

00343 11  
24.



# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

**ECOLOGIA DE LA COMUNIDAD DE MAMIFEROS  
TERRESTRES DEL NORESTE DE LA PENINSULA  
DE YUCATAN, MEXICO: DIVERSIDAD, DISTRIBUCION  
Y ESTRUCTURA.**

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE

**MAESTRO EN CIENCIAS**

**(BIOLOGIA ANIMAL)**

**P R E S E N T A :**

**JAVIER ENRIQUE SOSA ESCALANTE**

**DIRECTOR DE TESIS: DR. VICTOR SANCHEZ CORDERO DAVILA**

**MEXICO, D.F.**

**1997**

**TESIS CON  
FALLA DE CEMENTO**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

**A MIAM:**

**LIZ**

**Juntos para toda la vida.**

**A mis padres Rosa María y Humberto.  
Forjadores de mi persona.**

**A mis hermanos: Beto, Luis y Mauricio.  
A la familia.**

**A los jóvenes que aceptan retos, creyentes de su fuerza para cambiar a México.**

# CONTENIDO

|                  |     |
|------------------|-----|
| Agradecimientos  | i   |
| Lista de cuadros | iii |
| Lista de figuras | v   |

## Capítulo 1. Ecología de comunidades: formulación de hipótesis y su aplicación en la conservación de la biodiversidad

|   |    |
|---|----|
| Resumen   | 1  |
| 1.1. Riqueza específica y diversidad  | 2  |
| 1.2. Factores que originan gradientes de diversidad   | 4  |
| 1.2.1. Tiempo   | 5  |
| 1.2.2. Heterogeneidad espacial  | 6  |
| 1.2.3. Abundancia relativa y dominancia (gremios tróficos, modalidades reproductivas y biomasa) | 9  |
| 1.2.4. Estabilidad  | 11 |
| 1.2.5. Depredación, competencia y productividad   | 11 |
| 1.3. Enfoques generales de estudio  | 12 |

## Capítulo 2. Clasificación de las unidades de estudio y división de la comunidad de mamíferos terrestres del noreste de la Península de Yucatán en voladores y no voladores

|  |    |
|--|----|
| Resumen  | 14 |
| 2.1. Hipótesis de investigación  | 16 |
| 2.1.1. Hipótesis estadísticas  | 17 |
| 2.2. Objetivos   | 17 |
| 2.3. Materiales y métodos  | 18 |
| 2.3.1. Métodos generales de muestreo   | 18 |
| 2.3.2. Análisis de datos   | 20 |
| 2.3.2.1. Clasificación de las unidades de estudio y división de la comunidad de mamíferos en voladores y no voladores                      | 22 |
| 2.3.2.2. Pruebas de hipótesis  | 25 |
| 2.4. Resultados  | 26 |
| 2.4.1. Descripción de la comunidad de mamíferos terrestres del NE de la Península de Yucatán   | 26 |
| 2.4.2. División de la comunidad de mamíferos terrestres en voladores y no voladores  | 30 |
| 2.4.3. Clasificación de los tipos de vegetación y asociaciones vegetales con base en la estructura de la comunidad de mamíferos terrestres | 34 |
| 2.4.4. Propuesta para el estudio de las unidades naturales del NE de la Península de Yucatán   | 40 |
| 2.5. Discusión   | 41 |
| 2.5.1. Comparación con patrones generales anteriormente descritos  | 44 |
| 2.5.1.1. Consideraciones zoogeográficas  | 45 |
| 2.5.2. Estructura de la comunidad por formación vegetal sin clasificar   | 47 |
| 2.5.3. División de la comunidad de mamíferos en voladores y no voladores   | 48 |
| 2.5.4. Clasificación de las formaciones vegetales como unidades de estudio   | 48 |

### **Capítulo 3. Análisis espacio-temporal de la comunidad de quirópteros del noreste de la Península de Yucatán, México**

|  |     |
|--|-----|
| Resumen  | 52  |
| 3.1. Hipótesis de investigación                                  | 53  |
| 3.1.1. Hipótesis estadísticas                                    | 55  |
| 3.2. Objetivos   | 55  |
| 3.3. Materiales y Métodos  |     |
| 3.3.1. Métodos de muestreo                                       | 56  |
| 3.3.2. Análisis de datos   |     |
| 3.3.2.1. Gremios tróficos y tamaño de las especies               | 56  |
| 3.3.2.2. Abundancia relativa                                     | 57  |
| 3.3.2.3. Diversidad  | 60  |
| 3.3.2.4. Dominancia  | 63  |
| 3.3.2.5. Similitud   | 64  |
| 3.4. Resultados  |     |
| 3.4.1. Estructura  | 65  |
| 3.4.2. Abundancia relativa                                       |     |
| 3.4.2.1. Variación temporal                                      | 69  |
| 3.4.2.2. Variación espacial                                      | 72  |
| 3.4.2.3. Paisaje   | 76  |
| 3.4.3. Diversidad  |     |
| 3.4.3.1. Variación temporal                                      | 79  |
| 3.4.3.2. Variación espacial                                      |     |
| a) Diversidad Alfa   | 79  |
| b) Diversidad Beta   | 81  |
| c) Diversidad Gama   | 84  |
| 3.4.4. Dominancia  |     |
| 3.4.4.1. Variación temporal                                      | 84  |
| 3.4.4.2. Variación espacial                                      | 84  |
| 3.5. Discusión   |     |
| 3.5.1. Ubicación zoogeográfica del NE de la Península de Yucatán | 86  |
| 3.5.2. Estructura  | 92  |
| 3.5.3. Esfuerzo de colecta                                       | 94  |
| 3.5.4. Abundancia relativa                                       | 95  |
| 3.5.5. Diversidad  | 101 |
| a) Diversidad Alfa   | 102 |
| b) Diversidad Beta   | 105 |
| c) Diversidad Gama   | 106 |

### **Capítulo 4. Análisis espacio-temporal de la comunidad de mamíferos no voladores del noreste de la Península de Yucatán, México**

|  |     |
|--|-----|
| Resumen  | 108 |
| 4.1. Hipótesis                                     | 111 |
| 4.2. Objetivos                                     | 111 |
| 4.3. Materiales y Métodos                          |     |
| 4.3.1. Métodos de muestreo                         | 112 |
| 4.3.2. Análisis de datos                           | 113 |
| 4.3.2.1. Gremios tróficos y tamaño de las especies | 113 |
| 4.3.2.2. Abundancia relativa                       | 114 |

|   |     |
|---|-----|
| 4.3.2.3. Diversidad   | 117 |
| 4.3.2.4. Dominancia   | 118 |
| 4.3.2.5. Similitud  | 119 |
| <b>4.4. Resultados</b>  |     |
| 4.4.1. Estructura de la comunidad   | 120 |
| 4.4.2. Abundancia relativa  |     |
| 4.4.2.1. Variación temporal   | 124 |
| 4.4.2.2. Variación espacial   | 129 |
| 4.4.2.3. Paisaje  | 134 |
| 4.4.3. Diversidad   |     |
| 4.4.3.1. Variación temporal   | 135 |
| 4.4.3.2. Variación espacial   |     |
| a) Diversidad alfa  | 137 |
| b) Diversidad beta  | 138 |
| c) Diversidad gama  | 140 |
| 4.4.4. Dominancia   |     |
| 4.4.4.1. Variación temporal   | 140 |
| 4.4.4.2. Variación espacial   | 140 |
| <b>4.5. Discusión</b>   |     |
| 4.5.1. Ubicación zoogeográfica del NE de la Península de Yucatán  | 142 |
| 4.5.2. Estructura   | 149 |
| 4.5.3. Propuesta para la estimación de la abundancia relativa mediante la cuantificación del esfuerzo de registro | 152 |
| 4.5.4. Abundancia relativa  | 153 |
| 4.5.5. Diversidad   | 157 |
| a) Diversidad alfa  | 158 |
| b) Diversidad beta  | 159 |
| c) Diversidad gama  | 160 |
| <b>Conclusiones</b>   | 162 |
| <b>Literatura citada</b>  | 164 |
| <b>Apéndice I. Lista sistemática de las especies y matrices básicas de datos</b>                                  | 176 |
| <b>Apéndice II. Comunidad de quirópteros</b>  | 180 |
| <b>Apéndice III. Comunidad de mamíferos no voladores</b>  | 184 |

## **Agradecimientos**

Agradezco de forma muy especial al Dr. Victor Sánchez-Cordero Dávila, por el apoyo incondicional que me ha brindado en esta etapa de mi formación académica, por sus acertadas sugerencias y correcciones, por impulsar el desarrollo de la investigación científica y permitir la superación académica de la juventud.

Agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México y a la Universidad Autónoma de Yucatán, por distinguirme con una Beca Nacional de Intercambio Académico para la realización de mis estudios de posgrado. Al Instituto de Biología de la UNAM por brindarme su estancia para mis actividades académicas y particularmente al personal del Departamento de Zoología. La Colección Nacional de Mamíferos, fue fundamental en acrecentar mis conocimientos sobre los mamíferos mexicanos y particularmente para la consulta de los ejemplares recolectados en la Península de Yucatán.

Al Dr. Bernardo Villa-Ramírez, quién con su sapiencia y amistad, siempre apoyó mi desarrollo académico y personal. Gracias por sus consejos y comentarios que atinadamente ofreció como parte del comité tutorial. Al M. en C. Marcelo Aranda-Sánchez, que siempre está dispuesto a la discusión académica, por su amistad y conocimientos sobre los mamíferos de México. Gracias por su confianza y atinados comentarios como parte del comité tutorial.

A los integrantes del sínodo: Dr. Victor Sánchez-Cordero Dávila, Dr. Bernardo Villa-Ramírez, M. en C. Marcelo Aranda Sánchez, Dr. Joaquín Arroyo-Cabrales, M. en C. Livia León-Paniagua, Dra. Alondra Castro Campillo y M. en C. Carlos López-González. Todos ellos aportaron valiosas observaciones y excelentes comentarios que mejoraron sustancialmente el contenido de este documento.

La Fundación de la Universidad Autónoma de Yucatán me otorgo un préstamo educativo que fue importante para mi estancia en la UNAM. La "Fish & Wildlife Service" de los Estados Unidos, me otorgó una beca completa para la asistencia al curso internacional "Estrategias para la conservación y manejo de la biodiversidad".

A la M. en C. Silvia Hernández Betancourt por su apoyo incondicional, brindado desde la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia de la UADY en Mérida, Yucatán. Asimismo, a mis amigos Biólogos Rosa Novelo, Lilibiana Castillo, Augusto Segovia y Pedro García, quienes también participaron en el trabajo de campo y gabinete. Este trabajo formó parte del proyecto "Estudio integral de los vertebrados terrestres de las áreas naturales protegidas de Yucatán, México" durante el cual se generó la información aquí presentada.

Al Dr. Fernando Cervantes-Reza, curador de la Colección Nacional de Mamíferos, Instituto de Biología, UNAM, por permitirme una estancia productiva, por su amistad, consejos brindados y atinados comentarios a este documento. Al Dr. Miguel Ángel Briones Salas por

sus sugerencias y correcciones que incrementaron sustancialmente la información aquí presentada.

A mis colegas del Laboratorio de Mastozoología del Instituto de Biología, por permitir un agradable ambiente de trabajo: Julieta Vargas, Rosa González, Conzuelo Lorenzo, Jesús Martínez, Gerardo Quintero y Raúl Martínez, entre otros. A mis colegas de mamíferos marinos: Mario Peralta, Reyna García y Alejandro Sánchez. En especial a la M. en C. Yolanda Hortelano por su amistad, confianza y apoyo incondicional, tanto académico como personal. A mi amigo Antonio Santos por su amistad, por su disposición a la discusión académica, por sus conocimientos, enseñanzas y sustendo de literatura.

Agradezco particularmente a mis compañeros y amigos del Cubículo Z-116, por permitir una retroalimentación en el campo de la biología y ecología de mamíferos, por su apoyo desinteresado, así como por brindar un agradable ambiente de trabajo durante tres años de mi vida: Enrique Martínez, Gerardo Sánchez, Miguel Briones, Roberto Martínez, Graciela González, José García, Alejandra de Villa, Miguel Linaje, Patricia Illoldi, Jorge Servín, Ignacio Iñiguez y Marcelo Aranda.

Un agradecimiento muy especial a mis colegas Enrique Martínez, Mario Peralta y Miguel Briones, por brindarme su equipo computacional, indispensable en todas las etapas de este trabajo. A Victor Sánchez-Cordero, Enrique Martínez, Gerardo Sánchez, Antonio Santos, Miguel Briones y Juan Chable, por su disposición y colaboración conjunta en la producción de información científica.

Un sincero agradecimiento al Dr. Jorge Servín Martínez por facilitar mi estancia durante tres años en la Ciudad de México, por brindarme su amistad, confianza y enseñanzas.

A mis compañeros ornitólogos Mara Neri, Lupita López y David Curiel, por su disposición a la discusión académica. Gracias a Rocio Alonso y Juan Chable, por su convivencia cordial y armónica.

Agradezco de forma muy especial a la M. en C. Lizbeth González-Herrera por brindarme su amor, confianza, impulso y por su disposición a la discusión científica.

## **Lista de Cuadros**

### **Capítulo 2**

**Cuadro 1.** Ordenación de los mamíferos terrestres del NE de la Península de Yucatán según sus características ecológicas (Pag. 32).

**Cuadro 2.** Ordenación de las formaciones vegetales del NE de la Península de Yucatán según la estructura de la comunidad de mamíferos terrestres que albergan (Pag. 36).

**Cuadro 3.** Ordenación de las formaciones vegetales del NE de la Península de Yucatán según la composición de mamíferos terrestres que albergan (Pag. 40).

**Cuadro 4.** Comparación del número de especies por Orden de los mamíferos terrestres del NE de la Península de Yucatán con otros sitios neotropicales (Pag. 43).

### **Capítulo 3**

**Cuadro 5.** Estructura de la comunidad de quirópteros del NE de la Península de Yucatán por gremios tróficos y por intervalos de tamaño (Pag. 67).

**Cuadro 6.** Esfuerzo de captura, riqueza de especies, abundancia relativa, diversidad y dominancia, de la comunidad de quirópteros del NE de la Península de Yucatán (Pag. 70).

**Cuadro 7.** Esfuerzo de captura, riqueza de especies, abundancia relativa, diversidad y dominancia, de la comunidad de quirópteros por formación vegetal del NE de la Península de Yucatán (Pag. 75).

**Cuadro 8.** Diversidad beta y gama de la comunidad de quirópteros del NE de la Península de Yucatán (Pag. 85).

**Cuadro 9.** Ubicación zoogeográfica del NE de la Península de Yucatán, a través de su fauna de quirópteros (Pag. 89).

### **Capítulo 4**

**Cuadro 10.** Estructura de la comunidad de mamíferos no voladores del NE de la Península de Yucatán por gremios tróficos y por intervalos de tamaño (Pag. 122).

**Cuadro 11.** Esfuerzo de captura, riqueza de especies, abundancia relativa, diversidad y dominancia, de la comunidad de mamíferos no voladores del NE de la Península de Yucatán (Pag. 125).

**Cuadro 12.** Esfuerzo de registro, riqueza de especies, abundancia relativa, diversidad y dominancia, de la comunidad de mamíferos no voladores por formación vegetal del NE de la Península de Yucatán (Pag. 130).

**Cuadro 13.** Diversidad beta y gama de la comunidad de mamíferos no voladores del NE de la Península de Yucatán (Pag. 141).

Cuadro 14. Ubicación zoogeográfica del NE de la Península de Yucatán, a través de su fauna de mamíferos no voladores (Pag. 146).

### **Apéndice I**

Cuadro A. Lista sistemática de los mamíferos terrestres del NE de la Península de Yucatán, características ecológicas y distribución ecológica de las especies. Matrices básicas de datos 1 y 3 (Pag. 177)

Cuadro B. Estructura de la comunidad de mamíferos terrestres por comunidad vegetal "sin clasificar" del NE de la Península de Yucatán. Matriz básica de datos 2 (Pag. 179).

### **Apéndice II**

Cuadro C. Gremios tróficos, intervalos de tamaño, modalidades reproductivas y número de familias de la comunidad de quirópteros por comunidad vegetal "sin clasificar" del NE de la Península de Yucatán (Pag. 180).

Cuadro D. Análisis temporal por formación vegetal de la comunidad de quirópteros del NE de la Península de Yucatán (Pag. 181).

Cuadro E. Evidencia reproductiva de los quirópteros del NE de la Península de Yucatán (Pag. 183).

### **Apéndice III**

Cuadro F. Gremios tróficos, intervalos de tamaño, modalidades reproductivas y número de familias de la comunidad de mamíferos no voladores por comunidad vegetal "sin clasificar" del NE de la Península de Yucatán (Pag. 185).

Cuadro G. Análisis temporal por formación vegetal de la comunidad de mamíferos no voladores del NE de la Península de Yucatán (Pag. 186).

Cuadro H. Porcentaje de mamíferos no voladores según sus categorías de locomoción, presentes en diferentes sitios neotropicales por tipo de habitat que ocupan (Pag. 188).

Cuadro I. Simulación del esfuerzo aplicado para el registro de una comunidad hipotética de mamíferos no voladores (Pag. 189).

Cuadro J. Resultados hipotéticos del Cuadro I (Pag. 190).

## **Lista de Figuras**

### **Capítulo 2**

Figura 1. Ubicación del área de estudio en el NE de la Península de Yucatán (Pag. 19).

Figura 2. Comunidad de mamíferos terrestres del NE de la Península de Yucatán: número de taxa, número de especies de quirópteros por Familia y de mamíferos no voladores por Orden (Pag. 27).

Figura 3. Riqueza de especies de mamíferos terrestres por comunidad vegetal "sin clasificar" del NE de la Península de Yucatán (Pag. 28).

Figura 4. Clasificación de los mamíferos terrestres (voladores y no voladores) del NE de la Península de Yucatán, con base en sus características ecológicas (Pag. 31).

Figura 5. Ordenación de los mamíferos terrestres (voladores y no voladores) del NE de la Península de Yucatán, con base en sus características ecológicas (Pag. 33).

Figura 6. Clasificación de los tipos de vegetación, asociaciones vegetales y sistemas productivos del NE de la Península de Yucatán, con base en la estructura de la comunidad de mamíferos terrestres (voladores y no voladores) que albergan (Pag. 35).

Figura 7. Ordenación de los tipos de vegetación, asociaciones vegetales y sistemas productivos del NE de la Península de Yucatán, con base en la estructura de la comunidad de mamíferos terrestres (voladores y no voladores) que albergan (Pag. 37).

Figura 8. Clasificación de las comunidades vegetales del NE de la Península de Yucatán, con base en la composición de especies de mamíferos terrestres que albergan (Pag. 38).

Figura 9. Ordenación de las comunidades vegetales del NE de la Península de Yucatán, con base en la composición de especies de mamíferos terrestres que albergan (Pag. 39).

Figura 10. Riqueza de especies de mamíferos terrestres por formación vegetal "clasificadas" como propuesta para el estudio espacial y temporal de sistemas naturales del NE de la Península de Yucatán (Pag. 41).

### **Capítulo 3**

Figura 11. Fluctuación temporal de la riqueza específica, abundancia relativa y diversidad de la comunidad de quirópteros del NE de la Península de Yucatán (Pag. 66).

Figura 12. Curva de acumulación de especies de quirópteros capturadas por noche de trabajo en el NE de la Península de Yucatán (Pag. 71).

Figura 13. Histograma de abundancia relativa total por especie de la comunidad de quirópteros del NE de la Península de Yucatán y fluctuación de la abundancia relativa de las cinco especies más abundantes (Pag. 73).

Figura 14. Abundancia relativa de la comunidad de quirópteros por formación vegetal (Pag. 77).

Figura 15. Riqueza específica, abundancia relativa y diversidad de la comunidad de quirópteros por formación vegetal del NE de la Península de Yucatán (Pag. 80).

Figura 16. Diversidad beta de la comunidad de quirópteros en el gradiente de distancia norte-sur de la distribución de las formaciones vegetales que ocupan en el NE de la Península de Yucatán (Pag. 82).

Figura 17. Dominancia y diversidad de la comunidad de quirópteros del NE de Yucatán (Pag. 86).

Figura 18. Comparación espacio-temporal de la dominancia en la comunidad de quirópteros del NE de la Península de Yucatán (Pag. 87).

Figura 19. Ubicación zoogeográfica del NE de la Península de Yucatán con base en la fauna de quirópteros que albergan (Pag. 91).

#### **Capítulo 4**

Figura 20. Fluctuación temporal de la riqueza específica, abundancia relativa y diversidad de la comunidad de mamíferos no voladores del NE de la Península de Yucatán (Pag. 121).

Figura 21. Curva de acumulación de especies de mamíferos no voladores registradas por día de trabajo en el NE de la Península de Yucatán (Pag. 127).

Figura 22. Histograma de abundancia relativa total por especie de la comunidad de mamíferos no voladores del NE de la Península de Yucatán y fluctuación de la abundancia relativa de las cinco especies más abundantes (Pag. 128).

Figura 23. Abundancia relativa de la comunidad de mamíferos no voladores por formación vegetal (Pag. 133).

Figura 24. Riqueza específica, abundancia relativa y diversidad de la comunidad de mamíferos no voladores por formación vegetal del NE de la Península de Yucatán (Pag. 136).

Figura 25. Diversidad beta de la comunidad de mamíferos no voladores en el gradiente de distancia norte-sur de la distribución de las formaciones vegetales que ocupan en el NE de la Península de Yucatán (Pag. 139).

Figura 26. Dominancia y diversidad de la comunidad de mamíferos no voladores del NE de la Península de Yucatán (Pag. 143).

Figura 27. Comparación espacio-temporal de la dominancia en la comunidad de mamíferos no voladores del NE de la Península de Yucatán (Pag. 144).

Figura 28. Ubicación zoogeográfica del NE de la Península de Yucatán con base en la fauna de mamíferos no voladores que albergan (Pag. 148).

# Capítulo 1

## Ecología de comunidades: formulación de hipótesis y su aplicación en la conservación de la biodiversidad

### Resumen

La existencia de las comunidades como unidades naturales aún es punto de discusión. Sin embargo, existe consenso sobre la necesidad de obtener información acerca de como están estructuradas y la forma en que éstas cambian según el espacio y el tiempo en donde se encuentran. Existen propiedades emergentes de una comunidad susceptibles de medición, en ambas dimensiones, tales como la riqueza específica, abundancia relativa, diversidad, estructura trófica, biomasa y modalidades reproductivas de las especies que la componen, formas de crecimiento e interacciones de orden superior. Asimismo, existen factores que originan gradientes en estas propiedades enmarcados dentro de la teoría ecológica contemporánea, sobre la cual se han generado y probado hipótesis. Entre estos factores están los diferentes componentes zoogeográficos que confluyen en una región, la heterogeneidad espacial, tiempo, dominancia, estabilidad o equilibrio, competencia, depredación, productividad y factores abióticos. Este capítulo tiene como objetivo establecer el marco de referencia sobre el cual se basa la presente investigación.

En los últimos años, la diversidad biológica de México ha sido valorada para determinar el grado de conocimiento que se tiene sobre ella y el estado de conservación que guarda (Flores-Villela y Geréz, 1994; Halffter, 1992; Ramamoorthy *et al.*, 1993; Salazar y González, 1993; Sarukhán y Dirzo, 1992). Esto de alguna forma, ha permitido la planeación de estrategias dirigidas al uso sustentable de los recursos bióticos (Poder Ejecutivo Federal, 1996). Sin embargo, es bien sabido que los ecosistemas naturales continúan siendo impactados negativamente, lo cual ha repercutido en un aumento en el interés por la biodiversidad y por la búsqueda de alternativas viables para lograr su conservación.

Se ha planteado la necesidad de contar con estrategias de base sólida para manejar y conservar la biodiversidad, cuyo estudio está estrechamente relacionado con otras ciencias, tales como la ecología (Halffter y Favila, *en prensa*). Sin embargo, en la práctica, no se ha logrado la aplicación, de forma más o menos generalizada, de los fundamentos teóricos desarrollados por la ecología, como tampoco se ha logrado un entendimiento global de la problemática existente en el campo biológico, político, económico, social y cultural. En parte, el objetivo de la biodiversidad es precisamente lograr un complemento entre dichos campos. Es fundamental mostrar que la teoría ecológica hasta la fecha desarrollada, tiene un papel primordial en la búsqueda de alternativas aplicables en el campo de la biodiversidad, sin la cual no se podría concebir la conservación y el uso racional de los recursos naturales. Por tal motivo, en este capítulo además de presentar el marco teórico ecológico existente en el estudio de comunidades naturales (sobre el cual se sustentan las hipótesis aquí planteadas), se dan algunas alternativas conceptuales para su aplicación en el ámbito de la biodiversidad.

Las comunidades se han definido con diferentes enunciados, en ocasiones establecidos arbitrariamente, dependiendo de lo que se quiere estudiar y las preguntas que se pretenden contestar. Sin embargo, existe consenso de que una comunidad es, de forma simplificada, cualquier conjunto de poblaciones de organismos vivos que habitan en un espacio y tiempo determinado (Begon *et al.*, 1988; Cody y Diamond, 1975; Krebs, 1985; Margalef, 1990; Pianka, 1982).

En la actualidad, todavía existe una profunda discusión sobre la existencia de las comunidades. Algunos niegan su presencia de forma natural, sugiriendo que son sólo un concepto convencional de clasificación y que únicamente es el resultado de una agregación de diferentes poblaciones. Otros la reconocen como un conjunto de especies con interdependencia, interacciones y con propiedades emergentes (Underwood, 1986). Se ha reconocido que la composición de especies y la estructura de una comunidad, sufren cambios al tiempo que responden a gradientes ambientales (Clements, 1916). En contraparte, se ha conceptualizado a las comunidades naturales compuestas por poblaciones con arreglos aleatorios, producto de la superposición de los patrones de distribución de las especies (Gleason, 1926) (Mass y Martínez, 1990). Para algunos autores, el primer enfoque ha sido completamente desechado, mientras que el segundo ha cobrado auge con la idea de comparar la distribución y abundancia de comunidades con la hipótesis, entre muchas otras, de que la distribución de las especies sigue un patrón aleatorio (Simberloff, 1982).

Lo que es un hecho, es la necesidad de obtener conocimientos de las poblaciones y sus interacciones en un espacio y tiempo, que permitan detectar cuantitativamente las propiedades emergentes de una comunidad susceptibles de medición: riqueza específica, abundancia, diversidad, predominio o dominancia, estructura trófica, formas de crecimiento e interacciones de orden superior (Billick y Case, 1994; Harris y Maser, 1984). Muchos de los patrones en el estudio de comunidades, están estrechamente relacionados con el conocimiento existente en otro nivel jerárquico de la ecología: las poblaciones. A partir de este conocimiento, se ha explicado parte de la distribución, naturaleza, organización y funcionamiento de las comunidades (Brooks y McLennan, 1993; Rhodes *et al.*, 1996), lo cual ha permitido generar nuevas hipótesis.

### **1.1. Riqueza específica y diversidad**

El patrón más simple que se utiliza para cuantificar la heterogeneidad de un sistema es la riqueza específica que posee (Krebs, 1985; Whittaker, 1975), la cual comúnmente es homologada para establecer la diversidad de una comunidad natural. Sin embargo, en el sentido estricto, la diversidad debe de ser analizada también considerando la abundancia de

las especies (Ludwing y Reynolds, 1988; Magurran, 1988; Peet, 1974) e incluir la función ecológica y genética de las mismas, abarcando poblaciones, comunidades, el área dinámica mínima y el contexto del paisaje (Wake, 1989). En ecología, el término "paisaje" es utilizado para designar unidades geográficas en las que, a pesar de poseer una cierta heterogeneidad interna, las principales variables ambientales (*p.ej.* temperatura, humedad, precipitación) no cambian significativamente dentro del área de la unidad geográfica, la cual comparte una historia geomorfológica y biogeográfica común (Halffter y Favila, *en prensa*).

Con este enfoque, la diversidad biológica puede ser estudiada desde tres niveles para lograr un esquema explicativo y comparable (Cody, 1975; Magurran, 1988; Schluter y Ricklefs, 1993; Whittaker, 1972, 1975): 1) Diversidad Alfa, que se refiere a la riqueza de especies y diversidad que posee un hábitat determinado, 2) Diversidad Beta, que es la existente dentro de una región que posee diferentes habitats (medida como el reemplazo de especies entre diferentes tipos de habitats) y 3) Diversidad Gama, que considera la diversidad de especies (alfa) entre un conjunto de habitats (beta), como una medida de la heterogeneidad del paisaje.

En México, el análisis de la riqueza de especies de mamíferos ha sido abordada con interés, debido a que su territorio incluye componentes de dos Regiones Zoogeográficas: la Neártica y la Neotropical. Esta combinación de faunas, ha sido utilizada para explicar la gran riqueza de especies en el País (Arita y León, 1993), la cual se ha sugerido que presenta una clara variación geográfica (Fa y Morales, 1993). Este tipo de patrones de riqueza, generalmente se han analizado utilizando un sistema de cuadros de área equivalente y contabilizando simplemente el número de especies presente en cada uno (Simpson, 1964). O bien, ha sido analizada conceptualizando el número de especies registrada en cada entidad del país. En parte, esto ha llevado a la descripción de patrones de riqueza hasta donde el conocimiento actual lo permite (Ramírez-Pulido *et al.*, 1994). Es evidente que si no se sabe lo que existe, en donde están y en qué cantidad, difícilmente se podrá sugerir políticas congruentes de costo-beneficio acordes a las necesidades actuales (Halffter y Favila, *en prensa*). De aquí resulta la importancia de continuar con estudios mastofaunísticos en regiones de alta prioridad para la conservación de la biodiversidad (Peterson y Sánchez-Cordero, 1994; Sánchez-Cordero, 1993b; Soberón *et al.*, 1996).

Para el análisis de los componentes zoogeográficos, la Península de Yucatán cobra aún mayor interés debido a que en ella confluyen, no sólo especies de mamíferos de ambas Regiones Zoogeográficas (Neártica y Neotropical), sino también especies con distribución actual en las Antillas. Su situación geográfica es importante para dilucidar, hasta que punto la riqueza biológica de la región, es el resultado de que las selvas del sureste de México, hayan sido colonizadas por muchas especies de mamíferos provenientes del sur durante el Pleistoceno tardío (Coates y Estrada, 1986; Hernández-Camacho *et al.*, 1992; Rich y Rich,

1983). Se ha intentado validar dicha mezcla de componentes, mediante el estudio de los patrones de distribución y riqueza de los mamíferos en México y América, con diferentes métodos y a distintas escalas y considerando los distintos factores que provocan gradientes en la diversidad biológica. Sin embargo, la confluencia de los análisis biogeográficos con los estudios de biodiversidad, es algo que en los últimos años ha comenzado a plantearse (Ricklefs y Schluter, 1993).

## **1.2. Factores que originan gradientes de diversidad**

### **1.2.1. Tiempo**

En el gradiente temporal existen tres escalas a considerar: tiempo geológico, tiempo estándar y tiempo ecológico. El tiempo geológico se refiere a la forma en que las condiciones ambientales que constituyen parte de una comunidad han ido cambiando con el tiempo dentro de un área determinada (Bradshaw y Mortimer, 1986). De esta forma, la comunidad debe concebirse como el escenario natural donde se han desarrollado los cambios evolutivos de sus componentes, considerando que algunas especies han evolucionado y otras han permanecido sin cambios (Bennett *et al.*, 1992). En este sentido, el conocer el estado actual de las comunidades naturales o inducidas, puede permitir dilucidar si estas han evolucionado en todo su conjunto o es el resultado de la suma de los cambios a nivel poblacional.

Las comunidades cambian con el tiempo, tanto en su estructura como en la composición de especies. Sin embargo, es importante reconocer que el gradiente temporal considerando únicamente el tiempo estándar, no implica gradientes ecológicos. Los ciclos de vida y las respuestas fisiológicas de las especies, están determinadas por variables ambientales como la precipitación, la temperatura, la humedad, el pH, los tipos de suelo o por la variación de éstas en su conjunto tales como los cambios en el clima, los ciclos circadianos y las fases lunares (Stamou *et al.*, 1993) y no por el tiempo estándar, el cual es de poca importancia en la teoría de comunidades. En contraparte, el describir el comportamiento de las especies que constituyen una comunidad con base en el tiempo ecológico, permite dar argumentos de mayor peso para explicar patrones y fluctuaciones en la dinámica de un sistema natural.

De esta forma, una comunidad tiene mayor diversidad a mayor tiempo en una escala ecológica y evolutiva (Cody y Diamond, 1975; Krebs, 1985). Este factor tiene una gran influencia sobre la diversidad biológica, ya que el número de especies es determinado por un patrón histórico de invasión, así como por la tasa y el orden de la misma (Robinson y Edgemon, 1988). Por tanto, esto también tiene implicaciones en la explicación del modelo biogeográfico basado en la tasa de invasión para descifrar los patrones de riqueza específica

que repercuten directamente en la estructura y diversidad de las comunidades (Harris, 1984; MacArthur y Wilson, 1967; Ricklefs, 1987).

Estudios experimentales han demostrado que cuando dos comunidades son similares, sujetas a invasiones con tasas equivalentes pero con diferente secuencia de especies, resultan en comunidades con estructura diferente (Robinson y Dickerson, 1987). Es decir, la riqueza específica de una comunidad es influenciada por la historia y secuencia de invasión, de forma tal, que las especies que arribaron primero pueden prevenir o determinar arribos subsecuentes de otras especies. Sin embargo, en aquellas comunidades de un tamaño y aislamiento similar, tendrán un número de especies semejante.

### 1.2.2. Heterogeneidad espacial

Otro factor que origina gradientes de diversidad es la heterogeneidad, la cual también debe ser analizada a diferentes escalas: macro y microespacial (Krebs, 1985). La escala macroespacial involucra el relieve topográfico y por consiguiente, los cambios en la riqueza y diversidad de especies a lo largo de gradientes latitudinales, longitudinales y altitudinales. En el neotrópico, incluyendo México, se han documentado estos cambios tanto en el gradiente latitudinal (Arita, 1993a; Fleming, 1973; Hespeneide, 1994; Kaufman, 1995; Lieberman *et al.*, 1996; McCoy y Connor, 1980; Pagel *et al.*, 1991a; Wilson, 1974) como en el altitudinal (Graham, 1983, 1990; Heaney *et al.*, 1989; Iñiguez, 1993; Koopman, 1978; Navarro y León, 1995; Pearson y Ralph, 1978; Patterson *et al.*, 1989; Pizzimenti y De Salle, 1981; Sánchez-Cordero, *in litt.*; Tuttle, 1970) y la forma en que el segundo es una extensión del primero (Stevens, 1992).

Se han validado estos gradientes, analizado los patrones de riqueza específica y endemismos a diferentes niveles: estatal, nacional y controlando la variación producida por las áreas de las zonas comparadas. En México, se ha demostrado un claro gradiente latitudinal en la riqueza de especies (Ceballos y Navarro, 1991), el cual también se ha documentado para algunos taxa de mamíferos en América, observándose un aumento gradual en el número de especies conforme se acerca al ecuador (Kaufman, 1995; McCoy y Connor, 1980; Medellín *et al.*, 1992; Pagel *et al.*, 1991b; Pianka, 1966; Willig y Selcer, 1989).

En el País, se ha sugerido que la riqueza de especies de murciélagos, está determinada más por las condiciones de temperatura y precipitación asociadas al gradiente latitudinal, que al gradiente en sí. En contraparte, la riqueza de mamíferos no voladores parece estar determinada en mayor grado, por la variedad de sitios dentro de las regiones (Arita, 1993a). Se ha observado que el número de especies, la densidad de algunos taxa, la biomasa y la diversidad de la comunidad de mamíferos, disminuyen conforme aumenta la altitud (Heaney *et al.*, 1989; Iñiguez, 1993; MacArthur y Wilson, 1967; MacArthur, 1972; Navarro y

León, 1995; Rosenzweig, 1992), lo cual está correlacionado con el aumento de algunos factores como la temperatura y la precipitación (Owen, 1990a y b; Stevens, 1992; Terborgh, 1977), fundamentales en la organización de las comunidades naturales (Dunson y Travis, 1991).

Estos estudios han permitido explorar la hipótesis de que a mayor heterogeneidad espacial mayor es la diversidad presente en un área o paisaje. Un sitio con topografía diversa y con habitats diferentes, posee una mayor diversidad de especies que sitios con topografía y habitats homogéneos. Al respecto, la Península de Yucatán cobra interés debido a la presencia de una gran variedad de comunidades vegetales distribuidas, precisamente, en un gradiente latitudinal pero con topografía homogénea carente de un gradiente altitudinal. Esto puede permitir describir patrones de diversidad existentes en comunidades de mamíferos considerando distintas formaciones vegetales, primero a un nivel particular (diversidad alfa= en habitats) y regional (diversidad beta= entre habitats) y luego comparando paisajes similares presentes a una escala mayor y con diferentes intervalos altitudinales.

La escala microespacial también origina gradientes de diversidad. Esta puede llevar a predecir la diversidad de especies, con la sólo presencia de formaciones geológicas importantes para la comunidad de mamíferos, tal y como se puede predecir la diversidad animal a partir del conocimiento de la estructura vertical y horizontal de la vegetación (Magurran, 1988; Roth, 1976). En este sentido, la Península de Yucatán posee formaciones geológicas, tales como las cuevas, cuya estructura cavemícola se presenta en un gran número de cenotes (para su clasificación véase Duch, 1991; Hall, 1977), en las que, por ejemplo, se han registrado 16 especies de quirópteros (Arita y Vargas, 1995), número mayor a las reconocidas para toda la superficie de Canadá (Arita y León, 1993). La presencia de estas formaciones, independientemente del tipo de vegetación que las rodea, debe permitir la validación de hipótesis, no sólo en el campo de la teoría ecológica, sino también en el ámbito de la conservación. Por ejemplo, validar la presencia de formaciones claves o críticas para la sobrevivencia de la fauna.

### **1.2.3. Abundancia relativa y dominancia (gremios tróficos, modalidades reproductivas y biomasa)**

Otro factor que origina patrones espacio-temporales de diversidad en una comunidad natural, son las abundancias asociadas a las especies que la componen, las cuales también presentan fluctuaciones en un tiempo y espacio determinado (Brow *et al.*, 1995). Generalmente, la abundancia de las especies ha permitido clasificarlas como comunes o en diferentes niveles de rareza. Esta relación abundancia-especie ha proporcionado bases en el estudio de la

relación especie-área, existente entre el área real o virtual de un sitio y el número de especies presente en él (Kolosa y Strayer, 1988; May, 1975).

La importancia de la relación especie-área, no sólo radica en problemas estadísticos de muestreo, sino también en el campo de la biogeografía y conservación, ya que predice el comportamiento estadístico de las especies como una función del área en donde habitan, con lo que se puede evaluar el tamaño de un sitio a conservar o entender el proceso de extinción de especies en habitats fragmentados (Cutler, 1991; Saunders *et al.*, 1991; Schonewald-Cox *et al.*, 1991; Terborgh y Winter, 1980). Se ha postulado que el aumento en la riqueza de especies conforme aumenta el área muestreada se debe simplemente al efecto de una mayor disponibilidad de espacio, independientemente de otros factores (MacArthur, 1972; MacArthur y Wilson, 1967; Preston, 1962). Sin embargo, en la actualidad la relación especie-área ha sido revalorada, reconociendo, que si bien explica en gran parte la riqueza de especies presente en un habitat o fragmento, ésta no es suficiente, ya que existen otros factores tales como la heterogeneidad espacial o los factores abióticos *per se* (Boecklen, 1986; Boecklen y Gotelli, 1984; Bunge y Fitzpatrick, 1993; Dunson y Travis, 1991; Ezcurra, 1990; He y Legendre, 1996).

Con este enfoque, la rareza ecológica de las especies se debe considerar a tres escalas para su clasificación (Halffter y Ezcurra, 1992; Rabinowitz *et al.*, 1986): biogeográfica, de habitat y demográfica. La primera incluye a aquellas especies consideradas como endémicas, refiriéndose a que habitan en regiones muy específicas, pero que pueden tener densidades o abundancias elevadas. La segunda, esta formada por aquellas especies que son muy específicas al habitat pero no son endémicas a nivel biogeográfico; este grupo esta formado por las especies "estenoecas" (de habitat restringido) y por las especies "euriecas" (de distribución amplia). El tercer tipo, incluye a aquellas especies que presentan densidades bajas en toda su área de distribución, a pesar de que ésta sea amplia y que no habiten sitios específicos.

El estudio de las distribuciones de abundancias relativas de las especies, asociándolas a los patrones de diversidad y de rareza biológica, son enfoques de gran importancia para la conservación (Dobson y Yu, 1991; Ezcurra, 1990). El detectar las especies dominantes de la comunidad de mamíferos presentes en diferentes formaciones vegetales (patrón espacial), no sólo respecto a sus abundancias relativas sino también en cuanto a sus intervalos de distribución a nivel regional, debe permitir predecir el grado de diversidad de mamíferos existente en distintas comunidades vegetales, ya que la dominancia guarda una relación inversamente proporcional con la riqueza y diversidad de especies (Magurran, 1988). Mientras mayor es el porcentaje de dominancia, menor es la riqueza específica y diversidad existente y viceversa, a mayor número de especies y diversidad, menor es la dominancia en una comunidad.

El porcentaje de dominancia, asociado a gremios tróficos, que se definen como grupos de especies que explotan un recurso común básico de forma semejante y que dan como resultado la diversidad trófica de una comunidad (Krebs, 1985; Magurran, 1988), indica cuales recursos alimenticios y que especies de mamíferos son indispensables en mayor grado para la estabilidad y organización del habitat, así como para detectar puntos críticos de sobreposición de especies similares o emparentadas, que pueden utilizar un recurso de manera similar. Esto es importante, ya que se ha documentado que la riqueza de especies que compone a una comunidad, aumenta conforme aumenta la diversidad trófica (Graham, 1990; Owen, 1990b; Rosenzweig, 1992; Sánchez-Cordero, *in litt.*).

Asimismo, el identificar especies dominantes en diferentes comunidades vegetales distribuidas latitudinalmente, permite detectar gradientes ambientales debidos al efecto de continuidad del habitat. Al respecto se han propuesto siete tipos de dominancia en una comunidad natural (Whittaker, 1981) que han sido abordados en diferentes estudios (para la representación gráfica véase Granados y Tapia, 1990): 1) Distribución de campana, donde una especie es dominante en una parte de la representación dimensional ( $Y$ = dominancia;  $X$ = gradiente ambiental). 2) Distribución de "Plateau", donde las especies son notoriamente dominantes sobre una porción del gradiente ambiental, manifestándose una separación notoria de las otras especies. 3) La especie dominante tiene un amplio intervalo de distribución a través del gradiente, pero con dominancia baja, lo cual permite definir sitios en la comunidad. 4) Dos especies con similar distribución en el gradiente ambiental. 5) Las especies dominan en forma diferente a través del gradiente ambiental manifestándose cierta sobreposición. 6) Las dos especies dominantes tienen distribuciones diferentes y no manifiestan sobreposición. 7) Varias especies dominan en diferente porción del gradiente ambiental, las cuales tienen cierta sobreposición.

También se han descrito modelos para explicar patrones temporales en la distribución de la abundancia relativa de las especies que forman una comunidad, que tienen supuestos similares a las distribuciones anteriormente descritas (véase Aranda y López, 1993): 1) Estable, que presenta variación no mayor al 50% de un año a otro, en donde la abundancia puede aumentar o disminuir. 2) Inestable, que muestra cambios en más del 50% de forma impredecible. 3) Eruptivo, que tiene grandes incrementos de poca duración e irregularmente. 4) Cíclico, que posee picos de abundancia de forma regular. 5) Sinérgico, que presenta algún grado de acoplamiento regional con los períodos de abundancia y escasez.

Se ha observado que la abundancia de algunos taxa de mamíferos presentan fluctuaciones estacionales relacionadas con el aporte de precipitación. Esto se ha explicado por una mayor disponibilidad de alimento (cantidad y calidad) en la temporada de lluvias, lo que permite a las hembras cubrir los costos energéticos de la gestación y la lactancia

(Bonaccorso y Humphrey, 1984; Dinerstein, 1986; Fleming *et al.*, 1972; Krutzch y Crichton, 1985), proponiéndose que distintos patrones o modalidades reproductivas indican diferentes estrategias para hacer frente a la marcada estacionalidad. En México, en áreas donde se distribuyen selvas tropicales deciduas y perennes con otras formaciones vegetales características de gradientes altitudinales (*p.ej.* bosques mesófilos de montaña), se ha observado dicho patrón únicamente para ciertos grupos tróficos (Aranda, 1993; Iñiguez, 1993). La variación estacional de la abundancia por gremios, se ha explicado en función de los cambios de los recursos alimentarios y no directamente por el clima, sugiriendo que cada nivel trófico funciona como amortiguador del impacto climático en la abundancia de las especies (Faaborg y Terborgh, 1980).

Por otra parte, las diferencias en tamaño dentro de una comunidad de mamíferos (*p.ej.* quirópteros), asociándolo a la abundancia relativa, se ha sugerido que son el resultado de la selección natural para evitar la competencia en el uso de los recursos (Schoener, 1984 *cit. por* Medellín, 1993; Pagel *et al.*, 1991a). Considerando una característica poblacional como la densidad (que también depende del número de individuos de las especies que habitan en un área), se ha observado correlación con la precipitación: a un mayor aporte de lluvias, una mayor densidad poblacional (Brown, 1975; Sánchez-Cordero, 1993a). Esta asociación también ha sido relacionada con los periodos de abundancia de los recursos alimentarios (Chávez y Gallardo, 1993; Foster, 1982; Frankie *et al.*, 1974; Rhodes *et al.*, 1996).

En suma, el conocimiento de las fluctuaciones de la abundancia relativa de las especies que componen la comunidad de mamíferos (espacial y temporalmente), permite detectar distintos grados de rareza. Esto debe ser utilizado para predecir el estado de conservación de una formación vegetal, ya que algunos mamíferos pueden ser considerados como indicadores de la estabilidad o inestabilidad del habitat. Es factible detectar condiciones ecológicas en el tiempo, que favorezcan una mayor abundancia de las especies, lo cual, aunado a información sobre los gremios tróficos, periodos reproductivos y tamaño de las especies, permitan establecer medidas destinadas hacia el aprovechamiento de fauna silvestre y a la conservación de especies vegetales, animales y del paisaje.

#### 1.2.4. Estabilidad

La estabilidad de un sistema, es un factor que también ha sido utilizado para explicar gradientes de diversidad, reconociéndola como la capacidad de una comunidad para regresar a su estado original después de un disturbio o perturbación natural o inducida. La estabilidad es mayor cuando posee una mayor resistencia y al mismo tiempo, una mayor elasticidad, proponiéndose que a una mayor estabilidad mayor diversidad y viceversa (Hobbs y Huenneke, 1992; Pickett *et al.*, 1989; Pickett y White, 1985). Hasta la fecha, este concepto está sujeto a

discusión, ya que teóricamente involucra otros términos aún en controversia, tales como: 1) Disturbio o perturbación: evento natural o inducido que ocasiona cambios significativos, espacial y temporalmente en la riqueza específica, abundancia relativa y estructura de una comunidad natural (Connell y Sousa, 1983; Pickett *et al.*, 1989; Pickett y White, 1985; Rykiel, 1985; Sousa, 1984). 2) Resistencia y elasticidad: capacidad de una comunidad para soportar un disturbio o perturbación y tasa o grado en que las características de una comunidad se reestablecen luego de un disturbio o perturbación, respectivamente (Halpern, 1988). 3) Elasticidad: capacidad de la comunidad para persistir a pesar de los disturbios o perturbaciones (Krebs, 1985).

Por otra parte, también existe una profunda discusión sobre la realidad de la teoría del equilibrio (Gilbert, 1980), su aplicación en modelos ecológicos (DeAngelis y Waterhouse, 1987) y sus consecuencias en la disponibilidad de recursos a través del tiempo (Seastedt y Knapp, 1993). Se han propuesto gradientes (Wiens, 1984) para explicar los cambios que experimenta una comunidad, ubicándolos dentro un patrón que va del estado de no-equilibrio (inestabilidad), hasta el punto de equilibrio (estabilidad). Al respecto, los patrones de abundancia relativa, dominancia y composición de especies, han sido utilizados para explicar la estabilidad de una comunidad. Por ejemplo, si estas propiedades carecen de fluctuaciones en un tiempo y espacio determinado, se considera estable a la comunidad (Krebs, 1989; Leigh, 1982). Sin embargo, dichos patrones únicamente pueden ser analizados considerando tiempos largos (muchos años) y excluyendo las variaciones estacionales en un sólo año, ya que los disturbios o perturbaciones (naturales o inducidos), son fuente importante de variabilidad espacial y temporal (Befy *et al.*, 1994; Fa y Sánchez-Cordero, 1993) que han sido reconocidos ampliamente como elementos claves para mantener la diversidad de una comunidad (Collins y Barber, 1985; Pickett y White, 1985). En este sentido, el detectar si existen o no fluctuaciones en estas propiedades emergentes de la comunidad de mamíferos, es el punto de partida para un monitoreo continuo, importante para detectar en que grado las acciones antropogénicas (*p.ej.* establecimiento de pastizales para la ganadería), afectan o pueden afectar la diversidad de una comunidad natural, sujetas o no a protección legal.

La hipótesis de la perturbación moderada (Connell, 1978; Hobbs y Huenneke, 1992; Huston, 1979), postula que sitios con niveles moderados de perturbación promueven la coexistencia de especies, que bajo otras circunstancias no lo podrían hacer, manteniendo así, una alta diversidad de especies en la comunidad (Arita, 1993a). Con esta premisa, se podría explorar en que medida los sistemas productivos establecidos en colindancia con alguna formación vegetal natural en buen estado de conservación (como sucede en muchas áreas naturales protegidas) afectan los patrones de riqueza de especies de una comunidad. Se ha documentado que la dinámica de una comunidad, depende en gran medida de factores

depauperativos de origen antropogénico que surgen en colindancia de los sistemas naturales (Guevara y Laborde, 1992, 1993; Guevara *et al.*, 1992). Incluso, se ha visto que algunas acciones productivas (*p.ej.* implantación de pastizales, campos agrícolas, frutícolas, cafetales, copreros), son capaces de mantener en mayor grado la biodiversidad (Acosta *et al.*, 1993; Gallina *et al.*, 1993, 1996; Guevara *et al.*, 1997; Herrera-Castro *et al.*, 1993; Ortega *et al.*, 1993).

Es evidente la importancia de contar con estrategias congruentes que incluyan un análisis razonado de los escenarios actuales, con los planteamientos de costo-beneficio que exige la sociedad moderna (Halffter y Favila, *en prensa*) y que, al mismo tiempo, logren la resolución de conflictos entre sectores y subsectores y que detengan el acelerado deterioro de los ecosistemas (Delfín *et al.*, 1995; Leff, 1990; Toledo *et al.*, 1992, 1993). En la Península de Yucatán, la presencia de algunas formaciones (*p.ej.* cenotes y aguadas), así como la existencia de sistemas tradicionales de uso de los recursos, debe de minimizar las consecuencias de los procesos antropocéntricos. Dilucidar este aspecto, permitirá la propuesta de acciones de conservación y manejo con un elevado grado de aplicación.

#### **1.2.5. Depredación, competencia y productividad**

Existen interacciones inter e intraespecíficas que ocasionan gradientes en la diversidad de una comunidad, entre las cuales están la depredación y competencia. Es sabido que a un mayor número de depredadores en un sitio determinado, mayor es la diversidad de la comunidad (Pianka, 1982). La competencia por su parte, depende de la amplitud y la sobreposición de los nichos de las especies, de manera que a mayor amplitud y sobreposición, mayor también es la diversidad existente (Begon *et al.*, 1988; Kolosa y Strayer, 1988). Sin embargo, estos dos factores son usualmente abordados con enfoques poblacionales (Rhodes *et al.*, 1996; Soberón, 1990), por lo que la comprobación y generación de hipótesis requiere de métodos y técnicas específicas, fuera del alcance de este estudio.

Otro factor que origina gradientes es la productividad que de forma simple, tiene una relación directamente proporcional a la diversidad (Krebs, 1985; Whitaker, 1975). Se ha propuesto que la cantidad de energía disponible, que puede ser cuantificada en términos de productividad, la cual a su vez, estimada como una función de la precipitación pluvial, determina la riqueza de especies de una zona (Abramsky y Rosenzweig, 1984; Owen, 1990b; Tilman, 1982; Wright, 1983). En México, se ha especulado que los murciélagos responden más a los efectos de la productividad (estimada como temperatura y precipitación), que los mamíferos no voladores; sin embargo, es necesario ser cautos en este caso y demostrarlo con observaciones adecuadas (Arita, 1993a).

En el neotrópico, la productividad ha sido relacionada con la densidad y biomasa (tamaño) de las especies, con el objetivo de detectar la potencialidad en la productividad de algunos mamíferos (Eisenberg *et al.*, 1990; Owen, 1988b), proponiendo que este tipo de información, además de ser utilizada para conocer la dinámica de una comunidad, también se debe aplicar para realizar predicciones concernientes al manejo de áreas naturales y a la utilización racional de la mastofauna silvestre.

### 1.3. Enfoques generales de estudio

En México, son pocos los estudios que se han enfocado al análisis de comunidades de mamíferos considerando distintas formaciones vegetales, primero a un nivel regional y luego comparando formaciones similares presentes a una escala mayor. Por tal motivo, el objetivo general de este estudio, es analizar la estructura, distribución y diversidad de la comunidad de mamíferos terrestres presentes en las formaciones vegetales del Noreste de la Península de Yucatán. Se describe a la comunidad en términos de riqueza específica, número de familias, gremios tróficos, hábitos, horarios de actividad, modalidades reproductivas, distribución y tamaño de las especies. Básicamente, el motivo de tal descripción, es fundamentar la división de la comunidad de mamíferos terrestres con base en sus características ecológicas, lograr una clasificación de especies que reflejen requerimientos ecológicos similares (véase Austin y Belbin, 1982) y mostrar la importancia de seleccionar grupos clave para el estudio de la biodiversidad en distintos tipos de ecosistemas (véase Kremen, 1992).

La unidad "paisaje" y "comunidad", así como todas las unidades utilizadas en ecología suprapoblacional, no poseen límites rígidos. Dentro de esta flexibilidad, su utilidad depende de que se fijen límites claros, de tal forma que la unidad redefinida pueda ser comparada con otras unidades delimitadas siguiendo criterios concordantes (Halffter y Favila, *en prensa*). En el NE de la Península de Yucatán se reconoce un gran número de comunidades vegetales naturales (véase Flores y Espejel, 1994; Hernández *et al.*, 1996; Trejo-Torres, 1993; Tun, 1993). Sin embargo, es evidente que algunas de ellas no son suficientes para proveer, por sí solas, de refugio y alimento a las comunidades animales y en particular a las de mamíferos. Adicionalmente, el paisaje del NE de Yucatán, también está formado por comunidades de origen antrópogénico, algunas de las cuales continúan en expansión (Sosa-Escalante, 1996). Por tal motivo, en la primera parte de este trabajo, se detectan patrones espaciales de similitud, que permiten proponer con bases sólidas, una ordenación de los tipos de vegetación y asociaciones vegetales que ahí se distribuyen, considerando no sólo a la comunidad animal, sino también la estructura propia de la vegetación. El propósito principal de lo anterior, es lograr que los diferentes tipos de comunidades (naturales e inducidas), sean consideradas

como "grupos de formaciones" y no de forma individual y aislada, así como mostrar la existencia de "formaciones clave" para el mantenimiento de la biodiversidad de la región.

Una vez fundamentada la división de la comunidad de mamíferos terrestres y partiendo de los "grupos de formaciones vegetales" establecidos, se analiza de forma independiente a la comunidad de mamíferos voladores y a la comunidad de mamíferos no voladores. Se incorpora información para medir, analizar e interpretar a la biodiversidad a diferentes niveles, con el objeto de detectar patrones espacio-temporales en la composición de especies, abundancia, diversidad y dominancia, que permitan identificar especies de mamíferos y grupos de formaciones vegetales indispensables para la riqueza biológica del NE de la Península. El objetivo es proponer estrategias para el estudio de las comunidades de mamíferos terrestres que permitan comparaciones entre estudios de campo independientes, faciliten la cuantificación y monitoreo de la riqueza biológica y logren la estandarización en la información científica obtenida para mamíferos en México.

Al mismo tiempo, se propone un modelo descriptivo preliminar para predecir la diversidad en ambientes con condiciones y características similares que servirá como base para pronosticar cuantitativamente el efecto que tendría sobre la comunidad mastofaunística una acción antropogénica. De esta forma, se pretende facilitar acciones alternativas para la conservación y manejo de la fauna silvestre y tener un impacto en las políticas ecológicas, en particular, de las implantadas en el NE de Yucatán.

## Capítulo 2

### Clasificación de las unidades de estudio y división de la comunidad de mamíferos terrestres del noreste de la Península de Yucatán en voladores y no voladores

#### Resumen

Una forma de abordar el estudio de los sistemas naturales es desde una perspectiva a nivel de comunidad, ecosistémico o de paisaje. Con este enfoque, los mamíferos son importantes, dada la gran variedad de recursos alimentarios que explotan y la alta diversidad de interacciones que presentan. Los límites de una comunidad natural, en la mayoría de los casos, se realiza de forma arbitraria y rígida, por lo que un problema básico es evitar la subjetividad en decidir a que especies se debe agrupar como comunidad y en localizar límites flexibles de las mismas. Este capítulo tiene por objetivos: 1) Describir la estructura de la comunidad de mamíferos terrestres del NE de la Península de Yucatán en términos de riqueza específica, categorías taxonómicas, gremios tróficos, hábitos, horarios de actividad, modalidades reproductivas, distribución y tamaño de las especies, considerando seis tipos de vegetación (selva baja caducifolia, selva baja espinosa, selva baja inundable, duna costera, zacatal costero y manglar), tres formaciones características de la región (petenes, aguadas y cenotes) y un sistema productivo (pastizal), 2) Fundamentar la división de la comunidad de mamíferos terrestres en voladores y no voladores y 3) Detectar patrones espaciales de similitud entre las formaciones vegetales de la zona. El registro de las especies en cada formación vegetal se realizó con métodos directos e indirectos de muestreo. Se elaboraron matrices con variables cualitativas multiestado, cuantitativas y cualitativas binarias. La similitud se estimó mediante coeficientes elegidos según las variables empleadas y la forma en que se codificaron. Se aplicó análisis de agrupamiento con el método de pares asociados al azar sin peso aritmético (UPGMA) y se obtuvieron los coeficientes cofenéticos de correlación ( $r$ ). Se aplicaron análisis de componentes y coordenadas principales. Para la prueba de hipótesis se emplearon técnicas univariadas. Se encontraron agrupamientos entre las especies de mamíferos que fundamentan la separación de la comunidad en voladores y no voladores. Se identifica a los petenes, aguadas y cenotes como formaciones clave para la conservación de la mastofauna de la región y se muestran patrones espaciales de similitud entre las formaciones vegetales. Se propone considerar para la mejor operatividad de las áreas naturales protegidas del NE de Yucatán, las siguientes formaciones naturales: 1) Peten-zacatal costero, 2) Manglar-duna costera, 3) Selvas espinosas, 4) Selva baja caducifolia-cenote y 5) Selva-pastizal-aguada. Se identifican y fundamentan características y atributos para cada formación propuesta.

El NE de la Península de Yucatán se ha identificado como una región representativa para la conservación de la mastofauna local con porcentajes significativos de endemismo y especies en peligro de extinción (Hernández *et al.*, 1996). El área es considerada como prioritaria por poseer extensiones de duna costera, selvas bajas caducifolias, petenes, humedales y otras formaciones vegetales que representan el 67% de los tipos de vegetación y asociaciones vegetales reconocidos para toda la Península y el 43% de los tipos de selva del sureste (Campos y Durán, 1991; Flores y Espejel, 1994; Olmsted *et al.*, 1995). Esto es importante, ya que resulta más efectivo conservar ecosistemas, por pequeños que estos sean, que especies de flora y fauna de manera particular y aislada. La biodiversidad incluye poblaciones,

comunidades, el papel ecológico y genético de las especies y no tan sólo la riqueza específica presente en un lugar (Bojórquez y Flores-Villela, 1991).

En el primer capítulo se indicó la importancia ecológica de la heterogeneidad espacial (macro y micro) y la forma en que el NE de la Península cobra interés dada la presencia de diferentes formaciones vegetales distribuidas en un gradiente topográfico homogéneo. Se enfatizó la importancia de que en una zona existan formaciones que posiblemente sean críticas para la sobrevivencia de algunas especies de mamíferos y para mantener los procesos biológicos de otros sistemas adyacentes. Una forma de abordar el estudio de estos sistemas, que permita una visión global de los procesos naturales, es desde una perspectiva a nivel de comunidad, ecosistémico o de paisaje (Allen y Starr, 1982; Favila y Halffter, 1997; Halffter y Favila, *en prensa*; Hammond, 1995; Olmsted *et al.*, 1995; Pearson, 1994; Ricklefs y Schluter, 1993). Aunque el estudio de las comunidades de mamíferos ha cobrado interés, por ser un grupo que explota una gran variedad de recursos y que presentan una gran diversidad de interacciones (Morris *et al.*, 1989; Vaughan, 1988), hacerlo implica una gran complejidad y por tanto, una mayor dificultad.

Es importante utilizar métodos que analicen a la comunidad de mamíferos en forma conjunta con las características bióticas y abióticas del hábitat, que permitan acciones de conservación y manejo, tanto en áreas naturales protegidas, como en zonas perturbadas sin protección oficial. Con este enfoque, la estructura de la comunidad de mamíferos ha sido analizada considerando gremios tróficos, tipo de locomoción, hábitos (horarios de actividad), tamaño corporal, entre otros aspectos (Morris *et al.*, 1989). Por ejemplo, al agrupar a los mamíferos en gremios tróficos se detectan puntos críticos de sobreposición de especies similares o emparentadas que utilizan un hábitat de forma semejante, ya que las especies cuya alimentación es similar, muestran un nivel más alto de interacción entre ellas que con el resto de la comunidad (Medellín, 1993). Asimismo, el dividir la comunidad de mamíferos según sus hábitos de locomoción o por su tamaño corporal, permite explicar patrones que sugieran la coexistencia de especies emparentadas en un sitio determinado (Brooks y McLennan, 1991).

El dividir a la comunidad de mamíferos en voladores y no voladores, permite detectar diferencias en los patrones de actividad debidas a estrategias para evitar interacciones agonísticas o de interferencia entre especies que utilizan un recurso común (refugio o alimento). Sin embargo, esta división en la mayoría de las veces, se ha realizado de forma arbitraria, así como el establecimiento de los límites de una comunidad natural (Begon *et al.*, 1988). Por tanto, un problema básico a resolver en el estudio de los mamíferos y de la biodiversidad en general, es evitar la subjetividad en decidir a que especies se debe agrupar como comunidad que reflejen requerimientos ecológicos similares, así como la localización de límites flexibles y claros de las mismas (Halffter y Favila, *en prensa*; Krebs, 1985; Kremen, 1992; Magurran,

1988). Esta problemática ya ha sido ampliamente abordada en otros grupos de organismos (véase Austin y Belbin, 1982; Brow, 1991; Cody, 1993; Halfpeter y Favila, 1993; Halfpeter *et al.*, 1992; Kremen *et al.*, 1993; Pearson y Cassola, 1992). Sin embargo, el hecho de utilizar asociaciones de mamíferos para elaborar "grupos de especies" y plantear su recurrencia en las comunidades naturales que ocupan con el propósito de identificar "grupos de formaciones", es un tema poco explorado.

## **2.1. Hipótesis de investigación**

En el NE de la Península de Yucatán, los tipos y asociaciones vegetales están distribuidas en un área con condiciones ambientales similares y con una historia geomorfológica y biogeográfica común; sin embargo, la composición de especies de mamíferos terrestres que habitan en cada formación vegetal, presenta diferencias significativas. Eliminando el efecto debido a la distribución heterogénea en cuanto a superficie ocupada, lo anterior puede ser explicado como reflejo de la distinta estructura vegetal que poseen las comunidades vegetales.

Estas diferencias en superficie, así como en la estructura de la vegetación, ocasiona que algunas formaciones sean insuficientes de forma independiente para proveer refugio y alimento a especies de mamíferos. Sin embargo, estas son claves tanto como corredores de una comunidad vegetal a otra como para la conservación de la mastofauna terrestre. Para demostrarlo, las formaciones vegetales se pueden agrupar con base en las semejanzas encontradas en la estructura de la comunidad de mamíferos que albergan, las cuales responderán a la continuidad del hábitat. Es decir, la estructura de la comunidad de mamíferos es similar en formaciones vegetales adyacentes, aún considerando aquellas sujetas a acciones antropogénicas. Asimismo, las comunidades vegetales costeras presentan características que indican la importancia de los humedales en la zona y muestran como las medidas de conservación deben ser planeadas a nivel paisaje, considerando las diferencias existentes con las formaciones vegetales sureñas (deciduas o más secas).

En el área existen formaciones vegetales con un aporte de agua dulce durante todo el año, que permite contrarrestar las condiciones debidas a la marcada estacionalidad en la magnitud de la precipitación. De este modo, la composición de especies y estructura trófica de la comunidad de mamíferos es más rica en estas formaciones y muy similar a la estructura de la comunidad de mamíferos presente en el tipo de vegetación que las circunda. Sin embargo, dicha estructura difiere según las características ecológicas de las especies que la componen (*p.ej.* forma de explotar los recursos alimenticios, biomasa que ocupan, horarios de actividad, modalidad reproductiva, entre otras), lo que puede indicar los distintos requerimientos

ecológicos de los mamíferos terrestres. Considerando dichas variables ó aquella cuya importancia sea mayor para mostrar "grupos de especies", puede permitir la división de la comunidad animal presente en una escala regional con el propósito de localizar diferencias entre comunidades vegetales e identificar especies importantes para la conservación de un área en particular. De esta forma, es factible reducir la subjetividad en la división de grupos faunísticos para su estudio y por tanto, aumentar el grado de aplicación de estrategias destinadas a la preservación de la biodiversidad.

#### **2.1.1. Hipótesis estadísticas**

- (1)  $H_a$ = Existen diferencias significativas en la riqueza de especies de mamíferos terrestres registrada en cada uno de los diez tipos de comunidades vegetales presentes en el NE de la Península de Yucatán.
- (2)  $H_a$ = Existen diferencias significativas en la riqueza de especies de mamíferos terrestres según su tamaño, gremio trófico y horarios de actividad, en cada uno de los diez tipos de comunidades vegetales presentes en el NE de la Península de Yucatán.
- (3)  $H_a$ = Existen diferencias significativas en la estructura de la comunidad de mamíferos terrestres al considerar las características propias de las especies que la componen y principalmente, las variables que ocasionan los agrupamientos de la comunidad animal presente en la región o paisaje.
- (4)  $H_a$ = Existen diferencias significativas entre la riqueza específica de mamíferos no voladores y voladores, dentro de cada uno de los diez tipos de comunidades vegetales presentes en el NE de la Península de Yucatán.

#### **2.2. Objetivos**

1. Describir la estructura de la comunidad de mamíferos terrestres del NE de la Península de Yucatán considerando seis tipos de vegetación, tres formaciones características de la región y un sistema productivo, en términos de riqueza específica, categorías taxonómicas, gremios tróficos, hábitos, horarios de actividad, modalidades reproductivas, distribución y tamaño de las especies.
2. Establecer criterios precisos para el análisis de la comunidad de mamíferos terrestres en forma dividida: voladores y no voladores con base en sus características biológicas y ecológicas.
3. Detectar patrones espaciales de similitud en la estructura de la comunidad de mamíferos terrestres para establecer una clasificación de los tipos de vegetación y asociaciones vegetales del NE de la Península de Yucatán, que considere la estructura vegetal *per se* y la comunidad de mamíferos.

### **2.3. Materiales y métodos**

Este estudio se efectuó en la Reserva Estatal de Dzilam (Figura 1) (Gobierno del Estado, 1988), la cual posee una extensión de 61,709 ha (20,613 ha núcleo, 21,941 ha de amortiguamiento y 19,155 ha marítimas), limitada por los municipios de Dzilám de Bravo (21°24'45"N, 88°54'27"O) y San Felipe (21°33'00"N, 88°15'00"O). La porción NE de la Península, también está ocupada por la Reserva Especial de la Biósfera de Ría Lagartos, que posee características geológicas, hidrológicas, topográficas, edáficas, socioculturales y vegetacionales similares (Instituto Nacional de Ecología, 1993). A pesar de que existen decretos oficiales para la protección de la zona, la biodiversidad del área continúa siendo alterada negativamente por diferentes factores (Sosa-Escalante, 1996), por lo que se pueden tomar a estos sistemas protegidos como modelos para proponer estrategias de conservación y manejo, primero a un nivel local y luego a nivel regional.

Las principales actividades productivas terrestres en la zona son: ganadería, explotación salinera, agricultura de temporal (principalmente milpas de autoconsumo), fruticultura (representada por los huertos familiares de autoconsumo y cocoteros en mayor escala), forestería doméstica (para uso de construcción, leña y medicinal), apicultura, cacería de subsistencia, de exterminio y cinegética ilegal. El clima del área corresponde al más húmedo de los climas cálidos secos - BS1 (h') w'(x') - poco estacional en cuanto a la temperatura, con una media anual entre 24.7 y 26.4°C, una oscilación anual de 4.7°C, un promedio máximo mensual de 27.1°C (junio) y un promedio mínimo mensual de 22.4°C (enero) (Duch, 1988; Figura 1). La precipitación es marcadamente estacional en su magnitud, aunque en términos generales existe aporte de lluvia durante todo el año, con una media anual entre los 600 a 700 mm, del cual el 73% es aportado en la época de lluvias que generalmente se presenta de junio a noviembre, mientras que la época de secas aparece regularmente entre enero y mayo (Figura 1) (Duch, 1991; Flores y Espejel, 1994; García, 1988).

#### **2.3.1. Métodos generales de muestreo**

Los muestreos se llevaron al cabo en un total de 16 localidades que abarcaron diez tipos de comunidades vegetales. Se realizaron un total de 18 salidas de campo mensuales entre diciembre de 1991 a septiembre de 1993. Los muestreos para el registro de los mamíferos no voladores incluyeron 17 del total y todas las localidades visitadas. En tanto que el registro de los mamíferos voladores incluyó 9 salidas, de septiembre de 1992 a septiembre de 1993 incluyendo 12 localidades. Se utilizaron métodos convencionales de captura: 1) para quirópteros redes de niebla, 2) para pequeños roedores trampas plegadizas "Sherman" y tipo

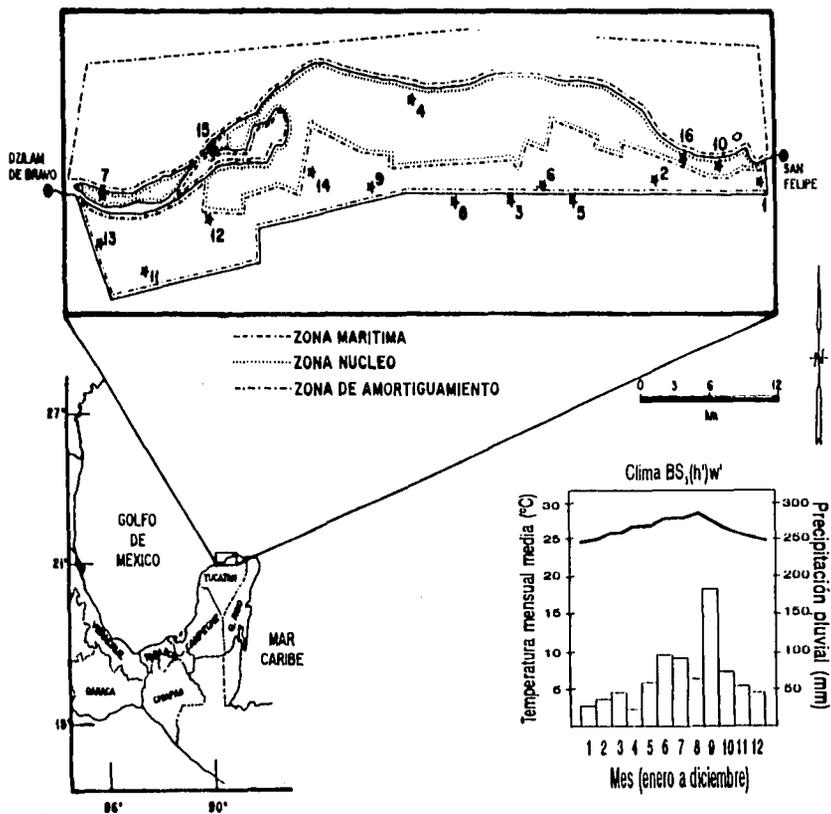


Figura 1. Ubicación del área de estudio en el NE de la Península de Yucatán. Se señalan las localidades específicas de muestreo y la zonificación de la Reserva Estatal de Dzilam, en cuya superficie se efectuó este estudio (Modificado de Hernández *et al.*, 1996). En el recuadro inferior derecho se presenta el climograma del área. Las barras indican el aporte de precipitación y la línea la temperatura media mensual (Modificado de Flores y Espejel, 1994).

casero no plegadizas y 3) para especies de talla mediana y grande, trampas "Tomahawk" y técnicas indirectas de muestreo.<sup>1</sup>

Algunas consideraciones importantes sobre los muestreos, así como las localidades específicas de registro y sus coordenadas, se mencionan en Hernández *et al.* (1996), Segovia (1995) y Sosa-Escalante (1994). Los ejemplares fueron preservados en fluido o preparados según los procedimientos estándares para colecciones científicas, depositándose en la sección de mamíferos de la Colección Zoológica Regional de la Universidad Autónoma de Yucatán (COZORE).

### 2.3.2. Análisis de datos

La presencia de las especies fue registrada en seis tipos y asociaciones vegetales (selva baja caducifolia, selva baja caducifolia espinosa, selva baja inundable, duna costera, manglar y zacatal costero), en tres formaciones características de la región (petenes, cenotes y aguadas) y en un sistema productivo (pastizal). A la fecha, no existe una estimación de la superficie ocupada por cada tipo de vegetación en el NE de la Península. Por tal motivo, se consideró la información disponible a nivel Estatal y Peninsular, sobre la cobertura vegetal (Flores y Espejel, 1994; Flores-Villela y Geréz, 1994; INEGI, 1988; SAHOP, 1981; SARH, 1976, 1977, 1992). De esta forma, las extensiones de cada formación se ubicaron en una escala nominal en orden decreciente de la siguiente forma: selva baja caducifolia, selva baja caducifolia espinosa, manglar, duna costera, selva baja inundable, zacatal costero, petenes, cenotes y aguadas.

Se excluyeron a cinco especies con presencia por confirmar (*Bassariscus sumichrasti*, *Tayassu pecari*, *Mazama americana*, *Sphiggurus mexicanus* y *Sylvilagus brasiliensis*) y a dos especies de roedores introducidos (*Mus musculus* y *Rattus rattus*) (Hernández *et al.*, 1996; Sosa-Escalante, 1994). La nomenclatura y secuencia sistemática utilizada está de acuerdo a Wilson y Reeder (1993) (véase la información presentada al inicio del Apéndice I).

Para examinar la estructura trófica de la comunidad y conocer la forma en que los recursos son explotados, las especies de mamíferos se agruparon en gremios tróficos según al tipo de alimento y de substrato, con base en criterios propuestos por otros autores (Bonaccorso, 1979; Gardner, 1977; Iñiguez, 1993; Iñiguez y Santana, 1993; Medellín, 1993). Se consideró la información obtenida directamente de los ejemplares capturados y por el análisis de excretas. De esta forma los grupos tróficos incluyen 12: omnívoros; carnívoros; piscívoros; nectarívoros; hematófagos; insectívoros, que se subdividieron en insectívoros

---

<sup>1</sup> La información específica del esfuerzo de captura y registro de las especies, se presenta en los Capítulos 3 y 4

aéreos, insectívoros de áreas abiertas e insectívoros de substrato; frugívoros-herbívoros, frugívoros especialistas y frugívoros generalistas.

En este capítulo se considera como estimador del tamaño de las especies al peso (gr) de cada una, tomando como base la información proporcionada por Brown y Nicoletto (1991). Se consideraron los ejemplares adultos recolectados principalmente en la Península de Yucatán (Chable, 1994; Sánchez y Romero, 1995) y en el área de estudio (Segovia, 1995; Sosa-Escalante, 1994), así como la información presentada por otros autores (Fritzell y Haroldson, 1982; Greenhall *et al.*, 1983; Herd, 1983; McBee y Baker, 1982; Seymour, 1989; Smith, 1991). Se consultaron ejemplares depositados en la Colección Nacional de Mamíferos, Instituto de Biología, UNAM.

Para examinar la variable peso, se ignoró la variación geográfica intraespecífica y por sexos. Para disminuir el error en la asignación de cada peso, el análisis de la distribución de frecuencias se hizo con logaritmo base 10, ya que un análisis previo determinó que no existían diferencias en cuanto a la distribución obtenida con logaritmo base 2, resultando indistinta la utilización de ambas bases para esta muestra ( $n = 50$ ). Sin embargo, en muestras más grandes se considera a la base 2 más apropiada para establecer el número de categorías convenientes (Brown y Nicoletto, 1991; Preston, 1962). Los intervalos de clase se determinaron siguiendo como guía la fórmula de Sturges (Daniel, 1980), teniendo como requisito que por lo menos dos especies se ubiquen dentro de cada intervalo. De esta forma se obtuvieron siete intervalos de tamaño ( $\text{peso} - \log_{10}$ ): I (0.690-1.296), II (1.296-1.901), III (1.901-2.507), IV (2.507-3.113), V (3.113-3.719), VI (3.719-4.324), VII (4.324-4.930) (Media = 2.47254, STD = 1.24846).

Los hábitos, horarios de actividad y modalidad reproductiva de cada especie se obtuvo de la literatura (Iñiguez y Santana, 1993; Sánchez y Romero, 1995; Segovia, 1995; Sosa-Escalante, 1994; entre otros). También se consideraron las observaciones efectuadas directamente en el campo, así como los datos reproductivos desprendidos de los animales recolectados. Se establecieron las siguientes categorías: 1) hábitos: volador, terrestre, arbóricola, semiarbóricola, semiacuático e hipógeo; 2) horarios de actividad: diurnos, nocturnos, crepusculares (con actividad al anochecer, al amanecer o ambas) y diurnos-nocturnos (con actividad continua, indistinta o ambas); 3) modalidad reproductiva: monoéstrico (estacionales o asincrónicos), poliéstrico bimodal, poliéstrico continuo, biéstrico y con reproducción no anual.

El origen o afinidad de cada especie se estableció con base en lo informado por Ferrusquía (1978) y Smith (1976) en las siguientes categorías: neotropical, pantropical, neártica y paleártica. La división zoogeográfica está de acuerdo con Alvarez y Lachica (1991) sobre la cual se clasificó la distribución actual de las especies bajo los criterios establecidos por Iñiguez y Santana (1993): neotropical, neártica y compartida (ambas regiones). Se

descartó a las Antillas como una categoría de distribución actual, ya que el archipiélago es considerado únicamente como "puente" en las migraciones de la biota proveniente de Sudamérica, cuyo punto final probablemente haya sido la Península de Yucatán (Baker y Genoways, 1978; Hernández-Camacho *et al.*, 1992). Se consideraron estas variables como punto de partida para un análisis global de las especies de mamíferos con distribución en la Península. La lista sistemática de las especies y sus categorías para cada variable se presentan en el Cuadro A del Apéndice I.

#### **2.3.2.1. Clasificación de las unidades de estudio y división de la comunidad de mamíferos en voladores y no voladores**

Con el fin de encontrar agrupamientos entre las especies y clasificar las formaciones vegetales presentes en el NE de la Península de Yucatán, se construyeron las siguientes matrices básicas de datos (MBD):

MBD 1. Se consideró como unidades taxonómicas operativas (OTU's) a las 50 especies de mamíferos terrestres registradas (Hernández *et al.*, 1996; Segovia, 1995; Sosa-Escalante, 1994) y como unidades evolutivas o de clasificación (EU's) a siete variables propias de la estructura de una comunidad animal: tamaño, gremios tróficos, hábitos, horarios de actividad, modalidad reproductiva, origen o afinidad y distribución. Todas las variables se codificaron en cada celda como datos cualitativos multiestado.

MBD 2. Se consideró como OTU's a los seis tipos de vegetación, tres formaciones características de la región y un sistema productivo (OTU's= 10) y como unidades de clasificación a 43 variables subdivididas en categorías para identificar patrones más finos. Todas las variables se codificaron en cada celda como datos cuantitativos en número de especies en cada categoría.

MBD 3. Se consideró como OTU's a los seis tipos de vegetación, tres formaciones características de la región y un sistema productivo (OTU's = 10) y como unidades de clasificación a las 50 especies, codificadas en cada celda como datos cualitativos binarios de ausencia-presencia (0-1). De esta forma, las presencias o ausencias de cada taxón en cada formación vegetal, representa un nivel y cada especie un carácter (Sneath y Sokal, 1973). En el Apéndice I se presentan las MBD y la codificación para cada categoría de las variables.

La MBD 2 fue estandarizada por el método de transformación lineal empleando como opción de sustracción la media de los datos ( $\bar{Y}$ ) y como opción de división la desviación estándar de los mismos (Std). Con este procedimiento se mantuvo la varianza de los datos originales, haciendo que los atributos contribuyan con mayor igualdad a la similitud entre OTU's, evitando un sesgo en los resultados debido a las diferencias de tamaño (Kohlmann, 1995; Rohlf, 1993). En la MBD 1, en donde las variables están codificadas como datos

cualitativos multiestado, este procedimiento fue óptimo para transformarlos a datos cuantitativos continuos sin alterar los resultados posteriores. Se estimó la similitud mediante coeficientes elegidos según las variables empleadas y la manera en que estas se codificaron:

A) Cualitativos multiestado (MBD 1): Hamman, Rogers-Tanimoto y Simple matching. Todos examinan las semejanzas entre las especies considerando las correspondencias positivas, negativas y no correspondencias entre cada categoría por variable con la discrepancia de que Hamman emplea la diferencia entre los pares de correspondencias y no correspondencias como un criterio de asociación (Krebs, 1989; Rohlf, 1993; Sneath y Sokal, 1973; Sokal y Sneath, 1963):

$$\text{Hamann (S}_H\text{)}: [(a + d) - (b + c)] / (a + b + c + d)$$

$$\text{Rogers y Tanimoto (S}_{RT}\text{)}: (a + d) / [(a + b + c + d) + (b + c)]$$

$$\text{Simple Matching (S}_{sm}\text{)}: (a + d) / (a + b + c + d)$$

donde:

a= correspondencias positivas o número de categorías presentes en las especies A y B

b y c= no correspondencias, siendo "b" las categorías ausentes en la especie A y presentes en la especie B y "c" las categorías presentes en la especie A y ausentes en la especie B

d= correspondencias negativas o número de categorías ausentes en las especies A y B.

B) Cuantitativos continuos (MBD 2): Correlación producto-momento y Varianza-Covarianza. El primero es un buen estimador para distinguir la relación entre el número de representantes en cada categoría de dos comunidades, siempre y cuando la diversidad específica en la muestra sea baja (< 150 especies) (Krebs, 1989; Sokal y Rohlf, 1981). El segundo considera la media del cuadrado de las desviaciones con respecto a la media del conjunto de variables, de manera que a mayor varianza-covarianza de los datos, corresponde una mayor variación de los mismos (Mendenhall *et al.*, 1986). Ambos métodos son útiles cuando se interpreta la estructura de la comunidad con base en dendrogramas (Kohlmann, 1995; Sokal y Sneath, 1963):

$$C_{pm} = \frac{[\sum (X_{ij} - \text{Med } X_j) \times (X_{ik} - \text{Med } X_k)]}{\sqrt{[\sum (X_{ij} - \text{Med } X_j)^2] \times [\sum (X_{ik} - \text{Med } X_k)^2]}}$$

donde:

$C_{pm}$  = coeficiente de correlación producto-momento

$X_j$  = es la media de todos los valores de las variables del OTU  $j$ '

$X_k$  = es la media de todos los valores de las variables del OTU  $k$ '.

C) Cualitativos binarios (MBD 3): Jaccard, Sorensen y Kulczynski-1. El primero examina las semejanzas entre los sitios sin considerar el número de especies ausentes en las muestras (sólo presencias). El segundo (también citado como Dice), reduce el efecto debido a que

varias especies presentes en la comunidad están ausentes en las muestras obtenidas. El tercero, el cual utiliza un algoritmo semejante al coeficiente de Simpson, permite estimaciones precisas entre faunas aún cuando éstas muestren una desproporción en su número de especies o problemas en el número de especies compartidas (Krebs, 1989; Medellín, 1993; Rohlf, 1993; Sánchez y López, 1988):

$$\text{Jaccard (J): } a / a + b + c$$

$$\text{Sorensen (S): } 2 a / (2 a + b + c)$$

$$\text{Kulczynski-1 (K1): } a / u$$

donde:

a= correspondencias positivas o número de especies presentes en las muestras A y B

u=(b + c)= no correspondencias, siendo "b" las especies ausentes en la muestra A y presentes en la muestra B y "c" las especies presentes en la muestra A y ausentes en la muestra B.

Con todas las matrices triangulares obtenidas, se aplicó un análisis de agrupamiento mediante el método de pares asociados al azar sin peso aritmético (UPGMA por sus siglas en inglés de Unweighted Pair-Group Method using Averages), que se basa en la media aritmética de las similitudes entre la muestra y todos los miembros de los grupos, haciéndolo uno de los métodos más robustos estadísticamente (James y McCulloch, 1990; Kachigan, 1986; Krebs, 1989):

$$S_{J(K)} = [1 / t_j t_k] (\sum S_{JK})$$

donde:

$S_{J(K)}$  = promedio de similitud entre el grupo  $j$  y  $K$

$t_j$  = número de muestras en el grupo  $j$

$t_k$  = número de muestras en el grupo  $k$

$S_{JK}$  = coeficiente de similitud obtenido entre cada una de las muestras en  $j$  y  $k$

Para los dendrogramas obtenidos con cada índice (matrices vector), se calculó el coeficiente cofenético de correlación ( $r$  ó  $CCC$ ) para estimar la magnitud en que los árboles representan a los elementos de la matriz original de similitud (Willig y Mares, 1989). El  $CCC$  es un buen indicador para comparar la exactitud de los dendrogramas y permite decidir cual coeficiente es más apropiado para los objetivos y datos del estudio (Caballero, *com. pers.*). De forma complementaria, con el fin de reducir la dimensionalidad de los datos a formas más simples y determinar las variables a las cuales se deben los agrupamientos encontrados, se aplicó un análisis de componentes principales (ACP), ya que es la técnica de ordenación más apropiada cuando se tiene una matriz de datos cuantitativos de un grupo de variables sobre un grupo de objetos, en este caso especies y formaciones vegetales (Rohlf, 1993).

Partiendo de las MBD 1 y 2 (valores continuos), se obtuvieron los coeficientes de correlación para cada variable, sobre los cuales se aplicó el análisis de eigenvectores (ACP).

Con los resultados se empleó una proyección bajo la fórmula  $P = F^t O$ , donde "F" son las cargas de las variables en cada dimensión (matriz de factores), "O" es la MBD o MBD-estandarizada con las variables originales y "t" las especies. De esta forma se obtuvo las representaciones gráficas y las coordenadas de las especies en el espacio dimensional.

Es importante mencionar, que la técnica de ordenación más robusta para explicar variables cualitativas binarias de ausencia-presencia o cuando se tienen valores perdidos, es el análisis de coordenadas principales (PCO) (Rohlf, 1972). Sin embargo, para los datos en particular de la MBD 3, no se encontraron diferencias significativas entre los resultados obtenidos con el ACP y el PCO. Motivo por el cual, se decidió aplicar el ACP que permite identificar las variables a las cuales se deben los arreglos. Los procedimientos y algoritmos en que se basan las técnicas de ordenación se pueden consultar en Ezcurra (1992), Kachigan (1986), Krebs (1985, 1989), Ludwig y Reynolds (1988), Rohlf (1993), Romesburg (1984), Zavala (1986), entre otros.

### **2.3.2.2. Pruebas de hipótesis**

Para probar que existían diferencias significativas entre los agrupamientos obtenidos con la ordenación de las especies y de los habitats, se realizó un análisis de varianza de una vía y con igual número de réplicas (ANDEVA) aplicando el estadístico de prueba *F* (Mendenhall *et al.*, 1986) y utilizando las coordenadas de cada especie y cada formación vegetal en el componente I (que explica la mayor varianza), obtenidas en la proyección con el ACP. Debido a la incertidumbre sobre el cumplimiento de los supuestos con respecto a la forma de la distribución de la muestra, de forma paralela se aplicó la prueba no paramétrica para la clasificación por rangos múltiples de Kruskal-Wallis de una vía con el estadístico de prueba "*H*" (Hollander y Wolfe, 1973).

Para establecer que los mayores valores de riqueza específica registrados en las comunidades vegetales del NE de la Península de Yucatán, no eran reflejo únicamente de su superficie, se aplicó un modelo lineal generalizado, utilizando un análisis de datos de conteos considerando una distribución de los errores tipo Poisson y asociada a una función logarítmica (Crawley, 1993). Los cambios en la devianza fueron comparados con las tablas de  $\chi^2$  (Ji-Cuadrada) para evaluar su significancia. Para todas las pruebas, el valor de significancia se determinó cuando  $P < 0.05$ .

Los análisis estadísticos multivariados se aplicaron mediante rutinas del paquete computacional "NTSYS-pc, Versión 1.8" (Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System) (Rohlf, 1993). Los análisis de varianza, las pruebas de Kruskal-Wallis y Ji-Cuadradas, mediante el programa "STATGRAPHICS, Versión 4.0" (Statistical Graphics System) (UCBER, 1989) y el modelo lineal generalizado con el programa "GLIM, Versión 3.77" (Royal Statiscal

Society, 1985). Los resultados obtenidos con los tratamientos estadísticos se confrontaron con la clasificación utilizada para determinar los tipos y asociaciones vegetales de la Península de Yucatán (Flores y Espejel, 1994) y con las observaciones de campo realizadas. Así, se propusieron las nuevas unidades de estudio para cuantificar las propiedades emergentes de la comunidad de mamíferos voladores y no voladores.

## **2.4. Resultados**

### **2.4.1. Descripción de la comunidad de mamíferos terrestres del NE de la Península de Yucatán**

La comunidad de mamíferos terrestres del NE de la Península de Yucatán, está compuesta por 8 Ordenes, 23 Familias, 44 Géneros y 50 especies. Treinta especies son mamíferos no voladores, comprendidas en 7 Ordenes, 17 Familias y 27 Géneros, siendo los Ordenes Carnívora y Rodentia los que presentan un mayor número de representantes y los menores el Lagomorpha y Primates, respectivamente. Los mamíferos voladores están representados por 20 especies, 6 Familias, 8 Subfamilias y 17 Géneros. La Familia Phyllostomidae presenta un mayor número de especies, agrupando al 60% y 24%, de los quirópteros y de todos los mamíferos registrados, respectivamente (Figura 2 y Cuadro A del Apéndice I).

La frugivoría-herbivoría tiene la mayor importancia relativa con 12 (24%) especies, seguida de la omnivoría con 10 (20%) especies, ambos grupos formados en su totalidad por mamíferos no voladoras. Existen cuatro gremios tróficos con únicamente una especie (2% cada uno): piscivoría, nectarivoría, insectivoría de áreas abiertas y frugivoría generalista, todos pertenecientes a especies voladoras. La mayor diversidad trófica la presentan los mamíferos voladores con ocho diferentes formas de explotar los recursos alimenticios (véase Cuadro B del Apéndice I).

El 50% de las especies presentan un tamaño de 0.690 a 1.901 gr ( $\log_{10}$ ) (intervalos I y II) siendo el 80% quirópteros y el 20% pequeños roedores. Este grupo explota los recursos alimenticios de 10 formas diferentes, por lo que desde el punto de vista trófico, representan los intervalos de tamaño con mayor importancia en la comunidad. Las especies no voladoras presentan una mayor varianza en tamaño agrupándose en cinco intervalos (del III al VII), de los cuales las clases V y VI (de 3.113 a 4.324 gr/ $\log_{10}$ ) tuvieron el 34% de las especies, que al mismo tiempo, pertenecen a todos los grupos tróficos que poseen los mamíferos no voladores: omnivoría, carnivoría, insectivoría y frugivoría-herbivoría.

La mayoría de las especies son voladoras (40%; n= 50 especies) y presentan la mayor diversidad trófica y menor varianza en su tamaño. Los mamíferos no voladores tienen predominantemente hábitos netamente terrestres con una sola especie hipogea y otra

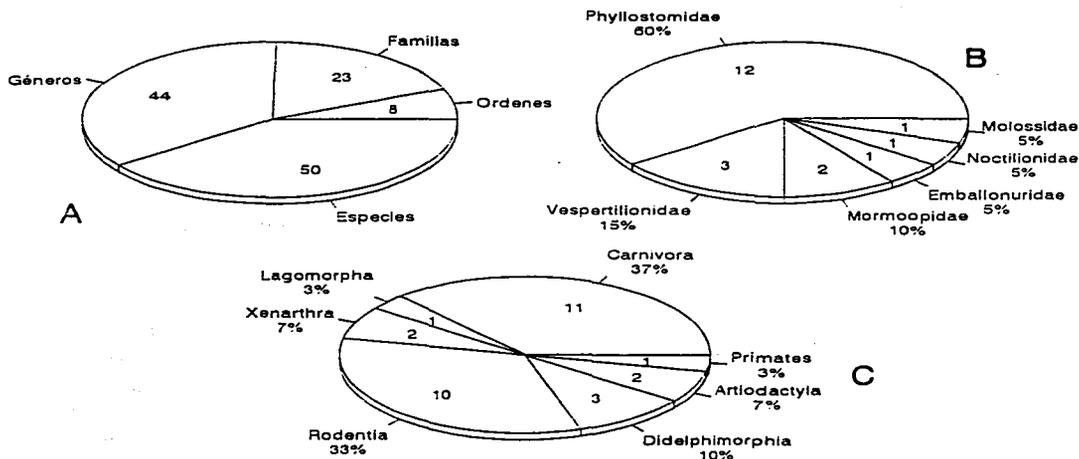


Figura 2. Comunidad de mamíferos terrestres del NE de la Península de Yucatán. A) Número de taxa; B) Número de especies de quirópteros por Familia; C) Número de especies de mamíferos no voladores por Orden.

semiacuática. Las 30 especies no voladoras realizan sus actividades en horarios intercalados, ya que el 60% de ellas son nocturnas y el 40% diurnas o crepusculares. Los mamíferos de menor tamaño (80% voladores), son mayoritariamente poliéstricos bimodales y minoritariamente biéstricos. En contra parte, las especies más grandes son principalmente monoéstricas, mientras que las biéstricas ocupan el segundo sitio con siete especies. Únicamente un mamífero tiene un periodo reproductivo mayor a 12 meses. Se carece de información reproductiva de cinco especies.

Debido a la ubicación de la Península de Yucatán, es evidente que el mayor número de especies es de distribución neotropical (43 especies) que neártica (cinco especies). Sólo dos especies tienen una distribución en ambas regiones. El análisis de la composición de especies de acuerdo a su afinidad biogeográfica indicó que 23 especies tienen un origen neotropical, 23 paleártico, 2 neártico y 2 pantropical. Las especies voladoras son mayoritariamente de origen neotropical (15 especies), mientras que los mamíferos no voladores tienen mayoritariamente

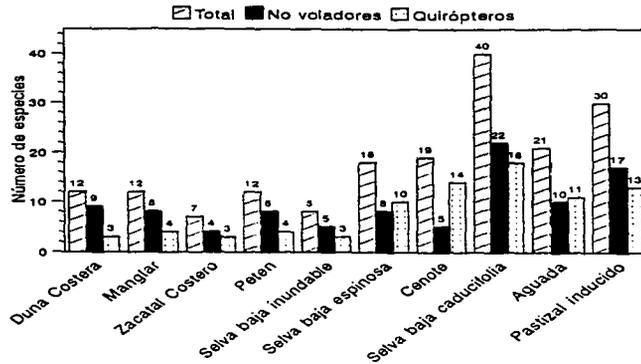


Figura 3. Riqueza de especies de mamíferos terrestres por comunidad vegetal sin clasificar del NE de la Península de Yucatán (véase Hernández *et al.*, 1996; Segovia, 1995; Sosa-Escalante, 1994). La similitud en número de especies no indica necesariamente la misma composición mastofaunística.

una afinidad paleártica (20 especies). Las afinidades zoogeográficas de algunas especies no coinciden necesariamente con su distribución actual, ya que existen especies de afinidad paleártica con distribución neotropical (*p.ej. Lasiurus ega, Herpailurus yaguarondi, Oryzomys couesi*), o especies de afinidad neotropical y distribución neártica (*p.ej. Didelphis virginiana*).

Sin reclasificar a las comunidades vegetales como unidades de estudio, se obtuvo una mayor riqueza de especies en la selva baja caducifolia (80%) y la menor en el zacatal costero (14%). La selva baja caducifolia presenta el mayor número de especies de mamíferos no voladores y de quirópteros con el 73 y 90%, respectivamente. El zacatal costero únicamente registró el 13% de las especies de mamíferos de talla mediana y grande y la selva baja inundable, el zacatal costero y la duna costera el 15% de las especies de la comunidad de quirópteros, cada una (Figura 3). Cabe resaltar que los cenotes y las aguadas fueron de las formaciones con menor número de especies no voladoras, pero al mismo tiempo estuvieron entre las de mayor riqueza específica de quirópteros. Al comparar la riqueza específica en las 10 comunidades vegetales, se encontró un cambio en la devianza de 29.52 con  $g.l.= 9$  que es

mayor al valor a  $X^2$  de tablas con  $g.l.= 9(27.877)$  ( $P < 0.001$ ), por tanto, son significativamente diferentes en el número de especies de mamíferos terrestres (Hipótesis 1).

La selva baja caducifolia alberga el mayor número de Familias y el zacatal costero el menor. Las comunidades con los valores mínimos y máximos son las mismas que el encontrado a nivel específico. Sin embargo, los valores intermedios no lo son. Por ejemplo, las aguadas son las segundas formaciones en cuanto al número de Familias y las comunidades vegetales costeras difieren en las Familias que albergan. La selva baja caducifolia registró a todos los gremios tróficos de la comunidad, mientras que el zacatal costero presentó el menor número de categorías alimentarias. Las aguadas y cenotes están entre las primeras cuatro formaciones que mantienen una mayor diversidad trófica. Asimismo, la selva baja caducifolia fue la única formación vegetal que registró especies incluidas en todos los intervalos de tamaño y con todos los hábitos. El 79% de las 19 especies registradas en los cenotes, pertenecen a mamíferos voladores de dos intervalos y el porcentaje restante a otras dos categorías de tamaño.

Los petenes y el manglar registraron especies con todas las modalidades reproductivas, mientras que el zacatal costero sólo presentó mamíferos monoéstricos y poliéstricos continuos. Las dos especies con afinidad neártica (*Orthogeomys hispidus* y *Heteromys gaumeri*) únicamente se registraron en la selva baja caducifolia, mientras las dos especies de origen pantropical (*Saccoteryx bilineata* y *Eumops bonariensis*) ocuparon las mismas formaciones vegetales: selva baja caducifolia, aguadas y pastizales. Las dos especies que tienen una distribución actual compartida (*Odocoileus virginianus* y *Urocyon cinereoargenteus*) fueron de los mamíferos que estuvieron en un mayor número de habitats.

La riqueza específica de mamíferos terrestres por intervalo de tamaño (7), por gremio trófico (12) y por sus hábitos (6), en cada una de las 10 comunidades vegetales (Hipótesis 2), no presentó diferencias significativas ( $X^2= 52.16$ ,  $g.l.= 54$ ;  $X^2= 65.48$ ,  $g.l.= 99$ ;  $X^2= 34.74$ ,  $g.l.= 45$ ; respectivamente, todas con una  $P > 0.10$ ). Esto, aunado con el rechazo de la hipótesis 1, apoyó la posibilidad de que algunas formaciones vegetales funcionen principalmente como ambientes de transición. Al considerar de forma independiente el número de mamíferos en cada intervalo de tamaño, gremio trófico y en cada categoría asignada a los hábitos, se encontraron diferencias significativas ( $X^2= 21.0$ ,  $g.l.= 6$ ;  $X^2= 38.5$ ,  $g.l.= 11$ ;  $X^2= 46.0$ ,  $g.l.= 5$ ; respectivamente, todas con una probabilidad de  $P < 0.005$ ). Lo anterior sugirió la necesidad de realizar una división de la comunidad de mamíferos terrestres, según sus semejanzas ecológicas para el posterior análisis de las propiedades emergentes de la comunidad (Capítulos 3 y 4).

#### 2.4.2. División de la comunidad de mamíferos terrestres en voladores y no voladores

Las diferencias encontradas entre las especies de mamíferos voladores y no voladores son más evidentes al analizar en conjunto la estructura de la comunidad por grupos tróficos, tamaño, hábitos, horarios de actividad, modalidades reproductivas, afinidad y distribución actual. Los dendrogramas obtenidos mediante el análisis de agrupamiento muestran la similitud existente entre las especies con base en dichas características (Figura 4). Con los coeficientes de Hamman y Rogers-Tanimoto, se obtuvieron arreglos similares, formándose dos grandes grupos: uno constituido por todos los quirópteros (20), marsupiales (3), xenartros (2), *Ateles geoffroyi*, *Agouti paca* y *Dasyprocta punctata* y otro por las 22 especies no voladoras restantes. Con el coeficiente "Simple matching", los agrupamientos encontrados fueron semejantes, pero con la diferencia de que las especies voladoras únicamente se agruparon con las tres especies de marsupiales (Figura 4).

En forma general, los dendrogramas muestran una clara separación de los mamíferos voladores. El agrupamiento de los quirópteros con los marsupiales se debe principalmente a que comparten los hábitos y la afinidad, mientras que la unión con los xenartros, *A. geoffroyi*, *A. paca* y *D. punctata*, es debida básicamente a que presentan un origen y distribución actual neotropical. Las especies que muestran una mayor similitud son los murciélagos: *Artibeus jamaicensis*, *A. lituratus* y *A. intermedius*; *Carollia perspicillata* y *Chiroderma villosum*; *Saccopteryx bilineata* y *Eumops bonariensis*. Es importante resaltar que las especies de pequeños roedores forman un grupo.

Debido a que los dendrogramas obtenidos con cada coeficiente de similitud muestran arreglos muy semejantes y a que todos los coeficientes cofenéticos de correlación ( $r$ ) son altos (Hamman = 0.75563, Rogers-Tanimoto = 0.81145, Simple matching = 0.75091), cualquiera de los métodos tienen un elevado grado de certidumbre para cuantificar los agrupamientos obtenidos entre las especies de acuerdo a las variables utilizadas. Sin embargo, la técnica no permite identificar las variables responsables de los agrupamientos. El análisis de componentes principales (ACP) fue importante para este fin.

El arreglo dimensional obtenido a partir de la ordenación de las especies por las variables utilizadas corroboró los resultados del análisis de agrupamiento. En el ACP, el primer componente explica el mayor porcentaje de la varianza con 35%, con un total acumulado por el modelo de 79% (Cuadro 1). Existen dos grupos de especies separados principalmente por el primer componente: uno formado por los 20 mamíferos voladores y cinco especies de roedores y otro conformado por 23 especies no voladoras. Las especies menos similares son *Pecari tajacu* y *Ateles geoffroyi*, ambas separadas por el segundo componente que explica una varianza del 21%. El tercer componente separa a *Urocyon cinereoargenteus* y *Odocoileus*

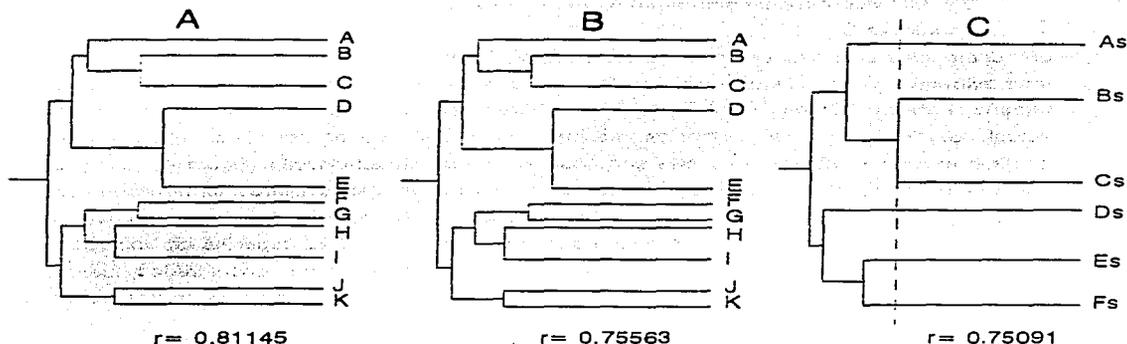


Figura 4. Resumen de la clasificación de los mamíferos terrestres en voladores y no voladores del NE de la Península de Yucatán, con base en sus características ecológicas señaladas en el Cuadro A del Apéndice I. Los dendrogramas originales fueron obtenidos por el método de UPGMA con los coeficientes de Rogers-Tanimoto (A), Hamman (B) y "Simple matching" (C). En este último, se indica como ejemplo el nivel crítico al 65% de similitud (línea punteada) (véase Sánchez y López, 1988). A y As, son las tres especies de Didélfidos; B, A. *geoffroyi* y T. *mexicana*; C, D. *novemcinctus*, D. *punctata* y A. *paca*; D, E, Bs y Cs son las 20 especies de Quirópteros; F, G, H, I, J, K, Ds, Es y Fs son las restantes especies no voladoras; Es, son ocho especies de Carnívoros; Fs, P. *tajacu* y O. *virginianus* (véase texto). r, son los coeficientes cofenéticos de correlación.

*virginianus* del resto de las especies con una varianza explicada del 12%. En todas las representaciones bidimensionales se observa claramente el grupo de mamíferos voladores (Figura 5).

En el primer componente las características que ocasionaron la separación en dos grupos fueron: los hábitos voladores y el tamaño de las especies (intervalos I y II), que fueron las variables con mayores cargas en la matriz de eigenvectores, seguidas de los gremios tróficos omnivoría y frugivoría especialista). Entre estos agrupamientos (definidos por las coordenadas de las especies) se observaron diferencias significativas ( $F = 135.34$ ,  $g.l. = 1$  y 48,  $P < F = 0.001$ ) ( $H = 36.54$ ,  $P < H = 0.001$ ) (Hipótesis 3). Esta evidencia indicó claramente la necesidad de dividir a la comunidad de mamíferos terrestres en dos grupos: 1) especies voladoras y 2) especies no voladoras. Las variables que ocasionan que el P. *tajacu* y A. *geoffroyi* sean las especies menos similares (definidas por el segundo componente), son el

Cuadro 1. Ordenación de los mamíferos terrestres del NE de la Península de Yucatán según sus características ecológicas: gremios tróficos, tamaño, hábitos, horarios de actividad, modalidad reproductiva, afinidad y distribución actual. Varianza explicada y variables que definen los agrupamientos encontrados.

| Vector         | Varianza explicada (%) | Varianza acumulada (%) | Cargas y variables   |
|----------------|------------------------|------------------------|--|
| Componente I   | 35,29                  | 35,29                  | 0,761 Hábitos voladores<br>0,751 Tamaño (Intervalo I y II)<br>-0,639 Gremio trófico (omnivoría y frugivoría especializada) |
| Componente II  | 20,80                  | 56,09                  | 0,859 Reproducción no anual<br>-0,587 Actividad diurna-nocturna  |
| Componente III | 12,24                  | 68,33                  | -0,756 Distribución actual compartida  |
| Componente IV  | 10,91                  | 79,24                  | Arreglos explicados  |

bajo potencial reproductivo del primero y la actividad diurna-nocturna del segundo. La separación de la *U. cinereoargenteus* y *O. virginianus* (definida por el tercer componente), se debe a que ambas especies son las únicas del NE de la Península con distribución actual tanto en la región neotropical como en la neártica.

Para decidir si la clasificación de las comunidades vegetales con base en la estructura de la comunidad de mamíferos, se realizaría considerando de forma conjunta a las especies voladoras y no voladoras o de manera separada, fue necesario probar la hipótesis 4, encontrándose que de forma anidada, la riqueza específica de mamíferos no voladores y voladores dentro de cada una de las 10 comunidades vegetales, no presenta diferencias significativas (cambio en la devianza= 13, g.l.= 9,  $\chi^2= 14.684$ ,  $P > 0.10$ ) (Hipótesis 4).

En suma, entre la riqueza total de mamíferos presente en cada comunidad vegetal sin clasificar se encontraron diferencias significativas (Hipótesis 1). Los hábitos voladores de las especies definieron la separación de la comunidad de mamíferos para su posterior análisis en los Capítulos 3 y 4 (Hipótesis 3). Considerando ambas premisas, se determinó que la riqueza específica de mamíferos no voladores y voladores (n= 20 y 30, respectivamente) dentro de las 10 comunidades vegetales, no presentaba diferencias significativas (Hipótesis 4). Esto apoyó la continuidad de las formaciones vegetales (Hipótesis 2) y planteó la necesidad de realizar la clasificación de las formaciones vegetales considerando a toda la comunidad de mamíferos terrestres.

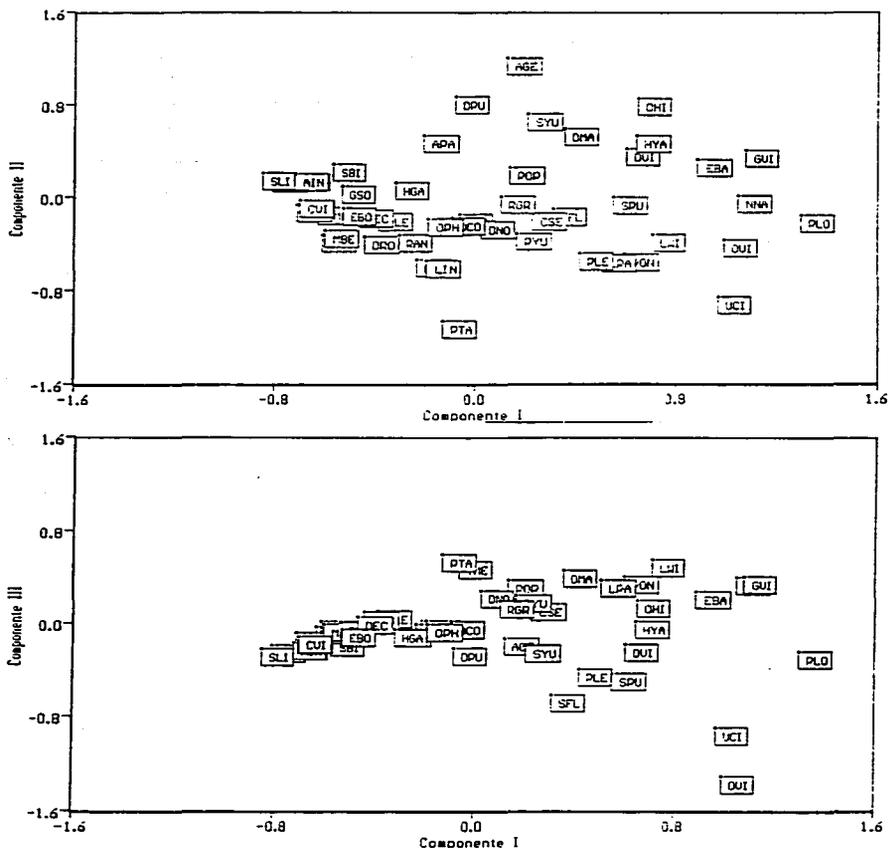


Figura 5. Ordenación (ACP) de los mamíferos terrestres del NE de la Península de Yucatán, con base en sus características ecológicas: gremios tróficos, tamaño, hábitos, horarios de actividad, modalidad reproductiva, afinidad y distribución actual. Las claves representan la primera letra del Género y las dos primeras de la Especie. Véase Cuadro A del Apéndice I.

### 2.4.3. Clasificación de los tipos de vegetación y asociaciones vegetales con base en la estructura de la comunidad de mamíferos terrestres

Los dendrogramas obtenidos mediante el análisis de agrupamiento (Figura 6), muestran la similitud existente entre los tipos de vegetación y asociaciones vegetales con base en su composición de especies tanto voladoras como no voladoras, número de familias y número de representantes por cada categoría de las siguientes variables: gremios tróficos, tamaño, hábitos, horarios de actividad, modalidades reproductivas, origen y distribución actual de las especies (véase Apéndice I: MBD 2= 10 x 43, 430 celdas).

Con los coeficientes de Correlación Producto-momento y Varianza-Covarianza, se obtuvieron arreglos muy similares, formándose dos grandes grupos: 1) uno constituido por el manglar, duna costera, selva baja inundable, peten y zacatal costero, todas formaciones vegetales costeras (humedales) y 2) otro formado por los cenotes, selva baja espinosa, aguadas, pastizal y selva baja caducifolia (formaciones sureñas), con la diferencia que en el primero el peten y el zacatal costero forman un grupo (Figura 6-A). En forma general, ambos dendrogramas muestran cuatro grupos: 1) selva baja caducifolia, pastizal y aguadas, 2) selva baja espinosa y cenotes, 3) manglar, duna costera y selva baja inundable y 4) peten y zacatal costero. Sin embargo, las comunidades vegetales que muestran una similitud directa son: manglar y duna costera con mayor semejanza, seguidos de la selva baja espinosa y cenotes, peten y zacatal costero y aguadas y pastizal (Figura 6 A y B).

Debido a que los dendrogramas obtenidos con cada coeficiente de similitud muestran arreglos muy semejantes y a que todos los coeficientes cofenéticos de correlación ( $r$ ) son altos (Correlación Producto-momento= 0.76346, Varianza-Covarianza= 0.74511), cualquiera de los métodos tienen un elevado grado de certidumbre para cuantificar los agrupamientos obtenidos entre las formaciones vegetales con distribución adyacente de acuerdo a las variables utilizadas.

Para el análisis de ordenación, se excluyeron las siguientes variables: 1) hábitos, los cuales fueron importantes básicamente para determinar la separación de la comunidad de mamíferos, 2) horarios de actividad, ya que el número de especies nocturnas en cada comunidad vegetal está altamente correlacionado con el número de especies voladoras que albergan ( $r= 0.9653$ ,  $P< 0.001$ ) y 3) origen (mayoritariamente neotropical y paleártico) y distribución actual (mayoritariamente neotropical), debido a que los valores en cada comunidad vegetal están altamente correlacionados con el número de especies presente en cada una ( $r= 0.9226$  y  $0.9322$ ,  $r= 0.9535$ , respectivamente;  $P< 0.001$ ).

De tal forma, con el objeto de identificar con mayor confiabilidad las principales variables responsables de los agrupamientos resultantes en el ACP, únicamente se consideró la riqueza específica registrada en cada comunidad vegetal, el número de familias en cada

una y el número de representantes por cada categoría trófica y de tamaño (variables de mayor peso en el análisis por especie). En la ordenación de las comunidades vegetales por las 21 variables consideradas (véase Apéndice I: MBD 2= 10 x 21, 210 celdas), el primer componente explica el 56% de la varianza de los datos con un total acumulado por el modelo de 90% (Cuadro 2). Este componente separa principalmente en tres grupos a las formaciones vegetales: 1) peten, duna costera, zacatal costero, manglar y selva baja inundable (corroborando lo obtenido en el análisis anterior), 2) selva baja espinosa, cenotes y aguadas y 3) selva baja caducifolia y pastizal (Figura 7).

En conjunto los dos primeros componentes explican una varianza acumulada del 72%, separando a las formaciones en cuatro grupos definidos por cada cuadrante: 1) selva baja inundable y selva baja caducifolia, 2) cenotes y aguadas, 3) selva baja caducifolia y pastizal y 4) manglar, zacatal costero, peten y duna costera. Las últimas dos formaciones separadas principalmente por el componente dos. El tercer componente explica una baja variación de los datos (10%). En el primer componente, la principal variable que ocasiona la formación de tres grupos, es la riqueza de especies presente en cada comunidad vegetal, seguida del número

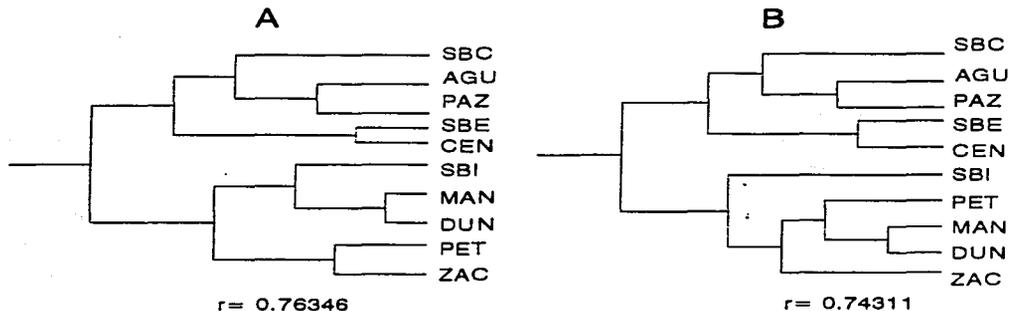


Figura 6. Clasificación de los tipos de vegetación, asociaciones vegetales y sistemas productivos del NE de la Península de Yucatán, con base en la estructura de la comunidad de mamíferos terrestres (voladores y no voladores) que albergan. Las variables utilizadas se presentan en el Cuadro B del Apéndice I, así como el significado de las claves. Los dendrogramas fueron obtenidos por el método de UPGMA con los coeficientes de Correlación producto-momento (A) y de Varianza-Covarianza (B).  $r$ , son los coeficientes cofenéticos de correlación.

Cuadro 2. Ordenación de las formaciones vegetales del NE de la Península de Yucatán según la estructura de la comunidad de mamíferos terrestres que albergan. Vananza explicada y variables que definen los agrupamientos encontrados.

| Vector         | Varianza explicada (%) | Vananza acumulada (%) | Cargas y variables  |
|----------------|------------------------|-----------------------|---|
| Componente I   | 55,64                  | 55,64                 | 0,9915 Especies por comunidad vegetal<br>0,9404 Especies omnívoras<br>0,9347 Especies de tamaño V<br>0,9098 Especies hematófagas<br>0,9058 Especies de tamaño III |
| Componente II  | 16,36                  | 72,00                 | -0,8358 Especies carnívoras<br>-0,8231 Especies de tamaño VI<br>0,7797 Especies piscívoras  |
| Componente III | 9,88                   | 81,88                 | 0,6676 Especies de tamaño VII<br>0,5378 Especies frugívoras-herbívoras  |
| Componente IV  | 8,06                   | 89,94                 | 0,5282 Especies piscívoras<br>Arreglos explicados   |

de especies omnívoras, de tamaño V (3.113- 3.719 gr/log<sub>10</sub>), de hábitos alimentarios hematófagos y de tamaño III (1.901-2.507 gr/log<sub>10</sub>). Entre estos agrupamientos se observaron diferencias significativas ( $F= 27.71$ ,  $g.l.= 2$  y  $7$ ,  $P \geq F= 0.001$ ), lo cual sugirió la posibilidad de proponer una clasificación de los tipos de vegetación y asociaciones vegetales presentes en el NE de la Península de Yucatán con base en la estructura de la comunidad de mamíferos que albergan.

Debido a que el número de especies presente en cada formación vegetal resultó la variable con mayor carga en la matriz de eigenvectores (significativamente diferente: hipótesis 1), fue necesario analizar las semejanzas entre las comunidades vegetales considerando únicamente su composición de especies de mamíferos. Los dendrogramas muestran la similitud existente entre las formaciones vegetales con base en su composición de especies (véase Apéndice I: MBD 3= 10 x 50, 500 celdas). Con los coeficientes de Jaccard, Sorensen y Kulczynski-1, se obtuvieron arreglos similares entre cada uno y entre los resultados obtenidos considerando todas las variables (MBD 2). Se obtuvieron básicamente dos grandes grupos: 1) uno constituido por el manglar, duna costera, peten y zacatal costero (humedales) y 2) otro formado por los cenotes, selva baja espinosa, aguadas, pastizal y selva baja caducifolia, con la diferencia que la selva baja inundable se separó de las demás formaciones (Figura 8).

Los dendrogramas muestran también cuatro grupos: 1) selva baja caducifolia, pastizal y aguadas, 2) selva baja espinosa y cenotes, 3) manglar y duna costera y 4) peten y zacatal costero. Sin embargo, las comunidades vegetales que muestran una similitud directa son las mismas al considerar todas las variables. Los niveles de similitud entre las formaciones

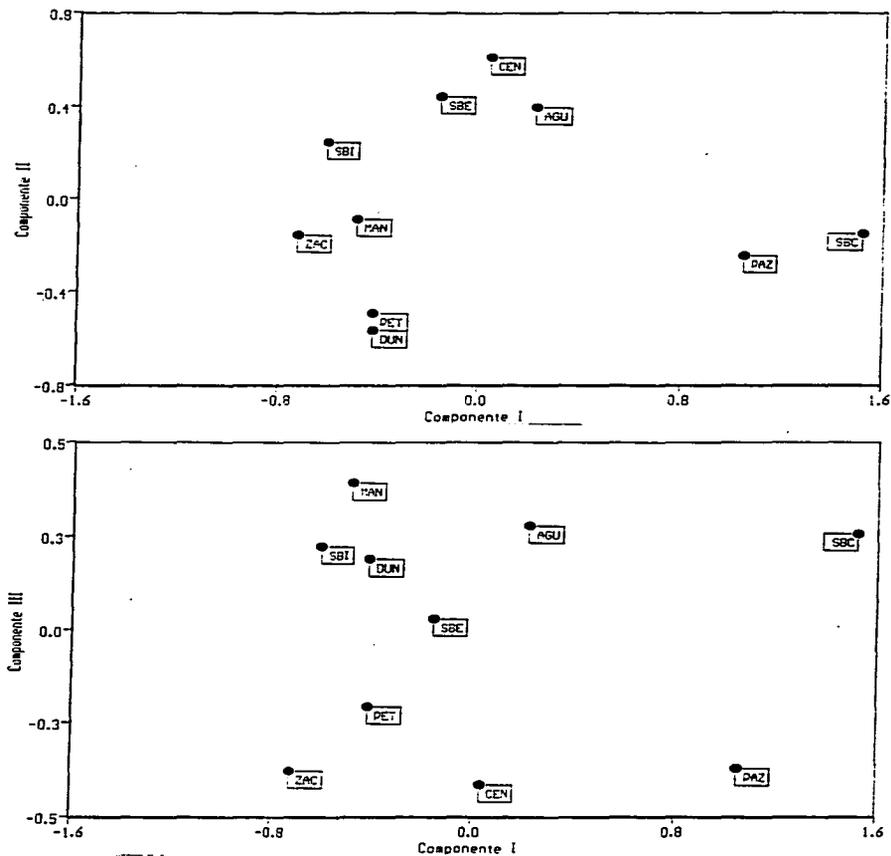


Figura 7. Ordenación (ACP) de las formaciones vegetales del NE de la Península de Yucatán, con base en la estructura de la comunidad de mamíferos terrestres que albergan. Véase Cuadro B del Apéndice I. Claves: SBC, selva baja caducifolia; SBE, selva baja caducifolia espinosa; SBI, selva baja inundable; MAN, manglar; PET, peten; DUN, Duna costera; ZAC, zacatal costero; CEN, cenote; AGU, aguada; PAZ, pastizal.

costras (humedales) indican un gradiente norte-sur (Figura 8 A y B). Los coeficientes de correlación cofenética ( $r$ ) son elevados (Jaccard= 0.8804, Sorensen= 0.8471, Kulczynski 1= 0.9328), asegurando la certidumbre del modelo.

El arreglo dimensional obtenidos a partir de la ordenación de las comunidades vegetales por la ausencia y presencia de las especies, también fue muy similar a los resultados del ACP considerando todas las variables. El primer componente separa principalmente en tres grupos a las formaciones vegetales: 1) peten, duna costera, zacatal costero, manglar y selva baja inundable, 2) selva baja espinosa, cenotes y aguadas y 3) selva baja caducifolia y pastizal (Figura 9). En el componente uno, las especies que ocasionan la separación de la selva baja caducifolia y el pastizal son *Eira barbara*, *Desmodus rotundus* y *Oryzomys couesi*, mientras la separación de las anteriores formaciones con las aguadas, cenotes y selva baja espinosa son *Diphylla ecaudata*, *Lasiurus ega*, *Eumops bonariensis*, *Sacropteryx bilineata*, *Conepatus semistriatus*, *Rhogeessa anaesus*, *Artibeus lituratus*, *Sturnira liliium*, *Peromyscus leucopus* y *P. yucatanicus*. Estas especies definen la separación de las formaciones sureñas con las costeras. El segundo componente separa claramente al pastizal y las aguadas de las demás formaciones vegetales, debido principalmente a *Reithrodontomys gracilis*, *Philander opossum*, *Spilogale putorius* y *Herpailurus yaguarondi*, mientras que el tercer componente separa a las aguadas y la selva baja inundable debido a *Mormoops megalophylla* (Cuadro 3).

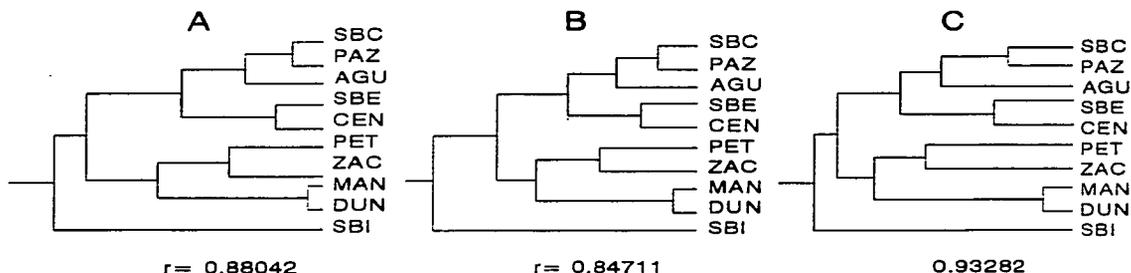


Figura 8. Clasificación de las comunidades vegetales del NE de la Península de Yucatán, con base en la composición de especies de mamíferos terrestres que albergan. La matriz de los datos cualitativos binarios de ausencia-presencia se presenta en el Cuadro A del Apéndice I. Los dendrogramas fueron obtenidos con el método de UPGMA con los coeficientes de Jaccard (A), Sorensen o Dice (B) y Kulczynski (C). Las abreviaturas son las mismas que en la Figura 7.

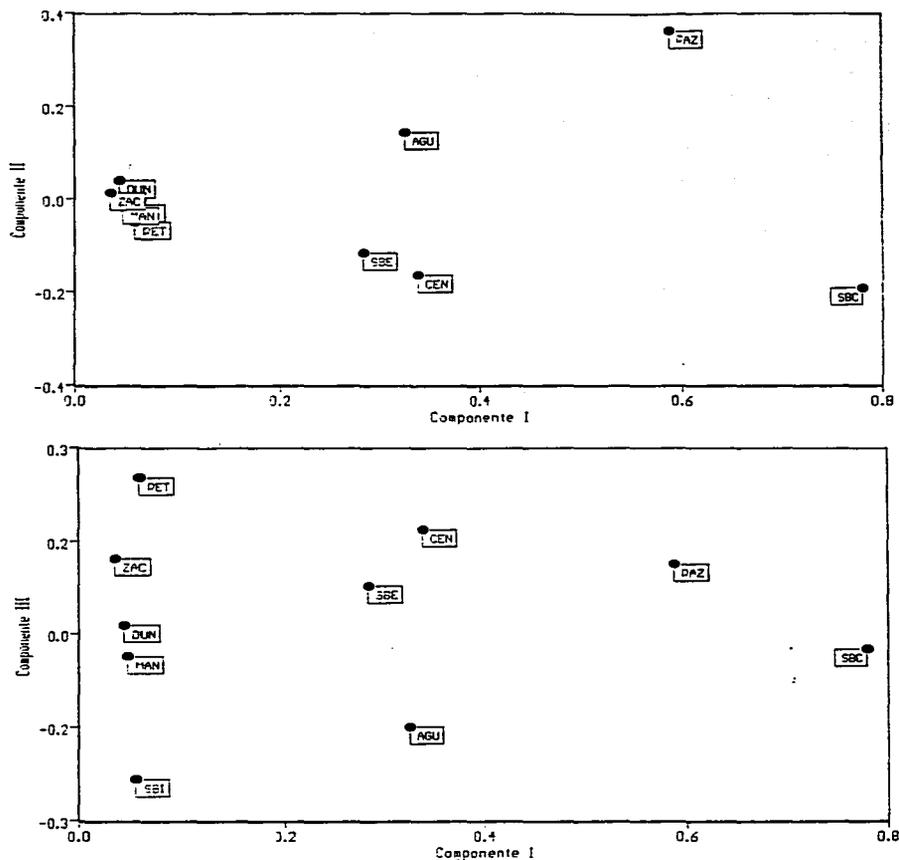


Figura 9. Ordenación (ACP) de las formaciones vegetales del NE de la Península de Yucatán, con base en la composición de especies de mamíferos terrestres que albergan. Véase Cuadro A del Apéndice I. Las claves son las mismas que en la Figura 7.

Cuadro 3. Ordenación de las formaciones vegetales del NE de la Península de Yucatán según la composición de especies de mamíferos terrestres que albergan. Varianza explicada y variables que definen los agrupamientos encontrados.

| Vector         | Varianza explicada (%) | Varianza acumulada (%) | Cargas y especies  |
|----------------|------------------------|------------------------|--|
| Componente I   | 35,58                  | 35,58                  | 0,880 <i>E. barbara</i> , <i>D. rotundus</i> , <i>O. couesi</i><br>0,828 <i>D. ecaudate</i><br>0,814 <i>S. bilineate</i> , <i>L. xanthinus</i> ,<br><i>E. bonanensis</i> , <i>C. semistriatus</i><br>0,810 <i>R. anseus</i><br>0,784 <i>A. lituratus</i> , <i>S. liliium</i><br>0,778 <i>P. leucopus</i> , <i>P. yucatanicus</i> |
| Componente II  | 16,33                  | 51,91                  | 0,804 <i>R. gracilis</i><br>0,801 <i>P. opossum</i> , <i>S. putonus</i> , <i>H. yeguarondi</i>   |
| Componente III | 12,93                  | 64,84                  | 0,801 <i>M. megalophylla</i>   |
| Componente IV  | 9,90                   | 74,74                  | Arreglos explicados  |

#### 2.4.4. Propuesta para el estudio de las unidades naturales del NE de la Península de Yucatán

Considerando tanto la estructura de la comunidad de mamíferos terrestres como la vegetal, las formaciones vegetales, fueron clasificadas con base en los resultados anteriores. Se propone considerar para futuros estudios y para facilitar los planes de manejo y conservación de las áreas naturales protegidas del NE de la Península de Yucatán, las siguientes unidades naturales:

- 1) Formación Peten-zacatal (PET): involucrando los petenes como tales y el zacatal costero o manglar que los rodea.
- 2) Formación Manglar-duna costera (MAD): involucrando los tipos de vegetación de manglar y duna costera.
- 3) Formación Selvas espinosas (SE): involucrando la selva baja inundable y la selva baja caducifolia espinosa.
- 4) Formación selva baja caducifolia-cenotes (SBC-C): involucrando la selva baja caducifolia como tal y los cenotes abiertos superficiales o de caverna con entrada por un lado.
- 5) Formación Selva-pastizal-aguada (SPA): involucrando los pastizales inducidos como tales, la sabana y las aguadas, principalmente temporales, distribuidos en colindancia con la selva baja caducifolia.

La riqueza específica por formación vegetal, con base en esta clasificación, considerando a las 50 especies de mamíferos terrestres y el hecho de que una especie puede estar presente en más de una comunidad vegetal, la SBC-C continuó registrando el mayor

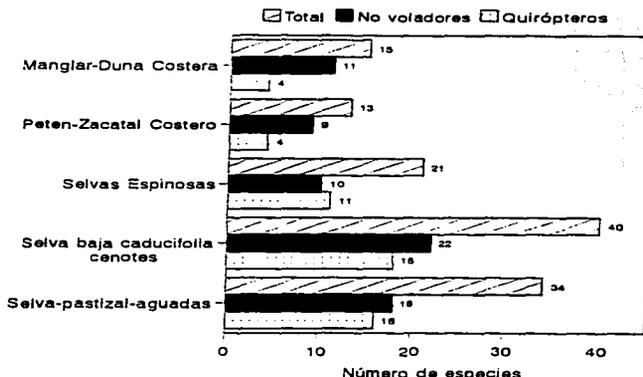


Figura 10. Riqueza de especies de mamíferos terrestres por formación vegetal, clasificadas como propuesta para el estudio espacial y temporal de sistemas naturales del NE de la Península de Yucatán.

porcentaje de las especies (80%) y la formación PET el menor (26%). La primera, presentó el mayor número de especies tanto no voladoras como de quirópteros (73% y 90%, de las 30 y 20 especies, respectivamente). El menor porcentaje (30%) de las especies no voladoras se registró en el PET. La menor riqueza de quirópteros (20%) en la formación anterior y en el MAD (Figura 10).

Las características y atributos de cada formación propuesta, desprendidos de estos resultados, se señalan en conjunto en el último capítulo, con los valores cuantitativos de abundancia relativa y diversidad obtenidos en los Capítulos 3 y 4, en donde se analiza la estructura de comunidad de mamíferos voladores y no voladores de forma separada.

## 2.5. Discusión

### 2.5.1. Comparación con patrones generales anteriormente descritos

El número de especies de mamíferos terrestres registrado en el NE de la Península de Yucatán, se ajusta al gradiente latitudinal de riqueza específica documentado para México y

América (Ceballos y Navarro, 1991; Kaufman, 1995; McCoy y Connor, 1980; Pagel *et al.*, 1991b; Pianka, 1966). Este mismo patrón se ha demostrado, cuando se controla el efecto ocasionado por la variación de las extensiones de las áreas comparadas (Arita, 1993a), observándose un aumento gradual en el número de especies conforme se acerca al ecuador (Cuadro 4). Son pocos los estudios que se han enfocado al análisis de comunidades de mamíferos homogenizando el tipo de comunidad vegetal (Sánchez *et al.*, 1995). Es posible que al comparar la estructura de la comunidad de mamíferos de un mismo tipo de vegetación (*p.ej.* selvas bajas caducifolias o deciduas), distribuidas en un gradiente latitudinal y contrarrestando el efecto del área, los patrones de riqueza difieran.

Los patrones descritos para un gradiente norte-sur a una escala macrogeográfica (Eisenberg y Thorington, 1973; Fleming, 1973), se acoplan al comparar la estructura de la comunidad del NE de Yucatán con otras áreas de latitudes más cercanas al ecuador. Se tiene una menor proporción de especies voladoras, frugívoras, pequeñas, arborícolas y de gremios tróficos, así como un mayor porcentaje de carnívoros y de especies terrestres en el NE de la Península de Yucatán que, por ejemplo, en Chamela, Jalisco (Briones-Salas, 1996; Ceballos y Miranda, 1986), Costa Grande, Guerrero (Ramírez-Pulido *et al.*, 1977), Los Tuxtlas, Veracruz (Coates y Estrada, 1986; Martínez-Gallardo, 1996; Sánchez-Cordero y Martínez-Gallardo, *en prensa*), Guanacaste y La Selva, Costa Rica (Timm, 1994; Wilson, 1983) o Barro Colorado, Panamá (Glanz, 1982). Este patrón ha sido explicado por el aumento gradual del número de especies voladoras (Iñiguez y Santana, 1993). En este estudio, los murciélagos son precisamente los que contribuyen con el mayor porcentaje (80%) al grupo de especies pequeñas (intervalos I y II) y son también, los que presentan la mayor diversidad trófica. En contraparte, las especies voladoras frugívoras (generalistas o especialistas) contribuyen en una proporción similar que las especies frugívoras no voladoras (categorizadas como frugívoras-herbívoras), tal como se ha observado en otros sitios neotropicales (Levey *et al.*, 1994).

Antes de la realización de este estudio, al NE de Yucatán se le había asignado un intervalo de riqueza de 81 a 100 especies de mamíferos terrestres y de 41 a 50, sólo considerando especies voladoras (Fa y Morales, 1991, 1993). Sin embargo, el número de especies aquí registrada, indica una sobreestimación en la riqueza específica predicha. Aún considerando las especies que han sido adicionadas (Sosa-Escalante *et al.*, *en prensa*) y aquellas con distribución potencial o aún por confirmar (Hernández *et al.*, 1996), dicho intervalo es prácticamente imposible de alcanzar, ya que sería necesario el registro del 100% de las especies reconocidas para toda la superficie del estado de Yucatán. En el caso de los murciélagos es más evidente, ya que el intervalo predicho rebasa incluso el número total de especies registradas para toda la Entidad.

Cuadro 4. Comparación del número de especies por Orden de mamíferos terrestres. Se incluyen sitios con especies de distribución neártica, neotropical, transicional y con elementos antillanos.

|                 | Sitios * |    |    |    |    |    |    |    |    |    |     |     |
|-----------------|----------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|-----|-----|
|                 | AK       | SL | AJ | NE | CH | TA | CG | LT | CR | BC | GU  | LS  |
| Didelphimorphia | 0        | 0  | 1  | 3  | 2  | 1  | 2  | 5  | 6  | 6  | 7   | 5   |
| Xenarthra       | 0        | 0  | 1  | 2  | 1  | 1  | 1  | 3  | 4  | 5  | 5   | 7   |
| Insectivora     | 1        | 1  | 2  | 0  | 0  | 0  | 0  | 2  | 0  | 0  | 0   | 0   |
| Chiroptera      | 1        | 16 | 4  | 20 | 32 | 30 | 45 | 38 | 30 | 56 | 78  | 65  |
| Primates        | 0        | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 2  | 3  | 5  | 3   | 3   |
| Carnivora       | 7        | 7  | 10 | 11 | 15 | 5  | 11 | 15 | 10 | 7  | 19  | 14  |
| Perissodactyla  | 0        | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 1  | 1  | 1   | 1   |
| Artiodactyla    | 1        | 1  | 1  | 2  | 2  | 1  | 2  | 4  | 1  | 4  | 3   | 4   |
| Rodentia        | 4        | 5  | 13 | 10 | 17 | 11 | 17 | 17 | 13 | 10 | 18  | 16  |
| Lagomorpha      | 1        | 0  | 3  | 1  | 1  | 1  | 1  | 2  | 1  | 1  | 2   | 1   |
| Total           | 15       | 30 | 35 | 50 | 70 | 50 | 79 | 89 | 69 | 97 | 136 | 116 |

\* (AK) Península de Seward, Alaska, U.S.A. (Fleming, 1973); (SL) Sierra de la Laguna, Baja California Sur, México (Galina *et al.*, 1988); (AJ) El Ajusco, Estado de México, México (León y Romo, 1993); (NE) Noreste de la Península de Yucatán (Este estudio; Hernández *et al.*, 1996); (CH) Chamela, Jalisco, México (Briones-Salas, 1996; Ceballos y Miranda, 1986); (TA) Sierra de Taxco, Guerrero, México (León y Romo, 1993); (CG) La Costa Grande de Guerrero, México (Ramírez-Pulido *et al.*, 1977); (LT) Los Tuxtlas, Veracruz, México (Coates y Estrada, 1986; Martínez-Gallardo, 1995); (CR) San Cristobal, Panamá (Fleming, 1973); (BC) Isla Barro Colorado, Panamá (Handley *et al.*, 1991; Timm, 1994); (GU) Guanacaste, Costa Rica (Wilson, 1983); (LS) La Selva, Costa Rica (Timm, 1994; Wilson, 1983).

Esto confirma la importancia de continuar con estudios mastofaunísticos en regiones de alta prioridad para la conservación biológica (Sánchez-Cordero, 1993b; Peterson y Sánchez-Cordero, 1994) y al mismo tiempo sugiere que para predecir con mayor confiabilidad la riqueza específica esperada en una zona determinada, es necesario considerar estudios realizados a una escala local con sitios de muestreo que representen la heterogeneidad del lugar (*p.ej.* diferentes formaciones vegetales, distintos intervalos altitudinales o ambos). Lo anterior debe tomarse con cautela, ya que el hecho de registrar un menor número de especies que lo predicho, no debe desviar la atención en cuanto a la importancia del área para la conservación biológica, la cual está plenamente fundamentada (Hernández *et al.*, 1996). Si bien la riqueza específica se encontraba sobreestimada, el número de especies endémicas y en peligro de extinción que ahí se distribuyen estaba subvalorada (Ceballos y Navarro, 1991).

Por otra parte, el hecho de que la mayoría de las especies de la comunidad posean diferentes hábitos, sugiere una estratificación vertical y una explotación diferencial de los recursos (Marquis y Braker, 1994). Entre ambos grupos de especies (voladoras y no voladoras) no existe una manera idéntica de explotar los recursos alimenticios (Cuadro A del Apéndice I). Se ha demostrado que las especies de mamíferos voladores presentan dicha estratificación (Bonaccorso, 1979; Ceballos y Miranda, 1986; Willig y Mares, 1989), lo cual es evidente en los datos aquí presentados, ya que los murciélagos resultaron ser el grupo con mayor diversidad trófica. Esta evidencia también señala el buen estado de conservación que aún guarda el área (Colmenero, 1992).

La diferencia en patrones de actividad diaria en algunos grupos de especies emparentadas que explotan una gran variedad de recursos (*p.ej.* quirópteros), se ha explicado como una estrategia para evitar interferencia (Bonaccorso, 1979; Willig y Moulton, 1989). Los métodos y los datos obtenidos no aportan suficiente evidencia para probar lo anterior; sin embargo, existe la posibilidad de que estas interacciones antagónicas estén ocurriendo en el NE de la Península, ya que por ejemplo, aproximadamente una mitad de las especies no voladoras realizan sus actividades durante el día y la otra durante la noche.

#### **2.5.1.1. Consideraciones zoogeográficas**

Considerando en su conjunto a los vertebrados terrestres, el NE ha sido incluido en dos provincias bióticas: Yucatán (Alvarez y Lachica, 1991) y Península de Yucatán (Barrera, 1962; Goldman y Moore, 1946; Ryan, 1963). Los patrones encontrados han sido los mismos al considerar las afinidades con base únicamente en la distribución de mamíferos (Ramírez-Pulido *et al.*, 1994). Sin embargo, las semejanzas han sido descritas sin considerar que el inventario biológico del país es aún incompleto a escalas locales y regionales (Flores-Villela y Geréz, 1994; Peterson y Sánchez-Cordero, 1994).

Las especies registradas en este trabajo, son mayoritariamente de origen neotropical y paleártico (46% cada uno), algunas con distribución actual en la antillas (véase Baker *et al.*, 1979; Goodwin y Greenhall, 1961; Silva-Taboada, 1983). Esto puede ser explicado con la hipótesis de que las selvas del sureste de México fueron colonizadas por mamíferos provenientes del norte, sur y las Antillas (Baker y Genoways, 1978; Hernández-Camacho *et al.*, 1992; Rich y Rich, 1983). Esta información, más allá de la descripción de patrones de similitud entre dos o varios estados, puede permitir delucidar hasta que punto la composición actual de la comunidad de mamíferos de la Península, es el resultado de una colonización natural de las especies o es consecuencia del incremento de sus intervalos de distribución, ocasionado por los procesos de destrucción de cobertura vegetal.

Sería más importante analizar las similitudes en la estructura de la comunidad faunística existente en diferentes formaciones vegetales a distintas escalas, especialmente en regiones en donde las especies son predominantemente de distribución tropical, como sucede con la mastofauna de la Península de Yucatán. Este punto puede ser abordado bajo la hipótesis de que una formación vegetal similar alberga una comunidad faunística semejante, respondiendo más a la estructura propia de la vegetación que a gradientes latitudinales o longitudinales, o al origen o afinidad de las especies que la componen.

Por ejemplo, es posible que los petenes del NE de Yucatán guarden mayor semejanza con los petenes del NO de Campeche y E de Quintana Roo, que con otras formaciones más cercanas a cada una, con estructura vegetal diferente. Esto, a pesar de que se ha postulado que aún cuando las condiciones ecológicas sean similares y no exista ningún filtro ni barrera biológica que separe a las comunidades, estas tenderán a ser menos similares cuando mayor sea la distancia que existe entre ellas (Ortiz-Quijano, 1992).

En el campo de la conservación, delucidar este aspecto permitiría identificar grupos de formaciones vegetales claves para el mantenimiento de la riqueza biológica a una escala regional mayor. En el campo teórico, permitiría comprobar si la estructura de la comunidad animal, en particular de mamíferos, forma un mosaico homogéneo en toda la Península o presenta un gradiente de complejidad norte-sur acoplándose al efecto de peninsularidad (Barrera, 1962).

### **2.5.2. Estructura de la comunidad por formación vegetal sin clasificar**

De forma simple, las diferencias encontradas entre la riqueza específica de mamíferos terrestres presente en cada una de las 10 formaciones vegetales del NE de la Península (Hipótesis 1), pueden ser explicadas por la diferencia en superficie de cada una (se observó una alta asociación entre ambas variables), independientemente de otros factores (Cutler, 1991; Ezcurra, 1990; Halffter y Ezcurra, 1992; MacArthur, 1972; MacArthur y Wilson, 1967; Preston, 1962; Schonewald-Cox *et al.*, 1991). Se ha sugerido que la hipótesis del área *per se* funcione sólo a niveles locales (Arita, 1993a) como consecuencia de que en áreas menores existe una menor diversidad de habitats que a una escala mayor (Boecklen, 1986; Owen, 1990a; Williams, 1964). Sin embargo, como se ha fundamentado, en la zona de estudio se distribuyen una gran variedad de formaciones vegetales reconocidas para la Península y para el sureste de México (Campos y Durán, 1991; Flores y Espejel, 1994; Olmsted *et al.*, 1995).

En suma, el aumento en el número de especies conforme aumenta la superficie, se ha interpretado únicamente como una mayor disponibilidad de espacio (MacArthur, 1972; MacArthur y Wilson, 1967). Sin embargo, eliminando el efecto debido a la heterogeneidad de las áreas aquí comparadas, las diferencias se mantienen. Los petenes, aguadas y cenotes,

que poseen las extensiones más reducidas, son precisamente las formaciones que se salen de dicho patrón, ya que la riqueza observada y esperada en cada una, es mayor a lo observado y esperado de otras que poseen mayor extensión. Estos datos representan un ejemplo de como en el estudio de la relación especie-área, se deben explorar otros métodos para estimar el número máximo de especies presentes en una formación vegetal, por pequeña que esta sea y así evaluar la importancia real para el mantenimiento de la biodiversidad presente en una zona (Boecklen y Gotelli, 1984; Bunge y Fitzpatrick, 1993; He y Legendre, 1996). Asimismo, los resultados aportan evidencia para considerar a los petenes, aguadas y cenotes como formaciones clave para el mantenimiento de la mastofauna del NE de la Península de Yucatán.

Los cenotes, en particular los de tipo caverna, son importantes como refugios y sitios de reproducción. De los 50 mamíferos terrestres registrados, el 44% (17 quiróteros y 5 no voladores) han sido documentados como especies que utilizan en diferentes formas este tipo de formaciones (Arita, 1993b; Arita y Vargas, 1995; Arroyo-Cabrales, 1992; Arroyo-Cabrales y Alvarez, 1990; Birney *et al.*, 1974; Bowles *et al.*, 1990; Jones *et al.*, 1973; Reddell, 1971, 1981, 1982). Esto representa que los cenotes son potencialmente vitales para el 85% de las especies voladoras del NE de la Península, las cuales son indispensables para la polinización y regeneración de las selvas (Arita y Martínez, 1990; Bonaccorso, 1979; Bonaccorso y Humphrey, 1984; Butanda *et al.*, 1978).

Tampoco hay que perder de vista que las aguadas son utilizadas de alguna forma por especies pertenecientes al 61% de las Familias. Estas formaciones, junto con los cenotes, mantienen una elevada diversidad trófica, ya que el 67% y 75% de los gremios tróficos, respectivamente, estuvieron aquí presentes. Cabe mencionar que estos valores sólo fueron inferiores a los obtenidos en la selva baja caducifolia, que ocupa una extensión mucho mayor. Por su parte, los petenes fueron las únicas formaciones en donde se registraron especies con todas las modalidades reproductivas. Es posible que asegurando la existencia de estas formaciones se conserve en gran medida la diversidad de mamíferos en la zona. En contraparte, si por acciones antropogénicas las formaciones aquí identificadas como clave (petenes, aguadas y cenotes) desaparecieran, fueran contaminadas o fuertemente perturbadas, la comunidad de mamíferos sería afectada negativamente, con el consecuente riesgo de que algunas especies desaparecieran de la zona (Hobbs y Huenneke, 1992).

La distinta estructura de las formaciones vegetales presentes en el área de estudio (véase Flores y Espejel, 1994; Trejo-Torres, 1993; Tun, 1993), puede estar ocasionando las diferencias encontradas en la composición de especies de la comunidad animal (Granados y Tapia, 1990; Roth, 1976). Sin embargo, es evidente que el área reducida de algunos habitats, así como su estructura *per se*, evite que funcionen de forma independiente para proveer

refugio y alimento a la mastofauna, si estos se encontraran aislados (*p.ej.* petenes, aguadas y cenotes). Los resultados aquí presentados apoyan lo anterior, ya que entre el número de especies presentes en cada comunidad vegetal por intervalo de tamaño, por gremio trófico y por sus tipos de hábitos, no existen diferencias significativas (Hipótesis 2). Es decir, las características y ubicación de los tipos de vegetación (*p.ej.* existencia de un aporte constante de agua dulce), permiten la manutención de la comunidad de mamíferos, funcionando como un continuo vegetacional a través del cual existen formaciones vitales para la mastofauna como corredores de una comunidad vegetal a otra, cuando las condiciones debidas a la marcada estacionalidad son desfavorables (*p.ej.* en las selvas espinosas). Estas migraciones locales se han documentado en grupos de murciélagos en áreas tropicales de Jalisco y Oaxaca (Anta y Martínez, 1990; Iñiguez, 1993; Sánchez-Cordero, 1993b). En párrafos posteriores se discutirán los patrones de similitud que apoyan lo anterior y en el Capítulo 3 se presenta evidencia sobre las migraciones.

### **2.5.3. División de la comunidad de mamíferos en voladores y no voladores**

El número de especies en cada intervalo de tamaño, gremio trófico y tipo de hábito, independientemente de la formación vegetal, presentó diferencias significativas. Esto, aunque era de esperarse dadas las características propias de las especies que componen la comunidad de mamíferos, en la práctica es pasado por alto. El análisis de la comunidad se realiza asumiendo una división natural entre las especies voladoras y no voladoras, o bien, dividiéndola con base en datos de otros autores con probabilidades elevadas de que no se comporten de la misma forma.

En sitios con una mayor diversidad de especies que la del NE de Yucatán, por ejemplo, en Chamela, Jalisco (Briones-Salas, 1996; Ceballos y Miranda, 1986), La Costa Grande, Guerrero (Ramírez-Pulido *et al.*, 1977), Los Tuxtlas, Veracruz (Coates-Estrada y Estrada, 1986; Martínez-Gallardo, 1996; Sánchez-Cordero y Martínez-Gallardo, *en prensa*) y el occidente de Chiapas (Iñiguez y Santana, 1993), existe evidencia (*obs. pers.*) que el número total de especies en determinados intervalos de tamaño, gremios tróficos y hábitos (*p.ej.* I y II, frugivoría e insectivoría y nocturnos, respectivamente), esté repartido con mayor equitatividad entre especies de quirópteros y pequeños roedores. Es decir, existe un mayor número de especies que utilizan de forma similar el habitat (Magurran, 1988).

Para el caso de esta muestra, puede afirmarse que los hábitos voladores de las especies definen la separación de la comunidad de mamíferos (Hipótesis 3). Esto se debe a que un elevado número de especies que conforman la comunidad (40%) son quirópteros. Esto tiene que ser considerado en muestras extraídas de comunidades de otros sitios, ya que es posible que dicha separación sea definida por otra variable, por ejemplo, los hábitos

alimentarios de las especies. De esta forma sería más válido hablar de la comunidad de mamíferos frugívoros-herbívoros (compuesta por quirópteros, roedores, lagomorfos y artiodáctilos) y de la comunidad de omnívoros-carnívoros (compuesta de didélfidos, carnívoros y roedores), que de la comunidad de mamíferos voladores y no voladores.

A una escala local o regional, con el objetivo de fundamentar biológicamente la división de la comunidad de mamíferos, se recomienda realizar análisis como los aquí empleados, considerando principalmente el tamaño, gremio trófico y hábito de cada una de las especies que componen la comunidad de mamíferos. A una escala mayor y con el mismo objetivo, se recomienda incluir el origen o afinidad de las mismas.

#### **2.5.4. Clasificación de las formaciones vegetales como unidades de estudio**

Las hipótesis 1 y 3, plantearon la necesidad de probar la cuarta. El rechazo de esta última hipótesis alternativa, apoya la continuidad de las formaciones vegetales (Hipótesis 2) y sugirió la necesidad de realizar la clasificación de las formaciones vegetales considerando a toda la comunidad de mamíferos terrestres y no de forma separada.

Los humedales o ecosistemas costeros han sido identificados como zonas prioritarias para la conservación de la biodiversidad (Lot, 1983; Salazar y González, 1993; Sarukhán y Dirzo, 1992). En particular, los de la Península de Yucatán son importantes para la reproducción y protección de especies de flora y fauna endémicas o en peligro de extinción y claves por el papel que desempeñan en la productividad de las zonas marinas costeras (Durán, 1987a y b; Durán y Franco, 1992; Espejel, 1984, 1986, 1987; Espinosa-Pérez *et al.*, 1993; Flores, 1992; MacKinon, 1993; Olmsted *et al.*, 1995; Olmsted y Durán, 1986; Trejo-Torres *et al.*, 1993). Estos sistemas son vitales para sostener los procesos biológicos, no sólo dentro de los humedales, sino también para asegurar el mantenimiento de otras comunidades terrestres adyacentes a ellos (Ayora y Orellana, 1993; Batllori, 1988; Batllori *et al.*, 1993; Espejel, 1992; Flores, 1984).

En términos generales, los humedales se han identificado como comunidades con una riqueza florística menor que las comunidades de tierra firme, siendo las formaciones vegetales que los forman heterogéneas, tanto en su estructura como en su función (Olmsted *et al.*, 1995). Los resultados aquí presentados apoyan lo anterior, ya que la riqueza de especies de mamíferos registrada en las formaciones vegetales costeras - zacatal, petenes, manglar, duna y selva baja inundable (mín 7 - máx 12, media 10) - fue menor que en relación a la registrada en las formaciones vegetales de tierra firme - selva baja caducifolia, selva baja espinosa, pastizal, aguadas y cenotes (mín 18 - máx 40, media 26). Por consiguiente, la diferencia en el número de especies de mamíferos en cada formación, puede ser interpretado como reflejo de la distinta estructura vegetal que poseen (Granados y Tapia, 1990; Roth, 1976).

Las formaciones vegetales costeras constituyen ecosistemas intermedios entre los ambientes acuáticos y los terrestres, por lo que algunas (*p.ej.* dunas costeras), son meras extensiones de otras (Martínez *et al.*, 1993; Olmsted *et al.*, 1995). Esto se puede observar claramente cuando se considera, además de la vegetación *per se*, la estructura de la comunidad de mamíferos, ya que todas las formaciones costeras son más semejantes entre sí, que con respecto a las de tierra firme. Además, los niveles de similitud entre las formaciones costeras (humedales), indican un gradiente norte-sur, tal y como se ha documentado en el NE de la Península de Yucatán (Flores y Espejel, 1994; Tun, 1993): duna costera, manglar, peten, zacatal y selva baja inundable.

Los resultados aportan evidencia de que la estructura de la comunidad de mamíferos en algunas formaciones, ya sean estas costeras o de tierra firme, es muy semejante a la comunidad de mamíferos que albergan comunidades vegetales adyacentes o circundantes a ellas (*p.ej.* duna costera y manglar, peten y zacatal costero, aguadas y pastizales). Esto nuevamente apoya la hipótesis sobre la continuidad del hábitat, necesaria para la manutención de la comunidad de mamíferos y confirma la importancia de formaciones que funcionan como corredores de una comunidad vegetal a otra, a pesar de abarcar una superficie reducida con respecto a otros tipos de vegetación.

En el NE de la Península, el pastizal inducido se distribuye mayoritariamente en colindancia con la selva baja caducifolia (Hernández *et al.*, 1996). Las aguadas, debido al aporte de agua dulce durante la mayor parte de año y a su carácter superficial, son aprovechadas por el sistema ganadero para establecer pastizales (Sosa-Escalante, 1994), lo cual ocasiona que estén inmersas en dichos sistemas productivos, principalmente las de carácter temporal. Los cenotes, se encuentran inmersos principalmente dentro de la selva baja caducifolia. La selva baja inundable y la selva baja espinosa se encuentran en forma adyacente y comparten características estructurales vegetacionales (Flores y Espejel, 1994; Tun, 1993).

De forma preliminar, el elevado número de especies registrado en el pastizal (considerando el posible sesgo debido a la facilidad de muestreo), puede ser explicado con la hipótesis de la perturbación moderada (Connell, 1978; Hobbs y Huenneke, 1992; Huston, 1979). El hecho de que las aguadas están inmersas en los pastizales y en colindancia con la selva baja caducifolia, ocasiona que el número de especies registrado sea elevado. Es decir, la alta riqueza no es debida al pastizal en sí, sino a otras formaciones en buen estado de conservación que proveen de refugio y alimento a la mastofauna. Es posible que la presión ejercida por los pastizales del NE de la Península pueda ser considerada aún como "moderada", pero al mismo tiempo indica el riesgo de pérdida de la diversidad mastofaunística, si dicho sistema continua en expansión hacia áreas menos diversas o se altera la función de las

aguadas. Este punto será valorado con la abundancia relativa de las especies y con los valores de diversidad presentados en los Capítulos 3 y 4.

Como se ha visto, la riqueza de especies fue la principal variable que definió la separación de las formaciones vegetales. Sin embargo, llama la atención como algunos grupos guardan mayor semejanza entre sí y menor con respecto a otros. Los resultados indican la posibilidad de considerar especies, si bien no exclusivas, si representativas de determinadas formaciones vegetales. Para esto, fue indispensable analizar además del número de especies presente en cada formación (como tradicionalmente se realiza), la composición de la comunidad de mamíferos en cada una (Ricklefs y Schluter, 1993). Es importante observar como la selva baja caducifolia y el pastizal se separan en mayor grado de las demás formaciones. Además de poseer la mayor riqueza observada, esto se debe a la presencia de especies identificadas como indicadoras de los procesos de transformación del habitat natural: *Desmodus rotundus* y *Oryzomys couesi* (Briones-Salas, 1995; Ceballos y Miranda, 1986; González-Romero, 1980; Sánchez-Cordero y Valadez, 1989; Sánchez-Cordero *et al.*, *en prensa*; Villa, 1967; Colmenero, 1992).

Asimismo, lo que ocasiona que las formaciones costeras o humedales sean el grupo que guarda mayor similitud entre ellas en cuanto a composición de especies, son la presencia del *Panthera onca*, *Tamandua mexicana*, *Ateles geoffroyi* y *Leopardus pardalis*, todas consideradas en peligro de extinción (CITES, 1992; Diario Oficial de la Federación, 1994). Tal y como se ha fundamentado en el neotrópico, el tamaño, los hábitos alimentarios y la reproducción de estas especies, ocasiona que sus poblaciones presenten bajas densidades (Aranda, 1992b, 1996; Aranda y Sánchez-Cordero, 1997; Emmons, 1987; Lubin, 1983; Navarro *et al.*, 1993; Robinson y Redford, 1986; Silva-López *et al.*, 1993; Watts y Rico-Gray, 1987).

Aunque se carece de información sobre densidades poblacionales, los resultados aquí presentados demuestran la importancia de los humedales, más aún, cuando se ha demostrado que estos sistemas proporcionan una gran biomasa de alimento (Hoogesteijn y Mondolfi, 1996), la cual probablemente, no pueda ser proporcionada si las formaciones costeras son sustituidas por cualquier sistema productivo, o son fuertemente perturbadas por actividades antropogénicas. De esta forma, el argumento de proponer medidas de conservación partiendo de datos obtenidos con una perspectiva a nivel de comunidad, ecosistémico o de paisaje (Allen y Starr, 1982; Halffter y Favila, *en prensa*), cobra importancia en el NE de la Península, ya que los sistemas que ahí se distribuyen se han identificado como frágiles y sujetos a perturbaciones naturales (*p.ej.* huracanes y tormentas) y antropogénicas (*p.ej.* construcción de vías de comunicación, desarrollo urbano y turístico y explotación forestal) (Delfín *et al.*, 1995; Sosa-Escalante, 1996).

La clasificación de manejo que se propone, considera "grupos de formaciones vegetales" que compartan semejanzas estructurales (florísticas y faunísticas) y muestra la existencia de formaciones claves para el mantenimiento de la diversidad. Esta clasificación concuerda con la división presentada para la vegetación de la Península (Flores y Espejel, 1994), por lo que debe permitir acciones concretas para una mejor operatividad de los planes de manejo de las áreas naturales protegidas decretadas en la zona.

## Capítulo 3

### Análisis espacio-temporal de la comunidad de quirópteros del noreste de la Península de Yucatán, México

#### Resumen

Existe una gran necesidad de encontrar estrategias para la conservación de los recursos naturales a largo plazo. Una alternativa para llenar este vacío a corto plazo, es aplicando procedimientos analíticos para generar información que permita, a partir de datos obtenidos directamente en campo, la propuesta y establecimiento de estrategias para la medición y monitoreo de la biodiversidad en una región. Los murciélagos pueden ser un grupo de organismos adecuado para lograrlo. Por tal motivo, este capítulo tiene por objetivo analizar la estructura y diversidad de la comunidad de quirópteros del NE de la Península de Yucatán, identificar fluctuaciones espacio-temporales en cada formación vegetal que ocupan, conocer la proporción con la que contribuyen a la integración de la biodiversidad de la región y proporcionar recomendaciones de conservación, manejo y sobre las líneas a seguir para el estudio de la diversidad biológica con base en los quirópteros. La información obtenida en campo durante un periodo de nueve meses, en localidades que incluyeron las distintas formaciones vegetales presentes en el NE de Yucatán, es examinada en términos de riqueza específica, número de familias, gremios tróficos, modalidades reproductivas y tamaño de las especies. La abundancia relativa espacio-temporal se estima cuantificando el esfuerzo de captura. El análisis de la diversidad incluye la existente en cada hábitat ( $\alpha$ ), el recambio de especies entre cada uno ( $\beta$ ) y la forma en que contribuyen en la heterogeneidad del paisaje ( $\gamma$ ). Se estima la dominancia, asociándola con la riqueza, abundancia y diversidad de la comunidad. Se efectúan predicciones y se alerta sobre las consecuencias de acciones depauperativas. Se realiza una comparación detallada con otros sitios a diferentes escalas (macrogeográfica y regional) que puede permitir predecir y explicar la riqueza existente en otros sitios de la Península. Se proponen hipótesis sobre los patrones encontrados.

El estudio de la biodiversidad surge en estrecha relación con la taxonomía, la evolución, la biogeografía y la ecología, pero con planteamientos propios de los que se espera surjan nuevos paradigmas (Halffter y Favila, *en prensa*; Heywood, 1994; Pearson, 1995). Sus líneas de trabajo más notables tienen que ver con su papel en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas, con su valor y uso por el hombre y con su inventario y monitoreo (Favila y Halffter, 1997; Schluter y Ricklefs, 1993).

Desafortunadamente, en algunos grupos de animales, entre ellos los mamíferos terrestres, la vanguardia de innovación está más dirigida a perfeccionar los sistemas de captura y manejo de la información, que en la generación de la información misma (Halffter y Favila, *en prensa*). Esto de alguna forma, ha ocasionado que la necesidad de contar con estrategias de base sólida para manejar y conservar la diversidad biológica, aún no sea cubierta (Halffter, *en prensa*; Sosa *et al.*, *en prensa*; Toledo *et al.*, 1993). Para lograrlo, es indispensable contribuir de manera importante en la elaboración de dichas estrategias, aplicar la información científica con la que ya se cuenta (Sosa-Escalante, 1996) y subsanar el vacío de información existente en regiones de alta prioridad para la conservación biológica

(Sánchez-Cordero, 1993b; Peterson y Sánchez-Cordero, 1994), sin importar si están o no protegidas, o representan sistemas naturales o inducidos.

Si algo no se puede medir no se puede comparar (Halffter y Favila, *en prensa*). Aunque aparentemente trivial, esto ha impedido el establecimiento de modelos predictivos y la propuesta de acciones que puedan ser analizadas. Una alternativa es la utilización de grupos parámetro, también llamados grupos focales o grupos indicadores (Favila y Halffter, *en prensa*; Hammond, 1995; Pearson, 1995), para medir o monitorear la biodiversidad (para sus características véase Halffter y Favila, *en prensa*). Los mamíferos voladores son un grupo cuyos atributos permiten considerarlo como tal.

Sólo por debajo de los roedores, los quirópteros son el Orden de mamíferos con mayor número de especies; ejercen una fuerte influencia sobre los procesos ecológicos que ocurren en las selvas; presentan una elevada diversificación trófica, convirtiéndolos en importantes dispersores y polinizadores de plantas o Familias enteras de ellas; son vitales para la regeneración de la cobertura vegetal y para la estabilidad de poblaciones de insectos; son indicadores de acciones depauperativas dada la especialización alimentaria de algunas especies; poseen esquemas coevolutivos con las plantas; tienen una gran gama de interacciones inter e intraespecíficas; sus historias de vida también están altamente asociadas con sus modalidades reproductivas, tamaño, hábitos y horarios de actividad, diaria y estacional y se han documentado cambios en su estructura en gradientes altitudinales, longitudinales, latitudinales, espaciales y temporales (Arita y Martínez, 1990; Bonaccorso y Humphrey, 1982; Dinerstein, 1986; Fenton, 1982; Findley, 1993; Fleming, 1973, 1991, 1993; Fleming y Heithaus, 1981; Fleming *et al.*, 1972; Graham, 1990; Granados, 1994; Heithaus, 1982; Heithaus y Fleming, 1978; Heithaus *et al.*, 1975; Heller y Volleth, 1995; Iñiguez, 1993; Kaufman, 1995; Medellín, 1993; Ramírez-Pulido *et al.*, 1996; Wilson y Reeder, 1993).

En este capítulo se adicionan métodos para medir, analizar e interpretar a la biodiversidad. Se consideran, tanto propuestas específicas para el estudio de las comunidades de quirópteros que permitirán comparaciones entre estudios de campo independientes, así como estrategias propuestas para la cuantificación y monitoreo de la riqueza biológica con la meta de lograr la estandarización en la información científica obtenida para mamíferos en México, así como un impacto en las políticas de manejo y conservación, en particular, de las implantadas en el NE de la Península de Yucatán.

### **3.1. Hipótesis de investigación**

En el primer capítulo, se presentó el marco teórico general en que se sustentan las hipótesis planteadas. En el segundo, se hizo énfasis en aquellas que únicamente se explorarían con la

información hasta ese momento presentada. En este capítulo, algunas hipótesis serán analizadas incorporando evidencia particular sobre las propiedades emergentes de la comunidad de quirópteros.

El número de especies presente en el NE de Yucatán, se ajusta al patrón de riqueza específica descrito con antelación. Sin embargo, las predicciones realizadas a una escala macrogeográfica para sitios específicos de la Península de Yucatán, son poco precisas, de tal forma, que la riqueza de quirópteros en la región debe ser explicada considerando otros factores bióticos y abióticos. Tanto la abundancia relativa de las especies, asociadas con sus modalidades reproductivas, así como la diversidad de la comunidad de quirópteros, presentan fluctuaciones temporales que pueden ser explicadas por la estacionalidad climática presente en el área de estudio. Estas mismas propiedades, dada la heterogeneidad de habitats existente en la zona, presentan dependencia según la formación vegetal que ocupan las especies de quirópteros.

A pesar de que en el NE de la Península se distribuyen una variedad de asociaciones y tipos de vegetación reconocidos como unidades de paisaje independientes, la diversidad de quirópteros es menor con respecto a otras formaciones con estructura vegetal más compleja. Para las asociaciones vegetales consideradas como humedales, se ha predicho y comprobado una menor riqueza florística y una estructura propia de este tipo de habitats. Por tanto, la estructura y diversidad de la comunidad de quirópteros que albergan, presentan características peculiares que las distinguen de la comunidad de murciélagos presente en las formaciones vegetales netamente terrestres.

La disímil estructura vegetal de las formaciones del NE de Yucatán varían en la cantidad y calidad de los recursos alimentarios que proveen, los cuales también presentan variaciones temporales. De esta forma, la dominancia de la comunidad de quirópteros, permite identificar especies importantes para la estabilidad del habitat, asociando del porcentaje de dominancia con los patrones de riqueza, abundancia y diversidad encontrada en tiempo y espacio.

Si un aumento en la complejidad de la estructura de la comunidad de quirópteros se puede medir en un gradiente de distancia norte-sur en la distribución de las formaciones vegetales que ocupan, entonces en aquellas formaciones que estén más próximas entre sí, presentara una estructura y diversidad de la comunidad de quirópteros semejante, mientras aquellas situadas en los extremos de dicho gradiente serán distintas.

La complejidad y diversidad de las comunidades vegetales aumenta con el efecto de peninsularidad. Por tanto, el recambio de las especies (diversidad beta) es menor en aquellas comunidades vegetales adyacentes, pero mayor conforme más distantes son las comunidades comparadas. De esta forma, el recambio de las especies disminuye o aumenta

longitudinalmente, según el sentido del gradiente establecido (norte-sur o sur-norte, respectivamente). Asimismo, la diversidad beta aumenta al comparar un extremo del gradiente, con cada uno de los habitats que lo componen.

### **3.1.1. Hipótesis estadísticas**

(5)  $H_a$ = La abundancia relativa de las especies que componen la comunidad de quirópteros y la abundancia relativa total por salida, dependen del mes de muestreo.

(6)  $H_a$ = La abundancia relativa de las especies que componen la comunidad de quirópteros y la abundancia relativa total por habitat, dependen de la formación vegetal que ocupan.

(7a)  $H_a$ = La abundancia relativa de las especies de quirópteros que ocupan las formaciones vegetales norteñas (húmedales) y las formaciones vegetales sureñas (secas), son diferentes.

(7b)  $H_o$ = La abundancia relativa de las especies de quirópteros que ocupan la formación vegetal intermedia, es idéntica a la registrada en las formaciones adyacentes.

$H_a$ = La abundancia relativa de las especies de quirópteros que ocupan la formación vegetal intermedia, está desfasada hacia la formación adyacente en cualquier sentido.

(8)  $H_a$ = Existen diferencias significativas en la diversidad de la comunidad de quirópteros espacio-temporales.

(9)  $H_a$ = Existen diferencias significativas en la diversidad de la comunidad de quirópteros entre las formaciones vegetales norteñas (húmedales) y entre las formaciones vegetales sureñas (secas).

(10)  $H_a$ = La diversidad beta de la comunidad de quirópteros, guarda una relación lineal, con respecto a un gradiente de distribución de las formaciones vegetales norte-sur o sur-norte.

(11)  $H_a$ = La dominancia y riqueza de especies, dominancia y abundancia relativa y la dominancia y diversidad, están linealmente relacionadas en tiempo y espacio.

### **3.2. Objetivos**

1. Examinar de forma detallada la comunidad de quirópteros del NE de la Península de Yucatán considerando las cinco formaciones vegetales que ocupan, en términos de riqueza de especies, número de familias, gremios tróficos, modalidades reproductivas y tamaño de las especies.
2. Analizar la abundancia relativa, dominancia y diversidad de la comunidad de quirópteros del NE de la Península de Yucatán, considerando las cinco formaciones vegetales que ocupan, determinar fluctuaciones y asociaciones espacio-temporales, así como proponer hipótesis sobre los patrones encontrados.

3. Determinar la diversidad alfa de la comunidad de quirópteros presente en cada formación vegetal del NE de la Península de Yucatán, la diversidad beta entre cada una y conocer la proporción con la que contribuyen a la integración de la biodiversidad regional gama.
4. Ubicar zoogeográficamente al NE de Yucatán, comparando la composición de la comunidad de quirópteros que ahí se distribuye con la existente en otros sitios del neotrópico a una escala macrogeográfica y peninsular.
5. Generar recomendaciones para la conservación y manejo de los recursos naturales del NE de Yucatán, así como contribuir a orientar líneas y estrategias para el estudio de la biodiversidad y de las comunidades de quirópteros en México.

### 3.3. Materiales y Métodos

#### 3.3.1. Métodos de muestreo

Para el registro de las especies se efectuaron nueve salidas, de septiembre de 1992 a septiembre de 1993, en 12 localidades del NE de la Península de Yucatán (véase Figura 1). La captura de quirópteros, se realizó mediante redes de niebla de 30 mm de abertura de malla con 12.5 m de longitud por 2.4 m de ancho, colocadas en las distintas formaciones vegetales mencionadas en el Capítulo 2. El lapso en que las redes se mantenían desplegadas abarcó del atardecer hasta el amanecer del día siguiente. Se registró el número preciso de horas en que se mantuvieron desplegadas en cada noche de trabajo, así como el número de redes utilizadas y los metros red que representaban. Se contabilizó el número de individuos capturados, el número de especies a las que pertenecían para cada noche, mes y en todo el período de estudio.

De cada individuo se obtuvieron los siguientes datos: condición reproductiva de hembras y machos (inactiva, gestante o lactante y testículos escrotados o abdominales, respectivamente), edad (cría, joven, subadulto, adulto), medidas somáticas (longitud total, alar, antebrazo, oreja, trago, pata trasera), peso y color del pelaje (véase Hernández *et al.*, 1996). Se efectuaron también contenidos estomacales y colecta de ectoparásitos (véase Segovia, 1995).

#### 3.3.2. Análisis de datos

##### 3.3.2.1. Gremios tróficos y talla de las especies

La asignación del gremio trófico por especie utilizada en el Capítulo 2, tiene las siguientes consideraciones particulares para los quirópteros: 1) se carece de información detallada del

tipo de alimento de cada una de las 20 especies del NE de la Península, por lo que fue necesario basarse en información de otros autores, 2) seis especies fueron clasificadas como frugívoras-especialistas con base en evidencia encontrada en otros sitios neotropicales (Medellín, 1993).

Los murciélagos del género *Artibeus*, *Dermanura* y *Chiroderma*, presentaron excretas con semillas de *Ficus sp.* Sin embargo, se carece de evidencia para afirmar que únicamente se alimentan de estas especies arbóreas. *Carollia perspicillata* también fue clasificada como frugívora-especialista, ya que en otros sitios, en el 68% de las excretas estuvieron presentes *Piper* o *Cecropia* (Fleming, 1988). En el NE de la Península de Yucatán, se distribuyen cinco especies de *Ficus* y *Cecropia obtusifolia*, todas de la Familia Moracea, cuyos integrantes presentan una polinización quiropterofílica (Ceballos y Miranda, 1986). De esta forma, se determinaron ocho gremios tróficos para los quirópteros: piscívoros, nectarívoros, hematófagos, frugívoros-especialistas, frugívoros-generalistas, insectívoros de substrato, insectívoros de áreas abiertas e insectívoros aéreos.

En el Capítulo 2, se consideró al peso como estimador del tamaño de las especies. En este capítulo, se considera la longitud del antebrazo para la subdivisión en intervalos de tamaño, con base en el cociente de Hutchinson (1959), utilizando la media de la muestra cuando  $n > 1$  y el valor *per se* cuando  $n = 1$ . Aunque se consideró la variación del tamaño como carácter secundario del sexo, la diferencia existente en las submuestras no fue determinante para la asignación de los intervalos de tamaño, motivo por el cual se utilizó el promedio entre las medias de ambos sexos. Así, se obtuvieron cinco intervalos de tamaño (mm): I (30.0-34.9), II (35.0-43.9), III (44.0-54.9), IV (55.0-68.9) y V ( $\geq 69.0$ ).

Para analizar la estructura de la comunidad por gremios tróficos y por tamaños, se elaboró una matriz con ambas variables, con el objeto de homogenizar los métodos utilizados en el estudio de comunidades de quirópteros en México y América (Fleming *et al.*, 1972; LaVal y Fitch, 1977; Medellín, 1993). De forma adicional, se construyeron matrices semejantes por gremios tróficos, intervalos de tamaño y modalidades reproductivas, presentes en cada comunidad vegetal "sin clasificar" con el objeto de enfatizar la importancia de algunas formaciones y apoyar la hipótesis de la continuidad de los hábitats del NE de Yucatán.

### **3.3.2.2. Abundancia relativa**

Debido a que algunas localidades fueron visitadas en más de una ocasión y otras sólo una vez, a que existieron sitios de muestreo con más de una formación vegetal y otros con sólo una, fue necesario establecer valores de corrección para cuantificar el esfuerzo de captura, en cada formación vegetal y a través del tiempo. Para cuantificar el esfuerzo de captura y obtener resultados comparables con otros estudios, se estimó la abundancia de la comunidad de

quirópteros utilizando el método aplicado en otros sitios neotropicales (Medellín, 1993). Los resultados se expresan en número de individuos por metro de red por hora (MxH), mediante la multiplicación del total de metros de red, sumando los de cada noche por el total de horas trabajadas.

Para calcular la abundancia relativa por especie y por formación vegetal, la abundancia relativa total por mes y por formación y la abundancia relativa total por especie en todo el estudio y en cada formación, se aplicaron las siguientes ecuaciones:

I. Para el análisis temporal

$$ARSP = NISS / MxH$$

$$ARSL = NIST / mxh$$

$$ARST = \text{SUM } ARSP$$

donde:

ARSP= valor de abundancia relativa de cada especie en cada mes

NISS= número de individuos por especie capturados en cada mes

MxH= total de metros de red por hora del estudio

ARSL= valor de abundancia relativa total de cada mes

NIST= número de individuos capturados por mes de todas las especies

mxh= metros de red por hora por mes.

ARST= valor de abundancia relativa total por especie en todo el periodo de estudio

Para obtener, la proporción de especies (PRxSP) registradas según el esfuerzo de captura aplicado, se dividió el número de especies capturadas en determinado mes, entre los metros de red por hora (mxh) de esa salida.

II. Para el análisis temporal por formación vegetal

$$ARSP-E = NISSE / MxH$$

$$ARSL-E = NISTE / mxh$$

$$ARST-E = \text{SUM } ARSP-E$$

donde:

ARSP-E= valor de abundancia relativa de cada especie en cada mes que incluyó muestreos en determinada formación vegetal

NISSE= número de individuos capturados por especie en cada mes que incluyó muestreos en determinada formación vegetal

MxH= total de los metros de red por hora aplicados en determinada formación vegetal

ARSL-E= valor de abundancia relativa total de cada mes que incluyó muestreos en determinada formación vegetal

NISTE= número de individuos capturados de todas las especies en cada mes que incluyó muestreos en determinada formación vegetal

**Sosa-Escalante (1997)**

mxh= metros de red por hora por mes en cada formación vegetal

ARST-E= valor de abundancia relativa total por especie para todos los meses en determinada formación vegetal

III. Para el análisis espacial global

ARES-E= SUM ARSP-E

ARFV-E= SUM ARSL-E

ARTO-E= SUM ARES-E

ARES-E= valor de abundancia relativa total por especie en cada formación vegetal

ARFV-E= valor de abundancia relativa total por formación vegetal

ARTO-E= valor de abundancia relativa total por especie en todo el paisaje

Para obtener, la proporción de especies (PRxSP) registradas según el esfuerzo de captura aplicado por formación vegetal, primero se dividió el número de especies registradas por mes que incluyó muestreos en determinada formación, entre los metros de red por hora (mxh) de esa salida. La sumatoria de estos valores, dió la PRxSP total por formación vegetal. Algunas especies estuvieron representadas únicamente por un individuo en todo el estudio. Por tal motivo y únicamente para el análisis temporal en cada formación vegetal, fue necesario contabilizar un individuo en cada una cuando estas se encontraban contiguas:

a) *Saccopteryx bilineata* se capturó un individuo en una aguada, contigua a la selva baja caducifolia por un lado y a pastizal por el otro (1 individuo para la formación selva baja caducifolia-cenotes (SBC-C) y 1 individuo para la formación selva-pastizal-aguada (SPA). b) *Mormops megalophylla* se registró en aguadas rodeadas de selva baja inundable (1 individuo para la formación SPA y 1 individuo para la formación selvas espinosas (SE). c) *Pteronotus parnelli* se capturó en un cenote, rodeado de selva baja caducifolia contigua a una aguada (1 individuo para la formación SBC-C y 1 individuo para la formación SPA). d) *Lasiurus intermedius* se registró en un cenote rodeado de selva baja caducifolia y selva baja espinosa (1 individuo para la formación SBC-C y 1 individuo para la formación SE). e) *Lasiurus ega* se capturó en una aguada rodeada de pastizal y selva baja caducifolia (1 individuo para la formación SBC-C y 1 individuo para la formación SPA). f) *Diphylla ecaudata* se recolectó en un cenote rodeado de selva baja caducifolia contigua a pastizal (1 individuo para la formación SBC-C y 1 individuo para la formación SPA). De esta forma la sumatoria total del número de individuos capturados por mes en cada formación vegetal (Cuadro D del Apéndice II) se excede por seis individuos al valor real obtenido ( $n = 320 + 6$ ).

Para probar las hipótesis nulas 5 y 6 de que la abundancia relativa de todas las especies que constituyen la comunidad de quirópteros del NE de la Península de Yucatan, es independiente del mes de muestreo y de la formación vegetal que ocupan, se aplicó una prueba de  $\chi^2$  (Ji-cuadrada) de tablas de contingencia. Para evaluar la significancia entre la

abundancia relativa total por mes y por formación vegetal, se aplicó una prueba de bondad de ajuste con el mismo estadístico (Mendenhall *et al.*, 1986). Cuando las hipótesis nulas se rechazaron y para probar que entre las distribuciones de abundancia relativa de las especies registradas en las formaciones vegetales norteñas y sureñas, no existían diferencias significativas (Hipótesis 7a), se aplicó la prueba no paramétrica *U* de Mann-Whitney de una cola (Hollander y Wolfe, 1973). Para probar que la distribución de abundancia relativa de las especies registradas en la formación vegetal intermedia, está desfasada hacia la formación norteña o sureña, así como para probar que la abundancia total registrada en la formación selva-pastizal-aguada es reflejo de la comunidad vegetal limitrofe (en este caso la selva baja caducifolia-cenotes), se utilizó una prueba simplificada para muestras grandes ( $n_1 > 10$  y  $n_2 > 10$ ) mediante el estadístico "Z" para dos colas (Hipótesis 7b) (Mendenhall *et al.*, 1986).

### 3.3.2.3. Diversidad

Una vez obtenidos los valores de abundancia relativa en tiempo y espacio, se estimó la **diversidad alfa** de la comunidad de quirópteros, mediante índices de abundancia proporcional. Para analizar las fluctuaciones con base en las abundancias de las especies raras, se utilizó el índice de equitatividad de Shannon-Wiener y para analizar los cambios con base en las especies más abundantes, el índice de dominancia de Simpson. Es recomendable que el índice de Shannon-Wiener se aplique a muestras aleatorias extraídas de una comunidad de la que se conozca el número total de especies, así como considerar que el índice de Simpson permite estimaciones precisas entre faunas aun cuando éstas muestren una desproporción en el número de especies (Sánchez y López, 1988).

Para esta muestra de la comunidad de quirópteros, no se encontraron diferencias significativas entre los valores obtenidos con ambos índices. Esto significó que la desproporción en el número de especies presentes en las submuestras, no ocasionaba incertidumbre en el análisis de diversidad, ni cambios en los patrones obtenidos (Magurran, 1988). Por tanto, los resultados se expresan considerando únicamente el índice de diversidad de Shannon-Wiener que permite realizar comparaciones con otras zonas neotropicales por ser el índice más utilizado. Las muestras comparadas no son completamente independientes, ya que cada una es una submuestra del total. El cálculo se realizó mediante rutinas del programa "Divers" del paquete computacional "Ecological Methodology" (Krebs, 1989), basado en las siguientes ecuaciones (Krebs, 1985; Margalef, 1980; Pianka, 1982):

$$H' = - \sum_{i=1}^s (p_i) (\log_2 p_i)$$

$$H_{max} = - S (1/S \log_2 1/S) = \log_2 S$$

$$E = H' / H_{max}$$
$$S$$
$$D = 1 - \sum_{i=1} (\rho_i)^2$$

donde:

$H'$  = índice de diversidad de Shannon-Wiener (bits/individuo) ó diversidad de especies observada

$H_{max}$  = diversidad de especies de la muestra si estas tuvieran igual abundancia ó diversidad de especies máxima

$E$  = índice de equitatividad de Pielou (de 0 a 1)

$S$  = número de especies en la muestra de la comunidad

$\rho_i$  = proporción de individuos del total de la muestra que corresponde a la especie  $i$  en la comunidad

$D$  = índice de diversidad de Simpson.

Para comparar los valores totales obtenidos mediante el índice de diversidad de Shannon-Wiener ( $H'$ ) con los registrados en otras comunidades de quirópteros neotropicales, se consideró la multiplicación de factores para convertir las diferentes bases logarítmicas a la utilizada en este estudio: base 2 (Zar, 1984). Los valores de  $H'$  obtenidos por mes y por formación vegetal, se compararon contra el total mediante la prueba de  $t$  modificada por Hutcheson (1970) (Hipótesis 8) (Zar, 1984). De esta forma, también se probó la significancia entre la diversidad registrada en las formaciones vegetales norteñas y sureñas (Hipótesis 9). Los valores de  $t$  de Hutcheson y los grados de libertad, se obtuvieron con el programa "Biodiv" (versión 5.1), el cual obtiene los valores de Shannon-Wiener con logaritmo natural (Baev y Penev, 1995).

La tasa de recambio de especies de la comunidad de quirópteros entre las formaciones vegetales (**diversidad beta**) se determinó mediante los índices de Whittaker (1972) y Cody (1975). El primero es el más robusto para medir el reemplazo entre comunidades con datos cualitativos binarios de ausencia-presencia (Magurran, 1988; Wilson y Schmida, 1984). El segundo considera no sólo el reemplazo existente, sino también las especies ganadas y perdidas a través del gradiente norte-sur existente en la distribución de las formaciones (Cody, 1993). Ambos índices han sido recomendados recientemente para la medición de la diversidad biológica (Halffter y Favila, *en prensa*; Schluter y Ricklefs, 1993). Los algoritmos utilizados son los siguientes (Baev y Penev, 1995; Moreno-Ortega, *en prensa*):

$$BW = [S / \infty] - 1$$

$$BC_1 = [g(H) + l(H)] / 2$$

$$BC_2 = 1 - C(T_1 + T_2) / 2T_1 T_2$$

donde:

$BW$  = índice de diversidad beta de Whittaker

$S$  = número subtotal de especies que existen en dos habitats distribuidos en un gradiente formado por cinco habitats. Esto no es igual al total de especies que existen en todo el gradiente.

$x$  = número promedio de especies entre los dos habitats comparados, distribuidos en un gradiente formado por cinco habitats. Esto no es igual al promedio de especies que existen en cada habitat del gradiente.

$BC_1$  = índice de diversidad beta de Cody (1975)

$g(H)$  = número de especies que están presentes en el habitat 1 pero ausentes en el habitat 2 (especies ganadas)

$l(H)$  = Número de especies que están ausentes en el habitat 2 pero presentes en el habitat 1 (especies perdidas).

$BC_2$  = índice de diversidad beta de Cody (1993)

$C$  = número de especies compartidas entre los habitats 1 y 2 del gradiente (*P. ej.* entre 1 y 2, 2 y 3, 3 y 4, 4 y 5, sucesivamente)

$T_1$  y  $T_2$  = número de especies en los habitats 1 y 2 del mismo gradiente (*P. ej.* en 1 y 2, 2 y 3, 3 y 4, 4 y 5, sucesivamente).

Un menor valor del índice de Whittaker indica mayor parecido entre las formaciones vegetales adyacentes dentro de un gradiente establecido en cuanto a su composición de especies de quirópteros y viceversa, a mayor beta menos semejantes son los sitios comparados. Un menor valor del índice de Cody, indica que menos especies son ganadas y perdidas, por lo tanto, más parecidas son las formaciones vegetales dentro de un gradiente establecido en cuanto a su composición de especies de quirópteros y viceversa, a mayor beta, mayor número de especies ganadas y perdidas, por lo tanto menos semejantes serán los sitios comparados.

Para comparar la diversidad beta obtenida con ambos índices con la ubicación y distancia de cada formación vegetal distribuidas en un gradiente (norte-sur o sur-norte: Hipótesis 10), se utilizaron técnicas de regresión, calculadas por el método de mínimos cuadrados (Daniel, 1980). La variable dependiente (tasa de recambio de especies) fue transformada a una escala logarítmica (Sokal y Rohlf, 1981). Sin embargo, para este caso particular se obtuvo un mejor ajuste utilizando los valores originales.

Para medir la heterogeneidad del NE de la Península de Yucatán se cuantificó la **diversidad gama** de la región, estimándola y expresándola tanto en número de especies en función de las diversidades alfa y beta, como del número de habitats presentes (Halffter y Favila, *en prensa*; Schluter y Ricklefs, 1993):

$$r = \alpha \times \beta \times N$$

donde:

$r$  = diversidad gama, que debe ser igual al número de especies totales

$\alpha$  = promedio del número de especies presente en cada formación vegetal, es decir, diversidad alfa promedio

$\beta$  = promedio de reemplazo entre formaciones vegetales, o bien, inverso de la dimensión específica =  $1 / \text{número promedio de formaciones vegetales ocupadas por una especie}$

$N$  = dimensión de la muestra = número total de formaciones vegetales.

Para el cálculo de  $\beta$ , se recomienda seguir el siguiente procedimiento: sumatoria del número de especies presente en cada formación vegetal ( $n_i$ ) entre el número total de especies presente en el paisaje ( $n$ ) y elevarlo a la -1 potencia, es decir,

$$\beta = [(n_1 + n_2 + n_3 \dots n_i) / n]^{-1}$$

El valor de diversidad gama está expresado en número de especies y considera los elementos biológicos analizados originalmente por Whittaker (1972) (Moreno-Ortega, *en prensa*). Esta estimación *per se*, indudablemente será de mayor utilidad cuando se obtengan datos similares en otras áreas de la Península de Yucatán y de todo el neotrópico.

#### 3.3.2.4. Dominancia

La dominancia espacio-temporal, se estimó de la siguiente manera:

$$ID_A = 100 \times (y_1 + y_2 / y)$$

donde:

$ID_A$  = índice de dominancia de la comunidad en cada mes y en cada formación vegetal.

Modificado de MacArthur (Krebs, 1985)

$y_1$  = número de individuos por metro de red por hora (MxH) de la especie con mayor valor en cada mes y en cada formación vegetal

$y_2$  = número de individuos por metro de red por hora (MxH) de la especie con segundo mayor valor en cada mes y en cada formación vegetal

$y$  = sumatoria del número de individuos por metro de red por hora (MxH) de todas las especies presentes en cada mes y en cada formación vegetal.

Para comparar la dominancia con la riqueza específica, abundancia relativa y diversidad, obtenidas por mes de muestreo y por formación vegetal (Hipótesis 11), se aplicaron las mismas técnicas de regresión que en la sección 3.3.2.2. Las rectas con mejor ajuste fueron aquellas en que se emplearon logaritmos, tanto para la variable dependiente, como para la independiente (*p.ej.* dominancia y diversidad, respectivamente). Se utilizaron los valores originales únicamente para la dominancia y riqueza específica en el tiempo.

### 3.3.2.5. Similitud

Mediante análisis previos, se determinó que era innecesario analizar las semejanzas existentes entre las 10 comunidades vegetales, considerando como unidades de clasificación a las 20 especies de quirópteros (codificadas en cada celda como datos de ausencia-presencia) y a las variables (codificadas como datos cuantitativos en número de especies en cada categoría). Con ambos procedimientos, se obtuvieron resultados similares a los presentados en el capítulo anterior al considerar en su conjunto a todos los mamíferos. El codificar los intervalos de tamaño como la media de la longitud del antebrazo en cada comunidad vegetal es infructuoso, ya que los arreglos resultantes son reflejo de las presencias de las especies (la media de los valores únicamente substituye a la codificación de presencia).

Para la ubicación zoogeográfica del NE de la Península de Yucatán con base en la fauna de quirópteros que alberga, se consideró el número de especies, el número de Familias y el número de especies por Familia, reconocidos para distintivos sitios neotropicales distribuidos en un gradiente latitudinal norte-sur a dos distintas escalas: macrogeográfica y peninsular. Para la escala regional o peninsular, se consideraron sitios históricamente ubicados en la Provincia Biótica de Yucatán o Península de Yucatán (Alvarez y Lachica, 1991; Barrera, 1962; Goldman y Moore, 1946; Ryan, 1963). Para determinar el número de especies para cada sitio peninsular, sólo se consideraron localidades en donde existen registros específicos en literatura, en bancos de datos de las colecciones citadas y recolectas realizadas por el autor. El "punto de latitud" representa una localidad específica de referencia de un conjunto de puntos ubicados en latitudes similares (véase las referencias citadas en el Cuadro 9). Para la escala peninsular los puntos considerados son los siguientes:

- 1) *Noreste de Yucatán*: Véase Figura 1 y Hernández *et al.* (1996) para la ubicación precisa de los puntos de muestreo.
- 2) *Corredor Cancun-Tulum*: Cancun, Petenpich, Puerto Morelos, Punta Maroma, Playa del Carmen, Punta Venado, Puerto Aventuras, km 91 carretera Cancun-Tulum y Tulum.
- 3) *Sur de Yucatán*: Hacienda Oskintok, Calcetok, Opichen, Tekom, Ticul, Uxmal, Koba, Oskutzcab, Tekax, Peto y Santa Rosa.
- 4) *Centro de Quintana Roo*: Felipe Carrillo Puerto, Santa Rosa y Laguna Chichancanab.
- 5) *Sur-Centro de Campeche*: Apazote, Escárcega, Laguna Silvituc, Xpujil, Matamoros y Laguna Balchacah.
- 6) *Sur de Quintana Roo*: Chetumal, Sabidos, La Union, Bacalar y Tres Garantías.
- 7) *Sur de Campeche*: Laguna Chumpich, Laguna Alvarado y Municipio Carmen.
- 8) *Sur de Tabasco*: Municipio de Teapa.
- 9) *El Cayo, Belice*: Augustine, Baldy Beacon Bald Hills, Banana Bank, Barton Creek, Central Farm and Listowel, Sibun River at Indian Creek, Macaw Bank, Roaring Creek, San Antonio, San Luis, Sibun Camp, Teakettle y Xunantunich.
- 10) *Toledo, Belice*: Aguacate, Big Fall, Blue

Creek, Salamanca Camp, Crique Negro, Jacinto Creek Bridges, Forest Home, Nimli Punit, Orange, Pueblo Viejo, Punta Gorda, San Antonio, San Lucas, San Pedro Columbia, Santa Elena y Union Camp. 11) *El Peten, Guatemala*: Tikal, Poptun, Chuntuqui, El Gallo, Laguna de Zotz y Toocog. 12) *Verapaz, Guatemala*: Bobos Izabal, Escobas, Chinaja, Chipoc, Choctum, Puerto Barrios, Los Alpes, Navajo, Quebrados, El Rosario y Sebol.

Se construyó la siguiente matriz básica de datos (MBD 4): Se consideraron como OTU's a los 17 sitios neotropicales y 13 sitios peninsulares (OTU's = 17 y 13, respectivamente) y como unidades de clasificación a las ocho Familias de quirópteros, codificadas en cada celda como datos cuantitativos en número de especies (Cuadro 9). La similitud se estimó mediante el coeficiente de distancias euclidianas (Krebs, 1989; Sokal y Rohlf, 1981). Se aplicaron análisis de agrupamiento mediante el método UPGMA y se calcularon los coeficientes cofenéticos de correlación ( $r$  ó CCC) para cada dendrograma (véase la sección 2.3.2.1).

### **3.4. Resultados**

#### **3.4.1. Estructura**

La comunidad de quirópteros del NE de la Península de Yucatán, está compuesta por 6 Familias, 17 Géneros y 20 especies. La Familia Phyllostomidae agrupó al 60% de las especies y las Emballonuridae, Noctilionidae y Molossidae, el 5% cada una (véase Figura 2). La fluctuación mensual de la riqueza específica de la comunidad de quirópteros, mostró un patron general acoplado a las épocas de lluvias y secas con un comportamiento inverso a lo esperado. En los meses de septiembre de 1992 y febrero y abril de 1993, se obtuvo una mayor riqueza de especies del total registrado (45%, 45% y 40%, respectivamente). En estos meses, el aporte promedio de lluvia fue de 125.65, 62.6 y 71.9 mm, respectivamente; mientras que en los meses de junio, julio y septiembre de 1993 llovió en promedio 221.95, 109.45 y 400.15 mm, respectivamente, registrándose el menor porcentaje de especies (en cada uno el 20 % de especies, de un total de 20) (Figura 11).

La frugivoría especialista y la insectivoría aérea tienen la mayor importancia relativa con 6 (30%) especies cada una, seguidas por los insectívoros de substrato y los hematófagos con 2 (10%) especies cada una. Existen cuatro gremios tróficos con únicamente una especie (5% cada uno): piscivoría, nectarivoría, insectivoría de áreas abiertas y frugivoría generalista. La mayor diversidad trófica la presentan los filostómidos con seis formas diferentes de explotar los recursos alimenticios.

La matriz elaborada con los ocho gremios tróficos y con los cinco intervalos de tamaño de las especies, generó 40 celdas (Cuadro 5), de las cuales 16 están ocupadas por una o más

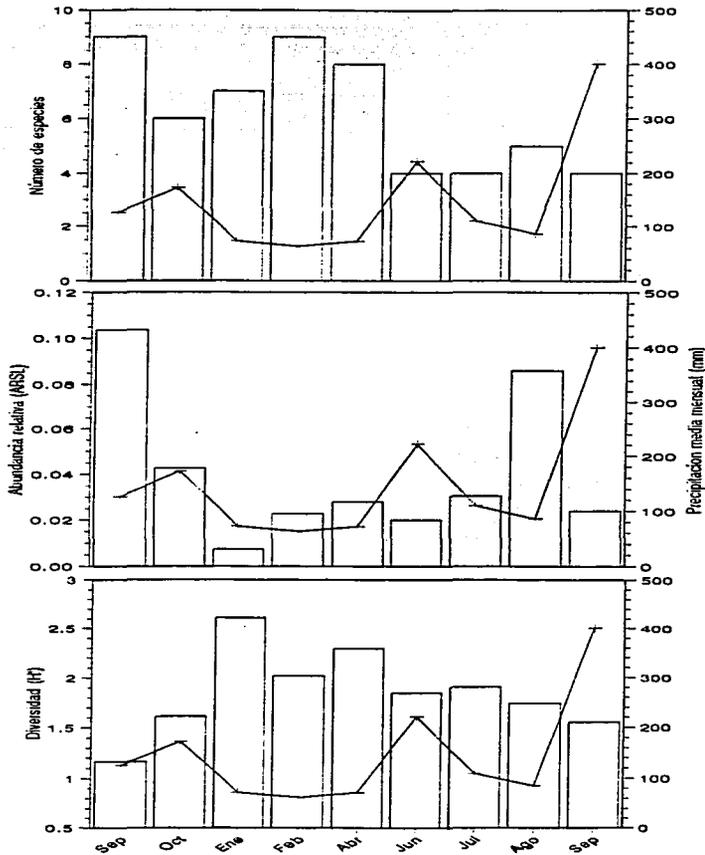


Figura 11. Fluctuación temporal de la riqueza específica, abundancia relativa y diversidad de la comunidad de quirópteros del NE de la Península de Yucatán (barras), durante el periodo, septiembre de 1992 a septiembre de 1993. Se indica el aporte de precipitación mensual promedio (líneas).

Cuadro 5. Estructura de la comunidad de quíropteros del NE de la Península de Yucatá por gremios tróficos y por intervalos de tamaño, establecidos mediante el cociente de Hutchinson (1959). Longitud de antebrazo por intervalo (mm): I (30.0-34.9), II (35.0-43.9), III (44.0-54.9), IV (55.0-68.9), V (mayor-igual a 69.0).

| Gremio trófico                 | I | II | III | IV | V | Total de especies | Total de intervalos |
|--------------------------------|---|----|-----|----|---|-------------------|---------------------|
| Piscívoros                     | 0 | 0  | 0   | 0  | 1 | 1                 | 1                   |
| Nectarívoros                   | 0 | 1  | 0   | 0  | 0 | 1                 | 1                   |
| Hematófagos                    | 0 | 0  | 1   | 1  | 0 | 2                 | 2                   |
| Frugívoros especialistas       | 0 | 1  | 2   | 2  | 1 | 6                 | 4                   |
| Frugívoros generalistas        | 0 | 1  | 0   | 0  | 0 | 1                 | 1                   |
| Insectívoros de substrato      | 1 | 0  | 0   | 1  | 0 | 2                 | 2                   |
| Insectívoros de áreas abiertas | 0 | 1  | 0   | 0  | 0 | 1                 | 1                   |
| Insectívoros aéreos            | 1 | 1  | 3   | 1  | 0 | 6                 | 4                   |
| Total de especies              | 2 | 5  | 6   | 5  | 2 | 20                | 5                   |
| Total de gremios               | 2 | 5  | 3   | 4  | 2 | 8                 | Celdas=40           |

especies. Sólo una celda está acupada por tres especies que incluyen a los insectívoros aéreos de tamaño III (antebrazo 44.0-54.9 mm) y dos por dos especies que incluyen a los frugívoros especialistas de tamaño III y IV (antebrazo 55.0-68.9 mm). La mayoría de las especies (30%) presentan un tamaño del antebrazo de 44.0 a 54.9 mm (intervalo III), mientras que la minoría (10%) son de tamaño I (30.0- 34.9 mm) o V (69.0-86.9 mm). Los intervalos II (antebrazo 35.0-43.9 mm) y IV (antebrazo 55.0 a 68.9 mm), poseen el 25% de las especies cada uno. Los murciélagos hematófagos presentan los tamaños III y IV. Ningún gremio trófico tiene representantes de todos los intervalos de tamaño. Los frugívoros especialistas e insectívoros aéreos, presentan la mayor varianza en tamaño agrupándose en cuatro intervalos (del II al V y del I al IV, respectivamente), mientras que los piscívoros (V), nectarívoros (II), frugívoros generalistas (II) e insectívoros de áreas abiertas (II), la menor.

El mayor porcentaje de las especies (35%) son poliéstricas bimodales, seguidas de las poliéstricas continuas (30%). Los murciélagos con reproducción continua son: *Glossophaga soricina*, *Artibeus intermedius*, *A. jamaicensis*, *A. lituratus*, *Dermanura phaeotis* y *Sturnira lillium*. Cinco especies se reproducen sólo una vez al año y únicamente una es biéstrica (*Saccopteryx bilineata*). Se desconoce la modalidad reproductiva de una especie con distribución en el NE de la Península (*Eumops bonariensis*). Todas las especies de quíropteros tienen una distribución actual neotropical. Sin embargo, no todas las especies tienen un

afinidad u origen neotropical, ya que dos especies (10%) tienen una afinidad pantropical y tres (15%) un origen paleártico.

En el Capítulo 2, se propuso considerar a las comunidades vegetales del NE de la Península como grupos de formaciones vegetales y no de forma particular y aislada. Se indicó la trascendencia de los cenotes, aguadas y petenes para la conservación de la diversidad faunística, se subrayó la importancia de los humedales y se presentó evidencia sobre la continuidad del hábitat. Sin embargo, es importante presentar argumentos específicos en apoyo a todo lo anterior, con base en la estructura de la comunidad de quirópteros.

La mayor riqueza específica de murciélagos (90%), se registró en la selva baja caducifolia y la menor (15%) en el zacatal costero, duna costera y selva baja inundable (Figura 3 del Capítulo 2). Estas últimas, junto con el manglar y los petenes, forman los humedales, los cuales registraron una riqueza de especies (mín 3, máx 4) significativamente menor a la encontrada en las restantes comunidades vegetales sureñas (mín 10, máx 18). En los cenotes y las aguadas, se registró al 70% y 55% de las especies de murciélagos, respectivamente, sólo por abajo de la selva baja caducifolia y el pastizal, respectivamente (Cuadro C del Apéndice II). La selva baja caducifolia y las aguadas, albergan el mayor número de Familias (6 cada una), seguida de los cenotes y el pastizal (4 cada una), la selva baja espinosa y la selva baja inundable (3 cada una), el manglar (2), y la duna costera, el zacatal costero y los petenes (1 cada una). Nuevamente se observa un gradiente ascendente en el número de familias de quirópteros, de acuerdo con la distribución norte-sur de las comunidades vegetales del NE de la Península (véase Cuadro A del Apéndice I).

Al igual que el patrón encontrado al considerar a todas las especies de mamíferos, en la selva baja caducifolia se registró a todos los gremios tróficos de los quirópteros (8) y el zacatal costero presentó únicamente una categoría alimentaria. De nuevo, los cenotes y las aguadas estuvieron entre las formaciones con mayor número de gremios tróficos (7 y 5, respectivamente), mostrando la importancia de estas formaciones para el mantenimiento de la diversidad trófica. En los humedales (zacatal costero, duna costera, petenes, manglar y selva baja inundable), se registró menor número de gremios tróficos (mín 1, máx 3, media 2) que la encontrada en las restantes comunidades vegetales sureñas ( $n = 5$ , mín 6, máx 8, media 6). Se observa un ascenso en el número de gremios tróficos de quirópteros, de acuerdo con la distribución norte-sur de las comunidades vegetales (Cuadro C del Apéndice II).

La frugivoría especialista y la insectivoría aérea, son los gremios tróficos con mayor número de especies. La primera se mantuvo como la categoría alimentaria presente en mayor número de comunidades vegetales, ausente únicamente en la selva baja inundable. Sin embargo, la insectivoría aérea estuvo presente en menor o igual número de formaciones vegetales (6), que la nectarivoría (8) y la piscivoría (6). Los cenotes registraron a todos los

murciélagos especialistas y las aguadas al 83% de los insectívoros aéreos, en ambos casos sólo por debajo de la selva baja caducifolia. Esta información es importante para analizar patrones de distribución desde el punto de vista trófico.

En cuanto al tamaño, la distribución de los murciélagos parece ser homogénea en el NE de la Península. En todas las comunidades vegetales sureñas se distribuyen murciélagos de todos los intervalos de tamaño, con mayor número de especies en cada uno, con respecto a lo registrado en los humedales. En estos últimos, se encontró un menor número de intervalos de tamaño (4 a 2) y de especies. Sin embargo, en conjunto las formaciones costeras albergan también especies de todos los tamaños. Las especies del intervalo III están presentes en las 10 comunidades vegetales sin clasificar, por lo que representa el tamaño con una distribución más amplia en el NE de la Península. En contraparte, los quirópteros del intervalo I habitan en un menor número de comunidades vegetales (6). Las especies de los intervalos IV, II y V, se distribuyen en 9, 8 y 7, formaciones, respectivamente (Cuadro C del Apéndice II).

A pesar de que las especies con modalidad reproductiva bimodal son mayoritarias, los murciélagos poliéstricos continuos tienen una mayor distribución, ya que dicha categoría se presenta en todas las comunidades vegetales. La selva baja caducifolia, las aguadas y los pastizales, son las únicas formaciones utilizadas por murciélagos de todas las modalidades reproductivas. En el zacatal costero sólo se distribuyen especies poliéstricas continuas. Los humedales presentan una menor variedad de modalidades reproductivas con respecto a las comunidades vegetales sureñas. Estas últimas, son importantes para la reproducción de las especies monoéstricas y biéstricas, ya que únicamente en estas formaciones fueron registradas (Cuadro C del Apéndice II).

### **3.4.2. Abundancia relativa**

#### **3.4.2.1. Variación temporal**

Los muestreos de quirópteros incluyeron un total de 612.5 metros de red, 131 horas y 320 ejemplares capturados, pertenecientes a 20 especies. En promedio por mes, se muestrearon 2.1 noches, trabajándose 15 horas y capturando 35 ejemplares de 6 especies. En promedio por noche se vigilaron 3 redes durante 6.89 horas, capturando 17 ejemplares de 3 especies. La suma total de metros de red por hora de cada salida fue de 8987.5 MxH totales (Cuadro 6-A), valor que se utilizó para calcular la abundancia relativa por especie por mes. La curva acumulativa de especies sugiere la posibilidad de adicionar aproximadamente de una a dos especies muy raras para la comunidad de quirópteros (Figura 12). En las primeras 11 noches de trabajo se registró el 50% de las especies, y en las siguientes ocho se agregaron las 10

**Cuadro 9. Esfuerzo de captura, riqueza de especies, abundancia relativa, diversidad y dominancia, de la comunidad de quirópteros del NE de la Península de Yucatán. Período septiembre de 1992 a septiembre de 1993. El año se indica entre paréntesis a un costado de la abreviatura del mes. Con cursivas se indica el total de MHI de todo el estudio. Se presenta el valor de abundancia relativa por especie por mes (ARSP), el total mensual (ARSL) y el total por especie en todo el período de estudio (ARST). PRSP es la proporción de especies capturadas por los ruidos de cada salida. La suma mensual (Y) es el valor utilizado para estimar la dominancia. El índice de diversidad de Shannon-Wiener se calculó con logaritmo base 2. La prueba de Hutchinson arroja dos resultados: a) los valores de I que se presentan en la parte superior de la matriz triangular y b) los g.i. que se indican en la parte inferior de la misma y en cursiva. En negritas se indican los valores de cada mes con la "n" total. Para esta prueba se consideró logaritmo natural para la obtención de "n". Véase secciones 3.3.2.2, 3.3.2.3 y 3.3.2.4**

| A. Esfuerzo de captura                  | Sep (92)         | Oct (92) | Ene (93) | Feb (93) | Abr (93)         | Jun (93) | Jul (93) | Ago (93) | Sep (93) | Total    | Med/mes  | Med/noche |
|---|------------------|----------|----------|----------|------------------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|-----------|
| Noches                                  | 2                | 2        | 3        | 3        | 2                | 2        | 1        | 2        | 2        | 19       | 1.9      | 1.5       |
| Horas                                   | 11               | 11       | 17       | 20       | 15               | 20       | 7        | 20       | 20       | 151      | 15       | 8.89      |
| metros de red                           | 100              | 37.5     | 112.5    | 125      | 50               | 50       | 37.5     | 25       | 25       | 612.5    | 68.1     | 32.23     |
| Número de redes                         | 3                | 7        | 9        | 10       | 4                | 4        | 3        | 2        | 2        | 49       | 5.4      | 3         |
| Número individuos                       | 114              | 45       | 14       | 57       | 21               | 10       | 9        | 43       | 12       | 320      | 35.5     | 16.78     |
| Riqueza específica<br>mt/red/hora (mun) | 1100             | 982.5    | 1912.5   | 2500     | 750              | 500      | 262.5    | 500      | 500      | 9987.5   | 998.61   | 473.02    |
| B. Abundancia relativa                  | Sep (92)         | Oct (92) | Ene (93) | Feb (93) | ARSP<br>Abr (93) | Jun (93) | Jul (93) | Ago (93) | Sep (93) | ARST     |          |           |
| <i>S. bilineata</i>                     | 0                | 0        | 0        | 0        | 0.000111         | 0        | 0        | 0        | 0        | 0.000111 |          |           |
| <i>N. leporinus</i>                     | 0.000222         | 0        | 0        | 0.000333 | 0                | 0        | 0.000222 | 0        | 0        | 0.000777 |          |           |
| <i>M. megaalochyia</i>                  | 0                | 0        | 0        | 0.000111 | 0                | 0        | 0        | 0        | 0        | 0.000111 |          |           |
| <i>P. barnesi</i>                       | 0                | 0        | 0        | 0        | 0.000111         | 0        | 0        | 0        | 0        | 0.000111 |          |           |
| <i>M. schmidtorum</i>                   | 0                | 0        | 0        | 0        | 0                | 0        | 0        | 0        | 0.000111 | 0.000111 |          |           |
| <i>M. denneri</i>                       | 0                | 0        | 0        | 0.000111 | 0                | 0        | 0        | 0        | 0        | 0.000111 |          |           |
| <i>D. sonchus</i>                       | 0                | 0        | 0.000333 | 0.001001 | 0                | 0.000222 | 0.000222 | 0.000445 | 0        | 0.002223 |          |           |
| <i>C. persacillata</i>                  | 0                | 0        | 0        | 0.000111 | 0                | 0        | 0        | 0        | 0        | 0.000111 |          |           |
| <i>A. nitroceus</i>                     | 0.000222         | 0.000778 | 0.000222 | 0        | 0                | 0.000111 | 0        | 0.000333 | 0.000111 | 0.001777 |          |           |
| <i>A. jamaicensis</i>                   | 0.010458         | 0.002892 | 0.000222 | 0.003671 | 0.001223         | 0.000333 | 0.000333 | 0.002892 | 0.000778 | 0.022802 |          |           |
| <i>A. lituratus</i>                     | 0.000222         | 0.000111 | 0        | 0        | 0                | 0        | 0        | 0        | 0        | 0.000333 |          |           |
| <i>C. villosus</i>                      | 0.000111         | 0.000111 | 0.000111 | 0.000222 | 0.000111         | 0        | 0.000111 | 0        | 0        | 0.000777 |          |           |
| <i>D. znoctis</i>                       | 0.000445         | 0.000556 | 0.000445 | 0.000111 | 0.000222         | 0.000445 | 0        | 0.000697 | 0.000333 | 0.003024 |          |           |
| <i>S. litum</i>                         | 0.000445         | 0.000111 | 0.000111 | 0        | 0                | 0        | 0        | 0.000445 | 0        | 0.001122 |          |           |
| <i>D. rotundus</i>                      | 0                | 0        | 0        | 0.000667 | 0                | 0        | 0        | 0        | 0        | 0.000667 |          |           |
| <i>D. caudata</i>                       | 0                | 0        | 0.000111 | 0        | 0                | 0        | 0        | 0        | 0        | 0.000111 |          |           |
| <i>L. nitroceus</i>                     | 0.000111         | 0        | 0        | 0        | 0                | 0        | 0        | 0        | 0        | 0.000111 |          |           |
| <i>L. anthinus</i>                      | 0                | 0        | 0        | 0        | 0.000111         | 0        | 0        | 0        | 0        | 0.000111 |          |           |
| <i>R. anaeus</i>                        | 0.000445         | 0        | 0        | 0        | 0.000222         | 0        | 0        | 0        | 0        | 0.000667 |          |           |
| <i>E. hesperianus</i>                   | 0                | 0        | 0        | 0        | 0.000222         | 0        | 0        | 0        | 0        | 0.000222 |          |           |
| Suma mensual (Y)                        | 0.012981         | 0.004559 | 0.001555 | 0.006336 | 0.002333         | 0.001111 | 0.000888 | 0.004732 | 0.001333 | 0.035580 |          |           |
| ARSL                                    | 0.1038364        | 0.042597 | 0.007320 | 0.022800 | 0.028000         | 0.020000 | 0.030476 | 0.089000 | 0.024000 | 0.364830 |          |           |
| PRSP                                    | 0.0081818        | 0.006234 | 0.003660 | 0.003600 | 0.010687         | 0.008000 | 0.015238 | 0.010000 | 0.009000 | 0.073580 |          |           |
| C. Diversidad                           | Sep (92)         | Oct (92) | Ene (93) | Feb (93) | Abr (93)         | Jun (93) | Jul (93) | Ago (93) | Sep (93) | Total I  |          |           |
| Shannon-Wiener (H')                     | 1.154            | 1.614    | 2.510    | 2.020    | 2.293            | 1.548    | 1.906    | 1.740    | 1.551    | 2.148    |          |           |
| Over. máxima (H <sub>max</sub> )        | 3.170            | 2.585    | 2.907    | 3.170    | 3.000            | 2.000    | 2.000    | 2.322    | 2.000    | 4.322    |          |           |
| Equitatividad (H'/H <sub>max</sub> )    | 0.367            | 0.924    | 0.930    | 0.637    | 0.764            | 0.923    | 0.953    | 0.750    | 0.775    | 0.497    |          |           |
| Prueba de Hutchinson                    | Sep (92)         | Oct (92) | Ene (93) | Feb (93) | Abr (93)         | Jun (93) | Jul (93) | Ago (93) | Sep (93) | Total I  |          |           |
| g.I.V                                   | 4.48             | 1.51     | 4.23     | 2.93     | 2.8              | 2.02     | 2.06     | 2.11     | 1.967    | 4.42     |          |           |
| Sep (92)                                | 14.3             | 4.48     | 2.7      | 1.25     | 1.59             | 0.635    | 0.754    | 0.411    | 0.149    | 2.02     |          |           |
| Ene (93)                                | 55               | 49       | 4.46     | 1.61     | 0.688            | 1.9      | 1.67     | 2.48     | 2.33     | 1.48     |          |           |
| Feb (93)                                | 196              | 39       | 5.5      | 4.48     | 0.544            | 0.484    | 0.303    | 0.927    | 1.12     | 0.489    |          |           |
| Abr (93)                                | 59               | 77       | 5.2      | 7.2      | 4.48             | 0.932    | 0.822    | 1.35     | 1.18     | 3.388    |          |           |
| Jun (93)                                | 39               | 36       | 2.4      | 1.5      | 4.7              | 4.46     | 0.142    | 3.305    | 0.653    | 0.978    |          |           |
| Jul (93)                                | 22               | 30       | 1.7      | 3        | 3.5              | 2.1      | 4.48     | 0.448    | 0.759    | 0.727    |          |           |
| Ago (93)                                | 135              | 50       | 1.3      | 7.9      | 30               | 70       | 5        | 4.48     | 0.486    | 1.72     |          |           |
| Sep (93)                                | 4                | 9        | 1.5      | 3        | 13               | 13       | 5        | 4        | 1.58     | 4.48     |          |           |
| Total g.I.                              | 426              | 162      | 56       | 224      | 34               | 40       | 32       | 159      | 48       | 4.48     |          |           |
| D. Dominancia                           | valor del índice | 85.97902 | 80.50011 | 50.03215 | 73.71411         | 81.93742 | 70.02700 | 52.50000 | 74.42493 | 83.34584 | 73.14780 |           |

restantes. La curva inició su asintota al alcanzar las 19 especies en la noche decimo quinta acumulada de muestreo.

Los valores obtenidos de abundancia relativa para cada especie de la comunidad quirópteros a través del tiempo (ARSP) y en total para cada salida (ARSL), fueron dependientes del mes de muestreo ( $\chi^2 = 331.746$ ,  $g.l. = 152$ ,  $P < 0.001$ ;  $\chi^2 = 21.182$ ,  $g.l. = 8$ ,  $P < 0.010$ , respectivamente), encontrándose diferencias significativas (Hipótesis 5) (Cuadro 6-B). Los distintos meses en que se efectuaron las capturas, representan diferentes tiempos ecológicos, durante los cuales las condiciones climáticas son distintas. Esto se refleja al analizar la fluctuación mensual de la abundancia relativa de la comunidad, con respecto al aporte de precipitación, obteniendo un patrón general acoplado con la estacionalidad climática de la zona, con sus valores más altos a finales de la época de lluvias y a principios de secas.

En septiembre y octubre de 1992, y agosto de 1993, se registró una mayor abundancia relativa, con aporte promedio de lluvia mayor a 100 mm. En enero de 1993, cuando la precipitación promedio fue de 72.45 mm, se registró la menor abundancia relativa de la comunidad de quirópteros (Figura 11). El esfuerzo de captura fue mayor en enero y febrero de 1993 (1912.5 y 2500 MxH, respectivamente). Sin embargo, la mayor abundancia relativa de murciélagos se presentó en septiembre de 1992 y agosto de 1993 ( $10 \times 10^{-2}$  y  $86 \times 10^{-3}$  individuos por MxH, respectivamente). El menor esfuerzo de captura ocurrió en julio (262.5

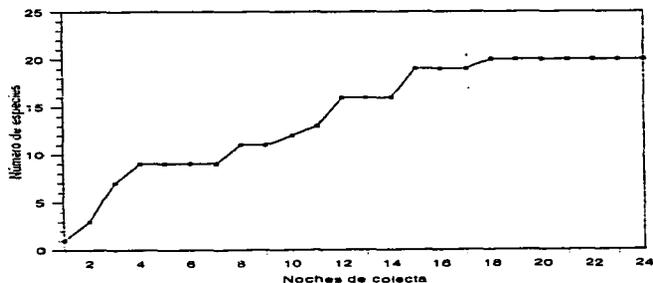


Figura 12. Curva de acumulación de especies capturadas por noche trabajada en el NE de la Península de Yucatán. La curva inicio su asintota al alcanzar las 19 especies de quirópteros en la noche decimo quinta acumulada de muestreo.

MxH). Sin embargo, la menor abundancia se registró en enero ( $73 \times 10^{-4}$  individuos por MxH). El esfuerzo en relación al registro de especies, mostró que al menor esfuerzo (julio), se representó la mayor captura de especies por metro de red por hora ( $15 \times 10^{-3}$  especies por MxH), mientras que enero y febrero mostraron la menor proporción ( $3 \times 10^{-3}$  especies por MxH).

En el NE de la Península de Yucatán, existe una especie que domina claramente a la comunidad: *Artibeus jamaicensis*. Los individuos de esta especie representaron el 64% del total de murciélagos capturados, con un total de individuos por MxH de  $22 \times 10^{-3}$ , fluctuando de  $22 \times 10^{-5}$  a  $104 \times 10^{-4}$  ejemplares por MxH. El histograma de abundancias relativas muestra que *D. phaeotis*, *G. soricina*, *A. intermedius* y *S. lilium*, son las especies que dominan en segundo término (Figura 13-A). En conjunto, los individuos capturados de estas especies representaron el 23%, con un total de número de individuos por MxH de  $32 \times 10^{-4}$  a  $11 \times 10^{-4}$ . Estas cinco especies identificadas como las más abundantes, son las que precisamente se identificaron con una modalidad reproductiva poliéstrica continua. El histograma de abundancia relativa de las cinco especies más comunes, muestra fluctuaciones dentro del intervalo  $10 \times 10^{-4}$  a  $44 \times 10^{-4}$  individuos por MxH. Únicamente *A. jamaicensis* presentó un valor mayor a  $100 \times 10^{-4}$  en el mes de septiembre de 1992 y dos modas en febrero y agosto de 1993 (Figura 13-B).

Seis especies representaron el 10% del total de los ejemplares capturados, con valores de abundancia relativa entre  $2 \times 10^{-4}$  y  $7 \times 10^{-4}$  individuos por MxH. Las especies restantes únicamente representaron el 3% de los individuos capturados en todo el estudio, cuya abundancia relativa fue de  $1 \times 10^{-4}$  individuos por MxH. Esto indica la posibilidad de que las últimas especies sean raras o difíciles de registrar. Quirópteros de importancia económica, tales como *Desmodus rotundus* y *Diphylla ecaudata*, tuvieron valores de  $6 \times 10^{-3}$  y  $1 \times 10^{-4}$  individuos por MxH, respectivamente (Cuadro 6-B).

#### 3.4.2.2. Variación espacial

La diferencia existente en superficie de las formaciones vegetales, repercutió en el número de muestreos efectuados en cada una y, por consiguiente, en el esfuerzo de captura aplicado. En las formaciones selva baja caducifolia-cenotes y selva-pastizal-aguadas, se aplicó el mayor número de metros de red por hora (8225 MxH, en cada una), capturándose un total de 149 y 95 individuos pertenecientes a 18 y 16 especies, respectivamente. En el manglar-duna costera únicamente se capturaron 8 individuos de 4 especies, con el menor esfuerzo de recolecta (262.5 MxH) (Cuadro 7-A). Los valores de MxH obtenidos en cada formación vegetal, fueron utilizados para calcular las abundancias relativas de las especies.

##### a) Formación selva baja caducifolia-cenotes (SBC-C)

En esta formación, las cuatro especies con mayor abundancia relativa fueron *Artibeus jamaicensis*, *Dermanura phaeotis*, *Glossophaga soricina* y *Artibeus intermedius*, con valores de

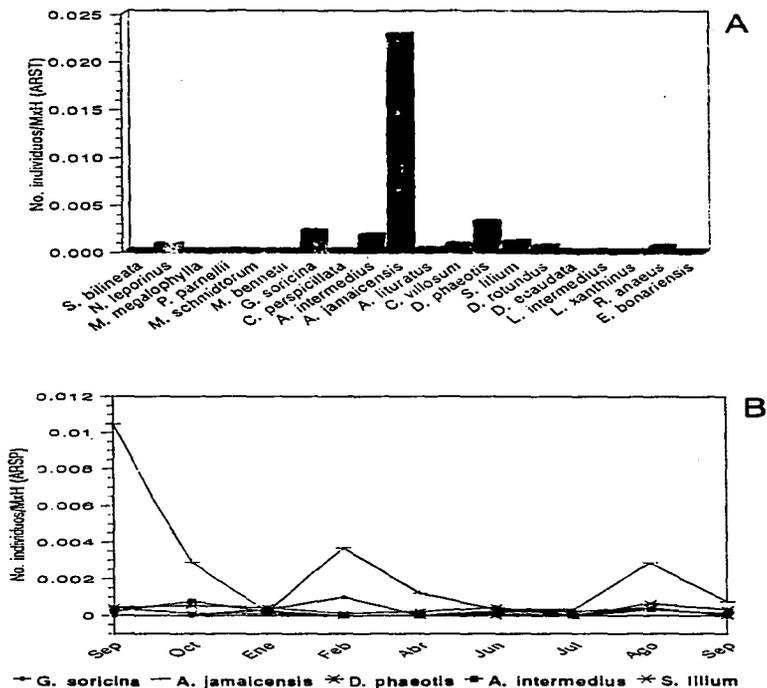


Figura 13. A) Histograma de abundancia relativa total por especie (ARST) de la comunidad de quiropteros del NE de la Península de Yucatán. B) Fluctuación de la abundancia relativa de las cinco especies más abundantes (ARSP) durante el período, septiembre de 1992 a septiembre de 1993.

$122 \times 10^{-4}$  a  $9 \times 10^{-4}$  individuos por MxH. Dos especies presentaron valores de  $3 \times 10^{-4}$  y de  $2 \times 10^{-4}$  individuos por MxH (*Sturnira lilium* y *Chiroderma villosum* y *Desmodus rotundus* y *Rhogeessa anaëus*, respectivamente). El resto de los murciélagos (10 especies) sólo representaron 7% de los ejemplares capturados (Figura 14-A). Se realizaron muestreos en 7 meses. Al igual que en el análisis temporal, el esfuerzo de captura fue mayor en enero y febrero de 1993. Sin embargo, la mayor abundancia relativa de murciélagos se presentó en septiembre de 1992 y agosto de 1993 ( $49 \times 10^{-3}$  y  $42 \times 10^{-3}$  individuos por MxH, respectivamente). El menor esfuerzo ocurrió en junio y agosto de 1993 (500 MxH); sin embargo, la menor abundancia se registró en enero ( $41 \times 10^{-4}$  individuos por MxH) (Figura 14-A). El esfuerzo de captura en relación al registro de especies, mostró que en uno de los meses de menor esfuerzo (agosto) se representó la mayor captura de especies por metro de red por hora ( $1 \times 10^{-2}$  especies por MxH), mientras que enero y febrero mostraron la menor ( $2 \times 10^{-3}$  especies por MxH) (Cuadro D del Apéndice II).

A diferencia de lo obtenido, considerando todo el periodo de estudio, la abundancia relativa a través del tiempo registrada en esta formación fue independiente del mes de muestreo ( $X^2 = 8.92419$ , *g.l.* = 6,  $P > 0.100$ ), ya que no se encontraron diferencias significativas, tanto en la abundancia total mensual, como en el esfuerzo aplicado en cada salida que incluyó a la SBC-C. En contraparte, la abundancia relativa de los 18 quirópteros aquí registrados, fue dependiente del mes de muestreo, ya que se encontraron diferencias significativas ( $X^2 = 202.672$ , *g.l.* = 102,  $P < 0.005$ ).

#### b) Formación selva-pastizal-aguada (SPA)

Las mismas especies que resultaron las más abundantes en el análisis temporal, fueron las que tuvieron los mayores valores de abundancia relativa en esta formación: *Artibeus jamaicensis*, *Dermanura phaeotis*, *Glossophaga soricina*, *Artibeus intermedius* y *Sturnira lilium*, con  $63 \times 10^{-4}$  a  $6 \times 10^{-4}$  animales por MxH, valores por debajo de los registrados en la SBC-C. La sexta especie en abundancia fue *Desmodus rotundus* con un valor inclusive mayor a los de otras especies más abundantes en la SBC-C. *Chiroderma villosum* y *Rhogeessa anaëus*, se mantuvieron con valores intermedios de abundancia. Las ocho especies restantes, representaron sólo el 8% del total de individuos capturados (Figura 14-B). Esta formación también incluyó 7 salidas. De nuevo, el esfuerzo de captura fue mayor en enero y febrero de 1993. La mayor abundancia relativa de murciélagos se presentó en septiembre de 1992 y agosto de 1993. El menor esfuerzo de captura ocurrió en junio y agosto de 1993 (500 MxH). Sin embargo, la menor abundancia se registró en enero y febrero con  $3 \times 10^{-3}$  y  $6 \times 10^{-3}$  individuos por MxH, respectivamente (Figura 14-B). La mayor captura de especies por MxH se registró en abril y la menor en febrero ( $9 \times 10^{-3}$  y  $1 \times 10^{-3}$  especies por MxH, respectivamente) (Cuadro D del Apéndice II).

Cuadro 7. Esfuerzo de captura, riqueza de especies, abundancia relativa, diversidad y dominancia de la comunidad de quiropteros por formación vegetal que ocupan en el NE de la Península de Yucatán. (SBC-C) selva baja caducifolia-cenotes, (SPA) selva-pastizal-aguadas, (SE) serras escosinas, (MAD) manglar-duna costera, (PET) peten-zacatal costero. Se indica el valor de abundancia relativa total por especie por formación (ARES-E), el total por formación vegetal (ARFV-E) y el total por especie en el paisaje (ARTO-E). PRxSP es la proporción de especies capturadas por los MxH aplicados en cada formación. La suma por formación es el valor utilizado para estimar la dominancia ( $\gamma$ ). Se aplican las mismas consideraciones presentadas en el Cuadro 6 sobre la presentación de la información.

| A. Esfuerzo de captura*              |           |          |              |          |          |                |
|--------------------------------------|-----------|----------|--------------|----------|----------|----------------|
|                                      | SBC-C     | SPA      | SE           | MAD      | PET      |                |
| Noches                               | 18        | 18       | 11           | 1        | 2        |                |
| Horas                                | 104       | 104      | 76           | 7        | 20       |                |
| metros de red                        | 550       | 550      | 350          | 37.5     | 25       |                |
| Número de redes                      | 44        | 44       | 28           | 3        | 2        |                |
| Número individuos                    | 149       | 95       | 62           | 8        | 12       |                |
| Riqueza específica                   | 18        | 16       | 11           | 4        | 4        |                |
| mt red/hora (m <sup>2</sup> h)       | 3225      | 3225     | 5350         | 262.5    | 500      |                |
| B. Abundancia relativa               |           |          |              |          |          |                |
| Especie                              | SBC-C     | SPA      | ARES-E<br>SE | MAD      | PET      | ARTO-E         |
| <i>S. bilineata</i>                  | 0,0001218 | 0,000122 | 0            | 0        | 0        | 0,0002436      |
| <i>N. leporinus</i>                  | 0,0001216 | 0,000122 | 0,000561     | 0,007619 | 0        | 0,0084233      |
| <i>M. megalophylla</i>               | 0         | 0,000122 | 0,000187     | 0        | 0        | 0,0003089      |
| <i>P. parnellii</i>                  | 0,0001216 | 0,000122 | 0            | 0        | 0        | 0,0002436      |
| <i>M. schmidtorum</i>                | 0         | 0        | 0            | 0        | 0,002000 | 0,002000       |
| <i>M. bennettii</i>                  | 0,000122  | 0        | 0            | 0        | 0        | 0,000122       |
| <i>G. soricina</i>                   | 0,0009726 | 0,000731 | 0,000748     | 0,007619 | 0        | 0,010070       |
| <i>C. perspicillata</i>              | 0,000122  | 0        | 0            | 0        | 0        | 0,000122       |
| <i>A. intermedius</i>                | 0,0009726 | 0,000730 | 0,000187     | 0        | 0,002000 | 0,003890       |
| <i>A. jamaicensis</i>                | 0,012280  | 0,006323 | 0,007850     | 0,011429 | 0,014000 | 0,0518817      |
| <i>A. lituratus</i>                  | 0,0001216 | 0,000122 | 0,000187     | 0        | 0        | 0,000430       |
| <i>C. villosus</i>                   | 0,0003647 | 0,000244 | 0,000187     | 0,003810 | 0        | 0,0046057      |
| <i>D. phaeotis</i>                   | 0,001459  | 0,001216 | 0,000748     | 0        | 0,006000 | 0,0094226      |
| <i>S. liliium</i>                    | 0,0003647 | 0,000609 | 0,000374     | 0        | 0        | 0,0013479      |
| <i>D. rotundus</i>                   | 0,0002432 | 0,000486 | 0            | 0        | 0        | 0,0007295      |
| <i>D. ecaudata</i>                   | 0,0001216 | 0,000122 | 0            | 0        | 0        | 0,0002436      |
| <i>L. intermedius</i>                | 0,0001218 | 0        | 0,000187     | 0        | 0        | 0,0003085      |
| <i>L. xanthinus</i>                  | 0,0001216 | 0,000122 | 0            | 0        | 0        | 0,0002436      |
| <i>R. anaeus</i>                     | 0,0002432 | 0,000244 | 0,000374     | 0        | 0        | 0,000861       |
| <i>E. bonariensis</i>                | 0,0001216 | 0,000122 | 0            | 0        | 0        | 0,0002436      |
| Suma por formación ( $\gamma$ )      | 0,0181163 | 0,011559 | 0,011589     | 0,030477 | 0,024000 | 0,0957414      |
| ARFV-E                               | 0,147730  | 0,102128 | 0,066327     | 0,030476 | 0,024000 |                |
| PRxSP                                | 0,0403131 | 0,040850 | 0,022121     | 0,015238 | 0,008000 |                |
| C. Diversidad                        |           |          |              |          |          |                |
| Shannon-Wiener (H')                  | 2,006     | 2,527    | 1,903        | 1,906    | 1,551    | 2,397          |
| Diver. máxima (H <sub>max</sub> )    | 4,170     | 4,000    | 3,459        | 2,000    | 2,000    | 4,322          |
| Equitatividad (H'/H <sub>max</sub> ) | 0,481     | 0,632    | 0,550        | 0,953    | 0,776    | 0,555          |
| Prueba de Hutcheson<br>g.IV          | SBC-C     | SPA      | SE           | MAD      | PET      | Total $\gamma$ |
| SBC-C                                | 2,39      | 1,85     | 0,317        | 0,274    | 1,13     | 1,1            |
| SPA                                  | 272       | 2,39     | 1,85         | 1,66     | 2,37     | 1,12           |
| SE                                   | 224       | 195      | 2,39         | 0,088    | 0,797    | 1,2            |
| MAD                                  | 39        | 31       | 16           | 2,39     | 0,756    | 1,04           |
| PET                                  | 48        | 6        | 14           | 15       | 2,39     | 1,87           |
| Total g.I.                           | 548       | 367      | 246          | 32       | 48       | 2,39           |
| D. Dominancia                        |           |          |              |          |          |                |
| Valor del índice                     | 75,839037 | 65,2219  | 74,19104     | 52,49959 | 83,33333 |                |

\* Existieron localidades que fueron muestreadas en más de una ocasión y otras una vez. Asimismo, hubo sitios de muestreo con más de una formación vegetal y otros con solo una. En estos casos, es necesario establecer valores de corrección para cuantificar el esfuerzo de captura.

La abundancia relativa a través del tiempo fue independiente del mes de muestreo ( $\chi^2=2.82034$ ,  $g.l.=6$ ,  $P>0.100$ ), ya que tampoco se encontraron diferencias significativas, tanto en la abundancia total mensual como en el esfuerzo aplicado por salida. En contraparte, la abundancia relativa de las 16 especies registradas fue dependiente del mes, ya que se encontraron diferencias significativas ( $\chi^2=130.899$ ,  $g.l.=90$ ,  $P<0.005$ ).

#### c) Formación selvas espinosas (SE)

En las selvas espinosas, la especie más abundante también fue *Artibeus jamaicensis* y en segundo término *Glossophaga soricina* y *Dermanura phaeotis*. *Noctilio leporinus* alcanzó sus valores más elevados con  $5 \times 10^{-5}$  individuos por MxH, seguida de *Sturnira lilium* y *Rhogeessa aeneus*. El 8% de los murciélagos capturados en selvas espinosas perteneció a cinco especies (Figura 14-C). Cinco salidas incluyeron localidades con este tipo de vegetación. En el mes de febrero de 1993 se aplicó el mayor esfuerzo de captura y en junio y agosto, el menor. La mayor abundancia relativa se obtuvo en septiembre de 1992 y agosto de 1993 con  $32 \times 10^{-3}$  y  $20 \times 10^{-3}$  individuos por MxH, respectivamente. La menor abundancia se registró en junio de 1993 con  $2 \times 10^{-3}$  animales por MxH, correspondiendo a uno de los meses en donde se aplicó menor esfuerzo (Figura 14-C). La mayor captura de especies por MxH se registró en agosto y la menor en febrero y junio (Cuadro D del Apéndice II).

La abundancia relativa a través del tiempo fue independiente del mes de muestreo ( $\chi^2=5.06703$ ,  $g.l.=4$ ,  $P>0.100$ ), ya que no se encontraron diferencias significativas en la abundancia mensual y en el esfuerzo de recolecta aplicado por salida. Sin embargo, la abundancia relativa de las 11 especies, sí fue dependiente del mes de muestreo, encontrándose diferencias significativas ( $\chi^2=109.826$ ,  $g.l.=40$ ,  $P<0.005$ ).

#### d) Formaciones peten-zacatal (PET) y manglar-duna costera (MAD)

Ambas formaciones vegetales son costeras y componen los humedales del NE de Yucatán. La especie con mayor abundancia relativa fue *Artibeus jamaicensis*. En el PET, *Dermanura phaeotis* representó el 25% de los individuos capturados y *Artibeus intermedius* y *Micronycteris schmidtorum* el 17% del total. Esta última especie, únicamente se registró en este habitat, en donde tuvo un valor de abundancia de  $2 \times 10^{-3}$  animales por MxH. En el MAD, *Noctilio leporinus* y *Glossophaga soricina* presentaron un valor de abundancia de  $7 \times 10^{-3}$  individuos por MxH, mientras *Chiroderma villosum*, sólo representó el 13% de los individuos de todas las especies. No se obtuvo información temporal de la abundancia de la comunidad de quirópteros en estas formaciones (Cuadro D del Apéndice II).

#### 3.4.2.3. Paisaje

Para obtener la abundancia relativa de las especies a nivel paisaje (ARTO-E), fue necesario cuantificar el efecto debido al desigual esfuerzo aplicado por formación vegetal (Cuadro 7-A).

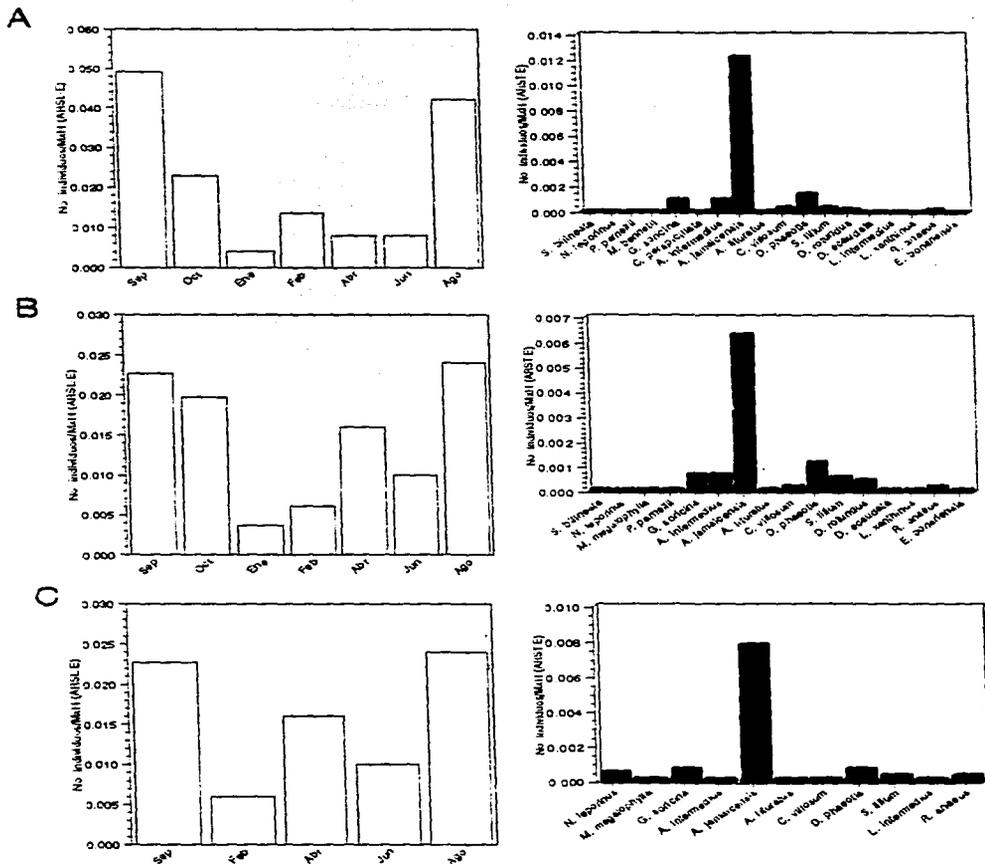


Figura 14. Abundancia relativa de la comunidad de quirópteros por formación vegetal. En la izquierda se muestra la fluctuación temporal de la abundancia relativa por formación (ARSL-E) y en la derecha los histogramas de abundancia relativa total por especie en cada formación (ARST-E). A) selva baja caducifolia-cenotes, B) selva-pastizal-aguadas y C) selvas espinosas. Para el peten-zacatal y manglar-duna, véase el Cuadro D del Apéndice II.

Esto se logró mediante la división del número de individuos capturados por especie en cada mes, entre los metros de red por hora (MxH) aplicados por formación vegetal, en lugar de dividirlo entre los MxH totales del estudio. Los valores de abundancia relativa total para cada formación (ARFV-E) (Cuadro 7-B) se obtuvieron de la sumatoria del número de individuos capturados en cada mes entre los metros de red por hora por salida.

La abundancia relativa total de la comunidad de quirópteros resultó ser dependiente de la formación vegetal que ocupan ( $X^2= 14.5668$ ,  $g.l.= 4$ ,  $P < 0.010$ ), a diferencia de lo obtenido de forma independiente por formación vegetal. Esto podría interpretarse únicamente como resultado del desigual esfuerzo de recolecta aplicado. Sin embargo, al poner a prueba los valores de abundancia relativa de cada especie de murciélago registrada por formación vegetal, también se encontraron diferencias significativas ( $X^2= 596.689$ ,  $g.l.= 76$ ,  $P < 0.005$ ). Esto sugiere la existencia de una relación dependiente entre la abundancia de las especies y la formación vegetal que ocupan (Hipótesis 6).

La SBC-C registró la mayor abundancia relativa ( $147 \times 10^{-3}$  individuos por MxH) y el PET y el MAD, la menor ( $24 \times 10^{-4}$  y  $30 \times 10^{-3}$  animales por MxH, respectivamente) (Figura 15) (Cuadro 7-B, Figura 15-B), encontrándose diferencias significativas entre la abundancia de las especies registradas en ambas formaciones. Entre las abundancias de los quirópteros registrados en el PET y en el MAD, no existen diferencias ( $U= 5$ ,  $P= 0.1142$ ) como tampoco entre las abundancias de las especies de la SBC-C y de la SPA ( $Z= -0.2415$ ,  $Z \geq 1.96$ ,  $P= 0.05$ ) y de la SBC-C y de las SE ( $Z= -1.7079$ ,  $Z \geq 1.96$ ,  $P= 0.05$ ) (Hipótesis 7a). Con estos datos, las SE tienden hacia una mayor abundancia que las formaciones costeras y hacia una menor con respecto a las sureñas ( $Z= -1.7079$ ,  $Z < -1.645$ ,  $P= 0.05$ ) de tal forma que se mantienen en un punto intermedio (Hipótesis 7b).

El esfuerzo de captura en relación al registro de especies, mostró que en las formaciones vegetales en donde se aplicó el menor esfuerzo (MAD y PET) se presentó la mayor captura de especies por metro de red por hora ( $15 \times 10^{-3}$  y  $8 \times 10^{-3}$  por MxH, respectivamente), mientras que en la SPA, una de las formaciones en donde se aplicó el mayor esfuerzo, mostró menor proporción de especies por MxH ( $1 \times 10^{-3}$ ).

En el análisis global espacial, las tres especies con mayor número de individuos por MxH, resultaron ser las mismas que en el análisis temporal: *Artibeus jamaicensis*, *Dermanura phaeotis* y *Glossophaga soricina*. Algunas especies de las que se capturaron menos individuos con respecto a otras (P.ej. *Noctilio leporinus* y *Chiroderma villosum* contra *Artibeus intermedius* y *Sturmira lilium*), obtuvieron valores de abundancia relativa mayores. Asimismo, especies con un sólo animal capturado en una única formación vegetal (*Micronycteris schmidtorum*), tuvieron valores mayores que especies representadas con igual o mayor número de individuos, pero con una distribución asignada más amplia (P. ej. *Mimon bennetti*, *Carollia perspicillata* y

*Rhogeessa anaeus*). Lo anterior sugiere que el valor de corrección es un buen indicador para analizar las fluctuaciones espacio-temporales y que el procedimiento para obtener las abundancias de las especies cuantificando los MxH aplicados por formación, es recomendable. Entre las especies de importancia económica *Desmodus rotundus* fue más abundante en la SPA que en la SBC-C y, a su vez, más abundante que la otra especie hematófaga: *Diphylia ecaudata*.

### 3.4.3. Diversidad

#### 3.4.3.1. Variación temporal

El análisis temporal de la diversidad arrojó un valor total del índice de Shannon-Wiener ( $H'$ ) de 2.146 bits por individuo, fluctuando de 2.610 a 1.164 en los meses de enero de 1993 y septiembre de 1992, respectivamente (Figura 11). La diversidad en condiciones de igualdad máxima ( $H_{max}$ ), es decir, suponiendo que todas las especies de la muestra tuvieran las mismas abundancias, tuvo un valor total de 4.322, siendo septiembre de 1992 y febrero de 1993, los meses con mayores valores, y junio, julio y septiembre de 1993 los menores.

El mes en donde se registró la mayor diversidad (enero), fue el que presentó menor abundancia relativa (animales por MxH) y menor número de especies por MxH. Sin embargo, estuvo entre los meses en donde se registró un valor de equitatividad elevado (0.930). El mes con menor diversidad (septiembre de 1992) registró la mayor riqueza específica y la mayor abundancia relativa, pero con una equitatividad reducida (0.367), indicando la presencia de una especie muy abundante y la repartición desproporcional de los individuos (Cuadro 6).

El mes menos diverso (septiembre de 1992) fue significativamente diferente del total ( $t= 4.42$ ,  $g.l.= 426$ ,  $P < 0.005$ ), mientras que entre el mes con mayor diversidad (enero) y el total estimado, no existieron diferencias significativas ( $t= 1.48$ ,  $g.l.= 56$ ,  $P > 0.05$ ) (Cuadro 6-C). Considerando las muestras de forma independiente, el valor mínimo de diversidad fue diferente del máximo ( $t= 4.23$ ,  $g.l.= 55$ ,  $P < 0.005$ ) (Hipótesis 8). En los meses de mayor diversidad (enero, febrero y abril), se registró un aporte promedio de lluvia menor a 100 mm, mientras que en los meses menos diversos (septiembre y octubre de 1992 y septiembre de 1993), la precipitación mensual promedio fue mayor a dicho valor (Figura 11).

#### 3.4.3.2. Variación espacial

##### a) Diversidad alfa

El análisis espacial de la diversidad alfa de la comunidad de quirópteros, considerando en su conjunto a las cinco formaciones vegetales con distribución en el NE de la Península de Yucatán, arrojó un valor del índice de Shannon-Wiener ( $H'$ ) de 2.397 con una  $H_{max}$  de 4.322 que fue idéntica a la obtenida en el análisis temporal. Esto era esperado, ya que para ambos

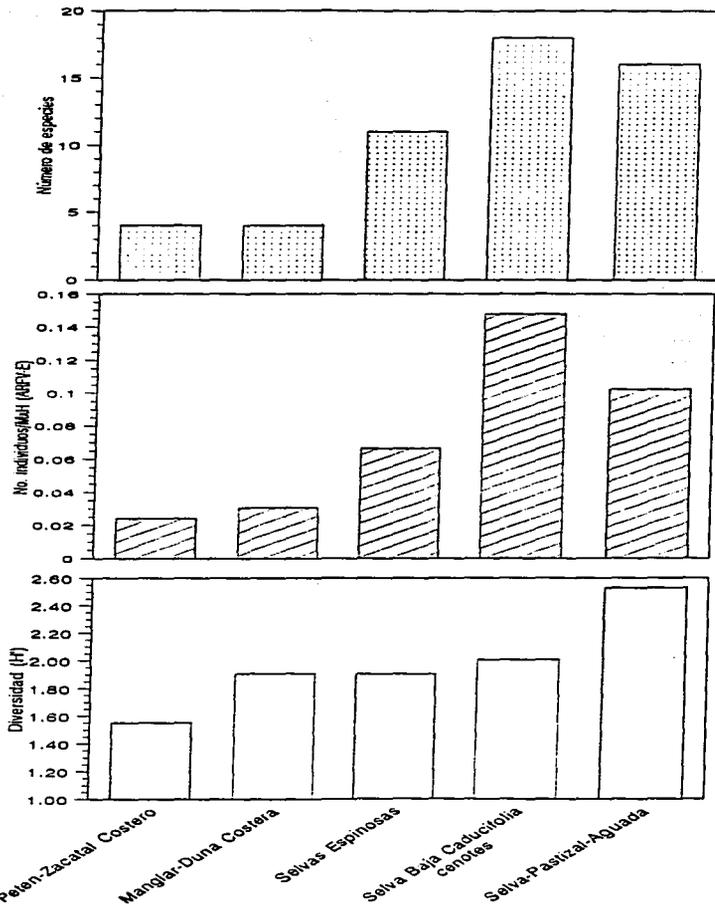


Figura 15. Riqueza específica, abundancia relativa y diversidad de la comunidad de quirópteros por formación vegetal del NE de la Península de Yucatán.

casos se utilizó la misma muestra de la comunidad, al mismo tiempo sugiere una adecuación acertada obtenida con el valor de corrección, considerando el esfuerzo de captura por mes y por formación vegetal, para establecer la abundancia de las especies de murciélagos.

Las formaciones vegetales con mayores valores de  $H'$  fueron la SPA y la SBC-C con 2.527 y 2.006 bits por individuo, respectivamente y el PET la menor con una  $H'$  de 1.555 (Figura 15). Los máximos y mínimos estimados corresponden con la mayor y menor riqueza específica y abundancia relativa. La diversidad muestra un ascenso de acuerdo al gradiente norte-sur de distribución de las formaciones vegetales del NE de la Península de Yucatán que apoya la hipótesis sobre la continuidad del habitat. La mayor diversidad posible bajo condiciones de igualdad máxima ( $H_{max}$ ) se presentó en la SBC-C (4.170) y la menor (2.000) correspondió a las formaciones consideradas como humedales: MAD y PET. La mayor equitatividad se registró en el MAD (0.953), que a pesar de albergar menos de un cuarto de las especies, mantuvo una repartición uniforme de los individuos. En contraparte, la SBC-C, donde existe mayor dominancia, obtuvo la menor equitatividad (0.481). Todas las formaciones vegetales no presentaron diferencias significativas con respecto del total ( $t= 1.04$  a  $1.2$ ,  $g.l.= 32$  a  $548$ ,  $P> 0.05$ ), con excepción del PET que registró una  $H'$  significativamente diferente ( $t= 1.87$ ,  $g.l.= 48$ ,  $P< 0.05$ ) (Cuadro 7-C) (Hipótesis 8).

En un gradiente norte-sur, la diversidad de las formaciones norteñas consideradas como humedales (MAD y PET) y las SE, también resultaron ser diferentes a la formación más sureña: SPA ( $t= 1.66$ ,  $g.l.= 31$ ,  $P< 0.05$ ;  $t= 2.37$ ,  $g.l.= 6$ ,  $P< 0.010$ ;  $t= 1.85$ ,  $g.l.= 195$ ,  $P< 0.05$ , respectivamente). Sin embargo, entre la diversidad de la comunidad de quirópteros estimada para las formaciones vegetales costeras (MAD y PET) no existen diferencias ( $t= 0.756$ ,  $g.l.= 15$ ,  $P> 0.10$ ), como tampoco las hay entre estas y la formación intermedia de SE ( $t= 0.088$  y  $0.797$ ,  $g.l.= 16$  y  $14$ , respectivamente, ambas con  $P> 0.10$ ) (Hipótesis 9). Resaltan los valores obtenidos en la formación SPA ( $H'= 2.527$  y  $HH_{max}= 4.000$ ), los cuales están influenciados por la presencia limitrofe constante de la SBC-C, ya que no existen diferencias significativas entre las  $H'$  estimadas para ambas ( $t= 1.85$ ,  $g.l.= 272$ ,  $P> 0.025$ ) (Hipótesis 9).

#### b) Diversidad beta

Se ha presentado evidencia sobre la existencia de un gradiente norte-sur en la distribución de las formaciones vegetales del NE de la Península, así como pruebas del aumento de complejidad en la estructura y diversidad de la comunidad de quirópteros que albergan. Sin embargo, era necesario cuantificar el recambio de las especies en dicho gradiente. Entre los valores de diversidad beta del índice de Whittaker para la comunidad de quirópteros que habitan en las formaciones vegetales distribuidas en el gradiente en sentido norte-sur (manglar-duna costera, peten-zacatal, selvas espinosas, selva baja caducifolia-cenotes y

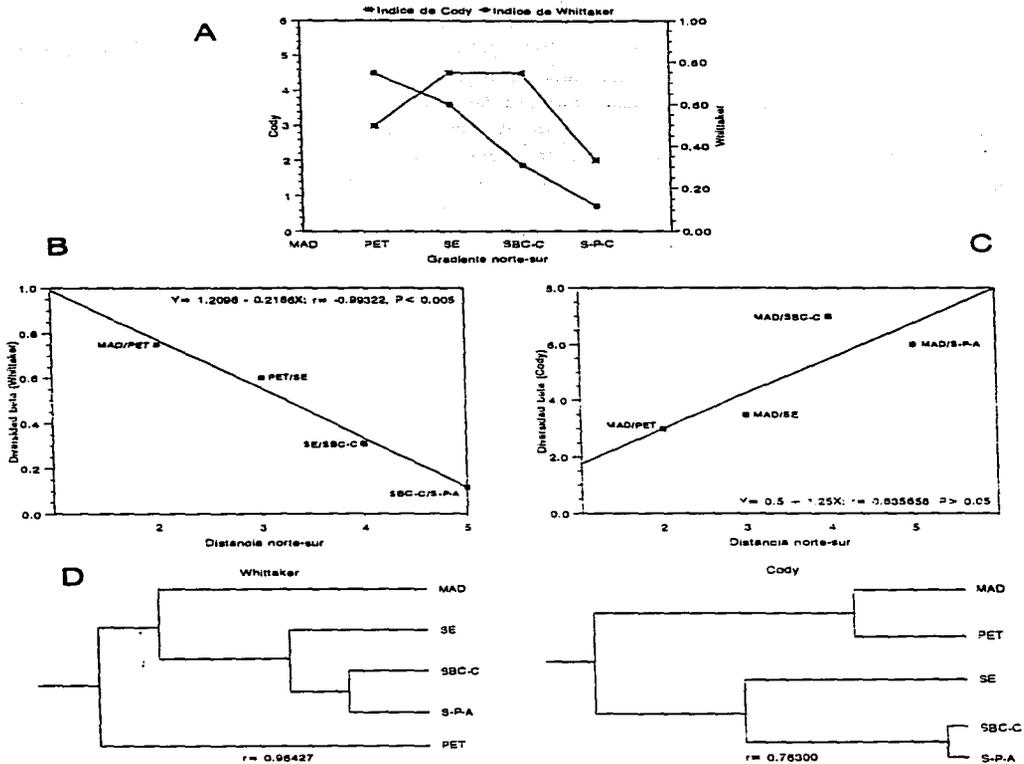


Figura 16. Diversidad beta de la comunidad de quirópteros en el gradiente de distancia norte-sur de la distribución de las formaciones vegetales que ocupan en el NE de la Península de Yucatán. Se indican los resultados con el índice de Whittaker y con el índice de Cody. A) Tasas de recambio de especies, B) Efecto de la distancia sobre la tasa de recambio al considerar la continuidad de los habitats, C) Efecto de la distancia sobre la tasa de recambio al considerar, de forma pareada, la formación extrema del gradiente (MAD) con cada una de las otras que lo componen, D) Similitud entre las formaciones vegetales con base en las tasas de recambio de quirópteros de forma pareada. Los dendrogramas se obtuvieron con el método de UPGMA. El significado de las siglas se indica en los Cuadros 7 y 8.

selva-pastizal-aguada con siglas MAD, PET, SE, SBC-C y SPA, respectivamente), existe una correlación lineal inversa significativa y una correlación lineal directa en un sentido sur-norte ( $r = -0.99322$ ,  $g.l. = 3$ ,  $P < 0.005$ ) (Hipótesis 10). El gradiente explicó el 98% ( $r^2 = 98.65$ ) de la variación en la diversidad beta de la comunidad de quirópteros (Figura 16-B).

Con el índice de Cody, el mayor número de especies ganadas y perdidas, se da en la transición de las formaciones consideradas como humedales y las SE y entre las SE y la SBC-C (4.5 especies en ambos casos). El menor se presentó entre las formaciones consideradas netamente como humedales y entre las formaciones más sureñas (3 y 2 especies, respectivamente) (Figura 16-A). Esto también sustenta la hipótesis 8.

Los dendrogramas (Figura 16-D) muestran la similitud existente entre las formaciones vegetales con base en las tasas de recambio de especies de la comunidad de quirópteros de forma pareada. Con ambos índices, las formaciones más semejantes fueron la SBC-C y la SPA y estas a su vez formaron un grupo con las SE, de tal forma que las formaciones más norteñas y secas siempre se agrupan. Con Whittaker, el MAD se unió con las formaciones norteñas y el PET se separó del resto de las formaciones. Sin embargo, con Cody estas dos últimas formaron un grupo afín, observándose un claro gradiente norte-sur (Figura 16-C). Debido a que los dendrogramas obtenidos con cada índice de diversidad beta muestran arreglos semejantes y a que los coeficientes cofenéticos de correlación ( $r$ ) son altos (Whittaker = 0.96427, Cody = 0.76300), ambos métodos tienen un elevado grado de certidumbre para cuantificar los agrupamientos obtenidos entre las formaciones vegetales de acuerdo al recambio de especies de murciélagos que las ocupan.

Para que cada par de sitios representen distancias mayores con respecto al inicio del gradiente, se comparó la formación extrema norteña con cada una de las otras formaciones (Hipótesis 10). De esta forma, entre los valores obtenidos con el índice de Cody existe una relación lineal directa y lineal inversa, según el sentido del gradiente (sur-norte o norte-sur) ( $r = +0.835658$ ,  $g.l. = 3$ ). Sin embargo, la correlación existente no fue estadísticamente significativa ( $r^2 = 69.83$ ,  $P > 0.05$ ), a pesar de que el gradiente explicó aproximadamente el 70% de la variación en la diversidad beta de la comunidad de quirópteros (Figura 16-D).

El índice de Whittaker arrojó un valor aparentemente contradictorio, el cual debe ser interpretado con cautela, ya que está sobreestimado por no considerarse las especies ganadas y perdidas (0.750 del Cuadro 8-A). Esto es debido a que en las formaciones MAD y PET existen 4 especies en cada una, de las cuales 3 especies de la primera están ausentes en la segunda y 3 especies de la segunda están ausentes en la primera. De esta forma, el total de las especies en ambas formaciones es igual a 7 con un promedio de 4 ( $X = n_1 = n_2$ ). Para casos similares, se recomienda la estimación de beta con el índice de Cody, ya que se

realiza con mayor precisión por considerar la pérdida y ganancia de especies entre dos habitats.

### c) Diversidad gama

Como una medida de la heterogeneidad del NE de la Península de Yucatán, se obtuvo la relación entre las diversidades alfa, beta y gama. Los elementos analizados, están expresados bajo la siguiente ecuación:

$$20 \text{ especies} = 10.6 \times 0.3773584^{\text{habitats}^{-1}} \times 5$$

En este estudio, habitats es igual a formaciones vegetales. En el Cuadro 8-B se presenta una comparación de la diversidad gama obtenida con datos de otros autores en regiones del neotrópico.

## 3.4.4. Dominancia

### 3.4.4.1. Variación temporal

Entre los valores del índice de dominancia y los valores de diversidad por mes, existe una correlación lineal inversa significativa ( $r = -0.891361$ ,  $g.l. = 8$ ,  $P < 0.005$ ) (Hipótesis 11). La diversidad mensual explicó aproximadamente el 80% ( $r^2 = 79.45$ ) de la variación en la dominancia mensual de la comunidad de quirópteros. El mes con mayor diversidad fue el menos dominante y viceversa, el mes con mayor dominancia fue el menos diverso (Cuadro 6-D), de tal forma, que las curvas de diversidad y dominancia son una la imagen opuesta de la otra (Figura 17-A).

En contraparte, entre la dominancia y la riqueza de especies por mes, no se observó correlación alguna ( $r = 0.0206529$ ,  $g.l. = 8$ ,  $P > 0.10$ ). Para esta muestra la riqueza de especies no explicó porcentajes significativos de la variación mensual en la dominancia. La dominancia de la comunidad de quirópteros mensual se correlacionó en menor grado con la abundancia relativa registrada por mes y con menor significancia que la resultante con la diversidad ( $r = 0.722984$ ,  $g.l. = 8$ ,  $P < 0.05$ ). La abundancia relativa mensual explicó el 52% ( $r^2 = 52.27$ ) de la variación en la dominancia mensual de la comunidad de quirópteros (Hipótesis 11) (Figura 18).

### 3.4.4.2. Variación espacial

Entre los valores del índice de dominancia y los valores de diversidad por formación vegetal, existe una correlación lineal inversa aunque sin significancia estadística ( $r = -0.675619$ ,  $g.l. = 4$ ,  $P > 0.05$ ) (Hipótesis 11). La diversidad espacial explicó el 46% ( $r^2 = 45.65$ ) de la variación en la dominancia de la comunidad de quirópteros por formación. La formación vegetal con mayor dominancia fue la menos diversa. Sin embargo, la formación con mayor diversidad fue una de la menos dominantes, saliéndose del patrón el MAD (Cuadro 7-D; Figura 17-B).

La dominancia y la riqueza de especies por formación vegetal, no presentaron una fuerte correlación ( $r = -0.559546$ ,  $g.l. = 4$ ,  $P > 0.05$ ), de tal forma que la riqueza de especies no

Cuadro 8. Diversidad beta y gama de la comunidad de quirópteros por formación vegetal que ocupan en el NE de la Península de Yucatán. En el recambio de especies se considera un gradiente de distancia de norte-sur: (MAD) Manglar-duna costera, (PET) Peten-zacatal costero, (SE) Selvas espinosas, (SBC-C) Selva baja caducifolia-cenotes, (SPA) Selva-pastizal-aguada. Véase sección 3.3.2.4.

| A. Diversidad beta |                     |       |       |       |       |
|--------------------|---------------------|-------|-------|-------|-------|
|                    | Indice de Whittaker |       |       |       |       |
|                    | MAD                 | PET   | SE    | SBC-C | SPA   |
| MAD                | 0,000               | 0,750 | 0,467 | 0,636 | 0,600 |
| PET                |                     | 0,000 | 0,600 | 0,727 | 0,700 |
| SE                 |                     |       | 0,000 | 0,310 | 0,259 |
| SBC-C              |                     |       |       | 0,000 | 0,118 |
| SPA                |                     |       |       |       | 0,000 |
|                    | Indice de Cody      |       |       |       |       |
|                    | MAD                 | PET   | SE    | SBC-C | SPA   |
| MAD                | 0,0                 | 3,0   | 3,5   | 7,0   | 6,0   |
| PET                |                     | 0,0   | 4,5   | 8,0   | 7,0   |
| SE                 |                     |       | 0,0   | 4,5   | 3,5   |
| SBC-C              |                     |       |       | 0,0   | 2,0   |
| SPA                |                     |       |       |       | 0,0   |

| B. Diversidad gama   |   |
|--|---|
| 1. Este estudio  | 20 especies = $10.6 \times 0.3773584^{\text{habitats}^{-1}} \times 5$     |
| 2. Chamela, Jalisco (Ceballos y Miranda, 1986)                                   | 33 especies = $25.6 \times 0.1609756^{\text{habitats}^{-1}} \times 8$     |
| 3. Chamela, Jalisco (Briones-Salas, 1996)  | 33 especies = $29.5 \times 0.559322^{\text{habitats}^{-1}} \times 2$      |
| 4. Corredor Cancun-Tulum, Quintana Roo (López-González, 1991)                    | 22 especies = $5.5 \times 0.5^{\text{habitats}^{-1}} \times 8$            |
| 5. Tabasco y Campeche (Cuadro 8, p. 180, Sánchez y Romero, 1995)                 | 26 especies = $8.833333 \times 0.490566^{\text{habitats}^{-1}} \times 6$  |
| 6. Sierra de la Laguna, B.C. Sur (Cuadro 2, p. 214, Galina <i>et al.</i> , 1988) | 16 especies = $12.33333 \times 0.4324324^{\text{habitats}^{-1}} \times 3$ |
| 7. Sierra Mixteca Alta, Oaxaca (García, 1997)                                    | 18 especies = $7.0 \times 0.6428571^{\text{habitats}^{-1}} \times 4$      |

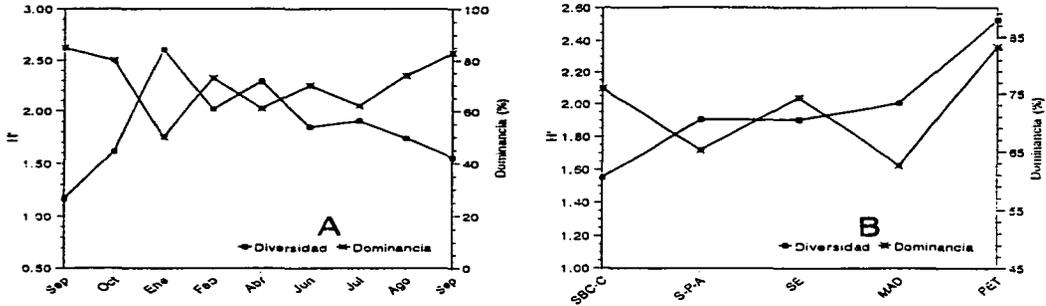


Figura 17. Dominancia y diversidad de la comunidad de quirópteros del NE de la Península de Yucatán. A) Fluctuación temporal durante el período, septiembre de 1992 a septiembre de 1993. B) En relación al gradiente de distribución de las formaciones vegetales norte-sur. Nótese que las curvas son una imagen opuesta de la otra. El significado de la siglas se indica en el texto y en los Cuadros 6 y 7.

explicó porcentajes significativos de la variación espacial en la dominancia. Sin embargo, muestra un patrón general inverso. Entre la dominancia y la abundancia relativa registrada en cada una, se observó una correlación directa ( $r = 0.810369$ ,  $g.l. = 4$ ), pero sin significancia estadística ( $r^2 = 65.67$ ,  $P > 0.05$ ), a pesar de que la abundancia relativa explicó aproximadamente el 66% de la variación en la dominancia de la comunidad de quirópteros en cada formación vegetal (Hipótesis 11) (Figura 18).

### 3.5. Discusión

#### 3.5.1. Ubicación zoogeográfica del NE de la Península de Yucatán

El número de especies registrado representa el 58%, 37% y 15% de los quirópteros con distribución en Yucatán, Península de Yucatán y México, respectivamente (Cervantes *et al.*, 1994; Ramírez-Pulido *et al.*, 1996; Sosa-Escalante, *in litt.*; Sosa-Escalante y Hernández, 1995). Es importante realizar una ubicación precisa, sobre lo que representan dichos porcentajes:

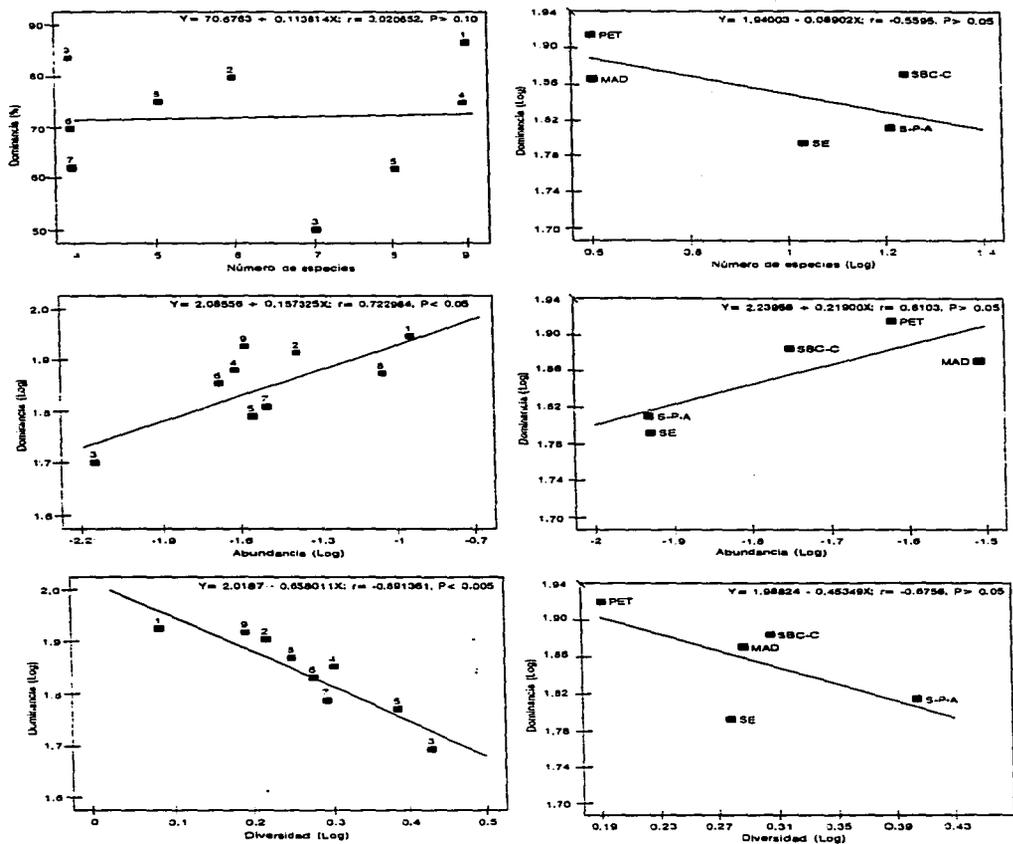


Figura 18. Comparación espacio-temporal de la dominancia en la comunidad de quirópteros del NE de la Península de Yucatán. De arriba hacia abajo, se muestran las líneas de regresión con la riqueza específica, abundancia relativa y diversidad. En la izquierda, se presentan las asociaciones en el tiempo y en la derecha en el espacio. Los números son los nueve meses de muestreo de forma correlativa de septiembre 1992 a septiembre 1993 (véase Cuadro 6). Las claves de las formaciones vegetales son las mismas que en el Cuadro 7.

1) A una escala macrogeográfica, el número de especies de quirópteros registrado en el NE de la Península de Yucatán, se acopla al gradiente latitudinal de riqueza específica documentado para México y América (Cuadro 9-A). Las áreas más cercanas al Ecuador poseen un mayor número de especies que el registrado en este trabajo (Arita, 1993a; Kaufman, 1995; McCoy y Connor, 1980; Medellín *et al.*, 1992; Pagel *et al.*, 1991b; Willig y Selcer, 1989), lo cual apoya la hipótesis de que dicho aumento se debe principalmente al número de especies de murciélagos y no al número total de mamíferos terrestres (véase Cuadro 4) (Iñiguez y Santana, 1993).

Sin embargo, al comparar los datos aquí obtenidos con los registrados para otros sitios neotropicales, el gradiente de riqueza parece deberse más al aumento gradual de especies de la Familia Phyllostomidae, que al número total de quirópteros o al aumento de las otras Familias (Figura 19-A; Cuadro 9-A). Los filostómidos son de las especies que han tenido un mayor éxito en la expansión de sus intervalos de distribución, en sus estrategias reproductivas y explotan en un mayor número de formas los recursos alimentarios, ocasionando que en muchos sitios de América sean las especies con mayor abundancia (Baker *et al.*, 1977, 1979; Findley, 1993). Esto se refleja en el NE de Yucatán, ya que los representantes de esta Familia mostraron la mayor diversidad trófica, el mayor número de modalidades reproductivas y la distribución más amplia al ocupar todas la formaciones vegetales que incluyó este estudio.

La composición de especies presentes en habitats similares distribuidos en un gradiente macrogeográfico norte-sur (no tan sólo la riqueza específica), también poseen mayor semejanza mientras más cercanos estén latitudinalmente (Eisenberg y Thorington, 1973; Fleming, 1973; Sánchez *et al.*, 1995). Esta correlación no es tan clara cuando se compara la composición taxonómica de cada comunidad de quirópteros a nivel supraespecífico (*p.ej.* Familia o Subfamilia), a pesar de que los tipos de vegetación sean similares y se encuentren en latitudes cercanas. El número de Familias no se incrementa significativamente conforme disminuye la latitud hacia el Ecuador (Cuadro 9-A). Sin embargo, este número si cambia en sitios que poseen comunidades vegetales húmedas o perennifolias, con respecto al registrado en el NE de Yucatán, independientemente de su latitud. En áreas con selvas altas perennifolias como Chajul, Chiapas, (Medellín, 1993), Los Tuxtlas, Veracruz (Coates y Estrada, 1986; Martínez-Gallardo, 1995), Cayo, Belice (McCarthy, 1987) y La Selva y Guanacaste, Costa Rica (Hespenheide, 1994; Timm, 1994), el número de Familias es mayor que en otros tipos de habitats (*p.ej.* selvas caducifolias y humedales). Sólo Chamela, Jalisco (Briones-Salas, 1995; Ceballos y Miranda, 1986) y la Costa Grande, Guerrero (Ramírez-Pulido *et al.*, 1977), se salen de este patrón, debido probablemente a que se encuentran en la zona de transición entre las Regiones Neártica y Neotropical (Alvarez y Lachica, 1991; Iñiguez, 1993; Iñiguez y Santana, 1993).

Cuadro 9. Ubicación zoogeográfica del NE de la Península de Yucatán, a través de su fauna de quirópteros considerando distintas escalas geográficas. La latitud se presenta en sistema decimal, por ejemplo, 23.30 son 23 grados con 30 minutos. Ambas escalas representan un gradiente norte-sur. La clave es la codificación utilizada en la Figura 19. (Emb) Emballonuridae, (Noc) Noctilionidae, (Mor) Mormoopidae, (Phy) Phyllostomidae, (Hta) Natalidae, (Thy) Thyropteridae, (Ves) Vespertilionidae, (Mol) Molossididae.

| A. Escala macrogeográfica  |          |          |     |     |     |     |     |     |     |     |         |                        |       |                         |
|----------------------------|----------|----------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|---------|------------------------|-------|-------------------------|
| Sitio neotropical          | Especies | Familias | Emb | Noc | Mor | Phy | Nat | Thy | Ves | Mol | Latitud | Punto de latitud       | Clave | Referencias*            |
| Sierra Laguna, BC-Sur      | 16       | 5        | 0   | 0   | 1   | 1   | 1   | 0   | 10  | 3   | 23,30   | Todos Santos           | I     | 1,2                     |
| Noreste de Yucatán         | 20       | 6        | 1   | 1   | 2   | 12  | 0   | 0   | 3   | 1   | 21,33   | San Felipe             | II    | 3                       |
| Pinal de Amoles, Querétaro | 28       | 4        | 0   | 0   | 3   | 12  | 0   | 0   | 10  | 3   | 21,07   | Pinal de Amoles        | III   | 4                       |
| Cancun-Tulum, Q. Roo       | 22       | 5        | 0   | 0   | 1   | 10  | 1   | 0   | 7   | 3   | 20,37   | Playa de Carmen        | IV    | 5,11,13,16,17           |
| Las Joyas, Jalisco         | 22       | 4        | 0   | 0   | 1   | 12  | 0   | 0   | 8   | 1   | 19,42   | Sierra de Manantlán    | V     | 6                       |
| Chamela, Jalisco           | 33       | 7        | 3   | 1   | 4   | 15  | 1   | 0   | 5   | 4   | 19,33   | Estación Chamela       | VI    | 7,8                     |
| Sierra de Tacso, Guerrero  | 30       | 6        | 1   | 0   | 3   | 14  | 1   | 0   | 9   | 2   | 18,33   | Taxco                  | VII   | 9                       |
| Sur de Quintana Roo        | 26       | 5        | 2   | 0   | 4   | 14  | 0   | 0   | 3   | 3   | 18,30   | Chetumal               | VIII  | 10,11,12,13,14,15,16,17 |
| Los Tuxtlas, Veracruz      | 37       | 8        | 2   | 1   | 5   | 23  | 1   | 1   | 3   | 1   | 18,22   | San Andrés Tuxtla      | IX    | 18,19                   |
| Costa Grande, Guerrero     | 45       | 7        | 3   | 1   | 4   | 22  | 1   | 0   | 7   | 7   | 17,30   | Petalán                | X     | 20                      |
| Distrito del Cayo, Belice  | 41       | 7        | 5   | 1   | 3   | 22  | 1   | 0   | 4   | 5   | 17,15   | Roaring Creek          | XI    | 12,21,17                |
| El Peten, Guatemala        | 43       | 6        | 5   | 0   | 1   | 27  | 1   | 0   | 6   | 3   | 16,57   | Laguna de Zolz         | XII   | 12,21,17                |
| Distrito Toledo, Belice    | 33       | 6        | 1   | 1   | 3   | 23  | 1   | 0   | 4   | 0   | 16,24   | Union Camp             | XIII  | 12,21,17                |
| Verapaz, Guatemala         | 44       | 6        | 5   | 1   | 0   | 28  | 1   | 0   | 3   | 6   | 16,10   | Chinaja                | XIV   | 12,21,17                |
| Chajul, Chiapas            | 50       | 8        | 3   | 1   | 2   | 31  | 1   | 1   | 8   | 3   | 16,06   | Bocas del Río Chajul   | XV    | 22,23                   |
| La Selva, Costa Rica       | 65       | 7        | 8   | 2   | 2   | 44  | 0   | 1   | 7   | 2   | 10,30   | Estación Biológica     | XVI   | 24,25                   |
| Guanacaste, Costa Rica     | 63       | 7        | 6   | 2   | 4   | 37  | 1   | 0   | 8   | 5   | 10,15   | Estación Biológica     | XVII  | 24,25,26                |
| B. Escala regional         |          |          |     |     |     |     |     |     |     |     |         |                        |       |                         |
| Sitio peninsular           | Especies | Familias | Emb | Noc | Mor | Phy | Nat | Thy | Ves | Mol | Latitud | Punto de latitud       | Clave | Referencia*             |
| Noreste de Yucatán         | 20       | 6        | 1   | 1   | 2   | 12  | 0   | 0   | 3   | 1   | 21,33   | San Felipe             | A     | 3                       |
| Cancun-Tulum, Q. Roo       | 22       | 5        | 0   | 0   | 1   | 10  | 1   | 0   | 7   | 3   | 20,37   | Playa de Carmen        | B     | 5,11,13,16,17           |
| Sur de Yucatán             | 22       | 5        | 1   | 0   | 2   | 9   | 0   | 0   | 6   | 4   | 20,04   | Peto                   | C     | 11,13,16,17             |
| Centro de Quintana Roo     | 19       | 5        | 1   | 0   | 0   | 12  | 1   | 0   | 4   | 1   | 19,33   | Felipe Carrillo Puerto | D     | 10,11,13,15,16,17       |
| Sur-Centro, Campeche       | 19       | 5        | 2   | 0   | 3   | 11  | 1   | 0   | 2   | 0   | 18,30   | Xpujil                 | E     | 11,13,16,17,27,28       |
| Sur de Quintana Roo        | 26       | 5        | 2   | 0   | 4   | 14  | 0   | 0   | 3   | 3   | 18,30   | Chetumal               | F     | 10,11,12,13,14,15,16,17 |
| Sur de Campeche            | 21       | 4        | 2   | 0   | 2   | 14  | 0   | 0   | 3   | 0   | 17,55   | Laguna Chunyupich      | G     | 11,13,16,17,27,28       |
| Sur de Tabasco             | 26       | 6        | 4   | 1   | 4   | 15  | 0   | 0   | 1   | 1   | 17,33   | Teapa                  | H     | 27,28                   |
| Distrito del Cayo, Belice  | 41       | 7        | 5   | 1   | 3   | 22  | 1   | 0   | 4   | 5   | 17,15   | Roaring Creek          | I     | 12,21,17                |
| El Peten, Guatemala        | 43       | 6        | 5   | 0   | 1   | 27  | 1   | 0   | 6   | 3   | 16,57   | Laguna de Zolz         | J     | 12,21,17                |
| Distrito Toledo, Belice    | 33       | 6        | 1   | 1   | 3   | 23  | 1   | 0   | 4   | 0   | 16,24   | Union Camp             | K     | 12,21,17                |
| Verapaz, Guatemala         | 44       | 6        | 5   | 1   | 0   | 28  | 1   | 0   | 3   | 6   | 16,10   | Chinaja                | L     | 12,21,17                |
| Chajul, Chiapas            | 50       | 8        | 3   | 1   | 2   | 31  | 1   | 1   | 8   | 3   | 16,06   | Bocas del Río Chajul   | M     | 22,23                   |

\* 1) Gañina et al., 1988; 2) Wolszyn y Wolszyn, 1982; 3) Este estudio; 4) Navarro y León, 1995; 5) López-González, 1991; 6) Higuera, 1993; 7) Ceballos y Miranda, 1986; 8) Briones-Salas, 1996; 9) León y Romo, 1993; 10) Juárez et al., 1988; 11) Jones et al., 1973; 12) McCarthy, 1986; 13) Museo de Zoología, Ciencias, UNAM; 14) Sánchez et al., 1986; 15) Navarro et al., 1992; 16) Colección Nacional de Mamíferos, IBUFIAM; 17) Sosa-Escalante, *in lit*; 18) Coates y Estrada, 1986; 19) Martínez-Gallardo, 1995; 20) Ramírez-Pulido et al., 1977; 21) Jones, 1966; 22) Medellín, 1993; 23) Medellín et al., 1992; 24) Timm, 1994; 25) Hespèrède, 1994; 26) Wilson, 1983; 27) Sánchez y Romero, 1995; 28) Dowley y Egstrom, 1988.

II) A una escala regional o peninsular, el conjunto de localidades muestreadas en el NE de Yucatán, albergan un número de especies de quirópteros semejante al de otros puntos de áreas prioritarias para la conservación, tales como las Reservas de la Biósfera de Sian Ka'an en Quintana Roo y de Calakmul en Campeche (Colmenero, 1992; Jones *et al.*, 1973; Sánchez y Romero, 1995). Desafortunadamente, otros sitios de la Península carecen de información para realizar comparaciones (*p.ej.* la Reserva Estatal del Palmar, el Refugio de Fauna de Ría Celestún, la Reserva Ecológica de Cuxtal, el Punto Put, por mencionar algunos).

Considerando sitios históricamente ubicados en la Provincia Biótica de Yucatán o Península de Yucatán (Alvarez y Lachica, 1991; Barrera, 1962; Goldman y Moore, 1946; Ryan, 1963), se observa el mismo patrón general de aumento en el número total de especies conforme disminuye la latitud y nuevamente, parece deberse al aumento del número de filostómidos (Figura 19-B; Cuadro 9-B). Sin embargo, existe un cambio significativo y repentino en el número total de especies de quirópteros y de la Familia Phyllostomidae a partir de los 17°33' de latitud (Sur de Tabasco) hacia la parte continental de la Península (Cuadro Cuadro 9-B). Los sitios por arriba de dicha latitud se mantienen en un intervalo de número de especies (media= 22, min= 19, máx= 26) con un máximo de seis Familias.

Al comparar la composición taxonómica de la comunidad de quirópteros a nivel supraespecífico, debiera esperarse que los sitios a una misma latitud, presentaran una mayor semejanza en el número de especies que poseen por Familia. Esto sucedió con los sitios por debajo de la latitud arriba mencionada, ya que forman un grupo afin (Figura 19-C). Los sitios Guatemaltecos (El Peten y Verapaz), son más semejantes entre sí, estos a su vez con Chajul, Chiapas y con las áreas Beliceñas (Distrito del Cayo y Toledo). Estas últimas más parecidas entre sí, que con respecto a las demás localidades. Lo esperado también se presentó con el resto de las áreas, ya que las de mayor semejanza son el corredor Cancun-Tulum, Quintana Roo y el Sur de Yucatán, ambos situados prácticamente a la misma latitud. Existe un patrón diferente con los sitios "netamente Peninsulares". El NE de Yucatán es más semejante al Centro de Quintana Roo, que junto con el Sur y Sur-Centro de Campeche, forman un grupo. El Sur de Quintana Roo y el Sur de Tabasco, a pesar de albergar el mismo número de especies, son los sitios menos parecidos en el número de representantes por Familia, con respecto a las semejanzas entre los demás sitios (Figura 19-C).

Considerando el área muestreada en este trabajo y las localidades abarcadas por otros autores (gradiente NE de Yucatán a S de Tabasco= sitios A a H del Cuadro 9-B), la riqueza de especies de quirópteros únicamente explica el 26% de la variación ( $n= 8$ ,  $r= 0.510$ ,  $g.l.= 7$ ,  $r^2= 26.00$ ,  $P < 0.0001$ ; ecuación de la regresión lineal  $Y= 19.833 + 0.583X$ ). Por tanto, el analizar las semejanzas existentes por técnicas de regresión a una escala regional, como se ha hecho a nivel nacional (Arita, 1993a), considerando sólo el número de especies, puede arrojar

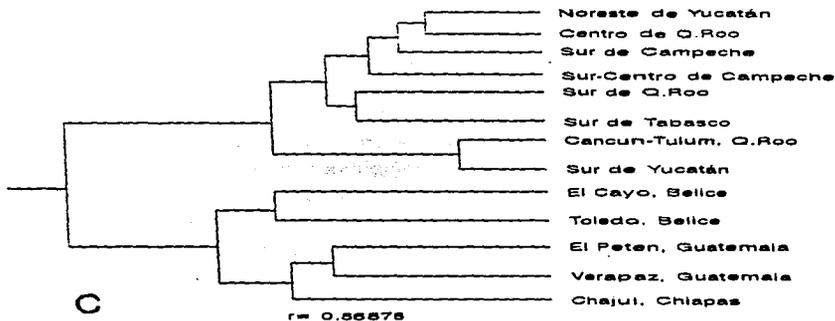
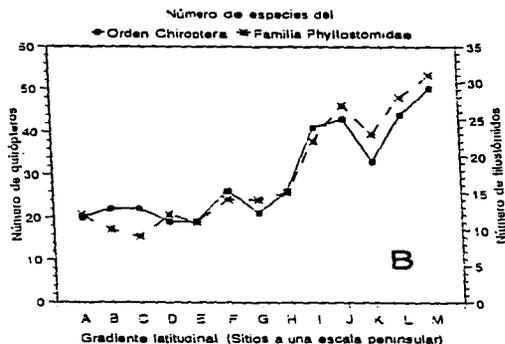
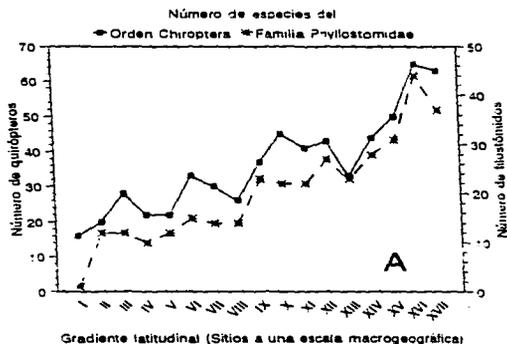


Figura 19. Ubicación zoogeográfica del NE de la Península de Yucatán con base en la fauna de quirópteros que albergan. El aumento del número total de quirópteros, presenta el mismo patrón que el incremento del número de especies de la Familia Phyllostomidae, tanto a una escala macrogeográfica (A), como a una escala regional o peninsular (B). Se muestran las semejanzas existentes entre los sitios peninsulares, con base en el número de especies que albergan por Familia (C). El dendrograma representa distancias euclidianas. Se aplicó el método de UPGMA. El significado de las claves son las mismas que en el Cuadro 9, las cuales representan un gradiente latitudinal.

predicciones erróneas. Si se analiza la composición de especies presentes en cada sitio se pueden encontrar patrones más importantes, similares a lo obtenido en el análisis a nivel Familia. Un ejemplo de esto, será discutido con los resultados del recambio de especies (diversidad beta).

A pesar de que se han estudiado semejanzas considerando el número total de mamíferos registrado para Campeche, Yucatán y Quintana Roo (Ramírez-Pulido *et al.*, 1994) y que se ha identificado un efecto de peninsularidad en la región, que ocasiona el desarrollo de una fauna peculiar (Barrera, 1962), no se ha aportado evidencia sobre este fenómeno más allá de patrones generales obtenidos a partir de límites políticos, como tampoco se han dado explicaciones puntuales sobre sus repercusiones en la distribución de la mastofauna.

La evidencia aquí presentada, permite hipotetizar sobre la existencia de un "efecto de embudo sin salida", en donde la Península de Yucatán representa la parte más "angosta y cerrada". La diversidad de mamíferos, dentro de la parte "angosta", es posible que esté dada por la diversidad de habitats presente en un área y por la presencia de formaciones clave, más que por un gradiente latitudinal macrogeográfico o por la mezcla de sus componentes zoogeográficos. Este punto será retomado más adelante con los datos obtenidos en las distintas formaciones que abarcó este estudio. Cabe mencionar, que la heterogeneidad del habitat y su correlación con el número de especies, ha sido utilizada para explicar la riqueza de mamíferos y de otros grupos de vertebrados existente en otras regiones geográficas (August, 1983; Boecklen, 1986; Owen, 1990b).

Lo aquí planteado debe permitir realizar predicciones más precisas sobre la riqueza faunística existente a una escala local o de paisaje, en comparación a las realizadas con anterioridad, en particular de áreas de la Península de Yucatán (Ceballos y Navarro, 1991; Fa y Morales, 1991, 1993). Dichas predicciones podrán ser útiles para fines de conservación y de manejo, al poder cuantificar las consecuencias de acciones antropogénicas (*p.ej.* construcción de carreteras o ampliación de sistemas productivos). Es recomendable efectuar modelos predictivos que consideren (además de lo aquí planteado), variables como la precipitación, temperatura y humedad, para poder establecer asociaciones precisas sobre la riqueza de especies esperada en un sitio (Owen, 1988b, 1990a; Wright, 1983), ya que se ha sugerido que los quirópteros responden más a dichos efectos que los mamíferos no voladores (Arita, 1993a, *in litt.*; Arita y Vargas, 1995).

### 3.5.2. Estructura

En el NE de la Península de Yucatán, se registró el 80% de los grupos tróficos registrados para selvas altas perennifolias (Medellín, 1993) con ausencia de la carnivoría y frugivoría especialista de desechos, así como el 100% de los gremios reconocidos para el bosque

mesófilo de montaña (Iñiguez, 1993) y para la selva baja caducifolia (Ceballos y Miranda, 1986; Pérez-López *et al.*, 1995). La elevada diversidad trófica ha sido considerada para explicar una estratificación vertical de la comunidad y una explotación diferencial de los recursos de las especies que la componen (Bonaccorso, 1979; Ceballos y Miranda, 1986; Willig y Mares, 1989).

El hecho de que la frugivoría especialista y la insectivoría aérea hayan incluido el mayor número de especies, así como la mayor varianza en tamaño, alerta sobre las consecuencias que podrían tener acciones antropogénicas depauperativas (Colmenero, 1992), no sólo para la comunidad de quirópteros, sino para la regeneración de la cobertura vegetal y para el mantenimiento de los niveles poblacionales de insectos con potencial de plaga (Dinerstein, 1986). Es necesario un mayor número de estudios que comparen la abundancia, dieta y competencia intraespecífica de un mismo gremio trófico (*p.ej.* murciélagos insectívoros) para evaluar cuantitativamente el uso de los recursos, conocer los mecanismos que permiten la coexistencia de esas especies y dilucidar su ecomorfología (Heller y Volleth, 1995; Medellín, 1993).

La matriz elaborada por gremios tróficos e intervalos de tamaño, presentó el 40% de celdas ocupadas por una o más especies, porcentaje menor que en sitios con selva alta perennifolia y selva tropical lluviosa (Chajul, Chiapas 45%; La Selva, Costa Rica 48%; LaVal y Fitch, 1977; Medellín, 1993), mayor que en áreas con bosques montanos (Monteverde, Costa Rica 27%) y similar a zonas con vegetación riparia (La Pacifica, Costa Rica 40% y 39%) (Fleming *et al.*, 1972; LaVal y Fitch, 1977). Lo anterior se ajusta al patrón documentado: la riqueza de especies que componen a una comunidad, aumenta conforme aumenta la diversidad trófica (Magurran, 1988; Owen, 1990b; Rosenzweig, 1992; Sánchez-Cordero, *in litt.*). Los resultados muestran, que los quirópteros de los intervalos de tamaño de antebrazo II y IV, son desde el punto de vista trófico, los de mayor importancia para la comunidad, ya que explotan los recursos alimenticios de cinco y cuatro formas diferentes. En conjunto representan el 50% de las especies del NE de Yucatán, incluyendo la especie más abundante de la comunidad: *Artibeus jamaicensis*.

En otros sitios de México y Costa Rica (Chajul, La Selva, Monteverde y La Pacifica), la mayoría de las especies presentaron un tamaño de antebrazo de 35 a 43.9 mm (Fleming *et al.*, 1972; LaVal y Fitch, 1977; Medellín, 1993). En esta investigación, la mayoría tuvo un antebrazo de 44.0 a 54.9 mm (intervalo III), sin existir grandes diferencias con el número de especies de los intervalos II y IV (5 especies cada uno), resaltando que el menor número de quirópteros se agrupó en los intervalos extremos (Cuadro 5). Se carece de evidencia suficiente para explicar lo encontrado. Sin embargo, se ha propuesto que las diferencias en tamaño, son el resultado de la selección natural para evitar la competencia en el uso de recursos

(Schoener, 1984 cit. por Medellín, 1993; Pagel *et al.*, 1991a). Así, la mayor varianza en el tamaño en las áreas arriba mencionadas, puede ser debida a su mayor diversidad, ya que si la competencia aumenta, mayores deben ser las diferencias encontradas en el tamaño de las especies que constituyen la comunidad (Begon *et al.*, 1988).

### 3.5.3. Esfuerzo de colecta

A pesar de que existe la posibilidad de adicionar de una a dos especies muy raras o escasas, el esfuerzo de captura aplicado fue el adecuado para lograr el registro de las especies del NE de la Península de Yucatán. El total de metros de red por hora aplicados (MxH), están en relación a la diversidad y abundancia relativa inherente a la comunidad de estudio (factor determinante). Por ejemplo, en esta investigación fue necesario sólo el 49% de las noches aplicadas en selvas altas perennifolias de México (Medellín, 1993), el 62%, 48% y 50% de las muestreadas en selvas tropicales lluviosas, selvas tropicales húmedas y en vegetación riparia, respectivamente, presentes en localidades de Panamá y Costa Rica (Fleming *et al.*, 1972: Laval y Fitch, 1977), todas con una mayor diversidad de especies y un mayor número de individuos capturados por especie.

Esto se refleja en las curvas de acumulación de especies de quirópteros. Mientras que en el NE de Yucatán la curva inicia su asíntota al alcanzar la especie 19 en la noche 15 (Figura 12), en localidades de América Central se inicia en la especie 30 en la noche 30 (Fleming *et al.*, 1972) y en Chajul, Chiapas, en la especie 40 en la noche 20 (Medellín, 1993). De esta forma, el esfuerzo a aplicar, depende de la riqueza de especies esperada en un sitio determinado. La información aquí presentada, permitirá una planeación del trabajo de campo para otros sitios ubicados principalmente en la Península de Yucatán, con el objeto de conocer el esfuerzo de captura necesario para añadir un determinado número o porcentaje de especies de esta muestra. Esto puede efectuarse mediante funciones de acumulación de especies asíntóticas o logarítmicas (Baev y Penev, 1995; Colwell y Coddington, 1994; Moreno-Ortega, *en prensa*; Soberón y Llorente, 1993).

La relación de extremos obtenida entre los valores mínimos y máximos de abundancia relativa mensual, y el esfuerzo de captura en relación a la proporción de registro de especies por mes -  $< MxH (julio) = > especies (\%)$ ;  $> MxH (enero y febrero) = < especies (\%)$  y  $< No. de individuos$  - indica que existió un nivel adecuado de esfuerzo de captura, arriba del cual, el éxito de colecta pudo haber disminuído y, por de bajo del cual, se pudo haber submuestreado (Medellín, 1993). El mayor valor de abundancia relativa registrado en septiembre de 1992, será discutido en párrafos posteriores.

El NE de la Península de Yucatán, es la segunda en México que posee datos de abundancias relativas asociados con el esfuerzo de captura. Desafortunadamente, la única

existente antes de la realización de este trabajo, era Chajul, Chiapas (Medellín, 1993), lo cual dificulta la comparación entre otros sitios. Se recomienda la utilización de este método como estrategia para el estudio de quirópteros.

Uno de los supuestos en que se basa el uso de MxH, es que las redes deben ser colocadas en sitios que permitan muestrear a la comunidad de una forma homogénea y representativa (Medellín, 1993). Sin embargo, el NE de Yucatán se caracteriza por la presencia de formaciones tales como aguadas (temporales y permanentes), cenotes (abiertos y superficiales y de caverna con entrada por un lado), ojos de agua, petenes y rejolladas (Flores y Esoejel, 1994; Hall, 1977; Hernández *et al.*, 1996; Trejo-Torres, 1995; Tun, 1995), todas distribuidas al azar (González-Herrera, *comp. pers.*) y con aporte de agua durante todo el año o parte de él. Así, todas las especies fueron atraídas de forma uniforme y sin ningún sesgo al respecto. Sólo la captura de *Noctilio leporinus* pudo estar influenciada por el sitio de colocación de las redes, ya que los cuerpos de agua son fundamentales para la obtención de su alimento (Emmons, 1990; Hood y Jones, 1984). Se ha visto que la probabilidad de añadir finitamente nuevas especies aumenta conforme más tiempo se dé al trabajo de campo y al mismo tiempo aumenta debido al incremento en la experiencia del investigador (Moreno-Ortega, *en prensa*; Soberón y Llorente, 1993). Este último punto, fue fortuitamente eliminado por un periodo previo de recolecta y mediante la exclusión de los datos obtenidos durante él.

#### **3.5.4. Abundancia relativa**

Las diferencias encontradas en la abundancia relativa mensual de las especies (Hipótesis 5) (Figura 11), sugiere un patrón acoplado a la estacionalidad climática de la zona. Esto ha sido explicado por una mayor disponibilidad de alimento en la temporada de lluvias, permitiendo a las hembras cubrir los costos energéticos de la gestación y lactancia (Bonaccorso, 1978; Bonaccorso y Humphrey, 1984; Dinerstein, 1986; Findley, 1993; Fleming *et al.*, 1972; Iñiguez, 1993; Krutzch y Crichton, 1985; LaVal y Fitch, 1977; Medellín, 1993; Sánchez y Romero, 1995).

En el NE de la Península, 15 especies (75%) del total de murciélagos mostraron signos reproductivos durante todo el periodo de estudio (Cuadro E del Apéndice II) (véase Hernández *et al.*, 1996). El mayor número de quirópteros con evidencia reproductiva (6 y 7 especies), se presentó en los meses secos con aporte de lluvia menor de los 100 mm, así como el mayor número (4 especies) de hembras gestantes. Esto sugiere que las especies gestan precisamente en ésta época para poder efectuar la lactancia durante el periodo de lluvias (véase Sosa-Escalante *et al.*, *en prensa b*). Asimismo, el aporte de lluvia sugiere condiciones favorables, ya que uno de los meses con mayor abundancia (septiembre de 1992) tuvo un aporte promedio de precipitación mayor a 100 mm, durante el cual, el 25% de las especies

mostraron señales reproductivas. La especie más abundante (*Artibeus jamaicensis*) presentó evidencia reproductiva en el mayor número de meses, seguida de *Dermanura phaeotis* y *Artibeus intermedius*. Estas especies, junto con *Glossophaga soricina* y *Sturnira lilium*, resultaron ser las especies dominantes y consideradas como poliéstricas continuas (Sánchez y Romero, 1995).

En selvas altas perennifolias (Chajul, Chiapas con 50 especies), las especies dominantes fueron *Carollia brevicauda*, *Artibeus lituratus*, *Sturnia lilium* y *Artibeus jamaicensis*, representando el 54% de los murciélagos capturados con un número de individuos por MxH entre  $3 \times 10^{-3}$  y  $18 \times 10^{-2}$  (Medellín, 1993). Con excepción de la primera, todas las especies anteriores están presentes en el NE de Yucatán. Sin embargo, los patrones de dominancia son diferentes, ya que la dos especies más abundantes en Chajul (sin considerar a *C. brevicauda*), sólo representaron el 4% de los individuos capturados en este estudio. En otros tipos de vegetación (Las Joyas, Jalisco con 22 especies), se han identificado como dominantes a *Sturnira ludovici*, *Dermanura tolteca* y *Artibeus jamaicensis*, representando el 73% de los individuos capturados (Iñiguez, 1993). De estas, la única especie presente en el NE de la Península es *Artibeus jamaicensis*, la cual en Las Joyas representó sólo el 5.6%, mientras que en este estudio, fué el 64% del total de los individuos.

En La Selva, Costa Rica (con 57 especies), los murciélagos dominantes resultaron ser *Carollia brevicauda*, *C. castanea*, *Dermanura phaeotis*, *Artibeus jamaicensis* y *C. perspicillata*, representando al 59% de los murciélagos recolectados (LaVal y Fitch, 1977; Timm, 1994). En este estudio, sólo la especie más dominante obtuvo un porcentaje mayor al citado y *C. perspicillata* únicamente representó el 0.31% del total de capturas, contra el 5.4% registrado en dicho sitio. En otras áreas de Costa Rica, como en Monteverde (con 24 especies) ninguna de las especies dominantes (*Sturnira ludovici*, *Myotis keaysi*, *Dermanura tolteca*, *Carollia brevicauda* y *Myotis nigricans*) se distribuyen en el NE de Yucatán. En Guanacaste (con 36 especies) las especies dominantes *Pteronotus parnellii*, *Carollia brevicauda*, *Glossophaga soricina*, *Molossus pretiosus* y *Noctilio labialis*, representaron el 68% del total de individuos capturados (LaVal y Fitch, 1977). En este estudio *P. parnellii* y *G. soricina*, representaron el 0.31% y 5.25% del total de la captura, respectivamente. En selvas tropicales húmedas y lluviosas, así como en vegetación riparia presentes en América Central, *Artibeus jamaicensis* también resultó ser la especie más abundante con el 34%, 38% y 31% del total de los murciélagos recolectados, respectivamente (Fleming et al., 1972).

Las cinco especies dominantes en el NE de la Península de Yucatán, también han sido identificadas entre los murciélagos "muy abundantes" de Tabasco y Campeche (Sánchez y Romero, 1995). Como se observa, los patrones de abundancia difieren entre zonas, lo cual es debido a las características propias de la formación vegetal que alberga a la comunidad de

quirópteros y a otros factores bióticos y abióticos ya discutidos. Esto debe considerarse al intentar extrapolar resultados obtenidos en otros sitios de características distintas a las de un área en donde se planean efectuar medidas de conservación.

Existe un patrón más o menos generalizado: *Artibeus jamaicensis* siempre está presente como una de las especies más abundantes. Esto puede explicarse dado que este murciélago, posee una enorme importancia ecológica por ser una especie dispersora de semillas (Handley *et al.*, 1991). Se ha documentado que de 6 a 8 individuos/ha pueden acarrear el 7% de la producción anual de frutos de *Ficus* en una selva, lo cual representa un promedio aproximado de 650 kg (Morrison, 1978). El detectar cambios en esta capacidad de dispersión puede alertar sobre procesos detrimentales.

Entre las especies menos abundantes, llaman la atención *Desmodus rotundus* y *Diphylla ecaudata*. En otros sitios como Tabasco y Campeche han sido identificadas como especies "abundantes" (Sánchez y Romero, 1995) o han representado el 13% de la captura total en sitios de vegetación riparia (Fleming *et al.*, 1972). Incluso, en áreas de selva baja caducifolia en México, *Desmodus rotundus* ha sido identificada como la especie más abundante de la comunidad (Pérez-López *et al.*, 1995). En este estudio, dado sus valores de abundancia relativa total, pueden ser clasificadas como especies poco comunes. Los valores bajos en la abundancia de estas especies, han sido interpretados como síntoma de una actividad humana incipiente (Medellín, 1993).

Lo anterior debe ser interpretado con cautela, ya que en otros sitios en donde las acciones antropogénicas son poco frecuentes o inconsistentes, como en La Selva, Costa Rica y en áreas con una vegetación tropical lluviosa o húmeda, *Desmodus rotundus* representó el 1.5% y del 0.15% al 0.76% del total de los individuos capturados, respectivamente (Fleming *et al.*, 1972; LaVal y Fitch, 1977; Timm, 1994), valores por debajo de la representación en la captura total en este estudio (1.8%). Esto, en contraposición a lo mencionado en el párrafo anterior, podría ser considerado como reflejo de la creciente actividad ganadera del NE de la Península.

En el análisis espacial y cuantificando el esfuerzo de captura aplicado en cada formación, *Desmodus rotundus* resultó ser la sexta especie en abundancia en la selva-pastizal-aguada, solo por debajo de las cinco especies dominantes considerando todo el período de estudio. De esta forma, esta especie es posible que realmente refleje la perturbación a la que están siendo sometidas las zonas núcleos de las áreas naturales protegidas del NE de Yucatán, pero al mismo tiempo, sugiere, que los quirópteros hematófagos aún no representen un problema grave para la producción bovina y avícola de la zona.

Especies como *Lasiurus xanthinus* (= *Lasiurus ega*) y *Mimon bennettii*, son generalmente poco comunes, escasas o muy raras en otras regiones del neotrópico (Findley, 1993; Medellín, 1993; LaVal y Fitch, 1977; Sánchez y Romero, 1995), con porcentajes de captura tan bajos como los registrados en este trabajo. Esto puede deberse a que son especies difíciles de recolectar, o bien, a que son especies con una rareza demográfica natural (Halffter y Escurra, 1992; Rabinowitz *et al.*, 1986).

En la medición y monitoreo constante de la abundancia relativa de las especies presentes en el NE de Yucatán, puede considerarse a las especies aquí identificadas como escasas o poco comunes, como indicadores de perturbaciones, ya que algunas serán más sensibles de forma negativa y otras se verán beneficiadas por acciones antropogénicas. El determinar un cambio en la distribución de las abundancias, permitirá detectar acciones que vayan en detrimento de los recursos naturales. Este monitoreo debe ser considerado como prioritario en áreas importantes para la conservación biológica de la Península de Yucatán, tal como ya ha sido valorado para otros sitios (Dobson y Yu, 1991; Escurra, 1990).

Por otra parte, se ha planteado la posibilidad de que algunas especies estén realizando migraciones regionales del NE al S de Yucatán (Hernández *et al.*, 1996). Sin embargo, es más probable que este fenómeno se presente a una escala local, es decir, de formaciones con condiciones desfavorables hacia otras con depósitos continuos de agua presentes en un mismo paisaje. Los datos obtenidos pueden ser evidencia de esto (Cuadro 6-B, Figura 13-B). La especie dominante en el NE de Yucatán, *Artibeus jamaicensis*, presentó un valor de abundancia relativa en el mes de septiembre de 1992 de  $1 \times 10^{-2}$  individuos por MxH, representando (94 ejemplares) el 29% del total de individuos capturados en todo el período de estudio y el 82% de los ejemplares obtenidos en ese mes. Estos valores están muy por arriba de lo normalmente registrado. La colecta se realizó en un punto en donde existe un cenote abierto superficial (Rancho San Salvador, 21°26'16"N y 88°33'43"W) y en un mes en donde el aporte promedio de precipitación pluvial fue bajo en relación a los de mayor aporte. Esta misma especie presentó dos modas en su abundancia en meses con precipitación menor a los 100 mm (febrero y agosto).

Migraciones espaciales y altitudinales, se han documentado para otras especies de quirópteros en áreas tropicales de Jalisco y Oaxaca, así como en zonas desérticas del País (Arita y Martínez, 1990; Arroyo-Cabrales *et al.*, 1996; Ceballos y García, 1996; Iñiguez, 1993, *comp. pers.*; Sánchez-Cordero, 1993b). Las especies que se alimentan de plantas, presentan cambios estacionales en la abundancia como función de los cambios en su recurso alimentario, el cual también varía en contenido energético y nutricional a través del año (Faaborg y Terborgh, 1980). De esta forma, la abundancia de los murciélagos frugívoros (como las del Género *Artibeus*) será afectada más directamente por los cambios estacionales

que aquellas especies insectívoras (Iníguez, 1993), lo que incluso, puede ocasionar detener los periodos de reproducción (Medellín, 1993). Esto podría explicar la existencia de migraciones regionales de quirópteros en el NE de Yucatán.

En un área de mayor tamaño es de esperarse un mayor número de especies y un mayor esfuerzo de recolecta para alcanzar la asintota de registro (Colwell y Coddington, 1994; He y Legendre, 1996; Soberón y Llorente, 1993). Esto está representado en este estudio por las diferencias en superficie ocupada por las formaciones aquí analizadas, por ejemplo, entre la selva baja caducifolia-cenotes y petén-zacatal. La relación de extremos entre los valores de abundancia y la proporción de especies, con el esfuerzo de recolecta, también se presentó en la selva baja caducifolia-cenotes y en la selva-pastizal-aguada, sugiriendo un nivel adecuado de esfuerzo de captura aplicado en ambas formaciones (Medellín, 1993). Este patrón es poco claro en las selvas espinosas, sugiriendo que la comunidad de quirópteros puede estar submuestreada en esta formación.

El hecho de no encontrar diferencias significativas entre el esfuerzo de recolecta aplicado en cada uno de los 7, 7 y 5 meses, en que se incluyeron sitios con SBC-C, SPA y SE, respectivamente, puede deberse a que faltó por muestrear un mayor número de meses en ambas épocas del año. En contraparte, la abundancia relativa considerando todas las especies de quirópteros varió con el tiempo en estas formaciones, aunque es posible que esta fluctuación significativa se deba únicamente al valor registrado en septiembre de 1992. Esto debe tomarse con reserva, ya que desde el primer enfoque no existen variaciones y desde el segundo si las hay, lo cual podría ser interpretado como evidencia de estabilidad o inestabilidad (Leigh, 1982). Sin embargo, es recomendable efectuar un monitoreo continuo que involucre varios años, para afirmar la existencia de fluctuaciones temporales en cada formación y así evaluar la estabilidad y el grado en que las acciones antropogénicas afectan o pueden afectar al sistema (Beffy *et al.*, 1994). Los datos aquí presentados son punto de partida para lograrlo.

En las selvas espinosas, *Glossophaga soricina* fue la segunda especie con mayor abundancia relativa. En otros sitios, murciélagos del mismo gremio trófico (néctar-polinívoros), presentan abundancias elevadas en tipos de vegetación cuyas especies dominantes pertenecen a las Familias Agavaceae y Cactaceae (Arita y Martínez, 1990; Butanda *et al.*, 1978; Ceballos y Miranda, 1986). En el NE de Yucatán estas Familias se encuentran bien representadas (Flores y Espejel, 1994; Hernández *et al.*, 1996; Tun, 1993). *Micronycteris schmidtorum* sólo fue capturado en la formación petén-zacatal. Es importante intensificar el esfuerzo de recolecta en los humedales del NE de la Península para determinar si esta especie ocupa o no otras formaciones, así como estimar su abundancia. Es factible que este

quiróptero pueda ser considerado como una especie con "rareza de habitat", con base en lo propuesto para la clasificación de la rareza biológica (Rabinowitz *et al.*, 1986).

Los datos aquí obtenidos presentan suficiente evidencia sobre la existencia de una relación de dependencia entre la abundancia de las especies y la formación vegetal que ocupan (Hipótesis 6). Es probable que la distinta estructura de la vegetación está asociada a las diferencias encontradas en la composición y abundancia de la comunidad de quirópteros (Findley, 1993; Granados y Tapia, 1990; Roth, 1976; Terborgh, 1986). Los valores totales de abundancia relativa por formación vegetal, presentaron el mismo patrón ascendente que la riqueza de especies, al considerar el gradiente norte-sur en que se distribuyen las formaciones vegetales del NE de la Península Yucatán (Figura 15). Esto apoya los resultados del Capítulo 2 sobre la continuidad del habitat y sobre la existencia de formaciones clave para la conservación de la biodiversidad. Los datos aportan evidencia sobre dicho gradiente de complejidad en la abundancia de quirópteros y, al mismo tiempo, muestran que las formaciones colindantes albergan una abundancia similar.

Los bajos valores de riqueza de especies y de abundancia relativa registrados en las formaciones consideradas como humedales (peten-zacatal y manglar-duna), no deben de distraer la atención en cuanto a su importancia. Estos sistemas son necesarios para el equilibrio de las formaciones terrestres con distribución más sureña (Ayora y Orellana, 1993; Espejel, 1992; Trejo-Torres *et al.*, 1993), de tal forma que sostienen una abundancia de quirópteros semejante y homogénea, la cual puede ser considerada como propia de los humedales, ya que al mismo tiempo, es diferente a la abundancia que mantienen las formaciones sureñas de regímenes climáticos más secos (Hipótesis 7a) (véase Duch, 1988, 1991; Flores y Espejel, 1994; Zizumbo, 1991).

El menor valor de abundancia relativa de la comunidad de murciélagos obtenida en los humedales, muestra que la estructura vegetal está determinando la riqueza y abundancia de mamíferos voladores, ya que se había documentado que estos sistemas representan una menor riqueza florística en relación a las formaciones de tierra firme (Martínez *et al.*, 1993; Olmsted *et al.*, 1995), por lo que también era de esperarse una menor riqueza y abundancia de quirópteros. Las selvas espinosas, en particular la selva baja inundable o subperennifolia, presenta un mayor grado de semejanza con las formaciones netamente terrestres - en cuanto a la estructura de la comunidad de quirópteros - a pesar de estar inundada la mayor parte del año (Olmsted y Durán, 1986). Este tipo de vegetación debe ser considerado como un sistema de transición e intermedio, importante para mantener la estructura de la comunidad de mamíferos voladores dentro de todo el paisaje (Hipótesis 7b).

En el Capítulo 2 se planteó la posibilidad de que el efecto de los pastizales inducidos del NE de Yucatán aún sea "moderado". El valor de abundancia relativa obtenido en la

formación selva-pastizal-aguada apoya dicha hipótesis, ya que no fue significativamente diferente a la obtenida en la selva baja caducifolia-cenotes que se encuentra en colindancia, siendo esta última la que en verdad está promoviendo la existencia de especies y la abundancia de las mismas (Connell, 1978; Hobbs y Huenneke, 1992; Huston, 1979). Sin embargo, esta evidencia también alerta sobre las consecuencias que podrán tener las acciones antropogénicas que continúan en expansión (véase Sosa-Escalante, 1996).

### 3.5.5. Diversidad

La diversidad de la comunidad de quirópteros del NE de la Península de Yucatán también se acopla al gradiente de riqueza ya discutido (Findley, 1993; Kaufman, 1995; McCoy y Connor, 1980; Pagel *et al.*, 1991b; Willig y Selcer, 1989). La diversidad obtenida ( $H' = 2.397$ ) esta por debajo de sitios con menor latitud que presentan gradientes altitudinales y que poseen otros tipos de vegetación. Por ejemplo, el valor obtenido es menor al registrado en selvas altas perennifolias de Chajul, Chiapas ( $H' = 4.071$ ), de La Selva ( $H' = 4.107$ ), de Monteverde ( $H' = 2.854$ ) y de Guanacaste ( $H' = 3.508$ ), las tres últimas ubicadas en Costa Rica. Asimismo, es menor a la diversidad existente en selvas tropicales húmedas y lluviosas (Rodman  $H' = 2.731$ ; Sherman  $H' = 2.855$ ) y en vegetación riparia presente en América Central (La Pacífica  $H' = 2.969$ ) (Fleming *et al.*, 1972; LaVal y Fitch, 1977; Medellín, 1993; Timm, 1994).

La diferencia es menor con respecto a sitios de bosque mesófilo de montaña como en Las Joyas, Jalisco ( $H' = 2.683$ ; Iñiguez, 1993), e incluso, la diversidad de quirópteros del NE de Yucatán es mayor que la registrada en otros sitios de México con selvas bajas caducifolias como Chamela, Jalisco ( $H' = 2.173$ ; Pérez-López *et al.*, 1995). Sin embargo, para la obtención de este último valor únicamente se capturó al 30% de las especies registradas con anterioridad para Chamela - de 33 especies (Ceballos y Miranda, 1986) - por lo que el valor de  $H'$  puede estar subestimado (Briones-Salas, *comp. pers.*). Como se esperaba, la diversidad obtenida en este estudio es mayor a la existente en regiones netamente neárticas como Iowa, Estados Unidos ( $H' = 2.182$ ; Findley, 1993). Los valores de diversidad máxima y la equitatividad presentan el mismo patrón.

En general, la comunidad de quirópteros no es tan diversa como la mayoría de los sitios antes citados. Esto podría deberse al "efecto de embudo sin salida" propuesto en este trabajo, en donde el norte de Yucatán representa la parte más extrema del continente. Es posible que algunos factores bióticos y abióticos, en particular la temperatura, la precipitación y la humedad, determinen la diversidad de quirópteros existente en la Península. Se ha postulado que la diversidad de habitats determina en mayor grado la riqueza de mamíferos no voladores (Arita, 1993a). Sin embargo, en la Península de Yucatán, es posible que precisamente la variedad de formaciones ocasione la diversidad de quirópteros. Por ejemplo,

en cuevas de Yucatán se han registrado 16 especies de murciélagos, riqueza mayor a la existente en toda la superficie de Canada (Arita, *in litt*; Arita y León, 1993; Arita y Vargas, 1995). Es evidente la necesidad de contar con información detallada para otros puntos de la Península que representen la heterogeneidad espacial.

Las diferencias entre el NE de Yucatán con otros sitios neotropicales, también pueden ser explicadas por la estructura propia de la vegetación, la cual es más compleja y diversa en selvas medianas y altas perennifolias, así como por la mayor disponibilidad de alimento presente en sitios poco estacionales o lluviosos, por las condiciones climáticas *per se* existentes en habitats secos que ocasionan mayores restricciones metabólicas y estrés, así como por la mayor competencia existente en formaciones más diversas (Bonaccorso y Humphrey, 1984; Findley, 1993; Fleming *et al.*, 1972; Humphrey y Bonaccorso, 1979; Iñiguez, 1993).

La mezcla de los componentes zoogeográficos, en especial el amazónico, también ha sido utilizada para explicar la elevada diversidad encontrada en sitios del neotrópico mexicano (Chajul, Chiapas), así como la presencia de un componente endémico de mesoamérica y la existencia de un componente migratorio (Medellín, 1993; Medellín *et al.*, 1992) - las únicas especies de las que se tiene evidencia que realizan migraciones entre dos países son *Tadarida brasiliensis*, *Leptonycteris curasoae* y *L. nivalis* (Arroyo-Cabrales *et al.*, 1996) -. Eso podría ser considerado para explicar la baja diversidad registrada en el NE de Yucatán, ya que en contraposición se puede argumentar: 1) todas las especies de quirópteros registrados tienen una distribución actual neotropical, algunas de las cuales también están presentes en las Antillas (Baker *et al.*, 1977, 1979; Brosset y Dubost, 1987; Goodwin y Greenhall, 1961; Silva-Taboada, 1979) y la minoría son de origen pantropical y paleártico, 2) no se ha registrado especie alguna considerada como endémica de mesoamérica y 3) no existen especies que realicen migraciones mayores latitudinales.

#### a) Diversidad alfa

No es posible demostrar la existencia de una relación de dependencia entre la diversidad de la comunidad de quirópteros y la formación vegetal que ocupan, dado al planteamiento estadístico y conceptual de la hipótesis en que se basa este tipo de análisis (Zar, 1984). Sin embargo, esto comúnmente es pasado por alto. Más bien, la diversidad alfa debe ser analizada para indagar si tiene una expresión uniforme en todo el paisaje o a lo largo de un gradiente (Halffter y Favila, *en prensa*).

En este sentido, los valores de diversidad de la comunidad de quirópteros por formación vegetal, nuevamente apoyan la existencia del gradiente norte-sur y la hipótesis sobre la continuidad del habitat en el NE de Yucatán. La diversidad alfa se presentó en forma

ascendente en dicho gradiente y de nuevo, se identifican a los humedales como formaciones con características propias que ocasionan una diversidad peculiar de quirópteros. Estas formaciones (peten-zacatal y manglar-duna) a pesar de presentar la menor diversidad - que también se puede atribuir a la peculiar estructura de la vegetación (Martínez *et al.*, 1993; Olmsted *et al.*, 1995; Trejo-Torres, 1993; Trejo-Torres *et al.*, 1993) - es en donde se mantiene una repartición uniforme de los individuos (mayor equitatividad) y fueron las únicas cuya diversidad fue significativamente diferente al total del paisaje estudiado (Hipótesis 8). Asimismo, se presenta evidencia que en conjunto estas formaciones norteñas poseen una diversidad similar, pero al mismo tiempo, diferente a la que albergan las formaciones sureñas (Hipótesis 9).

En contraparte a lo obtenido con los valores de abundancia relativa, las selvas espinosas resultaron con una diversidad similar a los humedales y diferente a la registrada en las formaciones secas. Esto puede ser debido a que dentro de esta formación se incluyó a las selvas bajas subperennifolias, las cuales dadas sus características de inundación (Flores y Espejel, 1994; Olmsted y Durán, 1986; Tun, 1993), permiten una mayor equitatividad que las selvas bajas caducifolias y las selvas bajas espinosas. La importancia de los cenotes y las aguadas es evidente: 1) registraron el mayor número de especies, 2) albergaron el mayor número de Familias, 3) estuvieron entre las formaciones con mayor diversidad trófica, 4) los cenotes registraron a todas las especies especialistas y las aguadas a la mayoría (83%) de las insectívoras aéreas y 5) las aguadas fueron utilizadas por especies con todas las modalidades reproductivas.

El valor elevado de diversidad alfa obtenido en la única formación que involucra un sistema productivo (selva-pastizal-aguada), de nuevo puede ser explicado por la hipótesis de la perturbación moderada (Connell, 1978; Hobbs y Huenneke, 1992; Huston, 1979). Dicho valor no presentó diferencias significativas con respecto a lo registrado en la formación que se encuentra consistentemente en colindancia, la selva baja caducifolia-cenotes (Hipótesis 9). Es posible que la presencia de aguadas temporales o permanentes este ejerciendo un "efecto amortiguador" en la disminución de la diversidad, ya que se ha documentado que en sistemas perturbados, los efectos pueden ser diferenciales según factores que surgen en los sistemas que sustituyen a la vegetación original (Guevara y Laborde, 1992, 1993; Guevara *et al.*, 1992). Es muy probable que la presencia de aguadas, esté ocasionando que los pastizales del NE de Yucatán, mantengan una diversidad mayor, de la que existiera si estas formaciones no estuvieran presentes. Este "efecto amortiguador" se ha documentado para otros sistemas productivos de México y de la Península de Yucatán (Acosta *et al.*, 1993; Gallina *et al.*, 1992, 1996; Guevara *et al.*, 1997; Herrera-Castro *et al.*, 1993; Ortega *et al.*, 1993).

La mayor diversidad registrada en la selva baja caducifolia ( $H' = 2.006$ ) puede ser explicada por la presencia de los cenotes. En el Capítulo 2, se fundamentó como los cenotes mantienen una riqueza de mamíferos incluso mayor a otros tipos de vegetación que poseen una mayor extensión. Por tanto, al explicar el elevado valor de diversidad registrado en la formación selva baja caducifolia-cenotes, únicamente como resultado de la mayor superficie que ocupan, pueden perderse importantes consideraciones para la conservación de la zona, concernientes a su heterogeneidad espacial, a los factores abióticos y a las estrategias de manejo que ahí se efectúan (Boecklen, 1986; Bunge y Fitzpatrick, 1993; Cutler, 1991; Dunson y Travis, 1991; He y Legendre, 1996).

El valor registrado en este tipo de vegetación, es parecido al existente en otros sitios de México con selva baja caducifolia (Chameia, Jalisco,  $H' = 2.173$ ) (Pérez-López *et al.*, 1995). En ambas formaciones se registró una especie que dominó claramente, razón por la cual, en el NE de Yucatán esta formación obtuvo el menor valor de equitatividad. Desafortunadamente, se carece de suficiente información sobre la comunidad de quirópteros en el intervalo de distribución de este tipo de selvas (Ceballos y García, 1996; García y Ceballos, 1996; Miranda, 1996). Es posible que la estructura y diversidad de la comunidad de mamíferos sea similar en diferentes selvas deciduas distribuidas a distintas latitudes, longitudes y con topografía distinta.

En zonas tropicales húmedas de México (García, 1988), en donde la temperatura media anual es muy uniforme durante el año y la precipitación promedio anual es elevada (2963.7 mm), se ha encontrado que la diversidad de quirópteros presenta fluctuaciones significativas a través del tiempo (Medellín, 1993). Sin embargo, estas diferencias se han atribuido a la elevada riqueza de especies, la cual ocasiona que al comparar el total contra la máxima riqueza registrada en determinado mes, produzca dichas diferencias. Otros estudios únicamente explican la fluctuación temporal con base en la abundancia relativa de la comunidad (Iñiguez, 1993). En el NE de Yucatán, con condiciones climáticas diferentes a las antes mencionadas, el mes con mayor diversidad no presentó diferencias significativas con respecto al total obtenido, no así el valor mínimo (Cuadro 6-C) (Hipótesis 8). Esto es debido más a la abundancia de la comunidad, que a la riqueza de especies, ya que el mes en donde se registró la mayor diversidad fue el que presentó menor abundancia relativa y menor número de especies por MxH, de tal forma, que estuvo entre los meses con mayor equitatividad. En contraparte, el mes con menor diversidad registró la mayor riqueza específica y la mayor abundancia relativa, pero con una equitatividad reducida dada la elevada dominancia.

De esta forma, las fluctuaciones temporales en la diversidad pueden ser explicados (como se hizo con la abundancia relativa), por la variaciones en el aporte de precipitación. En los meses de mayor diversidad se registró un aporte promedio de lluvia menor a 100 mm,

mientras que en los meses menos diversos la precipitación mensual promedio, fue mayor a dicho valor (Figura 11). Estas variaciones temporales, ya han sido explicadas por una mayor disponibilidad de alimento durante la época de lluvias (Bonaccorso, 1978; Bonaccorso y Humphrey, 1984; Dinerstein, 1986; Findley, 1993; Fleming *et al.*, 1972; Krutzch y Crichton, 1985; LaVal y Fitch, 1977).

#### **b) Diversidad beta**

Actualmente se ha revalorado la importancia que tiene el hecho de conocer el valor de recambio entre comunidades próximas, sean naturales o inducidas y su expresión en función de la distancia dentro de un gradiente o paisaje heterogéneo (Cody, 1993; Halffter y Favila, *en prensa*; Ricklefs y Schluter, 1993). Estas deberían ser preguntas indispensables a contestar en el estudio y conocimiento de la biodiversidad. Sin embargo, en México se carece de información sobre el recambio de especies de mamíferos existentes en zonas que incluyen varios tipos de vegetación, distribuidos en un gradiente climático o altitudinal.

La información obtenida en este trabajo, permite concluir la existencia de un gradiente norte-sur de aumento en la complejidad de la estructura y diversidad de la comunidad de quirópteros, el cual está asociado al gradiente de distribución de las formaciones vegetales que se presenta en el NE de la Península de Yucatán. Los resultados aportan suficiente evidencia para mostrar: 1) que el recambio de las especies de quirópteros es menor cuando las formaciones vegetales que ocupan son adyacentes, por lo tanto, más parecidas son en composición de especies y 2) que el recambio de las especies de quirópteros es mayor conforme más distantes son las formaciones vegetales que ocupan. En el primer caso dicho gradiente ambiental (que representa diferentes distancias), explicó el 98% de la variación en el recambio de las especies de mamíferos voladores con una asociación lineal significativa. En el segundo caso, el gradiente explicó el 70% de la variación en la diversidad beta de la comunidad de quirópteros, con tendencia lineal (Hipótesis 10).

Esto puede ser especialmente verdadero con la muestra obtenida y sólo para el gradiente considerado del NE de Yucatán. Sin embargo, la evidencia permite predecir lo que se esperaría a una escala mayor. Si se considera un gradiente que represente un transecto a lo largo de toda la Península de Yucatán, involucrando las distintas condiciones medioambientales y los diferentes habitats, es de esperarse que conforme aumente la distancia de la costa-norte hacia la base-sur de la Península, o viceversa, la diversidad beta en la comunidad de quirópteros presentará valores mayores, y al mismo tiempo, valores menores cuando las formaciones vegetales que ocupa la comunidad de mamíferos voladores se encuentren adyacentes o bajo condiciones bióticas y abióticas similares. Esto también se fundamenta con el cambio gradual de la vegetación, de los suelos, del clima, de la

precipitación, de la temperatura y de las condiciones de humedad ya documentados para la Península de Yucatán (Barrera, 1962; Campos y Durán, 1991; Duch, 1988, 1991; Flores y Espejel, 1994; Zizumbo, 1991).

Se ha postulado que "en paisajes tropicales el recambio en la composición de especies entre hábitats (diversidad beta), hace que el número total de especies a nivel de paisaje sea muy superior al que corresponde a una diversidad alfa promedio" (Halffter y Favila, *en prensa*). La información aquí presentada puede contribuir a la comprobación de esta hipótesis, a delucidar porque la diversidad regional es mayor en los trópicos y, especialmente, a explicar la diversidad existente en la Península de Yucatán. En este sentido, los resultados obtenidos en este trabajo, deben permitir no sólo predecir el número de especies perdidas y ganadas, sino también elaborar estrategias de conservación, tales como el establecimiento o reubicación de las Áreas Naturales Protegidas (ANP) de la Península de Yucatán, de tal forma, que la sumatoria de la riqueza de especies que proteja cada una, sea igual, o lo más cercano posible, al número total de especies reconocidas (actual o históricamente) para la Península. Sólo así el sistema de ANP podrá incluir en mayor grado la biodiversidad de la región.

En particular, las tasas de recambio obtenidas para el NE de Yucatán, muestran de nuevo la fauna peculiar que se desarrolla en los humedales, ya que el mayor número de especies de quirópteros ganadas y perdidas, se dió en la transición de las formaciones consideradas como tales y las selvas espinosas, así como entre las selvas espinosas y las formaciones sureñas netamente terrestres. La menor diversidad beta obtenida entre el peten-zacatal y el manglar-duna, también así lo muestra.

### c) Diversidad gama

En México, así como en la mayor parte del neotrópico, el estudio de los mamíferos terrestres se ha limitado (cuando existen varios tipos de vegetación en el área de estudio), a presentar listas de especies con presencia en cada una (diversidad alfa), describiendo la diversidad regional (gama) únicamente en términos de riqueza específica, o bien, con cualquier otra medida de diversidad alfa (*p.ej.* reportando un valor global del índice de Shannon-Wiener). Algunos trabajos hacen comparaciones entre la comunidad de mamíferos que habitan en los distintos tipos de vegetación (diversidad beta), pero ninguno incluye esta información en una medida de la biodiversidad con base, tanto en alfa como en beta. Desafortunadamente, esto mismo se ha identificado para otros grupos de organismos (Moreno-Ortega, *en prensa*).

En este sentido, la estimación de la diversidad gama, permite determinar en que proporción contribuyen las diversidades alfa y beta a la integración de la biodiversidad de quirópteros del NE de la Península de Yucatán (Halffter y Favila, *en prensa*). Para poder realizar comparaciones, fue necesario obtener los valores de la ecuación con los datos

registrados para otras regiones de México (Cuadro 8-B), que permite dar una idea de lo que ocurre y mostrar las bases de su interpretación. Nótese que mientras más heterogéneo es el paisaje, mayor es gama que el promedio de alfa, tal y como se había predicho (Cody, 1993; Halffter y Favila, *en prensa*; Ricklefs y Schluter, 1993). Asimismo, el recambio en la composición de especies de quirópteros entre habitats (diversidad beta), ocasiona que el número total de especies en todo el paisaje o región, sea muy superior al que corresponde a una diversidad alfa promedio. Esta información tiene importantes implicaciones en biodiversidad, ya que demuestra que para maximizar el número de especies - criterio comúnmente utilizado en la priorización de áreas naturales - es necesario incorporar la diversidad beta al criterio de diversidad alfa hasta la fecha utilizado en conservación.

Un ejemplo de lo anterior se observa en el Cuadro 8-B. La Sierra Mixteca Alta (LSMA), está ubicada en una de las regiones ampliamente consideradas como una de las más biodiversas de México y América, Oaxaca (Flores-Villela y Geréz, 1994; Peterson y Sánchez-Cordero, 1994; Sánchez-Cordero, 1993b, *in litt.*). Es evidente que aún se espera la presencia de un mayor número de especies hasta la fecha registrado (Gracia, 1997). Sin embargo, si se considera como criterio único la riqueza específica (diversidad alfa), la importancia de La Sierra Mixteca Alta para la conservación de la biodiversidad, quedaría minimizada. A pesar de que la probabilidad de añadir nuevas especies en dicho sitio es elevada y, por tanto, de incrementar el número de habitats, la estimación aquí realizada muestra que precisamente en este sitio se registra el mayor valor de diversidad beta, lo que indica una elevada tasa de recambio de especies y una significativa heterogeneidad ambiental.

Esta información es la primera de su tipo, utilizada para medir la biodiversidad con base en mamíferos silvestres de México, la cual será de suma importancia para comparar otras áreas naturales (protegidas o no) de la Península de Yucatán y poner a prueba las hipótesis propuestas en este trabajo. Al mismo tiempo, provee de suficiente información para el diseño de estrategias para la conservación y manejo y dá pautas para la propuesta de acciones concretas a nivel local y regional. Se recomienda obtener este tipo de información para otras zonas, e incluso, es recomendable la realización de estudios similares con otros tipos de organismos (*p.ej.* insectos, peces de cenotes, anfibios, reptiles o aves). Esto permitiría evaluar la importancia actual de la biodiversidad regional de forma global.

## Capítulo 4

### Análisis espacio-temporal de la comunidad de mamíferos no voladores del noreste de la Península de Yucatán, México

#### Resumen

El inventario mastofaunístico de México aún es incompleto. Para lograr avances significativos acordes con la realidad en la biología de la conservación, es necesario que las líneas de investigación posean objetivos y estrategias similares, para la obtención de información confiable y comparable. En este sentido, es importante analizar métodos dirigidos a valorar la biodiversidad, cuyos resultados puedan demostrar una mayor aplicabilidad a nivel regional o local. Dadas las características bioecológicas de los mamíferos de talla mediana y grande, así como por los procesos de uso y manejo a los que son sometidos, pueden ser un grupo idóneo para lograrlo. Por tal motivo, este capítulo tiene por objeto analizar la estructura y diversidad de la comunidad de mamíferos no voladores del NE de la Península de Yucatán, identificar fluctuaciones espacio-temporales en cada formación vegetal que ocupan, conocer la proporción con la que contribuyen a la integración de la biodiversidad de la región y proporcionar recomendaciones de conservación, manejo y sobre posibles líneas a seguir para el estudio de la diversidad biológica con base en los mamíferos no voladores. La información obtenida en campo durante un período de 17 meses, en las distintas formaciones vegetales presentes en el NE de Yucatán, es examinada en términos de riqueza específica, número de Familias, gremios tróficos, modalidades reproductivas y tamaño de las especies. La abundancia relativa espacio-temporal, se estima cuantificando el esfuerzo de captura mediante un método que se propone en este trabajo. El análisis de la diversidad incluye la existente en cada hábitat (alfa), el recambio de especies entre cada uno (beta) y la forma en que contribuyen en la heterogeneidad del paisaje (gama). Se estima la dominancia, asociándola con la riqueza, abundancia y diversidad de la comunidad. Se realizan predicciones y se alerta sobre las consecuencias de acciones depauperativas. Se presenta una comparación detallada con otros sitios a diferentes escalas (macrogeográfica y peninsular), que permite predecir la riqueza existente en otros sitios de la Península de Yucatán.

Para que un área sea considerada prioritaria para la conservación, es necesario que cumpla una serie de características, entre las cuales destacan: 1) poseer un número de especies representativo del total con distribución en la unidad geográfica de interés, 2) albergar porcentajes significativos de especies endémicas, de distribución limitada o exclusiva, 3) proteger especies en peligro de extinción, 4) poseer especies de importancia económica, 5) presentar tipos de vegetación únicos o importantes para el equilibrio biológico o en riesgo de desaparecer y 6) representar la superficie mínima necesaria para asegurar los puntos anteriores. Dadas las características de México, es muy factible que cualquier punto del país cumpla por lo menos uno de los atributos citados y, por lo tanto, una medida utópica es conservar todo el territorio. Esto hace evidente, la necesidad de conocer lo que existe, en donde está, en que cantidad y calidad, para poder sugerir políticas congruentes con un análisis razonado de escenarios y con los planteamientos de costo-beneficio que exige la sociedad moderna (Halffter y Favila, *en prensa*).

Es bien conocido el hecho de que el inventario de la biodiversidad de México aún es incompleto (más evidente a nivel regional o estatal), por lo que es de suma importancia continuar con la inventarización de la riqueza biológica (Flores-Villela y Geréz, 1994; Sánchez-Cordero, 1993b; Peterson y Sánchez-Cordero, 1994). Esta problemática también plantea la obligación de lograr una directriz común en el campo de la conservación y, sobre todo, la conveniencia de uniformizar la obtención de información, con el propósito de poder realizar comparaciones y valorar así sitios importantes para la protección de la biodiversidad.

Una estrategia para llenar este vacío, ha sido considerar cualitativamente "sitios en buen estado de conservación" o áreas en donde habitan "especies bandera". Asimismo, probablemente debido a la falta de información, se han utilizado patrones generales para intentar detectar áreas importantes para la conservación, lo cual ha llevado a la propuesta de zonas sub o sobreestimadas en su importancia, sin considerar los procesos depauperativos y la utilización regional de los recursos naturales. En México, un problema básico relacionado con lo anterior, es precisamente predecir con base en el total de las especies reconocidas para una entidad o en los porcentajes de endemismos que albergan, en lugar de considerar las faunas locales. Hasta la fecha, ningún trabajo efectuado a escalas "menores" (*p.ej.* en cualquiera de las áreas naturales protegidas de la Península) y con redes de muestreo "cerradas", ha registrado el total reconocido para un estado (Campeche, Yucatán o Quintana Roo), e incluso, ni el total de las especies de los Ordenes con mayor representatividad (*p.ej.* quiropteros, roedores o carnívoros). El hecho de predecir a escalas regionales o de paisaje, arroja resultados de mayor aplicabilidad para el estudio y conservación de la diversidad biológica. Una predicción macrogeográfica, necesariamente excluye la heterogeneidad del hábitat y los procesos actuales de transformación, por tanto, las políticas de conservación surgidas de este procedimiento, tienen una reducida aplicabilidad.

En este sentido, los mamíferos no voladores poseen una serie de características que los convierte en un grupo ideal para la valoración de la diversidad: mayores requerimientos de espacio y alimento; representan especies "atractivas" y fácilmente identificables como en peligro de extinción; las estrategias de manejo (*p.ej.* cotos de caza) son más dirigidas a este grupo de mamíferos; su utilización tradicional es frecuente (*p.ej.* alimentación, medicinal), así como las actividades ilegales realizadas en su contra (*p.ej.* cacería furtiva, comercio ilegal); se ubican en todos los niveles de la cadena trófica; algunas especies son beneficiadas por las actividades humanas y otras no. Sin embargo, también se les reconoce entre los grupos de organismos con una mayor complejidad en su estudio, lo que plantea importantes retos para su conservación.

Se reconoce que el manejo y aprovechamiento de las especies de fauna silvestre, debe estar basado en información demográfica de la población en interés, para lo cual es imprescindible saber el número de individuos que la constituyen (Mandujano, 1994). Los métodos utilizados para estimarlo, requieren de información obtenida con técnicas difíciles de aplicar, costosas o respaldadas por una compleja teoría ecológica en ocasiones difícil de demostrar. Esto ha llevado a la utilización de técnicas con menor grado de dificultad, tales como el conteo directo de animales por transecto (Cant, 1977; Burnham *et al.*, 1980; Emlen, 1971; Glanz, 1982; Mandujano, 1994; Robinette *et al.*, 1974; Sutherland, 1996; Thorington, 1972), o distintos métodos basados en técnicas indirectas de muestreo para determinar la abundancia relativa de una especie en particular (Aranda, 1996; Conner *et al.*, 1983; Daniel y Frels, 1971; Diefenbach *et al.*, 1994; Linhart y Knowlton, 1975; Mooty *et al.*, 1984; Travaini *et al.*, 1996).

Sin embargo, estas aproximaciones son factibles cuando los objetivos están planteados a nivel poblacional, o cuando el estudio de campo se efectúa en áreas reducidas. A nivel paisaje, es indispensable contar con métodos que permitan valorar, los patrones espacio-temporales de una comunidad natural, con el objeto de proponer estrategias de conservación en el corto plazo. En México, un problema inherente al estudio de comunidades de mamíferos de talla mediana y grande, consiste en que la mayoría de los trabajos publicados brindan información de una forma que impide comparaciones cuantitativas detalladas, basada únicamente en número de especies y obtenidas principalmente con técnicas indirectas de muestreo, las cuales dependen en gran medida del habitat muestreado y, especialmente, del esfuerzo de registro aplicado.

Con este enfoque, en este capítulo se propone un método para la obtención de la abundancia relativa de la comunidad de mamíferos no voladores (excluyendo pequeños roedores), del que se espera permita realizar comparaciones cuantitativas entre los resultados obtenidos en otros estudios de campo, ya que cuantifica el efecto debido al disímil esfuerzo de registro inherente a la diversidad y estructura de la vegetación (*p.ej.* comparaciones entre selvas altas perennifolias y dunas costeras). Dicho método permite la medición de otras propiedades emergentes de la comunidad, tales como la diversidad alfa (medida con cualquier índice de abundancia proporcional), no sólo en número de especies, sino también en términos de la frecuencia con las que éstas se presentan en un habitat. Esta información, es considerada como indispensable en la medición y valoración de la biodiversidad (Halffter y Favila, *en prensa*; Ludwig y Reynolds, 1988; Magurran, 1988; Moreno-Ortega, *en prensa*; Peet, 1974; Ricklefs y Schluter, 1993). La meta es lograr una uniformidad en la información científica obtenida para mamíferos en México y un impacto en las políticas de manejo y conservación, en particular, de las implantadas en el NE de la Península de Yucatán.

#### **4.1. Hipótesis**

En este capítulo, algunas hipótesis se analizan incorporando evidencia particular sobre las propiedades emergentes de la comunidad de mamíferos no voladores. Sin embargo, las hipótesis de investigación son básicamente las mismas que las planteadas en el análisis espacio-temporal de la comunidad de quirópteros, razón por la cual, únicamente se presentan las hipótesis estadísticas:

(12)  $H_a$ = La abundancia relativa de las especies que componen la comunidad de mamíferos no voladores, y la abundancia relativa total por salida, son dependientes del mes de muestreo.

(13)  $H_a$ = La abundancia relativa de las especies que componen la comunidad de mamíferos no voladores, y la abundancia relativa total por habitat, son dependientes de la formación vegetal que ocupan.

(14a)  $H_a$ = La abundancia relativa de las especies de mamíferos de talla mediana y grande que ocupan las formaciones vegetales norteñas (húmedales), y las formaciones vegetales sureñas (secas), son diferentes.

(14b)  $H_o$ = La abundancia relativa de las especies de mamíferos de talla mediana y grande que ocupan la formación vegetal intermedia, es idéntica a la registrada en las formaciones adyacentes.

$H_a$ = La abundancia relativa de las especies de mamíferos de talla mediana y grande que ocupan la formación vegetal intermedia, está desfasada hacia la formación adyacente en cualquier sentido.

(15)  $H_a$ = Existen diferencias significativas espacio-temporales en la diversidad de la comunidad de mamíferos no voladores.

(16)  $H_a$ = Existen diferencias significativas en la diversidad de la comunidad de mamíferos no voladores entre las formaciones vegetales norteñas (húmedales), y entre las formaciones vegetales sureñas (secas).

(17)  $H_a$ = La diversidad beta de la comunidad de mamíferos no voladores guarda una relación lineal, con respecto a un gradiente de distribución de las formaciones vegetales norte-sur o sur-norte.

(18)  $H_a$ = La dominancia y riqueza de especies, dominancia y abundancia relativa y la dominancia y diversidad, en tiempo y espacio, están linealmente relacionadas.

#### **4.2. Objetivos**

1. Examinar de forma específica la comunidad de mamíferos no voladores del NE de la Península de Yucatán, considerando las cinco formaciones vegetales que

- ocupan, en términos de: riqueza de especies, número de familias, gremios tróficos, modalidades reproductivas y tamaño de las especies.
2. Analizar la abundancia relativa, dominancia y diversidad de la comunidad de mamíferos no voladores del NE de la Península de Yucatán considerando las cinco formaciones vegetales que ocupan, así como determinar fluctuaciones y asociaciones espacio-temporales.
  3. Determinar la diversidad alfa de la comunidad de mamíferos no voladores presente en cada formación vegetal del NE de la Península de Yucatán, la diversidad beta entre cada una y conocer la proporción con la que contribuyen a la integración de la biodiversidad regional gama.
  4. Ubicar zoogeográficamente al NE de Yucatán, comparando la composición de la comunidad de mamíferos no voladores que ahí se distribuye, con la existente en otros sitios del neotrópico a una escala macrogeográfica y peninsular.
  5. Generar recomendaciones para la conservación y manejo de los recursos naturales del NE de Yucatán, orientar líneas y estrategias para el estudio de la biodiversidad y de las comunidades de mamíferos no voladores en México.

#### **4.3. Materiales y Métodos**

##### **4.3.1. Métodos de muestreo**

El registro de los mamíferos no voladores incluyó 17 salidas de campo durante el período de diciembre de 1991 a septiembre de 1993, abarcando 16 localidades del NE de la Península de Yucatán. La captura de mamíferos de talla mediana y grande se realizó con trampas "Tomahawk" y mediante la toma de rastros, tales como huellas, excretas, restos orgánicos, senderos, sitios de descanso, madrigueras y desechos de alimentación (Aranda, 1981, 1992a; Arita y Aranda, 1987; Sosa-Escalante, 1994; Tumilson, 1983). Se realizaron recorridos sobre veredas, generalmente entre las 7:00 y 15:00 horas y se instalaron refugios nocturnos para la observación directa de especies. Se consideraron los registros que se obtenían durante cualquier hora del día, incluyendo a los mamíferos encontrados muertos en los caminos que bordean la Reserva Estatal de Dzilam. Los pequeños roedores se capturaron con 100 trampas plegadizas tipo "Sherman" y 36 tipo casero no plegadizas, lo que resultó aproximadamente en 520 noches/trampa por mes. Sin embargo, el número de trampas utilizado dependió de su disponibilidad, por lo que su registro fue irregular, razón por la que son excluidos de este capítulo y sólo considerados en el análisis cualitativo de ausencia-presencia realizado en el Capítulo 2.

Se contabilizó el número preciso de días que se destinaron al registro de las especies, el número de registros por especie y el número de especies a las que pertenecían para cada día, mes y por formación vegetal. De cada individuo capturado se obtuvieron los siguientes datos: condición reproductiva, edad, medidas somáticas (longitud total, cola, pata trasera, oreja), peso y color del pelaje (véase Hernández *et al.*, 1996). Para los registros indirectos, se obtuvo información particular para cada tipo de rastro (véase Sosa-Escalante, 1994).

#### **4.3.2. Análisis de datos**

##### **4.3.2.1. Gremios tróficos y tamaño de las especies**

La asignación del gremio trófico y los hábitos de cada especie, se realizó con base en información presentada por otros autores (véase Capítulo 2). Se carece de información detallada del tipo de alimento de la mayoría de los mamíferos no voladores del NE de la Península. Se determinó cuatro grandes gremios, que al considerarlos de forma conjunta con los hábitos de las especies, resultaron en 10 subcategorías: omnívoros-escansoriales, omnívoros-arborícolas, omnívoros-terrestres, omnívoros-semiacuáticos, insectívoros-terrestres, frugívoros-herbívoros-terrestres, frugívoros-herbívoros-arborícolas, frugívoros-herbívoros-hipogeos, carnívoros-terrestres, y carnívoros-escansoriales (véase Cuadro A del Apéndice I).

En el análisis realizado en el Capítulo 2, se consideró al peso del individuo como estimador del tamaño de las especies. En este capítulo, se considera la longitud condilobasal del cráneo (LCB), para la subdivisión en intervalos de tamaño, los cuales fueron asignados bajo los mismos criterios presentados en la sección 2.3.2. Se consideraron los ejemplares recolectados, así como datos publicados (Best *et al.*, 1995; Dowler y Engstrom, 1988; Fritzell y Haroldson, 1982; Genoways y Jones, 1975; Gompper, 1995; Jones *et al.*, 1974a y b; Kinlaw, 1995; Lotze y Anderson, 1979; McBee y Baker, 1982; Murray y Gardner, 1997; Pérez, 1992; Seymour, 1989; Smith, 1991) y ejemplares recolectados en la Península de Yucatán, depositados en la Colección Nacional de Mamíferos, Instituto de Biología, UNAM. Se utilizó la media de la muestra cuando  $n > 1$  y el valor *per se* cuando  $n = 1$ . Aunque se consideró la variación del tamaño producida por el sexo, la diferencia existente en las submuestras no fue determinante para la asignación de los intervalos de tamaño, motivo por el cual se utilizó el promedio entre las medias de ambos sexos.

El análisis de la distribución de frecuencias se efectuó con logaritmo base 10. El número intervalos de tamaño se determinó siguiendo como guía la fórmula de Sturges (Daniel, 1980). Con el propósito de lograr una mejor interpretación, se tuvo como requisito, que por lo menos dos especies se ubiquen dentro de cada intervalo y que la frecuencia y frecuencia relativa en ellos no se repita. De esta forma, se obtuvieron tres clases de tamaño (LCB mm-

$\log_{10}$ ): I (1.60-1.87), II (1.87-2.13) y III ( $\geq 2.13$ ) (Media= 1.99941, STD= 0.174073, Mediana= 1.99569). Para analizar la estructura de la comunidad por gremios tróficos y por tamaños, se elaboró una matriz con ambas variables. Asimismo, se construyeron matrices semejantes por gremios tróficos, intervalos de tamaño y modalidades reproductivas, presentes en cada comunidad vegetal "sin clasificar", con el objeto de enfatizar la importancia de algunas formaciones y de apoyar la hipótesis sobre la continuidad de los hábitats del NE de Yucatán.

#### 4.3.2.2. Abundancia relativa

Existieron localidades que fueron muestreadas en más de una ocasión, o bien, que poseen más de una formación vegetal. Por tal motivo, de forma similar a lo presentado en el Capítulo 3, fue necesario establecer valores de corrección para cuantificar el esfuerzo de captura, que permitiera la obtención de resultados comparables. La abundancia relativa de la comunidad de mamíferos no voladores, se estimó utilizando un método propuesto en este estudio, expresando los resultados en número de registros por días de trabajo por persona (NR/DP). En el Apéndice III (Cuadros I y J), se presenta de forma adicional, una simulación sobre la aplicación ideal de este método.

Para calcular los valores de abundancia relativa por especie en cada salida y en cada sitio, el total de cada salida y de cada sitio y el total por especie en todo el período de estudio y en cada sitio, se aplicaron las siguientes ecuaciones:

##### I. Para el análisis temporal

$$MGAR = NRSS / (NR/DP)$$

$$MGSL = NRST / (nr/dp)$$

$$MGTE = \text{SUM } MGAR$$

donde:

MGAR= valor de abundancia relativa por especie en cada mes

NRSS= número de registros por especie en cada mes

NR/DP= número total de registros por días-persona de trabajo en todo el estudio

MGSL= valor de abundancia relativa total de cada mes

NRST= número de registros por salida de todas las especies

nr/dp= número de registros por días-persona de trabajo por mes

MGTE= valor de abundancia relativa total por especie en todo el período de estudio

Para obtener, la proporción de especies registradas según el esfuerzo de captura aplicado (PRxSP), se dividió el número de especies obtenido en determinado mes, entre el número de registros por días-persona de trabajo (nr/dp) de esa salida.

##### II. Para el análisis temporal por formación vegetal

**MGAR-E= NRSSE / (NR/DP)**

**MGSL-E= NRSTE / (nr/dp)**

**MGTE-E= SUM MGAR-E**

donde:

**MGAR-E= valor de abundancia relativa de cada especie en cada mes que incluyó muestreos en determinada formación vegetal**

**NRSSE= número de registros por especie en cada mes que incluyó muestreos en determinada formación vegetal**

**NR/DP= número total de registros por días-persona de trabajo aplicados en determinada formación vegetal**

**MGSL-E= valor de abundancia relativa total de cada mes que incluyó muestreos en determinada formación vegetal**

**NRSTE= número de registros de todas las especies en cada mes que incluyó muestreos en determinada formación vegetal**

**nr/dp= número de registros por días-persona de trabajo por mes en cada formación vegetal**

**MGTE-E= valor de abundancia relativa total por especie para todos los meses en determinada formación vegetal**

**III. Para el análisis espacial global (paisaje)**

**MARES-E= SUM MGAR-E**

**MARFV-E= SUM MGSL-E**

**MARTO-E= SUM MARES-E**

**MARES-E= valor de abundancia relativa total por especie en cada formación vegetal**

**MARFV-E= valor de abundancia relativa total por formación vegetal**

**MARTO-E= valor de abundancia relativa total por especie en todo el paisaje**

Para obtener, la PRxSP por formación vegetal, primero se dividió el número de especies registradas por mes que incluyó muestreos en determinada formación, entre el número de registros por días-persona de trabajo (nr/dp) de esa salida. La PRxSP total se obtuvo, dividiendo el número de especies registradas por formación vegetal entre los NR/DP aplicados en cada una.

El valor de corrección propuesto, tiene las siguientes consideraciones:

1) No se refiere al número de individuos y es útil sólo para comparar meses (época de secas y lluvias), formaciones vegetales y, en la medida que sea aplicado, diferentes áreas geográficas.

2) Es un valor que considera la disimilitud del esfuerzo de registro en tiempo, en área o distancia recorrida durante los censos y en el número de personas que realizan los registros, homogenizándolo para efectuar comparaciones (véase Cuadros I y J del Apéndice III).

3) En este estudio el tiempo de registro se estableció en 24 horas ó por día. Este procedimiento es adecuado cuando el censo se realiza de manera continua y sin discriminar observaciones. Sin embargo, se puede aplicar aún cuando se establezcan horarios sistemáticos de recorrido por día, pero estos difieran en cada salida por sitio o por persona, debido a factores ambientales (*p. ej.* lluvia, tormentas), humanos (*p. ej.* enfermedad) o logísticos (*p. ej.* pérdida de equipo, descomposturas).

4) El tiempo de registro en los recorridos puede variar, así como el número de personas que aplican los censos y la distancia (m, km) o el área (m<sup>2</sup>, km<sup>2</sup>) muestreada. De forma ideal, se debe contabilizar la distancia recorrida por cada persona en cada salida y en cada sitio, o bien, conocer el área total del sitio de estudio. Así, los resultados pueden ser expresados en relación a la distancia recorrida o área muestreada en:

- i*, número de registros por distancia (m, km) recorrida por persona por hora de trabajo
- ii*, número de registros por distancia (m, km) recorrida por persona por día de trabajo
- iii*, número de registros por área (m<sup>2</sup>, km<sup>2</sup>) muestreada por persona por hora de trabajo
- iiii*, número de registros por área (m<sup>2</sup>, km<sup>2</sup>) muestreada por persona por día de trabajo

Para *i* e *ii*, mediante la multiplicación del total de m o km recorridos por persona, sumando los de cada día de muestreo por el total de días (u horas) trabajadas por persona. Para *iii* e *iiii*, mediante la multiplicación del total de m<sup>2</sup> o km<sup>2</sup> muestreados por persona, sumando los de cada día de muestreo por el total de días (u horas) trabajadas por persona.

5) En este estudio el número de personas fue igual a 1. Sin embargo, éste puede ser aplicado con un mayor número de recolectores o con un número desigual de personas en cada salida y en cada sitio. Se asume que las personas son capaces de identificar a las especies sin error.

6) El número de días de registro no puede ser menor a 2, pero puede variar por salida y por sitio. Este punto puede ser una ventaja para obtener mediciones de mayor peso ecológico en manifestaciones o monitoreos ambientales.

7) Conceptualiza frecuencia de registro de manera que el número de individuos observados y el número de rastros obtenidos por especie, se consideran como "número de registros", independientemente de su naturaleza. Este punto tiene los siguientes aspectos a considerar:

a) Para huellas aisladas o pistas completas se considera como un registro, juzgándose si se trata o no del mismo individuo. De ser posible, se recomienda recolectar pistas completas (huellas de las cuatro extremidades), así como efectuar comparaciones en forma y tamaño de cada una para determinar un número mínimo de individuos identificados.

b) Los restos orgánicos (*p.ej.* pelos, cráneos) son atribuidos únicamente a un registro de la especie. Es recomendable contar con colecciones de referencia.

c) En el caso de especies que establecen dormitorios en lo alto de árboles (*p.ej. Nasua narica*), cuando se registra más de uno, sólo se contabiliza como un registro. Sólo cuando se

observa directamente a un grupo, el número de registros debe ser igual al número de individuos observados.

d) Para roedores hipógeos de talla mediana (p.ej. *Orthogeomys hispidus*) y en áreas en donde únicamente se distribuya una especie (p.ej. la Península de Yucatán), cuando se registren series de montículos recientes que indiquen su presencia, se contabiliza como un registro de la especie. Si en un área existen especies simpátricas o no hay certeza de que los montículos sean recientes, se recomienda excluir a estos mamíferos del análisis.

e) Mamíferos que no puedan ser determinados hasta nivel específico mediante rastros (p.ej. huellas), tales como especies del género *Didelphis*, *Sciurus* o *Sylvilagus*, por mencionar algunas, el número de registros únicamente debe estar de acuerdo con los ejemplares observados.

f) Las excretas sólo deben ser consideradas cuando exista el 100% de seguridad en lograr una determinación positiva. Se recomienda considerar únicamente aquellas excretas encontradas con rastros asociados o aquellas muy características (p.ej. *Odocoileus virginianus*).

g) Es conveniente que de forma preliminar se realicen análisis exploratorios de forma independiente (sólo registros directos y sólo registros indirectos) y considerando en conjunto ambos tipos de registros. Este procedimiento deberá indicar la forma definitiva para el análisis de la información.

Las hipótesis nulas 12 y 13, se probaron con las mismas técnicas utilizadas en el capítulo tres:  $\chi^2$  (Ji-cuadrada) de tablas de contingencia y de bondad de ajuste (Mendenhall *et al.*, 1986). De igual forma, para la hipótesis 14 a y b, se utilizaron la prueba no paramétrica *U* de Mann-Whitney de una cola y la prueba simplificada para muestras grandes ( $n_1 > 10$  y  $n_2 > 10$ ) con el estadístico "Z" para dos colas, respectivamente (Hollander y Wolfe, 1973; Mendenhall *et al.*, 1986).

#### **4.3.2.3. Diversidad**

La diversidad alfa de la comunidad de mamíferos no voladores en tiempo y espacio se estimó mediante los mismos índices aplicados en la sección 3.3.2.3. Para esta muestra tampoco se encontraron diferencias significativas entre los valores del índice de Shannon-Wiener y de Simpson, razón por la cual, los resultados se expresan considerando únicamente el primero. Las hipótesis 15 y 16, se probaron de igual forma con la prueba de *t* modificada por Hutcheson (1970). Las mismas consideraciones y logaritmos presentados en dicha sección, se aplican en este capítulo (Baev y Penev, 1995; Krebs, 1985; Magurran, 1988; Margalef, 1980; Pianka, 1982; Sánchez y López, 1988; Zar, 1984).

La tasa de recambio de especies de la comunidad de mamíferos no voladores entre las formaciones vegetales (**diversidad beta**), se determinó mediante los índices de Whittaker (1972) y de Cody (1975). Se aplican los mismos fundamentos y forma de interpretación que en el análisis de la comunidad de quirópteros (Baev y Penev, 1995; Cody, 1975, 1993; Halffter y Favila, *en prensa*; Magurran, 1988; Moreno-Ortega, *en prensa*; Schluter y Ricklefs, 1993; Wilson y Schmida, 1984). Se aplicaron técnicas de regresión por el método de mínimos cuadrados (Hipótesis 17) (Daniel, 1980), en donde la variable dependiente (tasa de recambio de especies) fue transformada a una escala logarítmica (Sokal y Rohlf, 1981). Sin embargo, se eligió entre dicha escala y los valores originales, dependiendo de como se obtenía un mejor ajuste. La proporción con la que la diversidad alfa y beta contribuyen a la integración de la biodiversidad regional (**diversidad gama**), se expresa en número de especies en función de ambas y del número de habitats presentes en el NE de la Península de Yucatán (véase Capítulo 3, sección 3.3.2.3) (Halffter y Favila, *en prensa*; Moreno-Ortega, *en prensa*; Schluter y Ricklefs, 1993; Whittaker, 1972).

#### 4.3.2.4. Dominancia

La dominancia espacio-temporal, se estimó de forma simple de la siguiente manera:

$$ID_B = 100 \times ([My_1 + My_2] / My)$$

donde:

$ID_B$  = índice de dominancia de la comunidad en cada mes y en cada formación vegetal. Modificado de McNaughton (Krebs, 1985)

$My_1$  = número de registros días-persona de trabajo de la especie con mayor valor en cada mes y en cada formación vegetal

$My_2$  = número de registros por días-persona de trabajo de la especie con segundo mayor valor en cada mes y en cada formación vegetal

$My$  = sumatoria del número de registros por días-persona de trabajo de todas las especies presentes en cada mes y en cada formación vegetal.

Para comparar la dominancia con la riqueza específica, abundancia relativa y diversidad, obtenidas por mes y por formación vegetal (Hipótesis 18), se aplicaron las mismas técnicas de regresión que en la sección 3.3.2.2. La mayoría de las rectas con mejor ajuste fueron aquellas en que se emplearon los valores originales tanto para la variable dependiente como para la independiente (*p.ej.* dominancia y diversidad, respectivamente). Sin embargo, con el objeto de reducir los niveles de probabilidad y ser más estrictos en la significancia de las asociaciones (lo cual aumenta la confiabilidad) (Mendenhall et al., 1986), se eligió una escala logarítmica para la presentación de los resultados.

#### 4.3.2.5. Similitud

Fue innecesario analizar las semejanzas existentes entre las 10 comunidades vegetales, considerando como unidades de clasificación a las 24 especies de mamíferos no voladores, excluyendo a los pequeños roedores, codificadas en cada celda como datos de ausencia-presencia y a las variables codificadas como datos cuantitativos en número de especies en cada categoría. Con ambos procedimientos, se obtuvieron resultados similares a los presentados en el Capítulo 2 al considerar en su conjunto a todos los mamíferos terrestres.

Para la ubicación zoogeográfica del NE de la Península de Yucatán con base en la fauna de mamíferos no voladores que alberga, se consideró el número de especies, el número de Familias y el número de especies por Familia, reconocidos para distintos sitios neotropicales distribuidos en un gradiente latitudinal norte-sur a dos diferentes escalas: macrogeográfica y peninsular. Se excluyeron algunas Familias con distribución en México, tales como *Talpidae*, *Castoridae*, *Ursidae*, *Antilocapridae* y *Bovidae*, por carecer de representantes en los sitios considerados. Asimismo, para las localidades de Centro y Sudamérica, no se consideraron a cuatro especies pertenecientes a las Familias *Bradyrodidae*, *Choloepidae* y *Echimyidae*.

Para la escala regional o peninsular, se consideraron sitios históricamente ubicados en la Provincia Biótica de Yucatán o Península de Yucatán (Alvarez y Lachica, 1991; Barrera, 1962; Goldman y Moore, 1946; Ryan, 1963). Para determinar el número de especies para cada sitio peninsular, sólo se consideraron localidades en donde existen registros específicos en literatura, en bancos de datos de las colecciones citadas y recolectas realizadas por el autor. El "punto de latitud" representa una localidad específica de referencia de un conjunto de puntos ubicados en latitudes similares (véase las referencias citadas en el Cuadro 14). Para la escala peninsular los puntos considerados son los mismos que en la sección 3.3.2.5. adicionándose los siguientes:

- 1) *Corredor Cancun-Tulum*: Puerto Juárez y La Vega.
- 2) *Noroeste de Yucatán*: Maxcanú, Halachó, Sisal, Celestún, Chunchucmil, Kinchil y Esperanza.
- 3) *Sur de Yucatán*: Xbac, Yokat y San Anselmo.
- 4) *Centro de Quintana Roo*: Vigía y Esmeralda.
- 5) *Sur-Centro de Campeche*: Yohaltun.
- 6) *Sur de Quintana Roo*: Konnunlich, Mahahual-Xcalak, Xcopen, Limones y San Antonio.
- 7) *Sur de Campeche*: Concepción.
- 8) *Reserva de la Biosfera Montes Azules Chiapas*: Plan de Ayutla, Lago Suspiro, Lacanja-Chansayab, Bonampak, Lago Carranza, Lago Lacanja, Lago Jalisco, Chajul (Arroyo Miranda), Río San Pedro e Indio Pedro (Campo Cedro).

Se construyó la siguiente matriz básica de datos (MBD 5): Se consideraron como OTU's a los 18 sitios neotropicales y 8 sitios peninsulares (OTU's = 18 y 8, respectivamente) y como

unidades de clasificación a las 22 Familias de mamíferos no voladores, codificadas en cada celda como datos cuantitativos en número de especies (Cuadro 14). La similitud se estimó mediante el coeficiente de distancias euclidianas (Krebs, 1989; Sokal y Rohlf, 1981). Se aplicaron análisis de agrupamiento mediante el método UPGMA y se calcularon los coeficientes cofenéticos de correlación ( $r$  ó  $CCC$ ) para cada dendrograma (véase la sección 2.3.2.1).

#### 4.4. Resultados

##### 4.4.1. Estructura de la comunidad

La comunidad de mamíferos no voladores del NE de la Península de Yucatán está compuesta por 7 Ordenes, 17 Familias, 27 Géneros y 30 especies. El Orden Carnívora presentó un mayor número de mamíferos (11 especies) y los de Lagomorpha y de Primates el menor, con una especie cada uno (véase Figura 2). Las Familias Felidae, Mustelidae y Muridae fueron las de mayor número de especies (4, 4 y 5, respectivamente). Como se fundamentó en la sección 4.3.1, para el análisis subsecuente de la comunidad de mamíferos no voladores se excluye a las seis especies de pequeños roedores. De esta forma, todos los resultados son presentados con base en 7 Ordenes, 15 Familias, 22 Géneros y 24 especies.

En contraparte a lo encontrado en la comunidad de quirópteros, la fluctuación mensual de la riqueza específica de la comunidad de mamíferos no voladores con respecto al aporte de precipitación, presentó un comportamiento homogéneo. En los meses de enero y abril de 1993, se obtuvo una mayor riqueza de especies del total registrado (46% cada uno) y en marzo y abril de 1992 el menor (8% cada uno), todos con una precipitación mensual promedio menor a los 75 mm. El mínimo y máximo del número de especies no corresponde a los mínimos y máximos, o viceversa, del aporte de precipitación mensual promedio (Figura 20).

La frugivoría-herbivoría y la omnivoría tienen la mayor importancia relativa con 8 (33% del total de 24) especies cada una, seguidas por la carnivoría y la insectivoría con 5 (21%) y 3 (13%) especies, respectivamente. La mayor diversidad trófica la presentan los mustélidos con tres formas diferentes de explotar los recursos alimenticios. El mayor número de mamíferos no voladores son frugívoros-herbívoros-terrestres (5 especies), seguidos de los omnívoros-escansoriales (4 especies), insectívoros-terrestres y carnívoros-terrestres (3 especies cada uno), omnívoros-terrestres, frugívoros-herbívoros-arborícolas y carnívoros-escansoriales (2 especies cada uno) y omnívoros-arborícolas, omnívoros-semiacuáticos y frugívoros-herbívoros-hipogeos (1 especie cada uno).

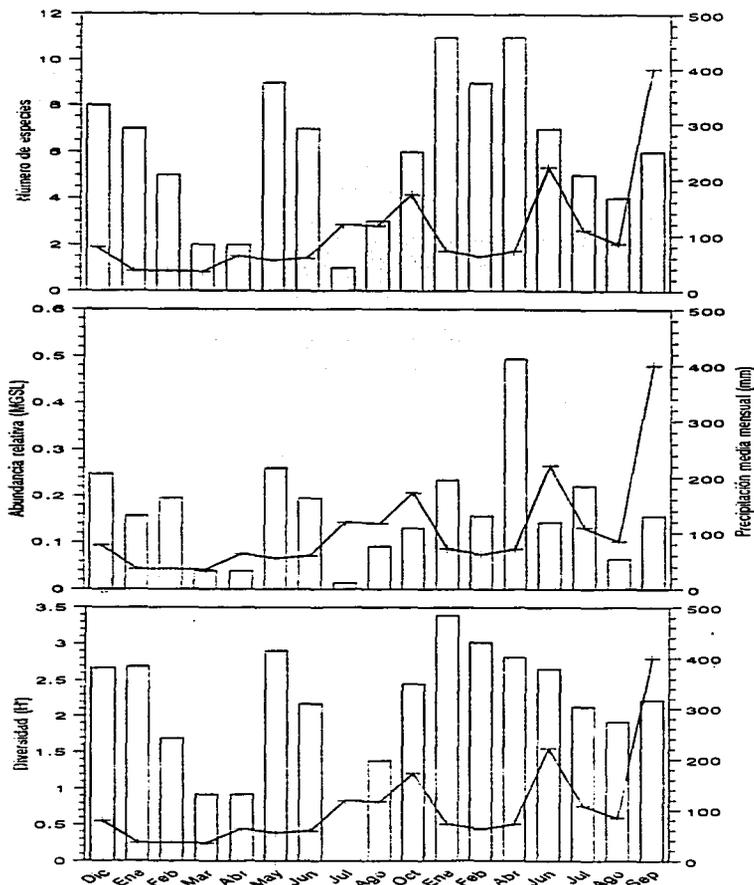


Figura 20. Fluctuación temporal de la riqueza específica, abundancia relativa y diversidad de la comunidad de mamíferos no voladores del NE de la Península de Yucatán (barras), durante el período diciembre de 1991 a septiembre de 1993. Se indica el aporte de precipitación mensual promedio (líneas).

Cuadro 10. Estructura de la comunidad de mamíferos no voladores del NE de la Península de Yucatán por gremios tróficos y por intervalos de tamaño, utilizando como indicador la longitud condilobasal del cráneo. Intervalo (mm-log<sub>10</sub>): I (1.60-1.87), II (1.87-2.13) y III (mayor a 2.13).

| Gremio trófico        | Intervalo |    |     | Total de especies | Total de intervalos |
|-----------------------|-----------|----|-----|-------------------|---------------------|
|                       | I         | II | III |                   |                     |
| Omnívoros             | 2         | 6  | 0   | 8                 | 2                   |
| Insectívoros          | 1         | 2  | 0   | 3                 | 2                   |
| Frugívoros-herbívoros | 3         | 3  | 2   | 8                 | 3                   |
| Carnívoros            | 0         | 4  | 1   | 5                 | 2                   |
| Total de especies     | 6         | 15 | 3   | 24                | 3                   |
| Total de gremios      | 3         | 4  | 2   | 4                 | Celdas=12           |

La matriz elaborada con los cuatro grandes gremios tróficos y con los tres intervalos de tamaños generó 12 celdas (Cuadro 10), de las cuales nueve están ocupadas por una o más especies. Una celda está ocupada por seis especies que incluyen a los omnívoros de tamaño II, una por cuatro especies que incluyen a los carnívoros también del tamaño II y dos por tres especies cada una, incluyendo a los frugívoros-herbívoros de los tamaños I y II. La mayoría de las especies (63%) presentan una longitud condilobasal del cráneo de 1.87 a 2.13 mm-log<sub>10</sub> (intervalo II), mientras que la minoría (13%) son de tamaño III ( $\geq 2.13$ ). Las especies del intervalo II explotan los recursos alimentarios en todas las formas consideradas, mientras que la frugivoría-herbívoría posee la mayor varianza en tamaño, agrupando a mamíferos no voladores de todas las clases de tamaño.

El mayor porcentaje de las especies (38%) son monoéstricas y biéstricas (29%). Los mamíferos no voladores con reproducción continua son: *Philander opossum*, *Orthogeomys hispidus* y *Sylvilagus floridanus*. Una especie (*Ateles geoffroyi*), tiene una reproducción no anual, desconociéndose la modalidad reproductiva de otras cuatro (*Tamandua mexicana*, *Conepatus semistriatus*, *Eira barbara* y *Galictis vittata*). Como era de esperarse, la mayoría de los mamíferos no voladores (75%) tienen una distribución actual neotropical. Cuatro especies (*Didelphis virginiana*, *Spilogale putorius*, *Procyon lotor* y *Sylvilagus floridanus*) son de distribución neártica y sólo dos (*Urocyon cinereocargenteus* y *Odocoileus virginianus*), tienen una distribución compartida. A pesar de que la mayoría de las especies son de distribución actual neotropical, la minoría son de este origen (8 especies), ya que el 63% de las especies son de origen paleártico. Sólo *Orthogeomys hispidus* es de afinidad neártica.

De la misma forma en que se presentó en el análisis de la comunidad de quirópteros, a continuación se dan argumentos específicos sobre la estructura de la comunidad de mamíferos no voladores presente en los distintos tipos de comunidades vegetales "sin clasificar" (Cuadro F del Apéndice III). La selva baja caducifolia presentó el mayor número de especies no voladoras (71%, excluyendo a los pequeños roedores), mientras que el zacatal costero sólo registró al 17% de las especies de talla mediana y grande (como referencia véase la Figura 3 del Capítulo 2). Esta última comunidad junto con la duna costera, el manglar y los petenes constituye los humedales, que en conjunto, registraron un promedio de 7 especies (mín= 4, máx= 9), menor a lo obtenido en las restantes comunidades vegetales sureñas (prom=10, mín=4, máx= 17). Los cenotes y las aguadas registraron al 17% y 38% de las especies, respectivamente. La selva baja caducifolia y el pastizal albergan el mayor número de familias (13 y 8, respectivamente), seguidas de los cenotes, aguadas y duna costera (7 cada una), el manglar (6), los petenes y la selva baja inundable (5 cada una), la selva baja espinosa (4) y el zacatal costero (3).

La selva baja caducifolia, el pastizal, los petenes y la duna costera, registraron a todos los gremios tróficos de la comunidad de mamíferos no voladores y los cenotes únicamente a especies que explotan los recursos alimenticios de una forma. En cuanto a los gremios tróficos, la distribución de los mamíferos no voladores parece ser homogénea en el NE de la Península, ya que en promedio las comunidades vegetales consideradas como humedales y sureñas, registraron el mismo número de categorías alimentarias (mín 2, máx 4, media 3; mín 1, máx 4, media 3, respectivamente). Sólo la omnivoría estuvo presente en todas las comunidades vegetales. Sin embargo, ninguna formación vegetal registró a todas las especies de determinada categoría alimentaria, lo que apoya la complementariedad de los tipos de comunidades para mantener la diversidad trófica del paisaje (Cuadro F del Apéndice III).

En cuanto al tamaño, la distribución de los mamíferos no voladores presenta patrones importantes e incluso similares a lo encontrado en la comunidad de quirópteros. En todas las comunidades vegetales sureñas se distribuyen mamíferos de todos los intervalos de tamaño, resaltando que en los cenotes sólo se registraron especies de talla mediana (intervalo II) y en el pastizal ninguna especie de talla mayor (intervalo III). En las formaciones consideradas como humedales, no se registró ninguna especie de talla intermedia (intervalo I) y fueron las únicas (manglar y duna costera) en donde se registró el 100% de las especies asignadas a un intervalo (Cuadro F del Apéndice III). Las especies de talla mediana estuvieron presentes en las 10 comunidades vegetales sin clasificar, por lo que representa el tamaño con distribución más amplia en el NE de Yucatán. En contraparte, los mamíferos no voladores del intervalo I, habitan en un menor número de comunidades vegetales (cinco). Las especies de talla mayor (intervalo III) se distribuyen en ocho formaciones.

El mayor número de especies son monoéstricas. Esto se manifiesta en sus intervalos de distribución, ya que todas las comunidades vegetales registraron mamíferos no voladores con dicha modalidad. El patrón de distribución responde al número de especies por modalidad reproductiva. Nuevamente se observa una complementariedad de las comunidades vegetales, ya que ninguna registró a especies de todas las modalidades reproductivas. Al igual que lo obtenido en la comunidad de quirópteros, el zacatal costero sólo alberga mamíferos no voladores de una modalidad reproductiva (monoéstrica). Sin embargo, la duna costera presentó el mayor número de especies que presentan un período de estro al año y el manglar y el peten, la única especie con reproducción no anual. Esto muestra la importancia de los humedales como habitat para mamíferos de bajo potencial reproductivo (Cuadro F del Apéndice III).

#### 4.4.2. Abundancia relativa

##### 4.4.2.1. Variación temporal

Los muestreos de mamíferos no voladores incluyeron un total de 47 días, 1128 horas y 218 registros de 24 especies. En promedio por mes, se muestrearon 3 días y se obtuvieron 13 registros de 6 especies y en promedio por día 4.63 registros de 2 especies. La suma total del número de registros por los días-persona trabajo (NR/DP) de cada salida es de 76.85 (Cuadro 11-A), valor que fue utilizado para calcular las abundancias relativas de cada especie para el análisis temporal. La curva acumulativa de especies sugiere que el muestreo fue adecuado (Figura 21). En los primeros 15 días de trabajo se registró al 71% de las especies (17) y en los siguientes 14 se agregaron 5 especies. La curva resultó asíntótica al alcanzar las 24 especies en el día 34 acumulado de muestreo del total de 47.

Los valores obtenidos de abundancia relativa para cada especie de la comunidad de mamíferos no voladores a través del tiempo (MGAR) y en total para cada salida (MGSL), fueron dependientes del mes de muestreo ( $\chi^2 = 490.522$ ,  $g.l. = 368$ ,  $P < 0.0001$ ;  $\chi^2 = 130.25$ ,  $g.l. = 16$ ,  $P < 0.001$ , respectivamente), encontrándose diferencias significativas (Hipótesis 12) (Cuadro 11-B). Estas diferencias podrían ser debidas a un desigual esfuerzo de registro: sin embargo, entre los valores de NR/DP aplicados en cada mes, no existieron diferencias estadísticas ( $\chi^2 = 23.048$ ,  $g.l. = 16$ ,  $P > 0.100$ ). Al analizar la fluctuación mensual de la abundancia relativa con respecto al aporte de precipitación, se observa un patrón poco claro con respecto a la estacionalidad climática de la zona.

Analizando los mínimos y máximos, en abril de 1993 se registró la mayor abundancia relativa y en marzo, abril y julio de 1992 la menor, todos con una precipitación mensual promedio menor a los 100 mm (excepto julio con 119.3 mm) (Figura 20). El esfuerzo de registro fue mayor en diciembre de 1991 y mayo de 1992 (9.5 y 10 NR/DP, respectivamente).



Cuadro II. Continuación

| C. Diversidad           |  |           |           |           |           |           |           |           |           |           |           |           |           | Total     |           |           |           |           |        |
|-------------------------|--|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|--------|
| Shannon (Hensel (1))    |  | 2.670     | 2.650     | 1.660     | 0.920     | 0.920     | 2.900     | 2.110     | NA        | 1.380     | 2.450     | 3.390     | 38.00     | 28.00     | 2.600     | 2.130     | 18.00     | 2.220     | 3.570  |
| Diver (Hensel (Hensel)) |  | 3.000     | 2.810     | 2.320     | 1.000     | 1.000     | 3.170     | 2.810     | NA        | 1.590     | 2.990     | 3.460     | 3.170     | 3.460     | 2.810     | 2.320     | 2.000     | 2.560     | 4.980  |
| Equit (Hensel (Hensel)) |  | 0.890     | 0.960     | 0.730     | 0.920     | 0.920     | 0.910     | 0.770     | NA        | 0.870     | 0.950     | 0.980     | 0.950     | 0.810     | 0.950     | 0.920     | 0.960     | 0.860     | 0.780  |
| Prueba de Chi-Cuadrado  |  | Dic (191) | Ene (192) | Feb (193) | Mar (194) | Abr (195) | May (196) | Jun (197) | Jul (198) | Ago (199) | Oct (192) | Ene (193) | Feb (194) | Abr (195) | Jun (197) | Jul (198) | Ago (199) | Sep (193) | Total  |
| g/11                    |  | 34.30     | 0.05      | 2.13      | 3.09      | 3.09      | 0.63      | 1.00      | NA        | 2.81      | 0.52      | 2.04      | 0.79      | 0.43      | 0.02      | 1.57      | 1.36      | 0.97      | 3.07   |
| Dic (191)               |  | 24.40     | 34.30     | 2.12      | 3.06      | 3.06      | 0.55      | 1.01      | NA        | 2.78      | 0.55      | 1.90      | 0.73      | 0.36      | 0.06      | 1.55      | 1.37      | 0.98      | 2.82   |
| Ene (192)               |  | 14.10     | 15.60     | 14.30     | 1.24      | 1.24      | 2.70      | 0.87      | NA        | 0.59      | 1.52      | 3.91      | 2.62      | 2.59      | 1.96      | 1.05      | 0.39      | 1.01      | 4.88   |
| Mar (194)               |  | 1.06      | 1.39      | 1.50      | 34.30     | 0.00      | 3.56      | 1.93      | NA        | 0.74      | 2.55      | 4.52      | 3.46      | 3.46      | 2.97      | 2.25      | 1.46      | 2.09      | 5.20   |
| Abr (195)               |  | 1.66      | 1.39      | 3.50      | 6.00      | 34.30     | 3.55      | 1.93      | NA        | 0.74      | 2.55      | 4.52      | 3.46      | 3.46      | 2.97      | 2.25      | 1.46      | 2.09      | 5.20   |
| May (196)               |  | 44.00     | 35.70     | 51.50     | 11.90     | 11.90     | 34.30     | 1.49      | NA        | 3.39      | 1.09      | 1.43      | 0.27      | 0.23      | 0.58      | 2.34      | 1.82      | 1.51      | 2.40   |
| Jun (197)               |  | 8.49      | 11.10     | 22.10     | 10.80     | 10.80     | 7.52      | 34.30     | NA        | 1.42      | 0.51      | 2.56      | 1.56      | 1.36      | 0.92      | 0.09      | 0.40      | 0.09      | 3.23   |
| Jul (198)               |  | 78.00     | 48.00     | 60.00     | 12.00     | 12.00     | 60.00     | 60.00     | NA        | 3.72      | 7.35      | 15.00     | 6.65      | 17.10     | 8.04      | 10.30     | 4.03      | 5.93      | NA     |
| Ago (199)               |  | 7.40      | 8.82      | 19.30     | 10.60     | 10.60     | 5.82      | 25.80     | NA        | 34.30     | 2.14      | 4.64      | 3.23      | 3.30      | 2.59      | 1.78      | 0.90      | 1.60      | 5.88   |
| Oct (192)               |  | 14.50     | 18.00     | 30.50     | 11.30     | 11.30     | 11.70     | 37.40     | NA        | 19.20     | 34.30     | 2.35      | 1.19      | 0.93      | 0.46      | 0.80      | 0.90      | 0.45      | 3.21   |
| Ene (193)               |  | 50.40     | 38.70     | 53.80     | 11.90     | 11.90     | 47.10     | 55.90     | NA        | 26.50     | 35.70     | 34.30     | 0.89      | 1.75      | 1.81      | 4.10      | 2.78      | 2.68      | 0.80   |
| Feb (193)               |  | 14.40     | 15.90     | 30.40     | 11.30     | 11.30     | 11.60     | 37.20     | NA        | 19.20     | 19.80     | 7.83      | 34.30     | 0.47      | 0.75      | 2.19      | 1.66      | 1.56      | 1.48   |
| Abr (195)               |  | 59.80     | 42.60     | 56.50     | 12.00     | 12.00     | 56.30     | 57.80     | NA        | 27.20     | 37.60     | 47.00     | 45.10     | 34.30     | 0.40      | 2.21      | 1.70      | 1.37      | 2.80   |
| Jun (197)               |  | 15.90     | 17.20     | 32.20     | 11.40     | 11.40     | 12.90     | 39.00     | NA        | 19.60     | 21.20     | 8.51      | 25.50     | 10.10     | 34.30     | 1.36      | 1.28      | 0.69      | 2.80   |
| Jul (198)               |  | 35.20     | 40.80     | 55.70     | 11.90     | 11.90     | 52.70     | 56.90     | NA        | 29.90     | 36.70     | 41.30     | 44.10     | 63.60     | 40.00     | 34.30     | 0.41      | 0.71      | 8.16   |
| Ago (199)               |  | 2.07      | 2.68      | 6.57      | 7.98      | 7.98      | 1.80      | 9.84      | NA        | 5.77      | 4.25      | 1.01      | 5.14      | 1.14      | 4.22      | 0.71      | 34.30     | 0.43      | 3.37   |
| Sep (193)               |  | 11.49     | 13.10     | 18.20     | 11.10     | 11.10     | 9.12      | 33.20     | NA        | 17.40     | 17.20     | 5.84      | 20.70     | 6.94      | 17.70     | 4.25      | 17.30     | 34.30     | 3.46   |
| Total g/                |  | 75.90     | 48.00     | 80.00     | 12.00     | 12.00     | 79.80     | 80.00     | NA        | 28.00     | 40.00     | 71.70     | 48.00     | 151.00    | 44.00     | 87.70     | 26.00     | 46.00     | 152.80 |
| D. Dominancia           |  |           |           |           |           |           |           |           |           |           |           |           |           | Total     |           |           |           |           |        |
| Valor del Índice        |  | 47.106    | 41.667    | 60.000    | 100.000   | 100.000   | 45.600    | 66.667    | NA        | 85.714    | 50.000    | 16.666    | 41.667    | 55.263    | 45.454    | 52.941    | 60.000    | 66.667    | 30.531 |

Sin embargo, la mayor abundancia relativa de mamíferos de talla mediana y grande se presentó en abril de 1993 ( $49 \times 10^{-2}$  NR/DP, respectivamente). El menor esfuerzo de registro ocurrió en julio de 1992 ( $0.5$  NR/DP) y fue este mes el que registró la menor abundancia ( $13 \times 10^{-3}$  NR/DP). El esfuerzo de muestreo en relación al registro de especies mostró que con el menor esfuerzo (julio) se obtuvieron los mayores valores en el registro de especies, mientras que en diciembre de 1991 y mayo de 1992, estuvieron entre los de menor proporción ( $8 \times 10^{-2}$  y  $9 \times 10^{-2}$  especies por NR/DP, respectivamente).

La especie de mayor abundancia relativa en todo el período de estudio resultó ser *Nasua narica*. Los registros de esta especie representaron el 21% del número total de registros obtenidos en el NE de Yucatán con un valor de  $59 \times 10^{-2}$  NR/DP, fluctuando de  $1 \times 10^{-2}$  a  $16 \times 10^{-2}$  registros por día-persona de trabajo. El histograma de abundancias relativas muestra que *Procyon lotor*, *Odocoileus virginianus*, *Urocyon cinereoargenteus* y *Sylvilagus floridanus* son las especies en segundo término de abundancia (Figura 22-A). En conjunto, el número de registros de estas especies representaron el 72% del total obtenido con un NR/DP de  $59 \times 10^{-2}$  a  $20 \times 10^{-2}$ . En contraparte, las especies con menor abundancia fueron *Phaiander opossum*, *Galictis vittata*, *Spilogale putorius* y *Leopardus wiedii*, cuyo número de registros representaron únicamente el 2% del total. El NR/DP para estas especies fue de  $1 \times 10^{-2}$ . Lo

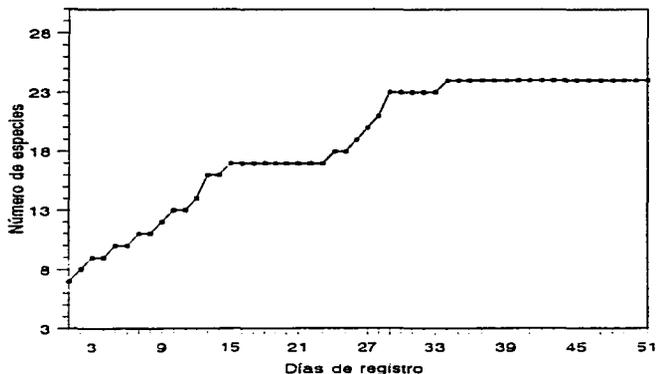


Figura 21. Curva de acumulación de especies registradas por día de trabajo en el NE de la Península de Yucatán. La curva inició su asintota al alcanzar las 24 especies de mamíferos no voladores en el día 34 acumulado de muestreo.

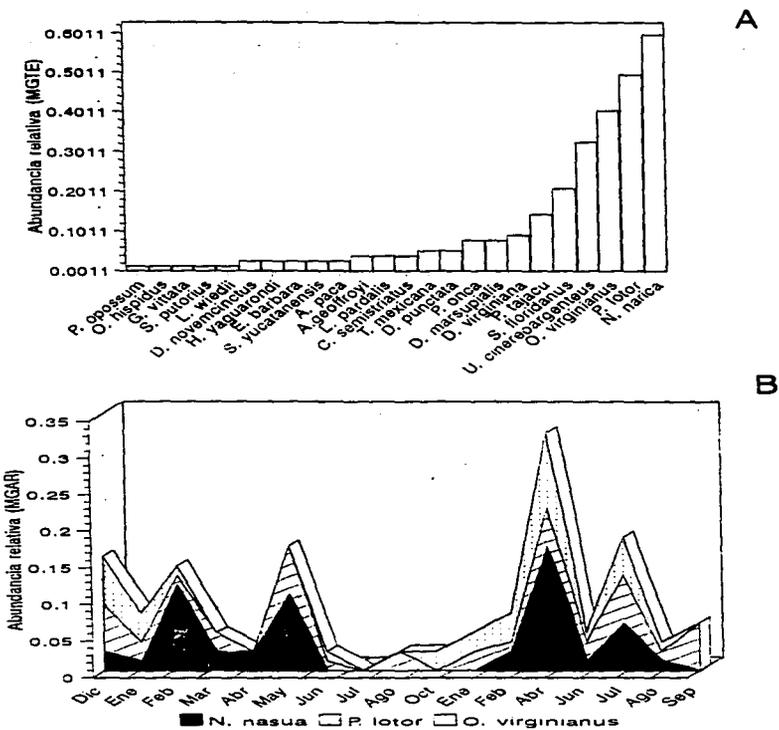


Figura 22. A) Histograma de abundancia relativa total por especie (MGTE) de la comunidad de mamíferos no voladores del NE de la Península de Yucatán. B) Fluctuación de la abundancia relativa de las tres especies más abundantes (MGAR) durante el período de diciembre de 1991 a septiembre de 1993.

anterior debe ser interpretado con reservas, con base en la dificultad o facilidad de detección como especies raras o comunes. *Nasua narica*, *Procyon lotor*, *Odocoileus virginianus* y *Urocyon cinereoargenteus*, son especies que poseen un sólo periodo de reproducción al año, mientras que *Sylvilagus floridanus* es una especie con modalidad reproductiva poliéstrica continua. El histograma de abundancia relativa de las tres especies más abundantes, muestra sus valores más elevados en el mes de abril de 1993 con fluctuaciones similares (Figura 22-B).

#### 4.4.2.2. Variación espacial

La diferencia existente en superficie de las formaciones vegetales del NE de la Península de Yucatán, repercutió en el número de muestreos efectuados en cada una y, por consiguiente, en las diferencias en el esfuerzo de registro aplicado ( $X^2 = 15.073$ ,  $g.l. = 4$ ,  $P < 0.005$ ). Por tal motivo y con el objeto de poder realizar comparaciones espaciales de abundancia y posteriormente de diversidad alfa, fue necesario cuantificar el esfuerzo de registro y homogenizarlo mediante el factor de corrección propuesto. De esta forma, en la selva baja caducifolia-cenotes se obtuvo el mayor NR/DP con 25.6, obteniéndose un total de 78 registros de 17 especies en 28 días, mientras que en las selvas espinosas se obtuvo un total de 18 registros de 7 especies en 13 días (Cuadro 12-A). Los valores de NR/DP obtenidos en cada comunidad vegetal fueron utilizados para calcular las abundancias relativas de cada especie y no el valor total obtenido en el análisis temporal.

##### a) Formación selva baja caducifolia-cenotes (SBC-C)

En esta formación, las cuatro especies con mayor abundancia relativa fueron *Nasua narica*, *Odocoileus virginianus*, *Sylvilagus floridanus* y *Procyon lotor*, con valores de  $93 \times 10^{-2}$  a  $31 \times 10^{-2}$  NR/DP. Dos especies presentaron valores de  $19 \times 10^{-2}$  y de  $15 \times 10^{-2}$  NR/DP (*Urocyon cinereoargenteus* y *Didelphis virginiana*, respectivamente). Los registros del resto de los mamíferos no voladores representaron el 18% del número total obtenido en la SBC-C (Figura 23-A). La fluctuación de la abundancia relativa de *N. narica* y de *O. virginianus* muestra sus valores más altos en junio de 1992 y en abril de 1993. Esto último es importante para su interpretación, considerando los periodos reproductivos de ambas especies. Se realizaron muestreos en 9 meses y al igual que en el análisis temporal, el esfuerzo de registro fue mayor en diciembre de 1991. Sin embargo, la mayor abundancia relativa de mamíferos no voladores se presentó en abril de 1993 ( $74 \times 10^{-2}$  NR/DP). El menor esfuerzo ocurrió en agosto de 1993 siendo el mes en que se obtuvo la menor abundancia ( $11 \times 10^{-2}$  NR/DP) (Figura 23-A). El esfuerzo en relación al registro de especies, mostró que en uno de los meses de menor esfuerzo (enero de 1993) se presentó el mayor NR/DP ( $43 \times 10^{-2}$  especies), mientras que en diciembre de 1991 y junio de 1992, el menor ( $13 \times 10^{-2}$  especies por NR/DP) (Cuadro G-A del Apéndice III).

Cuadro 12. Esfuerzo de registro, riqueza de especies, abundancia relativa, diversidad y dominancia de la comunidad de mamíferos no voladores por formación vegetal del NE de la Península de Yucatán. Las abreviaturas de las formaciones son las mismas que las del Cuadro 7. Se indica el valor de abundancia relativa total por especie por formación (MARES-E), el total por formación vegetal (MARFV-E) y el total por especie en el paisaje (MARTO-E). PRxSP es la proporción de especies registradas por los NR/DP aplicados en cada formación. Se aplican las mismas consideraciones presentadas en el Cuadro 11 sobre la presentación de la información. Se excluyen los pequeños roedores. Véase el Cuadro G del Apéndice III.

| A. Esfuerzo de registro              |           |          |               |          |          |                 |  |
|--------------------------------------|-----------|----------|---------------|----------|----------|-----------------|--|
|                                      | SBC-C     | SPA      | SE            | MAD      | PET      |                 |  |
| Número de días                       | 28        | 33       | 13            | 25       | 9        |                 |  |
| Número de registros                  | 78        | 36       | 18            | 59       | 27       |                 |  |
| Riqueza específica nr/dp             | 17        | 14       | 7             | 11       | 9        |                 |  |
|                                      | 25,6      | 11,1     | 6,9           | 20,5     | 12,3     |                 |  |
| B. Abundancia relativa               |           |          |               |          |          |                 |  |
| Especie                              | SBC-C     | SPA      | MARES-E<br>SE | MAD      | PET      | MARTO-E         |  |
| <i>D. marsupialis</i>                | 0,078124  | 0,270270 | 0             | 0        | 0,081309 | 0,429703        |  |
| <i>D. virginiana</i>                 | 0,156248  | 0,090090 | 0             | 0,048790 | 0,081309 | 0,376427        |  |
| <i>P. opossum</i>                    | 0         | 0,090090 | 0             | 0        | 0        | 0,090090        |  |
| <i>D. novemcinctus</i>               | 0         | 0,090090 | 0             | 0,048790 | 0        | 0,138870        |  |
| <i>T. mexicana</i>                   | 0,078124  | 0        | 0             | 0        | 0,162618 | 0,240742        |  |
| <i>A. geoffroyi</i>                  | 0         | 0        | 0             | 0,097560 | 0,081309 | 0,178869        |  |
| <i>U. cinereoargenteus</i>           | 0,195310  | 0,630630 | 0,289854      | 0,292681 | 0,162618 | 1,571093        |  |
| <i>H. yagouaroundi</i>               | 0         | 0,180180 | 0             | 0        | 0        | 0,180180        |  |
| <i>L. pardalis</i>                   | 0         | 0        | 0             | 0,146341 | 0        | 0,146341        |  |
| <i>L. wiedii</i>                     | 0,039062  | 0        | 0             | 0        | 0        | 0,039062        |  |
| <i>P. onca</i>                       | 0         | 0        | 0             | 0,097560 | 0,325236 | 0,422796        |  |
| <i>C. semistriatus</i>               | 0,039062  | 0,180180 | 0             | 0        | 0        | 0,219242        |  |
| <i>S. putorius</i>                   | 0         | 0,090090 | 0             | 0        | 0        | 0,090090        |  |
| <i>E. Barbara</i>                    | 0,039062  | 0,090090 | 0             | 0        | 0        | 0,129152        |  |
| <i>G. vittata</i>                    | 0,039062  | 0        | 0             | 0        | 0        | 0,039062        |  |
| <i>N. narica</i>                     | 0,937497  | 0,360360 | 0,289854      | 0,731705 | 0,325236 | 2,644652        |  |
| <i>P. lotor</i>                      | 0,312496  | 0,450450 | 0,289854      | 0,780482 | 0,569138 | 2,402420        |  |
| <i>P. tajacu</i>                     | 0,039062  | 0        | 0,289854      | 0,146340 | 0,406520 | 0,881776        |  |
| <i>O. virginianus</i>                | 0,546868  | 0,090090 | 1,014490      | 0,439022 | 0        | 2,096170        |  |
| <i>S. yucatanensis</i>               | 0,078124  | 0        | 0             | 0        | 0        | 0,078124        |  |
| <i>O. hispidus</i>                   | 0,039062  | 0        | 0             | 0        | 0        | 0,039062        |  |
| <i>D. punctata</i>                   | 0,039062  | 0,180180 | 0             | 0,048790 | 0        | 0,268022        |  |
| <i>A. paca</i>                       | 0,039062  | 0        | 0,144927      | 0        | 0        | 0,183989        |  |
| <i>S. fondonus</i>                   | 0,351560  | 0,450450 | 0,289854      | 0        | 0        | 1,091864        |  |
| MARFV-E                              | 3,046847  | 3,24324  | 2,608687      | 2,878031 | 2,195293 |                 |  |
| PRxSP (x10-1)                        | 0,066406  | 0,126126 | 0,101449      | 0,053659 | 0,073170 |                 |  |
| C. Diversidad                        |           |          |               |          |          |                 |  |
| Shannon-Wiener (H')                  | 3,189     | 3,458    | 2,523         | 2,829    | 2,856    | Total<br>3,595  |  |
| Diver. máxima (H <sub>max</sub> )    | 4,087     | 3,807    | 2,807         | 3,459    | 3,170    | 4,590           |  |
| Equitatividad (H'/H <sub>max</sub> ) | 0,780     | 0,908    | 0,899         | 0,818    | 0,901    | 0,780           |  |
| Prueba de Hutcheson g.I.I.f          |           |          |               |          |          |                 |  |
| SBC-C                                | 3,65      | 0,995    | 2,03          | 1,46     | 1,2      | Total f<br>1,73 |  |
| SPA                                  | 72,3      | 3,65     | 2,75          | 2,4      | 2,07     | 0,411           |  |
| SE                                   | 12,8      | 17,9     | 3,65          | 0,949    | 0,963    | 3,49            |  |
| MAD                                  | 155       | 110      | 69            | 3,65     | 0,1      | 3,62            |  |
| PET                                  | 49,2      | 55,1     | 58,6          | 37,8     | 3,65     | 2,95            |  |
| Total g.I.                           | 299       | 142      | 71,9          | 226      | 107      | 3,65            |  |
| 302                                  |           |          |               |          |          |                 |  |
| D. Dominancia                        |           |          |               |          |          |                 |  |
| Valor del índice                     | 48,718068 | 33,33333 | 50,00000      | 52,54241 | 44,44317 |                 |  |

Los valores de abundancia relativa de las 17 especies de mamíferos no voladores a través del tiempo registrada en esta formación (MGAR-E), así como el total para cada salida (MGSL-E) que incluyó localidades con SBC-C, fue dependiente del mes de muestreo ( $X^2=529.028$ ,  $g.l.=128$ ;  $X^2=83.608$ ,  $g.l.=8$ , respectivamente, ambas con  $P < 0.0001$ ) (Cuadro G-A del Apéndice III). Podría suponerse que estas diferencias son debidas únicamente a un desigual esfuerzo de registro; sin embargo, entre los valores de NR/DP aplicados en cada mes, no existieron diferencias estadísticas ( $X^2=4.578$ ,  $g.l.=8$ ,  $P > 0.100$ ).

#### b) Formación selva-pastizal-aguada (SPA)

Las cuatro especies con mayor abundancia relativa fueron *Urocyon cinereoargenteus*, *Procyon lotor*, *Syrrhaptes floridanus* y *Nasua narica* con valores de  $63 \times 10^{-2}$  a  $36 \times 10^{-2}$  NR/DP. Una especie presentó valores de  $27 \times 10^{-2}$  NR/DP (*Didelphis marsupialis*) y tres de  $18 \times 10^{-2}$  NR/DP (*Herpailurus yagouaroundi*, *Conepatus semistriatus* y *Dasyprocta punctata*). Las seis especies restantes de mamíferos no voladores representaron el 17% del total de registros obtenidos en esta formación (Figura 23-B). Se realizaron muestreos en 11 meses, de los cuales en abril de 1993 se aplicó el mayor esfuerzo de registro, siendo el mes en que se obtuvo la mayor abundancia relativa de mamíferos no voladores ( $117 \times 10^{-2}$  NR/DP). El menor esfuerzo ocurrió en julio de 1993, que junto con enero y marzo de 1992, fueron los meses en que se obtuvo la menor abundancia ( $9 \times 10^{-2}$  NR/DP) (Figura 23-B). El esfuerzo en relación al registro de especies mostró que en uno de los meses de menor esfuerzo (enero) se representó el mayor registro de especies ( $50 \times 10^{-2}$  especies por NR/DP) y en agosto de 1993 el menor ( $10 \times 10^{-2}$  especies por NR/DP) (Cuadro G-B del Apéndice III).

Los valores de abundancia relativa de las 14 especies de mamíferos no voladores a través del tiempo registradas en esta formación (MGAR-E), así como el total para cada salida (MGSL-E) que incluyó localidades con SPA, fue dependiente del mes de muestreo ( $X^2=472.130$ ,  $g.l.=130$ ;  $X^2=314$ ,  $g.l.=10$ , respectivamente, ambas con  $P < 0.0001$ ) (Cuadro G-B del Apéndice III). Como se ha planteado, estas diferencias podrían ser ocasionadas por desigual esfuerzo de registro; sin embargo, entre los valores de NR/DP aplicados en cada mes tampoco existieron diferencias estadísticas ( $X^2=4.825$ ,  $g.l.=10$ ,  $P > 0.100$ ).

#### c) Formación selvas espinosas (SE)

En las selvas espinosas, la especie con mayor NR/DP fue *Odocoileus virginianus*, mientras que *Agouti paca* obtuvo el menor, con valores de abundancia relativa de  $101 \times 10^{-2}$  y  $14 \times 10^{-2}$ , respectivamente. El 28% del total de los registros obtenidos en esta formación perteneció a las cinco especies restantes (Figura 23-C). *O. virginianus* alcanzó sus valores más elevados en esta formación. Cinco salidas de campo incluyeron localidades con este tipo de vegetación. En el mes de junio de 1993 se aplicó el mayor esfuerzo de captura y en febrero de 1992 el menor, correspondiendo a la mayor y menor abundancia relativa, respectivamente ( $25 \times 10^{-2}$  y  $13 \times 10^{-2}$

NR/DP). Sin embargo, los meses de diciembre de 1991 y enero de 1992, también presentaron los valores de abundancia más bajos (Figura 23-C). El mayor registro de especies también ocurrió en junio de 1993 y el menor en enero de 1992 (Cuadro G-C del Apéndice III).

La abundancia relativa a través del tiempo fue dependiente del mes de muestreo, ya que se encontraron diferencias significativas en la abundancia mensual de las especies (MGAR-E) y en el total por salida (MGSL-E) ( $X^2= 502.869$ ,  $g.l.= 24$ ,  $P < 0.0001$ ;  $X^2= 12.930$ ,  $g.l.= 4$ ,  $P < 0.025$ , respectivamente). El esfuerzo aplicado en cada mes que incluyó muestreos en esta formación, tampoco presentó diferencias significativas ( $X^2= 0.165$ ,  $g.l.= 4$ ,  $P > 0.100$ ).

#### d) Formación maglar-duna costera (MAD)

En esta formación (considerada como parte de los humedales de la Península), las cuatro especies con mayor abundancia relativa fueron *Procyon lotor*, *Nasua narica*, *Odocoileus virginianus* y *Urocyon cinereoargenteus*, con valores de  $78 \times 10^{-2}$  a  $29 \times 10^{-2}$  NR/DP. Dos especies presentaron valores de  $14 \times 10^{-2}$  y de  $9 \times 10^{-2}$  NR/DP cada una (*Leopardus pardalis* y *Pecari tajacu*, y *Ateles geoffroyi* y *Panthera onca*, respectivamente). Los registros de las tres especies restantes representaron únicamente el 5% del número total obtenido en el MAD (Figura 23-D). En este habitat se realizaron muestreos en 8 meses, aplicándose en junio de 1992 el mayor esfuerzo de registro y obteniéndose la mayor abundancia relativa de mamíferos no voladores ( $78 \times 10^{-2}$  NR/DP). El menor esfuerzo ocurrió en marzo de 1992, siendo el mes en que se obtuvo la menor abundancia ( $9 \times 10^{-2}$  NR/DP) (Figura 23-D). El registro de especies mostró que en uno de los meses de menor esfuerzo (enero de 1993) se presentó el mayor ( $35 \times 10^{-2}$  especies por NR/DP), mientras que en agosto de 1992 el menor ( $8 \times 10^{-2}$  especies por NR/DP) (Cuadro G-A del Apéndice III).

Los valores de abundancia relativa de las 11 especies de mamíferos no voladores a través del tiempo registrada en esta formación (MGAR-E), así como el total para cada salida (MGSL-E) que incluyó localidades con MAD, fue dependiente del mes de muestreo ( $X^2= 546.938$ ,  $g.l.= 70$ ;  $X^2= 77.077$ ,  $g.l.= 7$ , respectivamente, ambas con  $P < 0.0001$ ) (Cuadro G-D del Apéndice III). Estas diferencias no pueden ser atribuidas a un desigual esfuerzo de registro, ya que entre los valores de NR/DP aplicados en cada mes no existieron diferencias estadísticas ( $X^2= 6.251$ ,  $g.l.= 7$ ,  $P > 0.100$ ).

#### e) Formación peten-zacatal costero (PET)

Esta formación también es considerada como parte de los humedales. Aquí, la especie con mayor abundancia relativa también fue *Procyon lotor* con un valor de  $56 \times 10^{-2}$  NR/DP. Resaltan los valores registrados para *Pecari tajacu* y *Panthera onca*, ya que fueron las especies en segundo y tercer lugar en abundancia en esta formación con valores de  $40 \times 10^{-2}$  y  $32 \times 10^{-2}$  NR/DP, respectivamente, que están por arriba de lo obtenido en el MAD. *Ateles geoffroyi* obtuvo un valor de  $32 \times 10^{-2}$  NR/DP, similar a lo registrado en la otra formación costera y



*Tamandua mexicana* alcanzó sus valores más elevados ( $16 \times 10^{-2}$  NR/DP). Los registros de las cuatro especies restantes representaron el 30% del número total obtenido en el PET (Figura 23-E).

En esta formación se efectuaron 4 salidas de campo. El mayor esfuerzo de registro fue en mayo de 1992, registrándose también la mayor abundancia relativa de mamíferos no voladores ( $130 \times 10^{-2}$  NR/DP). El menor esfuerzo ocurrió en julio de 1992, siendo el mes en que se obtuvo la menor abundancia ( $8 \times 10^{-2}$  NR/DP) (Figura 23-E). La mayor proporción de especies, se presentó en septiembre de 1993 ( $21 \times 10^{-2}$  especies por NR/DP) y en mayo de 1992 la menor ( $7 \times 10^{-2}$  especies por NR/DP) con el mayor esfuerzo de muestreo (Cuadro G-E del Apéndice III).

Los valores de abundancia relativa de las nueve especies de mamíferos no voladores a través del tiempo registrada en esta formación (MGAR-E), así como el total para cada salida (MGSL-E) que incluyó localidades con PET, fue dependiente del mes de muestreo ( $X^2 = 250.595$ ,  $g.l. = 70$ ;  $X^2 = 77.077$ ,  $g.l. = 7$ , respectivamente, ambas con  $P < 0.0001$ ), encontrándose diferencias significativas (Cuadro G-D del Apéndice III). Estas diferencias no pueden ser atribuidas a un desigual esfuerzo de registro, ya que entre los valores de NR/DP aplicados en cada mes no existieron diferencias estadísticas ( $X^2 = 6.251$ ,  $g.l. = 7$ ,  $P > 0.100$ ).

#### 4.4.2.3. Paisaje

En el análisis a nivel paisaje (considerando en su conjunto a las cinco formaciones vegetales), una vez minimizado el efecto debido al desigual esfuerzo aplicado por formación (Cuadro 12), mostró que la abundancia relativa total de la comunidad de mamíferos no voladores (MARFV-E) es dependiente de la formación vegetal que ocupan ( $X^2 = 23.941$ ,  $g.l. = 4$ ,  $P < 0.0001$ ). Desafortunadamente, esto podría interpretarse sólo como resultado del desigual esfuerzo de registro ya explicado. Sin embargo, al poner a prueba los valores de la abundancia relativa de las 24 especies que constituyen la comunidad de mamíferos no voladores a nivel paisaje (MARES-E), también se obtuvieron diferencias significativas ( $X^2 = 1124.35$ ,  $g.l. = 92$ ,  $P < 0.0001$ ) (Hipótesis 13).

La SPA registró la mayor abundancia total ( $324 \times 10^{-2}$  NR/DP) y el PET la menor ( $219 \times 10^{-2}$  NR/DP) (Figura 24) (Cuadro 12-B). Al comparar la abundancia de los mamíferos no voladores que ahí se distribuyen ( $n_1 + n_2 = 9 + 14 = 23$  mediciones), no se encontraron diferencias estadísticas significativas ( $W \approx 101$ ,  $P = 0.6821$ ), como tampoco existieron entre las abundancias de las especies registradas en las formaciones norteñas consideradas como humedales (MAD y PET,  $n_1 + n_2 = 9 + 11 = 20$  mediciones) ( $W \approx 101$ ,  $P = 0.6484$ ). La abundancia de las especies registradas en las formaciones más sureñas o secas (SBC-C y SPA,  $n_1 + n_2 =$

14+17 = 31 mediciones) difirió significativamente a pesar de estar en colindancia ( $W= 281$ ,  $P= 0.0249$ ) (Hipótesis 14a).

Entre las formaciones vegetales extremas (SBC-C y PET,  $n_1 + n_2 = 9+17 = 26$  mediciones), se obtuvieron diferencias en la abundancia de la comunidad de mamíferos no voladores ( $W= 161$ ,  $P= 0.0354$ ). La formación intermedia (selvas espinosas) en el gradiente norte-sur de las formaciones vegetales en el NE de la Península de Yucatán, es más parecida a los humedales ( $W= 79$ ,  $P= 0.2768$ ) que a las comunidades más secas ( $W= 121$ ,  $P= 0.0359$ ), ya que con las primeras no se encontraron diferencias y con las segundas si las hubo (Hipótesis 14b).

El esfuerzo en relación al registro de especies mostró que en las formaciones vegetales en donde se aplicó el menor NR/DP (SE y SPA), se presentó la mayor proporción de registro de especies ( $10 \times 10^{-2}$  y  $12 \times 10^{-2}$  especies por NR/DP, respectivamente), mientras que en el MAD y en la SBC-C, en donde se aplicó el mayor esfuerzo, se obtuvo la menor proporción de especies ( $5 \times 10^{-2}$  y  $6 \times 10^{-2}$  especies por NR/DP, respectivamente). En el paisaje, las especies con mayores valores de abundancia relativa, resultaron ser las mismas que en el análisis temporal: *Nasua narica*, *Procyon lotor*, *Odocoileus virginianus*, *Urocyon cinereoargenteus* y *Sylvilagus floridanus*.

#### 4.4.3. Diversidad

##### 4.4.3.1. Variación temporal

El análisis temporal de la diversidad arrojó un valor total del índice de Shannon-Wiener ( $H'$ ) de 3.570 bits por individuo, fluctuando de 3.390 en enero de 1993 a 0.920 en marzo y abril de 1992 (Figura 20). La diversidad en condiciones de igualdad máxima ( $H_{max}$ ), es decir, suponiendo que todas las especies de la muestra tuvieran las mismas abundancias, tuvo un valor total de 4.590, siendo enero y abril de 1993 los meses con mayor valor y nuevamente marzo y abril de 1992, los menores. La mayor equitatividad se registró en los meses de enero de 1993 y la menor en febrero de 1992 (Cuadro 11-C). El mes en donde se registró la mayor diversidad (enero de 1993) concordó con la mayor riqueza específica y la mayor proporción de especies por NR/DP. A pesar de que dicho mes no obtuvo la mayor abundancia relativa, sí presentó la mayor equitatividad, indicando una repartición uniforme de los registros. En los meses con menor diversidad (marzo y abril de 1992), se registró la menor riqueza específica y la menor abundancia relativa, pero con una equitatividad elevada (0.920).

Los meses menos diversos fueron significativamente diferentes del total ( $t= 5.20$ ,  $g.l.= 12$ ,  $P < 0.005$ ), mientras que entre el mes con mayor diversidad y el total estimado, no existieron diferencias significativas ( $t= 0.69$ ,  $g.l.= 151$ ,  $P > 0.100$ ) (Cuadro 11-C). Considerando las muestras de forma independiente, los valores mínimos de diversidad fueron diferentes del

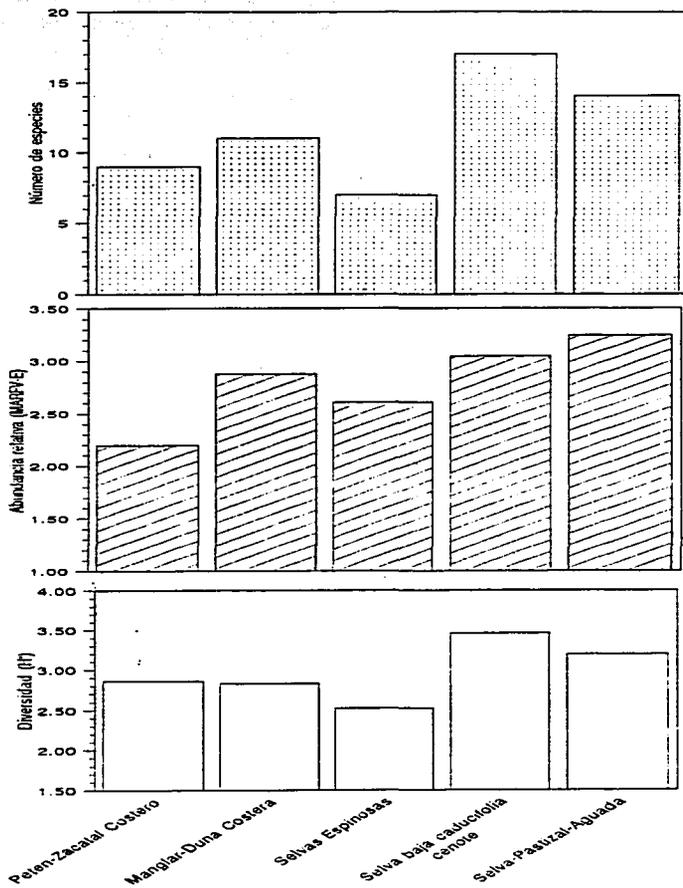


Figura 24. Riqueza específica, abundancia relativa y diversidad de la comunidad de mamíferos no voladores por formación vegetal del NE de la Península de Yucatán.

máximo ( $t= 3.46$ ,  $g.l.= 12$ ,  $P < 0.005$ ) (Hipótesis 15). Los valores de diversidad con respecto al aporte promedio mensual de precipitación, presentaron el mismo patrón descrito en el análisis temporal de la abundancia relativa (Figura 20).

#### **4.4.3.2. Variación espacial**

##### **a) Diversidad alfa**

El análisis espacial de la diversidad alfa de la comunidad de mamíferos no voladores, considerando en su conjunto a las cinco formaciones vegetales con distribución en el NE de la Península de Yucatán, arrojó un valor del índice de Shannon-Wiener ( $H'$ ) de 3.595, con una  $H_{max}$  de 4.590, la cual fue idéntica a la obtenida en el análisis temporal. Esto era esperado, ya que para ambos casos se utilizó la misma muestra de la comunidad. Sin embargo, también sugiere una adecuada evaluación, obtenida con el valor de corrección, considerando el esfuerzo de registro por mes y por formación vegetal para establecer la abundancia de las especies de mamíferos de talla intermedia, media y mayor.

Las formaciones vegetales con mayores valores de  $H'$  fueron la SPA y la SBC-C con 3.453 y 3.189 bits por individuo, respectivamente, y las SE la menor con una  $H'$  de 2.523 (Figura 24). Los máximos estimados corresponden con la mayor riqueza específica y abundancia relativa, mientras que el mínimo, si bien concordó con la menor riqueza de especies, no lo hizo con la menor abundancia, la cual se registró en el PET. La mayor diversidad posible, bajo condiciones de igualdad máxima ( $H_{max}$ ), se presentó en la SBC-C (4.087) y la menor (2.807) correspondió a la formación SE, considerada como intermedia de acuerdo al gradiente norte-sur de distribución de las comunidades vegetales del NE de la Península de Yucatán. La mayor equitatividad se registró en el SPA (0.95) y en el PET (0.901); está última a pesar de albergar un tercio de las especies, mantuvo una repartición uniforme de los registros. En contraparte, la SBC-C, donde existe mayor dominancia, obtuvo la menor equitatividad (0.780) (Cuadro 12-C).

Todas las formaciones vegetales presentaron diferencias significativas con respecto del total ( $t= 1.73$  a  $3.62$ ,  $g.l.= 72$  a  $299$ ,  $P < 0.05$ ) con excepción de la SPA que registró una  $H'$  no significativa ( $t= 0.411$ ,  $g.l.= 142$ ,  $P > 0.100$ ) (Cuadro 12-C) (Hipótesis 15). Con respecto al gradiente norte-sur, la diversidad de las formaciones norteñas consideradas como humedales (MAD y PET) y las SE, también resultaron ser diferentes a la formación más sureña: SPA ( $t= 2.4$ ,  $g.l.= 110$ ,  $P < 0.010$ ;  $t= 2.07$ ,  $g.l.= 55$ ,  $P < 0.025$ ;  $t= 2.75$ ,  $g.l.= 18$ ,  $P < 0.010$ , respectivamente). Sin embargo, entre la diversidad de la comunidad de mamíferos no voladores estimada para las formaciones vegetales costeras (MAD y PET) no existieron diferencias significativas ( $t= 0.1$ ,  $g.l.= 38$ ,  $P > 0.100$ ), como tampoco las hay entre estas y la formación intermedia de SE ( $t= 0.949$  y  $0.963$ ,  $g.l.= 69$  y  $59$ , respectivamente, ambas con  $P >$

0.100) (Hipótesis 16). Resalta el valor obtenido en la SPA ( $H' = 3.458$ ), formación con mayor grado de perturbación, el cual está influenciado por la presencia limitrofe constante de la SBC-C, ya que no existieron diferencias significativas entre la  $H'$  estimada para ambas ( $t = 0.995$ ,  $g.l. = 72$ ,  $P > 0.100$ ).

#### b) Diversidad beta

Tanto en este capítulo como en el anterior, se han presentado evidencias sobre la existencia de un gradiente norte-sur en la distribución de las formaciones vegetales del NE de la Península, así como pruebas del aumento de complejidad en la estructura y diversidad de la comunidad de mamíferos que albergan. Sin embargo, es necesario cuantificar el recambio de las especies en dicho gradiente.

Entre los valores de diversidad beta del índice de Cody para la comunidad de mamíferos no voladores que habitan en las formaciones vegetales distribuidas en el gradiente norte-sur (manglar-duna costera, peten-zacatal, selvas espinosas, selva baja caducifolia-cenotes y selva-pastizal-aguada con siglas MAD, PET, SE, SBC-C y SPA, respectivamente), existe una correlación directa significativa ( $r = 0.990$ ,  $g.l. = 3$ ,  $P < 0.05$ ) (Hipótesis 17). Dicho gradiente explicó el 98% ( $r^2 = 98.00$ ) de la variación en la diversidad beta de la comunidad de mamíferos de talla media y grande (Figura 25-B). Con el índice de Whittaker el mayor reemplazo de especies, se dio en la transición de las formaciones consideradas como humedales y las SE (0.5), mientras que el menor se presentó entre las formaciones consideradas netamente como numedales y entre las formaciones más sureñas (0.3 y 0.355, respectivamente) (Figura 25-A). Esto también sustenta la hipótesis 17.

Los dendrogramas muestran la similitud existente entre las formaciones vegetales con base en las tasas de recambio de la comunidad de mamíferos no voladores en forma pareada (Cuadro 13-A). Con ambos índices, las formaciones más semejantes fueron el MAD y el PET (humedales), la SBC-C y la SPA forman un grupo y se observa claramente el gradiente norte-sur (Figura 25-D). Con Whittaker, las SE se unieron con las formaciones sureñas, mientras que las costeras (MAD y PET) se separaron. Sin embargo, con Cody las SE y los humedales formaron un grupo afín. Debido a que los dendrogramas obtenidos con cada índice de diversidad beta muestran arreglos semejantes y a que los coeficientes de correlación cofenética son altos (Whittaker = 0.83843, Cody = 0.89491), ambos métodos tienen un elevado grado de certidumbre para cuantificar los agrupamientos entre las formaciones con base en el recambio de especies no voladoras.

Para que cada par de sitios representaran distancias mayores con respecto al inicio del gradiente, se comparó la formación extrema norteña con cada una de las otras (Hipótesis 17). De esta forma, entre los valores obtenidos con el índice de Cody existe una relación directa o

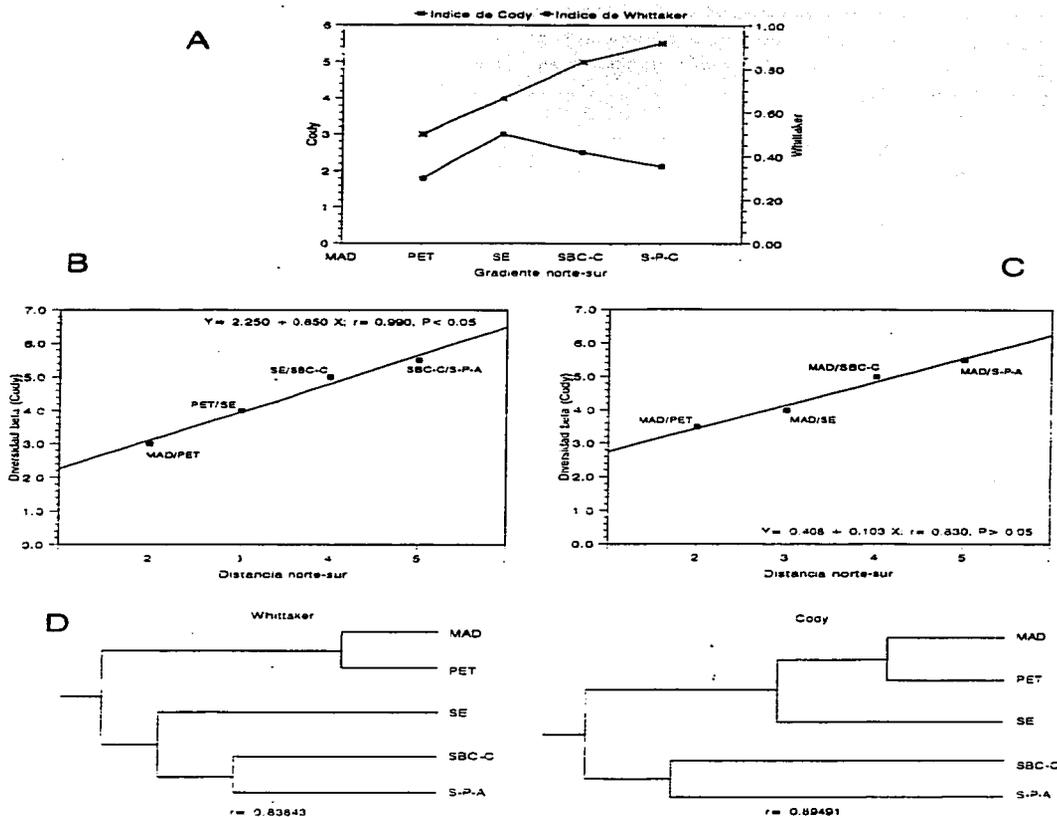


Figura 25. Diversidad beta de la comunidad de mamíferos no voladores en el gradiente de distancia norte-sur, de la distribución de las formaciones vegetales que ocupan en el NE de la Península de Yucatán. Se indican los resultados con el índice de Whittaker y con el índice de Cody. A) Tasas de recambio de especies. B) Efecto de la distancia sobre la tasa de recambio al considerar la continuidad de los habitats. C) Efecto de la distancia sobre la tasa de recambio al considerar, de forma pareada, la formación extrema del gradiente (MAD) contra cada una de las otras que lo componen. D) Similitud entre las formaciones vegetales con base en las tasas de recambio de mamíferos no voladores de forma pareada. Los dendrogramas se obtuvieron con el método de UPGMA. El significado de las siglas se indica en el texto y en los Cuadros 12 y 13.

inversa, según el sentido del gradiente (sur-norte o norte-sur) ( $r = +0.830$ ,  $g.l. = 3$ ,  $P = 0.1698$ ). Sin embargo, la correlación existente no fue estadísticamente significativa ( $r^2 = 68.90$ ,  $P > 0.05$ ), a pesar de que el gradiente explicó aproximadamente el 69% de la variación en la diversidad beta de la comunidad de mamíferos no voladores (Figura 25-C).

### c) Diversidad gama

Como una medida de la heterogeneidad del NE de la Península de Yucatán, se obtuvo la relación entre las diversidades alfa, beta y gama. Los elementos analizados, están expresados bajo la siguiente ecuación:

$$24 \text{ especies} = 11.6 \times 0.4137931^{\text{habitats}^{-1}} \times 5$$

En este estudio, *habitats* es igual a formaciones vegetales. En el Cuadro 13-B se presenta una comparación entre la diversidad gama obtenida para otras regiones del neotrópico, que serán discutidos posteriormente.

## 4.4.4. Dominancia

### 4.4.4.1. Variación temporal

Entre los valores del índice de dominancia y los valores de diversidad por mes, existe una correlación inversa significativa ( $r = -0.837159$ ,  $g.l. = 15$ ,  $P < 0.001$ ) (Hipótesis 18). La diversidad mensual explicó el 70% ( $r^2 = 70.08$ ) de la variación en el porcentaje de dominancia mensual de la comunidad de mamíferos no voladores. El mes con mayor diversidad fue el menos dominante y viceversa, los meses con mayor dominancia fueron los menos diversos (Cuadro 11-D), de tal forma que las curvas de diversidad y dominancia son una la imagen opuesta de la otra (Figura 26-A).

Entre la dominancia y la riqueza de especies mensual, se observó una correlación inversamente significativa ( $r = -0.784486$ ,  $g.l. = 15$ ,  $P < 0.001$ ). La riqueza específica explicó el 62% ( $r^2 = 61.54$ ) de la variación mensual en la dominancia. El porcentaje de dominancia en el tiempo, también se correlacionó con la abundancia relativa registrada por mes, aunque con menor significancia ( $r = -0.563085$ ,  $g.l. = 15$ ,  $P < 0.05$ ), explicando únicamente el 32% de la variación ( $r^2 = 31.71$ ). Sin embargo, dado su nivel de probabilidad ( $P = 0.02314$ ) y a que con los valores originales resulta insignificante ( $r = -0.477628$ ,  $g.l. = 15$ ,  $r^2 = 22.91$ ,  $P > 0.05$ ), esta última asociación resulta insuficiente para realizar predicciones confiables (Hipótesis 18) (Figura 27).

### 4.4.4.2. Variación espacial

Entre los valores del índice de dominancia y los de diversidad por formación vegetal, existe una correlación inversa aunque sin significancia estadística ( $r = -0.73043$ ,  $g.l. = 4$ ,  $P > 0.05$ ) (Hipótesis 18). La diversidad espacial explicó el 53% ( $r^2 = 53.35$ ) de la variación en el porcentaje de dominancia de la comunidad de mamíferos no voladores por formación vegetal.

Cuadro 13. Diversidad beta y gama de la comunidad de mamíferos no voladores por formación vegetal que ocupan en el NE de la Península de Yucatán. En el recambio de especies se considera el mismo gradiente de distancia presentado en el Cuadro 8. Para todos los sitios, en el cálculo de la diversidad gama se excluyen los pequeños roedores. En el corredor Cancun-Tulum no se considera al "Mar" y "Playa rocosa", así como a las especies domésticas e insulares.

### A. Diversidad beta

|       | Indice de Whittaker |       |       |       |       |
|-------|---------------------|-------|-------|-------|-------|
|       | MAD                 | PET   | SE    | SBC-C | S-P-A |
| MAD   | 0,000               | 0,300 | 0,444 | 0,500 | 0,440 |
| PET   |                     | 0,000 | 0,500 | 0,462 | 0,565 |
| SE    |                     |       | 0,000 | 0,417 | 0,524 |
| SBC-C |                     |       |       | 0,000 | 0,355 |
| S-P-A |                     |       |       |       | 0,000 |

|       | Indice de Cody |     |     |       |       |
|-------|----------------|-----|-----|-------|-------|
|       | MAD            | PET | SE  | SBC-C | S-P-A |
| MAD   | 0,0            | 3,0 | 4,0 | 7,0   | 5,5   |
| PET   |                | 0,0 | 4,0 | 6,0   | 6,5   |
| SE    |                |     | 0,0 | 5,0   | 5,5   |
| SBC-C |                |     |     | 0,0   | 5,5   |
| S-P-A |                |     |     |       | 0,0   |

### B. Diversidad gama.

- Este estudio  
 $24 \text{ especies} = 11.6 \times 0.4137931 \text{ habitats}^{-1} \times 5$
- Chamela, Jalisco (Ceballos y Miranda, 1986)  
 $23 \text{ especies} = 16.375 \times 0.1755725 \text{ habitats}^{-1} \times 8$
- Corredor Cancun-Tulum, Quintana Roo (López-González, 1991)  
 $28 \text{ especies} = 12.857 \times 0.3111111 \text{ habitats}^{-1} \times 7$
- Sierra de la Laguna, B.C. Sur (Cuadro 7, p. 226, Galina *et al.*, 1988)  
 $16 \text{ especies} = 10.5 \times 0.3809523 \text{ habitats}^{-1} \times 4$
- Masaguaral, Guarico, Venezuela (August, 1983)  
 $23 \text{ especies} = 16 \times 0.2875 \text{ habitats}^{-1} \times 5$

La formación vegetal con mayor dominancia fue la menos diversa y viceversa, de tal forma, que nuevamente las curvas de diversidad y dominancia son una la imagen opuesta de la otra (Figura 26-A), saliéndose del patrón únicamente el MAD. La dominancia y la riqueza de especies por formación vegetal, así como la dominancia y la abundancia relativa, no presentaron una fuerte correlación ( $r = -0.326554$  y  $-0.336804$ , respectivamente,  $g.l. = 4$ ,  $P > 0.05$ ). Tanto la riqueza de especies, como la abundancia relativa, no explicaron porcentajes significativos de la variación espacial en la dominancia (11% ambas); sin embargo, muestran un patrón general inverso (Hipótesis 18) (Figura 27).

#### 4.5. Discusión

##### 4.5.1. Ubicación zoogeográfica del NE de la Península de Yucatán

El número de especies registrado representa el 75%, 53% y 10% de los mamíferos no voladores con distribución en Yucatán, Península de Yucatán y México, respectivamente (Cervantes *et al.*, 1994; Ramírez-Pulido, *et al.*, 1996; Sosa-Escalante, 1994; Sosa-Escalante y Hernández, 1995), lo cual muestra la importancia del NE en la conservación de la mastofauna regional. Tal y como se efectuó en el capítulo anterior, es conveniente realizar una ubicación zoogeográfica del área de estudio con base en la riqueza y composición taxonómica de la comunidad de mamíferos no voladores.

1) Escala macrogeográfica. La riqueza faunística de México reside no en cada unidad política, sino en la suma de las diferentes faunas locales que constituyen la mastofauna del país (Arita, 1993a). De esta forma, el analizar la riqueza de especies considerando el número total reconocido para una entidad (Ramírez-Pulido *et al.*, 1994), aún eliminando el efecto debido a las diferentes superficies comparadas (Arita, 1993a), puede ocasionar subjetividad en la interpretación de los patrones encontrados, a pesar de que este procedimiento haya sido elegido precisamente para evitar ambigüedades (Iñiguez y Santana, 1993).

Los mamíferos no voladores son un grupo idóneo para ejemplificar lo anterior. En el estudio de la biodiversidad, no debe sobreponerse el endemismo con la riqueza de especies (Halffter y Favila, *en prensa*), ya que en un área en donde existe un alto endemismo no necesariamente presenta una elevada riqueza y viceversa (véase Ceballos y Rodríguez, 1993). Por ejemplo, en la zona de estudio se han reconocido tres especies endémicas a la Península de Yucatán: *Sciurus yucatanensis*, *Heteromys gaumeri* y *Peromyscus yucatanicus* (Hernández *et al.*, 1996; Jones *et al.*, 1973; 1974 a y b; Sosa-Escalante, 1994), de las cuales, sólo la última ha sido reconocida como endémica a México. De este modo, desde la perspectiva de las políticas gubernamentales a nivel nacional (Poder Ejecutivo Federal, 1996),

la importancia del NE de Yucatán estaría subvalorada, ya que en ella no se distribuye un porcentaje significativo de especies identificadas como endémicas al País, según información reciente (Ceballos y Rodríguez, 1993).

Esto alerta sobre las consecuencias de proponer un área para su conservación, considerando únicamente el porcentaje de endemismo que alberga tal y como se ha hecho en el pasado (Stebbins y Major, 1965; Soulé y Kohm, 1989), sobretudo en grupos como los mamíferos, en los que se han identificado niveles elevados de endemidad (Arita *et al.*, 1990; Arita y León, 1993; Ceballos y Navarro, 1991; Ceballos y Rodríguez, 1993; Cervantes *et al.*, 1994; Fa y Morales, 1991; Ramírez-Pulido y Mudespachner, 1987).

El otro enfoque es la riqueza específica. Se ha sugerido que la mezcla de elementos neárticos y neotropicales produce una gran diversidad de mamíferos no voladores en México, pero sólo a una escala macrogeográfica representada por distintas fronteras políticas (Arita, 1993a). Sin embargo, al considerar sitios de superficie mucho más reducida con respecto al total de la entidad política en donde se ubican, así como los tipos de vegetación que poseen, el patrón documentado de incremento en la riqueza de especies conforme disminuye la latitud (Ceballos y Navarro, 1991; Ceballos y Rodríguez, 1993; Eisenberg y Thorington, 1973; Fleming, 1973; Iñiguez y Santana, 1993; Kaufman, 1995; McCoy y Connor, 1980; Medellín *et al.*, 1992; Pagel *et al.*, 1991; Pianka, 1966; Simpson, 1964; Wilson, 1974; Willig y Selcer, 1989), es menos claro, ya que el número de especies de mamíferos no voladores explicó el

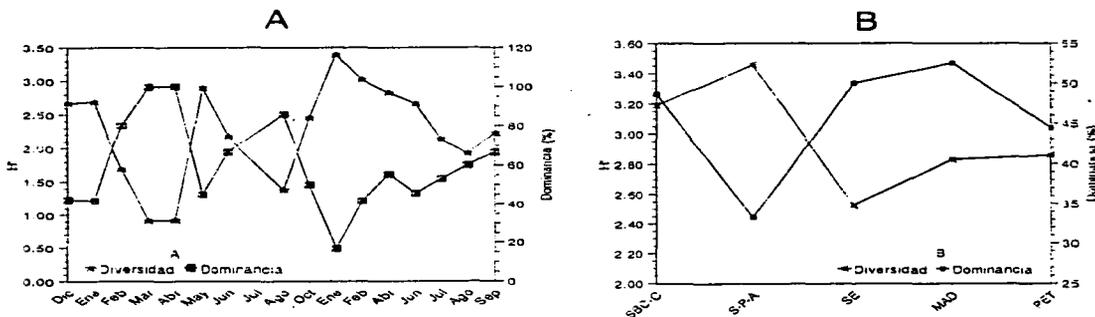


Figura 26. Dominancia y diversidad de la comunidad de mamíferos no voladores del NE de la Península de Yucatán. A) Fluctuación temporal durante el periodo de diciembre de 1991 a septiembre de 1993. B) En relación al gradiente de distribución de las formaciones vegetales norte-sur. Nótese que las curvas son una imagen opuesta de la otra. El significado de la siglas se indica en el texto.

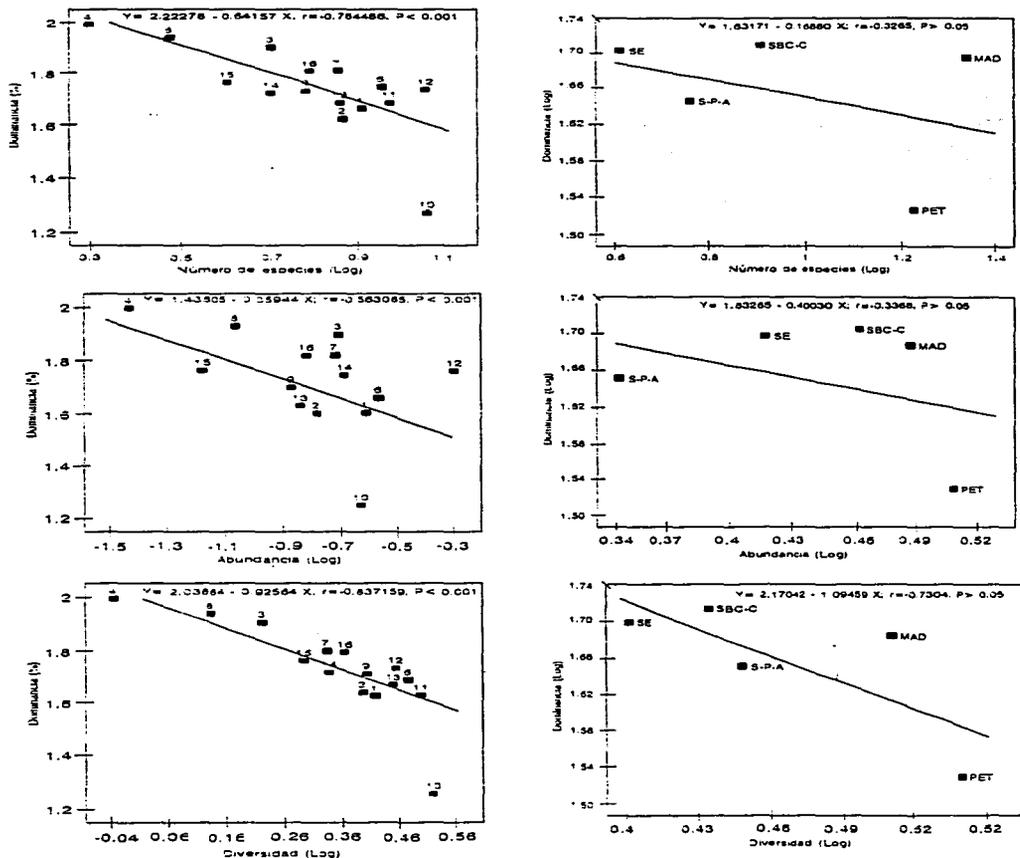


Figura 27. Comparación espacio-temporal de la dominancia en la comunidad de mamíferos no voladores del NE de la Península de Yucatán. De arriba hacia abajo, se muestran las líneas de regresión con la riqueza específica, abundancia relativa y diversidad. En la izquierda, se presentan las asociaciones en el tiempo y en la derecha en el espacio. Los números son los meses de muestreo de forma correlativa de diciembre 1991 a septiembre 1993 (vease Cuadro 11). Las claves de las formaciones vegetales son las mismas que en el Cuadro 12.

11% de la variación en el gradiente latitudinal aquí considerado ( $n= 18$ ,  $r= -0.3336$ ,  $g.l.= 17$ ,  $r^2= 11.13$ ,  $P < 0.005$ ; ecuación de la regresión lineal  $Y= 42.054 - 0.5808 X$ ) (Cuadro 14-A). Sin embargo, existe una tendencia general lineal directa, pero no significativa.

Este patrón irregular en la riqueza de especies conforme disminuye la latitud, también se presenta de forma general en el número de mamíferos no voladores por Orden (Cuadro 14-A), con excepción del Chiroptera (discutido en el capítulo anterior) y del Rodentia que presenta las fluctuaciones más abruptas. Esta asociación tampoco es clara cuando se considera un nivel supraespecífico (p.ej. Familia), tal y como se observa al comparar la composición taxonómica de la comunidad de mamíferos no voladores del NE de Yucatán con respecto a la registrada en otros sitios neotropicales (Cuadro 14-A).

El número de Familias no se incrementa significativamente conforme disminuye la latitud hacia el Ecuador, manteniéndose un patrón más o menos homogéneo (Figura 28-A). Incluso, el número de Familias registradas en el NE de la Península de Yucatán es mayor que el reconocido en sitios que poseen un mayor número de especies y una menor latitud, tales como Chamela, Jalisco (Ceballos y Miranda, 1986), la Costa de Michoacán (Alvarez *et al.*, 1987) y la Costa Grande de Guerrero (Ramírez-Pulido *et al.*, 1977). Las categorías supraespecíficas y la riqueza de especies, presentes en el área de estudio son sólo menores a las reconocidas en sitios considerados con una elevada diversidad y que poseen comunidades vegetales perennifolias, tales como la Reserva de la Biósfera de Montes Azules y La Selva Lacandona, Chiapas (Cuarón *et al.*, 1989; Dowler y Engstrom, 1988; March y Aranda, 1992; Medellín *et al.*, 1986) y La Selva Costa Rica (Timm, 1994) (Cuadro 14).

Muchas áreas son consideradas poco diversas, con base en la riqueza específica reconocida para el Entidad en donde se ubican. Sin embargo, al comparar el número de especies no voladoras por Familia, las faunas locales de la Península de Yucatán forman un grupo afín con sitios considerados altamente diversos, tales como Los Tuxtlas, Veracruz, La Selva Lacandona, Chiapas; La Selva, Costa Rica y Balboa y Cistobal, Panamá; todos con mayor número de Familias y especies, con vegetación perennifolia y ubicados en latitudes menores (Figura 28-B).

Es indudable que de forma general, el número de especies y de Familias cambia en mayor proporción en la transición del Sur de México a Centro América y continúa hacia Sudamérica. En parte, este patrón puede explicarse por el origen y distribución de los Ordenes. Por ejemplo, en el Cuadro 14, se observa el incremento descrito en la riqueza de Didélfimorfos, Xenartros y Primates que va del trópico Mexicano a Centro América y al Norte de Sudamérica y la clara afinidad neártica de los Lagomorfos (Fa y Morales, 1993; Ferrusquia, 1978), mientras que los sitios con mayor mezcla de componentes neárticos y neotropicales, muestran su semejanza en el número de especies por Familia (Figura 28-B).

Cuadro 14 Ubicación zogeográfica del Hc de la Península de Yucatán, a través de su fauna de mamíferos no voladores considerando distintas escalas geográficas. La fauна se presenta en sistema de unal por ejemplar 23.30 son 23 grados con 30 minutos. Ambas escalas representan un gradiente norte sur. La clave es la combinación empleada en la Figura 28. En todos los años se incluyen a las especies endémicas, adriadas e introducidas. Para la Costa Grande Guerrero, se presenta el número de especies con ejemplares examinados (E) y considerando los registros adicionales efectuados por otros autores (2) (Mar) Mamíferos, (Ca) Catarrhini, (De) Diptheridae, (So) Sorex, (Ce) Cebidae, (My) Myrmecophagidae, (Das) Dasypodidae, (Epi) Euphrasiidae, (Sci) Sciuridae, (Geo) Geomyidae, (Hes) Heteromyidae, (Mus) Muridae, (Ere) Erethizontidae, (Ago) Agoutidae, (Dap) Dasyproctidae, (Can) Canidae, (Pro) Procyonidae, (Mus) Mustelidae, (Fel) Felidae, (Tap) Tapidae, (Tay) Tayassuidae, (Cer) Cervidae

| A. Escala macrogeográfica  |    | Especies |      |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |       | Fecha de la lista          | Clave                    | Referencia*                  |       |  |  |
|----------------------------|----|----------|------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-------|----------------------------|--------------------------|------------------------------|-------|--|--|
| Situ geográfica            |    | Espe     | Fant | Mar | Cal | Chi | Sor | Ceb | Myr | Das | Epi | Sci | Geo | Het | Mur | Ere | Ago | Dap | Can | Pro | Mus | Fel | Tap | Tay   | Cer                        | Latitud                  |                              |       |  |  |
| Sierra Laguna BC Su        | 21 | 11       | 0    | 0   | 0   | 2   | 0   | 0   | 0   | 3   | 1   | 1   | 2   | 3   | 0   | 0   | 0   | 2   | 2   | 2   | 2   | 0   | 0   | 1     | 23.30                      | Tolca Santos             | I                            | 1,2   |  |  |
| Horstia de Yucatán         | 30 | 17       | 0    | 0   | 3   | 0   | 1   | 1   | 1   | 1   | 1   | 1   | 5   | 0   | 1   | 1   | 1   | 2   | 4   | 4   | 0   | 1   | 1   | 21.33 | San Felipe                 | II                       | 3,4                          |       |  |  |
| Cancun Tulum Q Roo         | 40 | 17       | 0    | 0   | 2   | 0   | 2   | 1   | 1   | 0   | 2   | 1   | 1   | 8   | 1   | 1   | 1   | 5   | 4   | 5   | 0   | 2   | 2   | 20.37 | Playa de Carmen            | III                      | 5,6,7,8 y 10,19,20,34        |       |  |  |
| Chameia Jalisco            | 34 | 14       | 1    | 0   | 1   | 0   | 0   | 0   | 1   | 1   | 1   | 1   | 10  | 0   | 0   | 0   | 2   | 3   | 5   | 5   | 0   | 1   | 1   | 19.33 | Estacion Chamela           | IV                       | 11,12                        |       |  |  |
| Baranca Grande Veracruz    | 24 | 12       | 1    | 0   | 3   | 0   | 0   | 1   | 1   | 1   | 2   | 0   | 0   | 0   | 1   | 1   | 0   | 2   | 4   | 4   | 3   | 0   | 0   | 0     | 19.19                      | 40 Km S de Xalapa        | V                            | 13,14 |  |  |
| Sierra de Ixcu Guerrero    | 19 | 10       | 0    | 0   | 1   | 0   | 0   | 0   | 1   | 1   | 1   | 0   | 2   | 7   | 0   | 0   | 0   | 1   | 2   | 2   | 0   | 0   | 0   | 1     | 18.33                      | Talca                    | VI                           | 15    |  |  |
| Costa de Michoacán         | 40 | 15       | 1    | 0   | 1   | 2   | 0   | 0   | 1   | 2   | 3   | 1   | 1   | 14  | 0   | 0   | 0   | 2   | 3   | 2   | 5   | 0   | 1   | 1     | 18.30                      | 19 Km SW Playa San Telmo | VII                          | 16    |  |  |
| Sur de Oaxaca Roo          | 36 | 18       | 0    | 0   | 2   | 0   | 1   | 1   | 0   | 1   | 1   | 2   | 4   | 1   | 1   | 1   | 1   | 1   | 3   | 5   | 1   | 2   | 2   | 18.30 | Chetumal                   | VIII                     | 6,7,8,9,10,17,18,19,20,41,42 |       |  |  |
| Los Tuxtlas Veracruz       | 30 | 19       | 0    | 1   | 3   | 0   | 2   | 1   | 1   | 2   | 2   | 1   | 7   | 1   | 1   | 1   | 1   | 4   | 5   | 3   | 0   | 2   | 1   | 18.22 | San Andrés Tuxtla          | IX                       | 21,22,23                     |       |  |  |
| Costa Grande Guerrero      | 20 | 12       | 0    | 0   | 1   | 0   | 0   | 0   | 1   | 1   | 1   | 1   | 7   | 0   | 0   | 0   | 0   | 1   | 3   | 1   | 0   | 0   | 1   | 17.30 | Petalán                    | X                        | 24                           |       |  |  |
| Costa Grande Guerrero      | 33 | 14       | 1    | 0   | 1   | 0   | 0   | 0   | 1   | 2   | 1   | 1   | 12  | 0   | 0   | 0   | 0   | 4   | 3   | 3   | 0   | 1   | 1   | 17.30 | Petalán                    | XI                       | 24                           |       |  |  |
| La Selva Lacandona Chiapas | 46 | 20       | 1    | 0   | 4   | 0   | 2   | 1   | 2   | 1   | 1   | 1   | 8   | 1   | 1   | 1   | 1   | 4   | 5   | 5   | 1   | 2   | 2   | 16.49 | Plan de Ayala              | XII                      | 25,26,27,28                  |       |  |  |
| RB Montes Azules Chiapas   | 34 | 18       | 1    | 0   | 4   | 0   | 2   | 1   | 2   | 1   | 1   | 1   | 0   | 0   | 1   | 1   | 1   | 4   | 3   | 5   | 1   | 2   | 2   | 16.35 | Indio Pedro (Campo Centro) | XIII                     | 25                           |       |  |  |
| La Selva Costa Rica        | 48 | 20       | 1    | 1   | 3   | 0   | 4   | 3   | 2   | 1   | 3   | 1   | 6   | 1   | 1   | 1   | 1   | 4   | 4   | 5   | 5   | 1   | 2   | 2     | 10.30                      | Estacion Biologica       | XIV                          | 29,30 |  |  |
| Parque Guatopo Venezuela   | 34 | 18       | 3    | 1   | 3   | 0   | 3   | 2   | 2   | 1   | 1   | 0   | 1   | 4   | 0   | 1   | 1   | 0   | 2   | 2   | 4   | 1   | 1   | 1     | 10.03                      | Santa Cruz               | XV                           | 31    |  |  |
| Craibral Panama            | 33 | 18       | 1    | 1   | 4   | 0   | 2   | 1   | 1   | 2   | 0   | 1   | 4   | 1   | 1   | 1   | 0   | 4   | 3   | 3   | 0   | 1   | 1   | 9.00  | Zona del Canal             | XVI                      | 32                           |       |  |  |
| Balboa Panama              | 35 | 18       | 1    | 1   | 3   | 0   | 1   | 2   | 1   | 2   | 0   | 1   | 7   | 1   | 1   | 1   | 0   | 4   | 3   | 3   | 0   | 1   | 1   | 9.00  | Zona del Canal             | XVII                     | 32                           |       |  |  |
| Isle Barro Colorado Panama | 31 | 18       | 1    | 1   | 4   | 0   | 4   | 2   | 2   | 1   | 1   | 0   | 0   | 2   | 1   | 1   | 1   | 0   | 2   | 2   | 2   | 1   | 1   | 2     | 8.48                       | Estacion Biologica       | XVIII                        | 33    |  |  |

| B. Escala regional       |    | Especies |      |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |       | Fecha de la lista          | Clave      | Referencia*                  |     |  |
|--------------------------|----|----------|------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-------|----------------------------|------------|------------------------------|-----|--|
| Situ geográfica          |    | Espe     | Fant | Mar | Cal | Chi | Sor | Ceb | Myr | Das | Epi | Sci | Geo | Het | Mur | Ere | Ago | Dap | Can | Pro | Mus | Fel | Tap | Tay   | Cer                        | Latitud    |                              |     |  |
| Horstia de Yucatán       | 30 | 17       | 0    | 0   | 3   | 0   | 1   | 1   | 1   | 1   | 1   | 1   | 1   | 5   | 0   | 1   | 1   | 1   | 2   | 4   | 4   | 0   | 1   | 1     | 21.33                      | San Felipe | A                            | 3,4 |  |
| Horstia de Yucatán       | 21 | 14       | 0    | 0   | 1   | 0   | 1   | 1   | 1   | 1   | 0   | 0   | 2   | 0   | 1   | 1   | 1   | 4   | 1   | 3   | 0   | 1   | 2   | 20.52 | Coleston                   | B          | 7,8,10,20,30                 |     |  |
| Cancun Tulum Q Roo       | 40 | 17       | 0    | 0   | 2   | 0   | 2   | 1   | 1   | 0   | 2   | 1   | 1   | 8   | 1   | 1   | 1   | 5   | 4   | 5   | 0   | 2   | 2   | 20.37 | Playa de Carmen            | C          | 5,6,7,8,9,10,19,20,31,34     |     |  |
| Sur de Yucatán           | 40 | 20       | 1    | 0   | 1   | 1   | 1   | 1   | 1   | 2   | 1   | 1   | 10  | 1   | 1   | 1   | 1   | 3   | 4   | 4   | 0   | 2   | 2   | 20.04 | Perú                       | D          | 6,7,2,10,30,35               |     |  |
| Cerro de Oaxaca Roo      | 30 | 18       | 1    | 1   | 1   | 1   | 1   | 1   | 0   | 0   | 2   | 1   | 8   | 0   | 0   | 1   | 1   | 2   | 2   | 2   | 1   | 2   | 1   | 19.33 | Finca Caribú Puerto        | E          | 6,7,8,9,10,19,20,25,37,38    |     |  |
| Sur Centro de Campeche   | 36 | 17       | 0    | 1   | 3   | 1   | 2   | 0   | 0   | 2   | 1   | 1   | 9   | 0   | 1   | 1   | 1   | 1   | 1   | 1   | 4   | 1   | 2   | 18.30 | Xpúul                      | F          | 6,7,8,10,20,27,32,43         |     |  |
| Sur de Oaxaca Roo        | 36 | 18       | 0    | 0   | 2   | 0   | 2   | 1   | 1   | 0   | 1   | 2   | 6   | 1   | 1   | 1   | 1   | 3   | 5   | 1   | 2   | 2   | 1   | 18.30 | Chetumal                   | G          | 6,7,8,9,10,17,18,19,20,41,42 |     |  |
| Sur de Campeche          | 28 | 17       | 0    | 0   | 0   | 2   | 1   | 0   | 1   | 1   | 1   | 1   | 5   | 0   | 1   | 1   | 1   | 1   | 1   | 2   | 4   | 1   | 2   | 17.55 | Laguna Chumayeh            | H          | 6,7,9,10,20,43,44            |     |  |
| RB Montes Azules Chiapas | 34 | 18       | 1    | 0   | 4   | 0   | 2   | 1   | 2   | 1   | 1   | 1   | 0   | 0   | 1   | 1   | 1   | 1   | 4   | 3   | 5   | 1   | 2   | 16.35 | Indio Pedro (Campo Centro) | I          | 25,26,27,28                  |     |  |

\* 1) Galina et al., 1988, 2) Wokoszyński y Młotkowski, 1982, 3) Este estudio, 4) Hernández et al., 1996, 5) López Gutiérrez, 1991, 6) Jones et al., 1974a, 7) Genoways y Jones, 1975, 8) Jones et al., 1974b, 9) Jones, 1921, 10) Colección Nacional de Mamíferos (BUAM), 11) Ceballos y Miranda, 1986, 12) Biondes Salas, 1996, 13) Galina et al., 1992, 14) Galina et al., 1996, 15) León y Rubio, 1993, 16) Alvarez et al., 1987, 17) Puro et al., 1991, 18) Sánchez et al., 1996, 19) Navarro et al., 1992, 20) Sosa Escobar, in Az, 21) Coates y Estrada, 1965, 22) Martínez Galardo, 1995, 23) Martínez Galardo y Sánchez Cordeiro, 1997, 24) Ramírez Pulido et al., 1917, 25) March y Aranda, 1992, 26) Medelín et al., 1986, 27) Dowell y Epstein, 1988, 28) Cuarón et al., 1989, 29) Tinn, 1934, 30) Hesperhude, 1994, 31) Eisenberg et al., 1968, 32) J. Lehmann, 1973, 33) Glanz, 1973, 34) Müsser, 196, 35) Chazie, 1970, 36) Hernández y Díaz, 1974, 37) Gardner, 1973, 38) Sánchez Casas y Vázquez-R, 1996, 39) Chabé, 1995, 40) Chabé et al., 1995, 41) Benay et al., 1974, 42) Ramírez Pulido y Phillips, 1971, 43) Aranda, 1993, 44) Aranda y Sánchez Cordeiro, 1997

ii) Escala peninsular. El NE de Yucatán alberga un mayor número de mamíferos no voladores que el existente en otras regiones geográficas en donde se ubican áreas naturales protegidas decretadas, tales como la Reserva de la Biósfera de Calakmul en Campeche y el Refugio de Fauna de Ria Celestún y la Reserva Estatal del Palmar en Yucatán (Genoways y Jones, 1975; Hernández y Díaz, 1974; Jones *et al.*, 1974a y b; Aranda, 1993; Aranda y Sánchez-Cordero, 1997). Desafortunadamente, dichas áreas y otras de la Península (*p.ej.* la Reserva Ecológica de Cuxtal, el Punto Put, por mencionar sólo algunas), carecen de estudios detallados actualizados para realizar comparaciones precisas.

Considerando sitios ubicados en la Provincia Biótica de Yucatán o Península de Yucatán (Alvarez y Lachica, 1991; Barrera, 1962; Goldman y Moore, 1946; Ryan, 1963), con historias geomorfológicas y tipo de vegetación similar (Cuadro 14-B), se observa un patrón irregular en el número de especies de mamíferos no voladores, sin ninguna asociación con la disminución de la latitud (Figura 28-C). Incluyendo el área muestreada en este trabajo y las localidades abarcadas por otros autores (gradiente NE de Yucatán al S de Chiapas), la riqueza de especies de mamíferos no voladores únicamente explica el 1% de la variación ( $n=9$ ,  $r = -0.1096$ ,  $g.l = 8$ ,  $r^2 = 1.20$ ,  $P < 0.005$ ; ecuación de la regresión lineal  $Y = 40.790 - 0.4190 X$ ).

En la Península de Yucatán, el "efecto de embudo sin salida" planteado en el capítulo anterior se mantiene, apoyando la hipótesis de que la riqueza de mamíferos no voladores depende más de la diversidad de habitats y del área *per se* de cada uno, que de las condiciones de temperatura y precipitación asociadas a un gradiente latitudinal o la mezcla de los componentes zoogeográficos (Arita, 1993a; August, 1983; Boecklen, 1986; Cutler, 1991; Owen, 1990b; Schonewald-Cox *et al.*, 1991). Ambos factores están asociados con el estado de conservación de los habitats que constituyen un paisaje y con la presencia de formaciones clave. Por tanto, el predecir patrones de riqueza máxima con base en sólo uno de dichos factores, es insuficiente (Boecklen y Gotelli, 1984; Bunge y Fitzpatrick, 1993; He y Legendre, 1996). Es necesario considerar las distintas formaciones vegetales presentes en un área, primero de forma particular (alfa) y posteriormente en conjunto (beta). Sólo así, se podrá valorar su contribución en la biodiversidad de una región (gama).

Al comparar a nivel supraespecífico la composición taxonómica de la comunidad de mamíferos no voladores presente en cada sitio peninsular, era de esperarse que los puntos ubicados a una latitud similar presentarían una mayor semejanza en el número de especies que poseen por familia. Esto se cumplió en parte, ya que los sitios de mayor similitud son el S de Campeche y el S de Quintana Roo. Otras áreas con una latitud semejante, también formaron grupos: Centro de Quintana Roo con el Sur-Centro de Campeche y Sur de Yucatán con el Corredor Cancun-Tulum de Quintana Roo (Figura 28-D). Sin embargo, el NE de Yucatán constituyó un grupo afín con los sitios de mayor semejanza y el NO de Yucatán con

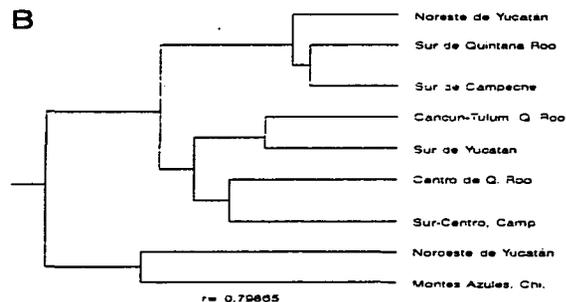
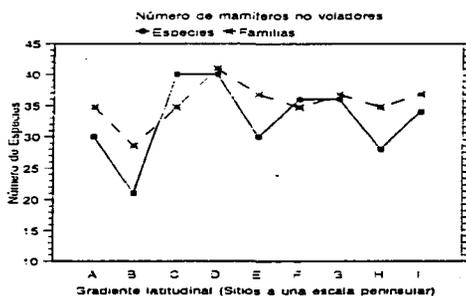
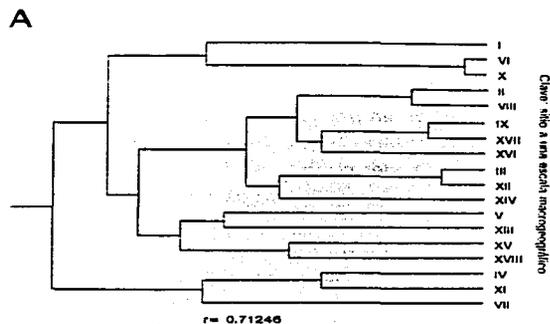
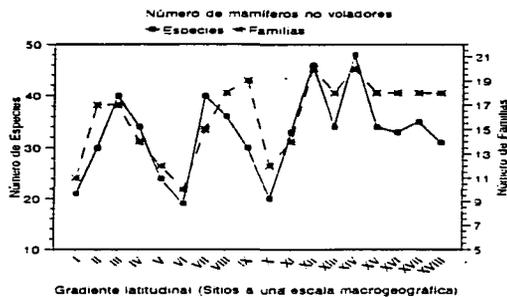


Figura 28. Ubicación zoogeográfica del NE de la Península de Yucatán con base en la fauna de mamíferos no voladores que albergan. El número de especies, presenta el mismo patrón irregular que el número de Familias, tanto a una escala macrogeográfica (A), como a una escala regional o peninsular (B). Se muestran las semejanzas existentes entre los sitios a ambas escalas con base en el número de especies que albergan por Familia (derecha). Los dendrogramas representan distancias euclidianas. Se aplicó el método de UPGMA. El significado de las claves son las mismas que en el Cuadro 14. Todos los sitios representan un gradiente latitudinal.

### **Sosa-Escalante (1997)**

Montes Azules, Chiapas. Esta última agrupación, probablemente debida a que en ambos sitios aún no se han registrado Heterómidos, a que poseen el menor número de Múridos y el mismo número de Prociónidos.

Lo aquí planteado debe permitir realizar predicciones más precisas sobre la riqueza faunística existente a una escala local o de paisaje en comparación a las realizadas con anterioridad, en particular en áreas de la Península de Yucatán (Ceballos y Navarro, 1991; Fa y Morales, 1991, 1993). Estas predicciones podrán ser útiles para fines de conservación y de manejo al poder cuantificar las consecuencias de acciones antropogénicas (*p.ej.* construcción de carreteras o ampliación de sistemas productivos).

#### **4.5.2. Estructura**

Al comparar la estructura trófica de la comunidad de mamíferos no voladores del NE de Yucatán, con la registrada en otros sitios neotropicales, se mantiene el patrón descrito para una escala macrogeográfica, coincidiendo el incremento de la riqueza de especies hacia las zonas tropicales de Centro y Suramérica, con un aumento en el número de gremios tróficos (Iñiguez y Santana, 1993). Los carnívoros disminuyen hacia el sur, pero aumentan los frugívoros-arborícolas, los carnívoros-arborícolas y los omnívoros-semiacuáticos (Fleming, 1973), todos presentes en el NE de Yucatán. Esto repercute en un incremento en el porcentaje de especies con hábitos arborícolas (Cuadro H del Apéndice III), que incluso se mantiene al homogenizar el tipo de vegetación. En selvas altas perennifolias de México como los Tuxtlas, Veracruz (Coates y Estarada, 1986) y La Selva Lacandona, Chiapas (March y Aranda, 1992), las especies mayoritarias son aún de locomoción terrestre, mientras que en sitios de Centro América como La Selva, Costa Rica (Timm, 1994) y Barro Colorado, Panamá (Eisenberg y Thorington, 1973), los mamíferos de hábitos arborícolas ocupan el primer lugar. Como patrón general se presenta el hecho de que las especies escansoriales se mantienen como el grupo intermedio en habitats neotropicales.

En el NE de Yucatán se presenta el 90% de los grupos tróficos (ausentes los carnívoros-acuáticos) reconocidos para selvas altas perennifolias del Sureste (March y Aranda, 1992) y para los cafetales mixtos de México (Gallina *et al.*, 1992, 1996) y el 100% de los gremios reconocidos para el bosque mesófilo de montaña (Iñiguez, *com. pers.*) y para las selvas bajas caducifolias de occidente (Ceballos y Miranda, 1986). En islas verdaderas (Barro Colorado) se ha reconocido un mayor número de formas de explotar los recursos (Eisenberg y Thorington, 1973) con especies carnívoras-semiacuáticas e insectívoras-arborícolas, probablemente debido a los procesos de especiación propias de zonas geográficamente aisladas (Ceballos y Navarro, 1991; Lawlor, 1983).

El hecho de que la frugivoría-herbivoría haya incluido el mayor número de especies y la mayor varianza en tamaño (al igual que en la comunidad de quirópteros), indica la importancia de este grupo en la dispersión de semillas y en la polinización de un mayor número de plantas, así como en la regeneración de la biomasa vegetal (Bonser y Reader, 1995; Briones-Salas, 1996; Goldingay *et al.*, 1991; Martínez-Gallardo, 1996). Sin embargo, es necesario valorar cuantitativamente la importancia de dispersores y postdispersores de semillas bajo hipótesis particulares. Asimismo, el hecho de que la omnivoría también haya presentado el mayor número de especies, puede ser indicativo del estado de conservación que guarda el NE de la Península.

Los resultados muestran que los mamíferos no voladores del intervalo de tamaño II (LCB 1.87 a 2.13 mm-log<sub>10</sub>) son, desde el punto de vista trófico, los de mayor importancia para la comunidad, ya que explotan los recursos alimenticios de todas las formas consideradas. Estas especies representan el 63% del total, por lo que deben considerarse claves para el mantenimiento de la diversidad trófica del NE de Yucatán. Sin embargo, mamíferos carnívoros incluidos en el intervalo de tamaño con menor riqueza de especies (III= LCB  $\geq$  2.13 mm-log<sub>10</sub>), no deben ser juzgadas con menor importancia para el mantenimiento de las interacciones biológicas e historias de vida (véase Harvey *et al.*, 1991). Por ejemplo, *Panthera onca* (intervalo III) tiene la capacidad de alimentarse de un menor número de especies que *Leopardus pardalis* (intervalo II). Sin embargo, consume presas de una mayor varianza en tamaño que representan una mayor biomasa en kilogramos (Emmons, 1987), lo cual debe ser valorado con el propósito de mantener el equilibrio del paisaje.

Existe un patrón generalizado para toda la comunidad de mamíferos terrestres (voladores y no voladores): las especies clasificadas como las más pequeñas se distribuyen en menor número de comunidades vegetales sin clasificar (véase Cuadro C y F de los Apéndices II y III, respectivamente). Esto puede explicarse dada la menor capacidad de dispersión que poseen las especies de menor talla (Begon *et al.*, 1988; Krebs, 1985). Sin embargo, las especies incluidas en la categoría de tamaño más grande, no resultaron ser las de mayor distribución en el NE de Yucatán, ya que las especies de las categorías intermedias presentan una distribución más amplia que puede explicarse por sus historias de vida (Benabib, 1993).

El porcentaje de especies de mamíferos no voladores por categoría de tipo de locomoción y tipo de hábitat que ocupan (Cuadro H del Apéndice III), muestra que las formaciones consideradas como humedales, albergan un menor porcentaje de especies con locomoción arborícola. Sin embargo, estas son las que poseen periodos reproductivos largos o desconocidos (*P. ej. Ateles geoffroyi* y *Tamandua mexicana*), lo que indica la importancia de estos sistemas para la conservación de este tipo de mamíferos. La estructura de la vegetación de dunas costeras de la Península (Espejel, 1984, 1986; Flores y Espejel, 1994), puede estar

ocasionando que la mayoría de las especies de mamíferos en este tipo de vegetación presenten una locomoción terrestre y que ninguna sea arborícola. Sin embargo, la zona de matorrales permite la existencia de algunos mamíferos escansoriales (P.ej. *Procyon lotor*). Este patrón también se observa en dunas del E de Quintana Roo (López-González, 1991).

Los petenes del NE de Yucatán albergan una mayor proporción de especies escansoriales, que puede explicarse por su reducida superficie, por la forma en que se encuentran dispersos (en mosaico como "islas de vegetación natural") y por la estructura de la asociación vegetal que los rodea (herbácea, de poca altura, inundable y con una especie dominante) (Hernández *et al.*, 1996; Trejo-Torres, 1993), de tal forma, que algunas especies requieren desplazarse de un peten a otro (P. ej. *Ateles geoffroyi*) (*obs. pers.*). Este uso del habitat se ha documentado en áreas de vegetación cuya estructura vertical avanzada esta intercalada con fragmentos de reducida altura (Silva-López *et al.*, 1993).

En otros sitios con selva baja caducifolia, como Chamela, Jalisco (Ceballos y Miranda, 1986) y el E de Quintana Roo (López-González, 1991), el patrón es muy similar a lo encontrado en el NE de la Península, ya que la mayoría de las especies son de hábitos terrestres. Sin embargo, el porcentaje de mamíferos arborícolas y escansoriales juntos, muestra como en este tipo de vegetación existe una estratificación vertical en el espacio utilizado por las especies no voladoras, indicativo de una explotación diferencial de los recursos (Bonaccorso, 1979; Ceballos y Miranda, 1986; Coates y Estrada, 1986; Willig y Mares, 1989).

El anterior patrón se mantiene en habitats sujetos a algún tipo de acción antropogénica. En sistemas productivos que logran mantener una diversidad similar a la original, como los cafetales mixtos de Veracruz (Gallina *et al.*, 1992, 1996), se ha registrado un 44% de especies con hábitos arborícolas y escansoriales. Mientras que en selvas secundarias en recuperación, en donde el estrato arbóreo aún no está bien definido (Campos y Durán, 1991), dichas especies han representado del 38 al 30% y en pastizales inducidos "altos" poco inundables sólo el 8% (Eisenberg *et al.*, 1986; López-González, 1991). Los pastizales del NE de Yucatán, albergan una proporción de mamíferos arborícolas y escansoriales (41%) muy similar a lo registrado en los cafetales mixtos, lo que apoya la hipótesis de que la presión ejercida por estos sistemas hacia la vegetación colindante en buen estado de conservación, sea aun "moderada" (Connell, 1978; Hobbs y Huenneke, 1992; Huston, 1979). El decremento de los porcentajes, muestra como las especies con este tipo de locomoción se ven más afectadas con la desaparición (total o parcial) del estrato arbóreo (Gallina *et al.*, 1992), alertando sobre las consecuencias que podrán tener acciones antropogénicas que continúan en expansión en la zona de estudio (Sosa-Escalante, 1996).

#### 4.5.3. Propuesta para la estimación de la abundancia relativa mediante la cuantificación del esfuerzo de registro

En la medida que el método para cuantificar la abundancia relativa de las especies de mamíferos no voladores (exceptuando pequeños roedores), sea aplicado en otras áreas y que estudios a nivel poblacional se realicen en la Península de Yucatán, podrá comprobarse si los patrones obtenidos de abundancia relativa, presentan fluctuaciones correlacionadas con valores de densidad (número de individuos por área) estimada con otros métodos tales como los censos en transecto o mediante modelos de captura-recaptura (Begon, 1989; Krebs, 1989; Mandujano, 1994; Sutherland, 1996).

Al obtener valores de abundancia considerando sólo porcentajes, conlleva a sub o sobreestimaciones, ya que generalmente en donde se aplicó mayor esfuerzo se obtendrá el mayor número de registros o capturas y, por ende, un mayor valor de abundancia relativa. Asimismo, en un área de mayor tamaño es de esperarse un mayor número de especies y un mayor esfuerzo de recolecta para alcanzar la asíntota de registro (Colwell y Coddington, 1994; He y Legendre, 1996; Soberón y Llorente, 1993). De esta forma, existe el riesgo de obtener estimaciones erróneas cuando se desea analizar la diversidad alfa con la frecuencia de las especies, si éstas se obtienen sólo como un porcentaje del total.

Los resultados temporales, espaciales y a nivel paisaje (Cuadro 11, 12 y G), así como la simulación realizada (Cuadro J del Apéndice III), muestran que los meses y formaciones en donde se aplicó el mayor esfuerzo, obtuvieron la menor abundancia relativa y proporción de especies y, viceversa, en los meses y formaciones con menor esfuerzo de registro se obtuvo la mayor. Sólo el análisis temporal dentro del Peten-zacatal, el patrón fue poco claro, sugiriendo la realización de un mayor número de muestreos en esta formación. Esta relación de extremos, la cual nunca se presenta cuando se brinda la abundancia en porcentajes, sugiere una acertada cuantificación del número de registros con base en el esfuerzo aplicado.

Sin embargo, existen limitaciones propias del estudio de mamíferos no voladores, que se dan de manera particular, pero sin afectar los patrones espacio-temporales al nivel de interés de este trabajo (comunidad o paisaje). Esto se muestra con el hecho de que en el análisis a nivel paisaje, las especies con mayor abundancia relativa, resultaron ser las mismas que en el análisis temporal, lo cual demuestra que el valor de corrección propuesto puede ser un buen indicador para analizar las fluctuaciones espacio-temporales y que el procedimiento para obtener la abundancia de las especies cuantificando el esfuerzo de registro aplicados por formación, es recomendable.

Para detectar sobre o subestimaciones es conveniente analizar los valores extremos estimados de abundancia relativa. Por ejemplo, el mayor sesgo en la obtención de los registros de las especies más abundantes pudo haber existido para *Urocyon cinereoargenteus*

y *Sylvilagus floridanus*, ya que sus valores estimados fueron mayores en la formación SPA que incluso a los obtenidos en la SBC-C (Cuadro G). Sin embargo, también se ha documentado que algunos Cánidos y Lagomorfos, son más recurrentes en tipos de vegetación abierta o transformada (Ceballos y Miranda, 1986; Emmons, 1990; Fritzell y Haroldson, 1982; Sosa-Escalante *et al.*, *en prensa* a). Entre las especies de menor frecuencia, las que pueden estar subestimadas son *Philander opossum*, *Sciurus yucatanensis* y *Orthogeomys hispidus*, debido principalmente a sus horarios de actividad, hábitos y tipo de locomoción. Algunas de estas especies han sido identificadas como las más "abundantes" o fáciles de registrar (Ceballos y Miranda, 1986; Coates y Estrada, 1986). Para una discusión detallada de los sesgos y limitaciones propias del muestreo de mamíferos de talla mediana y grande en áreas tropicales, véase Eisenberg *et al.* (1986), Eisenberg y Thorington (1973) y Glanz (1982).

El hecho de obtener por primera vez la abundancia relativa cuantificando el esfuerzo de registro, dificulta la comparación con otros sitios neotropicales. Pocos estudios brindan valores de importancia proporcional de las especies de mamíferos no voladores, ya que la mayoría utilizan escalas nominales cualitativas o sólo presentan las categorías finales establecidas para cada especie. La minoría han logrado estimar densidades (número de individuos/unidad de área), datos que no pueden ser comparados con valores de abundancia relativa. Sin embargo, para tener una representación sobre las especies frecuentes, comunes y raras en otros ambientes neotropicales, en los siguientes párrafos se compara los resultados aquí obtenidos según la información presentada por otros autores.

#### 4.5.4. Abundancia relativa

A pesar de que la abundancia relativa de la comunidad de mamíferos no voladores presentó diferencias significativas a través del tiempo (Hipótesis 12), ésta no mostró un acoplamiento claro con el aporte de precipitación, al igual que la riqueza específica (Figura- 20). Esto en parte, podría deberse a que los mamíferos no voladores responden en menor medida a los efectos de la productividad y en mayor grado a la heterogeneidad ambiental (Arita, 1993a; Owen, 1988b, 1990a), lo cual se había sugerido con evidencia a nivel macrogeográfico.

La precipitación trae consigo una mayor disponibilidad de alimento para algunas especies no voladoras (*p.ej.* frutos y semillas) que varía según el hábitat y la fenología de las plantas, repercutiendo también en la disponibilidad estacional de presas (Alvarez y Guevara, 1985; Aranda, 1993; Bowyer *et al.*, 1983; Carabias y Guevara, 1985; Emmons, 1987; Foster, 1982; Frankie *et al.*, 1974; Ortega, 1987; Sánchez-Cordero, 1993a; Vaughan y Rodríguez, 1986). Otras, son flexibles para ajustarse a las condiciones críticas del medio desplazándose de una zona a otra en búsqueda de fuentes alimenticias (Arnaud, 1993; Litvaitis y Shaw, 1980; Servín y Huxley, 1993; Silva-López *et al.*, 1993). Esto se ve reflejado en las abundancias de

las especies de mamíferos no voladores del NE de Yucatán. En el análisis espacial global (paisaje) se discute esta evidencia.

A pesar de que no existe un acoplamiento claro de la abundancia mensual con la estacionalidad climática de la zona, este es más evidente cuando se analizan las fluctuaciones de las especies dominantes. En un estudio previo (Sosa-Escalante, 1994), se ha sugerido que en el NE de Yucatán, los períodos de apareamiento y de nacimientos de la especie más abundante, *Nasua narica*, se efectúa entre los meses de enero a marzo y de abril a junio, respectivamente; mientras que para la tercera especie en abundancia, *Odocoileus virginianus*, el apareamiento se presenta entre mayo a julio y los nacimientos de diciembre a febrero. Ambas etapas reproductivas se ubican en los meses en que se obtuvo la mayor abundancia relativa de las dos especies y entre los meses de mayor abundancia mensual de toda la comunidad (Figura 20 y 22). Con esta evidencia, se puede afirmar que los patrones de abundancia, dados por las especies dominantes, alcanzan sus valores más elevados a finales de la época de secas, posiblemente asegurando la disponibilidad de los recursos alimenticios para las crías. Este patrón a sido observado en otras regiones neotropicales (Aranda, 1993; Gompper, 1995; Sows, 1984). Sin embargo, es necesario estudios específicos para delucidar este comportamiento en las demás especies de la comunidad.

En el sur de la Península de Yucatán, se ha documentado que la alimentación de algunas especies carnívoras (*Panthera onca*), está dominada por animales jóvenes, patrón que ha sido asociado con los períodos de nacimientos y con una mayor abundancia de crías durante principios de la época de lluvias (Aranda, 1993). La evidencia aquí presentada apoya lo anterior, ya que *P. onca* sólo fue cuantificado en los meses en que dichas especies dominantes alcanzaron sus máximos valores de abundancia relativa, coincidiendo con sus períodos reproductivos (Cuadro 11). Este acoplamiento deberá ser considerado en programas de conservación.

Con los datos obtenidos (Figura 22-A), es evidente que en el NE de Yucatán existen cinco especies (*Nasua narica*, *Procyon lotor*, *Odocoileus virginianus*, *Urocyon cinereoargenteus* y *Sylvilagus floridanus*) que dominan claramente a la comunidad. Al llegar al histograma de la especie nueve en orden de abundancia relativa, se observa un decremento notable en el número de registros por especie (de 9 a 8). Esto podría ser interpretado con reservas, como que las primeras nueve especies de mamíferos no voladores son relativamente fáciles de detectar o comunes, en cuyo caso quedarían 15 especies clasificadas como raras o difíciles de detectar.

La anterior clasificación, se ajusta a la apreciación realizada durante el trabajo de campo, con la salvedad que *Panthera onca*, considerada en peligro de extinción (CITES, 1992; Diario Oficial de la Federación, 1994), se sitúa como una especie común o fácil de detectar. Es

necesario ser cauto en este caso, ya que esta especie fue registrada sólo por métodos indirectos. Sin embargo, su presencia únicamente fue confirmada en las formaciones norteñas consideradas como humedales (manglar-duna costera y peten-zacatal), en donde las acciones antrooogénicas son inconsistentes / en mucho menor intensidad que las existentes en las formaciones sureñas. Esto puede estar indicando el buen estado de la cobertura vegetal y la importancia de los humedales en la conservación de esta especie clave.

En selvas altas perennifolias (La Selva, Costa Rica), las especies identificadas como abundantes y comunes (observadas ó capturadas "muchas veces" y frecuentemente observadas, respectivamente) son: *Didelphis marsupialis* y *Dasyprocta punctata*, *Ateles geoffroyi*, *Tamandua mexicana*, *Conepatus semistriatus*, *Eira barbara*, *Nasua narica* y *Pecari tajacu* (Timm, 1994), de las cuales *D. marsupialis*, *N. narica* y *P. tajacu* coinciden con lo aquí obtenido. Las especies poco frecuentes y raras (registradas ocasionalmente y con "muy pocos" registros, respectivamente): *Dasyopus novemcinctus*, *Agouti paca*, *Panthera onca*, *Herpailurus yaguarondi*, *Odocoileus virginianus*, *Galictis vittata*, *Procyon lotor*, *Leopardus pardalis* y *L. wiedii*), también las fueron en el NE de Yucatán, exceptuando *P. onca*, *O. virginianus* y *P. lotor* que fueron comunes o fáciles de registrar. Cabe mencionar, que *N. narica* también ha sido reportada como la especie más abundante en las selvas bajas caducifolias del occidente de México en Chamela, Jalisco (Valenzuela y Ceballos, 1996).

En otros tipos de vegetación (Barranca Grande, Veracruz) se han identificado de forma cualitativa, a nueve especies como "abundantes" (Gallina *et al.*, 1992, 1996), entre las cuales se encuentran las tres especies con mayores valores de abundancia relativa registradas en el NE de Yucatán (*Nasua narica*, *Procyon lotor* y *Odocoileus virginianus*) coincidiendo también, en una de las especies reconocidas como raras (*Herpailurus yaguarondi*). En otras localidades con selva alta perennifolia del este de la Sierra de Santa Martha en Veracruz, que no presenta una marcada alteración antropogénica, se han obtenido 244 registros de mamíferos no voladores (excluyendo pequeños roedores) por métodos directos e indirectos de muestreo durante un período de ocho años (González-Christen *et al.*, 1996). Los registros del NE de Yucatán, representan el 89% (218) de lo ahí obtenido. Sin embargo, esto debe ser interpretado con cautela, ya que no se cuantifica el esfuerzo de registro y la dificultad de muestreo inherente al tipo de vegetación, el cual se ha visto que limita la exactitud y particularmente la visibilidad (Eisenberg y Thorington, 1973; Glanz, 1982).

En Isla Barro Colorado, Panamá, las especies con mayor número de observaciones ( $n \geq 28$ ) fueron *Dasyprocta punctata*, *Nasua narica*, *Agouti paca*, *Didelphis marsupialis* y *Dasyopus novemcinctus* (Glanz, 1982) coincidiendo el coati y el tlacuache. Llama la atención que especies con un número bajo de observaciones ( $n \leq 6$ ), también están entre los mamíferos raros o difíciles de detectar en el NE de Yucatán (*Philader opossum*, *Eira barbara*, *Leopardus*

*pardalis* y *H. yaguarondi*), saliéndose de este patrón *Odocoileus virginianus* ( $n = 5$ ). Este patrón se mantiene con los datos obtenidos en Surinam (Walsh y Ganon, 1967) que posteriormente fueron reanalizados (Eisenberg y Thorington, 1973). En el Parque Nacional Guatopo, Venezuela, entre las especies con mayores densidades ecológicas (expresadas en  $\text{no}/\text{km}^2$ ), se encontraron también a *D. punctata*, *A. paca* y *D. marsupialis* ( $\geq 30$ ) (Eisenberg et al., 1986).

Como se observa, los patrones de la frecuencia o abundancia difieren entre zonas, lo cual puede ser explicado por la relación existente entre la fauna y la estructura de la vegetación que ocupa (August, 1983; Dubost, 1987; Robinson y Redford, 1986; Terborgh, 1986), así como por las historias de vida de cada especie (Benabib, 1993; Harvey et al., 1991). Se ha sugerido que los ciclos de inundación, los tipos de suelo y la ausencia de corrientes superficiales en la Península de Yucatán, pueden estar influenciando negativamente la abundancia de algunas especies (p.ej. *Dasyus novemcinctus* y *Agouti paca*) (Aranda, 1993). Se recomienda considerar estas variaciones cuando se intente extrapolar resultados obtenidos en otros sitios de características distintas a las de un área en donde se planean efectuar medidas de conservación o de manejo (p.ej. aprovechamiento cinegético).

Existe un patrón más o menos generalizado: *Nasua narica* y *Didephis sp* siempre están presentes como especies frecuentes, fáciles de detectar y más abundantes. Ambos mamíferos poseen una amplia distribución en América (Emmons, 1990; Hall, 1981), son flexibles para ajustarse a las condiciones críticas del medio (climáticas, disponibilidad de recursos alimenticios, depredación, competencia, entre otras) y a las presiones antropogénicas (Austad, 1988; Gardner, 1973, 1982, 1983; Gompper, 1995; Kaufmann, 1983; McManus, 1974; Russell, 1982; Tyndale y Mackenzie, 1976; Valenzuela y Ceballos, 1996).

Entre las especies raras o poco abundantes, el patrón generalizado se presenta con *Herpailurus yaguarondi* y en general con los Felinos. Se desconoce en detalle la densidad poblacional de estas especies en la Península de Yucatán. Sin embargo, los valores de abundancia relativa pueden ser indicativo de un número bajo de individuos (Hernández et al., 1996), deberse a que son especies difíciles de registrar o poseer una rareza demográfica natural (Halffter y Ecurra, 1992; Rabinowitz et al., 1986). Se sugiere un monitoreo continuo de la abundancia relativa para detectar fluctuaciones que puedan ser consideradas como indicadores de perturbaciones antropogénicas o de acciones que vayan en detrimento de la biodiversidad (Beffy et al., 1994). Este monitoreo debe ser considerado como prioritario (Dobson y Yu, 1991; Ecurra, 1990) y valorado en los programas de manejo de las áreas naturales protegidas del NE de Yucatán.

A nivel de paisaje, los datos obtenidos con la comunidad de mamíferos no voladores, apoyan la evidencia sobre la existencia de una relación de dependencia entre la abundancia

de las especies y la formación vegetal que ocupan (Hipótesis 6 y 13). Asimismo, apoyan la hipótesis de que los mamíferos no voladores responden en mayor grado a la diversidad de habitats presente dentro de un área determinada (Arita, 1993a; Owen, 1988b, 1990a) y muestran la relación de dependencia entre la complejidad de la vegetación y la diversidad de mamíferos (August, 1983; Dubost, 1987; Granados y Tapia, 1990; Robinson y Redford, 1986; Terborgh, 1986).

Los valores totales de abundancia relativa por formación vegetal presentaron el mismo patrón ascendente al considerar el gradiente norte-sur en que se distribuyen las formaciones vegetales en el NE de Yucatán (Figura 24). Esto apoya la continuidad del habitat y la existencia de formaciones clave para la conservación de la mastofauna. La única formación vegetal que no mantiene dicho patrón son las selvas espinosas, debido probablemente a su ubicación transicional entre las formaciones norteñas (húmedales) y las sureñas (secas), apoyando en lo general a las hipótesis 7a, 7b, 14a y 14b.

A diferencia de lo obtenido con la comunidad de quirópteros (más sensibles a la precipitación, temperatura y humedad), la abundancia relativa de los mamíferos no voladores registrada en las selvas espinosas, en particular en la selva baja inundable o subperennifolia, presenta un mayor grado de semejanza con las formaciones consideradas como húmedales, lo que puede ser explicado por el proceso de inundación a la que están sujetas durante el año (Olmsted y Durán, 1986). Esto muestra que este tipo de vegetación debe ser considerado como un sistema de transición e intermedio, importante como corredor para la mastofauna dentro de todo el paisaje. El pronóstico de que a partir de la estructura vertical y horizontal de la vegetación, es posible predecir la estructura de la comunidad animal (Roth, 1976), parece aplicarse en las formaciones del NE de Yucatán. El menor valor de riqueza y abundancia relativa de mamíferos no voladores obtenida en los húmedales era esperado, ya que se había documentado que estos sistemas representan una menor riqueza florística en relación a las formaciones de tierra firme (Martínez *et al.*, 1993; Olmsted *et al.*, 1995).

#### **4.5.5. Diversidad**

Se carece de información para efectuar comparaciones con otros sitios de la Península, México, y en general para el neotrópico. Esto es debido a que en el estudio de comunidades de mamíferos no voladores, la diversidad es analizada solamente en número de especies, sin considerar la frecuencia con las que estas se presentan. Se recomienda la medición de la diversidad alfa, aplicando índices de heterogeneidad estructural de abundancia proporcional. Esta información es básica para la valoración de la biodiversidad (Halffter y Favila, *en prensa*; Moreno-Ortega, *en prensa*; Ricklefs y Schluter, 1993).

#### a) Diversidad alfa

Es conveniente subrayar, que no es posible demostrar la existencia de una relación de dependencia entre la diversidad de la comunidad de mamíferos no voladores y la formación vegetal que ocupan, dado al planteamiento estadístico y conceptual de las hipótesis en que se basa este tipo de análisis (Zar, 1984). Esto no debe pasarse por alto, como ha sucedido en el estudio de los quirópteros. La diversidad alfa debe ser analizada para indagar si tiene una expresión uniforme en todo el paisaje o a lo largo de un gradiente (Haiffter y Favila, *en prensa*).

Los valores de diversidad de la comunidad de mamíferos no voladores por formación vegetal, nuevamente apoyan la existencia del gradiente norte-sur y muestran la heterogeneidad del NE de Yucatán, ya que la diversidad de las formaciones vegetales (con excepción de la SPA que involucra un sistema productivo), presentó diferencias significativas con respecto del total (Hipótesis 15). La diversidad alfa se presentó en forma ascendente en dicho gradiente y se identifican a los humedales como formaciones con características propias que ocasionan una diversidad peculiar de mamíferos de talla mediana y grade (Hipótesis 16). A pesar de que la diversidad en los humedales es menor que la registrada en la SBC-C, mantienen en mayor grado una repartición uniforme de los registros. Esto puede ser atribuible a la peculiar estructura de la vegetación de los sistemas costeros (veáse Martínez *et al.*, 1993; Olmsted *et al.*, 1995; Trejo-Torres, 1993; Trejo-Torres *et al.*, 1993).

Al igual que lo obtenido en el análisis de abundancia relativa, las SE se salen del patron ascendente. Sin embargo, entre los valores de diversidad de esta formación y los humedales no existieron diferencias (esto puede explicarse del mismo modo en que se realizó en la sección anterior), mostrando de nuevo la importancia de este tipo de vegetación como corredor biológico. Se presenta evidencia de que las formaciones norteñas (MAD y PET) poseen una diversidad similar pero, al mismo tiempo, diferente a la que albergan las formaciones sureñas (Hipótesis 16).

El valor elevado de diversidad alfa obtenido en la única formación que involucra un sistema productivo (SPA), puede ser explicado por la hipótesis de la perturbación moderada (Connell, 1978; Hobbs y Huenneke, 1992; Huston, 1979), ya que dicho valor no presentó diferencias significativas con respecto a lo registrado en la formación que se encuentra consistentemente en colindancia, la SBC-C (Hipótesis 16). Contra el argumento de que el mayor valor de diversidad registrado en la SPA pueda ser debido a la sobreestimación de la abundancia de algunas especies, está el hecho de que en esta formación se obtuvo el mayor valor de equitatividad. Esta evidencia también muestra como los pastizales del NE de Yucatán son utilizados como ambientes de paso. Es posible que la presencia de aguadas temporales o permanentes estén ejerciendo un "efecto amortiguador" en la disminución de la diversidad en

los pastizales del NE de Yucatán, ya que se ha documentado que en sistemas perturbados existe la posibilidad de que los efectos sean diferenciales de acuerdo a factores que surjan en los sistemas que sustituyen a la vegetación original (Guevara y Laborde, 1992, 1993; Guevara *et al.*, 1992). Dicho "efecto amortiguador" se ha documentado para otros sistemas productivos de México y de la Península de Yucatán (Acosta *et al.*, 1993; Gallina *et al.*, 1992, 1996; Guevara *et al.*, 1997; Herrera-Castro *et al.*, 1993; Ortega *et al.*, 1993).

En el NE de Yucatán, el mes con mayor diversidad de mamíferos no voladores, no presentó diferencias significativas con respecto al total obtenido, no así el valor mínimo (Cuadro 11-C) (Hipótesis 15). Metodológicamente, las fluctuaciones significativas de la diversidad a través del tiempo han sido explicadas por la mayor y menor riqueza de especies registrada en determinados meses de muestreo, ya que al comparar el total contra la mínima riqueza obtenida, ocasiona que existan dichas diferencias (Medellín, 1993). Esta situación se presentó con la muestra mensual obtenida para la comunidad de mamíferos no voladores y considerando las muestras de forma independiente. Esta apreciación deberá ser considerada en futuros estudios.

El explorar diferencias temporales se efectúa con el propósito de asociarlas a factores ambientales que varían en el tiempo ecológico (Stamou *et al.*, 1993). Por tal motivo y dado que los valores de diversidad no mostraron un acoplamiento claro con el aporte promedio mensual de precipitación, se evita dar atribuciones que puedan resultar especulativas, bastando con lo discutido para la evidencia obtenida sobre las fluctuación de la abundancia relativa de la comunidad de mamíferos no voladores.

#### **b) Diversidad beta**

Se ha mostrado evidencia de que el NE de la Península de Yucatán presenta una heterogeneidad de habitats, que repercute en la complejidad de la estructura y diversidad de la mastofauna, la cual responde a un gradiente norte-sur de distribución de las formaciones vegetales. En particular, la serie de datos obtenidos para la comunidad de mamíferos no voladores, confirma los resultados presentados para la comunidad de quirópteros. Sin embargo, es conveniente subrayar la importancia de conocer la tasa de recambio de especies entre comunidades próximas y su expresión en función de la distancia dentro del gradiente y del paisaje (Cody, 1993; Halffter y Favila, *en prensa*; Ricklefs y Schluter, 1993).

Los resultados aportan suficiente evidencia para mostrar: 1) que la tasa de recambio de las especies de mamíferos no voladores es menor cuando las formaciones vegetales que ocupan son adyacentes, por lo tanto, más parecidas son en composición de especies y 2) que el recambio de las especies de mamíferos de talla mediana y grande es mayor conforme más distantes son las formaciones vegetales que ocupan. En el primer caso el gradiente ambiental

(que representa diferentes distancias), también explicó el 98% de la variación en el recambio de las especies de mamíferos no voladores con una asociación lineal significativa. En el segundo caso, el gradiente explicó el 69% de la variación en la diversidad beta de la comunidad de mamíferos de talla mediana y grande también con tendencia lineal (Hipótesis 17).

Este patrón también se presentó con la muestra de la comunidad de quirópteros. Es probablemente que esto sólo sea verdadero para el gradiente considerado, lo cual deberá ser documentado. Sin embargo, la evidencia permite predecir sobre lo que se esperaría a una escala mayor. Es posible que al considerar un gradiente que represente un transecto a lo largo de la Península de Yucatán, involucrando las distintas condiciones medioambientales y los diferentes habitats, la diversidad beta en la comunidad de mamíferos no voladores aumente conforme se incrementa la distancia de la costa-norte hacia la base-sur de la Península o viceversa. Al mismo tiempo, la diversidad beta presentará valores menores cuando las formaciones vegetales que ocupa la comunidad de mamíferos voladores se encuentren adyacentes. Esta hipótesis, se fundamenta con el cambio gradual de la vegetación, de los suelos, del clima, de la precipitación, de la temperatura y de las condiciones de humedad ya documentados para la Península de Yucatán (Barrera, 1962; Campos y Durán, 1991; Duch, 1988, 1991; Flores y Espejel, 1994; Zizumbo, 1991).

Esta información contribuye a mostrar hasta que punto la diversidad beta ocasiona que la riqueza total del paisaje sea muy superior a una diversidad alfa promedio (Arita, 1993 a y b; Cody, 1993; Halffter y Favila, *en prensa*; Ricklefs y Schluter, 1993) y, especialmente, a explicar la diversidad existente en la Península de Yucatán. La predicción del número de especies perdidas y ganadas debiera ser considerada en la elaboración de estrategias de conservación y en el establecimiento o reubicación de las áreas naturales protegidas de la Península de Yucatán.

En particular, las tasas de recambio obtenidas para el NE de Yucatán muestran la fauna peculiar que se desarrolla en los humedales y la importancia de las selvas inundables como corredores biológicos. La mayor diversidad beta de la comunidad de mamíferos de talla mediana y grande (con el índice de Whittaker), se dió en la transición de las formaciones costeras y las selvas espinosas y entre estas y las formaciones sureñas netamente terrestres. La mayor tasa de recambio obtenida entre el peten-zacatal y el manglar-duna, también así lo muestra.

### c) Diversidad gama

La carencia de información, incluso a nivel alfa, es más consistente en el estudio de comunidades de mamíferos no voladores, razón por la cual, es más frecuente enfatizar la

importancia de una región mediante "especies bandera". Esto no significa menor relevancia, pero sí desventajas lógicas. Por tanto, para poder realizar comparaciones, también fue necesario obtener los valores de la ecuación con datos de otras regiones de México (Cuadro 13-B) permitiendo mostrar lo que ocurre y las bases de su interpretación.

Con la comunidad de mamíferos no voladores se cumplieron las predicciones teóricas (Cody, 1993; Halffter y Favila, *en prensa*; Ricklefs y Schluter, 1993): mientras más heterogéneo es el paisaje mayor es gama que el promedio de alfa, en tanto que el recambio en la composición de especies de mamíferos de talla mediana y grande (diversidad beta), ocasiona que el número total de especies en todo el paisaje sea superior al que corresponde a una diversidad alfa promedio. Las implicaciones de estos resultados ya han sido discutidos (véase Capítulo 3)

La medición de la diversidad gama, permite determinar en que proporción contribuyen la diversidades alfa y beta a la integración de la biodiversidad de mamíferos no voladores del NE de la Península de Yucatán (Halffter y Favila, *en prensa*), lo cual da pautas claras para estrategias de conservación según el nivel de acción para las que sean planeadas. Esta información, junto con la de los quirópteros, es la primera de su tipo utilizada para medir la biodiversidad con base en mamíferos silvestres de México, la cual será de suma importancia para comparar otras áreas naturales (protegidas o no) de la Península de Yucatán, poner a prueba las hipótesis propuestas en este trabajo y para realizar acciones concretas a nivel local y regional.

## CONCLUSIONES

Los métodos aquí empleados permiten detectar requerimientos ecológicos similares de los mamíferos terrestres y muestran la forma en que las especies faunísticas se deben agrupar, como una comunidad natural, independientemente del grupo al que pertenecen. Es necesario plantear su recurrencia en grupos de formaciones vegetales, sean estas naturales o inducidas, en lugar de forma independiente y aislada. De este modo, se obtiene una mejor cuantificación de la biodiversidad regional. La clasificación propuesta considera "grupos de formaciones vegetales", las cuales comparten semejanzas estructurales, tanto florísticas como faunísticas, que debe permitir el mejor funcionamiento de las áreas naturales del NE de la Península de Yucatán.

Asimismo, existen formaciones vegetales, tales como los petenes, aguadas y cenotes, que deben ser consideradas como claves para el mantenimiento de la mastofauna regional. Asegurando su existencia se debe conservar en gran medida la diversidad de mamíferos, aún cuando posean extensiones reducidas con respecto a otras comunidades vegetales.

Las formaciones vegetales del NE de Yucatán, funcionan como un continuo vegetacional para la mastofauna terrestre, existiendo formaciones vitales como corredores de una comunidad vegetal a otra (tales como las selvas espinosas y el zacatal costero). Su importancia en las medidas de conservación no debe ser valorada por la superficie que ocupan. Es posible que la presencia de aguadas este ejerciendo un "efecto amortiguador" en la disminución de la diversidad. La estructura y diversidad de la comunidad de mamíferos voladores y no voladores con distribución en las formaciones consideradas como humedales, presentan características peculiares que las distinguen de aquellas que albergan las formaciones vegetales netamente terrestres.

La evidencia aquí presentada, permite concluir la existencia de un gradiente norte-sur de aumento en la complejidad de la estructura y diversidad de la comunidad de mamíferos voladores y no voladores, asociado al gradiente de distribución de las formaciones vegetales que se presentan en el NE de la Península de Yucatán. De este modo, el recambio de especies de mamíferos terrestres es menor cuando las formaciones vegetales que ocupan son adyacentes y mayor conforme más distantes sean.

La variación de la estructura, abundancia relativa, diversidad y distribución de la comunidad de quirópteros, sugiere un patrón acoplado con la estacionalidad climática del área y una relación de dependencia con las formaciones vegetales que ocupan. Por su parte, los mamíferos no voladores responden en menor medida a las condiciones de precipitación que a la diversidad de formaciones vegetales presentes en una escala regional, mostrando también una relación dependiente.

Se identifican especies de mamíferos voladores y no voladores que deben considerarse en los programas de medición y monitoreo en áreas prioritarias para la conservación biológica del NE de la Península de Yucatán

Muchos de los enfoques recientemente resultan en sobre ó subestimaciones en el cálculo de la biodiversidad y, en particular, en la diversidad de mamíferos terrestres. Para predecir con mayor confiabilidad la biodiversidad de mamíferos en una zona determinada, es necesario considerar estudios efectuados a una escala local. A una escala regional, el predecir la riqueza de mamíferos voladores y no voladores mediante técnicas de regresión, puede ocasionar predicciones erróneas, ya que no se consideran las tasas de recambio de las especies entre un grupo de formaciones vegetales. Con los métodos aplicados en este trabajo, es factible predecir la diversidad existente en una zona destinada a la conservación o al desarrollo regional.

Se recomienda obtener la diversidad alfa de comunidades de mamíferos voladores y no voladores presentes en distintas formaciones vegetales naturales o inducidas y la diversidad beta entre cada una, con el propósito de conocer la proporción con la que contribuyen a la integración de la biodiversidad regional gama.

El área del NE de la Península de Yucatán, es la segunda en México que posee datos de abundancias relativas asociados con el esfuerzo de captura. Se recomienda la utilización de este método como estrategia para el estudio de quirópteros. Para mamíferos de talla mediana y grande, es recomendable la utilización del método aquí propuesto para obtener abundancias relativas cuantificando el esfuerzo de registro aplicado en campo.

## LITERATURA CITADA

- Abramsky, Z. and M. Rosenzweig. 1984. Tilman's predicted productivity-diversity relationship shown by desert rodents. *Nature*, 309: 150-151.
- Acosta, L., S. Flores y A. Gómez-Pompa. 1993. Uso y manejo de plantas forrajeras para a cría de animales de solar en Xocén, Yucatán, México. *Biótica, nueva serie*, 1: 63-68.
- Alcérreca, C., J. Consejo, O. Flores-Villela, D. Gutiérrez, E. Hentschel, M. Herzig, R. Pérez-Gil, J. Reyes y V. Sánchez-Cordero 1988. *Fauna silvestre y áreas naturales protegidas*. Fundación Universo XXI A.C. México. 198 p.
- Allen, T. and T. Starr. 1982. *Hierarchy, perspectives for ecological complexity*. The University of Chicago Press. Chicago, USA. 310 p.
- Alvarez, T., J. Arroyo-Cabrales y M. González. 1987. Mamíferos (excepto Chiroptera) de la costa de Michoacán, México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México*, 31:13-52.
- Alvarez, F. y S. Guevara. 1985. Celda de hojarasca en la selva. Pp 171-190. En: *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*, II (Gómez-Pompa, A. y S. del Amo, eds.). Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Xalapa, México. 421 p.
- Alvarez, T. y F. Lachica. 1991. *Zoogeografía de los vertebrados de México*. Sistemas Técnicos de Edición, S.A. de C.V. México. 66 p.
- Aranda, M. 1981. *Rastros de los Mamíferos Silvestres de México*. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Xalapa, México. 198 p.
- Aranda, M. 1992a. *Identificación e Interpretación de Rastros de Mamíferos Silvestres: Curso Intensivo*. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, México. 48 p.
- Aranda, M. 1992b. El jaguar (*Panthera onca*) en la Reserva de Calakmul, México: morfología, hábitos alimentarios y densidad de población. Pp 235-274. En: *Felinos de Venezuela: biología, ecología y conservación*. Fudeci, Raul Clemente Editores, C.A. Valencia, Venezuela.
- Aranda, M. 1993. Hábitos alimentarios del jaguar (*Panthera onca*) en la Reserva de la Biosfera de Calakmul, Campeche. Pp 231-238. En: *Avances en el estudio de los mamíferos de México* (Medellín, R. y G. Ceballos, eds.). Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C. Publicaciones Especiales, 1: 1-464.
- Aranda, M. 1998. Distribución y abundancia del jaguar *Panthera onca* (Carnívora: Felidae) en el estado de Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 68: 45-52.
- Aranda, M. y L. López. 1993. *Manejo y conservación de fauna silvestre*. Curso teórico-práctico. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, México.
- Aranda, M. and V. Sánchez-Cordero. 1997. Prey spectra of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in tropical forests of Mexico. *Stud. Neotrop Fauna & Environm.*, 31:1-3.
- Arita, H. In litt. Species composition and morphological structure of the bat fauna of Yucatan, Mexico. Manuscrito en preparación para *Journal of Animal Ecology*, 43 p.
- Arita, H. 1993a. Riqueza de Especies de la Mastofauna de México. Pp 109-128. En: *Avances en el estudio de los mamíferos de México* (Medellín, R. y G. Ceballos, eds.). Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C. Publicaciones Especiales, 1: 1-464.
- Arita, H. 1993b. Conservation Biology of the Cave Bats of Mexico. *Journal of Mammalogy*, 74(3): 693-702.
- Arita, H. y M. Aranda. 1987. Técnicas para el estudio y clasificación de los pelos. *Cuadernos de Divulgación*, 32:1-21.
- Arita, H. y L. León. 1993. Diversidad de mamíferos terrestres. *Ciencias*, 7: 13-22.
- Arita, H. y C. Martínez. 1990. Interacciones flor-murciélago: un enfoque zocentríco. *Publicaciones Especiales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 4: 1-35.
- Arita, H., J. Robinson and K. Redford. 1990. Rarity in Neotropical forests mammals and its ecological correlates. *Conservation biology*, 4: 181-192.
- Arita, H. and J. Vargas. 1995. Natural history, interspecific association, and incidence of the cave bats of Yucatan, México. *The Southwestern Naturalist*, 40(1): 29-37.
- Arnaud, G. 1993. Alimentación del coyote (*Canis latrans*) en Baja California Sur, México. Pp 205-215. En: *Avances en el estudio de los mamíferos de México* (Medellín, R. y G. Ceballos, eds.). Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C. Publicaciones Especiales, 1: 1-464.
- Arriaga, L. y A. Ortega. (eds.). 1988. *La Sierra de la Laguna de Baja California Sur*. Centro de Investigaciones Biológicas de Baja California Sur A.C. México. 237 p.
- Arroyo-Cabrales, J. 1992. Sinopsis de los Murciélagos Fósiles de México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 5(1): 1-14.
- Arroyo-Cabrales, J. y T. Alvarez. 1990. *Restos óseos de murciélagos procedentes de las excavaciones en las grutas de Lotlín*. Instituto Nacional de Antropología e Historia, Serie Prehistoria, Colección Científica, México. 103 p.
- Arroyo-Cabrales, J. L. Navarro y R. Medellín. 1996. El programa para la conservación de murciélagos migratorios de México y Estados Unidos de América: objetivos y perspectivas. Pp 8-9. En: *Memorias del Tercer Congreso Nacional de Mastozoología*. Universidad Autónoma del Estado de Morelos-Asociación Mexicana de Mastozoología A.C. México, 80 p.
- Audet, B., M. Engstrom and B. Fenton. 1993. Morphology, karyology and echolocation calls of *Rhogeessa* (Chiroptera: Vespertilionidae) from the Yucatan Peninsula. *Journal of Mammalogy*, 74(2): 493-502.
- August, P. 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammals communities. *Ecology*, 64(6): 1495-1507.
- Austad, S. 1988. The adaptable opossum. *Scientific America*, 258 (2): 98-104.
- Austin, J. and G. Belbin. 1982. A new approach to the species classification problem in floristic analysis. *Australian Journal of Ecology*, 7: 75-89.
- Ayora, N. and R. Orellana. 1993. Physicochemical soil factors influencing the distribution of two coastal palms in Yucatan, México. *Principales*, 37(2): 163-169.
- Baev, P. and L. Penev. 1995. BIODIV: program for calculating biological diversity parameters, similarity, niche overlap, and cluster analysis. PENSOFIT. Sofia-Moscu, 57 p.

- Baker, R. and H. Genoways. 1978. Zoogeography of Antillean bats. *Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Special Publication*, 13: 53-97.
- Baker, R., K. Jones, Jr. and D. Carter. (eds.). 1977. Biology of bats of the new world Family Phyllostomidae, Part II. *Special Publications, The Museum Texas Tech University*, 13:1-364.
- Baker, R., K. Jones, Jr. and D. Carter. (eds.). 1979. Biology of bats of the new world Family Phyllostomidae, Part III. *Special Publications, The Museum Texas Tech University*, 6:1-441.
- Baker, R., C. Patton, H. Genoways and J. Bickham. 1988. Genic studies of *Lasius* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Occas. Papers Mus. Texas Tech University*, 117: 1-15.
- Barrera, A. 1962. La Península de Yucatán como provincia biótica. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 23: 71-105.
- Batillon, E. 1989. *La diversidad ecológica del estado de Coahuila*. Tesis de Maestría. CINVESTAV-Mérida, 140 p.
- Batillon, E., J. Trejo-Torres, J. Fabes, F. Pérez, P. Dzib y R. Tuyub. 1993. *Efecto de las mareas diurnas en el acuífero costero cárstico de el Palmar, Yucatán*. Primera reunión nacional sobre aguas subterráneas. Instituto de Geografía-Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ingeniería-Universidad Autónoma de Yucatán, México.
- Beffy, J., M. Debusasche, S. Lavorel, J. Lebreton and J. Lepart. 1994. Small scale disturbances and the maintenance of species diversity in Mediterranean old fields. *Oikos*, 70: 455-473.
- Begon, M. 1989. *Ecología animal: modelos de cuantificación de poblaciones*. Trillas. México. 134p.
- Begon, M., J. Harper y C. Townsend. 1988. *Ecología: individuos, poblaciones y comunidades*. Omega. Barcelona, España. 753 p.
- Benabib, M. 1993. Los vertebrados y las historias de vida. *Ciencias*, 7: 23-31.
- Bennett, K., S. Boreham, M. Sharp and V. Switsur. 1992. Holocene history of environment, vegetation and human settlement on Catta Ness, Lunnasting, Shetland. *Journal of Ecology*, 80: 241-273.
- Best, T., H. Ruiz-Piña and L. León. 1995. *Saurus yucatanensis*. *Mammalian Species*, 506: 1-4.
- Billlick, I. and T. Case. 1994. Higher order interactions in ecological communities: what are they and how can they be detected?. *Ecology*, 75(6): 1529-1543.
- Birney, E., J. Bowles, R. Timm and S. Williams. 1974. Mammalian distributional records in Yucatan and Quintana Roo, with comments on reproduction, structure and status of peninsular populations. *Occas. Papers. Bull. Mus. Nat. Hist.*, 13: 1-25.
- Boecklen, W. 1986. Effects of habitat heterogeneity on the species-area relationships of forest bird. *Journal of Biogeography*, 13: 59-68.
- Boecklen, W. and N. Gotelli. 1984. Island biogeographic theory and conservation practice: species-area or speciesous-area relationships?. *Biological Conservation*, 29: 63-80.
- Borjorquez, L. y O. Flores-Villela. 1991. Aspectos legales y metodológicos de la bioconservación en México. Memorias del seminario sobre conservación de la diversidad biológica de México. *World Wildlife Fund, Universidad Nacional Autónoma de México*, 2: 1-23.
- Bonaccorso, F. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences*, 24: 359-408.
- Bonaccorso, F. and S. Humphrey. 1984. Fruit bat niche dynamics: their role in maintaining tropical forest diversity. Pp 169-183. En: *Tropical Rain-Forests: The Leeds symposium*. USA.
- Bonser, S. and R. Reader. 1995. Plant competition and herbivory in relation to vegetation biomass. *Ecology*, 76(7): 2176-2183.
- Bowles, J., P. Heideman and K. Erickson. 1990. Observations on six species of free-tailed bats (Molossidae) from Yucatan, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 35(2): 151-157.
- Bowyer, R., S. McKenna and M. Shen. 1983. Seasonal changes in coyote food habits as determined by fecal analysis. *American Midland Naturalist*, 109: 266-273.
- Bradshaw, T. and M. Mortimer. 1986. Evolution in Communities. Pp 309-341. En: *Community ecology: pattern and process* (Kikkawa, J. and D. Anderson, eds.). Blackwell Scientific Publications. Oxford, USA.
- Briñones-Salas, M. 1996. *Estudio sobre la remoción postdispersión de frutos y semillas por mamíferos en un bosque tropical caducifolio*. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ciencias. México. 146 p.
- Brooks, D. and D. McLennan. 1991. *Phylogeny, ecology and behavior: a research program in comparative biology*. University of Chicago Press. Chicago, USA.
- Brooks, D. and D. McLennan. 1993. Historical ecology: examining phylogenetic components of community evolution. Pp 267-280. En: *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives* (Ricklefs, R. and D. Schlüter, eds.). The University of Chicago Press. Chicago, USA. 414 p.
- Brosset, A. and G. Dubost. 1987. Chiroptères de la Guyane Française. *Mammalia*.
- Brow, J. 1991. Conservation of neotropical environments: Insects as indicators. Pp 349-404. En: *Conservation of insects and their environments* (Collins, N. and J. Thomas, eds.). Academic Press, Londres. Englan.
- Brow, J., D. Mehlman and G. Stevens. 1995. Spatial variation in abundance. *Ecology*, 76(7): 2028-2043.
- Brown, J. 1975. Geographical ecology of desert rodents. Pp 315-341. En: *Ecology and evolution of communities* (Cody, M. and J. Diamond, eds.). Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass. USA. 545 pp.
- Brown, J. and P. Nicoletto. 1991. Spatial scaling of species composition: body masses of North America land mammals. *The American Naturalist*, 138(6): 1476-1512.
- Bunge, J. and M. Fitzpatrick. 1993. Estimating the number of species: a review. *Journal of the American Statistical Association*, 88: 364-373.
- Burnham, K., D. Anderson and J. Laake. 1980. Estimation of density from line transect sampling of biological populations. *Wildlife Monographs*, 72: 1-202.
- Butanda, C., A. Vázquez y L. Trejo. 1978. La poinización quiropterofílica: una revisión bibliográfica. *Biótica*, 3: 29-35.
- Campos, G. y R. Durán. 1991. Vegetación de la Península de Yucatán. Pp 23-35. En: *El Jardín botánico como herramienta didáctica* (Colunga, G., R. Orellana, N. Ayora, J. Arellano y G. Campos, eds.). Centro de Investigación Científica de Yucatán, México. 119p.
- Cant, J. 1977. A census of the agouti (*Dasyprocta punctata*) in seasonally dry forest at Tikal, Guatemala, with some comments on strip censusing. *Journal of Mammalogy*, 58: 688-690.
- Carabias, J. y S. Gámezón. 1985. Fenología de un sahuaro tropical húmeda y en una comunidad derivada. Los Tuxtlas Veracruz. Pp 27-66. En: *Estudios sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. II (Gómez-Pompa, A. y S. del Amo, eds.). Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Xalapa, México. 421 p.

- Ceballos, G. and A. García. 1996. Deciduous forests: unique biodiversity in danger. *Oecolof*, 5: 4-9.
- Ceballos, G. y A. Miranda. 1986. *Los mamíferos de Chamele, Jalisco, Manual de campo*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 436 p.
- Ceballos, G. and D. Navarro. 1991. Diversity and Conservation of Mexican Mammals. Pp 167-198. En: *Latin America Mammalogy, history, biodiversity and conservation* (Mares, M. and D. Schmidt, eds.), Oklahoma University Press, Norman, Oklahoma, USA. 468 p.
- Ceballos, G. y P. Rodríguez. 1993. Diversidad y conservación de los mamíferos de México: II. Patrones de endemismo. Pp 87-108. En: *Avances en el estudio de los mamíferos de México* (Medellín, R. y G. Ceballos, eds.), Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C. Publicaciones Especiales, 1: 1-464.
- Cervantes, F., A. Castro-Campillo y J. Ramírez-Pulido. 1994. Mamíferos terrestres nativos de México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica*, 65(1): 177-190.
- Chable, J. 1995. *Estudio de los roedores silvestres como posibles reservorios de Leishmaniasis cutánea localizada (LCL) en un área endémica de la enfermedad en el estado de Campeche, México*. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma de Yucatán. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, México. 50 p.
- Chable, J., N. Van Wynsberghe, S. Cantó-Lara and F. Andrade. 1995. Isolation of *Leishmania (L.) mexicana* from wild rodents and their possible role in the transmission of localized cutaneous leishmaniasis in the State of Campeche, Mexico. *American Journal of Tropical Medicine Hygiene*, 53(2): 141-145.
- Chávez, C. y R. Gallardo. 1993. Demografía y reproducción de *Neotomodon alstoni* en la Sierra del Ajusco, México. Pp 317-332. En: *Avances en el estudio de los mamíferos de México* (Medellín, R. y G. Ceballos, eds.), Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C. Publicaciones Especiales, 1: 1-464.
- Choate, J. 1970. Systematics and zoogeography of Middle American shrews of the genus *Cryptotis*. *University of Kansas, Publ., Museum of Natural History*, 19: 195-317.
- CITES. 1992. *Control list/Liste de controle*. The Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora. Number 10, effective/en vigueur 19 november/novembre. Quebec, Canada.
- Clements, F. 1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. *Carnegie Inst. Washington Pub.*, 242: 1-512.
- Coates, R. y A. Estrada. 1986. *Manual de identificación de Campo de los Mamíferos de la Estación de Biología "Los Tuxtlás"*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 151 p.
- Cody, M. and J. Diamond. (eds.). 1975. *Ecology and evolution of communities* The Belknap Press of Harvard University, Cambridge, Mass. USA. 545p.
- Cody, M. 1975. Towards a theory of continental species diversities. Pp 214-257. En: *Ecology and evolution of communities* (Cody, M. and J. Diamond, eds.), The Belknap Press of Harvard University, Cambridge, Mass. USA. 545p.
- Cody, M. 1993. Bird diversity components within and between habitats in Australia. Pp 147-159. En: *Species diversity in ecological communities, historical and geographical perspectives* (Ricklefs, R. and D. Schlüter, eds.). The University of Chicago Press, Chicago, USA. 414 p.
- Colmenero, L. 1992. Murciélagos como indicadores de perturbación en la Reserva de la Biosfera Sian Ka'an. *Amigos Sian Ka'an*, 11: 3-4.
- Collins, S. and S. Barber. 1985. Effects of disturbance on diversity in mixed-grass prairie. *Vegetatio*, 64: 87-94.
- Colwell, R. and J. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Phil. Trans. R. Soc. London*, 345: 101-118.
- Connell, J. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199: 1302-1310.
- Connell, J. and W. Sousa. 1983. On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. *The American Naturalist*, 121: 789-824.
- Conner, M., R. Labisky and D. Progulsky, Jr. 1983. Scent station indices as measures of population abundance for bobcats, raccoons, gray foxes, and opossums. *Wildlife Society Bulletin*, 1(2): 146-152.
- Crawley, M. 1993. *Methods in ecology: Glim for ecologists*. Blackwell Scientific Publications, London, England. 379 p.
- Cuarón, A., I. March and M. Rockstroh. 1989. A second armadillo (*Cabassous centralis*) for the faunas of Guatemala and Mexico. *Journal of Mammalogy*, 70: 870-871.
- Cutler, A. 1991. Nested faunas and extinction in fragmented habitats. *Conservation Biology*, 5(4): 496-505.
- Daniel, W. 1980. *Bioestadística, base para el análisis de las ciencias de la salud*. LIMUSA, México. 485 p.
- Daniel, W. and D. Frels. 1971. A track-count method for censusing white-tailed deer. *Texas Parks and Wildlife Department*, 7: 1-18.
- DeAngelis, D. and J. Waterhouse. 1987. Equilibrium and nonequilibrium concepts in ecological models. *Ecological Monographs*, 57(1): 1-21.
- Deiflin, H., V. Parra y C. Echazarreta. (eds.). 1995. *Conocimiento y manejo de las selvas de la Península de Yucatán*. Universidad Autónoma de Yucatán, México. 240 p.
- Diario Oficial de la Federación. 1994. *Norma Oficial Mexicana, que determina las especies y subespecies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas, en peligro de extinción, amenazadas, raras y las sujetas a protección especial, y que establece especificaciones para su protección*. México. 60 p.
- Diefenbach, D., M. Conroy, R. Warren, W. James, L. Baker and T. Hon. 1994. A test of the scent-station survey technique for bobcats. *Journal of Wildlife Management*, 58(1): 10-17.
- Dinerstein, E. 1986. Reproductive ecology of fruit bats and the seasonality of fruit production in a Costa Rican cloud forest. *Biotropica*, 18: 307-318.
- Dobson, S. and J. Yu. 1991. Rarity in neotropical forest mammals revisited. *Conservation Biology*, 7(3): 586-591.
- Dowler, R. and M. Engstrom. 1988. Distributional records of mammals from the Southwestern Yucatan Peninsula of Mexico. *Annals of Carnegie Museum*, 57(7): 159-166.
- Dubost, G. 1987. Une analyse écologique de deux faunes de mammifères forestiers tropicaux. *Mammalia*, 51 (3): 415-436.
- Duch, J. 1988. *La conformación territorial del Estado de Yucatán, México*. Universidad Autónoma de Chapingo, Texcoco, México. 427p.
- Duch, J. 1991. *Fisiografía del Estado de Yucatán: Su relación con la agricultura*. Universidad Autónoma de Chapingo. Centro Regional de la Península de Yucatán, México. 229 p.
- Dunson, W. and J. Travis. 1991. Role of abiotic factors in community organization. *The American Naturalist*, 138(5): 1067-1091.
- Durán, R. 1987a. Descripción y análisis de la estructura y composición de la vegetación de los peñones del noroeste de Campeche, México. *Biótica*, 12(3): 181-198.

- Durán, R. 1987b. Lista florística de la región de los petenes de Campeche. *Biótica*, 12(3): 199-208.
- Durán, R. y M. Franco. 1992. Estudio demográfico de *Pseudophoenix sargenti*. *Boletín de l'Institut français d'Etudes Andines*, 21(2): 609-621.
- Eisenberg, J. M., O'Connell and P. August. 1986. Density, productivity, and distribution of mammals in two Venezuelan habitats. 187-207.
- Eisenberg, J. and R. Thorington. 1973. A preliminary analysis of a neotropical mammal fauna. *Biotropicalica*, 5(3): 150-161.
- Emien, J. 1971. Population densities of bird, derived from transect counts. *Auk*, 88: 323-342.
- Emmons, L. 1987. Comparative feeding ecology of felids in a neotropical rainforest. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 20: 271-283.
- Emmons, L. 1990. *Neotropical rain forest mammals, a field guide*. The University of Chicago Press, Chicago, USA. 281 p.
- Espejel, I. 1984. La vegetación de las dunas costeras de la Península de Yucatán. I. Análisis florístico del estado de Yucatán. *Biótica*, 9(2): 183-201.
- Espejel, I. 1986. La vegetación de las dunas costeras de la Península de Yucatán. II. Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an, Quintana Roo, México. *Biótica*, 11(1): 7-24.
- Espejel, I. 1987. A phytogeographical analysis of coastal vegetation in the Yucatan Peninsula. *Journal of Biogeography*, 14: 449-519.
- Espejel, I. 1992. Coastal sand dune communities and soil relationships in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Coastal plant communities of Latin America*, Pp 323-335.
- Espinosa-Pérez, H., M. Gaspar-Dillanes y P. Fuestes-Mata. 1993. *Los peces dulceacuícolas mexicanos*. Listados faunísticos de México III, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 98 p.
- Ezcurra, E. 1990. ¿Por qué hay tantas especies raras? La riqueza y rareza biológicas en las comunidades naturales. *Ciencias*, 4:82-88.
- Ezcurra, E. 1992. *Programa Orden, versión 2.0*. Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Fa, J. and L. Morales. 1991. Mammals and protected areas in the Trans-Mexican Neovolcanic Belt. Pp 199-226. En: *Latin America, Mammalogy, history, biodiversity and conservation* (Mares, M. and D. Schmidy, eds.). Oklahoma University Press, Norman, Oklahoma, USA. 468 p.
- Fa, J. and L. Morales. 1993. Patterns of mammalian diversity in Mexico. Pp 319-359. En: *Biological Diversity of Mexico: Origins and distribution* (Ramamoorthy, T., R. Bye, A. Lot and J. Fa, eds.), Ed. Oxford, USA.
- Fa, J. and V. Sánchez-Cordero. 1993. Effect of fire on a Mexican high-altitude grassland small community. *Journal of Zoology*, 230: 343-347.
- Faaborg, J. and J. Terborgh. 1980. Patterns of migration in the West Indies. Pp 157-163. En: *Migrant birds in the neotropics: Ecology, behavior and conservation* (Keast, A. and E. Morton, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D. C. USA.
- Favila, M. y G. Hafliger. 1997. La utilización de grupos parámetro para medir la biodiversidad en relación a la estructura y función de los ecosistemas. *Acta Zoológica Mexicana, nueva serie*, 70: 1-12.
- Fenton, M. 1982. Echolocation, insect hearing, and feeding ecology of insectivorous bats. Pp 261-285. En: *Ecology of bats* (Kunz, T., ed.). Plenum Press, New York, USA. 425 p.
- Ferrusquia, I. 1978. Distribution of cenozoic vertebrate faunas in Middle America and problems of migration between North and South America. Pp 193-329. En: *Conexiones terrestres entre Norte y Sudamérica* (Ferrusquia, I., ed.). Boletín del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 101 p.
- Findley, J. 1993. *Bats: a community perspective*. Cambridge, University Press, USA. 167 p.
- Fleming, T. 1973. Numbers of mammals species in North and Central America forest communities. *Ecology*, 54: 555-563.
- Fleming, T. 1988. *The short-tailed fruit bat: a study in plant-animal interactions*. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Fleming, T. 1991. The relationship between body size, diet, and habitat use in frugivorous bats, genus *Carollia* (Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy*, 72: 493-501.
- Fleming, T. 1993. Plant-visiting bats. *American Scientist*, 81: 460-467.
- Fleming, T. and E. Herthaus. 1981. Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forests. *Biotropicalica*, 13: 45-53.
- Fleming, T., E. Hooper and D. Wilson. 1972. Three Central American bat communities: structure, reproductive cycles and movement patterns. *Ecology*, 53: 555-569.
- Flores, S. 1984. Dinámica de emersión del suelo y sucesión de la vegetación en el arrecife alacranes del canal de Yucatán. *Biótica*, 6(1): 41-63.
- Flores, S. 1992. Vegetación de las islas de la Península de Yucatán. *Etnoflora Yucatanense, Fascículo 4*: 1-71.
- Flores, S. e I. Espejel. 1994. Tipos de Vegetación de la Península de Yucatán. *Etnoflora Yucatanense, Fascículo 3*: 1-135.
- Flores-Villela, O. y P. Geréz. 1994. *Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso del suelo*. Comisión nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 439 p.
- Foster, R. 1982. Famine on Barro Colorado Island. Pp 201-201. En: *The ecology of a tropical forest: Seasonal rhythms and long-term changes* (Leigh, E. Jr., A. Rand and D. Windsor, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. USA. 454p.
- Frankie, G., H. Baker and O. Opler. 1974. Comparative phenological studies of trees in neotropical wet and dry forest in the Iwands of Costa Rica. *Journal of Ecology*, 62: 881-919.
- Fritzell, E. and K. Haroldson. 1982. *Urocyon cinereoargenteus*. *Mammalian Species*, 189: 1-8.
- Galina, P., A. González-Romero, G. Arnaud, S. Gallina y S. Ticul. 1988. Mastofauna. Pp 209-228. En: *La Sierra de la Laguna de Baja California Sur* (Arriga, L. y A. Ortega, eds.). Centro de Investigaciones Biológicas de Baja California Sur A.C., México. 237 p.
- Gallina, S., S. Mandujano y A. González-Romero. 1992. Importancia de los cafetales mixtos para la conservación de la biodiversidad de mamíferos. *Boletín de la Sociedad Veracruzana de Zoología*, 2(2): 11-17.
- Gallina, S., S. Mandujano y A. González-Romero. 1996. Conservation of mammalian biodiversity in coffee plantations of Central Veracruz, Mexico. *Agroforestry Systems*, 33: 13-27.
- García, E. 1988. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Segunda edición. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 246 p.
- García, J. 1997. *Distribución altitudinal de los murciélagos de la Sierra Mixteca "Ara" en el Estado de Oaxaca, México*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, México. 47 p.
- García, A. and C. Ceballos. 1996. *Chemia-Cuamaia*: México's first deciduous forest reserve. *Oecologia*, 5: 10-15.
- Gardner, A. 1973. The systematics of the genus *Didelphis* (Marsupialia: Didelphidae) in North and Middle America. *Special Publication of the Museum, Texas Tech University*, 4: 1-81.

- Gardner, A. 1977. Food habits. Pp 293-350. En: *Biology of bats of the New World Family Phyllostomidae. Part II* (Baker, R., J. Jones, Jr. and D. Carter, eds.). Special Publications, The Museum Texas Tech University, 13: 1-364.
- Gardner, A. 1982. Virginia opossum (*Didelphis virginiana*). Pp 3-36. En: *Wild mammals of North America* (Chapman, J. and G. Feldhamer, eds.). The John's Hopkins University Press. Baltimore, USA.
- Gardner, A. 1983. *Didelphis marsupialis*. Pp 468-469. En: *Costa Rican Natural History* (Janzen, D., ed.). Chicago University Press. Chicago, USA.
- Genoways, H. and K. Jones, Jr. 1975. Annotated checklist of mammals of the Yucatan Peninsula, Mexico. IV. Carnivora, Sirenia, Perisodactyla, Artiodactyla. *Occasional Papers The Museum, Texas Tech University*, 26: 1-22.
- Gilbert, F. 1980. The equilibrium theory of island biogeography: fact of fiction?. *Journal of Biogeography*, 7: 209-235.
- Glanz, W. 1982. The terrestrial mammal fauna of Barro Colorado Island: censuses and long term changes. Pp 455-468. En: *The ecology and tropical forest* (Leigh, E., A. Rand and D. Windsor, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. USA.
- Gleason, H. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 53: 7-26.
- Gobierno del Estado de Yucatán. 1988. *Plan de manejo de la Reserva de Dzilam, Yucatán*. Gobierno del Estado. México. 76 p.
- Goldingay, R., S. Carthew and R. Wheilan. 1991. The importance for non-flying mammals in pollination. *Oikos*, 61: 79-87.
- Gompper, M. 1995. *Nasua narica*. *Mammalian Species*, 487: 1-10.
- González-Christen, A., S. Gaona y J. Díaz. 1996. Mamíferos nativos terrestres del oriente de la Sierra de Santa Martha, Veracruz. Pp 24-25. En: *Memorias del Tercer Congreso Nacional de Mastozoología*. Universidad Autónoma del Estado de México de Morelos-Asociación Mexica de Mastozoología, A. C. México, 80 p.
- González-Romero, A. 1980. *Rodedores plaga en las zonas agrícolas del Distrito Federal*. Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, México. 83 p.
- Goodwin, G. and A. Greenhall. 1961. A review of the bats of Trinidad and Tobago. *Bulletin American the Museum of Natural History*, 122:195-302.
- Graham, G. 1983. Changes in bat species diversity along an elevational gradient up the Peruvian Andes. *Journal of Mammalogy*, 64: 559-571.
- Graham, G. 1990. Bats vs birds: comparisons among Peruvian vertebrate faunas along an elevational gradient. *Journal of Biogeography*, 17: 657-668.
- Granados, D. 1994. *Ecología y dispersión de las plantas*. Universidad Autónoma de Chapingo. México. 115 p.
- Granados, D. y R. Tapia. 1990. Comunidades Vegetales. *Colección Cuadernos Universitarios. Serie de Agronomía*, 19: 1-235.
- Greenhall, A. and U. Schmidt. 1983. *Desmodus rotundus*. *Mammalian Species*, 202: 1-6.
- Guevara, S. y J. Laborde. 1992. *Uso de aves aisladas para el manejo de pastizales tropicales: su contribución al mantenimiento de la diversidad de especies de la selva*. Atelier sur l'aménagement et la conservation de l'écosystème forestier tropical humide. MAB/UNESCO-MAB/France, IUFRO-FAO.
- Guevara, S. and J. Laborde. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. *Vegetatio*, 107(108): 319-338.
- Guevara, S., J. Laborde, D. Liesenfeld y O. Barrera. 1997. Ptereros y ganadería. Pp 43-58. En: *Historia natural de los Tuxtlas, Veracruz* (González, E., R. Dirzo y R. Vogt, eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México. 647 p.
- Guevara, S., J. Meave, P. Moreno-Casasola and J. Laborde. 1992. Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in neotropical pastures. *Journal of Vegetation Science*, 3: 655-664.
- Halffter, G. (ed.). En prensa. *Conservación de la biodiversidad: un reto de fin de siglo*. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, México.
- Halffter, G. (ed.). 1992. *La diversidad biológica de Iberoamérica I*. Acta Zoológica Mexicana. Volumen especial: 1-389.
- Halffter, G. y E. Ezcurra. 1992. ¿Que es la Biodiversidad?. Pp 3-24. En: *La diversidad biológica de Iberoamérica I* (Halffter, G., ed.). Acta Zoológica Mexicana, Volumen especial: 1-389.
- Halffter, G. y M. Favila. En prensa. Como medir la biodiversidad. En: *Desarrollo y medio ambiente: políticas de conservación y uso de la biodiversidad en Veracruz* (Sosa, V., H. Rodríguez y E. Portilla, eds.). Instituto de Ecología. Veracruz, México.
- Halffter, G. y M. Favila. 1993. The scarabaeinae (insecta: Coleoptera), an animal group for analyzing, inventorying and monitoring biotropical forests and modified landscapes. *Biology International*, 27: 15-23.
- Halffter, G., M. Favila and V. Halffter. 1992. Comparative studies on the structure of scarab guild in tropical rain forest. *Folia Entomológica Mexicana*, 84: 131-156.
- Hall, F. 1977. Cenotes and aguadas. Pp 67-80. En: *Enciclopedia Yucatanense*. Segunda Edición. Gobierno del estado de Yucatán. Tomo I. México.
- Hall, R. 1981. *The mammals of North America*. John Wiley and Sons. New York, USA.
- Halpern, C. 1988. Early successional pathways and the resistance and resilience of forest communities. *Ecology*, 69(6): 1703-1715.
- Hammond, P. 1995. Practical approaches to the estimation of the extend of biodiversity in speciose groups. Pp 119-136. En: *Biodiversity: Measurement and estimation* (Hawksworth, D., ed.). Chapman and Hall. USA.
- Handley, C. Jr., D. Wilson and A. Gardner. (eds.). 1991. *Demography and natural history of the common fruit bat*. *Artibeus jamaicensis*, on Barro Colorado Island, Panama. Smithsonian. Contrib. Zool., 511: 1-173.
- Harris, L. 1984. *The fragmented forest. Island biogeography theory and the preservation of biotic diversity*. The University of Chicago, Press. USA. 211 p.
- Harris, L. and C. Maser. 1984. Animal community characteristics. Pp 44-68. En: *The fragmented forest, island biogeography theory and the preservation of biotic diversity* (Harris, L., ed.). The University of Chicago, Press. USA. 211 p.
- Harvey P., M. Pagel and J. Rees. 1991. Mammalian metabolism and life histories. *The American Naturalist*, 137(4): 556-566.
- He, F. and P. Legendre. 1996. On species-area relations. *The American Naturalist*, 148(4): 719-737.
- Heaney, L., P. Heidemann, E. Rickart, R. Utzurum and J. Klompen. 1989. Elevational zonation of mammals in the Central Philippines. *Journal of Tropical Ecology*, 5: 259-280.
- Heithaus, E. 1982. Coevolution between bats and plants. Pp 327-367. En: *Ecology of bats* (Kunz, T., ed.). Plenum Press, New York. USA. 425 p.
- Heithaus, E. and T. Fleming. 1978. Foraging movements of a frugivorous bats, *Carollia perspicillata* (Phyllostomidae). *Ecology*, 48: 127-143.

## Sosa-Escalante (1997)

- Heithaus, E., T. Fleming and P. Opler. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology*, 56: 841-854.
- Heiler, K. and M. Violette. 1995. Community structure and evolution of insectivorous bats in the Palaetropics and Neotropics. *Journal of Tropical Ecology*, 11: 429-442.
- Herd, R. 1983. *Pteronotus pameili*. *Mammalian Species*, 209: 1-5.
- Hernández, M. y J. Díaz. 1974. Estudio de la fauna silvestre en el área de Chunchumil, Yuc. *Bosques y Fauna*, 11(2): 35-45.
- Hernández-Camacho, J., T. Walschburger, R. Ortiz-Quijano y A. Hurtado. 1992. Origen y distribución de la biota suramericana y colombiana. Pp 55-104. En: *La diversidad biológica de Iberoamérica I* (Hailfiter, G., ed.). Acta Zoológica Mexicana, Volumen especial: 1-389.
- Hernández, S., V. Sánchez-Cordero, J. Sosa-Escalante y A. Segovia. 1996. *Lista anotada de los mamíferos terrestres de la reserva de Dzilám, Yucatán, México*. VIII. Listados Faunísticos de México. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 39 p.
- Herrera-Castro, N., A. Gómez-Pompa, L. Cruz-Kunt y S. Flores. 1993. Los huertos familiares mayas en X-uilub, Yucatán, México. *Biótica, nueva serie*, 1: 19-36.
- Hespenheide, H. 1994. An overview of faunal studies. Pp 238-243. En: *La Selva, ecology and natural history of a neotropical rain forest* (McDade, L., K. Bawa, H. Hespenheide and G. Hartshorn, eds.). The University of Chicago Press. USA, 486 p.
- Heywood, V. 1994. The measurement of biodiversity and the politics of implementation. Pp 15-22. En: *Systematics and conservation evaluation* (Forey, P., C. Humphries and R. Vane-Wright, eds.). Clarendon Press, Oxford. Systematics Association Special, Vol. 50.
- Hobbs, R. and L. Huenneke. 1992. Disturbance, diversity, and invasion: Implications for conservation. *Conservation Biology*, 6(3): 324-337.
- Hollander, M. and D. Wolfe. 1973. *Nonparametric statistical methods*. John Wiley & Sons. USA. 367 p.
- Hood, C. and K. Jones, Jr. 1984. *Noctilio leporinus*. *Mammalian Species*, 216: 1-7.
- Hoogsteijn, R. and E. Mondolfi. 1996. Body mass and skull measurements in four jaguar populations and observations on their prey base. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History*, 39(6): 195-219.
- Hom, L. 1966. Measurement of "overlap" in comparative ecological studies. *The American Naturalist*, 100: 419-424.
- Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist*, 113: 81-101.
- Hutchinson, K. 1970. A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *Journal of Theoretical Biology*, 29: 151-154.
- Hutchinson, G. 1959. Home to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, 93: 145-159.
- INEGI. 1988. *Carta de vegetación y uso del suelo*. Escala 1:1,000,000. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. México.
- Iñiguez, I. 1993. Patrones ecológicos en la comunidad de murciélagos de la Sierra de Manantlán. Pp 355-370. En: *Avances en el estudio de los mamíferos de México* (Medellín, R. y G. Ceballos, eds.). Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C. Publicaciones Especiales, 1: 1-464.
- Iñiguez, I. y E. Santana. 1993. Patrones de distribución y riqueza de especies de los mamíferos del occidente de México. Pp 65-86. En: *Avances en el estudio de los mamíferos de México* (Medellín, R. y G. Ceballos, eds.). Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C. Publicaciones Especiales, 1: 1-464.
- Instituto Nacional de Ecología. 1993. *Programa de manejo de la Reserva Especial de la Biosfera de Ria Lagartos, Yucatán*. Secretaría de Desarrollo Social. México. 141 p.
- James, F. and C. MacCulloch. 1990. Multivariate Analysis in Ecology and Systematics: Panacea or Pandora's Box?. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 21: 129-166.
- Jones, K. Jr. 1966. Bats from Guatemala. *University of Kansas Publications, Museum of Natural History*, 16(5): 439-472.
- Jones, K. Jr., H. Genoways and T. Lawlor. 1974a. Annotated checklist of mammals of the Yucatan Peninsula, Mexico. II. Rodentia. *Occasional Papers Museum, Texas Tech University*, 22: 1-24.
- Jones, K. Jr., H. Genoways and J. Smith. 1974b. Annotated checklist of mammals of the Yucatan Peninsula, Mexico. III. Marsupialia, Insectivora, Primates, Edentata, Lagomorpha. *Occasional Papers The Museum, Texas Tech University*, 23: 1-12.
- Jones, K. Jr., J. Smith and H. Genoways. 1973. Annotated checklist of mammals of the Yucatan Peninsula, Mexico. I. Chiroptera. *Occasional Papers The Museum, Texas Tech University*, 13: 1-31.
- Juárez, J., T. Jiménez and D. Navarro. 1988. Additional records of *Bauerus dubiaquercus* (Chiroptera, Vespertilionidae) in Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 33(3): 385.
- Kachigan, S. 1986. *Statistical Analysis*. New York, USA.
- Kaufman, D. 1995. Diversity of New World mammals: Universality of the latitudinal gradients of species and bauplans. *Journal of Mammalogy*, 76(2): 322-334.
- Kaufmann, J. 1983. *Nasua narica* (Pizote, Coatí). Pp 478-480. En: *Costa Rican Natural History* (Janzen, D., ed.). Chicago University Press. Chicago, USA.
- Kinlaw, A. 1995. *Spilogale putorius*. *Mammalian Species*, 511: 1-7.
- Kohlman, A. 1994. Algunos aspectos de la taxonomía numérica y sus usos en México. Pp 95-116. En: *Taxonomía Biológica* (Llorente, J. e I. Luna, eds.). Ediciones Científicas Universitarias. Serie Texto Científico Universitario. 626 p.
- Kolosa, J. and D. Strayer. 1988. Patterns of the abundance of species: a comparison of two hierarchical models. *Oikos*, 53(2): 235-241.
- Koopman, K. 1978. Zoogeography of peruvian bats with special emphasis on the role of the Andes. *American Museum Novitates*, 265(1): 1-33.
- Krebs, J. 1985. *Ecología: estudio de la distribución y la abundancia*. Segunda edición. Harla, México. 753 p.
- Krebs, J. 1989. *Ecological Methodology*. Harper Collins Publishers, New York, USA. 654 p.
- Kremen, C. 1992. Assessing the indicator properties of species assemblages for natural areas monitoring. *Ecological Applications*, 2(2): 203-217.
- Kremen, C., R. Colwell, T. Erwin, D. Murphy, R. Noss and M. Saujayan. 1993. Terrestrial arthropod assemblages: their use in conservation planning. *Conservation Biology*, 7(4): 796-808.

- Krutczk, P. and E. Crichton. 1985. Observations on the reproductive cycle of female *Molossus fortis* (Chiroptera: Molossidae) in Puerto Rico. *Journal of Zoology*, 203: 137-150.
- LaVal, R. and H. Fitch. 1977. Structure, movements and reproduction in three Costa Rican bat communities. *Occasional Papers, Museum of Natural History of the University of Kansas*, 69: 1-28.
- Lawlor, T. 1983. The mammals. Pp 265-289. En: *Island biogeography in the Sea of Cortéz* (Case, J. and M. Cody, eds.). University of California Press, Berkeley, USA, 508 p.
- Leff, E. 1990. Prefacio: Introducción a una visión global de los problemas ambientales en México. Pp 7-74. En: *Medio ambiente y desarrollo en México* (Leff, E. ed.). Vol. I. Porrúa-Universidad Nacional Autónoma de México, México, 356 p.
- Leigh, E. Jr. 1975. Population, fluctuations, community stability, and environmental variability. Pp 51-73. En: *Ecology and evolution of communities* (Cody, M. and J. Diamond, eds.). The Belknap Press of Harvard University, Cambridge, Mass. USA, 545 p.
- León, L. y E. Romo. 1993. Catálogo de mamíferos (Vertebrata: Mammalia). *Sene Catalogos del Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera"*, 2: 1-68.
- León, L. y E. Romo. 1993. Mastofauna de la Sierra de Taxco, Guerrero. Pp 45-64. En: *Avances en el estudio de los mamíferos de México* (Medellín, R. y G. Ceballos, eds.). Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C. Publicaciones Especiales, 1: 1-464.
- Levey, D., T. Moermond and J. Sloan. 1994. Frugivory: an overview. Pp 282-294. En: *La Selva, ecology and natural history of a neotropical rain forest* (McDade, L., K. Bawa, H. Hespenheide and G. Hartshorn, eds.). The University of Chicago Press. USA, 486 p.
- Lieberman, D., M. Lieberman, R. Peratta and G. Hartshorn. 1996. Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Ecology*, 84: 137-152.
- Linhart, S. and F. Knowlton. 1975. Determining the relative abundance of coyotes by scent station lines. *Wildlife Society Bulletin*, 3: 119-124.
- Litvaitis, J. and J. Shaw. 1980. Coyote movements, habitat use, and food habits in Southwestern Oklahoma. *Journal of Wildlife Management*, 44: 62-68.
- López-González, C. 1991. *Estudio prospectivo de los vertebrados terrestres del corredor turístico Cancun-Tulum, Quintana Roo, México*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. Escuela Nacional de Estudios Profesionales-Itzamal, México, 127 p.
- Lot, A. 1983. La vegetación acuática del sureste de México. *Ciencia y Desarrollo*, 51: 115-117.
- Lubin, J. and S. Anderson. 1979. *Procyon lotor*. *Mammalian Species*, 119: 1-8.
- Lotzin, Y. 1983. *Tamandua mexicana*. Pp 494-496. En: *Costa Rican Natural History* (Janzen, D., ed.). The University of Chicago Press. Chicago, USA.
- Ludwing, J. and J. Reynolds. 1988. *Statistical Ecology: A primer on Methods and Computing*. John Wiley & Sons, Inc. New York, USA, 337p.
- MacArthur, R. 1972. *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Harper and Row. New York, New York, USA.
- MacArthur, R. and E. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press. New Jersey, USA.
- Magurran, A. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press. New Jersey, USA, 179 p.
- Mandujano, S. 1994. Conceptos generales del método de conteo de animales en transectos. *Ciencia*, 45: 203-211.
- March, I. y M. Aranda. 1992. Mamíferos de la Selva Lacandona, Chiapas. Pp 201-220. En: *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su Conservación* (Vásquez, M. y M. Ramos, eds.). Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, A.C. Publicaciones Especiales Ecosfera, 1: 1-436.
- Margalef, R. 1980. *Ecología*. Omega, Barcelona, España, 951 p.
- Marquis, R. and E. Braker. 1994. Plant-herbivore interactions: diversity, specificity, and impact. Pp 261-281. En: *La Selva, ecology and natural history of a neotropical rain forest* (McDade, L., K. Bawa, H. Hespenheide and G. Hartshorn, eds.). The University of Chicago Press. USA, 486 p.
- Martínez-Gallardo, R. 1996. *Remoción postdispersión de semillas y frutos por mamíferos en diferentes grados de perturbación antropogénica de la selva alta perennifolia en la región de los Tuxtlas, Veracruz*. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ciencias, México, 116 p.
- Martínez-Gallardo, R. y Sánchez-Cordero. 1997a. Historia natural de algunas especies de mamíferos terrestres. Pp 592-609. En: *Historia natural de los Tuxtlas, Veracruz* (González, E., R. Dirzo y R. Vogt, eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México, 647 p.
- Martínez-Gallardo, R. y Sánchez-Cordero. 1997b. Lista de mamíferos terrestres. Pp 625-628. En: *Historia natural de los Tuxtlas, Veracruz* (González, E., R. Dirzo y R. Vogt, eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México, 647 p.
- Martínez, M., P. Moreno y S. Castillo. 1993. Biodiversidad costera: playas y dunas. Pp 160-181. En: *Biodiversidad marina y costera de México* (Salazar, S. y N. González, eds.). Comisión nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad, Centro de Investigaciones de Quintana Roo, México, 865 p.
- Mass, M. y A. Martínez. 1990. Los ecosistemas: definición, origen e importancia del concepto. *Ciencias*, 4: 10-20.
- May, R. 1975. Patterns of species abundance and diversity. Pp 81-120. En: *Ecology and evolution of communities* (Cody, M. and J. Diamond, eds.). The Belknap Press of Harvard University, Cambridge, Mass. USA, 545p.
- McBee, K. and R. Baker. 1982. *Dasylops novemcinctus*. *Mammalian Species*, 162: 1-9.
- McCarthy, T. 1988. Distributional records of bats from the Caribbean Lowlands of Belize and adjacent Guatemala and Mexico. Pp 137-162. En: *Studies in neotropical mammalogy essays in honor of Philip Hershkovitz* (Patterson, B. and R. Timm, eds.). Fieldiana Zoology, new series, 39: 1-268.
- McCoy, E. and E. Connor. 1980. Latitudinal gradients in the species diversity of North American mammals. *Evolution*, 34: 193-203.
- McManus, J. 1974. *Didelphis virginiana*. *Mammalian Species*, 40: 1-6.
- Medellín, R. 1993. Estructura y diversidad de una comunidad de murciélagos en el trópico húmedo mexicano. Pp 333-354. En: *Avances en el estudio de los mamíferos de México* (Medellín, R. y G. Ceballos, eds.). Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C. Publicaciones Especiales, 1: 1-464.
- Medellín, R., O. Sánchez y G. Urbano. 1992. Ubicación Zoogeográfica de la Selva Lacandona, Chiapas, México, a través de su Fauna de Quirópteros. Pp 233-251. En: *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su Conservación*

Sosa-Escalante (1997)

- (Vásquez, M. y M. Ramos, eds.). Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, A.C. Publicaciones Especiales Ecosfera, 1: 1-438.
- Medellín, R., G. Urbano, O. Sánchez, G. Tellez y H. Arta. 1986. Notas sobre murciélagos del Este de Chiapas. *The Southwestern Naturalist*, 31: 532-535.
- Montenahill, W., R. Sheaffer y D. Wackerty. 1986. *Estadística matemática con aplicaciones*. Grupo Editorial Iberoamérica, México. 751 p.
- Mooty, J., P. Karns and D. Heisley. 1984. The relationship between white-tailed deer track counts and pellet-group surveys. *Journal of Wildlife Management*, 48: 275-279.
- Moreno-Ortega, C. En prensa. Métodos para la evaluación de la diversidad de especies. En: *Conservación de la biodiversidad: un reto del fin de siglo* (Haiffter, G., ed.). Instituto de Ecología A.C. Xalapa, Veracruz, México.
- Morris, D., Z. Abramsky, B. Fox and M. Willig. 1989. (eds.). Patterns in the structure of mammalian communities. *Special Publications, The Museum Texas Tech University*, 28: 1-266.
- Morrison, D. 1978. Influence of habitat on the foraging distances of the fruit bat *Artibeus jamaicensis*. *Journal of Mammalogy*, 59: 622-624.
- Murray, J. and G. Gardner. 1997. *Leopardus pardalis*. *Mammalian Species*, 548: 1-10.
- Musser, G. 1968. A systematic study of the Mexican and Guatemalan gray squirrel, *Sciurus aureogaster* F. Cuvier (Rodentia: Sciuridae). *Misc. Publ. Mus. Zool., University of Michigan*, 137: 1-112.
- Navarro, D., A. Jiménez y J. Juárez. 1990. Los mamíferos de Quintana Roo. Pp 371-450. En: *Diversidad biológica en la reserva de la biosfera de Sian Ka'an, Quintana Roo, México* (Navarro, D. y G. Robinson, eds.), Centro de Investigaciones de Quintana Roo, México, 471 p.
- Navarro, D. and L. León. 1995. Community structure of bats along an altitudinal gradient in tropical eastern Mexico. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 1: 9-21.
- Navarro, D., J. Rappole and M. Tewes. 1993. Distribution of the endangered ocelot (*Felis pardalis*) in Texas and Northeastern Mexico. Pp 157-169. En: *Avances en el estudio de los mamíferos de México* (Medellín, R. y G. Ceballos, eds.), Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C. Publicaciones Especiales, 1: 1-464.
- Olmsted, I. y R. Durán. 1986. Aspectos ecológicos de la selva baja inundable de la reserva de Sian Ka'an, Quintana Roo, México. *Biótica*, 11(3): 151-179.
- Olmsted, I., R. Durán, J. González-Iturbe, J. Granacca, J. Trejo-Torres, D. Zizumbo, G. Campos y G. Ibarra. 1995. Diagnóstico del conocimiento y manejo de las selvas de la Península de Yucatán. Pp 139-178. En: *Conocimiento y manejo de las selvas de la Península de Yucatán* (Deiflin, H., V. Parra y C. Echazarreta, eds.), Universidad Autónoma de Yucatán, México. 240 p.
- Ortega, J. 1987. Coyote foods habits in Southeastern Arizona. *The Southwestern Naturalist*, 32: 152-155.
- Ortega, L., S. Avendaño, A. Gomez-Pompa y E. Ucan-Ek. 1993. Los solares de Chunchucmil, Yucatán, México. *Biótica, nueva serie*, 1: 37-55.
- Ortiz-Quiliano, R. 1992. Modelos de extinción y fragmentación de habitats. Pp 25-38. En: *La diversidad biológica de Iberoamérica I* (Haiffter, G., ed.). Acta Zoológica Mexicana. Volumen especial: 1-389.
- Owen, R. 1987. Phylogenetic analysis of the bat Subfamily Stenodermatinae (Chiroptera: Phyllostomidae). *Spec. Publ. Mus. Texas Tech University*, 26: 1-65.
- Owen, R. 1988a. Phenetic analysis of the bat Subfamily Stenodermatinae (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy*, 69: 795-810.
- Owen, J. 1988b. On productivity as a predictor of rodent and carnivore diversity. *Ecology*, 69: 1161-1165.
- Owen, J. 1990a. Patterns of mammalian species richness in relation to temperature, productivity, and variance in elevation. *Journal of Mammalogy*, 71: 1-13.
- Owen, J. 1990b. An analysis of the spatial structure of mammalian distribution patterns in Texas. *Ecology*, 71: 1823-1832.
- Pagel, M., P. Harvey and H. Godfray. 1991a. Species-abundance, biomass, and resource-use distributions. *The American Naturalist*, 138(4): 836-850.
- Pagel, M., R. May and A. Collie. 1991b. Ecological aspects of the geographical distribution and diversity of mammalian species. *The American Naturalist*, 137(6): 791-815.
- Patterson, B., P. Meserve and B. Lang. 1989. Distribution and abundance of small mammals along an elevational transect in temperate rainforests of Chile. *Journal of Mammalogy*, 70: 67-78.
- Pearson, D. 1994. Selecting indicator taxa for the quantitative assessment of biodiversity. *Phi. Trans. R. Soc. Lond. B.*, 345: 75-79.
- Pearson, D. 1995. Selecting indicator taxa for the quantitative assessment of biodiversity. Pp 75-79. En: *Biodiversity: measurement and estimation* (Hawkworth, D., ed.), Chapman & Hall, USA.
- Pearson, O. and F. Cassola. 1992. World-wide species richness patterns of tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae): Indicator taxon for biodiversity and conservation studies. *Conservation Biology*, 6(3): 376-391.
- Pearson, O. and P. Ralph 1978. The diversity and abundance of vertebrates along an altitudinal gradient in Peru. *Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado"*, 18: 1-9.
- Peet, R. 1974. The measurement of species diversity. *Ann. Rev. Ecol. Systematics*, 5: 285-307.
- Pérez, E. 1992. *Agouti paca*. *Mammalian Species*, 404: 1-7.
- Pérez-López, J., M. Bñones-Salas y V. Sánchez-Cordero. 1995. Estudio de una comunidad de murciélagos en una selva estacional, en el occidente de México. Pp 177. En: *Memorias del XIII Congreso Nacional de Zoología*. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo-Sociedad Mexicana de Zoología, México, 202 p.
- Peterson, T. y V. Sánchez-Cordero. 1994. Nuevas ideas, nuevas metas y un estudio biológico nacional. *Boletín de la Academia de la Investigación Científica*, 20: 23-28.
- Pianka, E. 1966. Latitudinal Gradients in Species Diversity: A review of concepts. *The American Naturalist*, 100: 33-46.
- Pianka, E. 1982. *Ecología Evolutiva*. Omega, S.A. Barcelona, España. 365 p.
- Pickett, S., J. Kolosa, J. Armesto and S. Collins. 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos*, 54(2): 129-136.
- Pickett, S. and P. White. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York, USA.

- Pizzimenti, J. and R. De Salle. 1981. Factors influencing the distributional abundance of two trophic guilds of Peruvian cricketid rodents. *Biological Linnean Society*, 15: 339-354.
- Poder Ejecutivo Federal. 1996. *Programa de medio ambiente 1995-2000*. Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca. México. 172 p.
- Pozo, C., E. Escobedo, L. Rangel y P. Viveros. 1991. Fauna. Pp 49-78. En: *Estudios ecológicos preliminares de la zona sur de Quintana Roo*. Camarena, T. y S. Salazar-Vallejo, eds.). Centro de Investigación de Quintana Roo, México. 231 p.
- Preston, F. 1962. The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology*, 43:185-215, 410-432.
- Ramamoorthy, T., R. Bye, A. Lot and J. Fa. (eds.). 1993. *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*. Oxford University Press, New York, USA. 812 p.
- Ramírez-Pulido, J., A. Castro-Campillo, J. Arroyo-Cabrales y F. Cervantes. 1996. Lista taxonómica de los mamíferos terrestres de México. *Occasional Papers The Museum Texas Tech University*, 158: 1-62.
- Ramírez-Pulido, J. D. Frid y A. Castro-Campillo. 1994. Análisis multivariado Estatal de los Mamíferos mexicanos con una modificación al algoritmo de Peters. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 45: 61-74.
- Ramírez-Pulido, J., A. Martínez y G. Urbano. 1977. Mamíferos de La Costa Grande de Guerrero, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica*, 1: 243-292.
- Ramírez-Pulido, J. y C. Mudezpecher. 1987. Estado actual y perspectivas del conocimiento de los mamíferos de México. *Ciencia*, 38: 49-67.
- Ramírez-Pulido, J. y A. Phillips. 1971. Primer registro de comadreja (*Mustela*) en Quintana Roo, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica*, 39: 145-148.
- Rabinowitz, D., S. Cairns and T. Dillon. 1986. Seven kinds of rarity. Pp 182-204. En: *Conservation Biology* (Soule, M. ed.). Sinauer, Sunderland, Mass.
- Reddell, J. 1971. A preliminary bibliography of Mexican Cave biology with a checklist of published records. *Assoc. Mexican Cave Stud. Bull.*, 3: 1-184.
- Reddell, J. 1981. A review of the cavernicole fauna of Mexico, Guatemala and Belize. *Publication of Texas Memorial Museum, The University of Texas at Austin, Bull.*, 27: 238-256.
- Reddell, J. (ed). 1982. Further Studies on the Cavernicole Fauna of Mexico and Adjacent Regions. *Publication of Texas Memorial Museum, The University of Texas at Austin, Bull.*, 28:243-265.
- Rhodes, O. Jr., R. Chesser and M. Smith. (eds.). 1996. *Population dynamics in ecological space and time*. The University of Chicago Press. Chicago and London, USA. 388 p.
- Rich, P. and T. Rich. 1983. The central american dispersal route: biotic history and paleogeography. Pp 12-34. En: *Costa Rican Natural History* (Janzen, D. ed.) The University of Chicago Press. Chicago, USA.
- Ricklefs, R. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, 235: 67-71.
- Ricklefs, R. and D. Schlüter. (eds.). 1993. *Species diversity in ecological communities, historical and geographical perspectives*. The University of Chicago Press. Chicago, USA. 414 p.
- Robinette, W., C. Lovelace and D. Jones. 1974. Field tests of strips census methods. *Journal of Wildlife Management*, 38: 81-96.
- Robinson, J. and J. Dickerson. Jr. 1987. Does invasion sequence affect community structure. *Ecology*, 68(3): 587-595.
- Robinson, J. and M. Edgemon. 1988. An experimental evaluation of the effect of invasion history on community structure. *Ecology*, 69(5): 1410-1417.
- Robinson, J. and K. Redford. 1986. Body size, diet, and population density of neotropical forest mammals. *The American Naturalist*, 128: 665-690.
- Rohlf, J. 1972. An empirical comparison of the three ordination techniques in numerical taxonomy. *Systematic Zoology*, 21: 271-280.
- Rohlf, J. 1993. *Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System*. Applied Biostatistics Inc. New York, USA. s/p.
- Romiszewski, H. 1984. *Cluster Analysis for Researchers*. Lifetime Learning Publications. California, USA.
- Rosenzweig, M. 1992. Species diversity gradients: we know more an less than we thought. *Journal of Mammalogy*, 73: 715-730.
- Roth, R. 1976. Spatial heterogeneity and bird species diversity. *Ecology*, 57: 773-782.
- Royal Statistical Society. 1965. *Program: Generalized Linear Models, version 3.77*. London, England.
- Russell, J. 1982. Timing of reproduction by coatis (*Nasua narica*) in relation to fluctuations in food resources. Pp 413-431. En: *Ecology of Tropical Forest* (Leigh, E., eds.). Smithsonian Institution Press. Washington, D.C. USA.
- Rytzel, E. 1985. Towards a definition of ecological disturbance. *Australian Journal of Ecology*, 10: 361-365.
- SAHOP. 1981. *Plano de políticas ecológicas y plano de vegetación y uso del suelo*. Escala 1:4,000,000. 2 cartas. Programa Nacional de Desarrollo Ecológico de los Asentamientos Humanos, México.
- Salazar, S. y N. González. (eds.). 1993. *Biodiversidad marina y costera de México*. Comisión nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad. Centro de Investigaciones de Quintana Roo, México. 865 p.
- Sánchez, O. and G. López. 1988. A theoretical analysis of some indices of similarity as applied to biogeography. *Folia Entomológica Mexicana*, 75: 119-145.
- Sánchez, G., J. Sosa-Escalante y A. Santos. 1995. Análisis de la similitud entre comunidades de quirópteros de selvas neotropicales. Pp 114. En: *Memoarios del XIII Congreso Nacional de Zoología*. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo-Sociedad Mexicana de Zoología. México. 202 p.
- Sánchez, C. y M. Romero. 1995. Murciélagos de Tabasco y Campeche: Una propuesta para su conservación. *Cuadernos del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 24: 1-215.
- Sánchez, O., G. Tellez, R. Medellín and G. Urbano. 1986. New records of mammals from Quintana Roo, México. *Mammalia*, 50(2): 275-278.
- Sánchez-Casas, N. y J. Villalpando-R. 1996. Notas sobre los hábitos alimentarios de la martaucha *Potos flavus* (Procyonidae: Mammalia) en el Sureste de México. *Escuena Nacional de Ciencias Biológicas, IPN, Zoología Informa*, 32: 53-57.
- Sánchez-Cordero, V. 1993a. Estudio poblacional de la rata espinosa (*Heteromys desmarestianus*) en una selva húmeda de Veracruz, México. Pp 301-316. En: *Avances en el estudio de los mamíferos de México* (Medellin, R. y G. Ceballos, eds.). Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C. Publicaciones Especiales, 1: 1-464.
- Sánchez-Cordero, V. 1993b. Biological surveys and conservation in Mexico. *Assoc. Syst. Collect. Newsllett.*, 21: 53-58.

- Sánchez-Cordero, V. In litt. *Small mammal diversity along elevational gradients in Oaxaca, Mexico*. 33 p + figures.
- Sánchez-Cordero, V. y R. Martínez-Gallardo. En prensa. Los mamíferos de las selvas húmedas de México. En: *Las Selvas Húmedas de México* (Guevara, S. y S. Purata, eds.). Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, México.
- Sánchez-Cordero, V., E. Martínez-Meyer y R. Martínez. En prensa. Diversidad y distribución de roedores plaga en agroecosistemas en Veracruz, México. En: *Roedores plaga de México* (Villa, B. y V. Sánchez-Cordero, eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 20 p.
- Sánchez-Cordero, V. y Velasco. 1989. Hábitat y distribución del género *Onyomys* (Rodentia: Cricetidae). *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica*, 59(7): 99-112.
- SARH. 1976. *Uso actual del suelo*. Escala 1:500,000. 3 cartas (Campeche, Yucatán y Quintana Roo). Cartografía sinóptica de la Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos, México.
- SARH. 1977. *Península de Yucatán*. Comisión técnica federal consultiva para la determinación del coeficiente de agostadero. México.
- SARH. 1992. *Inventario nacional forestal de gran visión*. México 1991-1992. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos, Subsecretaría Forestal, México.
- Sarukhán, J. y R. Dirzo. (eds.). 1992. *México ante los retos de la biodiversidad*. Comisión nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad, México. 343 p.
- Saunders, D., R. Hobbs and C. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology*, 5(1): 18-32.
- Schluter, D. and R. Ricklefs. 1993. Species diversity, an introduction to the problem. Pp 1-12. En: *Species diversity in ecological communities, historical and geographical perspectives* (Ricklefs, R. and D. Schluter, eds.). The University of Chicago Press. Chicago, USA. 414 p.
- Schoneveld-Cox, C., R. Azari and S. Blume. 1991. Scale, variable density, and conservation planning for mammalian carnivores. *Conservation Biology*, 5(4): 491-495.
- Seastedt, T. and A. Knapp. 1993. Consequences of nonequilibrium resource availability across multiple time scales: The transient maxima hypothesis. *The American Naturalist*, 141(4): 621-633.
- Segovia, A. 1985. *Los murciélagos de la reserva de Dzilam, Yucatán, México*. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Yucatán. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, México. 86 p.
- Servín, J. y C. Husley. 1993. Biología del coyote (*Canis latrans*) en la Reserva de "La Michililá", Durango. Pp 198-204. En: *Avances en el estudio de los mamíferos de México* (Medellín, R. y G. Ceballos, eds.). Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C. Publicaciones Especiales, 1: 1-464.
- Seymour, K. 1989. *Panthera onca*. *Mammalian Species*, 340: 1-9.
- Silva-López, G., J. Benítez-Rodríguez y J. Jiménez. 1993. Uso del hábitat por monos araña (*Ateles geoffroyi*) y aullador (*Alouatta palliata*) en áreas perturbadas. Pp 437-453. En: *Avances en el estudio de los mamíferos de México* (Medellín, R. y G. Ceballos, eds.). Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C. Publicaciones Especiales, 1: 1-464.
- Silva-Toboada, J. 1983. *Los Murciélagos de Cuba*. Científico Técnico. Academia de Ciencias de Cuba. La Habana, Cuba. 423 p.
- Simberloff, D. 1992. A succession paradigm in ecology: Essentialisms to materialisms and probabilism. Pp 63-69. En: *Conceptual issues in ecology* (Saarinen, E. ed.). Reidel Publishing Co., Holland.
- Simpson, G. 1964. Species density of North American recent mammals. *Systematic Zoology*, 13: 57-73.
- Smith, J. 1976. Chiropteran evolution. Pp 49-69. En: *Biology of bats of the New World Family Phyllostomidae, Part I* (Baker, R., J. Jones, Jr. and D. Carter, eds.). Special Publications, The Museum Texas Tech University, 10: 1-218.
- Smith, W. 1991. *Odocoileus virginianus*. *Mammalian Species*, 388: 1-13.
- Sneath, P. and R. Sokal. 1973. *Numerical taxonomy*. W.H. Freeman, San Francisco, USA. 573 p.
- Soberón, J. 1990. *Ecología de poblaciones*. Fondo de Cultura Económica. Serie Ciencia No. 82. México.
- Soberón, J. and J. Llorente. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*, 7(3): 481-489.
- Soberón, J., J. Benítez. 1996. An international view of national biological surveys. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 83: 562-573.
- Sokal, R. and F. Rohlf. 1981. *Biometry*. Second Edition. Freeman & Co. California, USA. 859 p.
- Sokal, R. and P. Sneath. 1963. *Principles of numerical taxonomy*. Freeman, San Francisco, USA. 359 p.
- Sosa, V., H. Rodríguez y E. Portilla (eds.). En prensa. *Desarrollo y conservación: políticas de conservación y uso de la biodiversidad en Veracruz*. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, México.
- Sosa-Escalante, J. In litt. *Análisis sobre el conocimiento actual de los mamíferos terrestres de la Península de Yucatán, México: prioridades de investigación*.
- Sosa-Escalante, J. 1994. *Mamíferos silvestres de la Reserva de Dzilam, Yucatán, México*. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Yucatán. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, México. 165 p.
- Sosa-Escalante, J. 1996. Áreas naturales protegidas de Yucatán: problemática y perspectiva. *Especies. Revista sobre Conservación y Biodiversidad*, 5(5): 1-9.
- Sosa-Escalante, J. y S. Hernández. In litt. *Mastozoología de la Península de Yucatán: bibliografía anotada*.
- Sosa-Escalante, J. y S. Hernández. 1995. Mamíferos terrestres nativos de la Península de Yucatán: riqueza de especies, endemismos y extinción. Pp 119. En: *Memorias del XIII Congreso Nacional de Zoología*. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo-Sociedad Mexicana de Zoología. México. 202 p.
- Sosa-Escalante, J., S. Hernández, A. Segovia and V. Sánchez-Cordero. En prensa. A first record of the coyote, *Canis latrans* (Carnivora: Canidae), in the Yucatan Peninsula, Mexico. *The Southwestern Naturalist*.
- Sosa-Escalante, J., A. Segovia y S. Hernández. En prensa. B. Presencia de *Chiroderma villosum* (Chiroderma: Phyllostomidae) en el estado de Yucatán, México, con comentarios sobre su reproducción, distribución y abundancia. *Vida Silvestre Neotropical*.
- Soulé, M. and K. Khom. 1989. *Research promises for conservation biology*. Island press, Washington, D.C. USA. 97 p.
- Sousa, W. 1984. The role of disturbance in plant community. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15: 353-391.
- Sowls, L. 1984. *The peccaries*. The University of Arizona Press. Tucson, USA. 251 p.
- Stamou, G., M. Asikidia, M. Argyropoulou and S. Sgardelis. 1993. Ecological time versus standard clock time: the asymmetry of phenologies and the life history strategies of some soil arthropods from Mediterranean ecosystems. *Oikos*, 66: 27-35.

- Stebbins, G. and J. Major. 1965. Endemism and speciation of the California flora. *Ecological Monographs*, 35: 1-35.
- Stevens, G. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of rapoport's latitudinal rule to altitude. *The American Naturalist*, 140(6): 893-911.
- Sutherland, W. 1996. Mammals. Pp 260-280. En: *Ecological census techniques a handbook* (Sutherland, W., ed.). Cambridge University Press, Great Britain. 336 p.
- Terborgh, J. 1977. Bird species diversity on an Andean elevational gradient. *Ecology*, 58: 1007-1019.
- Terborgh, J. 1986. Community aspects of frugivory in tropical forest. Pp 371-384. En: *Frugivores and seed dispersal* (Estrada, A. and T. Fleming, eds.). W. Junk Publishers, Amsterdam, Holanda.
- Terborgh, J. and B. Winter. 1980. Some causes of extinction. *Conservation biology. An evolutionary-ecological perspective*. Sunderland, Massachusetts, USA.
- Thorington, R. 1972. Censusing wild populations of South American monkeys. *Pan American Health Organization, World Health Organization Scientific Publications*, 235: 26-32.
- Tilman, D. 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, New Jersey, USA.
- Timm, R. 1994. The mammal fauna. Pp 229-237. En: *La Selva, ecology and natural history of a neotropical rain forest* (McDade, L., K. Bawa, H. Hespenheide and G. Hattarom, eds.). The University of Chicago Press, USA. 486 p.
- Toledo, V., J. Carabias, C. Toledo y A. González. 1992. Los impactos ecológicos de la producción agropecuaria y forestal. Pp 87-115. En: *La producción rural en México: alternativas ecológicas*. Fundación Universo Veintiuno, México.
- Toledo, V., J. Carabias, C. Mapeo y C. Toledo. 1993. *Ecología y autosuficiencia alimentaria*. Cuarta edición. Siglo XXI, 118 p.
- Travaini, A., R. Laffitte and M. Delibes. 1996. Determining the relative abundance of European red foxes by scent-station methodology. *Wildlife Society Bulletin*, 24(3): 500-504.
- Trejo-Torres, J. 1993. *Vegetación, suelo e hidrográfica de dos petenes de la Reserva de Dzilám, Yucatán*. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Yucatán. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. México. 137 p.
- Trejo-Torres, J., R. Olmedo. 1993. Manglares de la Península de Yucatán. Pp 680-672. En: *Biodiversidad marina y costera de México* (Salazar, S. y N. González, eds.). Comisión nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad, Centro de investigaciones de Quintana Roo. México. 865 p.
- Tumilson, R. 1983. An annotated key to the dorsal guard hairs of arkansas game mammals and furbearers. *The Southwestern Naturalist*, 28(3): 315-323.
- Tun, J. 1993. *Unidades fitosociológicas de la Reserva Estatal de Dzilám, Yucatán*. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Yucatán. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. México. 73 p.
- Tuttle, M. 1970. Distribution and zoogeography of Peruvian bats, with comments on natural history. *University of Kansas Sciences Bulletin*, 49: 45-96.
- Tyndale, B. and R. Mackenzie. 1978. Reproduction in *Didelphis marsupialis* and *D. albiventris* in Colombia. *Journal of Mammalogy*, 57: 249-265.
- UCBER. 1989. *Program: Statistical Graphics System, version 4.0*. Education Institution Edition, USA.
- Underwood, A. 1986. What is a community? Pp 351-367. En: *Patterns and process in the history of life* (Raup, D. and D. Jablonsky, eds.). Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Valenzuela, D. y G. Ceballos. 1996. Relación entre la estacionalidad y las áreas de actividad del coati (*Nasua narica*) en la reserva de la biosfera de Chamele-Cukulmalá, Jalisco. Pp 65-66. En: *Memorias del Tercer Congreso Nacional de Mastozoología*. Universidad Autónoma del Estado de Morelos-Asociación Mexica de Mastozoología, A.C. México. 80 p.
- Vaughan, T. 1988. *Mamíferos*. Tercera edición. Interamericana, México. 587 p.
- Vaughan, T. y M. Rodríguez. 1986. Comparación de los hábitos alimentarios del coyote (*Canis latrans*) en dos localidades en Costa Rica. *Vida Silvestre Neotropical*, 1: 5-11.
- Villa, B. 1967. *Los Murciélagos de México*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 491 p.
- Waish, J. and R. Ganon. 1967. *Time is short and the water runs*. Thomas Nelson and Sons, Camden, N.J. USA.
- Wake, O. 1989. Life in Dangen. *Science*, 243: 553-554.
- Watts, E. y V. Rico-Gray. 1987. Los primates de la Península de Yucatán, México: estudio preliminar sobre su distribución actual y estado de conservación. *Biótica*, 12(1): 57-66.
- Whittaker, R. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21: 213-251.
- Whittaker, R. 1975. *Communities and Ecosystems*. Second edition. MacMillan, New York, USA.
- Wiens, J. 1984. On understanding a non-equilibrium world: Myth and reality in community patterns and processes. Pp 439-457. En: *Ecological communities* (Strong, D., D. Sibleyoff, L. Abele and A. Thistle, eds.). Princeton University Press, Princeton.
- Williams, C. 1964. *Patterns in the balance of nature*. Academic Press, London, England.
- Willig, M. and M. Mares. 1989. A comparison of bat assemblages from phytogeographic zones of Venezuela. Pp 59-70. En: *Patterns in the structure of mammalian communities* (Morris, D., Z. Abramsky, B. Fox and M. Willig, eds.). Special Publications, The Museum Texas Tech University, 28: 1-266.
- Willig, M. and M. Mouton. 1989. The role of stochastic and deterministic processes in structuring Neotropical bat communities. *Journal of Mammalogy*, 70: 323-329.
- Willig, M. and K. Selcer. 1989. Bat species gradients in the New World: a statistical assessment. *Journal of Biogeography*, 16: 189-195.
- Wilson, J. 1974. Analytical zoogeography of North American mammals. *Evolution*, 28: 124-140.
- Wilson, D. 1983. Check-list of mammals. Pp 443-447. En: *Costa Rican Natural History* (Janzen, D., ed.). The University of Chicago Press, Chicago, USA. 815 p.
- Wilson, D. 1991. Especímenes tipo de mamíferos mexicanos en el National Museum of Natural History, Washington, D.C., EUA. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica*, 62(2): 287-318.
- Wilson, E. and D. Reeder. (eds.). 1993. *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*. Second edition. Smithsonian Institution Press, and American Society of Mammalogists. Washington, D.C. USA. XVIII + 1206 p.
- Wilson, M. and A. Schmida. 1984. Measuring beta diversity with presence-absence data. *Journal of Ecology*, 72: 1055-1064.
- Wolda, H. 1981. Similarity indices, sample size and diversity. *Oecologia*, 50: 296-302.

**Sosa-Escalante (1997)**

- Woloszyn, D. y B. Woloszyn. 1982. *Los mamíferos de la Sierra de La Laguna, Baja California Sur*. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México. 168 p.
- Wright, D. 1963. Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos*, 41: 496-506.
- Zar, J. 1964. *Biostatistical Analysis*. Second Edition. Prentice-Hall, INC. USA. 717 p.
- Zavala, J. 1966. Introducción al enfoque multivariado en estudios de vegetación. *Cuadernos de divulgación del Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Biológicos*, 26: 1-58.
- Zizumbo, V. 1991. Las condiciones físico-ambientales del estado de Yucatán. Pp 12-22. En: *El Jardín botánico como herramientas didáctico* (Cokunga, G., R. Orellana, N. Ayora, J. Arellano, G. Campos, eds.), Centro de Investigaciones Científicas de Yucatán, Mérida, Yucatán. 82 p.

## Apéndice I

### Lista sistemática de las especies y matrices básicas de datos 1, 2 y 3

#### Lista sistemática

La nomenclatura taxonómica empleada para las especies es la propuesta por Wilson y Reeder (1993), con excepción de *Rhogessa tumida*, que se reconoce como *R. anaëus* (Audet et al., 1993), *Artibeus phaeotis* que se reconoce como *Dermanura phaeotis* (Owen, 1987, 1988a) y *Lasiurus ega xanthinus* que se reconoce como *L. xanthinus* (Baker et al., 1988).

#### Abreviaturas

Entre paréntesis se indica la codificación numérica de cada variable. En el cuadro A, la ausencia y presencia de las especies por comunidad vegetal se indica con 0 y 1, respectivamente.

#### Gremios tróficos (GRE)

OM= Omnívoro (1); CA= Carnívoro (2); PI= Piscívoro (3); NE= Nectarívoro (4); HE= Hematófago (5); IN= Insectívoro (6); IA= Insectívoro aéreo (7); IO= Insectívoro de áreas abiertas (8); IS= Insectívoro de substrato (9); FH= Frugívoro-herbívoros (10); FE= Frugívoro especialista (11); FG= Frugívoro generalista (12).

#### Hábitos o locomoción (HAB)

VO= Volador (1); TE= Terrestre (2); AR= Arboícola (3); SA= Semiarboícola o escansorial (4); SC= Semiacuático (5); HI= Hipógeo (6).

#### Horarios de actividad (ACT)

DI= Diurno (1); NO= Nocturno (2); CR= Crepuscular (3); DN= Diurno-nocturno (4).

#### Modalidad reproductiva (REP)

MO= Monoéstrico (1); PB= Poliéstrico bimodal (2); PC= Poliéstrico continuo (3); BI= Biéstrico (4); NN= No anual (5); DS= Desconocida (Valor perdido).

#### Afinidad u origen (AFI)

NT= Neotropical (1); PT= Pantropical (2); NR= Neártica (3); PR= Paleártica (4).

#### Distribución actual (DIS)

TN= Neotropical (1); AN= Neártica (2); CP= Compartida (3).

#### Tamaño de las especies

GRA= Peso en gramos; L10= Logaritmo base 10 del peso en gramos.

INT= Intervalo de tamaño utilizado como estimador en el capítulo 2 (gr-log<sub>10</sub>): I (0.690-1.296), II (1.296-1.901), III (1.901-2.507), IV (2.507-3.113), V (3.113-3.719), VI (3.719-4.324), VII (4.324-4.930).

AN= Intervalo de tamaño del antebrazo utilizado como estimador en el capítulo 3 (mm): I (30.0-34.9), II (35.0-43.9), III (44.0-54.9), IV (55.0-68.9), V (≥ 69.0).

CRA= longitud condilobasal del cráneo en mm. LOG= Logaritmo base 10 de la longitud condilobasal del cráneo. LCB= Intervalo de tamaño de la longitud condilobasal utilizado como estimador en el capítulo 3 (mm-log<sub>10</sub>): I (1.60-1.87), II (1.87-2.13), III (≥ 2.13).

#### Tipos de vegetación y asociaciones vegetales

SBC= Selva baja caducifolia; SBE= Selva baja caducifolia espinosa; SBI= Selva baja inundable; MAN= Manglar; DUN= Duna costera; ZAC= Zacatal costero.

#### Formaciones características de la región

PET= Páramo; CEN= Cenote; AGU= Aguadas permanentes o temporales.

#### Sistema productivo

PAZ= Patizal inducido.

Cuadro A. Lista sistemática de los mamíferos terrestres del NE de la Península de Yucatán, características bioecológicas y distribución ecológica de las especies. Se presenta la MBD 1 y la MBD 3 de ausencia-presencia. El significado y la codificación empleada, se indica al inicio de este apéndice.

| LISTA SISTEMÁTICA                | GRE | HAB | ACT | REP | AFI | DIS | GRA  | L10    | INT | ANT | C <sub>mm</sub> | C log <sub>10</sub> | LCB | SBC | SBE | SBI | PET | MAN | DUN | CEN | AGU | ZAC | PAZ |
|----------------------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|--------|-----|-----|-----------------|---------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| DIDELPHIMORPHIA                  |     |     |     |     |     |     |      |        |     |     |                 |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
| DIDELPHIDAE                      |     |     |     |     |     |     |      |        |     |     |                 |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Didelphis marsupialis</i>     | OM  | SA  | NO  | BI  | NT  | TN  | 3000 | 3,4771 | V   |     | 101,5           | 2,0065              | II  | 1   | 0   | 0   | 1   | 0   | 0   | 1   | 1   | 0   | 1   |
| <i>Didelphis virginiana</i>      | OM  | SA  | NO  | BI  | NT  | AN  | 3000 | 3,4771 | V   |     | 114,3           | 2,058               | II  | 1   | 0   | 0   | 1   | 0   | 1   | 1   | 1   | 0   | 1   |
| <i>Philander opossum</i>         | OM  | AR  | NO  | PC  | NT  | TN  | 500  | 2,699  | IV  |     | 63,63           | 1,8037              | I   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 1   |
| XENARTHRA                        |     |     |     |     |     |     |      |        |     |     |                 |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
| DASYPODIDAE                      |     |     |     |     |     |     |      |        |     |     |                 |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Dasyus novemcinctus</i>       | IN  | TE  | NO  | MO  | NT  | TN  | 6000 | 3,7782 | VI  |     | 100,3           | 2,0012              | II  | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 1   | 0   | 0   | 0   | 1   |
| MYRMECOPHAGIDAE                  |     |     |     |     |     |     |      |        |     |     |                 |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Tamandua mexicana</i>         | IN  | AR  | CR  | DS  | NT  | TN  | 6000 | 3,7782 | VI  |     | 129,2           | 2,111               | II  | 1   | 0   | 0   | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   |
| CHIROPTERA                       |     |     |     |     |     |     |      |        |     |     |                 |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
| EMBALLONURIDAE                   |     |     |     |     |     |     |      |        |     |     |                 |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Saccopteryx bairdii</i>       | IA  | VO  | NO  | BI  | PT  | TN  | 7    | 0,8451 | I   | III |                 |                     |     | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 1   | 0   | 1   |
| NOCTILIONIDAE                    |     |     |     |     |     |     |      |        |     |     |                 |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Noctilio leporinus</i>        | PI  | VO  | NO  | PB  | NT  | TN  | 70   | 1,8451 | II  | V   |                 |                     |     | 1   | 1   | 1   | 0   | 1   | 0   | 1   | 1   | 0   | 0   |
| MORMOOPIDAE                      |     |     |     |     |     |     |      |        |     |     |                 |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Mormoops megalophyla</i>      | IA  | VO  | NO  | PB  | NT  | TN  | 13   | 1,1139 | I   | III |                 |                     |     | 0   | 0   | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   | 1   | 0   | 0   |
| <i>Pteronotus parnellii</i>      | IA  | VO  | NO  | MO  | NT  | TN  | 15   | 1,1761 | I   | IV  |                 |                     |     | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 1   | 1   | 0   | 0   |
| PHYLLOSTOMIDAE                   |     |     |     |     |     |     |      |        |     |     |                 |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Micronycteris schmidtorum</i> | IS  | VO  | NO  | PB  | NT  | TN  | 7    | 0,8451 | I   | I   |                 |                     |     | 0   | 0   | 0   | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   |
| <i>Mimon bennetti</i>            | IS  | VO  | NO  | MO  | NT  | TN  | 20   | 1,301  | II  | IV  |                 |                     |     | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   |
| <i>Glossophaga sonichina</i>     | NE  | VO  | NO  | PC  | NT  | TN  | 10   | 1,000  | I   | II  |                 |                     |     | 1   | 1   | 1   | 0   | 1   | 1   | 1   | 1   | 0   | 1   |
| <i>Carollia perspicillata</i>    | FE  | VO  | NO  | PB  | NT  | TN  | 20   | 1,301  | II  | II  |                 |                     |     | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   |
| <i>Artibeus intermedius</i>      | FE  | VO  | NO  | PC  | NT  | TN  | 53   | 1,7243 | II  | IV  |                 |                     |     | 1   | 1   | 0   | 1   | 0   | 0   | 1   | 0   | 1   | 1   |
| <i>Artibeus jamaicensis</i>      | FE  | VO  | NO  | PC  | NT  | TN  | 41   | 1,6128 | II  | IV  |                 |                     |     | 1   | 1   | 0   | 1   | 1   | 1   | 1   | 1   | 1   | 1   |
| <i>Artibeus lituratus</i>        | FE  | VO  | NO  | PC  | NT  | TN  | 60   | 1,7782 | II  | V   |                 |                     |     | 1   | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   | 1   | 0   | 0   | 1   |
| <i>Chiroderma villosum</i>       | FE  | VO  | NO  | PB  | NT  | TN  | 23   | 1,3617 | II  | III |                 |                     |     | 1   | 1   | 0   | 0   | 1   | 1   | 1   | 1   | 0   | 1   |
| <i>Dermanura phaeotis</i>        | FE  | VO  | NO  | PC  | NT  | TN  | 12   | 1,0792 | I   | III |                 |                     |     | 1   | 1   | 0   | 1   | 0   | 0   | 1   | 1   | 1   | 1   |
| <i>Sturnira lilium</i>           | FG  | VO  | NO  | PC  | NT  | TN  | 17   | 1,230  | I   | II  |                 |                     |     | 1   | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   | 1   | 0   | 0   | 1   |
| <i>Desmodus rotundus</i>         | HE  | VO  | NO  | MO  | NT  | TN  | 30   | 1,4771 | II  | IV  |                 |                     |     | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 1   |
| <i>Diphylla ecaudata</i>         | HE  | VO  | NO  | PB  | NT  | TN  | 27   | 1,4314 | II  | III |                 |                     |     | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 1   | 0   | 0   | 1   |
| VESPERTILIONIDAE                 |     |     |     |     |     |     |      |        |     |     |                 |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Lasurus intermedius</i>       | IA  | VO  | NO  | MO  | PR  | TN  | 25   | 1,3979 | II  | III |                 |                     |     | 1   | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   | 1   | 0   | 0   | 0   |
| <i>Lasurus xanthinus</i>         | IO  | VO  | NO  | MO  | PR  | TN  | 43   | 1,6335 | II  | II  |                 |                     |     | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 1   | 0   | 1   |
| <i>Rhogeessa anaeus</i>          | IA  | VO  | NO  | PB  | PR  | TN  | 5    | 0,699  | I   | I   |                 |                     |     | 1   | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   | 1   | 1   | 0   | 1   |
| MOLOSSIDAE                       |     |     |     |     |     |     |      |        |     |     |                 |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Eumops bonariensis</i>        | IA  | VO  | NO  | DS  | PT  | TN  | 14   | 1,1461 | I   | II  |                 |                     |     | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 1   | 0   | 1   |
| PRIMATES                         |     |     |     |     |     |     |      |        |     |     |                 |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
| CEBIDAE                          |     |     |     |     |     |     |      |        |     |     |                 |                     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Ateles geoffroyi</i>          | FH  | AR  | DI  | NN  | NT  | TN  | 7500 | 3,8751 | VI  |     | 83,83           | 1,9234              | II  | 0   | 0   | 0   | 1   | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   |

Cuadro A. Continuación...

|                                 |    |     |    |    |    |    |       |        |     |      |       |     |                         |
|---------------------------------|----|-----|----|----|----|----|-------|--------|-----|------|-------|-----|-------------------------|
| CARNIVORA                       |    |     |    |    |    |    |       |        |     |      |       |     |                         |
| CANIDAE                         |    |     |    |    |    |    |       |        |     |      |       |     |                         |
| <i>Urocyon cinereoargenteus</i> | OM | TE  | NO | MO | PR | CP | 4000  | 3,6021 | V   | 97,8 | 1,99  | II  | 1 0 1 0 1 1 0 1 1 1     |
| FELIDAE                         |    |     |    |    |    |    |       |        |     |      |       |     |                         |
| <i>Herpailurus yagouaroundi</i> | CA | TE  | DI | BI | PR | TN | 9000  | 3,9542 | VI  | 91,4 | 1,961 | II  | 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1   |
| <i>Leopardus pardalis</i>       | CA | TE  | NO | MO | PR | TN | 12000 | 4,0792 | VI  | 133  | 2,124 | II  | 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 |
| <i>Leopardus wiedii</i>         | CA | SA  | NO | MO | PR | TN | 5000  | 3,699  | V   | 84,8 | 1,928 | II  | 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 |
| <i>Panthera onca</i>            | CA | TE  | NO | MO | PR | TN | 85000 | 4,9294 | VII | 219  | 2,34  | III | 0 0 0 1 1 1 1 0 0 1 0   |
| MUSTELIDAE                      |    |     |    |    |    |    |       |        |     |      |       |     |                         |
| <i>Conepatus semistriatus</i>   | IN | TE  | NO | DS | PR | TN | 3500  | 3,5441 | V   | 73,2 | 1,864 | I   | 1 0 0 0 0 0 0 0 1 0 1   |
| <i>Spilogale putorius</i>       | OM | TE  | NO | BI | PR | AN | 900   | 2,9542 | IV  | 57,2 | 1,758 | I   | 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 |
| <i>Eira barbara</i>             | CA | SA  | DI | DS | PR | TN | 5000  | 3,699  | V   | 108  | 2,032 | II  | 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 |
| <i>Galictis vittata</i>         | OM | SC  | DI | DS | PR | TN | 3000  | 3,4771 | V   | 88,7 | 1,948 | II  | 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 |
| PROCYONIDAE                     |    |     |    |    |    |    |       |        |     |      |       |     |                         |
| <i>Nasua narica</i>             | OM | SA  | DI | MO | PR | TN | 9000  | 3,9542 | VI  | 118  | 2,071 | II  | 1 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 |
| <i>Procyon lotor</i>            | OM | SA  | DI | MO | PR | AN | 7000  | 3,8451 | VI  | 112  | 2,051 | II  | 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 |
| ARTIODACTYLA                    |    |     |    |    |    |    |       |        |     |      |       |     |                         |
| TAYASSUIDAE                     |    |     |    |    |    |    |       |        |     |      |       |     |                         |
| <i>Pecari tajacu</i>            | FH | TE  | DN | MO | PR | TN | 30000 | 4,4771 | VII | 195  | 2,289 | III | 1 1 0 1 1 1 1 0 0 0 0 0 |
| CERVIDAE                        |    |     |    |    |    |    |       |        |     |      |       |     |                         |
| <i>Odocoileus virginianus</i>   | FH | TE  | DI | MO | PR | CP | 56000 | 4,7482 | VII | 232  | 2,365 | III | 1 1 1 0 1 1 0 1 0 0 0 0 |
| RODENTIA                        |    |     |    |    |    |    |       |        |     |      |       |     |                         |
| SCIURIDAE                       |    |     |    |    |    |    |       |        |     |      |       |     |                         |
| <i>Sciurus yucatanensis</i>     | FH | AR  | DI | BI | PR | TN | 225   | 2,3522 | III | 52,3 | 1,718 | I   | 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 |
| GEOMYIDAE                       |    |     |    |    |    |    |       |        |     |      |       |     |                         |
| <i>Orthogeomys hispidus</i>     | FH | HIP | DI | PC | NR | TN | 500   | 2,699  | IV  | 53,3 | 1,727 | I   | 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 |
| HETEROMYIDAE                    |    |     |    |    |    |    |       |        |     |      |       |     |                         |
| <i>Heteromys gaurieri</i>       | FH | TE  | NO | PC | NR | TN | 70    | 1,8451 | II  |      |       |     | 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 |
| MURIDAE                         |    |     |    |    |    |    |       |        |     |      |       |     |                         |
| <i>Oryzomys couesi</i>          | FH | TE  | NO | PB | PR | TN | 80    | 1,9031 | III |      |       |     | 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1   |
| <i>Oryzomys phyllotis</i>       | FH | TE  | NO | PB | PR | TN | 64    | 1,8062 | II  |      |       |     | 1 1 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 |
| <i>Peromyscus leucopus</i>      | OM | TE  | NO | PB | PR | AN | 20    | 1,301  | II  |      |       |     | 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 |
| <i>Peromyscus yucatanicus</i>   | OM | TE  | NO | PB | PR | TN | 40    | 1,6021 | II  |      |       |     | 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 |
| <i>Reithrodontomys gracilis</i> | FH | SA  | NO | PB | PR | TN | 20    | 1,301  | II  |      |       |     | 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 1 |
| DASYPROCTIDAE                   |    |     |    |    |    |    |       |        |     |      |       |     |                         |
| <i>Dasyprocta punctata</i>      | FH | TE  | DI | BI | NT | TN | 4000  | 3,6021 | V   | 92,2 | 1,965 | II  | 1 0 0 0 1 0 0 1 0 1 0 1 |
| AGOUTIDAE                       |    |     |    |    |    |    |       |        |     |      |       |     |                         |
| <i>Agouti paca</i>              | FH | TE  | NO | BI | NT | TN | 8200  | 3,9138 | VI  | 129  | 2,111 | II  | 1 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 |
| LAGOMORPHA                      |    |     |    |    |    |    |       |        |     |      |       |     |                         |
| LEPORIDAE                       |    |     |    |    |    |    |       |        |     |      |       |     |                         |
| <i>Sylvilagus floridanus</i>    | FH | TE  | NO | PC | PR | AN | 1800  | 3,2553 | V   | 69   | 1,839 | I   | 1 1 1 1 0 0 0 0 0 1 0 1 |

Cuadro B. Estructura de la comunidad de mamíferos terrestres por comunidad vegetal sin clasificar del NE de la Península de Yucatán. Cada celda esta dada en número de especies presentes por comunidad vegetal según la categoría asignada (MBD 2). El significado de las abreviaturas se indica al inicio de este apéndice \*.

| Variable                       | SBC | SBE | SBI | PET | MAN | DUN | CEN | AGU | ZAC | PAZ |
|--------------------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| Número de especies             | 40  | 18  | 8   | 12  | 12  | 12  | 19  | 21  | 7   | 30  |
| Número de familias             | 21  | 8   | 8   | 7   | 9   | 8   | 7   | 14  | 4   | 13  |
| Omnívoros                      | 8   | 4   | 2   | 4   | 3   | 4   | 4   | 5   | 3   | 9   |
| Carnívoros                     | 2   | 0   | 0   | 1   | 1   | 2   | 0   | 0   | 1   | 2   |
| Piscívoros                     | 1   | 1   | 1   | 0   | 1   | 0   | 1   | 1   | 0   | 0   |
| Nectarívoros                   | 1   | 1   | 1   | 0   | 1   | 1   | 1   | 1   | 0   | 1   |
| Hematófagos                    | 2   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 1   | 0   | 0   | 2   |
| Insectívoros                   | 2   | 0   | 0   | 1   | 0   | 1   | 0   | 1   | 0   | 2   |
| Insectívoros aéreos            | 5   | 2   | 1   | 0   | 0   | 0   | 3   | 5   | 0   | 3   |
| Insectívoros de áreas abiertas | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 1   | 0   | 1   |
| Insectívoros de substrato      | 1   | 0   | 0   | 1   | 0   | 0   | 1   | 0   | 0   | 0   |
| Frugívoros-herbívoros          | 10  | 4   | 3   | 2   | 4   | 2   | 1   | 4   | 0   | 4   |
| Frugívoros especialistas       | 6   | 5   | 0   | 3   | 2   | 2   | 6   | 3   | 3   | 5   |
| Frugívoros generalistas        | 1   | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   | 1   | 0   | 0   | 1   |
| Intervalo de tamaño I          | 7   | 3   | 2   | 2   | 1   | 1   | 5   | 7   | 1   | 6   |
| Intervalo de tamaño II         | 15  | 10  | 1   | 2   | 3   | 2   | 10  | 5   | 2   | 10  |
| Intervalo de tamaño III        | 2   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 1   |
| Intervalo de tamaño IV         | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 2   |
| Intervalo de tamaño V          | 9   | 1   | 2   | 2   | 2   | 2   | 2   | 6   | 1   | 8   |
| Intervalo de tamaño VI         | 4   | 2   | 2   | 4   | 3   | 4   | 2   | 2   | 2   | 3   |
| Intervalo de tamaño VII        | 2   | 2   | 1   | 2   | 3   | 3   | 0   | 1   | 1   | 0   |
| Voladores                      | 18  | 10  | 3   | 4   | 4   | 3   | 14  | 11  | 3   | 13  |
| Terrestres                     | 12  | 6   | 4   | 2   | 5   | 6   | 1   | 5   | 2   | 10  |
| Arborícolas                    | 2   | 0   | 0   | 2   | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   | 1   |
| Semiarborícolas                | 6   | 2   | 1   | 4   | 2   | 3   | 4   | 5   | 2   | 6   |
| Semiacuáticos                  | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   |
| Hipogeos                       | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   |
| Diurnos                        | 8   | 3   | 2   | 3   | 5   | 3   | 2   | 4   | 2   | 5   |
| Nocturnos                      | 30  | 14  | 6   | 7   | 6   | 8   | 17  | 17  | 5   | 25  |
| Crepusculares                  | 1   | 0   | 0   | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   |
| Diurnos-nocturnos              | 1   | 1   | 0   | 1   | 1   | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   |
| Monoéstricos                   | 11  | 5   | 3   | 4   | 6   | 8   | 5   | 6   | 4   | 6   |
| Poliéstricos bimodales         | 9   | 6   | 2   | 1   | 2   | 1   | 6   | 5   | 0   | 7   |
| Poliéstricos continuos         | 9   | 7   | 2   | 3   | 2   | 2   | 6   | 4   | 3   | 8   |
| Biéstricos                     | 6   | 0   | 1   | 2   | 1   | 1   | 2   | 4   | 0   | 6   |
| No anual                       | 0   | 0   | 0   | 1   | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   |
| Neotropical                    | 18  | 8   | 4   | 8   | 6   | 5   | 14  | 10  | 3   | 14  |
| Pantropical                    | 2   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 2   | 0   | 2   |
| Neártica                       | 2   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   |
| Paleártica                     | 18  | 10  | 4   | 4   | 6   | 7   | 5   | 9   | 4   | 14  |
| Neotropicales                  | 34  | 14  | 4   | 10  | 9   | 8   | 17  | 16  | 5   | 24  |
| Neárticas                      | 4   | 3   | 2   | 2   | 1   | 2   | 2   | 3   | 1   | 5   |
| Campartida                     | 2   | 1   | 2   | 0   | 2   | 2   | 0   | 2   | 1   | 1   |

\* En las modalidades reproductivas existen valores perdidos (mamíferos con reproducción desconocida) para cinco especies (SBC=5, PET=1, AGU=2, PAZ=3), razón por la cual la sumatoria por hilera en dichas comunidades vegetales, no es igual al número de especies.

## Apéndice II Comunidad de Quirópteros

### Consideraciones

**Cuadro C:** Las abreviaturas de las comunidades vegetales "sin clasificar", son las mismas que en el apéndice I, al igual que los intervalos de tamaño del antebrazo.

**Cuadro D:** Se presenta la abundancia relativa de las especies en las formaciones vegetales "clasificadas". Véase el capítulo 2.

**Cuadro E:** Se presenta evidencia reproductiva.

**Cuadro C.** Estructura de la comunidad de quirópteros del NE de la Península de Yucatán por asociación y tipo de vegetación sin clasificar, por gremios tróficos (A), por intervalos de tamaño (B), y por modalidades reproductivas (c). Cada celda está codificada en número de especies. Las abreviaturas de las comunidades vegetales sin clasificar son mismas que en el apéndice I. Los intervalos de tamaño del antebrazo son los mismos que los presentados en el cuadro 5. \* En el total de modalidades por comunidad vegetal se excluye a la especie con reproducción desconocida, por tanto, tampoco se incluye en el total de celdas.

|                                  | SBC | SBE | SBI | PET | MAN | DUN | CEN | AGU | ZAC | PAZ | Total de especies | Total de variables |
|----------------------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-------------------|--------------------|
| <b>A. Gremio trófico</b>         |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |                   |                    |
| Piscívoros                       | 1   | 1   | 1   | 0   | 1   | 0   | 1   | 1   | 0   | 0   | 1                 | 6                  |
| Nectarívoros                     | 1   | 1   | 1   | 0   | 1   | 1   | 1   | 1   | 0   | 1   | 1                 | 8                  |
| Hematófagos                      | 2   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 1   | 0   | 0   | 2   | 2                 | 3                  |
| Frugívoros especialistas         | 6   | 5   | 0   | 3   | 2   | 2   | 6   | 3   | 3   | 5   | 6                 | 9                  |
| Frugívoros generalistas          | 1   | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   | 1   | 0   | 0   | 1   | 1                 | 4                  |
| Insectívoros de substrato        | 1   | 0   | 0   | 1   | 0   | 0   | 1   | 0   | 0   | 0   | 2                 | 3                  |
| Insectívoros de áreas abiertas   | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 1   | 0   | 1   | 1                 | 3                  |
| Insectívoros aéreos              | 5   | 2   | 1   | 0   | 0   | 0   | 3   | 5   | 0   | 3   | 6                 | 6                  |
| Total de especies                | 18  | 10  | 3   | 4   | 4   | 3   | 14  | 11  | 3   | 13  | 20                | 10                 |
| Total de gremios                 | 8   | 5   | 3   | 2   | 3   | 2   | 7   | 5   | 1   | 6   | 8                 | Celdas=80          |
| <b>B. Tamaño de antebrazo</b>    |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |                   |                    |
| Intervalo I                      | 1   | 1   | 0   | 1   | 0   | 0   | 1   | 1   | 0   | 1   | 2                 | 6                  |
| Intervalo II                     | 5   | 2   | 1   | 0   | 1   | 1   | 3   | 3   | 0   | 4   | 5                 | 8                  |
| Intervalo III                    | 5   | 3   | 1   | 1   | 1   | 1   | 4   | 4   | 1   | 4   | 6                 | 10                 |
| Intervalo IV                     | 5   | 2   | 0   | 2   | 1   | 1   | 4   | 2   | 2   | 3   | 5                 | 9                  |
| Intervalo V                      | 2   | 2   | 1   | 0   | 1   | 0   | 2   | 1   | 0   | 1   | 2                 | 7                  |
| Total de especies                | 18  | 10  | 3   | 4   | 4   | 3   | 14  | 11  | 3   | 13  | 20                | 10                 |
| Total de intervalos              | 5   | 5   | 3   | 3   | 4   | 3   | 5   | 5   | 2   | 5   | 5                 | Celdas=50          |
| <b>C. Modalidad reproductiva</b> |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |                   |                    |
| Monoéstricos                     | 5   | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   | 3   | 2   | 0   | 2   | 5                 | 5                  |
| Poliéstricos bimodales           | 5   | 3   | 2   | 1   | 2   | 1   | 5   | 4   | 0   | 3   | 7                 | 9                  |
| Poliéstricos continuos           | 6   | 6   | 1   | 3   | 2   | 2   | 6   | 3   | 3   | 6   | 6                 | 10                 |
| Bléstricos                       | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 1   | 0   | 1   | 1                 | 3                  |
| Desconocida                      | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 1   | 0   | 1   | 1                 | 3                  |
| Total de especies                | 18  | 10  | 3   | 4   | 4   | 3   | 14  | 11  | 3   | 13  | 20                | 10                 |
| Total de modalidades*            | 4   | 3   | 2   | 2   | 2   | 2   | 3   | 4   | 1   | 4   | 4                 | Celdas=40          |
| <b>D. Número de Familias</b>     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |                   |                    |
|                                  | 6   | 3   | 3   | 1   | 2   | 1   | 4   | 6   | 1   | 4   |                   |                    |

Cuadro D. Análisis temporal por formación vegetal. Abundancia relativa de la comunidad de quirópteros del NE de la Península de Yucatán, por formación vegetal y por mes. El año se indica entre paréntesis a un costado de la abreviatura del mes. Se presenta el valor de abundancia relativa por especie por mes que incluyó muestreos en determinada formación (ARSP-E), el total de cada mes por formación (ARSL-E) y el total por especie para todos los meses por formación (ARST-E). PRxSP es la proporción de especies capturadas por los mxh de cada mes por formación. Se resalta los MxH totales por formación, utilizados para el cálculo de la abundancia de las especies. Véase la sección 3.3.2.2.

| <b>A. Selva baja caducifolia-canotes (SBC-C)</b> |           |           |           |           |           |           |           |           |
|--|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| Especie  | ARSP-E    |           |           |           | ARST-E    |           |           |           |
|  | Sep (92)  | Oct (92)  | Ene (93)  | Feb (93)  | Abr (93)  | Jun (93)  | Ago (93)  |           |
| <i>S. bilineata</i>                              | 0         | 0         | 0         | 0         | 0,0001216 | 0         | 0         | 0,0001216 |
| <i>N. leporinus</i>                              | 0,0001216 | 0         | 0         | 0         | 0         | 0         | 0         | 0,0001216 |
| <i>P. pamellii</i>                               | 0         | 0         | 0         | 0         | 0,0001216 | 0         | 0         | 0,0001216 |
| <i>M. bennettii</i>                              | 0         | 0         | 0         | 0,000122  | 0         | 0         | 0         | 0,000122  |
| <i>G. soricina</i>                               | 0         | 0         | 0,0002432 | 0,0003647 | 0         | 0,0001216 | 0,0002432 | 0,0009726 |
| <i>C. perspicillata</i>                          | 0         | 0         | 0         | 0,000122  | 0         | 0         | 0         | 0,000122  |
| <i>A. intermedius</i>                            | 0,0002432 | 0,0003647 | 0,0001216 | 0         | 0         | 0         | 0,0002432 | 0,0009726 |
| <i>A. jamaicensis</i>                            | 0,0051064 | 0,0019453 | 0,0002432 | 0,0031611 | 0         | 0,0001216 | 0,0017021 | 0,012280  |
| <i>A. lituratus</i>                              | 0,0001216 | 0         | 0         | 0         | 0         | 0         | 0         | 0,0001216 |
| <i>C. villosus</i>                               | 0,0001216 | 0         | 0         | 0,0001216 | 0,0001216 | 0         | 0         | 0,0003647 |
| <i>D. phaeotis</i>                               | 0,0002432 | 0,0003647 | 0,0002432 | 0         | 0,0001216 | 0,0002432 | 0,0002432 | 0,001459  |
| <i>S. liliium</i>                                | 0,0002432 | 0         | 0         | 0         | 0         | 0         | 0,0001216 | 0,0003647 |
| <i>D. rotundus</i>                               | 0         | 0         | 0         | 0,0002432 | 0         | 0         | 0         | 0,0002432 |
| <i>D. ecaudata</i>                               | 0         | 0         | 0,000122  | 0         | 0         | 0         | 0         | 0,0001216 |
| <i>L. intermedius</i>                            | 0,0001216 | 0         | 0         | 0         | 0         | 0         | 0         | 0,0001216 |
| <i>L. xanthinus</i>                              | 0         | 0         | 0         | 0         | 0,0001216 | 0         | 0         | 0,0001216 |
| <i>R. anaeus</i>                                 | 0,0002432 | 0         | 0         | 0         | 0         | 0         | 0         | 0,0002432 |
| <i>E. bonariensis</i>                            | 0         | 0         | 0         | 0         | 0,0001216 | 0         | 0         | 0,0001216 |
| Suma mensual                                     | 0,0065653 | 0,0026748 | 0,0009731 | 0,0041346 | 0,0007295 | 0,0004863 | 0,0025532 | 0,0181163 |
| Número especies                                  | 9         | 3         | 5         | 6         | 6         | 3         | 5         | 18        |
| Número individuos                                | 54        | 22        | 8         | 34        | 6         | 4         | 21        | 149       |
| mt red/hora (mxh)                                | 1100      | 962,5     | 1912,5    | 2500      | 750       | 500       | 500       | 8225      |
| ARSL-E   | 0,049090  | 0,0228571 | 0,004183  | 0,013600  | 0,008000  | 0,008000  | 0,042000  | 0,147730  |
| PRxSP  | 0,0081818 | 0,0031169 | 0,0026144 | 0,002400  | 0,008000  | 0,006000  | 0,010000  | 0,0403131 |
| <b>B. Selva-pastizal-aguada (SPA)</b>            |           |           |           |           |           |           |           |           |
| Especie  | ARSP-E    |           |           |           | ARST-E    |           |           |           |
|  | Sep (92)  | Oct (92)  | Ene (93)  | Feb (93)  | Abr (93)  | Jun (93)  | Ago (93)  |           |
| <i>S. bilineata</i>                              | 0         | 0         | 0         | 0         | 0,000122  | 0         | 0         | 0,000122  |
| <i>N. leporinus</i>                              | 0,000122  | 0         | 0         | 0         | 0         | 0         | 0         | 0,000122  |
| <i>M. megalophylla</i>                           | 0         | 0         | 0         | 0,000122  | 0         | 0         | 0         | 0,000122  |
| <i>P. pamellii</i>                               | 0         | 0         | 0         | 0         | 0,000122  | 0         | 0         | 0,000122  |
| <i>G. soricina</i>                               | 0         | 0         | 0,000122  | 0,000365  | 0         | 0,000122  | 0,000122  | 0,000731  |
| <i>A. intermedius</i>                            | 0         | 0,0004863 | 0,000122  | 0         | 0         | 0,000122  | 0         | 0,000730  |
| <i>A. jamaicensis</i>                            | 0,0025532 | 0,0012158 | 0         | 0,0008511 | 0,0007295 | 0,000122  | 0,0008511 | 0,0063226 |
| <i>A. lituratus</i>                              | 0         | 0,000122  | 0         | 0         | 0         | 0         | 0         | 0,000122  |
| <i>C. villosus</i>                               | 0         | 0,000122  | 0,000122  | 0         | 0         | 0         | 0         | 0,000244  |
| <i>D. phaeotis</i>                               | 0,000122  | 0,000243  | 0,000243  | 0         | 0,000122  | 0,000243  | 0,000243  | 0,001216  |
| <i>S. liliium</i>                                | 0,000122  | 0,000122  | 0,000122  | 0         | 0         | 0         | 0,000243  | 0,000609  |
| <i>D. rotundus</i>                               | 0         | 0         | 0         | 0,0004863 | 0         | 0         | 0         | 0,0004863 |
| <i>D. ecaudata</i>                               | 0         | 0         | 0,000122  | 0         | 0         | 0         | 0         | 0,000122  |
| <i>L. xanthinus</i>                              | 0         | 0         | 0         | 0         | 0,000122  | 0         | 0         | 0,000122  |
| <i>R. anaeus</i>                                 | 0,000122  | 0         | 0         | 0         | 0,000122  | 0         | 0         | 0,000244  |
| <i>E. bonariensis</i>                            | 0         | 0         | 0         | 0         | 0,000122  | 0         | 0         | 0,000122  |
| Suma mensual                                     | 0,0030412 | 0,0023111 | 0,000853  | 0,0018244 | 0,0014615 | 0,000609  | 0,0014591 | 0,0115593 |
| Número especies                                  | 5         | 6         | 6         | 4         | 7         | 4         | 4         | 16        |
| Número individuos                                | 25        | 19        | 7         | 15        | 12        | 5         | 12        | 95        |
| mt red/hora (mxh)                                | 1100      | 962,5     | 1912,5    | 2500      | 750       | 500       | 500       | 8225      |
| ARSL-E   | 0,0227273 | 0,019740  | 0,003660  | 0,006000  | 0,016000  | 0,010000  | 0,024000  | 0,1021275 |
| PRxSP  | 0,0045455 | 0,0062338 | 0,003137  | 0,001600  | 0,009333  | 0,008000  | 0,008000  | 0,040850  |

## Cuadro D. Continuación.....

## C. Selvas espinosas (SE)

|                        | Sep (92)  | Feb (93)  | ARSP-E<br>Abr (93) | Jun (93)  | Ago (93)  | ARST-E    |
|------------------------|-----------|-----------|--------------------|-----------|-----------|-----------|
| <i>N. leporinus</i>    | 0         | 0,0005607 | 0                  | 0         | 0         | 0,0005607 |
| <i>M. megalophylla</i> | 0         | 0,0001869 | 0                  | 0         | 0         | 0,0001869 |
| <i>G. soricina</i>     | 0         | 0,0005607 | 0                  | 0         | 0,0001869 | 0,0007477 |
| <i>A. intermedius</i>  | 0         | 0         | 0                  | 0         | 0,0001869 | 0,0001869 |
| <i>A. jamaicensis</i>  | 0,0057944 | 0         | 0,0009346          | 0,0001869 | 0,0009346 | 0,007650  |
| <i>A. lituratus</i>    | 0,0001869 | 0         | 0                  | 0         | 0         | 0,0001869 |
| <i>C. villosum</i>     | 0         | 0,0001869 | 0                  | 0         | 0         | 0,0001869 |
| <i>D. phaeotis</i>     | 0,0001869 | 0,0001869 | 0                  | 0         | 0,0003738 | 0,0007477 |
| <i>S. liliun</i>       | 0,0001869 | 0         | 0                  | 0         | 0,0001869 | 0,0003738 |
| <i>L. intermedius</i>  | 0,0001869 | 0         | 0                  | 0         | 0         | 0,0001869 |
| <i>R. anaeus</i>       | 0,0001869 | 0         | 0,0001869          | 0         | 0         | 0,0003738 |
| Suma mensual           | 0,006729  | 0,0016822 | 0,0011215          | 0,0001869 | 0,0018692 | 0,0115888 |
| Número especies        | 6         | 5         | 2                  | 1         | 5         | 11        |
| Número individuos      | 36        | 9         | 6                  | 1         | 10        | 62        |
| mt rad/hora (mch)      | 1100      | 2500      | 750                | 500       | 500       | 5360      |
| ARSL-E                 | 0,032727  | 0,003600  | 0,008000           | 0,002000  | 0,020000  | 0,066327  |
| PRxSP                  | 0,005455  | 0,002000  | 0,002667           | 0,002000  | 0,010000  | 0,022121  |

## D. Manglar-Duna costera (MAD)

|                       | ARSP-E<br>Jul (93) | ARST-E    |
|-----------------------|--------------------|-----------|
| <i>N. leporinus</i>   | 0,007619           | 0,007619  |
| <i>G. soricina</i>    | 0,007619           | 0,007619  |
| <i>A. jamaicensis</i> | 0,0114286          | 0,0114286 |
| <i>C. villosum</i>    | 0,003810           | 0,003810  |
| Suma mensual          | 0,0304762          | 0,0304762 |
| Número especies       | 4                  | 4         |
| Número individuos     | 8                  | 8         |
| mt rad/hora (mch)     | 262,5              | 262,5     |
| ARSL-E                | 0,030476           | 0,030476  |
| PRxSP                 | 0,015238           | 0,015238  |

## E. Peten-Zacatal costero (PET)

|                       | ARSP-E<br>Sep (93) | ARST-E   |
|-----------------------|--------------------|----------|
| <i>M. schmidtorum</i> | 0,002000           | 0,002000 |
| <i>A. intermedius</i> | 0,002000           | 0,002000 |
| <i>A. jamaicensis</i> | 0,014000           | 0,014000 |
| <i>D. phaeotis</i>    | 0,006000           | 0,006000 |
| Suma mensual          | 0,024000           | 0,024000 |
| Número especies       | 4                  | 4        |
| Número individuos     | 12                 | 12       |
| mt rad/hora (mch)     | 500                | 500      |
| ARSL-E                | 0,024000           | 0,024000 |
| PRxSP                 | 0,008000           | 0,008000 |

Cuadro E. Especies de quirópteros que mostraron evidencia reproductiva en el NE de la Península de Yucatán (véase Hernández *et al.*, 1996). Clave utilizada: Machos con testículos escrotados (TE), machos juveniles (MJ), hembras juveniles (HJ), hembras gestantes (HG), hembras lactantes (HL). Los totales son número de especies con determinada evidencia.

| Especie                       | Sep 92     | Oct 92     | Ene 93     | Feb 93     | Abr 93     | Jun 93     | Jul 93     | Ago 93     | Sep 93     | Total        |
|-------------------------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|--------------|
| <i>N. leporinus</i>           | TE         |            |            | HG         |            |            | TE         |            |            | 3            |
| <i>M. megalophylla</i>        |            |            |            | HL         |            |            |            |            |            | 1            |
| <i>P. parnellii</i>           |            |            |            |            | MJ         |            |            |            |            | 1            |
| <i>M. schmidtorum</i>         |            |            |            |            |            |            |            |            | TE         | 1            |
| <i>M. bennettii</i>           |            |            |            | HL         |            |            |            |            |            | 1            |
| <i>G. soricina</i>            |            |            | HG         |            |            |            |            |            |            | 1            |
| <i>C. perspicillata</i>       |            |            |            | TE         |            |            |            |            |            | 1            |
| <i>A. intermedius</i>         |            |            | TE         | HG         |            |            |            |            | HL         | 3            |
| <i>A. jamaicensis</i>         | HG         | HL         | HL         |            | TE         |            |            | TE         |            | 5            |
|                               | TE         | TE         |            |            |            |            |            |            |            |              |
| <i>C. villosum</i>            | HL         | TE         |            | HG         | TE         |            |            |            |            | 4            |
| <i>D. phaeotis</i>            | HG         | HG         | HG         |            |            |            |            |            |            | 3            |
|                               |            | TE         |            |            |            |            |            |            |            |              |
| <i>S. liliium</i>             |            |            | HG         |            |            |            |            |            |            | 1            |
|                               |            |            | TE         |            |            |            |            |            |            |              |
| <i>D. rotundus</i>            |            |            |            | TE         |            |            |            |            |            | 1            |
|                               |            |            |            | HG         |            |            |            |            |            |              |
| <i>D. ecaudata</i>            |            |            | HG         |            |            |            |            |            |            | 1            |
| <i>L. intermedius</i>         | TE         |            |            |            |            |            |            |            |            | 1            |
| <i>E. bonariensis</i>         |            |            |            |            | HL         |            |            |            |            | 1            |
|                               |            |            |            |            | TE         |            |            |            |            |              |
| <b>Totales por mes</b>        | <b>Sep</b> | <b>Oct</b> | <b>Ene</b> | <b>Feb</b> | <b>Abr</b> | <b>Jun</b> | <b>Jul</b> | <b>Ago</b> | <b>Sep</b> | <b>Total</b> |
| TE                            | 3          | 3          | 2          | 3          | 3          | 0          | 1          | 1          | 1          | 8            |
| MJ                            | 0          | 0          | 0          | 0          | 1          | 0          | 0          | 0          | 0          | 1            |
| HL                            | 1          | 1          | 1          | 2          | 1          | 0          | 0          | 0          | 1          | 6            |
| HG                            | 2          | 1          | 4          | 4          | 0          | 0          | 0          | 0          | 0          | 4            |
| <b>Especies con evidencia</b> | <b>5</b>   | <b>3</b>   | <b>6</b>   | <b>7</b>   | <b>4</b>   | <b>0</b>   | <b>1</b>   | <b>1</b>   | <b>2</b>   | <b>16</b>    |

## **Apéndice III**

### **Comunidad de mamíferos no voladores**

#### **Consideraciones**

**Cuadro F:** Las abreviaturas de las comunidades vegetales "sin clasificar", son las mismas que en el apéndice I, al igual que los intervalos de tamaño de la longitud condilobasal del cráneo (mm-log<sub>10</sub>).

**Cuadro G:** Se presenta la abundancia relativa de las especies en las formaciones vegetales "clasificadas". Véase el capítulo 3.

**Cuadro H:** Los sitios neotropicales están ordenados según su habitat. Sin embargo, también representan un gradiente norte-sur (véase Cuadro 14).

**Cuadro I y J.** Propuesta para estimar la abundancia relativa de mamíferos de talla mediana y grande, mediante la cuantificación del esfuerzo de registro aplicado.

Cuadro F. Estructura de la comunidad de mamíferos no voladores del NE de la Península de Yucatán por asociación y tipo de vegetación sin clasificar: gremios tróficos (A), intervalos de tamaño (B) y modalidades reproductivas (C). Cada celda está codificada en número de especies. El significado de las abreviaturas se indican en el Apéndice I. Los intervalos de tamaño son los mismos que en el Cuadro 10. En el total de modalidades reproductivas se excluyen a cuatro especies con reproducción desconocida.

|                                  |                        | Comunidad vegetal |     |     |     |     |     |     |     |     | Total de especies | Total de variables |           |
|----------------------------------|------------------------|-------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-------------------|--------------------|-----------|
|                                  |                        | SBC               | SBE | SBI | PET | MAN | DUN | CEN | AGU | ZAC | PAZ               |                    |           |
| <b>A. Gremio trófico</b>         |                        |                   |     |     |     |     |     |     |     |     |                   |                    |           |
|                                  | Omnívoros              | 6                 | 2   | 2   | 4   | 3   | 4   | 4   | 5   | 3   | 7                 | 8                  | 10        |
|                                  | Insectívoros           | 2                 | 0   | 0   | 1   | 0   | 1   | 0   | 1   | 0   | 2                 | 3                  | 5         |
|                                  | Frugívoros-herbívoros  | 7                 | 3   | 3   | 2   | 4   | 2   | 0   | 3   | 0   | 2                 | 8                  | 8         |
|                                  | Carnívoros             | 2                 | 0   | 0   | 1   | 1   | 2   | 0   | 0   | 1   | 2                 | 5                  | 6         |
|                                  | Total de especies      | 17                | 5   | 5   | 8   | 8   | 9   | 4   | 9   | 4   | 13                | 24                 | 10        |
|                                  | Total de gremios       | 4                 | 2   | 2   | 4   | 3   | 4   | 1   | 3   | 2   | 4                 | 4                  | Celdas=40 |
| <b>B. Longitud condilobasal</b>  |                        |                   |     |     |     |     |     |     |     |     |                   |                    |           |
|                                  | Intervalo I            | 4                 | 1   | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   | 2   | 0   | 4                 | 6                  | 5         |
|                                  | Intervalo II           | 11                | 2   | 3   | 6   | 5   | 6   | 4   | 6   | 3   | 9                 | 15                 | 10        |
|                                  | Intervalo III          | 2                 | 2   | 1   | 2   | 3   | 3   | 0   | 1   | 1   | 0                 | 3                  | 8         |
|                                  | Total de especies      | 17                | 5   | 5   | 8   | 8   | 9   | 4   | 9   | 4   | 13                | 24                 | 10        |
|                                  | Total de intervalos    | 3                 | 3   | 3   | 2   | 2   | 2   | 1   | 3   | 2   | 2                 | 3                  | Celdas=30 |
| <b>C. Modalidad reproductiva</b> |                        |                   |     |     |     |     |     |     |     |     |                   |                    |           |
|                                  | Monoéstricos           | 6                 | 4   | 3   | 4   | 6   | 8   | 2   | 4   | 4   | 4                 | 9                  | 10        |
|                                  | Poliéstricos continuos | 2                 | 1   | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   | 1   | 0   | 2                 | 3                  | 5         |
|                                  | Biéstricos             | 5                 | 0   | 1   | 2   | 1   | 1   | 2   | 3   | 0   | 5                 | 7                  | 8         |
|                                  | No anual               | 0                 | 0   | 0   | 1   | 1   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0                 | 1                  | 2         |
|                                  | Desconocida            | 4                 | 0   | 0   | 1   | 0   | 0   | 0   | 1   | 0   | 2                 | 4                  | 4         |
|                                  | Total de especies      | 17                | 5   | 5   | 8   | 8   | 9   | 4   | 9   | 4   | 13                | 24                 | 10        |
|                                  | Total de modalidades   | 3                 | 2   | 3   | 3   | 3   | 2   | 2   | 3   | 1   | 3                 | 4                  | Celdas=40 |
| <b>D. Número de Familias</b>     |                        | 13                | 4   | 5   | 5   | 6   | 7   | 7   | 7   | 3   | 8                 |                    |           |

Cuadro C. Análisis mensual por formación vegetal. Esfuerzo de registro y abundancia relativa de la comunidad de marfiteros no voladores del NE de la Península de Yucatán. Se presenta el valor de abundancia relativa por especie por mes que incluye muestreos en climas de formación (MGAR-E). Al total de cada mes por formación (MGSL-E) y al total por especie para todos los meses por formación (MGTE-E). El producto del número de registros por día-guineo de trabajo, dan los totos por cada sesión. La sumatoria de los totos arroja el total de MRPD en cada formación vegetal, los cuales se indican en negritas y en cursivas. PRCSP es la proporción de especies registradas por los tritos de cada mes por formación. Se excluyen a las tres especies de pequeños roedores. Véase sección 4.3.2.2.

| A. Serpis- <i>serpis</i> - <i>serpis</i> (MSR-C)                    |                      |          |          |          |          |          |          |          |          |          |   |
|---|----------------------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|---|
| Número de días<br>Número de registros<br>Regista específica<br>rrsp | Esfuerzo de registro |          |          |          |          |          |          |          |          |          | Total<br>78<br>311<br>78<br>898<br>17<br>26,8<br>2,54 |
|   | Dic (91)             | Ene (92) | Jan (92) | Oct (92) | Ene (93) | Feb (93) | Abr (93) | Jun (93) | Ago (93) | Medias   |   |
|   | Abundancia relativa  |          |          |          |          |          |          |          |          |          |   |
|   | MGAR-E               |          |          |          |          |          |          |          |          |          |   |
| <i>E. serpis</i>  | 0                    | 0        | 0,038062 | 0        | 0        | 0,038062 | 0        | 0        | 0        | 0,078124 | MGTE-E  |
| <i>D. virginiana</i>  | 0                    | 0        | 0,038062 | 0        | 0,078124 | 0,038062 | 0        | 0        | 0        | 0,196310 |   |
| <i>T. mesasiatica</i>   | 0                    | 0,038062 | 0        | 0        | 0        | 0        | 0,038062 | 0        | 0        | 0,078124 |   |
| <i>U. canescens</i>   | 0,038062             | 0,078124 | 0        | 0,038062 | 0,038062 | 0        | 0        | 0        | 0        | 0,196310 |   |
| <i>L. mesasiatica</i>   | 0                    | 0        | 0        | 0        | 0,038062 | 0        | 0        | 0        | 0        | 0,038062 |   |
| <i>C. semistriata</i>   | 0                    | 0        | 0        | 0        | 0        | 0        | 0        | 0,038062 | 0        | 0,038062 |   |
| <i>E. barbata</i>   | 0                    | 0        | 0        | 0,038062 | 0        | 0,038062 | 0        | 0        | 0        | 0,038062 |   |
| <i>G. viciosa</i>   | 0                    | 0        | 0        | 0,038062 | 0        | 0        | 0        | 0        | 0        | 0,038062 |   |
| <i>N. nivalis</i>   | 0,038062             | 0,038062 | 0,312500 | 0        | 0,078124 | 0,380625 | 0,038062 | 0,038062 | 0,038062 | 0,937497 |   |
| <i>P. litor</i>   | 0,078124             | 0,038062 | 0,038062 | 0        | 0,038062 | 0        | 0,038062 | 0,038062 | 0,038062 | 0,312488 |   |
| <i>P. litor</i>   | 0                    | 0        | 0        | 0        | 0        | 0,038062 | 0        | 0,038062 | 0        | 0,038062 |   |
| <i>O. virginiana</i>  | 0,078124             | 0,078124 | 0,038062 | 0,078124 | 0,038062 | 0        | 0,196310 | 0        | 0,038062 | 0,548858 |   |
| <i>S. yucatanensis</i>  | 0,038062             | 0,038062 | 0        | 0        | 0        | 0        | 0        | 0        | 0        | 0,078124 |   |
| <i>O. nivalis</i>   | 0                    | 0        | 0        | 0        | 0        | 0        | 0        | 0        | 0        | 0,038062 |   |
| <i>D. punctata</i>  | 0                    | 0        | 0        | 0        | 0,038062 | 0        | 0        | 0        | 0        | 0,038062 |   |
| <i>A. pacis</i>   | 0                    | 0        | 0,038062 | 0        | 0        | 0        | 0        | 0        | 0        | 0,038062 |   |
| <i>S. borealis</i>  | 0,078124             | 0        | 0        | 0,117187 | 0        | 0        | 0,038062 | 0,117187 | 0        | 0,351580 |   |
| MGSL-E  | 0,351558             | 0,312488 | 0,507810 | 0,275439 | 0,312488 | 0,196310 | 0,742183 | 0,224373 | 0,117188 | 3,048847 |   |
| PRCSP (10 <sup>-1</sup> )   | 0,133333             | 0,150000 | 0,135635 | 0,173813 | 0,437500 | 0,250000 | 0,187896 | 0,150000 | 0,200000 | 0,096408 |   |

| B. Serpis-pastel- <i>aguilera</i> (SFA)                             |                      |          |          |          |          |          |          |          |          |          |  |
|---|----------------------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|--|
| Número de días<br>Número de registros<br>Regista específica<br>rrsp | Esfuerzo de registro |          |          |          |          |          |          |          |          |          | Total<br>33<br>3<br>3,27<br>14<br>2,45<br>1,01 |
|   | Ene (92)             | Feb (92) | Mar (92) | May (92) | Jun (92) | Oct (92) | Ene (93) | Feb (93) | Abr (93) | Jul (93) |  |
|   | Abundancia relativa  |          |          |          |          |          |          |          |          |          |  |
|   | MGAR-E               |          |          |          |          |          |          |          |          |          |  |
| <i>E. serpis</i>  | 0                    | 0        | 0        | 0,090090 | 0        | 0        | 0,090090 | 0        | 0,090090 | 0        | MGTE-E   |
| <i>D. virginiana</i>  | 0                    | 0        | 0        | 0,090090 | 0        | 0        | 0        | 0        | 0        | 0        | 0,270270                                       |
| <i>P. caudatum</i>  | 0,090090             | 0        | 0        | 0,090090 | 0        | 0        | 0        | 0        | 0        | 0        | 0,090090                                       |
| <i>D. novboracensis</i>   | 0                    | 0        | 0        | 0,090090 | 0        | 0        | 0        | 0        | 0        | 0        | 0,090090                                       |
| <i>U. canescens</i>   | 0                    | 0        | 0        | 0        | 0,180180 | 0,090090 | 0,090090 | 0,090090 | 0,180180 | 0        | 0,630630                                       |
| <i>N. virginiana</i>  | 0                    | 0        | 0        | 0        | 0        | 0,090090 | 0        | 0,090090 | 0        | 0        | 0,180180                                       |
| <i>C. semistriata</i>   | 0                    | 0        | 0,090090 | 0        | 0        | 0        | 0        | 0,090090 | 0        | 0        | 0,180180                                       |
| <i>E. barbata</i>   | 0                    | 0        | 0        | 0        | 0        | 0,090090 | 0        | 0        | 0        | 0        | 0,090090                                       |
| <i>G. viciosa</i>   | 0                    | 0        | 0        | 0        | 0        | 0        | 0        | 0        | 0,090090 | 0        | 0,090090                                       |
| <i>N. nivalis</i>   | 0                    | 0,180180 | 0        | 0        | 0        | 0        | 0        | 0,180180 | 0        | 0        | 0,380380                                       |
| <i>P. litor</i>   | 0,090090             | 0        | 0        | 0,090090 | 0        | 0        | 0,090090 | 0,180180 | 0        | 0        | 0,450450                                       |
| <i>O. virginiana</i>  | 0                    | 0        | 0        | 0        | 0        | 0        | 0,090090 | 0        | 0        | 0        | 0,090090                                       |
| <i>D. punctata</i>  | 0                    | 0        | 0        | 0        | 0        | 0        | 0        | 0,180180 | 0        | 0        | 0,180180                                       |
| <i>S. borealis</i>  | 0                    | 0        | 0        | 0        | 0        | 0        | 0        | 0,270270 | 0        | 0        | 0,180180                                       |
| MGSL-E  | 0,090090             | 0,270270 | 0,090090 | 0,380380 | 0,180180 | 0,270270 | 0,270270 | 0,270270 | 1,171170 | 0,090090 | 0,180180                                       |
| PRCSP (10 <sup>-1</sup> )   | 0,200000             | 0,200000 | 0,200000 | 0,200000 | 0,166667 | 0,300000 | 0,500000 | 0,300000 | 0,289231 | 0,333333 | 0,100000                                       |

| C. Serpis-espinosa (SE)   |                      |          |          |          |          |          |  |  |  |  |   |
|---|----------------------|----------|----------|----------|----------|----------|--|--|--|--|---|
| Número de días<br>Número de registros<br>Regista específica<br>rrsp | Esfuerzo de registro |          |          |          |          |          |  |  |  |  | Total<br>13<br>2,6<br>1,8<br>3,6<br>7<br>3<br>4,8<br>1,38 |
|   | Dic (91)             | Ene (92) | Feb (92) | Feb (93) | Jun (93) | Medias   |  |  |  |  |   |
|   | Abundancia relativa  |          |          |          |          |          |  |  |  |  |   |
|   | MGAR-E               |          |          |          |          |          |  |  |  |  |   |
| <i>U. canescens</i>   | 0                    | 0        | 0        | 0        | 0,289854 | 0,289854 |  |  |  |  |   |
| <i>N. nivalis</i>   | 0                    | 0        | 0,289854 | 0        | 0        | 0,289854 |  |  |  |  |   |
| <i>P. litor</i>   | 0,144927             | 0        | 0        | 0        | 0,144927 | 0,289854 |  |  |  |  |   |
| <i>P. litor</i>   | 0                    | 0,289854 | 0        | 0        | 0        | 0,289854 |  |  |  |  |   |
| <i>O. virginiana</i>  | 0,144927             | 0,144927 | 0,144927 | 0,434782 | 0,144927 | 1,014490 |  |  |  |  |   |
| <i>A. pacis</i>   | 0                    | 0        | 0        | 0        | 0,144927 | 0,144927 |  |  |  |  |   |
| <i>S. borealis</i>  | 0,144927             | 0        | 0        | 0,144927 | 0        | 0,289854 |  |  |  |  |   |
| MGSL-E  | 0,434781             | 0,434781 | 0,434781 | 0,579709 | 0,724635 | 2,956687 |  |  |  |  |   |
| PRCSP (10 <sup>-1</sup> )   | 0,200000             | 0,133333 | 0,200000 | 0,153846 | 0,250000 | 0,101449 |  |  |  |  |   |

Cuadro G. Continuación...

## O. Mungía-Casta Costera (MAD)

| Número de días<br>Número de registros<br>Riqueza específica<br>nr/rdp | Dic (91)            | Feb (92) | Mar (92) | Esfuerzo de registro |          |          |          | Total    | Med/mes  |          |
|---|---------------------|----------|----------|----------------------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|
|   |                     |          |          | Ago (92)             | Ene (93) | Abr (93) | Jul (93) |          |          | Sep (93) |
|   | 2                   | 3        | 2        | 2                    | 5        | 5        | 3        | 3        | 25       | 3,125    |
|   | 7                   | 9        | 2        | 7                    | 7        | 6        | 16       | 5        | 59       | 7,375    |
|   | 5                   | 3        | 1        | 3                    | 5        | 4        | 4        | 2        | 11       | 3,375    |
|   | 3,5                 | 3        | 1        | 3,5                  | 1,4      | 1,2      | 5,3      | 1,6      | 20,5     | 2,563    |
|   | Abundancia relativa |          |          |                      |          |          |          |          |          |          |
| Especie   |                     |          |          |                      | MGAR-E   |          |          |          | MGTE-E   |          |
| <i>D. virginiana</i>  | 0                   | 0        | 0        | 0                    | 0        | 0,048780 | 0        | 0        | 0,048780 |          |
| <i>D. novemcinctus</i>  | 0                   | 0        | 0        | 0,048780             | 0        | 0        | 0        | 0        | 0,048780 |          |
| <i>A. geoffroyi</i>   | 0                   | 0        | 0        | 0                    | 0,097560 | 0        | 0        | 0        | 0,097560 |          |
| <i>U. cinereocarpenteus</i>   | 0                   | 0        | 0        | 0,195121             | 0        | 0        | 0,097560 | 0        | 0,292681 |          |
| <i>L. pardalis</i>  | 0                   | 0,146341 | 0        | 0                    | 0        | 0        | 0        | 0        | 0,146341 |          |
| <i>P. onca</i>  | 0,048780            | 0        | 0        | 0                    | 0,048780 | 0        | 0        | 0        | 0,097560 |          |
| <i>N. nanca</i>   | 0,048780            | 0,243902 | 0        | 0                    | 0        | 0,048780 | 0,243902 | 0,146341 | 0,731705 |          |
| <i>P. lotor</i>   | 0,097560            | 0,048780 | 0,097560 | 0,097560             | 0,048780 | 0,048780 | 0,243902 | 0,097560 | 0,780482 |          |
| <i>P. tajacu</i>  | 0,048780            | 0        | 0        | 0                    | 0,097560 | 0        | 0        | 0        | 0,146340 |          |
| <i>O. virginianus</i>   | 0,097560            | 0        | 0        | 0                    | 0        | 0,146341 | 0,195121 | 0        | 0,439022 |          |
| <i>D. punctata</i>  | 0                   | 0        | 0        | 0                    | 0,048780 | 0        | 0        | 0        | 0,048780 |          |
| MGSL-E  | 0,341460            | 0,439023 | 0,097560 | 0,341461             | 0,341460 | 0,292681 | 0,780485 | 0,243901 | 2,878031 |          |
| PRoSP (x10 <sup>-1</sup> )  | 0,142857            | 0,100000 | 0,100000 | 0,085714             | 0,357143 | 0,333333 | 0,075472 | 0,125000 | 0,053659 |          |

## E. Páten-Zacatal Costero (PET)

| Número de días<br>Número de registros<br>Riqueza específica<br>nr/rdp | Esfuerzo de registro |          |          | Total    | Med/mes  |
|---|----------------------|----------|----------|----------|----------|
|   | Abr (92)             | May (92) | Jul (92) |          |          |
|   | 2                    | 2        | 2        | 3        | 2,25     |
|   | 3                    | 16       | 1        | 7        | 2,7      |
|   | 2                    | 6        | 1        | 5        | 3,5      |
|   | 1,5                  | 8        | 0,5      | 2,3      | 3,07     |
|   | Abundancia relativa  |          |          |          |          |
| Especie   |                      |          |          | MGAR-E   | MGTE-E   |
| <i>D. marsupialis</i>   | 0                    | 0        | 0        | 0,081309 | 0,081309 |
| <i>D. virginiana</i>  | 0                    | 0        | 0        | 0,081309 | 0,081309 |
| <i>T. maculosa</i>  | 0                    | 0,081309 | 0        | 0,081309 | 0,162618 |
| <i>A. geoffroyi</i>   | 0,081309             | 0        | 0        | 0        | 0,081309 |
| <i>U. cinereocarpenteus</i>   | 0                    | 0,162618 | 0        | 0        | 0,162618 |
| <i>P. onca</i>  | 0                    | 0,325236 | 0        | 0        | 0,325236 |
| <i>N. nanca</i>   | 0,162618             | 0,162618 | 0        | 0        | 0,325236 |
| <i>P. lotor</i>   | 0                    | 0,325236 | 0        | 0,243902 | 0,569138 |
| <i>P. tajacu</i>  | 0                    | 0,243902 | 0,081309 | 0,081309 | 0,406520 |
| MGSL-E  | 0,243927             | 1,300919 | 0,081309 | 0,569138 | 2,195293 |
| PRoSP (x10 <sup>-1</sup> )  | 0,133333             | 0,075000 | 0,200000 | 0,217391 | 0,073170 |

Cuadro H. Porcentaje de mamíferos no voladores según sus categorías de locomoción, presentes en diferentes sitios neotropicales por tipo de habitat que ocupan. En todos los sitios se excluyen a las especies acuáticas, semiacuáticas, hipógeas e introducidas. En Los Tuxtlas, Veracruz, se excluyen a las especies esperadas y extintas. Arbo: arborícolas; Esca: escansoriales; Terr: terrestres.

| Habitat                         | ábitos |      |      | Sitio neotropical         | Referencia*                           |
|---------------------------------|--------|------|------|---------------------------|---------------------------------------|
|                                 | Arbo   | Esca | Terr |                           |                                       |
| Humedal: Duna costera           | 0      | 33   | 67   | Noreste de Yucatán        | Este estudio *                        |
| Humedal: Duna costera           | 0      | 14   | 86   | Cancun-Tulum, Q. Roo      | López-González, 1991                  |
| Humedal: Manglar                | 13     | 25   | 62   | Noreste de Yucatán        | Este estudio *                        |
| Humedal: Manglar                | 8      | 67   | 25   | Cancun-Tulum, Q. Roo      | López-González, 1991                  |
| Humedal: Peten                  | 12     | 50   | 38   | Noreste de Yucatán        | Este estudio *                        |
| Selva baja caducifolia          | 5      | 33   | 62   | Noreste de Yucatán        | Este estudio *                        |
| Selva baja caducifolia          | 4      | 32   | 64   | Cancun-Tulum, Q. Roo      | López-González, 1991                  |
| Selva baja caducifolia          | 9      | 20   | 71   | Chamela, Jalisco          | Ceballos y Miranda, 1986              |
| Cafetal mixto                   | 22     | 22   | 52   | Barranca Grande, Veracruz | Gallina <i>et al.</i> , 1992, 1996 ** |
| Pastizal indicido               | 6      | 35   | 59   | Noreste de Yucatán        | Este estudio *                        |
| Selva secundaria (Acahual)      | 10     | 28   | 62   | Cancun-Tulum, Q. Roo      | López-González, 1991                  |
| Selva secundaria (Acahual)      | 17     | 13   | 70   | Guadopo, Venezuela        | Eisenberg <i>et al.</i> , 1986        |
| Pastizal indicido               | 0      | 8    | 92   | Cancun-Tulum, Q. Roo      | López-González, 1991                  |
| Selva mediana superperennifolia | 15     | 32   | 53   | Cancun-Tulum, Q. Roo      | López-González, 1991                  |
| Selva alta perennifolia         | 30     | 23   | 47   | Los Tuxtlas, Veracruz     | Coates y Estrada, 1986 ***            |
| Selva alta perennifolia         | 24     | 19   | 57   | Montes Azules, Chiapas    | Mach y Aranda, 1992                   |
| Selva alta perennifolia         | 44     | 19   | 37   | La Selva, Costa Rica      | Timm, 1994                            |
| Selva alta perennifolia         | 70     | 5    | 25   | Barro Colorado, Panama    | Eisenberg y Thorington, 1973          |
| Sabana                          | 10     | 3    | 87   | Bolívar, Venezuela        | Eisenberg <i>et al.</i> , 1986        |

\* Sosa-Escalante (1994) presenta la historia natural de las especies. \*\* Las sumatorias totales no corresponden al 100%. \*\*\* Martínez Gallardo y Sánchez-Cordero (1997 a y b) presentan la historia natural de algunas especies y la lista actualizada de la mastofauna.



Cuadro J. Resultados hipotéticos, asumiendo que cada tiempo del Cuadro J representa una temporada y cada período un mes de muestreo. Los resultados se expresan en número de registros por distancia recorrida por persona por hora de trabajo (DxH). Por ejemplo, la *Especie 4* en el mes 1, es igual a 0.010971 DxH.

|  | Temporada 1        |                    |                    | Temporada 2        |                    |                    |                    |                    |
|--|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|
|  | Mes 1              | Mes 2              | Mes 3              | Mes 4              | Mes 5              | Mes 6              | Mes 7              |                    |
| <b>A. Número de registros por especie por salida</b> |                    |                    |                    |                    |                    |                    |                    |                    |
| <i>Especie 1</i>                                     | 10                 | 7                  | 3                  | 9                  | 3                  | 1                  | 2                  |                    |
| <i>Especie 2</i>                                     | 2                  | 4                  | 3                  | 2                  | 4                  | 2                  | 5                  |                    |
| <i>Especie 3</i>                                     | 10                 | 0                  | 3                  | 6                  | 2                  | 3                  | 4                  |                    |
| <i>Especie 4</i>                                     | 20                 | 10                 | 5                  | 9                  | 3                  | 6                  | 8                  |                    |
| <i>Especie 5</i>                                     | 18                 | 10                 | 14                 | 16                 | 3                  | 3                  | 4                  |                    |
| <i>Especie 6</i>                                     | 7                  | 5                  | 3                  | 8                  | 2                  | 0                  | 12                 |                    |
| <i>Especie 7</i>                                     | 8                  | 4                  | 7                  | 9                  | 5                  | 4                  | 2                  |                    |
| <i>Especie 8</i>                                     | 1                  | 2                  | 5                  | 2                  | 3                  | 1                  | 4                  |                    |
| <i>Especie 9</i>                                     | 2                  | 1                  | 8                  | 6                  | 3                  | 5                  | 5                  |                    |
| <i>Especie 10</i>                                    | 1                  | 1                  | 7                  | 0                  | 2                  | 3                  | 6                  |                    |
| <b>B. Esfuerzo de registro</b>                       |                    |                    |                    |                    |                    |                    |                    |                    |
| Número de personas                                   | 3                  | 2                  | 3                  | 2                  | 1                  | 1                  | 3                  |                    |
| Km recorridos  | 8                  | 6                  | 8                  | 5,5                | 4                  | 4                  | 7,5                |                    |
| Km recorridos/persona                                | 24                 | 12                 | 24                 | 11                 | 4                  | 4                  | 22,5               |                    |
| Horas de recorrido                                   | 22                 | 16                 | 20                 | 14                 | 8                  | 8                  | 18                 |                    |
| Riqueza específica                                   | 10                 | 9                  | 10                 | 9                  | 10                 | 10                 | 10                 |                    |
| Número de registros <sup>c</sup>                     | 79                 | 44                 | 58                 | 67                 | 30                 | 28                 | 52                 |                    |
| <b>dxh<sup>a</sup></b>                               | <b>528</b>         | <b>192</b>         | <b>480</b>         | <b>154</b>         | <b>32</b>          | <b>32</b>          | <b>1853</b>        |                    |
| <b>C. Abundancia relativa</b>                        |                    |                    |                    |                    |                    |                    |                    |                    |
|  | Mes 1 <sup>a</sup> | Mes 2 <sup>a</sup> | Mes 3 <sup>a</sup> | Mes 4 <sup>a</sup> | Mes 5 <sup>a</sup> | Mes 6 <sup>a</sup> | Mes 7 <sup>a</sup> | Total <sup>b</sup> |
| <i>Especie 1</i>                                     | 0,0054855          | 0,003840           | 0,001645           | 0,004936           | 0,001645           | 0,000548           | 0,0010971          | 0,019196           |
| <i>Especie 2</i>                                     | 0,0010971          | 0,002194           | 0,001645           | 0,0010971          | 0,002194           | 0,0010971          | 0,002742           | 0,012066           |
| <i>Especie 3</i>                                     | 0,0054855          | 0,000000           | 0,001645           | 0,003291           | 0,0010971          | 0,001645           | 0,002194           | 0,015358           |
| <i>Especie 4</i>                                     | 0,0109709          | 0,0054855          | 0,002742           | 0,004936           | 0,001645           | 0,003291           | 0,004388           | 0,033458           |
| <i>Especie 5</i>                                     | 0,0098738          | 0,0054855          | 0,007679           | 0,008776           | 0,001645           | 0,001645           | 0,002194           | 0,037298           |
| <i>Especie 6</i>                                     | 0,003840           | 0,002742           | 0,001645           | 0,004388           | 0,0010971          | 0,000000           | 0,006582           | 0,020294           |
| <i>Especie 7</i>                                     | 0,004388           | 0,002194           | 0,003840           | 0,004936           | 0,002742           | 0,002194           | 0,0010971          | 0,021391           |
| <i>Especie 8</i>                                     | 0,000548           | 0,0010971          | 0,002742           | 0,0010971          | 0,001645           | 0,000548           | 0,002194           | 0,009871           |
| <i>Especie 9</i>                                     | 0,001097           | 0,000548           | 0,004388           | 0,003291           | 0,001645           | 0,002742           | 0,002742           | 0,016453           |
| <i>Especie 10</i>                                    | 0,000548           | 0,000548           | 0,003840           | 0,000000           | 0,0010971          | 0,001645           | 0,003291           | 0,010969           |
| <b>Total<sup>c</sup></b>                             | <b>0,149621</b>    | <b>0,229166</b>    | <b>0,120833</b>    | <b>0,435064</b>    | <b>0,937500</b>    | <b>0,875000</b>    | <b>0,128395</b>    |                    |

<sup>a</sup> Es el valor de abundancia relativa por especie en cada mes (MGAR). Se obtiene al dividir el número de registros de cada especie en cada mes, entre el total de distancia recorrida por persona por hora de trabajo aplicado en todo el estudio (DxH).

<sup>b</sup> Es el valor de abundancia relativa total por especie en todo el período de estudio (MGTE). Se obtiene de la sumatoria de MGAR.

<sup>c</sup> Es el valor de abundancia relativa total de cada mes (MGSL). Se obtiene al dividir el número de registros de todas las especies obtenidos en cada mes, entre la distancia recorrida por persona por hora de trabajo aplicado en ese mes (dxh).