

# ¿Las diferencias ecomorfológicas predicen la coexistencia de murciélagos cavernícolas en Cuba?

Y. Ferrer–Sánchez, D. Denis Ávila

Ferrer–Sánchez, Y., Denis Ávila, D., 2022. ¿Las diferencias ecomorfológicas predicen la coexistencia de murciélagos cavernícolas en Cuba? *Animal Biodiversity and Conservation*, 45.2: 245–256, Doi: <https://doi.org/10.32800/abc.2022.45.0245>

## Abstract

*Do ecomorphological differences predict the co-existence of cave bats in Cuba?* Identifying mechanisms that influence the coexistence of species is primordial to understanding patterns and processes in biodiversity. Here we aimed to assess the association between coexistence and morphology of cave bats in Cuba and differences in morphologic and dietary aspects. We assembled lists of species from 108 localities with at least three co-inhabiting species. Fourteen species of bats in at least three localities were included. Based on the literature we also obtained the mean values of five morphological variables and the basic composition of diet. We calculated coexistence patterns using EcoSim v7.72 based on the average number of checkerboard units that appeared between each pair of species. We evaluated the predictive capacity of the morphological variables and diet over the degree of coexistence between species using a neural regression network. The best neural network was accepted (correlation of 0.87, training error < 0.006). The prediction error was 13.5% ( $\pm 1.1$ ) of the value of the coexistence index. Our findings indicate that the composition of cave bat assemblages in Cuba has not come about by chance. Rather, we found that the most functionally different species tended to coexist. This finding is consistent with the effect of competitive relationships driving the composition of species of cave bats in Cuba.

Key words: Coexistence, Competitive exclusion, Chiroptera, Caves, Biodiversity

## Resumen

*¿Las diferencias ecomorfológicas predicen la coexistencia de murciélagos cavernícolas en Cuba?* Identificar los mecanismos que influyen en la coexistencia de las especies es primordial para comprender los patrones y procesos que rigen la biodiversidad. Este estudio tuvo como objetivo evaluar la asociación entre la coexistencia, la morfología y la dieta de los murciélagos cavernícolas de Cuba. Elaboramos listas de especies de 108 localidades, en las que había al menos tres especies cohabitantes. Se incluyeron 14 especies de murciélagos en al menos tres localidades. A partir de las publicaciones científicas, también obtuvimos los valores medios de cinco variables morfológicas y la composición básica de la dieta. Describimos los patrones de coexistencia por el número medio de unidades de tipo tablero de ajedrez que aparecen entre cada pareja de especies, calculado en el programa EcoSim v7.72. La capacidad predictiva de las variables morfológicas y la dieta respecto del grado de coexistencia entre las especies se evaluó entrenando una red neuronal de regresión. El desempeño de la mejor red neuronal obtenida fue aceptable (correlación de 0,87, error de entrenamiento < 0,006). El error de predicción fue el 13,5% ( $\pm 1,1$ ) del valor del índice de coexistencia. Según los resultados, la composición de los ensambles de murciélagos cavernícolas de Cuba no es aleatoria, ya que encontramos que las especies funcionalmente más distintas tienden a coexistir. Este resultado es coherente con que el efecto de las relaciones competitivas determine la composición de las especies de murciélagos cavernícolas en Cuba.

Palabras clave: Coexistencia, Exclusión competitiva, Chiroptera, Cuevas, Biodiversidad

Received: 15 XII 21; Conditional acceptance: 03 III 22; Final acceptance: 05 VII 22

Yarelys Ferrer–Sánchez, Universidad Técnica Estatal de Quevedo (UTEQ), Av. Quito km 1 1/2 vía a Santo Domingo de los Tsáchilas, Quevedo–Los Ríos, Ecuador.– Dennis Denis Ávila, Departamento de Biología Animal y Humana, Facultad de Biología, Universidad de La Habana, calle 25 entre J e I, Vedado, Ciudad de La Habana, Cuba.

Ccorresponding author: Y. Ferrer–Sánchez. E–mail: [yferrer@uteq.edu.ec](mailto:yferrer@uteq.edu.ec)

ORCID ID: Y. Ferrer–Sánchez: 0000-0003-0623-1240; D. Denis Ávila: 0000-0003-4808-7195



## Introducción

Los mecanismos que determinan la estructura de los ensambles y las comunidades de animales y plantas han sido objeto de intensos estudios y debates dentro de la ecología moderna. A medida que la ecología ha madurado, los estudios sobre la estructuración de las comunidades han dejado de centrarse en los patrones observados para hacerlo en los mecanismos subyacentes, a fin de entender en mayor profundidad el funcionamiento de los sistemas ecológicos (Pickett *et al.*, 1994). Identificar los factores que influyen en la coexistencia de las especies en lugares determinados es fundamental para comprender la biodiversidad como patrón y proceso. El debate sobre el determinismo o la estocasticidad de los procesos que producen los ensambles biológicos es antiguo (Polis, 1991) y los datos disponibles sobre su estado de equilibrio siguen siendo controvertidos (Siepielski y McPeck, 2010; Guillemot *et al.*, 2011; Calatayud *et al.*, 2020).

Poco se sabe acerca de la composición o estructura de los ensambles de murciélagos neotropicales y la mayoría de sus características se han deducido a partir de listas de especies y matrices de presencia-ausencia, que son herramientas fundamentales en los análisis biogeográficos y de las comunidades (Alurralde y Díaz, 2021). En este grupo se han observado similitudes entre la estructura de los ensambles reales y otros generados por selección aleatoria de especies (Willig y Moulton, 1989). Al ser sumamente ágiles, los murciélagos se mueven fácilmente entre localidades, hábitats e islas, lo cual los hace poco propensos al aislamiento que estabilizaría la estructura de los ensambles (Alurralde y Díaz, 2021). Según Willig (1986), hay tres preguntas básicas que se deben responder para comprender la estructuración de las comunidades de murciélagos sudamericanos: si realmente las locales tienen patrones no aleatorios en su estructura, si dichos patrones locales están o no extendidos y cuáles son sus factores determinantes.

El estudio de los patrones de coexistencia de las especies tuvo su auge a raíz del conflicto entre las reglas propuestas por Diamond (1975) y el descubrimiento de Connor y Simberloff (1979) de que estos mismos patrones no difieren significativamente de los obtenidos por azar. Independientemente de la polémica teórica y metodológica, el estudio de las frecuencias de coaparición de los pares de especies en muestras amplias de ensambles continúa siendo una herramienta más del estudio de las comunidades (Ulrich, 2004). Los patrones ecológicos de la estructura de los ensambles no solo se describen por medio de los índices de coexistencia de especies, sino también de la distribución de las abundancias proporcionales o empleando indicadores morfológicos poblacionales. La falta de información sobre la estructura precisa de los ensambles de murciélagos por lo que hace a las abundancias proporcionales se asocia a la dificultad de su medición, mientras que la composición y las mediciones morfométricas son mucho más simples de evaluar. Las restricciones fenotípicas que imponen los parámetros ambientales en los hábitats particulares influyen en la capacidad

reproductiva y generan respuestas morfológicas más fácilmente cuantificables que otros parámetros ecológicos directos como el poder reproductivo, el estrés o la superposición ecológica (MacArthur y Levins, 1967; Brown *et al.*, 1996).

Se ha sugerido que un factor importante en la estructuración de los ensambles de murciélagos puede ser el tamaño corporal (Willig, 1986). El principio de la similitud limitante de MacArthur y Levins (1967) permite identificar a los competidores potenciales, coexistentes dentro del mismo gremio, cuando la diferencia entre la talla de los mismos es inferior a la razón de Hutchinson (1,26) (Hutchinson, 1959). Este valor ha sido sugerido como límite entre los pesos adyacentes de especies competidoras en un gremio para garantizar su coexistencia y, aunque ha sido cuestionado en términos teóricos, se ha utilizado como criterio en las matrices de gremios (Roth, 1981). La estructura de los ensambles de murciélagos también se ha descrito con frecuencia en términos de gremios tróficos (grupos de especies que consumen alimentos similares con técnicas parecidas de alimentación; *sensu* [Root, 1967]), en los que se cree que la competencia tiene un papel importante en su determinación (Salgado-Mejía *et al.*, 2021). Las matrices de gremios y tallas, a falta de información ecológica detallada sobre las interacciones interespecíficas, han sido los instrumentos principales con los que se ha podido determinar la organización comunitaria en este grupo (McNab, 1971; Fleming *et al.*, 1972; Alurralde y Díaz, 2021).

Los murciélagos del Caribe han sido bien estudiados (Baker y Genoways, 1978; Rodríguez-Durán y Kunz, 2001; Presley y Willig, 2008) y su distribución en las islas está bien delimitada (Fleming y Racey, 2010). Cuba posee la fauna de murciélagos más rica de la región, ya que posee más del 45 % de las especies, siete de ellas endémicas. El conocimiento de los murciélagos de Cuba es relativamente antiguo, pero su auge llegó con la influyente obra de Silva (1979). Puede decirse que, en la actualidad, se conoce en profundidad la taxonomía tanto de las especies vivientes como de las fósiles. Numerosos trabajos se han centrado en aspectos ecológicos básicos como el uso del hábitat, la conducta, la dieta, las relaciones con las plantas, la ecomorfología y la ecofisiología (Mancina y Sánchez, 2001; Casotti *et al.*, 2006; Mancina *et al.*, 2004, 2012). Su estado de conservación también ha sido estudiado (Mancina *et al.*, 2007; Borroto-Páez y Mancina, 2017).

Las numerosas listas de especies y los materiales conservados en colecciones hacen que la distribución de las especies de murciélagos en Cuba sea relativamente bien conocida (Sánchez-Lozada *et al.*, 2018). Sin embargo, los estudios sobre la estructura de los ensambles son notablemente escasos y no se han analizado los factores que pueden determinar la distribución y abundancia de sus poblaciones. Mancina (2011) advirtió de que en Cuba existen localidades donde se han registrado hasta más de 17 especies conviviendo. Específicamente, en ciertos refugios diurnos cavernícolas pueden coexistir hasta 13 especies, aunque se desconocen los mecanismos

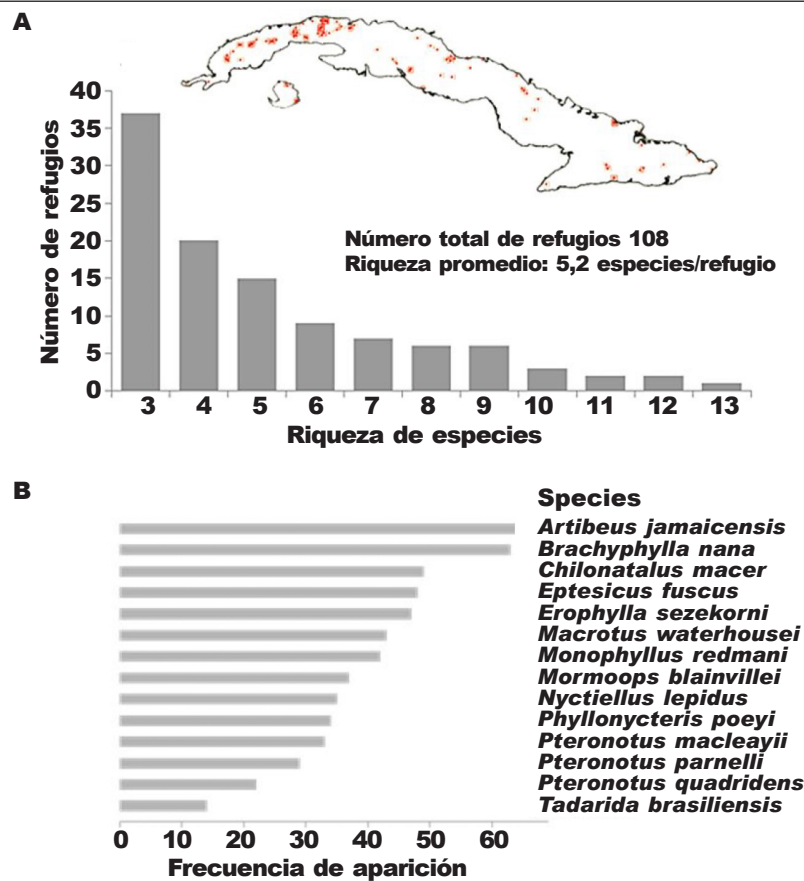


Fig. 1. Distribución de la riqueza de especies observada en la muestra de los ensambles de murciélagos en refugios diurnos empleada para evaluar los patrones de coexistencia entre las especies de murciélagos de Cuba: A, distribución geográfica de las cuevas estudiadas; B, frecuencia de aparición de cada especie en la muestra.

Fig. 1. Distribution of species richness observed in the sample of bat assemblages in diurnal roosts used to evaluate coexistence patterns among Cuban bat species: A, geographical distribution of caves studied; B, frequency of appearance of each species in the sample.

exactos que permiten esta coexistencia sin exclusión competitiva. Se cree que la distribución por gremios, las diferencias en los patrones de actividad nocturna (Mancina y Castro–Arellano, 2013), los patrones de vuelo y una amplia diversidad en la morfología craneal y alar son el reflejo de mecanismos de segregación con valor adaptativo en este sentido.

A pesar de lo anterior, los patrones de coexistencia entre estas especies aún no se han descrito directamente. Estos ordenamientos se han empleado para tratar de entender los mecanismos que pueden determinar la distribución de las especies y la estructura de muchas comunidades. Su análisis también puede ayudar a identificar las condiciones abióticas y bióticas que afectan a la fauna local (Peres–Neto, 2004). Si bien la morfología de las especies cubanas también ha sido extensamente descrita, no existen estudios previos que relacionen estas características con los patrones de distribución ni de coexistencia de los murciélagos.

El objetivo del presente trabajo fue validar la hipótesis de que los rasgos funcionales ecomorfológicos influyen en los patrones de coexistencia de los ensambles cavernícolas de murciélagos de Cuba, a través de la asociación de los índices de coexistencia con sus diferencias en términos de aspectos morfométricos y alimentarios. Este análisis permite establecer cuáles podrían ser los factores que determinan la estructuración por especies de estos ensambles.

### Material y métodos

Se emplearon las listas de especies recogidas en fuentes bibliográficas, colecciones científicas y varias expediciones de campo, que abarcaron las 108 localidades en las que se habían observado más de tres especies de murciélagos cohabitando. En la mayor parte de los refugios se encontraron entre tres y cua-

tro especies, pero en el 48% de ellos se observaron más de cinco especies (fig. 1). El análisis se limitó a las especies que se habían registrado más de 10 veces en las cuevas estudiadas. Las 14 especies que cumplieron estos criterios y que formaron parte del análisis fueron: *Artibeus jamaicensis*, *Brachyphylla nana*, *Chilonatalus macer*, *Eptesicus fuscus*, *Erophylla sezekorni*, *Macrotus waterhousei*, *Monophyllus redmani*, *Mormoops blainvillei*, *Nyctiellus lepidus*, *Phyllonycteris poeyi*, *Pteronotus macleayi*, *Pteronotus parnellii*, *Pteronotus quadridens* y *Tadarida brasiliensis*.

Los patrones de coexistencia se describieron en función del promedio de las unidades de tipo tablero de ajedrez que aparecen entre dos especies (como medida individual) de Stone y Roberts (1990). Una unidad de tipo tablero de ajedrez (UT) es cualquier submatriz de 2 x 2 celdas con la forma 1-0/0-1 o 0-1/1-0, en una matriz de presencias-ausencias por sitios o muestras. El número de unidades de tipo tablero de ajedrez para cada pareja de especies se calcula como:  $UT = (r_i - S)(r_j - S)$ , donde S es el número de sitios compartidos por ambas especies y  $r_i$  y  $r_j$  son los totales por fila de las especies i y j. El cálculo de este índice se hizo en el programa EcoSim v7.72, de Gotelli y Entsminger (2001). Como este índice es una medida del grado de exclusión mutua, para facilitar un análisis más directo, se calculó su recíproco de forma que el valor resultante quedara entre 0 y 1; los valores más elevados indican las especies que más tienden a coexistir en los mismos refugios. La red de relaciones se representó en forma de gráfico de redes en el programa Gephi 0.9.2, con una distribución de Fruchterman Reingold; el grosor y tono de gris de las aristas son proporcionales al grado de asociación. La similitud entre los patrones de coexistencia de las especies se representó en un escalado multidimensional no métrico con la distancia euclidiana.

A partir de las publicaciones científicas se tomaron, además, los valores medios de cinco variables morfológicas (peso corporal [g], carga alar [ $g/cm^2$ ], expansión alar [mm], longitud del antebrazo [mm] y longitud del cráneo [longitud occipitopremaxilar, en mm]) y la composición cualitativa básica de la dieta (insectos, polen o néctar, frutas o pescado) (tabla 1). Con estas variables se confeccionaron matrices de distancias (euclidiana para las variables continuas y de Bray-Curtis para la composición de la dieta). Se comparó el agrupamiento obtenido mediante el método de Ward, empleando la matriz de índices de coexistencia, con el obtenido a partir de las variables morfológicas.

Para un enfoque unidimensional, se hicieron regresiones no paramétricas de Spearman entre los índices de coexistencia y las razones entre el peso de las especies, así como las diferencias alimentarias, dadas por el inverso de la similitud de Bray-Curtis.

Las matrices de coexistencia también se correlacionaron con las matrices de distancias morfológicas, de forma general, entre las especies (todas las variables simultáneamente y el índice de distancia euclidiana), así como con la matriz de similitud alimentaria (índice de Bray Curtis), con el objetivo de inferir el grado de asociación entre ambos procesos (coexistencia y

similitudes ecomorfológicas). Para ello se utilizaron pruebas de Mantel con 10.000 aleatorizaciones.

Por último, la capacidad predictiva de las variables morfológicas y de composición de la dieta respecto del grado de coexistencia entre las especies se evaluó por medio de una red neuronal de regresión obtenida con un procedimiento de búsqueda automatizada. Como el objetivo fue analizar un conjunto cerrado de especies, sin propósito predictivo, y como cada unidad muestral fue una pareja de especies diferentes, se utilizaron todos los datos en el entrenamiento de la red. Los indicadores de la capacidad predictiva fueron el coeficiente global de regresión y el valor medio de los errores cuadráticos. Los análisis fueron realizados en el programa PopTools v3.0, add-ins del MS Excel, y el programa Statistica v 8.0 (StatSoft, Tulsa, OK). Los datos utilizados, los análisis en extenso y la red neuronal entrenada se pueden consultar en la información suplementaria contenida en el repositorio Figshare (<https://doi.org/10.6084/m9.figshare.20161931.v1>).

## Resultados

Al ordenar las especies en un espacio euclidiano según su distancia al número de parejas tablero que promedian con las demás y representar en un dendrograma la estructura de estas relaciones de coexistencia, se pudieron identificar tres grupos de especies (fig. 2 y 3). Estos grupos no indican afinidad entre las especies, sino que identifican los tres grupos de especies con patrones de exclusión más marcados. El grupo mayor en el espacio de ordenamiento estuvo formado por seis especies: *Monophyllus*, *Nyctiellus*, *Mormoops* y las tres especies de *Pteronotus*. El segundo grupo estuvo formado por *Erophylla*, *Chilonatalus*, *Phyllonycteris* y *Brachyphylla* y el tercero por *Artibeus*, *Tadarida*, *Eptesicus* y *Macrotus*.

No solo la cantidad media de parejas tablero (*checkerboard combination*) de cada especie describe la estructura interna de los ensambles, sino que es relevante entre quienes tienden a aparecer. Por ello, el análisis de agrupamiento mostró una organización ligeramente diferente de las especies de murciélagos (fig. 3), también dividida en tres grupos, pero cuya composición solo es similar en el 63% de las especies a la del ordenamiento anterior.

La estructura de las relaciones de coexistencia no tiene relación aparente con la que se obtiene a partir de las similitudes morfológicas, en la cual se pueden identificar dos grandes grupos que no coinciden con los descritos por las relaciones de coexistencia. La prueba de Mantel entre las matrices de coexistencia y la matriz de distancias morfológicas, teniendo en cuenta todas las variables, dio como resultado una correlación observada de solo 0,169 ( $p = 0,08$ ), por lo que no se encontró dependencia entre ambos grupos de variables.

La cantidad de parejas tablero que tuvo cada especie con el resto, como promedio, fue máxima en el caso de *Eptesicus* y *Tadarida* y mínima en el de *Chilonatalus* y *Natalus* (fig. 4). Entre estas especies,

Tabla 1. Valores medios de las variables biológicas empleadas en el análisis de la relación de los patrones de coexistencia de los murciélagos cavernícolas de Cuba en los refugios diurnos y las características de las especies (Silva, 1979): Mc, masa corporal (gr); Ca, carga alar ( $g/cm^2$ ); Ea, expansión alar (mm); La; longitud antebrazo (mm); Lc, Longitud del cráneo (mm); Cd, composición de la dieta (P/n, polen/néctar; F, frutas; I, insectos; S, semillas).

Table 1. Mean values of biological variables used in the analysis of the relationship between the coexistence of Cuban cave bats in diurnal roosts and characteristics of the various species (Silva, 1979): Mc, body mass (gr); Ca, wing loading ( $g/cm^2$ ); Ea, wing expansion (mm); La, forearm length (mm); Lc, Length of the skull (mm); Cd, diet composition (P/n, pollen/nectar; F, fruits; I, insects; S, seeds).

ID	Especie	Mc	Ca	Ea	La	Lc	P/n	Cd		
								F	I	S
1	<i>Artibeus jamaicensis</i>	37,3	0,148	392,5	56,5	26,9	0,5	0,5	0	0
2	<i>Brachyphylla nana</i>	34,1	0,139	416,5	59	28,3	0,33	0	0,33	0,33
3	<i>Chilonatalus macer</i>	3,0	0,03	232,5	32,5	14,6	0	0	1	0
4	<i>Eptesicus fuscus</i>	15,0	0,077	326,5	46	18,05	0	0	1	0
5	<i>Erophylla sezekorni</i>	17,0	0,6055	321,5	47	24,6	0,33	0	0,33	0,33
6	<i>Macrotus waterhousei</i>	15,0	0,078	349,00	51,50	23,9	0	0	1	0
7	<i>Monophyllus redmani</i>	11,0	0,098	288,50	39,50	21,8	0,5	0	0,5	0
8	<i>Mormoops blainvillei</i>	8,5	0,052	317,50	46,50	13,1	0	0	1	0
9	<i>Nyctiellus lepidus</i>	2,5	0,038	199,50	29,50	12,6	0	0	1	0
10	<i>Phyllonycteris poeyi</i>	20,8	0,13	322,00	47,00	25,2	0,5	0	0,5	0
11	<i>Pteronotus macleayii</i>	5,4	0,05	282,50	42,30	16	0	0	1	0
12	<i>Pteronotus parnelli</i>	11,2	0,061	347,50	52,50	20,3	0	0	1	0
13	<i>Pteronotus quadridens</i>	4,7	0,055	252,50	37,30	14,3	0	0	1	0
14	<i>Tadarida brasiliensis</i>	8,5	0,095	283,00	39,50	16,15	0	0	1	0

el índice tuvo valores decrecientes con un comportamiento similar al de su frecuencia de aparición en la matriz de datos primarios, lo cual pone de manifiesto un posible efecto confundido en el análisis de los índices de coexistencia. Se excluye de la tendencia a *Artibeus* que, a pesar de ser la especie más frecuente en la muestra, mostró valores intermedios de parejas tablero.

Una representación, tal vez más apropiada, de la complejidad de las relaciones de coexistencia entre estas especies es la red de interacciones, que se representa en la figura 5 y en la cual el grosor y la intensidad del tono de las líneas representan la fortaleza de las asociaciones de coexistencia. Algunas especies como *P. poeyi*, *Chilonatalus macer*, *Lasiurus insularis*, *Mormopterus minutus*, *Nycticeius cubanus* y las del género *Pteronotus* destacaron por poseer pocas y muy débiles relaciones de exclusión aparente (fig. 5).

Para analizar los posibles factores determinantes de esta red de asociaciones percibidas por presencias–ausencias conjuntas, se relacionó este patrón con las diferencias en otras variables biológicas de las especies, como es el caso del peso (fig. 6). La correlación por rangos de Spearman entre los índices de coexistencia y las razones entre pesos dio una

asociación significativa, aunque débil en intensidad ( $r_s = 0,37$ ;  $p < 0,05$ , al igual que con las diferencias en la alimentación (inverso de la similitud de Bray–Curtis,  $r_s = -0,234$ ;  $p < 0,05$ ).

En la prueba de correlación de matrices de distancia, representada en la figura 6, se observó que cuando los pesos son similares, las intensidades de coexistencia pueden variar en todo el rango de valores, pero a medida que las razones entre pesos aumentan, los valores del índice C tienden a ser más elevados. No obstante, esta asociación con el peso en un modelo nulo no fue significativa ( $r_m = 0,163$ ,  $p = 0,07$ ).

Ninguna de las variaciones en las variables predictivas estudiadas de forma individual pudo predecir el patrón de coexistencia en un nivel que no pudiera ser razonablemente atribuido al azar. Pero como en los fenómenos biológicos de alta variabilidad y relaciones débiles, la potencia de las pruebas estadísticas que se emplean en la detección de relaciones tiene una importancia fundamental, se empleó una red neuronal para evaluar la capacidad conjunta de las variables analizadas de estimar el nivel de coexistencia entre las especies. La red más eficiente estuvo formada por cuatro neuronas de entrada, correspondientes a las variables independientes, diez neuronas en la capa oculta y una neurona de salida, en ambos casos con

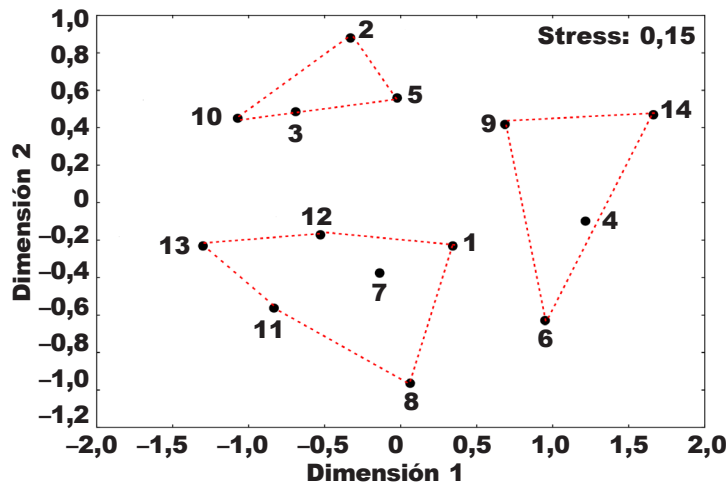


Fig. 2. Mapa de ordenamiento del escalado multidimensional no métrico a partir de las relaciones de coexistencia de 14 especies de murciélagos cavernícolas de Cuba en sus refugios diurnos. La distancia entre las especies (distancia euclidiana) corresponde a las similitudes en relación con la cantidad de unidades tableros entre ellas: 1, *Artibeus jamaicensis*; 2, *Brachyphylla nana*; 3, *Chilonatalus macer*; 4, *Eptesicus fuscus*; 5, *Erophylla sezekorni*; 6, *Macrotus waterhousei*; 7, *Monophyllus redmani*; 8, *Mormoops blainvillei*; 9, *Nyctiellus lepidus*; 10, *Phyllonycteris poeyi*; 11, *Pteronotus macleayii*; 12, *Pteronotus parnelli*; 13, *Pteronotus quadridens*; 14, *Tadarida brasiliensis*.

Fig. 2. Non-metric multidimensional scaling ordering map from the coexistence relationships in 14 species of Cuban cave bats in their diurnal roosts. Distance between species (Euclidean distance) corresponds to the similarities in relation to the number of board units between them. (For the species' abbreviations, see above and table 1.)

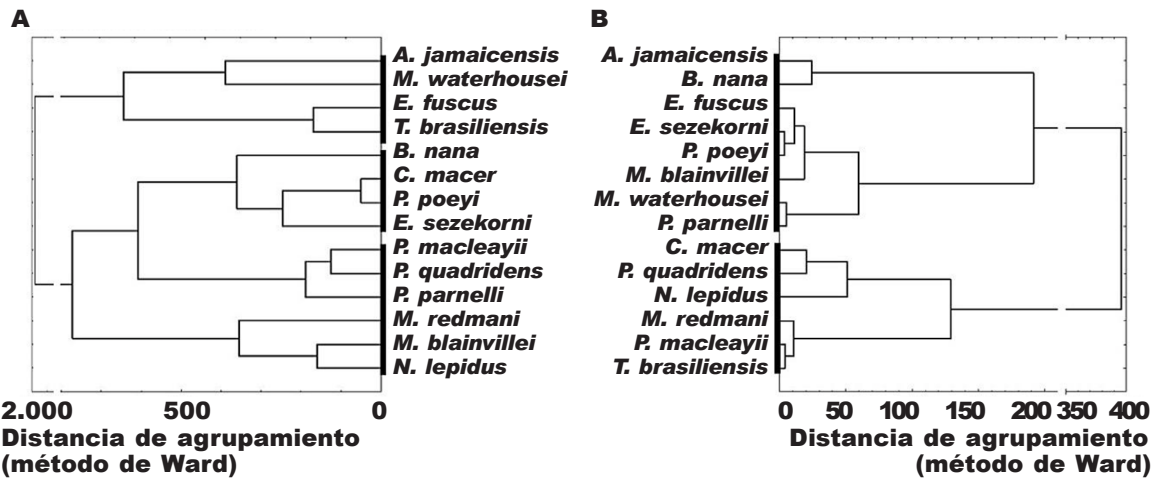


Fig. 3. Relaciones de similitud entre los patrones de coexistencia en refugios diurnos (A) y la similitud morfométrica (B) de 14 especies de murciélagos cavernícolas de Cuba, obtenidas a partir de las cantidades de unidades de tipo tablero de ajedrez en la matriz de presencias–ausencias. La barra negra indica los grupos formados en el escalado multidimensional no métrico con la coexistencia y según las similitudes morfológicas.

Fig. 3. Similarity relationships between the coexistence patterns in diurnal roosts (A) and morphometric similarity (B) in 14 species of Cuban cave bats, based on the amount of board units in the presence–absence matrix. The black bars indicate the groups formed in the non-metric multidimensional scaling with coexistence and according to morphological similarities.

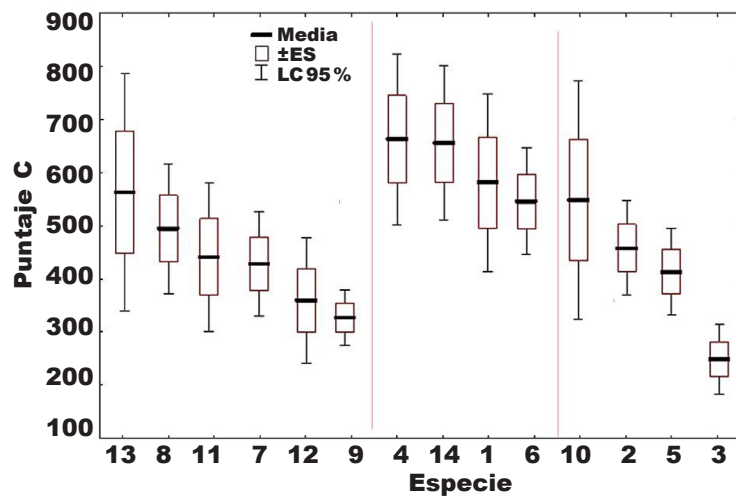


Fig. 4. Distribución de los puntajes C que aparecen en cada una de las 14 especies de murciélagos cavernícolas de Cuba en 106 refugios diurnos. (Para las abreviaturas de las especies, véase fig. 2 y tabla 1).

Fig. 4. Distribution of the C scores that appear in each of the 14 species of Cuban cave bats in 106 diurnal roosts. (For the species' abbreviations, see fig. 2 and table 1).

una función de activación tangente. El desempeño de la red fue aceptable, ya que la correlación fue de 0,87 (fig. 7) y el error de entrenamiento inferior a 0,006. El error medio de predicción fue un 13,5% ( $\pm 1,1$ ) del valor del índice de coexistencia, lo cual puede considerarse muy bueno, teniendo en cuenta la débil asociación que mostraban de manera individual las variables predictoras. *Eptesicus fuscus*, *Noctilio leporinus* y *Tadarida brasiliensis* fueron las especies con mayores residuales y además tendieron a la sobreestimación de

la coexistencia. De manera inesperada, la red mostró mayor sensibilidad a las diferencias de la carga alar (51%), seguidas por las razones entre pesos (30%) y las similitudes en la alimentación (11%).

**Discusión**

La estructuración por especies de los ensambles puede depender de múltiples factores, entre los que

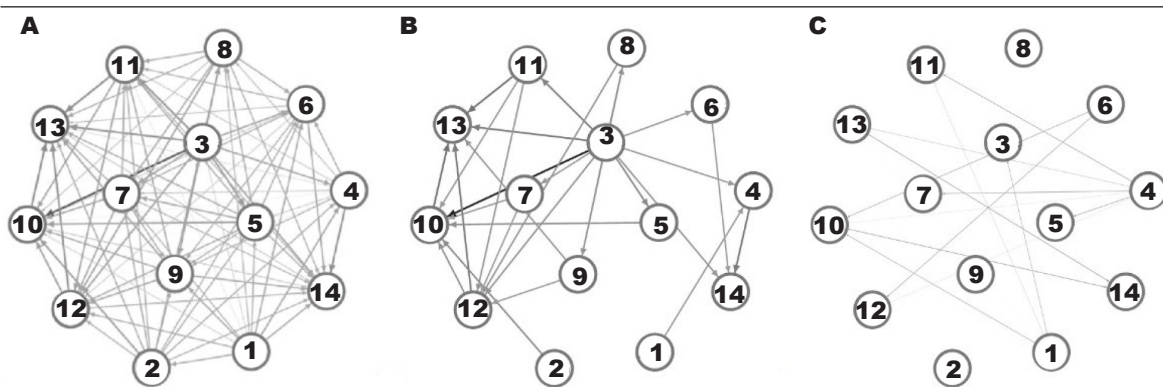


Fig. 5. Representación gráfica de la red de relaciones de coexistencia entre las 14 especies de murciélagos cavernícolas de Cuba: A, relaciones totales; B, relaciones más frecuentes (índice > 0,148); C, relaciones menos frecuentes (índice < 0,066). (Para las abreviaturas de las especies, véase fig. 2 y tabla 1).

Fig. 5. Graphic representation of the network of coexistence relationships between the 14 species of Cuban cave bats. A, total relationships; B, most frequent relationships (index > 0.148); and C, less frequent relationships (index < 0.066). (For the species' abbreviations, see fig. 2 and table 1).

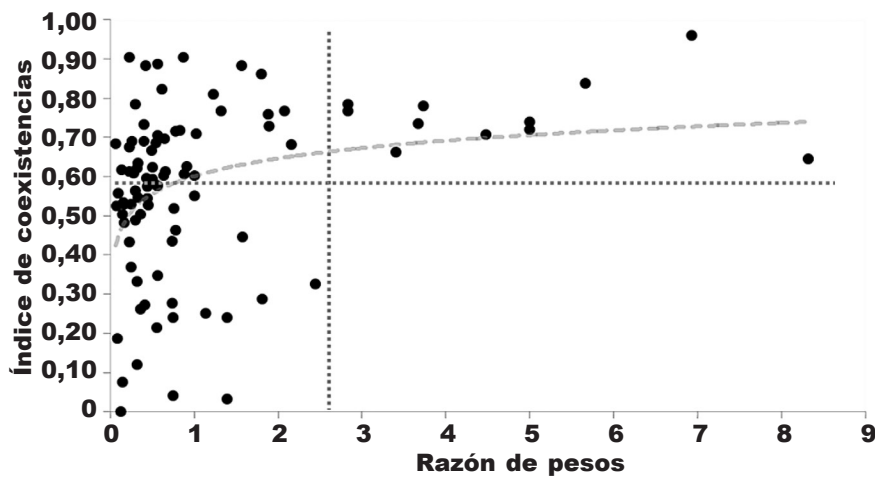


Fig. 6. Relación entre el índice de coexistencia entre parejas de especies de murciélago y sus razones de peso corporal, independientemente del arreglo en gremios.

*Fig. 6. Relationship between the coexistence index between pairs of bat species and their body weight ratios, regardless of the guild arrangement.*

se encuentran las localidades físicas, las relaciones filogenéticas entre especies y algunos aspectos históricos y geográficos. En las últimas décadas, se ha descrito un marco conceptual multifacético sobre la biodiversidad que engloba múltiples formas de variación biológica, incluida la diversidad taxonómica, genética y fenotípica dentro de las comunidades (Purvis y Hector, 2000). Existe un marco común que vincula las teorías de coexistencia de especies con los patrones de diversidad funcional (Whittaker *et al.*, 2001; Hillebrand, 2004; Bellwood *et al.*, 2005). En el caso del análisis de la asociación entre los índices de coexistencia de las especies de murciélagos cavernícolas de Cuba y sus diferencias en cuanto a sus aspectos morfológicos y alimentarios, se esperaría que la coocurrencia de especies fuera menor, en caso de haber competencia, de la que se obtendría si las especies colonizaran el hábitat de forma independiente (si no existiera el efecto de la competencia, la coocurrencia de especies sería mayor, ya que las especies no se "evitarían").

La segregación en grupos de especies según sus patrones de coexistencia permite inferir la estructura interna de las relaciones interespecíficas en los ensamblajes de murciélagos. De esta forma, se pueden identificar los grupos de especies con un nivel de competencia o segregación más marcado. La clasificación de las especies basada en sus patrones de coexistencia también se ha empleado para desagregar la diversidad en grupos de especies que mejor reflejen sus similitudes y diferencias ecológicas, lo que da lugar a un marco para la identificación de especies que actúan como bioindicadores eficientes de riqueza (Azeria *et al.*, 2009).

Los valores obtenidos en este trabajo concuerdan con el resultado del metaanálisis realizado por Gotelli

y McCabe (2002), que con la publicación de 96 matrices de presencia–ausencia de diferentes taxones y un modelo nulo demostraron la generalidad de los patrones predichos por las reglas de Diamond, así como diferencias específicas de los taxones en la organización comunitaria. Según estos autores, en la mayoría de las comunidades naturales hay menos coexistencia de especies de lo esperado por azar, de acuerdo con las predicciones de estas reglas y con la competencia como fuerza principal para determinar la estructura de los ensamblajes (Connell, 1980; Weiher y Keddy, 1999).

El patrón de coexistencia entre las especies de murciélagos analizadas debe reflejar la diversidad de factores que determinan su distribución. La teoría predice que si la competencia interespecífica entre especies semejantes que consumen recursos similares limitantes es intensa, se produce un desplazamiento de caracteres que, estadísticamente, se manifiesta en distancias ecomorfológicas entre especies mayores y más homogéneas de lo esperado por azar (patrones morfológicos hiperdispersos). La existencia de correlaciones significativas entre las tasas de exclusión y las diferencias de peso entre las especies de murciélagos estudiadas se ajustan a esto.

La morfología se ha usado como una aproximación de los patrones ecológicos subyacentes en muchas especies de murciélagos (McNab, 1971; Findley y Black, 1983; Willig, 1986; Willig y Moulton, 1989), a pesar de que este planteamiento se basa en numerosos supuestos simplificadores. Las características morfológicas de las especies permiten inferir indirectamente atributos ecológicos, ya que se supone que estos han evolucionado a consecuencia de la selección natural y, por tanto, las relaciones del nicho de las especies en la comunidad se reflejan en sus adaptaciones morfo-



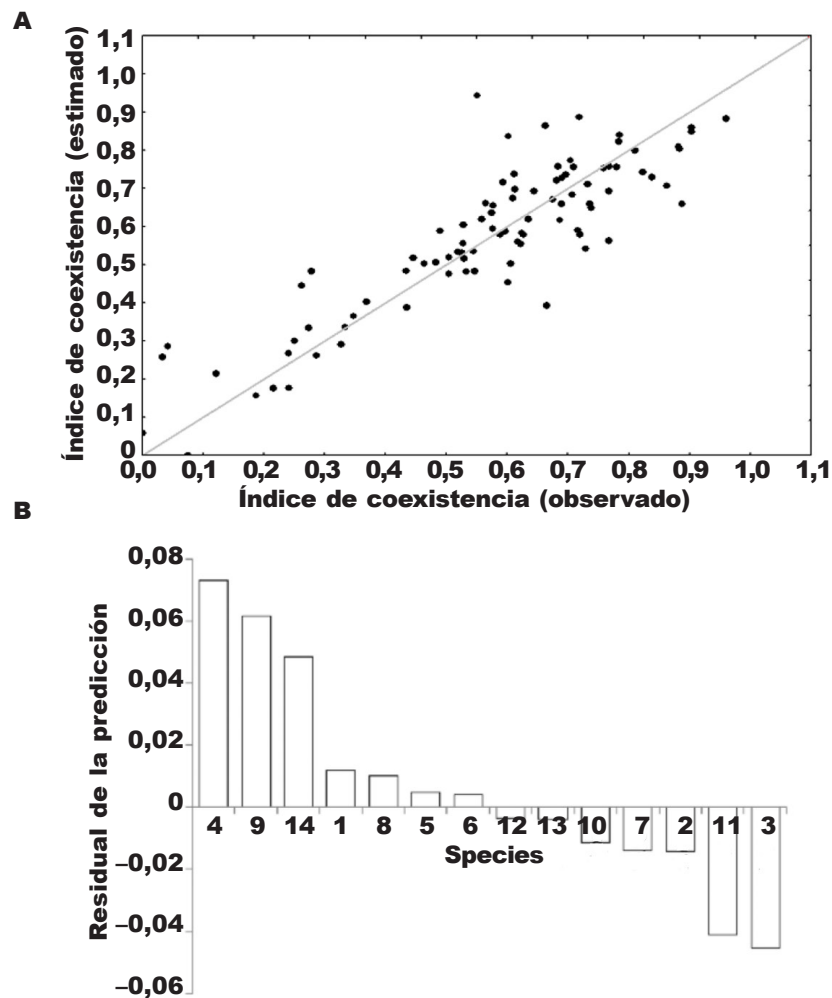


Fig. 7. A, predicción del índice de coexistencia en ensamblajes a partir de las distancias morfológicas, las razones de peso y las similitudes tróficas de 14 especies de murciélagos cavernícolas de Cuba por medio de una red neuronal de regresión; B, comportamiento de los residuales medios por especie. (Para las abreviaturas de las especies, véase fig. 2 y tabla 1).

*Fig. 7. A, coexistence index prediction in assemblages from the morphological distances, weight ratios and trophic similarities of 14 Cuban cave bat species according to a regression neural network; B, behavior of the average residuals for each species. (For the species' abbreviations, see fig. 2 and table 1).*

lógicas (Ricklefs, 1979). Las interacciones bióticas son causantes de la limitación en la riqueza de especies a escala local a través de la exclusión competitiva (Hardin, 1960) y los principios de similitud limitante (MacArthur y Levins, 1967; Statzner *et al.*, 2004; Stubbs y Wilson, 2004). Por esta razón, también pueden existir efectos de prioridad, dados por el orden de llegada de las especies a la comunidad local (Fukami *et al.*, 2005) o un filtrado ambiental, según el cual la presencia y abundancia de una especie en una comunidad también están en función de las propiedades de su nicho (MacArthur y Levins, 1967; van der Valk, 1981; Peres-Neto, 2004).

La similitud entre los patrones de ordenamiento basados en la coexistencia y en distancias morfo-

lógicas sugiere una relación funcional entre ambos fenómenos. A pesar de que los análisis estadísticos unidimensionales son insuficientes para predecir de forma sistemática el nivel de coexistencia, la red neuronal entrenada sí logra un nivel de asociación relativamente alto, normalmente superior al 86 % en el índice de coexistencia, pero con un comportamiento diferente entre las especies. Las variables morfológicas más relacionadas con la coexistencia fueron la carga alar y el peso, ambas relacionadas con el uso de los recursos tróficos.

La incertidumbre que se refleja en los resultados puede deberse a la posibilidad de que algunos factores ambientales como la heterogeneidad espacial, la

variabilidad climática o ciertos aspectos específicos de los taxones, como la movilidad, impidan ver con claridad los mecanismos asociados a procesos determinísticos e incluso que algún mecanismo particular opere con igual eficacia en todos los sitios y determinen la diferenciación morfológica de los murciélagos (Findley y Black, 1983; Patterson *et al.*, 2003).

De cualquier forma, la interpretación de la coexistencia puede ser incorrecta debido a que la presencia conjunta de dos especies no es indicador suficiente de ausencia de competencia. La presencia de patrones no aleatorios de la coexistencia en ensamblajes naturales también puede ser originada por procesos azarosos (Ulrich, 2004). La evidencia circunstancial de un patrón observado puede ser insuficiente para inferir un proceso subyacente (Marjakangas *et al.*, 2021), puesto que los procesos estocásticos pueden dar lugar a sistemas altamente organizados como ha quedado patente en el estudio del proceso de autoorganización. Por ello, la interpretación de estos patrones es compleja y requiere el empleo de toda la información disponible sobre la ecología de las especies. Los patrones observados en la naturaleza deben analizarse en su relación no determinante con los procesos que los originan, ya que pueden resultar de diferentes hipótesis alternativas.

Independientemente del papel de las similitudes ecomorfológicas de las especies, cabe esperar que otros factores como las características ecológicas del paisaje que rodea los refugios también influyan en la composición de los ensamblajes de murciélagos cavernícolas. La productividad, el grado de conservación y la propia estructura de la vegetación podrían influir en la presencia de determinadas especies (Alurralde y Díaz, 2021; Ocampo-Ariza *et al.*, 2022). No debe pasarse por alto la posible influencia de la competencia con los murciélagos no cavernícolas, que comprenden otras 12 especies, en las zonas de alimentación. También deben considerarse las características físicas de los propios refugios, ya que se ha demostrado la existencia de patrones específicos de selección de refugios por sus características estructurales, así como la utilización de diferentes estratos de las cuevas por las distintas especies.

Con posterioridad a las reglas de Diamond, se propusieron otras hipótesis para explicar la estructura de las comunidades, por ejemplo, los patrones de anidación entre especies (Patterson y Atmar, 1986), la proporcionalidad entre gremios (Wilson, 1989), la ley de los estados favorecidos (Fox y Brown, 1993), la regla de la razón de peso constante (Dayan y Simberloff, 1994) y las asociaciones entre ambiente y tendencias (Keddy y Weiher, 1999). Más recientemente, el discurso científico se ha centrado en parámetros multifacéticos para cuantificar las estructuras de ensamblaje, como la diversidad funcional y la diversidad filogenética, como complemento de la diversidad taxonómica (Gómez *et al.*, 2010; Mouchet *et al.*, 2010; Tucker *et al.*, 2017). La dispersión de los murciélagos en las Antillas Mayores se combina con estructuras jerárquicas en los hábitats para producir, además, patrones anidados.

## Conclusiones

El análisis de los índices de coexistencia entre 14 especies de murciélagos cavernícolas de Cuba mostró una estructura interna no aleatoria que de forma general se relaciona con la morfología y la dieta de las especies. Si bien ninguna variable morfológica muestra asociaciones suficientemente fuertes para hacer inferencias, el análisis conjunto sí mostró una asociación suficiente para poder predecir los índices de coexistencia con tasas de error relativamente bajas. La razón de peso, la carga alar y las diferencias de la dieta fueron las variables ecomorfológicas más influyentes en esas predicciones. Estos resultados confirman el papel de la competencia interespecifica en la determinación de la composición de los ensamblajes en los refugios cavernarios, pero dejan un grado suficiente de incertidumbre como para inferir la existencia de otros factores alineados, posiblemente relacionados con la disponibilidad local de recursos y las características físicas de los propios refugios.

## Referencias

- Alurralde, S. G., Díaz, M. M., 2021. Assemblage-level responses of Neotropical bats to forest loss and fragmentation. *Basic and Applied Ecology*, 50: 57–66. Doi: [10.1016/j.baae.2020.09.001](https://doi.org/10.1016/j.baae.2020.09.001)
- Azeria, E. T., Fortin, D., Hebert, C., Peres-Neto, P., Pothier, D., Ruel, J. C., 2009. Using null model analysis of species co-occurrences to deconstruct biodiversity patterns and select indicator species. *Diversity and Distributions*, 15: 958–971, Doi: [10.1111/j.1472-4642.2009.00613.x](https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2009.00613.x)
- Baker, R. J., Genoways, H. H., 1978. Zoogeography of Antillean bats. En: *Zoogeography of the Caribbean*: 53–98 (F. B. Gill, Ed.). Special Publications, Academy of Natural Sciences, Philadelphia.
- Bellwood, D. R., Hughes, T. P., Connolly, S. R., Tanner, J., 2005. Environmental and geometric constraints on Indo-Pacific coral reef biodiversity. *Ecology Letters*, 8: 643–651, Doi: [10.1111/j.1461-0248.2005.00763.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00763.x)
- Borroto-Páez, R., Mancina, C. A., 2017. Biodiversity and conservation of Cuban mammals: past, present, and invasive species. *Journal of Mammalogy*, 98: 964–985, Doi: [10.1093/jmammal/gyx017](https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx017)
- Brown, J. H., Tapa, M. L., Marquet, P. A., 1996. Darwinian fitness and reproductive power: reply to Kozlowski. *The American Naturalist*, 147: 1092–1097, Doi: [10.1086/285895](https://doi.org/10.1086/285895)
- Calatayud, J., Andivia, E., Escudero, A., Melián, C. J., Bernardo-Madrid, R., Stoffel, M., Aponte, C., Medina, N. G., Molina-Venegas, R., Arnan, X., Rosvall, M., Neuman, M., Noriega, J. A., Alves-Martins, F., Draper, I., Luzuriaga, A., Ballesteros-Cánovas, J. A., Morales-Molino, C., Ferrandis, P., Herrero, A., Pataro, L., Juen, L., Cea, A., Madrigal-González, J., 2020. Positive associations among rare species and their persistence in ecological assemblages. *Nature Ecology and Evolution*, 4: 40–45, Doi: [10.6084/m9.figshare.9906092](https://doi.org/10.6084/m9.figshare.9906092)

- Casotti, L. G., Herrera, M., Flores, J. J. Mancina, C. A., Braun, E., 2006. Relationships between renal morphology and diet in 26 species of new world bats (suborder microchiroptera). *Zoology*, 109: 196–207, Doi: [10.1016/j.zool.2006.03.003](https://doi.org/10.1016/j.zool.2006.03.003)
- Connell, J. H., 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos*, 35: 131–138, Doi: [10.2307/3544421](https://doi.org/10.2307/3544421)
- Connor, E. F., Simberloff, D., 1979. The assembly of species communities: chance or competition? *Ecology*, 60: 1132–1140, Doi: [10.2307/1936961](https://doi.org/10.2307/1936961)
- Dayan, T., Simberloff, D., 1994. Morphological relationships among coexisting heteromyids: an incisive dental character. *The American Naturalist*, 143: 462–477, Doi: [10.1086/285613](https://doi.org/10.1086/285613)
- Diamond, J., 1975. Assembly of species communities. En: *Ecology and evolution of communities*: 342–444 (M. L. Cody, J. M. Diamond, Eds.). Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Findley, J. S., Black, H. L., 1983. Morphological and dietary structuring of a Zambian insectivorous bat community. *Ecology*, 64: 625–630, Doi: [10.2307/1937180](https://doi.org/10.2307/1937180)
- Fleming, T. H., Hooper, E. T., Wilson, D. E., 1972. Three Central American bat communities: structure, reproductive cycles, and movement patterns. *Ecology*, 53: 555–569, Doi: [10.2307/1934771](https://doi.org/10.2307/1934771)
- Fleming, T. H., Racey, P. A. (Eds.), 2010. *Island bats: evolution, ecology, and conservation*. University of Chicago Press, Chicago.
- Fox, B. J., Brown, J. H., 1993. Assembly rules for functional groups in North American rodent communities. *Oikos*, 67: 358–370, Doi: [10.2307/3545483](https://doi.org/10.2307/3545483)
- Fukami, T.; Bezemer, T. M., Mortimer, S. R., Van Der Putten, W. H., 2005. Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. *Ecol. Lett.*, 8: 1283–1290, Doi: [10.1111/j.1461-0248.2005.00829.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00829.x)
- Gómez, J. P., Bravo, G. A., Brumfield, R. T., Tello, J. G., Cadena, C. D., 2010. A phylogenetic approach to disentangling the role of competition and habitat filtering in community assembly of Neotropical forest birds. *Journal of Animal Ecology*, 79: 1181–1192, Doi: [10.1111/j.1365-2656.2010.01725.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01725.x)
- Gotelli, N. J., Entsminger, G. L., 2001. *EcoSim: Null models software for ecology. Version 7.0*. Acquired Intelligence Inc. & Kesey–Bear. Available online at: <https://www.uvm.edu/~ngotelli/EcoSim/EcoSim.html>
- Gotelli, N. J., McCabe, D. J., 2002. Species co-occurrence: a meta-analysis of J. M. Diamond's assembly rules model. *Ecology*, 83: 2091–2096, Doi: [10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2091:SCOAMA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2091:SCOAMA]2.0.CO;2)
- Guillemot, N., Kulbicki, M., Chabanet, P., Vigliola, L., 2011. Functional redundancy patterns reveal non-random assembly rules in a species-rich marine assemblage. *Plos One*, 6(10): e26735, Doi: [10.1371/journal.pone.0026735](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0026735)
- Hardin, G., 1960. Competitive exclusion principle. *Science*, 131(3409): 1292–1297, Doi: [10.1126/science.131.3409.1292](https://doi.org/10.1126/science.131.3409.1292)
- Hillebrand, H., 2004. Strength, slope and variability of marine latitudinal gradients. *Marine Ecology Progress Series*, 273: 251–267, Doi: [10.3354/meps273251](https://doi.org/10.3354/meps273251)
- Hutchinson, G. E., 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, 93: 145–159, Doi: [10.1086/282070](https://doi.org/10.1086/282070)
- Keddy, P., Weiher, E., 1999. The scope and goals of research on assembly rules. En: *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*: 1–20 (E. Weiher, P. Keddy, Eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- MacArthur, R. H., Levins, R., 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101: 377–385, Doi: [10.1086/282505](https://doi.org/10.1086/282505)
- Mancina, C. A., 2011. Introducción a los murciélagos. En: *Mamíferos de Cuba*: 122–134 (R. Borroto-Páez, C. A. Mancina, Eds.). UPC Print, Vaasa, Finlandia.
- Mancina, C. A., Borroto, R., García, L., 2004. Tamaño relativo del cerebro en murciélagos cubanos. *Orsis*, 19: 7–19.
- Mancina, C. A., Castro–Arellano, I., 2013. Unusual temporal niche overlap in a phytophagous bat ensemble of western Cuba. *Journal of Tropical Ecology*, 29: 511–521, Doi: [10.1017/S0266467413000680](https://doi.org/10.1017/S0266467413000680)
- Mancina C. A., Echenique–Díaz, L. M., Tejedor, A., García, L., Daniel–Álvarez, A., Ortega–Huerta, M. A., 2007. Endemics under threat: an assessment of the conservation status of cuban bats. *Hystrix the Italian Journal of Mammalogy*, 18(1): 3–15, Doi: [10.4404/hystrix-18.1-4388](https://doi.org/10.4404/hystrix-18.1-4388)
- Mancina, C. A., García–Rivera, L., Miller, B. W., 2012. Wing morphology, echolocation, and resource partitioning in syntopic Cuban mormoopid bats. *Journal of Mammalogy*, 93: 1308–1317, Doi: [10.1644/11-MAMM-A-331.1](https://doi.org/10.1644/11-MAMM-A-331.1)
- Mancina, C. A., Sánchez, J. A., 2001. Efecto de la actividad trófica de *Artibeus jamaicensis* (Mammalia: Chiroptera) sobre la dispersión de *Andira inermis* (Leguminosae). *Revista Biología*, 15(2): 81–85.
- Marjakangas, E. L., Ovaskainen, O., Abrego, N., Grøtan, V., de Oliveira, A. A., Prado, P., de Lima, R. A. F., 2021. Co-occurrences of tropical trees in Eastern South America: disentangling abiotic and biotic forces. *Plant Ecology*, 222: 791–806, Doi: [10.1007/s11258-021-01143-3](https://doi.org/10.1007/s11258-021-01143-3)
- McNab, B. K., 1971. The structure of tropical bat faunas. *Ecology*, 52: 352–358, Doi: [10.2307/1934596](https://doi.org/10.2307/1934596)
- Mouchet, M. A., Vileger, S., Mason, N. W. H., Mouillot, D., 2010. Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24: 867–876, Doi: [10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x)
- Ocampo–Ariza, C., Maas, B., Castro–Namuche, J. P., Thomas, E., Vansynghel, J., Steffan–Dewenter, I., Tschamtkke, T., 2022. Trait-dependent responses of birds and bats to season and dry forest distance in tropical agroforestry. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 325: 107751, Doi: [10.1016/j.agee.2021.107751](https://doi.org/10.1016/j.agee.2021.107751)
- Patterson, B. D., Atmar, W., 1986. Nested subsets

- and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society*, 28: 65–82, Doi: [10.1111/j.1095-8312.1986.tb01749.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1986.tb01749.x)
- Patterson, B. D., Willig, M. R., Stevens, R. D., 2003. Trophic strategies, niche partitioning, and patterns of ecological organization. En: *Bat ecology*: 536–579 (T. H. Kunz, M. B. Fenton, Eds). Univ. Chicago Press, Chicago.
- Peres-Neto, P. R., 2004. Patterns in the co-occurrence of fish species in streams: the role of site suitability, morphology and phylogeny versus species interactions. *Oecologia*, 140: 352–360, Doi: [10.1007/s00442-004-1578-3](https://doi.org/10.1007/s00442-004-1578-3)
- Pickett, S. T. A., Kolasa, J., Jones, C. G., 1994. *Ecological understanding: the nature of theory and the theory of nature*. Academic Press, San Diego, California.
- Polis, G. A., 1991. Desert communities: an overview of pattern and processes. En: *The Ecology of Desert Communities*: 1–26 (G. A. Polis, Ed.). University of Arizona Press, Tucson, Arizona.
- Presley, S. J., Willig, M. R., 2008. Composition and structure of Caribbean bat (Chiroptera) assemblages: effects of interisland distance, area, elevation and hurricane-induced disturbance. *Global Ecology and Biogeography*, 17: 747–757, Doi: [10.1111/j.1466-8238.2008.00412.x](https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00412.x)
- Purvis, A., Hector, A., 2000. Getting the measure of biodiversity. *Nature*, 405: 212–219, Doi: [10.1038/35012221](https://doi.org/10.1038/35012221)
- Ricklefs, R. E., 1979. *Ecology*. Chiron Press, Concord, Massachusetts.
- Rodríguez-Durán, A., Kunz, T. H., 2001. Biogeography of West Indian bats: an ecological perspective. En: *Biogeography of the West Indies: patterns and perspectives*: 355–368 (C. A. Woods, F. E. Sergile, Eds.). CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Root, R., 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs*, 37: 317–350, Doi: [10.2307/1942327](https://doi.org/10.2307/1942327)
- Roth, L., 1981. Constancy in the size ratios of sympatric species. *The American Naturalist*, 118: 394–404, Doi: [10.1086/283831](https://doi.org/10.1086/283831)
- Salgado-Mejía, F., López-Wilchis, R., Guevara-Chumacero, L. M., Valverde-Padilla, P. L., del Rio, P. C. M., Porto-Ramírez, S. L., Rojas-Martínez, I., Samano-Barbosa, G. A., 2021. Characterization of assemblages in neotropical cave dwelling bats based on their diet, wing morphology, and flight performance. *Therya*, 12: 435–447, Doi: [10.12933/therya-21-1075](https://doi.org/10.12933/therya-21-1075)
- Sánchez-Lozada, M., Vela Rodríguez, H., Díaz Perdomo, H. M., Monzón, J., de la Cruz Mora, J. M., Hernández Muñoz, A., Longueira Loyola, A., Espinosa, Á., Rodríguez-Cabrera, T. M., Vidal Bertuccioli, A., Mancina, C. A., 2018. Datos de distribución de murciélagos en Cuba: un acercamiento a través de inventarios biológicos rápidos. *Poeyana*, 507: 76–81.
- Siepielski, A. M., McPeck, M. A., 2010. On the evidence for species coexistence: a critique of the coexistence program. *Ecology*, 91: 3153–3164, Doi: [10.1890/10-0154.1](https://doi.org/10.1890/10-0154.1)
- Silva, G., 1979. *Los Murciélagos de Cuba*. Editorial Academia, La Habana.
- Statzner, B., Doledec, S., Hugueny, B., 2004. Biological trait composition of European stream invertebrate communities: assessing the effects of various trait filter types. *Ecography*, 27: 470–488, Doi: [10.1111/j.0906-7590.2004.03836.x](https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2004.03836.x)
- Stone, L., Roberts, A., 1990. The checkerboard score and species distributions. *Oecologia*, 85: 74–79, Doi: [10.1007/BF00317345](https://doi.org/10.1007/BF00317345)
- Stubbs, W. J., Wilson, J. B., 2004. Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Journal of Ecology*, 92: 557–567, Doi: [10.1111/j.0022-0477.2004.00898.x](https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00898.x)
- Tucker, C. M., Cadotte, M. W., Carvalho, S. B., Davies, T. J., Ferrier, S., Fritz, S. A., Grenyer, R., Helmus, M. R., Jin, L. S., Moers, A. O., Pavoine, S., Purschke, O., Redding, D. W., Rosauer, D. F., Winter, M., Mazel, F., 2017. A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. *Biological Reviews*, 92: 698–715, Doi: [10.1111/brv.12252](https://doi.org/10.1111/brv.12252)
- Ulrich, W., 2004. Species co-occurrences and neutral models: reassessing J. M. Diamond's assembly rules. *Oikos*, 107: 603–609, Doi: [10.1111/j.0030-1299.2004.12981.x](https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12981.x)
- van der Valk, A. G., 1981. Succession in wetlands: a Gleasonian approach. *Ecology*, 62: 688–696, Doi: [10.2307/1937737](https://doi.org/10.2307/1937737)
- Weiher, E., Keddy, P., 1999. *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Whittaker, R. J., Willis, K. J., Field, R., 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 28: 453–470, Doi: [10.1046/j.1365-2699.2001.00563.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00563.x)
- Willig, M. R., 1986. Bat community structure in South America: a tenacious chimera. *Revista Chilena de Historia Natural*, 59: 151–168.
- Willig, M. R., Moulton, M. A., 1989. The role of stochastic and deterministic processes in the structure of Neotropical bat communities. *Journal of Mammalogy*, 70: 323–329, Doi: [10.2307/1381514](https://doi.org/10.2307/1381514)
- Wilson, J. B., 1989. A null model of guild proportionality, applied to stratification of a New Zealand temperate rain forest. *Oecologia*, 80: 263–267, Doi: [10.1007/BF00380161](https://doi.org/10.1007/BF00380161)