



El Colegio de la Frontera Sur

Patrones de diversidad taxonómica y funcional de murciélagos en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas, México

TESIS

Presentada como requisito parcial para optar al grado de
Maestría en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural

Por

Víctor Hugo Mendoza Sáenz

2016

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada para la realización de la maestría.

Un sincero agradecimiento a quienes integraron mi comité tutelar. A la Dra. Lorena Ruiz Montoya y Dra. Anna Horváth, muchas gracias por todo el apoyo, la paciencia y el tiempo que dedicaron en mí y en el documento de tesis. A mi asesora Dra. Griselda Escalona Segura por su apoyo, observaciones y sugerencias para mejorar el documento de tesis y por haber formado parte del comité. Muchas gracias por darme la oportunidad de trabajar con ustedes.

Agradezco también al Proyecto “Vulnerabilidad social y biológica en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote” por su valioso apoyo logístico y económico para realizar las salidas al campo.

Agradezco a la M. en C. Alejandra Riechers por su apoyo en los muestreos y en la identificación de algunas especies de murciélagos. Al Biol. Josué Meza, Biol. Roberto Arteaga y Biol. Obed Arcos por haberme apoyado en el trabajo de campo. Al Dr. Neptalí Ramírez Marcial y Miguel Martínez Icó, por su apoyo y facilitación en los datos de vegetación.

A El Colegio de la Frontera Sur por brindarme la oportunidad de formarme en esta institución, a todos los profesores que durante los cursos compartieron con nosotros sus experiencias y conocimientos. Al personal de la biblioteca por su valioso apoyo en la búsqueda de literatura.

Un sincero agradecimiento al M. en C. León Felipe De La Mora, Dr. Darío Navarrete y Dr. Raúl Vaca por su apoyo en los análisis estadísticos. Sin duda me facilitaron el

aprendizaje y análisis de los datos. Al Biol. Fredy Falconi, muchas gracias por enseñarme a usar ArcGis y por su apoyo en la elaboración de mapas.

A mis sinodales, Dr. Eduardo Naranjo, M. en C. Benigno Gómez y M. en C. Cristian Kraker, por las revisiones y comentarios que ayudaron a mejorar el documento de tesis.

A los pobladores de las comunidades Emilio Rabasa, Veinte Casas, Nuevo San Juan Chamula y San Joaquín por haber permitido trabajar en sus terrenos. A todas las personas de las comunidades que me apoyaron en el trabajo de campo, con quienes entable una bonita amistad, y con quienes capturando murciélagos hicieron las horas amenas.

A todos mis compañeros y amigos de la maestría, por formar parte de este proceso, y en quienes encontré verdaderos amigos.

Aunque en este documento solo se le da crédito a un autor, es indudable que este es el resultado de un trabajo en conjunto, es por ello que agradezco a todas las personas que de una u otra manera me apoyaron en este proceso, a todos ellos, muchas gracias.

DEDICATORIA

A mis padres; Rolando Mendoza y Soledad Sáenz, a quienes admiro profundamente y agradezco el apoyo incondicional que siempre me han brindado bajo cualquier circunstancia.

A mis hermanos Marlyn y Carly, por apoyarme en cada una de mis decisiones y en quienes encuentro virtudes que admirar.

A mí querida esposa Viridiana, por formar parte de mi vida, por acompañarme en este proceso y por lo que nos falta vivir.

El conde Drácula le dio mala fama. Aunque Batman hizo lo posible por mejorarles la imagen, el murciélago sigue provocando más terror que gratitud. Pero el símbolo del reino de las tinieblas no atraviesa la noche en busca de pescuezos humanos. En realidad, el murciélago nos hace el favor de combatir la malaria cazando mil mosquitos por hora y tiene la gentileza de devorar los insectos que matan las plantas. A pesar de nuestras calumnias, este eficiente pesticida no nos enferma de cáncer ni nos cobra nada por sus servicios.

Eduardo Galeano, Bocas del tiempo.

ÍNDICE

CAPÍTULO I

| | |
|----------------------------|---|
| Introducción general | 1 |
|----------------------------|---|

CAPÍTULO II

| | |
|-----------------------------|----|
| Artículo | 6 |
| • Resumen | 7 |
| • Abstract..... | 8 |
| • Introducción | 9 |
| • Materiales y métodos..... | 11 |
| • Resultados..... | 18 |
| • Discusión | 25 |
| • Conclusión | 34 |
| • Agradecimientos | 35 |
| • Literatura citada | 36 |
| • Figuras..... | 46 |
| • Cuadros | 51 |
| • Anexos..... | 53 |

CAPÍTULO III

| | |
|-------------------------|----|
| Conclusión general..... | 56 |
|-------------------------|----|

CAPÍTULO IV

| | |
|------------------------|----|
| Literatura citada..... | 59 |
|------------------------|----|

CAPÍTULO I

Introducción general

Las zonas tropicales son áreas donde se concentra mayor diversidad biológica que en otras regiones (Ricklefs, 2004). Una diversidad alta promueve dinámicas de flujo de energía intensas y alta productividad del sistema, lo cual es importante para el mantenimiento de los procesos ecológicos a largo plazo. Una diversidad alta incrementa la especialización, las interacciones y la redundancia funcional de las especies, produciendo mayor resistencia y resiliencia del ecosistema a la perturbación, debido a que puede propiciar respuestas variables de las especies (Bellwood, et al., 2004; Galindo-González, 2004), lo que provoca una compleja interrelación entre las diferentes especies de la comunidad y el medio abiótico.

Las especies de una comunidad ecológica utilizan una variedad de recursos para satisfacer sus necesidades, y ello genera invariablemente, interacciones intraespecíficas (entre individuos de la misma especie) e interespecíficas (entre individuos de diferentes especies). Las interacciones ocurren en distintas escalas espacio-temporales, y promueven un flujo de energía y materiales que le dan funcionalidad al ecosistema (Martínez, 1996). Las comunidades se componen de especies que taxonómicamente pueden estar poco relacionadas pero usan recursos similares, por lo tanto se consideran funcionalmente semejantes (Reich, Walters y Ellsworth, 1997; Duckworth, Kent y Ramsay, 2000). Estos conjuntos de especies funcionalmente semejantes constituyen grupos funcionales (Chapin III, Matson y Mooney, 2002), donde sus frecuencias y composición es un componente de la diversidad.

Todas las especies contribuyen de una u otra manera al funcionamiento de los ecosistemas. Sin embargo, la magnitud de las contribuciones individuales puede depender del ecosistema o proceso de referencia (Martín-López, et al., 2007).

Las especies abundantes y dominantes son generalmente las principales reguladoras de la funcionalidad del ecosistema; no obstante, las especies raras tienen efectos importantes sobre los ecosistemas, porque pueden actuar como especies clave, particularmente si ninguna otra especie realiza una función similar (Mooney, et al., 2009). La pérdida de una especie clave puede tener un impacto desproporcionado en la composición y estructura de la comunidad (Naeem, et al., 1999). Una especie puede ser rara en un momento determinado, pero bajo otras circunstancias puede cambiar drásticamente en abundancia e importancia (Mooney, et al., 2009), lo cual podría impactar sobre la funcionalidad del grupo al que pertenece la especie.

La manera más común de relacionar el funcionamiento de los ecosistemas con la diversidad ha sido la riqueza de especies. Sin embargo, en años recientes se ha puesto atención a la función que estas llevan a cabo (Martín-López, et al., 2007), debido a que algunos autores consideran que la composición funcional de las comunidades biológicas puede aportar más información sobre sus respuestas al ambiente y sus efectos a nivel de ecosistema, que la diversidad de especies (Díaz y Cabido, 2001; Tilman, 2001; Hooper, et al., 2005).

En las zonas tropicales, como el sureste de México, uno de los grupos de vertebrados terrestres mejor representados por su diversidad, tanto de especies como de hábitos alimentarios, es el de los murciélagos, razón por la cual se ha propuesto como un posible grupo indicador para evaluar la calidad del hábitat (Fenton, et al., 1992; Medellín, Equihua y Amín, 2000). Además de su diversidad, otro factor importante es el nivel de conocimiento que se tiene sobre la taxonomía y ecología de este grupo de mamíferos, así como las técnicas de campo efectivas

para su muestreo, lo que hace posible una evaluación relativamente sencilla de una parte de su riqueza y diversidad de especies.

La diversidad de especies de murciélagos no es homogénea entre las diferentes unidades ambientales o tipos de hábitat que conforman un ecosistema. Esta diversidad de especies está influenciada por procesos ecológicos a diferentes escalas espaciales y temporales (Moreno, 2007). A una escala local actúan principalmente factores ecológicos como la disponibilidad de recursos: alimentos, refugios, así como la exclusión competitiva y depredación, entre otras. A escala regional, existen factores evolutivos o biogeográficos como la dispersión, especiación e intercambio de biotas (Ricklefs, 1987; Ricklefs y Schluter, 1993).

A escala local la comunidad de murciélagos también puede estar influenciada por factores ambientales (e. g. precipitación y temperatura) y aspectos estructurales de la vegetación. La temperatura y la precipitación se han considerado elementos importantes para la distribución de los mamíferos; esta última está relacionada con la disponibilidad de alimento (Opler, Frankie y Baker, 1976; Rosenzweig, 1992; Arita, 1993), y ambos factores son limitantes para ciertas estrategias de adaptación. Por otro lado, la diversidad de árboles (una alta riqueza de especies arbóreas) y la estructura de la vegetación (con varios estratos verticales y amplia cobertura del dosel) promueven una mayor diversidad de murciélagos (Estrada, Coates-Estrada y Merrit, 1993; Medellín, Equihua y Amín, 2000; Castro-Luna, Sosa y Castillo-Campos, 2007).

Las áreas perturbadas o con alteraciones moderadas en la estructura de la vegetación, se han relacionado con el aumento en la riqueza y abundancia de algunas especies de murciélagos, principalmente de gremios frugívoros, nectarívoros e insectívoros aéreos que se benefician al incrementarse la oferta de

alimento en los acahuales y áreas abiertas (Castro-Luna, Sosa y Castillo-Campos, 2007). Por otro lado, murciélagos de los gremios carnívoro e insectívoro de interior de bosque son los primeros afectados cuando ocurre una perturbación, debido a que sus refugios y hábitos de forrajeo están estrechamente relacionados con bosques primarios (Kalko, et al., 1999; Jones, et al., 2001). La capacidad de respuesta de las especies dependerá de la magnitud de la perturbación y el grado de los cambios en la disponibilidad de los recursos, así como de sus características fisiológicas, cognitivas y de comportamiento social que pueden o no facilitar estrategias para la adaptación. Por lo tanto, la vulnerabilidad o capacidad de las especies para afrontar los efectos de la alteración del hábitat es diferente (Meyer y Kalko, 2008).

En México, la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote (REBISO) se considera un área de alta importancia para la conservación de la diversidad biológica. Algunas de sus especies de flora y fauna se encuentran bajo algún estado de conservación en normas y tratados nacionales e internacionales (SEMARNAT, 2001), y aproximadamente la mitad de la mastofauna la constituyen los murciélagos. Sin embargo, en la reserva este grupo de mamíferos ha sido poco estudiado, y no se conoce su diversidad taxonómica y funcional, ni su dinámica respecto a factores ambientales o de la vegetación.

En la REBISO existen asentamientos humanos, actividades de producción agropecuaria, turismo, pesca, entre otras, que afectan a la diversidad biológica. Muchas de estas actividades no solo hacen uso de los recursos naturales de diferentes formas sino que propician directamente la degradación, pérdida y fragmentación de la cobertura vegetal y del suelo, provocando cambios en la dinámica natural de los ecosistemas, por ejemplo modifican el hábitat y la disponibilidad de los recursos que utilizan los murciélagos, lo que puede alterar la

riqueza, diversidad y composición funcional de la comunidad. A partir de este fenómeno de cambios y desde el punto de vista de la funcionalidad ecológica resaltan las siguientes preguntas ¿La diversidad taxonómica se relaciona directamente con la diversidad funcional de la comunidad de murciélagos? y ¿En qué medida esta relación se modifica en función de las condiciones físico-ambientales del hábitat?

Por lo anterior, el objetivo de este estudio fue evaluar la diversidad taxonómica y funcional de la comunidad de murciélagos con relación a variables ambientales y de la vegetación en diferentes sitios con distinto grado de sucesión de la Reserva de la Biosfera Selva el Ocote, Chiapas, México. Se espera que la diversidad taxonómica se relacione directamente con la diversidad funcional de la comunidad de murciélagos, y que esta relación cambie cuando el hábitat se altera.

CAPÍTULO II

Artículo sometido a la revista Mastozoología Neotropical

PATRONES DE DIVERSIDAD DE MURCIÉLAGOS EN LA RESERVA DE LA
BIOSFERA SELVA EL OCOTE, CHIAPAS, MÉXICO

Víctor H. Mendoza Sáenz¹, Anna Horváth², Lorena Ruiz Montoya¹, Griselda Escalona Segura³, Darío Navarrete Gutiérrez⁴

¹ El Colegio de la Frontera Sur, Departamento de conservación de la biodiversidad. Carretera Panamericana y Periférico Sur S/N, Barrio María Auxiliadora, C.P. 29290, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.

² Instituto Montebello, Centro Interdisciplinario para el Fomento del Desarrollo Integral de la Frontera Sur de México, A.C. 3a Calle Norte Oriente 26, Col. Centro, C.P. 30000, Comitán de Domínguez, Chiapas, México.

³ El Colegio de la Frontera Sur, Departamento de conservación de la biodiversidad. Av. Rancho Polígono 2-A, Ciudad Industrial, C.P. 24500, Lerma, Campeche, México.

⁴ El Colegio de la Frontera Sur, Laboratorio de análisis de información geográfica y estadística. Carretera Panamericana y Periférico Sur S/N, Barrio María Auxiliadora, C.P. 29290, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.

Titulo breve: MURCIÉLAGOS DE LA SELVA EL OCOTE

Autor para correspondencia: Anna Horváth E-mail: lobogar@hotmail.com

1 RESUMEN. Los murciélagos en el Neotrópico son un grupo modelo para estudios de
2 biodiversidad. Analizamos la diversidad taxonómica y funcional de murciélagos en la Reserva
3 Selva El Ocote. La captura de murciélagos fue de enero a septiembre de 2015 en cuatro
4 localidades donde se tomaron datos ambientales y de vegetación. La diversidad alfa se estimó
5 mediante números de Hill y se construyeron curvas de rarefacción-extrapolación y de rango-
6 abundancia. Evaluamos la diversidad beta con índices de Sorensen, Morisita, Morisita-Horn y
7 Wilson y Schmida. Las asociaciones de riqueza y gremios con variables ambientales y de
8 vegetación se exploraron utilizando análisis de correspondencia canónica. Registramos 37
9 especies de murciélagos, la riqueza en las localidades osciló entre 17 y 27, con 14 especies
10 exclusivas. La familia Phyllostomidae y el gremio frugívoro presentaron mayor abundancia y
11 riqueza, destacando *Artibeus jamaicensis* como más abundante. Encontramos asociación entre
12 la diversidad de murciélagos y el conjunto de variables de vegetación ($F= 1.6588$, $P= 0.005$),
13 pero no con variables ambientales. Hubo una relación positiva entre la diversidad florística y
14 la diversidad de murciélagos ($r= 0.94$, $P= 0.001$). *Trachops cirrhosus* y *Dermanura tolteca* se
15 asociaron positivamente con la densidad arbórea, mientras *A. lituratus*, *D. phaeotis* y
16 *Platyrrhinus helleri* con la diversidad de especies arbóreas. Se encontró una similitud alta, y
17 que las comunidades de murciélagos representan subconjuntos anidados. Los fragmentos de
18 selva cercanos a los poblados son importantes para estos mamíferos, especialmente partes
19 altas que albergan murciélagos especialistas del hábitat, cuya permanencia dependerá
20 directamente del grado de conservación del bosque.

21 **Palabras clave.** Chiroptera, diversidad funcional, diversidad taxonómica, gremios tróficos,
22 Selva El Ocote, Chiapas.

23 ABSTRACT. Bats, due to their high diversity in the Neotropics, have been considered as a
24 model group for studies on biodiversity and ecological functioning. Bat diversity and guilds
25 were analyzed in the Selva El Ocote Reserve. Bats were captured using mist-nets and
26 environmental and vegetation data were collected in four localities between January and
27 September, 2015. Alfa diversity was estimated using Hill's numbers and rarefaction-
28 extrapolation and abundance-rank curves. Beta diversity was evaluated by similarity indexes
29 and Wilson-Schmidia's species-turnover index. Canonical Correspondence Analysis was
30 performed to explore associations between bat species and guild richness and environmental
31 and vegetation variables. We recorded 37 bat species, 17 to 27 species in the sampled
32 localities; moreover, 14 species occurred only in one of them. Phyllostomidae family and the
33 frugivorous guild were the richest and most abundant groups, *Artibeus jamaicensis* was the
34 most frequent species. We found association between bat diversity and the vegetation
35 variables group ($F=1.6588$, $P=0.005$), however there were no associations with environmental
36 variables. Positive relationship was found between floristic diversity and bat diversity ($r=0.94$,
37 $P=0.001$). *Trachops cirrhosus* and *Dermanura tolteca* were related positively with tree
38 density and *A. lituratus*, *D. phaeotis* and *Platyrrhinus helleri* were associated with tree
39 diversity. The relatively high similarity and low species-turnover both suggest that sampled
40 localities represent the same bat community in a nested pattern of occurrence. Forest
41 fragments next to human settlements are important for bats, especially those situated on
42 higher elevations sheltering more specialized or rare species whose permanency depends
43 directly on the conservation of forests.

44 **Key words.** Chiroptera, functional diversity, Selva El Ocote, taxonomic diversity, trophic
45 guilds, Chiapas.

46 INTRODUCCIÓN

47 En México, la deforestación y el cambio de uso de suelo son las principales amenazas de la
48 biodiversidad (Galindo-González, 2004). Estos fenómenos propician la declinación de las
49 poblacionales de diversas especies de todos los grupos taxonómicos, entre ellos los
50 murciélagos (Medellín et al., 2000; Galindo-González y Sosa, 2003). Los murciélagos
51 (Mammalia: Chiroptera) constituyen el segundo orden más diverso de los mamíferos. La
52 mayoría de las especies de murciélagos son relativamente fáciles de capturar o registrar, se
53 conoce bien su taxonomía y algunos aspectos de su historia natural, como los hábitos de
54 alimentación y uso de espacio. Una de las funciones ecológicas principales de los murciélagos
55 en el mundo es la depredación de artrópodos, con lo cual coadyuvan con la regulación de
56 poblaciones de insectos, arácnidos y ayudan en el control de plagas en los agroecosistemas
57 (Medellín et al., 2008). En ambientes tropicales, la dispersión de semillas de una amplia
58 variedad de plantas y la polinización son de las funciones más importantes de los murciélagos
59 (Fleming, 1988; Kalko et al., 2008), con lo cual incrementan la capacidad de dispersión de las
60 plantas y facilitan la regeneración de bosques y selvas (Galindo-González, 1998).

61 Se ha demostrado que la composición y estructura de la vegetación son características
62 del ambiente que influyen sobre la diversidad de murciélagos (Medellín et al., 2000). Una
63 mayor riqueza de especies de árboles y arbustos, cobertura del dosel y densidad arbórea
64 promueven una mayor riqueza y abundancia de ciertos grupos de murciélagos. Estas
65 características del hábitat también influyen en la composición y distribución vertical de
66 murciélagos en los estratos arbóreos (Estrada et al., 1993; Fenton, 1997; Medellín et al., 2000;
67 Montero, 2003; Castro-Luna et al., 2007; Vargas-Contreras et al., 2009; Rex et al., 2011).

68 Los murciélagos responden rápidamente y de diferente manera a las modificaciones del
69 hábitat, aun cuando el disturbio sea de baja magnitud (Fenton et al., 1992; Medellín et al.,
70 2000). Cuando hay un cambio en su hábitat, algunas especies tienen la suficiente capacidad

71 para modificar o cambiar algunos requerimientos de recursos, por ejemplo de alimento, de
72 refugio y de áreas de forrajeo, mientras otras especies son más especializadas en el uso de
73 recursos y pueden verse afectadas (Jones et al., 2001; Soriano y Ochoa, 2001; Galindo-
74 González, 2007). Esto los hace un grupo modelo para analizar la relación entre su diversidad
75 taxonómica y funcional, y de cómo esta relación puede cambiar de acuerdo a las condiciones
76 ambientales.

77 En áreas perturbadas y de vegetación secundaria del Neotrópico, algunas especies de
78 murciélagos frugívoros y nectarívoros (Chiroptera: Phyllostomidae) responden
79 proporcionalmente a la composición y configuración del medio físico (Medellín et al., 2000;
80 Castro-Luna et al., 2007), debido a que en bosques secundarios se observa una mayor
81 abundancia de plantas pioneras de los géneros *Cecropia*, *Piper* y *Solanum*, cuyas flores y
82 frutos sirven de alimento para estas especies de murciélagos (Fleming, 1988; Vargas-
83 Contreras et al., 2009). Por otro lado, algunas especies de la subfamilia Phyllostominae
84 (principalmente carnívoros-insectívoros) son sensibles a las perturbaciones debido a que su
85 hábitat es generalmente restringido, sus recursos y estrategias de caza son asociados a los
86 bosques conservados (Castro-Luna et al., 2007). Sin embargo, la diversidad local puede
87 mantenerse en hábitats fragmentados, siempre y cuando la distancia entre fragmentos
88 forestales y las características de la matriz no impidan el movimiento de los murciélagos entre
89 los fragmentos de vegetación boscosa (Estrada et al., 1993; Estrada y Coates-Estrada, 2002;
90 Vleut, 2013). No obstante, los recursos en un ecosistema se distribuyen discontinuamente y
91 las especies se desplazan con relación a la distribución de esos recursos (Galindo-González,
92 2007).

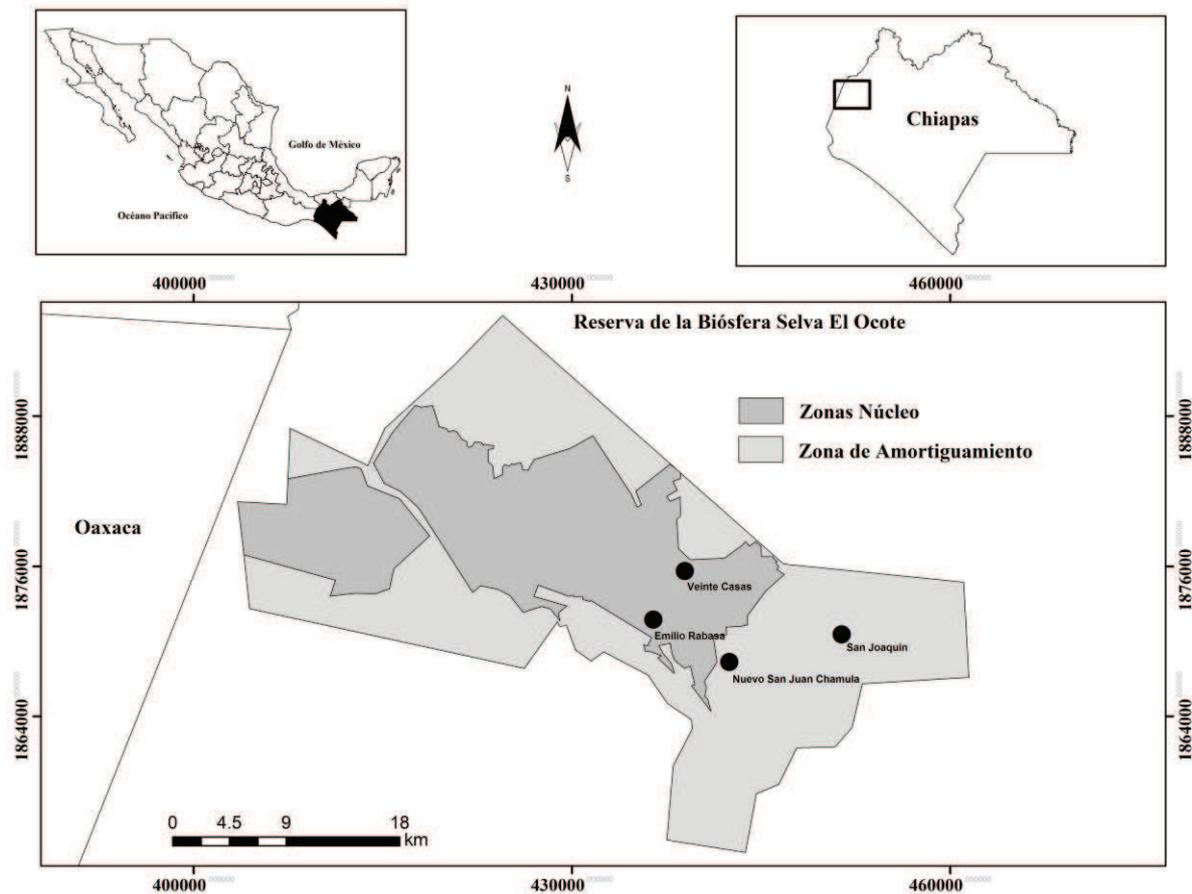
93 En México, la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote (REBISO) es uno de los últimos
94 remanentes de selva tropical en el sureste de México, es un área de gran relevancia para la
95 conservación de la biodiversidad. Diversas especies de flora y fauna de la REBISO se

96 encuentran bajo algún estado de conservación en normas y tratados nacionales e
97 internacionales (SEMARNAT, 2001). Aproximadamente la mitad de la mastofauna de la
98 REBISO se conforma por el grupo de los murciélagos (Navarrete et al., 1996; Riechers,
99 2004). Sin embargo, existen pocos estudios sobre estos mamíferos, y no existe conocimiento
100 sobre la relación de los patrones de diversidad taxonómica y funcional, ni de su dinámica en
101 relación con factores ambientales o de la vegetación. En una reserva de la biosfera con
102 asentamientos humanos como la REBISO, este tipo de información es indispensable para el
103 diseño, planificación de estrategias, actividades de uso y conservación de sus recursos
104 naturales, lo que permitiría un manejo sustentable para la comunidad considerando el
105 mantenimiento de la funcionalidad del ecosistema (Pech, 2010). Por lo tanto, el objetivo de
106 este estudio fue evaluar la diversidad de la comunidad de murciélagos con relación a variables
107 ambientales y de vegetación en diferentes sitios con distinto grado de sucesión en la Reserva
108 de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas, México.

109 MATERIALES Y MÉTODOS

110 Área de estudio

111 La REBISO se localiza en el noroeste del estado de Chiapas, México, está inmersa en los
112 municipios de Ocozocoautla de Espinoza, Cintalapa de Figueroa, Tecpatán de Mezcalapa y
113 Jiquipilas. La Reserva tiene una superficie de 101,288 ha. El clima predominante es cálido-
114 húmedo con abundantes lluvias en verano, una precipitación media anual de 2,145 mm y una
115 temperatura media anual de 23.3°C (SEMARNAT, 2001). Debido a su ubicación geográfica,
116 sus características fisiográficas y topográficas, las altitudes fluctúan entre los 180 y 1,500
117 m.s.n.m. (INEGI, 1981).



118

119 Figura 1.- Ubicación geográfica de las localidades de muestreo en la Reserva de la Biosfera
 120 Selva El Ocote, Chiapas, México.

121 Localidades y sitios de muestreo

122 El trabajo se llevó a cabo en cuatro localidades dentro de la REBISO: Emilio Rabasa, San
 123 Joaquín, Veinte Casas y Nuevo San Juan Chamula (Fig. 1). Se establecieron tres sitios de
 124 muestreo en Veinte Casas y Nuevo San Juan Chamula, y dos en Emilio Rabasa y San Joaquín.
 125 Los sitios de muestreo se seleccionaron con base en su accesibilidad e intervalo altitudinal
 126 (entre 700 y 1300 m.s.n.m.). Con base en la altitud, se denominó como sitio 1, aquel con la
 127 menor altitud y que estuvo geográficamente más cerca a los asentamientos humanos, el sitio
 128 2 de altitud intermedia y el sitio 3 el de mayor altitud (cuadro 1).

129 Muestreo de murciélagos

130 El muestreo de murciélagos se llevó a cabo de enero a septiembre de 2015. Se realizaron dos
131 muestreos (secas y lluvias) con cinco a seis noches efectivas por localidad, excepto en San
132 Joaquín donde se realizaron tres muestreos con igual número de noches efectivas. Los
133 muestreos se programaron en fechas con menos intensidad de luz lunar, tratando de evitar la
134 fobia lunar en los murciélagos (Mancina, 2008).

135 Para la captura de murciélagos se utilizaron de tres a cuatro redes de niebla (12 x 2.5 y 6
136 x 2.5 m), distribuidas en cada sitio de muestreo. Las redes se colocaron entre la vegetación,
137 cerca de cuerpos de agua y en sitios que se consideraron apropiados para el movimiento y
138 forrajeo de los murciélagos. Las redes se colocaron a nivel de sotobosque, y cuando la
139 vegetación lo permitía se colocaron redes aéreas, a una altura promedio de 10 m dentro del
140 estrato arbóreo. Las redes permanecieron abiertas a partir del crepúsculo durante un lapso
141 aproximado de 6 a 8 horas por noche.

142 Los murciélagos capturados se identificaron taxonómicamente hasta nivel de especie
143 con base en la clave de campo de Medellín et al. (2008) y la guía ilustrada de Reid (2009). Se
144 obtuvieron medidas morfométricas de antebrazo y oreja derecha, se pesaron y se registraron
145 las características biológicas (sexo, clase de edad y estado reproductivo). Asimismo, se anotó
146 la fecha y hora de captura, estado del tiempo y coordenadas geográficas del sitio de registro.
147 Se realizó un marcaje a cada individuo con marcador indeleble para llevar un control de
148 capturas y recapturas, y así evitar contar dos veces a un mismo individuo en el mismo evento
149 de muestreo. El estudio se desarrolló con el permiso de colecta SGPA/DGVS/14214/15 de la
150 Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT) y con el conocimiento y
151 aprobación de la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) y de las
152 comunidades locales.

153 Esfuerzo de muestreo

154 El esfuerzo de muestreo se obtuvo a partir de los metros lineales de red y el número total de
155 horas que las redes permanecieron funcionando (metros de red por hora; Medellín, 1993). Se
156 obtuvo un esfuerzo total de 9,138.9 metros de red-hora que se distribuyó por las localidades
157 de la siguiente manera: San Joaquín 2,097 metros de red-hora, Nuevo San Juan Chamula
158 2,360.5 metros de red-hora, Veinte Casas 2,382 metros de red-hora y Emilio Rabasa 2,299.4
159 metros de red-hora.

160 Diversidad funcional

161 Para evaluar la diversidad funcional se tomaron en cuenta la preferencia alimentaria (gremios
162 tróficos), hábitos de refugio y la masa corporal. Con relación a la ingesta de alimentos, las
163 especies se categorizaron en los gremios frugívoro, insectívoro, nectarívoro, hematófago y
164 carnívoro-insectívoro. Para la categorización de su función en cuanto a hábitos alimenticios se
165 consultó literatura que detalla aspectos ecológicos y conductuales de los murciélagos
166 (Patterson et al., 2003; Reid, 2009; Merritt, 2010). Con respecto al hábito de refugio se
167 consideraron los sitios para descanso diurno o refugios de maternidad: cuevas, grietas, árboles,
168 bajo hojas o en caso de que la especie ocupe cualquier refugio facultativo. Las especies que
169 presentan más de un tipo de alimentación y uso de refugio, se clasificaron de acuerdo al
170 hábito predominante reportado en la literatura. Para las categorías de masa corporal se
171 consideró el peso promedio de los individuos capturados de cada especie y se establecieron
172 cinco categorías: I) peso de 1-5 g, II) 6-10 g, III) 11-20 g, IV) 21-40 g, y V) 41-81 g (McNab,
173 1971).

174 VARIABLES AMBIENTALES Y DE LA VEGETACIÓN

175 Se obtuvieron promedios mensuales de datos de temperatura, precipitación, velocidad del
176 viento y humedad relativa por medio de la Comisión Nacional del Agua (CONAGUA) de la
177 estación meteorológica Santa María CFE, ubicada aproximadamente a 20 km de las

178 localidades. Las variables de vegetación fueron el diámetro a la altura del pecho (DAP), área
179 basal, densidad y riqueza de plantas leñosas (Cuadro 1). Los datos para estas variables se
180 obtuvieron mediante un muestreo alterno al de murciélagos, y fueron proporcionados para el
181 análisis en este estudio. El muestreo se realizó en tres parcelas circulares con un área de 1,000
182 m² en cada sitio. En las parcelas se registraron las plantas mayores a 5 cm de DAP (Ramírez-
183 Marcial et al., 2001). El tipo de vegetación en el área de estudio se reconoce como selva
184 mediana subcaducifolia (SEMARNAT, 2001). Se registró un total de 138 especies de plantas
185 leñosas. En Nuevo San Juan Chamula se registraron 82 especies, de las cuales las más
186 dominantes fueron *Heliocarpus appendiculatus*, *Neea psychotrioides*, *Trichilia moschata*,
187 *Hampea stipitata* y *Nectandra salicifolia*. En Emilio Rabasa se registraron 77 especies, con
188 mayores abundancias de *Pseudolmedia spuria*, *Casearia corymbosa*, *Manilkara zapota*,
189 *Heliocarpus appendiculatus* y *Sapium macrocarpum*. En la localidad de Veinte Casas se
190 registraron 57 especies, y las más abundantes son *Louteridium donnell-smithii*, *Guarea*
191 *glabra*, *Mortoniendron ocotense*, *Brosimum alicastrum*, *Quararibea asterolepis*,
192 *Astrocaryum mexicanum*, *Bravaisia integerrima* y *Nectandra salicifolia*. En San Joaquín se
193 registraron 44 especies, con mayores abundancias de *Mortoniendron ocotense*, *Psychotria*
194 *chiapensis*, *Pseudolmedia spuria* y *Prunus barbata*.

195 Patrones de diversidad y análisis de datos

196 Por localidad se obtuvo la diversidad alfa (α), abundancia (número de individuos), riqueza de
197 especies y grupos funcionales. Con el fin de hacer comparable las abundancias en los sitios
198 con diferente esfuerzo de muestreo, se estimó un índice de abundancia relativa (IAR),
199 dividiendo los individuos capturados entre el esfuerzo de muestreo y multiplicado por 100.
200 Con la abundancia de individuos por especie se construyeron curvas de rango-abundancia
201 para explorar la dominancia y abundancia de las especies en cada localidad, lo cual permite
202 analizar el número e identidad específica de las especies, la dominancia o rareza de cada una

203 de ellas (Ferro y Barquez, 2014). Se identificaron especies bajo algún estado de conservación
204 de acuerdo a la Norma Oficial Mexicana NOM-059-2010.

205 Mediante el método de números de Hill se estimó el número efectivo de especies como
206 medida de la diversidad alfa (Moreno et al., 2011; Chao et al., 2014). Se obtuvieron curvas de
207 rarefacción-extrapolación mediante los tres primeros números de Hill (0D , 1D y 2D). La
208 diversidad de orden 0 (0D) representa la riqueza y es insensible a la abundancia de las
209 especies, la diversidad de orden 1 (1D) le da peso a las especies típicas y se calcula como el
210 exponencial del índice de entropía de Shannon, y la diversidad de orden 2 (2D) le da mayor
211 peso a las especies dominantes y se calcula con el inverso del índice de Simpson (Moreno et
212 al., 2011; Chao et al., 2014). Las curvas de rarefacción-extrapolación se consideraron para
213 expresar la acumulación de especies observadas y estimadas de acuerdo a los individuos
214 capturados, con un intervalo de confianza obtenido mediante la técnica de bootstrap. Como
215 medida de complementariedad se consideró la cobertura de la muestra, la cual expresa la
216 representatividad de un muestreo; es decir, mientras mayor sea la cobertura de la muestra
217 menor es la probabilidad de que un individuo capturado en el siguiente muestreo sea de una
218 especie no registrada, y donde valores cercanos a uno indican un muestreo completo (Moreno
219 et al., 2011; Chao et al., 2014).

220 Para conocer el grado de similitud entre las comunidades de murciélagos en los sitios de
221 muestreo, se consideraron los índices de Sorensen, Morisita y Morisita-Horn, los cuales se
222 basan en los tres primeros números de Hill (0D , 1D y 2D), respectivamente. Estos índices de
223 uso común se relacionan con la diversidad beta (β) que nos indica el número hipotético de
224 comunidades (Jost, 2007; Jost et al., 2011). Los valores de β se sitúan entre 1.0 y 2.0, donde
225 los valores mayores a 1 indican una composición distinta de las comunidades biológicas (Jost
226 et al., 2011). Para calcular el grado de reemplazo de especies entre comunidades se utilizó el
227 índice de diversidad beta de Wilson y Shmida (β_T), el cual se basa en la suma de especies

228 ganadas y perdidas entre las comunidades con relación al valor promedio de la riqueza
229 (Wilson y Shmida, 1984; Moreno, 2001).

230 Se realizó una análisis de anidamiento de las especies de las cuatro localidades con el
231 programa Nestedness for Dummies (Strona et al., 2014). Se utilizó la métrica T, cuyos valores
232 van de 0 a 100, donde valores cercanos a 0 indican comunidades anidadas, y valores cercanos
233 a 100 indican comunidades distribuidas al azar. La significancia estadística se obtiene
234 mediante una prueba de Monte-Carlo (Williams-Linera et al., 2005; Strona et al., 2014).

235 Se realizó un análisis de correlación, utilizando el coeficiente de Pearson para conocer
236 la relación entre la diversidad florística y la diversidad de murciélagos. La relación entre la
237 diversidad taxonómica y funcional se analizó mediante el coeficiente de Sperman. Se realizó
238 una prueba de *t* para conocer si existían diferencias en la riqueza de especies y abundancia
239 total entre las localidades por temporada. Se evaluó la normalidad de los datos, y al no ser
240 normales se transformaron a logaritmos.

241 Las asociaciones entre la comunidad de murciélagos, las categorías de masa corporal,
242 los gremios tróficos con las variables ambientales y de vegetación se exploraron mediante un
243 análisis de correspondencia canónica (CCA). El CCA es un método multivariado que evalúa
244 las relaciones especie-ambiente considerando datos de composición de la comunidad y
245 variables ambientales asociadas a un área determinada (Ter Braak, 1987). En cada análisis se
246 realizó un análisis de varianza (ANOVA) sobre una matriz de distancia sobre 500
247 permutaciones para saber si existían diferencias significativas. Para conocer el efecto
248 significativo de las variables ambientales se correlacionan los puntajes de cada variable con
249 los de la riqueza de especies. Posteriormente se realizó una comparación múltiple de las
250 medias (Tukey HSD) con 95% de confianza. Todos los análisis estadísticos se realizaron en el
251 programa R x64 utilizando los paquetes BiodiversityR, Vegan y MASS (Oksanen et al.,
252 2015).

253 RESULTADOS

254 Riqueza y abundancia de especies

255 Se registraron 987 individuos de murciélagos pertenecientes a 37 especies, 26 géneros y
256 cuatro familias (Phyllostomidae, Vespertilionidae, Mormoopidae y Natalidae). La familia
257 Phyllostomidae presentó la mayor abundancia y riqueza de especies (Anexo 1). La localidad
258 con mayor riqueza de especies fue Veinte Casas ($^0D = 27$ especies), seguido de San Joaquín
259 ($^0D = 23$ especies), Nuevo San Juan Chamula ($^0D = 19$ especies) y Emilio Rabasa ($^0D = 17$
260 especies; Fig. 2a). Se registraron 14 especies exclusivas en las cuatro localidades: siete
261 especies (*Carollia perspicillata*, *Chiroderma salvini*, *Vampyrodes major*, *Vampyressa thylene*,
262 *Trachops cirrhosus*, *Mimon cozumelae* y *Myotis nigricans*) se registraron únicamente en
263 Veinte Casas, cuatro especies fueron únicas en San Joaquín (*Glossophaga morenoi*,
264 *Pteronotus gymnonotus*, *Natalus mexicanus* y *Myotis californicus*) y tres especies se
265 registraron solo en Nuevo San Juan Chamula (*Uroderma bilobatum*, *Bauerus dubiaquercus* y
266 *Eptesicus furinalis*; Anexo 1). De las 37 especies, cinco (13.5 %) están incluidas en la Norma
267 Oficial Mexicana NOM-059-2010: *M. cozumelae*, *T. cirrhosus* y *P. gymnonotus* como
268 amenazadas, *Dermanura watsoni* y *Enchisthenes hartii* bajo la categoría de protección
269 especial (Anexo 2).

270 La mayor abundancia se registró en Veinte Casas (285 individuos), seguido de Emilio Rabasa
271 (281 individuos), Nuevo San Juan Chamula (211 individuos) y San Joaquín (211 individuos;
272 Anexo 1). La especie *A. jamaicensis* representó el 49 % (485 individuos) de la abundancia
273 total, seguida de *Carollia sowelli* con 9.8 % y *D. tolteca* con 7.5 %. Más de la mitad de las
274 especies registradas (24 especies, 63 % de la riqueza total) estuvieron presentes con menos de
275 10 individuos (6.3 % de abundancia relativa).

276 Las curvas de rango-abundancia muestran un patrón común de dominancia de *A.*
277 *jamaicensis* en las cuatro localidades. En Emilio Rabasa su abundancia relativa fue de 74 %,

278 en Veinte Casas fue de 59 %, en Nuevo San Juan Chamula y San Joaquín fue menos del 28
279 %. *Carollia sowelli* con menos del 16 % de abundancia relativa fue la segunda especie más
280 abundante en tres localidades (Veinte Casas, Emilio Rabasa y San Joaquín) y *D. tolteca* con
281 20 % lo fue en Nuevo San Juan Chamula. En San Joaquín la tercer especie más abundante
282 fueron *Myotis keaysi* (insectívora) y *Desmodus rotundus* (hematófaga); en Nuevo San Juan
283 Chamula fue *Sturnira parvidens*, en Veinte Casas lo fue *D. tolteca* y en Emilio Rabasa fueron
284 *S. hondurensis* y *D. tolteca*. Las curvas de rango-abundancia muestran una mayor
285 equitatividad de las especies en San Joaquín y Nuevo San Juan Chamula, contrario a Emilio
286 Rabasa y Veinte Casas, donde se observa una especie sumamente abundante y la mayoría de
287 las especies presenta baja abundancia. La mayoría de las especies registradas en Veinte Casas
288 y Emilio Rabasa presentaron menos de siete individuos: 23 de 27 y 13 de 17 especies,
289 respectivamente (Fig. 3; Anexo 1). Al comparar las temporadas, se encontró una abundancia
290 mayor en lluvias ($t_{gl\ 4.5} = 2.9189$, $P = 0.03345$).

291 Diversidad alfa

292 De acuerdo a los números de Hill, cuando se ponderó proporcionalmente la abundancia
293 mediante la diversidad de orden 1, la localidad más diversa fue San Joaquín (${}^1D = 13.08$
294 especies efectivas), seguido de Nuevo San Juan Chamula (${}^1D = 9.53$ especies efectivas),
295 Veinte Casas (${}^1D = 5.56$ especies efectivas) y Emilio Rabasa (${}^1D = 3.17$ especies efectivas).
296 De igual manera para la medida de diversidad de orden 2, la cual pondera las especies
297 dominantes, San Joaquín y Nuevo San Juan Chamula (${}^2D = 9.29$ y ${}^2D = 6.71$ especies
298 efectivas, respectivamente) nuevamente fueron más diversas que Veinte Casas y Emilio
299 Rabasa (${}^2D = 2.67$ y ${}^2D = 1.77$ especies efectivas, respectivamente). La tendencia de los
300 números efectivos de especies es similar para las localidades de estudio (Fig. 2a, 2b).

301 La extrapolación de las medidas de diversidad de orden 1D y 2D indica que si se duplica
302 el número de capturas, la diversidad se incrementaría poco en las cuatro localidades (Fig. 2b,

303 2c; Cuadro 2). Sin embargo, en la riqueza de especies 0D , aumentarían considerablemente sus
304 especies efectivas (Fig. 2a). Si se analizan los datos ajustando la diversidad por rarefacción,
305 considerando la localidad con el menor número de capturas (San Joaquín), los valores de 1D
306 disminuyen poco únicamente para Veinte Casas, y para las demás localidades se mantienen
307 constante; similar a los valores de orden 2D que se mantienen iguales para las cuatro
308 localidades (Fig. 2b, 2c; Cuadro 2). Para la riqueza de especies 0D , decrece únicamente en
309 Veinte Casas y Emilio Rabasa, mientras que en San Joaquín y Nuevo San Juan Chamula se
310 mantiene igual. A pesar que el número de especies disminuye en Veinte Casas, sigue teniendo
311 mayor riqueza que las demás localidades (Fig. 2a). La cobertura de la muestra indica que se
312 cubrió un 96 % del total de las especies en Veinte Casas, y un 97 % en las demás localidades.
313 Al comparar la riqueza de especies por temporada no se encontró ninguna diferencia
314 significativa ($t_{gl\ 3,114} = 1.0353$, $P = 0.3741$).

315 El CCA mostró una asociación entre la diversidad de murciélagos y el conjunto de
316 variables de vegetación ($F = 1.6588$, $P = 0.005$). Solo el primer componente canónico fue
317 significativo (CCA1, $F = 2.6455$, $P = 0.034$; CCA2, $F = 2.1491$, $P = 0.053$); ambos
318 componentes mostraron el 57 % de la varianza en la distribución de las especies con respecto
319 al conjunto de variables. La diversidad de árboles ($F = 1.7348$, $P = 0.05$), la densidad arbórea
320 ($F = 1.9031$, $P = 0.012$) y la altitud ($F = 2.4322$, $P = 0.001$) se asociaron positivamente con el
321 CCA1 y negativamente con el CCA2.

322 Al explorar la relación de las especies de murciélagos con las variables ambientales y de
323 vegetación, se encontró que *T. cirrhosus* y *D. tolteca* se asocian positivamente con la
324 densidad arbórea, *A. lituratus*, *D. phaeotis* y *Platyrrhinus helleri* con la diversidad de especies
325 arbóreas y *D. rotundus* negativamente con la altitud. Los datos no mostraron una relación
326 entre los murciélagos con el área basal (ab) y la riqueza de árboles (S-veg) (ab, $F = 1.2241$, P
327 $= 0.319$; S-veg, $F = 0.99$, $P = 0.566$; Fig. 6a).

328 El análisis de correspondencia canónica con variables ambientales (temperatura,
329 precipitación, humedad relativa y velocidad del viento) se realizó por separado de las
330 variables de vegetación y no se encontró relación significativa entre este conjunto de variables
331 y la diversidad de murciélagos ($F = 0.9667$, $P = 0.796$). Los dos primeros componentes
332 canónicos reunieron el 32.5 % de la varianza de los datos y no fueron significativos (CCA1, F
333 = 1.4264, $P = 0.203$; CCA2, $F = 0.9634$, $P = 0.564$), el gráfico generado del CCA muestra
334 que *Mormoops megalophylla* se relaciona directamente con la precipitación, sin ser
335 significativa, mientras que las demás especies parecen no tener una relación evidente con las
336 variables.

337 Diversidad Funcional

338 Se registraron cinco gremios tróficos relacionados con hábitos alimentarios (frugívoro,
339 insectívoro, nectarívoro, hematófago y carnívoro-insectívoro), tres relacionados con hábitos
340 de refugio (árboles, cuevas y facultativo) y cinco categorías de tamaño (I al V), abarcando
341 especies con pesos de 1 a 81 g (Anexo 2).

342 Gremios tróficos

343 El gremio frugívoro fue el mejor representado en riqueza de especies y abundancia relativa
344 (17 especies; 84 %), seguido del gremio insectívoro (11 especies; 9 %) y en menor proporción
345 están los gremios hematófago, nectarívoro y carnívoro-insectívoro, que en su conjunto están
346 representados por nueve especies y 7 % de la abundancia relativa (Fig. 4a). Una tendencia
347 similar se mantiene al considerar la riqueza de especies y la abundancia relativa de gremios
348 por localidad.

349 En Veinte Casas y Emilio Rabasa los frugívoros aportaron el 90 y 97 % de la
350 abundancia relativa, respectivamente; seguido por el gremio insectívoro en Veinte Casas,
351 Emilio Rabasa y San Joaquín; y en Nuevo San Juan fue el gremio hematófago. El gremio

352 carnívoro-insectívoro únicamente se registró en Veinte Casas, representado por dos especies
353 (*M. cozumelae* y *T. cirrhosus*) con baja abundancia (Fig. 4b, 4c, 4d, 4e).

354 Las categorías tróficas no fueron diferentes entre localidades, tampoco considerando la
355 temporada del año (secas o lluvias). El CCA para gremios tróficos no mostró correlación con
356 el conjunto de variables explicativas de vegetación ($F = 0.7786$, $P = 0.79$). Los primeros dos
357 ejes canónicos reunieron el 46 % de la varianza de la distribución de los gremios con respecto
358 a las variables, sin ser significativos (CCA1, $F = 4.0301$, $P = 0.118$; CCA2, $F = 0.5613$ y $P =$
359 0.587). Con respecto a las variables ambientales, no se encontraron asociaciones con los
360 gremios ($F = 1.5543$, $P = 0.158$). Los dos primeros componentes canónicos mostraron el 40
361 % de la varianza de los datos y únicamente el primero fue significativo (CCA1, $F = 3.0282$, $P =$
362 0.040 ; CCA2, $F = 1.2739$, $P = 0.298$). La precipitación mostró una tendencia de asociación
363 con el gremio carnívoro-insectívoro ($F = 2.3007$, $P = 0.074$), mientras que en los demás
364 gremios no se observó una correlación evidente (Fig. 6b).

365 Hábitos de refugio

366 La mitad de las especies (17 especies) tienen hábitos facultativos en la selección de sitios de
367 refugio, es decir, pueden ocupar árboles, cuevas o cualquier otro refugio disponible y acorde a
368 los requerimientos de la especie. El 35 % (12 especies) ocupa exclusivamente cuevas y el 15
369 % (5 especies) ocupa árboles como sitios exclusivos de refugio. Estos porcentajes son
370 similares entre las localidades. En esta categoría se excluyeron tres especies (*E. hartii*, *B.*
371 *dubiaquercus* y *Choeroniscus godmani*) de las cuales se desconoce el hábito de refugio
372 (Anexo 2). No se encontraron diferencias al comparar la composición de los hábitos de
373 refugio entre localidades y por temporada.

374 Categorías de masa corporal

375 La categoría III presentó el mayor de especies (16 especies), con un peso promedio de 11 a 20
376 g de masa corporal, seguida de la categoría IV (21-40 g) con 10 especies. La categoría II (6-

377 10 g) comprendió cinco especies, la categoría I (1-5 g) tres especies y la categoría V (41-60 g)
378 representada por dos especies, 6 % de la riqueza total (Anexo 2). La categoría V, con menor
379 riqueza de especies aportó el 53 % de la abundancia relativa, seguida de la categoría III que
380 comprende el 34 %, y por último las categorías IV, I y II, que en conjunto representaron el 13
381 % de abundancia relativa y el 50 % de la riqueza de especies (Fig. 5a).

382 En San Joaquín el 54 % de las especies (12 especies) corresponden a la categoría III,
383 seguida de las categorías II y IV, con tres especies cada una; las categorías I y V comprenden
384 dos especies por cada categoría. Considerando la abundancia relativa, la categoría III presentó
385 el 38 %, seguida de la categoría V con 30 %, y las categorías I, IV y II que en conjunto
386 representaron el 32 % (Fig. 5b).

387 En Nuevo San Juan Chamula la categoría III representó la mayor riqueza de especies
388 (11 especies; 58 %), seguida de la categoría IV (5 especies; 26 %) y las categorías V y II, con
389 dos y una especie respectivamente (11 % y 5 %). No se registraron especies de la categoría I.
390 La riqueza de especies de la categoría III se reflejó en la abundancia relativa con un 53 %,
391 seguida de la categoría V que presentó el 35 %, la categoría IV el 11 % y la categoría II el 1
392 % de la abundancia relativa (Fig. 5c).

393 En Veinte Casas la categoría III presentó la mayor riqueza de especies (12 especies; 45
394 %), seguida de la categoría IV (9 especies; 33 %), y por último las categorías II, V y I, con
395 tres (11 %), dos (7 %) y una especie (4 %), respectivamente. La categoría V presentó el 61 %
396 de la abundancia relativa, seguida de la categoría III con el 30 %, y por último las categorías
397 IV, I y II, representaron en conjunto el 9 % de la abundancia relativa (Fig. 5d).

398 Al igual que el resto de las localidades, en Emilio Rabasa la categoría III presentó la
399 mayor riqueza de especies (8 especies; 47 %), seguido de las categorías II y IV con tres
400 especies (entre ambas el 35 % de la riqueza), y por último las categorías V y I, con dos (12 %)
401 y una especie (6 %), respectivamente. La categoría V con únicamente dos especies, aportó el

402 77 % de la abundancia relativa, seguida de la categoría III con 20 % y las categorías I, II y IV,
403 representaron en conjunto el 3% (Fig. 5e).

404 Al comparar las categorías de masa corporal entre localidades y por temporada se
405 encontró diferencia para San Joaquín en la categoría II ($P = 0.1451$) y IV ($P = 0.03928$) en la
406 época seca. El CCA para las categorías de masa corporal no mostró relación con el conjunto
407 de variables explicativas de vegetación ($F = 1.7193$, $P = 0.394$). Los dos primeros
408 componentes canónicos mostraron el 63 % de la varianza de los datos, siendo el primero
409 significativo (CCA1, $F = 7.5148$, $P = 0.048$; CCA2, $F = 2.5168$, $P = 0.113$). Con respecto al
410 conjunto de variables ambientales el CCA no fue significativo ($F = 3.3197$, $P = 0.093$). Los
411 dos primeros componentes canónicos mostraron el 61.9 % de la varianza de los datos; y
412 únicamente el primero fue significativo (CCA1, $F = 7.1265$, $P = 0.035$; CCA2, $F = 2.7599$, P
413 $= 0.088$). Únicamente la velocidad del viento fue una variable marginalmente significativa (F
414 $= 4.9014$, $P = 0.05$), mostrando asociación con la categoría IV. El gráfico generado muestra
415 que las categorías III y IV se relacionan con la altitud sin ser significativa (Fig. 6c).

416 Relación de la diversidad taxonómica y funcional

417 Se encontró una correlación directa y positiva entre la diversidad taxonómica y la diversidad
418 funcional de la comunidad de murciélagos. Es decir, mientras mayor es la diversidad
419 taxonómica, mayor es la representatividad de gremios tróficos ($R = 0.635$, $P = 0.049$) y
420 categorías de masa corporal ($R = 0.701$, $P = 0.024$).

421 Diversidad beta

422 Se encontraron valores bajos de diversidad beta, lo cual sugiere una similitud alta de las
423 comunidades de murciélagos. Los valores de beta fueron similares entre las localidades,
424 considerando las diferentes medidas de diversidad 0D , 1D y 2D . Lo anterior coincide con el
425 bajo grado de reemplazo de las especies entre las cuatro localidades (Cuadro 3). San Joaquín
426 y veinte Casas compartieron 16 especies, Emilio Rabasa compartió 15 especies con Veinte

427 Casas y San Joaquín; Nuevo San Juan Chamula compartió 15 especies con Veinte Casas, 14
428 con San Joaquín y 12 especies con Emilio Rabasa (Anexo 1). El mayor porcentaje de
429 similitud se presentó entre Emilio Rabasa y Veinte Casas (91 %), y la menor similitud (61.6
430 %) entre San Joaquín y Emilio Rabasa (Cuadro 3). Las localidades de muestreo presentaron
431 un patrón anidado significativo ($T = 31.176$, $P = 0.001$) en la ocurrencia de las especies.

432 Análisis de la vegetación

433 Se encontró una correlación positiva (correlación de Pearson $r = 0.94$, $P = 0.001$) entre
434 la diversidad de especies arbóreas y la diversidad taxonómica de murciélagos. Se observó que
435 las partes altas o más alejadas de las comunidades presentaron una vegetación en estado
436 sucesional maduro o bosques viejos, con poca o nula intervención humana, por lo tanto en
437 buen estado de conservación. Se caracterizaron por árboles de gran altura y diámetros grandes
438 (entre 5 y 150 cm de DAP). En los sitios de menor altitud se observaron acahuales o
439 fragmentos de selva con un desarrollo intermedio, los cuales son áreas en las que ocurren
440 actividades productivas, por ejemplo ganadería y agricultura.

441 DISCUSIÓN

442 Riqueza y abundancia de murciélagos

443 La comunidad de murciélagos en la REBISO estuvo compuesta por 37 especies, un valor de
444 riqueza similar a lo obtenido en otras selvas del sur de México (Estrada y Coates-Estrada,
445 2002; García-García y Santos-Moreno, 2014) y de Chiapas (Medellín et al., 2000; Riechers,
446 2004; Vleut, 2013). Esta riqueza de especies representa aproximadamente el 70 % de la
447 riqueza de murciélagos reportada para la reserva (Navarrete et al., 1996; SEMARNAT, 2001;
448 Riechers, 2004; Hernández et al., 2008), y el 35 % de la riqueza reportada para Chiapas
449 (Naranjo et al., 2005).

450 En Veinte Casas y San Joaquín se registró la mayor riqueza de especies. En estas
451 localidades se muestrearon tres sitios con vegetación semejante (acahual arbóreo y selva

452 conservada) y cercanos a cuerpos de agua. Se sabe que la riqueza de murciélagos,
453 principalmente insectívoros, se incrementa con la presencia de cuerpos de agua (Grindal et al.,
454 1999). La abundancia de especies insectívoras como *Myotis* sp. *Mormoops megalophylla* y
455 *Pteronotus* sp. en estas localidades, podría deberse a que estos murciélagos se benefician por
456 el incremento de insectos asociados a los cuerpos de agua.

457 En América tropical la familia Phyllostomidae es la más abundante y comprende la
458 mayor diversidad trófica de los murciélagos Neotropicales (McNab, 1971; Fenton et al., 1992;
459 Moreno, 2007). Por lo tanto, es de esperarse que esta familia esté bien representada en el área
460 de estudio, aportando la mayor riqueza y abundancia. La especie más dominante en las cuatro
461 localidades fue *A. jamaicensis*, la cual pertenece a la familia Phyllostomidae. Esta especie
462 posee una amplia distribución en el continente americano y se caracteriza por presentar una
463 población local alta (Eisenberg y Redford, 1999). Otras especies abundantes fueron *C.*
464 *sowelli*, *D. tolteca*, *S. hondurensis*, *S. parvidens*, *A. lituratus*, que junto con *A. jamaicensis*
465 regularmente son abundantes a lo largo de su área de distribución, debido a su capacidad de
466 explotar recursos alimenticios tanto en selvas maduras como perturbadas (Medellín et al.,
467 2000; Estrada y Estrada-Coates, 2002; Evelyn y Stiles, 2003), por lo que contribuyen en la
468 dispersión de semillas en la selva de la REBISO (Preciado et al., 2015).

469 La mitad de las especies se registraron con menos de cinco individuos; sin embargo,
470 este patrón es característico de las comunidades de murciélagos tropicales, donde existen
471 pocas especies dominantes y la mayoría tiene una abundancia baja (Medellín, 1993; Chávez y
472 Ceballos, 2001). Las especies abundantes tienden a jugar un rol importante en la
473 funcionalidad del ecosistema, en este caso, la gran mayoría de los registros fueron frugívoros,
474 lo que en teoría supone un impacto significativo en la restauración vegetal. Por otro lado, las
475 especies con abundancia baja también cumplen funciones importantes, tal es el caso de
476 especies carnívoras que ayudan a regular poblaciones de insectos, arácnidos y pequeños

477 vertebrados. Sin embargo, estas especies poco abundantes o raras (con distribución restringida
478 o vinculadas a un hábitat específico) generalmente tienden a ser más susceptibles a la
479 perturbación del hábitat, lo que cual podría provocar una disminución en su funcionalidad.

480 Diversidad alfa

481 La mayor diversidad de especies se observó en aquellos sitios de muestreo ubicados cerca de
482 los asentamientos humanos (San Joaquín y Nuevo San Juan Chamula). Ambas localidades
483 presentaron una riqueza intermedia, pero mayor equidad en la abundancia de sus especies. La
484 presencia de vegetación secundaria y parcelas agropecuarias (ganadería en pequeña escala,
485 cafetales y huertos cercanos a selva conservada) posiblemente favorecieron el éxito de
486 captura, debido a que dan lugar a un paisaje heterogéneo y abierto para un vuelo libre.
487 Diversos estudios han mencionado que estos elementos del paisaje (vegetación secundaria,
488 tierras agrícolas y huertos frutícolas) pueden ser importantes para la diversidad de
489 murciélagos (Castro-Luna et al., 2007; Saldaña-Vázquez et al., 2010). Por ejemplo, los
490 árboles frutales atraen a especies frugívoras y nectarívoras, y las zonas ganaderas atraen al
491 murciélago hematófago *D. rotundus*, el cual se beneficia con un incremento de la ganadería.
492 El que estas áreas productivas estén cerca de fragmentos de selva conservada podría influir en
493 la diversidad de murciélagos.

494 Diversidad funcional

495 Gremios tróficos

496 La alta abundancia y riqueza de especies frugívoras podría deberse a su amplia explotación
497 de una extensa gama de recursos alimenticios y su capacidad de desplazarse a grandes
498 distancias (Kalko, 1998). Especies como *A. jamaicensis* y *C. sowellii* son consideradas de las
499 más eficientes en la dispersión de semillas (Fleming y Heithaus, 1981; Preciado et al., 2015).
500 Por lo tanto, la alta abundancia de estos murciélagos supone una contribución fundamental y
501 significativa en la regeneración de selvas en la REBISO. La abundancia de árboles como el

502 ramón (*Brosimum alicastrum*), *Psychotria* sp., zapote (*Manilkara zapota*) y moráceas como
503 *Ficus* sp., en los sitios de muestreo podría favorecer la alta abundancia de murciélagos
504 frugívoros, debido a que la disponibilidad de alimento influye sobre el tamaño y la
505 complejidad de las comunidades de murciélagos (Dumont, 2003). El método de muestreo es
506 un elemento que puede influir en el registro de especies y grupos funcionales, y por lo tanto
507 en la diversidad alfa y beta. Generalmente, con las redes de niebla se capturan con mayor
508 probabilidad especies de las familias Phyllostomidae, Mormoopidae y Vespertilionidae que
509 forrajean en el interior de bosque y que se alimentan preferentemente de frutos, néctar e
510 insectos. Sin embargo, se excluyen especies que vuelan en estratos arbóreos más altos,
511 principalmente las insectívoras que forrajean sobre el dosel o en espacios abiertos, por
512 ejemplo la mayoría de especies de las familias Emballonuridae, Natalidae y Molossidae
513 (MacSwiney et al., 2008; Meyer et al., 2011), las cuales pueden ser registradas eficientemente
514 con detectores ultrasónicos (Kalko et al., 2008).

515 El gremio insectívoro fue el segundo grupo mejor representado en términos de riqueza y
516 abundancia de especies; en menor proporción se encontraron los gremios nectarívoro,
517 hematófago y carnívoro. Diversos estudios que utilizaron redes de niebla han reportado
518 patrones similares en el sureste de México, donde el gremio frugívoro es el más diverso,
519 seguido del insectívoro (Riechers, 2004; Fuentes, 2010; Vleut, 2013). No obstante, en
520 México, el gremio insectívoro representa casi tres cuartas partes de la riqueza de especies de
521 murciélagos (aproximadamente 72 %), seguido de los frugívoros (15 %) y en menor
522 proporción (13 %) los gremios nectarívoro, carnívoro, hematófago y piscívoro (Medellín y
523 Gaona, 2010).

524 El gremio carnívoro-insectívoro fue registrado únicamente en Veinte Casas,
525 representado por *T. cirrhosus* y *M. cozumelae*, las cuales se capturaron en un área conservada.
526 Sin embargo, consideramos que podrían registrarse en otras localidades del área de estudio,

527 principalmente en las partes altas, donde los hábitats están mejor conservados y podrían
528 ofrecerles recursos similares a estas especies; principalmente, porque las especies de este
529 gremio se consideran sensibles a la perturbación, suelen permanecer y forrajear en áreas
530 conservadas (Wilson et al., 1996; Castro-Luna et al., 2007). Navarrete et al. (1996) y Riechers
531 (2004) han reportado a *T. cirrhosus* en dos diferentes localidades de la reserva El Ocote; sin
532 embargo, no mencionan el hábitat o las condiciones donde fue capturado. Lo anterior permite
533 teorizar que la selva de la REBISO, aun alberga condiciones suficientes que permiten la
534 presencia de especies con requerimientos de hábitats especializados.

535 Hábitos de refugio

536 La mitad de las especies de murciélagos registradas en la REBISO utilizan una amplia
537 variedad de sitios para refugios, como cuevas, alcantarillas, simas, árboles, ramas, entre otros.
538 El resto de las especies se refugian exclusivamente en cuevas o árboles. Las especies de
539 árboles potenciales que sirven de refugio a los murciélagos en la REBISO son *Ficus* sp.,
540 *Brosimum alicastrum*, *Manilkara zapota*, *Pseudobombax ellipticum* y *Pouteria* sp. (Evelyn y
541 Stiles, 2003; Ortiz-Ramírez et al., 2006). De este modo, se sugiere que las condiciones en la
542 reserva brindan refugios apropiados para el buen funcionamiento ecológico de la comunidad
543 de murciélagos, a pesar, de los incendios de 1998 y 2003 que afectaron diversas áreas de la
544 REBISO. Recientemente se han registrado diversas especies de murciélagos frugívoros,
545 nectarívoros e insectívoros en estas áreas afectadas (Preciado et al., 2015), lo cual sugiere que
546 se han recuperado lentamente. La regeneración y recuperación de estas áreas degradadas
547 darían lugar a especies arbóreas con potencial para brindar refugio y alimentación a los
548 murciélagos. Es por ello, que la conservación de las selvas es de vital importancia por los
549 recursos que ofrecen a estos pequeños mamíferos.

550 Las cuevas también sirven de refugio a los murciélagos, una sola cueva puede ser
551 fundamental para la sobrevivencia de una especie (Tuttle y Moreno, 2005). En las cuevas, las

552 poblaciones de murciélagos son más grandes debido al alto número de perchas disponibles
553 (Kunz et al., 1983). Poblaciones grandes podrían favorecer la persistencia de la especie a
554 largo plazo, así como su funcionalidad en el ecosistema de la REBISO. La geología kárstica
555 de la reserva permite la existencia de diversas cuevas y simas, elementos importantes para el
556 refugio de la fauna silvestre, especialmente murciélagos (Arita, 1993). Durante este estudio
557 registramos 12 especies que se refugian exclusivamente en cuevas, lo cual demuestra la
558 importancia de conservar estos sitios para la sobrevivencia de muchas poblaciones de
559 murciélagos que dependen casi exclusivamente de las cuevas para su permanencia, sobre todo
560 especies raras, con baja abundancia, amenazadas o en peligro de extinción (e. g. *M. cozumelae*
561 y *T. cirrhosus*).

562 Categorías de masa corporal

563 Se registraron cinco de las seis categorías de masa corporal definidos por MacNab (1971), de
564 las cuales la categoría III (de peso mediano) alcanzó la mayor riqueza de especies. Este
565 resultado es similar a lo reportado por Fuentes (2010), donde la mayoría de las especies son
566 de peso mediano (11-20 g). Esta categoría comprende especies de los gremios insectívoro,
567 nectarívoro y frugívoro. La variación en la masa corporal refleja la divergencia de nichos
568 tróficos (MacNab, 1971; Fuentes, 2010). Lo anterior, aunado a las condiciones del hábitat en
569 la REBISO permite la presencia de una variada comunidad de murciélagos, sobre todo en
570 selvas que poseen áreas con parcelas agrícolas, donde algunas especies de murciélagos
571 encuentran una variedad de alimento cerca de las áreas conservadas. A pesar de la mayor
572 riqueza de especies de la categoría III, la abundancia de este categoría solo fue alta en San
573 Joaquín y Nuevo San Juan Chamula. Los murciélagos de la categoría V (especies de tamaño
574 grande entre 41-81 g), con solo dos especies presentaron mayor abundancia relativa en Veinte
575 Casas y Emilio Rabasa. Esto se debe principalmente a la alta abundancia de *A. jamaicensis* en
576 este estudio.

577 En los gráficos de CCA las categorías III y IV se relacionaron con la altitud y la
578 temperatura. De acuerdo a Matson (1982) y Owen (1990) estas variables son factores
579 determinantes en la distribución de los mamíferos, sin embargo la escala de estudio es un
580 elemento clave para establecer esta relación. Aunque este estudio no se enfocó en un
581 gradiente altitudinal, registramos a una menor altitud (entre 700 y 1000 m.s.n.m.) la mayor
582 diversidad de murciélagos, en áreas cercanas a los poblados, y la menor diversidad en los
583 sitios más altos (arriba de los 1,200 m.s.n.m). La categoría V se relacionó con la velocidad del
584 viento, el cual es un factor importante que modifica los patrones de actividad diaria de
585 muchas especies de murciélagos (Mancina, 2008).

586 Relación de la diversidad taxonómica y diversidad funcional

587 Los resultados obtenidos en este estudio sugieren que a mayor diversidad taxonómica se
588 promueve una mayor diversidad funcional. Estos resultados resaltan la importancia de
589 conservar la selva en la REBISO, que asegure la permanencia de la diversidad de especies y
590 gremios tróficos. Una reducción en la diversidad taxonómica y la riqueza de especies podrían
591 ocasionar una disminución en la funcionalidad de los murciélagos en la REBISO.

592 Diversidad beta

593 Los valores de beta y reemplazo de las especies indican poca diferenciación de la
594 composición de murciélagos entre las localidades. Los valores de diversidad beta y la
595 composición de especies indican que las cuatro localidades poseen una similitud alta de
596 murciélagos, caracterizada por la presencia de subconjuntos de especies en común (patrón
597 anidado). El anidamiento es el patrón de organización de algunas comunidades ecológicas.
598 Una comunidad esta anidada cuando las áreas más pobres en especies representan
599 subconjuntos de las áreas con mayor riqueza, es decir, que existe un alto grado de
600 solapamiento en la composición de especies entre los sitios (Atmar y Patterson, 1993). Los
601 resultados de este estudio se ajustan a este patrón; por ejemplo el 88 % de las especies de

602 Emilio Rabasa se registraron en Veinte Casas, ambas localidades con la menor y mayor
603 riqueza, respectivamente.

604 El grado de anidamiento de las especies se relaciona inversamente con la diversidad
605 beta, es decir, mientras mayor es el anidamiento menor es la diversidad beta y viceversa
606 (Arita y Rodríguez, 2004). El anidamiento de las especies resulta importante para comprender
607 los procesos de estructuración de las comunidades biológicas (Patterson y Atmar, 1986). Las
608 comunidades dominadas por pocas especies son más susceptibles de presentar un patrón
609 anidado en la ocurrencia de sus especies (González y Poulin, 2005), lo cual coincide con lo
610 reportado en este estudio.

611 La cercanía entre las localidades de muestreo da lugar a hábitats con condiciones
612 similares, es decir, mismo tipo de vegetación y actividades agropecuarias. Estas
613 características en el sistema incrementan en algún grado el anidamiento de las especies
614 (Wright y Reeves, 1992). Las cuatro localidades poseen áreas con actividades productivas
615 cerca de remanentes de selva conservada, produciendo un conjunto de micro-hábitats y áreas
616 de forrajeo para las diferentes especies de murciélagos (Estrada y Coates-Estrada, 2001). Un
617 tercio de las especies fueron exclusivas entre tres localidades; sin embargo, la capacidad de
618 desplazamiento de los murciélagos y las condiciones similares del hábitat hace suponer que
619 estas especies pueden distribuirse en las otras localidades.

620 El análisis de anidamiento de las especies indica un patrón no aleatorio en la
621 distribución de los murciélagos en la REBISO. Con este resultado se podría pensar que solo
622 se requiere de una localidad para poder incluir a todas las especies. Sin embargo, es
623 importante resaltar que las demás localidades dentro de la reserva representan conectores
624 entre las distintas áreas de selva, facilitando la dispersión de las especies entre las
625 comunidades de murciélagos.

626 Diversidad de murciélagos y diversidad arbórea

627 La comunidad de murciélagos en la REBISO estuvo asociada a la diversidad de la vegetación,
628 es decir, los sitios más diversos en vegetación presentaron la mayor diversidad de
629 murciélagos. Esta relación se ha observado en otros estudios, y se explica porque las plantas
630 proveen diversos recursos alimenticios que son explotados por distintas especies de
631 murciélagos (Estrada et al., 1993, Medellín et al., 2000; García-Estrada et al., 2006). Por
632 ejemplo, la fructificación de árboles como los higos (*Ficus* sp.) y zapotes (*Manilkara zapota*)
633 ofrecen alimento a murciélagos del género *Artibeus* (principalmente *A. jamaicensis* y *A.*
634 *lituratus*), quienes son especialistas en consumir este tipo de frutos. Estos árboles se
635 observaron frecuentemente en el área de estudio, y contribuyeron al mayor éxito de captura de
636 *A. jamaicensis* en las cuatro localidades, sobre todo en Veinte Casas y Emilio Rabasa.

637 En los gráficos del CCA se observó la relación del gremio carnívoro-insectívoro con el
638 área basal y la precipitación. El área basal es un parámetro importante que se relaciona con
639 estado de madurez de un bosque; y la precipitación en temporada de lluvias promueve una
640 mayor abundancia de insectos (Jiménez-Sánchez et al., 2009) y anfibios (García y Reyes,
641 2008); estos últimos son importantes en la dieta de especies carnívoras-insectívoras como *T.*
642 *cirrhosus*, junto con una variedad de insectos que complementan la dieta de las especies de
643 este gremio. La densidad arbórea fue la variable importante para *T. cirrhosus*, lo cual es
644 consistente con los resultados de otros estudios y lo que conocemos sobre la preferencia de
645 hábitat de esta especie. De acuerdo a Galindo-González (2007), *T. cirrhosus* generalmente
646 presenta poblaciones con baja abundancia y prefiere hábitats conservados con alta densidad
647 arbórea.

648 Una heterogeneidad de la vegetación promueve una mayor variedad y abundancia de
649 artrópodos (Gardner et al., 1995), lo que se traduce en mayor oferta de alimento para
650 murciélagos insectívoros, especialmente los de forrajeo del interior del bosque (Schnitzler y

651 Kalko, 2001), como las especies registradas en este estudio (*M. megalophylla*, *P. parnellii*, *P.*
652 *davyi*, *P. gymnonotus* y *Micronycteris microtis*, entre otros). Se recomienda mayor esfuerzo
653 de muestreo para revalidar la relación entre la diversidad de murciélagos y el conjunto de
654 variables de vegetación.

655 La REBISO comprende una alta riqueza y diversidad de especies de murciélagos, lo
656 cual sugiere que las condiciones dentro de la reserva permiten mantener esta diversidad. Es
657 recomendable implementar medidas integrales de conservación, que permitan la inclusión de
658 especies funcionalmente importantes para el ecosistema, como son los murciélagos, y no solo
659 se le dé prioridad a especies bandera o llamativas. Por lo tanto, se sugiere que mediante
660 acuerdos con las comunidades y dueños de predios en la reserva se procure la recuperación de
661 áreas deforestadas que permitan incrementar las etapas de sucesión vegetal, disminuir la
662 ganadería extensiva y disminuir el uso de agroquímicos, ya que de continuar las prácticas
663 actuales, la calidad y cantidad de los recursos para las especies, así como la estructura,
664 composición y conectividad de la selva en la REBISO como en sus periferias podrían
665 perderse a mediano y corto plazo.

666 CONCLUSIÓN

667 Se registró una riqueza y abundancia de especies de murciélagos considerablemente alta,
668 similar a la reportada en otras zonas de estudio de la región, y un reemplazo bajo entre las
669 localidades de muestreo. La familia Phyllostomidae fue la más representativa en riqueza y
670 abundancia de especies, destacando *A. jamaicensis* como la especie más abundante. Se
671 registró una alta incidencia del gremio frugívoro, los cuales se sabe por la literatura que tienen
672 un papel importante en la dispersión de semillas y por lo tanto en la restauración vegetal,
673 resaltando la importancia de estos mamíferos para el mantenimiento de las selvas tropicales.

674 Se encontró una relación directa y positiva entre la diversidad florística y la diversidad
675 taxonómica de murciélagos, evidenciando la importancia de las áreas conservadas en la

676 REBISO para la permanencia de los murciélagos. Se sugiere seguir conservando los
677 fragmentos de selva cercanos a los poblados, sobre todo en las partes altas donde aún se
678 mantienen grandes áreas de selva que albergan murciélagos con requerimientos de hábitat
679 más especializados, y cuya permanencia dependerá directamente del grado de conservación
680 de la selva.

681 La diversidad beta sugiere la existencia de una similitud alta de las comunidades de
682 murciélagos, debido a que expresa un patrón anidado en la ocurrencia de las especies. Las
683 localidades poseen condiciones similares de hábitat y ambientales, lo cual incrementa en
684 algún grado el anidamiento de las especies. Se recomienda trabajar a una escala más amplia,
685 comparar la diversidad entre diferentes tipos de vegetación y condiciones más contrastantes
686 del hábitat dentro de la reserva.

687 AGRADECIMIENTOS

688 Agradecemos a las comunidades de Emilio Rabasa, Veinte Casas, Nuevo San Juan Chamula y
689 San Joaquín, por permitirnos trabajar en sus terrenos. A la Comisión Nacional de Áreas
690 Naturales Protegidas por las facilidades otorgadas para ingresar a la reserva y a las
691 comunidades. A Alejandra Riechers por su apoyo en campo y en la identificación de algunas
692 especies de murciélagos. A Josué Meza, Roberto Arteaga, Obed Arcos y a todas las personas
693 de las comunidades que siempre nos apoyaron en el trabajo de campo. A Neptalí Ramírez
694 Marcial y Miguel Martínez Icó, por su apoyo y facilitación de los datos de vegetación. A
695 León Felipe y Raúl Vaca por el apoyo y comentarios en los análisis de datos. El trabajo de
696 campo fue financiado por el CONACYT a través del proyecto PDCPN-2013/214659:
697 Vulnerabilidad social y biológica en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, y a través de la
698 Beca de estudios de posgrado 378445 a favor de VHMS.

699 LITERATURA CITADA

- 700 ARITA H. 1993. Conservation biology of mexican cave bats. *Journal of Mammalogy* 74:693-
701 702.
- 702 ARITA H y P RODRÍGUEZ. 2004. Local-regional relationships and the geographic
703 distribution of species. *Global Ecology and Biogeography* 13:15-21.
- 704 ATMAR W y B PATTERSON. 1993. The measure of order and disorder in the distribution of
705 species in fragmented habitat. *Oecologia* 96:373-382.
- 706 FERRO I y R BARQUEZ. 2014. Patrones de distribución de micromamíferos en gradientes
707 altitudinales del noroeste Argentino. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85:472-490.
- 708 CASTRO-LUNA A, V SOSA y G CASTILLO-CAMPOS. 2007. Bat diversity and abundance
709 associated with the degree of secondary succession in a tropical forest mosaic in
710 south-eastern Mexico. *Animal Conservation* 10:219-228.
- 711 CHÁVEZ C y G CEBALLOS. 2001. Diversidad y abundancia de murciélagos en selvas secas
712 de estacionalidad contrastante en el oeste de México. *Revista Mexicana de*
713 *Mastozoología* 5:27-44.
- 714 CHAO A, N GOTELLI, T HSIEH, E SANDER, K MA, R COLWEL y A ELLISON. 2014.
715 Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and
716 estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs* 84(1):45 – 67.
- 717 DIARIO OFICIAL DE LA FEDERACIÓN. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-
718 SEMARNAT-2010. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna
719 Silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o
720 cambio-Lista de especies en riesgo. 30 de diciembre de 2010.
- 721 DUMONT E. 2003. Bats and fruit: an ecomorphological approach. Pp. 398-429, in: *Bat*
722 *Ecology* (T Kunz y M Fenton, eds). Chicago.

723 EISENBERG J y K REDFORD. 1999. Mammals of the Neotropics. The central Neotropics:
724 Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil. The University of Chicago Press. Chicago.

725 ESTRADA A, R COATES-ESTRADA y D MERITT. 1993. Bat species richness and
726 abundance in tropical rain forest fragments and in agricultural habitats at Los Tuxtlas,
727 Veracruz, Mexico. *Ecography* 16:309-318.

728 ESTRADA A y R COATES-ESTRADA. 2001. Bat species richness in live fences and in
729 corridors of residual rain forest vegetation at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography* 24:94-
730 102.

731 ESTRADA A y R COATES-ESTRADA. 2002. Bat in continuous forest, forest fragments and
732 in an agricultural mosaic habitat-island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biological*
733 *Conservation* 103:237-245.

734 EVELYN M y D STILES. 2003. Roosting requirements of two frugivorous bats (*Sturnira*
735 *lilium* and *Artibeus intermedius*) in fragmented neotropical forest. *Biotropica* 35:405-
736 418.

737 FENTON M. 1997. Science and the conservation of bats. *Journal of Mammalogy* 78(1):1-14.

738 FENTON M, L ACHARYA, D AUDET, M HICKEY, C MERRIMAN, M OBRIST, D
739 SYME y B ADKINS. 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as
740 indicators of habitat disruptions in the neotropics. *Biotropica* 24:440-446.

741 FERRO I y R BARQUEZ. 2014. Patrones de distribución de micromamíferos en gradientes
742 altitudinales del noroeste Argentino. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 472-490.

743 FLEMING T y E HEITHAUS. 1981. Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of
744 tropical forest. *Biotropica* 13(2):45-53.

745 FLEMING T. 1988. The short tailed fruit bat: a study in plant animal interactions. The
746 University of Chicago Press. Chicago.

747 FUENTES H. 2010. Estructura del ensamble de murciélagos de la Venta, Oaxaca, México.
748 Tesis de maestría. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo
749 Integral Regional (CIIDIR). Oaxaca, México.

750 GALINDO-GONZÁLEZ J. 1998. Dispersión de semillas por murciélagos: su importancia en
751 la conservación y regeneración del bosque tropical. *Acta Zoológica Mexicana* 73:57-
752 74.

753 GALINDO-GONZÁLEZ J. 2004. Clasificación de los murciélagos de la región de Los
754 Tuxtlas, Veracruz, respecto a su respuesta a la fragmentación del hábitat. *Acta*
755 *Zoológica Mexicana (nueva serie)* 20:239-243.

756 GALINDO-GONZÁLEZ J. 2007. Efectos de la fragmentación del paisaje sobre poblaciones
757 de mamíferos; el caso de los murciélagos de Los Tuxtlas, Veracruz. Pp. 97-114, en:
758 Tópicos de sistemática, biogeografía, ecología y conservación de mamíferos (G
759 Sánchez-Rojas y A Rojas-Martínez, eds). 2007. Universidad Autónoma del Estado de
760 Hidalgo. Hidalgo.

761 GALINDO-GONZÁLEZ J y V SOSA. 2003. Frugivorous bats in isolated trees and riparian
762 vegetation associated with human-made pastures in a fragmented tropical landscape.
763 *Southwestern Naturalist* 48(4):579-589.

764 GARCÍA A y A REYES. 2008. Estacionalidad y estructura de la vegetación en la comunidad
765 de anfibios y reptiles de Chamela, Jalisco, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva*
766 *serie)*. 24(3):91-115.

767 GARCÍA-ESTRADA C, A DAMON, C SÁNCHEZ-HERNÁNDEZ, L SOTO y G
768 IBARRA. 2006. Bat diversity in montane rainforest and shade coffee under different
769 management regimes in southeastern Chiapas, Mexico. *Biological Conservation*
770 132:351-361.

771 GARCÍA-GARCÍA J y A SANTOS-MORENO. 2014. Efectos de la estructura del paisaje y
772 de la vegetación en la diversidad de murciélagos filostómidos (Chiroptera:
773 Phyllostomidae) de Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical* 62(1):217-239.

774 GARDNER S, M CABIDO, G VALLADARES y S DIAZ. 1995. The influence of habitat
775 structure on arthropod diversity in Argentine semi-arid Chaco forest. *Journal of*
776 *Vegetation Science* 6:349-356.

777 GONZÁLEZ M y R POULIN. 2005. Spatial and temporal predictability of the parasite
778 community structure of a benthic marine fish along its distributional range.
779 *International Journal for Parasitology* 35:1369-1377.

780 GRINDAL S, J MORISSETTE y R BRIGHAM. 1999. Concentration of bat activity in
781 riparian habitats over an elevational gradient. *Canadian Journal of Zoology* 77:972-
782 977.

783 HERNÁNDEZ L, R GÁLVEZ, M DÍAZ y C CRUZ. 2008. Nuevas localidades en la
784 distribución de murciélagos filostómidos (Chiroptera: Phyllostomidae) en Chiapas,
785 México. *Revista Mexicana de Mastozoología* 12:163-169.

786 INSTITUTO NACIONAL DE ESTADÍSTICA Y GEOGRAFÍA (INEGI). 1981. Atlas
787 Nacional de Medio Físico. México.

788 JIMÉNEZ-SÁNCHEZ, E ZARAGOZA y F NOGUERA. 2009. Variación temporal de la
789 diversidad de estafilínidos (Coleoptera: Staphylinidae) nocturnos en un bosque
790 tropical caducifolio de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80:157-168.

791 JONES K, K BARLOW, N VAUGHAN, A RODRÍGUEZ y M GANNON. 2001. Short-term
792 impacts of the extreme environmental disturbance of Puerto Rico. *Animal*
793 *Conservation* 4:59-66.

794 JOST L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*
795 88:2427-2439.

796 JOST L, A CHAO y R CHAZDON. 2011. Compositional similarity and β (beta) diversity,
797 in: Biological diversity: frontiers in measurement and assessment. (A Magurran y B
798 McGill, eds.). 2011. Oxford University Press, New York.

799 KALKO E. 1998. Organization and diversity of tropical bats communities through space and
800 time. *Zoology* 101:281-297.

801 KALKO E, S ESTRADA-VILLEGAS, M SCHMIDT, M WEGMANN y C MEYER. 2008.
802 Flying high - assessing the use of the aerosphere by bats. *Integrative and Comparative*
803 *Biology* 48:60-73.

804 KUNZ T, P AUGUST y C BURNETT. 1983. Harem social organization in cave
805 roosting *Artibeus jamaicensis*. *Biotropica* 15(2):133-138.

806 MACSWINEY MC, FM CLARKE y PA RACEY. 2008. What you see is not what you get:
807 The role of ultrasonic detectors in increasing inventory completeness in Neotropical
808 bat assemblages. *Journal of Applied Ecology* 45:1364-1371.

809 McNAB B. 1971. The structure of tropical bat faunas. *Ecology* 52(2):352-358.

810 MANCINA C. 2008. Effect of moonlight on nocturnal activity of two Cuban nectarivores: the
811 Greater Antillean Longtongued Bat (*Monophyllus redmani*) and Poey's Flower Bat
812 (*Phyllonycteris poeyi*). *Bat Research News* 49:71-74.

813 MATSON J. 1982. Numerical analysis of rodent distributional patterns in Zacatecas, Mexico.
814 *Journal of Mammalogy* 63:73-84.

815 MEDELLÍN R. 1993. Estructura y diversidad de una comunidad de murciélagos en el
816 neotrópico húmedo mexicano. Pp. 333-354, en: Avances en el estudio de los
817 mamíferos de México. 1993. (R Medellín y G Ceballos, eds). Vol. 1. Asociación
818 Mexicana de Mastozoología. México.

819 MEDELLÍN R, H ARITA y O SÁNCHEZ. 2008. Identificación de los murciélagos de
820 México: Clave de campo. Segunda edición. México, D.F.

- 821 MEDELLÍN R, M EQUIHUA y M AMÍN. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of
822 disturbance in neotropical rainforest. *Conservation Biology* 14:1666-1675.
- 823 MEDELLÍN R y GAONA O. 2010. Los murciélagos: los animales más calumniados y
824 maltratados en México y en el mundo. *Oikos* 1:11-13.
- 825 MERRITT J. 2010. *The biology of small mammals*. Johns Hopkins University Press,
826 Baltimore.
- 827 MEYER C, L AGUILAR, L AGUIRRE, J BAUMGARTEN, F CLARKE, J COSSON y S
828 VILLEGAS. 2011. Accounting for detectability improves estimates of species
829 richness in tropical bat surveys. *Journal of Applied Ecology* 48:777-787.
- 830 MONTERO J. 2003. Influencia de las variables espaciales y del hábitat sobre una comunidad
831 de murciélagos (Chiroptera) en remanentes boscosos en Cañas, Costa Rica. Tesis de
832 maestría. Universidad Nacional. Costa Rica.
- 833 MORENO C. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T-Manuales y Tesis SEA, vol.
834 1. Zaragoza.
- 835 MORENO C. 2007. Diversidad de especies a escala de paisaje: un ejemplo con ensamblajes de
836 murciélagos neotropicales. Pp. 81-97, en: *Tópicos en sistemática, biogeografía,*
837 *ecología y conservación de mamíferos* (G Sánchez-Rojas y A Rojas-Martínez, eds).
838 2007. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Hidalgo.
- 839 MORENO C, F BARRAGÁN, E PINEDA y N PAVÓN. 2011. Reanálisis de la diversidad
840 alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades
841 ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82:1249-1261.
- 842 NARANJO E, C LORENZO y A HORVÁTH. 2005. La diversidad de mamíferos en Chiapas,
843 en: *Diversidad biológica en Chiapas* (M González, N Ramírez y L Ruiz, Eds.). 2005.
844 Plaza y Valdés - ECOSUR - COCYTECH. México.

845 NAVARRETE D, M ALBA, I MARCH y E ESPINOZA. 1996. Mamíferos de la selva El
846 Ocote, Chiapas. Pp. 180-207, en: Conservación y desarrollo sustentable en la Selva El
847 Ocote (M Vázquez y I March, eds). 1996. ECOSUR-CONABIO-ECOSFERA.
848 México.

849 OKSANEN F, J BLANCHET, R KINDT, P LEGENDRE, R MINCHIN, R O'HARA, L
850 SIMPSON, P SOLYMOS, M STEVENS, H HENRY, y H WAGNER. 2015. Package
851 VEGAN. R topics documented 1-280.

852 ORTÍZ-RAMÍREZ D, LORENZO C, NARANJO E y L LEÓN-PANIAGUA. 2006.
853 Selección de refugios por tres especies de murciélagos frugívoros (Chiroptera:
854 Phyllostomidae) en la Selva Lacandona, Chiapas, México. Revista Mexicana de
855 Biodiversidad 77:261-270.

856 OWEN J. 1990. Patterns of mammalian species richness in relation to temperature,
857 productivity, and variance in elevation. Journal of Mammalogy 71:01-13.

858 PATTERSON B y W ATMAR. 1986. Nested subsets and the structure of insular mammalian
859 faunas and archipelagos. Biological Journal of the Linnean Society 28:65-82.

860 PATTERSON B, M WILLIG y R STEVENS. 2003. Trophic strategies, niche partitioning,
861 and patterns of ecological organization. En: Bat ecology (T Kunz y M Fenton, eds)..
862 University of Chicago Press. Chicago.

863 PECH J. 2010. Riqueza de especies y diversidad funcional en los ensambles de murciélagos
864 de dos tipos de selva en Yucatán, México. Tesis Doctoral. Instituto de Ecología, A.C.
865 Xalapa, Veracruz.

866 PRECIADO O, B GÓMEZ, D NAVARRETE y A HORVÁTH. 2015. The use of commercial
867 fruits as attraction agents may increase the seed dispersal by bats to degraded areas in
868 Southern Mexico. Tropical Conservation Science 8(2):301-317.

- 869 RAMÍREZ-MARCIAL N, M GONZÁLEZ-ESPINOSA y G WILLIAMS-LINERA. 2001.
870 Anthropogenic disturbance and tree diversity in montane rain forest in Chiapas,
871 Mexico. *Forest Ecology and Management* 154:311-326.
- 872 RAMÍREZ-PULIDO J, GONZÁLEZ-RUIZ N, GARDNER A y J ARROYO-CABRALES.
873 2014. List of recent land mammals of Mexico. Number 63. Museum of Texas Tech
874 University. Texas.
- 875 REID F. 2009. A field guide to the mammals of Central America y Southeast Mexico. Oxford
876 University Press. New York.
- 877 REX K, R MICHENER, T KUNZ y C VOIGT. 2011. Vertical stratification of Neotropical
878 leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomidae) revealed by stable carbon isotopes.
879 *Journal of Tropical Ecology* 27(3):211-222.
- 880 RIECHERS A. 2004. Análisis mastofaunístico de la zona sujeta a conservación ecológica
881 Laguna Bélgica, Chiapas, México. Universidad Nacional Autónoma de México
882 (UNAM). *Anales del Instituto de Biología (Serie Zoología)* 75(2):363-382.
- 883 SALDAÑA-VÁZQUEZ R., V SOSA, J HERNÁNDEZ y F LÓPEZ. 2010. Abundance
884 responses of frugivorous bats (Stenodermatinae) to coffee cultivation and selective
885 logging practices in mountainous central Veracruz, Mexico. *Biodiversity and
886 Conservation* 19:2111–2124
- 887 SCHNITZLER H y E KALKO. 2001. Echolocation by insect-eating bats. *BioScience* 51:557-
888 569.
- 889 SECRETARIA DE MEDIO AMBIENTE Y RECURSOS NATURALES (SEMARNAT) -
890 COMISIÓN NATURAL DE ÁREAS NATURALES PROTEGIDAS (CONANP).
891 2001. Programa de manejo de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote. Ocozocoautla
892 de Espinosa. Chiapas.

893 SORIANO P y J OCHOA. 2001. The consequences of timber exploitation for bat
894 communities in tropical America. Pp 153-156, in: The Cutting Edge: Conserving
895 Wildlife in Logged Tropical Forest (R Fimbel, A Grajal y J Robinson, eds). Columbia
896 University Press, New York.

897 STRONA G, P GALLI, P SEVESO, D MONTANO y S FATTORINI. 2014. Nestedness for
898 Dummies (NeD): a user friendly web interface for exploratory nestedness analysis.
899 Journal of Statistical Software 59: 1-9.

900 TER BRAAK C. 1987. The analysis of vegetation: environment relationships by canonical
901 correspondence analysis. *Vegetatio* 69:69-77.

902 TUTTLE M y A MORENO. 2005. Murciélagos cavernícolas del norte de México: su
903 importancia y problemas de conservación. *Bat Conservation International*.

904 VARGAS-CONTRERAS J, R MEDELLÍN, G ESCALONA-SEGURA y L INTERIÁN-
905 SOSA, L. 2009. Vegetation complexity and bat-plant dispersal in Calakmul, Mexico.
906 *Journal of Natural History* 43(3-4):219-243.

907 VLEUT I. 2013. Factores determinantes sobre la presencia de murciélagos en bosques
908 secundarios bajo manejo tradicional en Lacanhá, Selva Lacandona, Chiapas, México.
909 Tesis Doctoral. El Colegio de la Frontera Sur. San Cristóbal de las Casas, Chiapas,
910 México.

911 WILLIAMS-LINERA G, LÓPEZ-GÓMEZ A y M MUÑIZ-CASTRO. 2005.
912 Complementariedad y patrones de anidamiento de especies de árboles en el paisaje de
913 bosque de niebla del centro de Veracruz (México). Cap. 12, en: *Sobre diversidad
914 biológica: El significado de las diversidades alfa, beta y gamma* (G Halffter, Soberón
915 J, Koleff P y A Melic, eds.). 2005. Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA),
916 Zaragoza.

- 917 WILSON J, M CRAWLEY, M DODD y J SILVERTOWN. 1996. Evidence for constraint on
918 species coexistence in vegetation of the Park Grass experiment. *Vegetatio* 124:183-
919 190.
- 920 WILSON M y A SHMIDA. 1984. Measuring beta diversity with presence-absence data.
921 *Journal of Ecology* 72(3):1055-1062.
- 922 WRIGHT D y J REEVES. 1992. On the meaning and measurement of nestedness of species
923 assemblages. *Oecologia* 92:416-428.

FIGURAS

Figura 2.- Curvas de rarefacción-extrapolación de murciélagos capturados en las cuatro localidades de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas, México; comparación de riqueza efectiva de especies (0D), especies típicas (1D) y especies dominantes (2D).

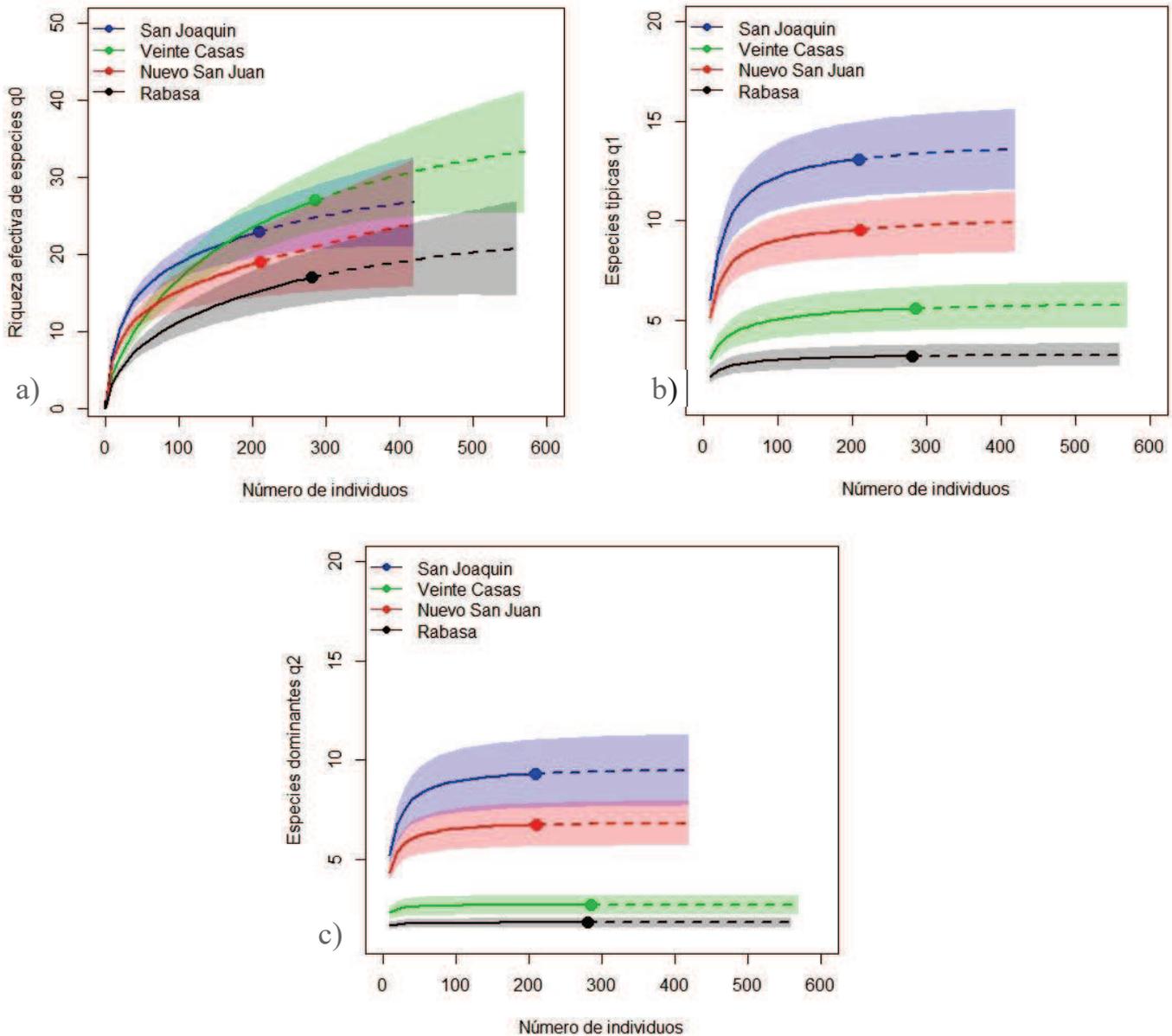


Figura 3.- Curvas de rango-abundancia de murciélagos capturados en las cuatro localidades de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas, México.

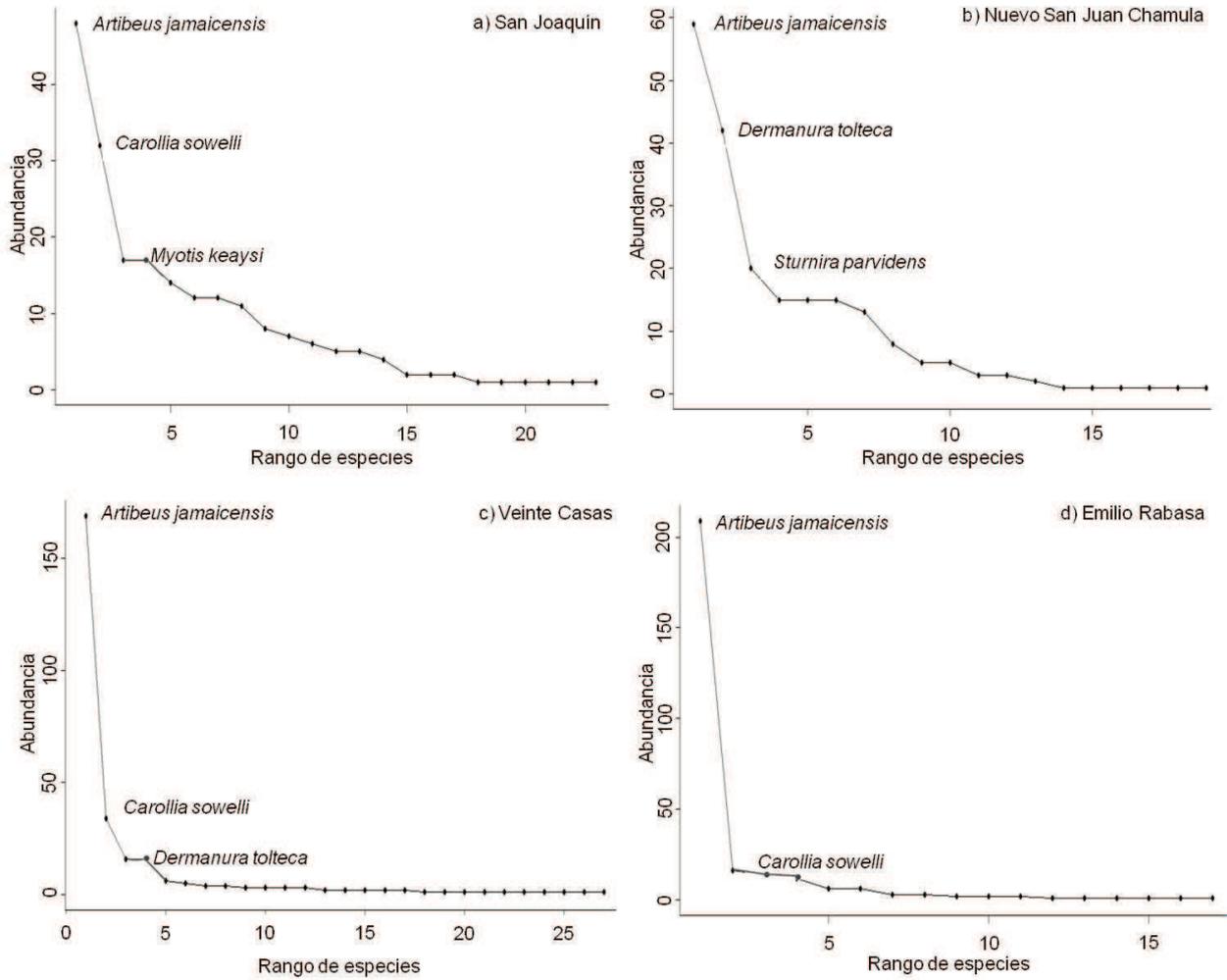


Figura 4.- Riqueza de especies y porcentaje de abundancia relativa de los gremios tróficos por localidad muestreada en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas, México.

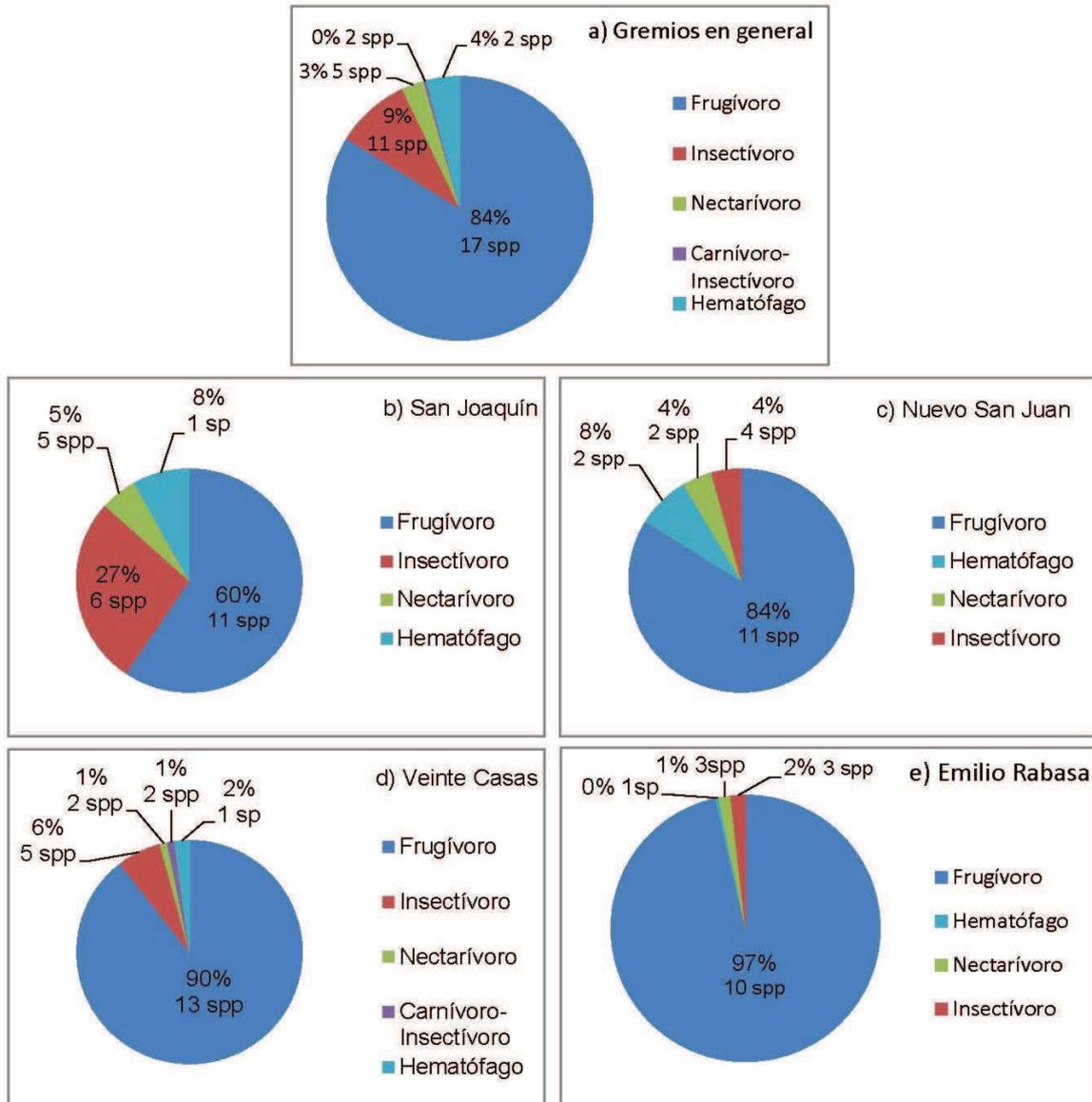
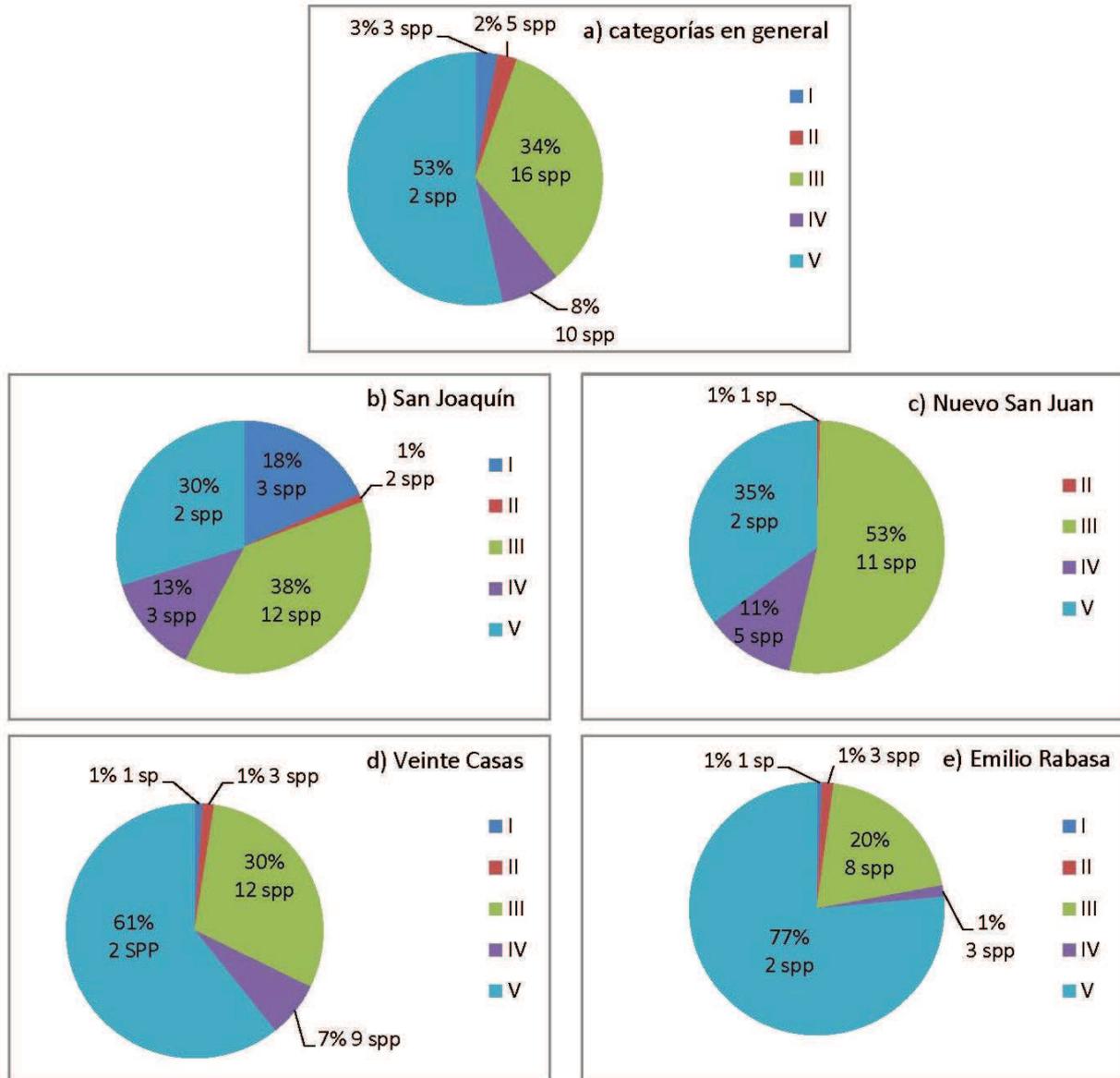


Figura 5.- Riqueza de especies y porcentaje de abundancia relativa en las categorías de masa corporal por localidad muestreada en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas, México.



CUADROS

Cuadro 1.- Ubicación geográfica, vegetación y variables utilizadas en los sitios de muestreo en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas, México.

| Localidad | Sitio | Coordenadas (utm) | Altitud | Vegetación | Variables ambientales | Variables de vegetación |
|------------------------|-------|-------------------|---------|------------------------------|--|--|
| Emilio Rabasa | 1 | 435096 - 1869478 | 764 | Acahual arbóreo | Precipitación Temperatura Velocidad del viento Humedad relativa | Diversidad florística DAP/Área basal Densidad de plantas Riqueza de plantas |
| | 3 | 436393 - 1871760 | 1225 | Selva mediana subcaducifolia | | |
| Nuevo San Juan Chamula | 1 | 445726 - 1868657 | 968 | Acahual arbóreo | | |
| | 2 | 444458 - 1869156 | 1119 | Selva mediana subcaducifolia | | |
| | 3 | 442480 - 1868402 | 1311 | Selva mediana subcaducifolia | | |
| San Joaquín | 1 | 448818 - 1869883 | 985 | Acahual arbóreo | | |
| | 3 | 451043 - 1870243 | 894 | Acahual arbóreo | | |
| Veinte Casas | 1 | 443137 - 1878199 | 658 | Acahual arbóreo | | |
| | 2 | 440989 - 1876897 | 980 | Selva mediana subcaducifolia | | |
| | 3 | 439246 - 1875473 | 903 | Selva mediana subcaducifolia | | |

Cuadro 2.- Extrapolación y rarefacción de los datos de diversidad de orden ⁰D, ¹D y ²D con base en sus especies efectivas.

| | Extrapolación | | | Rarefacción | | |
|-------------|----------------------|-----------------------|----------------------|--------------------|-----------------------|----------------------|
| | ⁰ D | ¹ D | ² D | ⁰ D | ¹ D | ² D |
| VC | ⁰ D= 31.6 | ¹ D= 5.76 | ² D= 2.68 | ⁰ D= 24 | ¹ D= 5.43 | ² D= 2.68 |
| SJ | ⁰ D= 26.7 | ¹ D= 13.13 | ² D= 9.48 | ⁰ D= 23 | ¹ D= 13.13 | ² D= 9.48 |
| NSJC | ⁰ D= 24 | ¹ D= 9.91 | ² D= 6.8 | ⁰ D= 19 | ¹ D= 9.91 | ² D= 6.8 |
| ER | ⁰ D= 20.7 | ¹ D= 3.24 | ² D= 1.78 | ⁰ D= 15 | ¹ D= 3.24 | ² D= 1.78 |

Cuadro 3.- Porcentaje de similitud con base en la diversidad de orden ¹D, valores de diversidad beta y reemplazo de especies entre localidades de muestreo en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas, México.

| | Porcentaje de similitud y valores Beta | | | Reemplazo de especies | | | | |
|-------------|--|--|--|--|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|
| | VC | SJ | NSJC | ER | VC | SJ | NSJC | ER |
| VC | - | 67.9 % ⁰ β= 1.36 ¹ β= 1.18 ² β= 1.19 | 73.3% ⁰ β= 1.34 ¹ β= 1.15 ² β= 1.15 | 91 % ⁰ β= 1.31 ¹ β= 1.04 ² β= 1.01 | - | β _T = 0.36 | β _T = 0.34 | β _T = 0.31 |
| SJ | 67.9 % ⁰ β= 1.36 ¹ β= 1.18 ² β= 1.19 | - | 68 % ⁰ β= 1.33 ¹ β= 1.19 ² β= 1.13 | 61.6 % ⁰ β= 1.25 ¹ β= 1.23 ² β= 1.28 | β _T = 0.36 | - | β _T = 0.33 | β _T = 0.25 |
| NSJC | 73.3% ⁰ β= 1.34 ¹ β= 1.15 ² β= 1.15 | 68 % ⁰ β= 1.33 ¹ β= 1.19 ² β= 1.13 | - | 69.5 % ⁰ β= 1.33 ¹ β= 1.17 ² β= 1.21 | β _T = 0.34 | β _T = 0.33 | - | β _T = 0.33 |
| ER | 91 % ⁰ β= 1.31 ¹ β= 1.04 ² β= 1.01 | 61.6 % ⁰ β= 1.25 ¹ β= 1.23 ² β= 1.28 | 69.5 % ⁰ β= 1.33 ¹ β= 1.17 ² β= 1.21 | - | β _T = 0.31 | β _T = 0.25 | β _T = 0.33 | - |

⁰β= Valor de diversidad beta considerando la diversidad de orden ⁰D, ¹β= Valor de diversidad beta considerando la diversidad de orden de ¹D, ²β= Valor de diversidad beta considerando la diversidad de orden ²D.

ANEXOS

Anexo 1.- Lista taxonómica de murciélagos registrados en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas, México. Clasificación de acuerdo a Ramírez-Pulido et al., 2014.

| Familia | Subfamilia | Especie | Abundancia por especie | | | | | Total |
|----------------|-----------------|--|------------------------|------|-----|-----|-----|-------|
| | | | SJ | NSJC | VC | ER | ER | |
| Phyllostomidae | Stenodermatinae | <i>Artibeus jamaicensis</i> Leach, 1821 | 48 | 59 | 169 | 209 | 485 | |
| | | <i>Artibeus lituratus</i> (Olfers, 1818) | 11 | 15 | 4 | 6 | 36 | |
| | | <i>Dermanura phaeotis</i> Miller, 1902 | 4 | 3 | 3 | 3 | 13 | |
| | | <i>Dermanura tolteca</i> (de Saussure, 1860) | 5 | 42 | 16 | 12 | 75 | |
| | | <i>Dermanura watsoni</i> (Thomas, 1901) | 2 | 0 | 1 | 0 | 3 | |
| | | <i>Centurio senex</i> Gray, 1842 | 1 | 5 | 3 | 1 | 10 | |
| | | <i>Chiroderma salvini</i> Dobson, 1878 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | |
| | | <i>Enchisthenes hartii</i> (Thomas, 1892) | 0 | 0 | 1 | 3 | 4 | |
| | | <i>Sturnira parvidens</i> Goldman, 1917 | 8 | 20 | 3 | 6 | 37 | |
| | | <i>Sturnira hondurensis</i> Goodwin, 1940 | 12 | 15 | 15 | 14 | 56 | |
| | | <i>Vampyrodes major</i> G. M. Allen, 1908 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | |
| | | <i>Vampyressa thyone</i> Thomas, 1909 | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 | |
| | | <i>Platyrrhinus helleri</i> (Peters, 1866) | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 | |
| | | <i>Uroderma bilobatum</i> Peters, 1866 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | |
| | | <i>Carollia sowelli</i> Baker, Solari y Hoffmann, 2002 | 32 | 15 | 34 | 16 | 97 | |
| | | <i>Carollia subrufa</i> (Hahn, 1905) | 1 | 1 | 1 | 1 | 4 | |
| | | <i>Carollia perspicillata</i> (Linnaeus, 1758) | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | |
| Desmodontinae | | <i>Desmodus rotundus</i> (E. Geoffroy S. H., 1810) | 17 | 13 | 4 | 1 | 35 | |
| | | <i>Diphylla ecaudata</i> Spix, 1823 | 0 | 3 | 2 | 0 | 5 | |
| Glossophaginae | | <i>Glossophaga morenoi</i> Martínez y Villa, 1938 | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 | |
| | | <i>Glossophaga soricina</i> (Pallas, 1766) | 1 | 0 | 0 | 2 | 3 | |
| | | <i>Anoura geoffroyi</i> Gray, 1838 | 6 | 8 | 1 | 1 | 16 | |
| | | <i>Choeronycteris godmani</i> (Thomas, 1903) | 1 | 0 | 0 | 1 | 2 | |
| Phyllostominae | | <i>Hylonycteris underwoodi</i> Thomas, 1903 | 1 | 1 | 2 | 0 | 4 | |
| | | <i>Mimon cozumelae</i> Goldman, 1914 | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 | |

| Familia | Subfamilia | Especie | Abundancia por especie | | | | | Total |
|------------------|------------------|--|------------------------|------------|------------|------------|------------|------------|
| | | | SJ | NSJC | VC | ER | ER | |
| | | <i>Trachops cirrhosus</i> (Spix, 1823) | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 |
| | | <i>Micronycteris microtis</i> Miller, 1898 | 0 | 0 | 2 | 1 | 1 | 3 |
| Mormoopidae | | <i>Mormoops megalophylla</i> (Peters, 1864) | 2 | 0 | 6 | 0 | 0 | 8 |
| | | <i>Pteronotus dayi</i> Gray, 1838 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 |
| | | <i>Pteronotus gymnotus</i> (J. A. Wagner, 1843) | 12 | 0 | 0 | 0 | 0 | 12 |
| | | <i>Pteronotus parnellii</i> (Gray, 1843) | 7 | 2 | 5 | 2 | 2 | 16 |
| Natalidae | | <i>Natalus mexicanus</i> Miller, 1902 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 |
| Vespertilionidae | Antrozoinae | <i>Bauerus dubiaqueus</i> (Van Gelder, 1959) | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| | Vespertilioninae | <i>Eptesicus furinalis</i> (d'Orbigny y Gervais, 1847) | 0 | 5 | 0 | 0 | 0 | 5 |
| | Myotinae | <i>Myotis keaysi</i> J. A. Allen, 1914 | 17 | 0 | 3 | 2 | 2 | 22 |
| | | <i>Myotis nigricans</i> (Schinz, 1821) | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 |
| | | <i>Myotis californicus</i> (Audubon y Bachman, 1842) | 14 | 0 | 0 | 0 | 0 | 14 |
| TOTAL | | 37 especies | 210 | 211 | 285 | 281 | 281 | 987 |

SJ= San Joaquín, NSJC= Nuevo San Juan Chamula, VC= Veinte Casas, ER= Emilio Rabasa. Las especies sombreadas representan las especies exclusivas para cada localidad de muestreo.

Anexo 2.- Categorización de grupos funcionales y especies bajo algún estado de conservación de acuerdo a la Norma Oficial Mexicana 059-2010.

| Especie | Preferencia alimenticia | Hábitos de refugio | masa corporal | Nom-059-2010 |
|--------------------------------|--------------------------------|---------------------------|----------------------|---------------------|
| <i>Artibeus jamaicensis</i> | F | F | V | - |
| <i>Artibeus lituratus</i> | F | F | V | - |
| <i>Dermanura phaeotis</i> | F | A | III | - |
| <i>Dermanura tolteca</i> | F | F | III | - |
| <i>Dermanura watsoni</i> * | F | F | III | Pr |
| <i>Centurio senex</i> | F | A | IV | - |
| <i>Chiroderma salvini</i> | F | A | IV | - |
| <i>Enchisthenes hartii</i> * | F | - | III | Pr |
| <i>Sturnira parvidens</i> | F | F | III | - |
| <i>Sturnira hondurensis</i> | F | F | III | - |
| <i>Vampyrodes major</i> | F | A | IV | - |
| <i>Vampyressa thyrone</i> | F | A | III | - |
| <i>Platyrrhinus helleri</i> | F | F | III | - |
| <i>Uroderma bilobatum</i> | F | F | IV | - |
| <i>Carollia sowelli</i> | F | F | III | - |
| <i>Carollia subrufa</i> | F | F | III | - |
| <i>Carollia perspicillata</i> | F | F | IV | - |
| <i>Desmodus rotundus</i> | H | C | IV | - |
| <i>Diphylla ecaudata</i> | H | C | IV | - |
| <i>Glossophaga morenoi</i> | N | F | III | - |
| <i>Glossophaga soricina</i> | N | F | II | - |
| <i>Anoura geoffroyi</i> | N | C | III | - |
| <i>Choeroniscus godmani</i> | N | - | II | - |
| <i>Hylonycteris underwoodi</i> | N | F | III | - |
| <i>Mimon cozumelae</i> * | C/I | C | IV | A |
| <i>Trachops cirrhosus</i> * | C/I | C | IV | A |
| <i>Micronycteris microtis</i> | I | F | II | - |
| <i>Mormoops megalophylla</i> | I | C | III | - |
| <i>Pteronotus davyi</i> | I | C | II | - |
| <i>Pteronotus gymnonotus</i> * | I | C | - | A |
| <i>Pteronotus parnellii</i> | I | C | IV | - |
| <i>Natalus mexicanus</i> | I | C | I | - |
| <i>Bauerus dubiaquercus</i> | I | - | III | - |
| <i>Eptesicus furinalis</i> | I | F | III | - |
| <i>Myotis californicus</i> | I | C | I | - |
| <i>Myotis keaysi</i> | I | C | I | - |
| <i>Myotis nigricans</i> | I | F | II | - |

Alimentación: F= Frugívoro, H= Hematófago, I= Insectívoro, N= Nectarívoro. Refugio: A = Árboles, C = Cuevas, F= Facultativo *= especie con alguna categoría de riesgo.

CAPÍTULO III

Conclusión general

La comunidad de murciélagos compuesta por 37 especies representa aproximadamente el 70 % de la riqueza de murciélagos reportada para la REBISO. A pesar de esta considerable riqueza de especies, se requiere de futuras investigaciones que implementen diferentes métodos de captura y registro de murciélagos (e. g. trampa de arpa y detectores ultrasónicos) para obtener una estimación más completa y detallada de la diversidad de murciélagos en la reserva. Se considera que existen más especies de murciélagos que aún no se registran en la REBISO, por lo que se recomienda un monitoreo a largo plazo.

Los murciélagos frugívoros fueron los más representativos con 17 especies y 84 % de la abundancia relativa. La eficacia de algunas especies frugívoras en la dispersión de semillas las hace importantes en el mantenimiento de las selvas tropicales, lo que puede contribuir en la restauración vegetal de la REBISO. La mayor abundancia y riqueza de especies insectívoras registrada en Veinte Casas y San Joaquín, podría deberse a los insectos asociados a los cuerpos de agua ubicados en estas localidades, lo cual contribuyó con el éxito de captura de las especies de este gremio.

Las partes altas o más alejadas de los asentamientos humanos albergan vegetación conservada, que permite la presencia de especies de murciélagos con requerimientos de hábitats más especializados, principalmente especies raras del gremio carnívoro, por ejemplo *T. cirrhosus* y *M. cozumelae*, las cuales se encuentran amenazadas de acuerdo a la NOM-059-SEMARNAT-2010. La permanencia de estas especies dependerá directamente del grado de conservación de la selva.

La baja diversidad beta se debió principalmente a las características ambientales similares en las localidades, por lo cual no se detectó un cambio significativo en la

diversidad taxonómica y funcional de murciélagos en la REBISO. El registro de especies carnívoras exclusivamente en sitios conservados, y de especies generalistas en sitios con vegetación secundaria, sugiere que la relación entre la diversidad taxonómica y funcional cambia de acuerdo a las condiciones del hábitat.

La fragmentación del hábitat o el cambio de uso de suelo provocarían una comunidad de murciélagos menos especializada en términos funcionales. Es por ello que se requiere del mantenimiento de áreas conservadas en la REBISO, que aseguren la permanencia de la diversidad de especies y gremios tróficos, y por lo tanto, la diversidad funcional. La relación entre la diversidad taxonómica y funcional ha sido poco estudiada, y en murciélagos no se conoce un patrón evidente de esta relación. Los resultados obtenidos en este estudio, apoyan la hipótesis de que a mayor diversidad taxonómica se produce una mayor diversidad funcional. Una reducción en la diversidad taxonómica, riqueza de especies o gremios tróficos podría ocasionar disminución de la funcionalidad de los murciélagos en la REBISO, sobre todo cuando el número de especies es muy bajo, como suele ocurrir en ambientes antropizados o áreas extensas de monocultivo.

La similitud físico-ambiental de las localidades de estudio en la REBISO proporciona recursos similares a la comunidad de murciélagos, así como un bajo reemplazo de las especies entre las localidades; lo cual incrementa en algún grado el anidamiento de las especies. Esto sugiere la existencia de comunidades similares de murciélagos, donde todas las especies pueden estar distribuidas en cualquiera de las localidades de estudio. Para lograr un mejor entendimiento de la dinámica de estos mamíferos en la REBISO se recomienda un estudio a mayor escala, comparar la

diversidad de murciélagos de diferentes tipos de vegetación y diferentes condiciones del hábitat.

La correlación positiva entre la diversidad de murciélagos y la diversidad florística registrada en este estudio, denota la importancia de conservar la selva y a este grupo de mamíferos en la REBISO. Se registraron especies de árboles que confieren valiosos recursos alimenticios y de refugio para los murciélagos, lo cual es importante para que cumplan sus funciones ecológicas. El mantenimiento de estas especies arbóreas es fundamental para la persistencia de las poblaciones de murciélagos a largo plazo. Si las actividades productivas (ganadería en pequeña escala y parcelas agropecuarias con uso de agroquímicos) realizadas en los asentamientos humanos de la REBISO se intensificaran a corto plazo, la diversidad taxonómica y funcional de los murciélagos se vería afectada al disminuir la calidad y cantidad de sus recursos (alimento y refugios). Mantener una mayor diversidad taxonómica promoverá una mayor diversidad funcional.

A pesar del nivel de conocimiento que se tiene sobre los murciélagos, estos han sido poco valorados y casi nunca han sido incluidos dentro de los programas de monitoreo y conservación en áreas naturales protegidas. Sin embargo, la creciente alteración de sus hábitats (dentro y fuera de las reservas) hace necesaria su inclusión en dichos programas. Se sugiere seguir conservando la selva de la REBISO, implementando medidas integrales de conservación, donde no solo se dé prioridad a especies bandera o llamativas, sino también a grupos funcionalmente importantes como los murciélagos.

CAPÍTULO IV

Literatura citada

- Arita, H. 1993. Conservation biology of mexican cave bats. *Journal of Mammalogy* 74: 693-702.
- Bellwood, D.R., Hughes T.P., Folke, C., Nystrom, M., 2004. Confronting the coral reef crisis: supporting biodiversity, functional groups and resilience. *Nature* 429:827-833.
- Castro-Luna, A., Sosa, V. y Castillo-Campos. G., 2007. Bat diversity and abundance associated with the degree of secondary succession in a tropical forest mosaic in south-eastern Mexico. *Animal Conservation* 10:219-228.
- Chapin, III, F.S., Matson, P.A. y Mooney, H., 2002. Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer-Verlag, Nueva York, USA.
- Díaz, S. y Cabido, M., 2001. Vive la difference: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 11:646-655.
- Duckworth, J.C., Kent, M. y Ramsay, P.M., 2000. Plant functional types: An alternative to taxonomic plant community description in biogeography? *Progress in Physical Geography* 24:515-542.
- Estrada, A., Coates-Estrada, R. y Merrit, Jr., 1993. Bat species richness and abundance in tropical rain forest fragments and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography* 16:310-318.
- Fenton, M.B., Acharya, L., Audet, D., Hickey, M.B., Merriman, C., Obrist, M.K., Syme, D.M. y Adkins, B., 1992. Phyllostomyd bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruptions in the Neotropics. *Biotropica* 24:440-446.

- Galindo-González, J., 2004. Clasificación de los murciélagos de la región de Los Tuxtles, Veracruz, respecto a su respuesta a la fragmentación del hábitat. *Acta Zoológica Mexicana* (nueva serie) 20:239-243.
- Hooper, D.U., Chapin, III F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., Wardle, D.A., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75(1):3-35.
- Jones, K., Barlow, K., Vaughan, N., Rodríguez-Durán A. y Gannon, M., 2001. Short-term impacts of extreme environmental disturbance of Puerto Rico. *Animal Conservation* 4:59-66.
- Kalko, E., Krull, D., Handley, C. y Schnitzler, H., 1999. Roosting and foraging behavior of two Neotropical gleaning bats, *Tonatia silvicola* and *Trachops cirrhosus* (Phyllostomidae). *Biotropica* 31:344-353.
- Martín-López, B., González, J.A., Díaz, S., Castro, I. y García-Llorente, M., 2007. Biodiversidad y bienestar humano: el papel de la diversidad funcional. *Ecosistemas* 16(3):69-80.
- Martínez, N.D., 1996. Defining and measuring functional aspects of biodiversity. En: Gaston, K.J., (ed.). *Biodiversity: a biology of numbers of difference*. Blackwell Science. Oxford, England.
- Medellín, R., Equihua, M. y Amín, M., 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in neotropical rainforest. *Conservation Biology* 14:1666-1675.

- Meyer, C. y Kalko, E., 2008. Assemblage-level responses of phyllostomid bats to tropical forest fragmentation: land-bridge islands as a model system. *Journal of Biogeography* 35:1711-1726.
- Mooney, H., Larigauderie, A., Cesario, M., Elmquist, T., Hoegh-Guldberg, O., Lavorel, S., Mace, G., Palmer, M., Scholes, R. y Yahara, T., 2009. Biodiversity, climate change, and ecosystem services. *Environmental Sustainability* 1:46-54.
- Moreno, C., 2007. Diversidad de especies a escala de paisaje: un ejemplo con ensambles de murciélagos neotropicales. En: Sánchez-Rojas, G. y Rojas-Martínez, A. (eds)., 2007. Tópicos en sistemática, biogeografía, ecología y conservación de mamíferos. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México.
- Naeem, S., Chair, F.S., Chapin, III., Constanza, R., Ehrlich, P., Golley, F., Hooper, D., Lawton, J.H., O'Neill, R., Mooney, H., Sala, O., Symstad, A. y Tilman, D., 1999. Biodiversity and ecosystem functioning: maintaining natural life support processes. *Issues in Ecology*, number 4. Ecological Society of America. USA.
- Opler, P., Frankie, G. y Baker, H., 1976. Rainfall as a factor in the release, timing and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography* 3:231-236.
- Reich, P.B., Walters, M.B. y Ellsworth, D.S., 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94:13730-13734.
- Ricklefs, R.E., 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* 7:1-15.

Ricklefs, 1987., Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235(4785):167-171.

Ricklefs, R.E. y Schluter, D., 1993. Species diversity in ecological communities: Historical and geographical perspectives. University of Chicago Press, U.S.A.

Rosenzweig, M., 1992. Species diversity gradients: we know more and less than we thought. *Journal of Mammalogy* 73:715-730.

Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT) - Comisión Natural de Áreas Naturales Protegidas (CONANP)., 2001. Programa de manejo de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote. Ocozocoautla de Espinosa, Chiapas, México.

Tilman, D., 2001. Functional diversity. En: Levin, S.A., 2001. Encyclopedia of biodiversity. Academic Press, USA.