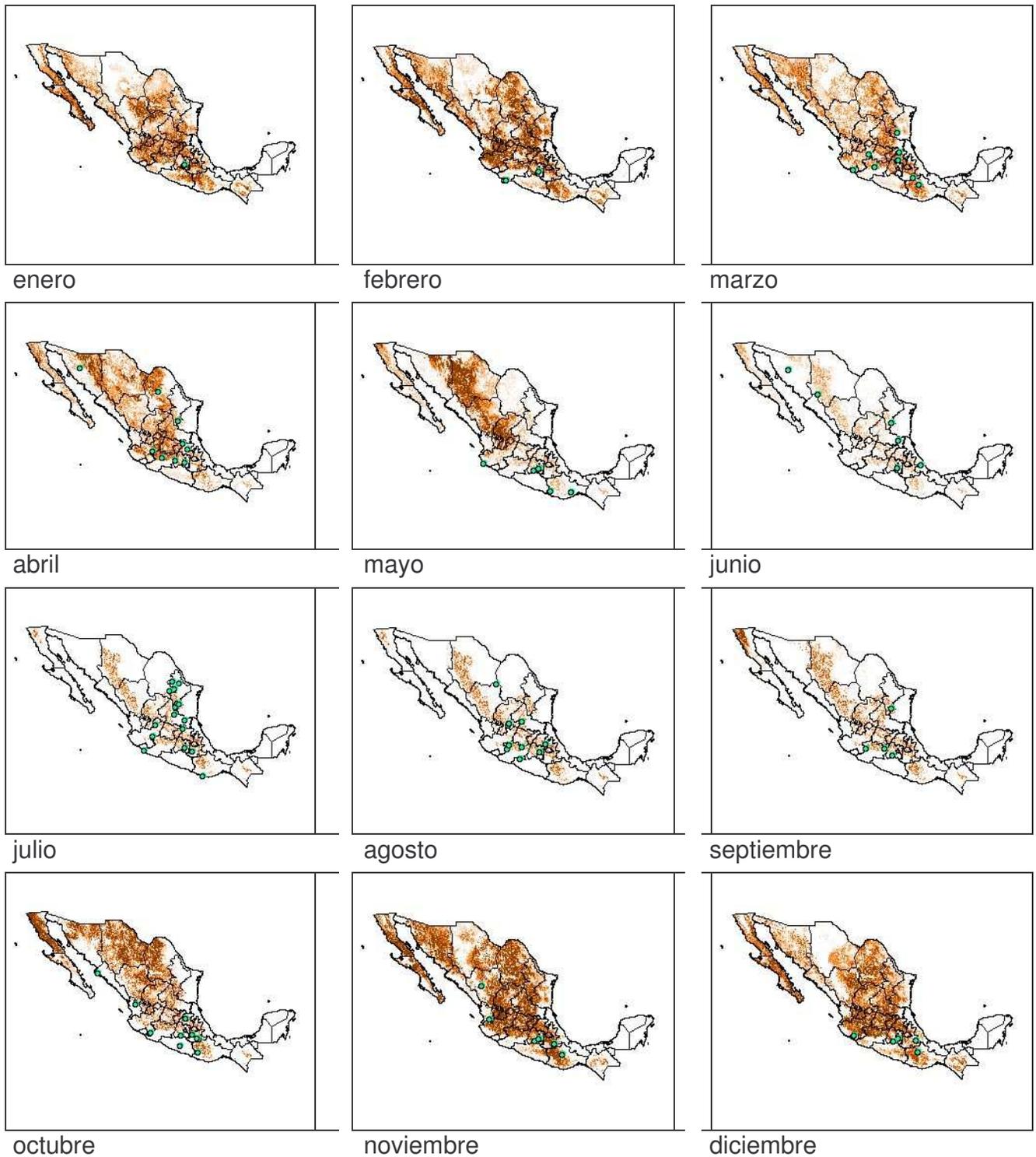


Figura 39.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris nivalis*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **noviembre** sobre cada uno de los meses del año, además se sobreponen los puntos de ocurrencia mensuales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

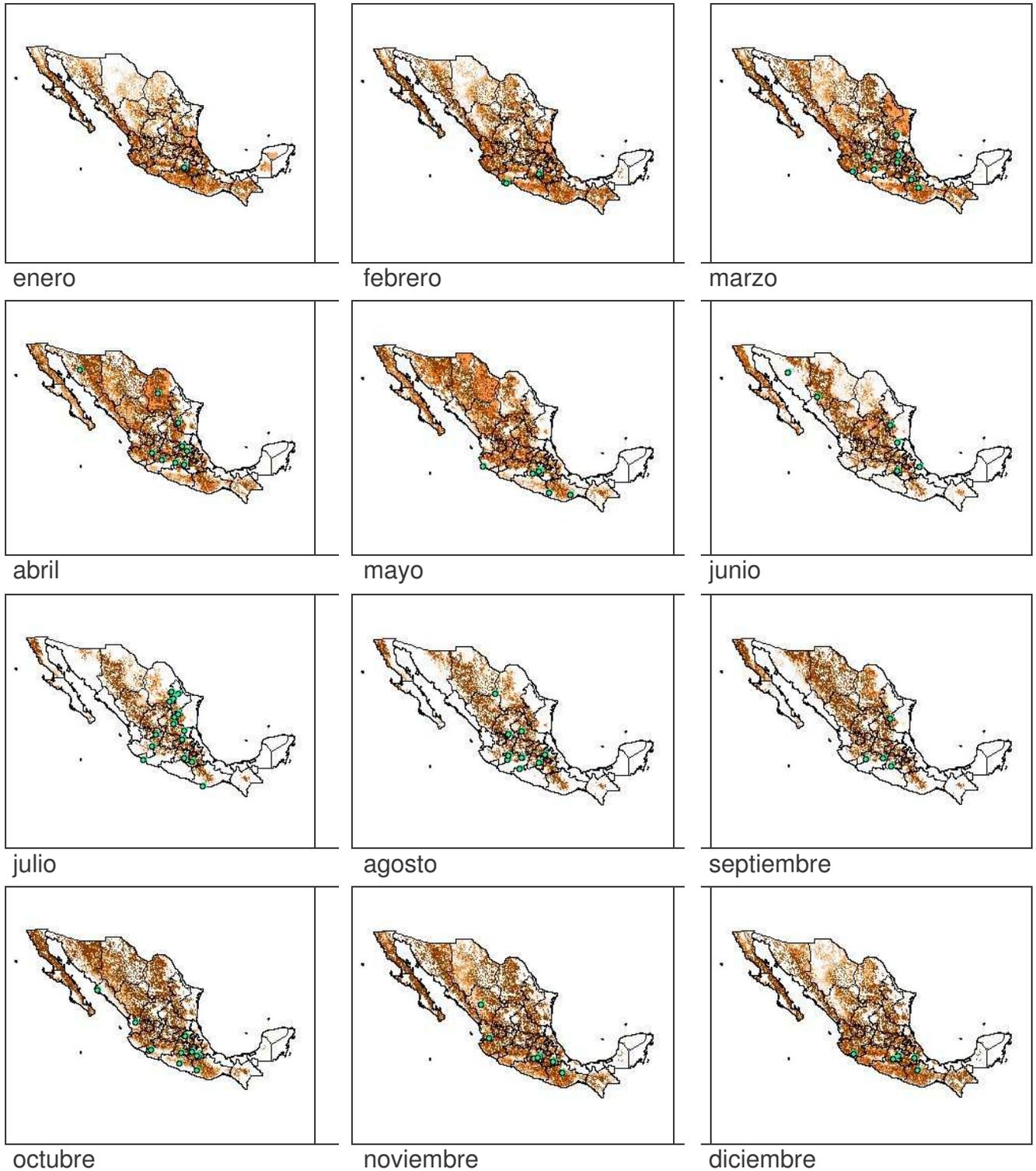


Figura 40.- Mapas de los modelos de distribución potencial del murciélago magueyero (*Leptonycteris nivalis*) en México. En cada mapa se muestra la proyección de las condiciones ambientales del mes de **diciembre** sobre cada uno de los meses del año, además se sobreponen los puntos de ocurrencia mensuales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