



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**“Área de distribución y patrones de
diversidad en murciélagos (Phyllostomidae)
con un enfoque filogenético”**

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
B I Ó L O G A
P R E S E N T A :

TANIA GARRIDO GARDUÑO



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

DIRECTORA DE TESIS:
DRA. ELLA GLORIA VÁZQUEZ DOMÍNGUEZ

2007



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

1. Datos del alumno

Garrido
Garduño
Tania
17378563
Universidad Nacional Autónoma de Mexico
Facultad de Ciencias
Biología
09826532-7

2. Datos del tutor

Dra
Ella Gloria
Vázquez
Domínguez

3. Datos del sinodal 1

Dr
Hector Takeshi
Arita
Watanabe

4. Datos sinodal 2

Biól
José Gerardo
Rodríguez
Tapia

5. Datos sinodal 3

M en C
Livia Socorro
León Paniagua

6. Datos sinodal 4

Biól
Andrés
Lira
Noriega

7. Datos del trabajo escrito

Area de distribucion y patrones de diversidad en murcielagos (Phyllostomidae) con
un enfoque filogenetico
51pp
2007

Este trabajo se realizó bajo la dirección de la Dra. Ella Vázquez Domínguez en el laboratorio de Macroecología en el Instituto de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México. Agradezco al Biól. José Gerardo Rodríguez Tapia por el apoyo técnico durante la elaboración de este trabajo.

Agradecimientos

Decir te quiero, perdóname, te perdono, te necesito y gracias, son palabras difíciles de expresar a una persona querida, y como dice Borges decir todo esto ante una tumba ya no tiene ningún sentido, por tal motivo quiero agradecer a todas las personas que han estado presentes a lo largo de mi vida para llevar a cabo una de las metas más importantes.

*A mi papá **Ricardo Garrido Villar** y a mi mamá **Berta Garduño Villegas**, por el apoyo que me han brindado durante estos 23 años de vida, por darme la oportunidad de estudiar y de desear siempre lo mejor para mi, por todo el sacrificio que han hecho para que yo y mi hermana estemos en las mejores condiciones, porque yo sé que un padre y una madre hacen por un hijo lo que sea y ustedes me lo han demostrado. Y quiero reconocer que lo que yo soy hasta este momento y lo que sea en un futuro va a ser a la gran enseñanza que me han dado.*

*Gracias a mi hermana **Yuriko Garrido** por su apoyo incondicional, por escucharme cuando tengo problemas y aconsejarme, porque además de ser mi hermana quiero que sepas que eres mi amiga.*

*A mi tutora de tesis **Ella Vázquez Domínguez** por todo el apoyo y enseñanza que me brindó durante la elaboración de esta tesis, por la inmensa paciencia que tuvo hacia mi y por ser una persona preocupada por sus alumnos, mil gracias!. Y quiero decirte, que para mi eres una excelente y admirable tutora, investigadora y compañera, el cual me inspira para seguir por este camino.*

*A **Gerardo Rodríguez**, por su sencillez, paciencia y disponibilidad de tiempo que tenía en el momento que me surgían dudas, porque además de ser miembro del jurado y compañero de laboratorio es un buen amigo.*

*A **Fabrizio Villalobos** por los comentarios realizados al escrito.*

*A mis amigos de la infancia **Omaya y Paco**, por todos estos años de amistad, por todas las aventuras que hemos tenido juntos, al igual por los momentos de tristeza y por ser tan buenos amigos.*

*A mis amigos del CCH Oriente, **Griselda, Marisol, Diana, Marcela, Laura, Iraís, Hugo, Andrés, Elizabeth, Carmen, Clara, Mar y Sol, Oscar Hernández, Daniel Echeverría, y Uriel**, por haber sido los compañeros más “ñoños”, por ser las personas que influyeron para que siguiera estudiando, además por aquellos momentos de alegría, y a ti en especial **Manuel** por ser un amigo que ha estado presente por muchos años, porque siempre hablas con sinceridad, lo cual me ha ayudado a tomar muchas de mis decisiones.*

*A mis amigos y compañeros de la carrera, especialmente a **José Ásael**, mejor conocido como “Josesito”, por ser un excelente amigo, por tu infinita paciencia y comprensión, por esa gran nobleza que tienes, por tu gran corazón, por dar todo lo que tienes sin recibir nada a cambio, por confiar siempre en mi, y por hacerme ver que mis metas las estaba logrando cuando yo tenía una*

*venda en lo ojos, gracias por ser como el hermano que nunca tuve. Mil gracias **Julietta, Nallely, Mariana Fuentes, Alejandro Valdez, Héctor y Dafne** por haber sido mis compañeros y amigos de toda la carrera, por haber compartido aquellos momentos de estrés, por aquellas salidas al campo, y por aquellos buenos momento de cotorreo. Gracias también a **Varenka, Enrique, Jack, Alicia, Abigail, Amiel, Irma, Amaranta, Mariana Vallejo, Pedro, Fernanda, Israel, Ramses, Pilar, Felipe, Tatiana, Alejandra, Rubén**, y los que no haya mencionado, por ser mis compañeros en algún momento de la carrera y haber compartido conmigo su tiempo y conocimiento.*

*Además a mis amigos que he ido conociendo en le transcurso de mi vida y que siempre me han apoyado con palabras de aliento como: “tu puedes”, “échale ganas”, “no te desanimas” “animo”: **Roberto Escorcía, Betty, Alejandro Villada, Magali, Mario Contreras, Olga y Rafa, Israel Cortes, Pablo, Mario Uriarte, Oscar Daza, Rosita, Lizet, Pedro Martínez, Nadia, José Juan (“mi couch”)** y a ti **Victor Balderrama**, porque nunca voy a olvidar la gran ayuda que me diste con tu asesoramiento en matemáticas. A ti **tocaya**, porque pienso que llegaste en el momento adecuado para que me llenaras de chispa, y continuar con gran entusiasmo por el camino de la biología, porque hiciste que me diera cuenta lo importante que es hacer lo que te gusta y luchar siempre por lo que quieres a pesar de las adversidades.*

A mis profesores de la primaria, secundaria, CCH y de la Faculta de Ciencias que han sido muy importantes durante mi formación académica, aunque se que muchos ya no me recuerdan y otros ya no están en esta vida.

A mis abuelitos(as), tíos(as), por estar presentes desde mi infancia, apoyándome con sus consejos para que yo de mis pasos correctamente, y porque se que cuento con ustedes a pesar de los problemas, a mis primos(as), por todos los bellos momento de juego que tuvimos en la infancia y aquellas aventuras ahora de jóvenes, espero que estas continúen, a pesar de los cambios que hemos tenido en nuestras vidas.

*Finalmente a la **UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**, ya que es una institución de excelencia académica y ha permitido que recibiera una formación académica excelente a través de mis profesores.*

Por mi raza hablará el espíritu

“!!! México, Pumas, Universidad; Goya, Goya.....Universidad!!!

“Si yo hablara todas las lenguas de los hombres y de los ángeles, y me faltara el amor, no sería más que bronce que resuena y campana que toca. Si yo tuviera el don de la profecía, conociendo las cosas secretas con toda clase de conocimientos, y tuviera tanta fe como para trasladar los montes, pero me faltara amor, nada soy. Si reparto todo lo que poseo a los pobres y si entrego hasta mi propio cuerpo, pero no por amor, sino para recibir alabanzas, de nada me sirve.

El amor es paciente, servicial y sin envidia. No quiere aparentar ni se hace el importante. No actúa con bajeza, ni busca su propio interés. El amor no se deja llevar por la ira, sino que olvida las ofensas y perdona. Nunca se alegra de algo injusto y siempre le agrada la verdad. El amor disculpa todo; todo lo cree, todo lo espera y todo lo soporta.”

1 Corintios 13:1-7

*“Produce una inmensa tristeza pensar que la naturaleza
habla mientras el género humano no escucha.”*

Victor Hugo

ÍNDICE

RESUMEN	<i>i</i>
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1 BIODIVERSIDAD	1
1.2 MACROECOLOGÍA Y PATRONES DE DIVERSIDAD	1
1.2.1 Gradiente latitudinal de riqueza de especies	2
1.2.2 Gradiente altitudinal	3
1.2.3 Gradiente longitudinal	3
1.2.4 Gradiente de profundidad	3
1.2.5 Distribución de frecuencias	4
1.2.5.1 Tamaño corporal	4
1.2.5.1 Área de distribución	4
1.2.6 Relación tamaño de área – tamaño corporal	4
1.2.7 Tamaño de área y latitud (Efecto Rapoport)	5
1.2.8 Tamaño corporal y latitud (Regla de Bergmann)	5
1.2.9 Especificidad ecológica	5
1.3 PATRONES EN MAMÍFEROS	6
1.4 MÉTODOS DE CONTRASTES FILOGENÉTICOS	7
1.5 QUIROPTEROS	8
1.5.1 Familia Phyllostomidae	8
2. OBJETIVOS	9
2.1 Objetivo general	9
2.2 Objetivos específicos	9
3. MATERIAL Y MÉTODO	10
3.1 Área de distribución	10
3.2 Tamaño corporal y especificidad ecológica	13
3.3 Análisis	14
3.4 Análisis filogenético	15

4. RESULTADOS	17
4.1 Patrón latitudinal de riqueza	17
4.2 Distribución de frecuencias (tamaño corporal y área de distribución)	18
4.3 Especificidad ecológica	22
4.4 Área de ocurrencia-Extensión latitudinal	23
4.5 Relación área-masa	23
4.6 Efecto Rapoport	24
4.7 Regla Bergmann	27
4.8 Especificidad ecológica-Latitud	27
4.9 Control filogenético	29
5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	30
6. REFERENCIAS	36
7. ANEXOS	43

RESUMEN

El estudio de diferentes patrones macroecológicos ha sido continuo en las últimas décadas; se han evaluado, entre otros patrones, la distribución de frecuencias del tamaño corporal y del área de distribución, el gradiente latitudinal de riqueza de especies, la relación del tamaño de área de distribución y el tamaño corporal, el efecto Rapoport, que se refiere al incremento del tamaño de área hacia latitudes mayores y la regla de Bergmann, que implica la existencia de tamaños corporales más pequeños hacia latitudes menores. Para resolver la no independencia de los datos en los análisis de patrones macroecológicos, se han propuesto diferentes métodos estadísticos en un contexto filogenético. Así, en este estudio evalué si estos patrones cambian o se mantienen, al realizarlos bajo un control filogenético. Para ello trabajé con la familia Phyllostomidae y consideré cuatro atributos para cada una de las 116 especies estudiadas: el área de distribución estimada como extensión latitudinal y como área de ocurrencia, ello para evaluar si existían diferencias en los patrones dadas por el tipo de medición; otros dos atributos fueron la masa corporal y la especificidad ecológica medida como dieta. Para el análisis comparativo utilicé el método de regresión de mínimos cuadrados generalizada (PGLS por sus siglas en inglés), con el programa COMPARE. Los resultados mostraron mayor diversidad hacia los trópicos (el patrón latitudinal de riqueza). La distribución de frecuencias de tamaño corporal tuvo un sesgo a la derecha y la de tamaño de área no presentó ningún patrón al utilizar extensión latitudinal, pero sí un sesgo a la derecha con el área de ocurrencia. Hacia los trópicos se observó desde una hasta cinco dietas, aunque el patrón no fue significativo. El efecto Rapoport fue altamente significativo aunque, contrario a lo esperado, la relación fue negativa, mientras que la regla de Bergmann no fue significativa. No hubo relación entre el área (con ninguna de las dos medidas) y la masa. Al considerar la filogenia, el patrón de la regla Rapoport se mantuvo (negativo y significativo) y la señal filogenética (α) indicó que esta relación es independiente de la filogenia (para las dos formas de medir el área); asimismo, la relación entre la latitud y la masa sí fue significativa, asociada a un modelo Browniano de evolución (al azar); finalmente, respecto a la especialización ecológica, la relación fue negativa y significativa, la cual fue dependiente de la filogenia. Por lo tanto, se concluye que algunos patrones como el efecto Rapoport difieren de lo esperado, que la distribución de frecuencias varía de acuerdo con el tipo de medición del tamaño de área, y que la significancia de los patrones evaluados cambia al considerar la no-independencia de los datos, lo que corrobora la importancia de incorporar estos métodos en los análisis de patrones de diversidad y macroecológicos.

“Área de distribución y patrones de diversidad en murciélagos (Phyllostomidae) con un enfoque filogenético”

1. INTRODUCCIÓN

1.1 BIODIVERSIDAD

La diversidad biológica o biodiversidad es la variedad de vida que se encuentra distribuida en todo el planeta (Gaston, 2000), como resultado de procesos evolutivos que se manifiestan en la existencia de los diferentes seres vivos.

Cuando se habla de la variedad de formas de vida se incluye a todos los organismos acuáticos y terrestres, los complejos ecológicos de los que forman parte, así como la diversidad dentro de cada especie, entre las especies y de los ecosistemas (Neyra y Durand, 1998; Magurran, 2003). Así podemos decir que la diversidad se expresa de diferentes formas, donde se pueden distinguir los tres elementos principales propuestos por Harper y Hawksworth (1995), que son la diversidad ecológica (biomas, bioregiones, paisajes, ecosistemas, hábitat, nichos, poblaciones), diversidad genética (poblaciones, individuos, cromosomas, genes, nucleótidos) y diversidad de organismos (reino, phyla, familias, géneros, especies, subespecies, poblaciones e individuos). Sin embargo, éstos no se pueden ver como unidades independientes, ya que en conjunto representan la organización de la vida (Gaston y Spicer, 1998).

Desafortunadamente, en la actualidad las actividades humanas, entre otros procesos, están acelerando la pérdida de la diversidad biológica, lo que ha motivado la preocupación por su estudio. Por varias décadas ya, diferentes investigadores han analizado y buscado explicaciones a los factores que determinan la diversidad biológica, evaluando para ello diferentes patrones espaciales y temporales.

1.2 MACROECOLOGÍA Y PATRONES DE DIVERSIDAD

Las especies pueden vivir en ciertas regiones y en otras estar ausentes, es decir, tienen una distribución característica, la cual tiene ciertos límites determinados por los requerimientos para su sobrevivencia, las interacciones interespecíficas e intraespecíficas y las características físicas del ambiente (Brown, 1988; 2003; Brown y Maurer, 1989). Sin embargo, se ha encontrado que las distribuciones no siempre corresponden a las características físicas del ambiente, ya que

“ambientes similares en continentes diferentes frecuentemente contienen especies sorprendentemente diferentes, por lo que se deduce que los patrones de diversidad son resultado de la variedad de procesos evolutivos, eventos históricos y circunstancias geográficas” (Schluter y Ricklefs, 1993).

Entonces, ¿qué es un patrón? Patrones son las relaciones que se observan en la naturaleza repetida y constantemente (Wiens, 1989), circular tautológico que ha motivado el estudio de los patrones de diversidad y macroecológicos, así como los procesos e hipótesis para dar una explicación a dichos patrones. Se han descrito varios patrones de diversidad, donde se correlaciona la variación gradual del número de especies con las características del ambiente (latitud, longitud, altitud, aridez, salinidad, aislamiento, profundidad, productividad, etc.), denominados también como gradientes de diversidad (Brown, 1988).

La macroecología inicialmente se definió como la división de los recursos (alimento y espacio) entre las especies a lo largo de escalas espaciales y temporales, y surgió en 1989 con Brown y Maurer. Más tarde Brown, en su libro *Macroecología* (Brown, 2003), define la macroecología “como una manera de estudiar las relaciones entre organismos y su ambiente, que implica caracterizar y explicar los patrones estadísticos de abundancia, distribución y diversidad”, a escalas espaciales regionales o globales y a una escala temporal amplia.

El objeto de estudio de la macroecología son los ensamblajes de especies como el conjunto de especies que existen a nivel regional y continental (Arita y Rodríguez, 2001). Las variables básicas de estudio son el tamaño corporal promedio de las especies, el número de especies y las áreas de distribución de las mismas (Jaksic, 2001; Brown, 2003); dichas variables generalmente están correlacionadas (Gaston y Blackburn, 1996b) y muestran diferentes patrones o gradientes como los que se explican a continuación.

1.2.1 El gradiente latitudinal de riqueza de especies

La riqueza es uno de los componentes básicos de la diversidad (Begon *et al.*, 1999) y se refiere al número de especies observadas o estimadas que hay en un área determinada (Gaston y Blackburn, 2000; Rodríguez y Vázquez-Domínguez, 2003).

El gradiente latitudinal de riqueza ha sido uno de los patrones más estudiados, y consiste en que el número de especies es menor en los polos y se va incrementando hacia las zonas tropicales (Fischer, 1959; Begon *et al.*, 1999). Un ejemplo son los mamíferos como grupo, que exhiben un gradiente latitudinal significativo dado que el número de especies es mayor hacia los trópicos (Huston, 1994; Kaufman, 1995). Sin embargo, no todos los grupos siguen dicha tendencia, sino que hay algunas taxa que sólo se encuentran en zonas tropicales, como las almejas gigantes del Índico-Pacífico (Begon *et al.*, 1999).

Entender este gradiente de diversidad es difícil porque hay muchos factores que pueden estar relacionados, como la temperatura, la precipitación, la productividad neta primaria y la historia geológica, entre otros (Huston, 1994; Cardillo, 2002). Una de las explicaciones propuestas más antiguas es la de Fischer (1959), quien concluye que este gradiente probablemente se debe a que hay una mayor diversificación en los trópicos que en las latitudes altas, resultado de una mayor estabilidad ambiental. También se ha propuesto que esto es debido al proceso de diversificación (especiación menos extinción) en las zonas tropicales (Cardillo, 1999; 2002; Vablosky *et al.*, 2006); otras explicaciones son la hipótesis del tamaño corporal, las historias de vida, selección sexual, factores ecológicos y el área de distribución (Stuart-Fox y Owens, 2003).

1.2.2 Gradiente altitudinal

Es un gradiente que tiene importancia en especies terrestres y ha sido relevante sobre todo a escalas pequeñas (Gaston, 1996b). El gradiente consiste en que hay una disminución de especies de menor a mayor altitud, como es el caso de los murciélagos de los Andes (Graham, 1983); para roedores, por ejemplo, se ha observado un pico de diversidad en altitudes intermedias (Mena y Vázquez-Domínguez, 2005).

Se han propuesto algunas explicaciones para este gradiente, por ejemplo factores ecológicos como el clima, la productividad y heterogeneidad del ambiente, así como factores históricos como la dispersión, extinción y especiación (Graham, 1983; Sánchez-Cordero, 2001; Mena y Vázquez-Domínguez, 2005).

1.2.3 Gradiente longitudinal

Ha sido uno de los patrones menos estudiados, y se ha observado preferentemente para los mamíferos de América del Norte, porque está asociado a la topografía y la longitud (Pagel *et al.*, 1991). Simpson (1964) encontró que la mayor diversidad de mamíferos estaba en áreas con alto relieve topográfico, que correspondía a las regiones del oeste de América del Norte.

1.2.4 Gradiente de profundidad

En ambientes acuáticos la diversidad tiende a disminuir con la profundidad, generalmente asociado con temperatura, presión y cantidad de luz (Brown, 1988; Begon *et al.*, 1999). Sin embargo, se ha reportado que en zonas bentónicas y pelágicas el pico de diversidad se encuentra en profundidades intermedias (Gaston, 1996b).

1.2.5 Distribución de frecuencias

1.2.5.1 Tamaño corporal

Varios estudios han reportado que las especies de tamaño pequeño tienden a ser más comunes que las especies de tamaño grande, generando una distribución de frecuencias con sesgo a la derecha, aún a escalas logarítmicas. También se ha encontrado que la distribución de categorías puede ser uniforme (cuando se toman en cuenta escalas locales), o que hay un sesgo a la izquierda, es decir, hay un mayor número de especies grandes que de pequeñas (Hutchinson y MacArthur, 1959; Brown y Nicoletto, 1991; Blackburn y Gaston, 1994; 1998b; Brown, 2003; Arita y Figueroa, 1999; Gaston, 2000; Arita y Rodríguez, 2001).

1.2.5.2 Área de distribución

La distribución de frecuencias del tamaño de área muestra un sesgo a la derecha, esto quiere decir que muchas especies tienen áreas de distribución pequeñas y muy pocas especies tamaños grandes (Brown *et al.*, 1996). Al transformar a logaritmo se obtiene una típica distribución log-normal a escalas espaciales grandes, mientras que si es a una escala menor la distribución tiende a ser bimodal (Gaston y Blackburn, 1996a).

1.2.6 Relación tamaño de área-tamaño corporal

El tamaño corporal ha sido muy estudiado porque está relacionado con una gran variedad de características fisiológicas, ecológicas y evolutivas (Marquet y Cofré, 1999; Arita y Rodríguez, 2001). A una escala macroecológica, el tamaño corporal de los ensamblajes de especies está principalmente correlacionado con la abundancia y el área de distribución (Arita y Figueroa, 1999). Se ha descrito una relación lineal entre el tamaño del área y el tamaño corporal: el área de distribución es mayor conforme es más grande el tamaño corporal (Brown y Maurer, 1987; Brown *et al.*, 1996; Gaston y Blackburn, 1996a; Blackburn y Gaston, 1998a; Murray *et al.*, 1998; Reed, 2003).

En este patrón es importante considerar la escala, pues a escalas globales (regionales) se ha encontrado una relación positiva entre el área y la masa, mientras que a escalas menores (locales) ésta es positiva o negativa. Esto es, a escalas mayores las especies grandes tienden a tener, en promedio, un área de distribución mayor, y a escalas menores las especies grandes pueden tener áreas de distribución tanto pequeñas como grandes (Blackburn y Gaston, 1998a).

Se ha sugerido que este patrón refleja las características metabólicas de las especies, ya que las especies de tamaño corporal grande requieren de mayor energía y por lo tanto áreas de distribución más amplias; por otro lado las especies pequeñas tienen requerimientos energéticos

altos, por lo que se ubican en hábitat específicos con áreas de distribución más pequeñas (Brown, 2003).

1.2.7 Tamaño de área y latitud (Efecto Rapoport)

George C. Stevens en 1989 observó una relación positiva entre la latitud y el tamaño del área de distribución de las especies, que consiste en que el área es mayor hacia las latitudes altas, a lo cual llamó regla Rapoport por E. Rapoport (1975), quien describió el patrón para subespecies de mamíferos. Este patrón ha llamado la atención principalmente para entender el patrón latitudinal de riqueza de especies (Gaston *et al.*, 1998). Otros estudios han reportado que las áreas de distribución pequeñas están en las zonas tropicales, lo que implica que las regiones con áreas pequeñas son las regiones con mayor diversidad (Brown *et al.*, 1996).

El efecto Rapoport ha sido muy debatido ya que se argumenta que su aplicación es limitada (Gaston *et al.*, 1998), puesto que sólo algunos taxa lo presentan y aplica sólo a ciertas regiones, principalmente en América del Norte. Por tal motivo se nombró efecto Rapoport, porque la relación varía y no es estrictamente una regla (Harcourt, 2000).

1.2.8 Tamaño corporal y latitud (Regla de Bergmann)

“Especies de tamaño grande viven en el norte y especies de tamaño pequeño viven hacia el sur” es una observación que publicó Carl Bergmann en 1847, para animales homeotermos. Más tarde la regla de Bergmann fue propuesta para dar explicación a la variación que hay entre el tamaño corporal y el incremento de la latitud (Blackburn y Bradford, 2004). En otras palabras, esto quiere decir que a mayor latitud, mayor va ser el tamaño de las especies y menor hacia los trópicos.

Lo mismo que el efecto Rapoport, la regla de Bergmann es todavía muy debatida (Ashton *et al.*, 2000; Meiri y Dayan, 2003), y también se han propuesto diferentes mecanismos para su explicación (Blackburn *et al.*, 1999; Blackburn y Bradford, 2004).

1.2.9 Especificidad ecológica

La especificidad ecológica ha sido descrita, como patrón de diversidad, en muy pocos trabajos (Hutchinson y MacArthur, 1959; Cardillo, 2002). La especificidad ecológica implica que las especies tropicales utilizan, por ejemplo, un menor número de tipos de hábitat y de dietas; esta idea está asociada al hecho de que la especialización o restricción del nicho ecológico aumenta la riqueza de especies en los trópicos, porque permite mayor coexistencia (Hutchinson, 1959; Hutchinson y MacArthur, 1959). Si se evalúa este patrón latitudinalmente, se esperaría observar un mayor número de dietas diferentes en los trópicos, y un número mucho menor en las zonas templadas, dado que en los trópicos hay más especies y cada una tiene un tipo de dieta particular.

1.3 PATRONES EN MAMÍFEROS

El estudio de patrones de diversidad y macroecológicos han tenido gran auge en los últimos años, por lo que el número de estudios se ha incrementado en los diferentes taxa y a diferentes escalas. Sin embargo, aunque se han hecho diferentes estudios para el grupo de los mamíferos, los patrones se han analizado básicamente a nivel de clase y orden, y pocos son los que se han realizado a nivel de familia o género. Algunos de los trabajos que se han realizado son (Cuadro 1):

Cuadro 1. Estudios publicados sobre patrones macroecológicos en los mamíferos.

Taxón	Patrón	Referencia
Mamíferos de Norteamérica	<ul style="list-style-type: none"> Hay un incremento en la densidad de las especies de mamíferos del norte hacia el sur. 	Simpson, 1964
Mamíferos de Norteamérica	<ul style="list-style-type: none"> En latitudes más norteñas las especies tienen una mayor área de distribución que las más sureñas. Las especies y subespecies microendémicas no se encuentran distribuidas al azar sino que muestran claras preferencias por las latitudes bajas. 	Rapoport, 1975
Mamíferos de Norteamérica	<ul style="list-style-type: none"> En la distribución de frecuencias del tamaño del área de distribución hay un fuerte sesgo a la derecha en murciélagos, insectívoros y lagomorfos, y es menor en carnívoros y artiodáctilos. Tamaño de área mayor hacia latitudes altas Mayor número de especies hacia el oeste y sur. 	Pagel <i>et al.</i> , 1991
Mamíferos de América del Sur	<ul style="list-style-type: none"> Los murciélagos, así como los mamíferos terrestres como un solo grupo (e.g., orden), presentan el efecto Rapoport. Cuando se separa a los mamíferos terrestres en grupos, sólo los carnívoros y los primates presentan el efecto Rapoport. Los roedores no presentan efecto Rapoport, pero la distribución de frecuencias del tamaño del área está sesgada a la derecha. El pico de riqueza para cada grupo se presenta a diferentes latitudes; para carnívoros y primates que presentaron el efecto Rapoport, está en el Ecuador. 	Ruggiero, 1994
Mamíferos de México	<ul style="list-style-type: none"> En mamíferos no voladores hay una relación positiva entre el tamaño del área y la masa. En los murciélagos no hay una relación entre el tamaño del área y la masa. 	Arita <i>et al.</i> , 1997

Mamíferos	<ul style="list-style-type: none"> • Distribución de frecuencias de la masa de los mamíferos altamente sesgada a la derecha. • También hay una distribución sesgada a la derecha cuando se consideran por separado a los mamíferos marinos, aéreos y terrestres. 	Blackburn y Gaston 1998b
Primates africanos	<ul style="list-style-type: none"> • La riqueza de especies disminuye con el incremento de la latitud hacia el norte y sur del Ecuador, por lo tanto la riqueza está concentrada en el Ecuador. • Hay un incremento del tamaño del área, hábitat y dieta a latitudes altas. • Hay efecto Rapoport. 	Eeley y Foley, 1999
Mamíferos tropicales: Primates	<ul style="list-style-type: none"> • El efecto Rapoport se observa en los primates de África y Asia, pero no en América del Sur. 	Harcourt, 2000
Mamíferos de Norteamérica	<ul style="list-style-type: none"> • El tamaño corporal tiende a incrementarse hacia el norte y al oeste, concluyen que hay regla de Bergmann. 	Blackburn y Bradford, 2004
Marsupiales Neotropicales	<ul style="list-style-type: none"> • Hay una relación positiva entre el tamaño corporal y el tamaño del área. • No se presenta la regla de Bergmann. • No hay efecto Rapoport. 	Olifiers <i>et al.</i> , 2004
Mamíferos de Europa	<ul style="list-style-type: none"> • En los mamíferos de Europa se presenta la regla Bergmann desde latitudes intermedias hacia latitudes altas. • Se observa un patrón similar cuando se considera a los mamíferos como carnívoros, omnívoros y herbívoros. 	Rodríguez <i>et al.</i> , 2006

1.4 MÉTODO DE CONTRASTES FILOGENÉTICOS

El método de contrastes filogenéticos, o control filogenético, es crucial para la interpretación de resultados de estudios comparativos y también para el estudio de patrones macroecológicos (Gaston y Blackburn, 1996b).

Se han propuesto algunos métodos estadísticos para analizar datos comparativos en el contexto filogenético; dichos métodos están dirigidos a resolver el problema que surge al comparar datos (caracteres) entre especies, sobre todo de especies filogenéticamente relacionadas, dado que los datos no son estadísticamente independientes. La no independencia está dada porque las especies están cercanamente relacionadas ya que comparten un ancestro común (Kaufman, 1995; Martins y Hansen, 1997; Olifiers *et al.*, 2004).

El método comparativo filogenético ha sido utilizado para evaluar las relaciones que pueda haber entre dos variables, sobre todo caracteres de historia de vida, entre variables diversas y el

ambiente, así como para estimar la velocidad de evolución de un fenotipo y el estado ancestral de un carácter (Martins y Hansen, 1997).

1.5 QUIRÓPTEROS

Los murciélagos son el segundo grupo más diverso de los mamíferos después de los roedores. Existen aproximadamente 925 especies agrupadas en 17 familias, tienen una distribución muy amplia a nivel mundial, a excepción de las zonas polares y zonas muy altas de las montañas (Ceballos y Oliva, 2005).

Los quirópteros se caracterizan por ser el único grupo de mamíferos con la capacidad de volar y guiarse principalmente por medio de ecolocalización; estas dos características han permitido a los murciélagos ocupar, por la noche, variados nichos ecológicos (Vaughan, 1988).

1.5.1 Familia Phyllostomidae

La familia Phyllostomidae es una de las familias más diversas de murciélagos y endémica del continente Americano. Existen alrededor de 158 especies (Simmons, 2005) en 49 géneros. Estos murciélagos son tropicales y reciben el nombre de murciélago de hoja nasal, debido a la notoria estructura en forma de hoja que suelen presentar en la nariz.

Se cree que los filostómidos evolucionaron de un murciélago insectívoro; actualmente presentan una gran variación estructural relacionada con la alta diversidad de hábitos alimenticios (Altringham, 2001). También presentan variedad de tamaños, ya que se pueden encontrar especies muy pequeñas como *Micronycteris megalotis* (5 g) hasta la más grande de la familia, *Vampyrum spectrum* (185 g). Los filostómidos habitan en cuevas, árboles, construcciones o en madrigueras de otros animales, y a menudo comparten el hábitat con otras especies de murciélagos (Vaughan, 1988).

CAPÍTULO 1

2. OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Evaluar diferentes patrones de diversidad y macroecológicos en los murciélagos de la familia Phyllostomidae, considerando la relación entre la latitud y características biológicas intrínsecas de las especies, y aplicando un método de contrastes filogenéticamente independientes.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Evaluar el patrón latitudinal de riqueza de especies
- Analizar la distribución de frecuencias de la masa corporal, el área de distribución y el tipo de dieta.
- Analizar la correlación entre la latitud y el tamaño de área de distribución (Efecto Rapoport), la masa corporal (Regla de Bergmann) y el tipo de dieta (Especificidad ecológica).
- Evaluar la relación entre la masa corporal y el área de distribución.
- Evaluar los patrones estudiados utilizando un método de control filogenético.

CAPÍTULO 2

3. MATERIAL Y MÉTODO

Utilicé la filogenia de la Familia Phyllostomidae reportada en el superárbol de los quirópteros, recientemente construido por Jones *et al.* (2002). Excluí las especies insulares y de las que no pude obtener información de masa o hábito, debido a que no existe ningún registro bibliográfico, así como de las especies cuya área de distribución no se encontraba reportada en la página de NatureServe (<http://www.natureserve.org>), en la cual se basaron mis datos de tamaño de área. Así, trabajé con un total de 116 especies distribuidas en el continente Americano, de las 145 que hay reportadas en la filogenia (Fig. 1).

3.1 Área de distribución

El área de distribución ha sido considerada como un atributo heredable, en el sentido amplio de la palabra, de acuerdo con Gaston (1991, 1994, 1996a). Hay varias formas de medir el área de distribución, entre las cuales están el área de ocupancia (el área donde exacta y exclusivamente se encuentra la especie), el área de ocurrencia (el área máxima donde está la especie, incluyendo huecos y discontinuidades) y la extensión latitudinal (distancia lineal entre los dos puntos latitudinales extremos de la distribución de una especie) (Gaston, 1994; 1996a). En este trabajo consideré dos estimaciones del tamaño del área: 1) área de ocurrencia (AO; km²) y 2) extensión latitudinal (EL; km).

Para calcular el área de ocurrencia obtuve primero los mapas con las áreas de distribución de cada una de las especies; esta información la obtuve de la red (NatureServe <http://www.natureserve.org/>). Posteriormente utilicé el Sistema de Información Geográfica (SIG) ArcView 3.2, para realizar las intersecciones entre los mapas que contenían las áreas de distribución con el mapa del continente Americano, dividido en cuadros de 0.5° de latitud por 0.5° de longitud. Después recalulé cada una de las áreas, dado que todos los cuadros tendrían un área de 2500 km² aproximadamente, lo cual no considera la forma del contorno del continente; para ello utilicé una proyección cilíndrica de área igual. Con esta proyección el tamaño calculado del área del continente Americano fue de 39,833,686.91 km², valor que es más cercano al valor real de 41,839,720 km² (esta cifra es resultado de la substracción de la superficie total del continente Americano [42,142,000 km²] y de la sumas de las extensiones territoriales de las islas [288,320km²]), que excluí para la estimación del tamaño del área de cada una de las especies. La superficie de cada una de las islas y del continente las consulté en el HRW Atlas Mundial

(http://go.hrw.com/atlas/span_hm/world.htm). El área recalculada permitió obtener una tabla con las áreas de cada uno de los cuadros en km²; estas tablas las exporté a hojas de cálculo de Excel, para realizar la suma de cada una de los cuadros y así obtener el área de ocurrencia total en km² de cada especie.

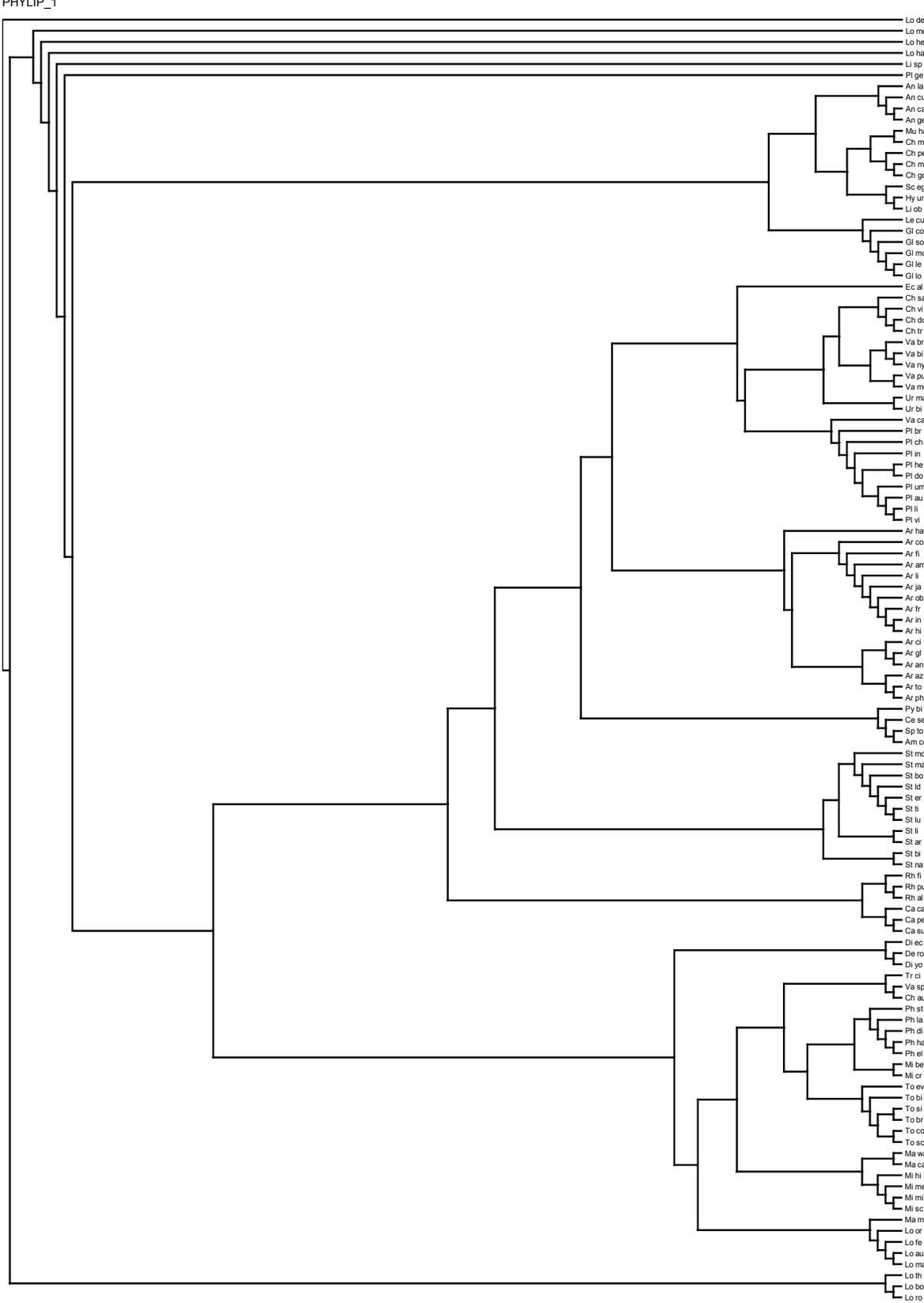


Figura 1. Filogenia resuelta que incluye 116 especies de la familia Phyllostomidae (modificada de Jones *et al.*, 2002), que se utilizó para el análisis de contrastes independientes. A la derecha se muestra el nombre de las especies abreviado, las dos primeras letras del género seguidas de las dos primeras letras de la especie (ver Anexo II).

La extensión latitudinal la calculé considerando el extremo latitudinal norte y el extremo sur, independientemente del hemisferio, y obtuve la distancia lineal en grados; si ambos extremos se localizaban en el Hemisferio Norte o sur se restaban, si un punto se encontraba en el Hemisferio Norte y otro en el sur se sumaban. Posteriormente multipliqué por una distancia de 111.11 km, dado que la distancia correspondiente al desplazamiento de un grado de latitud es (Arita comunicación personal):

$$d_{1^\circ} = \pi R / 180 = 111.11 \text{ km}$$

donde R es el radio de la Tierra.

Para obtener una variable de latitud, utilicé el punto medio latitudinal. Éste lo estimé tomando como medida la extensión latitudinal de cada especie. Si la extensión latitudinal ocupaba sólo un hemisferio, estimé la diferencia entre el valor extremo norte y valor extremo sur; ese valor lo dividí entre dos, y lo resté de la latitud extrema norte. Si la extensión latitudinal ocupaba los dos hemisferios, sumé los valores extremos absolutos, los dividí entre dos y lo resté de la latitud extrema norte. Con ello obtuve el punto medio exacto de la extensión latitudinal de cada especie.

3.2 Tamaño corporal y especificidad ecológica

El tamaño corporal puede ser medido de diferentes formas; la masa es una medida universalmente comparable y fácil de obtener de diferentes fuentes, aunque esta medida varía a través del tiempo ya que depende de factores como: las estaciones del año, las condiciones de reproducción y la historia individual del taxón (Gaston, 2000). La especificidad ecológica, lo mismo que la masa, se puede determinar con base en diferentes atributos de las especies; en este trabajo utilicé la dieta.

Para obtener los datos de masa y dieta realicé una búsqueda bibliográfica exhaustiva (ver Anexo II), así como la consulta de la base de datos de los mamíferos terrestres de Norteamérica (Arita y Rodríguez, 2004), disponible en <http://www.conabio.gob.mx>. Con esta información hice una base de datos específica para los filostómidos (Anexos 1 y 2).

Para la masa corporal consideré la media del macho adulto en gramos; algunas fuentes no especificaban el sexo, por lo tanto consideré el valor tal como se reportaba. En el caso de especies como *Choeroniscus periosus*, *Lonchophylla bokermanni*, *Lonchophylla dekeyseri*, *Lonchophylla hesperia* y *Platyrrhinus chocoensis*, para las que fue imposible encontrar la masa, esta la inferí por medio de una regresión lineal por subfamilia, considerando la masa y la medida promedio del antebrazo reportada en fuentes bibliográficas para cada una de las especies faltantes.

Las dietas las determiné de acuerdo con el tipo de alimentación que tienen los filostómidos; las categorías que manejé fueron las siguientes: Frugívoro (Fr), Insectívoro (I), Nectarívoro (N), Polinívoro (Po), Sanguinívoro (S), Omnívoro (O), además de 12 combinaciones de estas

categorías principales, considerando que la primera dieta es la más común (e.g., FrPo). En la categoría de omnívoro incluí especies con cuatro y cinco tipos de dieta (FrNPoI, NPoFrl, ICFrNPo). Estas categorías las utilicé para estimar la distribución de frecuencias; sin embargo, para el análisis latitudinal (con y sin control filogenético) consideré como tipos de dietas diferentes por especie (de 1 a 5: Fr, I, N, Po, S).

3.3 Análisis

La distribución de frecuencias del tamaño del área de distribución y de masa corporal, así como las gráficas de los patrones, las realicé en Excel.

Para determinar cada una de las categorías (o intervalos de clase, k), utilicé la fórmula llamada regla de Sturges (Daniel, 1985):

$$k = 1 + 3.322 (\log n)$$

donde n es el número de datos

Y para el tamaño de las categorías la fórmula:

$$w = R / K$$

donde R es el intervalo de la diferencia entre el valor más alto y el más bajo de la variable medida.

Los diferentes patrones los evalué considerando las dos medidas del tamaño de área; extensión latitudinal y área de ocurrencia. Asimismo, utilicé el valor absoluto y el valor logarítmico base 2 del tamaño del área y del tamaño corporal.

Los patrones que evalué fueron el latitudinal de riqueza, la correlación entre latitud y tamaño de área (efecto Rapoport), latitud y masa (regla de Bergmann) y latitud y dieta, utilizando la latitud medida como punto medio. También evalué la relación entre el tamaño del área y el tamaño corporal y la relación entre las dos medidas de tamaño de área.

Los análisis de resultados los llevé al cabo con el programa Statistica versión 6.0, utilizando una prueba de normalidad de Pearson y, para evaluar la asimetría de la distribución de frecuencias, la prueba de sesgo de Shapiro-Wilk (Zar, 1998). Donde los datos no presentaron normalidad utilicé estadística no paramétrica (correlaciones de Spearman).

3.4 Análisis filogenético

Utilicé la filogenia original de la familia Phyllostomidae publicada por Jones *et al.* (2002) y disponible en TreeBase (<http://www.treebase.org/treebase/>). Realicé algunas modificaciones a la filogenia ya que eliminé las especies de las que no se tenía registro bibliográfico de área de distribución o que eran insulares (29 especies). Con la matriz modificada reconstruí la filogenia en PAUP 4.0bp. Los métodos para esta nueva construcción fueron: el de parsimonia, con una búsqueda heurística y con los parámetros “default” implementados en PAUP.

El análisis de control filogenético lo basé en el uso de regresión de mínimos cuadrados generalizada (PGLS por sus siglas en inglés; Phylogenetic generalized least-squares regression) de Martins y Hansen (1997). Este método es considerado como una extensión del método comparativo de Felsenstein (1985). Un solo parámetro, α , que toma valores entre 1.0 y 15.5 representa la magnitud de la limitación evolutiva que está actuando sobre un fenotipo. Cuando el valor de α es cercano a uno, el método se aproxima a contrastes independientes de Felsenstein, relacionado con un modelo de evolución Browniano; si el valor es intermedio indica que está actuando una fuerza evolutiva tal como selección direccional; y los valores altos indican que la variación es independiente de la filogenia. El análisis lo realicé con el programa COMPARE v4.6b (Martins, 2004) disponible en <http://.indiana.edu/martins/compare/>.

Para correr el programa COMPARE utilicé la filogenia en notación parentética, que se define como “la representación de un cladograma mediante paréntesis” (Morrone *et al.*, 2004). Dicha filogenia debe de estar completamente resuelta y debe incluir la distancia de cada una de las ramas. La filogenia de la familia Phyllostomidae presentó varias politomías, a pesar de las modificaciones realizadas; dichas politomías las transformé manualmente en pequeñas bifurcaciones con la ayuda del programa TreeView v1.6.6, agregando a la rama una distancia de 0.0000001 (Anexo 3).

En el programa COMPARE es necesario introducir el nombre de las especies así como cada una de las variables que se van a comparar (variables dependientes). El nombre de las especies lo denoté con cinco caracteres (Am_ce) (Anexo 2), y los atributos que consideré fueron masa, área de ocurrencia y extensión latitudinal con y sin logaritmo base 2; para la dieta utilicé el número de dietas que presentó cada especie. La variable independiente, en este caso, fue la latitud. A cada uno de los valores le añadí una desviación estándar de cero en paréntesis triangulares <0.0>, ya que es requisito del programa. Para estimar la significancia de las regresiones obtenidas con COMPARE utilicé una prueba de t, de la siguiente forma:

$$t = \beta / ES$$

donde β es el valor de la pendiente de la regresión y ES el error estándar de la pendiente, con n-1 grados de libertad, siendo n el número de datos analizados (116).

Para la construcción del mapa de riqueza utilicé las tablas con el área de distribución recalculada que se exportaron a Excel, para luego exportarlas a Access y posteriormente a ArcView 3.2. Hice también una gráfica que muestra la distribución de la extensión latitudinal de cada especie, realizada a mano, considerando los extremos norte y sur de latitud (*sensu* Mena y Vázquez-Domínguez, 2005).

CAPÍTULO 3

4. RESULTADOS

4.1 Patrón latitudinal de riqueza

En la figura 2 se muestra que la riqueza de especies de los filostómidos en el continente Americano se incrementó hacia la zona intertropical (coloración más oscura) y hacia Sudamérica, cubriendo aproximadamente países como Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú y el norte de Brasil.

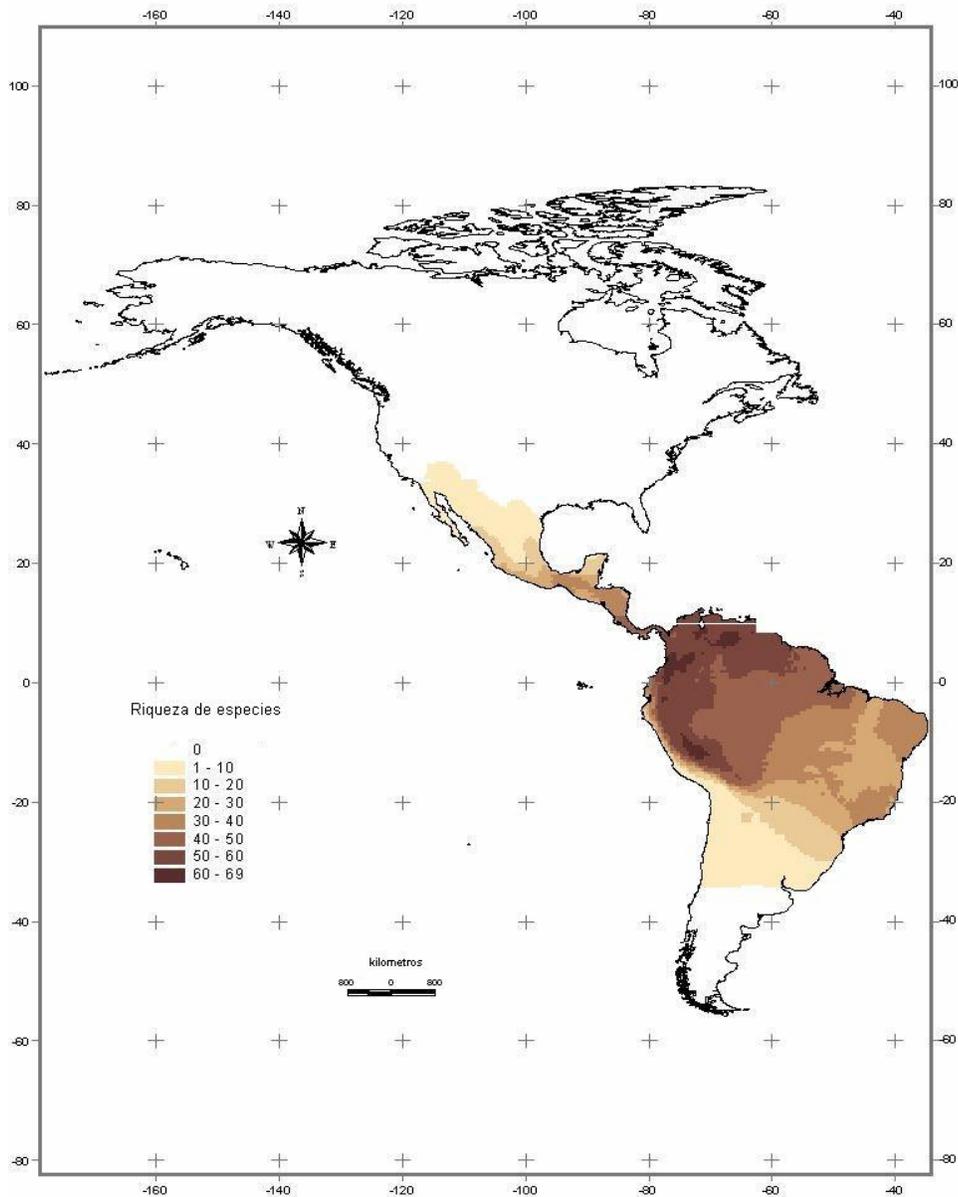


Figura 2. Mapa de riqueza de la familia Phyllostomidae

El patrón se observa también en la figura 3, ya que el número total de especies es mayor hacia la zona intertropical. El mayor número de especies de filostómidos se encuentra entre los 5°N hasta los 5°S. También se puede observar que el total de especies es mayor en el Hemisferio Norte que en el Hemisferio Sur.

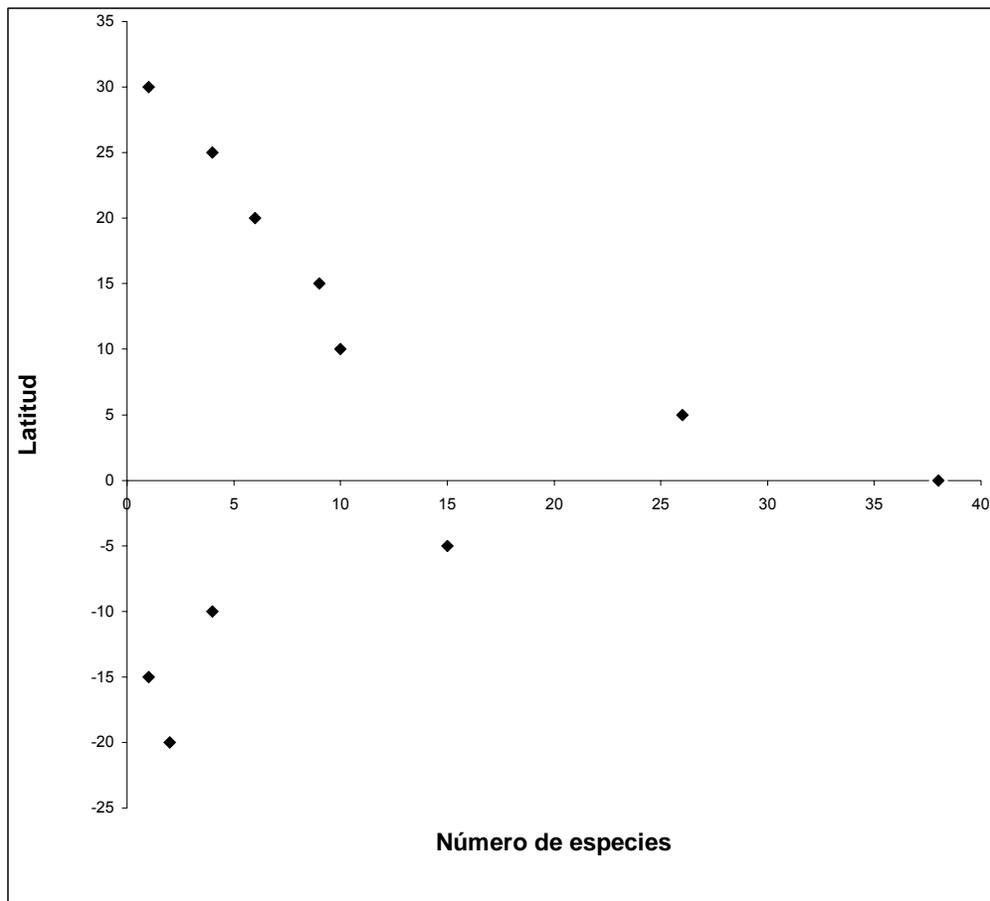


Figura 3. Riqueza de especies. La unidad de latitud está en grados, los valores positivos corresponden al Hemisferio Norte y los negativos al Hemisferio Sur. El número de especies es el total por categoría de latitud cada 0.5°.

4.2 Distribución de frecuencias (área de distribución y tamaño corporal)

Considerando el área de distribución como extensión latitudinal (Fig. 4), se observa un sesgo a la derecha en la gráfica de distribución de frecuencias, que aunque con valor pequeño éste es significativo ($g = 0.017$, $P < 0.001$) (Cuadro 2); ello se debe a que la mayoría de las especies tienen tamaños de pequeños a medianos (700-5600 km) y sólo pocos tienen áreas más grandes

(6300-7700 km). Al transformar los valores a una escala logarítmica no se normaliza la gráfica y el sesgo cambia hacia la izquierda ($g = -0.987$, $P < 0.001$) y es significativo (Fig. 5; Cuadro 2).

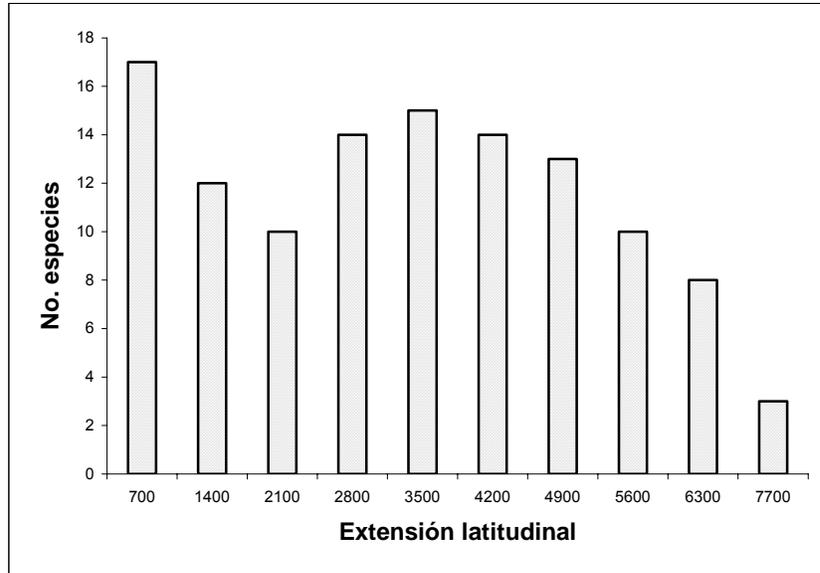


Figura 4. Distribución de frecuencias del área de distribución (extensión latitudinal).

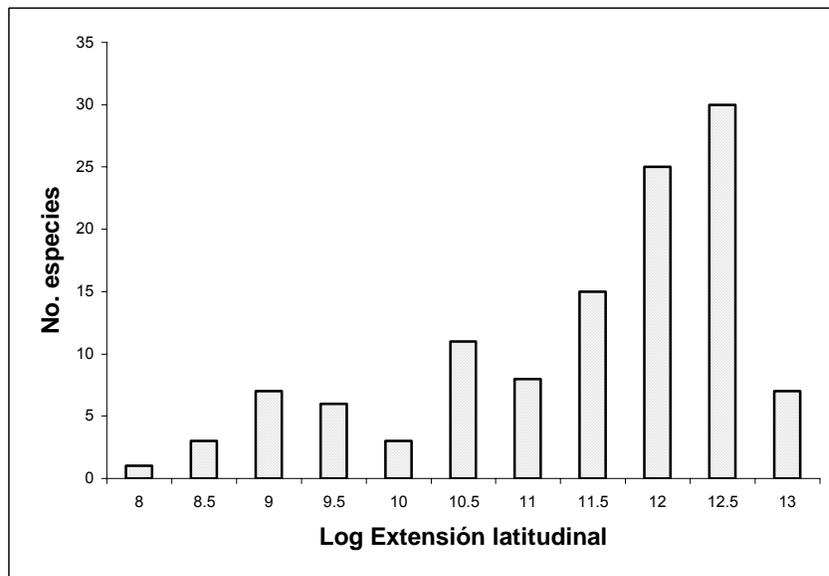


Figura 5. Distribución de frecuencias del área de distribución (log-2)

Por otro lado, cuando se toma en cuenta el área de ocurrencia hay una distribución significativamente sesgada a la derecha ($g = 0.716$, $P < 0.001$) (Fig. 6; Cuadro 2). Esto es, cuando se utiliza el área de ocurrencia y contrario a lo que sucede con la extensión latitudinal, se observa

que el mayor número de especies (57) tienen áreas chicas (1 y $3 \times 10^6 \text{ km}^2$), y en todas las categorías de tamaños intermedios (5 - $13 \times 10^6 \text{ km}^2$) hay alrededor de 10 especies por categoría. En escala logarítmica sucede lo mismo que con la extensión latitudinal, hay un cambio de sesgo hacia la izquierda (Fig. 7; Cuadro 2) altamente significativo ($g = -0.604$, $P < 0.001$).

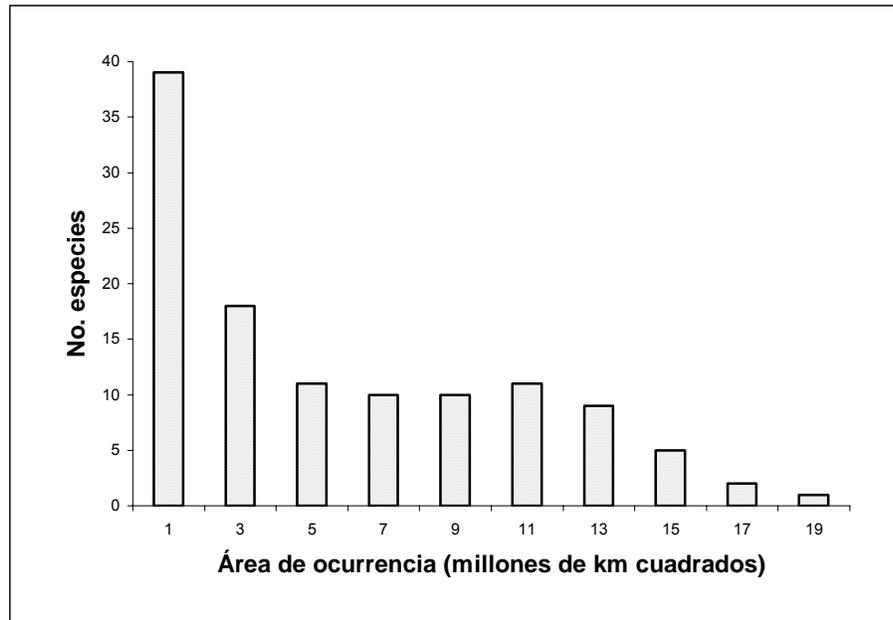


Figura 6. Distribución de frecuencias del área de distribución (área de ocurrencia).

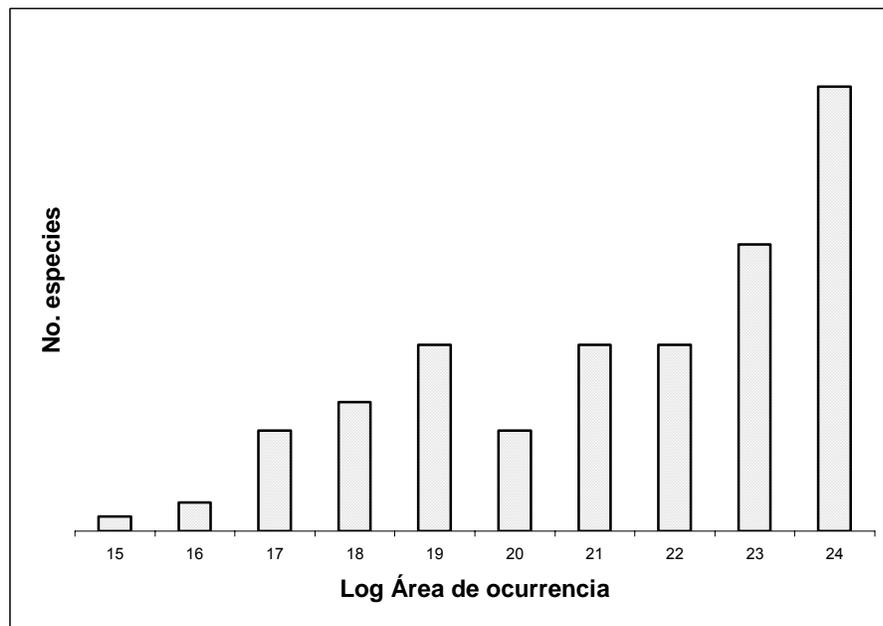


Figura 7. Distribución de frecuencias del área de distribución (log-2)

Cuadro 2. Valor de sesgo de la distribución de frecuencias

	N	Sesgo (g)	P
Extensión latitudinal	116	0.017	<0.001
Log-Extensión latitudinal	116	-0.987	<0.001
Área de ocurrencia	116	0.716	<0.001
Log-Área de ocurrencia	116	-0.604	<0.001
Masa	116	4.213	<0.001
Log-masa	116	0.707	<0.004

De acuerdo con la gráfica de distribución de frecuencias de la masa corporal (Fig. 8), el intervalo de valores de la masa de los filostómidos está aproximadamente entre los 10 g (*Choeroniscus minor*, *Glossophaga leachii*) y los 100 g (*Phyllostomus hastatus*). La distribución de frecuencias muestra el patrón esperado, esto es, una “curva hueca” con sesgo a la derecha altamente significativo ($g = 4.213$, $P < 0.001$), debido a que la mayoría de las especies tienen una masa pequeña (10-30 g) y pocas tienen una masa de mediana a grande (40-100 g) (Fig. 8). Al transformar a escala logarítmica se mantiene el sesgo significativo a la derecha ($g = 0.707$, $P < 0.004$) (Fig. 9; Cuadro 2).

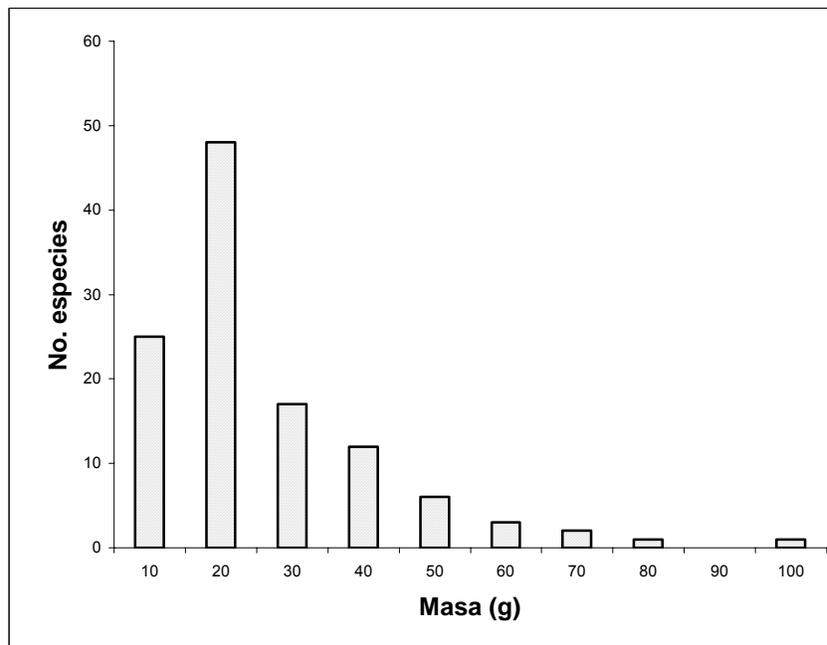


Figura 8. Distribución de frecuencias de la masa corporal.

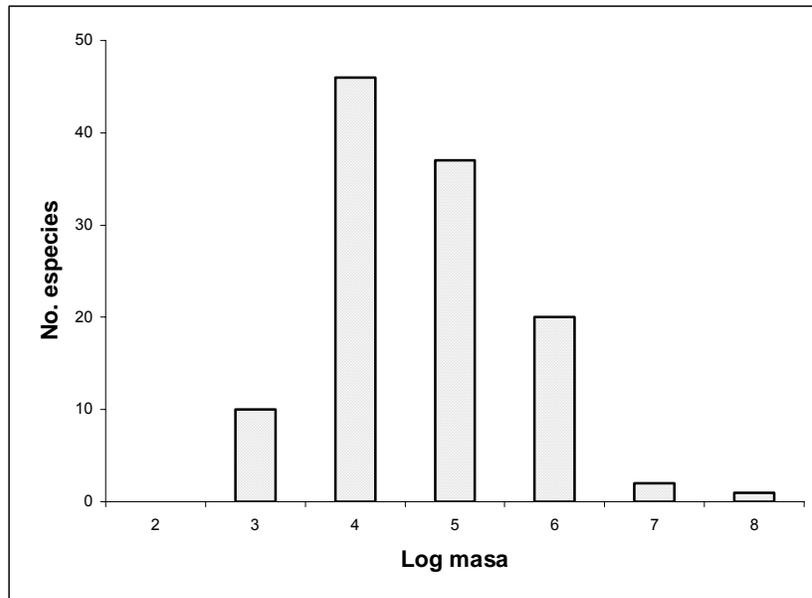


Figura 9. Distribución de frecuencias de la masa corporal (log-2)

4.3 Especificidad ecológica

Se obtuvieron 18 categorías de dietas (Fig. 10), que muestran la amplia variedad de hábitos alimenticios que presentan los filostómidos. La dieta más común es la frugivoría (34 especies), seguida de los frugívoros-insectívoros (18 especies) e insectívoros (14 especies). Muy pocas especies presentan dietas combinadas, sin embargo, se puede ver que las categorías son muy variadas.

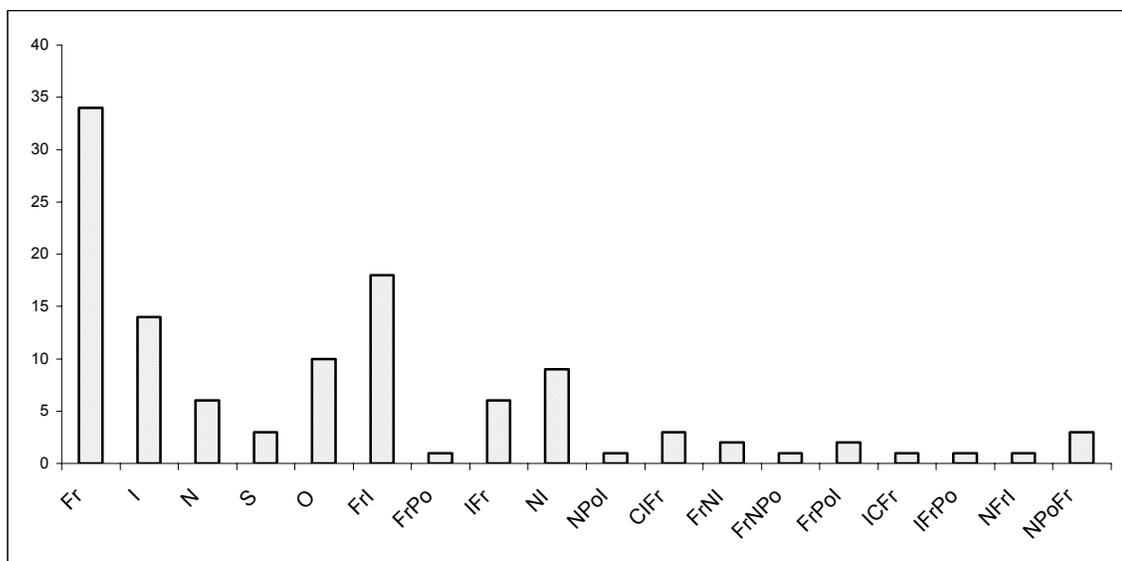


Figura 10. Distribución de frecuencias de las categorías de dietas (Fr = Frugívoro; I = Insectívoro; N = Nectarívoro; S = Sanguinívoro; O = Omnívoro)

4.4 Área de ocurrencia- Extensión latitudinal

Hay una relación significativa entre el área de ocurrencia y la extensión latitudinal ($R = 0.869$, $P < 0.001$) (Fig. 11, Cuadro 2), lo que sugeriría que podría utilizarse una u otra medida indistintamente para evaluar los patrones estudiados. Sin embargo, como ya se vio en los resultados mostrados, la distribución de frecuencias sí difiere entre medidas.

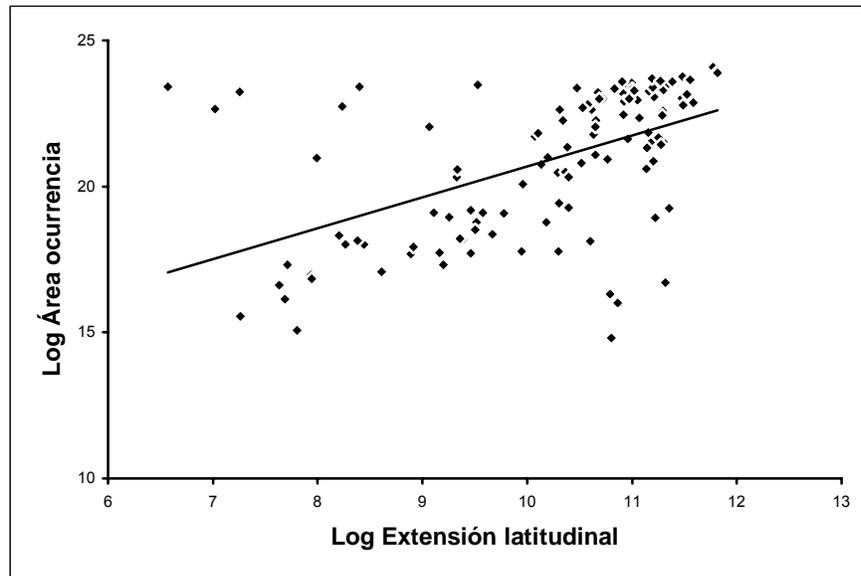


Figura 11. Relación entre área de ocurrencia y extensión latitudinal (log-2)

4.5 Relación área-masa

No se observó relación entre la masa corporal y el área de distribución (Figs. 12 y 13) ($R = 0.164$, $P = 0.076$; $R = 0.077$, $P = 0.410$, extensión latitudinal y área de ocurrencia respectivamente) (Cuadro 3). Esto quiere decir que tamaños corporales pequeños no están asociados a áreas pequeñas o viceversa, por lo que hay filostómidos de tamaño pequeño con áreas de distribución medianas a grandes, ya sea medidas como extensión latitudinal o área de ocurrencia.

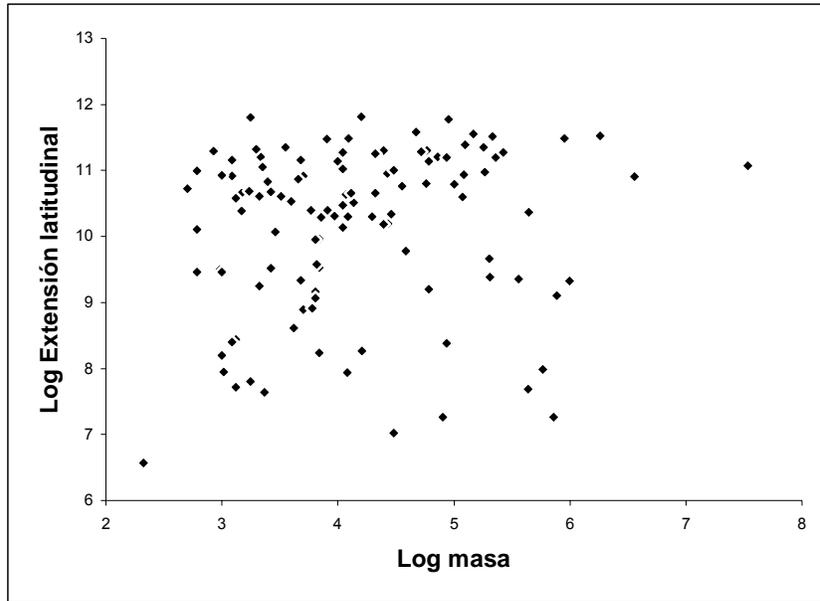


Figura 12. Relación entre la extensión latitudinal y la masa corporal (log-2)

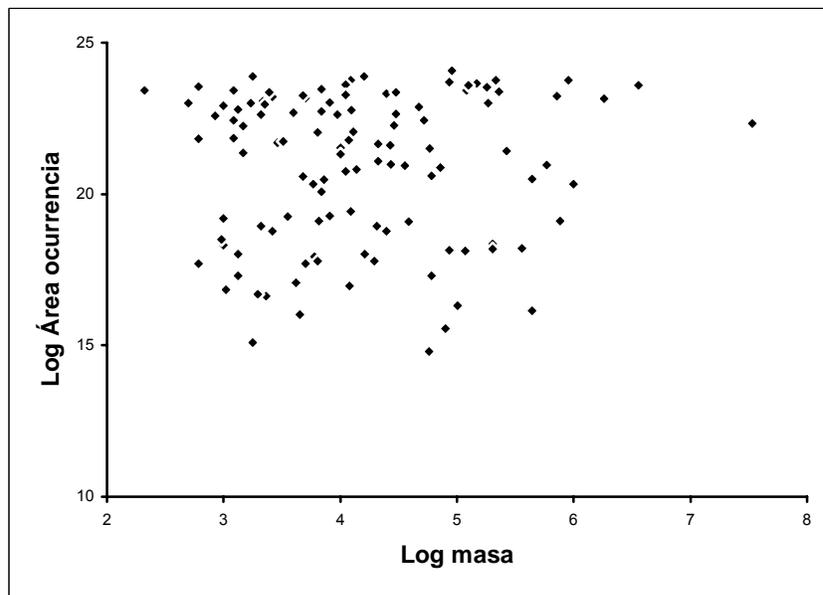


Figura 13. Relación entre el área de ocurrencia y la masa corporal (log-2).

4.6 Efecto Rapoport

Se encontró una correlación negativa y significativa ($R = -0.339$, $P < 0.001$) entre la extensión latitudinal y la latitud (Fig. 14; Cuadro 3); lo mismo se observa al evaluar la relación del área de ocurrencia con la latitud ($R = -0.336$, $P < 0.001$) (Fig. 15; Cuadro 3). Esto quiere decir que sí hay un patrón para la familia Phyllostomidae pero es contrario a lo esperado; ello es evidente ya que

en la zona intertropical se observan tanto extensiones latitudinales como áreas de ocurrencia chicas y grandes. Asimismo, en el Hemisferio Sur particularmente, se observa un gran número de áreas de tamaño grande (con ambas medidas; ver Fig. 16).

De igual manera, cuando se considera el tamaño del área como área de ocurrencia, se puede apreciar que áreas de tamaño grande se concentran hacia la zona intertropical (Fig. 15), indicando que a latitudes bajas hay áreas grandes. En las latitudes altas (de ambos hemisferios) no hay áreas de tamaño grande, sino más bien de tamaño intermedio a pequeño (Figs. 14 y 15).

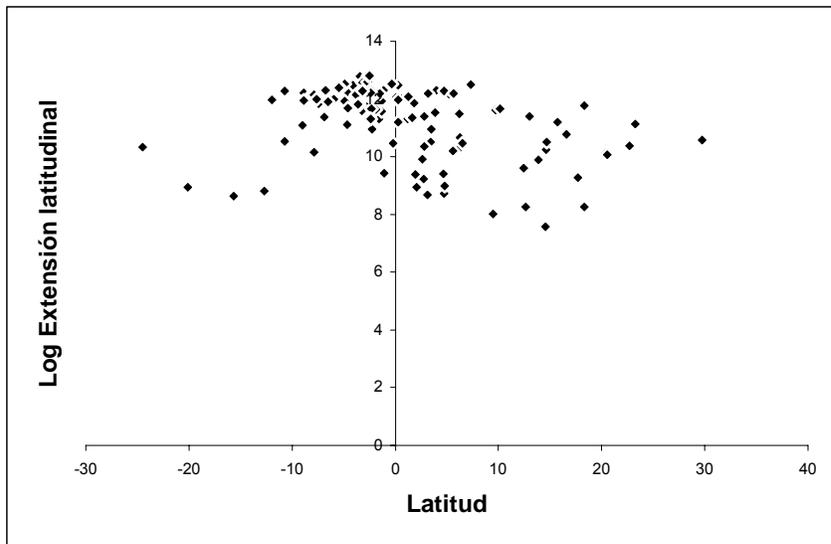


Figura 14. Relación entre la latitud y la extensión latitudinal (log-2).

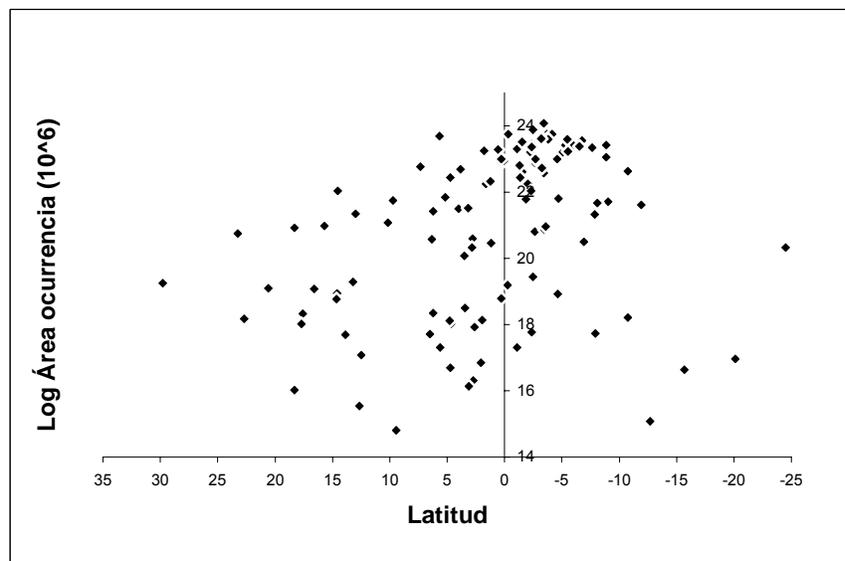


Figura 15. Relación entre la latitud y el área de ocurrencia (log-2).

El que no se observe el efecto Rapoport se aprecia claramente en la figura 16, donde la mayoría de las especies tienen una amplia distribución (extensión latitudinal), que va desde latitudes norteñas (35° y 20°N aproximadamente) hasta latitudes muy sureñas (15° a 35°S aproximadamente). Asimismo, la mayoría de las distribuciones se superponen en las latitudes bajas, es decir, hacia la zona intertropical. Es importante resaltar que pocas son las especies que tienen un área de distribución exclusivas del Hemisferio Norte y todavía menos del Hemisferio Sur.

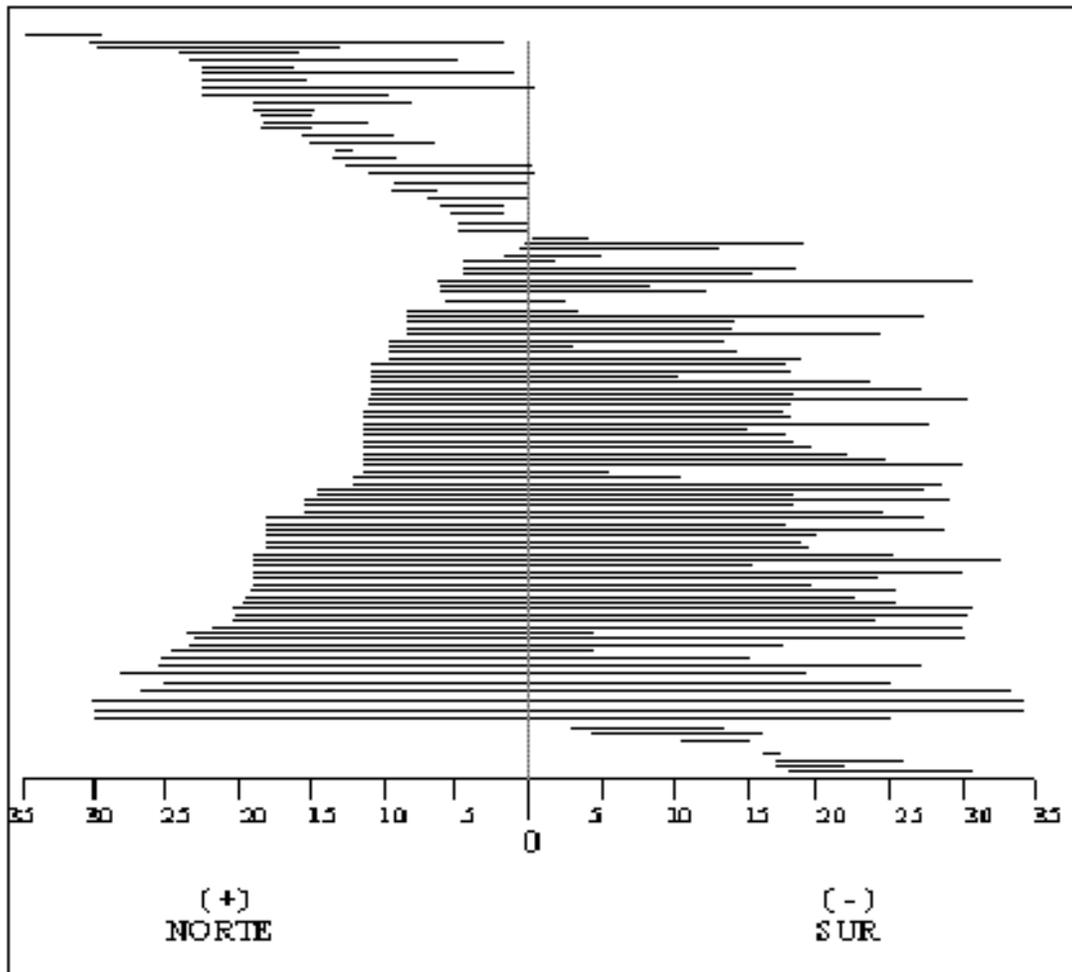


Figura 16. Representación lineal de la extensión latitudinal de las especies abarcando los dos hemisferios (latitud norte- latitud sur en grados).

4.7 Regla de Bergmann

En cuanto al gradiente latitudinal de la masa corporal, no se observa el patrón esperado según la regla de Bergmann; es decir, la correlación entre la latitud y la masa corporal es baja y no significativa ($R = 0.073$, $P = 0.434$) (Fig. 17; Cuadro 3). Tanto en latitudes bajas como en latitudes altas se observan tamaños corporales desde pequeños hasta grandes, y particularmente en los trópicos se tienen los valores más grandes (10-90 g aproximadamente), como la especie de mayor masa (*Vampyrum spectrum*; 185 g).

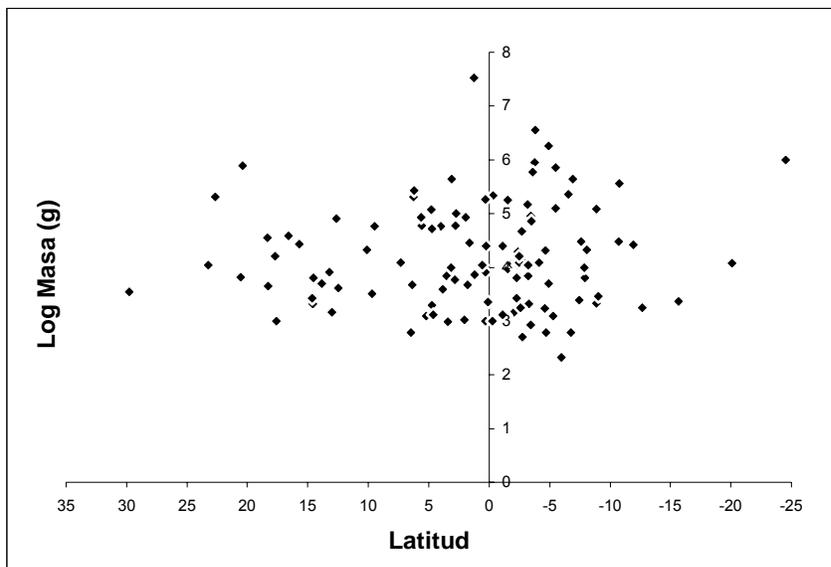


Figura 17. Relación entre la latitud y la masa corporal (log-2).

4.8 Especificidad ecológica-latitud

En la relación entre la latitud y la especificidad ecológica se observa que tanto en latitudes altas como bajas se presentan desde una hasta cuatro dietas, siendo que la mayoría tiene entre uno y dos tipos de alimento (Fig. 18); únicamente una especie presentan cinco dietas. Es entre los 10°N y 10°S donde hay un mayor número de especies que presentan una sola dieta, aunque también las hay en las latitudes más altas. Se encontró una correlación negativa, no significativa entre la latitud y especificidad ecológica ($R = -0.175$, $P = 0.059$) (Cuadro 3), lo que indicaría que no se presenta el patrón esperado de que a mayor latitud tenderían las especies a ser generalistas y hacia los trópicos más especialistas.

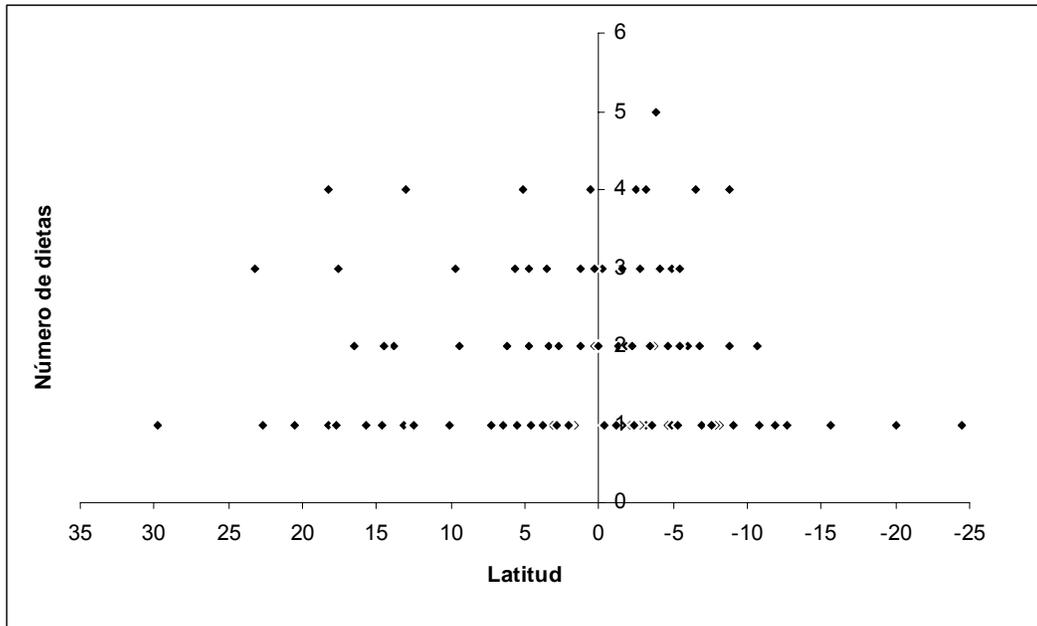


Figura 18. Relación entre la latitud y el número de dietas (especificidad ecológica).

Cuadro 3. Valores de correlación de Spearman (R) para la relación entre la latitud y la extensión latitudinal (EL), el área de ocurrencia (AO), la masa corporal, así como la dieta; asimismo, entre EL y AO, entre la masa y AO y masa y EL (en logaritmo base 2). Se muestran los resultados antes y después de utilizar el control filogenético (PGLS = Phylogenetic generalized least-squares regression, R).

	SIN CONTROL FILOGENÉTICO		CON CONTROL FILOGENÉTICO PGLS		
	R	P	R	P	α
Latitud- Log EL	-0.339	<0.001	-0.400	<0.001	15.5
Latitud- Log AO	-0.336	<0.001	-0.370	<0.001	15.5
Latitud- Log masa	0.073	=0.434	0.130	<0.025	3.02
Latitud- Dieta	-0.175	=0.059	-0.190	<0.002	7.15
Log EL- Log AO	0.869	<0.001	0.860	<0.001	15.5
Log Masa- Log EL	0.164	=0.076	0.110	>0.100	15.5
Log Masa- Log AO	0.077	=0.410	0.020	>0.250	15.5

4.9 Control filogenético

Al realizar los análisis utilizando la regresión de mínimos cuadrados generalizada (PGLS), se observa que se mantiene la relación negativa y significativa en los gradientes latitudinales de área de distribución (ambas medidas, EL y AO); mientras que la relación latitudinal de masa corporal y de especialización ecológica (dieta) mantuvieron la dirección (positiva y negativa, respectivamente) pero resultaron significativas, cuando sin control filogenético no eran significativas (Cuadro 3).

Así, la relación entre latitud y área de distribución mostró valores de alfa de 15.5, para ambas medidas de área, lo que indica que la relación es independiente de la filogenia. La relación positiva entre la latitud y la masa mostró un valor de alfa pequeño (3.02), que sugiere un modelo evolutivo más cercano al tipo Browniano (al azar, sin una fuerza evolutiva específica). Por otro lado, para la relación entre la latitud y la dieta se obtuvo un valor de alfa intermedio (7.15), lo que sugiere que está actuando una fuerza particular de selección.

Los patrones observados entre las dos medidas de área de distribución y entre éstas y la masa son las mismas después de utilizar PGLS, siendo significativa sólo la primera (EL y AO), e independiente de la filogenia ($\alpha = 15.5$).

5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

El análisis del patrón latitudinal de riqueza en los mamíferos del Nuevo Mundo en general (Pagel *et al.*, 1991; Kaufman y Willig, 1998), de los murciélagos (Kaufman, 1995) y los filostómidos en particular (Patten, 2004; Stevens, 2004), ha demostrado repetidamente que el número de especies aumenta hacia la zona intertropical. Nuestros resultados corroboran dicho patrón. Es importante resaltar que la mayor contribución en el gradiente latitudinal de riqueza en los mamíferos se debe en buena medida al incremento en el número de murciélagos hacia los trópicos, principalmente de la familia Phyllostomidae, ya que es un grupo altamente representativo en las zonas tropicales y subtropicales (Willig *et al.*, 2003; Stevens, 2004).

Entre las diferentes explicaciones que se han propuesto para este gradiente latitudinal de riqueza están el efecto de ciertas variables ambientales (factores climáticos) en la distribución de las especies, y otra es la variación de los procesos de especiación y extinción de las especies (Gaston, 2000). En el primer caso, por ejemplo, se sabe que el gradiente de temperatura entre el Ecuador y los polos no es lineal, dado que la temperatura es más o menos parecida entre los 20°N y los 20°S; en particular para los filostómidos de Norteamérica, se ha reportado que las variables ambientales asociadas a la riqueza son la precipitación, altitud y temperatura (Patten, 2004). En el segundo caso se ha enfatizado el hecho de que en la zona tropical se tiene un alto grado de especiación, debido a la estabilidad climática, alta heterogeneidad y productividad, entre otros, de esta región (Brown y Lomolino, 1998).

Un patrón que se ha sugerido como una de las explicaciones del por qué hay más especies en las zonas tropicales que en las templadas (Brown *et al.*, 1996), está relacionado con la regla o efecto Rapoport, que es la tendencia de las especies tropicales de tener áreas de distribución más pequeñas que las de zonas templadas (Rapoport, 1975; Stevens, 1989).

También es importante mencionar la diferencia en cuanto a la geología y la historia evolutiva entre Norteamérica y Sudamérica, incluyendo la conexión con diferentes masas continentales, así como los periodos glaciales e interglaciales durante el Pleistoceno, que afectaron la distribución y diversificación de los mamíferos de manera diferencial entre hemisferios.

Por otro lado, Stevens (2004) concluye que los murciélagos se encuentran en zonas tropicales porque hay mayores 'oportunidades' ecológicas y por lo tanto hay mayor probabilidad de diversificación. Ello se refleja, por ejemplo, en el tipo de alimentación de los filostómidos, como muestran nuestros resultados al haber 18 categorías de tipo de dieta; esta diversidad de formas de alimentación, no igualada por ningún otro grupo de murciélagos (Hill y Smith, 1984), es resultado de la radiación ecológica que ha tenido la familia (Stevens, 2004).

Se sugiere que los filostómidos descendieron de un murciélago insectívoro (Altringham, 2001); una explicación de cómo los insectívoros pasaron a explotar diferentes dietas y así tener esta gran radiación, es que durante el vuelo y búsqueda de los insectos, los murciélagos obtenían a sus presas sobre la superficie de los frutos o en el interior de las flores, consumiendo indirectamente fruta y polen. De esta manera, los filostómidos comenzaron a explotar dichos recursos hasta llegar a ser especialistas. Otro factor que pudo haber contribuido a esta gran radiación fue la ausencia de competidores como los megaquirópteros (Altringham, 2001). El hecho de que haya una combinación entre la dieta frugívora-insectívora, es debido a que los murciélagos que la presentan combinan las dietas de acuerdo con la disponibilidad de recursos entre la época de lluvias y la de sequía.

Los resultados muestran una distribución del tamaño del área –medida como área de ocurrencia– significativamente sesgada a la derecha, lo que indica que la mayoría de los filostómidos ocupan áreas pequeñas y muy pocos tienen áreas muy grandes: alrededor del 35% tienen áreas de menos de un millón de kilómetros cuadrados, mientras que especies con áreas menores de 3 millones de km² suman aproximadamente el 50%; por otro lado, sólo el 10% tiene áreas de más de 10 millones de km². Este patrón ha sido descrito con anterioridad y observado en varios grupos como primates, aves, reptiles y mamíferos (Pagel *et al.*, 1991; Brown 2003; Blackburn y Gaston, 1996; Eeley y Foley, 1999; Reed, 2003). En general, las especies que tienen áreas pequeñas son denominadas como “raras” o endémicas de alguna región particular. Arita (1993) identificó una lista de especies raras para los murciélagos, donde incluye 20 especies de la familia Phyllostomidae, característica que les da un alto valor en términos de conservación.

Sin embargo, cuando el tamaño del área se midió como extensión latitudinal, la distribución de frecuencias fue homogénea, es decir, los tamaños de área de todas las especies están entre 190 y 7200 km; de éstas, el 90% presentan áreas que van de 600 a 5400 km, y sólo el 10% tiene áreas menores de 600 km. Con ello se muestra que para el caso de los filostómidos, sí existen diferencias dependiendo de la forma de medir el área de distribución, de acuerdo con lo que ha sido señalado por algunos autores como Gaston (1991; 1994) y Reed (2003).

Por otro lado, la distribución de frecuencias de la extensión latitudinal y del área de ocurrencia utilizando escala logarítmica difiere del patrón esperado, el de una distribución normal donde los tamaños muy pequeños son tan raros como los muy grandes (Gaston, 1996), sino que está sesgada a la izquierda. Este patrón se ha observado en estudios previos para los filostómidos, como el de Willig *et al.* (2003), quienes analizaron la extensión latitudinal (en grados) de 128 especies.

En 1959, Hutchinson y MacArthur analizaron la distribución de frecuencias de los tamaños corporales de las especies de mamíferos terrestres de Michigan y Europa, y notaron que la

distribución estaba sesgada a la derecha (Hutchinson y MacArthur, 1959), patrón que se ha encontrado en diferentes grupos de mamíferos (Arita y Figueroa, 1999), y no es la excepción en los murciélagos de la familia Phyllostomidae. El hecho de que haya una distribución sesgada a la derecha implica que existen menos especies de tamaños cada vez mayores, y las categorías de mayor talla van a estar representadas por una o muy pocas especies (Arita y Rodríguez, 2001). Esta observación se ve en los filostómidos ya que una de las especies de mayor talla es *Vampyrum spectrum*, con un peso aproximado de 185 g, y le sigue el murciélago *Phyllostomus hastatus* con un peso mucho menor (94 g). El 45% del total de las especies estudiadas tienen un peso por debajo de los 15 g. Al transformar los valores de masa a escala logarítmica se mantiene el sesgo a la derecha, y no una distribución log-normal como se esperaría. Este resultado, lo mismo que con la distribución logarítmica del tamaño de área, sugiere que no se deben a efectos estocásticos sino a mecanismos deterministas, como procesos de extinción y especiación (Brown, 2003; Gaston, 1998).

La correlación positiva entre el tamaño corporal y el área de distribución se ha observado en los mamíferos como grupo (Arita *et al.*, 1990; Pagel *et al.*, 1991). En los filostómidos estudiados no se observó dicho patrón, ni antes ni después de aplicar el control filogenético. La falta de correlación se hace evidente con algunos ejemplos: la especie más pequeña, *Micronycteris megalotis* de 5 g, tiene un área de distribución relativamente grande (11.2 millones de km²), mientras que la más grande, *Vampyrum spectrum* (185 g) tiene un área de sólo 5.3 millones de km²; otra especie pequeña (*Micronycteris minuta*, 6.9 g) tiene un área de 12.3 millones de km², mientras que *Platyrrhinus umbratus*, de tamaño intermedio (27.1 g) tiene un área bastante pequeña (0.03 millones de km²). La falta de correlación entre masa y área se encontró también específicamente para los murciélagos de México (Arita *et al.*, 1997), lo mismo que para los murciélagos del Neotrópico, resultado que se atribuye al tamaño corporal comparativamente más pequeño de los murciélagos (Arita, 1993). Posiblemente el tamaño corporal de los murciélagos está limitado por la capacidad de vuelo y la viviparidad, mientras que el tamaño del área no está asociada a estas limitaciones; en los murciélagos insectívoros existen también limitaciones biomecánicas que están relacionadas con la ecolocación (Arita *et al.*, 2000).

Pocos han sido los estudios realizados para evaluar el efecto Rapoport en el Hemisferio Sur (Ruggiero, 1994), y aquellos que sí han encontrado dicho patrón (áreas de mayor tamaño hacia latitudes más altas), han sido predominantemente en el Hemisferio Norte, por tal motivo se ha sugerido que es un patrón local, principalmente para el Hemisferio Norte (Rohde, 1996). Para los filostómidos del continente Americano no observamos el efecto Rapoport, sino que por el contrario la relación fue negativa y altamente significativa, es decir, las áreas de distribución de estos murciélagos tienden a ser de mayor tamaño hacia el Ecuador (para ambas medidas de tamaño de área utilizadas). Lo que muestran nuestros resultados es que hay muchas especies con áreas de

distribución grandes que abarcan ambos hemisferios, es decir, latitudinalmente se concentran áreas grandes en la zona tropical de América. Por ejemplo, *Desmodus rotundus* tiene un área de 17.75 millones de km² que se extiende desde los 28.12°N hasta los 34.39°S (punto medio 3.42°S) y *Mimon crenulatum* (9.96 millones de km²; punto medio 1.81°) va de 18.6°N a 14.99°S. Además hay algunas áreas grandes y pequeñas tanto en las zonas tropicales como en las templadas. Este patrón se mantiene cuando se analiza con control filogenético, mostrando un valor de alfa de 15.5. Como se explicó en la introducción, alfa es un índice que se obtiene en los análisis realizados con el programa COMPARE y que indica la señal filogenética que exhiben los caracteres evaluados, es decir, qué tanto los caracteres tienden a estar correlacionados con la filogenia (Martins y Hansen, 1997; Martins *et al.*, 2002). Altos valores de alfa (el límite superior dado por el análisis de PGLS es de 15.5) como el observado, indican que no hay señal filogenética y que los caracteres evolucionan independientemente de la filogenia. Esto es congruente con el hecho de que el patrón fue altamente significativo antes y después de aplicar el control filogenético.

Es importante considerar que a diferencia de trabajos realizados para el Hemisferio Norte, donde sólo se incluyen las especies que tienen su área de distribución en esa región, o se incluyen especies cuyas áreas están incompletas, en el presente trabajo se consideraron las áreas de distribución completas, las cuales abarcan ambos hemisferios en muchos casos. Así, para los filostómidos hay siete especies cuya área de distribución está exclusivamente en el Hemisferio Sur y curiosamente, éstas son áreas pequeñas y cuatro están en las latitudes de intermedias a altas. Por ejemplo, *Sturnina nana* tiene una extensión latitudinal de 446 km que va de los 10.66°S a los 14.68°S y *Artibeus fimbriatus* (1286 km; 18.73°S - 30.31°S). Mientras que en el Hemisferio Norte hay 27 especies cuya área de distribución está restringida a esta región.

También debe considerarse, por un lado, que la distribución de los filostómidos como grupo es básicamente tropical y subtropical (de 37°N a 35°S), es decir, no se distribuyen en latitudes muy altas. Por otro lado, hay que considerar la geometría del continente Americano, ya que las áreas de distribución más amplias (grandes) de los filostómidos no están hacia latitudes altas sino hacia latitudes cercanas al Ecuador, y ello puede estar relacionado en parte con el hecho de que en Sudamérica, en las latitudes altas, hay menos área continental (Ruggiero, 1994). Asimismo, se ha propuesto que el efecto Rapoport ha sido más difícil de detectar en el Hemisferio Sur, ya que por la masa continental más pequeña en el sur, el incremento de la estacionalidad climática con la latitud es más moderado y las especies están expuestas a menor variación climática (Gaston, 1999; Cardillo, 2002).

La regla de Bergmann también ha sido cuestionada y, más que un patrón general, se ha observado sólo para ciertos grupos taxonómicos y en ciertas regiones. Por otro lado, se ha mencionado que el patrón no es válido para especies con tamaños corporales pequeños (Freckleton *et al.*, 2003; Meiri y Dayan, 2003). Por ejemplo, Olifiers *et al.* (2004) no encontraron

dicho patrón para los marsupiales neotropicales. En nuestros resultados, sin embargo, sí se encontró una relación positiva y significativa al analizar el patrón considerando el factor filogenético. Ello significa que al analizar a las especies como puntos independientes (lo que no sucede con la correlación tradicional), es posible detectar un patrón donde sí hay especies de menor tamaño corporal promedio en los trópicos. Sin embargo, en dicho análisis se obtuvo un valor de alfa de 3.02. Este valor indica que el carácter (masa corporal) tiene una señal filogenética y que la evolución está ligada a un modelo Browniano (Martins y Hansen, 1997; Martins *et al.*, 2002), de manera que la filogenia es el factor principal que explica la similitudes entre taxa en términos del carácter medido.

La especificidad ecológica ha sido una de las variables que se ha relacionado negativamente con la latitud, y uno de los patrones que predice es que las especies que habitan en zonas tropicales tienen una dieta más específica (uno o pocos tipos de alimento por especie), por lo que habría un mayor número de dietas diferentes (mayor número de especies con dietas diferentes) en los trópicos, comparado con las zonas templadas (Hutchinson y MacArthur, 1959; Cardillo, 2002). En la familia Phyllostomidae la relación observada es precisamente negativa, aunque con valores de correlación bajos, ya que en regiones tropicales están presentes especies tanto especialistas como generalistas. Por ejemplo *Anoura cultrata* (punto medio 2.67°S) tiene tres dietas (Nectarívoro-polinívoro-insectívoro), mientras que *Mimon crenulatum* (punto medio 1.81°) es insectívoro. Por otro lado, en las regiones templadas también hay especies tanto generalistas (*Choeronycteris mexicana*) que tiene tres dietas (Nectarívoro-polinívoro-frugívoro) con un punto medio de 23.25° y especialistas como *Macrotus californicus* (punto medio 29.76°), que es insectívoro. Esta relación no es significativa (o marginalmente; $P = 0.059$) al analizarla sin control filogenético, pero es altamente significativa una vez que se analiza evaluando la asociación con la filogenia. El valor intermedio de alfa (7.15) nos indica que hay una señal filogenética y que la especificidad ecológica en los filostómidos no es independiente de la filogenia, sino que se debe a alguna fuerza de selección (e.g., direccional).

Estudiar los patrones de diversidad considerando el efecto de la filogenia, permite analizar a las especies realmente como puntos independientes, por lo que se tiene un análisis estadísticamente más adecuado (Martins y Hansen 1997; Cardillo, 2002). Hay diferentes ejemplos donde se ha comprobado que la relación o el patrón cambia en términos de si es significativo al analizarlo considerando la filogenia. Por ejemplo, la relación entre latitud y tamaño corporal y latitud y tamaño de área no es significativa en 22 especies de marsupiales neotropicales al evaluarlos con un método para controlar la relación filogenética (Olifiers *et al.*, 2004), mientras que Eeley y Foley (1999) encontraron que los patrones latitudinales de tamaño de área, dieta y hábito en los primates africanos dejaron de ser significativos. En la medida de lo posible, y sobre todo

cuando se cuenta con la filogenia del grupo de estudio, los patrones de diversidad deberían analizarse bajo esta perspectiva.

REFERENCIAS

- Albuja, L.V. 1999. *Murciélagos del Ecuador*. Departamento de Ciencias Biológicas. Escuela Politécnica Nacional, Ecuador.
- Altringham, J.D. 2001. *Bats: biology and behaviour*. Oxford, University Press, Oxford.
- Arita, H.T. 1993. Rarity in neotropical bats: correlations with phylogeny, diet and body mass. *Ecological Applications* 3:506-517.
- Arita, H.T. y F. Figueroa. 1999. Geographic patterns of body-mass diversity in Mexican mammals. *Oikos* 85:310-319.
- Arita, H.T. y P. Rodríguez. 2001. Ecología geográfica y macroecología. Pp 63-79. En: *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones* (J. Llorente- Bousquets y J.J. Morrone, eds). Las Prensas de Ciencias, UNAM, México.
- Arita, H.T. y G. Rodríguez. 2004. Patrones geográficos de diversidad de los mamíferos terrestres de América del Norte. Instituto de Ecología, UNAM. Base de datos SNIB-Conabio proyecto Q088. México.
- Arita, H.T., J.G. Robinson y K.H. Redford. 1990. Rarity in neotropical forest mammals and its ecological correlates. *Conservation Biology* 4:181-192.
- Arita, H.T., P. Rodríguez y L. Solís. 2000. De ratones, hombres y elefantes: el tamaño sí importa. *Ciencias* 57:28-38.
- Arita, H.T., F. Figueroa., A. Frisch., P. Rodríguez y K. Santos-del-Prado. 1997. Geographical range size and conservation of Mexican mammals. *Conservation Biology* 11:92-100.
- Ashton, K.G., M.C. Tracy y A. de Queiroz. 2000. Is Bergmann rule valid for mammals? *American Naturalist* 156:390-415
- Barquez, R. M., N.P. Giannini y M.A. Mare. 1993. *Guide to the bats of Argentina*. Special publication, Oklahoma Museum of Natural History, Oklahoma.
- Begon, M., J. Harper y R.T. Colin. 1999. *Ecología: Individuos, poblaciones y comunidades*. Ediciones Omega, Barcelona.
- Blackburn, T.M. y A.H. Bradford. 2004. Bergmann's rule and the mammal fauna of northern North America. *Ecography* 27:715-724.
- Blackburn, T.M. y K.J. Gaston. 1994. Animal body size distributions: patterns, mechanisms and implications. *Trends in Ecology and Evolution* 9:471-474.
- Blackburn, T.M. y K.J. Gaston. 1996. Spatial patterns in the geographic range sizes of bird species in the New World. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, series B* 351:897-912.

- Blackburn, T.M. y K.J. Gaston. 1998a. Some methodological issues in Macroecology. *American Naturalist* 151:68-83.
- Blackburn, T.M. y K.J. Gaston. 1998b. The distribution of mammal body masses. *Diversity and Distributions* 4:121-133.
- Blackburn, T.M., K.J. Gaston y N. Loder. 1999. Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. *Diversity and Distributions* 5:165-174
- Brown, J.H. 1988. Species diversity. Pp. 57-89. En: *Analytical biogeography: an integral approach to the study of animal and plant distribution* (A.A. Myer y P.S.Giller, eds). Hall Londres.
- Brown, J.H. 2003. *Macroecología*. Fondo de Cultura Económica, México.
- Brown, J.H. y M.V. Lomolino. 1998. *Biogeography*. Segunda edición. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Brown, J.H. y B.A. Maurer. 1987. Evolution of species assemblages: Effect of energetic constraints and species dynamics on the diversification of North American avifauna. *American Naturalist* 130:1-17.
- Brown, J.H. y B.A. Maurer. 1989. Macroecology: the division of food and space among species on continents. *Science* 243:1145-1150.
- Brown, J.H. y P.F. Nicoletto. 1991. Spatial scaling of species composition: body masses of North American land mammals. *American Naturalist* 138:1478-1512.
- Brown, J.H., G.C. Stevens y D.M. Kaufman. 1996. The geographic range: size, shape, boundaries and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:597-623.
- Cardillo, M. 1999. Latitude and rates of diversification in birds and butterflies. *Proceedings of the Royal Society of London, B* 266:1221-1225.
- Cardillo, M. 2002. The life-history basis of latitudinal diversity gradients: how do species traits vary from the poles to the equator? *Journal of Animal Ecology* 71:79-87.
- Ceballos, G. y C. Galindo. 1984. *Mamíferos silvestres de la cuenca de México*. Editorial Limusa, México.
- Ceballos, G. y G. Oliva. 2005. *Los mamíferos silvestres de México*. Conabio y Fondo de Cultura Económica, Hong Kong.
- Cruz-Neto, A.P., T. Garland y A. ShinyAbe. 2001. Diet, phylogeny, and basal metabolic rate in phyllostomid bats. *Zoology* 104:49-58.
- Daniel, W.W. 1985. *Bioestadística. Base para el análisis de las ciencias de la salud*. Editorial Limusa, México.

- Eeley, H.A.C. y A.R. Foley. 1999. Species richness, species range size and ecological specialisation among African primates: geographical patterns and conservation implications. *Biodiversity and Conservation* 8:1033-1056
- Eisenberg, J.F. 1989. *Mammals of the Neotropics: The Northern Neotropics*. Vol.I. Panama, Columbia, Venezuela, Guyana, Suriname, French Guiana. The University of Chicago Press, Chicago.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist* 125:1-15.
- Eisenberg, J.F. y K.H. Redford. 1999. *Mammals of the Neotropics*. Vol.III. The Central Neotropics: Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil. The University of Chicago Press, Chicago.
- Fischer, A.G. 1959. Latitudinal variations in organic diversity. *Evolution* 14:64-81.
- Freckleton, R.P., P.H. Harvey y M.Pagel. 2003. Bergmann's rule and body size in mammals. *American Naturalist*. 161: 821-825.
- Gaston, K.J. 1991. How large is a species' geographic range? *Oikos* 61:434-438
- Gaston, K.J. 1994. Measuring geographic range sizes. *Ecography* 172: 198-205.
- Gaston, K.J. 1996a. Species-range-size distributions: patterns, mechanisms and implications. *Trends in Ecology and Evolution* 11:197-201
- Gaston, K.J. 1996b. *Biodiversity: A biology of numbers and difference*. Blackwell Science, Oxford.
- Gaston, K.J. 1999. Why Rapoport's rule does not generalise? *Oikos* 84: 309-312.
- Gastón, K.J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405:220-227.
- Gaston, K.J. y M.T. Blackburn. 1996a. Range size-body size relationships: evidence of scale dependence. *Oikos* 75: 479-485.
- Gaston, K.J. y M.T. Blackburn. 1996b. Global scales macroecology: interactions between population size, geographic range size and body size in the Anseriformes. *Journal of Animal Ecology* 65:701-714.
- Gaston, K.J. y M.T. Blackburn. 2000. *Pattern and Process in Macroecology*. Blackwell Science, Oxford.
- Gaston, K.J. y J. Spicer. 1998. *Biodiversity: An introduction*. Blackwell Science, Oxford.
- Gaston, K.J., T.M. Blackburn y J.I. Spicer. 1998. Rapoport's rule: time for an epitaph?. *Trends in Ecology and Evolution* 13:70-74.
- Graham, G.L. 1983. Changes in bat species diversity along an elevational gradient up the Peruvian Andes. *Journal of Mammalogy* 64:559-571
- Grannini, N.P. y R.M. Barquez. 2003. *Sturnira erythromos*. *Mammalian Species* 729:1-5.

- Halffter, G. 1992. La diversidad biológica de Iberoamerica I. *Acta Zoológica Mexicana*. Volumen especial.
- Harcourt, A.H. 2000. Latitude and latitudinal extent: a global analysis of the Rapoport effect in a tropical mammalian taxon: primates. *Journal of Biogeography* 27:1169-1182.
- Harper, J.L. y D.L. Hawksworth. 1995. Prefacio. Pp 5-12. En: *Biodiversity: measurement and estimation*. (D.L. Hawksworth, ed). Chapman y Hall, Londres.
- Hill, J.E. y J.D. Smith. 1984. *Bats: a natural history*. University of Texas Press, Austin.
- Huston, M.A. 1994. *Biological diversity: The coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hutchinson, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist* 93:145-159
- Hutchinson, G.E. y R.H. MacArthur. 1959. A theoretical ecological model of size distribution among species of animals. *American Naturalist* 93:117-125.
- Jablonski, D, K. Roy y J.W.Valentine. 2006. Out of the tropics: evolutionary dynamics of the latitudinal diversity gradient. *Science* 314: 102-106.
- Jaksic, F.A. 2001. *Ecología de comunidades*. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago.
- Jones, K.E. 2002. A phylogenetic supertree of the bats (Mammalian: Chiroptera). *Biological Reviews* 77:223-259.
- Kaufman, A.M. 1995. Diversity of New World mammals: universality of the latitudinal gradients of species and bauplans. *Journal of Mammalogy* 76:332-334.
- Kaufman, D.M. y M.R. Willig. 1998. Latitudinal patterns of mammalian species richness in the New World: the effect of sampling method and faunal group. *Journal of Biogeography* 25:795-805.
- Lee, T.E., J.B. Scott Jr. y M.M. Marcum. 2001. *Vampyressa bidens*. *Mammalian Species*. 684:1-3.
- Linares, O.J. 1998. *Mamíferos de Venezuela*. Editorial Sociedad Conservacionista Audobon de Venezuela, Caracas.
- Magurran, A.E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing, Boston.
- Marquet, P.A. y H. Cofré. 1999. Large temporal and spatial scales in the structure of mammalian assemblages in South America: a macroecological approach. *Oikos* 85:299-309.
- Martins, E.P. 2004. COMPARE 4.6: for the statistical analysis of comparative data. <http://indiana.edu/martins/compare/>. Department of Biology, Indiana University, Bloomington.

- Martins, E.P. y T.F. Hansen. 1997. Phylogenies and the comparative method: a general approach to incorporating phylogenetic information into the analysis of interespecific data. *American Naturalist* 149:646-667.
- Martins, E.P., J.A.F. Diniz-Filho y E.A. Housworth. 2002. Adaptive constraints and the phylogenetic comparative method: a computer simulation test. *Evolution* 56:1-13.
- Meiri, S. y T. Dayan. 2003. On the validity of Bergmann's rule. *Journal of Biogeography* 30:331-351.
- Mena, J.L. y E. Vázquez-Domínguez. 2005. Species turnover on elevational gradients in small rodents. *Global Ecology and Biogeography* 14:539-547.
- Morrone, J.J., A.N. Castañada., B.E. Hernández y A.L.Martinez. 2004. *Manual de prácticas de sistemática*. Departamento de Biología evolutiva. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Muñoz, J. 1995. *Clave de murciélagos vivientes en Colombia*. Ciencia y Tecnología Universidad de Antioquia, Colombia.
- Murray, B.R., C.R. Fonseca y M. Westoby. 1998. The macroecology of Australian frogs. *Journal of Animal Ecology* 67:567-579.
- Neyra, L.G y L.S. Durand. 1998. *La diversidad biológica de México: Estudio de País*. Comisión Nacional para el Coccimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Olifiers. N., M.V. Vieira y C.E.V. Grelle. 2004. Geographic range and body size in Neotropical marsupials. *Global Ecology and Biogeography* 13:439-444.
- Pagel, M.D., R.M. May y A.R. Collie. 1991. Ecological aspects of the geographical distribution and diversity of mammalian species. *American Naturalist* 137:791-815.
- Patten, M.A. 2004. Correlates of species richness in North American bat families. *Journal of Biogeography* 31:975-985.
- Patterson, B.D., V. Pacheco y S. Solari. 1996. Distribution of bats along an elevational gradient in the Andes of south-eastern Peru. *Journal of Zoology* 240:637-658.
- Rapoport, E.H. 1975. *Areografía*. Fondo de Cultura Económica, México.
- Redford, K.H. y J.F. Eisenberg. 1992. *Mammals of the Neotropics*. Vol.II. The Souther Cone: Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay. The Chicago University Press, Chicago.
- Reed, R.N. 2003. Interespecific patterns of species richness, geographic range size, and body size among New World venomous snakes. *Ecography* 26:107-117.
- Reid, F.A. 1997. *A field guide to the mammals of central America and southeast America*. Oxford University Press, Oxford.

- Rodríguez, P. y E. Vázquez-Domínguez. 2003. Escalas y diversidad de especies. Pp 109-114. En: *Una perspectiva Latinoamericana de la biogeografía*. (J.J. Morrone y J. Llorente-Bousquets, eds). Las Prensas de Ciencias, UNAM, México.
- Rodríguez, M.A., I.L. López-Sañudo y B.A. Hawkins. 2006. The geographic distribution of mammal body size in Europe. *Global Ecology and Biogeography* 15:173-181.
- Rohde, K. 1996. Rapoport's rule is a local phenomenon and cannot explain latitudinal gradients in species diversity. *Biology Letters* 3:10-13.
- Ruggiero, A. 1994. Latitudinal correlates of the sizes of mammalian geographical ranges in South America. *Journal of Biogeography* 21:545-559.
- Sánchez-Cordero, V. 2001. Elevation gradients of diversity for rodents and bats in Oaxaca, México. *Global Ecology and Biogeography* 10:63-76.
- Schluter, D. y R.E. Ricklefs. 1993. Species diversity: an introduction to the problem. Pp 1-10. En: *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives* (R. Ricklefs y D. Schuller, eds). The University of Chicago Press, Londres y Chicago.
- Simmons, N.B. 2005. Orden Chiroptera. Pp 395-426. En: *Mammals species of the world: a taxonomic and geographic reference* (D.E. Wilson y D.M. Reeder, eds). The Johns Hopkins University Press, Estados Unidos.
- Simmons, N.B. y R.S. Voss. 1998. The mammals of Paracou, French Guiana: A neotropical lowland rainforest fauna part-1. Bats. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 237:1-219.
- Simpson, G.G. 1964. Species density of North American recent mammals. *Systematic Zoology* 13:57-63.
- Soriano, P.J. y J. Molinari, J. 1987. *Sturnira aratathomasi*. *Mammalian Species* 284:1-4.
- Stevens, G.C. 1989. The latitudinal gradient in geographic range: How so many species coexist in the tropics. *American Naturalist* 133:240-256.
- Stevens, R.D. 2004. Untangling latitudinal richness gradients at higher taxonomic levels: familial perspectives on the diversity of New World bat communities. *Journal of Biogeography* 31:665-674.
- Stuart-Fox, D y I.P.F. Owens. 2003. Species richness in agamid lizards: chance, body size, sexual selection or ecology? *Journal of Evolutionary Ecology* 16:659-669.
- Tamsitt, J.R. y C. Hauser. 1985. *Sturnira nana*. *Mammalian Species* 240:1-4
- Tellez, G. y J. Ortega. 1999. *Musonycteris harrisoni*. *Mammalian Species* 622:1-3.
- Timm, R.M. 1985. *Artibeus phaeotis*. *Mammalian Species* 235: 1-6.
- Vaughan, T.A. 1988. *Mamíferos*. Interamericana McGraw-Hill, México.

- Villa-R.,B. y F.A. Cervantes. 2003. *Los mamíferos de México*. Grupo Editorial Iberoamérica-Instituto de Biología, UNAM, México.
- Webster, W.D. y J.K. Jones, Jr. 1983. *Artibeus hirsutus* and *Artibeus inopinatus*. *Mammalian Species* 1999:1-3.
- Wiens, J.A. 1989. *The ecology of bird communities*. Vol. I. Cambridge University Press, Cambridge.
- Willig, M.R., B.D. Patterson y R.D. Stevens. 2003. Patterns of range size, richness and body size in the Chiroptera. Pp 580-621. En: *Bat Ecology* (T.H. Kunz y M.B. Fenton, Eds). University of Chicago Press, Chicago.
- Zar, J.H. 1998. *Biostatistical Analysis*. Cuarta Edición. Prentice-Hall, New Jersey.

ANEXO I

La latitud y área de distribución (extensión latitudinal y área de ocurrencia de las especies de la familia Phyllostomidae estudiadas (Latitud N y Latitud S se refieren a la latitud más norteña y más sureña, respectivamente; así, los valores positivos se refieren al Hemisferio Norte y los negativos al Hemisferio sur)

Num	Subfamilia	Género	Especie	Latitud N	Latitud S	Punto medio	Extensión latitudinal (km)	Área de ocurrencia (km ²)
1	Stenodermatinae	Ametrida	<i>Ametrida centurio</i>	12.47	-16.56	-2.04	3225.52	4998198.75
2	Glossophaginae	Anoura	<i>Anoura caudifer</i>	12.47	-30.17	-8.85	4737.73	8746864.92
3	Glossophaginae	Anoura	<i>Anoura cultrata</i>	10.51	-15.85	-2.67	2928.86	1830783.59
4	Glossophaginae	Anoura	<i>Anoura geoffroyi</i>	26	-25.42	0.29	5713.28	8551939.27
5	Glossophaginae	Anoura	<i>Anoura latidens</i>	12.5	-10.13	1.19	2514.42	1452132.21
6	Stenodermatinae	Artibeus	<i>Artibesu amplus</i>	25.35	15.41	20.38	1104.43	563492.02
7	Stenodermatinae	Artibeus	<i>Artibeus (Dermanura) andersini</i>	0.69	-18.72	-9.01	2156.65	3415678.28
8	Stenodermatinae	Artibeus	<i>Artibeus (Dermanura) azteca</i>	24.49	8.66	16.58	1758.87	555207.07
9	Stenodermatinae	Artibeus	<i>Artibeus (Dermanura) cinereus</i>	12.46	-17.02	-2.28	3275.52	9758985.80
10	Stenodermatinae	Artibeus	<i>Artibeus (Dermanura) glaucus</i>	8.98	-23.91	-7.46	3654.41	10681630.79
11	Stenodermatinae	Artibeus	<i>Artibeus (Dermanura) phaeotis</i>	23.81	-4.42	9.7	3136.64	3506910.52
12	Stenodermatinae	Artibeus	<i>Artibeus (Dermanura) tolteca</i>	25.37	1.08	13.23	2698.86	637364.71
13	Stenodermatinae	Artibeus	<i>Artibeus concolor</i>	9.91	-13.01	-1.55	2546.64	6450941.52
14	Stenodermatinae	Artibeus	<i>Artibeus fimbriatus</i>	-18.73	-30.31	-24.5	1286.65	1309180.03
15	Stenodermatinae	Dermanura	<i>Artibeus fraterculus</i>	1.09	-13.57	6.24	1628.87	334382.30
16	Stenodermatinae	Dermanura	<i>Artibeus hirsutus</i>	28.7	16.65	22.68	1338.88	297448.58
17	Stenodermatinae	Dermanura	<i>Artibeus inopinatus</i>	14.04	11.27	12.66	307.77	47881.36
18	Stenodermatinae	Dermanura	<i>Artibeus jamaicensis</i>	26.1	-26.78	-0.34	5875.50	14157130.07
19	Stenodermatinae	Dermanura	<i>Artibeus lituratus</i>	22.11	-29.58	-3.73	5743.28	14200385.31
20	Stenodermatinae	Dermanura	<i>Artibeus obscurus</i>	8.79	-26.5	-8.85	3921.07	11188268.77
21	Carollinae	Carollia	<i>Carollia castanea</i>	16.03	-18.76	-1.36	3865.52	5701365.43
22	Carollinae	Carollia	<i>Carollia perspicillata</i>	21.61	-29.9	-4.14	5723.28	14108297.61
23	Carollinae	Carollia	<i>Carollia subrufa</i>	18.12	9.57	13.85	949.99	211579.21
24	Stenodermatinae	Centurio	<i>Centurio senex</i>	26.27	5.12	15.7	2349.98	2079368.77
25	Stenodermatinae	Chiroderma	<i>Chiroderma doriae</i>	-16.88	-26.18	-4.65	4784.40	499965.98
26	Stenodermatinae	Chiroderma	<i>Chiroderma salvini</i>	26.71	-18.75	3.98	5051.06	2983071.06

Num	Subfamilia	Género	Especie	Latitud N	Latitud S	Punto medio	Extensión latitudinal (km)	Área de ocurrencia (km ²)
27	Stenodermatinae	Chiroderma	<i>Chiroderma trinitatum</i>	12.47	-22.33	-4.93	3866.63	9402841.97
28	Stenodermatinae	Chiroderma	<i>Chiroderma villosum</i>	21.6	-23.84	-1.12	5048.84	10383195.51
29	Glossophaginae	Choeroniscus	<i>Choeroniscus godmani</i>	25.05	0.94	13	2678.86	2678087.33
30	Glossophaginae	Choeroniscus	<i>Choeroniscus minor</i>	10.84	-17.39	-3.27	3136.64	6429010.97
31	Glossophaginae	Choeroniscus	<i>Choeroniscus periosus</i>	6.98	-1.72	2.63	966.66	249477.65
32	Glossophaginae	Choeronycteris	<i>Choeronycteris mexicana</i>	33.36	13.13	23.25	2247.76	1774823.66
33	Phyllostominae	Chrotopterus	<i>Chrotopterus auritus</i>	21.59	-31.43	-4.92	5891.05	9278302.85
34	Desmodontinae	Desmodus	<i>Desmodus rotundus</i>	28.12	-34.97	-3.42	7009.93	17753819.60
35	Desmodontinae	Diaemus	<i>Diaemus youngi</i>	23.88	-30.25	-3.18	6014.38	13153673.97
36	Desmodontinae	Diphylla	<i>Diphylla ecaudata</i>	30.36	-24.94	-2.71	6144.38	7682538.23
37	Stenodermatinae	Ectophylla	<i>Ectophylla alba</i>	15.99	8.95	12.47	782.21	138317.21
38	Stenodermatinae	Enchisthenes	<i>Enchisthenes hartii (Artibeus)</i>	24.02	-17.72	3.15	4637.73	3007315.84
39	Glossophaginae	Glossophaga	<i>Glossophaga commissarisi</i>	25.76	-15.38	5.19	4571.07	3747885.03
40	Glossophaginae	Glossophaga	<i>Glossophaga leachii</i>	20.09	9.09	14.59	1222.21	502329.82
41	Glossophaginae	Glossophaga	<i>Glossophaga longirostris</i>	12.16	0.53	6.35	1292.21	1571215.44
42	Glossophaginae	Glossophaga	<i>Glossophaga morenoi</i>	20.26	14.95	17.61	589.99	327124.89
43	Glossophaginae	Glossophaga	<i>Glossophaga soricina</i>	29.59	-34.79	-2.6	7153.26	15586240.52
44	Glossophaginae	Hylonycteris	<i>Hylonycteris underwoodi</i>	21.24	8.03	14.64	1467.76	445364.24
45	Glossophaginae	Leptonycteris	<i>Leptonycteris curasoae</i>	34.01	2.63	18.32	3486.63	1999648.60
46	Glossophaginae	Lichonycteris	<i>Lichonycteris obscura</i>	17.82	-17.16	0.33	3886.63	7928623.56
47	Lonchophyllinae	Lionycteris	<i>Lionycteris spurrelli</i>	12.47	-15.12	-1.32	3065.52	7297114.76
48	Lonchophyllinae	Lonchophylla	<i>Lonchophylla bokermanni</i>	-17.89	-22.31	-20.1	491.11	128392.68
49	Lonchophyllinae	Lonchophylla	<i>Lonchophylla dekeyseri</i>	-13.86	-17.44	-15.68	397.77	101315.99
50	Lonchophyllinae	Lonchophylla	<i>Lonchophylla handleyi</i>	12.46	-16.19	-1.86	3183.30	3612494.50
51	Lonchophyllinae	Lonchophylla	<i>Lonchophylla hesperia</i>	-2.73	-13.06	-7.9	1147.77	216672.20
52	Lonchophyllinae	Lonchophylla	<i>Lonchophylla mordax</i>	9.96	-3.1	3.43	1451.10	372264.85
53	Lonchophyllinae	Lonchophylla	<i>Lonchophylla robusta</i>	12.47	-5.46	3.51	1992.20	1112153.97
54	Lonchophyllinae	Lonchophylla	<i>Lonchophylla thomasi</i>	12.47	-17.94	-2.73	3378.86	8396753.02
55	Phyllostominae	Lonchornina	<i>Lonchornina aurita</i>	20.66	-25.38	-2.36	5115.50	11581927.53
56	Phyllostominae	Lonchornina	<i>Lonchornina fernadezi</i>	6.64	2.86	4.75	420.00	106071.58
57	Phyllostominae	Lonchornina	<i>Lonchornina marinkelli</i>	2.03	-4.22	-1.1	694.44	161966.67
58	Phyllostominae	Lonchornina	<i>Lonchornina orinocensis</i>	7.67	1.6	4.64	674.44	265306.07

Num	Subfamilia	Género	Especie	Latitud N	Latitud S	Punto medio	Extensión latitudinal (km)	Área de ocurrencia (km ²)
59	Phyllostominae	Macrophyllum	<i>Macrophyllum macrophyllum</i>	18.32	-28.92	-5.3	5243.28	11205406.90
60	Phyllostominae	Macrotus	<i>Macrotus californicus</i>	36.65	22.87	29.76	1531.10	625963.97
61	Phyllostominae	Macrotus	<i>Macrotus waterhousii</i>	25.39	15.73	20.56	1073.32	563492.02
62	Phyllostominae	Micronycteris	<i>Micronycteris hirsuta</i>	15.37	13.66	14.52	190.00	4315862.17
63	Phyllostominae	Micronycteris	<i>Micronycteris megalotis</i>	12.47	-24.41	-5.97	4097.74	11205406.90
64	Phyllostominae	Micronycteris	<i>Micronycteris minuta</i>	15.88	-29.41	-6.76	5032.17	12277923.82
65	Phyllostominae	Micronycteris	<i>Micronycteris schmidtorum</i>	18.55	-25.46	-3.45	4889.95	6257524.88
66	Phyllostominae	Mimon	<i>Mimon bennetti</i>	12.53	-28.66	-8.06	4576.62	3324495.97
67	Phyllostominae	Mimon	<i>Mimon crenulatum</i>	18.6	-14.99	1.81	3732.18	9964401.51
68	Glossophaginae	Musonycteris	<i>Musonycteris harrisoni</i>	19.69	16.93	18.31	306.66	66053.80
69	Phyllostominae	Phylloderma	<i>Phylloderma stenops</i>	17.97	-29	-5.51	5218.84	9886686.98
70	Phyllostominae	Phyllostomus	<i>Phyllostomus discolor</i>	19.65	-22.7	-1.52	4705.51	12084845.74
71	Phyllostominae	Phyllostomus	<i>Phyllostomus elongatus</i>	10.76	-23.84	-6.54	3844.41	10933811.53
72	Phyllostominae	Phyllostomus	<i>Phyllostomus hastatus</i>	16.49	-24.14	-3.82	4514.40	12615377.51
73	Phyllostominae	Phyllostomus	<i>Phyllostomus latifolius</i>	8.68	-3.13	2.78	1312.21	1593197.35
74	Lonchophyllinae	Platalina	<i>Platalina genovensium</i>	-4.09	-17.4	-10.74	1478.87	301825.67
75	Stenodermatinae	Platyrrhinus	<i>Platyrrhinus aurarius</i>	7.06	2.48	4.77	508.88	284217.37
76	Stenodermatinae	Platyrrhinus	<i>Platyrrhinus brabchycephalus</i>	10.72	-17.23	-3.25	3105.52	6997070.62
77	Stenodermatinae	Platyrrhinus	<i>Platyrrhinus chocoensi</i>	5.46	0.03	2.75	603.33	81162.90
78	Stenodermatinae	Platyrrhinus	<i>Platyrrhinus dorsalis</i>	12.45	-19.45	-3.5	3544.41	1916505.27
79	Stenodermatinae	Platyrrhinus	<i>Platyrrhinus helleri</i>	18.87	-23.6	-2.36	4718.84	10867808.90
80	Stenodermatinae	Platyrrhinus	<i>Platyrrhinus infuscus</i>	6.6	-19.03	6.21	2206.64	3685446.51
81	Stenodermatinae	Platyrrhinus	<i>Platyrrhinus lineatus</i>	11.62	-33.08	-10.73	2847.75	2806494.02
82	Stenodermatinae	Platyrrhinus	<i>Platyrrhinus umbratus</i>	10.63	8.29	9.46	4966.62	6555271.36
83	Stenodermatinae	Platyrrhinus	<i>Platyrrhinus vittatus</i>	12.47	-19.7	-3.61	260.00	28651.18
84	Stenodermatinae	Pygoderma	<i>Pygoderma bilabiatum</i>	5.99	-29.87	-11.94	3574.41	2055565.88
85	Carollinae	Rhinophylla	<i>Rhinophylla alethina</i>	6.65	-11.16	-2.25	3984.40	3217523.31
86	Carollinae	Rhinophylla	<i>Rhinophylla fischeriae</i>	5.25	-14.61	-4.68	1978.87	224647.71
87	Carollinae	Rhinophylla	<i>Rhinophylla pumilio</i>	10.23	-19.41	-4.59	3293.30	8341711.99
88	Glossophaginae	Scleronycteris	<i>Scleronycteris ega</i>	6.09	-6.59	-0.25	1408.87	600533.11
89	Stenodermatinae	Sphaeronycteris	<i>Sphaeronycteris toxophyllum</i>	12.21	-16.8	-2.31	3223.30	4334277.37
90	Stenodermatinae	Sturnina	<i>Sturnina erythromos</i>	12.46	-28.22	-7.88	4519.95	2627589.05
91	Stenodermatinae	Sturnina	<i>Sturnira aratathomasi</i>	4.96	1.25	3.11	412.22	71990.95

Num	Subfamilia	Género	Especie	Latitud N	Latitud S	Punto medio	Extensión latitudinal (km)	Área de ocurrencia (km ²)
92	Stenodermatinae	Sturnina	<i>Sturnira bidens</i>	8.86	-13.88	-2.51	2526.64	708344.65
93	Stenodermatinae	Sturnina	<i>Sturnira bogotensis</i>	8.94	-13.72	-2.39	2517.75	224616.34
94	Stenodermatinae	Sturnina	<i>Sturnira lilium</i>	29.99	-34.95	-2.48	7215.48	15449676.75
95	Stenodermatinae	Sturnina	<i>Sturnira ludovici</i>	24.64	-4.37	10.14	3223.30	2221273.87
96	Stenodermatinae	Sturnina	<i>Sturnira luisi</i>	10.75	-10.2	0.28	2327.75	451153.62
97	Stenodermatinae	Sturnina	<i>Sturnira magna</i>	4.96	-18.79	-6.91	2638.86	1474217.33
98	Stenodermatinae	Sturnina	<i>Sturnira mordax</i>	10.9	0.3	5.6	1177.77	162306.81
99	Stenodermatinae	Sturnina	<i>Sturnira nana</i>	-10.66	-14.68	-12.67	446.66	34677.81
100	Stenodermatinae	Sturnina	<i>Sturnira tildae</i>	10.82	-26.07	-7.62	4098.85	10688615.44
101	Phyllostominae	Tonatia	<i>Tonatia bidens</i>	17.76	-27.25	4.74	5001.06	5673661.47
102	Phyllostominae	Tonatia	<i>Tonatia brasiliense</i>	19.03	-19.19	0.08	4246.62	8105185.75
103	Phyllostominae	Tonatia	<i>Tonatia corrikeri</i>	10.02	-13.3	1.64	2591.09	5004980.88
104	Phyllostominae	Tonatia	<i>Tonatia evotis</i>	20.49	14.95	17.72	615.55	264454.73
105	Phyllostominae	Tonatia	<i>Tonatia schulzi</i>	4.94	-1.05	1.95	665.55	288586.75
106	Phyllostominae	Tonatia	<i>Tonatia silvicola</i>	15.44	-26.74	5.65	4686.62	13489262.81
107	Phyllostominae	Trachops	<i>Trachops cirrhosus</i>	18.64	-29.61	-5.48	5361.06	12614828.84
108	Stenodermatinae	Uroderma	<i>Uroderma bilobatum</i>	19.08	-25.49	-3.21	4952.17	12790727.79
109	Stenodermatinae	Uroderma	<i>Uroderma magnirostrum</i>	18.17	-19.3	0.56	4163.29	10217572.23
110	Stenodermatinae	Vampyressa	<i>Vampyressa bidens</i>	9.53	-17.14	3.84	2963.30	6751639.06
111	Stenodermatinae	Vampyressa	<i>Vampyressa brocki</i>	0.17	-4.27	2.05	493.33	117276.68
112	Stenodermatinae	Vampyressa	<i>Vampyressa melissa</i>	9.3	-14.95	2.82	2694.42	1313018.02
113	Stenodermatinae	Vampyressa	<i>Vampyressa nymphaea</i>	12.84	0.16	6.5	1408.87	213256.36
114	Stenodermatinae	Vampyressa	<i>Vampyressa pusilla</i>	18.55	-33.17	7.31	5746.61	7155611.05
115	Stenodermatinae	Vampyrodes	<i>Vampyrodes caraccioli</i>	18.42	-17.85	0.29	4029.96	8362741.69
116	Phyllostominae	Vampyrum	<i>Vampyrum spectrum</i>	18.13	-20.63	1.25	4306.62	5287603.14

ANEXO II

Peso (masa corporal promedio) y tipo de dieta de las especies de la familia Phyllostomidae estudiadas
Dietas: Fr , frugívoro; I, insectívoro; N, nectarívoro; Po, polinívoro; S, sanguinívoro; O, omnívoro

Num	Especie	Abreviación	Masa (g)	Dieta	Referencia
1	<i>Ametrida centurio</i>	Am_ce	9	Fr	Reid, 1997; Arita y Rodríguez, 2004; Muñoz, 1995
2	<i>Anoura caudifer</i>	An_ca	10.1	NpoFrI *	Eisenberg y Redford, 1999; Albuja, 1999
3	<i>Anoura cultrata</i>	An_cu	17.6	NPol	Eisenberg, 1989
4	<i>Anoura geoffroyi</i>	An_ge	15	NI	Eisenberg, 1989; Ceballos y Galindo, 1984
5	<i>Anoura latidens</i>	An_la	14.5	NI	Eisenberg, 1989; http://www.nouragues.cnrs.fr/NourListesFaun_Flor.htm
6	<i>Artibesu amplus</i>	Ar_am	59.1	Fr	Linares, 1998
7	<i>Artibeus (Dermanura) andersini</i>	Ar_an	11	Fr	Patterson <i>et al.</i> , 1996; Muñoz, 1995
8	<i>Artibeus (Dermanura) azteca</i>	Ar_az	24	Frl	Reid, 1997; Ceballos y Galindo, 1984
9	<i>Artibeus (Dermanura) cinereus</i>	Ar_ci	10.7	Frl	Simmons y Voss, 1998; Muñoz, 1995; Linares, 1998
10	<i>Artibeus (Dermanura) glaucus</i>	Ar_gl	10.5	Fr	Muñoz, 1995
11	<i>Artibeus (Dermanura) phaeotis</i>	Ar_ph	11.4	FrPol	Albuja, 1999; Timm, 1985
12	<i>Artibeus (Dermanura) tolteca</i>	Ar_to	15.02	Fr	Arita y Rodríguez, 2004; Muñoz, 1995
13	<i>Artibeus concolor</i>	Ar_co	15.7	Fr	Simmons y Voss, 1998; Muñoz, 1995; http://www.nouragues.cnrs.fr/NourListesFaun_Flor.htm
14	<i>Artibeus fimbriatus</i>	Ar_fi	63.9	Fr	Cruz-Neto <i>et al.</i> , 2001; Barquez <i>et al.</i> , 1993
15	<i>Artibeus fraterculus</i>	Ar_fr	39.5	Frl	Eisenberg y Redford, 1999
16	<i>Artibeus hirsutus</i>	Ar_hi	39.6	Fr	Webste y Jones, 1983; Villa y Cervantes, 2003
17	<i>Artibeus inopinatus</i>	Ar_in	29.9	Fr	Arita y Rodríguez, 2004; Reid, 1997
18	<i>Artibeus jamaicensis</i>	Ar_ja	40.3	Fr	Arita y Rodríguez, 2004; Linares, 1998
19	<i>Artibeus lituratus</i>	Ar_li	61.9	FrPo	Arita y Rodríguez, 2004; Cruz-Neto <i>et al.</i> , 2001
20	<i>Artibeus obscurus</i>	Ar_ob	33.9	Frl	Simmons y Voss, 1998; Muñoz, 1995
21	<i>Carollia castanea</i>	Ca_ca	8.5	Frl	Reid, 1997
22	<i>Carollia perspicillata</i>	Ca_pe	17	FrPol	Eisenberg, 1989; Reid, 1997
23	<i>Carollia subrufa</i>	Ca_su	13	Frl	Reid, 1997
24	<i>Centurio senex</i>	Ce_se	21.6	Fr	Arita y Rodríguez, 2004; Reid, 1997
25	<i>Chiroderma doriae</i>	Ch_do	19.9	Fr	Cruz-Neto <i>et al.</i> , 2001
26	<i>Chiroderma salvini</i>	Ch_sa	27.2	Fr	Eisenberg, 1989; Villa y Cervantes, 2003

* Dieta que se consideró como O = Omnívoro en la gráfica de distribución de frecuencias.

Num	Especie	Abreviación	Masa (g)	Dieta	Bibliografía
27	<i>Chiroderma trinitatum</i>	Ch_tr	13	Fr	Arita y Rodríguez, 2004; Reid, 1997
28	<i>Chiroderma villosum</i>	Ch_vi	21	Fr	Arita y Rodríguez, 2004; Villa y Cervantes, 2003
29	<i>Choeroniscus godmani</i>	Ch_go	9	NpoFrl *	Eisenberg, 1989; Reid, 1997
30	<i>Choeroniscus minor</i>	Ch_mi	10	NI	Eisenberg, 1989; Muñoz, 1995
31	<i>Choeroniscus periosus</i>	Ch_pe	13.7	NI	Munoz, 1995 **
32	<i>Choeronycteris mexicana</i>	Ch_me	16.5	NPoFr	Reid, 1997; Ceballos y Galindo, 1984
33	<i>Chrotopterus auritus</i>	Ch_au	76.5	ClFr	Reid, 1997
34	<i>Desmodus rotundus</i>	De_ro	31	S	Reid, 1997
35	<i>Diaemus youngi</i>	Di_yo	36	S	Eisenberg, 1989; Reid, 1997
36	<i>Diphylla ecaudata</i>	Di_ec	25.5	S	Reid, 1997
37	<i>Ectophylla alba</i>	Ec_al	12.3	Fr	Arita y Rodríguez, 2004; Eisenberg, 1989
38	<i>Enchisthenes hartii (Artibeus)</i>	Ar_ha	16	Fr	Arita y Rodríguez, 2004; Reid, 1997
39	<i>Glossophaga commissarisi</i>	Gl_co	8.5	NpoFrl *	Arita y Rodríguez, 2004; Reid, 1997
40	<i>Glossophaga leachii</i>	Gl_le	10	N	Arita y Rodríguez, 2004; Reid, 1997
41	<i>Glossophaga longirostris</i>	Gl_lo	12.8	NI	Eisenberg, 1989
42	<i>Glossophaga morenoi</i>	Gl_mo	8	NPoFr	Reid, 1997
43	<i>Glossophaga soricina</i>	Gl_so	9.5	NpoFrl *	Reid, 1997
44	<i>Hylonycteris underwoodi</i>	Hy_un	10.7	N	Arita y Rodríguez, 2004
45	<i>Leptonycteris curasoae</i>	Le_cu	23.5	NpoFrl *	Reid, 1997; Villa y Cervantes, 2003
46	<i>Lichonycteris obscura</i>	Li_ob	8	NI	Reid, 1997
47	<i>Lionycteris spurrelli</i>	Li_sp	8.7	NI	Reid, 1997
48	<i>Lonchophylla bokermanni</i>	Lo_bo	16.9	N	Eisenberg y Redford, 1999; http://biodiversity.mongabay.com/animals//Lonchophylla_bokermanni.html , **
49	<i>Lonchophylla dekeyseri</i>	Lo_de	10.3	I	http://www.unb.br/ib/zoo/chiroptera/news/news30.htm **
50	<i>Lonchophylla handleyi</i>	Lo_ha	16.8	NI	Patterson <i>et al.</i> , 1996; Muñoz, 1995
51	<i>Lonchophylla hesperia</i>	Lo_he	14	N	http://www.terraecuador.net/mamiferosdeecuador/inicio.htm ; **
52	<i>Lonchophylla mordax</i>	Lo_mo	7.9	NI	Reid, 1997
53	<i>Lonchophylla robusta</i>	Lo_ro	14.3	FrNI	Reid, 1997; Eisenberg, 1989
54	<i>Lonchophylla thomasi</i>	Lo_th	6.5	FrNI	Reid, 1997
55	<i>Lonchornina aurita</i>	Lo_au	14.3	I	Eisenberg, 1989; Arita y Rodríguez, 2004
56	<i>Lonchornina fernadezi</i>	Lo_fe	9.8	I	Muñoz, 1995; Linares, 1998

* Dieta que se consideró como O = Omnívoro en la gráfica de distribución de frecuencias.

** El valor de la masa se obtuvo por medio de una regresión.

Num	Especie	Abreviaciones	Masa (g)	Dieta	Bibliografía
57	<i>Lonchornina marinkelli</i>	Lo_ma	8.7	I	Eisenberg y Redford, 1999; Muñoz, 1995
58	<i>Lonchornina orinocensis</i>	Lo_or	8.7	I	Eisenberg, 1989; Muñoz, 1995
59	<i>Macrophyllum macrophyllum</i>	Ma_ma	8.5	I	Arita y Rodríguez, 2004; Reid, 1997
60	<i>Macrotus californicus</i>	Ma_ca	11.7	I	Arita y Rodríguez, 2004
61	<i>Macrotus waterhousii</i>	Ma_wa	14.1	I	Arita y Rodríguez, 2004
62	<i>Micronycteris hirsuta</i>	Mi_hi	14	IFr	Eisenberg, 1989; Muñoz, 1995
63	<i>Micronycteris megalotis</i>	Mi_me	5	IFr	Eisenberg, 1989
64	<i>Micronycteris minuta</i>	Mi_mi	6.9	IFr	Eisenberg, 1989; Arita y Rodríguez, 2004; Muñoz, 1995
65	<i>Micronycteris schmidtorum</i>	Mi_sc	7.6	IFr	Eisenberg, 1989; Arita y Rodríguez, 2004; Muñoz, 1995
66	<i>Mimon bennetti</i>	Mi_be	20	I	Reid, 1997; Arita y Rodríguez, 2004
67	<i>Mimon crenulatum</i>	Mi_cr	12.8	I	Eisenberg, 1989; Arita y Rodríguez, 2004
68	<i>Musonycteris harrisoni</i>	Mu_ha	12.6	N	Arita y Rodríguez, 2004; Tellez y Ortega, 1999
69	<i>Phylloderma stenops</i>	Ph_st	58	IFr	Reid, 1997; Eisenberg, 1989
70	<i>Phyllostomus discolor</i>	Ph_di	38.2	IFrPo	Eisenberg, 1989; Albuja, 1999; Arita y Rodríguez, 2004; Villa y Cervantes, 2003
71	<i>Phyllostomus elongatus</i>	Ph_el	41	FrNPo *	Eisenberg, 1989
72	<i>Phyllostomus hastatus</i>	Ph_ha	94	ICFrNPo *	Reid, 1997; Albuja, 1999; Arita y Rodríguez, 2004
73	<i>Phyllostomus latifolius</i>	Ph_la	27.5	I	Eisenberg, 1989
74	<i>Platalina genovensium</i>	Pl_ge	47	N	Eisenberg y Redford, 1999
75	<i>Platyrrhinus aurarius</i>	Pl_au	33.6	Frl	Muñoz, 1995; Eisenberg, 1989
76	<i>Platyrrhinus brabchycephalus</i>	Pl_br	14.3	Frl	Barquez <i>et al.</i> , 1993; Muñoz, 1995
77	<i>Platyrrhinus chocoensi</i>	Pl_ch	32.1	Frl	Muñoz, 1995 **
78	<i>Platyrrhinus dorsalis</i>	Pl_do	29	Frl	Reid, 1997; Muñoz, 1995
79	<i>Platyrrhinus helleri</i>	Pl_he	16.5	Frl	Reid, 1997; Muñoz, 1995
80	<i>Platyrrhinus infuscus</i>	Pl_in	43	Frl	Patterson <i>et al.</i> , 1996; Muñoz, 1995
81	<i>Platyrrhinus lineatus</i>	Pl_li	22.3	Frl	Cruz-Neto <i>et al.</i> , 2001; Muñoz, 1995
82	<i>Platyrrhinus umbratus</i>	Pl_um	27.1	Frl	Barquez <i>et al.</i> , 1993; Muñoz, 1995
83	<i>Platyrrhinus vittatus</i>	Pl_vi	54.5	Fr	Reid, 1997
84	<i>Pygoderma bilabiatum</i>	Py_bi	21.5	Fr	Muñoz, 1995; http://www.unb.br/ib/zoo/chiroptera/articles/article9.htm
85	<i>Rhinophylla alethina</i>	Rh_al	14	Frl	Eisenberg, 1989
86	<i>Rhinophylla fischeriae</i>	Rh_fi	6.9	Frl	Patterson <i>et al.</i> , 1996

* Dieta que se consideró como O = Omnívoro en la gráfica de distribución de frecuencias.

** El valor de la masa se obtuvo por medio de una regresión.

Num	Especie	Abreviación	Masa (g)	Dieta	Bibliografía
87	<i>Rhinophylla pumilio</i>	Rh_pu	9.4	Frl	Eisenberg, 1989
88	<i>Scleronycteris ega</i>	Sc_eg	8	NFrl	Muñoz, 1995; Linares, 1998
89	<i>Sphaeronycteris toxophyllum</i>	Sp_to	17.3	Fr	Barquez <i>et al.</i> , 1993; Muñoz, 1995
90	<i>Sturnira erythromos</i>	St_er	16	Fr	Grannini y Barquez, 2003
91	<i>Sturnira aratathomasi</i>	St_ar	49.9	Fr	Soriano y Molinari, 1987; Eisenberg, 1989
92	<i>Sturnira bidens</i>	St_bi	17	Fr	Barquez <i>et al.</i> , 1993; Muñoz, 1995
93	<i>Sturnira bogotensis</i>	St_bo	19.6	Fr	Eisenberg, 1989; Muñoz, 1995
94	<i>Sturnira lilium</i>	St_li	18.4	FrNPoI *	Arita y Rodríguez, 2004; Reid, 1997
95	<i>Sturnira ludovici</i>	St_ld	20	Fr	Arita y Rodríguez, 2004; Reid, 1997; Villa y Cervantes, 2003
96	<i>Sturnira luisi</i>	St_lu	21	Frl	Arita y Rodríguez, 2004; Reid, 1997
97	<i>Sturnira magna</i>	St_ma	50	Fr	Tamsitt y Christoph, 1985
98	<i>Sturnira mordax</i>	St_mo	27.5	Fr	Reid, 1997
99	<i>Sturnira nana</i>	St_na	9.5	Fr	Patterson <i>et al.</i> , 1996; Eisenberg y Redford, 1999
100	<i>Sturnira tildae</i>	St_ti	22.3	Fr	Simmons y Voss, 1998; Reid, 1997
101	<i>Tonatia bidens</i>	To_bi	26.3	ICFr	Eisenberg, 1989; Barquez <i>et al.</i> , 1993
102	<i>Tonatia brasiliense</i>	To_br	10.2	IFr	Eisenberg, 1989; Muñoz, 1995
103	<i>Tonatia corrikeri</i>	To_co	22	I	Eisenberg, 1989; Eisenberg y Redford, 1999
104	<i>Tonatia evotis</i>	To_ev	18.5	I	Reid, 1997; Arita y Rodríguez, 2004; Villa y Cervantes, 2003
105	<i>Tonatia schulzi</i>	To_sc	30.6	I	Simmons y Voss, 1998
106	<i>Tonatia silvicola</i>	To_si	30.6	IFrPo	Eisenberg, 1989; Arita y Rodríguez, 2004
107	<i>Trachops cirrhosus</i>	Tr_ci	34.2	CIFr	Eisenberg, 1989; Arita y Rodríguez, 2004; Albuja, 1999; Villa y Cervantes, 2003
108	<i>Uroderma bilobatum</i>	Ur_bi	16.5	FrNPoI *	Arita y Rodríguez, 2004; Reid, 1997; Ceballos y Galindo 1984
109	<i>Uroderma magnirostrum</i>	Ur_ma	16.5	FrNPoI *	Arita y Rodríguez, 2004; Reid, 1997, Villa y Cervantes, 2003
110	<i>Vampyressa bidens</i>	Va_bi	12.1	Fr	Lee, Scott y Marcum, 2001; Muñoz, 1995
111	<i>Vampyressa brocki</i>	Va_br	7.5	Fr	Simmons y Voss, 1998; Eisenberg, 1989
112	<i>Vampyressa melissa</i>	Va_me	13.6	Fr	Eisenberg, 1989; Patterson <i>et al.</i> , 1996
113	<i>Vampyressa nymphaea</i>	Va_ny	6.9	Fr	Arita y Rodríguez, 2004
114	<i>Vampyressa pusilla</i>	Va_pu	17.06	Fr	Arita y Rodríguez, 2004
115	<i>Vampyrodes caraccioli</i>	Va_ca	38.5	FrNPo	Arita y Rodríguez, 2005; Reid, 1997
116	<i>Vampyrum spectrum</i>	Va_sp	185	CIFr	Reid, 1997; Arita y Rodríguez, 2004

* Dieta que se consideró como O = Omnívoro en la gráfica de distribución de frecuencias.

ANEXO III

Filogenia en notación parentética de las especies de la familia Phyllostomidae estudiadas, con politomías resueltas.

(Lo_de,((((((((((((An_ca,An_ge)0.0000001,An_cu),An_la),((Mu_ha,Ch_me),((Ch_mi,Ch_go),Ch_pe)),(Sc_eg,(Hy_un,Li_ob))))),((Le_cu,((Gl_so,((Gl_le,Gl_lo)0.0000001,Gl_mo)),Gl_co))),((((((((((((Ch_do,Ch_tr),Ch_vi),Ch_sa),((Va_bi,Va_ny),Va_br),(Va_pu,Va_me))),(Ur_ma,Ur_bi)),((PI_br,((((PI_he,PI_do),((PI_li,PI_vi)0.0000001,PI_au)0.0000001,PI_um))0.0000001,PI_in),PI_ch)),Va_ca)),Ec_al),((((((Ar_li,((Ar_ob,((Ar_in,Ar_hi),Ar_fr)),Ar_ja)),Ar_am),Ar_fi),Ar_co),((Ar_ci,(Ar_gl,Ar_an)),((Ar_to,Ar_ph),Ar_az))),Ar_ha)),((Ce_se,(Sp_to,Am_ce)),Py_bi)),((((((((St_ti,St_lu),St_er)0.0000001,St_ld)0.0000001,St_bo)0.0000001,St_ma)0.0000001,St_mo),(St_li,St_ar)),(St_bi,St_na)),((Rh_fi,(Rh_pu,Rh_al)),(Ca_ca,(Ca_pe,Ca_su))),(((De_ro,Di_yo),Di_ec),((((Va_sp,Ch_au),Tr_ci),((Ph_st,((Ph_ha,Ph_el),Ph_di),Ph_la)),(Mi_be,Mi_cr)),((To_bi,((To_si,To_br),(To_co,To_sc))),To_ev))),((Ma_wa,Ma_ca),((Mi_me,(Mi_mi,Mi_sc)),Mi_hi)),(Ma_ma,(((Lo_au,Lo_ma),Lo_fe)0.0000001,Lo_or))))),PI_ge),Li_sp),Lo_ha),Lo_he),Lo_mo),(Lo_th,(Lo_bo,Lo_ro))));