



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ECOLOGÍA ESTACIONAL DEL MURCIÉLAGO
MIGRATORIO *TADARIDA BRASILIENSIS MEXICANA*

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

PRESENTA:

LUIS DARCY VERDE ARREGOITIA

DIRECTOR DE TESIS:

M. EN C. CÉSAR ANTONIO RÍOS MUÑOZ

CO-DIRECTORA:

DRA. LIVIA SOCORRO LEÓN PANIAGUA



2009



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:

Verde

Arregoitia

Luis Darcy

56 83 29 66

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

302517796

2. Datos del asesor

M. en C.

César Antonio

Ríos

Muñoz

3. Datos del co-asesor

Dra.

Livia Socorro

León

Paniagua

4. Datos del sinodal 1

Dr.

José

Ramírez

Pulido

5. Datos del sinodal 2

Dr.

Joaquín

Arroyo

Cabrales

6. Datos del sinodal 3

Dr.

Enrique

Martínez

Meyer

7. Datos del trabajo escrito

Ecología estacional del murciélago migratorio *Tadarida brasiliensis mexicana*

45 p

2009

Agradecimientos

A mis padres y hermanos por haberme apoyado en todo momento, los considero responsables en gran parte de mi llegada a este punto.

A mis asesores, la Dra. Livia León y el M. en C. César Ríos Muñoz, por haber confiado en mí, haberme dado la oportunidad de desarrollarme profesional y académicamente en un grupo de trabajo, y así realizar esta tesis. Lo que me han enseñado va más allá de cuestiones meramente académicas.

A todo el personal académico y técnico, y a mis compañeros estudiantes en el Museo de Zoología, por darme la posibilidad de integrarme a un equipo, por su buena disposición en resolver mis dudas, por integrarme y capacitarme en el trabajo de campo, para así colaborar con las actividades del Museo. Agradezco al Dr. Adolfo Navarro y a Alejandro Gordillo por permitirme ser parte de la sección de Aves y Mamíferos, brindándome su apoyo a lo largo de mi formación en la zoología y durante el desarrollo de este trabajo.

Al jurado, integrado por el Dr. José Ramírez Pulido, el Dr. Joaquín Arroyo Cabrales, y el Dr. Enrique Martínez Meyer, por enriquecer este trabajo con sus valiosas sugerencias en el escrito preliminar.

A la Universidad, a la cual le debo mi formación como biólogo, y las bases que ahora tengo para seguir adelante como científico.

A los investigadores que generosamente correspondieron electrónicamente con información importante y útiles aclaraciones: George Oliver – Division of Wildlife Resources (Utah), Horacio Cabrera – CIBNOR, Philip Leitner - Saint Mary's College of California

Este trabajo se elaboró dentro de las actividades del taller: “Faunística, sistemática y biogeografía de vertebrados terrestres de México”, dirigido por el Dr. Adolfo G. Navarro Sigüenza, e impartido por el personal académico y curatorial del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias, UNAM.

Este trabajo recibió apoyo financiero de la beca PAPIIT - UNAM IN26408.

Se agradece a las colecciones científicas nacionales y extranjeras, por proveer la información necesaria:

University of Alaska Museum of the North, Alaska, AMNH. American Museum of Natural History - New York, ANCP Academy of Natural Sciences of Philadelphia - Philadelphia, CAS California Academy of Sciences Department of Ornithology y Mammalogy -

San Francisco, CMNH Carnegie Museum of Natural History - Pittsburgh, FMNH The Field Museum - Chicago, FLMNH Florida Museum of Natural History, University of Florida - Gainesville, KU Division of Mammals of The Natural History Museum, The University of Kansas – Lawrence, LACM The Natural History Museum of Los Angeles County - Los Angeles, LSU Louisiana State University, Museum of Natural Science - Baton Rouge, MCZ The Museum of Comparative Zoology, Harvard University –Cambridge, MSB Museum of Southwestern Biology, Department of Biology, University of New Mexico – Albuquerque, MSU Michigan State University Museum -East Lansing, MVZ Museum of Vertebrate Zoology, UC Berkeley, TCWC Texas Cooperative Wildlife Collection, The Natural History Collection at Texas A&M University, TTU Museum of Texas Tech University, The Natural Science Research Laboratory – Lubbock, UMMZ University of Michigan, Museum of Zoology, Mammal Division - Ann Arbor, USNM Division of Mammals, Smithsonian Institution, National Museum of Natural History - Washington DC, YPM The Collections of the Yale Peabody Museum, Peabody Museum of Natural History Yale University - New Haven, CNMA Colección Nacional de Mamíferos UNIBIO, IBUNAM, Colección de Mamíferos de la Sierra Volcánica Transversal de México (UAM-I), Colección de Mamíferos de Nuevo León -México (UANL), Colección de Mamíferos del Museo de Zoología 'Alfonso L. Herrera' - México (MZFC, UNAM), Colección Mastozoológica, Museo de Zoología - México (ECOSUR-CH), Biodiversidad de los mamíferos en el Estado de Michoacán -México (ENCB, IPN), ENCB Durango, Royal Ontario Museum – Toronto.

Resumen

El murciélago *Tadarida brasiliensis mexicana* es una de las especies más estudiadas en Norteamérica; sin embargo, las dificultades logísticas que existen en el estudio de murciélagos migratorios complican el conocimiento sobre las implicaciones ecológicas de la migración. Se utilizaron modelos predictivos de nicho ecológico y huellas ecológicas para estudiar el contexto ambiental y espacial de los desplazamientos migratorios del murciélago de cola mexicana (*T. brasiliensis mexicana*). Se identificaron las condiciones ambientales utilizadas por la especie en meses sucesivos a lo largo del año para evaluar la continuidad ecológica del movimiento estacional. Se encontró que este murciélago sigue un conjunto específico de condiciones durante el verano, y posteriormente cambia de preferencias ecológicas y sigue otro conjunto de condiciones diferentes durante el invierno. Las diferencias estacionales en la preferencia de nicho ecológico corresponden con etapas anuales de reproducción y actividad invernal, así como con patrones estacionales de abundancia de alimento (insectos). Las proyecciones geográficas generadas muestran posibles áreas de rango migratorio que no se han reportado previamente y destacaron áreas de conectividad migratoria. Este estudio es un ejemplo de cómo el uso de modelos predictivos en escalas amplias puede ser usado en biología estacional para optimizar muestreos, entender la ecología de la migración y contribuir a las estrategias de manejo territorial enfocado a la conservación.

Abstract

The Mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis mexicana*) is perhaps the migratory bat best studied in North America; yet, logistic difficulties complicate the understanding of migratory phenomena in bats and uncertainties still exist regarding the ecological implications of migration. We used ecological niche modeling and species ecological fingerprinting to study the environmental and spatial context of range shifts for migratory populations of the Mexican free-tailed bat. To assess the ecological continuity of seasonal movements we identified the environmental conditions used by free-tailed bats in consecutive months throughout the year. Mexican free-tailed bats track a specific set of conditions during the summer, and switch to a different ecological regime during the winter, with a third set of conditions loosely followed during transitional months. Seasonal differences in niche preference correspond to mating, breeding and wintering stages during the annual cycle, as well as seasonal patterns of insect abundance. Geographic projections revealed probable areas of previously unreported migration range, and possible areas of migratory connectivity. This study exemplifies how broad-scale predictive modeling can be used in seasonal biology to optimize future surveys, understand migration ecology in mobile species, and contribute to land management practices geared toward biodiversity conservation.

Índice de contenidos

Introducción	1
Antecedentes	2
Migración y dispersión	2
Murciélagos	3
Tadarida brasiliensis	5
Modelos de nicho ecológico	9
Objetivos	12
Objetivo General	12
Objetivos Particulares	12
Método	13
Información biológica	13
Información geográfica	14
Elaboración de modelos de nicho ecológico	16
Evaluación de desplazamientos en el espacio geográfico	17
Huella ecológica	17
Resultados	18
Base de datos	18
Modelos predictivos	19
Huella Ecológica	21
Discusión y conclusiones	30
Literatura Citada	36
Anexos	44

Introducción

La migración es un fenómeno complejo, cuya definición implica el viaje periódico de animales migratorios, y el desplazamiento geográfico de individuos (Taylor y Relling 1986). En la literatura científica existen numerosas variantes de la definición (Ramenofsky y Wingfield 2006) dependiendo del enfoque de cada investigador (Berger 2004), y dada la amplia variación en la naturaleza de este comportamiento para taxones específicos. En términos biológicos, es difícil definir a la migración en un enfoque taxonómico más amplio (Hack y Rubenstein 2001). Actualmente el término se maneja en zoología como un proceso que implica movimientos bidireccionales sobre distancias significativas y asociado a marcos temporales definidos (Stenseth y Lidicker 2001). Es importante incluir los movimientos estacionales de ida y vuelta entre dos áreas discretas que no se utilizan durante otras épocas del año (Berger 2004). Existen esfuerzos para clasificar los movimientos según los tiempos y las distancias recorridas, sin embargo estas categorizaciones son ambiguas y sujetas a las particularidades del grupo estudiado.

Históricamente se reconocen y estudian los fenómenos migratorios en varios órdenes de mamíferos terrestres, acuáticos y voladores. El fenómeno está bien documentado en roedores, ungulados, mustélidos, pinnípedos, cetáceos, sirenios y murciélagos (Hack y Rubenstein 2001).

El murciélago *Tadarida brasiliensis mexicana* es uno de los ejemplos más claros de quirópteros migratorios y, los fenómenos migratorios en murciélagos se han estudiado ampliamente en los últimos 60 años para integrar el conocimiento, las nuevas técnicas, y así entender los diferentes aspectos del proceso migratorio

El seguimiento de individuos y poblaciones de murciélagos a lo largo del tiempo y espacio es un proceso complicado porque no es fácil discernir a las poblaciones migratorias de las residentes, ni encontrar las rutas precisas para referenciarlas espacial y temporalmente (Armstrong 2004). Los métodos tradicionales para seguir desplazamientos extensos en quirópteros pueden no aportar información útil a pesar de grandes esfuerzos por parte del investigador. El uso de microtransmisores puede ayudar a resolver las lagunas de conocimiento sobre las rutas migratorias, sin embargo la tecnología de los equipos que actualmente se pueden utilizar para la mayoría de especies norteamericanas no tienen suficiente alcance ni vida útil de batería para seguir murciélagos en distancias amplias y marcos temporales largos (Cryan *et al.* 2004). Marcar y dar seguimiento es un proceso costoso, tardado, perjudicial para los individuos y el esfuerzo invertido no se refleja en los resultados (Cryan 2003, Cryan *et al.* 2004). Las técnicas de isótopos estables (Hobson 1999, Cryan *et al.* 2004) y marcadores genéticos (Wilkinson y Fleming 1996), como

evidencia de migración, son una herramienta muy útil, aunque laboriosa y costosa

Ante las dificultades metodológicas y logísticas, y la falta de información sobre migración en quirópteros, se pueden adoptar diferentes perspectivas y aprovechar las nuevas herramientas disponibles para estudiar la naturaleza y la evolución de los fenómenos migratorios.

Antecedentes

Migración y dispersión

Es importante destacar la diferencia entre migración y dispersión. La dispersión hace referencia al movimiento azaroso de individuos y poblaciones en grandes distancias, que permite el establecimiento de éstos en nuevas áreas (Contreras *et al.* 2001), y al proceso en el cual los individuos “escapan” del ambiente inmediato de sus progenitores y vecinos, para estar menos agregados y aliviar la congestión local (Loxdale y Lushai 1999). La migración y la dispersión son procesos con una influencia en los desplazamientos de individuos o poblaciones, sin embargo la dispersión no necesariamente implica una predisposición al movimiento. Existe un factor de periodicidad característico de la migración que no forma parte de la dispersión. La dispersión natal es otro factor que a largo plazo influye en los patrones migratorios de ciertas especies (Favre *et al.* 1997).

La migración a largas distancias ha evolucionado independientemente (Zink 2002) en organismos que habitan distintos medios (Alerstam *et al.* 2003) y se trasladan mediante diversos tipos de locomoción y transporte. En principio, la migración ha evolucionado básicamente como una estrategia que maximiza la adecuación en un ambiente estacional, y su ocurrencia y distancia dependen de una infinidad de factores físicos, geográficos, históricos y ecológicos (Alerstam *et al.* 2003).

La variación en las adaptaciones fisiológicas, morfológicas y etológicas para la migración se debe, en gran parte, a diferencias genéticas (Pulido *et al.* 1996). El alto potencial de evolución independiente del comportamiento migratorio en las poblaciones sedentarias, se debe a la presencia de variación genética para caracteres migratorios (Pulido 2007). En los linajes no migratorios, se mantienen niveles de variación genética oculta para los caracteres migratorios que pueden o no expresarse al alcanzar un umbral en el cual se puede expresar el comportamiento (Pulido 2007).

Los aspectos temporales de la migración y la reproducción, son rasgos clave en la historia de vida de una especie. No sólo son adaptaciones de una población a su ambiente; pueden incrementar los fenómenos de aislamiento reproductivo y especiación (Quinn *et al.* 2000). Kennedy (1985) hizo énfasis en el aspecto etológico de la migración como un movimiento persistente efectuado mediante un esfuerzo locomotor del animal (vuelo activo, desplazamientos terrestres) o su embarcación activa a un vehículo, refiriéndose a

corrientes de aire o marinas. Depende de la inhibición temporal de ciertas respuestas a la estacionalidad de su entorno y asimismo de la desinhibición subsecuente de las mismas. Estos movimientos no sólo son innatos; ocurren a través de muchas generaciones y además involucran un regreso a un área establecida en la misma o en otra generación (Neigel 1997).

Las fuerzas motoras de la migración son básicamente factores ecológicos y biogeográficos como la distribución espacial y temporal de recursos, el hábitat, la depredación y la competencia (Pulido *et al.* 1996). Entre los beneficios de la migración están: el incremento en la disponibilidad tanto geográfica como temporal de recursos y el no deterioro de los mismos, la oportunidad de colonización y la reducción en la endogamia. Estos beneficios se balancean con los costos asociados al proceso migratorio en términos de tiempo, energía y mortandad (Alerstam *et al.* 2003). La migración necesita además instrucciones genéticas sobre tiempo, orientación, duración y distancia así como de adaptaciones fisiológicas y conductuales que probablemente no son programas genéticos heredados de un solo ancestro común (Zink 2002). El grado en el que estos costos y requerimientos afectan la migración de diferentes especies, es un amplio campo de estudio que requiere el uso de múltiples técnicas para completar el entendimiento de este síndrome evolutivo.

Murciélagos

Los murciélagos representan, con casi mil especies, un cuarto de la diversidad mundial de mamíferos. Se distribuyen en prácticamente todo el planeta (Arita y Ortega 2005), y dentro de este taxón existe gran variación en hábitos ecológicos como dieta, hábitat, y estructura social (Arita y Fenton 1997).

Es un orden de gran importancia ecológica, económica, médica y taxonómica que desempeña un importante papel ecológico, ya que además de consumir enormes cantidades de insectos que representan potenciales plagas agrícolas, son elementos principales en la polinización y la dispersión de semillas (Armstrong 2004). En ciertas regiones existe aprovechamiento de los murciélagos como alimento, control de insectos, sujetos experimentales, o se utiliza el guano como fertilizante (Hutson 2002).

Son animales de alto interés epidemiológico (Clark *et al.* 1996), sobre todo por el virus de la rabia. Hay especies que tienen un alto grado de interacción con las poblaciones humanas y ganado, por lo que presentan cierto riesgo médico que en ocasiones requiere un manejo especial (Stece y Altenbach 1989).

Aunque la mayoría de las especies son muy abundantes, el orden es muy frágil dadas sus tasas reproductivas muy bajas (la mayoría de las especies sólo tienen una cría por año) y por la tendencia a formar agregaciones masivas que puede llevar a pérdidas poblacionales catastróficas. Las especies migratorias son especialmente susceptibles al uso de

pesticidas agrícolas ya que los residuos (organoclorinos) presentes en las reservas de grasa que se movilizan durante los vuelos migratorios, aumentan su concentración al grado en que estos compuestos en el cerebro causan síntomas de intoxicación y se puede llegar a niveles letales durante la migración (Geluso *et al.* 1976). Las especies cavernícolas son altamente vulnerables a perturbaciones de su hábitat, como la explotación mineral, cierre de entradas, y las perturbaciones incidentales como la espeleología y el turismo (Bogan 2000). Algunas especies que habitan estructuras humanas sufren la exclusión intencional de estructuras o la perturbación incidental ante ciertas actividades cotidianas. Las especies arborícolas generalmente habitan exclusivamente bosques maduros, que actualmente sufren deforestación (Hutson 2002).

Migración en murciélagos

La ecología de la distribución geográfica en quirópteros es compleja pero depende de la disponibilidad de alimento y agua y, de las condiciones energéticas preferidas de cada especie (Brigham *et al.* 1997). Varía entre especies según sus características sociales, dieta, preferencia de percha, fisiología y comportamiento. Las fluctuaciones temporales en las condiciones ambientales se relacionan directamente con los patrones de cortejo, cópula, implantación, parto y en el cuidado de crías (Cockrum 1969).

Hutson (2002) postula que la migración ocurre entre lugares cálidos con abundante alimento (que favorecen la gestación), y lugares fríos donde ocurre la hibernación. Cuando la fuente de alimentos disminuye, generalmente debido a cambios adversos en el clima, los murciélagos pueden hibernar durante el periodo de escasez o migrar hacia regiones con mayor disponibilidad de alimentos. Para los murciélagos de Norteamérica, usando análisis cuantitativos y proporciones entre temperaturas mínimas y máximas, Fleming y Eby (2005) concluyeron que las dos causas principales son: evitar las temperaturas frías del invierno que son fisiológicamente estresantes – y evitar niveles bajos de recursos. Estos dos factores no son independientes estadísticamente, sino que tienen correlación positiva (Fleming y Eby 2005); concluyen que la razón de la hibernación o la migración es la abundancia de recursos. En los murciélagos los desplazamientos no necesariamente son latitudinales y en especies carnívoras o hematófagas es raro que ocurran (Hutson 2002). Algunas especies pueden efectuar una combinación de movimientos latitudinales y altitudinales (Neuweiler 2000).

En estudios recientes se han podido asociar fenómenos migratorios de ciertas especies con patrones estacionales de algunos elementos de su dieta, como pueden ser los patrones de disponibilidad temporal de néctar y frutos. (Valiente-Banuet *et al.* 1996, Rojas-Martinez *et al.* 1999). La investigación en estos campos se está integrando actualmente con la información generada sobre los fenómenos migratorios de quirópteros en todo el mundo.

Bajo los criterios del Convenio para la Conservación de Especies Migratorias de Animales Silvestres, CMS (Convention for the Conservation of Migratory Species of Wild Animals por sus siglas en inglés), las siete especies de Norteamérica que se consideran como migratorias son: *Tadarida brasiliensis mexicana*, *Lasiurus borealis*, *Lasiurus cinereus*, *Leptonycteris nivalis*, *Leptonycteris yerbabuenae*, *Chaeronycteris mexicana* y *Lasionycteris noctivagans*. Existen además otras especies que son migrantes parciales o en las cuales no se han podido comprobar definitivamente los movimientos, como las especies hematófagas. Las especies migratorias de Norteamérica recorren distancias de moderadas a largas (de 300 a 1500 Km) en el eje sur-norte (Tomlinson 2005). Actualmente no se han podido clasificar satisfactoriamente los movimientos en los murciélagos utilizando tiempos y distancias fijas (Strelkov 1969).

Es difícil determinar la estructura poblacional de las especies migratorias o de muy alta vagilidad. Estas especies pueden presentar estructuras de población diferentes en distintos espacios (intervalo de verano, de invierno y de transición) y tiempos en el año (Russell y McCracken 2006). Estos patrones de movimiento pueden hacer el seguimiento de las especies muy difícil y puede resultar en sesgos de la información hacia ciertas partes de su historia de vida. Además, machos y hembras presentan diferencias en sus patrones de movimiento y la estructura poblacional puede verse malinterpretada si no se toma en cuenta esta variación etológica (Russell *et al.* 2005). En especies de mamíferos con tanta movilidad, los mapas de distribución tradicionales no representan apropiadamente el ámbito geográfico en dónde esta especie habita (Genoways *et al.* 2000).

***Tadarida brasiliensis* (I. Geoffroy Saint-Hilaire, 1824)**

Por su importancia biológica, económica y ecológica, se han estudiado extensamente diversos aspectos de la biología del murciélago *Tadarida brasiliensis* (I. Geoffroy Saint-Hilaire, 1824) (Chiroptera: Molossidae). En el continente americano existen cuatro subespecies (Figura 1). La subespecie en el este de Estados Unidos, así como las de centro y Sudamérica son de naturaleza residente y se encuentran diferenciadas de sus contrapartes norteamericanas (McCracken *et al.* 1994, Russell *et al.* 2005, Russell y McCracken 2006) aunque existe gran plasticidad y aun hay dudas sobre las designaciones taxonómicas subespecíficas existentes (Russell y McCracken 2006).

Conocido como murciélago de guano, guanero o de cola de ratón, *Tadarida brasiliensis mexicana* (Sausure, 1860) es un murciélago pequeño de color pardo. La cola posee un extremo libre que sobresale del uropatagio. El labio superior está marcado por una serie de surcos o arrugas, y, por esto, se distingue de otros molosidos mexicanos, excepto con aquellos del género *Nyctinomops*, con los cuales se distingue por tener la segunda falange del cuarto dígito mayor a 5 mm (Arita y Ortega 2005).

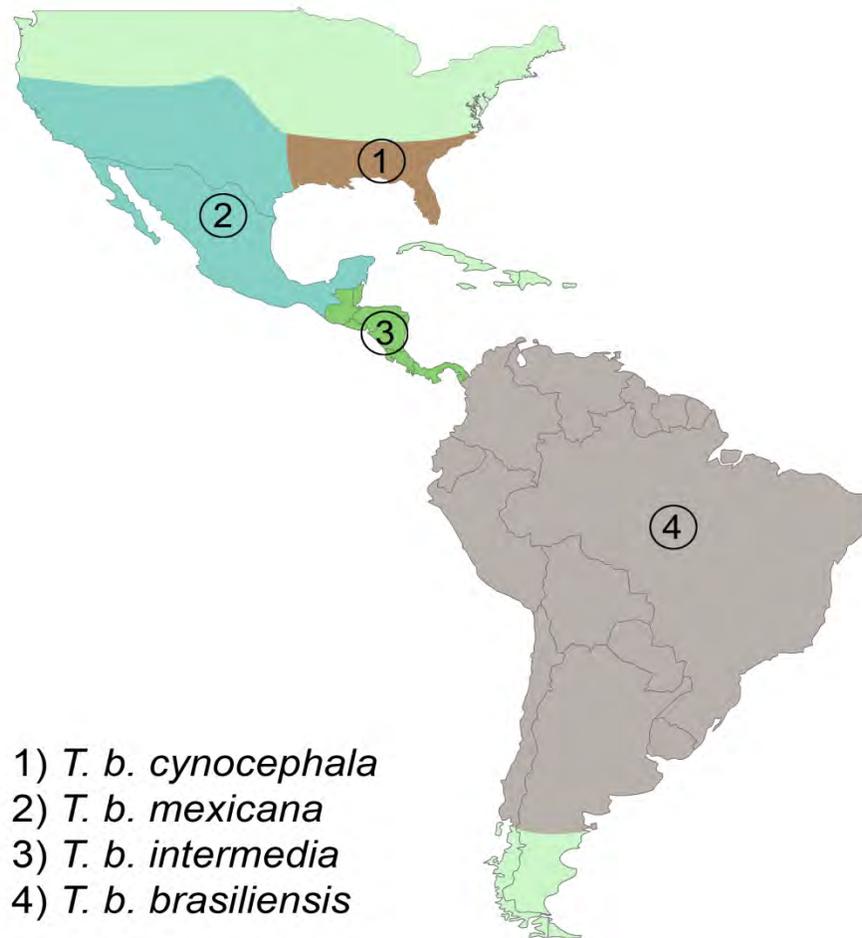


Figura 1. Distribución de las subespecies de *Tadarida brasiliensis* en América (modificado de Russell y McCracken 2006)

Habita cuevas, minas, barrancos y edificaciones humanas. Es un murciélago muy adaptable, considerado una de las especies que mejor explotan las zonas urbanas y más se benefician de la urbanización (Avila-Flores y Fenton 2005). Se alimenta principalmente de insectos voladores, sobre todo de especies que forman agregaciones nocturnas masivas. Su dieta es muy variable geográfica y estacionalmente - es la dieta más variada para todos los murciélagos insectívoros que se han estudiado hasta ahora (McWilliams 2005). Se ha reportado que consume hasta 11 órdenes y 38 familias de invertebrados (Greenhall y Frantz 1994, McWilliams 2005). La especie se alimenta de grandes cantidades de

insectos de especies que representan plagas agrícolas de alto potencial destructivo.

Este murciélago sostiene varias relaciones con algunas actividades del ser humano, ya que este murciélago es de gran utilidad en el control biológico de ciertas plagas agrícolas: recientemente se ha reconocido que todos los aspectos de la agronomía de cultivos convencionales y transgénicos, son mucho más rentables ante la presencia de grandes colonias de murciélagos insectívoros de ésta especie (Federico *et al.* 2008). Se utiliza su guano como fertilizante y la especie ha sido usada como sujeto experimental exitosamente. Sin embargo, es un importante vector de rabia y genera problemas dada su tendencia a habitar edificios, puentes, bodegas, alcantarillas, estadios y minas activas, sobre todo durante los eventos migratorios (Davis y Schmidly 1994). Es una de las tres especies que más se reportan a las autoridades sanitarias de Estados Unidos y que más se tienen que remover de viviendas y edificios por servicios privados de control animal (Williams y Brittingham 2006).

Christensen (1947), Twente (1956), Villa y Cockrum (1962), Cockrum (1969), y Glass (1958, 1982) realizaron estudios sobre la especie y encontraron que ciertas poblaciones son migratorias (Figura 2). Las poblaciones migratorias de la especie viajan distancias de hasta 1500 Km entre México y el sur de Estados Unidos durante el año.

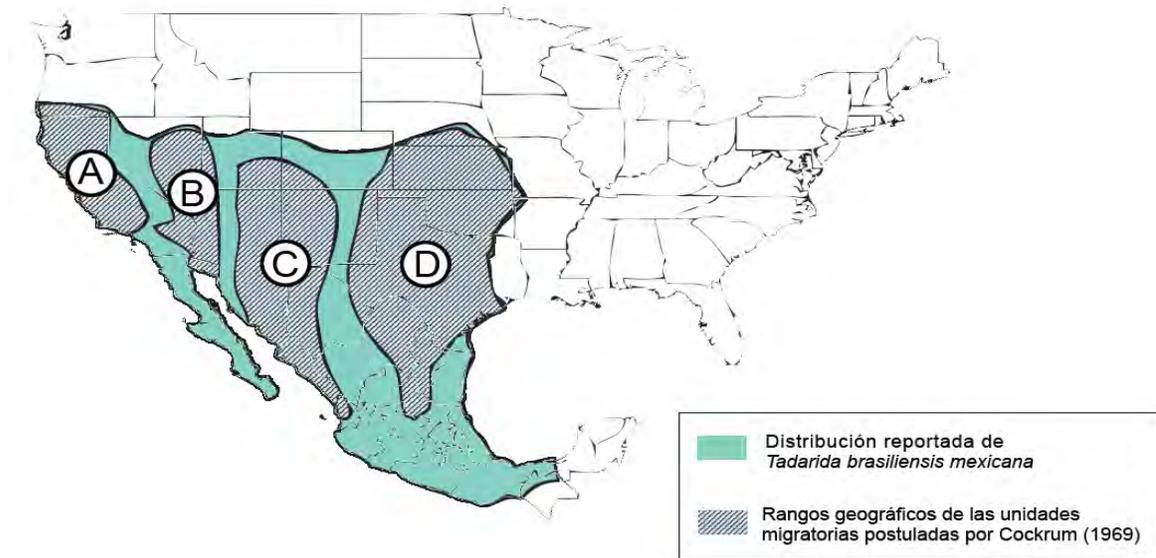


Figura 2. Ámbitos de movimiento de las poblaciones migratorias postuladas por Cockrum (1969) dentro de la distribución reportada de *Tadarida brasiliensis mexicana* (modificado de Russell *et al.* 2005)

Durante el verano, las hembras y algunos machos forman colonias de maternidad en el sur de EU y a finales de octubre migran al sur hacia México, en donde ocurre el apareamiento, para finalmente regresar al norte entre febrero y marzo (Tuttle 2002). No son verdaderos hibernadores y pueden usar torpor a diferentes latitudes e intervalos de temperatura invernal (Tuttle 1994, Russell y McCracken 2006). Este comportamiento migratorio es el más extenso y evidente dentro de todas las especies de murciélagos de Norteamérica. Se estima que puede haber movilidad estacional de hasta 20 millones de individuos representando 300 toneladas de biomasa (Holland *et al.* 2006). Hutson (2002) propone, que en esta especie son las hembras las que se mueven más para formar colonias de maternidad aunque también llegan machos adultos en menor proporción. Por ser migratorio, *Tadarida brasiliensis mexicana* es muy diferente en ecología a otros murciélagos insectívoros en el continente, ya que los movimientos estacionales de larga distancia tienen fuertes repercusiones ecológicas y de conservación.

Russell *et al.* (2005) postulan que el comportamiento migratorio en la especie puede ser una respuesta etológica plástica, dada diferencialmente para ciertos estímulos ambientales. La plasticidad en las respuestas migratorias es variada dentro de la especie. Neuweiler (2000) encontró que el insectívoro *Nyctophilus gouldi* entró en torpor a 30°C como respuesta a la falta de alimento. Los patrones de migración y abundancia estacional de ciertos insectos se considera, como uno de los estímulos (Ratcliffe y Fullard 2005). Se ha propuesto que la tendencia a migrar y la ruta seguida pueden ser comportamientos que se aprenden a largo plazo (Genoways *et al.* 2000) ya que los individuos son muy longevos y pueden vivir hasta once años (Brunet-Rossinni y Austad 2004). El vuelo migratorio de *T. brasiliensis mexicana* es grupal y por conveniencia, no hay afinidad específica. Se sabe que los individuos no necesariamente regresan a su cueva de nacimiento, sin embargo tienen la habilidad de recordar y encontrar las entradas a las cuevas y perchas tradicionales (Tuttle 1994).

Aunque las ventajas fisiológicas de las colonias de maternidad están bien documentadas en diferentes especies de murciélagos (Neuweiler 2000, Keeley y Keeley 2004), la migración en *T. brasiliensis mexicana* puede ocurrir parcialmente como respuesta a ciertas condiciones desfavorables dentro de las cuevas ya que durante el verano ante el nacimiento y desarrollo de las crías, aumentan los parásitos (Tuttle 1994), la concentración de amoníaco (Studier 2005) causada por derméstidos en el guano, la depredación oportunista por aves, reptiles y mamíferos (Tuttle 1994), el aumento en la demanda energética total (Kunz *et al.* 1995) y, a su vez, un incremento forzado en el intervalo geográfico, temporal y altitudinal de forrajeo (Best y Geluso 2003).

Las enormes colonias que se forman durante el verano en un número reducido de alrededor de 12 cuevas en el sur de Estados Unidos, se consideran como las agregaciones de mamíferos más grandes (McCracken 2003). La emergencia vespertina de estas colonias es tan espectacular que el fenómeno ha llegado a representar un atractivo turístico

(Tuttle 1997). A pesar de esta alta abundancia, algunas poblaciones se encuentran amenazadas por una gran cantidad de factores, lo cual se ha evidenciado con graves pérdidas poblacionales locales en los últimos 50 años, además de las diferencias en las estimaciones de los censos de colonias (Betke *et al.* 2008).

Internacionalmente, la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, por sus siglas en inglés) considera al murciélago guanero dentro de las especies en Bajo Riesgo y dentro de la categoría Próxima a la vulnerabilidad. El Convenio para la Conservación de Especies Miratorias de Animales Silvestres coloca a la especie en su apéndice I de riesgo y le asigna prioridad de conservación. Esta especie no aparece en las listas del Convenio sobre el Comercio Internacional de Especies de Fauna y Flora Salvaje Amenazadas (Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora – CITES). En México, *Tadarida brasiliensis mexicana* no aparece en la Norma Oficial Mexicana NOM-059-2001 aunque es una especie de prioridad para el Programa de Conservación de Murciélagos Mexicanos (PCMM), que surgió en 1994 como colaboración entre la Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C., el Instituto de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México y *Bat Conservation International*.

Esta especie se ha estudiado extensamente mediante una amplia gama de métodos, utilizando tanto técnicas tradicionales como nuevas tecnologías. Se ha compilado una enorme cantidad de información sobre la biología de esta especie a lo largo de toda su distribución, sobre todo en Estados Unidos. Esta riqueza de información se puede integrar para avanzar más y tener un mejor entendimiento sobre la migración de la especie, ya que aun existen ciertas interrogantes.

Modelos de nicho ecológico

En las últimas dos décadas ha habido un amplio desarrollo en los métodos que generan modelos y representaciones visuales de los nichos ecológicos de una especie (Hanley *et al.* 2007). Estas representaciones generalmente son mapas en los cuales se proyecta sobre un paisaje la relación entre una especie y su ambiente. Los Modelos de Nicho Ecológico (MNE) se basan en la teoría de nicho ecológico (ver Chase y Leibold 2003), definiéndolo como el conjunto de condiciones ambientales bióticas y abióticas bajo las cuales las poblaciones de una especie pueden sobrevivir indefinidamente sin inmigración (Grinnell 1917). Hutchinson (1957) formalizó el concepto al proponer al nicho como el espacio de n-dimensiones formado con la cuantificación de cada valor ambiental (biótico y abiótico) que forma el intervalo de actividad para un organismo. Este concepto fue el primero en reconocer al nicho como un atributo de una población o especie en relación a su medio; como tal, este concepto de nicho representa los aspectos ecológicos de los

fenotipos de una población, incluyendo características fisiológicas y relaciones con otras especies (Hanley *et al.* 2007).

Considerando la definición anterior, existe una relación estrecha entre el conjunto específico de factores ambientales que determinan la existencia de un organismo con el espacio geográfico en el cual está presente (Anderson *et al.* 2002). El fundamento del funcionamiento de los MNE consiste en que la presencia conocida de uno o más organismos en un paisaje geográfico se puede relacionar con un conjunto de coberturas geográficas digitales que resumen la variación ambiental a lo largo de estos paisajes geográficos para generar un bosquejo cuantitativo de la distribución ecológica de la especie (Peterson 2006). Los modelos caracterizan la distribución de una especie en un espacio definido por parámetros ambientales, que precisamente son aquellos que determinan la distribución geográfica de la especie según la definición de nicho de Grinnell (Peterson 2006).

Actualmente, una de las herramientas más usadas para generar Modelos de Nicho Ecológico es el Algoritmo Genético para Producción de Juegos de Reglas (GARP, por sus siglas en inglés), que inicialmente genera un juego de reglas de decisión para asociar un juego específico de características ecológicas de un conjunto de coberturas ambientales con los puntos de ocurrencia conocidos de una especie. La agrupación de reglas, a través del algoritmo, sufre cambios similares a los que sufre el material genético en sus procesos evolutivos. De esta manera es posible desarrollar una serie de reglas que mejor resumen los factores asociados a la presencia de la especie (Stockwell y Peters 1999, Peterson 2001).

El amplio uso que se le ha dado a GARP en estudios con vertebrados voladores, terrestres y marinos, e incluso poblaciones humanas en estudios arqueo-ecológicos (Peterson 2001, Anderson *et al.* 2002, Wiley *et al.* 2003, Banks *et al.* 2008), ha generado resultados significativamente precisos al modelar y predecir distribuciones geográficas y dimensiones ecológicas de numerosos procesos biológicos (Nakazawa *et al.* 2004). Un estudio de este tipo podría resultar de gran utilidad para avanzar el entendimiento actual sobre los patrones, el origen, la evolución y las causas de los fenómenos migratorios en quirópteros.

Otra herramienta que se ha utilizado crecientemente para modelar distribuciones es Maxent, (Phillips *et al.* 2004, Phillips *et al.* 2006) que es un método de aprendizaje computacional basado en el principio de máxima entropía utilizado para hacer predicciones cuando no se cuenta con suficiente información (Papes y Gaubert 2007). El programa encuentra la probabilidad distribucional de máxima entropía (lo más cercano a la uniformidad) sujeta a las restricciones que impone la información disponible con respecto a la ocurrencia observada de una especie y las condiciones ambientales en el área de estudio. Este método le asigna una probabilidad de ocurrencia a cada celda de la cuadrícula del área (Pearce y Boyce 2006; Suárez-Seoane *et al.* 2008). Las ventajas de este método

incluyen la posibilidad de usar información ambiental tanto categórica como continua, y el nivel de detalle en las predicciones debido a la continuidad en los modelos resultantes. Es además un programa rápido y de fácil uso (Papes y Gaubert 2007).

Las relaciones que se ajustan entre una especie y su ambiente se consideran relativamente transparentes para su uso en técnicas de modelado; pero, producen únicamente predicciones geográficas o estimaciones ecológicas, aportando resúmenes simplificados o poco convencionales sobre las relaciones en las cuales se basan estas predicciones (Elith *et al.* 2005). Esto evita la evaluación robusta y la posibilidad de interpretación de la sensibilidad ecológica de los modelos, que es un proceso necesario para que estas predicciones se traten con confianza (Elith *et al.* 2005).

Ante estas incertidumbres, en su análisis, Hanley *et al.* (2007) propusieron un nuevo enfoque para la cuantificación, visualización e interpretación de modelos de nicho ecológico que denominan huella específica o huella ecológica (Species Fingerprinting). Su herramienta (disponible en la dirección <http://kirilenko.org/fingerprint>) aporta un nuevo potencial para examinar todo tipo de modelos predictivos de nicho ecológico. La misma resume la probabilidad relativa de ocurrencia predicha en los modelos para diferentes niveles de valor discretos de cada variable ecológica en cada celda del área de estudio, representada como un vector, y a su vez todos los vectores se resumen en una matriz. Esta matriz se puede visualizar de manera similar a un gel de DNA para hacer comparaciones entre especies, o se pueden calcular las distancias entre los componentes de diferentes matrices; es decir que cuantifica y compara el solapamiento de nicho ecológico entre especies, generando una nueva matriz con los índices de disimilitud encontrados (Hanley *et al.* 2007)

Por su importancia biológica y comercial, además de la amplia distribución en Norteamérica, *Tadarida brasiliensis mexicana* es una especie de interés cuya migración, al igual que la de otros murciélagos, se encuentra poco entendida y además, es difícil de estudiar (Tuttle y Moreno 2005). Los extensos antecedentes representan una base teórica sólida desde la cual se puede obtener información valiosa a partir de nuevos estudios, realizados con un diferente enfoque y métodos novedosos.

Desde que se hicieron disponibles, se han publicado nuevas aplicaciones de modelos de nicho ecológico en temas de biología de la distribución de las especies, pero a pesar de su amplio uso, hay pocos trabajos sobre biología estacional (destacan: Martínez-Meyer *et al.* 2004, Nakazawa *et al.* 2004, Peterson *et al.* 2005, Batalden *et al.* 2007, Suárez-Seoane *et al.* 2008, Espinosa, 2008), por lo que este trabajo representa una aportación importante a la creciente literatura que hay sobre el tema. Los trabajos mencionados, encontraron que las especies de aves migratorias estudiadas pueden realizar sus migraciones siguiendo un conjunto constante de condiciones ecológicas específicas, o bien, pueden optar por cambiar a condiciones completamente diferentes entre sus espacios de verano e invierno. El estudio de Batalden *et al.* (2007) encontró que la mariposa monarca cambia de régimen

ecológico según sus eventos reproductivos y, en murciélagos Espinosa (2008) propone que para ciertas especies polívoras, hay alternancia de nicho causada por la estacionalidad de su área de distribución.

Este enfoque apenas comienza a utilizarse en el estudio de mamíferos terrestres y murciélagos migratorios, y puede servir para aclarar dudas importantes que existen sobre la migración en estos organismos con respecto a factores temporales, geográficos y ecológicos.

Objetivos

Objetivo General

Cuantificar y caracterizar temporalmente los parámetros continuos climáticos del nicho ecológico de las poblaciones migratorias de *Tadarida brasiliensis mexicana* para analizar la continuidad o discontinuidad ecológica de los movimientos estacionales de la especie.

Objetivos Particulares

- Compilar una base de datos con registros georreferenciados para todos los meses del año de las poblaciones migratorias de *Tadarida brasiliensis mexicana*
- Evaluar los desplazamientos latitudinales de la especie con relación a las condiciones ambientales que utilizan.
- A partir de la base de datos, realizar modelos de nicho ecológico mensuales de la especie para diferentes marcos espacio-temporales
- Analizar las variables ambientales que forman parte de los nichos modelados para los diferentes meses, buscando similitudes o diferencias.
- Considerando los desplazamientos mensuales de la especie en el espacio ecológico, utilizar huellas ecológicas para valorar la interpredicción entre los valores de nicho ecológico para cada mes y observar el uso de régimen ecológico a lo largo del año.

Método

Información biológica

La base de datos se construyó como un conjunto de registros espacialmente únicos de ocurrencia de la especie; georreferidos y separados por mes de colecta. La información de ejemplares se obtuvo de colecciones científicas de museos (ej. MZFC), bases de datos colaborativas en línea (ej. GBIF, www.gbif.net) y publicaciones (ej. Genoways *et al.* 2000). Los datos sin información de latitud y longitud se georreferenciaron utilizando cartografía digital (ej. Atlas Mundial Encarta – Microsoft 1997) y gaceteros en línea (ej. <http://www.fallingrain.com>). Los datos se manejaron en forma de una base de datos relacional.

Ante la variación intraespecífica en comportamiento migratorio y la inmensa cantidad de información de colectas para esta especie fue necesario depurar la base de datos para trabajar únicamente con registros puntuales útiles que representen poblaciones migratorias dentro del total del rango de distribución de la especie. Utilizando únicamente registros de museo es difícil juzgar el comportamiento migratorio en localidades específicas y fue por ésto que se utilizaron diferentes fuentes y criterios para confirmar y poder utilizar con confianza los puntos de ocurrencia que quedaron tras depurar la base de datos.

Usando literatura científica y de divulgación, sobre todo los rangos migratorios y los marcos temporales postulados por Villa y Cockrum (1962), Cockrum (1969), Tuttle (1994, 1997, 1999) y Tuttle y Moreno (2005), se eliminaron localidades con colonias residentes dentro de la distribución reportada de la especie. Ante la ambigüedad que hay para delimitar los límites de las zonas de migración de las poblaciones móviles, se requirió indagar más sobre las particularidades de la especie en localidades específicas en aquellas zonas donde es difícil definir la naturaleza de las poblaciones de este murciélago.

Las localidades que presentaron registros de la especie para cada mes durante todo el año se eliminaron luego de una verificación secundaria, ya que hay variación en comportamiento en casi todas las colonias. Muchas de estas localidades con registros continuos en el año eran ciudades o poblados en los cuales se pudo averiguar si durante el invierno se observa la desaparición o reducción en la observación o captura de individuos de la especie. Este tipo de ambigüedades se presentó en casi la mitad de las localidades, por lo que se recurrió a todas las fuentes posibles para poder tener una base de datos completa y útil.

La verificación secundaria se corroboró mediante correspondencia con biólogos de fauna silvestre asociados a dependencias estatales de manejo forestal, fauna silvestre, cacería y pesca, rehabilitación de fauna, salud pública y educación ambiental en Estados

Unidos, además de estudiantes de diferentes universidades de México (ver agradecimientos). Otra fuente útil fue la comunicación con compañías privadas de control de plagas que se contratan frecuentemente para remover colonias de la especie de casas, negocios, escuelas y oficinas durante distintas épocas del año. Finalmente, después de un filtrado de los datos se obtuvo una base de datos para usarse en el modelado de nicho (Figura 3).

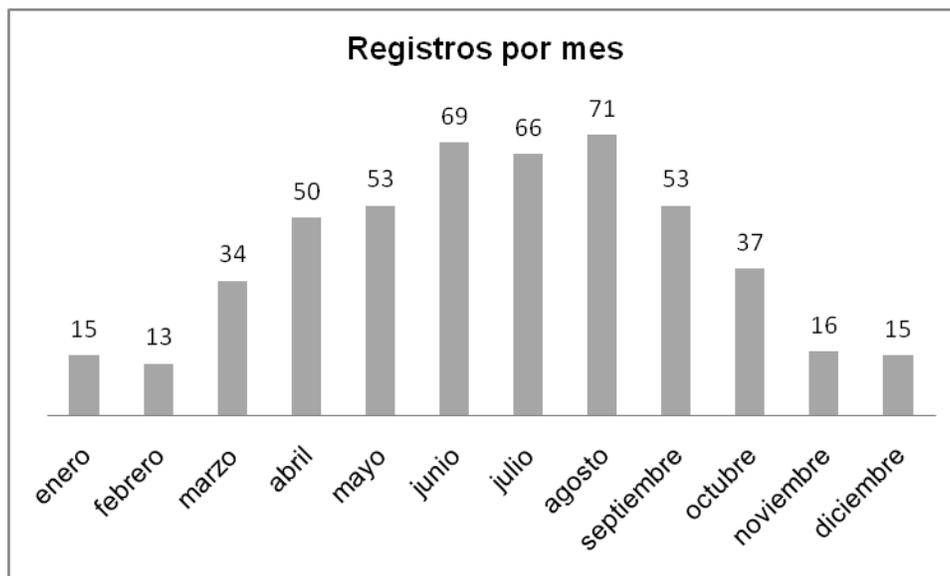


Figura 3.- Número de registros mensuales de *Tadarida brasiliensis mexicana* utilizados para el análisis final

Información geográfica

Se utilizó un juego de coberturas digitales de clima y topografía para caracterizar ecológicamente la región de estudio. La información climática que se utilizó fueron datos interpolados por el proyecto de WorldClim versión 1.4 (Hijmans *et al.* 2005) de información meteorológica de 1950 a 2000 resumida en 19 coberturas digitales (ver tabla 1). Además se incluyó información topográfica como elevación, pendiente e índice topográfico obtenidos en forma de coberturas de Hydro1K (USGS 2001). Toda la información ecológica se manejó en un sistema de información geográfica (SIG) con una resolución de aproximadamente 1 km², ó 0.01°.

Para las especies con tamaños de muestra y distribuciones reducidas, una alta dimensionalidad en la información ecológica puede llevar al sobreajuste geográfico en el modelado, y a su vez restarle poder predictivo a estas herramientas (Rojas-Soto *et al.* 2008). Existen además, correlación y redundancia entre las coberturas climáticas por lo

que recientemente se generan modelos eliminando las coberturas que no aportan información o que pueden llegar a sobreparametrizar los modelos (Chen *et al.* 2007). Para determinar las coberturas a utilizarse en este trabajo, se realiza un análisis de jackknife en el que se omiten variables solas, en pares o en tercias del conjunto inicial, para buscar asociaciones positivas con modelos predictivos de calidad para *Tadarida brasiliensis mexicana*. Se buscaba minimizar la asociación entre la inclusión o la exclusión de una variable con las tasas de errores de omisión en los modelos (Peterson y Cohoon 1999). Las variables con menor contribución y mayor redundancia se descartaron (Cuadro 1).

Nombre	Variable
<i>CLIMA</i>	
BIO1	Temperatura media anual
BIO2	Intervalo de temperatura media diurna (media mensual de [temp. máxima-temp. mínima])
BIO3	Isotermalidad (bio2/bio7)*100
BIO4	Estacionalidad de temperatura (desviación estándar *100)
BIO5	Temperatura máxima del mes más cálido
BIO6	Temperatura mínima del mes más frío
BIO7	Tango de temperatura anual (bio5-bio6)
BIO8	Temperatura media del cuarto más húmedo
BIO9	Temperatura media del cuarto más seco
BIO10	Temperatura media del cuarto más cálido
BIO11	Temperatura media del cuarto más frío
BIO12	Precipitación media anual
BIO13	Precipitación del mes más húmedo
BIO14	Precipitación del mes más seco
BIO15	Estacionalidad de precipitación (coeficiente de variación)
BIO16	Precipitación del cuarto más húmedo
BIO17	Precipitación del cuarto más seco

BIO18	Precipitación del cuarto más cálido
BIO19	Precipitación del cuarto más frío
<i>TOPOGRAFÍA</i>	
HDEM	Elevación
HTOP	Índice topográfico compuesto
HSLOPE	Pendiente

Cuadro1- Variables climáticas y topográficas, las coberturas en negritas fueron las utilizadas

Elaboración de modelos de nicho ecológico

Una vez separados los registros de manera mensual, se generaron los modelos predictivos utilizando el programa DesktopGARP y MaxEnt. El manejo de todos los modelos resultantes se realizó utilizando Sistemas de Información Geográfica (ESRI ArcView 3.3 y ArcGIS 9.3).

En DesktopGARP se ejecutaron 100 modelos para cada mes, de los cuales se seleccionaran los diez mejores ponderando los errores de omisión y comisión que el programa comete con los puntos de ocurrencia en relación a los modelos que genera (Anderson *et al.* 2003). Los diez mejores modelos de cada mes se sumaron para encontrar el grado de coincidencia entre ellos, que mejor se ajuste geográficamente a los registros puntuales de presencia del murciélago.

Se utilizó MaxEnt según la propuesta de Suárez-Seoane *et al.* (2008). Dado que cualquier suma de probabilidades debe ser 1, cada probabilidad es muy pequeña, y por eso, para una interpretación más fácil se elige como modelo de salida la probabilidad acumulativa, en la cual el valor de un pixel es la suma de las probabilidades multiplicada por cien para dar un porcentaje. Un valor alto, cercano (dependiendo de un umbral t , definido por los errores de omisión relativos de cada proceso) a 100% en un pixel específico, indica que se predice que este pixel tiene condiciones adecuadas para la especie. Los valores de regularización, que sirven para reducir el sobreajuste, fueron seleccionados automáticamente por el programa. Se utilizaron los valores por omisión recomendados para el umbral de convergencia (10^{-5}) y el número máximo de iteraciones (500) (Suárez-Seoane *et al.* 2008).

Los modelos generados por GARP se utilizaron para visualizar las predicciones geográficas, y los modelos que genera MaxEnt se utilizaron para el análisis climático de huella ecológica en Fingerprint.

Perfil Bioclimático

Se obtuvo el conjunto de valores de las condiciones ambientales presentes en las localidades de ocurrencia de la especie para realizar análisis estadísticos sobre la dimensionalidad de los parámetros y su influencia sobre la distribución de la especie. Se extrajeron los valores numéricos de cada variable presentes en cada punto geográfico, utilizando un sistema de información geográfica. Este perfil climático se puede graficar o analizar en busca de patrones para encontrar los parámetros ambientales que mejor expliquen la distribución de cada mes en el espacio ecológico, buscando qué coberturas definen las distribuciones temporales y geográficas de la especie.

Evaluación de desplazamientos en el espacio geográfico

Los posibles movimientos estacionales en dirección norte-sur se analizaron cuantificando la variación latitudinal entre los meses en los puntos de ocurrencia para buscar la continuidad geográfica y los patrones estacionales de movimiento.

Huella ecológica

Los modelos resultantes en formato ASCII se introdujeron junto con las coberturas de variables ecológicas en el programa Fingerprint para obtener matrices cuantitativas del nicho ecológico para cada mes modelado. El programa genera imágenes de cada matriz y tablas con las distancias encontradas para usarse en un análisis de disimilitud, además de una leyenda con la categorización de las variables ambientales.

Resultados

Base de datos

La base de datos compilada resultó inicialmente en un total de 7620 registros, de los cuales sólo se utilizaron 492 después de depurarla para utilizar sólo a las colonias migratorias y localidades espacialmente únicas. La compilación de datos representó 104 años de colectas (1903-2007) con datos obtenidos de 26 colecciones y literatura diversa (por ejemplo: Glass 1958, Genoways *et al.* 2000, López-González y Best 2006).

Visualización de registros - desplazamiento geográfico

La visualización de los registros de manera mensual evidenció el desplazamiento latitudinal que corresponde a los procesos migratorios de la especie. La latitud promedio por mes se grafica a continuación, marcando los procesos importantes en la historia de vida de *T. brasiliensis mexicana* (Figura 4).

Aunque se están visualizando promedios, se puede observar la continuidad y estacionalidad en el desplazamiento a lo largo del año. Un análisis de varianza entre las latitudes de los diferentes meses encontró diferencias significativas ($p < 0.01$), indicando que la distribución geográfica de las colonias migratorias de *Tadarida brasiliensis mexicana* cambia latitudinalmente a lo largo del año. Hay desplazamiento hacia el norte durante los procesos migratorios y las latitudes más altas se alcanzan durante los meses de verano más cálidos del año (Figura 4).

Se encontró un gran sesgo de muestreo y disponibilidad de información en la parte del ámbito migratorio que corresponde a los meses más fríos en invierno y sobre todo en México. Inicialmente hay muchos ejemplares; pero, provienen de pocas localidades que además son, en su mayoría, de colonias residentes y de zonas del sur del país en estados donde no hay ningún tipo de comportamiento migratorio para esta especie. En general, son relativamente escasos los registros para México. Hay menos datos puntuales espacialmente únicos

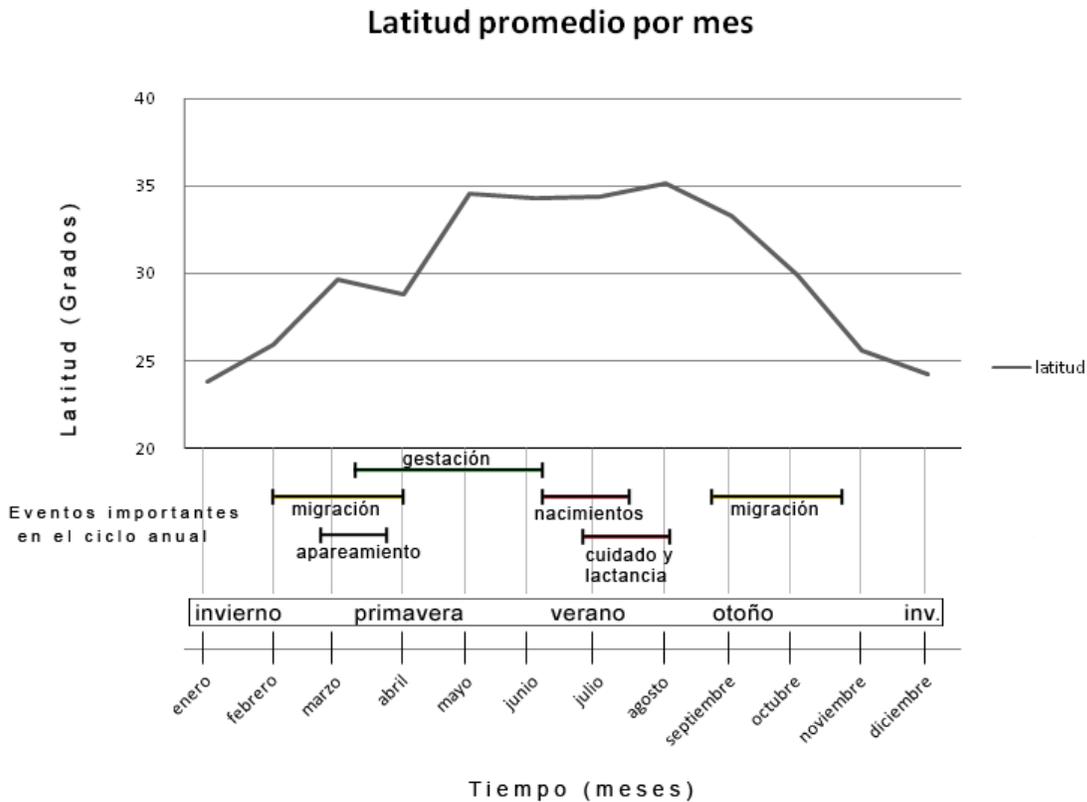


Figura 4 – Latitud promedio mensual y procesos importantes del ciclo anual de *Tadarida brasiliensis mexicana*

Modelos predictivos

Los resultados obtenidos en el análisis de jackknife sobre el porcentaje de contribución de las variables sirvieron para eliminar coberturas del estudio pero también aportan información sobre los factores que más contribuyen a modelar el nicho ecológico de la especie. Las dos variables con los mayores valores de contribución en todos los meses fueron la temperatura media del cuarto del año más frío y la precipitación del cuarto más cálido (BIO11, BIO18). A lo largo del año, éstas presentan una relación inversa que vale la pena visualizar (Figura 5). Se puede observar una tendencia estacional marcada que delimita claramente los meses de verano e invierno.

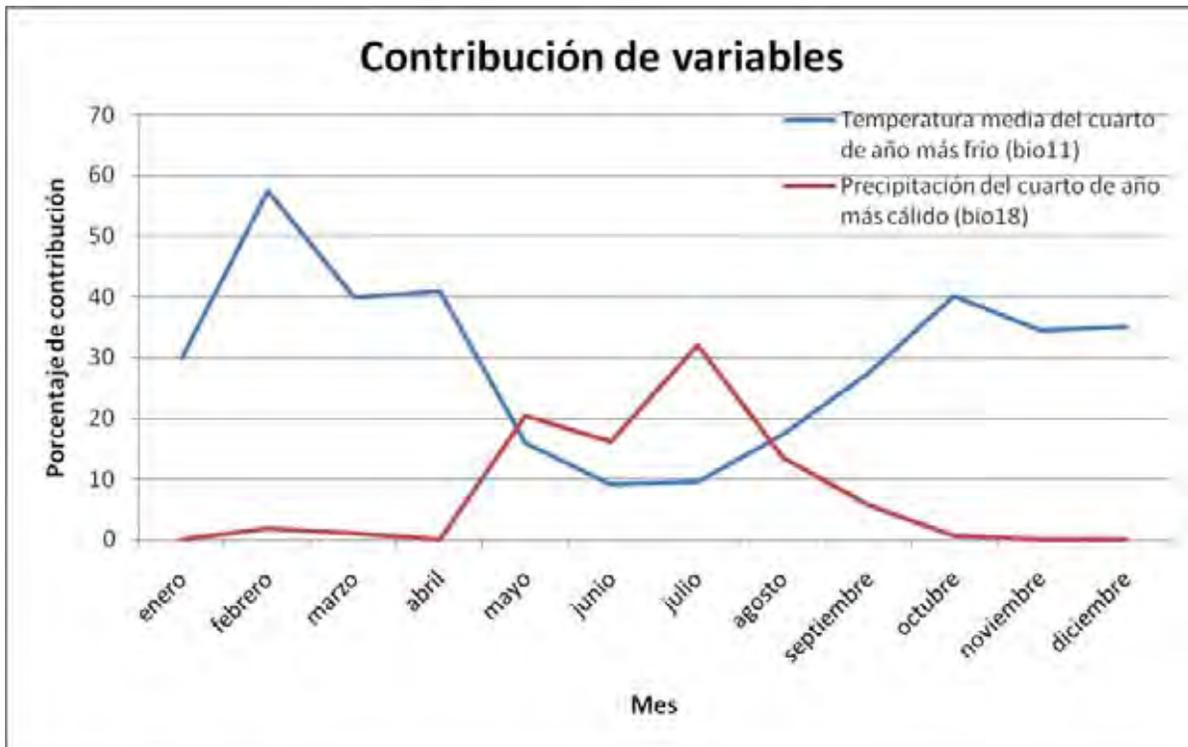


Figura 5 – Porcentajes de contribución de dos variables climáticas obtenidos en el análisis de jackknife

El perfil bioclimático obtenido se sometió a un análisis de componentes principales, con el cual se puede observar la importancia y dimensionalidad de las variables y su poder para modelar los datos. Al visualizar en un histograma (Figura 6), una vez más la variable BIO11 (temperatura media del cuarto más frío) es la que más poder de modelado tiene. Se puede ver también que entre las variables con más poder explicativo predominan las coberturas de temperatura y no las de precipitación.

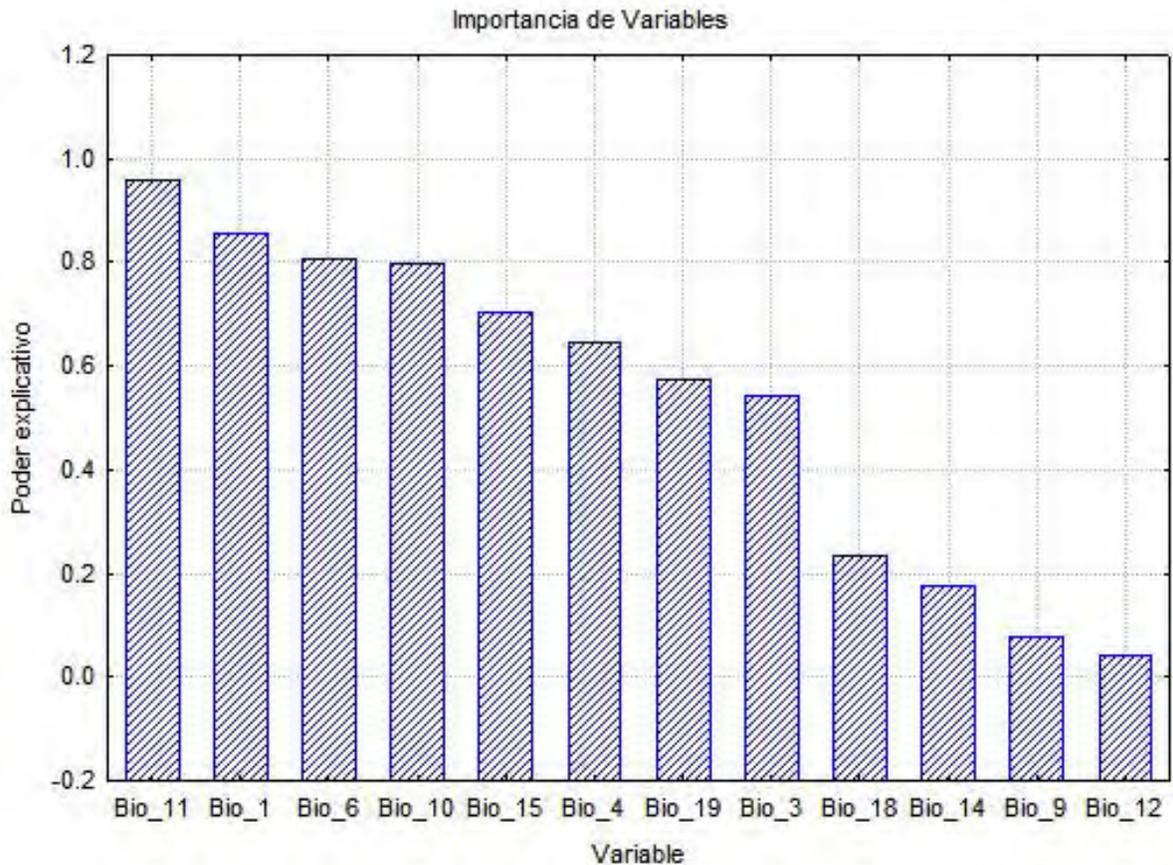


Figura 6 - Análisis de componentes principales. Perfil bioclimático

Huella Ecológica

Las matrices de nicho ecológico de cada mes se visualizan en esta “huella específica” para hacer comparaciones entre meses. El programa *Species Fingerprint* (Hanley *et al.* 2007) genera una representación visual en la cual grafica la probabilidad de encontrar una especie (a partir de las probabilidades generadas por los modelos de nicho ecológico) en diferentes niveles de valor de los valores numéricos de cada cobertura utilizada. El eje horizontal contiene cada variable ambiental y el eje vertical representa los veinte niveles de valor en los que se dividen los valores numéricos de cada factor. Se genera una leyenda en la cual los diferentes tonos de grises representan la probabilidad de encontrar a la especie en cierto nivel de valor para cada cobertura. La figura 7 ejemplifica una huella específica, detallando los ejes, la leyenda y el orden de las coberturas ecológicas que se utilizó en este trabajo.

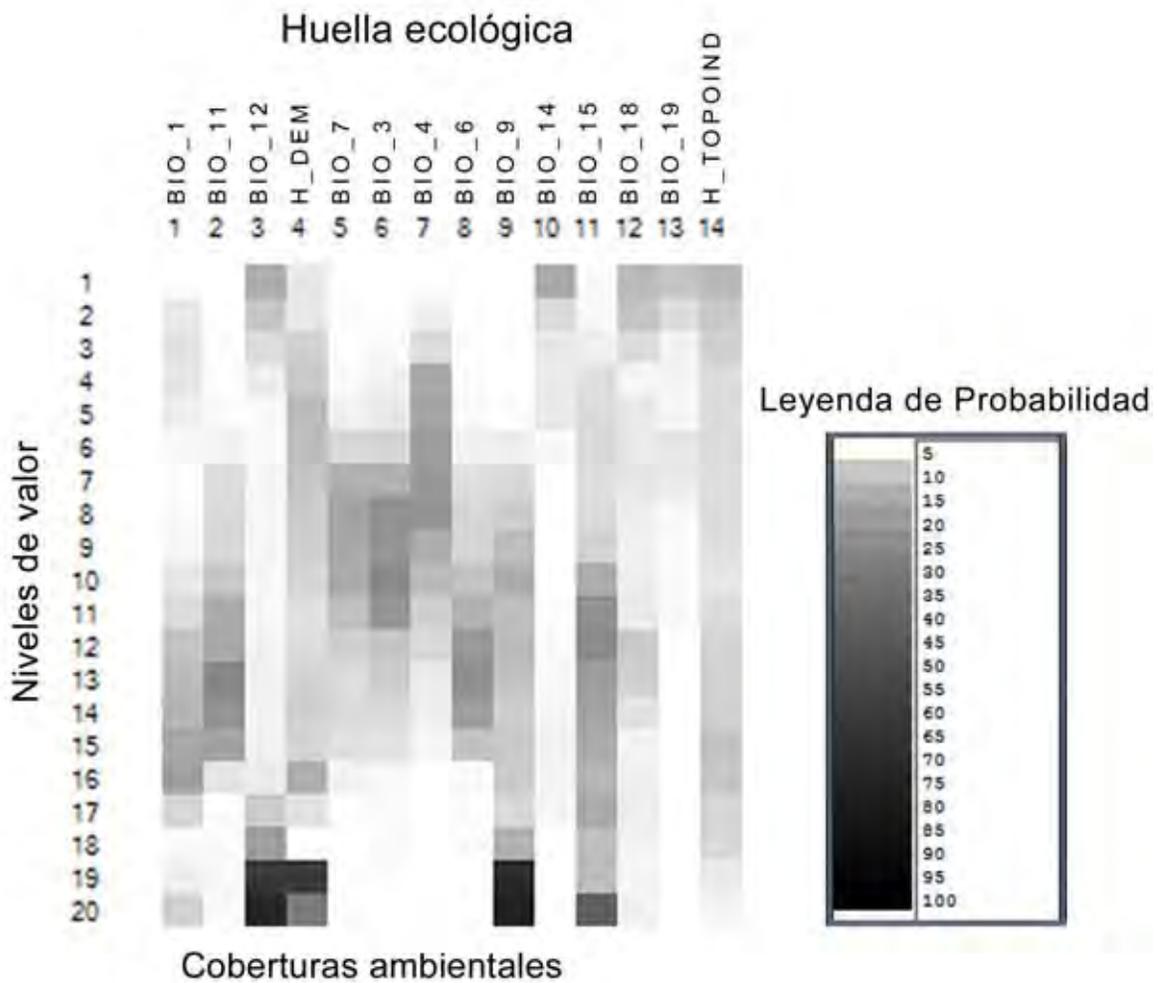


Figura 7 – Huella ecológica, ejes e interpretación

Las diferencias cuantitativas se obtienen en una matriz de disimilitud que se utilizó para generar un dendrograma (Figura 11). Observando las representaciones visuales de las matrices de nicho de cada mes se notan ciertos patrones interesantes, que fueron recalçadas con cuadrados o círculos sobre los niveles de valor de ciertas variables en los cuales es más probable encontrar a la especie en cada mes.

Se observa que para los meses de febrero, marzo, agosto y octubre hay altas probabilidades de encontrar a la especie en los niveles de valor más altos (19 y 20), que representan valores de temperatura de 30.5 a 33.1 °C (ver Anexo 2) en la variable BIO9 (ver Figura 8 o Cuadro 1), que representa valores de la temperatura media del cuarto más seco, en meses transicionales entre periodos marcados como lluvias y secas. Estos meses, a su

vez, corresponden a los tiempos de migración de primavera y otoño de la especie.

En noviembre, diciembre y enero se puede ver una alta probabilidad acumulada de encontrar a la especie en niveles de valor que corresponden a temperaturas de 26 a 29.6°C dadas por las coberturas BIO1 y BIO11, que representan la temperatura media anual y la temperatura media del cuarto más frío, respectivamente.

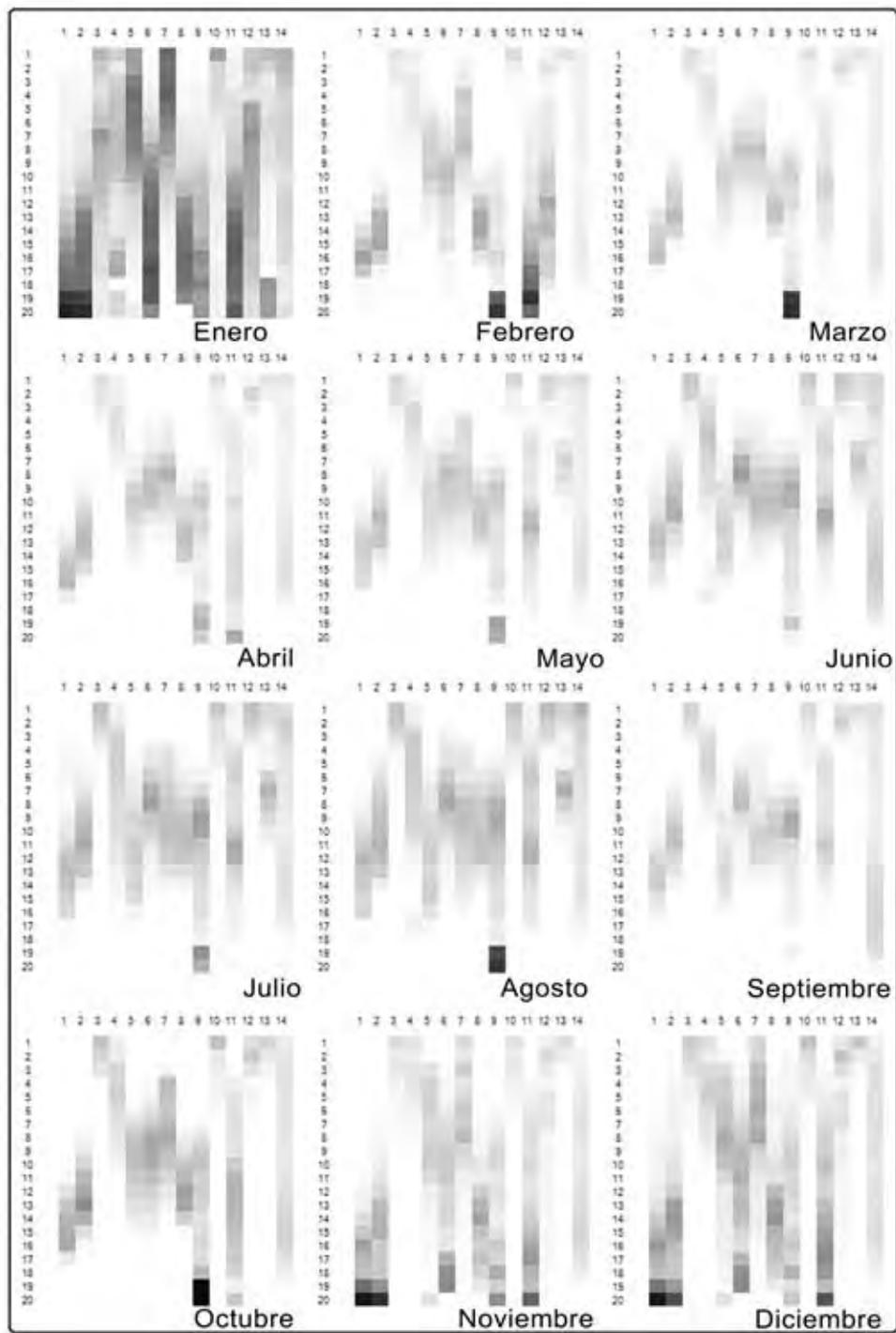


Figura 8. Huellas ecológicas mensuales generadas por Fingerprint

Mediante un análisis de conglomerados, agrupando distancias por enlace simple, se produjo el siguiente árbol de ligamiento a partir de la matriz de disimilitud generada por Species Fingerprint a partir de modelos de nicho generados por MaxEnt. Se utilizaron los modelos de MaxEnt para este análisis debido a que el programa Fingerprint se diseñó inicialmente para trabajar con las probabilidades y los formatos de salida generados por MaxEnt, aunque es posible utilizar otros modelos.

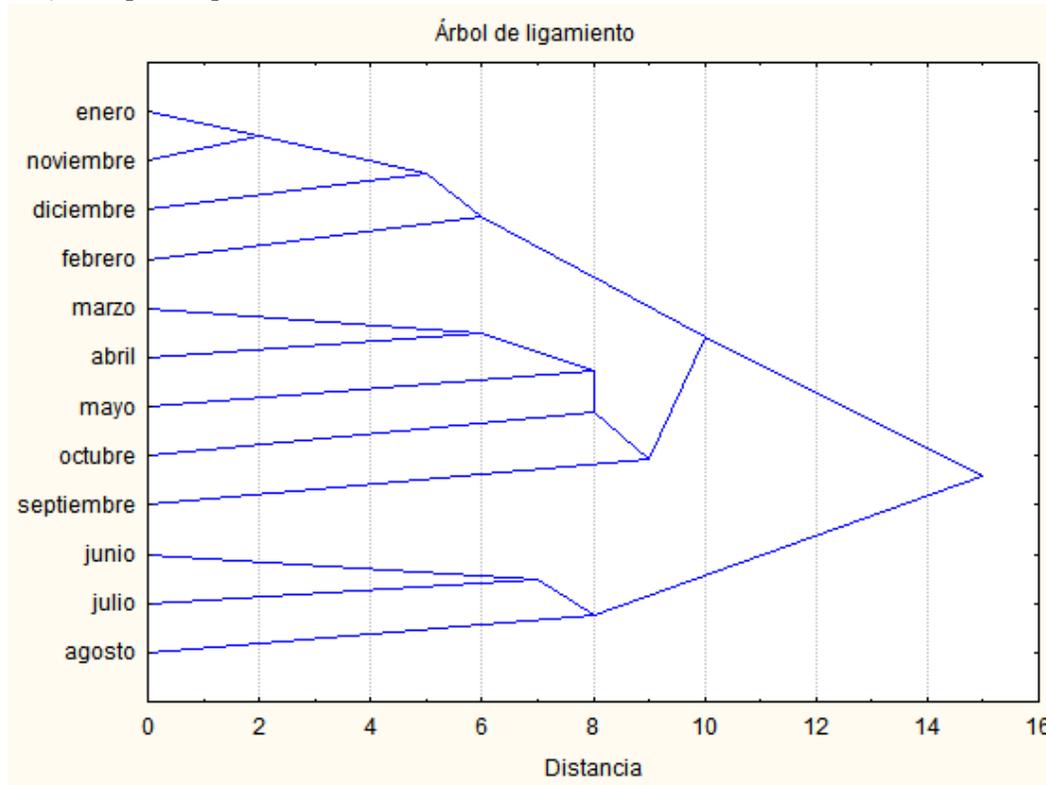


Figura 9. Análisis de conglomerados de las matrices de nichos ecológicos de cada mes modelado por MaxEnt

Se realizó una prueba de Mantel para calcular la correlación entre las matrices de disimilitud generadas para cada mes, obteniendo valores de $r = 0.8413$ indicando una alta autocorrelación, con valores significativos de t de 6.63. Los tres grupos obtenidos y rotulados como invierno, verano y transición tienen un significado biológico que se discute más adelante.

Se observa una diferencia en el régimen ecológico de la especie durante tres fases importantes dentro de su ciclo anual (Figura 9). Hay un cambio de nicho entre el verano y el invierno, y otro régimen durante los meses de transición. Los análisis sobre las variables climáticas y cómo afectan a la especie a lo largo del año revelan claramente ciertas tendencias, sobre todo con respecto a temperatura, sobre las preferencias estacionales de

nicho. Se pudo ver que para los meses más fríos del año la especie en general evita climas fríos; busca y se traslada a sitios con las temperaturas más altas posibles (superiores a 23°C), asociadas a la productividad, el alimento y la actividad. Durante los meses de verano hay otro patrón en el cual las temperaturas cálidas favorecen la energética de la etapa reproductiva, así como la alta precipitación que influye determinadamente en la abundancia del alimento (Cumming y Bernard 1997). Se ha visto que, en general, la lactancia en murciélagos termina durante el periodo de máxima abundancia de insectos, que a su vez ocurre aproximadamente un mes después del pico máximo de precipitación anual (Cumming y Bernard 1997).

Distribución potencial

Las predicciones geográficas generadas para cada mes por los modelos de nicho ecológico (GARP) evidencian el cambio en las preferencias y su posible presencia a lo largo del año (Figura 10). El desplazamiento de la amplitud geográfica es muy evidente entre el verano y el invierno. La predicción de área más amplia ocurre para los meses cálidos entre junio y agosto y, la más restringida durante noviembre, diciembre y enero. No hay interpredicción entre verano e invierno e incluso durante los meses transicionales es muy marcado el límite latitudinal. La incursión al norte está claramente restringida al periodo más cálido del año.

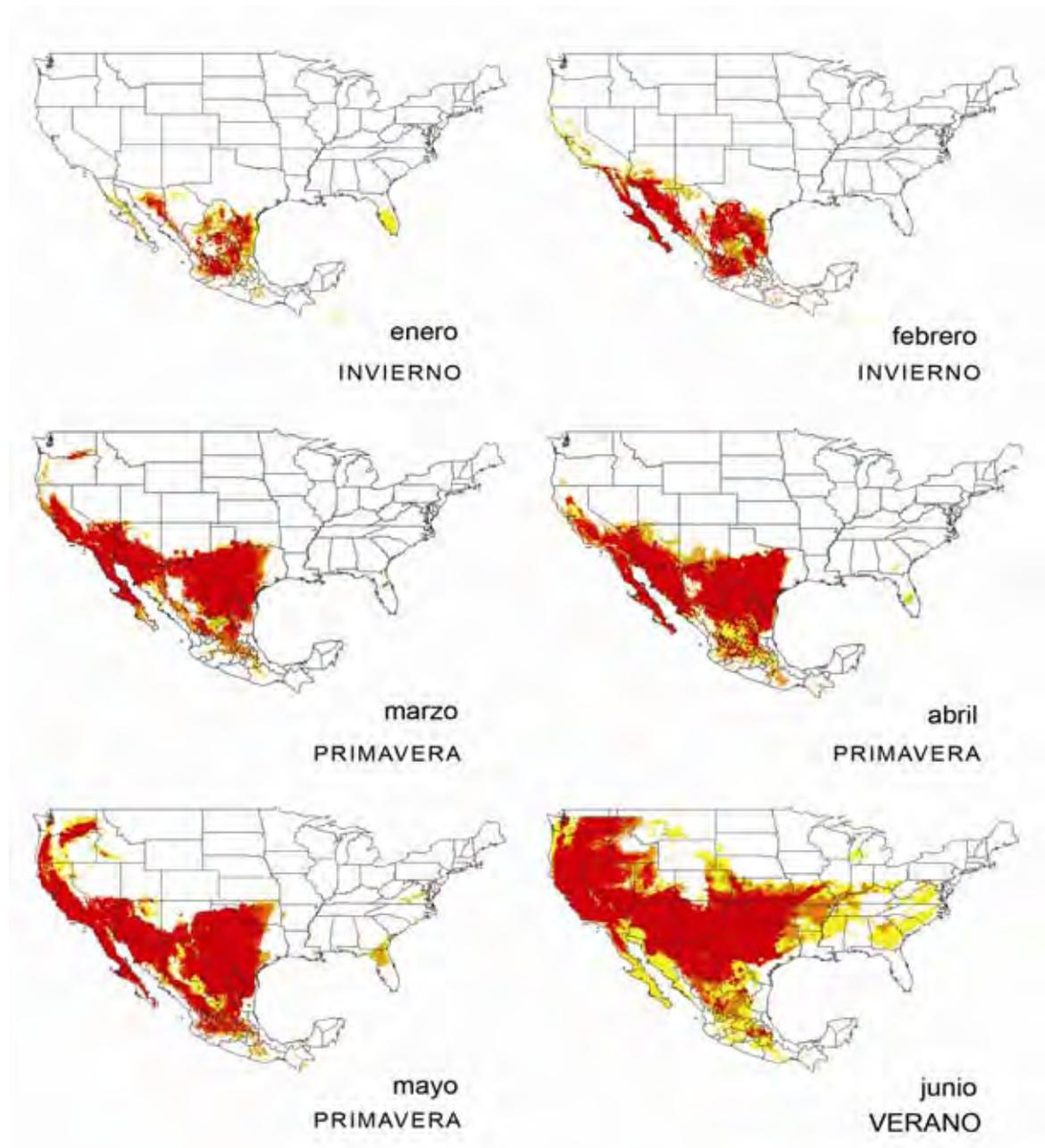


Figura 10 - Predicciones geográficas mensuales para *Tadarida brasiliensis mexicana* generadas con GARP, los tonos de gris representan el grado de coincidencia entre los diez mejores modelos generados por el algoritmo. La escala de color indica mayor coincidencia mediante tonos más oscuros. Las estaciones del año aparecen rotuladas

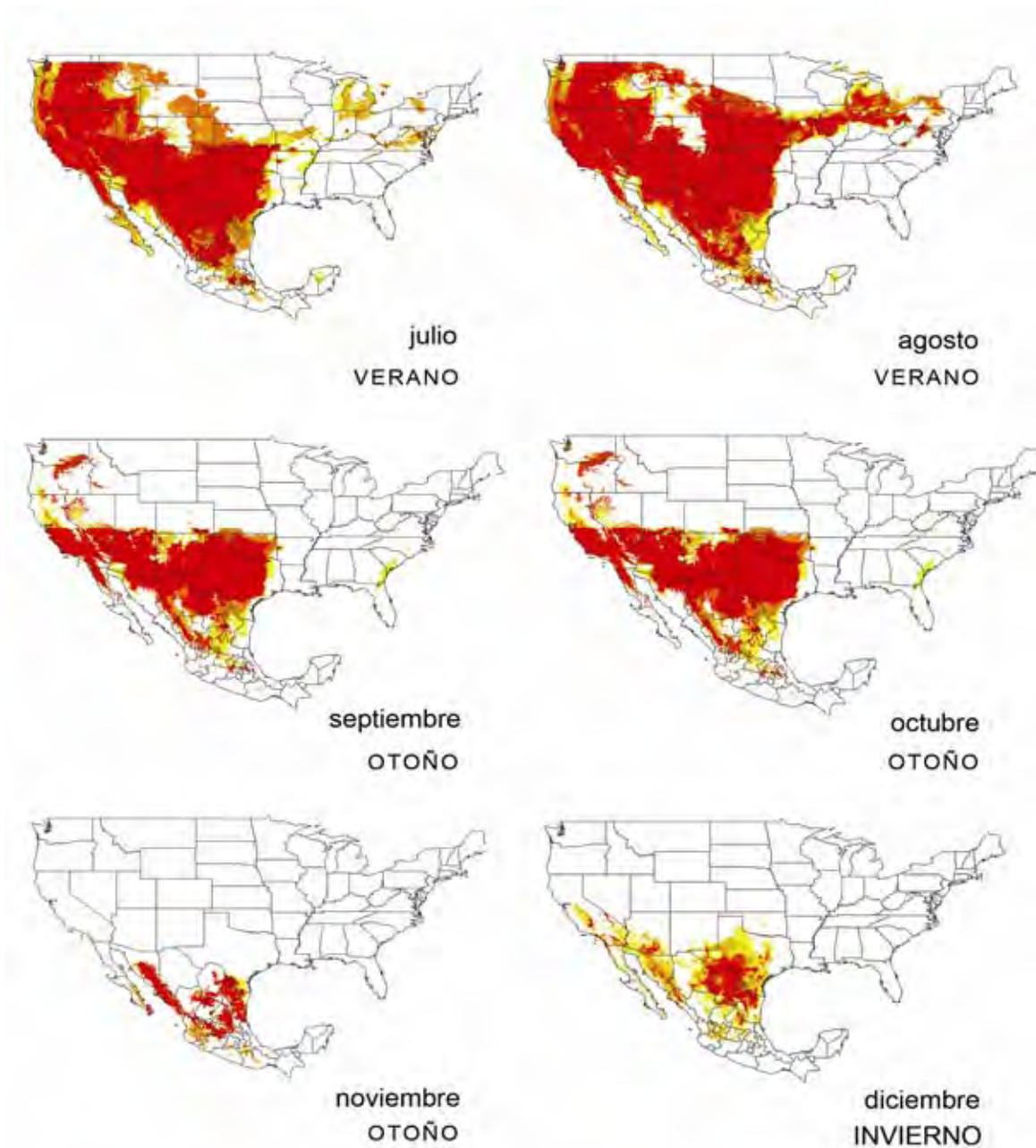


Figura 10, (Continuación) – Predicciones geográficas mensuales generadas por GARP, los tonos de gris representan el grado de coincidencia entre los diez mejores modelos generados por el algoritmo. La escala de color indica mayor coincidencia mediante tonos más oscuros. Las estaciones del año aparecen rotuladas

Se modeló a su vez la distribución potencial de la especie utilizando los registros de todo el año (Figura 11) y el resultado es muy similar a las distribuciones publicadas actualmente por diferentes autores a excepción de la falta de predicción geográfica en ambas costas tropicales de México y también el extremo sureño en el cual la distribución no llega uniformemente hasta el Istmo de Tehuantepec como se propone que se distribuye la especie en su totalidad, se predice su presencia delimitada hasta el Eje Neovolcánico y parte del estado de Guerrero.

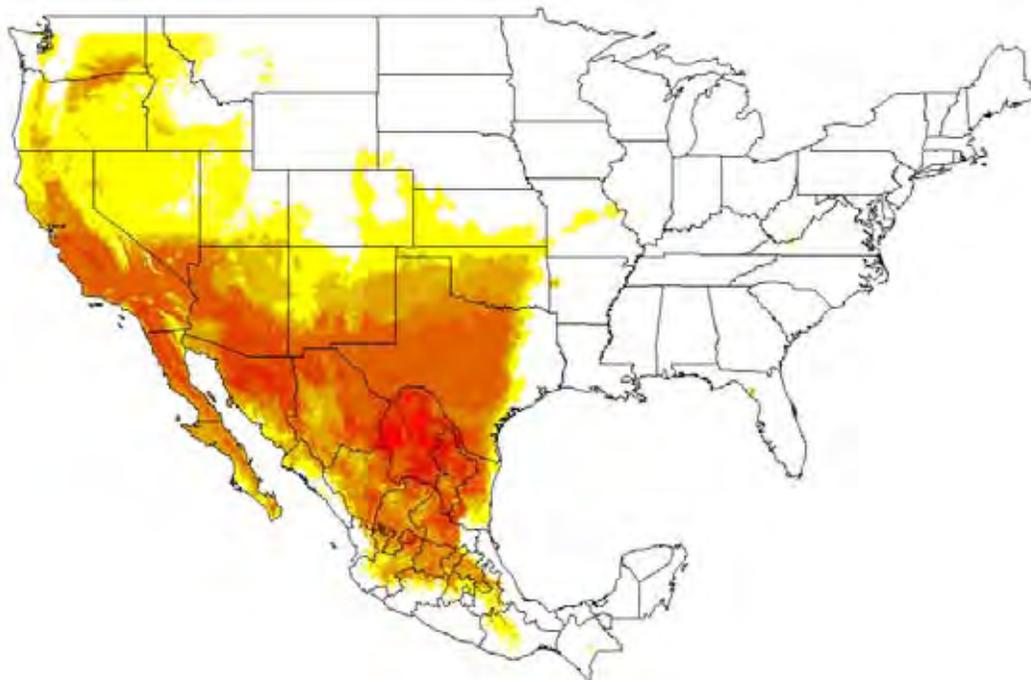


Figura 11 – Distribución potencial de *Tadarida brasiliensis mexicana*, la escala de grises indica grado de coincidencia entre los mejores modelos generados con GARP mediante tonos más oscuros para mayor coincidencia

Discusión y conclusiones

Aun en las publicaciones recientes se observa un conocimiento limitado sobre las particularidades geográficas y ecológicas del comportamiento migratorio de *Tadarida brasiliensis mexicana*, citando publicaciones de hace 40 años en promedio (ej: McCracken 2003, Russell *et al.* 2005 y Geluso 2008 citando a Christensen 1947, Glass 1958, y Villa y Cockrum 1962). En algunos estudios nuevos se ha confirmado la migración en algunas poblaciones que anteriormente se pensaban residentes sin obtener más información sobre los movimientos (ver Oliver 2000).

Los avances en métodos genéticos para estudiar migración aportan información valiosa sobre movimientos estacionales. Sin embargo, en *Tadarida brasiliensis mexicana* la estructura genética de la especie no permite hacer inferencias precisas como ha sido evidenciado en el estudio de Russell *et al.* (2005). La nueva alternativa para estudiar estos comportamientos es el costoso y laborioso trabajo con isótopos estables presentes en mudas de pelo estacionales como el realizado por Cryan (2004). La aproximación ecológica y temporal de este trabajo sirvió para aportar información útil y nueva sobre el proceso.

En este estudio se encontró una diferenciación ecológica marcada con *Tadarida brasiliensis cynocephala*, aún cuando existen zonas en donde se han encontrado híbridos morfológicos entre las dos razas geográficas en el sur de Estados Unidos en los límites geográficos publicados (Davis y Schmidly 1994). En estudios previos se encontraron diferencias de comportamiento (McCracken y Gassel 1997), genéticas (McCracken *et al.* 1994) y morfológicas (Hardisty *et al.* 1987) entre estas subespecies. En los modelos destaca marcadamente el límite oriental de la distribución de *Tadarida brasiliensis mexicana* y no se observa predicción geográfica en las zonas donde habita *Tadarida brasiliensis cynocephala*. Esto puede ser gracias al aislamiento reproductivo parcial dado por la migración (Russell y McCracken 2006).

Al modelar la distribución de la especie con todos los registros del año no se predice su presencia en las costas de México, aunque la especie se encuentra en estas zonas a manera de colonias residentes. Los climas costeros tropicales pueden tener una marcada influencia en el comportamiento migratorio de las poblaciones de *Tadarida brasiliensis mexicana*, que efectivamente existen en las costas (Cockrum 1969). Estas predicciones geográficas destacan las diferencias ecológicas entre las poblaciones migratorias y residentes, sobre todo en México. En los modelos de los meses de invierno también destaca claramente la alta probabilidad de presencia a lo largo de la Sierra Madre Occidental, que puede ser un área que conecta en parte la distribución norte-sur de la especie para individuos migrantes provenientes de los diferentes subgrupos. Los mapas generados incluyen la península de Baja California como parte del rango de invierno de la especie, en la que actualmente no se conocen poblaciones migratorias aunque existen evidencias recientes

que proponen que las poblaciones de Utah y Nevada migran al sur hacia Baja California y Baja California Sur durante el invierno (G. Oliver, P. Leitner, com. pers.).

En los mapas obtenidos se observa la interpredictividad entre los modelos generados para el periodo de maternidad en el verano comparados con los modelos del resto del año (Figura 11). El modelo de los meses de verano incluye al área predicha para el invierno pero no ocurre lo contrario, el modelo para el invierno se restringe a zonas cálidas en México, estas áreas geográficas, en las cuales además existen cuevas con las características necesarias para albergar colonias grandes de hembras reproductivas, no son utilizadas por las poblaciones móviles del murciélago. Es importante mencionar esta disyuntiva sobre el comportamiento estacional de colonias migratorias. La homogeneización en el ambiente local dentro de cuevas, indica que la preferencia no depende de las condiciones microclimáticas de las cuevas sino que depende de las condiciones de la localidad de la cueva y secundariamente del tamaño y las propiedades geomorfológicas de la misma. Independientemente de factores macroecológicos, pocas cuevas y sus alrededores reúnen las características requeridas por las colonias grandes y por tal motivo han sido usadas por miles de años (Tuttle y Moreno 2005).

Aunque se busquen temperaturas cálidas a lo largo del año, los nichos ecológicos estacionales no son iguales, no hay un seguimiento como en aves (Nakazawa *et al.* 2004), como es evidenciado por la actividad invernal en altas latitudes que tienen algunas colonias (Geluso 2008). La importancia que tiene la temperatura media del cuarto de año más frío (BIO11), posiblemente refleja la importancia que esta variable tiene sobre la actividad y abundancia de insectos (Tanaka y Tanaka 1982).

El agrupamiento que hay de los meses en los cuales se forman las colonias de maternidad refleja la importancia de la especificidad ecológica de *Tadarida brasiliensis mexicana* durante sus procesos reproductivos. La energética en el verano es muy diferente a la dinámica del resto del año. Las hembras reproductivas, sobre todo las que se encuentran lactando, incrementan su tasa de alimentación al doble o triple durante los picos reproductivos del verano (Lee y McCracken 2001). Al mes de nacidos, los juveniles comienzan sus vuelos de forrajeo nocturno, requiriendo también suficiente alimento para su rápido crecimiento (Kunz *et al.* 1995). A su vez, el resto de la colonia - incluyendo machos adultos - se encuentra acumulando grasa y energía para migrar, mantener actividad en la misma zona durante el invierno o para efectuar torpor o hibernación parcial o total (Davis y Schmidly 1994). Esta demanda energética de la colonia requiere una alta abundancia de alimento, así como un rango temporal y espacial más amplio para el forrajeo (Lee y McCracken 2001).

Este periodo del año es el único en el cual todos los miembros de la colonia presentes en las localidades de verano viven bajo el mismo régimen ecológico, fisiológico y alimentario, sujetos a un mismo conjunto de condiciones altamente favorables hasta el momento en el que comienzan los frentes fríos y ocurren los fenómenos migratorios. Durante este

tiempo se necesita una muy alta diversidad y abundancia de insectos y agua en las áreas donde se forman las grandes colonias. Al llegar el invierno estas áreas pueden desocuparse completamente o sólo parcialmente y la alta gregariedad de la especie durante el verano pierde cohesión hasta el siguiente año. Los resultados de este trabajo apoyan la hipótesis de Fleming y Eby (2005) en la cual los grupos migratorios siguen un gradiente de recursos en primavera cuando van incrementando las poblaciones de insectos temporal y latitudinalmente (Tanaka y Tanaka 1982), que coincide con los periodos de continuidad ecológica durante los movimientos de estos quirópteros.

Considerando lo anterior, es congruente que no exista una correspondencia entre el régimen ecológico de la época reproductiva, cuando se forman las maternidades, con el régimen utilizado durante el invierno y los periodos transicionales. Como se encontró en este trabajo, la especie está, efectivamente, cambiando de nicho al migrar hacia sus destinos tropicales en México y al regresar al suroeste de Estados Unidos para el nacimiento de las crías.

Tomando en cuenta la amplitud de nicho y la plasticidad ecológica para la especie a lo largo del año, no es posible explicar satisfactoriamente el comportamiento migratorio únicamente a partir de factores climáticos. Sin embargo, estos mismos factores de temperatura y precipitación son aquellos que determinan la distribución y abundancia temporal de la amplia gama de insectos de los cuales se alimenta *Tadarida brasiliensis mexicana*, sobre todo especies de dípteros y lepidópteros, que mantienen actividad en invierno (Scanlon y Petit 2008). La extensa investigación en los fenómenos migratorios y de variación poblacional estacional en insectos ha relacionado la estacionalidad ambiental con la abundancia relativa de una gran variedad de insectos (Loxdale y Lushai 1999). Son pocas las especies de insectos que pueden sobrevivir y mantener actividad durante el invierno en latitudes superiores a los 31° N en el continente americano (Taylor y Relling 1986). El movimiento geográfico que se observa en *Tadarida brasiliensis mexicana* es más bien resultado de la fuerte asociación entre la presencia de insectos y varios factores climáticos (Scanlon y Petit 2008). La ausencia de insectos al norte de los 31°N durante el invierno explica en parte la ausencia de *Tadarida brasiliensis mexicana* en este mismo periodo.

El sesgo que tiene la base de datos hacia los meses cálidos se puede explicar de varias formas. La enorme diferencia en número de registros de colonias migratorias para diferentes épocas del año puede deberse a diferentes causas que van desde la diferencia entre el esfuerzo y presupuesto de colecta entre EU y México, la diferencia en muestreo durante las condiciones atmosféricas que se presentan en el invierno, hasta la aparente ausencia de la especie en una variedad de localidades.

Además, se debe considerar la historia natural de la especie que no se congrega en colonias masivas conspicuas en el invierno. Durante los meses de invierno el rango geográfico de una misma colonia es muy amplio, ya que los migrantes provenientes de

una sola maternidad grande pueden llegar a múltiples cuevas grandes (López-González y Best 2006) muy separadas, además de los individuos que pueden llegar a hibernar en cualquier lugar disponible a lo largo de su ruta. Las ocupaciones de edificios, casas y otras estructuras por grupos muy pequeños de murciélagos dificultan el conocimiento sobre los paraderos de invierno.

Hay cierto ruido al filtrar y modelar los datos ya que las poblaciones en los extremos más norteños de la distribución presentan gran variación intrapoblacional en sus respuestas a las condiciones severas del invierno en altas latitudes. Dentro de una misma colonia se puede observar que algunos individuos pueden migrar largas distancias hacia el sur, hibernar parcial o totalmente, mantener actividad durante los meses de invierno, incluso en temperaturas bajas y con cubierta de nieve, o se reporta también que muchos individuos mueren congelados (Oliver 2000, Geluso 2008, G. Oliver, com. pers.).

Más allá de las limitaciones de los modelos predictivos y la teoría y definición de nicho, hay ciertos factores meramente bióticos que no se pueden cuantificar adecuadamente y que en cierta forma afectan el comportamiento migratorio tan complejo en *Tadarida brasiliensis mexicana*. Además de interacciones entre y dentro de poblaciones, entre sexos (Kerth *et al.* 2002), grupos de edades (Armstrong 2004), otras especies y humanos (Tuttle 1997) que no se pueden contemplar en estudios de modelos de nicho (Peterson 2001).

La migración en esta especie ocurre con un sesgo entre sexos (Davis y Schmidly 1994). Se reporta más movilidad en las hembras (Russell *et al.* 2005), asociada a procesos reproductivos mientras que una mayor proporción de los machos permanece en las zonas más tropicales de México todo el año (López-González y Best 2006). Este sesgo de sexos y edades no se puede evaluar si la base de datos de registros de captura no presenta información sobre sexo y edad (adultos-juveniles), como es el caso, en algunas colecciones. Además, este sesgo se enmascara en las capturas con el nacimiento de machos en las colonias de maternidad y su posterior desplazamiento al sur. Dada la historia natural de *Tadarida brasiliensis mexicana*, sería de gran interés realizar el mismo estudio separando los registros puntuales por sexo, ya que la presencia de maternidades y colonias de reproducción, así como el comportamiento pionero de ciertos machos (Lee y Marsh 1978, Genoways *et al.* 2000) que tiende a ser muy diferente (Fleming y Eby 2005); aunque una mayor filtración de los datos reduce la cantidad de datos disponibles para los MNE y puede restarles poder predictivo (Papes y Gaubert 2007).

Otro aspecto biológico que posiblemente influye en el comportamiento migratorio de la especie es la competencia que puede existir con ciertas especies de vencejos (Aves: Apodidae) y golondrinas (Aves: Hirundinidae), particularmente *Aeronautes saxatalis*, *Chaetura vauxi*, *Chaetura pelágica* y *Streptoprocne rutila* (Chantler 1999). Fenton (1975) menciona que los miembros de la familia Molossidae son “los vencejos del mundo de los murciélagos” y *Tadarida brasiliensis* frecuentemente comparte hábitat, perchas y alimento con estas

aves. Algunas de estas especies incluso realizan vuelos nocturnos de migración y forrajeo (Chantler 1999). La equivalencia ecológica puede llevar a una exclusión competitiva (Anderson *et al.* 2002b) Un estudio de enfoque más amplio podría aportar nueva información sobre las interacciones entre vertebrados insectívoros migratorios en Norteamérica.

Los métodos utilizados en este trabajo se pueden extrapolar a otras especies en las cuales hay comportamiento similar, y la información no esté completa. Incidentalmente, la información que existe sobre la ecología y distribución del molósid *Otomops martiensseni* en la costa oriental de África se encuentra en una situación similar a la de *Tadarida brasiliensis mexicana* (Lamb *et al.* 2008). Ambas especies son similares ecológicamente, tienen los mismos hábitos alimentarios, un sistema reproductivo similar y además realizan movimientos migratorios que aun no están bien comprendidos (Lamb *et al.* 2006). Las dos especies poseen rasgos morfológicos, fisiológicos y conductuales que son altamente favorables para efectuar viajes migratorios de larga distancia (Iriarte-Díaz *et al.* 2002, Lamb *et al.* 2006, Lamb *et al.* 2008). A pesar de los esfuerzos de investigadores locales no se han podido documentar adecuadamente los movimientos estacionales de esta especie. Al igual que con *Tadarida* se han confirmado fluctuaciones poblacionales estacionales y en estudios de marcaje se han recuperado algunos individuos, además de las ausencias periódicas en cuevas de maternidades estacionales (Lamb *et al.* 2006). Un estudio de ecología estacional podría aclarar dudas sobre los movimientos de esta especie africana.

Es probable que la subespecie sudamericana *Tadarida brasiliensis brasiliensis* en el otro extremo de la distribución, también migre largas distancias (Marques 1991), sin embargo la información sobre los movimientos en América del Sur aun se encuentra incompleta (Russell y McCracken 2006), una evaluación de la continuidad ecológica de la presencia de estos murciélagos a lo largo del año podría brindar nueva información sobre preferencias estacionales de nicho.

En México no se conoce con demasiada certeza el paradero específico ni el origen de las diferentes poblaciones migratorias, por lo que es difícil crear propuestas específicas de conservación y evaluar el riesgo en el que se encuentra la especie. Aunque ya existen esfuerzos generales por organizaciones no gubernamentales y propuestas federales para la conservación de cuevas, la falta de información es un obstáculo para la inclusión de especies migratorias en apéndices y normas de conservación. En esta especie, que migra a través de la frontera de EU-México, se debe aprovechar la agregación masiva de individuos provenientes de territorio mexicano en las colonias de maternidad de verano. Ante el uso altamente específico de pocas cuevas para las colonias de maternidad y la iniciativa de BCI (Bat Conservation International) se está asegurando la supervivencia de la especie. Existen otros factores de riesgo pero el estado de conservación no parece estar peligrando. En las nuevas plantas de energía eólica se están tomando medidas de seguridad, sobre todo por las aves que mueren en las instalaciones, además, la mortalidad de murciélagos

en estas plantas se encuentra sesgada casi completamente hacia especies arborícolas, dada su altitud de vuelo y distribución geográfica.

El uso que se le dio en este trabajo a las nuevas herramientas informáticas y datos de museos para estudiar la migración representa uno de los primeros aportes a la mastozoología usando este enfoque. Los programas de cómputo utilizados demostraron su capacidad de utilizarse en nuevas maneras, además de las nuevas maneras de interpretar sus resultados. Visualizar y caracterizar ecológicamente el movimiento migratorio en murciélagos de esta manera debe convertirse en una práctica común para el estudio de migración en cualquier vertebrado. La gran plasticidad ecológica y etológica y la amplia distribución de la especie dificultaron el proceso de selección de datos; sin embargo los criterios utilizados para depurar los datos ayudaron a aclarar dudas sobre colonias residentes y migratorias .

El resultado de este trabajo confirma la alternancia estacional de nicho ecológico en *Tadarida brasiliensis mexicana*, combinando la dicotomía de las especies que siguen un mismo nicho o cambian de régimen ecológico a lo largo del año, planteada por Nakazawa *et al.* (2004) y corroborada por Batalden *et al.* (2007). En un trabajo similar a éste, Espinosa (2008), evaluando interpredictividad y utilizando proyecciones geográficas con información climática desglosada mensualmente, también encuentra alternancia estacional de nicho ecológico en dos especies de murciélagos migratorios, asociada a cambios estacionales en su ambiente y su régimen alimentario.

La alternancia de nicho y el comportamiento migratorio se pueden explicar combinando explicaciones sobre biología reproductiva, abundancia cambiante de alimentos y respuestas etológicas diferenciales ante estos estímulos. Al trabajar solamente con una especie es difícil usar los resultados obtenidos para plantear hipótesis nuevas sobre el origen y la evolución de la migración en quirópteros. Aun hay lagunas de información sobre la migración de otras especies de murciélagos en Norteamérica que además difieren mucho entre sí por sus hábitos de percha y alimento. La información generada en este trabajo sirve de cierta forma para el planteamiento de nuevas propuestas de conservación integrales y transfronterizas que consideren la discontinuidad ecológica de los movimientos migratorios, sobre todo por la correspondencia ecológica, geográfica y temporal que hay entre el verano que la especie pasa en Estados Unidos y el invierno que la especie pasa en México.

Este tipo de método es algo muy novedoso y de gran utilidad y potencial en el estudio de la migración de diferentes organismos, el proceso de generación de modelos se debe efectuar con la mayor precisión posible. A manera de advertencia, se debe tener en cuenta que muchas decisiones del investigador pueden afectar significativamente la calidad de los modelos - se puede caer en errores y por eso es necesario entender a fondo el funcionamiento del modelado de nicho ecológico y la historia natural de la especie utilizada para tomarla en cuenta.

Literatura Citada

Alerstam, T., A. Henderström y S. Akeson. 2003. Long-distance migration: evolution and determinants. *Oikos*, 103: 247-260.

Anderson, R. P., M. Gómez-Laverde, y A. T. Peterson. 2002. Geographical distributions of spiny pocket mice in South America: insights from predictive models. *Global Ecology and Biogeography*, 11: 131-141.

Anderson, R. P., A. T. Peterson y Marcela Gomez-Laverde. 2002b. Using niche-based GIS modeling to test geographic predictions of competitive exclusion and competitive release in South American pocket mice. *Oikos*, 98: 3-16.

Anderson, R. P., D. Lew y A. T. Peterson. 2003. Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling*, 162: 211-232.

Arita, H. y B. Fenton. 1997. Flight and ecolocation in the ecology and evolution of bats. *Trends in Ecology and Evolution*, 12: 53-58.

Arita, H. y J. Ortega. 2005. Orden Chiroptera. En G. Ceballos, y G. Oliva (Eds.), *Los Mamíferos Silvestres de México*. Mexico D.F.: Fondo de Cultura Económica.

Armstrong, A. I. 2004. *The temporal and spatial distribution of bats in Southeast Missouri*. Cape Girardeau, Missouri: Tesis.

Avila-Flores, R. y M. B. Fenton. 2005. Use of spatial features by foraging insectivorous bats in a large urban landscape. *Journal of Mammalogy*, 86 (6): 1193-1204.

Banks, W. E., F. D'Errico, A. T. Peterson, M. Vanhaeren, M. Kageyama, P. Sepulchre, G. Ramstein, A. Jost y D. Lunt. 2008. Human ecological niches and ranges during the LGM in Europe derived from an application of eco-cultural niche modeling. *Journal of Archaeological Science*, 35: 481-491.

Batalden, R. V., K. Oberhauser y A.T. Peterson. 2007. Ecological Niches in Sequential Generations of Eastern North American Monarch Butterflies (Lepidoptera: Danaidae): The Ecology of Migration and Likely Climate Change Implications. *Environmental Entomology*, 36 (6):1365-1376.

Berger, J. 2004. Essay: The Last Mile: How to Sustain Long-Distance Migration in Mammals. *Conservation Biology*, 18 (2): 320-331.

Best, L. T. y K.N. Geluso. 2003. Summer foraging range of Mexican free-tailed bats (*Tadarida brasiliensis mexicana*) from Carlsbad Cavern, New Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 48 (4): 590-596.

Betke, M., D. E. Hirsh, N. C. Makris, G. F. McCracken, M. Procopio, N. I. Hrsitov, S. Tang, A. Bagchi, J. Reichard, J. Horn, S. Crampton, C. Cleveland, y T. Kunz. 2008. Thermal Imaging reveals significantly smaller Brazilian free-tailed bat colonies than previously estimated. *Journal of Mammalogy*, 89 (1): 18-24.

- Bogan, M. A. 2000. *Western Bats and Mining*. Southern Illinois University, Office of Surface Mining and Coal Research Center . Alton, Il: U.S. Department of Interior
- Brigham, M. R., M. J. Vonhof y R. Barclay. 1997. Roosting behavior and roost-site preferences of forest-dwelling California bats (*Myotis californicus*). *Journal of Mammalogy*, 78 (4): 1231-1239.
- Brunet-Rossinni, A. K. y S. N. Austad. 2004. Ageing Studies on Bats: A Review. *Biogerontology*, 5 (4): 211-222.
- Chantler, P. 1999. Family Apodidae (Swifts). En: J. del Hoyo, A. Elliot, J. E. Sargatal, J. del hoyo. A. Elliot, y J. Sargatal (Edits.), *Handbook of the Birds of the World (Barn-owls to Hummingbirds)* (Vol. 5, págs. 388-415). Barcelona: Lynx Editions.
- Chase, J. M., y M. A. Leibold. 2003. Comparing Classical and Contemporary Niche Theory. En *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches* (págs. 51-59). Chicago, Il: University of Chicago Press.
- Chen, P., E. O. Wiley y K. M. Mcnyset. 2007. Ecological niche modeling as a predictive tool: silver and bighead carps in North America. *Biological Invasions*, 9: 43-51.
- Christensen, E. 1947. Migration or Hibernation of *Tadarida mexicana*. *Journal of Mammalogy*, 28: 59-60.
- Clark, D. J., A. Lollar y D. F. Cowman. 1996. Dead and dying Brazilian free-tailed bats (*Tadarida brasiliensis*) from Texas: Rabies and pesticide exposure. *Southwestern Naturalist*, 41 (3): 275-278.
- Cockrum, E. L. (1969). Migration in the guano bat, *Tadarida brasiliensis*. En: J. K. Jones (Ed.), *Contributions in mammalogy: A volume honoring Professor E. Raymond Hall* (Vol. 51, págs. 303-336). Miscellaneous Publications of the University of Kansas, Museum of Natural History.
- Contreras, R., I. Luna Vega y J. J. Morrone. 2001. Conceptos Biogeográficos. *Elementos: Ciencia y Cultura*, 41 (8): 33-37.
- Cryan, P. M. 2003. Seasonal distribution of migratory tree bats (*Lasiurus* and *Lasionycteris*) in North America. *Journal of Mammalogy*, 84 (2): 579-593.
- Cryan, P. M., M. A. Bogan, R. O. Rye, G. P. Landis y C. L. Kester. 2004. Stable Hydrogen isotope analysis of bat hair as evidence for seasonal molt and long-distance migration. *Journal of Mammalogy*, 85 (5): 995-1001.
- Cumming, G. S. y R. T Bernard. 1997. Rainfall, food abundance and timing of parturition in African bats. *Oecologia*, 111: 309-317.
- Davis, W. B. y D. J. Schmidly. 1994. *The Mammals of Texas - Online Edition*. (Texas Parks and Wildlife Department-TTU) Obtenido de www.nsr1.ttu.edu/tmot1/default.html
- Elith, J., S. Ferrier, F. Huettmann y J. Leathwick. 2005. The evaluation strip: A new and robust method for plotting predicted responses from species distribution models. *Ecological Modelling*, 186: 280-289.

- Espinosa, L.A. 2008. *Análisis de los nichos ecológicos estacionales de murciélagos migratorios*. Tesis de Maestría, Instituto de Biología. UNAM. México.
- Favre, L., F. Balloux, J. Goudet y N. Perrin. 1997. Female-biased dispersal in the monogamous mammal *Crocidura russula*: evidence from field data and microsatellite patterns. *Proceedings of the Royal Society. Lond. Biological Sciences*, 264 (1378): 127-132.
- Federico, P., T. G. Hallam, G. F. McCracken, S. T. Purucker, W. E. Grant, A.N. Correa-Sandoval, J.K. Westbrook, R.A. Medellín, C.J. Cleveland, C.G. Sansone, J.D. Lopez, M. Betke, A. Moreno-Valdez y T.H. Kunz. 2008. Brazilian free-tailed bats as insect pest regulators in transgenic and conventional cotton crops. *Ecological Applications*, 18 (4): 826-837.
- Fenton, B. 1975. Acuity of Echolocation in *Collocalia hirundinacea* (Aves: Apodidae), with Comments on the Distributions of Echolocating Swiftlets and Molossid Bats. *Biotropica*, 7 (1): 1-7.
- Fleming, T. H. y P. Eby. 2005. Ecology of Bat Migration. En: T. H. Kunz, y M. B. Fenton, *Bat Ecology*. 156-197: University of Chicago Press.
- Geluso, K. N., J. S. Altenbach y D.E. Wilson. 1976. Bat Mortality: Pesticide Poisoning and Migratory Stress. *Science, New Series*, 194 (4261): 184-186.
- Geluso, K. 2008. Winter activity of Brazilian free-tailed bats (*Tadarida brasiliensis*) at Carlsbad Cavern, New Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 53 (2): 243-272.
- Genoways, H. H., P. W. Freeman y C. Grell. 2000. Extralimital records of the Mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis mexicana*) in the central United States and their biological significance. *Transactions of the Nebraska Academy of Sciences*, 26: 85-96.
- Glass, B. P. 1958. Returns of Mexican Freetail Bats Banded in Oklahoma. *Journal of Mammalogy*, 39 (3): 435-437.
- Glass, B. P. 1982. Seasonal Movements of Mexican Freetail Bats *Tadarida brasiliensis mexicana* Banded in the Great Plains. *Southwestern Naturalist*, 27 (2): 127-133.
- Greenhall, A. M. y S. C. Frantz. 1994. *Prevention and Control of Wildlife Damage*. University of Nebraska, Lincoln, Nebraska.
- Grinnell, J. 1917. Field tests of theories concerning distributional control. *American Naturalist*, 51: 115-128.
- Hack, M. A. y D. I. Rubenstein. 2001. Migration. En: *Encyclopedia of Biodiversity, Volumen 4* (págs. 221-233). Academic Press.
- Hanley, R. S., A. P. Kirilenko y S. Chatzimanolis. 2007. Ecological Fingerprinting as Data Visualization: Phyloclimatic Patterns within a Group of South American Beetles. *Proceedings of the third IASTED International Conference on Environmental Modelling and Simulation EMS*, (págs. 20-24). Honolulu, Hawaii.
- Hardisty, R. M., W.Caire y E. K. Lacy. 1987. *Tadarida brasiliensis* (Chiroptera:

Molossidae) from Southeastern Oklahoma. *Proceedings of the Oklahoma Academy of Science*, 67: 77-79.

Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones y A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25: 1965-1978.

Hobson, K. A. 1999. Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. *Oecologia*, 120 (3): 314-326.

Holland, R. A., M. Wikelski y D. S. Wilcove. 2006. How and Why Do Insects Migrate? *Science*, 313: 794-796.

Hutchinson, G. E. 1957. Concluding Remarks. *Ecology*, 22: 415-427.

Hutchinson, G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist*, 93: 145-159.

Hutson, A. M. 2002. A feasibility study on additional bats agreements under CMS. *Conservation of Migratory Species/United Nations Environment Programme Report*. Glasgow.

Iriarte-Díaz, J., F. F. Novoa y M. Canals. 2002. Biomechanic consequences of differences in wing morphology between *Tadarida brasiliensis* and *Myotis chiloensis*. *Acta Theriologica*, 47 (2): 193-200.

Keeley, A. T. y B. W. Keeley. 2004. The mating system of *Tadarida brasiliensis* (Chiroptera: Molossidae) in a large highway bridge colony. *Journal of Mammalogy*, 85 (1): 113-119.

Kennedy, J. S. 1985. Migration, behavioural and ecological. En: M. A. Rankin (Ed.), *Migration: Mechanisms and Adaptive Significance* (Vol. 27, págs. 5-26). Contributions in Marine Science.

Kerth, G., F. Mayer y F. Petit. 2002. Extreme sex-biased dispersal in the communally breeding, nonmigratory Bechstein's bat (*Myotis bechsteinii*). *Molecular Ecology*, 11: 1491-1498.

Kunz, T. H., J. O. Whitaker y M. D. Wadanoli. 1995. Dietary energetics of the insectivorous Mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis*) during pregnancy and lactation. *Oecologia*, 101 (4): 407-415.

Lamb, J. M., E. H. Abdel-Rahman, T. Ralph, B. Fenton, A. Naidoo, E. Richardson, C. Denys, T. Naidoo, W. Buccas, H. Kajee, N. Hoosen, D. Mallett y P. Taylor. 2006. Phylogeography of southern and northeastern African populations of *Otomops martiensseni* (Chiroptera: Molossidae). *Durban Museum Novitates*, 31: 42-53.

Lamb, J. M., T. M. Ralph, S.M. Goodman, W. Bogdanowicz, J. Fahr, M. Gajewska, P. Bates, J. Eger, P. Benda y P. Taylor. 2008. Phylogeography and predicted distribution of African-Arabian and Malagasy populations of giant mastiff bats, *Otomops* spp. (Chiroptera: Molossidae). *Acta Chiropterologica*, 10 (1): 21-40.

Lee, D. S. y C. Marsh. 1978. Range Expansion of the Brazilian Free-tailed Bat into

North Carolina. *American Midland Naturalist*, 100 (1): 240-241.

Lee, Y.-F. y G. F. McCracken. 2001. Timing and Variation in the Emergence and Return of Mexican Free-tailed bats, *Tadarida brasiliensis mexicana*. *Zoological Studies*, 40 (4): 309-316.

López-González, C. y T. L. Best. 2006. Current status of wintering sites of Mexican free-tailed bats *Tadarida brasiliensis mexicana* (Chiroptera: Molossidae) from Carlsbad Cavern, New Mexico. *Vertebrata Mexicana*, 18: 13-22.

Loxdale, H. D. y G. Lushai. 1999. Slaves of the Environment: The Movement of Herbivorous Insects in Relation to Their Ecology and Genotype. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 354 (1388): 1479-1495.

Marques, R. V. 1991. *Ciclo reprodutivo e aspectos do comportamento de Tadarida brasiliensis brasiliensis (I. Geoffroy, 1824) - Chiroptera, Molossidae - em ambiente urbano na região de Porto Alegre, RS, Brasil*. M.S. Thesis, Pontifícia Universidade Católica do RS, Porto Alegre.

Martínez-Meyer, E., A.T. Peterson y A.G. Navarro-Sigüenza. 2004. Evolution of seasonal ecological niches in the Passerina buntings (Aves: Cardinalidae). *Proceedings of the Royal Society*, 271 (1544): 1151-1157.

McCracken, G. F. 2003. Estimates of population sizes in summer colonies of Brazilian free-tailed bats (*Tadarida brasiliensis*). En T. J. O'Shea, y M. A. Bogan (Eds.), *Monitoring trends in bat populations of the U.S. and territories: problems and prospects* (págs. 21-30). United States Geological Survey, Biological Resources Discipline.

McCracken, G. F. y M. F. Gassel. 1997. Genetic Structure in Migratory and Non-migratory Populations of Brazilian Free-Tailed Bats. *Journal of Mammalogy*, 78 (2): 348-357.

McCracken, G. F., M. K. McCracken y A.T. Vawter. 1994. Genetic Structure in Migratory Populations of the Bat *Tadarida brasiliensis mexicana*. *Journal of Mammalogy*, 75 (2): 500-514.

McWilliams, L. A. 2005. Variation in the diet of the Mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis mexicana*). *Journal of Mammalogy*, 86 (3): 599-605.

Nakazawa, Y., A. T. Peterson, E. Martínez-Meyer y A.G. Navarro-Sigüenza. 2004. Seasonal niches of Nearctic-Neotropical migratory birds: Implications for the evolution of migration. *The Auk*, 121 (2): 610-618.

Neigel, J. E. 1997. A comparison of alternative strategies for estimating gene flow from genetic markers. *Annual Review of Ecological Systems*, 28: 105-128.

Neuweiler, G. 2000. *The Biology of Bats*. New York: Oxford University Press.

Oliver, G. V. 2000. *Report: The Bats of Utah*. Salt Lake City, Utah: Utah Division of Wildlife Resources.

Papes, M. y P. Gaubert. 2007. Modelling ecological niches from low numbers of occurrences: assessment of the conservation status of poorly known viverrids (Mammalia,

Carnivora) across two continents. *Diversity and Distributions*, 13: 890-902.

Pearce, J. L. y M.S. Boyce. 2006. Modelling distribution and abundance with presence-only data. *Journal of Applied Ecology*, 43: 405-412.

Peterson, A. T. 2001. Predicting Species' Geographic Distributions Based on Ecological Niche Modelling. *The Condor*, 103: 599-605.

Peterson, A. T. 2006. Ecologic Niche Modeling and Spatial Patterns of Disease Transmission. *Emerging Infectious Diseases*, 12 (12): 1822-1826.

Peterson, A. T. y K.P. Cohoon. 1999. Sensitivity of distributional prediction algorithms to geographic data completeness. *Ecological Modelling*, 117: 159-164.

Peterson, A. T., C. Martínez-Campos, Y. Nakazawa y E. Martínez-Meyer. 2005. Time-specific ecological niche modeling predicts spatial dynamics of vector insects and human dengue cases. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 99: 647-655.

Phillips, S. J., R. P. Anderson y R.E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190: 231-259.

Phillips, S. J., M. Dudík y R.E. Schapire. 2004. A maximum entropy approach to species distribution modelling. En *Proceedings of the 21st International Conference on Machine Learning* (págs. 655-662). New York: ACM Press.

Pulido, F. 2007. The Genetics and Evolution of Avian Migration. *BioScience*, 57 (2): 165-174.

Pulido, F., P. Berthold y A.J. Noordwijk. 1996. Frequency of migrants and migratory activity are genetically correlated in a bird population: evolutionary implications. *Proceedings of the National Academy of Science*, 93: 14642-14647.

Quinn, T. P., M. J. Unwin y M.T. Kinnison. 2000. Evolution of temporal isolation in the wild: genetic divergence in timing of migration and breeding by introduced chinook salmon populations. *Evolution*, 54: 1372 -1385.

Ramenofsky, M. y J.C. Wingfield. 2006. Behavioral and physiological con[FB02?]icts in migrants: the transition between migration and breeding. *Journal of Ornithology*, 147: 135-145.

Ratcliffe, J. M. y J.H. Fullard. 2005. The adaptive function of tiger moth clicks against echolocating bats: an experimental and synthetic approach. *The Journal of Experimental Biology*, 208: 4689-4698.

Rojas-Martinez, A., A. Valiente-Banuet, M.C. Arizmendi, A. Alcantara-Eguren y H. Arita. 1999. Seasonal Distribution of the Long-Nosed Bat (*Leptonycteris curasoae*) in North America: Does a Generalized Migration Pattern Really Exist? *Journal of Biogeography*, 26 (5): 1065-1077.

Rojas-Soto, O. R., E. Martínez-Meyer, A.G. Navarro-Sigüenza, A. Oliveras de Ita, H. Gómez de Silva y A.T. Peterson. 2008. Modeling distributions of disjunct populations of the Sierra Madre Sparrow. *Journal of Field Ornithology*, 79 (3): 245-253.

Russell, A. L. y G. F. McCracken. 2006. Population Genetic Structure of Very Large Populations: The Brazilian Free-Tailed Bat, *Tadarida brasiliensis*. En: A. Zubaid, G. F. McCracken, y T. H. Kunz, *Functional and Evolutionary Ecology of Bats* (págs. 227-247). Oxford University Press.

Russell, A. L., R.A. Medellín y G. McCracken. 2005. Genetic variation and migration in the Mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis mexicana*). *Molecular Ecology*, 2207-2222.

Scanlon, A. T. y S. Petit. 2008. Biomass and biodiversity of nocturnal aerial insects in an Adelaide City park and implications for bats (Microchiroptera). *Urban Ecosystems*, 11: 91-106.

Steece, R., y Altenbach, S. (1989). Prevalence of rabies specific antibodies in the Mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis mexicana*) at lava cave, New Mexico. *Journal of Wildlife Diseases* (25), 490-496.

Stenseth, N. C. y W. Z. Lidicker. 2001. The study of dispersal - A conceptual guide. En: *Animal dispersal: small mammals as a model* (págs. 5-16). Chapman y Hall.

Stockwell, D., y Peters, D. (1999). The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science*, 13 (2), 143-158.

Strelkov, P. P. (1969). Migratory and stationary bats (Chiroptera) of the European part of the Soviet Union. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 14, 393-439.

Studier, E. H. (2005). Studies on the mechanisms of ammonia tolerance of the guano bat. *Journal of Experimental Zoology*, 163 (1), 79-85.

Suárez-Seoane, S., García de la Morena, E., Morales Prieto, M. B., Osborne, P. E., y de Juana, E. (2008). Maximum entropy niche-based modelling of seasonal changes in little bustard (*Tetrax tetrax*) distribution. *Ecological Modelling*, 219 (1-2), 17-29.

Tanaka, L. K., y Tanaka, S. K. (1982). Rainfall and Seasonal Changes in Arthropod Abundance on a Tropical Oceanic Island. *Biotropica*, 14 (2), 114-123.

Taylor, R. A. y Reling, D. (1986). Preferred wind direction of long-distance leafhopper (*Empoasca fabae*) migrants and its relevance to the return migration of small insects. *Journal of Animal Ecology*, 55: 1103-1114.

Tomlinson, D. 2005. *Bats and Migration*. (B. W. Florida, Editor) Obtenido de www.batworld.org

Tuttle, M. D. 1994. The lives of Mexican free-tailed bats. *BATS*, 12: 6-14.

Tuttle, M. D. 1997. *America's Neighborhood Bats*. University of Texas Press.

Tuttle, M. D. 1999. Former Home of More than a Million Endangered Indiana Bats Protected. *Bats*, 17 (3): 8-9.

Tuttle, M. D. 2002. *Texas Bats*. (A. Keeley, Ed.) Austin, Texas: University of Texas Press.

- Tuttle, M. D. y A. Moreno. 2005. *Murciélagos Cavernícolas del Norte de México: Su Importancia y Problemas de Conservación*. Austin, TX: Bat Conservation International.
- Twente, J. W. 1956. Ecological Observations on a Colony of *Tadarida mexicana*. *Journal of Mammalogy*, 37 (1): 42-47.
- USGS. 2001. *U.S. geological survey HYDRO1k Elevation Derivative Database*. Obtenido de U.S. geological survey: <http://edcdaac.usgs.gov/gtopo30/hydro/>
- Valiente-Banuet, A., M.C. Arizmendi, A. Rojas-Martinez y L. Dominguez-Canseco. 1996. Ecological Relationships between Columnar Cacti and Nectar-Feeding Bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 12 (1): 103-119.
- Villa-R., B. y E.L. Cockrum. 1962. Migration in the guano bat *Tadarida brasiliensis mexicana* (Saussure). *Journal of Mammalogy*, 43 (1): 43-64.
- Wiley, E. O., K.M. McNyset, A.T. Peterson, C.R. Robins y A.M. Stewart. 2003. Niche Modeling and Geographic Range Predictions in the Marine Environment Using a Machine-learning Algorithm. *Oceanography*, 10 (3): 120-127.
- Wilkinson, G. S. y T.H. Fleming. 1996. Migration and evolution of lesser long-nosed bats *Leptonycteris curasoae*, inferred from mitochondrial DNA. *Molecular Ecology*, 5: 329-339.
- Williams, L. M. y M.C. Brittingham. 2006. *A Homeowner's Guide to Northeastern Bats and Bat Problems*. University Park: Pennsylvania State University.
- Zink, R. M. 2002. Towards a framework for understanding the evolution of avian migration. *Journal of Avian Biology*, 33: 433-436.

Anexos

Cuadro2 – Niveles de valor generados por Fingerprint a partir de las coberturas ambientales utilizadas. Las columnas Bio1 a Bio11 representan valores de temperatura en °C o coeficientes, las columnas Bio12 a Bio19 representan valores de precipitación en milímetros o coeficientes, la columna H_Dem representa elevación en metros, y H_Topind es el índice topográfico compuesto.

Nivel de valor	Bio1	Bio3	Bio4	Bio6	Bio7	Bio9	Bio11
1	-9.8	2.2	20.6	-24.9	7.9	-15	-15.8
2	-7.726	2.547	88.268	-22.374	10.174	-12.468	-13.474
3	-5.653	2.895	155.937	-19.847	12.447	-9.937	-11.147
4	-3.579	3.242	223.605	-17.321	14.721	-7.405	-8.821
5	-1.505	3.589	291.274	-14.795	16.995	-4.874	-6.495
6	0.568	3.937	358.942	-12.268	19.268	-2.342	-4.168
7	2.642	4.284	426.611	-9.742	21.542	0.189	-1.842
8	4.716	4.632	494.279	-7.216	23.816	2.721	0.484
9	6.789	4.979	561.947	-4.689	26.089	5.253	2.811
10	8.863	5.326	629.616	-2.163	28.363	7.784	5.137
11	10.937	5.674	697.284	0.363	30.637	10.316	7.463
12	13.011	6.021	764.953	2.889	32.911	12.847	9.789
13	15.084	6.368	832.621	5.416	35.184	15.379	12.116
14	17.158	6.716	900.289	7.942	37.458	17.911	14.442
15	19.232	7.063	967.958	10.468	39.732	20.442	16.768
16	21.305	7.411	1035.626	12.995	42.005	22.974	19.095
17	23.379	7.758	1103.295	15.521	44.279	25.505	21.421
18	25.453	8.105	1170.963	18.047	46.553	28.037	23.747
19	27.526	8.453	1238.632	20.574	48.826	30.568	26.074
20	29.6	8.8	1306.3	23.1	51.1	33.1	28.4

Nivel de valor	Bio12	Bio14	Bio15	Bio18	Bio19	HDem	HTopoind
1	36	0	5	1	1	-75	29
2	318.16	9.74	12.11	93.11	89.21	218.42	151.79
3	600.32	19.47	19.21	185.21	177.42	511.84	274.58
4	882.47	29.21	26.32	277.32	265.63	805.26	397.37
5	1164.63	38.95	33.42	369.42	353.84	1098.68	520.16
6	1446.79	48.68	40.53	461.53	442.05	1392.11	642.95
7	1728.95	58.42	47.63	553.63	530.26	1685.53	765.74
8	2011.11	68.16	54.74	645.74	618.47	1978.95	888.53
9	2293.26	77.89	61.84	737.84	706.68	2272.37	1011.32
10	2575.42	87.63	68.95	829.95	794.89	2565.79	1134.11
11	2857.58	97.37	76.05	922.05	883.11	2859.21	1256.89
12	3139.74	107.11	83.16	1014.16	971.32	3152.63	1379.68
13	3421.89	116.84	90.26	1106.26	1059.53	3446.05	1502.47
14	3704.05	126.58	97.37	1198.37	1147.74	3739.47	1625.26
15	3986.21	136.32	104.47	1290.47	1235.95	4032.89	1748.05
16	4268.37	146.05	111.58	1382.58	1324.16	4326.32	1870.84
17	4550.53	155.79	118.68	1474.68	1412.37	4619.74	1993.63
18	4832.68	165.53	125.79	1566.79	1500.58	4913.16	2116.42
19	5114.84	175.26	132.89	1658.89	1588.79	5206.58	2239.21
20	5397	185	140	1751	1677	5500	2362