

**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MEXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

“Estructura y efecto de escala en la comunidad de murciélagos del Istmo de
Tehuantepec, un enfoque ecomorfológico.”

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

PRESENTA:

CRISOFORO FABRICIO VILLALOBOS CAMACHO

DIRECTOR DE TESIS:

DR. HÉCTOR TAKESHI ARITA WATANABE

2006



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.

Hoja de Datos del Jurado

1.- Datos del alumno.

Villalobos
Camacho
Crisóforo Fabricio
5606-0086
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología

2.- Datos del tutor.

Doctor
Héctor Takeshi
Arita
Watanabe

3.- Datos del sinodal 1

Doctora
Claudia Elizabeth
Moreno
Ortega

4.- Datos del sinodal 2

Maestra en Ciencias
Livia Socorro
León
Paniagua

5.- Datos del sinodal 3

Doctor
Jorge
Ortega
Reyes

6.- Datos del sinodal 4

Doctor
Luis
Zambrano
González

7.- Datos del trabajo escrito.

Estructura y efecto de escala en la comunidad de murciélagos del Istmo de Tehuantepec, un enfoque ecomorfológico.
75 páginas
2006

In memoriam

**Andrés Villalobos Casamadrid
(1934-2000)**

solo los murciélagos
se entienden con el mundo
pero al revés.
M.B.

...con frecuencia la ignorancia engendra más confianza que el conocimiento...

“to do science is to search for repeated patterns, not only to accumulate facts”
R. MacArthur

“...yet without a commitment to science and rationality in its proper domain, there can be
no solution to the problems that engulf us”
S.J. Gould

Agradecimientos

A toda, toda mi familia en Chiapas, Jalisco y Canadá (Blaine & Pam thank you so much for your love and support), todos son muy importantes en cualquiera de las cosas que me sucedan. Mis hermanos Andrés (Toñito, gracias por estar ahí siempre siempre, ejemplo y apoyo) y Sofía, a mi ma Duvy gracias por todo el apoyo aún cuando no sabías en lo que me metía. A mi padre, ejemplo de vida.

A la Facultad de Ciencias de la UNAM, en la cual supe que el placer coincide con el conocer. "Pues no se goza después de haber aprendido, sino que gozar y aprender se dan conjuntamente" (Epicuro).

Al laboratorio de Macroecología, Instituto de Ecología, UNAM. A todos los que lo integran (Dra. Ella Vázquez, Dra. Pilar Rodríguez, Dr. Jorge Ortega, estudiantes) por darme la oportunidad de descubrir esta disciplina tan fascinante. En particular al Dr. Héctor T. Arita por enseñar y compartir tanto conocimiento. Al Biol. Gerardo Rodríguez primero por su inconmensurable ayuda técnica, dígame mapas, bases de datos, informática, administración, entre otras muchas que no hubieran sido posibles si no me hubieras echado la mano Gerardo, además de tu valiosa amistad.

A mis sinodales Dr. Jorge Ortega, M. en C. Livia León, Dra. Claudia Moreno y Dr. Luis Zambrano por sus valiosas aportaciones a mi trabajo. A las colecciones científicas visitadas, principalmente a la Colección Nacional de Mastozoología del IBUNAM y al Dr. Fernando Cervantes.

Por supuesto que a toda, pero todita LA BANDA que estuvo, está y espero esté en un futuro conmigo (el orden no implica significado, todos son importantes hasta los que se me pase mencionar): Citla, Morena, Tatjana, Pau, René, Tulio, Iván, Martín, Ernesto, Olmo, Leonora, Adriana, Eduardo, Nato y Natilla san (gracias por aguantarme y compartir estos años), Andrés (mtz y lira), Pablo(s), Nayla, Álvaro, Julio, Fabiola y Pilar. Un gran abrazo a todos.

Índice

1.- Introducción-----	2
1.1.- Comunidad -----	2
1.2.- Propiedades de la comunidad-----	4
1.3.- Estructura de la comunidad-----	4
1.4.- Patrones y modelos nulos-----	6
1.5.- Escalas-----	8
1.6.- Ecomorfología-----	9
1.7.- Comunidades de murciélagos -----	10
2- Objetivos-----	15
3- Hipótesis-----	16
4.- Métodos-----	18
4.1.- Delimitación del área de estudio y escalas geográficas-----	18
4.2.- Descripción del área de estudio-----	20
4.3.- Composición de la quiropterofauna del Istmo de Tehuantepec-----	20
4.4.- Determinación de los gremios alimentarios-----	22
4.5.- Variables morfológicas-----	24
4.6.- Análisis de datos-----	29
4.6.1.- Espacio ecomorfológico-----	30
4.6.2.- Tendencias comunitarias -----	32
4.6.3.- Modelos nulos -----	32
4.6.4.- Comunidades reales vs comunidades aleatorias-----	33
5.- Resultados-----	35
5.1.- Espacio ecomorfológico-----	35
5.1.1.- Análisis de componentes principales -----	35
5.1.2.- Tendencias comunitarias reales vs aleatorias-----	38
6.- Discusión-----	62
7.- Referencias-----	69

1.- Introducción

El reconocimiento de la complejidad y variabilidad de los sistemas biológicos ha restringido su análisis a niveles de organización más simples como las poblaciones o las comunidades (Putman 1994), el desarrollo de teorías basadas en este tipo de estudios comunitarios pueden ayudar a entender la dinámica a escalas grandes de tiempo y a través de grandes áreas (Pimm 1991). En un principio, la ecología de comunidades se dedicó a describir el número e identidad de las especies que conviven en un mismo sitio, dando como resultado listados de especies (Morin 1999). Se enfocó también, en la dinámica de una especie en particular o su interacción con alguna otra especie.

En la actualidad, gracias al desarrollo de técnicas de modelación matemática capaces de manejar la complejidad de interacciones, junto con el incremento en la descripción y experimentación controlada en comunidades, ha permitido un avance en nuestro entendimiento sobre los factores que controlan la estructura y función de las comunidades ecológicas (Putman 1994), acercándonos así al objetivo principal de la ecología de comunidades de comprender el origen, mantenimiento y consecuencias de la diversidad biológica dentro de las comunidades (Morin 1999).

1.1.- Comunidad

El concepto de comunidad puede significar diferentes cosas para diferentes personas, esto conlleva a que no exista una definición universal de comunidad. Las comunidades son definidas artificialmente de acuerdo con las necesidades, objetivos y preferencias del investigador (Fauth *et al* 1996, Findley 1993, Roughgarden & Diamond 1986). No existe una sola escala en la que sea posible dividir los sistemas biológicos en comunidades, la decisión va a depender de los organismos y el fenómeno bajo estudio (Southwood 1987). Sin embargo, podemos encontrar definiciones lo suficientemente generales para poder utilizarse sin importar el tipo de estudio que realicemos, por ejemplo la definición de Ricklefs y Miller (2000), muy similar a la de Fauth *et al* (1996): “una comunidad es una asociación de poblaciones de distintas especies que conviven en el mismo tiempo y espacio”. Los límites que circunscriben a la comunidad pueden ser artificiales, como un área de cierta superficie, o naturales, como la inclusión dentro de cierto tipo de hábitat o vegetación. Para evitar las implicaciones que representa el uso del término comunidad (Findley 1993), en ocasiones se utiliza el término ensamble para referirse a un “conjunto de especies que pueden o no interactuar, directa o indirectamente, y que coinciden en el espacio y el tiempo” (Jaksic 2001). Sin duda, esta falta de consenso sobre el uso de un término universalmente aceptado dificulta la comunicación y

entendimiento (Fauth *et al* 1996) de los estudios ecológicos, puesto que cada concepto acarrea ciertos supuestos que no necesariamente quedan explícitos cuando se usan y pueden ocasionar confusión.

Estrictamente hablando una comunidad se refiere a una parte del ecosistema que abarca todos los organismos vivos y sus interacciones (Putman 1994), esto puede implicar desde una pequeña localidad hasta una región continental. Basándonos en esta definición, las comunidades ecológicas que normalmente se estudian en ecología de comunidades deben delimitarse para evitar la incapacidad de identificación y descripción de las propiedades comunitarias. Sin embargo, la limitación a un cierto conjunto de especies va a subestimar, e incluso perder, interacciones con otras especies y con el medio más allá del ensamble estudiado (Putman 1994).

Debido a la arbitrariedad del término comunidad, los ecólogos utilizan distintos enfoques para delimitar a las comunidades. Morin (1999) describe cuatro enfoques principales de identificación de comunidades: 1) Físico, delineación de una comunidad a través de la identificación de barreras físicas discretas; 2) Taxonómico, la comunidad se caracteriza por la presencia de una o más especies dominantes; 3) Estadístico, la comunidad se caracteriza por conjuntos de especies que están significativamente correlacionadas, positiva o negativamente, a través del tiempo o espacio; y 4) Interactivo, este enfoque identifica a una comunidad como un conjunto de especies en un lugar particular cuyas interacciones influyen significativamente sus abundancias, es decir, aquel conjunto de especies que están realmente afectándose unas a otras.

Subconjuntos importantes dentro de la comunidad son los gremios, definidos como el conjunto de especies que aprovechan los mismos recursos de maneras similares (Root 1967), por esta razón las especies de estos grupos están bajo una interacción directa y dicha asociación puede representar una unidad de análisis muy apropiada para estudiar los mecanismos que estructuran la distribución de las especies en el espacio de los recursos (Blondel 2003, Putman 1994) y, en particular, evaluar la influencia de la competencia en la organización comunitaria. Generalmente se asume que las interacciones ecológicas son más intensas dentro de estos “subconjuntos funcionales” de la comunidad (Stevens & Willig 2000) y que, por lo tanto, dentro de éstos es posible enfocar con mayor precisión los estudios que tratan de probar la existencia de límites en la riqueza local de especies en las comunidades (Cornell & Lawton 1992). Sin embargo, se debe tener en cuenta que la categorización en gremios alimentarios se encuentra restringida por la variación individual y la plasticidad conductual (Patterson *et al* 2003).

Para el caso particular de este estudio, se utilizará el término más laxo de comunidad, refiriéndose al conjunto de especies de murciélagos que conviven en el mismo tiempo y espacio geográfico.

1.2.- Propiedades de la Comunidad

La descripción de una comunidad debe llevarse a cabo con base en sus características naturales, que están dadas por los atributos físicos y las adaptaciones e interacciones de los organismos, las cuales reflejan las propiedades únicas que caracterizan a una comunidad (Ricklefs & Miller 2000, Wiens 1989). Estas propiedades únicas son la estructura y la función de la comunidad (Ricklefs & Miller 2000).

La estructura está determinada por una serie de atributos bióticos y abióticos, como son el número total de especies, la identidad de dichas especies y sus respectivas abundancias relativas (proporcionales), así como las interacciones entre estas y con el medio ambiente, también son importantes las características físicas de la vegetación. En cuanto a la función de la comunidad, los atributos que la determinan son los flujos energéticos, perturbaciones, resiliencia y productividad (Ricklefs & Miller 2000).

En términos de parámetros directos que permitan condensar la información y describir a la comunidad, los ecólogos han utilizado principalmente tres para definirla (Southwood 1987):

1) Diversidad: el parámetro más fundamental, número total y tipo de especies, sus abundancias relativas, 2) Estructura trófica: la naturaleza y forma de las relaciones (Putman 1994) entre los distintos niveles tróficos; 3) Estabilidad y constancia: la dinámica en espacio y tiempo, la variación en la composición de la comunidad de un tiempo a otro o de un lugar a otro.

1.3.- Estructura de la comunidad

Se considera que una comunidad tiene una estructura o patrón siempre y cuando las especies que la conforman sean “un subconjunto no azaroso de aquellas que podrían estar en ella” (composición de especies regional) (Pimm 1991). De ser así, esto quiere decir que existen procesos que están dando como resultado un arreglo específico de las especies.

La identificación de patrones comunitarios desde el inicio de la ecología como disciplina ha llevado a que uno de los principales objetivos de la ecología de comunidades sea tratar de encontrar y explicar los factores que ocasionan dichos patrones (Brown 1987). Parte de la tarea es tratar de explicar qué limita que unas especies estén presentes y otras no, y qué permite la coexistencia entre las especies (Roughgarden and Diamond 1986). De acuerdo con Putman (1994), es ésta búsqueda de patrones y de su explicación lo que constituye la esencia de la ecología de comunidades.

Hasta hace un par de décadas, y desde mediados del Siglo XX, se consideraba a las interacciones locales entre las especies, principalmente la competencia, como factor estructurador de la comunidad (Clements 1936, Hutchinson 1959, Lack 1947, MacArthur 1972, Roughgarden and Diamond 1986). Este enfoque tuvo mucho auge debido a que ubicaba al problema de la diversidad en términos actuales y locales, lo que llamó la atención de los ecólogos (Ricklefs & Miller 2000). La suposición principal de la hipótesis de competencia es que la morfología determina la capacidad de detectar, manejar y procesar el alimento (Hespenheide 1973, Stevens & Willig 2000), esto implica que si dos especies son similares morfológicamente van a utilizar recursos similares, por lo tanto entrarían en competencia interespecífica (Begon et al 1990, Ricklefs & Miller 2000). De acuerdo con esto, Elton (1927) propone que las comunidades presentan menos especies que las esperadas debido a una “membresía limitada” dada por las interacciones entre especies y a reglas de ensamblaje que determinan cuáles especies van o no a estar presentes. A mediados del Siglo XX los estudios ecológicos estaban dirigidos a estudiar la coexistencia entre las especies, la competencia y repartición de los recursos (Hutchinson 1957, 1959; Lack 1947, MacArthur & Levins 1967). De estos estudios surgieron conceptos que vendrían a convertirse en parámetros de la teoría ecológica actual como el concepto de “nicho multidimensional” (espacio multidimensional con ejes bióticos y abióticos en los cuales las especies se reparten los recursos [Hutchinson 1959]), el de “límite de similitud” (similitud máxima permitida para la coexistencia [MacArthur & Levins 1967]) y el de “exclusión competitiva” (dos especies con requerimientos ecológicos similares no pueden coexistir en el mismo tiempo y espacio [Gause 1934]), todos ellos basados en la competencia como principal factor estructurador de las comunidades.

En la actualidad se reconoce que las características de la comunidad emergen como resultado de una jerarquía de procesos que actúan tanto a escalas locales como regionales de tiempo y espacio (Arita 1997, Morin 1999, Ricklefs & Miller 2000, Ricklefs & Schluter 1993, Wiens 1989) sin poder asignar un solo factor como la causa última de los patrones encontrados (Morin 1999). El ensamblado de una comunidad local está determinado por factores regionales (históricos) tales como la especiación, colonización, extinción, expansión o disminución de rangos de distribución de las especies y sus historias evolutivas; y por factores

locales (ecológicos) como la selección de hábitat, interacciones entre especies y con el medio ambiente (Arita y Rodríguez 2001, Wiens 1989).

La organización de las comunidades locales refleja procesos que actúan en escalas de tiempo evolutivo y de espacio geográfico para determinar la composición de la comunidad regional ("pool" de especies), de igual forma, la composición de la comunidad regional refleja los efectos acumulativos de procesos que operan en escalas cortas de tiempo y espacio local para mantener la composición de la comunidad local (Arita & Rodríguez 2001, Brown 1987).

1.4.- Patrones y modelos nulos

En ecología, un patrón es una aseveración acerca de las relaciones entre muchas observaciones de la naturaleza, sugiriendo una configuración particular de las propiedades del sistema bajo estudio (Wiens 1989). Los patrones se identifican por medio de las observaciones repetidas sobre algún fenómeno natural. La identificación de distintos patrones en la naturaleza ha inspirado áreas de investigación en la ecología de comunidades, además las ideas que explican las causas (procesos) de los patrones han sido muy importantes para el desarrollo de teorías sobre la organización de las comunidades (Jaksic 2001, Morin 1999).

Un patrón requiere de una explicación basada en la comprensión de los procesos, es decir, de qué es lo que está causando que el patrón sea como es (Gaston & Blackburn 2000, Wiens 1989). Las causas de los patrones pueden ser múltiples (Gaston 2000, Morin 1999). Las explicaciones causales no necesariamente son mutuamente excluyentes, puede haber una conjunción de factores que sumados estén originando un cierto patrón, dichos factores (procesos) pueden actuar de manera independiente o acumulativa, además de resultar de una interacción jerárquica compleja entre las escalas de acción de los distintos procesos (Cornell & Lawton 1992, Morin 1999, Ricklefs & Miller 2000, Ricklefs 2004, Wiens 1989). Dada esta situación, las explicaciones basadas únicamente en razonamiento inductivo no van a ser suficientes, principalmente si existen varias hipótesis alternativas que explican el patrón; de esta manera la distinción entre una o más causas que determinan un patrón puede realizarse solamente bajo la aplicación de experimentos (Levin 1992, Morin 1999, Wiens 1989). La acción de comprender los patrones en términos de los procesos que los producen es considerada como la esencia de la ciencia (Levin 1992), a su vez dicho entendimiento de los mecanismos causales de los patrones observados puede llevar a una alta capacidad de predicción sobre sistemas ecológicos similares (Seifert 1984). Así pues, la búsqueda de patrones generales que puedan ser cuantificados dentro y comparados entre sistemas (Levin 1992) es un punto de partida hacia el entendimiento de cómo se ensamblan las comunidades

y qué factores lo influyen (Brown 1987, Wiens 1989). Es en éste campo de investigación en el que se desarrolla la Macroecología. Esta disciplina ecológica, relativamente nueva (Brown & Maurer 1989, Brown 1995), pretende comprender la estructura y dinámica de los sistemas ecológicos a través del descubrimiento y explicación de los patrones que éstos presentan (Brown 1995). Dichos patrones son “las propiedades estadísticas emergentes de los sistemas ecológicos”, en los cuales se sacrifica el detalle con el fin de ver “la imagen completa”, además de ganar capacidad de predicción (Levin 1992).

Durante mucho tiempo se aceptó que las inferencias de procesos ecológicos eran realmente las causas directas de un patrón, lo que resultaba en la identificación de patrones “aparentes” (May 1984). Esta distinción entre patrones “reales” y “aparentes”, comenzó cuando se pusieron en duda los mecanismos que generan los patrones naturales, ya que dichos patrones no eran distinguibles de patrones generados al azar (Connor & Simberloff 1979, Strong *et al* 1984), en los que todos los individuos o especies tienen propiedades demográficas idénticas y no existe fenómeno biológico subyacente (Bell 2001). Una manera de poner a prueba las observaciones de patrones “reales” es compararlos con patrones que se pueden esperar únicamente por el azar, en ausencia de cualquier interacción biológica entre las especies (May 1984, Morin 1999), dicha técnica se conoce como la construcción de modelos nulos (Bell 2001, Gotelli 2001, Wiens 1989).

Los modelos nulos son mecanismos que generan patrones y están basados en la aleatorización de los datos ecológicos o el muestreo aleatorio a partir de una distribución conocida o artificial (Gotelli & Graves 1996). En la construcción de los modelos nulos deliberadamente se excluye al mecanismo de interés y se genera un modelo simple contra el cual se compara el patrón observado (Bell 2001, Gotelli 2001). Si los datos observados son significativamente diferentes a los esperados (resultado del modelo nulo) podrían tomarse como evidencia de estructura, es decir, el patrón aparentemente no es aleatorio (May 1984, Wiens 1989). De igual forma, esta evidencia es a favor del mecanismo de interés, aunque nunca debe considerarse como una prueba real del mecanismo (Gotelli 2001), lo único que nos está indicando es la posible existencia de factores que subyacen al patrón haciéndolo distinto de lo esperado por azar. En otras palabras, la demostración de que un mecanismo puede en teoría originar cierto patrón no es prueba suficiente de que en realidad éste sea responsable del patrón (Levin 1992, Morin 1999).

El uso de los modelos nulos ha sido de gran importancia para el desarrollo de la ecología de comunidades, proporcionando una metodología estadística válida para el análisis de comunidades en los cuales la aplicación de pruebas estadísticas tradicionales o la experimentación no son posibles (May 1984, Morin 1999, Ricklefs & Travis 1980, Wiens

1989). También, su utilización ha llevado a una revisión y reconsideración de los conceptos tradicionales en ecología, fortaleciendo así a la ecología de comunidades como disciplina (Bell 2001, Gotelli 2001, Wiens 1989).

1.5.- Escalas

Un problema muy importante en la ecología es la determinación de la escala apropiada de análisis (Cornell & Lawton 1992, Jaksic 2001, Levin 1992, Maurer 1999, Wiens 1989), la cual permita documentar y entender los fenómenos ecológicos (Levin 1992, Maurer 1999). Según Jaksic (2001) el no considerar la escala o no elegir la escala correcta, en la práctica se convierte en “una alta probabilidad de malinterpretar” los resultados obtenidos de un análisis. Sin embargo, no existe tal cosa como “la escala correcta” de análisis (Levin 1992) para describir a los sistemas ecológicos, puesto que cada especie percibe al ambiente bajo su propio y único conjunto de escalas de tiempo y espacio (Jaksic 2001, Levin 1992, Wiens 1989). Además, hay que tener en cuenta que la elección de la escala de análisis va a estar directamente influenciada por nuestras capacidades de percepción, de tecnología y de logística (Levin 1992).

Usualmente, los estudios ecológicos se han enfocado o, mejor dicho, restringido a la escala local de análisis (Lawton 1999, Ricklefs & Miller 2000). La investigación en la ecología de comunidades y poblaciones se enfoca principalmente al nivel del organismo individual y su papel en los procesos poblacionales y comunitarios (Maurer 1999). Recientemente, se ha llegado al reconocimiento de que los ensambles locales de especies están influenciados no solamente por factores locales, sino también por procesos que actúan en escalas más amplias de tiempo y espacio (Gaston & Blackburn 2000, Ricklefs & Schluter 1993). Este cambio de enfoque, favorece la detección de patrones al pasar de la descripción local de sistemas, la cual puede estar influenciada también por factores estocásticos que convierten al sistema en impredecible (Levin 1992), a la descripción más amplia en donde las características macroscópicas, como las distribuciones estadísticas, son más regulares permitiendo la construcción de explicaciones más generales (Brown 1995, Levin 1992).

1.6.- Ecomorfología

La relación causal entre la forma y función de un organismo es uno de los temas de interés biológico más antiguos que data, por lo menos, desde la antigua Grecia con Aristóteles

(Hespenheide 1973) y fue parte importante, por ejemplo, en el pensamiento de Darwin (1859) en la formulación del concepto de adaptación por medio de selección natural (Wiens 1989). Esta idea, la de una estrecha relación entre morfología y ecología (función), implica que diferencias morfológicas entre especies se traducen en diferencias ecológicas entre éstas (Wainwright & Reilly 1994) o, dicho de otro modo, las especies más similares en forma y tamaño van a compartir o aprovechar el mismo recurso de manera semejante. Dicha relación es la premisa fundamental del enfoque ecomorfológico para tratar de entender las relaciones ecológicas entre especies coexistentes.

Los caracteres morfológicos presentan ciertas ventajas para llevar a cabo estudios ecológicos, una vez que es aceptada la relación morfología-ecología. Dos de las características más importantes son las variables morfológicas que se definen de manera no ambigua y que tienen alta repetibilidad de medición (Ricklefs & Miles 1994). Además, estos datos pueden obtenerse de ejemplares de museo o colecciones científicas, independientemente del tipo de hábitat, estación del año o, incluso, taxonomía; lo cual facilita las comparaciones entre ambientes, regiones y categorías taxonómicas mayores (Ricklefs & Travis 1980). Todo esto es muy conveniente, principalmente cuando la toma de datos en campo puede llegar a ser muy prolongada y generar información de forma más lenta y con posibles restricciones metodológicas dadas las condiciones de trabajo.

La utilización del enfoque ecomorfológico ha servido para poner a prueba una variedad de hipótesis acerca de cómo se regula la organización de las comunidades, la identificación de nichos, las relaciones entre hábitats y los niveles de competencia interespecífica en especies coexistentes (Ricklefs & Miles 1994); como lo demuestran los trabajos clásicos de Lack (1947), Hutchinson (1959), MacArthur y Levins (1967), May (1975) y Schoener (1974), entre otros. Una aplicación interesante de la ecomorfolología, en particular del concepto de espacio ecomorfológico (gráfica multidimensional que representa las relaciones morfológicas y, por implicación, ecológicas entre las especies de un ensamble), ha sido en el estudio de patrones de espaciamiento entre especies y la relación entre el agrupamiento del nicho (“niche packing”) con la diversidad de especies en una comunidad (Ricklefs & Travis 1980, Miles *et al* 1987). Por ejemplo, de acuerdo con la teoría del límite de similitud (MacArthur & Levins 1967), la distancia al vecino más cercano debe de ser independiente de la riqueza de especies. Por lo tanto, en una comunidad con algún tipo de estructura ecomorfológica determinada por el límite de similitud, las especies que se agreguen al ensamble se ubicaran en posiciones no ocupadas por las especies originales, aumentando de esta manera el volumen que ocupa la comunidad, como un todo en el espacio ecomorfológico. A este tipo de patrón se le conoce como “patrón saturado” (Cornell & Lawton 1992, Wiens 1989), puesto que las especies originales no permiten la entrada de otras especies en el volumen ya ocupado debido al límite

de similitud para la coexistencia, es por ello que las nuevas especies tienen que agregarse fuera del espacio ocupado, lo que implicaría la utilización de otros recursos o de otras maneras de explotar recursos similares, evitando así la exclusión por competencia (Drake 1990, Ricklefs & Travis 1980). Por otro lado, las comunidades también pueden presentar patrones conocidos como “no saturados” (Cornell & Lawton 1992). Al contrario del patrón de tipo saturado, en el patrón no saturado la estructura de la comunidad no está determinada completamente por las interacciones locales como la competencia, de manera que no existe un límite de similitud. De tal forma que los procesos histórico-regionales influyen en mayor medida permitiendo que al aumentar la riqueza regional también aumente la riqueza local (Lawton 1999, Loreau 2000, Ricklefs & Schluter 1993). Esto resulta en una posible disminución de la distancia promedio al vecino más cercano, es decir, no permanece constante; así como en un volumen comunitario constante en el espacio ecomorfológico, puesto que las nuevas especies se podrían integrar al espacio ya ocupado por las especies originales. De esta manera, con el uso del enfoque ecomorfológico en el descubrimiento de este tipo de observaciones, se participa en la investigación acerca de la importancia de diferentes factores o procesos a distintas escalas de tiempo y espacio que ha recibido mucha atención en la última década (Arita & Rodríguez 2004, Hillebrand & Blenckner 2002, Lawton 1999, Simberloff 2004, Whittaker *et al* 2001).

1.7.- Comunidades de murciélagos

Los murciélagos (orden Chiroptera) son el único grupo de mamíferos que tienen la capacidad de volar. Son el segundo orden, después de los roedores, con más especies con aproximadamente 1,100 (Simmons & Conway 2003). Inclusive, en algunas localidades del neotrópico el número de especies de murciélagos que pueden encontrarse (110 spp) es mucho mayor al de cualquier otro orden de mamíferos en cualquier parte del mundo. Aunada a esta gran diversidad de especies, los quirópteros presentan una alta diversidad ecológica y morfológica expresada en las diferentes características de hábitos alimentarios, vuelo, forrajeo, reproducción, comportamiento social, selección de refugios, tamaño corporal, morfología externa, etc. (Findley 1993, Kalko 1998, Kunz & Lumsden 2003, Simmons & Conway 2003). Con base en estas características, las comunidades de murciélagos son consideradas como los ensambles más complejos de especies simpátricas de mamíferos (Bonaccorso 1979). Debido a que en los trópicos se encuentra casi el 80% de las especies de quirópteros (Willig *et al* 2003), dichas características hacen que los murciélagos jueguen un papel muy importante en los ecosistemas tropicales participando en funciones ecológicas variadas como la depredación, polinización y dispersión de semillas (Findley 1993).

Por todas estas características, las comunidades de murciélagos han sido tomadas como modelo natural para poner a prueba varias de las preguntas más importantes de la ecología de comunidades. Además, su estudio puede conducir a un mejor entendimiento del ambiente ecológico y a su manejo apropiado (Findley 1993, Patterson *et al* 2003).

A pesar de la importancia de los estudios sobre quirópteros, las características de estos, como la alta vagilidad y hábitos nocturnos, imponen restricciones y dificultades metodológicas para llevar a cabo análisis comunitarios profundos. Sin embargo, el análisis de variables morfológicas para predecir características ecológicas ha permitido estudiar la estructura y organización de las comunidades de murciélagos (Findley & Wilson 1982). Los primeros estudios, y varios de los actuales, estaban limitados a listados de especies, como el resto de los estudios sobre comunidades biológicas, posteriormente el énfasis era en la identificación de los factores que determinan la composición y estructura de las comunidades (Findley 1976; Fenton 1972, McNab 1971, Schum 1984, Willig & Moulton 1989). En la actualidad, los enfoques son variados pero el interés principal radica en la identificación de patrones generales de riqueza, abundancia, distribución (Patterson *et al* 2003, Willig *et al* 2003) su relación con variables bióticas y abióticas (Patten 2004, Stevens 2004), la importancia de los procesos locales y regionales (Arita 1997, Stevens & Willig 1999, 2002), así como la incorporación de estudios de campo para contar con información ecológica más detallada que complemente y permita tener una visión integral de la organización comunitaria de los quirópteros (Kalko 1998).

Para el caso particular de los murciélagos, los estudios ecomorfológicos se basan principalmente en atributos de las alas, y en menor medida en atributos del aparato masticador, de la caja craneana y de la morfología externa general (Findley & Wilson 1982). El consenso para este grupo de mamíferos es que los atributos morfológicos son buenos indicadores de las características ecológicas de las especies (Aldridge & Rautenbach 1987, Arita 1997, Barlow *et al* 1997, Crome & Richards 1988, Findley 1976, 1993, Findley & Black 1983, Fleming 1986, Norberg 1994, Van Cakenberghe *et al* 2002). Esto permite que con el análisis de la estructura morfológica se puedan hacer inferencias acerca de los patrones ecológicos de la comunidad en general, representándolos en una gráfica del espacio ecomorfológico (Findley 1993, Ricklefs & Miles 1994, Solís 2001).

La información obtenida hasta el momento con el uso del enfoque ecomorfológico y los modelos nulos, sugiere que las comunidades de murciélagos presentan cierto grado de estructura (Findley 1993), aunque en varios estudios los patrones observados no se han podido diferenciar de los generados al azar (por modelos nulos) (Arita 1997, Schum 1984, Stevens & Willig 1999, Willig & Moulton 1989) y que están influenciadas principalmente por

procesos regionales (Arita 1997, Stevens & Willig 2002, Willig *et al* 2003). Con respecto a la estructura, McNab (1971) encontró que las comunidades de murciélagos tropicales presentan un patrón estructural determinado principalmente por el tipo de alimento y el tamaño de éste, al igual que lo concluido por Fleming (1982) y Bonaccorso (1979). Schum en 1984 analizó la estructura fenética de comunidades templadas y tropicales, encontrando que ambos tipos no pueden diferenciarse del patrón generado por los modelos nulos, únicamente que las comunidades tropicales están más estrechamente empaquetadas en el espacio morfológico que las templadas. Dicho estudio contrasta con el de Findley (1976) en cuanto a la diferencia entre comunidades templadas y tropicales, pero coincide en el patrón estructural principal mostrado por las comunidades de quirópteros. El patrón reportado consiste en que las especies se arreglan de tal manera que hay varias especies similares cercanamente agrupadas, sobrelapadas y relativamente invariables, así como algunas especies más diferentes que están distantes, aisladas y son más variables (Findley 1976, Findley & Black 1983). En estos estudios se utilizan variables morfológicas y gráficas del espacio ecomorfológico para determinar el grado de agrupamiento de las especies y el tipo de patrón comunitario (Figura 1). De manera que, bajo el supuesto que la morfología refleja la ecología, especies más lejanas en el espacio morfológico van a estar igualmente más alejadas ecológicamente (Findley & Black 1983, Findley 1993, Ricklefs & Miles 1994).

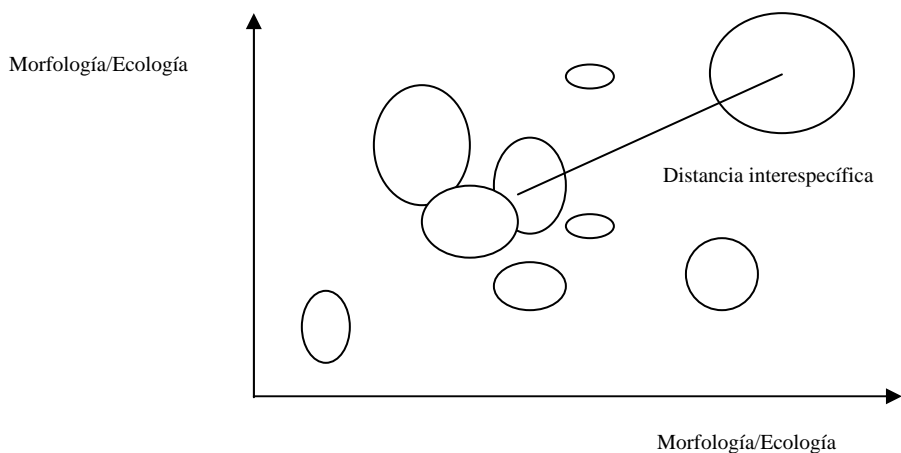


Figura 1. Espacio ecomorfológico de una comunidad. Los ejes representan atributos morfológicos o ecológicos, las esferas el espacio ocupado por cada especie. La distancia interespecífica es la distancia entre los centros de las esferas y el traslape de esferas representaría cierto grado de competencia (modificado de Findley 1993).

Con la ayuda de modelos nulos y la ecomorfología se han podido poner a prueba algunas hipótesis como la de competencia como factor estructurador en las comunidades de murciélagos (e.g. Willig & Moulton 1989), así como la relación que existe entre la diversidad de especies y el grado de agrupamiento entre éstas (Findley & Black 1983) y la identificación de diferentes estrategias en el uso de recursos a partir de diferencias en las características morfológicas (Aldridge & Rautenbach 1987, Arita & Fenton 1997). Sin embargo, la mayoría de

estos estudios sobre estructura comunitaria, procesos causales y patrones emergentes se han enfocado únicamente en gremios particulares, principalmente los insectívoros, siendo estos los más abundantes en las zonas templadas donde la investigación sobre quirópteros, además de llevar más tiempo de realizarse, cuenta con una mayor disposición de recursos económicos que la realizada en zonas tropicales. En cuanto a los estudios ecomorfológicos, éstos también han sido dirigidos a grupos particulares como los frugívoros e insectívoros. De igual forma, dichos estudios han sido realizados en una mayor variedad de zonas geográficas, incluyendo el neotrópico (Aldridge & Rautenbach 1987, Barlow et al 1997, Fenton & Bogdanowicz 2002, Freeman 1979, 1981, Heller & Volleth 1995, McNab 1971, Rhodes 2002, Saunders & Barclay 1992). No obstante, pocos son los trabajos que comprenden comunidades locales y regionales y que estudian los patrones y procesos a diferentes escalas de análisis (Arita 1997, Patten 2004, Solís 2001, Stevens 2004, Stevens *et al* 2003, Stevens & Willig 2002).

Es dentro de esta última línea de trabajo y con base en los estudios que apoyan la relación entre morfología y ecología en los murciélagos, que este trabajo incorpora dicho enfoque ecomorfológico más el enfoque macroecológico en la búsqueda de patrones comunitarios que puedan reflejar o, por lo menos, arrojar pistas acerca de los tipos de factores, ya sea locales o regionales, que actúan en la organización de la comunidad de los murciélagos del Istmo de Tehuantepec. Parte integral del estudio es hacer uso de metodologías apropiadas en la identificación de patrones como son los modelos nulos, haciendo a un lado la metodología comunitaria clásica de observación empírica como recurso suficiente para dilucidar estructuras.

De esta manera, con una visión más general de lo que ocurre al interior y exterior de las comunidades podemos poner a prueba hipótesis que busquen mecanismos “universales” de organización en los murciélagos. Sin embargo, hay que tener en cuenta que la identificación de dichos mecanismos es posible únicamente con la presencia inequívoca y recurrente de éstos en ensamblajes comunitarios distintos entre sí en términos históricos y ecológicos. De igual forma, a diferencia de estudios anteriores sobre comunidades de murciélagos enfocados únicamente en gremios alimentarios particulares (e.g. Fenton & Bogdanowicz 2002, Korine & Pinshow 2004) el presente trabajo hace un análisis a diferentes niveles comunitarios como son el conjunto total de las especies (“pool”) y los cuatro principales gremios alimentarios, tomando en cuenta que es dentro de estos subconjuntos que los mecanismos ecológicos de organización son más trascendentes (Putman 1994). Lo anterior permite identificar con mayor certeza la importancia relativa de los factores regionales o locales.

2.- Objetivos

Objetivo general

- Identificar el tipo de patrón (saturado o no saturado) que presenta la comunidad de murciélagos del Istmo de Tehuantepec, con base en el efecto de la escala espacial de análisis sobre la estructura ecomorfológica de la comunidad.

Objetivos particulares:

- Construir el espacio ecomorfológico con base en parámetros morfológicos relevantes para la ecología de los murciélagos.
- Estimar el espacio ocupado por los ensamblajes a través del cálculo del volumen/área que contiene a cada uno de los ensamblajes, así como medir la dispersión morfológica de las especies con el uso de la distancia al vecino más cercano y el árbol de tendido mínimo.
- Determinar el efecto del aumento de escala sobre los patrones presentados por los ensamblajes, con base en los parámetros medidos.
- Identificar la existencia de dichos patrones como verdaderos por medio de la comparación con patrones generados al azar por modelos nulos particulares.
- Comparar los promedios de los parámetros para cada escala en particular entre los ensamblajes reales y ensamblajes aleatorios generados por los modelos nulos.

3.- Hipótesis

Con base en los estudios mencionados y con el fin de incorporar enfoques de actual importancia en los estudios comunitarios, se proponen las siguientes hipótesis para la comunidad de murciélagos del Istmo de Tehuantepec en su totalidad (pool de especies) y algunos de los gremios alimentarios que la conforman:

1. El espacio ocupado por las especies, volumen o área, permanece constante al aumentar de escala de análisis y, por consiguiente, de riqueza de especies.

Esto implica que la comunidad presenta un tipo de patrón no saturado en el cual las especies que se incorporan al aumentar la escala, lo hacen dentro del espacio ya ocupado por las especies originales. Si la hipótesis nula es rechazada, va a depender del tipo de modificación que sufra el espacio ocupado, es decir que aumente o disminuya, para identificar el tipo de patrón.

2. La distancia al vecino más cercano se mantiene constante conforme aumenta la escala y riqueza de especies.

En este caso, la predicción que se deriva si la hipótesis nula se acepta, es que el ensamble (pool o gremio) tiene un patrón saturado. Esto es porque las distancias entre las especies originales no se modifican aún con la incorporación de nuevas especies. Sin embargo, debido a que se consideran las distancias promedio, depende de lo que ocurra con el espacio ocupado por las especies para determinar el tipo de patrón particular.

3. La longitud del árbol de tendido mínimo se mantiene constante al incrementar la riqueza de especies.

El árbol de tendido mínimo es una medida de la dispersión morfológica de las especies, por lo que si la hipótesis nula no se rechaza implicaría que las especies que se incorporan al ensamble lo hacen en posiciones muy cercanas a las presentes dentro del morfoespacio, indicando un tipo de patrón no saturado. Sin embargo, un aumento en la longitud del árbol puede también implicar el mismo tipo de patrón siempre que el espacio ocupado original se mantenga sin cambios.

Con respecto al uso de los modelos nulos como herramientas estadísticas dirigidas a una pregunta ecológica en particular (Gotelli & Graves 1996), en este caso acerca de la estructura comunitaria, se proponen las siguientes hipótesis:

4. El efecto del aumento de escala y riqueza de especies no difiere entre los ensamblajes reales y los aleatorios.

Si la hipótesis nula es aceptada, esto quiere decir que los ensamblajes presentes en el Istmo de Tehuantepec no presentan una estructura particular que pueda diferenciarse de la generada por procesos estocásticos. Por el contrario, si el efecto es diferencial y los ensamblajes no se parecen entre sí, entonces, podemos asumir que los ensamblajes reales presentan cierto grado de estructura impuesta por factores deterministas que actúan sobre ellos.

5. Para cada escala en particular, los ensamblajes reales son iguales a los generados por el modelo nulo.

De igual forma que la hipótesis anterior, si los ensamblajes no pueden diferenciarse implicaría que no existe una estructura particular distinta al azar. En este caso, nos referimos a los ensamblajes particulares en cada escala, sin aumentar de escala.

4.- Métodos

4.1.- Delimitación del área de estudio y de las escalas geográficas

El área de estudio se delimitó utilizando un cuadro de $4^\circ \times 4^\circ$ latitud-longitud, de los -91.5° longitud E a los -95.5° longitud W. Este cuadro abarca parte de los estados de Chiapas, Oaxaca, Tabasco y Veracruz que forman el Istmo de Tehuantepec. Para llevar a cabo el análisis del efecto de las escalas, el cuadro principal se subdividió en cuadros más pequeños de $2^\circ \times 2^\circ$, $1^\circ \times 1^\circ$ y $0.5^\circ \times 0.5^\circ$ (Figura 2 y Figura 3).

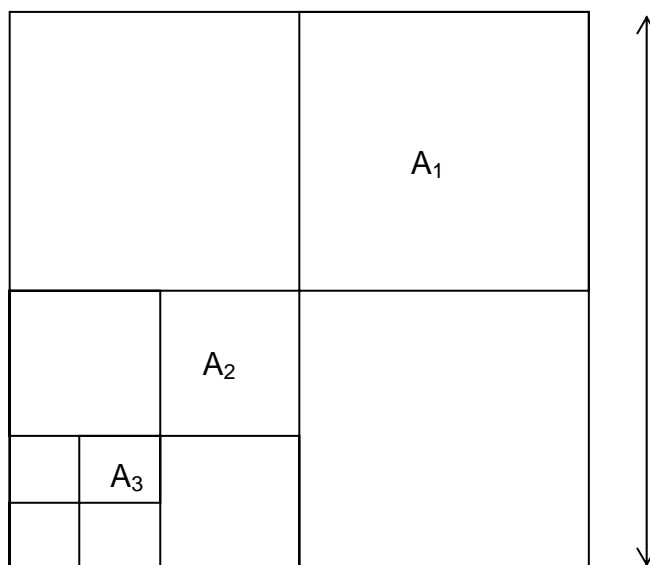


Figura 2. División iterativa del cuadrante de escala $4^\circ \times 4^\circ$ en las escalas menores. A₁ corresponde a la escala de 2° , A₂ a la escala de 1° y A₃ a los cuadrantes de escala de 0.5° .

La ubicación del cuadro de $4^\circ \times 4^\circ$ es de tal manera que el área que cae fuera del continente se minimiza, es por ello que se utilizaron solo aquellos cuadros internos que estuvieran sobre el territorio continental quedando en total 4 cuadros de $2^\circ \times 2^\circ$, 15 de $1^\circ \times 1^\circ$ y 51 de $0.5^\circ \times 0.5^\circ$.

Istmo de Tehuantepec

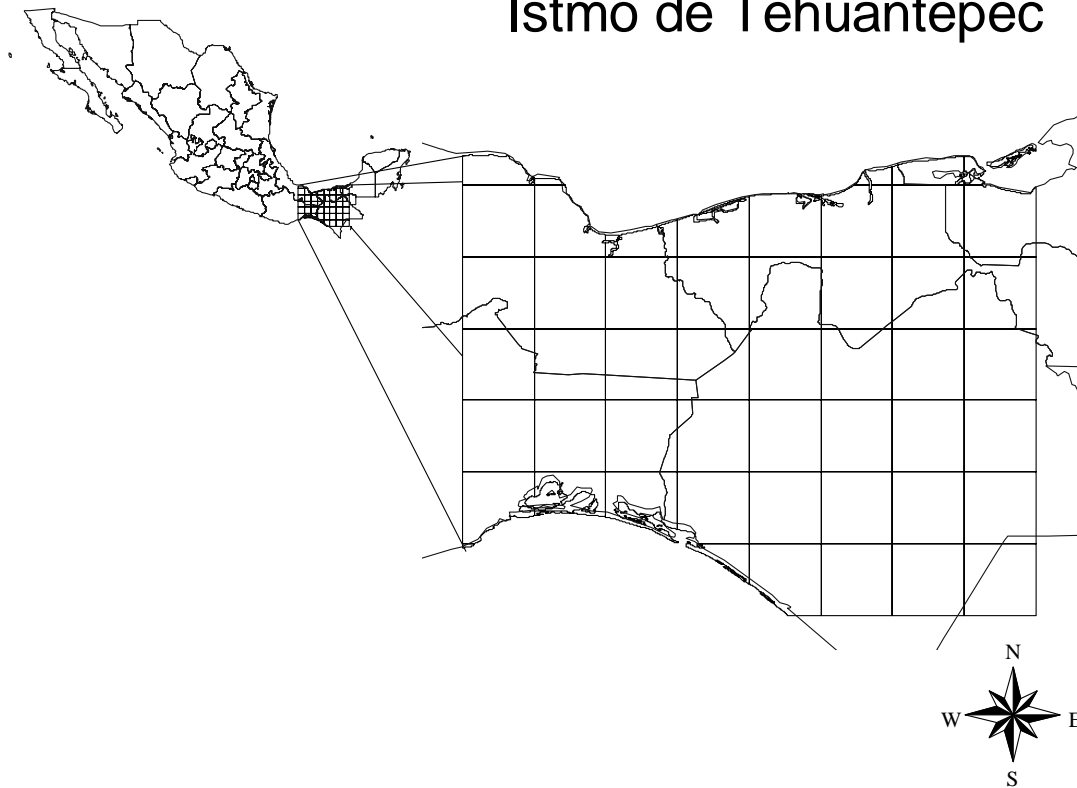


Figura 3. Mapa del área de estudio, cuadrante de $4^{\circ} \times 4^{\circ}$ lat-long subdividido en cuadrantes de $0.5^{\circ} \times 0.5^{\circ}$. La gradación de colores y leyenda de estos cuadrantes corresponden a la riqueza de especies a esa escala.

Para identificar cada cuadro individual se les asignó una clave de acuerdo con su escala y ubicación. Con base en estos cuadros de diferentes escalas se construyeron las matrices de presencia-ausencia de las especies que se distribuyen en la zona para cada escala.

4.2.- Descripción del área de estudio

El área que ocupa el cuadro mayor se le denominó, de manera general, como Istmo de Tehuantepec. Esta zona incluye partes totalmente neotropicales, así como partes de la zona transicional neártica-neotropical (Ortega & Arita 1998). De acuerdo con Arita & Rodríguez (2002) esta zona es altamente heterogénea, con variaciones significativas en altitud (SD= 530.6 msnm), temperatura (SD= 2.5°C) y precipitación pluvial (SD= 762.0 mm) dentro del área total del cuadro. Esta alta heterogeneidad está dada por la variedad de ecosistemas presentes en esa región. De las cinco zonas ecológicas principales de México (Challenger 1998), cuatro de ellas están presentes en el área de estudio. Estas son la zona tropical húmeda que comprende el ecosistema de selva húmeda; la zona tropical subhúmeda representada por los ecosistemas selva mediana subcaducifolia, selva baja caducifolia y selva espinosa; la zona templada húmeda compuesta por el bosque mesófilo de montaña y la zona templada subhúmeda integrada por el bosque de pino y encino (Toledo y Ordóñez 1993).

4.3.- Composición de la quiropterofauna del Istmo de Tehuantepec

La determinación del banco de especies (de aquí en adelante llamado “pool” de especies) presentes en el área de estudios se obtuvo utilizando la base de datos de Arita y Rodríguez 2004 (<http://www.conabio.gob.mx>) que toma en cuenta las áreas de distribución. Se escogieron aquellas especies que en su distribución ocuparan cualquier parte del cuadro de 4° x 4° lat-long. En total se registraron 106 especies pertenecientes a 9 familias de quirópteros, lo que representa aproximadamente un 77% del total de especies de murciélagos de México (137 [Ceballos & Oliva 2005]). Debido a la falta de información para cinco de las especies, los análisis se realizaron solamente para 101 especies en total (Cuadro 1).

Cuadro1. Lista de especies de quirópteros que se distribuyen en la zona del Istmo de Tehuantepec con base en Arita y Rodríguez (2004).

Familia	Genero	especie
Antrozoidae	Bauerus	dubiaquercus
Emballonuridae	Balantiopteryx	io
Emballonuridae	Balantiopteryx	plicata
Emballonuridae	Diclidurus	albus
Emballonuridae	Peropteryx	kappleri
Emballonuridae	Peropteryx	macrotis
Emballonuridae	Rhynchonycteris	naso
Emballonuridae	Saccopteryx	bilineata
Molossidae	Eumops	auripendulus
Molossidae	Eumops	bonariensis
Molossidae	Eumops	glaucinus
Molossidae	Eumops	hansae
Molossidae	Eumops	underwoodi
Molossidae	Molossops	greenhalli
Molossidae	Molossus	aztecus
Molossidae	Molossus	sinaloae
Molossidae	Nyctinomops	aurispinosus
Molossidae	Nyctinomops	laticaudatus
Molossidae	Promops	centralis
Molossidae	Tadarida	brasiliensis
Molossidae	Molossus	ater
Mormoopidae	Mormoops	megalophylla
Mormoopidae	Pteronotus	davyi
Mormoopidae	Pteronotus	gymnotus
Mormoopidae	Pteronotus	parnellii
Mormoopidae	Pteronotus	personatus
Natalidae	Natalus	stramineus
Noctilionidae	Noctilio	albiventris
Noctilionidae	Noctilio	leporinus
Phyllostomidae	Desmodus	rotundus
Phyllostomidae	Diademus	youngi
Phyllostomidae	Diphylla	ecaudata
Phyllostomidae	Macrotus	waterhousii
Phyllostomidae	Micronycteris	brachyotis
Phyllostomidae	Micronycteris	microtis
Phyllostomidae	Micronycteris	schmidtorum
Phyllostomidae	Micronycteris	sylvestris
Phyllostomidae	Chrotopterus	auritus
Phyllostomidae	Trachops	cirrhosus
Phyllostomidae	Vampyrum	spectrum
Phyllostomidae	Anoura	geoffroyi
Phyllostomidae	Choeroniscus	godmani
Phyllostomidae	Choeronycteris	mexicana
Phyllostomidae	Glossophaga	commissarisi
Phyllostomidae	Glossophaga	leachii
Phyllostomidae	Glossophaga	morenoi
Phyllostomidae	Glossophaga	soricina
Phyllostomidae	Hylonycteris	underwoodi
Phyllostomidae	Leptonycteris	curasoae
Phyllostomidae	Lichonycteris	obscura
Phyllostomidae	Lonchorhina	aurita

Familia	Genero	especie
Phyllostomidae	Macrophyllum	macrophyllum
Phyllostomidae	Mimon	bennettii
Phyllostomidae	Mimon	crenatum
Phyllostomidae	Phyllostomus	discolor
Phyllostomidae	Phyllostomus	stenops
Phyllostomidae	Tonatia	bidens
Phyllostomidae	Tonatia	brasiliense
Phyllostomidae	Tonatia	evotis
Phyllostomidae	Artibeus	intermedius
Phyllostomidae	Artibeus	jamaicensis
Phyllostomidae	Artibeus	lituratus
Phyllostomidae	Carollia	brevicauda
Phyllostomidae	Carollia	perspicillata
Phyllostomidae	Carollia	subrufa
Phyllostomidae	Centurio	senex
Phyllostomidae	Chiroderma	salvini
Phyllostomidae	Chiroderma	villosum
Phyllostomidae	Dermanura	azteca
Phyllostomidae	Dermanura	phaeotis
Phyllostomidae	Dermanura	tolteca
Phyllostomidae	Dermanura	watsoni
Phyllostomidae	Enchistenes	hartii
Phyllostomidae	Platyrrhinus	helleri
Phyllostomidae	Sturnira	lilium
Phyllostomidae	Sturnira	ludovici
Phyllostomidae	Uroderma	bilobatum
Phyllostomidae	Uroderma	magnirostrum
Phyllostomidae	Vampyressa	pusilla
Phyllostomidae	Vampyrodes	caraccioli
Thyropteridae	Thyroptera	tricolor
Vespertilionidae	Myotis	albescens
Vespertilionidae	Myotis	californica
Vespertilionidae	Myotis	elegans
Vespertilionidae	Myotis	fortidens
Vespertilionidae	Myotis	keaysi
Vespertilionidae	Myotis	nigricans
Vespertilionidae	Myotis	thysanodes
Vespertilionidae	Myotis	velifera
Vespertilionidae	Corynorhinus	townsendii
Vespertilionidae	Eptesicus	brasiliensis
Vespertilionidae	Eptesicus	furinalis
Vespertilionidae	Eptesicus	fuscus
Vespertilionidae	Lasiurus	blossevillii
Vespertilionidae	Lasiurus	cinereus
Vespertilionidae	Lasiurus	ega
Vespertilionidae	Lasiurus	intermedius
Vespertilionidae	Pipistrellus	subflavus
Vespertilionidae	Rhogeessa	gracilis
Vespertilionidae	Rhogeessa	parvula
Vespertilionidae	Rhogeessa	tumida

4.4.- Determinación de los gremios alimentarios

Con base en las características alimenticias de las especies, el pool de especies se subdividió en cuatro gremios, basados en la similitud de los recursos que explotan (Blondel 2003). Los gremios considerados para el análisis fueron el de insectívoros aéreos (n=48spp), insectívoros de sustrato (n=15spp), frugívoros (n=21spp) y nectarívoros (n=10spp) (Cuadro 2). Las especies del gremio de insectívoros aéreos son aquellas que se alimentan principalmente de insectos durante el vuelo capturándolos con el ala o uropatagio; los insectívoros de sustrato obtienen su alimento de alguna superficie como la vegetación, el suelo o un cuerpo de agua en donde los insectos se encuentran posados o en movimiento; los frugívoros se alimentan casi exclusivamente de frutas y vegetación verde (hojas y brotes) y los nectarívoros son aquellos que se alimentan de néctar y polen principalmente, pero también pueden ingerir partes de la flor (Nowak 1991). Dichos gremios se sometieron de manera individual a todos los análisis para identificar los patrones intragremio. No se tomaron en cuenta los gremios de hematófagos, carnívoros y piscívoros, debido al bajo número de especies pertenecientes a cada uno de estos gremios (tres, tres y una especie respectivamente). Por el contrario, para el análisis del pool de especies sí se tomaron en cuenta el total de especies (101).

Cuadro 2. Especies pertenecientes a los gremios alimentarios considerados en los análisis.

Familia	Genero	especie	Dieta
Phyllostomidae	Artibeus	intermedius	Fr Frugívoro
Phyllostomidae	Artibeus	jamaicensis	Fr Frugívoro
Phyllostomidae	Artibeus	lituratus	Fr Frugívoro
Phyllostomidae	Carollia	brevicauda	Fr Frugívoro
Phyllostomidae	Carollia	perspicillata	Fr Frugívoro
Phyllostomidae	Carollia	subrufa	Fr Frugívoro
Phyllostomidae	Centurio	senex	Fr Frugívoro
Phyllostomidae	Chiroderma	salvini	Fr Frugívoro
Phyllostomidae	Chiroderma	villosum	Fr Frugívoro
Phyllostomidae	Dermanura	azteca	Fr Frugívoro
Phyllostomidae	Dermanura	phaeotis	Fr Frugívoro
Phyllostomidae	Dermanura	tolteca	Fr Frugívoro
Phyllostomidae	Dermanura	watsoni	Fr Frugívoro
Phyllostomidae	Enchistenes	hartii	Fr Frugívoro
Phyllostomidae	Platyrrhinus	helleri	Fr Frugívoro
Phyllostomidae	Sturnira	lilium	Fr Frugívoro
Phyllostomidae	Sturnira	ludovici	Fr Frugívoro
Phyllostomidae	Uroderma	bilobatum	Fr Frugívoro
Phyllostomidae	Uroderma	magnirostrum	Fr Frugívoro
Phyllostomidae	Vampyressa	pusilla	Fr Frugívoro
Phyllostomidae	Vampyrodes	caraccioli	Fr Frugívoro

Familia	Genero	especie	Dieta
Emballonuridae	Balantiopteryx	io	IA Insectívoro Aéreo
Emballonuridae	Balantiopteryx	plicata	IA Insectívoro Aéreo
Emballonuridae	Diclidurus	albus	IA Insectívoro Aéreo

Emballonuridae	Peropteryx	kappleri	IA Insectívoro Aéreo
Emballonuridae	Peropteryx	macrotis	IA Insectívoro Aéreo
Emballonuridae	Rhynchonycteris	naso	IA Insectívoro Aéreo
Emballonuridae	Saccopteryx	bilineata	IA Insectívoro Aéreo
Molossidae	Eumops	auripendulus	IA Insectívoro Aéreo
Molossidae	Eumops	bonariensis	IA Insectívoro Aéreo
Molossidae	Eumops	glaucinus	IA Insectívoro Aéreo
Molossidae	Eumops	hansae	IA Insectívoro Aéreo
Molossidae	Eumops	underwoodi	IA Insectívoro Aéreo
Molossidae	Molossops	greenhalli	IA Insectívoro Aéreo
Molossidae	Molossus	ater	IA Insectívoro Aéreo
Molossidae	Molossus	aztecus	IA Insectívoro Aéreo
Molossidae	Molossus	sinaloae	IA Insectívoro Aéreo
Molossidae	Nyctinomops	aurispinosus	IA Insectívoro Aéreo
Molossidae	Nyctinomops	laticaudatus	IA Insectívoro Aéreo
Molossidae	Promops	centralis	IA Insectívoro Aéreo
Molossidae	Tadarida	brasiliensis	IA Insectívoro Aéreo
Mormoopidae	Mormoops	megalophylla	IA Insectívoro Aéreo
Mormoopidae	Pteronotus	davyi	IA Insectívoro Aéreo
Mormoopidae	Pteronotus	gymnonotus	IA Insectívoro Aéreo
Mormoopidae	Pteronotus	parnellii	IA Insectívoro Aéreo
Mormoopidae	Pteronotus	personatus	IA Insectívoro Aéreo
Natalidae	Natalus	stramineus	IA Insectívoro Aéreo
Noctilionidae	Noctilio	albiventris	IA Insectívoro Aéreo
Thyropteridae	Thyroptera	tricolor	IA Insectívoro Aéreo
Vespertilionidae	Corynorhinus	townsendii	IA Insectívoro Aéreo
Vespertilionidae	Eptesicus	brasiliensis	IA Insectívoro Aéreo
Vespertilionidae	Eptesicus	furinalis	IA Insectívoro Aéreo
Vespertilionidae	Eptesicus	fuscus	IA Insectívoro Aéreo
Vespertilionidae	Lasiurus	blossevillii	IA Insectívoro Aéreo
Vespertilionidae	Lasiurus	cinereus	IA Insectívoro Aéreo
Vespertilionidae	Lasiurus	ega	IA Insectívoro Aéreo
Vespertilionidae	Lasiurus	intermedius	IA Insectívoro Aéreo
Vespertilionidae	Myotis	albescens	IA Insectívoro Aéreo
Vespertilionidae	Myotis	californica	IA Insectívoro Aéreo
Vespertilionidae	Myotis	elegans	IA Insectívoro Aéreo
Vespertilionidae	Myotis	fortidens	IA Insectívoro Aéreo
Vespertilionidae	Myotis	keaysi	IA Insectívoro Aéreo
Vespertilionidae	Myotis	nigricans	IA Insectívoro Aéreo
Vespertilionidae	Myotis	thysanodes	IA Insectívoro Aéreo
Vespertilionidae	Myotis	velifera	IA Insectívoro Aéreo
Vespertilionidae	Pipistrellus	subflavus	IA Insectívoro Aéreo
Vespertilionidae	Rhogeessa	genowaysi	IA Insectívoro Aéreo
Vespertilionidae	Rhogeessa	parvula	IA Insectívoro Aéreo
Vespertilionidae	Rhogeessa	tumida	IA Insectívoro Aéreo

Familia	Genero	especie	Dieta
Antrozoidae	Bauerus	dubiaquercus	IS Insectívoro de sustrato
Phyllostomidae	Lonchorhina	aurita	IS Insectívoro de sustrato
Phyllostomidae	Macrophyllum	macrophyllum	IS Insectívoro de sustrato
Phyllostomidae	Macrotus	waterhousii	IS Insectívoro de sustrato

Phyllostomidae	Micronycteris	brachyotis	IS Insectívoro de sustrato
Phyllostomidae	Micronycteris	microtis	IS Insectívoro de sustrato
Phyllostomidae	Micronycteris	schmidtorum	IS Insectívoro de sustrato
Phyllostomidae	Micronycteris	sylvestris	IS Insectívoro de sustrato
Phyllostomidae	Mimon	bennettii	IS Insectívoro de sustrato
Phyllostomidae	Mimon	crenulatum	IS Insectívoro de sustrato
Phyllostomidae	Phyllostomus	discolor	IS Insectívoro de sustrato
Phyllostomidae	Phyllostomus	stenops	IS Insectívoro de sustrato
Phyllostomidae	Tonatia	bidens	IS Insectívoro de sustrato
Phyllostomidae	Tonatia	brasiliense	IS Insectívoro de sustrato
Phyllostomidae	Tonatia	evotis	IS Insectívoro de sustrato

Familia	Genero	especie	Dieta
Phyllostomidae	Anoura	geoffroyi	N Nectarívoro
Phyllostomidae	Choeroniscus	godmani	N Nectarívoro
Phyllostomidae	Choeronycteris	mexicana	N Nectarívoro
Phyllostomidae	Glossophaga	commissarisi	N Nectarívoro
Phyllostomidae	Glossophaga	leachii	N Nectarívoro
Phyllostomidae	Glossophaga	morenoi	N Nectarívoro
Phyllostomidae	Glossophaga	soricina	N Nectarívoro
Phyllostomidae	Hylonycteris	underwoodi	N Nectarívoro
Phyllostomidae	Leptonycteris	curasoae	N Nectarívoro
Phyllostomidae	Lichonycteris	obscura	N Nectarívoro

4.5.- Variables morfológicas

Para describir la morfología de las diferentes especies se tomaron en cuenta medidas propuestas en la literatura como relevantes para la ecología de los murciélagos (e.g. Fenton 1972, Findley & Wilson 1982, Fleming 1982, Freeman 1981, Norberg 1994), tanto para la morfología del ala como para la del cráneo.

Las medidas morfológicas se obtuvieron a partir de ejemplares depositados en colecciones científicas del país, siendo la más importante la Colección Nacional de Mamíferos del Instituto de Biología de la UNAM. También se consultaron la colección de vertebrados terrestres de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional, la colección mastozoológica del Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera" de la Facultad de Ciencias de la UNAM y la colección de vertebrados del Instituto de Historia Natural y Ecología del Estado de Chiapas.

Se trataron de obtener medidas de aproximadamente 10 ejemplares (cinco hembras y cinco machos, en donde fuera posible) para cada especie con el fin de tener en cuenta la variación intraespecífica. Sin embargo, en ocasiones la falta de información o incluso de ejemplares obligó a tener un número de muestra más pequeño sujeto a la disponibilidad de éstos, tratando siempre de tener organismos adultos y el mismo número de machos que de

hembras. De cada uno de los ejemplares consultados se obtuvieron, a partir del rótulo, el número de catálogo, la masa corporal (en gramos) y el sexo del organismo. Con el uso de un calibrador electrónico (Mitutoyo Corporation) se tomaron todas las variables morfológicas (en milímetros) utilizadas en el análisis. En el caso de la morfología alar, se midieron únicamente las variables para el ala derecha. Las variables medidas fueron la longitud del antebrazo (AB), del quinto y tercer dígito (5D y 3D), la longitud mayor del cráneo (GSL por sus siglas en ingles), la longitud condilobasal (CBL), la anchura de la caja craneana (BB), la altura del cráneo (HC), la longitud de la mandíbula (ML) y de la hilera de dientes tanto de la mandíbula (MandL) como del maxilar (MaxL) (Figuras 3a, 3b, 4a y 4b). En total se tomaron 11 variables morfológicas, siete para el cráneo, una de masa corporal y tres para el ala. A todas estas medidas se les convirtió al Sistema Internacional de Unidades, los milímetros a metros y los gramos a kilogramos.

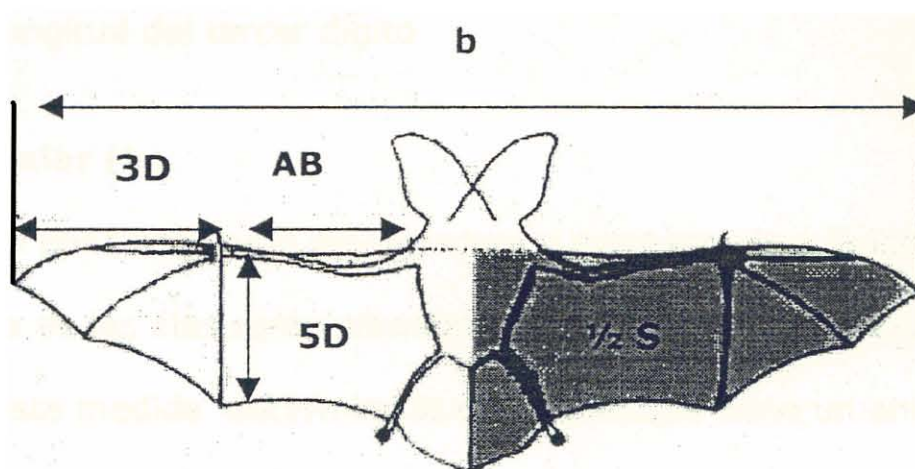


Figura 3a. Parámetros morfológicos del ala utilizados en el cálculo de los parámetros que describen el tamaño y forma de las alas. b: envergadura de las alas, 3D: longitud del tercer dígito, AB: longitud del antebrazo, 5D: longitud del quinto dígito, S: área alar ($1/2 S$, área sombreada corresponde al área del ala derecha).



Figura 3b. Medición de los parámetros morfológicos del ala, a partir de ejemplares de museo, con el calibrador electrónico.

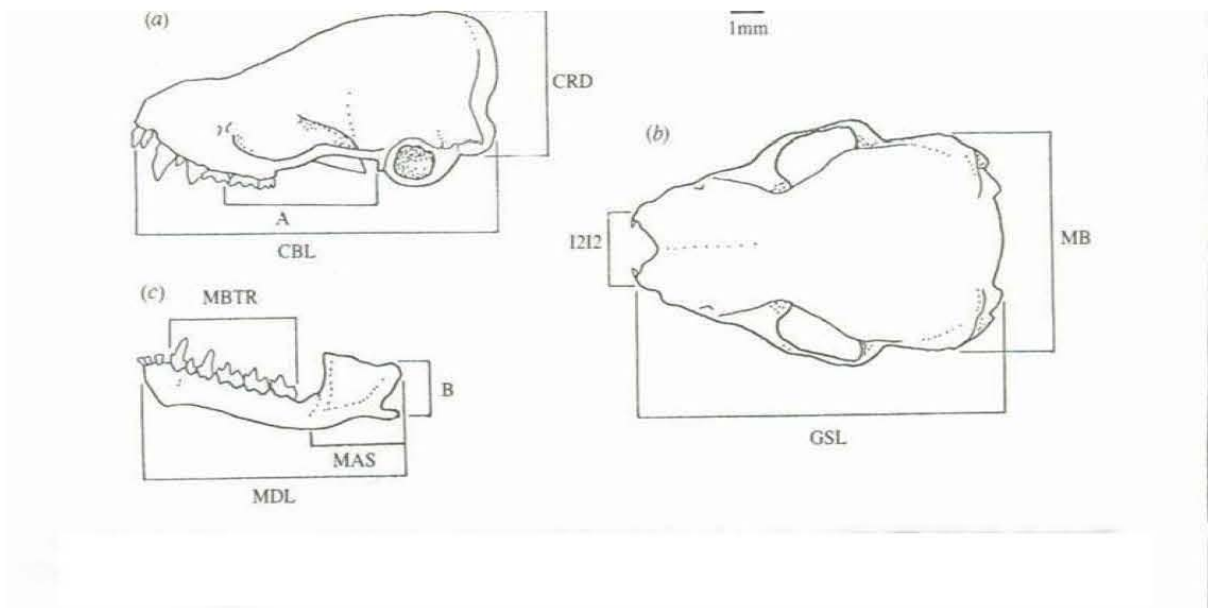


Figura 4a. Variables morfológicas del cráneo (ver texto).



Figura 4b. Medición de las variables morfológicas del cráneo, a partir de ejemplares de museo, con el calibrador electrónico.

Con el propósito de describir la morfología de cada especie, las variables morfológicas del cráneo se utilizaron directamente en el análisis. Por el contrario, en el caso de la morfología del ala las medidas obtenidas de los ejemplares se utilizaron para calcular algunos parámetros alares propuestos en la literatura que permiten hacer una descripción de la forma y tamaño del ala (Blood & McFarlane 1988) con base en criterios aerodinámicos (Norberg 1994). Dichos parámetros alares se describen a continuación:

1) Longitud alar (envergadura, [b])

La extensión de las alas, envergadura o expansión alar, corresponde a la distancia entre punta y punta de cada ala totalmente extendida, expresada en metros. Este es un parámetro que se relaciona con la agilidad del murciélago, puesto que la envergadura determina los momentos de inercia alar que, a su vez, determinan la habilidad del organismo para iniciar una vuelta y la velocidad de ésta (Aldridge 1986). El cálculo de este parámetro se hizo con la fórmula propuesta por Blood & McFarlane (1988):

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

en donde:

b= longitud alar (m)

3D= longitud del tercer dígito

AB= longitud del antebrazo

2) Área alar (S):

El área alar representa la superficie corporal del organismo que contribuye al vuelo, la cual incluye a las alas, el uropatagio y las orejas. Sin embargo, con base en estudios anteriores (Norberg 1998), el área de la cabeza del organismo no se consideró para el cálculo de la superficie alar. Este parámetro determina la velocidad de vuelo del animal, puesto que involucra la magnitud de sustentación generada por el ala, lo cual hace que tenga consecuencias directas en la agilidad y capacidad de maniobrar del organismo (Aldridge 1986). Es utilizado además para calcular otros parámetros como la carga alar (WL) y el cociente de aspecto (AR). Para calcular este parámetro se utilizó la fórmula de Blood & McFarlane (1988):

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

en donde:

S= área alar (m²)

AB: longitud del antebrazo

5D= longitud del quinto dígito

3D= longitud del tercer dígito

3) Carga Alar (WL)

La carga alar (WL por las siglas en inglés de “wing loading”) es un parámetro que relacionando la masa corporal del organismo con el área del ala (Norberg 1994). De manera que se tiene una proporción del peso corporal con respecto a la superficie de las alas, la cual mide la fuerza por unidad de área que soportan las alas durante el vuelo. Lo anterior equivale a una presión, por lo que las unidades de la carga alar son N/m². La fórmula para calcular la carga alar es la siguiente:

$$WL = \frac{mg}{S}$$

en donde:

WL= carga alar

m= masa corporal (kg)

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

S= área alar (m²)

4) Cociente de Aspecto (AR)

El cociente de aspecto o tasa de aspecto (AR, por las siglas en inglés de “aspect ratio”) es un parámetro que relaciona la envergadura (b) con respecto a la anchura principal del ala, es decir, refleja la forma de las alas a través de una medida adimensional (Norberg 1994). Este parámetro se puede interpretar como una medida de la eficiencia del vuelo en términos aerodinámicos y se calcula de la siguiente manera:

$$AR = \frac{b^2}{S}$$

en donde:

AR= cociente de aspecto

b= longitud alar (envergadura, [m])

S= área alar (m²)

5) Índice de punta (I_{tip})

El índice de punta (I_{tip} , por las siglas en inglés de “tip index”) es otra medida adimensional, ésta se refiere a la forma de la punta de las alas. Debido a que la forma de la punta determina la agilidad y maniobrabilidad (Norberg 1994), mide la capacidad de propulsión del ala (Findley & Wilson 1982). Se calcula con la siguiente fórmula (Findley *et al*/1972):

$$I_{tip} = \frac{3D}{AB}$$

en donde:

I_{tip} = índice de punta

3D= longitud del tercer dígito

AB= longitud del antebrazo

4.6.- Análisis de datos

Para llevar a cabo los análisis se utilizaron 12 parámetros morfológicos para caracterizar ecomorfológicamente a las especies, cinco parámetros del ala y siete del cráneo. Todos los parámetros considerados fueron estandarizados. Esto consistió en transformarlas en unidades de desviación estándar de la media (con una distribución normal de media cero y varianza de uno), mediante la transformación logarítmica. La estandarización permite comparar entre medidas dimensionales y adimensionales, además de reducir la influencia excesiva de mediciones muy grandes y, de esta forma, permitir la aplicación de pruebas de estadística paramétrica (Sokal & Rohlf 1973).

4.6.1 Espacio ecomorfológico

Los análisis se basan en la posición de cada especie de la comunidad, ya sea de todo el pool de especies o cada gremio alimenticio, en un espacio ecomorfológico n-dimensional según el número de variables consideradas, el cual se asume como una representación del nicho multidimensional (Karr & James 1975, Moulton & Pimm 1986, Ricklefs & Miles 1994). Debido a la cantidad de variables a analizar (12) se optó por utilizar un análisis multivariado para reducir las dimensiones del espacio ecomorfológico. Los análisis multivariados tienen como objetivo principal tratar una cantidad relativamente grande de datos (variables) hechas sobre un número de individuos de una manera simultánea y como un todo, resumiéndolos y revelando su estructura (Dillon & Goldstein 1984, Gauch 1982). De igual forma, en los estudios ecomorfológicos este tipo de metodologías han sido las más utilizadas, en particular las de ordenamiento y análisis de distancias (Findley 1993, Findley & Wilson 1982).

El método multivariado que se utilizó para reducir la cantidad de variables a trabajar fue el de componentes principales (PCA, STATISTICA-STATSOFT INC. 2000), una técnica particular de ordenamiento, a partir del cual se construyó el espacio ecomorfológico utilizado para determinar las relaciones entre las especies, la riqueza, la escala de análisis y los patrones comunitarios. El análisis de componentes principales (PCA, por sus siglas en inglés) tiene varias ventajas para los estudios de ecomorfología, primordialmente que mantiene las distancias morfológicas entre las especies y elimina la redundancia de variables correlacionadas construyendo una combinación lineal de las variables originales (Stevens & Willig 1999). Estas combinaciones lineales corresponden a los ejes del PCA, los cuales son ortogonales (perpendiculares), es decir, no correlacionados. El número de ejes que se escogen para trabajar depende de la cantidad de variación representada por cada uno de los ejes resultantes. Usualmente se trabaja con el número de ejes que sumados representen más del 90% de la variación (McCune & Grace 2002).

El análisis de componentes principales se realizó por aparte para los parámetros del ala y los del cráneo. Esto con el fin de comparar los resultados de un complejo morfológico tradicionalmente utilizado en los estudios ecomorfológicos como lo son las alas, contra el otro complejo morfológico el del cráneo, menos recurrido en los análisis de patrones comunitarios. A partir de este análisis, los siguientes se hicieron por duplicado, para el ala y para el cráneo. La gráfica obtenida con el PCA, es considerada como el espacio ecomorfológico ya que, a pesar de reducir el número de dimensiones originales, mantiene la mayoría de la información y la estructura original de los datos (Gauch 1985, James & McCulloch 1990), la distancia entre

los puntos no varía por lo que, basándonos en la premisa de la morfología como reflejo de la ecología, las relaciones entre las especies (puntos) se consideran como ecológicas.

A partir del arreglo de las especies en el espacio ecomorfológico, se obtuvo un valor del espacio total ocupado por las especies. Para esto se diseñó un programa en Visual Basic, que calcula el espacio ocupado por toda la comunidad como el producto de las desviaciones estándar de los ejes principales. En el caso de los parámetros alares, este valor corresponde a un volumen debido a que el espacio ecomorfológico se construyó con tres ejes (componentes principales), para los parámetros craneales corresponde a un área dado que únicamente dos ejes se utilizaron en la construcción del espacio. La fórmula utilizada se modificó a partir de la propuesta por Ricklefs & Travis (1980) para tener representado el 95% del volumen total:

$$V = (SD_1) * (SD_2) * (SD_3) \text{ (Ricklefs \& Travis 1980)}$$

$$V = \frac{4}{3} \pi * r^3 = \frac{4}{3} \pi * [(2SDpc_1) * (2SDpc_2) * (2SDpc_3)]$$

$$A = \pi * r^2 = \pi [(2SDpc_1) * (2SDpc_2)]$$

En donde:
V= volumen
A= área
SDpc= desviación estándar del componente principal correspondiente

Las fórmulas anteriores, según el tipo de parámetros (alares o craneales), corresponden a las de una circunferencia siendo esta la mejor manera de aproximarse a la forma general de la nube de puntos en el espacio ecomorfológico. Este valor, ya sea volumen o área, servirá para analizar el efecto de la escala en el patrón comunitario, es decir, ver qué sucede con este valor conforme aumentamos de escala y, por consiguiente, de riqueza de especies. Con la ayuda de un programa implementado en Visual Basic se construyó una matriz de distancias euclidianas (la distancia en línea recta entre dos puntos) para cada cuadro de cada una de las escalas. De esta matriz de distancias se obtuvieron las medidas de distancia al vecino más cercano (NND, por sus siglas en inglés) utilizada como un estimador de la densidad de agrupamiento de las especies (Ricklefs & Travis 1980). Debido a que se obtienen las distancias para todos los pares de puntos en el espacio, se trabajó con el promedio de las distancias al vecino más cercano para cada cuadro de cada una de las escalas. Un estimador adicional utilizado en los análisis es el árbol de tendido mínimo (MST, por sus siglas en inglés), definido como el conjunto de N-1 segmentos necesarios para conectar N especies con la menor extensión (Stevens & Willig 1999). Este parámetro ha sido utilizado para cuantificar la dispersión de las especies en un espacio morfológico (Arita 1997, Moulton & Pimm 1986, Willig & Moulton 1989). En este caso, la longitud del árbol de tendido

mínimo se utilizó como una medida de la diferencia morfológica interespecífica (Stevens & Willig 1999).

4.6.2 Tendencias comunitarias

Para analizar qué es lo que sucede con los parámetros comunitarios del espacio ecomorfológico (Volumen/Área, NND y MST) cuando aumentamos de escala y, por consiguiente también de riqueza de especies, se realizaron regresiones lineales o análisis de regresión (con la función "Pearson correlation", SIGMASTAT 2.03, SPSS Inc.) teniendo como variable independiente a la riqueza de especies y como variable dependiente al parámetro en cuestión (Volumen/Área, NND o MST). Este análisis pretende identificar si hay una tendencia significativa en los datos que indique que el parámetro en cuestión varía con respecto a la riqueza de especies, es decir, si existe una asociación entre las variables (Grafen & Hails 2002). Los análisis de regresión son equivalentes a una correlación, ambas técnicas proceden ajustando una línea recta a la distribución divariada de los datos (x,y), llamada línea de regresión, que ayuda a visualizar la relación promedio entre dos variables. Las medidas principales son los coeficientes de correlación, "r", y de determinación, "r²". El primero indica la dirección de correlación (usado en las tablas de resultados para identificar la dirección) y el segundo la intensidad, es decir, el porcentaje de asociación entre las variaciones de las variables (utilizado en las gráficas de resultados para ver el porcentaje de la variación de "y" asociado con la variación de "x").

Los análisis anteriores se realizaron por separado para el pool de especies, así como para los gremios de frugívoros, insectívoros aéreos, insectívoros de sustrato y nectarívoros.

4.6.3 Modelos nulos

Con el fin de poner a prueba si los resultados obtenidos a partir del análisis de los datos empíricos son distintos a los que esperaríamos por el azar, se desarrollaron una serie de modelos nulos. Estos modelos nulos son una herramienta estadística dirigida hacia preguntas ecológicas particulares, en búsqueda de patrones inusuales (Gotelli & Graves 1996), en este caso, sobre la estructura de la comunidad de murciélagos. Con la ayuda de los programas en Visual Basic diseñados para calcular los parámetros a medir, fue posible generar una serie de simulaciones aleatorias para los valores de los parámetros a partir del pool de especies.

En particular, para someter en una prueba estadística las diferentes hipótesis sobre los patrones estructurales de la comunidad de murciélagos, tanto del pool de especies como de los gremios alimentarios, se generaron 5000 comunidades aleatorias para cada cuadro de cada una de las escalas de análisis. Las simulaciones están basadas en la construcción de

una comunidad en la que las especies son escogidas independientemente de las demás y sin reemplazo, de manera que se produce una comunidad con el mismo número de especies y el mismo espacio ecomorfológico ocupado, pero en la que las relaciones y agrupamiento entre éstas no están dadas por sus interacciones (Ricklefs & Travis 1980). Por ejemplo, para el gremio de frugívoros, se mantiene el número original de las especies presentes en un cuadro particular y se escoge ese número aleatoriamente a partir de las especies de frugívoros que potencialmente podrían estar presentes (todas las especies de frugívoros, $n=21$). Esto se repite 5000 veces, generando una distribución de frecuencias para cada uno de los valores de parámetros con la cual se compara el valor original.

4.6.4 Comunidades reales vs comunidades aleatorias

Una vez generadas las comunidades aleatorias con sus respectivos valores de los parámetros de interés, se compararon los patrones empíricos contra los generados al azar para cada una de las escalas de análisis. Esto se hizo primero por separado y después en conjunto, es decir, la tendencia particular dentro de cada escala y la tendencia general para las cuatro escalas en conjunto.

Para poder identificar si los patrones empíricos eran diferentes de los aleatorios, en otras palabras, ver si el efecto del aumento de escala sobre los parámetros comunitarios es diferente en las comunidades reales con respecto a las comunidades aleatorias, se llevaron a cabo pruebas estadísticas particulares. Estas pruebas consistieron en primer lugar en la identificación de las tendencias comunitarias por medio de un análisis de regresión, si ambos tipos de comunidades presentaban tendencias significativas se procedió a realizar una prueba de homogeneidad de pendientes que pone a prueba si una variable-predictor continuo (covariable, en este caso la riqueza de especies) tiene efectos distintos a diferentes niveles de las variables categóricas independientes (comunidades empíricas y nulas) (STATISTICA-STATSOFT INC. 2000). Si las pendientes eran homogéneas, entonces se realizó un análisis de covarianza (ANCOVA, STATISTICA-STATSOFT INC. 2000) para analizar la variación de las variables categóricas independientes en la variable dependiente (parámetro en cuestión) una vez que se elimina la variación asociada a la covariable. En caso de que las comunidades reales no presenten tendencias significativas, esto es indicativo de una falta de interacción entre las variables (Grafen & Hails 2002), es decir, el aumento de escala no tiene un efecto significativo sobre el parámetro en cuestión. Si las comunidades nulas sí presentan una tendencia significativa y las reales no, este solo resultado es suficiente para concluir diferencias entre éstas (Figura 5a.). Del mismo modo, si las pendientes no son homogéneas implica que el efecto del aumento de escala es diferente significativamente para cada tipo de comunidad (Figura 5b). En cuanto al análisis de covarianza, una diferencia significativa implica

que la variación, en promedio, de ambos tipos de comunidad es diferente cuando controlamos la variación dada por el aumento de escala.

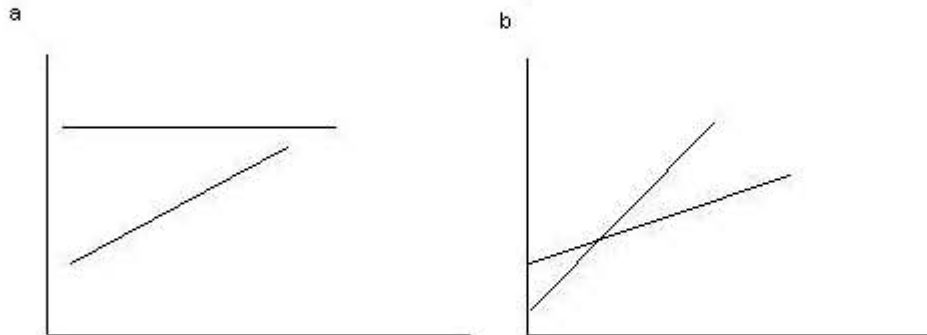


Figura 5. Comparación de tendencias, a) las pendientes son distintas debido a que una tiene tendencia positiva y la otra no tiene ninguna tendencia, b) las tendencias son positivas, pero las pendientes no son homogéneas. En ambos casos los efectos de la covariable son distintos para cada nivel de la variable dependiente.

Estas últimas pruebas toman en cuenta toda la variación presente, a diferencia de las pruebas de “t” que únicamente comparan las medias de cada tipo de comunidad, por lo que son un mejor indicador de las posibles diferencias entre éstas. Sin embargo, las pruebas de “t” puedan dar una idea general de lo que sucede en las comunidades empíricas y aleatorias, es por ello que también se realizaron este tipo de pruebas (prueba de “t” pareada, SIGMASTAT 2.03, SPSS Inc.) para ver si existían diferencias significativas en los promedios de los parámetros entre los dos tipos de comunidades para cada escala de análisis en particular. Esta prueba se realizó únicamente para las tres primeras escalas (0.5°, 1° y 2°), para las cuales se cuenta con un conjunto de valores (0.5° n=51, 1° n=15 y 2° n=4) a partir de los cuales se pueden calcular las diferencias entre los promedios. En el caso de la cuarta escala, 4°, únicamente se cuenta con un valor tanto para la comunidad real como para la comunidad aleatoria, por lo que no es posible aplicar una prueba de “t”. Esta última escala se utilizó únicamente en los análisis hechos para el conjunto total de escalas como las tendencias, la homogeneidad de pendientes y los análisis de covarianza. En ocasiones que no fueron posibles aplicar una prueba de “t” legítima para alguna de las escalas por no cumplir los supuestos paramétricos, se utilizó una prueba de rangos de Wilcoxon (“w”) como alternativa no paramétrica para comparar las muestras de los dos tipos de comunidades.

5.- Resultados

5.1 Espacio ecomorfológico

5.1.1 Análisis de componentes principales (PCA)

Ala: Como resultado del análisis de componentes principales, el espacio ecomorfológico se construyó con tres ejes que representan, en conjunto, aproximadamente el 94% de la variación morfológica de las especies (93.62%) (Figura 6, Tabla 1a). El primer componente o eje (PC_1) representa el 54.11% de la variación y es un eje que mide principalmente tamaño, esto se deriva de una relación lineal entre los logaritmos de la superficie (S), la envergadura (b) y la capacidad de carga (WL). Las combinaciones lineales de las variables están descritas por los coeficientes de cada variable sobre los componentes principales (Tabla 2), estas relaciones son lineales debido a la transformación logarítmica de las variables originales, por lo que coeficientes positivos implican multiplicación y negativos, división. El segundo eje (PC_2) representa el 22.84% de la variación y mide básicamente la forma de las alas, con una relación entre las variables cociente de aspecto (AR) y superficie (S). El tercer eje (PC_3) representa el 16.68% de la variación morfológica y mide también la forma de las alas, con una relación entre las variables índice de punta (I_{ip}) y cociente de aspecto (AR). En la Figura 6 se puede ver el espacio ecomorfológico, basado en parámetros alares, ocupado por el pool de especies. En este podemos observar el arreglo de las especies con respecto a los ejes. Por ejemplo, la alta variabilidad morfológica de los insectívoros aéreos (cian) principalmente en cuanto a la forma de las alas, o por el contrario la poca variación de esta característica en los frugívoros (azul).

a).- Ala		
Componentes principales		
	Variación	
	% de variación	acumulada%
1	54.110171	54.110171
2	22.8369791	76.9471501
3	16.6776063	93.6247564

b).- Cráneo		
Componentes principales		
	Variación	
	% de variación	acumulada%
1	87.6523324	87.6523324
2	8.54008209	96.1924145

Tabla 1.- Variación morfológica representada por cada uno de los ejes (componentes principales) y la variación acumulada de éstos, que indica la cantidad de variación explicada en conjunto al formar el espacio ecomorfológico con parámetros alares a) y parámetros craneales b).

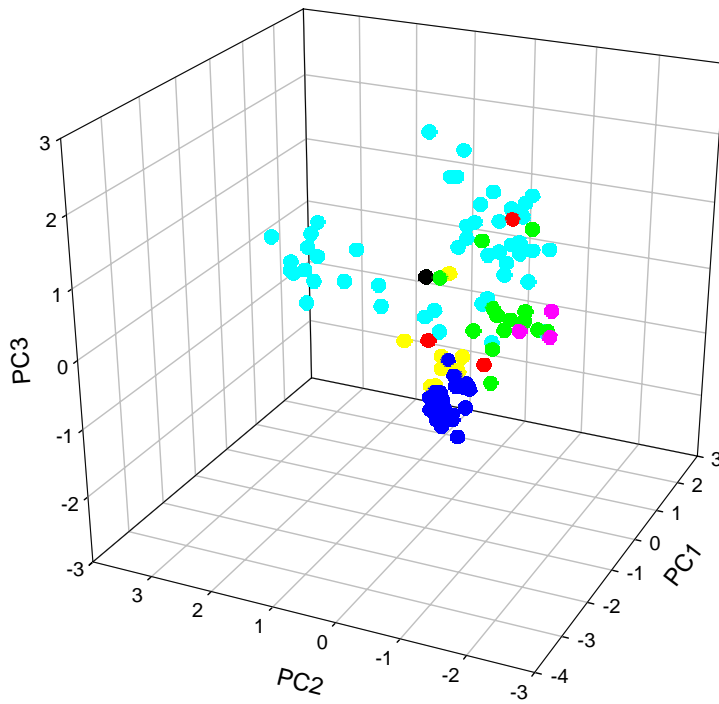


Figura 6.- Espacio ecomorfológico construido a partir del análisis de componentes principales de los parámetros alares, en el que se muestra el arreglo de todas las especies de la comunidad de murciélagos del Istmo de Tehuantepec. Los colores corresponden a los gremios alimentarios, de la siguiente manera: insectívoros aéreos-cian, frugívoros-azul, insectívoros de sustrato-verde, nectarívoros-amarillo, hematófagos-rojo, carnívoros-morado, piscívoro-negro.

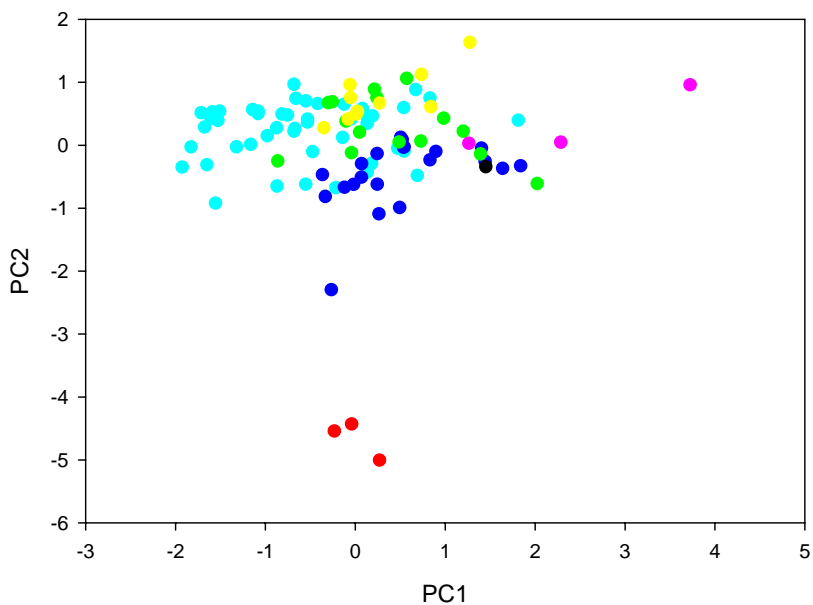


Figura 7.- Espacio ecomorfológico construido a partir del análisis de componentes principales de los parámetros del cráneo, en el que se muestra el arreglo de todas las especies de la comunidad de murciélagos del Istmo de Tehuantepec. Los colores siguen el código de la Figura 6.

Cráneo: El espacio ecomorfológico se construyó con dos ejes, suficientes para representar el 96.2% de la variación morfológica de las especies (Tabla 1b). El primer eje (PC₁) representa el 87.7% de la variación, siendo eje indicador principalmente del tamaño de la caja craneal, relacionando las variables de longitud mayor del cráneo (GSL), longitud condilobasal (CBL), anchura del cráneo (BB), altura del cráneo (HC) y longitud de la mandíbula (ML). El segundo eje (PC₂) representa únicamente el 8.54% de la variación y mide exclusivamente el tamaño del aparato masticador, relacionando las variables de longitud de la hilera de dientes del maxilar (MaxL) y longitud de la hilera de dientes de la mandíbula (MandL) (Tabla 1b). Esto se puede ver claramente en la Figura 7, en la que las tres especies de hematófagos (rojo) se encuentran más alejados del resto de las especies sobre el PC₂, siendo estas tres especies las únicas con una modificación muy particular del aparato masticador que les permite alimentarse exclusivamente del fluido sanguíneo de vertebrados. Otro caso es el del murciélago más grande del continente americano, *Vampyrum spectrum* (morado), quien se ubica mucho más alejado del resto de las especies en el PC₁ correspondiente al tamaño general del cráneo.

a).- Ala, Componentes principales			
(valores marcados son > .700000)			
	Componente	Componente	Componente
	1	2	3
S	-0.86842135	-0.4503429	0.18818613
b	-0.92855863	-0.23768805	0.24762069
WL	-0.82538312	0.3313387	-0.04238473
AR	-0.32765255	0.87394159	0.26871426
ltip	-0.54819549	0.09479122	-0.81433806
Prp. Var	0.54110171	0.22836979	0.16677606

b).- Cráneo, Componentes principales		
(valores marcados son > .700000)		
	Componente	Componente
	1	2
GSL	0.80517399	0.55829053
CBL	0.74872388	0.62426291
BB	0.87848294	0.41086541
HC	0.91728044	0.31174571
MAXL	0.33846735	0.93321564
ML	0.72660397	0.66534404
MANDL	0.43774836	0.89237953
Prp. Var.	0.52230934	0.4396148

Tabla 2.- Factores de peso (factor loadings) de cada uno de los parámetros morfológicos en cada componente principal del espacio ecomorfológico alar a) y craneal b).

Los resultados de los análisis siguientes se dividen de acuerdo a los grupos estudiados, estos son el pool de especies y cada uno de los gremios alimentarios (frugívoros, insectívoros aéreos, insectívoros de sustrato y nectarívoros).

5.1.2 Tendencias comunitarias reales vs aleatorias

- Volumen/Área del espacio ecomorfológico

Pool de especies: los análisis de regresión entre la riqueza de especies y el volumen/área del espacio ocupado por la comunidad real indican que no existe una tendencia significativa ($p > 0.05$) en ninguna de las escalas de análisis en particular, ni tampoco para el conjunto de todas las escalas (Tabla 3a). Estos mismos resultados se encontraron para el espacio ecomorfológico construido a partir de los parámetros alares como para el construido con los parámetros craneales. En otras palabras, no se encontró una interacción significativa que pudiera estar indicando un posible efecto de la riqueza de especies sobre el espacio ocupado por la comunidad de murciélagos del Istmo de Tehuantepec. Este resultado difiere de lo que se esperaría por el azar, puesto que las comunidades aleatorias sí presentan una relación significativa positiva ($p < 0.05$) entre el volumen/área del espacio y la riqueza de especies en ambos tipos de morfoespacios (ala y cráneo) en todas las escalas particulares y para el conjunto de éstas (Tabla 3b). Lo anterior implica que al incrementar la riqueza de especies también se incrementa el espacio ocupado por éstas en las comunidades aleatorias, a diferencia de lo que ocurre en las comunidades reales en donde el espacio ocupado permanece sin modificación (Figuras 8a y 9a).

a) ALA			Aleatorias			b) CRÁNEO			Aleatorias		
Reales						Reales					
Escala	r	p	r	p	Escala	r	p	r	p		
0.5°	-0.003	0.986	0.969	<0.001***	0.5°	0.0762	0.595	0.97	<0.001***		
1°	-0.1	0.723	0.955	<0.001***	1°	-0.091	0.748	0.953	<0.001***		
2°	-0.102	0.898	0.986	<0.05*	2°	-0.721	0.279	0.992	<0.01**		
todas	-0.064	0.936	0.99	0.0101*	todas	-0.835	0.165	0.996	0.0035***		

Tabla 3. Correlaciones de Pearson (r) entre el volumen y la riqueza de especies, con su respectivo valor de significancia (p), para los parámetros alares a) y los parámetros del cráneo b) del pool de especies. En cada caso se comparan los resultados de las comunidades reales con aleatorias generadas por el modelo nulo. (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$).

Con respecto al promedio del volumen/área ocupado por las comunidades reales y aleatorias en cada una de las escalas particulares, los resultados de las pruebas de “t” pareada muestran diferencias significativas únicamente en las dos primeras escalas, la de cuadros de 0.5° x 0.5° lat-long y la 1° x 1°, para los dos tipos de morfoespacios (Tabla 4). Para la escala de 2° no se encontraron diferencias significativas entre los promedios de las comunidades reales y aleatorias. En cuanto a la escala mayor, la de 4° x 4°, debido a que únicamente se cuenta con un valor de volumen/área de espacio, a diferencia de las otras escalas en las que se cuenta con más de un valor (0.5° n=51, 1° n=15 y 2° n=4), no se pudo

realizar una prueba de “t” pareada en la que se comparara con el único valor aleatorio generado para esa escala.

a) ALA

Promedios

Escala	S	Ve	Vn	t	p
0.5°	71.725	33.5072	32.609	3.903	0.003**
1°	79	34.2092	32.712	3.618	0.007**
2°	92	34.1407	32.947	1.688	0.19

b) CRANEO

Promedios

Escala	S	Ve	Vn	t	p
0.5°	71.725	13.1906	12.23	w=984	<0.001***
1°	79	13.3845	12.288	4.698	<0.001***
2°	92	13.0759	12.395	2.537	0.085

Tabla 4.- Prueba de “t” para la comparación de los promedios de las escalas entre comunidades reales y aleatorias para los parámetros a) alares y b) craneales. S: riqueza, Ve: volumen de la comunidad real (empírico), Vn: volumen de la comunidad aleatoria (n), t: valor del estadístico, p: valor de significancia (*p<0.05, **p<0.01, ***p<0.001).

Frugívoros: Los resultados de las regresiones muestran la existencia de una tendencia significativa ($p<0.05$) del volumen/área ocupado por las especies con respecto a la riqueza, tanto para las comunidades reales como para las aleatorias. Esto ocurre en cada una de las escalas de análisis, así como en el conjunto de éstas para los dos tipos de morfoespacios (Tabla 5). Sin embargo, el sentido de la covariación entre las variables es opuesta de un tipo de comunidad al otro. En las comunidades reales la interacción significativa es negativa, es decir, el volumen/área ocupado disminuye conforme aumenta la riqueza de especies; mientras que en las comunidades aleatorias la interacción significativa es positiva, el volumen/área ocupado y la riqueza incrementan simultáneamente (Figuras 8b y 9b). Esta diferencia se corroboró con los resultados obtenidos de la prueba de homogeneidad de pendientes. Esta prueba mostró diferencias significativas ($p<0.05$) entre las pendientes de las comunidades reales y aleatorias para cada escala particular y para el conjunto de éstas, también en ambos tipos de morfoespacios (Tabla 6).

a) ALA

Reales

Escala	r	p
0.5°	-0.786	<0.001***
1°	-0.696	0.0039**
2°	-0.989	0.0109*
todas	-0.999	0.001**

Aleatorias

r	p
0.936	<0.001***
0.94	<0.001***
1	<0.001***
0.995	0.005**

b) CRÁNEO

Reales

Escala	r	p
0.5°	-0.045	0.754
1°	-0.898	<0.001***
2°	-0.996	0.0037**
todas	-0.98	0.0198*

Aleatorias

r	p
0.976	<0.001***
0.992	<0.001***
1	<0.001***
0.996	0.0035**

Tabla 5. Correlaciones de Pearson (r) entre el volumen y la riqueza de especies, con su respectivo valor de significancia (p), para los parámetros alares a) y los parámetros del cráneo b) de los frugívoros. En cada caso se comparan los resultados de las comunidades reales con aleatorias generadas por el modelo nulo. (*p<0.05, **p<0.01, ***p<0.001).

a) ALA
HS

Escala	F	p
0.5°	157.5	<0.001***
1°	21.526	<0.001***
2°	117.1	0.0004***
todas	1455.8	<0.001***

b) CRANEO
HS

Escala	F	p
0.5°	12.088	0.0008***
1°	117.39	<0.001***
2°	424.82	<0.001***
todas	110.04	0.0005***

Tabla 6. Resultados de la prueba de homogeneidad de pendientes (HS, por sus siglas en inglés 'homogeneity of slopes') entre las líneas de regresión del volumen vs riqueza de las comunidades reales y aleatorias, para los morfoespacios a) alar y b) craneal de los frugívoros.

Los promedios de las diferentes escalas en cuanto al volumen/área ocupado por las especies también mostraron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre comunidades reales y aleatorias en todas las escalas individuales (Tabla 7).

a) ALA
Promedios

Escala	S	Ve	Vn	t	p
0.5°	16.275	4.00778	2.8128	w-1326	<0.001***
1°	17.733	3.68864	2.8315	5.105	<0.001***
2°	20	3.29126	2.8502	3.376	0.043*

b) CRANEO
Promedios

Escala	S	Ve	Vn	t	p
0.5°	16.275	4.97825	4.0016	w-1262	<0.001***
1°	17.733	4.91524	4.066	5.746	<0.001***
2°	20	4.55499	4.1431	3.497	0.04*

Tabla 7.- Prueba de "t" para la comparación de los promedios de las escalas entre comunidades reales y aleatorias para los parámetros a) alares y b) craneales. S: riqueza, Ve: volumen de la comunidad real (empírico), Vn: volumen de la comunidad aleatoria (n), t: valor del estadístico, p: valor de significancia (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$).

Insectívoros aéreos: Las regresiones de las comunidades reales no presentan una tendencia significativa ($p > 0.05$) en ninguna escala en particular ni en el conjunto de todas las escalas para el morfoespacio alar, el volumen permanece constante conforme aumenta la riqueza de especies (Figuras 8c y 9c) (Tabla 8a). En el caso del morfoespacio craneal, la única escala que presenta una tendencia significativa es la más pequeña, la de 0.5° (Tabla 8b), esta tendencia es negativa ($r = -0.526$, $p < 0.001$) lo cual implica que el área disminuye conforme aumenta la riqueza de especies. En cuanto a las comunidades aleatorias, estas presentan una tendencia significativa positiva ($p < 0.05$), volumen/área y riqueza incrementan simultáneamente, en todas las escalas y en el conjunto de éstas, tanto para el morfoespacio alar como craneal (Tabla 8). La prueba de homogeneidad de pendientes comprueba la diferencia significativa entre las pendientes de la escala 0.5° de las comunidades reales y las aleatorias ($F = 36.884$, $p < 0.001$).

a) ALA			Aleatorias		b) CRÁNEO			Aleatorias	
Reales			r	p	Reales			r	p
Escala	r	p	r	p	Escala	r	p	r	p
0.5°	-0.127	0.374	0.988	<0.001***	0.5°	-0.526	<0.001***	0.984	<0.001***
1°	-0.085	0.764	0.992	<0.001***	1°	-0.162	0.563	0.981	<0.001***
2°	0.87	0.13	0.997	0.0025**	2°	0.224	0.776	0.969	0.0305*
todas	0.699	0.301	0.997	0.0026**	todas	-843	0.157	0.997	0.0027**

Tabla 8. Correlaciones de Pearson (r) entre el volumen y la riqueza de especies, con su respectivo valor de significancia (p), para los parámetros alares a) y los parámetros del cráneo b) de los insectívoros aéreos. En cada caso se comparan los resultados de las comunidades reales con aleatorias generadas por el modelo nulo. (*p<0.05, **p<0.01, ***p<0.001).

La prueba de “t” muestra que para el morfoespacio alar no existen diferencias significativas (p>0.05) en los promedios de ninguna escala entre las comunidades reales y las aleatorias. Por el contrario, en el caso del morfoespacio craneal sí existen diferencias significativas (p<0.05) para las dos primeras escalas, 0.5° y 1° (Tabla 9).

a) ALA						b) CRANEO					
Promedios						Promedios					
Escala	S	Ve	Vn	t	p	Escala	S	Ve	Vn	t	p
0.5°	34.216	24.4967	24.645	-0.473	0.638	0.5°	34.216	4.93593	4.5658	6.079	<0.001***
1°	38.2	24.9147	24.853	0.116	0.909	1°	38.2	4.79161	4.5889	2.697	0.017*
2°	44.25	24.5083	25.127	-0.872	0.447	2°	44.25	4.66865	4.6222	0.331	0.763

Tabla 9.- Prueba de “t” para la comparación de los promedios de las escalas entre comunidades reales y aleatorias para los parámetros a) alares y b) craneales. S: riqueza, Ve: volumen de la comunidad real (empírico), Vn: volumen de la comunidad aleatoria (n), t: valor del estadístico, p: valor de significancia (*p<0.05, **p<0.01, ***p<0.001).

Insectívoros de sustrato: Para el morfoespacio alar de las comunidades reales, las dos primeras escalas (0.5° y 1°) presentan una tendencia positiva significativa (p<0.05), mientras que la escala de 2° y el conjunto de las escalas no presentan tendencias significativas (p>0.05) (Figura 8d). En el morfoespacio craneal, las comunidades reales presentan tendencias positivas significativas (p<0.05) en las escalas de 0.5° y 1°, así como el conjunto de todas las escalas (Figura 9d). La escala 2° no presenta una tendencia significativa (p>0.05), el área del morfoespacio ocupado permanece constante al aumentar la riqueza. Las comunidades aleatorias presentan una tendencia significativa positiva (p<0.05) en cada escala y en su conjunto, para los dos tipos de morfoespacios (Tabla 10). La prueba de homogeneidad de pendientes para las escalas 0.5° y 1° del morfoespacio alar entre comunidades reales y aleatorias, arrojó diferencias significativas (p<0.05) entre las pendientes (Tabla 11a). Lo mismo ocurrió para las escalas 0.5° ,1° y el conjunto de escalas en el morfoespacio craneal (Tabla 11b).

a) ALA			Aleatorias		b) CRÁNEO			Aleatorias	
Reales			r	p	Reales			r	p
Escala	r	p	r	p	Escala	r	p	r	p
0.5°	0.799	<0.001***	0.966	<0.001***	0.5°	0.759	<0.001***	0.941	<0.001***
1°	0.769	0.0008***	0.957	<0.001***	1°	0.815	0.0002***	0.929	<0.001***
2°	-0.891	0.109	0.994	0.005**	2°	-0.845	0.155	0.993	0.007**
todas	0.825	0.175	0.991	0.008**	todas	0.997	0.002**	0.989	0.011*

Tabla 10. Correlaciones de Pearson (r) entre el volumen y la riqueza de especies, con su respectivo valor de significancia (p), para los parámetros alares a) y los parámetros del cráneo b) de los insectívoros de sustrato. En cada caso se comparan los resultados de las comunidades reales con aleatorias generadas por el modelo nulo. (*p<0.05, **p<0.01, ***p<0.001).

a) ALA			b) CRANEO		
HS			HS		
Escala	F	p	Escala	F	p
0.5°	42.349	<0.001***	0.5°	50.36	<0.001***
1°	6.3011	0.01862*	1°	16.85	0.0003***
			todas	205.67	0.0001***

Tabla 11. Resultados de la prueba de homogeneidad de pendientes (HS, por sus siglas en inglés 'homogeneity of slopes') entre las líneas de regresión del volumen vs riqueza de las comunidades reales y aleatorias, para los morfoespacios a) alar y b) craneal de los insectívoros de sustrato.

Los resultados de la prueba de "t" indican, para el morfoespacio alar, que hay una diferencia significativa (p<0.05) entre los tipos de comunidades sólo en la escala de 2° (t=4.498, p=0.021*) (Tabla 12a). Para el morfoespacio craneal, hay una diferencia significativa (p<0.05) en las escalas 0.5° y 2° (Tabla 12b).

a) ALA						b) CRANEO					
Promedios						Promedios					
Escala	S	Ve	Vn	t	p	Escala	S	Ve	Vn	t	p
0.5°	9.4314	6.56462	6.9551	w=324	0.129	0.5°	9.4314	3.47072	3.8711	w=592	0.006**
1°	10.133	7.32686	7.1091	0.505	0.622	1°	10.133	3.7584	3.9172	-0.697	0.497
2°	12.75	9.38615	7.606	4.498	0.021*	2°	12.75	4.74365	4.0632	4.426	0.021*

Tabla 12.- Prueba de "t" para la comparación de los promedios de las escalas entre comunidades reales y aleatorias para los parámetros a) alares y b) craneales. S: riqueza, Ve: volumen de la comunidad real (empírico), Vn: volumen de la comunidad aleatoria (n), t: valor del estadístico, p: valor de significancia (*p<0.05, **p<0.01, ***p<0.001).

Nectarívoros: En ambos morfoespacios, ala y cráneo, las regresiones muestran tendencias positivas significativas (p<0.05) para las dos primeras escalas, 0.5° y 1°, y para el conjunto de las escalas en las comunidades reales (Tabla 13), en estos casos el volumen/área ocupado por las especies incrementa al incrementar la riqueza (Figuras 8e y 9e). La escala de 2° no presenta una tendencia significativa (p>0.05) en ninguno de los morfoespacios. Para las comunidades aleatorias, las regresiones muestran tendencias positivas significativas (p<0.05) en cada escala, en su conjunto y para ambos tipos de morfoespacios. La comparación de las pendientes entre las comunidades reales y aleatorias mostró diferencias significativas

($p < 0.05$) en las escalas 0.5°, 1° y el conjunto de todas, tanto para el morfoespacio alar como el craneal (Tablas 14).

a) ALA Reales			Aleatorias		b) CRÁNEO Reales			Aleatorias	
Escala	r	p	r	p	Escala	r	p	r	p
0.5°	0.851	<0.001***	0.938	<0.001***	0.5°	0.928	<0.001***	0.945	<0.001***
1°	0.931	<0.001***	0.983	<0.001***	1°	0.954	<0.001***	0.978	<0.001***
2°	0.872	0.128	0.988	0.0116*	2°	0.901	0.0993	0.975	0.0254*
todas	0.988	0.012*	0.997	0.0028**	todas	0.991	0.008**	0.997	0.0029**

Tabla 13. Correlaciones de Pearson (r) entre el volumen y la riqueza de especies, con su respectivo valor de significancia (p), para los parámetros alares a) y los parámetros del cráneo b) de los nectarívoros. En cada caso se comparan los resultados de las comunidades reales con aleatorias generadas por el modelo nulo. (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$).

a) ALA HS			b) CRÁNEO HS		
Escala	F	p	Escala	F	p
0.5°	105.11	<0.001***	0.5°	285.11	<0.001***
1°	67.158	<0.001***	1°	121.77	<0.001***
todas	58.704	0.0016**	todas	88.155	0.0007***

Tabla 14. Resultados de la prueba de homogeneidad de pendientes (HS, por sus siglas en inglés 'homogeneity of slopes') entre las líneas de regresión del volumen vs riqueza de las comunidades reales y aleatorias, para los morfoespacios a) alar y b) craneal de los nectarívoros.

La comparación de los promedios del volumen ocupado en el morfoespacio alar para las diferentes escalas, entre comunidades reales y aleatorias, mostró diferencias significativas únicamente para la escala de 0.5° ($w = 666,000$; $p < 0.001$) (Tabla 15a). Por otro lado, en el morfoespacio craneal se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$) para las escalas de 0.5° y 1° (Tabla 15b).

a) ALA Promedios						b) CRÁNEO Promedios					
Escala	S	Ve	Vn	t	p	Escala	S	Ve	Vn	t	p
0.5°	5.7843	1.42447	2.0508	$w=666$	<0.001***	0.5°	5.7843	1.31824	2.0966	$w=816$	<0.001***
1°	6.4	1.58804	2.104	$w=49$	0.135	1°	6.4	1.44735	2.1417	-2.79	0.015*
2°	8	2.28477	2.2094	0.119	0.913	2°	8	2.18213	2.2382	-0.111	0.919

Tabla 15.- Prueba de "t" para la comparación de los promedios de las escalas entre comunidades reales y aleatorias para los parámetros a) alares y b) craneales. S: riqueza, Ve: volumen de la comunidad real (empírico), Vn: volumen de la comunidad aleatoria (n), t: valor del estadístico, p: valor de significancia (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$).

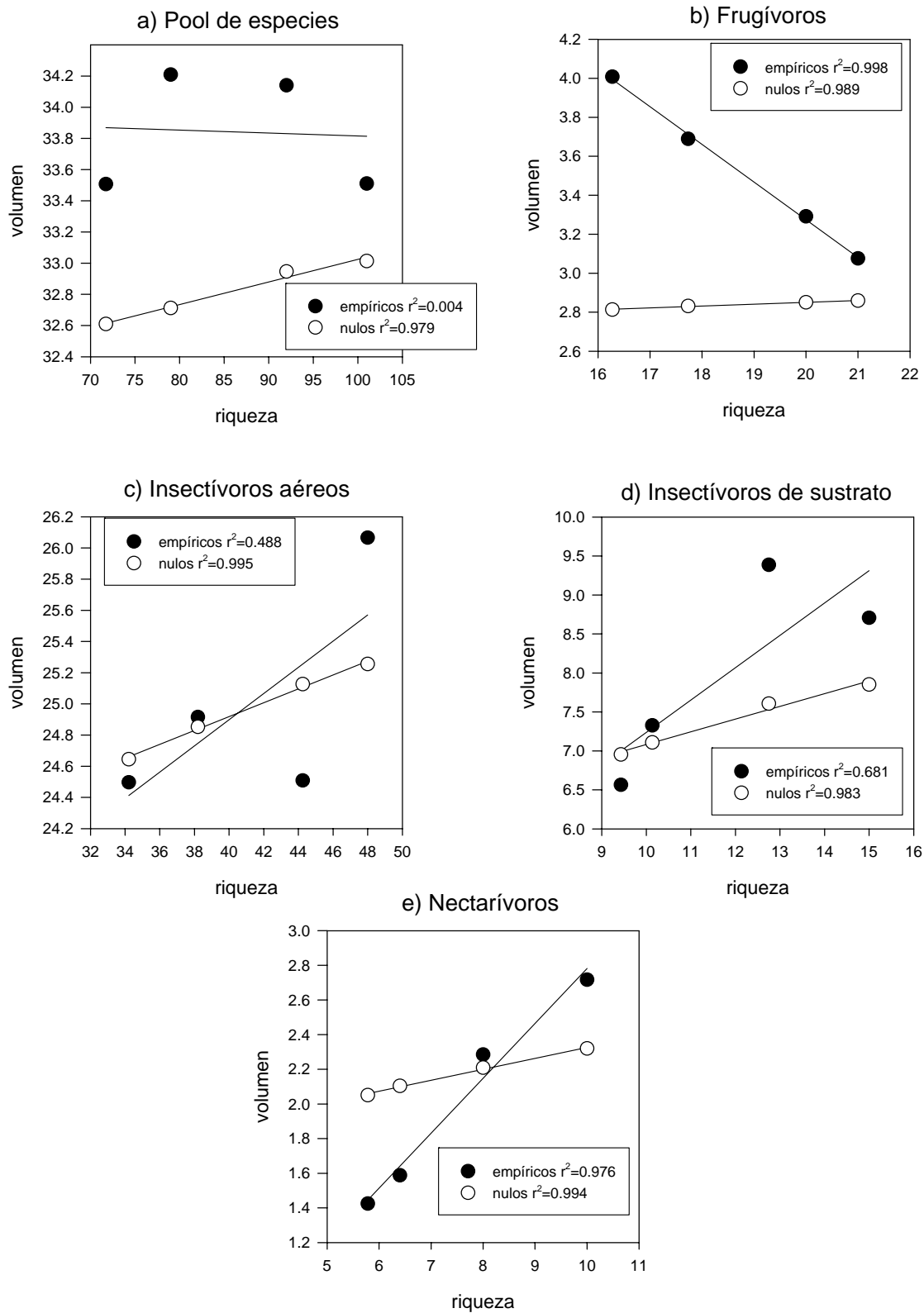


Figura 8.- Relación entre el aumento de la riqueza (aumento de escala) y el espacio ocupado por las especies en el morfoespacio alar dentro de cada grupo analizado; a) pool, b) frugívoros, c) insectívoros aéreos, d) insectívoros de sustrato, e) nectarívoros. Cada punto en el eje de las abscisas corresponde al valor de riqueza para cada escala en orden ascendente 0.5°-4°.

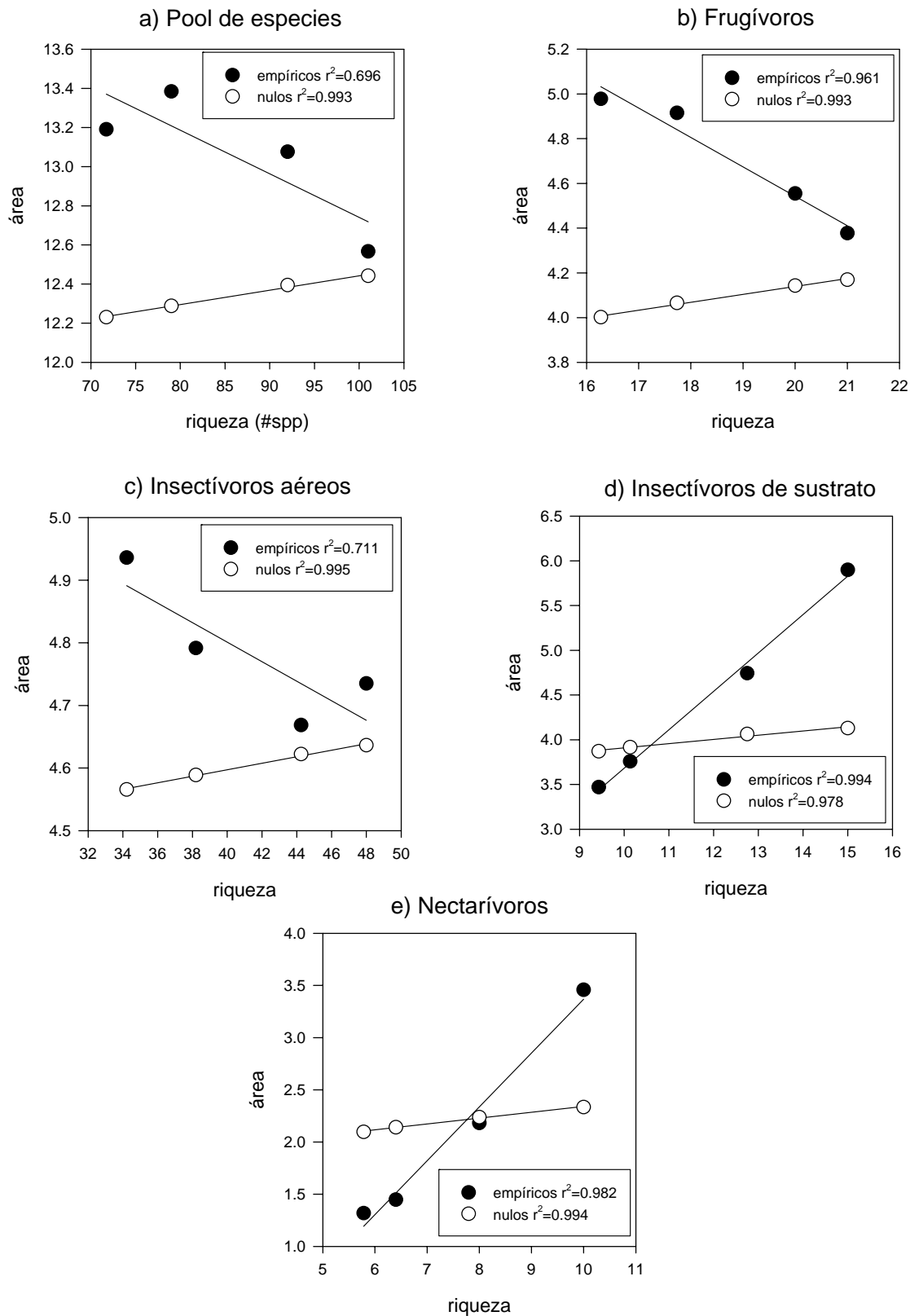


Figura 9.- Relación entre el aumento de la riqueza (aumento de escala) y el espacio ocupado por las especies en el morfoespacio craneal dentro de cada grupo analizado; a) pool, b) frugívoros, c) insectívoros aéreos, d) insectívoros de sustrato, e) nectarívoros. Cada punto en el eje de las abscisas corresponde al valor de riqueza para cada escala en orden ascendente 0.5°-4°.

- Distancia al vecino más cercano (NND)

Pool de especies: Los análisis de regresión entre la riqueza de especies y la distancia al vecino más cercano en las comunidades reales muestran que en el morfoespacio alar todas las escalas individuales y el conjunto de ellas presentan tendencias negativas significativas ($p < 0.05$) (Tabla 16a). Este resultado indica que al incrementarse la riqueza de especies, la distancia al vecino más cercano disminuye (Figura 10a). De manera que el grado de agrupamiento entre las especies también se incrementa, es decir, las especies están más cerca unas de otras. En el morfoespacio craneal, la única escala que no muestra tendencia significativa ($p > 0.05$) es la de 2°; el resto de ellas, así como el conjunto de estas, presentan tendencias negativas significativas ($p < 0.05$) (Tabla 16b, Figura 11a). Para las comunidades aleatorias, las regresiones muestran que en cada escala y todas en su conjunto presentan también tendencias negativas significativas ($p < 0.05$), en ambos tipos de morfoespacios. La comparación de las pendientes con la prueba de homogeneidad, muestra en el caso del morfoespacio alar una diferencia significativa en la primera escala (0.5°) ($F = 4.74$, $p = 0.032^*$), el resto de las escalas y el conjunto de estas no presentan diferencias significativas ($p > 0.05$) entre las comunidades reales y las aleatorias. Para estas escalas, el análisis de covarianza tampoco mostró diferencias significativas ($p > 0.05$) (Tabla 17a). En el caso del morfoespacio craneal, se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre las pendientes para la escala 0.5° y el conjunto de escalas. La escala de 1° que no presentó una diferencia significativa entre las pendientes de las comunidades reales y aleatorias ($F = 2.31$, $p = 0.14$), con el análisis de covarianza sí mostró una diferencia significativa ($F = 21.88$, $p < 0.001$) (Tabla 17b).

a) ALA					b) CRÁNEO				
Reales			Aleatorias		Reales			Aleatorias	
Escala	r	p	r	p	Escala	r	p	r	p
0.5°	-0.933	<0.001***	-0.989	<0.001***	0.5°	-0.707	<0.001***	-0.985	<0.001***
1°	-0.938	<0.001***	-0.982	<0.001***	1°	-0.786	<0.001***	-0.974	<0.001***
2°	-0.966	0.034*	-1	<0.001***	2°	-0.804	0.196	-1	<0.001***
todas	-1	<0.001***	-0.998	0.002**	todas	-1	<0.001***	-0.998	0.002**

Tabla 16. Correlaciones de Pearson (r) entre la distancia promedio al vecino más cercano y la riqueza de especies, con su respectivo valor de significancia (p), para los parámetros alares a) y los parámetros del cráneo b) del pool de especies. En cada caso se comparan los resultados de las comunidades reales con aleatorias generadas por el modelo nulo. (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$).

a) ALA
HS

Escala	F	p
0.5°	4.7463	0.032*
1°	1.9547	0.17389
2°	3.1092	0.15263
todas	0.2545	0.64044

ANCOVA

F	p
0.3111	0.57827
0.7389	0.39757
2.333	0.18717
5.8752	0.05983

b) CRANEO
HS

Escala	F	p
0.5°	15.094	0.0002***
1°	2.3162	0.1401
todas	13.081	0.0224*

ANCOVA

F	p
34.11	<0.001***
21.883	0.0001***
15.193	0.0114*

Tabla 17. Resultados de la prueba de homogeneidad de pendientes (HS, por sus siglas en inglés 'homogeneity of slopes') entre las líneas de regresión de la distancia promedio al vecino más cercano vs riqueza de las comunidades reales y aleatorias, para los morfoespacios a) alar y b) craneal del pool de especies. Así como los resultados del análisis de covarianza (ANCOVA).

Cuando se compararon los promedios de las comunidades reales y aleatorias con la prueba de "t", no se encontraron diferencias significativas ($p > 0.05$) en ninguna escala para el morfoespacio alar (Tabla 18a). Para el morfoespacio craneal, se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$) en dos de las tres escalas individuales, las de 0.5° y 1° (Tabla 18b).

a) ALA
Promedios

Escala	S	NND _e	NND _n	t	p
0.5°	71.725	0.44949	0.4484	0.651	0.518
1°	79	0.43675	0.4336	1.296	0.216
2°	92	0.41376	0.4094	1.405	0.255

b) CRANEO
Promedios

Escala	S	NND _e	NND _n	t	p
0.5°	71.725	0.21305	0.224	-5.078	<0.001***
1°	79	0.20587	0.2139	-2.712	0.017*
2°	92	0.19683	0.1976	-0.363	0.741

Tabla 18.- Prueba de "t" para la comparación de los promedios de las escalas entre comunidades reales y aleatorias para los parámetros a) alares y b) craneales. S: riqueza, NND_e: distancia promedio al vecino más cercano la comunidad real (empírico), NND_n: distancia promedio al vecino más cercano de la comunidad aleatoria (n), t: valor del estadístico, p: valor de significancia (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$).

Frugívoros: Las regresiones lineales para el morfoespacio alar de las comunidades reales muestran tendencias negativas significativas ($p < 0.05$) en las escalas de 0.5° y 2°, así como para el conjunto de escalas (Tabla 19a). Para el morfoespacio craneal, todas las escalas individuales y su conjunto presentan tendencias negativas significativas ($p < 0.05$) (Tabla 19b), el grado de agrupamiento entre especies aumenta con la riqueza (Figuras 10b y 11b). Con respecto a las comunidades aleatorias, estas presentan tendencias negativas significativas ($p < 0.05$) en cada escala y en el conjunto de estas para los dos tipos de morfoespacios. La prueba de homogeneidad de pendientes para el morfoespacio alar mostró diferencias significativas ($p < 0.05$) en las escalas de 0.5° y 2°, para el conjunto de escalas no hubo diferencias entre las pendientes y tampoco en el análisis de covarianza (Tabla 20a). En el caso del morfoespacio craneal, las pendientes de las escalas 1° y 2° y el conjunto de escalas mostraron diferencias significativas ($p < 0.05$). En la escala de 0.5°, las pendientes no fueron diferentes, pero el análisis de covarianza sí mostró una diferencia significativa ($F = 9.18$, $p = 0.003^{**}$) entre las comunidades reales y las aleatorias (Tabla 20b).

a) ALA

Reales		
Escala	r	p
0.5°	-0.278	0.048*
1°	-0.428	0.111
2°	-0.998	0.0018**
todas	-0.987	0.0128*

Aleatorias

r	p
-0.978	<0.001***
-0.985	<0.001***
-1	<0.001***
-0.997	0.0026**

b) CRÁNEO

Reales		
Escala	r	p
0.5°	-0.715	<0.001***
1°	-0.874	<0.001***
2°	-0.992	0.008**
todas	-0.999	0.0009***

Aleatorias

r	p
-0.978	<0.001***
-0.988	<0.001***
-1	<0.001***
-0.998	0.003**

Tabla 19. Correlaciones de Pearson (r) entre la distancia promedio al vecino más cercano y la riqueza de especies, con su respectivo valor de significancia (p), para los parámetros alares a) y los parámetros del cráneo b) de los frugívoros. En cada caso se comparan los resultados de las comunidades reales con aleatorias generadas por el modelo nulo. (*p<0.05, **p<0.01, ***p<0.001).

a) ALA

HS		
Escala	F	p
0.5°	13.523	0.0004***
2°	99.976	0.0006***
todas	7.3035	0.05395

ANCOVA

F	p
2.0179	0.1586
4.7893	0.08025
0.0483	0.51798

b) CRANEEO

HS		
Escala	F	p
0.5°	1.0322	0.31215
1°	4.457	0.0445*
2°	24.557	0.0077**
todas	31.192	0.005**

ANCOVA

F	p
9.1877	0.003**

Tabla 20. Resultados de la prueba de homogeneidad de pendientes (HS, por sus siglas en inglés 'homogeneity of slopes') entre las líneas de regresión de la distancia promedio al vecino más cercano vs riqueza de las comunidades reales y aleatorias, para los morfoespacios a) alar y b) craneal de los frugívoros. Así como los resultados del análisis de covarianza (ANCOVA).

En cuanto a los promedios de las distancias, no hubo diferencias significativas ($p>0.05$) en ninguna escala del morfoespacio alar (Tabla 21a). Para el morfoespacio craneal si hubieron diferencias significativas ($p<0.05$) en las escalas 0.5° y 1° (Tabla 21b).

a) ALA

Promedios

Escala	S	NND _e	NND _n	t	p
0.5°	16.275	0.30496	0.3122	w=36	0.87
1°	17.733	0.29819	0.3	w=-15	0.635
2°	20	0.28882	0.285	1.713	0.185

b) CRANEEO

Promedios

Escala	S	NND _e	NND _n	t	p
0.5°	16.275	0.26492	0.2553	W=-820	<0.001***
1°	17.733	0.25342	0.2431	2.691	0.018*
2°	20	0.23133	0.2272	1.659	0.196

Tabla 21.- Prueba de "t" para la comparación de los promedios de las escalas entre comunidades reales y aleatorias para los parámetros a) alares y b) craneales. S: riqueza, NND_e: distancia promedio al vecino más cercano la comunidad real (empírico), NND_n: distancia promedio al vecino más cercano de la comunidad aleatoria (n), t: valor del estadístico, p: valor de significancia (*p<0.05, **p<0.01, ***p<0.001).

Insectívoros aéreos: Para las comunidades reales todas las escalas individuales y en su conjunto mostraron tendencias negativas significativas ($p<0.05$) en el morfoespacio alar (Tabla 22a), la distancia al vecino más cercano disminuye con el aumento de la riqueza de especies (Figuras 10c y 11c). En el morfoespacio craneal, la única escala que no mostró tendencia negativa significativa ($p>0.05$) fue la de 2° (Tabla 22b). Las comunidades aleatorias, tanto en el morfoespacio alar como el craneal, presentaron tendencias negativas significativas ($p<0.05$) en el conjunto de escalas y en cada escala individual. En la prueba de homogeneidad de pendientes para los dos tipos de morfoespacios, la escala 0.5° fue la única que presentó una diferencia significativa ($p<0.05$), el resto de las escalas y el conjunto de

estas no mostraron diferencias en las pendientes ni en los análisis de covarianza ($p > 0.05$) (Tabla 23).

a) ALA Reales			Aleatorias		b) CRÁNEO Reales			Aleatorias	
Escala	r	p	r	p	Escala	r	p	r	p
0.5°	-0.895	<0.001***	-0.99	<0.001***	0.5°	-0.84	<0.001***	-0.99	<0.001***
1°	-0.857	<0.001***	-0.985	<0.001***	1°	-0.743	0.0015**	-0.985	<0.001***
2°	-0.957	0.0425*	-1	0.0002***	2°	-0.169	0.831	-1	0.0003***
todas	-0.994	0.0055**	-0.998	0.0016**	todas	-0.951	0.049*	-0.998	0.002**

Tabla 22. Correlaciones de Pearson (r) entre la distancia promedio al vecino más cercano y la riqueza de especies, con su respectivo valor de significancia (p), para los parámetros alares a) y los parámetros del cráneo b) de los insectívoros aéreos. En cada caso se comparan los resultados de las comunidades reales con aleatorias generadas por el modelo nulo. (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$).

a) ALA HS			ANCOVA		b) CRANEO HS			ANCOVA	
Escala	F	p	F	p	Escala	F	p	F	p
0.5°	25.725	<0.001***			0.5°	13.194	0.0004***		
1°	2.7445	0.10961	0.2248	0.63924	1°	0.1821	0.67309	3.1015	0.08954
2°	0.9016	0.39611	0.0021	0.96558	2°	3.596	0.13079	4.0254	0.10112
todas	3.2366	0.1464	1.6418	0.25628	todas	0.0144	0.91033	1.5209	0.2723

Tabla 23. Resultados de la prueba de homogeneidad de pendientes (HS, por sus siglas en inglés 'homogeneity of slopes') entre las líneas de regresión de la distancia promedio al vecino más cercano vs riqueza de las comunidades reales y aleatorias, para los morfoespacios a) alar y b) craneal de los insectívoros aéreos. Así como los resultados del análisis de covarianza (ANCOVA).

De igual forma, en la comparación de promedios para el morfoespacio alar sólo la escala 0.5° mostró una diferencia significativa ($t = 2.52$, $p = 0.015^*$) (Tabla 24a). En el morfoespacio craneal ninguna escala mostró diferencias significativas ($p > 0.05$) en los promedios entre comunidades reales y nulas (Tabla 24b).

a) ALA Promedios						b) CRANEO Promedios					
Escala	S	NND _e	NND _n	t	p	Escala	S	NND _e	NND _n	t	p
0.5°	34.216	0.54714	0.5373	2.522	0.015*	0.5°	34.216	0.22187	0.2218	0.0347	0.972
1°	38.2	0.52048	0.5171	0.521	0.61	1°	38.2	0.20226	0.2096	-2.06	0.059
2°	44.25	0.48984	0.4897	0.0475	0.965	2°	44.25	0.18594	0.1933	-1.181	0.166

Tabla 24.- Prueba de "t" para la comparación de los promedios de las escalas entre comunidades reales y aleatorias para los parámetros a) alares y b) craneales. S: riqueza, NND_e: distancia promedio al vecino más cercano la comunidad real (empírico), NND_n: distancia promedio al vecino más cercano de la comunidad aleatoria (n), t: valor del estadístico, p: valor de significancia (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$).

Insectívoros de sustrato: En los dos tipos de morfoespacio, ala y cráneo, de las comunidades reales, únicamente la escala de 2° mostró una tendencia negativa significativa ($r = -0.978$, $p = 0.022^*$ y $r = -0.963$, $p = 0.037^*$ respectivamente) (Tablas 25) incrementando el grado de agrupamiento entre especies al aumentar la riqueza (Figuras 10d y 11d). En las comunidades

aleatorias cada escala y el conjunto de estas presentaron tendencias negativas significativas ($p < 0.05$) para ambos morfoespacios. La comparación de las pendientes de la escala 2° entre los dos tipos de comunidades mostró una diferencia significativa para el morfoespacio alar ($F = 9.612$, $p = 0.036^*$) (Tabla 26a). Para el morfoespacio craneal no hubo diferencia entre las pendientes ($F = 6.27$, $p = 0.066$) pero sí en el análisis de covarianza ($F = 11.19$, $p = 0.02^*$) (Tabla 26b).

a) ALA			Aleatorias			b) CRÁNEO			Aleatorias		
Reales						Reales					
Escala	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	
0.5°	-0.063	0.661	-0.969	<0.001***	0.5°	-0.155	0.278	-0.971	<0.001***		
1°	-0.443	0.0979	-0.964	<0.001***	1°	-0.375	0.168	-0.969	<0.001***		
2°	-0.978	0.022*	-0.996	0.0039**	2°	-0.963	0.0373*	-0.998	0.0021**		
todas	-0.781	0.219	-0.994	0.005**	todas	-0.837	0.163	-0.996	0.003**		

Tabla 25. Correlaciones de Pearson (r) entre la distancia promedio al vecino más cercano y la riqueza de especies, con su respectivo valor de significancia (p), para los parámetros alares a) y los parámetros del cráneo b) de los insectívoros de sustrato. En cada caso se comparan los resultados de las comunidades reales con aleatorias generadas por el modelo nulo. (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$).

a) ALA			ANCOVA		b) CRÁNEO			ANCOVA	
HS					HS				
Escala	F	p	F	p	Escala	F	p	F	p
2°	9.6123	0.036*	12.262	0.0173*	2°	6.2778	0.0663	11.194	0.0204*

Tabla 26. Resultados de la prueba de homogeneidad de pendientes (HS, por sus siglas en inglés 'homogeneity of slopes') entre las líneas de regresión de la distancia promedio al vecino más cercano vs riqueza de las comunidades reales y aleatorias, para los morfoespacios a) alar y b) craneal de los insectívoros de sustrato. Así como los resultados del análisis de covarianza (ANCOVA).

Los promedios de las distancias mostraron diferencias significativas entre las comunidades reales y nulas únicamente en la escala de 0.5°, tanto para el morfoespacio alar ($w = 871000$, $p < 0.001$) como el craneal ($t = -3.723$, $p < 0.001$) (Tabla 27).

a) ALA						b) CRÁNEO					
Promedios						Promedios					
Escala	S	NND _e	NND _n	t	p	Escala	S	NND _e	NND _n	t	p
0.5°	9.4314	0.60473	0.6747	w=871	<0.001***	0.5°	9.4314	0.38532	0.4274	-3.723	<0.001***
1°	10.133	0.62086	0.6532	-1.689	0.113	1°	10.133	0.38915	0.4096	-1.191	0.253
2°	12.75	0.61502	0.5796	2.879	0.064	2°	12.75	0.38515	0.3487	2.863	0.064

Tabla 27.- Prueba de "t" para la comparación de los promedios de las escalas entre comunidades reales y aleatorias para los parámetros a) alares y b) craneales. S: riqueza, NND_e: distancia promedio al vecino más cercano la comunidad real (empírico), NND_n: distancia promedio al vecino más cercano de la comunidad aleatoria (n), t: valor del estadístico, p: valor de significancia (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$).

Nectarívoros: A diferencia de los demás gremios, las regresiones en las comunidades reales muestran tendencias positivas significativas ($p < 0.05$) en las escalas de 0.5° y 1° para el morfoespacio alar y las mismas más el conjunto de escalas para el morfoespacio craneal

(Tabla 28). Esto implica que al incrementar la riqueza de especies la distancia entre especies también incrementa, en promedio, contrario a lo que ocurre en las comunidades aleatorias en todas las escalas y en su conjunto (Figuras 10e y 11e). Del mismo modo, se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre las pendientes de las comunidades reales y nulas en las escalas 0.5° y 1° para el morfoespacio alar y estas mismas más el conjunto de escalas para el morfoespacio craneal (Tabla 29).

a) ALA Reales			Aleatorias		b) CRÁNEO Reales			Aleatorias	
Escala	r	p	r	p	Escala	r	p	r	p
0.5°	0.631	<0.001***	-0.966	<0.001***	0.5°	0.778	<0.001***	-0.967	<0.001***
1°	0.757	0.0017**	-0.99	<0.001***	1°	0.859	<0.001***	-0.988	<0.001***
2°	0.723	0.277	-0.993	0.0074**	2°	0.919	0.0814	-0.991	0.008**
todas	0.943	0.0567	-0.999	0.0008***	todas	0.991	0.008**	-0.999	0.0013**

Tabla 28. Correlaciones de Pearson (r) entre la distancia promedio al vecino más cercano y la riqueza de especies, con su respectivo valor de significancia (p), para los parámetros alares a) y los parámetros del cráneo b) de los nectarívoros. En cada caso se comparan los resultados de las comunidades reales con aleatorias generadas por el modelo nulo. (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$).

a) ALA HS			ANCOVA		b) CRÁNEO HS			ANCOVA	
Escala	F	p	F	p	Escala	F	p	F	p
0.5°	174	<0.001***	40.947	<0.001***	0.5°	718.97	<0.001***	132.72	<0.001***
1°	87.524	<0.001***	11.888	0.002**	1°	309.8	<0.001***	29.413	<0.001***
todas					todas	948.2	<0.001***	10.782	0.0218*

Tabla 29. Resultados de la prueba de homogeneidad de pendientes (HS, por sus siglas en inglés 'homogeneity of slopes') entre las líneas de regresión de la distancia promedio al vecino más cercano vs riqueza de las comunidades reales y aleatorias, para los morfoespacios a) alar y b) craneal de los nectarívoros. Así como los resultados del análisis de covarianza (ANCOVA).

Con respecto a los promedios, en el morfoespacio alar la escala 0.5° mostró una diferencia significativa ($w=744,000$ $p < 0.001$) entre las comunidades (Tabla 30a). En el morfoespacio craneal, hubo diferencias significativas ($p < 0.05$) en las escalas 0.5° y 1° (Tabla 30b).

a) ALA Promedios						b) CRÁNEO Promedios					
Escala	S	NND _e	NND _n	t	p	Escala	S	NND _e	NND _n	t	p
0.5°	5.7843	0.34885	0.4886	w=744	<0.001***	0.5°	5.7843	0.2517	0.3868	w=113	<0.001***
1°	6.4	0.3414	0.4682	w=53	0.068	1°	6.4	0.25223	0.3711	-4.404	0.001**
2°	8	0.3604	0.4258	-0.715	0.526	2°	8	0.2775	0.3372	-1.265	0.295

Tabla 30.- Prueba de "t" para la comparación de los promedios de las escalas entre comunidades reales y aleatorias para los parámetros a) alares y b) craneales. S: riqueza, NND_e: distancia promedio al vecino más cercano la comunidad real (empírico), NND_n: distancia promedio al vecino más cercano de la comunidad aleatoria (n), t: valor del estadístico, p: valor de significancia (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$).

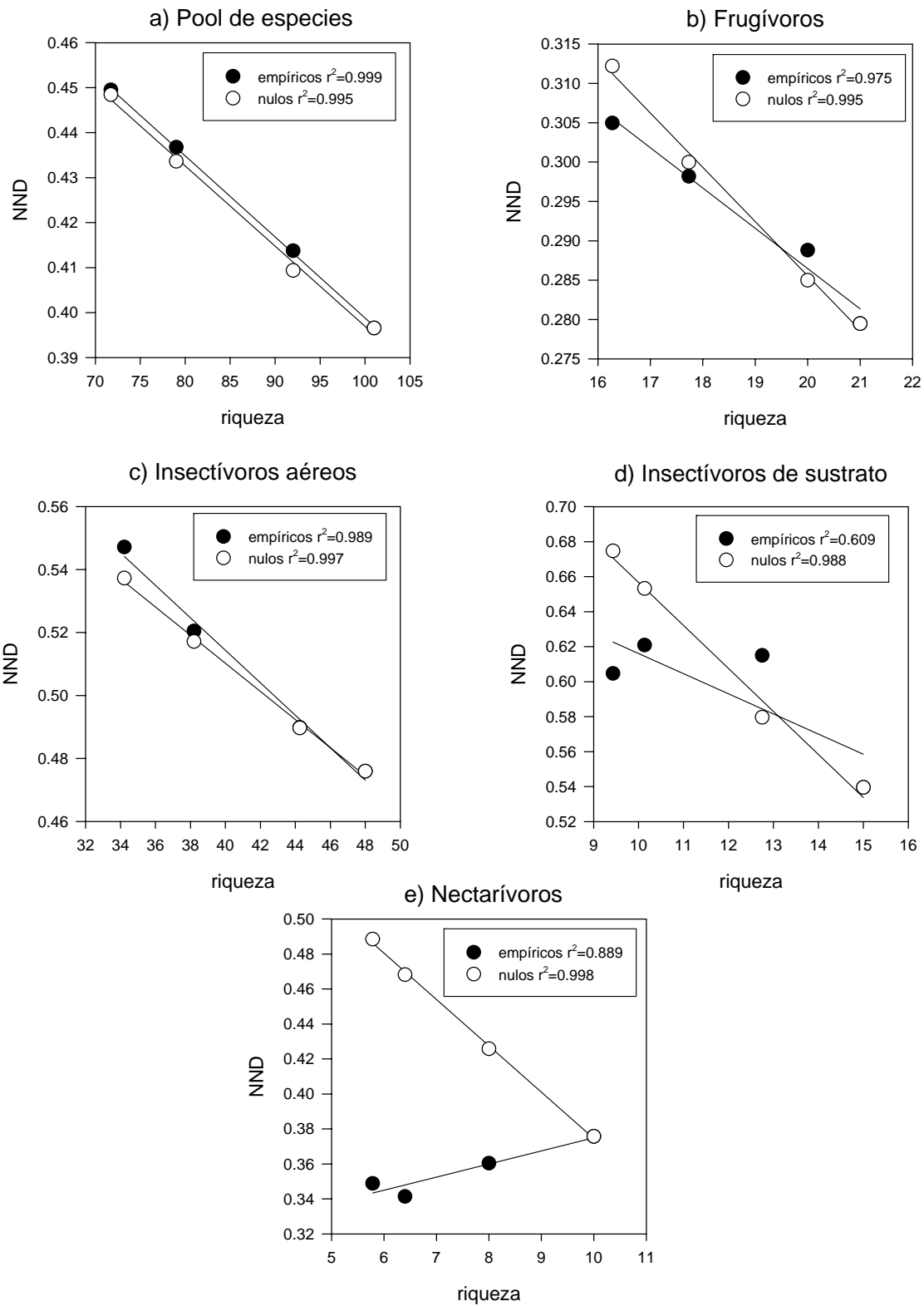


Figura 10.- Relación entre el aumento de la riqueza (aumento de escala) y la distancia promedio al vecino más cercano (NND) entre las especies dentro del morfoespacio alar de cada grupo analizado; a) pool, b) frugívoros, c) insectívoros aéreos, d) insectívoros de sustrato, e) nectarívoros. Cada punto en el eje de las abscisas corresponde al valor de riqueza para cada escala en orden ascendente 0.5° - 4° .

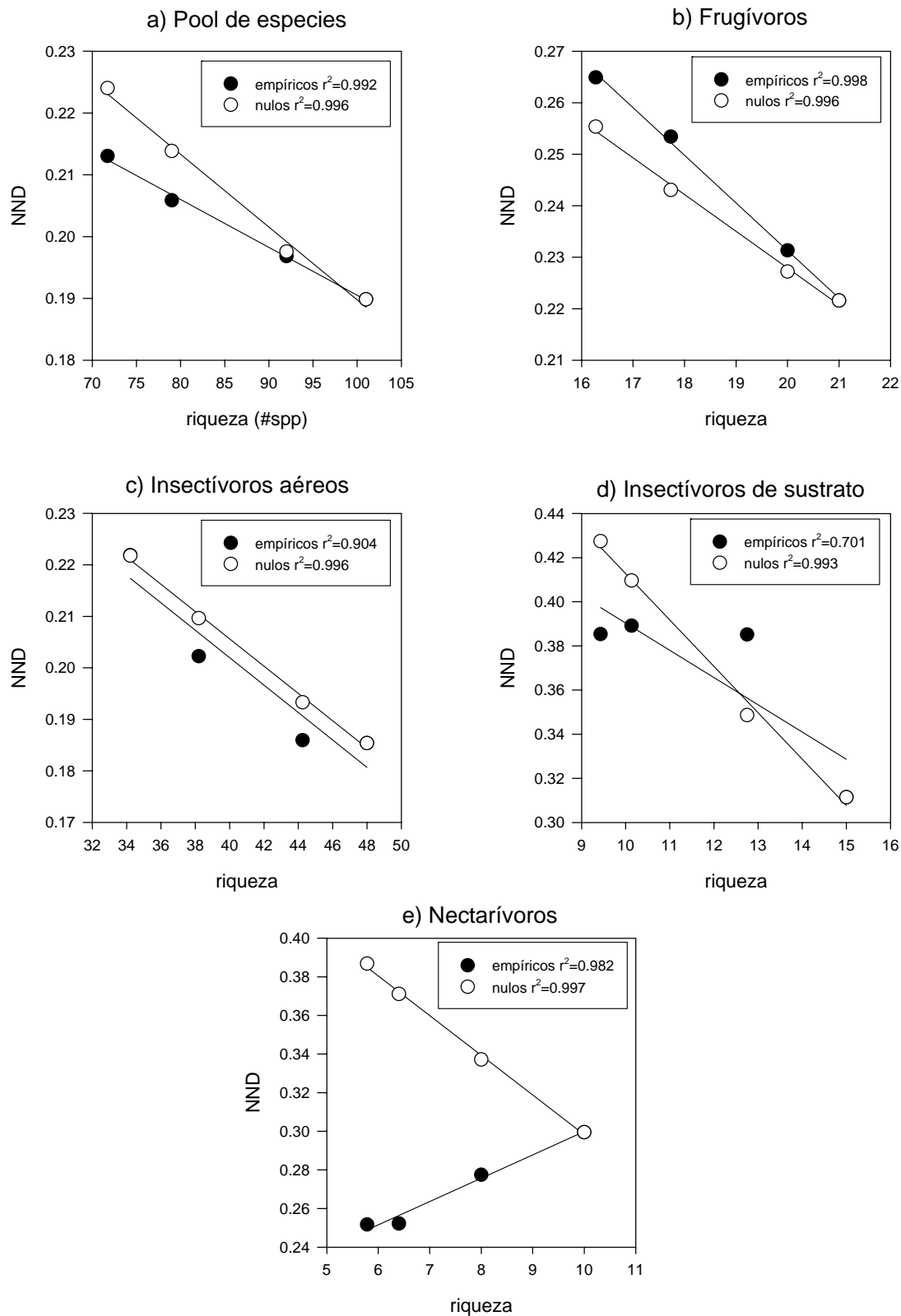


Figura 11.- Relación entre el aumento de la riqueza (aumento de escala) y la distancia promedio al vecino más cercano (NND) entre las especies dentro del morfoespacio craneal de cada grupo analizado; a) pool, b) frugívoros, c) insectívoros aéreos, d) insectívoros de sustrato, e) nectarívoros. Cada punto en el eje de las abscisas corresponde al valor de riqueza para cada escala en orden ascendente 0.5°-4°.

- Árbol de tendido mínimo (MST)

Pool de especies: Los análisis de regresión entre la riqueza de especies y el árbol de tendido mínimo para las comunidades reales mostraron tendencias positivas significativas ($p < 0.05$) en todas las escalas y su conjunto en el morfoespacio alar, lo mismo en el morfoespacio craneal excepto para la escala de 2° (Tabla 31). Estos resultados indican que conforme se aumenta la riqueza de especies también aumenta la longitud del árbol y, por consiguiente, la dispersión de las especies en el morfoespacio (Figuras 12a y 13a). Las comunidades nulas también mostraron tendencias positivas significativas ($p < 0.05$) en cada escala y el conjunto para los dos tipos de morfoespacio. La prueba de homogeneidad de pendientes mostró diferencias significativas ($p < 0.05$) en las pendientes de las escalas 0.5° y 1° , así como para el conjunto de escalas (Tabla 32a) en el morfoespacio alar, la escala de 2° no mostró diferencia en las pendientes pero sí en el análisis de covarianza ($F = 104.08$, $p = 0.0002^{***}$). Para el morfoespacio craneal ninguna de las escalas ni el conjunto de éstas presentó diferencias significativas ($p > 0.05$) entre las pendientes de las comunidades reales y aleatorias, lo mismo se encontró con el análisis de covarianza (Tabla 32b).

a) ALA Reales			Aleatorias		b) CRÁNEO Reales			Aleatorias	
Escala	r	p	r	p	Escala	r	p	r	p
0.5°	0.967	<0.001***	0.999	<0.001***	0.5°	0.901	<0.001***	0.998	<0.001***
1°	0.983	<0.001***	0.999	<0.001***	1°	0.952	<0.001***	0.997	<0.001***
2°	0.999	<0.001***	1	<0.001***	2°	0.914	0.0857	1	<0.001***
todas	1	<0.001***	1	<0.001***	todas	0.997	0.002**	1	<0.001***

Tabla 31. Correlaciones de Pearson (r) entre la longitud del árbol de tendido mínimo y la riqueza de especies, con su respectivo valor de significancia (p), para los parámetros alares a) y los parámetros del cráneo b) del pool de especies. En cada caso se comparan los resultados de las comunidades reales con aleatorias generadas por el modelo nulo. (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$).

a) ALA HS			ANCOVA		b) CRÁNEO HS			ANCOVA	
Escala	F	p	F	p	Escala	F	p	F	p
0.5°	17.919	<0.001***			0.5°	0.0465	0.82979	0.4458	0.50604
1°	12.295	0.0017**			1°	1.1224	0.29915	0.1008	0.75327
2°	5.6608	0.07605	104.08	0.0002***	2°	0.0115	0.91965	3.1163	0.13778
todas	16.586	0.0152*			todas	2.3755	0.19811	1.2136	0.3208

Tabla 32. Resultados de la prueba de homogeneidad de pendientes (HS, por sus siglas en inglés 'homogeneity of slopes') entre las líneas de regresión de la longitud del árbol de tendido mínimo vs riqueza de las comunidades reales y aleatorias, para los morfoespacios a) alar y b) craneal del pool de especies. Así como los resultados del análisis de covarianza (ANCOVA).

La prueba de "t" mostró diferencias significativas ($p < 0.05$) entre los promedios de todas las escalas de las comunidades reales y nulas para el morfoespacio alar (Tabla 33a). Por el contrario, no se encontraron diferencias significativas ($p > 0.05$) en ninguna escala para el morfoespacio craneal (Tabla 33b).

a) ALA

Promedios

Escala	S	MSTe	MSTn	t	p
0.5°	71.725	38.0047	37.216	w-1052	<0.001***
1°	79	40.3153	39.568	3.371	0.005**
2°	92	44.3277	43.722	9.17	0.003**

b) CRANEO

Promedios

Escala	S	MSTe	MSTn	t	p
0.5°	71.725	20.1043	20.177	-0.662	0.511
1°	79	21.1381	21.191	-0.032	0.756
2°	92	23.277	22.908	2.024	0.136

Tabla 30.- Prueba de “t” para la comparación de los promedios de las escalas entre comunidades reales y aleatorias para los parámetros a) alares y b) craneales. S: riqueza, MSTe: longitud del árbol de tendido mínimo de la comunidad real (empírico), MSTn: longitud del árbol de tendido mínimo de la comunidad aleatoria (n), t: valor del estadístico, p: valor de significancia (*p<0.05, **p<0.01, ***p<0.001).

Frugívoros: Las regresiones mostraron que para el morfoespacio alar de las comunidades reales, todas las escalas y su conjunto tienen tendencias positivas significativas ($p < 0.05$) (Tabla 34a), incrementando la dispersión de las especies al aumentar la riqueza (Figuras 12b y 13b). Lo mismo ocurrió para el morfoespacio craneal, excepto en la escala de 2° ($r = 0.663$, $p = 0.337$) (Tabla 34b). Las comunidades aleatorias mostraron igualmente tendencias positivas significativas ($p < 0.05$) en cada escala y el conjunto de estas para ambos morfoespacios. Con la prueba de homogeneidad de pendientes se encontraron diferencias significativas en la escala 2° y el conjunto de escalas en el morfoespacio alar, las escalas de 0.5° y 1° mostraron diferencias significativas en el análisis de covarianza (Tabla 35a). En el morfoespacio craneal, las pendientes de todas las escalas y el conjunto mostraron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre las comunidades reales y aleatorias (Tabla 35b).

a) ALA

Reales

Escala	r	p
0.5°	0.815	<0.001***
1°	0.713	0.003**
2°	0.998	0.002**
todas	0.996	0.0038**

Aleatorias

r	p
1	<0.001***
0.999	<0.001***
1	<0.001***
1	<0.001***

b) CRÁNEO

Reales

Escala	r	p
0.5°	0.861	<0.001***
1°	0.94	<0.001***
2°	0.663	0.337
todas	0.984	0.0161*

Aleatorias

r	p
0.998	<0.001***
0.997	<0.001***
1	<0.001***
1	<0.001***

Tabla 34. Correlaciones de Pearson (r) entre la longitud del árbol de tendido mínimo y la riqueza de especies, con su respectivo valor de significancia (p), para los parámetros alares a) y los parámetros del cráneo b) de los frugívoros. En cada caso se comparan los resultados de las comunidades reales con aleatorias generadas por el modelo nulo. (*p<0.05, **p<0.01, ***p<0.001).

a) ALA

HS

Escala	F	p
0.5°	2.653	0.10656
1°	1.918	0.17785
2°	1030.7	<0.001***
todas	54.728	0.0018**

ANCOVA

F	p
90.057	<0.001***
19.598	0.0001***

b) CRANEO

HS

Escala	F	p
0.5°	11.297	0.0011**
1°	142.15	<0.001***
2°	61.489	0.0014**
todas	73.22	0.001**

Tabla 35. Resultados de la prueba de homogeneidad de pendientes (HS, por sus siglas en inglés ‘homogeneity of slopes’) entre las líneas de regresión de la longitud del árbol de tendido mínimo vs riqueza de las comunidades reales y aleatorias, para los morfoespacios a) alar y b) craneal de los frugívoros. Así como los resultados del análisis de covarianza (ANCOVA).

Al comparar los promedios de longitud del árbol en ambos morfoespacios de las comunidades reales, todas las escalas y el conjunto de éstas presentaron diferencias significativas ($p < 0.05$) con las comunidades nulas (Tabla 36).

a) ALA

Promedios

Escala	S	MSTe	MSTn	t	p
0.5°	16.275	6.345	5.7345	9.554	<0.001***
1°	17.733	6.5959	6.0631	4.381	<0.001***
2°	20	7.02245	6.5636	6.611	0.007**

b) CRANEO

Promedios

Escala	S	MSTe	MSTn	t	p
0.5°	16.275	5.51103	4.8774	w-1318	<0.001***
1°	17.733	5.69422	5.121	10.341	<0.001***
2°	20	5.8965	5.4836	5.346	0.013*

Tabla 36.- Prueba de "t" para la comparación de los promedios de las escalas entre comunidades reales y aleatorias para los parámetros a) alares y b) craneales. S: riqueza, MSTe: longitud del árbol de tendido mínimo de la comunidad real (empírico), MSTn: longitud del árbol de tendido mínimo de la comunidad aleatoria (n), t: valor del estadístico, p: valor de significancia (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$).

Insectívoros aéreos: En el caso del morfoespacio alar, cada escala y en su conjunto mostraron tendencias positivas significativas ($p < 0.05$) (Tabla 37a), la longitud del árbol incrementó al aumentar la riqueza de especies (Figuras 12c y 13c). Para el morfoespacio craneal se encontró lo mismo, excepto en la escala de 2° ($r = 0.941$, $p = 0.059$) (Tabla 37b). En las comunidades aleatorias para ambos morfoespacios, se encontraron tendencias positivas significativas ($p < 0.05$) en cada escala y su conjunto. La prueba de homogeneidad de pendientes mostró diferencias significativas para las escalas 0.5° y 2° en el morfoespacio alar, mientras que la escala 1° y el conjunto de escalas mostró diferencias significativas en el análisis de covarianza (Tabla 38a). Para el morfoespacio craneal solamente la escala 0.5° mostró una diferencia significativa entre las pendientes de las comunidades reales y nulas ($F = 15.785$, $p < 0.001$); y únicamente el conjunto de escalas mostró una diferencia significativa en el análisis de covarianza ($F = 11.021$, $p = 0.021^*$) (Tabla 38b).

a) ALA

Reales

Escala	r	p
0.5°	0.913	<0.001***
1°	0.908	<0.001***
2°	0.998	0.0017**
todas	0.998	0.0025**

Aleatorias

r	p
0.999	<0.001***
1	<0.001***
1	<0.001***
1	<0.001***

b) CRÁNEO

Reales

Escala	r	p
0.5°	0.684	<0.001***
1°	0.879	<0.001***
2°	0.941	0.059
todas	0.994	0.0062**

Aleatorias

r	p
0.999	<0.001***
0.998	<0.001***
1	0.0003***
1	0.0002***

Tabla 37. Correlaciones de Pearson (r) entre la longitud del árbol de tendido mínimo y la riqueza de especies, con su respectivo valor de significancia (p), para los parámetros alares a) y los parámetros del cráneo b) de los insectívoros aéreos. En cada caso se comparan los resultados de las comunidades reales con aleatorias generadas por el modelo nulo. (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$).

a) ALA
HS

Escala	F	p
0.5°	28.908	<0.001***
1°	3.3673	0.07797
2°	13.363	0.022*
todas	3.0362	0.15639

ANCOVA

F	p
4.5589	0.042*
25.816	0.0038**

b) CRANEO
HS

Escala	F	p
0.5°	15.785	0.0001***
1°	0.0076	0.93101
todas	1.0288	0.36781

ANCOVA

F	p
1.1902	0.2848
11.021	0.021*

Tabla 38. Resultados de la prueba de homogeneidad de pendientes (HS, por sus siglas en inglés 'homogeneity of slopes') entre las líneas de regresión de la longitud del árbol de tendido mínimo vs riqueza de las comunidades reales y aleatorias, para los morfoespacios a) alar y b) craneal de los insectívoros aéreos. Así como los resultados del análisis de covarianza (ANCOVA).

En cuanto los promedios, en ambos morfoespacios la escala de 0.5° fue la única en presentar un diferencia significativa ($t=6.379$, $p<0.001$ alar y $t=3.571$, $p<0.001$ craneal) entre las comunidades reales y aleatorias (Tabla 39).

a) ALA
Promedios

Escala	S	MSTe	MSTn	t	p
0.5°	34.216	21.6904	20.919	6.379	<0.001***
1°	38.2	22.986	22.504	2.057	0.059
2°	44.25	25.0716	24.845	1.741	0.18

b) CRANEO
Promedios

Escala	S	MSTe	MSTn	t	p
0.5°	34.216	9.58907	9.2808	3.571	<0.001***
1°	38.2	9.99118	9.8654	1.07	0.303
2°	44.25	10.7585	10.717	0.28	0.797

Tabla 39.- Prueba de "t" para la comparación de los promedios de las escalas entre comunidades reales y aleatorias para los parámetros a) alares y b) craneales. S: riqueza, MSTe: longitud del árbol de tendido mínimo de la comunidad real (empírico), MSTn: longitud del árbol de tendido mínimo de la comunidad aleatoria (n), t: valor del estadístico, p: valor de significancia (* $p<0.05$, ** $p<0.01$, *** $p<0.001$).

Insectívoros de sustrato: Las regresiones mostraron tendencias positivas significativas ($p<0.05$) en las escalas de 0.5° y 1°, así como en el conjunto de estas para el morfoespacio alar (Tabla 40a). En el morfoespacio craneal, sólo las escalas de 0.5° y 1° mostraron tendencias positivas significativas ($p<0.05$) (Tabla 40b), al aumentar la riqueza se incrementó la dispersión de las especies en el morfoespacio (Figuras 12d y 13d). Las comunidades aleatorias mostraron tendencias positivas significativas ($p<0.05$) en cada escala y el conjunto de estas en ambos morfoespacios. Se encontró una diferencia significativa entre las pendientes de la escala 0.5° del morfoespacio alar ($F=18.197$, $p<0.001$), la escala de 1° y el conjunto de estas mostraron diferencias significativas en el análisis de covarianza (Tabla 41a). En el morfoespacio craneal, hubo diferencias significativas ($p<0.05$) en la pendiente de la escalas 0.5°, la escala de 1° mostró diferencias significativas ($p<0.05$) en el análisis de covarianza entre comunidades reales y nulas (Tabla 41b).

a) ALA			Aleatorias		b) CRÁNEO			Aleatorias	
Reales			r	p	Reales			r	p
Escala	r	p	r	p	Escala	r	p	r	p
0.5°	0.947	<0.001***	0.997	<0.001***	0.5°	0.922	<0.001***	0.994	<0.001***
1°	0.954	<0.001***	0.997	<0.001***	1°	0.936	<0.001***	0.993	<0.001***
2°	0.934	0.0663	1	<0.001***	2°	0.601	0.399	0.999	0.0006***
todas	0.982	0.018*	1	0.0004***	todas	0.943	0.0568	0.999	0.0014**

Tabla 40. Correlaciones de Pearson (r) entre la longitud del árbol de tendido mínimo y la riqueza de especies, con su respectivo valor de significancia (p), para los parámetros alares a) y los parámetros del cráneo b) de los insectívoros de sustrato. En cada caso se comparan los resultados de las comunidades reales con aleatorias generadas por el modelo nulo. (*p<0.05, **p<0.01, ***p<0.001).

a) ALA			ANCOVA		b) CRANEO			ANCOVA	
HS			F	p	HS			F	p
Escala	F	p	F	p	Escala	F	p	F	p
0.5°	18.197	<0.001***			0.5°	18.711	<0.001***		
1°	3.5317	0.07146	6.1367	0.0198*	1°	3.7965	0.06223	9.2571	0.0052**
todas	0.3231	0.60169	9.9909	0.0251*					

Tabla 41. Resultados de la prueba de homogeneidad de pendientes (HS, por sus siglas en inglés 'homogeneity of slopes') entre las líneas de regresión de la longitud del árbol de tendido mínimo vs riqueza de las comunidades reales y aleatorias, para los morfoespacios a) alar y b) craneal de los insectívoros de sustrato. Así como los resultados del análisis de covarianza (ANCOVA).

La comparación de los promedios mostró diferencias significativas en las escalas de 1° y 2° en el morfoespacio alar (t=2.235, p=0.04* y t=7.427, p=0.005**) (Tabla 42a). En el morfoespacio craneal, todas las escalas mostraron diferencias significativas (p<0.05) entre los promedios de las comunidades reales y nulas (Tabla 42b).

a) ALA						b) CRANEO					
Promedios						Promedios					
Escala	S	MSTe	MSTn	t	p	Escala	S	MSTe	MSTn	t	p
0.5°	9.4314	6.63367	6.4298	w-362	0.09	0.5°	9.4314	4.35342	4.1514	2.68	0.01*
1°	10.133	7.16859	6.7719	2.235	0.042*	1°	10.133	4.69975	4.3396	2.871	0.012*
2°	12.75	9.00047	8.0239	7.427	0.005**	2°	12.75	5.79384	5.0078	5.553	0.012*

Tabla 42.- Prueba de "t" para la comparación de los promedios de las escalas entre comunidades reales y aleatorias para los parámetros a) alares y b) craneales. S: riqueza, MSTe: longitud del árbol de tendido mínimo de la comunidad real (empírico), MSTn: longitud del árbol de tendido mínimo de la comunidad aleatoria (n), t: valor del estadístico, p: valor de significancia (*p<0.05, **p<0.01, ***p<0.001).

Nectarívoros: Las escalas 0.5° y 1° de las comunidades reales, así como el conjunto de escalas mostraron tendencias positivas significativas (p<0.05) en el morfoespacio alar (Tabla 43a). En el morfoespacio craneal, cada escala y su conjunto mostraron tendencias positivas significativas (p<0.05) (Tabla 43b), la dispersión de las especies aumenta al incrementarse la riqueza (Figuras 12e y 13e). Las comunidades nulas mostraron tendencias positivas significativas (p<0.05) en cada escala y su conjunto en ambos morfoespacios. Para los dos tipos de morfoespacio, las pendientes de las escalas 0.5°, 1° y el conjunto de escalas de las

comunidades reales mostraron diferencias significativas con las de las comunidades nulas (Tabla 44).

a) ALA Reales			Aleatorias		b) CRÁNEO Reales			Aleatorias	
Escala	r	p	r	p	Escala	r	p	r	p
0.5°	0.941	<0.001***	0.998	<0.001***	0.5°	0.964	<0.001***	0.995	<0.001***
1°	0.97	<0.001***	0.999	<0.001***	1°	0.983	<0.001***	0.998	<0.001***
2°	0.935	0.0648	1	0.0001***	2°	0.961	0.039*	0.999	0.0015**
todas	1	0.0002***	0.999	0.0008***	todas	0.999	0.0011**	1	0.0004***

Tabla 43. Correlaciones de Pearson (r) entre la longitud del árbol de tendido mínimo y la riqueza de especies, con su respectivo valor de significancia (p), para los parámetros alares a) y los parámetros del cráneo b) de los nectarívoros. En cada caso se comparan los resultados de las comunidades reales con aleatorias generadas por el modelo nulo. (*p<0.05, **p<0.01, ***p<0.001).

a) ALA HS			b) CRANEO HS			ANCOVA	
Escala	F	p	Escala	F	p	F	p
0.5°	74.081	<0.001***	0.5°	145.49	<0.001***		
1°	38.855	<0.001***	1°	82.644	<0.001***		
todas	107.43	0.0005***	2°	5.6219	0.07673	0.2086	0.667
			todas	134.81	0.0003***		

Tabla 44. Resultados de la prueba de homogeneidad de pendientes (HS, por sus siglas en inglés ‘homogeneity of slopes’) entre las líneas de regresión de la longitud del árbol de tendido mínimo vs riqueza de las comunidades reales y aleatorias, para los morfoespacios a) alar y b) craneal de los nectarívoros. Así como los resultados del análisis de covarianza (ANCOVA).

En los promedios de las escalas del morfoespacio alar no hubo diferencias significativas (p>0.05) en ninguna escala entre las comunidades reales y aleatorias (Tabla 45a). Para el morfoespacio craneal, sólo el promedio de la escala 0.5° mostró diferencias significativas (w=606,000 p<0.001) (Tabla 45b).

a) ALA Promedios						b) CRANEO Promedios					
Escala	S	MSTe	MSTn	t	p	Escala	S	MSTe	MSTn	t	p
0.5°	5.7843	2.78371	2.875	w=82	0.667	0.5°	5.7843	1.90791	2.1647	w=606	0.001**
1°	6.4	3.03764	3.0861	w=9	0.808	1°	6.4	2.09713	2.3047	-1.478	0.163
2°	8	3.80409	3.5362	0.559	0.615	2°	8	2.72712	2.6046	0.4	0.716

Tabla 45- Prueba de “t” para la comparación de los promedios de las escalas entre comunidades reales y aleatorias para los parámetros a) alares y b) craneales. S: riqueza, MSTe: longitud del árbol de tendido mínimo de la comunidad real (empírico), MSTn: longitud del árbol de tendido mínimo de la comunidad aleatoria (n), t: valor del estadístico, p: valor de significancia (*p<0.05, **p<0.01, ***p<0.001).

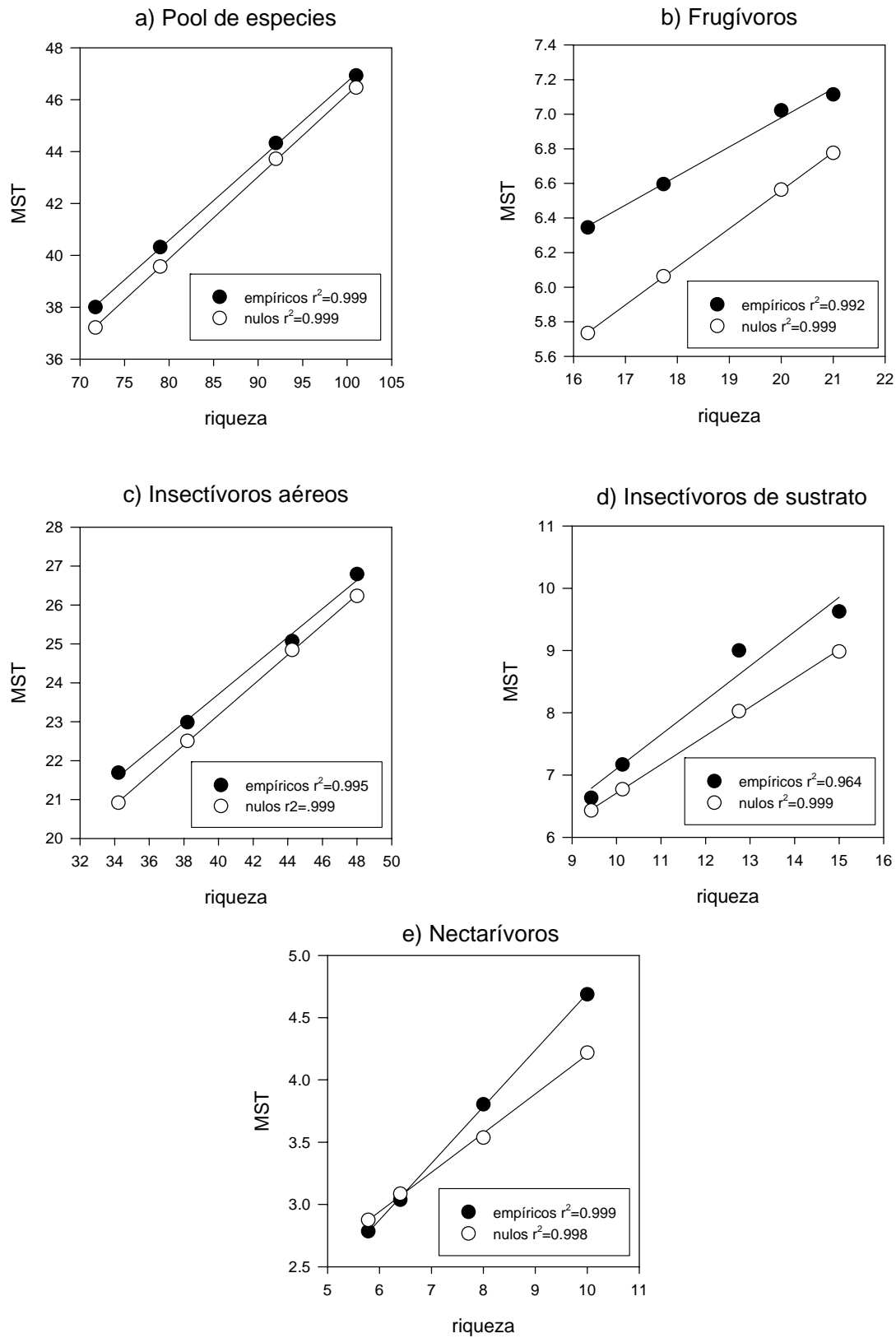


Figura 12.- Relación entre el aumento de la riqueza (aumento de escala) y la longitud del árbol de tendido mínimo (MST) de las especies dentro del morfoespacio alar de cada grupo analizado; a) pool, b) frugívoros, c) insectívoros aéreos, d) insectívoros de sustrato, e) nectarívoros. Cada punto en el eje de las abscisas corresponde al valor de riqueza para cada escala en orden ascendente 0.5°-4°.

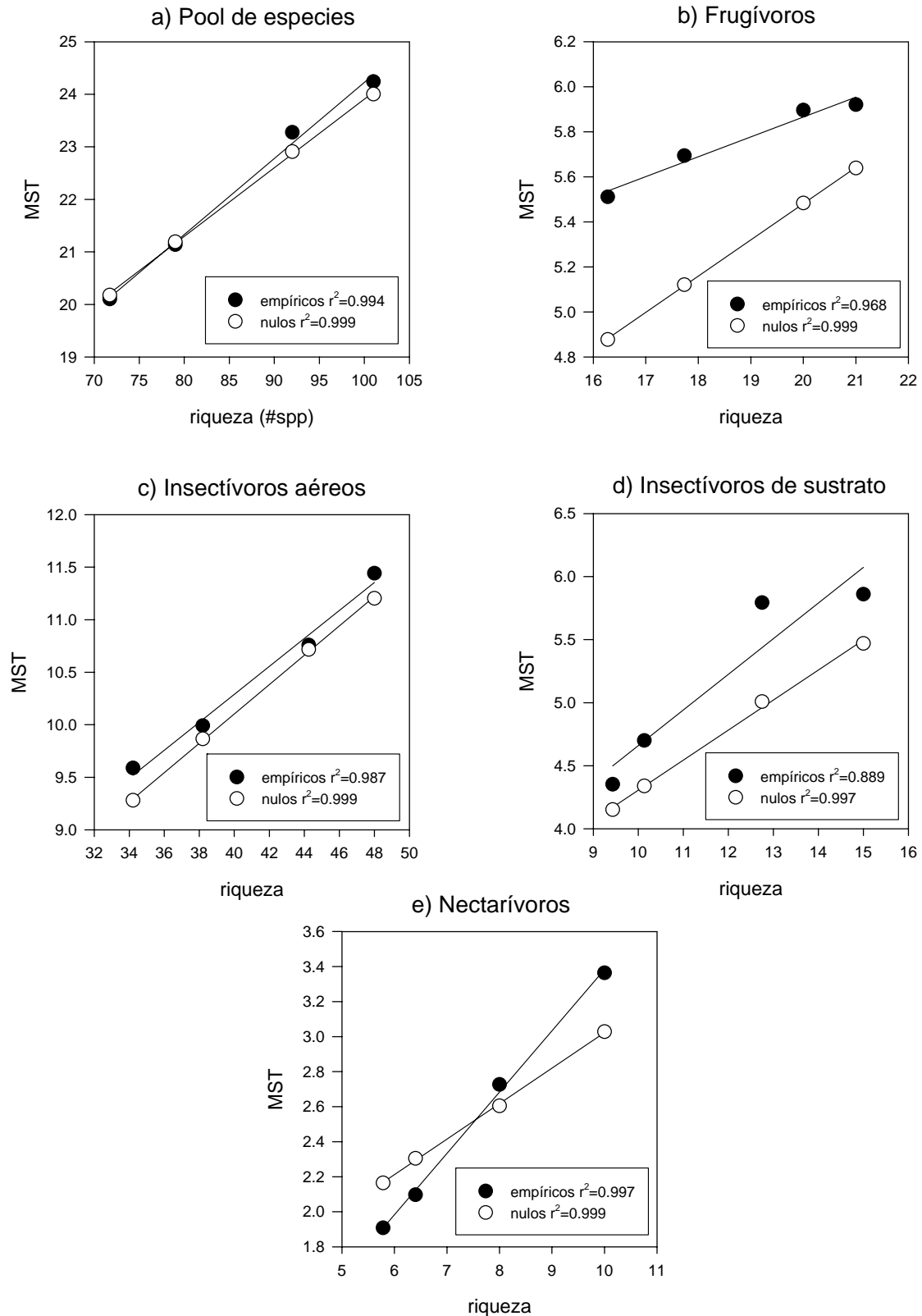


Figura 13.- Relación entre el aumento de la riqueza (aumento de escala) y la longitud del árbol de tendido mínimo (MST) de las especies dentro del morfoespacio craneal de cada grupo analizado; a) pool, b) frugívoros, c) insectívoros aéreos, d) insectívoros de sustrato, e) nectarívoros. Cada punto en el eje de las abscisas corresponde al valor de riqueza para cada escala en orden ascendente 0.5°-4°.

6.- Discusión

Con el uso del enfoque ecomorfológico y de los modelos nulos se pudo poner a prueba la hipótesis de estructura en una comunidad de murciélagos tropicales, así como la presencia de algunos patrones comunitarios a diferentes escalas espaciales de análisis. Los resultados obtenidos indican que la comunidad de murciélagos del Istmo de Tehuantepec en general (pool de especies), contrario a lo predicho en la cuarta y quinta hipótesis, presenta cierto grado de estructura, puesto que el patrón observado difiere significativamente de lo que podríamos esperar por el azar ya sea para cada escala individual, viendo únicamente el efecto del incremento en riqueza de especies, o para el análisis de todas las escalas en conjunto el cual toma en cuenta el efecto del aumento en escala y riqueza de especies. Lo cual nos está permitiendo hacer inferencias acerca de la presencia de ciertos factores que determinan el arreglo y la estructura de la comunidad, aunque no podamos afirmar la hegemonía de un solo factor. Sin embargo, con el análisis de los patrones a diferentes escalas geográficas se ha podido identificar que los factores o procesos regionales son los que tienen mayor influencia sobre la estructuración de la comunidad.

Lo anterior se deriva de la presencia de un tipo de patrón no saturado de la comunidad, en el cual las especies que se van integrando a la comunidad, conforme aumenta la escala geográfica, lo hacen dentro del espacio ya ocupado por las especies originales de las escalas más pequeñas. De manera que el aumento en la riqueza de especies no modifica al patrón comunitario. Esto concuerda con la primera hipótesis que predice un valor constante para el volumen/área del espacio ecomorfológico ocupado por la comunidad y se contrapone a la predicción de la segunda hipótesis acerca de la permanencia constante de las distancias promedio al vecino más cercano, pues estas distancias disminuyen al incrementarse la riqueza. Del mismo modo, este resultado es distinto a lo encontrado por Fenton (1973), Findley (1973) y Schum (1984) para ensambles de murciélagos, en los cuales la riqueza de especies tiene un efecto positivo sobre el volumen ocupado por el ensamble, haciendo que éste se incremente. Inclusive, algunos autores (Ricklefs & Schluter 1993 y Ricklefs & Miles 1994) consideran este efecto positivo de la riqueza sobre el volumen como un patrón general dentro de los vertebrados. Lo encontrado para este estudio podría estar indicando que la presencia de interacciones ecológicas, como la competencia interespecífica, no son lo suficientemente fuertes para restringir el agrupamiento entre las especies más parecidas morfológicamente. Si aceptamos la relación estrecha entre morfología y ecología ya bastante establecida para los murciélagos (Barlow *et al* 1997, Findley & Black 1983, Findley & Wilson 1982, Freeman 1979, 1981), lo encontrado podría estar indicando que la disponibilidad de recursos es amplia, pues las especies con requerimientos similares (*sensu lato*) son capaces de coexistir dentro de la comunidad. De forma complementaria, la vagilidad de los

murciélagos también podría estar influyendo en la ausencia de patrones que fueran resultado de interacciones locales (Stevens & Willig 1999), debido a que dicha característica de los quirópteros incrementa la posibilidad de un “efecto de rescate” (*sensu* Brown & Kodric-Brown 1977) en el que especies pueden estar regresando o incorporándose a la comunidad al haber más recursos. Dichas especies están tomadas en cuenta, puesto que los datos obtenidos conforman todo el conjunto de especies que podrían estar presentes en la comunidad estudiada. En el caso de la tercera hipótesis, sobre la dispersión morfológica de las especies, a pesar que no se cumple la predicción de un valor constante para el MST (árbol de tendido mínimo), el incremento constante de su valor al aumentar la escala de análisis y riqueza de especies también apoya la idea de un patrón no saturado de la comunidad. Debido a que las especies se agregan en posiciones antes no ocupadas por las ya presentes pero sin modificar el espacio total que ocupa todo el ensamble.

No obstante, cuando tomamos en cuenta las desviaciones significativas de lo esperado por el azar, únicamente en el caso del volumen/área ocupado por el morfoespacio (H_1) encontramos diferencias significativas como ya se mencionó. Las cuales se presentan tanto para el morfoespacio alar como el craneal (Tabla 3). Lo que nos puede llevar a pensar que independientemente del conjunto de parámetros morfológicos que escojamos, ya sean del ala o cráneo, los patrones de estructura comunitaria van a ser los mismos, por lo que las inferencias sobre los posibles factores causales pueden generarse a partir del análisis de un solo tipo de parámetros, siendo pues intercambiables aún cuando cada uno implica relaciones ecológicas distintas. Por lo anterior esperaríamos que los resultados fueran diferentes entre los dos tipos de parámetros, al no ocurrir esto la sugerencia es nuevamente que los mecanismos histórico-regionales (e.g. dispersión, especiación, colonización, perturbación, extinción, etc.) tienen una mayor influencia en la organización de las comunidades.

En cambio, para las hipótesis dos y tres sobre dispersión morfológica de las especies, los resultados de la comparación con modelos nulos son diferentes para cada tipo de morfoespacio (Tablas 17, 18, 32 y 33). Esto, sin embargo, es de esperarse dado que cada conjunto de parámetros, como mencionamos anteriormente, está reflejando diferentes relaciones ecológicas. Por ejemplo, dos especies pueden estar muy cercanas en el morfoespacio alar por la similitud en su forma de las alas y por tanto en el estilo de forrajeo. Pero esto no implica que vayan a estarlo en el morfoespacio craneal, puesto que una semejanza en el estilo de forrajeo no implica que se consuman el mismo tipo de alimento. Es decir, ambas especies podrían estar forrajeando en espacios con vegetación cerrada pero una consumiendo insectos y la otra frutos.

Estos resultados van de acuerdo con lo encontrado por estudios anteriores acerca de la importancia de factores regionales en la composición y estructura de las comunidades de murciélagos (Arita 1997, Findley 1993, Stevens & Willig 2002, Willig *et al*/2003), en los cuales la posible acción de factores ecológicos más locales no se ve reflejada en los patrones encontrados. Sin embargo, algunos de estos estudios (Arita 1997, Findley 1993) y otros (Fleming 1986, Willig & Moulton 1989) llegan a esta conclusión debido a que no encuentran diferencias significativas entre las comunidades reales y las generadas por modelos nulos. Este estudio sí encontró diferencias entre los dos tipos de ensambles, demostrando la presencia de un patrón no aleatorio que, a su vez, se consideró como no saturado por la ausencia de un efecto del aumento de escala y riqueza de especies sobre el morfoespacio.

En cuanto al efecto de la riqueza en las escalas individuales de análisis, la comparación de los promedios (prueba de t) entre las comunidades reales y las generadas por los modelos nulos muestran, de manera general tanto para el pool de especies como para los gremios alimentarios, que es en las escalas menores (0.5° y 1°) que se presentan diferencias significativas entre las comunidades. De cierta forma, además de indicar cierto grado de estructura no aleatoria dentro de estas escalas, también sugiere un grado de saturación en estas comunidades; contrario a lo encontrado para las comunidades de escalas mayores (2°). De forma que la suma de estos patrones a escalas menores no se manifiesta a escalas más grandes, dando como resultado un patrón aleatorio en estas últimas que apoya la importancia de factores regionales. Sin embargo, no olvidemos que al analizar todo el espectro de la variación y no los promedios (ANCOVA's) encontramos lo mismo para las comunidades reales de escalas menores y mayores, una diferencia significativa con las comunidades aleatorias. Lo cual debido, al tipo de patrón (no saturado), sigue apoyando la relevancia de los procesos histórico-regionales.

Los resultados obtenidos para la totalidad de especies (pool) presentes en el Istmo de Tehuantepec son muy interesantes. Esto radica en que podríamos esperar que debido al incremento de escala espacial de análisis que trae consigo un incremento en la heterogeneidad de tipos de ambientes, el patrón de la comunidad se modificara sustancialmente. Es decir, esperaríamos que al incrementarse la heterogeneidad, las especies que se incorporan al espacio ocupado por las especies originales, lo hicieran en dimensiones morfológicas distintas, dada la disponibilidad de "nuevos" recursos. Sin embargo, esto no ocurre, el patrón comunitario permanece sin modificaciones desde las escalas menores. De manera que cuando se incorporan nuevas especies a la comunidad, éstas son lo suficientemente parecidas para no modificar el patrón y ubicarse dentro del espacio ya ocupado (patrón no saturado). Una posible explicación a este fenómeno, podría deberse a que en realidad los recursos que van apareciendo con el incremento en la escala no son tan

“novedosos”, sino que se encontraban ya presentes, al menos en su mayoría, dentro de las escalas menores.

En el caso particular de los gremios alimentarios, los resultados son un poco diferentes entre ellos puesto que, como mencionan Stevens & Willig (1999), “los efectos de los gradientes ambientales sobre la capacidad de las interacciones competitivas para manifestarse son diferentes e independientes entre los gremios”. Aunque, de manera general, presentan también cierta estructura al diferir significativamente con los resultados de los modelos nulos en cuanto al efecto del aumento de escala sobre el patrón de la comunidad. Con respecto a la primera hipótesis, los gremios de frugívoros e insectívoros aéreos disminuyen y mantienen, respectivamente, el valor del volumen/área del espacio ocupado por todo el ensamble. Presentando así el mismo tipo de patrón no saturado que el pool de especies. En los frugívoros el volumen/área ocupado disminuye al disminuir las distancias entre las especies, eso hace que las desviaciones estándar sean menores y, debido a la fórmula, el valor del volumen es cada vez menor. Para los insectívoros aéreos, ocurre lo mismo que en el pool de especies, el patrón no se modifica con el aumento de la riqueza de especies y difiere significativamente del modelo nulo. Para las medidas de dispersión morfológica (NND y MST), de igual forma que lo sucedido con el pool, estos dos gremios presentan un mayor grado de agregación de especies conforme aumenta la escala geográfica, así como una mayor dispersión dentro del volumen ocupado en ambos morfoespacios. Mostrando así la aparente ausencia de interacciones ecológicas limitantes que puedan restringir la incorporación de nuevas especies.

Nótese que estos dos gremios son los de mayor cantidad de especies (69 en total para los dos, cerca del 70% de todo el pool, $n=101$ spp), lo que podría estar sugiriendo que el patrón general presentado por la comunidad de murciélagos del Istmo de Tehuantepec es un resultado mayoritario de lo que sucede en estos dos gremios, es decir, la comunidad es un reflejo de los subconjuntos que la componen. Esto se asemeja a lo encontrado por Stevens (2004) para las familias de murciélagos y el gradiente latitudinal de especies de todo el orden Chiroptera, en el cual la familia *Phyllostomidae* es la “responsable” de dicho patrón siendo la más rica en especies neotropicales. Por el contrario, los otros dos gremios; insectívoros de sustrato y nectarívoros los patrones observados, significativamente diferentes a los esperados por el azar, son distintos a lo que ocurre con el pool de especies. Por ejemplo, para los insectívoros de sustrato hay patrones distintos según el morfoespacio analizado, en el alar el patrón es de tipo no saturado mientras que en el craneal el patrón es saturado. Dicha diferencia nos está indicando que los factores que influyen la organización de este ensamble son distintos según las relaciones ecológicas que tomemos en cuenta. Es decir, si consideramos las relaciones en cuanto al cráneo que nos indican, a su vez, relaciones de

alimentación (Freeman 1979, 1981), encontramos que éstas están sujetas a las presiones de las interacciones ecológicas directas, posiblemente competencia, que no permiten la incorporación de especies al espacio ya ocupado por las originales dando como resultado un patrón saturado en el que las especies entrantes deben incorporarse en dimensiones morfológicas novedosas que reflejan la posible disponibilidad de nuevos recursos con el aumento de la escala geográfica. Por otro lado, las relaciones indicadas por la morfología alar, muestran que el estilo de forrajeo no está determinado por interacciones deterministas sino por procesos más regionales que permiten la incorporación de más especies dentro del espacio ya ocupado en escalas menores (patrón no saturado). Esto parece tener cierta lógica, si consideramos que el estilo de forrajeo depende del tipo de vegetación explotada, o bien el hábitat, la cual está fuertemente influenciada por el clima que, a su vez, es una característica más de tipo regional y estocástica. Los resultados de la distancia al vecino más cercano (NND) y árbol de tendido mínimo (MST) en ambos morfoespacios corroboran la existencia de un patrón saturado, el NND se mantiene constante indicando que un par de especies más parecidas entre sí en una escala menor no pueden aceptar otra especie más parecida entre ellas al aumentar de escala, podríamos hablar de un cierto límite de similitud (MacArthur & Levins 1967).

Los nectarívoros presentaron patrones muy particulares, fue el único gremio que consistentemente para los dos tipos de morfoespacios (ala y cráneo) presentó un incremento en el volumen/área del espacio ocupado por el ensamble, lo que indica un tipo de patrón saturado. De igual manera, fue el único ensamble que incrementó el valor de la distancia al vecino más cercano conforme aumentaba la riqueza, lo cual implica que las especies que se incorporan al ensamble cuando aumenta la escala geográfica lo hacen en dimensiones morfológicas antes no ocupadas incrementando de esta forma el volumen ocupado en el morfoespacio. Las especies que están presentes en una escala menor son lo más similares morfológicamente que se puede, de manera que no permiten la entrada de nuevas especies entre éstas. Esto, una vez más, podría significar que a la incorporación de otras especies la subyace un aporte de recursos distintos a los originales cuando se aumenta la de escala geográfica de análisis. Ambos resultados apuntan hacia una fuerte influencia de los factores ecológicos locales que restringen un mayor nivel de agregación de las especies en el volumen del ensamble.

Tales conclusiones son válidas, al menos, para esta comunidad en particular y para el rango de escalas analizado. No obstante, hay que tomar en cuenta la posibilidad de que el rango de escalas analizado no sea suficiente para dilucidar la influencia de los tipos de procesos importantes en la estructuración de la comunidad. Cabe la posibilidad de que la escala considerada como regional, en realidad fuese un subconjunto con una estructura

determinada derivada de un pool de especies mucho mayor, de manera que las escalas menores simplemente estén reflejando lo que ocurre en las escalas más grandes, el llamado efecto de Narciso (Colwell & Winkler 1984).

Con base en los resultados obtenidos del estudio se puede decir que la comunidad de murciélagos del Istmo de Tehuantepec es bastante diferente a la mayoría de ensamblajes analizados anteriormente (Arita 1997, Fleming 1986, Findley 1993, Schum 1984, Solís 2001, Stevens & Willig 1999, 2002, Willig & Moulton 1989) en cuanto a que es significativamente diferente de lo esperado por azar, lo que nos habla de la presencia de un patrón real y no aparente (May 1984) observado a partir del uso de un enfoque de simulación bastante poderoso (5000 escenarios simulados para cada análisis). Aunado a estos resultados, tenemos lo que sucede dentro de los gremios, cuyo análisis permite tener un mejor acercamiento a la búsqueda de factores importantes en la organización de las comunidades biológicas, que para la mayoría de ellos los resultados son muy parecidos a lo que ocurre en el pool de especies. Es decir, presentan una estructura no aleatoria que apunta hacia un patrón no saturado influenciado por factores histórico-regionales. Una cuestión interesante es la concordancia de resultados que indican ese patrón, pues la constancia en el valor del volumen/área ocupado por la comunidad (y gremios) corresponde con un decremento de la distancia promedio entre las especies y una mayor dispersión de éstas dentro del árbol de tendido mínimo. Del mismo modo, en el único ensamblaje que presenta un patrón saturado consistente, los nectarívoros, el aumento en el volumen/área ocupada al incrementarse la escala y la riqueza va acompañado de un incremento en la distancia promedio entre las especies. Si este caso fuera la regla para los gremios dentro de la comunidad, digamos los gremios bajo un patrón de saturación y el pool de no saturación, tendríamos que la importancia de las interacciones locales dentro de los gremios particulares no se está reflejando al nivel de la comunidad en general pues las respuestas específicas de cada gremio pueden causar que se minimice la importancia de las interacciones bióticas. Esto podría ocurrir debido a una diferencia entre las intensidades de las interacciones ecológicas de las especies o sí las especies que no interactúan entre sí son más abundantes que las que sí lo hacen, de manera que aunque exista una saturación local la comunidad total no se va a ver afectada y puede presentar un patrón no saturado, al incorporarse más especies que no interactúan. Sin embargo, esto no ocurre para la comunidad de murciélagos del Istmo de Tehuantepec en la cual todos excepto un gremio, presentan los mismos patrones. Sin duda esta concordancia de patrones para toda la comunidad y hacia adentro de ella apoya fuertemente la versión de que procesos de tipo regional como la variabilidad climática, heterogeneidad de ambientes, características particulares de los taxa como altas tasas de dispersión, eventos de extinción y colonización; están por encima o contrarrestan los efectos de procesos deterministas. De cualquier forma, esto no quiere decir que las interacciones

bióticas no estén ocurriendo o no influyan de alguna manera en la organización de la comunidad pues éstas pueden estarse reflejando en otros aspectos de la comunidad como patrones conductuales o de abundancia (Stevens & Willig 1999), únicamente no son lo suficientemente trascendentes para la estructura de esta comunidad.

Uno de los supuestos teóricos, muy de moda en los 80's, que se derivan del análisis de patrones comunitarios es la noción de equilibrio ecológico. Que consiste en la estabilidad de los componentes comunitarios, los cuales se encuentran limitados en recursos y dominados por interacciones bióticas (Wiens 1984). No obstante, la separación de comunidades en o cerca del equilibrio o fuera de este no necesariamente es dicotómica, sino que puede considerarse como un continuo de estados comunitarios. De acuerdo con esta propuesta hecha por Wiens (1984), la comunidad de murciélagos del Istmo de Tehuantepec, y los subconjuntos funcionales que la componen, podríamos considerarla como fuera del equilibrio, debido a que está sometida a procesos de tipo más regional denso-independientes, efectos estocásticos y débiles interacciones bióticas. Tales características deben ser consideradas en un futuro para la protección de las especies, al menos de murciélagos, de esta zona tan heterogénea, de manera que se tomen en cuenta procesos como las migraciones, colonización, extinciones, y dispersión entre otras, que se llevan a cabo a lo largo de escalas de espacio y tiempo mayores que las dinámicas ecológicas (e.g. demografía, interacciones) con las que la conservación tradicional está más familiarizada.

Aún hace falta la incorporación de este tipo de enfoques y de la búsqueda de patrones en muchas otras comunidades no solamente de murciélagos sino de varios taxa, que puedan arrojar luz acerca de los tipos de mecanismos causales mediante la generación de hipótesis dirigidas a probar la existencia de uno u otro tipo de factores. Así mismo, el descubrimiento de los factores regionales como causas de los patrones exige que próximos estudios se den a la tarea de identificarlos dándoles su valor en la toma de decisiones para la incorporación de estrategias de conservación.

Referencias

- Aldridge, H.D.J.N. 1986. Manoeuvrability and ecological segregation in the little brown (*Myotis lucifugus*) and Yuma (*M. yumanensis*) bats (Chiroptera: Vespertilionidae). *Canadian Journal of Zoology* 64: 1878-1882.
- Aldridge, H.D.J.N. and I.L. Rautenbach. 1987. Morphology, echolocation and resource partitioning in insectivorous bats. *Journal of Animal Ecology*. 56:763-778.
- Arita, H.T. 1997. Species composition and morphological structure of the bat fauna of Yucatan, Mexico. *Journal of Animal Ecology*. 66:83-97.
- Arita, H.T. and M.B. Fenton. 1997. Flight and echolocation in the ecology and evolution of bats. *Trends in Ecology and Evolution*. 12(2):53-58.
- Arita, H.T. and P. Rodríguez. 2001. Ecología geográfica y Macroecología. Pp. 63-80. En Llorente, J. y J.J. Morrone (Eds.) *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Arita, H.T. and P. Rodríguez. 2004. Local-regional relationships and the geographical distribution of species. *Global Ecology and Biogeography*. 13:15-21.
- Barlow, K.E., G. Jones and E.M. Barrat. 1997. Can skull morphology be used to predict ecological relationships between bat species? A test using two cryptic species of pipistrelle. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 264:1695-1700.
- Begon, M., J.L. Harper, and C.R. Townsend. 1990. *Ecology; individuals, populations and communities*. 2nd ed. Blackwell Scientific, Cambridge, Mass.
- Bell, G. 2001. Neutral Macroecology. *Science*. 239:2413-2418.
- Blondel, J. 2003. Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos* 100(2):223-231.
- Blood, B.R. y D.A. McFarlane. 1988. A new method for calculating the wing area of bats. *Mammalia* 52: 601-602.
- Bonnacorso, F.J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bulletin of the Florida State Museum of biological sciences*. 24:359-408.
- Brown, J.H. 1987. Variation in desert rodent guilds: patterns, processes and scales. Pp. 185-203. En Gee, J.H.R. and P.S. Giller (Eds.) *Organization of communities. Past and present*. Blackwell Scientific Publications. London.
- Brown, J.H. 1995. *Macroecology*. The University of Chicago Press.
- Brown, J.H. y A. Kodric-Brown. 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology* 58(2): 445-449.

- Brown, J.H. and B.A. Maurer. 1989. Macroecology: the division of food and space among species on continents. *Science*. 243:1145-1150.
- Ceballos, G. y G. Oliva. 2005. *Los mamíferos silvestres de México*. CONABIO, Fondo de Cultura Económica.
- Clements, F.E. 1936. Nature and structure of the climax. *The Journal of Ecology*. 24:252-84.
- Challenger A. 1998. *Utilización y Conservación de los Ecosistemas Terrestres de México. Pasado, Presente y Futuro*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, UNAM, Agrupación Sierra Madre, S.C., México, DF.
- Colwell, R. K. and D. W. Winkler. 1984. A null model for null models in biogeography. Pages 344-359 in D. R. Strong, Jr., D. Simberloff, L. G. Abele, and A.B Thistle, eds. *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Connor E.E. and D. Simberloff. 1979. The assembly of species communities: chance or competition? *Ecology*. 60(6):1132-1140.
- Cornell, H.V. and J. H. Lawton. 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology*. 61:1-12.
- Crome, F.H.J. and G.C. Richards. 1988. Bats and gaps: microchiropteran community structure in a Queensland rain forest. *Ecology*. 69(6):1960-1969.
- Dillon, W.R. and M. Goldstein. 1984. *Multivariate analysis. Methods and applications*. John Wiley & Sons.
- Drake, J.A. 1990. Communities as assembled structures: do rules govern pattern? *Trends in Ecology and Evolution*, 5:159-164.
- Elton, C.S. 1927. *The ecology of animals*. Sedgewicz and Jackson. London.
- Fauth, J.E., J. Bernardo, M. Camara, W.J. Resetarits, J. Van Buskirk, S.A. McCollum. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *The American Naturalist* 147(2):282-286.
- Fenton, M.B. 1972. The structure of aerial feeding bat faunas as indicated by ears and wing elements. *Canadian Journal of Zoology*. 50:287-296.
- Fenton, M.B. and W. Bogdanowicz. 2002. Relationships between external morphology and foraging behaviour: bats in the genus *Myotis*. *Canadian Journal of Zoology*. 80(6):1004-1013.
- Findley, J.S. 1976. The structure of bat communities. *The American Naturalist*. 110:129-139.
- Findley, J.S. 1993. *Bats: a community perspective*. Cambridge University Press.

- Findley, J.S., E.H. Studier and D.E. Wilson. 1972. Morphological properties of bat wings. *Journal of Mammalogy* 53(3):429-444.
- Findley, J.S. and D.E. Wilson. 1982. Ecological significance of Chiropteran morphology. Pp. 243-260. En T.H. Kunz (ed.) *Ecology of bats*. Plenum Press N.Y.
- Findley, J.S. and H. Black. 1983. Morphological and dietary structuring of a Zambian insectivorous bat community. *Ecology*. 64:625-630.
- Fleming, T.H. 1986. The structure of neotropical bat communities: a preliminary analysis. *Revista Chilena de Historia Natural*. 59:135-150.
- Freeman, P.W. 1979. Specialized insectivory: beetle-eating and moth-eating molossid bats. *Journal of Mammalogy*. 60(3):467-479.
- Freeman, P.W. 1981. Correspondence of food habits and morphology in insectivorous bats. *Journal of Mammalogy*. 62(1):166-173.
- Gaston, K.J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature*. 405: 220-227.
- Gaston, K.J. and T.M. Blackburn. 2000. *Pattern and Process in Macroecology*. Blackwell Science.
- Gauch, H.G. 1982. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press.
- Gause, G.F. 1934. *The struggle for existence*. Baltimore:Williams & Wilkins.
- Gotelli, N.J. 2001. Research frontiers in null model analysis. *Global Ecology and Biogeography*. 10: 337-347.
- Gotelli, N.J. & G.R. Graves 1996. *Null models in ecology*. Smithsonian Institution, Washington, D.C.
- Grafen A. and R. Hails. 2002. *Modern statistics for the life sciences*. Oxford University Press.
- Heller, K.G. and M. Volleth. 1995. Community structure and evolution of insectivorous bats in the Paleotropics and Neotropics. *Journal of Tropical Ecology*. 11:429-442.
- Hespeneide, H.A. 1973. Ecological inferences from morphological data. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 4:213-229.
- Hillebrand, H. and T. Blenckner. 2002. Regional and local impact on species diversity- from pattern to processes. *Oecologia*. 132:479-491.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. *Population studies: Animal ecology and demography*. *Cold Spring Harbor symposia on quantitative biology*. 22:415-27.

- Hutchinson, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*. 93:145-159.
- Jaksic, F. 2001. *Ecología de comunidades*. Universidad Católica de Chile.
- James, F.C. and C.E. McCulloch. 1990. Multivariate analysis in ecology and systematics: panacea or pandora's box? *Annual Review of Ecology and Systematics*. 21:129-66.
- Kalko, E.K.V. 1998. Organization and diversity of tropical bat communities through space and time. *Zoology*. 101(4):281-297.
- Karr, J.R. and F.C. James. 1975. Ecomorphological configurations and convergent evolution in species and communities. Pp. 258-291. En M.L. Cody and J.M. Diamond (Eds.) *Ecology and evolution of communities*. Belknap Press.
- Korine, C. and B. Pinshow. 2004. Guild structure, foraging space use, and distribution in a community of insectivorous bats in the Negev Desert. *Journal of Zoology*. 262:187-196.
- Kunz, T.H. and L.F. Lumsden. 2003. Ecology of cavity and foliage roosting bats. Pp. 3-89 En Kunz, T.H. and M.B. Fenton (Eds.). 2003. *Bat Ecology*. University of Chicago Press.
- Lack, D. 1947. The significance of clutch size. *Ibis* 89:302-352.
- Lawton, J.H. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos*. 84(2):177-192.
- Levin, S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*. 73(6):1943-1967.
- Loreau, M. 2000. Are communities saturated? On the relationship between α , β and γ diversity. *Ecology Letters*. 3:73-76.
- MacArthur, R.H. 1972. *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Harper & Row, New York.
- MacArthur, R.H. and R. Levins. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*. 101:377-385.
- Maurer, B.A. 1999. *Untangling ecological complexity. The macroscopic perspective*. The University of Chicago Press.
- May, R.M. 1975. Patterns of species abundance and diversity. Pp. 81-120. En *Ecology and Evolution of communities*. Cody, M.L. and J.M. Diamond (eds). Harvard University Press.
- May, R.M. 1984. An Overview: real and apparent patterns in community structure. Pp. 3-18. En Strong, D.R., D. Simberloff, L.G. Abele and A.B. Thistle (Eds.) 1984. *Ecological communities. Conceptual issues and the evidence*. Princeton University Press.

- McCune B. and J.B. Grace. 2002. *Analysis of ecological communities*. MjM software design, Oregon.
- McNab, B.K. 1971. The structure of tropical bat faunas. *Ecology*. 52(2):352-358.
- Miles, D.B., R.E. Ricklefs and J. Travis. 1987. Concordance of ecomorphological relationships in three assemblages of passerine birds. *The American Naturalist*. 129(3):347-364.
- Morin, P.J. 1999. *Community Ecology*. Blackwell Publishing U.S.A.
- Moulton, M.P. and S.L. Pimm. 1986. The extent of competition in shaping an introduced avifauna. Pp. 80-97. En Diamond, J. and T.J. Case (Eds.) 1986. *Community Ecology*. Harper & Row Publishers, N.Y.
- Norberg, U.M. 1998. Morphological adaptations for flight in bats. Pp. 93-107. En T.H. Kunz and P.A. Racey (Eds.) 1998. *Bat biology and conservation*. Smithsonian Institution Press.
- Norberg, U.M. 1994. Wing design, flight morphology, and habitat use in bats. Pp. 205-239. En P.C. Wainwright and S.M. Reilly (Eds.) 1994. *Ecological Morphology*. University of Chicago Press.
- Nowak, R.M. 1991. *Walker's Mammals of the world*. 5th ed. Vol.1. The Johns Hopkins University Press.
- Ortega, J. y H.T. Arita. 1998. Neotropical-Nearctic limits in middle America as determined by the distributions of bats. *Journal of Mammalogy* 79(3):772-783.
- Patten, M.A. 2004. Correlates of species richness in North American bat families. *Journal of Biogeography*. 31:975-985.
- Patterson, B.D., M.R. Willig and R.D. Stevens. 2003. Trophic strategies, niche partitioning and patterns of ecological organization. Pp.536-579 en T.H. Kunz and M.B. Fenton (Eds.). 2003. *Bat Ecology*. University of Chicago Press.
- Pimm, S.L. 1991. *The balance of nature? Ecological issues in the conservation of species and communities*. The University of Chicago Press.
- Putman, R.J. 1994. *Community Ecology*. Kluwer Academic Publishers.
- Rhodes, M.P. 2002. Assessment of sources of variance and patterns of overlap in microchiropteran wing morphology in southeast Queensland, Australia. *Canadian Journal of Zoology*. 80(3):450-460.
- Ricklefs, R.E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*. 7: 1-15.
- Ricklefs, R.E. and J. Travis. 1980. A morphological approach to the study of avian community organization. *The Auk*. 97:321-338.

- Ricklefs, R.E. and Schluter D. (Eds.) 1993. Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. The University of Chicago Press.
- Ricklefs, R.E. and D.B. Miles. 1994. Ecological and evolutionary inferences from morphology: an ecological perspective. Ch. 2. En P.C. Wainwright and S.M. Reilly (Eds.) 1994. *Ecological Morphology*. University of Chicago Press.
- Ricklefs, R.E. and G.L. Miller. 2000. *Ecology*. 4th ed. W.H. Freeman and Company.
- Root, R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37:317-350.
- Roughgarden, J. and J. Diamond. 1986. Overview: the role of species interactions in community ecology. En Diamond, J. and T.J. Case (Eds.) 1986. *Community Ecology*. Harper & Row Publishers, N.Y.
- Saunders, M.B. and R.M.R. Barclay. 1992. Ecomorphology of insectivorous bats: a test of predictions using two morphological similar species. *Ecology*. 73(4):1335-1345.
- Schoener, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*. 185:27-39.
- Schum, M. 1984. Phenetic structure and species richness in north and central American bat faunas. *Ecology*. 65(4): 1315-1324.
- Seifert, R.P. 1984. Does competition structure communities? Field studies on neotropical *Heliconia* insect communities. Pp. 54-66. En Strong, D.R, D. Simberloff, L.G. Abele and A.B. Thistle (Eds.) 1984. *Ecological communities. Conceptual issues and the evidence*. Princeton University Press.
- SigmaStat 2.03, Advisory statistics for scientists. SYSTAT Software Inc. 2000.
- Simberloff, D. 2004. Community ecology: Is it time to move on? *The American Naturalist*. 163:787-799.
- Simmons, N.B. and T.M. Conway. 2003. Evolution of ecological diversity in bats. Pp. 493-535. En Kunz, T.H. and M.B. Fenton (Eds.). 2003. *Bat Ecology*. University of Chicago Press.
- Solís, L. 2001. *Estructura morfológica de la fauna de murciélagos de la península de Yucatán*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Sokal, R.R. and F.J. Rohlf. 1973. *Introduction to Biostatistics*. W.H. Freeman and Company. San Francisco.
- Southwood, T.R.E. 1987. The concept and nature of the community. Pp. 3-27. En Gee, J.H.R. and P.S. Giller (Eds.) *Organization of communities. Past and present*. Blackwell Scientific Publications. London.
- Statística, StatSoft, Inc. 1984-2006.

- 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.
- Stevens R.D. and M.R. Willig. 1999. Size assortment in new world bat communities. *Journal of Mammalogy*. 80(2):644-658.
- Stevens R.D. and M.R. Willig. 2000. Community structure, abundance, and morphology. *Oikos*. 88:48-56.
- Stevens R.D. and M.R. Willig. 2002. Geographical ecology at the community level: perspectives on the diversity of new world bats. *Ecology*. 83(2):545-560.
- Strong, D.R, D. Simberloff, L.G. Abele and A.B. Thistle (Eds.) 1984. *Ecological communities. Conceptual issues and the evidence*. Princeton University Press.
- Van Cakenberghe, V., A. Herrel and L.F. Aguirre. 2002. Evolutionary relationships between cranial shape and diet in bats (Mammalia: Chiroptera). Pp. 205-236. En Aerts, P, K.D. D'Aout, A. Herrel and R. van Damme (Eds.) 2002. *Topics in functional and ecological vertebrate morphology*. Shaker Publishing.
- Wainwright, P.C. and S.M. Reilly (Eds.) 1994. *Ecological Morphology*. University of Chicago Press.
- Whittaker, R.J., K.J. Willis and R. Field. 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*. 28:453-470.
- Wiens, J.A. 1984. On understanding a non-equilibrium world: myth and reality in community patterns and processes. En Strong, D.R, D. Simberloff, L.G. Abele and A.B. Thistle (Eds.) 1984. *Ecological communities. Conceptual issues and the evidence*. Princeton University Press.
- Wiens, J.A. 1989. *The Ecology of bird communities*. Vol.1. Cambridge University Press.
- Willig, M.R. and M.P. Moulton. 1989. The role of stochastic and deterministic processes in structuring neotropical bat communities. *Journal of Mammalogy*. 70(2):323-329.
- Willig, M.R., B.D. Patterson and R.D. Stevens. 2003. Patterns of range size, richness and body size in the Chiroptera. Pp. 580-621 en T.H. Kunz and M.B. Fenton (Eds.). 2003. *Bat Ecology*. University of Chicago Press.