

**INVESTIGACIÓN Y CONSERVACIÓN
SOBRE LOS
MURCIÉLAGOS DEL ECUADOR**

PRUEBA
NO DIFUNDIR

Diego G. Tirira
Editor

**INVESTIGACIÓN Y CONSERVACIÓN
SOBRE LOS
MURCIÉLAGOS DEL ECUADOR**

PUBLICACIÓN ESPECIAL

9

2011



Las “publicaciones especiales” sobre los mamíferos del Ecuador son de aparición ocasional.

Todos los derechos reservados. Se prohíbe su reproducción total o parcial por cualquier mecanismo, físico o digital.

© Fundación Mamíferos y Conservación, Quito, Ecuador, 2011.

Por favor, cite esta obra de la siguiente manera:

Si cita toda la obra:

Tirira, D. G. (ed.). 2011. Investigación y conservación sobre los murciélagos del Ecuador. Fundación Mamíferos y Conservación y Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Publicación especial sobre los mamíferos del Ecuador 9. Quito.

Si cita una ficha (especie) o un capítulo:

Autor(es). 2011. Título del artículo. Pp. 00–00, *en*: Investigación y conservación sobre los murciélagos del Ecuador (D. G. Tirira, ed.). Fundación Mamíferos y Conservación y Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Publicación especial sobre los mamíferos del Ecuador 9. Quito.

Esta publicación puede ser obtenida por medio de intercambio de publicaciones afines, o bajo pedido a:

Fundación Mamíferos y Conservación
Telefax: (593 2) 2099 127
Quito, Ecuador
mamiferos@mamiferosdeecuador.com
www.editorial.murcielagoblanco.com

Editor: Diego G. Tirira (diego_tirira@yahoo.com).

Consejo editorial:

- Diego G. Tirira (Fundación Mamíferos y Conservación),
- Santiago F. Burneo (Pontificia Universidad Católica del Ecuador),
- Carlos E. Boada (Fundación Mamíferos y Conservación y Pontificia Universidad Católica del Ecuador).

Corrección de estilo: Grace Sigüenza XXX.

Artes y diseño gráfico: Christian Tufiño.

Diagramación: Editorial Murciélago Blanco.

Elaboración de mapas: Santiago F. Burneo y Diego G. Tirira.

Fotos de portada: XXX (cccc) por Diego G. Tirira/Archivo Murciélago Blanco.

Impresión: Imprenta Mariscal XXXX.

Registro de Derecho Autoral: 000000

ISBN: 000-0000-00-000-0

IMPRESO EN ECUADOR

Diego G. Tirira (ed.)
Investigación y conservación sobre los murciélagos del Ecuador
Fundación Mamíferos y Conservación y Pontificia Universidad Católica del Ecuador
Publicación especial sobre los mamíferos del Ecuador 9: 00–00, Quito (2011).

MURCIÉLAGOS, CARACTERÍSTICAS AMBIENTALES Y EFECTOS DE MITAD DE DOMINIO

BATS, ENVIRONMENTAL CHARACTERISTICS AND MID-DOMAIN EFFECTS

J. Sebastián Tello^{1,2} y Richard D. Stevens¹

¹Department of Biological Sciences, 107 Life Sciences Building,
Louisiana State University, Baton Rouge, LA, EE.UU.

²Museo de Zoología, Escuela de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica del Ecuador,
Av. 12 de Octubre 1076 y Roca, Quito, Ecuador.
Correo electrónico de contacto: jsebastiantello@gmail.com

RESUMEN

Los procesos que dan origen a los gradientes de diversidad han sido el centro de estudios de ecólogos y biogeógrafos por más de dos siglos. Durante estos 200 años de investigación, un importante número de hipótesis han sido propuestas para explicar los patrones de riqueza de especies a grandes escalas. Entre éstas, la idea de que características ambientales controlan la variación en riqueza de especies es una de las más antiguas y mejor investigadas. Por otro lado, una de las hipótesis más recientes y controversiales es la de efectos de mitad de dominio; esta hipótesis sugiere que los gradientes de diversidad son simplemente una consecuencia de la distribución aleatoria de especies, siempre y cuando estas distribuciones estén bajo ciertas limitaciones geométricas. En este estudio se investigó las causas del gradiente de diversidad de murciélagos en el Nuevo Mundo, para lo cual fue necesario cuantificar la variación en riqueza de especies que puede ser atribuida a efectos de mitad de dominio, y se determinó si las variables ambientales pueden explicar la variación en riqueza, incluso después de tomar en cuenta los efectos de mitad de dominio. Para esto, se construyó 1 000 gradientes de diversidad esperados bajo condiciones de efectos de mitad de dominio y se los comparó con el gradiente empírico. Estos análisis fueron conducidos separadamente para tres grupos de murciélagos: Noctilionoidea, Molossidae y Vespertilionidae. Los resultados obtenidos sugieren que efectos de mitad de dominio pueden ser importantes para los gradientes de diversidad de Noctilionoidea y Molossidae, pero no para Vespertilionidae. Por otro lado, los gradientes ambientales son importantes independientemente del grupo de especies considerado; sin embargo, la importancia de energía versus heterogeneidad depende de la forma en que los gradientes ambientales afectan a los patrones de riqueza de especies: 1. si las variables ambientales afectan directamente al número de especies que coexisten, entonces es claro que energía es más importante que heterogeneidad; 2. pero si las variables ambientales modifican el patrón de riqueza esperado por efectos de mitad de dominio, entonces ambas características ambientales parecen ser igualmente importantes.

Palabras clave: diversidad, gradiente ambiental, macroecología, Nuevo Mundo, riqueza de especies, simulación.

ABSTRACT

Processes that give rise to diversity gradients have been the focus of study by ecologists and biogeographers for more than two centuries. During these two hundred years of research, a large number of hypotheses have

been proposed to explain patterns of variation in species richness at broad scales. Among these, the idea that environmental characteristics control variation in richness is one of the oldest and better supported. Alternatively, the mid-domain hypothesis is one of the most recent and controversial hypotheses; this hypothesis suggests that diversity gradients are simply a consequence of the random distribution of species that are subjected to geometric constraints imposed by a limited potential domain of distribution. In this study, we investigate the causes for species richness gradients of bats in the New World. We quantify the amount of variation in richness that can be attributed to mid-domain effects, and test whether environmental characteristics can explain richness gradients even after accounting for mid-domain effects imposed by geometric constraints. To do this, we constructed 1,000 diversity gradients that could be expected under mid-domain effects, and we compared these random richness gradients with empirical data. These analyses were repeated for three groups of bats: Noctilionoidea, Molossidae and Vespertilionidae. Our results suggest that mid-domain effects can be important for diversity gradients in Noctilionoidea and Molossidae, but not Vespertilionidae. In contrast, the importance of environmental gradients is evident for all species groups. However, the relative importance of energy or heterogeneity depends on the way that environmental gradients are assumed to affect richness gradients: 1. if environmental variables directly affect the number of co-existing species in a particular region of the New World, then it is clear that energy is more important than heterogeneity; but, 2. if environmental variables affect richness gradients by modifying the pattern expected by mid-domain effects, then both energy and heterogeneity have similar magnitude of their effects.

Key words: bats, diversity, environmental gradient, macroecology, mid-domain effect, New World, simulation, species richness.

INTRODUCCIÓN

Entender cuáles son las causas de los gradientes en diversidad a gran escala es uno de los objetivos principales en ecología y biogeografía. El interés en estos procesos tiene sus orígenes en el trabajo de Alexander von Humboldt, hace más de 200 años (Brown y Sax, 2004). Durante estos dos siglos de investigación, un importante número de hipótesis han sido propuestas para explicar gradientes de diversidad; estos posibles mecanismos incluyen una variedad de procesos ecológicos y evolutivos (Willig *et al.*, 2003). Entre estas hipótesis, una de las ideas que ha recibido mayor atención, y que se ha postulado como una de las explicaciones más probables, es que el gradiente en riqueza de especies es una consecuencia de los gradientes en variables ambientales (Willig *et al.*, 2003; Currie, 2007); así, se presenta la hipótesis de que el número de especies que pueden coexistir en distintas regiones es una función de las características bióticas y abióticas de dicha región. La idea de que el ambiente controla los gradientes de diversidad fue propuesta por Humboldt (Brown y Sax, 2004), idea que todavía la aceptan muchos estudios recientes (como Hawkins *et al.*, 2003; Currie *et al.*, 2004; Diniz-Filho *et al.*, 2004; Hurlbert, 2004; Currie, 2007; Kreft y Jetz, 2007; Ruggiero y Hawkins, 2008). Sin embargo, existen diversas maneras en

las que el ambiente puede afectar los patrones de diversidad a grandes escalas. Típicamente, las características ambientales se han dividido en varias alternativas; una división que muchos estudios han utilizado es considerar separadamente las medidas de energía o clima versus medidas que representan la heterogeneidad en el hábitat (por ejemplo: Kreft y Jetz, 2007; Rahbek *et al.*, 2007).

Las maneras en que las características energéticas/climáticas o de heterogeneidad podrían afectar a los gradientes de diversidad han sido ampliamente discutidas en la literatura; sin embargo, una revisión de este tema está fuera del objetivo del presente estudio, mas los lectores interesados en el tema pueden consultar los siguientes trabajos (y sus referencias bibliográficas): MacArthur (1972), Rohde (1992), Willig *et al.* (2003), Currie *et al.* (2004), Evans *et al.* (2005), Lomolino *et al.* (2006), Currie (2007).

A partir de los numerosos estudios que han investigado los efectos de energía/clima y heterogeneidad en la variación en riqueza de especies a grandes escalas, una de los patrones que parecería emerger es que energía tiende a ser una mejor explicación de los gradientes de diversidad que heterogeneidad. Incluso, cuando heterogeneidad puede explicar proporciones significativas de la variación en riqueza de especies, esta proporción tiende a ser

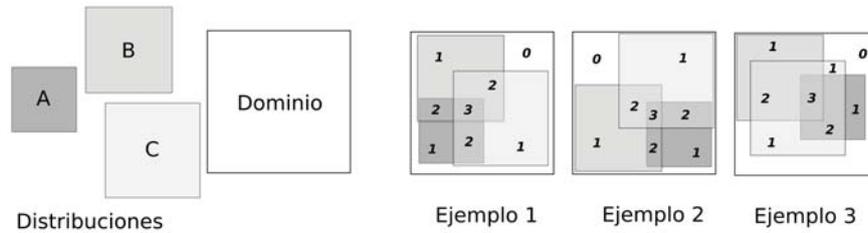


Figura 1. Efectos de mitad de dominio, que compara (a) los tamaños de las distribuciones de especies (cuadrados A, B y C), en (b) un dominio donde las especies están distribuidas, en donde las (c) distribuciones de las especies deben estar contenidas completamente en el dominio de distribución; entonces, si las especies están distribuidas al azar en el dominio, éstas necesariamente se sobrelapan completa o parcialmente, creando un gradiente en riqueza de especies. En los ejemplos 1, 2 y 3 se pueden ver posibles distribuciones al azar de las especies; los números representan cuantas distribuciones se sobrelapan (riqueza de especies) en distintas regiones del dominio.

más pequeña que la explicada por energía/clima. Por ejemplo, en una reciente publicación (Field *et al.*, 2009), se encontró que las variables que representan energía y clima tienden a ser las mejores en predecir gradientes de diversidad en comparación con heterogeneidad y con otras hipótesis. Las correlaciones entre gradientes de diversidad y gradientes ambientales (particularmente energía) son tan comunes que se consideran una generalidad (Lomolino *et al.*, 2006), la que ha sido utilizada como evidencia de la importancia de las características ambientales en generar patrones de diversidad (Hawkins *et al.*, 2003; Field *et al.*, 2009).

Sin embargo, los gradientes de diversidad pueden ser causados por otros mecanismos que no están relacionados con las variables ambientales (Willig *et al.*, 2003). Una de las ideas más recientes y controversiales para explicar estos gradientes es la hipótesis de limitaciones geométricas o efectos de mitad de dominio (EMD). Este posible mecanismo fue propuesto por primera vez por Colwell y Hurtt (1994) y se basa en una idea radicalmente distinta a todas las otras hipótesis. De acuerdo con la hipótesis de EMD, los gradientes en diversidad pueden ser generados simplemente porque las distribuciones de especies están sujetas a ciertas limitaciones geométricas que son inevitables. La figura 1 muestra una explicación gráfica de esta idea.

La hipótesis de EMD se basa en una serie de principios que son bien conocidos y se describen a continuación:

1. Las distribuciones de las especies se limitan a estar completamente incluidas dentro de un dominio de distribución. Este dominio de distribución es simplemente toda el área que se considera potencialmente ocupable. El dominio puede ser una isla, un mar, un océano, una montaña, un continente o cualquier otro espacio geográfico. Típicamente, se distinguen dos tipos de dominio, un dominio con límites “fuertes” y uno con límites “suaves” (Willig y Lyons, 1998; Colwell y Lees, 2000). Un dominio con límites fuertes es, por ejemplo, todo un continente limitado por los océanos; mientras que un dominio con límites suaves podría ser el área continental ocupada por el clado al que las especies pertenecen. Este dominio “suave” asume que hay otras barreras importantes que restringen la distribución de especies dentro del dominio fuerte (por ejemplo cadenas montañosas, competencia con otras especies, tiempo de dispersión, entre otros aspectos). Otro ejemplo de un dominio con límites suaves es una ecorregión, donde las especies endémicas están restringidas a tener su distribución completamente dentro del área que corresponde a dicha zona.
2. Cada especie tiene una distribución de cierto tamaño, el cual en la mayoría de los casos es menor que la totalidad del dominio. En cualquier grupo de especies hay gran variación en el tamaño de la distribución geográfica: algunas especies ocupan áreas pequeñas y otras áreas

grandes (Brown *et al.*, 1996). Las causas de esta variación no son bien conocidas (Gaston, 2003), pero conocer estas causas no son necesarias para entender la hipótesis de EMD. Lo único que es necesario es que al menos una proporción de las especies tengan distribuciones que son más pequeñas que todo el dominio.

3. La distribución de las poblaciones de las especies son agregadas dentro del dominio. Todas las poblaciones de una especie no están dispersas en el dominio; por el contrario, están agregadas, una cerca de la otra, formando distribuciones relativamente bien definidas (Gaston, 2003). Por ejemplo, si se mapea todas las poblaciones de una especie de murciélago en Sudamérica, la distribución de esta especie estaría claramente concentrada en una zona en particular, en relación con toda el área continental.

Bajo estas circunstancias, qué pasaría si las especies estuvieran distribuidas completamente al azar dentro del dominio. La figura 1 muestra tres potenciales ejemplos. Lo que se puede observar evidentemente en estos modelos es que las especies tienden a sobrelaparse en ciertas regiones del dominio, sobrelapamientos que a su vez generan un gradiente de riqueza de especies. Este gradiente de riqueza es generado a pesar de que la posición de las distribuciones es completamente independiente de cualquier variable ambiental. Si este proceso de colocar las especies al azar dentro del dominio se repitiera muchas veces y cada vez se estimaría el gradiente de riqueza, entonces un patrón general aparecería: las especies tienden a sobrelaparse más frecuentemente cerca del centro del dominio (Colwell y Lees, 2000); por esto el nombre de este fenómeno es efectos de mitad de dominio.

Debido a que la hipótesis de EMD representa una idea radicalmente distinta para explicar los gradientes de diversidad, no es sorprendente lo controversial que esta hipótesis ha sido entre biogeógrafos y ecólogos (Hawkins y Diniz, 2002; Grytnes, 2003; Colwell *et al.*, 2005; Zapata *et al.*, 2005; McClain *et al.*, 2007; Grytnes *et al.*, 2008). En la literatura existen varios ejemplos de la resistencia a considerar la hipótesis de EMD como un factor importante (Hawkins y Diniz, 2002; Hawkins *et al.*, 2005; Zapata *et al.*, 2005; Currie y Kerr, 2008); sin embargo, los principios en los que se

basan los EMD son bien conocidos y sus resultados se han podido demostrar en varios estudios teóricos y empíricos (Grytnes, 2003; Colwell *et al.*, 2004; Bellwood *et al.*, 2005; Connolly, 2005; Dunn *et al.*, 2007; Lees y Colwell, 2007; Grytnes *et al.*, 2008; Colwell *et al.*, 2009).

Actualmente, la posibilidad de que los EMD afectan los patrones de diversidad es más aceptada, pero también es claro que esta hipótesis no puede explicar toda la variación en riqueza de especies (Currie y Kerr, 2008) ya que las limitaciones geométricas asociadas con los EMD deben interactuar con otros procesos para crear los gradientes de diversidad en la naturaleza. Una de las posibilidades más lógicas es que los EMD interactúan con las características ambientales (Storch *et al.*, 2006; Brehm *et al.*, 2007), por lo que podrían tender a crear un gradiente de diversidad que entonces es modificada o ajustada por variables ambientales. Esta posibilidad contrasta con la interpretación más común que implica un efecto directo de las variables ambientales en los patrones de diversidad. Sin embargo, ambos escenarios son posibles, pero pueden conducir a interpretaciones diferentes de las causas de los gradientes de riqueza de especies.

En este estudio se investigó el potencial de la hipótesis de EMD para explicar los patrones de diversidad en distintos grupos de murciélagos del Nuevo Mundo; además, se comparó la variación explicada por los EMD con la variación explicada por variables ambientales que representan energía y heterogeneidad del hábitat. De mayor interés, sin embargo, fueron los análisis en los que se investigó la influencia de las variables ambientales en explicar el desacuerdo entre el gradiente de riqueza real y el gradiente de riqueza de especies esperado por los EMD. Para estos análisis, se estimó la diferencia en riqueza entre el gradiente empírico y el gradiente esperado por los EMD y se analizó qué proporción de estas diferencias pueden ser explicadas por variables ambientales.

METODOLOGÍA

Riqueza de especies

Información sobre la riqueza de especies se obtuvo mediante el sobrelapamiento de distribuciones de especies. Este método ha sido ampliamente utilizado en estudios macroecológicos (Currie, 1991; Kaufman y Willig, 1998; Hurlbert y Jetz, 2007).

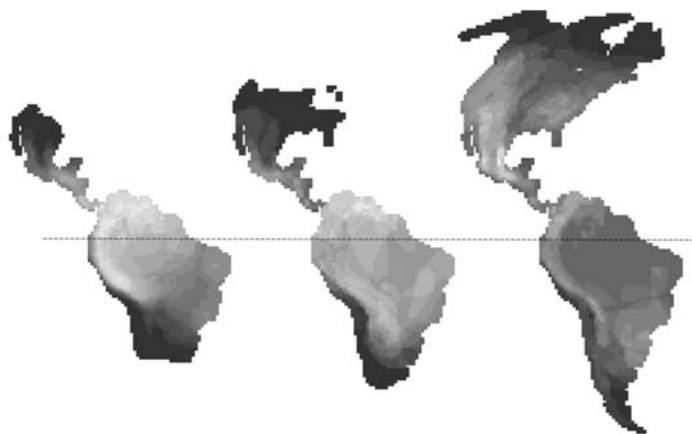


Figura 2. Patrones de riqueza de especies de murciélagos de tres grupos estudiados: súperfamilia Noctilionoidea y familia Molossidae y Vespertilionidae. Los valores de riqueza de especies van de mayor a menor en escala de grises, siendo el color más pálido la diversidad más alta. Estos mapas utilizan una proyección Mollweide.

A pesar de que hay varios problemas asociados a patrones de riqueza calculados de esta manera (McPherson y Jetz, 2007; La Sorte y Hawkins, 2007), el método es apropiado para obtener un patrón general de la variación espacial en el número de especies que coexisten a grandes escalas (La Sorte y Hawkins, 2007).

Las distribuciones utilizadas en este estudio están basadas en los mapas creados por Patterson et al. (2005). Estos mapas fueron transformados a archivos tipo *grid* en Diva-GIS 5.4. En un mapa del Nuevo Mundo dividido en celdas de 100 por 100 km (proyección Mollweide), el patrón de riqueza de especies fue estimado contando el número de especies que sobrelapan sus distribuciones en cada celda. Este mapa de riqueza de especies fue depurado eliminando: 1. celdas que representan islas, 2. celdas que tienen más del 25% de su área sobre agua, 3. celdas que no tienen información sobre variables ambientales (detalles más adelante), y 4. celdas que representan varios valores extremos en variables ambientales.

Este tipo de gradientes en riqueza fue producido de forma separada para tres grupos de murciélagos: la súperfamilia Noctilionoidea (Hooper et al., 2003; van den Bussche y Hooper, 2004), que en nuestros análisis incluye 156 especies; la familia Molossidae (Jones et al., 2002), con 32 especies; y la familia Vespertilionidae (Jones et al., 2002), con 77 especies.

Las especies de murciélagos de la súperfamilia de Noctilionoidea forman un grupo monofilético endémico del Nuevo Mundo; mientras que las familias Molossidae y Vespertilionidae son grupos polifiléticos (PONER CITA, XXXX). Estos tres grupos difieren en número de especies, pero también varían significativamente en su ecología e historia evolutiva (Gardner, 2008). Esta información tiene el potencial de generar resultados distintos en grupos diferentes (Stevens, 2004), lo que sugeriría que los resultados son dependientes de la historia natural de las especies consideradas. Los análisis que se describen a continuación fueron repetidos para los gradientes de riqueza generados para cada uno de estos grupos de especies (figura 2).

Variables ambientales

La mayoría de información sobre las variables ambientales utilizadas fue obtenida de *Worldclim* (Hijmans et al., 2005); la única excepción fue la medida de producción primaria neta (PPN), la cual fue obtenida del *Socioeconomic Data and Application Center* (Imhoff et al., 2004). La resolución espacial de los datos ambientales de *Worldclim* es de 30 arc-segundos (aproximadamente 1 km²); mientras la resolución de PPN es de 0,25 grados. Debido a que la resolución de las variables ambientales es mucho menor que la de las celdas en las que se estimó la riqueza de especies, para cada

celda se pudo obtener una medida de las condiciones ambientales típicas (promedio) y de la variación espacial dentro de la celda (desviación estándar). Las variables ambientales fueron escogidas para representar dos procesos distintos: energía y heterogeneidad ambiental. Cada una de estas dos hipótesis ambientales fueron representadas simultáneamente por un conjunto de variables; energía fue representada por los promedios en cada celda de temperatura anual, precipitación anual y PPN anual; por su parte, heterogeneidad ambiental fue representada por las desviaciones estándar de temperatura, precipitación, PPN y elevación.

Simulaciones de efectos de mitad de dominio

El algoritmo utilizado para las simulaciones en este estudio es parecido al empleado por Jetz y Rahbek (2001). En este algoritmo, las distribuciones para cada especie son producidas estocásticamente en un dominio de distribución. Para producir estas simulaciones, se escribió un programa en el lenguaje R (R Development Core Team, 2008). El código de este programa está disponible bajo pedido a sus autores. En nuestro caso, las simulaciones reprodujeron distribuciones de murciélagos que utilizaron como dominio toda el área en el Nuevo Mundo que es ocupada por el grupo de especies considerado. Esto quiere decir que se excluyó del dominio todas las celdas donde la riqueza empírica es igual a cero; por lo tanto, los dominios que se utilizaron tienen límites “suaves” (véase Introducción).

En estas simulaciones, el primer paso fue seleccionar una celda al azar dentro del dominio. Después, una especie fue seleccionada también al azar de entre todas las especies y asignada a esta primera celda. A partir de esta celda, la distribución de la especie se expande estocásticamente. La expansión de la distribución simulada termina cuando ésta ha alcanzado el mismo tamaño que la distribución empírica de la especie (tamaño medido en número de celdas ocupadas). Este proceso fue repetido hasta que las distribuciones estocásticas dentro del dominio fueron producidas para todas las especies. Luego, se produjo un mapa de riqueza de especies generado por simulación. Al igual que para el gradiente de riqueza empírico, el gradiente simulado fue estimado contando el número de especies que sobrelaparon sus distribu-

ciones en cada celda del dominio. Esta simulación fue repetida 1 000 veces, lo que generó a su vez igual número de mapas de riqueza de especies esperados bajo las condiciones de los EMD, donde la distribución de cada especie fue completamente independiente de (a) las distribuciones de otras especies y (b) la distribución de variables ambientales en el dominio.

Análisis estadísticos

El primer propósito de este estudio fue entender si las restricciones geométricas que forman la base de los EMD son capaces de explicar una proporción significativa de la variación en riqueza de especies y si ésta proporción de variación es igual o menor a la variación que puede ser explicada por características ambientales. Para este propósito, se hicieron regresiones entre cada uno de los 1 000 gradientes de riqueza generados por simulación y el gradiente empírico.

En un primer paso, se investigó si la riqueza simulada puede explicar adecuadamente la variación en riqueza empírica; con este objetivo, se obtuvieron coeficientes de regresión (intercepto y pendiente) de cada una de las 1 000 regresiones realizadas. Debido a que tanto la riqueza empírica como la riqueza simulada están medidas en las mismas unidades (número de especies), entonces, si la riqueza simulada es una variable que predice adecuadamente la riqueza empírica, se espera que el intercepto de esta relación sea cero y la pendiente sea uno. Esto quiere decir que el valor esperado de riqueza empírica es cero cuando el valor de riqueza simulada es también cero (intercepto = 0), y que el incremento en riqueza empírica es perfectamente proporcional al incremento en riqueza simulada (por ejemplo, 15 especies en riqueza simulada corresponden a 15 especies en riqueza empírica; pendiente = 1). Basados en los 1 000 valores de intercepto y pendiente, se construyeron intervalos de confianza del 95%. Para este intervalo de confianza se utilizaron como límites los cuantiles¹ de 2,5 y 97,5% (Chernick, 2008). Luego, se determinó si los valores esperados de intercepto y pendiente se encuentran dentro de estos intervalos de confianza.

Además, de cada regresión se obtuvo el coeficiente de determinación (R^2) como una medida de

¹ Nota del editor: Cuantiles son medidas de posición que se determinan mediante un método que selecciona la ubicación de los valores que dividen un conjunto de observaciones en partes iguales.

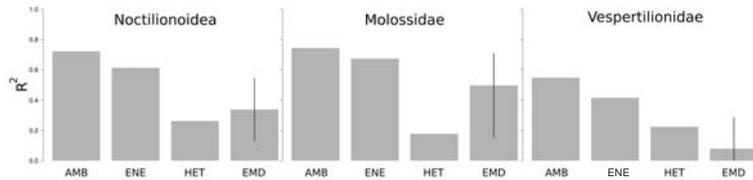


Figura 3. Proporción de variación en riqueza de especies que es explicada por variables ambientales y por efectos de mitad de dominio. AMB: todas las variables ambientales, ENE: energía, HET: heterogeneidad, EMD: efectos de mitad de dominio. Los resultados se presentan por grupo de especies. Para efectos de mitad de dominio, la altura de la barra representa el R^2 promedio de 1 000 simulaciones. Las líneas de error representan el intervalo de confianza del 95% alrededor del promedio.

la variación en la riqueza de especies que puede ser explicada por los EMD. De estos, 1 000 R^2 se obtuvieron el promedio y también se construyó un intervalo de confianza de 95%, para lo cual se utilizaron como límites los cuantiles 2,5 y 97,5% (Chernick, 2008). La proporción de variación explicada por características ambientales fue estimada utilizando un valor ajustado de R^2 (Peres-Neto *et al.*, 2006) obtenido de una regresión múltiple del gradiente empírico de riqueza de especies versus las variables ambientales que representan energía o heterogeneidad ambiental.

El segundo propósito del estudio fue entender si las variables ambientales pueden explicar una proporción significativa de las diferencias que existen entre el gradiente de riqueza empírico y el producido por los EMD. Para esto, se midieron las desviaciones del gradiente empírico y el simulado en cada celda, restando el valor de riqueza simulado del valor de riqueza observado. Estos valores representan cuántas especies existen en el gradiente observado en exceso o en déficit, comparado con los que podrían esperarse si la única causa para el gradiente fueran las limitaciones geométricas asociadas con los EMD. Este proceso generó también 1 000 gradientes de desviaciones entre riqueza empírica y simulada. Cada uno de estos gradientes fue regresado contra las variables de energía y heterogeneidad. De cada una de estas regresiones múltiples, la proporción de variación en las desviaciones, que puede ser explicada por variables ambientales, fue medida utilizando R^2 ajustado (Peres-Neto *et al.*, 2006). De los 1 000 valores de R^2 obtenidos, se calculó el promedio y se construyó un intervalo de confianza del 95%. Este intervalo también fue construido utilizando como límites los cuantiles de 2,5 y 97,5 % (Chernick, 2008).

Los intervalos de confianza fueron utilizados para estimar si existen diferencias significativas entre categorías; si el intervalo de confianza de una categoría no sobrelapa el valor estimado de otra categoría (R^2 empírico o promedio de valores de R^2), entonces las diferencias se consideran estadísticamente significativas.

RESULTADOS

Riqueza empírica: variables ambientales y efectos de mitad de dominio

Las variables ambientales consideradas aquí fueron capaces de explicar grandes porciones de la variación en riqueza de especies en los tres grupos de especies (figura 3), aunque en Vespertilionidae, la proporción de variación explicada fue menor que en los otros dos grupos. En todos los casos, las variables que representan energía explican más variación que las variables que representan heterogeneidad. Por su lado, la riqueza de especies producida por simulaciones de los EMD también pudo explicar una gran proporción de variación en Noctilionoidea y Molossidae. En estos dos grupos, la proporción de variación explicada por los EMD es mayor que la explicada por heterogeneidad, pero menor que la explicada por energía; sin embargo, en Noctilionoidea la diferencia entre los EMD y heterogeneidad no es significativa, y en Molossidae la variación explicada por los EMD es solo marginalmente distinta de la explicada tanto por energía como por heterogeneidad.

En el caso de Vespertilionidae, los EMD tienden a explicar una proporción de variación mucho más pequeña que energía e incluso menor en promedio que heterogeneidad; sin embargo, esta diferencia con heterogeneidad no es significativa.

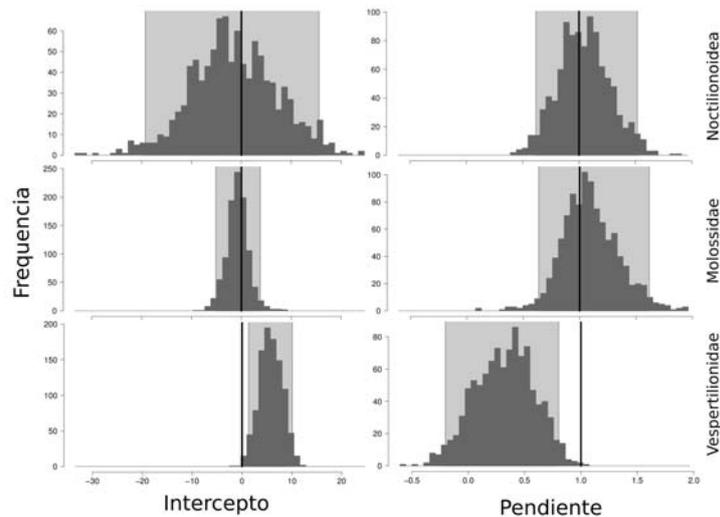


Figura 4. Frecuencias de distribución de los coeficientes de regresión de la relación entre riqueza de especies observada y riqueza de especies simulada. La primera columna presenta los interceptos y la segunda las pendientes. Los resultados se presentan por grupo de especies. En cada panel la frecuencia de distribución se presenta en gris oscuro. El polígono en gris claro representa el intervalo de confianza del 95%. La línea vertical negra representa el valor esperado teóricamente; 0 en el caso del intercepto y 1 en el caso de la pendiente.

Este contraste, en los resultados entre Noctilionoidea y Molossidae versus Vespertilionidae, también es evidente en la distribución de interceptos y pendientes de las regresiones entre riqueza empírica y simulada (figura 4). Es claro que los valores esperados por teoría de 0 para intercepto y 1 para pendiente se encuentran dentro del intervalo de confianza producido por los EMD para Noctilionoidea y Molossidae (aunque es importante recalcar también la gran variación en intercepto para Noctilionoidea). En contraste, los valores esperados se encuentran fuera del intervalo de confianza en Vespertilionidae tanto para intercepto como para pendiente.

Desviaciones versus variables ambientales

Todas las variables ambientales pudieron explicar proporciones significativas de la variación en las diferencias entre riqueza empírica y simulada, en algunos casos tanto como 40% (figura 5). Sin embargo, al contrario del patrón observado para riqueza de especies, heterogeneidad parece tender a explicar más variación en desviaciones de lo que las variables energéticas pueden explicar. Esta

diferencia es aparente tanto para Noctilionoidea como para Vespertilionidae, pero es significativa solo en Noctilionoidea.

DISCUSIÓN

Este estudio es la primera evaluación simultánea de los factores ambientales y geométricos en dos dimensiones que dan forma al patrón de variación en riqueza de especies de murciélagos en el Nuevo Mundo. Este estudio también es el primero en evaluar cómo diferentes características ambientales explican las desviaciones que el gradiente empírico presenta en relación con los gradientes que pueden ser esperados simplemente por los EMD. Varios estudios previos han descrito fuertes relaciones entre gradientes en riqueza de especies y variables ambientales en muchos grupos de organismos (Currie, 1991; Ruggiero y Kitzberger, 2004; Kreft y Jetz, 2007; Araujo *et al.*, 2008), incluyendo entre ellos los murciélagos (Patten, 2004; Ulrich *et al.*, 2007). El análisis realizado sigue el mismo patrón: variables ambientales, especialmente energía, podrían explicar grandes proporciones de la variación en riqueza de especies; patrón que es

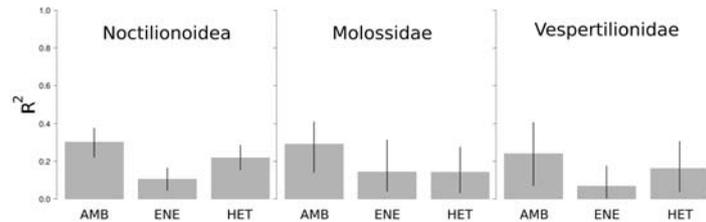


Figura 5. Proporción de variación en las desviaciones (entre riqueza empírica y simulada) que es explicada por variables ambientales. AMB: todas las variables ambientales, ENE: energía, HET: heterogeneidad. Los resultados se presentan por grupo de especies. La altura de las barras representa el R^2 promedio de las 1 000 simulaciones para cada grupo de especies. Las líneas de error representan el intervalo de confianza del 95% alrededor del promedio.

consistente independientemente del grupo taxonómico bajo consideración (figura 3). Sin embargo, las limitaciones geométricas que afectan la distribución de especies también tienen el potencial de crear patrones de diversidad, y en varios casos, estos patrones pueden parecerse a los gradientes de diversidad observados empíricamente (Bellwood *et al.*, 2005; Brehm *et al.*, 2007; Lees y Colwell, 2007; Grytnes *et al.*, 2008). Los resultados obtenidos también sugieren que los EMD pueden tener un efecto importante en la producción de gradientes de riqueza de especies (figuras 3 y 4).

Sin embargo, los EMD han encontrado resistencia entre ecólogos y biogeógrafos; incluso, varios han sugerido que no existe suficiente evidencia empírica o teórica que la soporte (Hawkins *et al.*, 2005; Currie y Kerr, 2008). Currie y Kerr (2008) en una reciente revisión de la evidencia relacionada con los EMD sugiere que en general, cuando las distribuciones y dominios se consideran en una dimensión, los resultados tienden a favorecer los EMD, pero cuando los análisis incluyen dos dimensiones simultáneamente, los EMD son raramente una buena explicación para los gradientes de diversidad. Según Currie y Kerr, esto sugiere que probablemente, la evidencia existente de los EMD es un artefacto de la simplificación asumida en estudios de una dimensión.

Un estudio previo (Willig y Lyons, 1998) investigó la influencia de los EMD en murciélagos en el Nuevo Mundo, para lo cual consideró una sola dimensión: la latitud. En este estudio, sus autores sugieren que los EMD podrían explicar entre 67 y 77% de la variación del gradiente latitudinal de la riqueza de especies. Contrario a la conclusión de

Currie y Kerr (2008), al considerar nuestro estudio dos dimensiones mantiene la conclusión de que los EMD pueden ser un factor importante en determinar los gradientes de riqueza de especies de murciélagos en el Nuevo Mundo. Sin embargo, la fuerza de los EMD varía significativamente entre los distintos grupos taxonómicos que se han considerado: para Noctilionoidea y Molossidae estos efectos son potencialmente importantes, pero para Vespertilionidae es claro que los EMD no son una buena explicación de los patrones de riqueza (figuras 3 y 4).

Parte de la variación en la importancia de los EMD entre los tres grupos de especies podría ser explicado por el tamaño de las distribuciones de especies en relación con el tamaño del dominio (tamaño proporcional). Varios estudios han sugerido que mientras más grande son las distribuciones de especies en relación con el tamaño del dominio que las contiene, más fuerte serán los EMD. Recientemente, Dunn *et al.* (2007) hicieron una evaluación empírica de este principio y encontraron una clara correlación positiva entre el tamaño proporcional de las distribuciones y la capacidad de los EMD de explicar patrones de riqueza. Esto también parece ser cierto en nuestros resultados. Molossidae es el grupo donde los EMD son más importantes, seguido por Noctilionoidea y finalmente Vespertilionidae; por su lado, el promedio del tamaño proporcional de las distribuciones en relación con el dominio sigue el mismo orden: Molossidae: 30,2%, Noctilionoidea: 25,7% y Vespertilionidae: 11,0%.

A nuestro conocimiento, Willig y Lyons (1998) es el único otro estudio que ha investigado la importancia de los EMD en murciélagos a nivel conti-

mental (sin embargo otros han utilizado grupos más inclusivos como mamíferos). Unos pocos estudios adicionales han evaluado los EMD en murciélagos, pero considerando gradientes altitudinales y no continentales. McCain (2007) en una revisión de los efectos de área y los EMD en gradientes altitudinales en mamíferos reportó que de ocho gradientes de murciélagos, seis sugieren un completo desacuerdo entre los gradientes empíricos y los producidos por los EMD, mientras dos sugieren una importancia relativamente grande (aproximadamente 45% de la variación explicada por los EMD). Resultados de este estudio y de otros sugieren que la importancia de los EMD puede ser bastante dependiente del sistema; en algunos casos es un factor fundamental al explicar patrones de riqueza, pero en otros puede ser de mucha menor importancia.

Como hemos mencionado, los gradientes ambientales explican una proporción significativamente grande de la variación en riqueza de especies (figura 3); en particular, hay que recalcar que la proporción de variación explicada por energía tiende a ser mayor que la variación explicada por heterogeneidad o que la variación que puede ser asociada a los EMD. Esto sugeriría que energía es la característica ambiental más importante en explicar gradientes de diversidad. Estos resultados son soportados por una variedad de otros estudios que han relacionado medidas de energía ambiental con riqueza de especies a grandes escalas geográficas (Field *et al.*, 2009). Sin embargo, si el gradiente “base” fuese producido por las limitaciones geométricas que afectan a las distribuciones de las especies, y las variables ambientales modifican este gradiente para generar finalmente el gradiente observado, entonces esperaríamos que las variables ambientales expliquen una proporción significativa de las diferencias entre el gradiente empírico y el gradiente esperado por los EMD. En nuestro conocimiento, nadie ha investigado la importancia de los gradientes ambientales de esta manera. De acuerdo con nuestros resultados, gradientes ambientales pueden explicar alrededor de 30% de la variación en las desviaciones del gradiente empírico respecto al esperado por los EMD. Esto sugiere que los EMD no son el único factor actuando sobre gradientes de diversidad y que las variables ambientales deben ser importantes.

Sin embargo, es necesario reconocer en nuestros resultados que heterogeneidad tiene la tendencia de ser más importante cuando se habla

de variables ambientales que explican las desviaciones entre el gradiente empírico y el esperado por los EMD. Esto contrasta con los análisis en que variables ambientales son utilizadas para predecir directamente el gradiente de riqueza de especies, donde variables de energía representan la mejor explicación. Esto sugiere que si los EMD dan forma al gradiente básico y las variables ambientales modifican este gradiente, entonces heterogeneidad podría ser la característica ambiental que es más importante para modificar estos gradientes. Estudios adicionales de este tipo son necesarios para verificar la generalidad de estos resultados. El conocimiento que se tiene sobre los gradientes de diversidad no permite distinguir en qué proporción las variables ambientales afectan directamente el gradiente de especies y en qué proporción el ambiente modifica el patrón esperado por los EMD. Los resultados obtenidos en nuestra investigación muestran que la interpretación de qué característica ambiental es más importante depende de esta distinción.

También es importante recalcar que una gran proporción de la variación en las diferencias entre el gradiente empírico y el simulado debe ser explicada por otros factores no considerados en nuestro estudio; recientemente ha existido un nuevo interés en considerar procesos históricos (Wiens y Graham, 2005), y se ha encontrado evidencia de que estos pueden ser importantes en varios sistemas (Ricklefs *et al.*, 1999; Qian y Ricklefs, 2000; Svenning y Skov, 2005), entre los que se incluyen murciélagos del Nuevo Mundo (Stevens, 2006).

Los resultados obtenidos sugieren que los EMD son importantes, pero no es el único factor que afecta al gradiente de riqueza de especies en murciélagos en el Nuevo Mundo; las características ambientales pueden tener un papel fundamental en generar gradientes de diversidad. Estas variables ambientales pueden influenciar la riqueza de especies directamente o pueden modificar el patrón esperado por los EMD, contribuyendo significativamente a moldear el gradiente de diversidad empírico. Las conclusiones de nuestros resultados están relacionadas con patrones de variación de riqueza a gran escala, pero la similitud de los patrones latitudinales de diversidad con aquellos que ocurren altitudinalmente pueden permitir la aplicación de algunos de estos conceptos a una es-

cala más regional. Sin duda más estudios y nuevas perspectivas son necesarios para entender finalmente las causas de los gradientes de diversidad.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos por los comentarios a versiones previas de este manuscrito a Eve S. McCulloch. Parte del trabajo presentado aquí fue desarrollado mientras los autores estaban bajo apoyo financiero del Field Museum of Natural History de Chicago.

LITERATURA CITADA

- Araujo, M. B., D. Noguees-Bravo, J. A. F. Diniz-Filho, A. M. Haywood, P. J. Valdes y C. Rahbek. 2008. Quaternary climate changes explain diversity among reptiles and amphibians. *Ecography* 31: 8–15.
- Bellwood, D., T. Hughes, S. Connolly y J. Tanner. 2005. Environmental and geometric constraints on Indo-Pacific coral reef biodiversity. *Ecology Letters* 8: 643–651.
- Brehm, G., R. K. Colwell y J. Kluge. 2007. The role of environment and mid-domain effect on moth species richness along a tropical elevational gradient. *Global Ecology and Biogeography* 16: 205–219.
- Brown, J. H. y D. F. Sax. 2004. Gradients in species diversity: why are there so many species in the Tropics? Pp. xx–xx, *en*: *Foundations of Biogeography* (M. V. Lomolino, J. H. Brown y D. F. Sax, eds.). The University of Chicago Press. Chicago.
- Brown, J. H., G. C. Stevens y D. M. Kaufman. 1996. The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 597–623.
- Chernick, M. R. 2008. Bootstrap methods. A guide for practitioners and researchers. Wiley-Interscience. Nueva York.
- Colwell, R. K., N. Gotelli, C. Rahbek, G. L. Entsminger, C. Farrell y G. R. Graves. 2009. Peaks, plateaus, canyons, and craters: the complex geometry of simple mid-domain effect models. *Evolutionary Ecology Research* 11: 355–370.
- Colwell, R. K., C. Rahbek y N. J. Gotelli. 2004. The mid-domain effect and species richness patterns: what have we learned so far? *American Naturalist* 163: E1–E23.
- Colwell, R. K., C. Rahbek y N. J. Gotelli. 2005. The mid-domain effect: there's a baby in the bathwater. *American Naturalist* 166: E149–E154.
- Colwell, R. K. y G. C. Hurr. 1994. Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapaport effect. *American Naturalist* 144: 570–595.
- Colwell, R. K. y D. C. Lees. 2000. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Evolution* 15: 70–76.
- Connolly, S. R. 2005. Process-based models of species distributions and the mid-domain effect. *American Naturalist* 166: 1–11.
- Currie, D. J. 1991. Energy and large-scale patterns of animal-species and plant-species richness. *American Naturalist* 137: 27–49.
- Currie, D. J. 2007. Regional-to-global patterns of biodiversity, and what they have to say about mechanisms. Pp. 258–282, *en*: *Scaling Biodiversity* (D. Storch, P. A. Marquet y J. H. Brown, eds.). Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Currie, D. J. y J. T. Kerr. 2008. Tests of the mid-domain hypothesis: a review of the evidence. *Ecological Monographs* 78: 3–18.
- Currie, D. J., G. G. Mittelbach, H. V. Cornell, R. Field, J. Guégan, B. A. Hawkins, D. M. Kaufman, J. T. Kerr, T. Oberdorff, E. O'Brien y J. R. G. Turner. 2004. Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters* 7: 1121–1134.
- Diniz-Filho, J. A., T. Rangel y B. A. Hawkins. 2004. A test of multiple hypotheses for the species richness gradient of South American owls. *Oecologia* 140: 633–638.
- Dunn, R. R., C. M. McCain y N. J. Sanders. 2007. When does diversity fit null model predictions? Scale and range size mediate the mid-domain effect. *Global Ecology and Biogeography* 16: 305–312.
- Evans, K. L., P. H. Warren y K. J. Gaston. 2005. Species-energy relationships at the macroecological scale: a review of the mechanisms. *Biological Reviews* 80: 1–25.
- Field, R., B. A. Hawkins, H. V. Cornell, D. J. Currie, J. A. F. Diniz-Filho, J. Guégan, D. M. Kaufman, J. T. Kerr, G. G. Mittelbach, T. Oberdorff, E. M. O'Brien y J. R. G. Turner. 2009. Spatial species-richness gradients across scales: a meta-analysis. *Journal of Biogeography* 36: 132–147.

- Gardner, A. L. (ed.). 2008 [2007]. *Mammals of South America, volume 1: marsupials, xenarthrans, shrews, and bats*. University Of Chicago Press. Chicago y Londres.
- Gaston, K. J. 2003. *The structure and dynamics of geographic ranges*. Oxford University Press. Nueva York.
- Grytnes, J. A. 2003. Ecological interpretations of the mid-domain effect. *Ecology Letters* 6: 883–888.
- Grytnes, J. A., J. H. Beaman, T. S. Romdal y C. Rahbek. 2008. The mid-domain effect matters: simulation analyses of range-size distribution data from mount Kinabalu, Borneo. *Journal of Biogeography* 35: 2138–2147.
- Hawkins, B. A., J. A. F. Diniz y A. E. Weis. 2005. The mid-domain effect and diversity gradients: is there anything to learn? *American Naturalist* 166: E140–E143.
- Hawkins, B. A., R. Field, H. V. Cornell, D. J. Currie, J. Guégan, D. M. Kaufman, J. T. Kerr, G. G. Mittelbach, T. Oberdorff, E. M. O'Brien, E. E. Porter y J. R. G. Turner. 2003. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84: 3105–3117.
- Hawkins, B. A. y J. A. F. Diniz. 2002. The mid-domain effect cannot explain the diversity gradient of Nearctic birds. *Global Ecology and Biogeography* 11: 419–426.
- 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.
- Hooper, S. R., S. A. Reeder, E. W. Hansen y R. A. van Den Bussche. 2003. Molecular phylogenetics and taxonomic review of Noctilionoid and Vespertilionoid bats (Chiroptera: Yangochiroptera). *Journal of Mammalogy* 84: 809–821.
- Hurlbert, A. H. 2004. Species-energy relationships and habitat complexity in bird communities. *Ecology Letters* 7: 714–720.
- Hurlbert, A. H. y W. Jetz. 2007. Species richness, hotspots, and the scale dependence of range maps in ecology and conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 13384–13389.
- Imhoff, M. L., L. Bounoua, T. Ricketts, C. Luukk, R. Harriss y W. T. Lawrence. 2004. Global patterns in net primary productivity (NPP). *Socioeconomic Data and Applications Center (SEDAC)*. En línea. [http://sedac.ciesin.columbia.edu/gateway/guides/hanpp_npp.html].
- Jetz, W. y C. Rahbek. 2001. Geometric constraints explain much of the species richness pattern in African birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98: 5661–5666.
- Jones, K. E., A. Purvis, A. MacLarnon, O. R. Bininda-Emonds y N. B. Simmons. 2002. A phylogenetic supertree of the bats (Mammalia: Chiroptera). *Biological Reviews* 77: 223–259.
- Kaufman, D. M. y M. R. Willig. 1998. Latitudinal patterns of mammalian species richness in the New World: the effects of sampling method and faunal group. *Journal of Biogeography* 25: 795–805.
- Kreft, H. y W. Jetz. 2007. Global patterns and determinants of vascular plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 5925–5930.
- La Sorte, F. A. y B. A. Hawkins. 2007. Range maps and species richness patterns: errors of commission and estimates of uncertainty. *Ecography* 30: 649–662.
- Lees, D. C. y R. K. Colwell. 2007. A strong Madagascar rainforest MDE and no equatorward increase in species richness: re-analysis of 'the missing Madagascar mid-domain effect'. *Ecology Letters* 10: E4–E8.
- Lomolino, M. V., B. J. Riddoch y J. S. Brown. 2006. *Biogeography*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, UK.
- MacArthur, R. H. 1972. *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Princeton University Press. Princeton, NJ.
- McCain, C. M. 2007. Area and mammalian elevational diversity. *Ecology* 88: 76–86.
- McClain, C. R., E. P. White y A. H. Hurlbert. 2007. Challenges in the application of geometric constraint models. *Global Ecology and Biogeography* 16: 257–264.
- McPherson, J. M. y W. Jetz. 2007. Type and spatial structure of distribution data and the perceived determinants of geographical gradients in ecology: the species richness of African birds. *Global Ecology and Biogeography* 16: 657–667.

- Patten, M. A. 2004. Correlates of species richness in North American bat families. *Journal of Biogeography* 31: 975–985.
- Patterson, B. D., G. Ceballos, W. Sechrest, M. F. Tognelli, T. Brooks, L. Luna, P. Ortega, I. Salazar y B. E. Young. 2005. Digital distribution maps of the mammals of the Western Hemisphere. Version 2.0. Nature Serve. En línea [www.nature-serve.org/getData/animalData.jsp]
- Peres-Neto, P. R., P. Legendre, S. Dray y D. Borcard. 2006. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology* 87: 2614–2625.
- Qian, H. y R. E. Ricklefs. 2000. Large-scale processes and the Asian bias in species diversity of temperate plants. *Nature* 407: 180–182.
- R Development Core Team. 2008. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Viena. [www.R-project.org].
- Rahbek, C., N. J. Gotelli, R. K. Colwell, G. L. Entsminger, T. Rangel y G. R. Graves. 2007. Predicting continental-scale patterns of bird species richness with spatially explicit models. *Proceedings of the Royal Society, B-Biological Sciences* 274: 165–174.
- Ricklefs, R. E., R. E. Latham y H. Qian. 1999. Global patterns of tree species richness in moist forests: distinguishing ecological influences and historical contingency. *Oikos* 86: 369–373.
- Rohde, K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos* 65: 514–527.
- Ruggiero, A. y B. A. Hawkins. 2008. Why do mountains support so many species of birds? *Ecography* 31: 306–315.
- Ruggiero, A. y T. Kitzberger. 2004. Environmental correlates of mammal species richness in South America: effects of spatial structure, taxonomy and geographic range. *Ecography* 27: 401–416.
- Stevens, R. D. 2004. Untangling latitudinal richness gradients at higher taxonomic levels: familial perspectives on the diversity of New World bat communities. *Journal of Biogeography* 31: 665–674.
- Stevens, R. D. 2006. Historical processes enhance patterns of diversity along latitudinal gradients. *Proceedings of the Royal Society, B-Biological Sciences* 273: 2283–2289.
- Storch, D., R. G. Davies, S. Zajicek, C. D. Orme, V. Olson, G. H. Thomas, T. S. Ding, P. C. Rasmussen, R. S. Ridgely, P. M. Bennett, T. M. Blackburn, I. P. Owens y K. J. Gaston. 2006. Energy, range dynamics and global species richness patterns: reconciling mid-domain effects and environmental determinants of avian diversity. *Ecology Letters* 9: 1308–1320.
- Svenning, J. C. y F. Skov. 2005. The relative roles of environment and history as controls of tree species composition and richness in Europe. *Journal of Biogeography* 32: 1019–1033.
- Ulrich, W., K. Sachanowicz y M. Michalak. 2007. Environmental correlates of species richness of European bats (Mammalia: Chiroptera). *Acta Chiropterologica* 9: 347–360.
- Van den Busche, R. A. y S. R. Hofer. 2004. Phylogenetic relationships among recent Chiropteran families and the importance of choosing appropriate out-group taxa. *Journal of Mammalogy* 85: 321–330.
- Wiens, J. y C. Graham. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 36: 519–539.
- Willig, M. R. y S. K. Lyons. 1998. An analytical model of latitudinal gradients of species richness with an empirical test for marsupials and bats in the New World. *Oikos* 81: 93–98.
- Willig, M. R., D. M. Kaufman y R. D. Stevens. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34: 273–309.
- Zapata, F. A., K. J. Gaston y S. L. Chown. 2005. The mid-domain effect revisited. *American Naturalist* 166: E144–E148.

Recibido: 10 de octubre de 2009

Aceptado: 15 de julio de 2011