



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN DEL ENSAMBLAJE DE
QUIRÓPTEROS EN BOSQUE Y ÁREAS ABIERTAS DE LA
RESERVA DE LA BIOSFERA TEHUACÁN-CUICATLÁN,
OAXACA, MÉXICO.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

MARIA CECILIA LONDOÑO MURCIA

DIRECTOR DE TESIS: DR. VÍCTOR SÁNCHEZ-CORDERO DÁVILA

MÉXICO, D.F.

JULIO, 2006



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

RECONOCIMIENTOS

Al proyecto: Método cuantitativo para asignar categorías de riesgo a las especies de aves y mamíferos terrestres, de acuerdo a la Norma Oficial Mexicana (NOM-ECOL-059-2000), con clave y número SEMARNAT-2002-C01-00314, financiado por CONACYT- SEMARNAT, dentro del cual fue financiada esta tesis, y el cual me otorgó la beca de Maestría bajo la clave del estudiante: S0010-02-01-00314-02-203.

Al Comité Tutorial integrado por:

Dr. Víctor Sánchez-Cordero Dávila

Dra. Ella Vázquez Domínguez

Dr. Enrique Martínez Meyer

Dr. Jairo Pérez Torres

“ El murciélago voló y nunca en la selva descansó
trayendo una larga noche que nunca olvidó
se preparaba para un largo viaje
en busca del destino y su linaje ”

Tzinacanlicoaatl
(JNU)

AGRADECIMIENTOS

Primero que nada agradezco a mi madre, María Cecilia Murcia, por su infinito amor que me da la fortaleza para realizar mi trabajo cada día, por su apoyo incondicional y por demostrarme la manera como se debe enfrentar a la vida.

Agradezco a mi esposo, Nicolás, por toda su comprensión, por ser mi asesor de diseño, estadística y editor de cabecera, y por su apoyo en campo. Gracias por no dejarme desfallecer en mi proceso de adaptación en México.

Gracias a toda mi familia Murcia, y ahora mi nueva familia Urbina-Cardona por su amor y apoyo desde la distancia que siempre me hace sentir muy cerca a ustedes, y gracias a mi Abuelo Arturo que aunque esté mucho más lejos es la persona mas cercana en mi corazón.

Mil y mil gracias a los excelentes ayudantes de campo, Ricardo Bolaños y Rubén Ortega, espero que algo de todo esto haya quedado para siempre en sus recuerdos. Agradezco a los compañeros de laboratorio por compartir algo de esta etapa de mi vida.

A las autoridades de las localidades de San Lorenzo Pápalo, Santa María Tecomavaca y San Francisco Cotahuixtla, por permitirnos desarrollar este trabajo, a los directivos de la Reserva de la Biosfera de Tehuacán-Cuicatlán por su apoyo y colaboración. A las familias que nos acogieron en sus casas y nos mostraron la grandeza de la sencillez.

Finalmente quiero agradecer a mi tutor, Dr. Víctor Sánchez-Cordero por su apoyo, interés y comentarios, porque espero que este sea el primer trabajo de muchos que generen una gran amistad.

A mis tutores, Dra. Ella Vázquez y Dr. Enrique Martínez por su tiempo y comentarios. Al Dr. Jairo Pérez por su confianza y valiosas discusiones, que aportaron mucho del diseño de campo y estadística de este trabajo, pero sobretodo a mi formación profesional. A la Dra. Claudia Moreno por su asesoría en el análisis de datos y la revisión de este documento y al Dr. Luis Zambrano por la revisión de este manuscrito.

TABLA DE CONTENIDO:

<u>RESUMEN</u>	<u>1</u>
<u>INTRODUCCIÓN</u>	<u>3</u>
<u>MARCO TEÓRICO</u>	<u>5</u>
<u>FRAGMENTACIÓN Y EFECTOS DE MATRIZ.</u>	<u>5</u>
<u>COMPOSICIÓN DE ENSAMBLAJES DE MURCIÉLAGOS.</u>	<u>7</u>
<u>OBJETIVOS</u>	<u>10</u>
<u>OBJETIVO GENERAL.</u>	<u>10</u>
<u>OBJETIVOS ESPECÍFICOS.</u>	<u>10</u>
<u>PREDICCIONES E HIPÓTESIS</u>	<u>11</u>
<u>ÁREA DE ESTUDIO</u>	<u>12</u>
<u>TIPOS DE VEGETACIÓN.</u>	<u>13</u>
<u>MURCIÉLAGOS DE TEHUACÁN-CUICATLÁN.</u>	<u>15</u>
<u>MATERIALES Y MÉTODOS</u>	<u>17</u>
<u>TRABAJO DE CAMPO.</u>	<u>17</u>
<u>ANÁLISIS DE DATOS.</u>	<u>21</u>
<u>RIQUEZA.</u>	<u>21</u>
<u>CURVAS DE ACUMULACIÓN.</u>	<u>22</u>
<u>ESTIMADORES DE RIQUEZA.</u>	<u>23</u>
<u>CURVAS DE RANGO-ABUNDANCIA.</u>	<u>23</u>
<u>MODELOS DE ABUNDANCIA.</u>	<u>23</u>
<u>INDICES DE DIVERSIDAD Y EQUIDAD.</u>	<u>24</u>
<u>ÉXITO DE CAPTURA.</u>	<u>25</u>
<u>INDICE DE SIMILITUD Y DENDOGRAMA.</u>	<u>26</u>
<u>CONJUNTOS ALIMENTARIOS Y ALTURAS.</u>	<u>26</u>
<u>CONJUNTOS ALIMENTARIOS Y HORAS.</u>	<u>26</u>
<u>RESULTADOS</u>	<u>27</u>
<u>ASPECTOS GENERALES DE RIQUEZA Y ABUNDANCIA.</u>	<u>27</u>
<u>RIQUEZA Y ABUNDANCIA POR TEMPORADAS.</u>	<u>29</u>
<u>RIQUEZA Y ABUNDANCIA POR ABIERTO Y BOSCOZO.</u>	<u>30</u>
<u>COMPOSICIÓN DE ESPECIES EN LA SELVA BAJA.</u>	<u>32</u>
<u>COMPOSICIÓN DE ESPECIES EN EL ENCINO.</u>	<u>37</u>
<u>COMPOSICIÓN DE ESPECIES EN EL PINO.</u>	<u>42</u>
<u>RELACIONES ENTRE MODELOS E INDICES.</u>	<u>47</u>
<u>ESTRUCTURACIÓN VERTICAL.</u>	<u>48</u>
<u>RIQUEZA, ABUNDANCIA Y DIVERSIDAD POR ALTURAS.</u>	<u>48</u>
<u>CONJUNTOS ALIMENTARIOS Y ALTURAS.</u>	<u>50</u>
<u>PICOS DE ACTIVIDAD.</u>	<u>54</u>

<u>RIQUEZA, ABUNDANCIA Y DIVERSIDAD POR HORAS.</u>	54
<u>CONJUNTOS ALIMENTARIOS Y HORAS.</u>	61
<u>DISCUSIÓN</u>	65
<u>ASPECTOS GENERALES.</u>	65
<u>REPRESENTATIVIDAD DEL MUESTREO.</u>	66
<u>DINÁMICA TEMPORAL Y ESPACIAL DE LOS DISTINTOS CONJUNTOS ALIMENTARIOS.</u>	67
<u>COMPARACIÓN AREAS ABIERTAS Y BOSCOSAS.</u>	68
<u>ENSAMBLAJE DE QUIRÓPTEROS EN BOSQUE Y ÁREAS ABIERTAS DE SELVA BAJA.</u>	68
<u>ENSAMBLAJE DE MURCIÉLAGOS EN SITIOS ABIERTOS Y BOSCOSOS DE ENCINO.</u>	74
<u>ENSAMBLAJE DE MURCIÉLAGOS EN SITIOS ABIERTOS Y BOSCOSOS DE PINO.</u>	79
<u>IMPLICACIONES DE CONSERVACIÓN.</u>	80
<u>CONCLUSIONES</u>	82
<u>BIBLIOGRAFÍA</u>	85

ÍNDICE DE FIGURAS:

<u>Figura 1: Sitio de estudio</u>	19
<u>Figura 2: Esquema de la disposición y metros de red por noche</u>	20
<u>Figura 3: Curvas de acumulación de especies para la totalidad del muestreo</u>	29
<u>Figura 4: Curvas de acumulación de especies (Riqueza observada) y desviaciones estándares para las dos temporadas, lluvias y secas, en los dos tipos de vegetación (Encino y Selva Baja)</u>	30
<u>Figura 5: Curvas de acumulación de especies (Riqueza observada) y desviaciones estándares para las áreas boscosas y las áreas abiertas en los dos tipos de vegetación (Encino y Selva Baja)</u>	31
<u>Figura 6: Gráfica de rango/abundancia para la Selva Baja en las dos temporadas</u>	33
<u>Figura 7: Curvas de rango-abundancia para al Selva Baja en sitios abiertos y boscosos en las dos temporadas</u>	34
<u>Figura 8: Cladograma de similaridad de Morisita-Horn para las distintas áreas</u>	36
<u>Figura 9 : Cladograma de similaridad de Morisita-Horn, para los diferentes tipos de vegetación por temporadas</u>	37
<u>Figura 10: Abundancias por conjunto alimentario para el tipo de vegetación de Selva Baja, en sitios abiertos y boscosos en las dos temporadas</u>	38
<u>Figura 11: Gráfica de rango/abundancia para el encino para las dos temporadas, lluvias y secas</u>	39
<u>Figura 12: Curvas de rango abundancia con la identidad de las especies para Encino en sitios boscosos y abiertos en las dos temporadas</u>	40
<u>Figura 13: Abundancias por gremio alimenticio para el tipo de vegetación de Encino, en sitios abiertos y boscosos en las dos temporadas</u>	43
<u>Figura 14: Gráfica de rango/abundancia para el Pino temporada de secas</u>	44
<u>Figura 15: Curvas de rango abundancia con la identidad de las especies para áreas abiertas y boscosas en Pino durante la temporada de secas</u>	45
<u>Figura 16: Abundancias por gremio alimenticio en el tipo de vegetación de Pino, en sitios abiertos y boscosos en la temporada de secas</u>	46
<u>Figura 17: Relación de puntos entre índice de equidad de Shannon y probabilidades obtenidas en el modelo de serie geométrica para los diferentes grupos de datos</u>	47
<u>Figura 18: Relación de puntos entre índice de equidad de Simpson y probabilidades obtenidas en el modelo de serie geométrica para los diferentes grupos de datos</u>	48
<u>Figura 19: Relación de puntos entre índice de equidad de Berger-Parker y probabilidades obtenidas en el modelo de serie geométrica para los diferentes grupos de datos</u>	48
<u>Figura 20: Proporción de individuos por conjunto alimentario capturados a las diferentes alturas en sitios boscosas de Selva Baja</u>	51
<u>Figura 21: Proporción de individuos por conjunto alimentario capturados a las diferentes alturas en sitios abiertos de Selva Baja</u>	51
<u>Figura 22: Proporción de individuos por conjunto alimentario capturados a las diferentes alturas en sitios boscosas de Encino</u>	52
<u>Figura 23: Proporción de individuos por conjunto alimentario capturados a las diferentes alturas en sitios abiertos de Encino</u>	52
<u>Figura 24: Proporción de individuos por conjunto alimentario capturados a las diferentes alturas en sitios boscosas de Pino</u>	53
<u>Figura 25: Proporción de individuos por conjunto alimentario capturados a las diferentes alturas en sitios abiertos de Pino</u>	53
<u>Figura 26: Diagrama circular para la distribución de la totalidad de los datos</u>	54

<u>Figura 27: Índice de Simpson para los diferentes intervalos de horas en Selva Baja</u>	55
<u>Figura 28: Riqueza (número de especies) capturadas en los diferentes intervalos de horas en Selva Baja.</u>	55
<u>Figura 29: Abundancia (número de individuos) capturados en los diferentes intervalos de horas en Selva Baja.</u>	56
<u>Figura 30: Índice de Simpson para los diferentes intervalos de horas para áreas de Encino.</u>	57
<u>Figura 31: Riqueza (número de especies) capturadas en los diferentes intervalos de horas en áreas de Encino.</u>	58
<u>Figura 32: Abundancia (número de individuos) capturados en los diferentes intervalos de horas en las distintas áreas de Encino.</u>	58
<u>Figura 33: Índice de Simpson para los diferentes intervalos de horas en las áreas de Pino.</u>	59
<u>Figura 34: Riqueza (número de especies) capturadas en los diferentes intervalos de horas en las distintas áreas de Pino.</u>	60
<u>Figura 35: Abundancia (número de individuos) capturados en los diferentes intervalos de horas en las distintas áreas de Pino.</u>	60
<u>Figura 36: Diagramas circulares con la distribución a lo largo de la noche de los cuatro conjuntos alimentarios.</u>	61
<u>Figura 37: Diagramas circulares con la distribución de los frugívoros capturados a lo largo de la noche en sitios abiertos y boscosos de Selva Baja y Encino.</u>	64

ÍNDICE DE TABLAS:

<u>Tabla 1. Especies de murciélagos registradas previamente para el valle de Tehuacán-Cuicatlán. (Rojas-Martinez y Valiente-Banuet 1996).</u>	16
<u>Tabla 2. Localidades muestreadas, tipos de vegetación y temporadas.</u>	17
<u>Tabla 3: Generalidades sobre variables del protocolo.</u>	21
<u>Tabla 4. Abundancia por especie registradas durante la época de secas, lluvias y total.</u>	28
<u>Tabla 5. Estimadores de riqueza y representatividad del muestreo para los tres tipos de vegetación de la reserva Tehuacán-Cuicatlán.</u>	29
<u>Tabla 6. Estimadores de riqueza y representatividad del muestreo en los tres tipos de vegetacion para la temporada de secas.</u>	32
<u>Tabla 7: Estimadores de riqueza y representatividad del muestreo en los tres tipos de vegetacion en la temporada de lluvias.</u>	32
<u>Tabla 8: Exito de captura en áreas abiertas y boscosas para la Selva Baja en las dos temporadas.</u>	33
<u>Tabla 9 : Probabilidades de ajuste de Kolmogorov Smirnov a los modelos de abundancia encontradas por interpolación inversa para las diferentes áreas de Selva Baja.</u>	35
<u>Tabla 10: Indices de diversidad y equidad para la Selva Baja en temporadas de lluvias y secas.</u>	35
<u>Tabla 11: Similitud cuantitativa entre los tipos de vegetación.</u>	36
<u>Tabla 12: Similitud cuantitativa entre los tipos de vegetacion por temporadas.</u>	37
<u>Tabla 13: Exito de captura en áreas abiertas y boscosas para el Encino en las dos temporadas.</u>	38
<u>Tabla 14: Probabilidades de ajuste de Kolmogorov Smirnov a los modelos de abundancia encontradas por interpolación inversa para las diferentes áreas en Encino.</u>	41
<u>Tabla 15: Valores de probabilidad para la prueba de t del índice de Shannon entre los tipos de vegetación.</u>	41
<u>Tabla 16: Indices de diversidad y equidad para el Encino en temporadas de lluvias y secas.</u>	42
<u>Tabla 17: Exito de captura en áreas abiertas y boscosas para el Pino en temporada de secas.</u>	43
<u>Tabla 18: Probabilidades de ajuste de Kolmogorov Smirnov a los modelos de abundancia encontradas por interpolación inversa para las diferentes áreas en Pino.</u>	45
<u>Tabla 19: Indices de diversidad y equidad para el Pino en temporada de secas.</u>	46
<u>Tabla 20: Correlación de Pearson entre el modelo de serie geométrica y los índices de equidad.</u>	47
<u>Tabla 21: Indice de Simpson, riqueza observada, y abundancia registradas en las redes a diferentes rangos de altura* por tipos de vegetacion.</u>	49
<u>Tabla 22: Número de individuos colectados, hora media, intervalo de cofianza al 95%, rango de horas de colecta y valores de p para las pruebas de unimodalidad de Rayleigh y uniformidad de Kuiper, para los tipos de vegetacion.</u>	56
<u>Tabla 23: Pruebas de Watson U² y Kuiper k* para comparar las distribuciones entre areas abiertas y boscosas.</u>	57
<u>Tabla 24: Número de individuos colectados, hora media, intervalo de cofianza al 95%, rango de horas de colecta y valores de p para las pruebas de unimodalidad de Rayleigh y uniformidad de Kuiper para la distribucion de los diferentes conjuntos alimentarios.</u>	62
<u>Tabla 25: Número de individuos colectados, hora media, fuerza del vector medio,</u>	

intervalo de cofianza al 95%, rango de horas de colecta y valores de p para las pruebas de unimodalidad de Rayleigh y uniformidad de Kuiper para distribuciones de los murciélagos frugívoros colectados en áreas boscosas y abiertas de Selva Baja y Encino. 63

ÍNDICE DE ANEXOS:

<u>Anexo 1</u>	96
<u>Anexo 2</u>	97
<u>Anexo 3</u>	98
<u>Anexo 4</u>	98

RESUMEN

Se estimó la estructura y composición del ensamblaje de quirópteros en la reserva de la Biosfera Tehuacan-Cuicatlán (Oaxaca) comparando áreas abiertas de origen antropogénico y áreas boscosas conservadas, en tres tipos de vegetación: Selva Baja, Bosque de Encino y Bosque de Pino. A partir de un esfuerzo de muestreo de 48960 horas-metros red/noche durante las temporadas de lluvias y secas, se registraron un total de 22 especies y 288 individuos. La riqueza encontrada tuvo una representatividad del 78% al ser comparada con la riqueza estimada. Los valores de riqueza, abundancia y equidad fueron diferentes al comparar áreas abiertas y boscosas para los tres tipos de vegetación, y fueron significativamente mayores durante la temporada de lluvias. La composición de especies fue distinta en los tres tipos de vegetación y las curvas de rango-abundancia no se ajustaron a un modelo de abundancia en particular, reflejando una alta complejidad en los procesos que determinan la abundancia de especies en los ensamblajes de murciélagos. Los conjuntos alimentarios se encontraron relacionados con los patrones de distribución a lo largo de la noche. Y los patrones en la riqueza y la abundancia se vieron influenciados por la estructuración vertical. Esto podría ser evidencia de una diferenciación en el uso de áreas abiertas y boscosas por parte de los murciélagos. Este trabajo provee información acerca del uso del hábitat por parte de la quiropterofauna en diferentes tipos de vegetación, comparando temporadas secas y de lluvias. Se demostró que este grupo taxonómico hace un uso activo de la matriz (sitios abiertos). Es importante conocer las dinámicas en los patrones de distribución de los murciélagos para generar propuestas de la conservación de estos organismos a partir del manejo de las matrices con distinto uso del suelo, que permitan una mayor heterogeneidad y conectividad en el paisaje, con el fin de integrar estas áreas en los planes de conservación y manejo de las áreas naturales protegidas.

ABSTRACT

The structure and composition of bat assemblage at the Biosphere Reserve Tehuacán-Cuicatlán (Oaxaca) were estimated in open anthropogenic disturbed areas and conserved forest areas, in three different vegetation types: Low elevation deciduous forest, Oak forest and Pinus forest. Based on 48960 hours-meters/night sampling effort during dry and wet seasons, a total of 22 species and 288 individuals were found. The observed richness completeness was of 78% compared to the estimated richness. The values of richness, abundance and equitability were different between open areas and forest areas for the three different vegetation types and were significantly higher for the wet season. The composition of species was different in the three vegetation types and the rank-abundance curves didn't fit any particular distribution model, suggesting a high complexity in the process that establishes the abundance of species in bats assemblages. The feeding groups were related with the activity patterns observed during the night. The richness and abundance patterns were influenced by the altitudinal gradient. These might be evidence of habitat use selectivity from bats between open and forest areas. This work provides information about habitat use by bats in different vegetation types, in dry and wet seasons. It shows that bats make an active use of the matrix (open areas). Knowing distribution patterns dynamics of bats is a necessary tool for the appropriate generation of conservation proposals, which must take into account different land use areas, generating heterogeneity and connectivity in the landscape of natural protected areas.

INTRODUCCIÓN

México presenta una extraordinaria variedad de tipos de vegetación, topografía y clima, generando una gran diversidad biológica. En él se encuentran el 10% de las especies de plantas superiores del planeta, de las cuales más de 40% son endémicas, ocupa el segundo lugar del mundo en diversidad de reptiles, siendo el 52% de las especies endémicas y en relación a los mamíferos ocupa el quinto lugar, con un 12% de las especies del planeta, de las cuales 29% son endémicas (Conabio 2000).

Las regiones de México que se distinguen por su alto número de endemismos son las selvas tropicales secas del occidente del país y los bosques templados de las montañas del Eje Neovolcánico Transverso en la parte central del territorio nacional (Ceballos y Navarro 1991, Fa y Morales 1993). El Valle de Tehuacán–Cuicatlán es un área prioritaria para la conservación dado que es considerada un área relictiva para especies silvestres y es una de las zonas con mayor número de endemismos (Arriaga et al. 2000), presentando 365 especies de plantas endémicas (Dávila et al. 2002), estabilidad térmica y predictividad climática que le permite tener una mayor complejidad vegetal en comparación con otras zonas desérticas (García 1981, Valiente 1991 y Dávila et al. 2002) y es importante en la conectividad del Eje Transvolcánico en México (Fuller et al. 2006). Aunque el grado de conocimiento de esta zona en cuanto a medio físico y vegetación es bueno, se considera que existe poco conocimiento para otros aspectos ecológicos como la fauna (Arriaga et al. 2000), por tal razón las especies de mamíferos son menos diversos pero a su vez menos documentados (Dávila et al. 2002). Aunque el Valle de Tehuacán–Cuicatlán se constituyó como una Región Terrestre Prioritaria (RTP) que incluye parcialmente el Área Natural Protegida (ANP) Tehuacan Cuicatlán y la región de los Pápalos, en ella se desarrollan actividades antrópicas tales como extracción comercial de madera, ganadería y agricultura que afectan los mantos freáticos y aceleran los procesos erosivos (Arriaga et al. 2000). Actualmente, la calidad del ambiente a nivel mundial se ha deteriorado y se requieren decisiones fundamentadas para garantizar el aprovechamiento y protección de los mamíferos silvestres, basadas en su historia natural y ecología (Ej. en dónde se encuentran y cómo se relacionan con otras especies con quienes comparten su hábitat) (Villa y Cervantes 2002).

Los murciélagos son el segundo orden más rico de mamíferos (Wilson & Reeder 1993) así como el segundo más abundante, teniendo una distribución amplia en las regiones templadas y tropicales del mundo (Villa y Cervantes 2002). Existen 16

familias de microquirópteros y aproximadamente 128 géneros reconocidos. Este gran número de familias y géneros refleja la diversidad estructural y modos de vida contrastantes que existen en este suborden, de las 16 familias existentes ocho se encuentran en México (Villa y Cervantes 2002).

Entre los murciélagos mexicanos (Orden Chiroptera) se reconocen cinco familias de afinidad típicamente neotropical, (Emballonuridae, Natalidae, Thyropteridae, Noctilionidae y Phyllostomidae), mientras que otras tres (Vespertilionidae, Mormoopidae y Molossidae) tienen afinidad compartida entre las zonas norteñas frías y las sureñas tropicales (Villa y Cervantes 2002).

Los murciélagos son importantes polinizadores y dispersores por lo tanto pueden ser especies claves en selvas tropicales dado su papel en cuanto a estructuración de comunidades de plantas (Fleming y Heithaus 1981, Fleming 1988, Patterson et al. 2003) Los murciélagos frugívoros promueven la revegetalización de áreas perturbadas, sucesión secundaria y reestablecimiento de especies de bosques primarios (Willig & McGinley 1999) así como mantener conectividad genética entre poblaciones de plantas (Estrada et al. 1993). El papel que desempeñan en los sistemas ecológicos explica la importancia de entender los efectos que tienen los disturbios antrópicos en comunidades de murciélagos regionales (Gorresen y Willig 2004).

Siendo la deforestación un problema actual, se debe evaluar su efecto sobre las poblaciones con el fin de plantear planes de conservación adecuados. Información sobre la distribución espacial de los organismos, sus movimientos y los cambios en estos patrones nos permiten interpretar la dinámica y función del paisaje (Wilson et al. 1996). En paisajes perturbados por el hombre, evaluar las comunidades en fragmentos aislados no es suficiente, pues se deben evaluar también los tipos de vegetación introducidos por el hombre para crear un plan de conservación más realista y completo (Estrada y Coates-Estrada 2000). Sin duda, la sociedad en su conjunto y la conservación de los mamíferos se verán beneficiados en la medida en que la investigación científica continúe generando el conocimiento que demanda la situación actual. En este contexto, México podría ser uno de los países a nivel mundial con mayores beneficios debido a la extraordinaria riqueza de su mastofauna silvestre (Villa y Cervantes 2002).

En este estudio se pretende evaluar la estructura y composición de la comunidad de murciélagos en áreas abiertas (fuertemente perturbadas) y áreas

boscosas (poco perturbadas) de la reserva Tehucán-Cuicatlán en Oaxaca, contribuyendo con el conocimiento de la quirópteroфаuna de la reserva, así como aportando información para esclarecer los patrones de las respuestas de este grupo de mamíferos ante la perturbación humana.

MARCO TEÓRICO

Fragmentación y efectos de matriz.

La deforestación de los hábitat naturales ha conllevado a una fragmentación en la vegetación original alrededor del mundo (Whitmore 1997), produciendo paisajes compuestos por fragmentos de hábitat de distintas calidades que mantienen una cierta conectividad a través de la matriz de ambiente modificado que los rodea (Ej. potreros, cultivos etc.) (Gascon et al. 1999). Es evidente que para entender cómo se ven afectadas las especies por la fragmentación, y para generar planes de conservación eficientes, se requiere información sobre la respuesta de las especies a los diferentes componentes del paisaje, fragmentos y matriz, y entender la importancia que la matriz juega en la dinámica de las poblaciones fragmentadas (Laurance 1990, 1991, Fahrig y Merriam 1994, Laurance 1994, Gascon et al. 1999, Jules y Shahany 2003).

La matriz actúa comúnmente como un filtro selectivo para el movimiento de las especies en el paisaje, y el tipo de vegetación de la matriz determina la cantidad de especies que por ella pasen, de esta manera se espera que, por ejemplo, la vegetación secundaria permita un movimiento de muchas especies, gracias a su similitud estructural con el bosque primario, y que el pastizal sea un filtro más selectivo donde pocas especies se muevan. Por ello se esperaría una mayor riqueza de especies en los lugares con una estructura vegetal más similar al bosque primario que con una estructura vegetal pobre como el pastizal (Gascon et al. 1999). Desde esta misma perspectiva las especies también varían en sus requerimientos de estructuración vertical para hacer uso de la matriz, siendo aquellas que tienen menos requerimientos las que tienen mayor éxito y las que perduran en los fragmentos restantes (Laurance 1990, 1991, 1994, Gascon et al. 1999).

El uso que las diferentes especies dan a la matriz se ve reflejado en las respuesta que tienen frente a eventos de fragmentación (Gascon et al. 1999, Laurance 1990, 1991, Malcolm 1997); dichas respuestas se pueden predecir mediante un modelo de tolerancia a la matriz, en donde la vulnerabilidad de una especie en un fragmento está directamente relacionada con su habilidad de usar ambientes modificados. Las especies que toleran ambientes fuertemente degradados, es decir aquellos que son estructuralmente diferentes al bosque primario, son menos vulnerables a los efectos de la fragmentación (Laurance 1991). Una posible explicación a esto es que las especies que son tolerantes a la matriz cuentan con contribuciones genéticas y demográficas,

migraciones, que se originan ya sea de otros fragmentos a bosques continuos, o de la matriz. Si las especies tolerantes desaparecen de los fragmentos también es más probable que sus poblaciones se reestablezcan gracias a individuos colonizadores (Gascon et al. 1999), adicionalmente especies asociadas a la matriz pueden invadir los fragmentos remanentes (Laurance 1994). Por lo tanto, la matriz no es sólo un filtro, sino que también influye fuertemente en la dinámica de las comunidades que quedan en los fragmentos (Janzen 1986; Laurance 1990; Malcolm 1997), lo cual es llamado efectos de matriz (Laurence et al. 2000).

Bajo esta perspectiva, es importante resaltar que la matriz no se puede visualizar como un sólo tipo de hábitat, sino mas bien como un mosaico de diferentes hábitat que influyen la tasa de migración, el movimiento de polen y la calidad y extensión del efecto de borde en los fragmentos. Consecuentemente, la dinámica entre los fragmentos se ve afectada por los tipos de matriz circundantes (Jules y Shahany 2003). La manera como afecta la matriz no es constante, ya que esta está destinada a cambiar, ya sea por razones naturales o antropogénicas, es importante tener en cuenta entonces, que la matriz es dinámica. Por ejemplo, una matriz de pastizal puede ser abandonada y regenerarse, o puede ser convertida en cultivos, y posteriormente abandonada y regenerada (Jules y Shahany 2003). Así que extender los estudios de fragmentación para incluir un cambio temporal en la calidad de la matriz requiere el conocimiento del cambio de vegetación en el tiempo (Jules y Shahany 2003).

Las especies restringidas a fragmentos remanentes tienen un mayor grado de vulnerabilidad a la extinción por la reducción de sus tamaños poblacionales, disminución en el flujo genético y cambios en interacciones interespecíficas que afectan las tasas demográficas (Young y Clarke 2000, McGarigal y Cushman 2002). Holt en 1996 planteó la hipótesis que aquellas especies que requieren de una mayor área y tienen mayores requerimientos energéticos, tales como predadores y especies de mayor tamaño corporal, serán más susceptibles a los efectos negativos de la fragmentación que las especies más pequeñas, que ocupan niveles tróficos bajos, como generalistas, herbívoros y omnívoros, cuyas abundancias tienden a aumentar. Estos cambios en las composiciones de las comunidades preceden el empobrecimiento en la riqueza de las mismas (Terborgh et al. 2001). Numerosos trabajos con diferentes grupos taxonómicos apoyan estas dos ideas (Laurence et al. 2002), y los murciélagos no han sido la excepción (Kalko 1998, Cosson et al. 1999, Estrada 2002 y Gorrsen y Willig 2004).

Composición de ensamblajes de Murciélagos.

Las comunidades están definidas por colecciones de especies que ocurren en un tiempo y espacio específico (Magurran 2004). Un ensamblaje consiste en miembros de una comunidad que están relacionados filogenéticamente, y un conjunto son los miembros de un ensamblaje que comparten un mismo recurso (Fauth et al. 1996). Aunque la palabra comunidad se ha usado como sinónimo de ensamblaje y la palabra gremio como sinónimo de conjunto, siguiendo a Fauth et al. 1996, en el siguiente trabajo se usarán los términos de ensamblaje y conjuntos.

Los estudios sobre la composición de los ensamblajes de murciélagos y su asociación con las características ecológicas de los ambientes donde viven son relativamente comunes y, aunque la importancia ecológica de los murciélagos es apreciada, sólo unos pocos patrones han surgido sobre la organización de sus ensamblajes. De manera general, en cuanto a estudios sobre la composición de los ensamblajes de murciélagos se ha visto que estos dependen del nivel de resolución taxonómica que se esté usando (Willing et al. 2000) y que diferencias significativas surgen en los ensamblajes de murciélagos a nivel de estructura por conjuntos y composición de especies (Stevens et al. 2004). También es clara la disminución en la diversidad de murciélagos con el aumento latitudinal (McNab 1982, Findley 1993) y un aumento en la diversidad beta en gradientes altitudinales dado el recambio en la composición entre localidades de elevaciones altas y bajas (Briones-Salas et al 2005). Así mismo es claro que el factor principal que controla la diversidad de murciélagos en cierta región es la disponibilidad de recurso alimenticio (McNab 1982, Fenton et al. 1992), y que la disponibilidad de sitios de percha juega un papel importante ya que allí pasan más del 50% del tiempo, teniendo requerimientos específicos para las diferentes especies (Kunz 1982).

La respuesta de las especies de murciélagos a través de un intervalo de hábitat perturbados y fragmentados continúa inexplorada (Gorresen y Willig 2004); esta información es relevante si se quiere predecir los efectos a largo plazo en los fragmentos de bosques y estimar su valor de conservación (Cosson et al. 1999). Para tomar decisiones de conservación acertadas se debe tener un buen entendimiento de las respuestas de poblaciones y cambios en la composición de las comunidades entre diferentes fragmentos y tipos de matrices (Simberloff 1988, Gorresen y Willig 2004).

Se ha visto que la fragmentación del bosque modifica la riqueza de los ensamblajes de murciélagos, siendo esta reducida luego de eventos de fragmentación

(Cosson et al. 1999, Estrada 2002 y Gorrsen y Willig 2004). De manera general se ha propuesto que la respuesta a la perturbación antrópica varía para las diferentes especies: Cosson y colaboradores (1999) mencionan que ninguna especie muestra un incremento en su abundancia frente a la fragmentación (los fragmentos de su estudio se encontraban inmersos en una matriz de agua), mientras que Johns y colaboradores (1985), Fenton y colaboradores (1992), Wilson y colaboradores (1996) y Medellín y colaboradores (2000) muestran que la abundancia de ciertas especies como *Desmodus rotundus*, *Artibeus* sp., *Sturnira* sp. y *Carollia perspicillata* aumenta frente a perturbación antrópica del hábitat, pues pueden explotar eficientemente los recursos ofrecidos por el hombre (los fragmentos de estos estudios se encuentran inmersos en matrices de pastizales y cultivos). Así, a estas especies se les puede usar como indicadores de ambientes perturbados cuando se encuentran en abundancias altas (Johns et al. 1985, Fenton et al. 1992, Wilson et al. 1996 y Medellín 2000).

En cuanto a conjuntos alimentarios, los frugívoros de sotobosque son más sensibles a la fragmentación que los murciélagos del dosel, explicado por la amplitud del ámbito hogareño y las estrategias de forrajeo. Una razón puede ser que los murciélagos de sotobosque se encuentran bajo un mayor riesgo de predación en áreas abiertas y por lo tanto evitan volar en zonas fragmentadas (Cosson et al. 1999, Stouffer y Bieregaard 1995), asimismo, existe una mayor diversidad y oferta de frutas durante todo el año en los bosques primarios comparado con los bosques secundarios o alterados (Opler et al 1980, Gorrsen y Willig 2004). Los murciélagos insectívoros del interior de bosques son especialmente vulnerables a la fragmentación, mientras que omnívoros y nectarívoros muestran poblaciones estables o incrementan sus abundancias en los fragmentos (Kalko 1998).

Los murciélagos carnívoros se encuentran más abundantemente en áreas sin perturbar que en áreas perturbadas, esto puede ser ocasionado por disponibilidad de presas y hábitos de forrajeo, pues los bosques primarios ofrecen más disponibilidad de sitios de percha y refugio que ambientes perturbados (Gorrsen y Willig 2004). Los bosques primarios tienen un mayor grado de estructura vertical que puede proveer mayor diversidad de presas aumentando el éxito del forrajeo (Kalko y Schnitzer 1998).

Estrada (2004) y Medellín (2000), muestran que las especies generalistas de murciélagos son menos afectadas por la degradación del hábitat que las especies especialistas. Por ejemplo, Estrada (2004) encuentra que el 31% de las especies capturadas en el estudio se encontraron exclusivamente en áreas boscosas, incluyendo

especies de muy baja abundancia y hábitos especialistas. De la misma manera Medellín (2000) encontró que los murciélagos pertenecientes a la subfamilia Phyllostominae son muy sensibles al disturbio, viéndose afectadas de una manera negativa, mientras que, como ya se mencionó anteriormente, las especies generalistas aumentan su abundancia.

Resumiendo, todos estos estudios indican de manera general que valores altos de riqueza, bajas abundancias relativas de las especies más comunes y presencia de numerosas especies de Phyllostominos son indicadores de hábitat poco perturbados. Asimismo nos demuestran que los estudios a nivel de paisaje son valiosos porque detectan y evalúan los efectos de las actividades antrópicas sobre comunidades naturales (modificación y fragmentación de comunidades naturales en el tiempo), y también porque comparan la biodiversidad entre diferentes áreas (Halffter 1998).

En el valle de Tehuacán-Cuicatlán los estudios sobre murciélagos han sido predominantemente para completar las listas de especies presentes (Rojas-Martínez y Valiente-Banuet 1996), y sobre las interacciones planta-animal de los murciélagos nectarívoros *Leptonycteris nivalis*, *Leptonycteris curasoae* y *Choeronycteris mexicana* (Valiente-Banuet et al. 1996a, 1996b, 1997a, 1997b). Pese a ser una Reserva de la Biosfera no hay estudios sobre el cambio en la composición de las comunidades en sitios conservados y perturbados, lo cual es clave para poder establecer planes de manejo a futuro.

En este estudio se pretende evaluar la estructura y composición del ensamblaje de murciélagos en un paisaje fragmentado de la reserva Tehuacán-Cuicatlán en Oaxaca, teniendo en cuenta diferentes tipos de matriz, áreas abiertas (fuertemente perturbadas), y diferentes tipos de fragmentos, áreas boscosas (poco perturbadas), en época de secas y de lluvias. Aportando valiosa información para describir los patrones de las respuestas de este grupo de mamíferos ante la perturbación humana y creando herramientas potenciales para un plan de manejo que urge en esta área relictas tan importante para especies silvestres y endémicas de México.

OBJETIVOS

Objetivo general.

Evaluar la diversidad, estructuración vertical y picos de actividad del ensamblaje de quirópteros en bosques de pino-encino, encino, selva baja y áreas abiertas de la Reserva Tehuacán-Cuicatlán en Oaxaca, México

Objetivos específicos.

Estimar la riqueza y abundancia de quirópteros en áreas abiertas y bosques, en temporada de secas y lluvias, para tres tipos de vegetación de la reserva Tehuacán-Cuicatlán en Oaxaca, México

Estimar la estructuración vertical del ensamblaje de quirópteros en bosques y áreas abiertas, para tres tipos de vegetación de la reserva Tehuacán-Cuicatlán en Oaxaca, México

Estimar los picos de actividad del ensamblaje de quirópteros en bosques y áreas abiertas, para tres tipos de vegetación de la reserva Tehuacán-Cuicatlán en Oaxaca, México

PREDICCIONES E HIPÓTESIS

Teniendo en cuenta que las condiciones del hábitat son el principal factor que determina la presencia, abundancia, y distribución de los organismos (Soutwood 1977), y considerando que las dimensiones del hábitat, temporal (cambios diarios y estacionales), espacial (topografía, tipo de hábitat y microhábitat y estratificación vertical), fisicoquímicos (ambiente y sustrato) y bióticos (Brower et al. 1998), se ven afectados por la deforestación y las diferentes actividades antrópicas, se plantean las siguientes hipótesis:

Hipótesis 1:

La riqueza y abundancia de quirópteros será diferente entre áreas abiertas y bosques, siendo fuertemente afectada por la temporada del año y el tipo de vegetación presente. Se espera que la riqueza de quirópteros sea menor en áreas abiertas que en bosques; que la abundancia de especies generalistas sea mayor que la abundancia de especies especialistas para el ensamblaje de quirópteros, tanto en áreas abiertas como en áreas boscosas, que habrá una menor equidad y una mayor dominancia en el ensamblaje de quirópteros en áreas abiertas que en áreas boscosas y que la riqueza y

abundancia de quirópteros será menor en la temporada de secas que en la de lluvias, y habrá un recambio de especies en estas dos temporadas.

Hipótesis 2:

La estructuración vertical del ensamblaje de quirópteros será diferente en bosques y áreas abiertas, siendo fuertemente afectada por el tipo de vegetación presente y determinada por el conjunto alimentario de las especies. Se espera una estructuración vertical dentro del ensamblaje de quirópteros en base al conjunto alimentario en los bosques, y será menos evidente una estructuración vertical en las áreas abiertas.

Hipótesis 3:

Los picos de actividad del ensamblaje de quirópteros estarán determinados por los conjuntos alimentarios de las especies, presentándose a distintas horas entre bosques y áreas abiertas y estarán fuertemente influenciados por el tipo de vegetación presente.

ÁREA DE ESTUDIO

El valle de Tehuacán-Cuicatlán fue declarado en Febrero de 1998 como Reserva de la Biosfera por el Gobierno Mexicano y la UNESCO. Ocupa una superficie de 10000 Km² (Dávila et. al. 2002), predomina la vegetación de selva baja caducifolia en el valle, ocupando el 29% del territorio y bosque de encino en las partes altas (21%), al norte predomina el matorral desértico rosetófilo (10%) y algunas porciones de matorral crasicaule (8%) (Arriaga et al. 2000). El clima es influenciado fuertemente por la sombra orográfica que produce la Sierra Madre Oriental, siendo entonces predominantemente seco (Dávila et al. 2002).

En cuanto a vegetación la reserva de Tehuacan-Cuicatlán es considerada un área relicto para especies silvestres y es una de las zonas con mayor concentración de cactáceas columnares del mundo, siendo muy importante a nivel nacional por su alto número de endemismos, para las 2621 especies de plantas pertenecientes a 180 familias presentes, 76 (42.2%) de las familias tienen al menos una especie endémica (Dávila et al. 2002). El valle de Tehuacán-Cuicatlán tiene entre el 10-11.4% de la diversidad vegetal nacional, la cual es inusualmente alta cuando se compara con otras zonas del país que se conocen florísticamente muy bien (Dávila et al. 2002). Aunque el grado de conocimiento de esta reserva en cuanto a medio físico y vegetación es bueno, se considera que existe poco conocimiento para otros aspectos ecológicos de la fauna y el suelo (Arriaga et al. 2000, Dávila et al. 2002).

El 22% del territorio de esta reserva se encuentra con uso agrario, pecuario y forestal, donde se desarrollan actividades que hacen uso de los recursos forestales y ganaderos, ya sea de forma permanente o temporal. Por ello los ecosistemas de ciertas áreas han resultado afectados, particularmente debido a la extracción de agua de pozos para cultivos, que así como eliminan el acceso de agua para la fauna, afectan junto con la presencia de ganado caprino los mantos freáticos y aceleran los procesos erosivos, por lo tanto esta reserva se considera con un valor medio para la conservación y con un alto nivel en prácticas de manejo de agricultura y ganadería inadecuados (Arriaga et al. 2000). Por otra parte la basura de Tehuacan y Zapotitlán es depositada en esta zona en basureros clandestinos y el desarrollo de la carretera Acoupan-Oaxaca ha traído problemas a la región (Arriaga et al. 2000). Dadas estas circunstancias la pérdida de superficie original, el nivel de fragmentación y la presión sobre las especies claves

(plantas vasculares) es medio con relación al resto de Regiones Terrestres Prioritarias en México, (Arriaga et al. 2000). Sin embargo Tehuacán-Cuicatlán es un área prioritaria para la conservación a futuro, ya que posee características climáticas que lo hacen diferente a otros desiertos, tales como estabilidad térmica (García 1981) y predicibilidad en el clima (Valiente 1991), lo cual es importante ya que permite la dinámica ambiental que favorece la complejidad estructural y diversidad de vegetación característica del valle (Dávila et al. 2002). Adicionalmente el valle se encuentra adyacente a varias zonas húmedas de los estados de Puebla, Oaxaca, Morelos y Guerrero, lo cual puede representar un corredor altitudinal y temporal por el cual pueden moverse algunas especies de vertebrados (Dávila et al. 2002), es importante en la conectividad del Eje Transvolcánico en México (Fuller et al. 2006) y sirve como corredor biológico de contacto entre la sierra norte de Oaxaca y la sierra Mixe (Arriaga et al. 2000). Es entonces importante entender el impacto que las actividades humanas están teniendo en la biodiversidad del valle ya que es necesario implementar programas de conservación, restauración y sostenibilidad del área (Dávila et al. 2002).

Tipos de Vegetación.

Dentro de esta reserva el siguiente trabajo se realizó en los tipos de vegetación de selva baja caducifolia, (Miranda y Hernández-X 1963), o bosque tropical caducifolio (Rzedowski 1978) y bosques de encino y pino.

El bosque tropical caducifolio es según Rzedowski un conjunto de bosques propios de regiones de clima cálido y dominado por especies arborescentes que pierden sus hojas en la época seca del año durante un lapso variable. En cuanto a su distribución geográfica este tipo de vegetación es particularmente característico de la vertiente pacífica de México, donde cubre grandes extensiones casi ininterrumpidas desde el sur de Sonora hasta el suroeste de Chihuahua hasta Chiapas y se continua a Centro América, el área que ocupaba este tipo de vegetación puede calcularse mas o menos en un 8% de la superficie de la republica. Este tipo de vegetación se desarrolla entre los 0 y 1900 m.s.n.m, estando más frecuentemente por debajo de los 1500 metros, la temperatura mínima extrema no es menor a 0 °C , la temperatura media anual está entre 20 y 29 °C, en cuanto a humedad se puede distinguir dos épocas bien marcadas, la lluviosa y la seca, el número de meses secos varia entre 5 a 8 meses, y la

precipitación media anual varía más frecuentemente entre 600 y 1200 mm. Su altura oscila más frecuentemente entre los 8 y 12 metros, el diámetro de los troncos no sobrepasa los 50 cm. En cuanto a su estructura lo más frecuente es que no haya más de un solo estrato arbóreo, el desarrollo del estrato arbustivo varía mucho dependiendo de la densidad del arbóreo y en situaciones de poca perturbación no es raro que el estrato herbáceo falte por completo (Rzedowski 1978).

El segundo tipo de vegetación son los Bosques de Encino, Bosques de *Quercus* o encinares (Rzedowski 1978), son comunidades muy características de las zonas montañosas de México, junto con los pinares constituyen la mayor parte de la cubierta vegetal en áreas de clima templado y semi-húmedo, sin embargo no se limitan a este tipo de clima. Se conocen encinares en todos los estados de la república excluyendo Yucatán y Quintana Roo, y se encuentran desde el nivel del mar hasta los 3100 m s.n.m. aunque en más del 95% de los casos su extensión se encuentra entre los 1200 y 2800 m.s.n.m. Flores y colaboradores (1971) calculan que los bosques de *Quercus* ocupan el 5.5% de la superficie del país y además asignan el 13.7% a la categoría de bosque pino y encino. Cabe recordar que este tipo de ecosistemas ha sido el más perturbado por el hombre dado que está situado en sitios favorables para la agricultura y en climas atractivos para el hombre. La precipitación media anual varía de 350mm a más de 2000mm, las temperaturas medias anuales van desde 10 hasta 26°C y las temperaturas por debajo de 0°C son muy comunes en los meses más fríos. Los límites de humedad relativa son muy amplios, puede haber desde 0 hasta 9 meses secos. La altura de estas comunidades varía entre 2 y 30 metros, algunas veces alcanzan los 50 metros. En los encinares de mayor altura pueden distinguirse dos o tres estratos arbóreos, uno a dos estratos arbustivos, mientras que el estrato herbáceo desempeña un papel importante en los encinares abiertos pero es muy escaso en los encinares densos (Rzedowski 1978).

El tercer tipo de vegetación son los bosques de coníferas, los cuales son característicos de muchos sectores del territorio mexicano, presentando amplia diversidad florística y ecológica. Se le encuentra desde el nivel del mar hasta el límite de la vegetación arbórea, existen bosques de pinos en todos los estados de México, y sus distribuciones coinciden a grandes rasgos con la de los elevados macizos montañosos (Rzedowski 1978). Algunos bosques de pinos representan comunidades secundarias debido al disturbio causado por el hombre. Aproximadamente un 5% del territorio nacional está ocupado por bosques de *Pinus* (Rzedowski 1978). La gran mayoría de estos bosques se desarrolla entre los 1500 y 3000 m.s.n.m, con temperaturas

medias anuales entre los 10 y 20°C, entre 600 y 1000mm de lluvia anual concentrados en 6 o 7 meses, con heladas durante todos los años (Aguilera et al. 1962). La altura del bosque es variable, oscila entre 8 y 25 metros, pero puede alcanzar alturas de hasta 40 metros. La presencia de otros árboles en los pinares hace que con frecuencia puedan distinguirse uno a dos estratos en la estructura de la comunidad (Rzedowski 1978).

Murciélagos de Tehuacán-Cuicatlán.

El grupo de mamíferos con mayor riqueza, en la reserva, son los murciélagos, con 34 especies registradas por Rojas-Martinez y Valiente-Banuet (1996) (Tabla 1). Este número de especies resulta alta al compararlo con otros desiertos de Norte América, siendo la composición de murciélagos del Valle de Tehuacán-Cuicatlán más parecida a la de los bosques desiduos del oeste de México que a la de los desiertos del norte (Dávila et al. 2002). Dieciocho especies de murciélagos presentes en el valle entran dentro de alguna categoría de rareza, vulnerabilidad, amenaza o endémicas para la región central de México, o bien se considera que pueden realizar movimientos migratorios estacionales importantes, lo cual reitera la importancia de la conservación de la zona de Tehuacán-Cuicatlán (Rojas-Martinez y Valiente-Banuet 1996).

López (2005) en un trabajo previo en las mismas localidades del presente estudio, encontró un total de 25 especies de murciélagos, de los cuales *Sturnira ludovici*, *Dermanura azteca*, *Micronycteris megalotis*, *Choeroniscus godmani*, *Myotis thysanodes*, *Eptesicus furinalis* y *Nyctinomops laticaudatus* no son reportados por Rojas-Martinez y Valiente-Banuet (1996).

Tabla 1. Especies de murciélagos registradas previamente para el valle de Tehuacán-Cuicatlán. (Rojas-Martínez y Valiente-Banuet 1996).

Familia	Subfamilia	Especie		
Emballonuridae	Emballonurinae	<i>Balantiopteryx plicata alicata</i>		
Mormoopidae		<i>Mormoops megalophylla megalophylla</i> <i>Pteronotus parnelli mexicanus</i> <i>Pteronotus personatus psilotis</i>		
Phyllostomidae	Phyllostominae	<i>Macrotus waterhousii mexicanus</i> <i>Micronycteris megalotis mexicana</i>		
		Glossophaginae	<i>Glossophaga soricina</i> <i>Anoura geoffroyi lasiopiga</i> <i>Choeronycteris mexicana</i> <i>Leptonycteris curasoae yerbabuenae</i> <i>Leptonycteris nivalis</i>	
	Sturnirinae		<i>Sturnira lilium paroidens</i>	
			Stenoderminae	<i>Artibeus intermedius</i> <i>Artibeus jamaicensis yucatanicus</i> <i>Centurio senex senex</i> <i>Chiroderma salvini scopaeum</i> <i>Vampirops helleri</i>
	Vespertilionidae			Desmodontinae
		Vespertilioninae		
				Molossidae

Pese a esta gran riqueza los estudios de la quiroptero fauna del valle de Tehuacán-Cuicatlan se han enfocado en la relación planta-animal de los principales murciélagos nectarívoros, *Leptonycteris curasoae*, *Leptonycteris nivalis* y *Chaeronycteris mexicana*, (Valiente-Banuet et al 1996a, 1996b, 1997a, 1997b), encontrando importantes resultados tales como que muchas de las cactáceas columnares del valle no pueden producir semillas viables sin la presencia de estos murciélagos, lo cual les confiere una enorme importancia en el sostenimiento de la selva baja caducifolia cuando se tiene en cuenta que estas plantas son elementos dominantes del paisaje del valle (Valiente-

Banuet et al. 1996a, 1996b, Dávila et al. 2002). Dada esta importancia es relevante estudios como el presente que evalúan el ensamblaje de murciélagos presentes en zonas de alta y baja actividad humana, con fin de crear herramientas para planes de conservación de este grupo de mamíferos en el valle de Tehuacán-Cuicatlán.

MATERIALES Y MÉTODOS

Trabajo de campo.

El presente trabajo se realizó en tres localidades de la Reserva Tehuacán-Cuicatlán (Figura 1, Tabla 2), durante la temporada de secas (febrero-marzo 2005) y la temporada de lluvias (agosto 2005). En cada unas de las localidades se muestreó un tipo de vegetación diferente. Con excepción de San Lorenzo Pápalo, donde por motivos ajenos a nuestra voluntad no nos fue permitido trabajar en la temporada de lluvias, los muestreos se realizaron para las dos temporadas (Tabla 2). En cada localidad se muestreó 5 noches en sitios boscosos y 5 noches en sitios abiertos (mostrando una fuerte perturbación antrópica) durante cada temporada.

Tabla 2. Localidades muestreadas, tipos de vegetación y temporadas.

Localidad	Coordenada	Altitud msnm	Tipo de Vegetación	Temporada
San Lorenzo Pápalo	17°88' N y 17°90' N 96°85' W y 96°89' W	1900-2355	Pino-Encino	Secas
Santa María Tecomavaca	17°86' N y 17°98' N 97°00' W y 96°03' W	575-715	Selva Baja Caducifolia	Secas y Lluvias
San Francisco Cotahuixtla	17°53' N y 17°55' N 96°91' W y 96°93' W	1880- 2050	Encino	Secas y Lluvias

En general los muestreos se realizaron tratando de evitar las noches de lluvia, vientos fuertes y noches de luna llena. Se procuró que las distancias entre los sitios de muestreo fueran lo más alejados posibles unos de otros > 2km. Todos los muestreos se realizaron desde el atardecer hasta el amanecer, equivaliendo esto a 12 horas de muestreo continuo por noche. Los muestreos se realizaron entre 2 personas.

Durante la temporada de secas (febrero-marzo 2005) se colocaron 72 metros de red (ojo de 38mm, 2 metros de ancho y 12 metros de largo) por noche, de la siguiente manera: 24 metros de red a una altura entre 0 y 2 metros sobre el suelo, 24 metros de red a una altura entre los 2 y 4 metros del suelo y 24 metros de red a una altura entre

los 4 y 6 metros del suelo (Figura 2). Se tuvieron entonces 72 metros/noche X 10 noches = 720 metros/localidad X 3 localidades = 2160 metros/salida en temporada de secas.

Para la temporada de lluvias (agosto 2005), se aumentó el número de redes entre los 0 y 2 metros sobre el suelo, teniendo en total 96 metros de red por noche de la siguiente manera: 48 metros de red a una altura entre 0 y 2 metros sobre el suelo, 24 metros de red a una altura entre los 2 y 4 metros del suelo y 24 metros de red a una altura entre los 4 y 6 metros del suelo (Figura 2). Se tuvieron entonces 96 metros/noche X 10 noches = 960 metros/localidad X 2 localidades = 1920 metros/salida en temporada de lluvias.

Se usaron redes de niebla, porque son el método de trampeo más común, fácil, efectivo y menos costoso que se conoce para capturar murciélagos. En el Neotrópico, donde las especies de phyllostomidos son predominantes, el trampeo con redes de niebla es muy apropiado (Fenton et al. 1992, Arita y Fenton 1997, Kalko 1997).

A los individuos capturados se les registraron los siguientes datos: especie, siendo determinadas con base en claves taxonomicas especializadas para murciélagos mexicanos (Alvarez et al. 1994, Medellín et al. 1997), hora de captura, altura de captura, malla donde se capturó, sexo, estado: juvenil, adulto, preñez, lactante, peso (uso de gramera Ohaus 8010-M), longitud de: antebrazo, oreja, pata, tibia-pata, cabeza-cuerpo, cola y envergadura (anexo 1), todas las medidas de longitud tienen una precisión de +/- 0.02mm .

Debido a que las recapturas durante la misma noche también se han reportado con frecuencia, los individuos se marcaron temporalmente mediante el corte de pelo en el dorso.

Se tomaron para cada muestreo la temperatura y humedad relativa cada tres horas con el uso de un termo higrómetro Taylor 1425.



Figura 1: Sitio de estudio

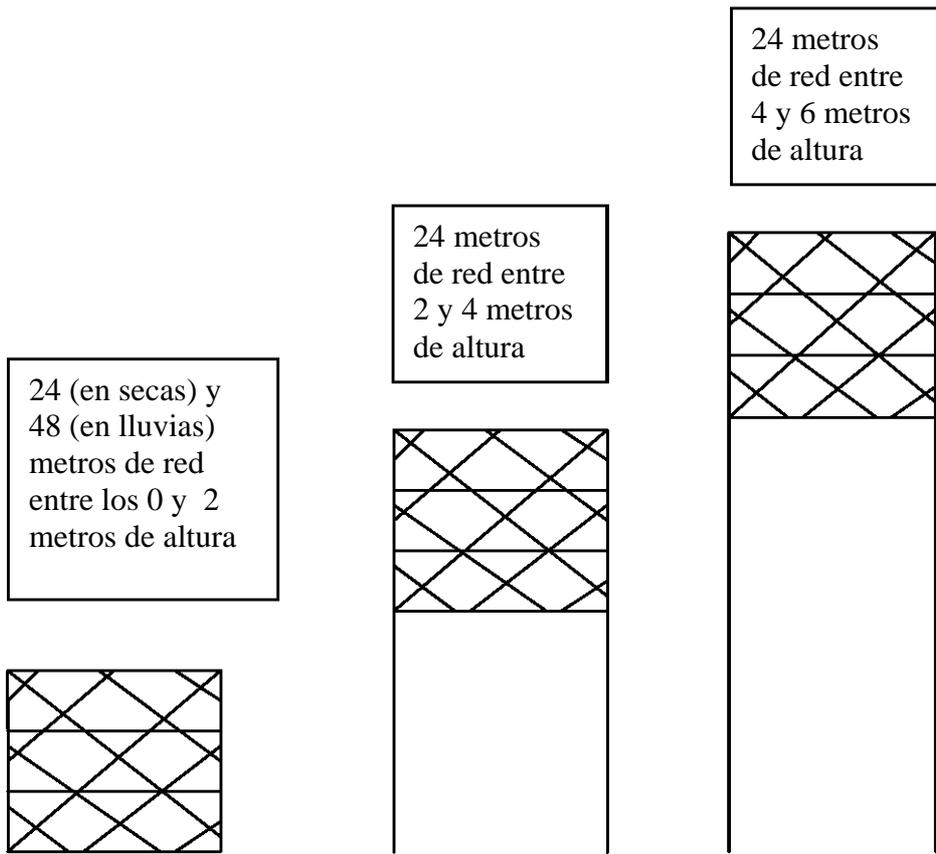


Figura 2: Esquema de la disposición y metros de red por noche.

De manera general para el siguiente trabajo se tiene:

Tabla 3: Generalidades sobre variables del protocolo.

Población de estudio	Murciélagos de las localidades de San Lorenzo Pápalo, Santa María Tecomavaca y San Francisco Cotahuixtla en la reserva de Tehuacán-Cuicatlán, Oaxaca, en la temporada de secas y lluvias del año 2005.
Variable respuesta	Especies
Unidad de respuesta	Número de individuos por especie.
Unidad de muestreo	Secas: 72 metros red/hora Lluvias: 96 metros red/hora
Variables de interés primario	Abundancia de individuos por especie Riqueza de especies Altura de captura Hora de captura
Variables sustitutas	Sexo de individuos Edad de individuos Estado reproductivo de individuos Peso de individuos Longitud del antebrazo de individuos Longitud envergadura
Variables auxiliares	Longitud total de individuos Longitud Tibia-pata de individuos Longitud pata de individuos Longitud oreja de individuos Longitud trago de individuos Humedad del sitio Temperatura del sitio

Análisis de datos.

Los atributos y análisis utilizados para describir y comparar la estructura y composición de los ensamblajes estudiados se presentarán a continuación, así como una breve justificación del por que fueron empleados.

Riqueza.

Tomada como el número total de especies capturadas bajo el método y esfuerzo de captura definido anteriormente. Es la manera más sencilla para describir un ensamblaje o comunidad, y es la medida más común en ecología y conservación (Pielou 1975, Magurran 1988).

Curvas de acumulación.

Mediante la rarefacción las curvas de acumulación son suavizadas y se estandariza el esfuerzo de muestreo y de esta manera se pueden comparar los distintos lugares aunque no se haya alcanzado la asíntota (Gotelli y Colwell 2001).

Las curvas de acumulación suavizadas se realizaron basadas en un protocolo de muestreo por muestras y no por individuos, estas curvas se construyeron mediante la repetición de un re-muestreo de las N muestras que se tomaron (Gotelli y Colwell 2001). Este re-muestreo se hace sin reemplazo. Por lo tanto la rarefacción genera el número esperado de especies en una muestra tomada de un conjunto de N número de muestras aleatoriamente (Simberloff 1978), de esta manera las curvas de rarefacción pueden ser vistas como la expectativa estadística de la respectiva curva de acumulación al ser reordenadas las muestras de muchas maneras (Gotelli y Colwell 2001). Los protocolos basados en muestras agregan a los individuos, ya sea por cercanía del lugar o por proximidad en el tiempo, cualquier correlación espacial o temporal (patchiness o heterogeneidad ambiental) causará una no aleatorización de las especies en las muestras, por esta razón no es válido hacer curvas de rarefacción basados en individuos cuando el muestreo se hizo por medio de muestras (Gotelli y Colwell 2001).

Las curvas de rarefacción usadas para comparar la riqueza de especies, se graficaron con el número de individuos en el eje X, y no el número de muestras, ya que las muestras pueden tener un número promedio de individuos significativamente distintos, además al hacerlo por número de individuos se compara el número de especies, mientras que al hacerlo por número de muestras se compara la densidad de especies, (Gotelli y Colwell 2001).

Estas curvas fueron realizadas para la totalidad del muestreo y posteriormente realizadas separadamente para los diferentes tipos de vegetación en las diferentes temporadas. Se realizaron también para comparar las dos temporadas y los sitios abiertos y boscosos pero tomando solamente los datos de las dos localidades que se muestrearon en ambas temporadas (Selva Baja y Encino). Las curvas de acumulación se obtuvieron tomando los metros de red por noche como esfuerzo de captura. Para eliminar el efecto del orden en que fueron muestreadas las noches, la muestra total fue aleatorizada 500 veces usando el programa EstimateS 7.00 (Colwell 2004)

Estimadores de riqueza.

Para estimar el número total de especies presentes en cada sitio y evaluar la representatividad de la riqueza observada se utilizaron los estimadores de riqueza. Dentro de las curvas de acumulación existen estimadores paramétricos y no paramétricos, se utilizaron los no paramétricos ya que estos son eficientes y sencillos de entender de una manera intuitiva (Magurran 2004). Entre los estimadores no paramétricos se escogió el Chao para las curvas por localidades separadamente para sitios abiertos y boscosos, mientras que se usó los de Jackknife y Bootstrap para cuando se juntaron la totalidad de los datos. Esto se hizo por que los estimadores Chao (Chao 1 y 2, ACE e ICE) asumen homogeneidad entre los hábitat, por lo que son inapropiados para estimaciones que consideren diferentes tipos de hábitat. Al trabajar el Chao1 con datos de abundancias por especie lo consideramos el más apropiado (Magurran 2004).

Los estimadores de riqueza fueron calculados en el programa EstimateS 7.00 (Colwell 2004)

Curvas de Rango-Abundancia.

Con el fin de visualizar y comparar los patrones de riqueza y las abundancias relativas de especies en los ensamblajes, se realizaron gráficas de rango abundancia. Las abundancias están representadas en escala logarítmica para que la gráfica quede más clara al poder acomodar en la misma gráfica aquellas especies que son muy distintas en su abundancia. Se usó la abundancia proporcional para poder hacer comparaciones con otros ensamblajes (Magurran 2004). Para establecer si existía una diferencia estadística entre las diferentes curvas se realizó la prueba de Kolmogorov-Smirnov para dos muestras.

Modelos de Abundancia.

Los modelos de abundancia hacen inferencias sobre los procesos que determinan la diversidad biológica en un ensamblaje. Esto viene del supuesto que la abundancia de una especie refleja su éxito al competir por los recursos limitantes (Magurran 2004).

Se realizó el ajuste de las curvas de rango-abundancia a los modelos de abundancia más comunes: Vara rota, Log normal, Log normal truncada, Serie logarítmica, Serie Geométrica, y se realizó la prueba de bondad de ajuste de Kolmogorov-Smirnov para hipótesis intrínsecas y se calcularon las probabilidades

resultantes por interpolación inversa de los valores en la tabla 33 de Rohlf y Sokal (1981).

Índices de Diversidad y Equidad.

La equidad es una medida de que tan similares son las especies en sus abundancias dentro de un ensamblaje o comunidad (Preston 1948), y fue calculada mediante índices de equidad basados en índices de diversidad (Magurran 2004). De esta manera se utilizaron los índices de diversidad no paramétricos de Shannon y Simpson y el índice de dominancia de Berger-Parker.

Los índices de diversidad son una herramienta que nos ayuda a integrar en un solo valor la riqueza y abundancia (equidad) de las especies, estos índices se basan en tres supuestos: 1: todas las especies son iguales, 2: todos los individuos son iguales y 3: asumen que las abundancias han sido medidas en unidades apropiadas. Por lo tanto la abundancia relativa de una especie dentro de un ensamblaje es lo que determina su importancia en estos índices de diversidad (Magurran 2004).

El índice de Shannon asume que los individuos son muestreados de manera azarosa y que todas las especies están presentes en la muestra, este último supuesto es el que hace del índice de Shannon un índice inapropiado biológicamente (Magurran 2004); sin embargo este índice es el único que cuenta con las tres propiedades descritas en Pielou 1975, 1) el índice de diversidad debe tener su máximo valor cuando $p_i=1/S$ para todos los i y de esta manera será una comunidad completamente equitativa, 2) dadas dos comunidades totalmente equitativas, una con s especies y la otra con $s+1$ especies, la segunda debe tener un valor mayor de diversidad, y 3) la segunda propiedad se debe mantener cuando los individuos de una comunidad se clasifican en más de una manera. Y es el único que permite hacer pruebas estadísticas, ya que la varianza y los grados de libertad se pueden calcular (Pielou 1975). Sus valores van desde 1.5 hasta 3.5 (Magurran 2004). El índice de equidad de Shannon (J') es una proporción de la diversidad observada (H') sobre la diversidad máxima (H_{max}) (Magurran 2004). El índice de Shannon fue calculado en base logarítmica 10 lo que corresponde a unidades de *decit*.

Mediante una prueba de t se hicieron las comparaciones para el índice de Shannon entre los diferentes grupos de datos (Zar 1999)

El índice de Simpson es uno de los más robustos con los que se cuenta actualmente, y se basa en la varianza de las abundancias de las especies, e

intuitivamente es la probabilidad de sacar dos individuos de la misma especie de la muestra. Al expresarse como un recíproco el valor aumentara a medida que la muestra sea más equitativa y exista menor dominancia. Aunque intuitivamente el índice de Simpson es un índice de dominancia, este se debe dividir sobre la riqueza (S) para hacerlo independiente del número de especies en la muestra (Magurran 2004). El índice de Simpson es la única medida de diversidad que no se ve sesgado estadísticamente al tener un numero pequeño de muestras, además es el único que se puede comparar directamente cuando se tienen diferentes tamaños de muestras (Lande y DeVries et al. 2000).

Se usó el índice de dominancia de Berger-Parker (d) ya que es uno de los más sencillos y de fácil interpretación, expresa la abundancia proporcional de la especie más abundante. El recíproco de este índice nos proporciona un valor que aumenta cuando aumenta la diversidad y se reduce la dominancia. En ensamblajes de menos de 100 especies el valor de este índice se ve afectado por la riqueza de una manera inversamente proporcional (Magurran 2004).

Una vez obtenidos los valores de probabilidades para los ajustes de modelo de abundancias, y los índices de equidad, se realizo una correlación Pearson r , para intentar relacionar estos dos valores, con el programa Intercooled Stata 8.0 (Stata Corporation 2003).

Éxito de captura.

Para fines comparativos con otros trabajos, y dado que la unidad de esfuerzo es diferente en las dos temporadas, se calculó el éxito de captura por tipo de vegetación y en áreas abiertas y boscosas para cada tipo de vegetación en cada temporada separadamente.

$$E = (\text{Número de individuos} \times \text{Número de noches}) / (\text{Metros de red} \times \text{Número de horas})$$

Índice de similitud y dendograma.

Para evaluar las diferencias entre la composición de los ensamblajes entre los tipos de vegetación y áreas abiertas o boscosas se realizaron dendogramas de similitud basados en los coeficientes de Morisita-Horn. Este índice de similitud trabaja con base el el número de individuos por especie, y se utilizó porque es el único que no se ve afectado por la riqueza de especies ni por el número de muestras (Magurran 2004).

Los dendogramas arrojan resultados muy diferentes para los distintos coeficientes de similitud bajo el tipo de amalgamiento que se hagan, sin embargo los clusters son una herramienta gráfica importante al describir las similitudes entre las áreas de trabajo. Los cladogramas se hicieron mediante el programa Maga3.1, usando el anillamiento UPGMA (unweighted pair-group method using arithmetic averages por sus siglas en inglés) en el cual la distancia entre dos clusters es calculada como la distancia promedio entre todas las parejas de objetos presentes en los dos clusters. Este método es muy eficiente cuando los objetos forman unidades naturales (Sneath y Sokal 1973)

Conjuntos alimentarios y alturas.

Se discriminó las especies por conjuntos alimentarios, ya que es una de las distinciones que refleja la historia natural de las especies. La información de la dieta se basó principalmente en la publicación Mammalian Species. Se realizaron gráficas para visualizar las diferencias en abundancia entre los diferentes conjuntos alimentarios a diferentes alturas, y para corroborar las diferencias estadísticamente se usó la prueba de Pearson chi cuadrada y la prueba exacta de Fisher usando el programa Intercooled Stata 8.0 (Stata Corporation 2003)

Conjuntos alimentarios y horas.

Los datos de horas exhiben una escala circular típica, ya que esta escala no presenta un cero verdadero, y asignar a los datos valores altos o bajos es completamente arbitrario (Zar 1999). Estas escalas circulares no deben ser analizadas con los métodos estadísticos tradicionales, sino por medio de la estadística circular, cuyos métodos son relativamente nuevos y aún se encuentran en desarrollo (Zar 1999). Las horas se transformaron a grados, planteando que los 360° correspondían a 13 horas de muestreo continuo, desde las 18:00 hasta las 7:00 horas. Se realizaron gráficas representativas circulares y se utilizaron las pruebas Rayleigh y Kuiper para evaluar la unimodalidad y uniformidad de los datos respectivamente. Con el fin de evaluar diferencias entre las distribuciones de los diferentes conjuntos alimentarios se usó la prueba no paramétrica de Watson (U^2) y la prueba de Kuiper para comparar dos distribuciones (k^*). Tanto las gráficas como las pruebas estadísticas se hicieron en el programa Intercooled Stata 8.0 (Stata Corporation 2003), para la prueba de Watson U^2 se calcularon las probabilidades con la tabla B.38 de Zar (1999).

RESULTADOS

Aspectos generales de riqueza y abundancia.

Se encontraron un total de 288 individuos, 101 en la época de secas para tres tipos de vegetación y 187 en la época de lluvias para dos tipos de vegetación (Tabla 4). La especie más abundante fue *Artibeus jamaicensis* con el 37.15% de las capturas, seguido por *Sturnira ludovici*, *Dermanura azteca* y *Sturnira lilium* con el 13.54%, 10.42% y 8.68% respectivamente. En total se encontraron 22 especies de murciélagos, 9 frugívoros, 8 insectívoros, 4 nectarívoros y 1 hematófago (Tabla 4).

De las 22 especies encontradas, tres están en la categoría de amenazadas según la NOM-059-Ecol-2002, *Micronycteris schmidtorum*, *Leptonycteris curasoae* y *Choeronycteris mexicana*, una especie endémica, *Rhogeessa gracilis*, y una especie rara sujeta a protección especial, *Enchisthenes hartii* (Ramirez-Pulido et al. 2005).

Tabla 4. Abundancia por especie registradas durante la época de secas, lluvias y total.

Familia	Subfamilia	Especies	Conjunto alimentario	Numero de individuos			
				Secas	Lluvias	Total	
Mormoopidae		<i>Pteronotus parnelli</i>	Insectívoro	1	2	3	
Phyllostomidae	Phyllostominae	<i>Macrotus waterhausii</i>	Insectívoro	9	7	16	
		<i>Micronycteris schmidtorum</i>	Insectívoro		1	1	
		<i>Anoura geoffroyi</i>	Nectarívoro	2	1	3	
	Glossophaginae	<i>Choeroniscus godmani</i>	Nectarívoro	1	4	5	
		<i>Choeronycteris mexicana</i>	Nectarívoro	2	1	3	
		<i>Leptonycteris curasoae</i>	Nectarívoro	3	2	5	
		Stenodermatinae	<i>Sturnira lilium</i>	Frugívoro	10	15	25
			<i>Sturnira ludovici</i>	Frugívoro	11	28	39
			<i>Uroderma bilobatum</i>	Frugívoro	2	1	3
			<i>Dermanura azteca</i>	Frugívoro	12	18	30
			<i>Artibeus jamaicensis</i>	Frugívoro	32	75	107
			<i>Enchisthenes hartii</i>	Frugívoro		2	2
			<i>Centurio senex</i>	Frugívoro		1	1
			<i>Artibeus intermedius</i>	Frugívoro		17	17
			<i>Artibeus lituratus</i>	Frugívoro		1	1
Vespertilionidae	Desmodontinae	<i>Desmodus rotundus</i>	Hematófago	6	11	17	
		<i>Lasiurus cinereus</i>	Insectívoro	1		1	
			<i>Lasiurus sp.</i>	Insectívoro	1		1
			<i>Eptesicus fuscus</i>	Insectívoro	6		6
			<i>Rhogeessa gracilis</i>	Insectívoro	1		1
			<i>Idionycteris phyllotis</i>	Insectívoro	1		1
					1		1
TOTAL				101	187	288	

Ninguno de los estimadores de riqueza alcanzó una asíntota y, aunque el número de especies encontradas 2 veces (doubletons) disminuyó, se siguen encontrando especies nuevas (singletons) (Figura 3). Existe diferencia en los valores estimados de riqueza entre los diferentes estimadores (Tabla 5), pero promediando la riqueza estimada es de 28.63, con lo cual nuestro muestreo representó el 76.8%. El tipo de vegetación con mayor riqueza fue la Selva Baja, 15 especies, seguido del Encino con 13 especies, y en el Pino se capturaron un total de 10 especies.

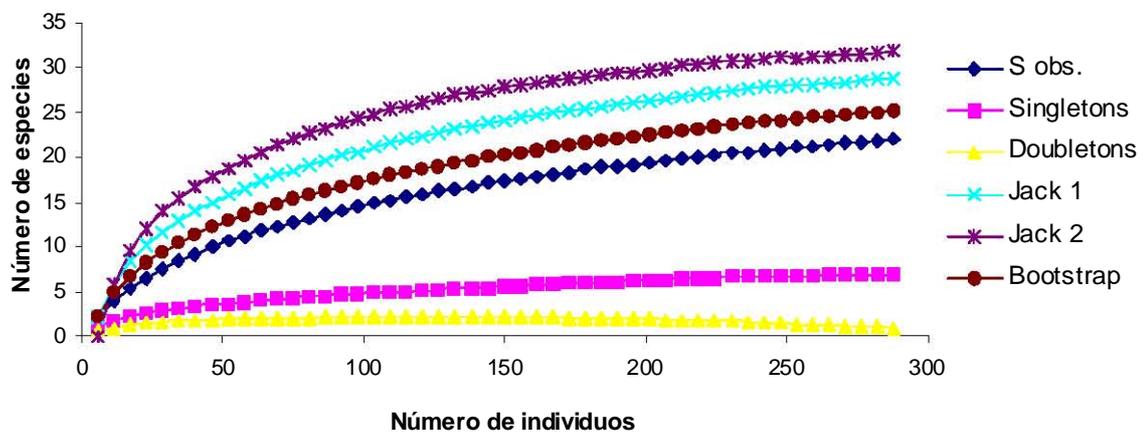


Figura 3. Curvas de acumulación de especies para la totalidad del muestreo.

Tabla 5. Estimadores de riqueza y representatividad del muestreo para los tres tipos de vegetación de la reserva Tehuacán-Cuicatlán.

Estimadores	% Representatividad	
Riqueza observada	22	
Jackknife 1	28.86	76.23
Jackknife 2	31.82	69.14
Bootstrap	25.22	87.23

Riqueza y abundancia por temporadas.

Pese a que en la temporada de lluvias no se pudo trabajar en el tipo de

vegetación de pino, la abundancia de individuos capturados para esta temporada aumentó en un 85% con respecto a la temporada de secas (Tabla 4, figura 4). La especie que únicamente se encontraron en la época de secas fueron: *Lasiurus cinereus*, *Lasiurus sp*, *Eptesicus fuscus*, *Rhogeessa gracilis* e *Idionnycteris phyllotis*, todas insectívoras. Las especies que únicamente se encontraron en temporada de lluvias fueron: *Micronycteris schmidtorum*, *Enchistenes hartii*, *Centurio senex*, *Artibeus intermedius*, y *Artibeus lituratus*, de las cuales 4 son frugívoras (Tabla 4).

Las curvas de acumulación de especies por rarefacción (Mao Tau), para las temporadas de lluvias y secas, no alcanzaron la asíntota. Se encontraron riquezas muy similares ya que las dos curvas caen dentro de los intervalos de confianza al 95%. El número de individuos acumulados es diferente, siendo éste mayor en la temporada de lluvias (figura 4)

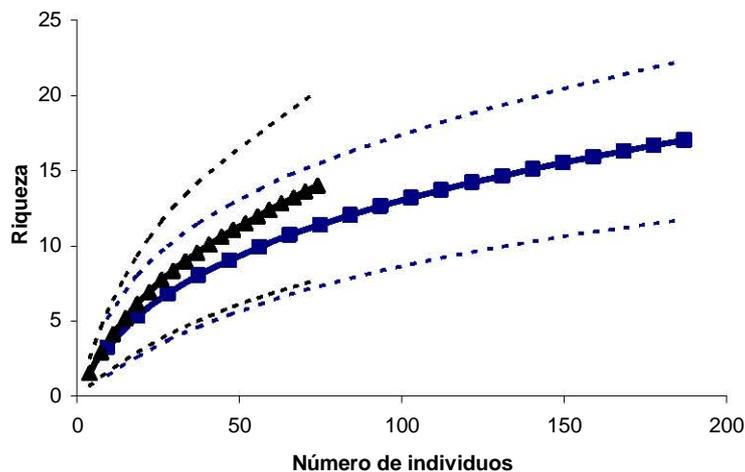


Figura 4: Curvas de acumulación de especies (Riqueza observada) y desviaciones estándares para las dos temporadas, lluvias y secas, en los dos tipos de vegetación (Encino y Selva Baja).

▲ Secas ■ Lluvias

Riqueza y abundancia en sitios abiertos y boscosos.

Las curvas de acumulación de especies por rarefacción (Mao Tau), para los sitios abiertos y boscosos, no alcanzaron la asíntota. Se encontraron riquezas muy similares ya que las dos curvas caen dentro de los intervalos de confianza al 95%. El número de individuos acumulados es diferente, siendo este mayor en sitios boscosos (figura 5).

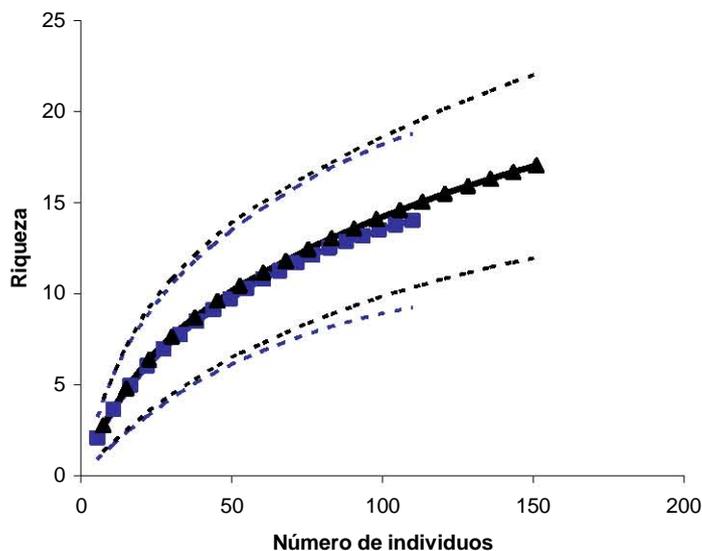


Figura 5: Curvas de acumulación de especies (Riqueza observada) y desviaciones estándares para las áreas boscosas y las áreas abiertas en los dos tipos de vegetación (Encino y Selva Baja).

▲ Boscoso ■ Abierto

Los sitios boscosos fueron más ricos que los abiertos en los tipos de vegetación de Selva Baja y Encino (Tabla 6 y 7). El tipo de vegetación de Pino fue el único que mostró una mayor riqueza en los sitios abiertos que en los boscosos (Tabla 6). Los patrones en las riquezas estimadas cambian entre sitios abiertos y boscosos dependiendo de la temporada. El número de especies estimadas y la representatividad del muestreo fueron diferentes bajo los distintos estimadores. Dado que las muestras vienen de ambientes homogéneos y que se cuenta con datos de abundancias por especie, que el estimador más acertado sería el Chao 1, el cual predice valores muy semejantes a los encontrados, en la mayoría de los casos el porcentaje de representatividad supera el 70%. (Tabla 6 y 7).

Tabla 6. Estimadores de riqueza y representatividad del muestreo en los tres tipos de vegetación para la temporada de secas.

Estimador	SSBA	SSBB	SEA	SEB	SPA	SPB
	S (%)	S (%)	S (%)	S (%)	S (%)	S (%)
Sobs	6	8	4	5	7	4
Chao 1	18.5 (32.4)	9.9 (81)	6 (66.7)	6.9 (72.7)	7.3 (95.8)	4.1 (96.9)
Chao 2	24 (25)	11.6 (68.9)	12 (33.3)	13 (38.5)	15.3 (45.9)	4.4 (90.1)
Jack 2	14.4 (41.7)	14.1 (56.7)	9.6 (42.7)	10.6 (47.2)	15 (46.8)	5.9 (67.8)
Bootstrap	8 (75.3)	9.8 (81.7)	5.3 (75.3)	6.3 (79.2)	9 (77.4)	4.8 (83.2)

SSBA (Secas Selva Baja Abierto), SSBB (Secas Selva Baja Boscoso), SEA (Secas Encino Abierto), SEB (Secas Encino Boscoso), SPA (Secas Pino Abierto) y SPB (Secas Pino Boscoso).

Tabla 7: Estimadores de riqueza y representatividad del muestreo en los tres tipos de vegetación en la temporada de lluvias.

Estimador	LLSBA	LLSBB	LLEA	LLEB
	S (%)	S (%)	S (%)	S (%)
Sobs	9	10	7	9
Chao 1	11.2 (80.2)	13.5 (74.1)	7.1 (99.2)	9.4 (95.3)
Chao 2	20.4 (44.2)	15.3 (65.2)	7.4 (94.1)	12.6 (71.4)
Jack 2	18.4 (49.1)	17.5 (57.1)	8.9 (78.7)	15.1 (59.6)
Bootstrap	11.4 (79.2)	12.1 (82.4)	7.8 (89.5)	10.8 (83.3)

LLSBA (Lluvias Selva Baja Abierto), LLSBB (Lluvias Selva Baja Boscoso), LLEA (Lluvias Encino Abierto) y LLEB (Lluvias Encino Boscoso).

Composición de especies en la Selva Baja.

Para la Selva Baja se encontraron 14 especies en la temporada de lluvias y 10 especies en la temporada de secas. En temporada de secas, la riqueza estimada es mayor en áreas abiertas que en áreas boscosas (tabla 6), mientras que en lluvias es mayor en áreas boscosas que en áreas abiertas (tabla 7). Las áreas abiertas en temporada de secas son el sitio con menor representatividad, 32.4% para Chao 1 (tabla 6). Se obtuvo un mayor éxito de captura en áreas boscosas que abiertas, siendo esta diferencia menor durante la temporada de lluvias (Tabla 8).

Tabla 8: Éxito de captura en áreas abiertas y boscosas para la Selva Baja en las dos temporadas.

	SSBB	SSBA	LLSBB	LLSBA
Número de individuos capturados	45	9	59	50
Número de noches de muestreo	5	5	5	5
Número de horas de muestreo	60	60	60	60
Metros de mallas totales	360	360	480	480
Exito de captura * 100	1.04	0.21	1.02	0.87

SSBB (Secas Selva Baja Boscoso), SSBA (Secas Selva Baja Abierto), LLSBB (Lluvias Selva Baja Boscoso), LLSBA (Lluvias Selva Baja Abierto)

Las curvas rango-abundancia no muestran una diferencia descriptiva importante entre las dos temporadas (Figura 6). Ninguna de la curvas fue estadísticamente diferente con respecto a otra, mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov, $p > 0.05$.

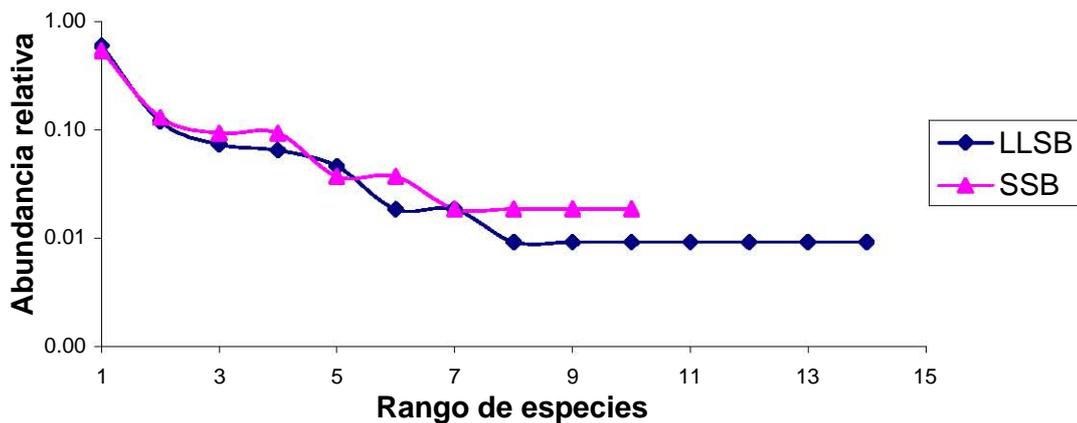


Figura 6: Gráfica de rango/abundancia para la Selva Baja en las dos temporadas.

Las abundancias relativas se encuentran en escala logarítmica y el rango de especies va de más a menos abundante. LLSB (lluvia selva baja) y SSB (secas selva baja).

Durante la temporada de secas las curvas de rango abundancia en áreas

boscosas fueron más equitativas (Figura 7), obteniendo una mayor probabilidad hacia una curva log normal (Tabla 9), y en áreas abiertas representaron una j invertida (Figura 7), que se ajusta más a una distribución de serie geométrica (Tabla 9). La especie más dominante fue *Artibeus jamaicensis* y mantuvo su patrón de distribución en áreas boscosas (56%) y en áreas abiertas (44%). De las diez especies presentes para la temporada de secas, cuatro se comparten, dos son únicas de sitios abiertos y cuatro son únicas para sitios boscosos (Figura 7).

Durante la temporada de lluvias las curvas de áreas abiertas y boscosas son muy similares en su forma (Figura 7) y se ajustan más a una distribución log normal truncada (Tabla 9). La especie más dominante sigue siendo *Artibeus jamaicensis*, 60% en abierto y el 59% en boscoso. *Macrotus waterhousii* cambia de manera importante su posición jerárquica, siendo una especie rara en áreas abiertas (2%) y la segunda más abundante en áreas boscosas (10%). De las 14 especies presentes cuatro especies son únicas de los sitios abiertos y cinco son únicas de sitios boscosos (Figura 7).

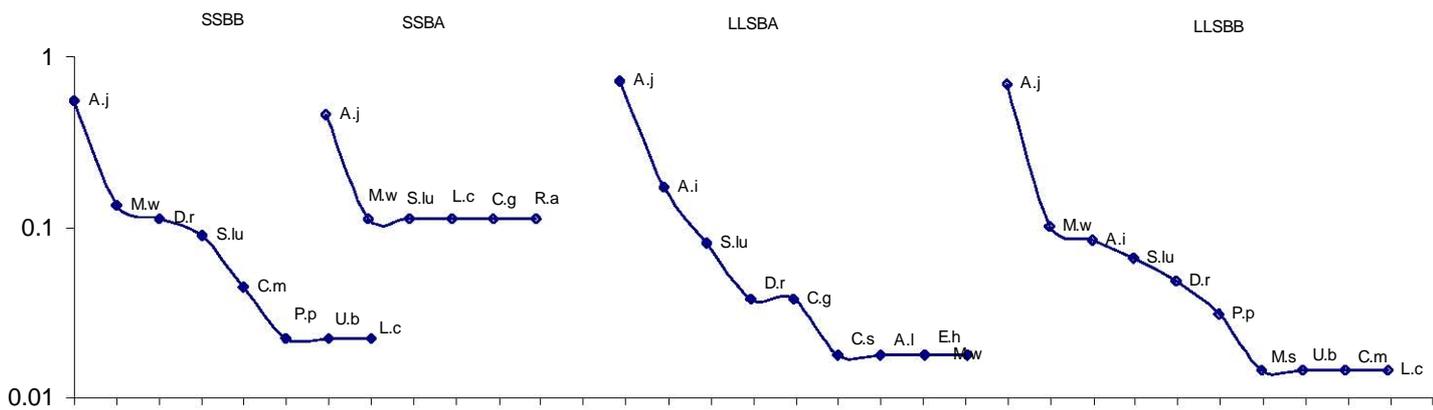


Figura 7: Curvas de rango-abundancia para al Selva Baja en sitios abiertos y boscosos en las dos temporadas. SSBA (Secas Selva Baja Abierto), SSBB (Secas Selva Baja Boscoso), LLSBA (Lluvias Selva Baja Abierto), LLSBB (Lluvias Selva Baja Boscoso). A.j. *Artibeus jamaicensis*, M.w. *Macrotus waterhausii*, D.r. *Desmodus rotundus*, S.lu. *Sturnira ludovici*, C.m. *Choeronycteris mexicana*, P.p. *Pteronotus parnellii*, U.b. *Uroderma bilobatum*, L.c. *Leptonycteris curasoae*, C.g. *Choeroniscus godmani*, R.a. *Rhogeessa gracilis*, A.i. *Artibeus intermedius*, C.s. *Centurio senex*, A.l. *Artibeus lituratus*, E.h. *Enchisthenes hartii* y M.s. *Micronycteris schmidtorum*.

Tabla 9 : Probabilidades de ajuste de Kolmogorov Smirnov a los modelos de abundancia encontradas por interpolación inversa para las diferentes áreas de Selva Baja.

	Vara rota	Log2 normal	Log 2 truncada	Serie logarítmica	Serie Geométrica
SSB	0.00*	0.34	0.26	0.41	0.05*
SSBA	0.14	0.3	0.05*	0.38	0.41
SSBB	0.17	0.54	0.42	0.45	0.00*
LLSB	0.00*	0.31	0.46	0.1	0.00*
LLSBA	0.00*	0.4	0.48	0.41	0.03*
LLSBB	0.04*	0.32	0.37	0.36	0.01*

* $p \leq 0.05$. Se muestran del modelo más equitativo al modelo más dominante. SSB (secas selva baja), SSBA (secas selva baja abierto), SSBB (secas selva baja boscoso), LLSB (lluvia selva baja), LLSBA (lluvias selva baja abierto) y LLSBB (lluvias selva baja boscoso).

Durante la temporada de lluvias las áreas boscosas obtuvieron valores muy similares para los diferentes índices, mientras que en secas fueron más diversos y equitativos los sitios abiertos que los boscosos (tabla 10).

Tabla 10: Índices de diversidad y equidad para la Selva Baja en temporadas de lluvias y secas.

	H' Log 10	J'	Simpson 1/D	E=(1/D)/S	D	1/d
SSB	0.686	0.686	3.187	0.318	0.537	1.862
SSBA	0.687	0.882	6	1	0.444	2.25
SSBB	0.628	0.696	2.982	0.372	0.556	1.8
LLSB	0.66	0.576	2.653	0.189	0.596	1.677
LLSBA	0.596	0.625	2.601	0.289	0.6	1.667
LLSBB	0.641	0.641	2.716	0.271	0.593	1.686

SSB (secas selva baja), SSBA (secas selva baja abierto), SSBB (secas selva baja boscoso), LLSB (lluvia selva baja), LLSBA (lluvias selva baja abierto) y LLSBB (lluvias selva baja boscoso).

Durante las dos temporadas el grupo de la Selva Baja tienen porcentajes de similitud mayores a 86%, presentando una mayor similitud entre los sitios boscosos de ambas temporadas, 98%, (Tabla 11 y Figura 8).

Las temporadas de lluvias y secas son muy similares para el tipo de vegetación de Selva Baja, 96%, (tabla 12 y figura 9).

Tabla 11: Similitud cuantitativa entre los tipos de vegetación.

	LLEB	LLEA	LLSBB	LLSBA	SPB	SPA	SEB	SEA	SSBA
SSBB	0.36	0.40	0.98	0.93	0.10	0.27	0.22	0.06	0.90
SSBA	0.37	0.43	0.89	0.86	0.09	0.31	0.23	0.04	
SEA	0.54	0.55	0.03	0.03	0.31	0.25	0.79		
SEB	0.68	0.74	0.21	0.21	0.00	0.37			
SPA	0.78	0.78	0.26	0.26	0.51				
SPB	0.28	0.26	0.07	0.01					
LLSBA	0.35	0.40	0.98						
LLSBB	0.33	0.39							
LLEA	0.96								

SSBA (secas selva baja abierto), SSBB (secas selva baja boscoso), SEA (secas encino abierto), SEB (secas encino boscoso), SPA (secas pino abierto) SPB (secas encino boscoso), LLSBA (lluvias selva baja abierto), LLSBB (lluvias selva baja boscoso), LLEA (lluvias encino abierto) y LLEB (lluvias encino boscoso).

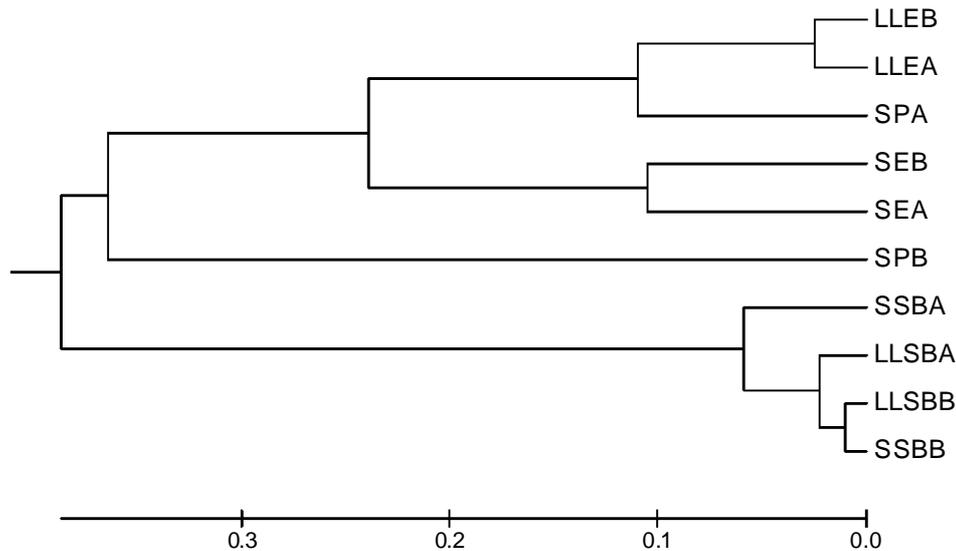


Figura 8: Cladograma de similitud de Morisita-Horn para las distintas áreas.

SSBA (secas selva baja abierto), SSBB (secas selva baja boscoso), SEA (secas encino abierto), SEB (secas encino boscoso), SPA (secas pino abierto) SPB (secas encino boscoso), LLSBA (lluvias selva baja abierto), LLSBB (lluvias selva baja boscoso), LLEA (lluvias encino abierto) y LLEB (lluvias encino boscoso).

Tabla 12: Similitud cuantitativa entre los tipos de vegetación por temporadas.

	SE	SP	LLSB	LLE
SSB	0.144	0.24	0.962	0.396
SE		0.301	0.125	0.674
SP			0.202	0.69
LLSB				0.374

SSB (secas selva baja), SE (secas encino), SP (secas pino), LLSB (lluvia selva baja) y LLE (lluvias encino).

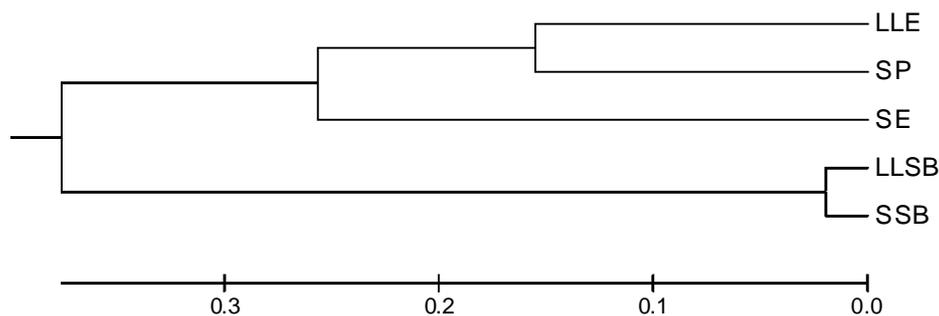


Figura 9 : Cladograma de similitud de Morisita-Horn, para los diferentes tipos de vegetación por temporadas. SSB (secas selva baja), SE (secas encino), SP (secas pino), LLSB (lluvia selva baja) y LLE (lluvias encino).

Para la Selva Baja en la temporada de lluvias hubo una mayor abundancia de los murciélagos frugívoros que para la temporada de secas. En secas en áreas abiertas la abundancia de frugívoros fue baja y no se encontraron hematófagos. En las dos temporadas las áreas boscosas presentaron una mayor abundancia de insectívoros que las áreas abiertas. (Figura 10).

Composición de especies en el Encino.

Para el Encino se encontraron 10 especies en la temporada de lluvias y 7 especies en la temporada de secas. En temporada de secas, la riqueza estimada de las áreas abiertas y boscosas es muy semejante (tabla 6), mientras que en lluvias es mayor en áreas boscosas que en áreas abiertas (tabla 7). En temporada de secas el éxito de captura es igual en sitios abiertos que en boscosos, en lluvias el éxito de captura es mayor en áreas abiertas que boscosas (Tabla 13).

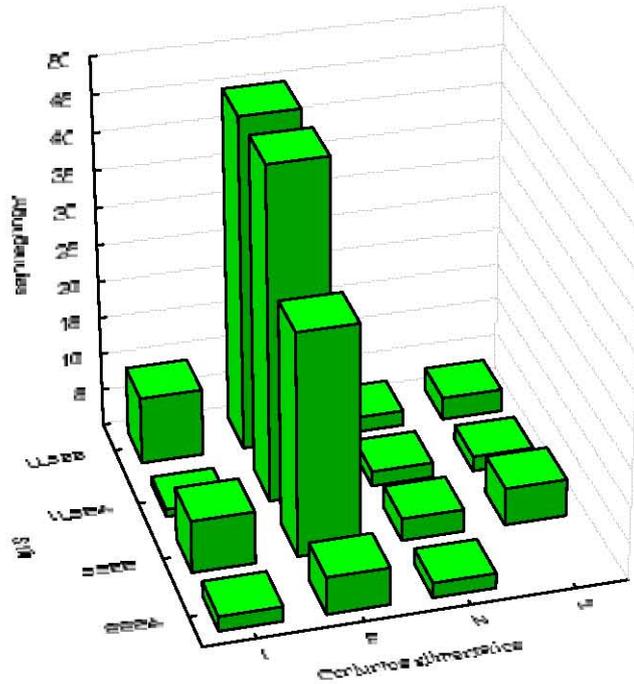


Figura 10: Abundancias por conjunto alimentario para el tipo de vegetación de Selva Baja, en sitios abiertos y boscosos en las dos temporadas. LLSBB (Lluvias Selva Baja Boscoso), LLSBA (Lluvias Selva Baja Abierto), SSBB (Secas Selva Baja Boscoso), SSBA (Secas Selva Baja Abierto), I (Insectívoros), F (Frugívoros), N (Nectarívoros) y H (Hematófagos).

Tabla 13: Éxito de captura en áreas abiertas y boscosas para el Encino en las dos temporadas.

	SEB	SEA	LLEB	LLEA
Número de individuos capturados	10	10	37	41
Número de noches de muestreo	5	5	5	5
Número de horas de muestreo	60	60	60	60
Metros de mallas totales	360	360	480	480
Éxito de captura	0.23	0.23	0.64	0.71

SEB (Secas Encino Boscoso), SEA (Secas Encino Abierto), LLEB (Lluvias Encino Boscoso), LLEA (Lluvias Encino Abierto). SPA (Secas Pino Abierto) y SPB (Secas Pino Boscoso).

La curva de rango-abundancia para lluvias es mucho más equitativa que para

secas. (Figura 11). Ninguna de la curvas fue estadísticamente diferente con respecto a otra, mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov, $p > 0.05$.

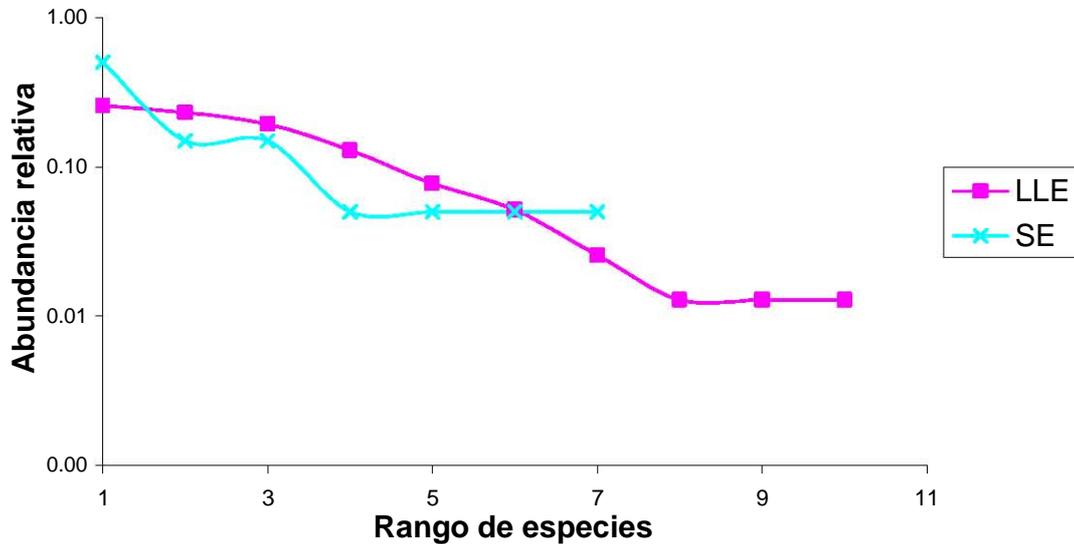


Figura 11: Gráfica de rango/abundancia para el encino para las dos temporadas, lluvias y secas.

Las abundancias relativas se encuentran en escala logarítmica y el rango de especies va de mas a menos abundante. LLE (Iluvias encino) y SE (secas encino).

En la temporada de secas las áreas abiertas se ajustan únicamente a los dos modelos opuestos en nivel de equidad, serie geométrica y vara rota, las áreas boscosas tienen la mayor probabilidad en el modelo de serie geométrica (Tabla 14). Descriptivamente, ambas curvas (abierto y boscoso) se asemejan mucho entre sí (Figura 12). La especie más dominante fue *Dermanura azteca* (50% en áreas boscosas y abiertas), *Sturnira lilium* cambia su posición jerárquica representando el 20% en áreas boscosas y siendo la segunda en dominancia y el 10% en áreas abiertas, siendo una especie rara. *Eptesicus fuscus* es la segunda especie dominante en áreas abiertas representando el 30% y no se encontró en áreas boscosas. De las 7 especies encontradas sólo 2 se comparten, 2 son únicas de sitios abiertos y 3 son únicas de sitios boscosas (Figura 12).

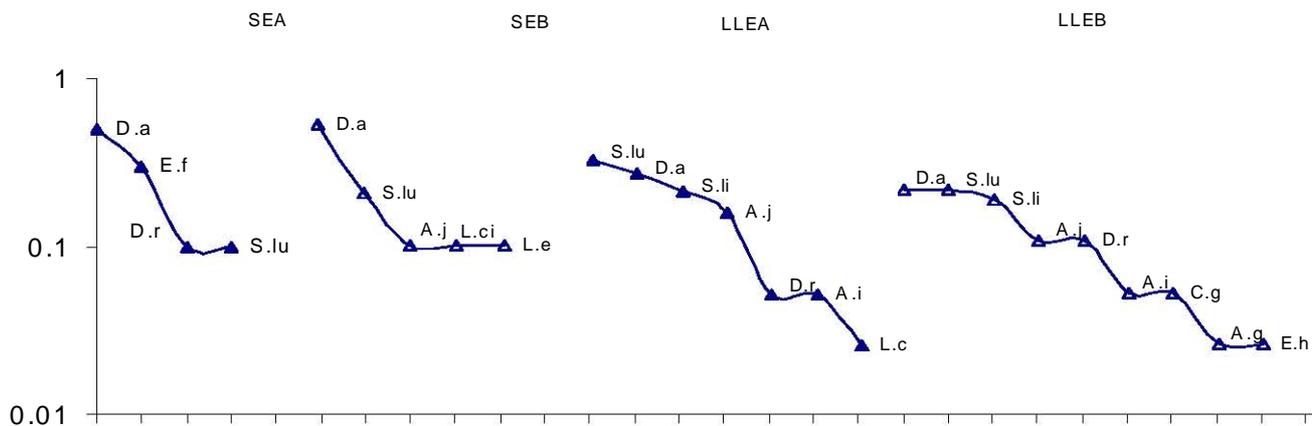


Figura 12: Curvas de rango abundancia con la identidad de las especies para Encino en sitios boscosos y abiertos en las dos temporadas. SEA (Secas Encino Abierto), SEB (Secas Encino Boscoso), LLEA (Lluvias Encino Abierto) y LLEB (Lluvias Encino Boscoso). A.j. *Artibeus jamaicensis*, D.r. *Desmodus rotundus*, S.lu. *Sturnira ludovici*, L.c. *Leptonycteris curasoae*, C.g. *Chorioniscus godmani*, D.a. *Dermanura azteca*, E.f. *Eptesicus fuscus*, L.ci. *Lasiurus cinereus*, L.e. *Lasiurus sp.*, S.li. *Sturnira lilium*, A.g. *Anoura geoffroyi* y E.h. *Enchisthenes hartii*.

En la temporada de lluvias los sitios abiertos y boscosos tuvieron una probabilidad mayor en la distribución de serie geométrica (Tabla 14). Descriptivamente ambas curvas (abierto y boscoso) presentan una alta equitabilidad (Figura 12). La especie más abundante en áreas abiertas es *Sturnira lilium* con el 29%, seguida por *Dermanura azteca* con el 24%, para los sitios boscosos estas dos especies se encuentran en igual abundancia representando cada una el 22% de los individuos capturados. De las 10 especies encontradas, 6 especies se comparten, 1 es única de sitios abiertos y 3 únicas de sitios boscosos (Figura 12).

Tabla 14: Probabilidades de ajuste de Kolmogorov Smirnov a los modelos de abundancia encontradas por interpolación inversa para las diferentes áreas en Encino.

Se muestran del modelo más equitativo al modelo más dominante. SE (secas encino), SEA (secas encino abierto), SEB (secas encino boscoso), LLE (lluvias encino), LLEA (lluvias encino abierto) y LLEB (lluvias encino boscoso).

	Vara rota	Log2 normal	Log 2 truncada	Serie logarítmica	Serie Geométrica
SE	0.33	0.21	0.26	0.28	0.36
SEA	0.36	0.04*	0.00*	0.00*	0.89
SEB	0.15	0.16	0.06	0.09	0.61
LLE	0.09	0.21	0.19	0.09	0.9
LLEA	0.44	0.23	0.21	0.01*	0.77
LLEB	0.2	0.62	0.61	0.26	0.95

*p≤0.05

En la temporada de lluvias los sitios boscosos fueron más diversos y equitativos que los sitios abiertos (Tabla 15 y 16). En la temporada de secas los valores para sitios abiertos y boscosos son muy similares (Tabla 16). Tanto en áreas abiertas como boscosas la temporada de lluvias fue más diversa y equitativa que la temporada de secas (Tabla 15 y 16)

Tabla 15: Valores de probabilidad para la prueba de t del índice de Shannon entre los tipos de vegetación.

	Probabilidad *
SEA-SPA	0.04
SPA-SPB	0.05
LLSBB-LLEB	0.01
LLEA-LLEB	0.04
LLSB-LLE	0.02
SEA-LLEA	0.03
SEB-LLEB	0.03

*Solo se muestran los resultados que obtuvieron una p≤0.05. SEA (secas encino abierto), SEB (secas encino boscoso), SPA (secas pino abierto) SPB (secas encino boscoso), LLSB (lluvia selva baja), LLSBB (lluvias selva baja boscoso), LLE (lluvias encino), LLEA (lluvias encino abierto), LLEB (lluvias encino boscoso).

Tabla 16: Índices de diversidad y equidad para el Encino en temporadas de lluvias y secas.

	H' Log 10	J'	Simpson 1/D	E=(1/D)/S	D	1/d
SE	0.658	0.778	3.725	0.532	0.5	2
SEA	0.507	0.843	3.462	0.865	0.5	2
SEB	0.59	0.845	4.091	0.818	0.5	2
LLE	0.816	0.816	5.831	0.583	0.256	3.9
LLEA	0.734	0.868	5.256	0.75	0.293	3.417
LLEB	0.855	0.896	7.319	0.813	0.216	4.625

SE (secas encino), SEA (secas encino abierto), SEB (secas encino boscoso), LLE (lluvias encino), LLEA (lluvias encino abierto) y LLEB (lluvias encino boscoso).

Durante la temporada de lluvias las áreas abiertas y boscosas son muy similares, 96%, mientras que en la temporada de secas el porcentaje de similitud entre áreas abiertas y boscosas es de 79% (Tabla 11 y Figura 8). Entre las dos temporadas el encino sólo tienen un porcentaje de similitud del 67% (tabla 12 y figura 9).

Para el Encino los murciélagos frugívoros fueron más abundantes en la temporada de lluvias que en la temporada de secas. No se encontraron nectarívoros en secas, ni tampoco insectívoros en lluvias (figura 13).

Composición de especies en el Pino.

En el Pino se encontraron 10 especies en la temporada de secas y no se muestreó en la temporada de lluvias. La riqueza estimada es mayor en áreas abiertas que en las áreas boscosas (Tabla 6). Se obtuvo mayor éxito de captura en áreas abiertas que boscosas (Tabla 17).

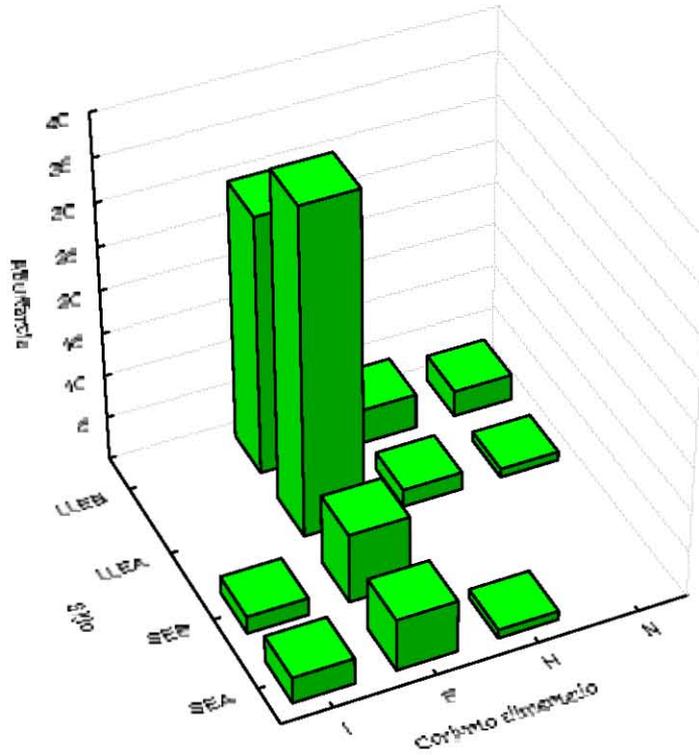


Figura 13: Abundancias por conjunto alimenticio para el tipo de vegetación de Encino, en sitios abiertos y boscosos en las dos temporadas. LLEB (Lluvias Encino Boscoso), LLEA (Lluvias Encino Abierto), SEB (Secas Encino Boscoso), SEA (Secas Encino Abierto), I (Insectívoros), F (Frugívoros), N (Nectarívoros) y H (Hematófagos).

Tabla 17: Éxito de captura en áreas abiertas y boscosas para el Pino en temporada de secas.

	SPB	SPA
Número de individuos capturados	9	18
Número de noches de muestreo	5	5
Número de horas de muestreo	60	60
Metros de mallas totales	360	360
Éxito de captura	0.21	0.42

SPB (Secas Pino Boscoso) y SPA (Secas Pino Abierto).

La curva de rango-abundancia de especies presenta alta equitatividad y baja pendiente (Figura 14).

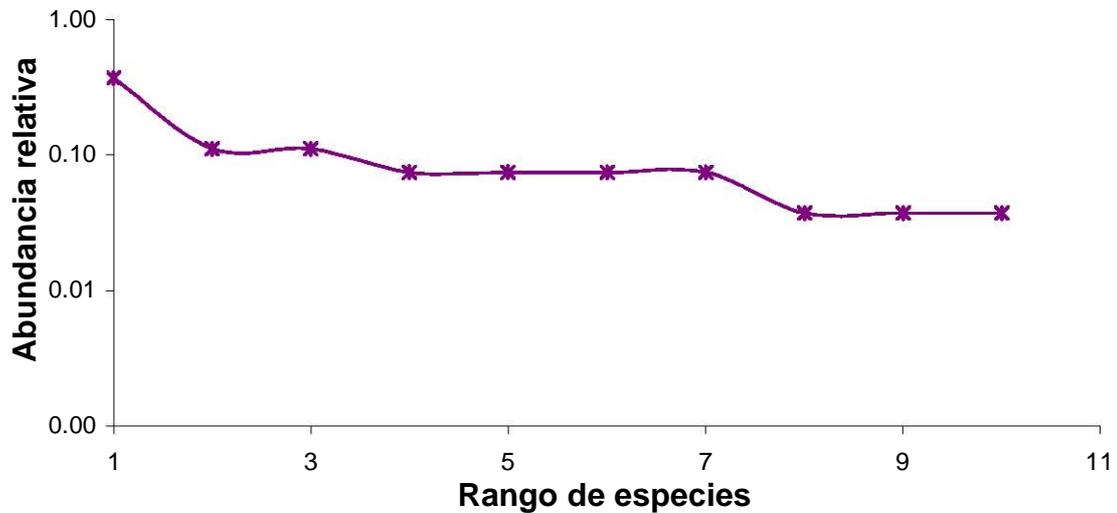


Figura 14: Gráfica de rango/abundancia para el Pino temporada de secas.

Las abundancias relativas se encuentran en escala logarítmica y el rango de especies va de más a menos abundante.

Los sitios abiertos y boscosos se ajustaron con mayor probabilidad a una distribución serie geométrica, siendo los sitios boscosos el único conjunto de datos que se ajustó a un único modelo (Tabla 18). Las curvas de rango abundancia de sitios abiertos y boscosos son diferentes en sus formas y patrones de distribución de especies (Figura 15). La especie más abundante en áreas abiertas es *Sturnira lilium* (39%). Para los sitios boscosos *Eptesicus fuscus* y *Sturnira lilium* representaron cada uno el 33% del total de individuos. De las 10 especies encontradas *Sturnira lilium* es la única especie en común (Figura 15).

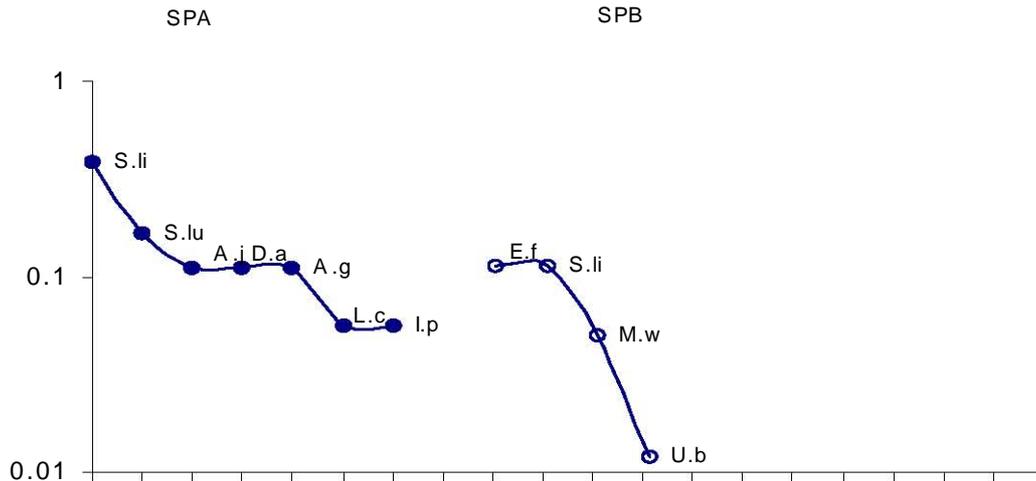


Figura 15: Curvas de rango abundancia con la identidad de las especies para áreas abiertas y boscosas en Pino durante la temporada de secas.

SPA (Secas Pino Abierto) y SPB (Secas Pino Boscoso). A.j. *Artibeus jamaicensis*, M.w. *Macrotus waterhausii*, S.lu. *Sturnira ludovici*, U.b. *Uroderma bilobatum*, L.c. *Leptonycteris curasoae*, D.a. *Dermanura azteca*, E.f. *Eptesicus fuscus*, S.li. *Sturnira lilium*, A.g. *Anoura geoffroyi*, I.p. *Idionycteris phyllotis*.

Tabla 18: Probabilidades de ajuste de Kolmogorov Smirnov a los modelos de abundancia encontradas por interpolación inversa para las diferentes áreas en Pino.

	Vara rota	Log2 normal	Log 2 truncada	Serie logarítmica	Serie Geométrica
SP	0.03*	0.34	0.35	0.47	0.41
SPA	0.11	0.46	0.48	0.59	0.7
SPB	0.02*	0.01*	0.01*	-0.02*	0.66

* $p \leq 0.05$. Se muestran del modelo más equitativo al modelo más dominante. SP (secas pino), SPA (secas pino abierto) y SPB (secas encino boscoso).

Se encontró en la temporada de secas que los sitios abiertos fueron más diversos que los sitios boscosos (Tabla 15 y 19), aunque los valores de equidad fueron más altos para los sitios boscosos que los sitios abiertos (Tabla 19).

Tabla 19: Índices de diversidad y equidad para el Pino en temporada de secas.

	H' Log 10	J'	Simpson 1/D	E=(1/D)/S	D	1/d
SP	0.866	0.866	6.382	0.638	0.37	2.7
SPA	0.747	0.884	5.667	0.809	0.389	2.571
SPB	0.569	0.946	5.143	1.285	0.333	3

SP (secas pino), SPA (secas pino abierto) y SPB (secas encino boscoso).

Las áreas abiertas y boscosas tienen un porcentaje de similitud del 51% (Tabla

11 y Figura 8).

Los frugívoros fueron más abundantes en los sitios abiertos, mientras que en los lugares boscosos su abundancia fue un poco inferior a la de los insectívoros. Los nectarívoros sólo estuvieron presentes en los sitios abiertos y en este tipo de vegetación no se encontraron hematófagos (figura 16).

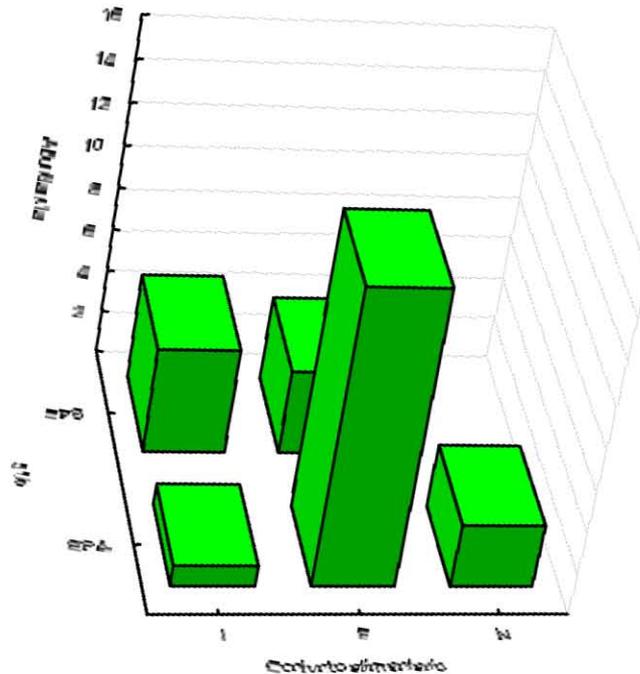


Figura 16: Abundancias por conjunto alimenticio en el tipo de vegetación de Pino, en sitios abiertos y boscosos en la temporada de secas. SPB (Secas Pino Boscoso), SPA (Secas Pino Abierto), I (Insectívoros), F (Frugívoros), N (Nectarívoros).

Relaciones entre modelos e índices.

De todas las correlaciones posibles entre los índices de diversidad y equidad y las probabilidades obtenidas para cada uno de los modelos de abundancia, los únicos que tuvieron una correlación positiva y altamente significativa fueron los índices de equidad con las probabilidades de serie geométrica (tabla 20), siendo esta correlación mayor y más fuerte entre el índice de equidad de Shannon J' , seguido por la equidad de Simpson $E1/D$ y finalmente por el índice Berger Parker $1/d$ (figuras 17, 18 y 19).

Tabla 20: Correlación de Pearson entre el modelo de serie geométrica y los índices de equidad. *

		Berger Parker 1/d	Shannon J'	E 1/D
Serie				
Geométrica	R	0.7178	0.8413	0.7605
	P	0.0017	0.0000	0.0006

*Solo se muestran los resultados que obtuvieron una $p \leq 0.05$.

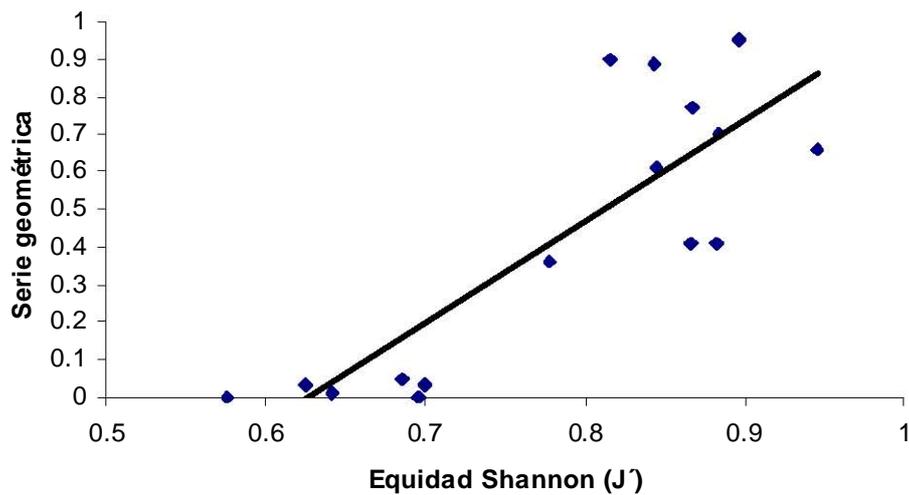


Figura 17: Relación de puntos entre índice de equidad de Shannon y probabilidades obtenidas en el modelo de serie geométrica para los diferentes grupos de datos.

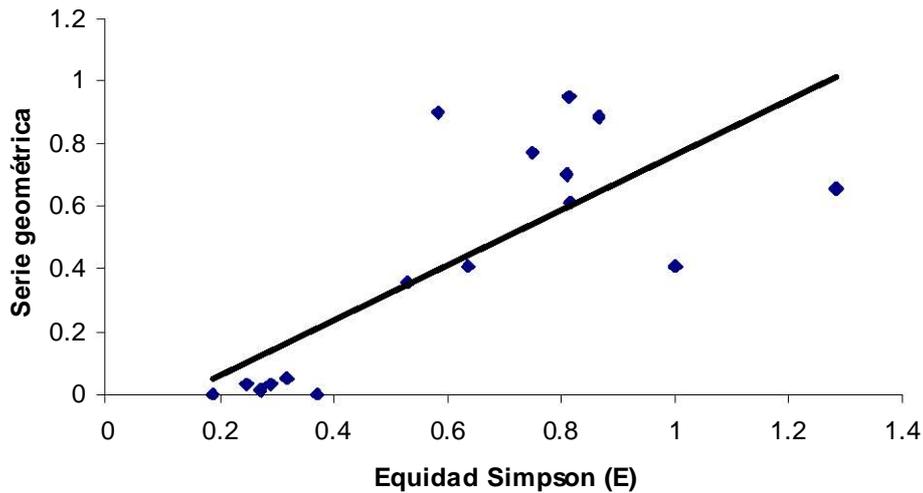


Figura 18: Relación de puntos entre índice de equidad de Simpson y probabilidades obtenidas en el modelo de serie geométrica para los diferentes grupos de datos.

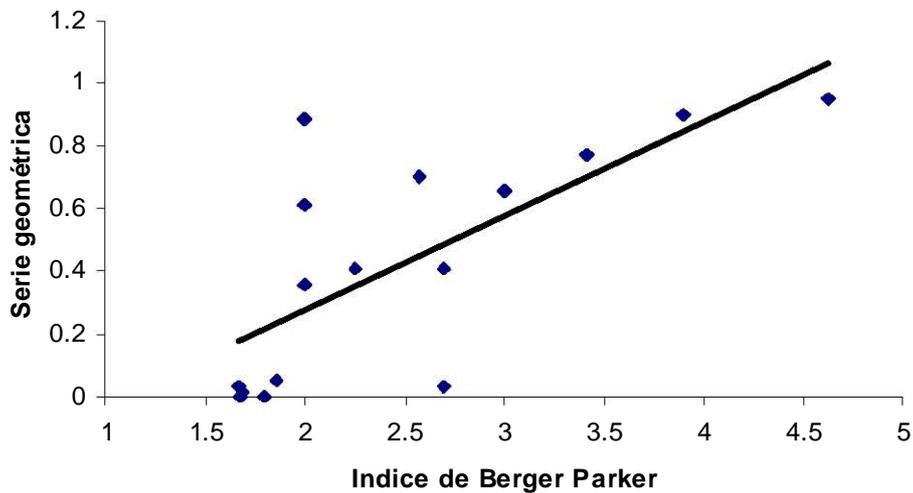


Figura 19: Relación de puntos entre índice de equidad de Berger-Parker y probabilidades obtenidas en el modelo de serie geométrica para los diferentes grupos de datos.

Estructuración vertical.

Riqueza, Abundancia y Diversidad por Alturas.

Selva Baja: En las áreas de sitios abiertos no se capturaron individuos en las redes altas. La abundancia de las redes medias fue mucho mayor en áreas boscosas, 44.6%, que en áreas abiertas, 17.65%, mientras que en las redes bajas la abundancia fue mayor en sitios abiertos, 82.4%, que en sitios boscosos, 30.3% (Tabla 21). Se obtuvo una alta diversidad en las redes medias de los sitios abiertos y en las redes bajas de los sitios boscosos (Tabla 21).

Encino: La abundancia de individuos capturados en las diferentes alturas fue muy similar entre áreas abiertas y boscosas, sin embargo, la diversidad fue mayor en las redes bajas de los sitios boscosos (Tabla 21).

Pino: La proporción de individuos capturados en redes altas fue el doble en sitios abiertos que en sitios boscosos (44% y 22% respectivamente). Se encontró una alta diversidad en las redes medias de los sitios abiertos (Tabla 21).

Tabla 21: Índice de Simpson, riqueza observada, y abundancia registradas en las redes a diferentes rangos de altura* por tipos de vegetación.

Tipo de Vegetación	Altura	Simpson D	Riqueza	Abundancia	Abundancia proporcional %
SBB	Baja	4.56	8	31	30.10
	Media	2.45	8	46	44.66
	Alta	2.27	5	26	25.24
SBA	Baja	3.02	9	28	82.35
	Media	5	4	6	17.65
	Alta	0	0	0	0.00
EB	Baja	8.7	10	30	62.50
	Media	5.6	4	8	16.67
	Alta	5.63	5	10	20.83
EA	Baja	5.51	6	30	58.82
	Media	4.09	5	10	19.61
	Alta	5.5	5	11	21.57
PB	Baja	1	1	2	22.22
	Media	3.33	3	5	55.56
	Alta	1	1	2	22.22
PA	Baja	3	2	3	16.67
	Media	10.5	5	7	38.89
	Alta	4	4	8	44.44

*Baja (0-2 metros) Media (2-4 metros) Altas (4-6 metros). SBB (Selva Baja Boscosa), SBA (Selva Baja Abierta), EB (Encino Boscoso), EA (Encino Abierto), PB (Pino Boscoso), PA (Pino Abierto).

Conjuntos alimentarios y alturas.

Selva Baja: Los murciélagos hematófagos fueron capturados en su mayoría en redes bajas, tanto en sitios abiertos como boscosos. Los nectarívoros fueron capturados en redes bajas y medias en sitios abiertos y boscosos. Los frugívoros e insectívoros se

capturaron en todas las alturas de redes con excepción de las áreas abiertas, donde no se capturaron individuos en las redes altas (Figura 20 y 21).

Encino: Los hematófagos fueron capturados en redes bajas tanto en sitios abiertos como boscosos. Los nectarívoros se capturaron en las redes bajas en sitios boscosos y en las redes altas en sitios abiertos. Los frugívoros se encontraron presentes a todas las alturas pero con mayor abundancia en redes bajas, tanto en sitios abiertos como boscosos. Los insectívoros estuvieron presentes en redes altas y bajas en sitios boscosos y en redes medias y altas en sitios abiertos (Figura 22 y 23).

Pino: Los nectarívoros se capturaron en redes medias y altas en sitios abiertos. Los frugívoros en redes medias y altas en sitios boscosos y en todas las alturas para los sitios abiertos. Los insectívoros fueron capturados en redes medias y bajas en sitios boscosos y en redes altas en sitios abiertos (Figura 24 y 25).

Pese a estas diferencias descriptivas sólo las áreas boscosas de Selva Baja mostraron una diferencia estadística significativa con respecto al número de individuos por conjunto alimentario encontrados en las diferentes alturas, Pearson $\chi^2(24) = 48.8879$ Pr = 0.002 Fisher's exact = 0.001.

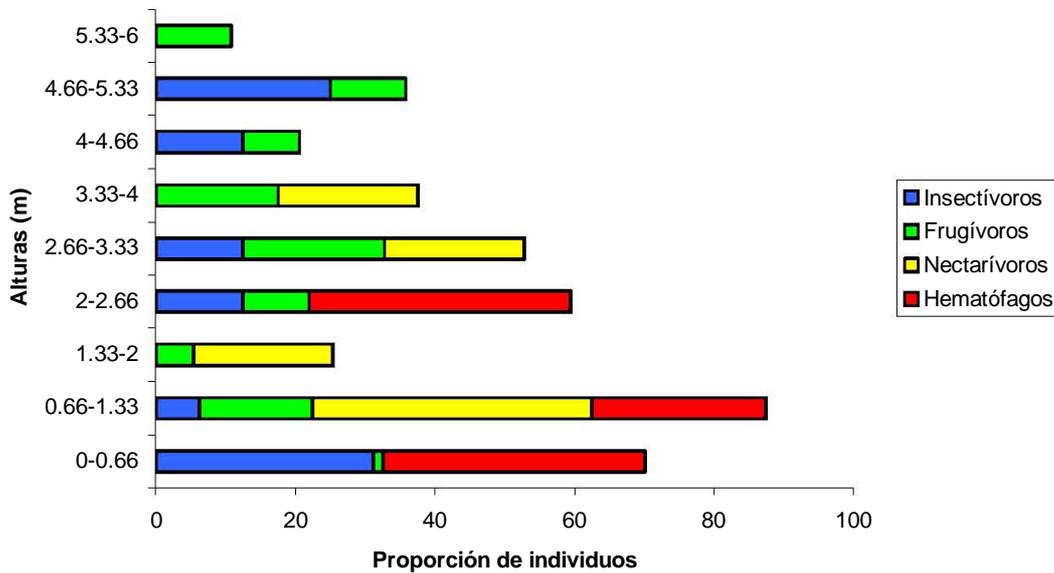


Figura 20: Proporción de individuos por conjunto alimentario capturados a las diferentes alturas en sitios boscosos de Selva Baja.

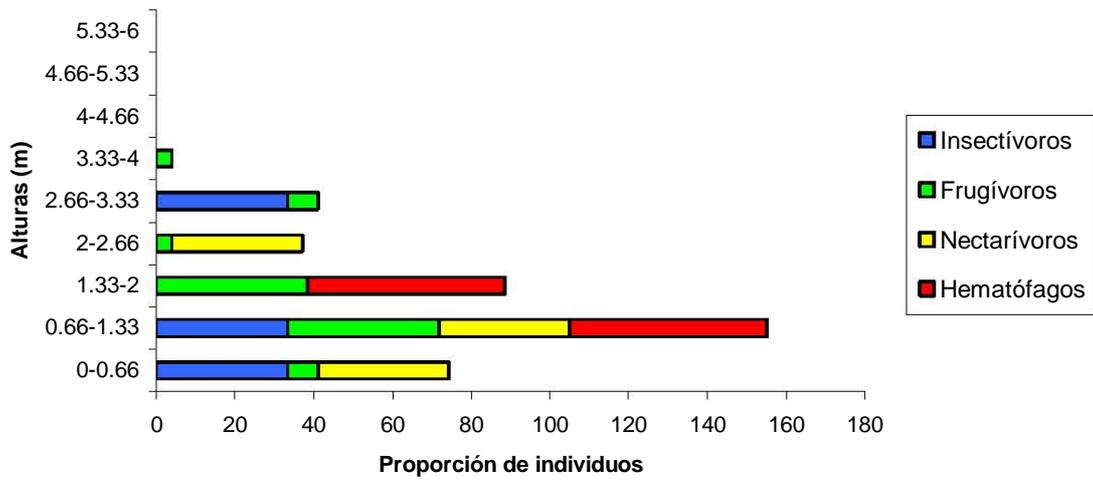


Figura 21: Proporción de individuos por conjunto alimentario capturados a las diferentes alturas en sitios abiertos de Selva Baja

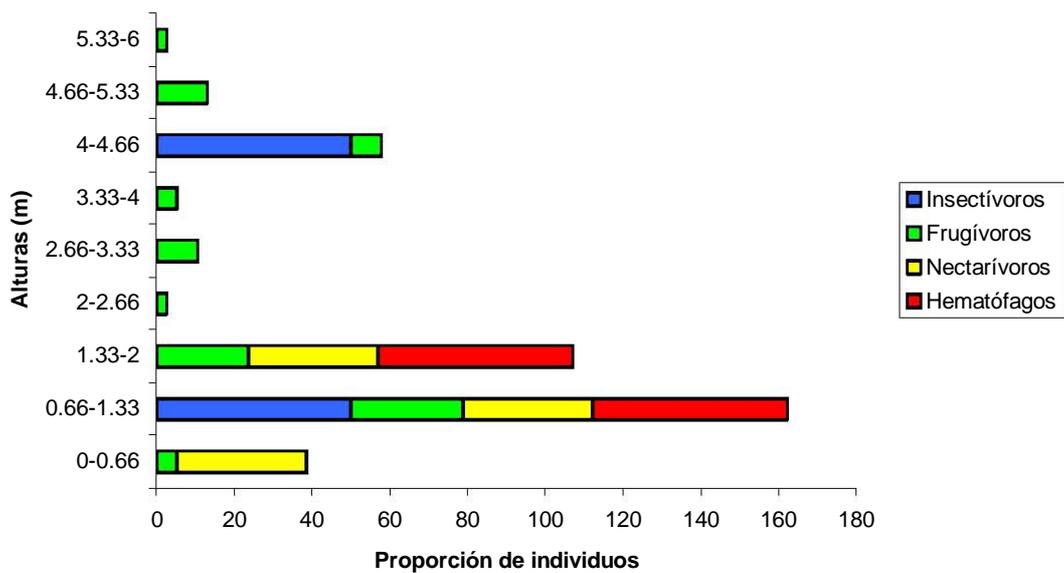


Figura 22: Proporción de individuos por conjunto alimentario capturados a las diferentes alturas en sitios boscosos de Encino.

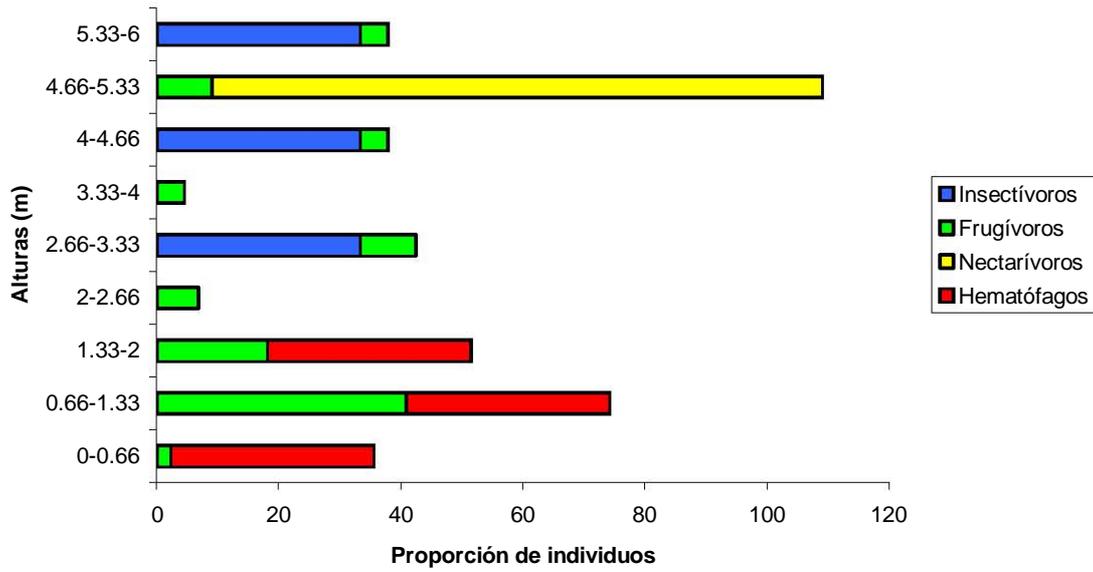


Figura 23: Proporción de individuos por conjunto alimentario capturados a las diferentes alturas en sitios abiertos de Encino.

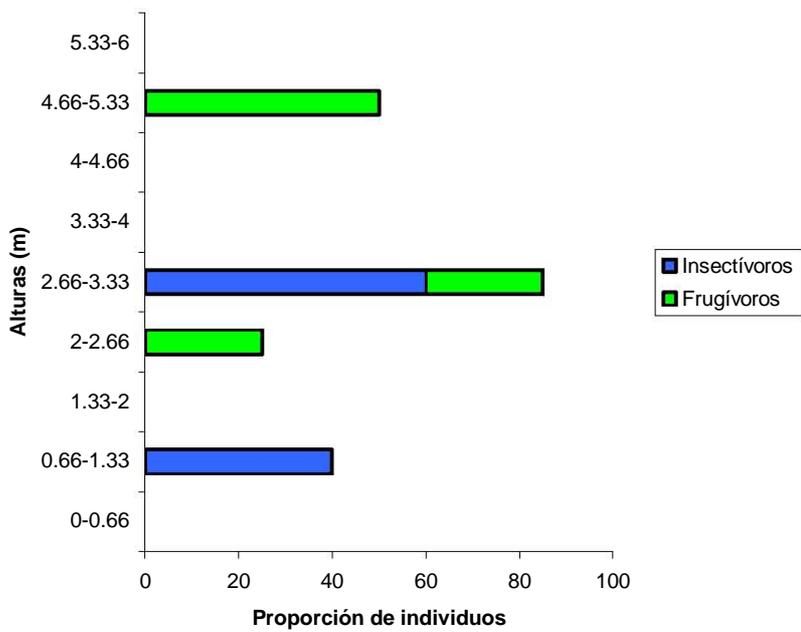


Figura 24: Proporción de individuos por conjunto alimentario capturados a las diferentes alturas en sitios boscosos de Pino.

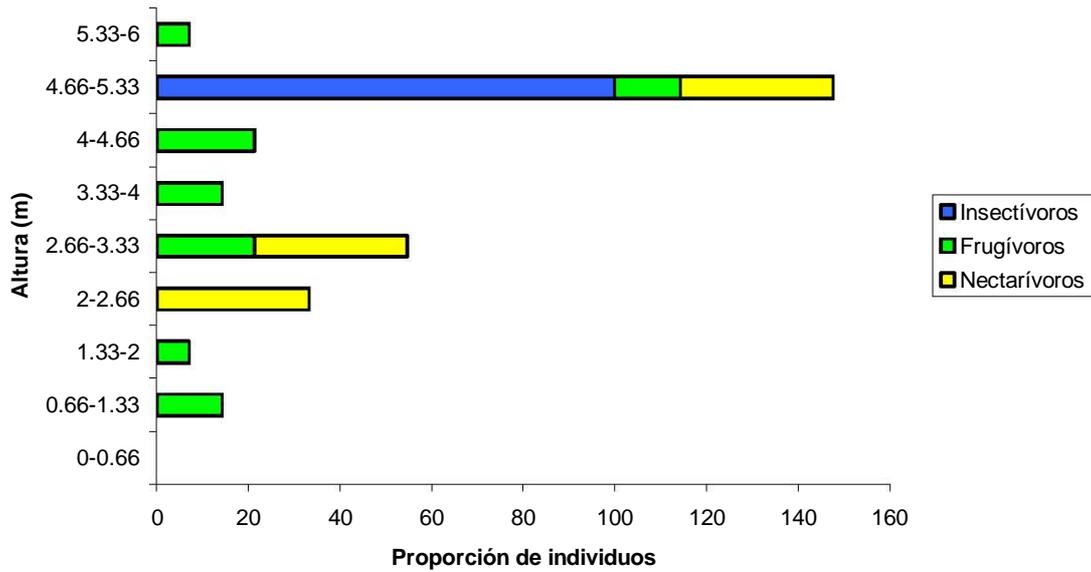


Figura 25: Proporción de individuos por conjunto alimentario capturados a las diferentes alturas en sitios abiertos de Pino.

Picos de actividad.

Para la totalidad de los datos (figura 26), podemos ver que se capturaron murciélagos de manera no uniforme a lo largo de la noche, lo cual se corroboró con la prueba de Kuiper $p=0.000$, y tenemos que no es una distribución unimodal, lo cual lo observamos con la prueba de Rayleigh $p= 0.196$, por la cual la media a las 21:56 horas no es significativa. Resaltan las altas abundancias entre las 20:30 y las 21:00 horas, a las 22:00 horas y alrededor de las 6:00 horas (Figura 26).

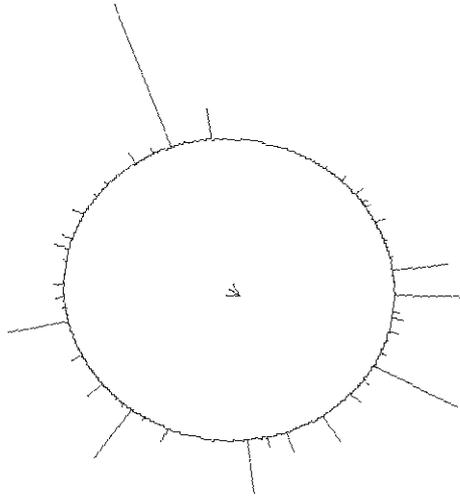


Figura 26: Diagrama circular para la distribución de la totalidad de los datos.

Abundancia de individuos capturados a lo largo de la noche. Siguiendo las manecillas del reloj, empezando a las 18:00 horas y terminando a las 7:00 horas. Hora media: 21:56 horas.

Riqueza, abundancia y diversidad por horas.

Selva Baja: En las áreas boscosas se presenta un pico alto de diversidad entre las 24 y 2 horas y dos pequeños incrementos entre las 18 y 20 horas y las 6 y 7 horas. En las áreas abiertas la diversidad es relativamente constante mostrando un pequeño incremento entre las 20 y 22 horas (Figura 27).

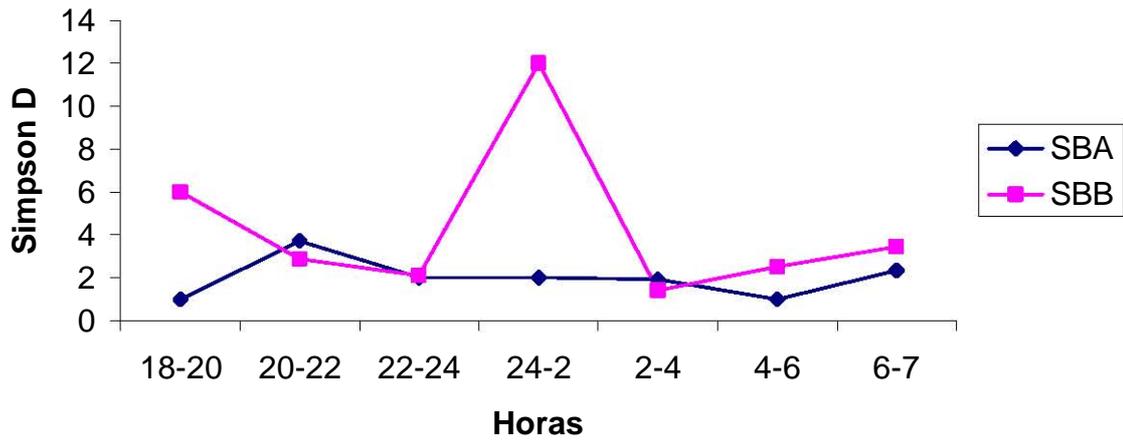


Figura 27: Índice de Simpson para los diferentes intervalos de horas en Selva Baja
 SBA: Selva Baja Abierta y SBB: Selva Baja Boscosa.

Se presentó un aumento en la riqueza y abundancia entre las 20 y 22 horas y las 6 y 7 horas tanto en sitios abiertos como en boscosos. Para los sitios boscosos la reducción de este pico se da en forma gradual hasta el intervalo de 2 a 4 horas, mientras que para las áreas abiertas la disminución es de forma abrupta puesto que entre las 22 y las 6 horas las abundancias y riquezas son bajas (Figuras 28 y 29).

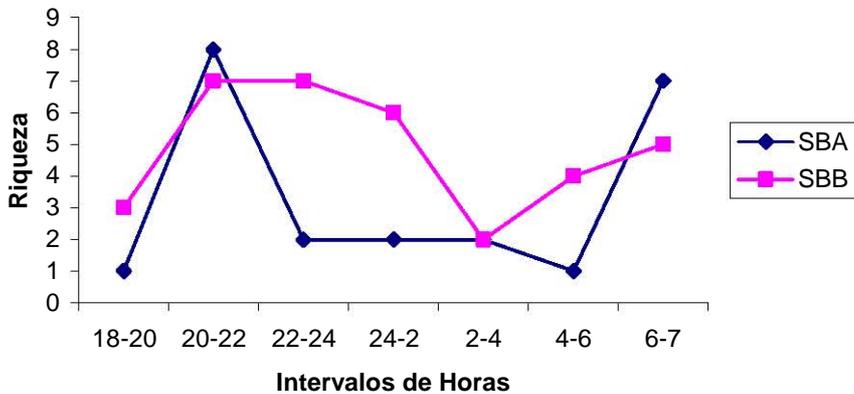


Figura 28: Riqueza (número de especies) capturadas en los diferentes intervalos de horas en Selva Baja.

SBA: Selva Baja Abierta y SBB: Selva Baja Boscosa.

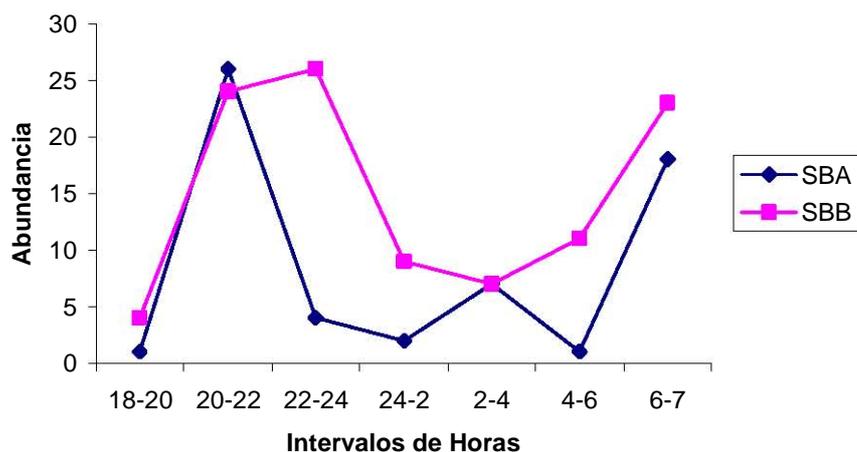


Figura 29: Abundancia (número de individuos) capturados en los diferentes intervalos de horas en Selva Baja. SBA: Selva Baja Abierta y SBB: Selva Baja Boscosa.

La prueba de Kuiper nos muestra que las distribuciones de abundancia no son uniformes a lo largo de la noche, pero sí unimodales, $Reyleigh < 0.05$, la hora media entre áreas abiertas y boscosas son similares, 19:54 y 19:57 horas respectivamente (Tabla 22). El intervalo más amplio entre el primero y el último individuo capturado, fue en las áreas boscosas de Selva Baja con 11 horas y 15 minutos (Tabla 22). Los patrones en las distribuciones de abundancia son estadísticamente diferentes entre áreas abiertas y boscosas $p < 0.001$ (Tabla 23).

Tabla 22: Número de individuos colectados, hora media, intervalo de horas de colecta, límites de cofianza al 95% y valores de p para las pruebas de unimodalidad de Rayleigh y uniformidad de Kuiper, para los tipos de vegetación.

Tipo de vegetación	No. individuos	Media	Intervalo	Límites de confianza al 95%	Prueba de Rayleigh	Prueba de Kuiper
EA	51	1:24	10horas 30 minutos		0.068	0.002*
EB	47	1:16	10horas 45 minutos	0:03 - 2:28	0.003*	0*
PA	18	1:08	10horas 40 minutos		0.126	0.111
PB	9	19:30	10horas 59 minutos		0.792	0.634
SBA	59	19:54	10horas 30 minutos	18:29 – 21:18	0.005*	0*
SBB	104	19:57	11horas 15 minutos	18:27 – 21:27	0.008*	0*

*Resultados que obtuvieron una $p \leq 0.05$. Encino Abierto, EA, Encino Boscoso, EB, Pino Abierto, PA y Pino Boscoso, PB Selva Baja Abierta, SBA, Selva Baja Boscosa, BSS.

Tabla 23: Pruebas de Watson U² y Kuiper k* para comparar las distribuciones entre áreas abiertas y boscosas.

Áreas comparadas	Watson U ²	Kuiper k*	P
EA-EB		2.271	P<0.005
SBA-SBB		2.343	P<0.001
PA-PB	0.0988		p>0.2

EA-EB Encino Abierto vs. Encino Boscoso, SBA-SBB Selva Baja abierto vs. Selva Baja Boscoso y PA-PB Pino Abierto vs. Pino Boscoso.

Encino: Se presenta un pico alto de diversidad entre las 2 y 4 horas en los sitios boscosos. Entre las 18 y 22 y entre las 4 y 6 horas la diversidad es baja tanto en áreas abiertas como boscosas. Durante el resto de la noche la diversidad se mantiene constante en las dos áreas (Figura 30).

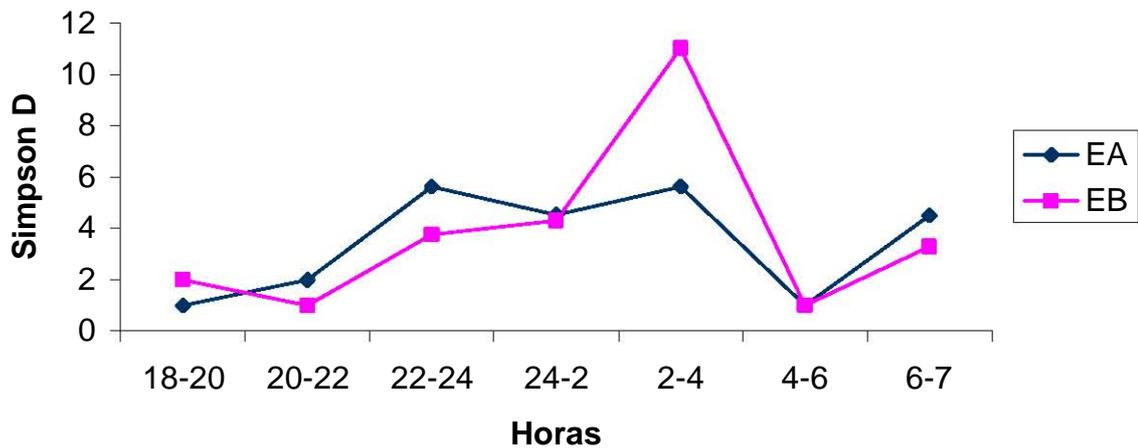


Figura 30: Índice de Simpson para los diferentes intervalos de horas para áreas de Encino. Encino Abierto, EA, y Encino Boscoso, EB.

La riqueza aumenta de las 20 horas a las 2 horas, en áreas abiertas y boscosas, alcanzando su máximo para las áreas boscosas entre las 2 y 4 horas. Luego la riqueza cae abruptamente entre las 4 y 6 horas y aumenta nuevamente entre las 6 y 7 horas (Figura 31). La abundancia es muy similar entre áreas abiertas y boscosas a lo largo de la noche (Figura 32), aumenta gradualmente hasta alcanzar su pico máximo entre las 24 y 2 horas, bajando nuevamente entre las 4 y 6 horas y aumentando ligeramente entre las 6 y 7 horas (Figura 32).

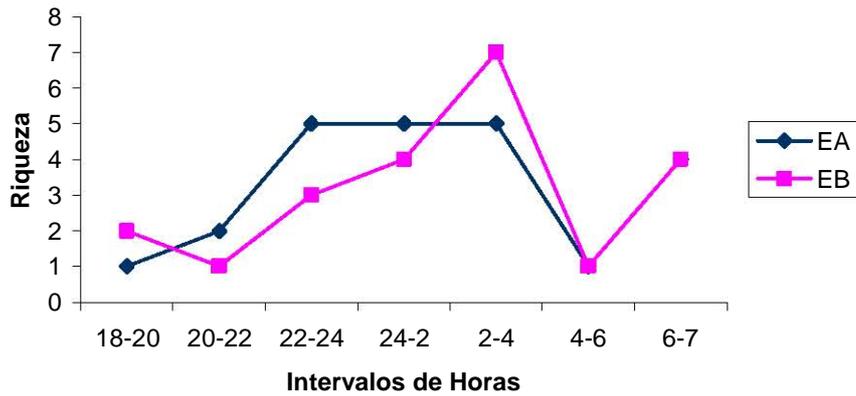


Figura 31: Riqueza (número de especies) capturadas en los diferentes intervalos de horas en áreas de Encino.

Encino Abierto, EA, y Encino Boscoso, EB.

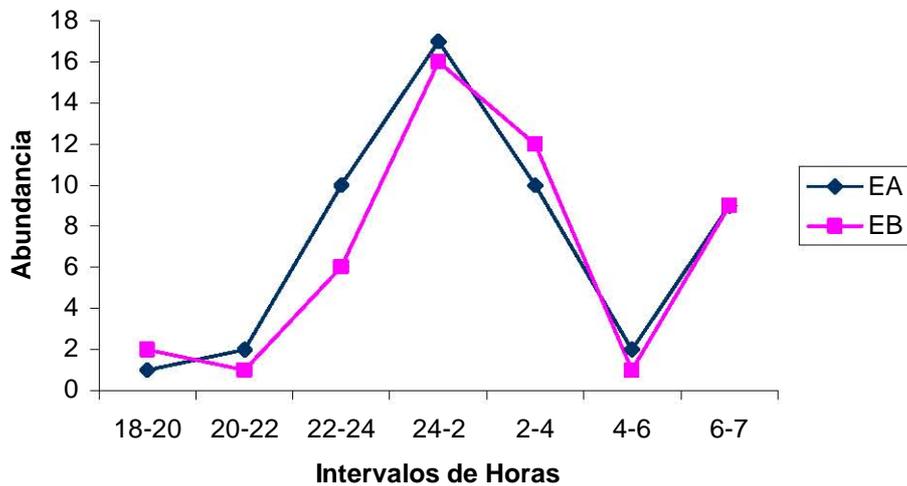


Figura 32: Abundancia (número de individuos) capturados en los diferentes intervalos de horas en las distintas áreas de Encino.

Encino Abierto, EA y Encino Boscoso, EB.

La prueba de Kuiper nos muestra que las distribuciones de abundancia no se distribuyen uniformemente a lo largo de la noche. La prueba de Rayleigh nos muestra que el área abierta de Encino no es unimodal (Tabla 22). La hora mediana para las áreas boscosas de encino se encuentra a las 1:16 horas (Tabla 22). Los patrones en las distribuciones son estadísticamente diferentes entre áreas abiertas y boscosas para los tipos de vegetación de Encino $p < 0.005$ (Tabla 23)

Pino: Los sitios abiertos presentan un incremento en la diversidad entre las 24 y

4 horas, mientras que para las áreas abiertas la diversidad varía muy poco a lo largo de la noche, mostrando un ligero aumento entre las 4 y 6 horas (Figura 33).

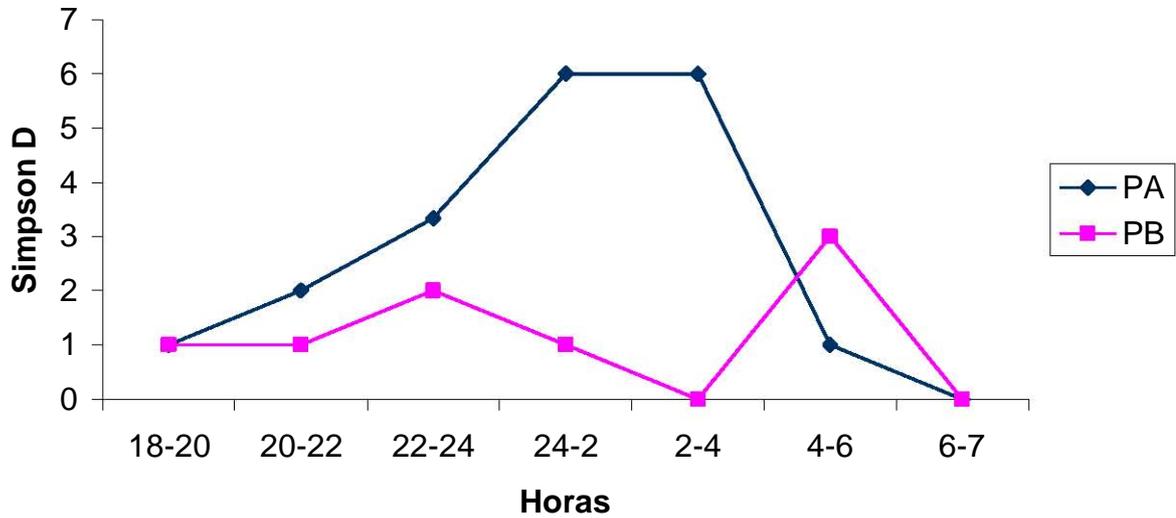


Figura 33: Índice de Simpson para los diferentes intervalos de horas en las áreas de Pino Abierto, PA y Pino Boscoso, PB.

La riqueza y abundancia para los sitios abiertos y boscosos es más o menos constante a lo largo de la noche, aumentando ligeramente entre las 22 y las 4 horas en áreas abiertas (Figuras 34 y 35).

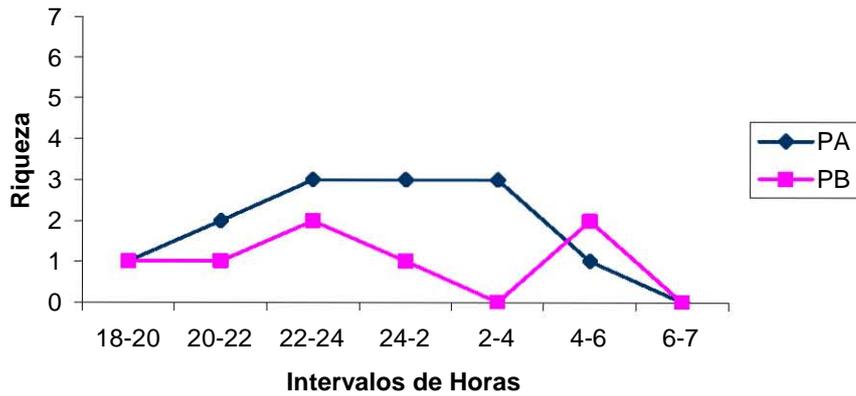


Figura 34: Riqueza (número de especies) capturadas en los diferentes intervalos de horas en las distintas áreas de Pino.

Pino Abierto, PA y Pino Boscoso, PB.

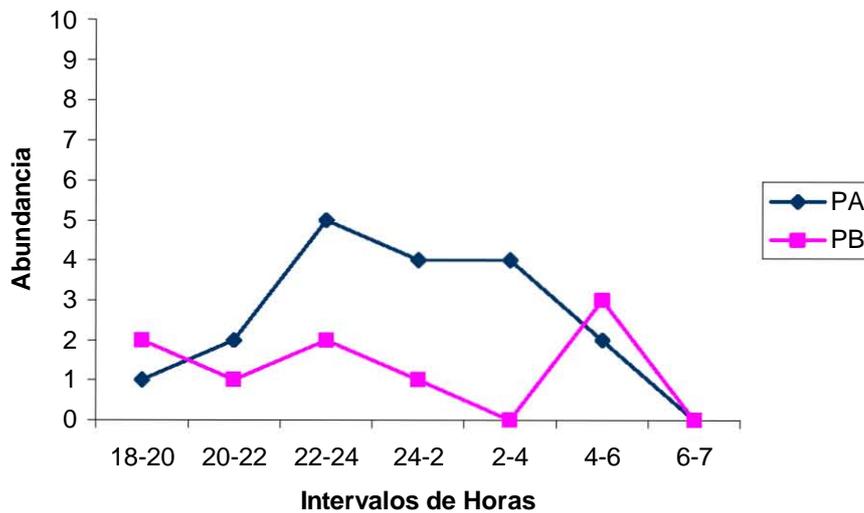


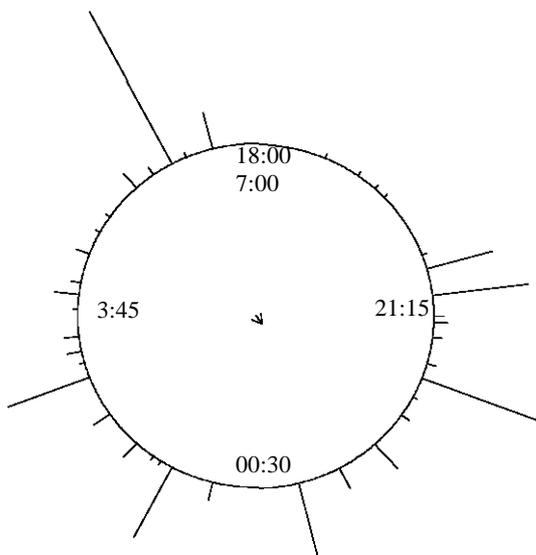
Figura 35: Abundancia (número de individuos) capturados en los diferentes intervalos de horas en las distintas áreas de Pino.

Selva Baja Abierta, SBA, Selva Baja Boscosa, BSS, Encino Abierto, EA, Encino Boscoso, EB, Pino Abierto, PA y Pino Boscoso, PB.

La prueba de Kuiper nos muestra que las distribuciones de abundancias se distribuyen uniformemente a lo largo de la noche y la prueba de Rayleigh nos muestra que no presentan una moda significativa (Tabla 22). El rango más pequeño desde que se capturó el primer individuo hasta que se capturó el último individuo, es en las áreas boscosas de pino con 8 horas y 59 minutos (Tabla 22). Los patrones en las distribuciones de abundancia no son estadísticamente diferentes entre áreas abiertas y boscosas de pino, $p > 0.2$, (Tabla 23).

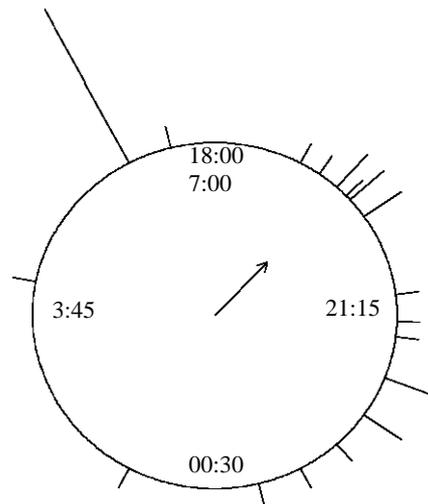
Conjuntos alimentarios y horas.

Existen diferencias entre las distribuciones y medias para las distribuciones de abundancias a lo largo de la noche de los diferentes conjuntos alimentarios (Figura 36). Las distribuciones de frugívoros e insectívoros no fueron uniformes a lo largo de la noche, prueba de Kuiper $p=0.000$ y $p=0.001$ respectivamente, las distribuciones para nectarívoros y hematófagos fueron uniformes $p>0.05$ (Tabla 24) El conjunto de insectívoros es el único que muestra una distribución unimodal Rayleigh $p=0.004$, y su media se encuentra a las 19:33 horas con los límites de confianza del 95% de las 18:08 a las 20:58 horas. Para los frugívoros su distribución no fue uniforme ni es unimodal (Tabla 24). Las distribuciones entre frugívoros e insectívoros son diferentes mediante la prueba de Kuiper, $k^* = 2.020$ $p<0.01$.



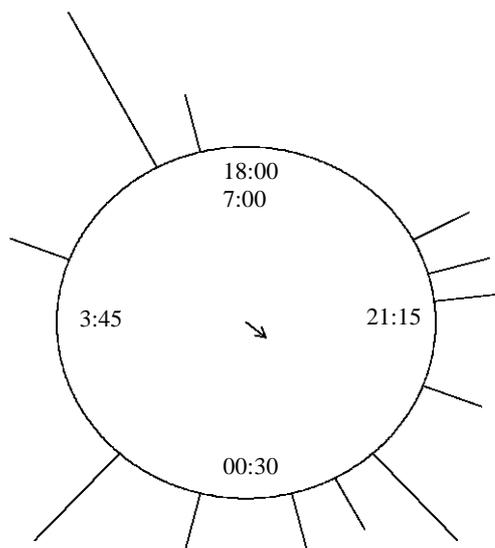
mean direction 145.5°: vector strength 0.061

a) Frugívoros



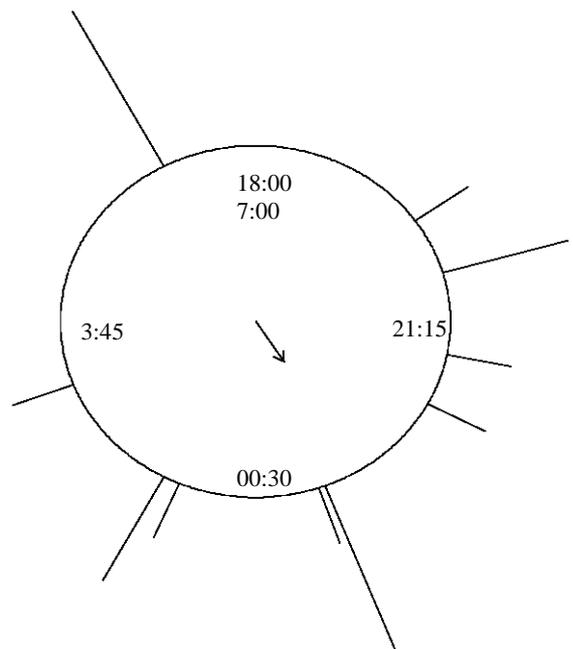
mean direction 43.2°: vector strength 0.423

b) Insectívoros



mean direction 128.5°: vector strength 0.133

c) Nectarívoros



mean direction 147.5°: vector strength 0.272

d) Hematófagos

Figura 36: Diagramas circulares con la distribución a lo largo de la noche de los cuatro conjuntos alimentarios.

a) Frugívoros, b) Insectívoros, c) Nectarívoros y d) Hematófagos. Siguiendo las manecillas del reloj, empezando a las 18:00 horas y terminando a las 7:00 horas.

Tabla 24: Número de individuos colectados, hora media, intervalo de confianza al 95%, rango de horas de colecta y valores de p para las pruebas de unimodalidad de Rayleigh y uniformidad de Kuiper para la distribución de los diferentes conjuntos alimentarios.

Conjunto alimentario	Obs	Media	Intervalo	Limites de confianza al 95%	Prueba de Rayleigh	Prueba de Kuiper
Frugívoros	226	23:15	11 horas 40 minutos		0.435	0*
Insectívoros	30	19:33	10 horas 20 minutos	18:08 - 20:58	0.004*	0.001*
Nectarívoros	16	22:38	10 horas 14 minutos		0.758	0.773
Hematófagos	16	23:19	9 horas 59 minutos		0.31	0.296

*Resultados que obtuvieron una $p \leq 0.05$

Frugívoros entre áreas abiertas y boscosas.

Las distribuciones de los frugívoros entre áreas abiertas y boscosas tanto para Encino como para Selva Baja son estadísticamente diferentes, $k^* = 2.218$ $p < 0.001$ y $k^* =$

2.249 $p < 0.001$ respectivamente. Sus distribuciones no son uniformes pero sí unimodales (Tabla 25).

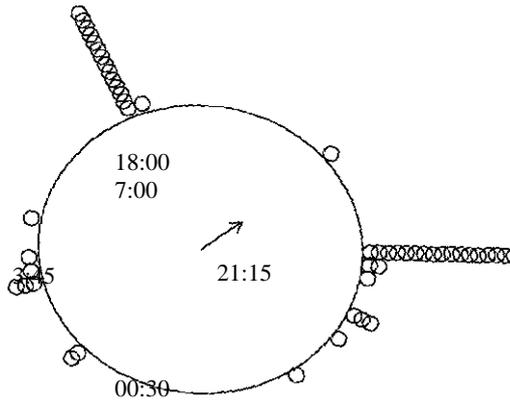
Tabla 25: Número de individuos colectados, hora media, fuerza del vector medio, intervalo de cofianza al 95%, rango de horas de colecta y valores de p para las pruebas de unimodalidad de Rayleigh y uniformidad de Kuiper para distribuciones de los murciélagos frugívoros colectados en áreas boscosas y abiertas de Selva Baja y Encino.

Conjunto alimentario	Obs	Media	Intervalo	Limites de confianza al 95%	Prueba de Rayleigh	Prueba de Kuiper
EA	45	1:46	9 horas 30 minutos	23:52 - 3:39	0.047*	0*
EB	38	1:21	9 horas 30 minutos	0:09 - 2:34	0.001*	0*
SBA	50	19:43	9 horas 59 minutos	18:18 - 21:08	0.005*	0*
SBB	75	20:39	10 horas 59 minutos	18:57 - 22:21	0.05*	0*

*Resultados que obtuvieron una $p \leq 0.05$. EA (Encino Abierto), EB (Encino Boscoso), SBA (Selva Baja Abierta) y SBB (Selva Baja Boscosa).

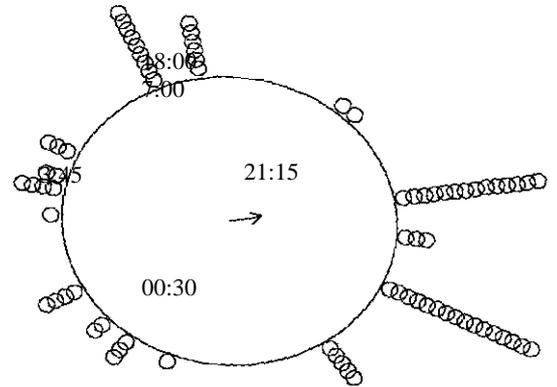
Para la Selva Baja se tiene una mayor abundancia de manera constante a lo largo de la noche en los sitios boscosos que en los sitios abiertos, y que mientras que en las áreas abiertas podemos observar momentos de altas abundancias a rededor de las 21:15 y alrededor de las 6:00, en los sitios boscosos tenemos dos abundancias fuertes un poco antes y un poco después de las 2:15 y dos abundancias importantes entre las 6:00 y 7:00 (Figura 37 a y b). Las áreas boscosas de Selva Baja presentan una mayor dispersión de los datos alrededor de la media que las áreas abiertas (Tabla 25 y Figura 37 a y b).

Para el Encino podemos ver que los sitios boscosos tiene una alta abundancia de individuos un poco antes de las 00:30 y de las 3:45, mientras que en las áreas abiertas esto sucede después de las 00:30 y antes de las 6:00, también podemos observar que la abundancia de individuos capturados en las primeras cinco horas de muestro es más escasa en las áreas boscosas que en las áreas abierta (Figura 37 c y d). Para las áreas boscosas la distribución muestra un vector más fuerte que para las áreas abiertas, lo que se interpreta como una menor dispersión de los datos alrededor de la media (Tabla 25 y Figura 37 c y d).



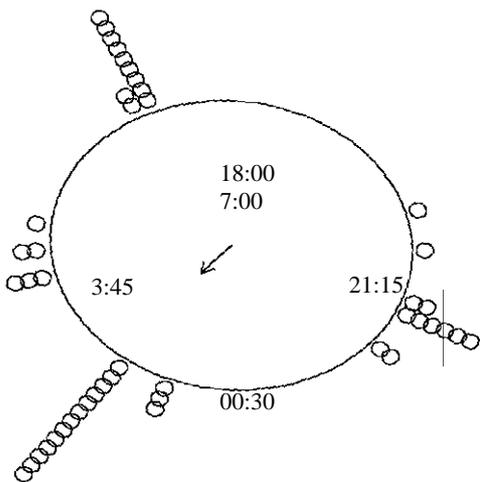
mean direction 47.8° : vector strength 0.323

a) Frugívoros SBA



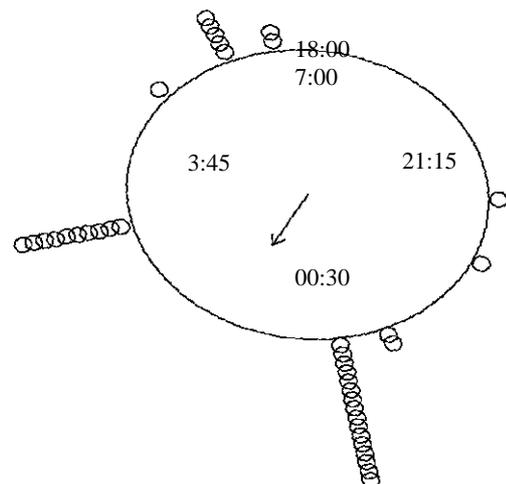
mean direction 73.7° : vector strength 0.199

b) Frugívoros SBB



mean direction 215.1° : vector strength 0.260

c) Frugívoros EA



mean direction 204.0° : vector strength 0.407

d) Frugívoros EB

Figura 37: Diagramas circulares con la distribución de los frugívoros capturados a lo largo de la noche en sitios abiertos y boscosos de Selva Baja y Encino. a) áreas abiertas de Encino, b) áreas Boscosas de Encino, c) áreas abiertas de Selva Baja y d) áreas boscosas de Selva Baja. Siguiendo las manecillas del reloj, empezando a las 18:00 horas y terminando a las 7:00 horas.

DISCUSIÓN

Aspectos generales.

Los resultados de este trabajo mostraron que la estructura y composición de los ensamblajes de murciélagos, responden de manera diferente entre sitios abiertos y boscosos dependiendo del tipo de vegetación y de la temporada en que se encuentren. Esto concuerda con lo planteado por Sax et al. (2005) en donde señalan que la perturbación antrópica puede causar diferentes respuestas sobre los mismos taxones, dependiendo de la disponibilidad de recursos que este genere. La falta de un agrupamiento entre sitios abiertos y boscosos que generalice la respuesta de los ensamblajes de murciélagos frente al disturbio, puede ser la razón por lo cual los patrones de las respuestas de los ensamblajes de murciélagos a las perturbaciones humanas han sido difíciles de proponer.

Esta discusión trae implícita el supuesto que la composición de los ensamblajes depende del recurso alimentario limitante, lo cual ha sido evidenciado por varios trabajos en murciélagos, donde la presencia, abundancia y periodos reproductivos de diferentes especies están relacionados con la disponibilidad de alimento (Fleming et al. 1972, Jones, 1972, Black 1974, Bonaccorso 1979 y McNab 1982).

La distintas composiciones de especies en los tres tipos de vegetación, pueden ser una respuesta no solamente a los recursos disponibles sino a las restricciones fisiológicas de las distintas especies (Soriano et al. 2002). Los procesos que controlan los patrones de abundancia entre tipos de vegetación también resultaron distintos, lo cual refleja valores de diversidad y equidad diferentes.

Adicionalmente, la temporada de lluvias trajo consigo un aumento en la riqueza y abundancia de las especies. Los resultados de éxito de captura concuerdan con el patrón obtenido para las abundancias en las dos temporadas, lo cual nos demuestra que el aumento en metros de red en la temporada de lluvias no es la causa del aumento de la abundancia. Lo que no lleva a suponer que la disponibilidad de agua en los diferentes hábitat aumenta la variedad y cantidad de recursos disponibles para los murciélagos.

Representatividad del muestreo.

De las 22 especies capturadas, cuatro (*Micronycteris schmidtorum*, *Uroderma bilobatum*, *Enchistenes hartii* y *Artibeus lituratus*) fueron reportes nuevos para la reserva y

18 se encontraban previamente reportadas (Rojas-Martínez y Valiente-Banuet 1996, López 2005) representando el 43.9% de los reportes. La representatividad del muestreo fue del 78%, lo que implica un 22% de incertidumbre frente a la composición del ensamblaje en las áreas muestreadas, y una probabilidad significativa de encontrar nuevas especies dado que las curvas no alcanzaron la asíntota (Soberón y Llorente 1993). El muestreo presenta un sesgo en alturas mayores a 6 metros y en murciélagos que no son fácilmente capturados en redes de niebla como el caso de los insectívoros (Voss y Emmons 1996). Sin embargo, las capturas con redes son propicias para Phyllostomidos que forrajean en el sotobosque (Kalko 1998), y está demostrado que las especies de la familia Phyllostomidae son indicadores de la calidad del hábitat (Fenton et al. 1992, Wilson et al. 1996), gracias a la diversidad en su ecología e historia natural (Fenton et al. 1992, Schulze et al. 2000).

Las especies dominantes en las diferentes áreas fueron *Artibeus jamaicensis*, *Dermanura azteca* y *Sturnira lilium*. Estos organismos pueden ser catalogados como generalistas, ya que presentan una amplia distribución continental, se encuentran en diversos tipos de hábitat, usan diferentes tipos de refugios y poseen una dieta muy variada (Handley 1976, Gardner 1977). No se encontraron diferencias en la abundancia relativa de estos organismos al comparar áreas abiertas y en áreas boscosas. Este resultado apoya la hipótesis planteada inicialmente en el presente estudio de que las especies generalistas serían dominantes de igual manera en los dos sitios (abiertos y boscosos).

Las especies raras de frugívoros y nectarívoros, *Choeronycteris mexicana*, *Leptonycteris curasoae*, *Choeroniscus godmani*, *Anoura geoffroyi*, *Uroderma bilobatum*, *Centurio senex* y *Enchisthenes hartii*, pueden ser catalogadas en su mayoría como especies especialistas, ya que se han reportado distribuciones limitadas, dietas restringidas o altos requerimientos estructurales en sus sitios de percha (Ramírez y López-Forment 1979, Snow et al. 1980, Tamisitt y Nagorsen 1982, Sánchez 1984, Arroyo-Cabrales et al. 1987, Baker y Clark 1987, Rojas-Martínez 1996, Arroyo-Cabrales y Owen 1997), así como algunas de ellas han sido reportadas en varios casos como especies vulnerables a la perturbación (Galindo-González 2004).

Los dos murciélagos insectívoros mejor representados en este estudio presentan una amplia distribución que va desde Norte América hasta el norte de Sur América (Anderson 1969 y Kurta y Baker 1990). La alta abundancia de *Macrotus waterhousii* puede ser debida a que este murciélago generalista captura sus presas sobre el suelo y

la vegetación y se encuentra en colonias con un alto número de individuos (Anderson 1969), lo cual lo hace más vulnerable a caer en las redes. El otro insectívoro que se destacó por su alta abundancia relativa fue *Eptesicus fuscus*, este organismo usa comúnmente estructuras humanas como refugio y para establecer sus colonias maternas, y su alimentación se puede catalogar como generalista (Kurta y Baker 1990). Este murciélago únicamente se encontró en la temporada de secas. Dada la dificultad de capturar murciélagos insectívoros con redes, la rareza de algunas de estas especies en el muestreo puede ser simplemente un artefacto de este hecho (Magurran 2004), por lo cual el catalogar especies insectívoras como raras en el presente trabajo debe ser tomado con cautela.

Dinámica temporal y espacial de los distintos conjuntos alimentarios.

Además de las diferentes tipos de vegetación y temporadas, se deben tener en cuenta las diferencias a nivel de conjunto alimentario, las cuales se evidenciaron al no mantenerse abundancias relativas similares a las diferentes alturas. Lo cual implica que existen preferencias particulares de los diferentes conjuntos hacia ciertas alturas, tal y como está demostrado para el neotrópico por Handley (1967), McNab (1971) Fleming, Hooper y Wilson (1972), Kalko y Handley Jr. (2001) que varían para los diferentes tipos de vegetación. Al no presentarse distribuciones uniformes a lo largo de la noche se evidencia la preferencia por parte de los diferentes conjuntos alimentarios para desarrollar sus actividades a distintas horas.

Es significativa una alta abundancia para los insectívoros entre las 18 y 21 horas, la cual se puede relacionar con el atardecer que representa un pico importante en la abundancia de insectos. Ninguno de los otros tres conjuntos alimentarios tuvo una moda significativa, esto puede ser una respuesta a un recurso alimentario más constante a lo largo de la noche que para los insectívoros, sin embargo también puede ser ocasionado por un muestreo más representativo de estos conjuntos.

La uniformidad en las distribuciones a lo largo de la noche de nectarívoros y hematófagos puede ser reflejo de menores abundancias que para los frugívoros, el cual es el conjunto alimentario más representativo del muestreo. Para los frugívoros en los distintos tipos de vegetación, se encontraron diferentes patrones de distribución a lo largo de la noche, teniendo una abundancia significativa en Encino alrededor de la 1:30am, mientras que para la Selva Baja fue alrededor de las 20 horas, lo cual es un reflejo de la diferencia en composición de especies frugívoras en estos dos tipos de

vegetación.

Comparación áreas abiertas y boscosas.

Ensamblaje de quirópteros en bosque y áreas abiertas de Selva Baja.

Los valores de riqueza no fueron significativamente mayores en áreas boscosas que en áreas abiertas, similar a lo encontrado por Estrada y Coates-Estrada (2002) entre mosaicos de cultivos y bosques continuos. Sin embargo la riqueza encontrada concuerda con la predicción, siendo mayor en áreas boscosas que en áreas abiertas, lo que nos hace suponer que los sitios boscosos resultan ser más heterogéneos ambientalmente ofreciendo mayor número de nichos y hospedando un mayor número de especies. La riqueza estimada sigue el mismo patrón, lo cual apoya los datos encontrados, con excepción de la temporada de secas en donde la riqueza estimada resulta ser mayor en áreas abiertas que en boscosas. Por el porcentaje de representatividad para esta área, que fue del 32%, vemos que faltó un mayor esfuerzo en el muestreo y que los resultados obtenidos deben ser discutidos teniendo en cuenta una alta incertidumbre.

De manera general el valor de abundancia mayor en áreas boscosas que en áreas abiertas (figura 5), se puede explicar a partir de los datos de la Selva Baja, donde sólo se encontraron 59 individuos para las áreas abiertas, contrastando con 104 encontrados en áreas boscosas. Lo cual supone que aparte de ser más diversos, los bosques también son más abundantes en recursos que las áreas abiertas.

La predicción de que existiría una mayor equidad y una menor dominancia en sitios boscosos que en sitios abiertos no es muy evidente, puesto que esta situación cambia con la temporada. Sin embargo si no consideramos el caso de los sitios abiertos en secas dado su bajo porcentaje de representabilidad, entonces podemos ver que los sitios boscosos presentaron valores de equitabilidad y de dominancia semejantes a los de los sitios abiertos, similar a lo encontrado por Pineda y colaboradores (2005) en donde la forma de las curvas de rango-abundancia no presentan diferencias entre sitios conservados y perturbados. Esta relación se corrobora, en el presente trabajo, con el índice de Shannon para el cual no existen diferencias estadísticas entre las dos áreas.

Los resultados de las probabilidades de ajuste a los modelos de abundancia, mostraron que los datos no se ajustan a un único modelo, lo cual nos sugiere que no es

sólo un proceso lo que está causando la diferencia en abundancias de las especies, y que no podemos ver los ensamblajes de especies como algo estático con una distribución única, sino que mas bien son entidades dinámicas que involucran diferentes procesos que además cambian bajo distintas condiciones ambientales.

Bajo los resultados obtenidos parece ser que los ensamblajes en la selva baja no presentan diferencias significativas para las distintas áreas en términos de ajustes a modelos, y son los que se restringen mejor a un grupo de modelos, formando distribuciones que se ajustan a modelos de Serie logarítmica o Log normales. El modelo de la distribución Log normal se ajusta a patrones que se establecen porque existe un gran número de factores o procesos que gobiernan esa comunidad ecológica, lo cual causa que toda esta variabilidad de los múltiples procesos existentes se distribuya normalmente y esto se vea reflejado en la distribución de las especies (Magurran 2004). De manera similar pero con un significado de repartición de recursos, unos datos se ajustarán al modelo de Log normal cuando las numerosas especies de diferentes taxas se repartan el recurso disponible independientemente de su disponibilidad, y donde la abundancia de cada especie esta directamente relacionada con la proporción repartida del recurso (Pielou 1975). Este modelo implica una alta equidad en la comunidad (Magurran 2004). La distribución de Serie logarítmica puede ajustarse a los datos si estos no son suficientes para obtener una distribución normal, y puede ser reflejo de un muestreo incompleto, pero también una distribución Serie logarítmica puede ocurrir cuando las especies llegan a ocupar un hábitat a intervalos azarosos de tiempo y ocupan fracciones del nicho que queda restante (Magurran 2004). El modelo de Serie logarítmica supone que la muestra proviene de una comunidad con riqueza infinita (dado sus características matemáticas) (Pielou 1975) o que una comunidad no esta aislada de la metacomunidad (Magurran 2005)

El ensamblaje de los sitios abiertos en secas de Selva Baja parece ser la excepción a este patrón, ajustándose de mejor manera a un modelo de serie geométrica, sin embargo como ya lo hemos dicho su baja representatividad le resta significado a este grupo de datos. Los resultados mostraron que el grupo de áreas de Selva Baja son muy similares entre sí. Sus mayores similitudes se dieron entre los sitios boscosos de ambas temporadas, evidenciando que la respuesta de los ensamblajes esta más relacionada con el sitio (abierto o boscoso) que con la temporalidad.

Composición de especies.

La especie dominante en Selva Baja fue *Artibeus jamaicensis*, siendo destacable que durante la temporada de lluvias la especie *Artibeus intermedius* se encuentra en este tipo de vegetación con abundancias altas que no se tenían en temporada de secas. Quizás una mayor cantidad de recursos disponibles en lluvias hace que estas dos especies se encuentren juntas exclusivamente en esta temporada y que dada una alta competencia *Artibeus intermedius* se trasladen a otros lugares en la temporada de secas. Se debe tener en cuenta que la disponibilidad de alimento es un factor más importante que las interacciones competitivas, cuando de organizar los ensamblajes de murciélagos se trata (Findley 1993).

La habilidad de este género de volar grandes distancias, además de sus amplias dietas, puede ser una razón más por la cual se adapten fácilmente y sean capaces de explotar los sitios fuertemente perturbados (Gorresen y Willig 2004).

Las especies que se encontraron exclusivamente en áreas ya sean boscosas o abiertas de los diferentes tipos de vegetación corresponden a especies de baja abundancia, es decir menos de 10 individuos en la totalidad del muestreo, por lo cual pueden ser catalogadas como raras dentro del presente trabajo, patrón también encontrado por Pineda y colaboradores (2005). Encontrar especies raras en sitios abiertos pueden ser evidencia de que usan estas áreas como zonas de paso y que son sólo especies transitorias en la matriz, no se piensa que hacen uso de esta ya que para la mayoría de estas especies los requerimientos de estructuración vertical para sitios de percha y dieta son muy específicos y la áreas abiertas rara vez cuentan con ellos.

Por lo tanto, se sugiere que las especies *Choeroniscus godmani*, *Rhogeessa gracilis*, *Leptonictus curosa*, *Centurio senex*, y *Enchisthenes hartii* son especies transitorias de áreas abiertas en Selva Baja. La presencia de varias especies transitorias puede indicar una falta de estabilidad en la comunidad, lo que quiere decir que se tiene una comunidad abierta influenciada por especies ocasionales que se encuentra lejana a la saturación (Moreno y Halffter 2000) lo que puede explicar que los modelos se ajusten a distribuciones log normal y series logarítmicas donde los procesos que rigen las comunidades son azarosos.

Artibeus lituratus, aunque se encontró un único individuo, ha sido encontrado en otros estudios con altas abundancias en sitios fuertemente perturbados (Sánchez-Hernández 2001, Gorresen y Willig 2004) y su baja abundancia puede ser dada por que se alimenta preferiblemente de frutos que se encuentran en el dosel (Handley et al. 1991), lo que no lo hace susceptible a caer en las redes.

Otras especie de mayor abundancia que puede ser una especie transitoria de matriz en Selva Baja es *Macrotus waterhousii*, para la cual hay una reducción evidente en su posición jerárquica en las áreas abiertas, reflejando una menor tasa de captura que se puede deber a que no usa las áreas abiertas para forrajear, sino como sitio de paso donde vuela a una mayor altura y es difícil de capturar.

Las especies raras que se encontraron únicamente en sitios boscosos pueden no hacer uso de la matriz y preferir sitios con mayor complejidad estructural donde puedan encontrar los recursos necesarios para reproducirse y sobrevivir, tal como en el caso de *Choeronycteris mexicana* y *Uroderma bilobatum*. Sin embargo, *Pteronotus parnellii* es un insectívoro de requerimientos generalistas (Fleming et al. 1972) que se ha encontrado de forma abundante en sitios perturbados (Estrada y Coates-Estrada 2001), por lo que su única captura en sitios boscosos se puede deber al sesgo del muestreo.

En cuanto a especies comunes sorprende el haber encontrado a *Desmodus rotundus* durante la temporada de secas únicamente en sitios boscosos de selva baja, pues este animal se encuentra comunmente en sitios fuertemente perturbados ya que sus presas son especies domesticadas, sin embargo, recordemos que la representatividad de las áreas abiertas en esta temporada es baja, lo cual pudo causar que no se capturaran individuos de esta especie.

Conjuntos alimentarios.

Los murciélagos frugívoros fueron más abundantes en temporada de lluvias, no mostrando preferencia por sitios abiertos a boscosos durante este temporada, pero sí fueron más abundantes en sitios boscosos en temporada de secas, lo cual podría estar relacionado con la escasez de agua en los sitios abiertos que ofrecen menos alimento y que obliga a los murciélagos frugívoros a permanecer preferiblemente en sitios boscosos.

Los nectarívoros no presentan diferencias entre sitios ni temporadas, lo cual puede ser explicado ya que las selvas bajas caducifolias son uno de los ecosistemas que más recursos alimentarios ofrecen a este conjunto (Rojas-Martinez 1996), y porque los meses muestreados representan el inicio de la época seca que coincide con el pico de floración de muchas plantas con síndromes de polinización quiropterofílicas (Stoner et al. 2003). Los patrones en abundancias de frugívoros y nectarívoros corresponden con aquellos encontrados por Stones (2005) en el bosque tropical seco de Chamela.

El conjunto de los insectívoros, aunque mal representado por el sesgo del

muestreo, mostró una mayor abundancia en sitios boscosos. Una posible explicación a esto es que usen la matriz como sitio de paso y no de forrajeo, o que la usen como sitio de forrajeo pero a grandes alturas, lo que hace difícil su captura en sitios abiertos.

Estructura vertical.

Se encontraron diferencias entre los valores de diversidad, riqueza y abundancia a las diferentes alturas entre sitios abiertos y boscosos. Dada la alta similitud en composición de los ensamblajes de áreas abiertas y boscosas, la diferencia en los parámetros puede ser una evidencia del uso diferenciado que las especies dan a las dos áreas. Mientras que en los sitios boscosos la abundancia se reparte en las tres alturas (30% en redes bajas, 44% en redes medias y 25% en redes altas), en los sitios abiertos la mayor abundancia se encuentra en redes bajas (82% de los individuos) y no se tienen capturas en redes altas. Lo que sugiere que el ensamblaje de murciélagos capturados hace un uso más equitativo de todo el gradiente altitudinal en sitios boscosos mientras que en sitios abiertos estos se concentran en los estratos más bajos. Los valores de riqueza y diversidad corroboran estos resultados, existiendo un mayor número de especies en redes medias y altas de sitios boscosos que en sitios abiertos.

Viendo los resultados por conjunto alimentario podemos ver que fueron los frugívoros y los insectívoros los que cambiaron su disposición en el gradiente altitudinal, ya que nectarívoros y hematófagos mantienen sus posiciones en sitios abiertos y boscosos, mientras que los frugívoros e insectívoros se desplazan en estratos altos en sitios boscosos y no en sitios abiertos.

La relación entre abundancias de los distintos conjuntos alimentarios y la altura a las que se encuentran fue estadísticamente significativa únicamente para los sitios boscosos de selva baja, lo que puede estar sucediendo es que en este tipo de vegetación donde la altura del estrato arbóreo se encuentra entre los 8 y 12 metros, su gradiente altitudinal está siendo más representado por los 6 metros muestreados que en los otros tipos de vegetación donde la altura del estrato arbóreo es de hasta 30 metros.

El no encontrar relaciones significativas entre la altura y los conjuntos alimentarios en áreas abiertas puede ser una evidencia de que en estos sitios no exista una estratificación altitudinal en base al conjunto.

Picos de actividad.

Para las distribuciones de abundancia a lo largo de la noche se encontraron diferencias significativas entre sitios abiertos y boscosos, lo cual refuerza el supuesto de

que los ensamblajes de murciélagos hacen uso de la matriz y de los bosques de manera diferente. Las medias de abundancia en áreas abiertas y boscosas son significativas y son muy similares entre si, presentándose entre las 20 y 22 horas, donde se tiene una alta abundancia de individuos y una alta riqueza. Sin embargo para las áreas boscosas se tienen tres picos de diversidad importantes que no están presentes en áreas abiertas, y que junto con la reducción gradual de la riqueza y de la abundancia en áreas boscosas nos sugieren que estas áreas son usadas de manera más constante a lo largo de la noche, mientras que en las áreas abiertas los picos de actividad están bien delimitados y durante el resto del tiempo la abundancia y riqueza son bajas, teniendo las áreas abiertas un uso más restringido a lo largo de la noche.

Esta diferencia entre sitios abiertos y boscosos también se ve reflejada en las distribuciones de los frugívoros, que presentan una abundancia más constante en sitios boscosos. Los picos de abundancias con excepción del entre 6 y 7 horas son diferentes, presentándose en áreas abiertas sólo un pico de abundancia al rededor de las 2:15 horas, mientras que en sitios boscosos los picos de abundancia son más numerosos a lo largo de la noche. Estos resultados concuerdan con los resultados de riqueza y diversidad en un uso diferenciado entre las dos áreas, dado quizás por una mayor variabilidad de actividades en sitios boscosos.

Ensamblaje de murciélagos en sitios abiertos y boscosos de Encino.

La riqueza encontrada y estimada en Encino concuerda con la predicción, siendo mayor en áreas boscosas que en áreas abiertas, similar a lo encontrado por Sánchez-Hernández y colaboradores (2001), lo que nos hace suponer que los sitios boscosos resultan ser más heterogéneos ambientalmente ofreciendo mayor número de nichos y hospedando un mayor número de especies. Esta relación de mayor diversidad de murciélagos en sitios con mayor diversidad vegetal ha sido evidenciada en numerosos trabajos (Francis 1990, Fenton et al. 1992, Zubaid 1993, Sánchez-Hernández y Romero 1995).

Sin embargo, los patrones de riqueza no concuerdan con los de abundancia. Esto puede ser debido a que en áreas abiertas, donde hay menor riqueza, se encontró mayor abundancia de las especies generalistas; esto puede ser reflejo de que en áreas abiertas haya menor disponibilidad de recursos pero más abundancia de aquellos consumidos por especies generalistas en comparación con sitios boscosos. Niveles moderados de perturbación incrementan la diversidad espacial, y aumentan la

cantidad de plantas de sucesión que mantienen frutos durante largos periodos de tiempo (Frankie et al. 1974) por lo cual un disturbio moderado puede aumentar la disponibilidad de alimento para murciélagos frugívoros que se alimenten de ellos, tales como *Sturnira ludovici* (Dinerstein 1986).

Los sitios que alcanzaron una mayor riqueza con un menor número de individuos, tuvieron valores altos en los índices de equidad y presentaron una menor abundancia relativa de la especie dominante. De esta manera los sitios boscosos de encino fueron más equitativos y menos dominantes que las áreas abiertas, y en la temporada de lluvias los sitios boscosos son significativamente más diversos que los sitios abiertos, lo cual concuerda con lo encontrado por Cosson y colaboradores (1999), Fenton y colaboradores (1992), Medellín y colaboradores (2000) y Gorresen y Willig (2004), donde la diversidad es mayor en sitios conservados con respecto a sitios perturbados (fragmentos de hábitat conservados).

Para los datos de encino las probabilidades de ajustarse a modelos varían dependiendo del área. Las probabilidades de log normales y serie logarítmica fueron bajas, con excepción de los sitios boscosos en temporada de lluvias donde la probabilidad para log normal y log truncada es del 60%. En la mayoría de los casos se obtuvo una alta probabilidad para el modelo de Serie Geométrica, el cual ocurre cuando las especies llegan a ocupar un hábitat a intervalos regulares de tiempo, no azarosos, y ocupan fracciones del nicho que queda restante, por lo que la distribución produce una más alta dominancia que en la distribución de Serie logarítmica (Magurran 2004). El modelo de serie geométrica, que según Pielou se debe llamar "niche preemption model" asume que los miembros de la especie más abundante constituyen una proporción muy grande de la comunidad, y que el grado de dominancia de esta especie es más pronunciado que en cualquier otro modelo (Pielou 1975). Esta distribución es típica de comunidades con una alta dominancia y usualmente se encuentra en ambientes con pocos recursos, o en aquellos que han sufrido recientemente una catástrofe ambiental, o han sido colonizados hace poco tiempo (Griller 1984).

Las áreas abiertas, también se ajustan de manera importante a un modelo de vara rota el cual supone que las especies se reparten el espacio y los recursos de manera aleatoria y simultánea, de esta manera los recursos son repartidos más o menos de igual manera entre las especies, o se puede suponer también que las especies están siendo igualmente competitivas. Es el modelo de distribución más equitativo que se

puede observar en una comunidad (Magurran 2004). Se cree que los datos que se ajustan adecuadamente a este modelo provienen de pocas especies que constituyen la comunidad y que además están taxonómicamente muy relacionadas, así como el área de donde provienen es pequeña y muy homogénea. La forma de la curva de abundancia de la vara rota corresponde a una curva exponencial negativa y es de esta manera como se calculan los valores esperados para ajustar el modelo a los datos. Por lo tanto matemáticamente se puede decir que las abundancias de las especies en una comunidad son proporcionales a variables independientes que se distribuyen idénticamente de manera exponencial negativa (Pielou 1975).

Bajo los resultados de las probabilidades de ajustes a modelos, las áreas boscosas se ajustaron un tanto más consistentemente a modelos menos equitativos que las áreas abiertas, lo cual no concuerda con el resultado obtenido con los índices de equidad. Por lo cual se buscó la manera de relacionar los valores de probabilidad con los valores de los índices.

Las correlaciones fueron positivas y significativas para la relación entre los valores de probabilidad de ajuste a la serie geométrica y el valor de los índices de equidad, y queda claro que al aumentar el valor del índice de equidad aumenta también la probabilidad de que los datos se ajusten al modelo menos equitativo disponible, lo cual es sorprendente y pensamos se debe a que una alta probabilidad para la distribución de serie geométrica está relacionado con la pendiente de las curvas, esto queda más claro al observar la curva de LLE en la figura 11, donde hay una baja proporción en la reducción de abundancia de las especies pero también hay una alta pendiente a lo largo de la curva, y se tienen valores de probabilidad de 0.9 para la serie geométrica. Partiendo de esta correlación asumimos que los valores altos de ajuste a modelos de serie geométrica para las diferentes áreas son una artimaña de la pendiente de las curvas y no de un significado biológico de alta dominancia.

Las áreas de encino y pino en la temporada de lluvias fueron más similares que las áreas de encino en lluvias y secas. Para el encino la diferenciación más grande entre áreas es dada por la temporalidad y no por si las áreas son boscosas o abiertas.

Composición de especies.

La especie dominante en este tipo de vegetación es *Dermanura azteca*, especialmente en temporada de secas, ya que en lluvias la abundancia de *Sturnira ludovici* aumenta significativamente y se registra con alta abundancia la especie

Sturnira lilium que no se había capturado en secas. Una mayor cantidad de recursos disponibles en lluvias puede explicar que en esta temporada estén presentes las tres especies con altas abundancias. Y que dados factores de competencia por escasez de recursos *Sturnira ludovici* y *Sturnira lilium* migren a otros lugares en la temporada de secas.

Leptonycteris currosae fue la única especie de baja abundancia que se encontró en sitios abiertos, pudiendo ser una especie transitoria de la matriz. Para *Micronycteris schmidtorum*, *Lasiurus cinereus* y *Lasiurus* sp. se encontró únicamente un individuo en sitios boscosos, pudiendo preferir sitios con baja perturbación antrópica, mas aún si se tiene en cuenta que *Lasiurus cinereus* es catalogado como un murciélago especialista ya que se alimenta de pocos ordenes de insectos (Shump y Shump 1982), el genero *Lasiurus* utilizan sitios de percha que se encuentran en la vegetación del dosel, perchándose en pequeños grupos e incluso de manera individual (Constantine 1996), por lo que se puede pensar que requieren una estructuración arbórea compleja, así como también son forrajeadores en pequeños espacios abiertos de bosque y sobre el dosel (Findley 1993), además el género *Micronycteris* es catalogado como forrajeador de insectos en la vegetación (Findley 1993), que de usar sitios abiertos sería susceptible a caer en las redes. Sin embargo dado que sólo se encontraron una vez, que son insectívoros y que pueden usar la matriz como sitios de forrajeo a grandes alturas, cualquier inferencia puede ser equívoca.

Se encontró un único individuos de *Artibeus jamaicensis* durante la temporada de secas en áreas boscosas de encino, pudiendo ser reflejo de los pocos recursos que las áreas abiertas y boscosas de este tipo de vegetación le ofrecen en esta temporada, o de una competencia con otras especies de frugívoros dominantes en estas áreas. El hecho de encontrar un único individuo de la especie más abundante en el muestreo puede sugerir que esta especie tenga poblaciones estables en el paisaje pero que sea una especie transitoria o vagante en este tipo de vegetación (Gaston 1996).

Conjuntos alimentarios.

Los nectarívoros se encontraron en el Encino únicamente en temporada de lluvias, lo cual puede reflejar una correlación con la estacionalidad en la disponibilidad de alimento. Los insectívoros en encino sólo se capturaron en temporada de secas, quizás porque en esa temporada el recurso alimentario es menor y los obliga a forrajear a menores alturas siendo mas vulnerables a caer en las redes durante esta temporada, o

su ausencia puede ser causa de migraciones que se presentan en algunas de las especies capturadas (Findley y Jones 1964).

Estructuración vertical.

Para los sitios de encino no se evidenció una diferencia significativa en los valores de abundancia, riqueza y diversidad entre sitios abiertos y boscosos, suponiendo que las especies presentes usan el gradiente altitudinal de manera semejante entre sitios abiertos y boscosos, sin embargo vale la pena resaltar el aumento en la diversidad debido a un mayor número de especies en el estrato bajo de los sitios boscosos con respecto a los sitios abiertos. Este aumento en la riqueza puede ser asignado a la presencia de nectarívoros e insectívoros que no se capturaron en estratos bajos en áreas abiertas.

Picos de actividad.

La diversidad de los sitios abiertos es más constante a lo largo de la noche que en los sitios boscosos donde se presenta un pico entre las 2 y 4 horas. Este pico de diversidad entre las 2 y 4 horas se debe a un aumento en la riqueza en sitios boscosos que no se tiene en sitios abiertos a esas horas. Los picos de abundancia y riqueza no son semejantes entre sí como sí lo es en la selva baja, lo cual ocasiona que la diversidad sea más o menos constante a lo largo de la noche. No se evidencia que los murciélagos usen de manera más restringida las áreas abiertas que las boscosas, lo cual es consistente con que el uso que se le da a la matriz depende del tipo de recursos que ofrecen (Sax et al. 2005), en el caso del tipo de vegetación de encino, quizás esto refleje que los recursos ofrecidos por la matriz, para las especies capturadas, son semejantes a los recursos ofrecidos por los sitios boscosos.

Las distribuciones de abundancias a lo largo de la noche se pueden interpretar a la luz de las distribuciones de los frugívoros en las dos áreas, presentándose en los sitios abiertos más activos en la primera mitad de la noche que en los sitios boscosos, y con excepción de las 6 y 7 horas los picos de abundancia no suceden a las mismas horas. El hecho de que las dos áreas fueron frecuentemente visitadas por frugívoros a diferentes horas puede ser reflejo de su conocido movimiento de forrajeo por parches, descrito por Fleming (1982).

Ensamblaje de murciélagos en sitios abiertos y boscosos de Pino.

Para el tipo de vegetación de Pino, contrariamente a lo predicho, la riqueza y la abundancia fueron mayor en áreas abiertas que en boscosas. Lo que sería reflejo de una mayor diversidad y abundancia de recursos, disponibles para las especies capturadas, en áreas abiertas que en boscosas para la temporada de secas. Lo cual suponemos se debe a que esta localidad es la única que cuenta con capacidad de riego en la temporada de secas, permitiendo el establecimiento de cultivos y frutales.

Para los ensamblajes de pino las probabilidades de ajuste a serie geométrica fueron también importantes, sobretodo en las áreas boscosas donde es el único modelo que se ajusta. Las áreas abiertas se ajustan también a modelos log normal y serie logarítmica. Lo cual se interpreta como una fuerte distinción en los procesos que determinan la abundancia en los dos tipos de áreas. Las áreas boscosa tienen un valor de equidad mayor que las áreas abiertas, siendo la proporción de la especie más abundante menor en áreas boscosas que abiertas, lo cual concuerda con lo encontrado por Medellín y colaboradores (2000) y Pérez-Torres y Ahumada (2004), donde los bosques continuos y conservados mostraron una reducción de la abundancia proporcional de la especie dominante. Sin embargo las áreas abiertas tienen valores de diversidad más altos siendo estos estadísticamente significativos, lo cual nos muestra que un ensamblaje más diverso no es necesariamente un ensamblaje más equitativo.

Las áreas boscosas de pino fueron las que menores porcentajes de similitud obtuvieron entre si, quedando claro que es el tipo de vegetación de pino donde se ve una mayor diferencia entre sitios fuertemente perturbados y sitios conservados.

Composición de especies.

Se encontró un cambio importante en la composición de especies abundantes entre sitios abiertos y boscosos. La presencia exclusiva de tres especies de frugívoros comunes (*Sturnira ludovici*, *Artibeus jamaicensis* y *Dermanura azteca*) en sitios abiertos de pino, puede ser una buena evidencia de que estos murciélagos están encontrando mayor disponibilidad de recursos durante la temporada de secas en los sitios abiertos.

Uroderma bilobatum fue encontrado exclusivamente en áreas boscosas lo cual refuerza la suposición que debido a sus requerimientos específicos de sitios de percha evita las áreas perturbadas.

Conjuntos alimentarios.

Los murciélagos frugívoros prefieren sitios abiertos durante la temporada de secas, así como los nectarívoros se encontraron únicamente en sitios abiertos, lo cual puede ser contundente con la disponibilidad de alimento en estas áreas. El conjunto de los insectívoros presenta mayor abundancia en sitios boscosos, una posible explicación a esto es que usen la matriz como sitio de paso y no de forrajeo, repitiendo el caso de *Macrotus waterhousii* en Selva Baja, y apoyándonos en que el género *Eptesicus* es catalogado como forrajeador de espacios abiertos y dosel dentro de los bosques (Findley 1993).

Estructuración vertical.

Diferencias entre los valores de diversidad, riqueza y abundancia a las diferentes alturas entre sitios abiertos y boscosos de pino. Dada la baja similaridad en la composición de los ensamblajes de pino entre áreas abiertas y boscosas puede pensarse que las diferencias en los valores encontrados a las diferentes alturas son respuesta a ese cambio en la composición de especies.

Picos de actividad.

Pese a que los dos ensamblajes de pino resultaron ser muy diferentes en composición, fueron similares en cuanto a sus distribuciones a lo largo de la noche, esto sucede porque las dos distribuciones son uniformes y carecen de una media representativa, lo cual puede ser ocasionado por un bajo número de datos.

Implicaciones de Conservación.

La menor riqueza de especies encontrada en sitios abiertos de selva baja y encino demuestra que la alteración antrópica genera una simplificación en la composición de los ensamblajes de murciélagos, cambiando los niveles de equidad y patrones de dominancia, lo cual ocasiona alteraciones en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas.

El hecho de encontrar una alta diversidad y riqueza en sitios abiertos puede sugerir que los ensamblajes de murciélagos no se muevan regularmente a través de corredores en el paisaje (Hobbs 1992, Law et al. 1999), y que usen activamente las áreas abiertas como matrices por donde transitan de un lugar a otro. Esta alta movilidad de los murciélagos a través de áreas perturbadas que se encuentran rodeadas por vegetación conservada es bien conocida (Bernard y Fenton 2003) y es reconocida en la

importancia que juegan los murciélagos como dispersores de semillas. Especialmente ha sido demostrado que los murciélagos *Artibeus jamaicensis*, *Strunira lilium* y *Dermanura azteca* (Galindo-González et al. 2000) son importante dispersores de semillas de especies pioneras y primarias en sitios abiertos, consecuentemente pueden promover la recuperación de la vegetación en áreas perturbadas (Medellín y Gaona 1999)

Aunque especies como *Artibeus intermedius* y *Sturnira lilium* parecen adaptarse bien a ambientes modificados por el hombre gracias a sus dietas flexibles, esta flexibilidad no ocurre de la misma manera para encontrar sitios de percha y refugio, por lo que estas especies se ven perjudicadas por la pérdida del hábitat debido a sus requerimientos de percha (Evelyn y Stiles 2003). Los esfuerzos de conservación no deben ser enfocados hacia especies raras o a sitios con alta riqueza, sino mas bien en una combinación de hábitat y en un grupo de especies que contengan diferentes conjuntos alimentarios, lo cual representará la variabilidad en los diferentes ensamblajes locales, tal como lo han propuesto Chase y colaboradores (2000) y Lindenmayer y colaboradores (2002).

La combinación de varios tipos de vegetación en planes de conservación es especialmente importante en sitios como el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, donde la diferencia en composición de los ensamblajes en gradientes altitudinales es prueba de un recambio de especies a diferentes alturas y coincide con patrones de una alta diversidad beta (Briones-Salas et al. 2005).

Este estudio resalta la importancia de involucrar la matriz y las especies que hacen uso de esta en planes de conservación, así como profundizar la investigación de la respuesta de los ensamblajes a los diferentes tipos de matrices, que dependiendo del uso del suelo y de la disponibilidad de agua en la temporada de secas, pueden cambiar la oferta de recursos para diferentes especies, tal como ha sido demostrado por Eric y Priya (2003). Los murciélagos han sido propuestos como buenos indicadores de la calidad del hábitat y los sitios conservados se han asociado valores altos de diversidad, riqueza y una baja dominancia (Medellín et al. 2000, Fenton et al. 1992, Wilson et al. 1996). Sin embargo, la discrepancia en los resultados obtenidos para algunos tipos de vegetación puede ser debido a que las investigaciones de murciélagos en áreas perturbadas se han concentrado en selvas húmedas tropicales, resaltando la importancia de una mayor investigación en este campo en otros ecosistemas tropicales.

CONCLUSIONES

Al comparar la riqueza observada con la estimada, el porcentaje de representatividad del muestreo fue alto. Sin embargo, existe un grado de incertidumbre que podría ser reducido aumentando el esfuerzo de muestreo para tener más contundencia en los patrones descritos.

La estructura y composición de los ensamblajes de quirópteros en áreas abiertas y boscosas varió con el tipo de vegetación y la temporada del muestreo. Esto puede ser debido a la fluctuación en la cantidad de recursos disponibles durante temporadas secas y de lluvias, y a las limitaciones ecofisiológicas de algunas especies para ocupar hábitat en zonas altas.

Se encontró una mayor riqueza y abundancia de quirópteros en áreas boscosas de Selva Baja y Encino, y en áreas abiertas circundantes al Pino. La riqueza y abundancia aumentaron en Selva Baja y Encino durante la temporada de lluvias.

Los murciélagos más abundantes en áreas boscosas y abiertas fueron catalogados como especies generalistas y cambiaron dependiendo del tipo de vegetación, de la siguiente manera: *Artibeus jamaicensis* en Selva Baja, *Dermanura azteca* y *Strunira ludovici* en Encino y *Sturnira lilium* en Pino. Adicionalmente en la temporada de lluvias es evidente el aumento en la abundancia de *Artibeus intermedius* en Selva Baja y *Sturnira lilium* en Encino.

Las áreas boscosas de Encino y Pino fueron más equitativas, mientras que en Selva Baja no hubo diferencias entre áreas abiertas y boscosas. La equitabilidad fue mayor en Selva Baja y en Encino durante la temporada de lluvias.

Los datos de ajuste a los modelos de abundancia muestran que una misma curva se ajusta a diferentes modelos. Esto puede ser debido a la alta complejidad generada en relación entre la repartición de recursos y los procesos que determinan la abundancia en los ensamblajes de murciélagos en el trópico.

La estructuración vertical del ensamblaje de quirópteros mostró una relación significativa con el conjunto alimentario en áreas boscosas de Selva Baja, la ausencia de esta relación en áreas abiertas puede ser una evidencia de una carencia de estructuración vertical en estas áreas. La proporción de individuos capturados y los valores de riqueza encontrados en áreas abiertas y boscosas a lo largo de las diferentes alturas de red, sugiere que los murciélagos hacen una distinción en el espacio vertical entre las dos áreas.

Los patrones de distribución de abundancia a lo largo de la noche, fueron

diferentes entre los distintos conjuntos alimentarios, siendo las diferencias entre insectívoros y frugívoros altamente significativas. Para los frugívoros estas diferencias se atenúan al comparar áreas abiertas y boscosas, sugiriendo que para la selva Baja los sitios boscosos son usados mas activamente que los abiertos, y pudiendo ser una evidencia en del patrón de forrajeo entre áreas abiertas y boscosas de Encino.

El presente trabajo propone que los murciélagos hacen un uso activo de los sitios abiertos, y resalta la importancia de profundizar en los trabajos de investigación acerca del uso que este grupo taxonómico da a los sitios perturbados, con el fin de integrarlos en los planes de conservación.

Los cambios encontrados en las áreas abiertas y boscosas muestran el efecto de la perturbación antrópica sobre los ensamblajes de murciélagos, que pueden llegar a ocasionar alteraciones en el funcionamiento de los ecosistemas, lo que implica la importancia de conservar la mayor cantidad de áreas boscosas posibles para mantener el equilibrio natural de los mismos.

El capturar especies reportadas como vulnerables, endémicas o con algún tipo de protección especial en la NOM-059-Ecol-2002, así como el cambio en la composición y respuesta de los ensamblajes en los diferentes tipos de vegetación, señala la importancia de la Reserva de la Biosfera Tehuacan-Cuicatlán en la conservación de la quiróptero fauna mexicana.

La discrepancia en los resultados con algunos trabajos realizados acerca del efecto de la deforestación en ensamblajes de murciélagos, recalca la necesidad de aumentar la investigación de los efectos de la perturbación humana en ecosistemas tropicales diferentes a las selvas húmedas.

Anexo 1

Abundancia de individuos capturados por especies en áreas abiertas y boscosas de los tres tipos de vegetación en temporada de secas.

SECAS	Selva Baja		Encino		Pino		Total
	Abierto	Boscoso	Abierto	Boscoso	Abierto	Boscoso	
<i>Macrotus waterhausii</i>	1	6				2	9
<i>Desmodus rotundus</i>		5	1				6
<i>Pteronotus parnellii</i>		1					1
<i>Artibeus jamaicensis</i>	4	25		1	2		32
<i>Choeronycteris mexicana</i>		2					2
<i>Uroderma bilobatum</i>		1				1	2
<i>Sturnira ludovisi</i>	1	4	1	2	3		11
<i>Leptonycteris curasoae</i>	1	1			1		3
<i>Choeroniscus godmani</i>	1						1
<i>Rhogeessa gracilis</i>	1						1
<i>Dermanura azteca</i>			5	5	2		12
<i>Lasiurus cinereus</i>				1			1
<i>Lasiurus sp.</i>				1			1
<i>Eptesicus fuscus</i>			3			3	6
<i>Sturnira lilium</i>					7	3	10
<i>Idionycteris phyllotis</i>					1		1
<i>Anoura geoffroyi</i>					2		2
Total	9	45	10	10	18	9	101

Anexo 2

Abundancia de individuos capturados por especies en áreas abiertas y boscosas de los dos tipos de vegetación en temporada de lluvias.

LLUVIAS	Selva Baja		Encino		Total
	Abierto	Boscoso	Abierto	Boscoso	
<i>Anoura geoffroyi</i>				1	1
<i>Centurio senex</i>	1				1
<i>Artibeus lituratus</i>	1				1
<i>Micronycteris schmidtorum</i>		1			1
<i>Uroderma bilobatum</i>		1			1
<i>Enchisthenes hartii</i>	1			1	2
<i>Pteronotus parnellii</i>		2			2
<i>Choeronycteris mexicana</i>		1			1
<i>Leptonycteris curasoae</i>		1	1		2
<i>Choeroniscus godmani</i>	2			2	4
<i>Macrotus waterhousii</i>	1	6			7
<i>Sturnira lilium</i>			8	7	15
<i>Desmodus rotundus</i>	2	3	2	4	11
<i>Artibeus intermedius</i>	8	5	2	2	17
<i>Dermanura azteca</i>			10	8	18
<i>Sturnira ludovisi</i>	4	4	12	8	28
<i>Artibeus jamaicensis</i>	30	35	6	4	75
Total	50	59	41	37	187

Anexo 3

Proporcion de las diferentes especies capturadas para los tipos de vegetacion en la temporada de secas. SSBA (Secas Selva Baja Abierto), SSBB (Secas Selva Baja Boscoso), SEA (Secas Encino Abierto), SEB (Secas Encino Boscoso), SPA (Secas Pino Abierto) y SPB (Secas Pino Boscoso).

Rango de especie	SSBB	SSBA	SEA	SEB	SPA	SPB
1	0.56	0.44	0.50	0.50	0.39	0.33
2	0.13	0.11	0.30	0.20	0.17	0.33
3	0.11	0.11	0.10	0.10	0.11	0.22
4	0.09	0.11	0.10	0.10	0.11	0.11
5	0.04	0.11		0.10	0.11	
6	0.02	0.11			0.06	
7	0.02				0.06	
8	0.02					

Anexo 4

Proporcion de las diferentes especies para los tipos de vegetacion en la temporada de lluvias. LLSBA (Lluvias Selva Baja Abierto), LLSBB (Lluvias Selva Baja Boscoso), LLEA (Lluvias Encino Abierto) y LLEB (Lluvias Encino Boscoso).

Rango de especie	LLSBA	LLSBB	LLEA	LLEB
1	0.60	0.59	0.29	0.22
2	0.16	0.10	0.24	0.22
3	0.08	0.08	0.20	0.19
4	0.04	0.07	0.15	0.11
5	0.04	0.05	0.05	0.11
6	0.02	0.03	0.05	0.05
7	0.02	0.02	0.02	0.05
8	0.02	0.02		0.03
9	0.02	0.02		0.03
10		0.02		

BIBLIOGRAFÍA

- Aguilera, N., T. M. Dow, y R. Hernández. 1962. Suelos, problema básico en silvicultura, *En: Seminario y viaje de estudio de coníferas latinoamericanas*. Ins. Nac. Inves. Forest. Publ. Esp. 1. México D.F. pp 108-140.
- Alvarez, T., S. T. Alvarez-Castañeda y J. C. Lopez-Vidal. 1994. Co-Edicion No.2. Centro de Investigaciones Biologicas del Noroeste., S.C. y Escuela Nacional de Ciencias Biologica., I.P.N. 65 pp.
- Anderson, S. 1969. *Macrotus waterhousii*. *Mammalian Species*. 1:1-4.
- Arita, H. T. y M. B. Fenton. 1997. Flight and echolocation in the ecology and evolution of bats. *Trends in Ecology and Evolution* 12:53-58.
- Arroyo-Cabrales, J. y R. D. Owen. 1997. *Enchistenes hartii*. *Mammalian Species*. 546:1-4.
- Arroyo-Cabrales, J., R. R. Hollander y J. K. Jones Jr. 1987. *Choeronycteris mexicana*. *Mammalian Species* 291:1-5.
- Arriaga, L., J. M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez y E. Loa. 2000. Regiones terrestres prioritarias de México. Comisión Nacional para el Uso de la Biodiversidad, México.
- Baker, R.J. y C.L. Clark. 1987. *Uroderma bilobatum*. *Mammalian Species* 279:1-4
- Bernard, E. y M. B. Fenton. 2003. Bat Mobility and Roosts in a Fragmented Landscape in Central Amazonia, Brazil. *Biotropica* 35(2):262-277.
- Black, H.L. 1974. A north temperate bat community: Structure and prey populations. *Journal of Mammalogy* 55: 138-157.
- Briones-Salas, M., V. Sánchez-Cordero y A. Santos-Moreno. 2005. Diversidad de murciélagos en un gradiente altitudinal de la sierra Mazateca, Oaxaca, México. *En: Sánchez-Cordero, V. y R. A. Medellín (eds). Contribuciones Mastozoológicas en homenaje a Bernardo Villa*. Instituto de Biología UNAM, Instituto de Ecología UNAM y CONABIO, México. pp 67-75.
- Bonaccorso, F. J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences* 24:359-408.
- Brower, J., J. Zar y C. von Ende. 1998. Field and Laboratory methods for General ecology. Fourth ediction. WCB/McGraw-Hill. USA. pp 172-193.
- Ceballos, G. y D. Navarro. 1991. Diversity and conservation of Mexican mammals. *En: Mares, M. A. y D. J. Schmidly (eds.) Latin American Mammalogy:*

History, Biodiversity, and Conservation. University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma. pp 167-198.

Chase, M. K., W. B. Kristian III, A. J. Lynam, M. V. Price y J. T. Rottenberry. 2000. Single species as indicators of species richness and composition in California coastal sage scrub birds and small mammals. *Conservation Biology* 14:474-487.

Colwell, R. K. 2004. EstimateS 7: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. User's guide and Application. Department of Ecology and Evolutionary Biology. University of Connecticut, Storrs. <http://purl.oclc.org/estimates>

Conabio, 2000. Estrategia nacional sobre biodiversidad de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.

Constantine, D. G. 1966. Ecological observations on lasiurine bats in Iowa. *Journal of Mammalogy* 36: 513-520.

Cosson, J. F., J. M. Pons y D. Masson. 1999. Effects of forest fragmentation on frugivorous and nectarivorous bats in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 15:515-534.

Davila, P., M.D.C. Arizmendi., A. Valiente-Banuet., J.L.Villaseñor., A.Casas y R.Lira. 2002. Biological diversity of the Tehuacán-Cuicatlán valley, Mexico. *Biodiversity and conservation* 11: 421-442.

Desouza, O., J. H. Schoederer, V. Brown y R. O. Bierregaard Jr. 2001. A theoretical overview of the processes for determining Species Richness in Forest Fragments. *En: Bierregaard Jr, R. O., C. Gascon, T. E. Lovejoy y R. C. Mesquita (Eds). Lessons From Amazonia. The ecology and Conservation of a Fragmented Forest. Yale University Press. pp 13-20.*

Dinerstein, E. 1986. Reproductive ecology of fruit bats and seasonality of fruit production in Costa Rica cloud forest. *Biotropica* 18:307-318.

Erik, J. y S. Priya. 2003. A broader ecological context to habitat fragmentation: Why matrix habitat is more important than we thought. *Journal of Vegetation Science* 14:459-464.

Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 2000. Las selvas tropicales húmedas de México: recurso poderoso pero vulnerable. Fondo de cultura económica. Serie La Ciencia para Todos, No. 132. pp 191.

Estrada, A., y Coates-Estrada. 2002. Bats in continuous forest, forest fragments and in agricultural mosaic habitat-island at Los Tuxtlas, México. *Biological Conservation* 103: 237-245.

Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 2001. Bat species richness in live fences and in

corridors of residual rain forest vegetation at Los Tuxtlas, México. *Ecography* 24: 94-102.

Estrada, A., R. Coates-Estrada y D. Meritt Jr. 1993. Bat species richness and abundance in tropical rain forest fragments and agricultural habitats at Los Tuxtlas, México. *Ecography* 16: 309-318.

Evelyn, M. J. y D. A. Stiles. 2003. Roosting Requirements of Two Frugivorous Bats *Sturnira lilium* and *Arbiteus intermedius* in Fragmented Neotropical Forest. *Biotropica* 35(3): 405-418.

Fa, J. E. y L. M. Morales. 1993. Patterns of mammalian diversity in México. *En: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. E. Fa (eds.). Biological diversity of México. Origins and distribution.* Oxford University Press, New York. pp. 319-361.

Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 34: 487-515.

Fahrig, L., y G. Merriam. 1994. Conservation of fragmented populations. *Conservation Biology* 8:50-59.

Fauth, J. E., J. Bernardo, M. Camara, W. J. Resetaruts, J. Van Buskirk y S. A. McCollim. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *Am. Nat.* 147: 282-286.

Fenton, M. B., L. Acharya, D. Audet, M. B. C. Hickey, C. Merriman, M. K. Obrist, D. M. Syme, and B. Adkins. 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the Neotropics. *Biotropica* 24:440-446.

Findley, J. S. y C. J. Jones. 1964. Seasonal distribution of the hoary bat. *Journal of Mammalogy* 45: 461-470.

Findley, J. S. 1993. *Bats: A community perspectiva.* Cambridge University Press.

Fleming, T. H. 1986. The structure of Neotropical bat communities: a preliminary analisis. *Revista Chilena de Historia Natural* 59:135-150.

Fleming T. H. 1988. *The short-tailed fruit bat: A study in plant-animal interactions.* University of Chicago Press, Chicago, Illinois.

Fleming T. H. 1982. Foraging Strategies of Plant-Visiting Bats. *En: Kunz, T. H. (ed.). Ecology of Bats.* Boston University. Plenum Press. pp. 287-325.

Fleming T. H. y E. R. Heithaus. 1981. Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forests. *Biotropica* 13: 45-53.

Fleming T. H., E. T. Hooper y T. E. Wilson. 1972. Three Central American bats communities: structure, reproductive cycles and movement patterns. *Ecology* 53: 555-569.

Flores, G., J. Jiménez, F. Moncayo, y F. Takaki. 1971. Memoria del mapa de tipos de vegetación de la república Mexicana. Secretaría de Recursos Hidráulicos. México, D.F. 59 pp.

Francis, C. M. 1990. Trophic structure of bat communities in the understory of lowland dipterocarp rain forest in Malaysia. *Journal Tropical Ecology* 3: 421-431.

Frankie, G. W., H. G. Baker y P. A. Opler. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowland of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62: 881-919.

Fuller, T., M. Munguía., M. Mayfield., V. Sánchez-Cordero y S. Sarkar. 2006. Incorporating Connectivity into Conservation Planning: A Multi-Criteria Case Study from Central Mexico. *Biological Conservation*. Accepted.

García, E. 1981. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. México: Offset Larios, S. A., 3ª ed., 252 pp.

Galindo-González, J. 2004. Clasificación de los murciélagos de la región de los Tuxtlas, Veracruz, respecto a su respuesta a la fragmentación del hábitat. *Acta Zoologica Mexicana* 20(2):239-243.

Galindo-González, J., S. Guevara y V. J. Sosa. 2000. Bat and Bird Generated Seed Rains at Isolated Trees in Pastures in a Tropical Rainforest. *Conservation Biology* 14(6):1693-1703.

Gardner, A. L. 1977. Feeding habits. Pp 293-350. *En*: Baker, R. J., J. K. Jones, Jr. y D. C. Carter (eds.) *Biology of Bats of the New World family Phyllistomatidae. Part II Spec. Publ. Mus. Texas tech Univ.* 13:1-364.

Gascon C., T. E. Lovejoy., R. O. Bierregaard Jr., J. R. Malcolm., P. C. Stouffer., H. L. Vasconcelos., W. F. Laurence., B. Zimmerman., M. Tocher y S. Borges. 1999. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation* 91: 223-229.

Gaston, K. J. 1996. Species Richness: measure and measurement. *En*: Gaston K. J. (ed.). *Biodiversity: A biology of numbers and difference*. Blackwell Science, Oxford, UK. pp 77-113.

Gorresen P. M. y M. R. Willig. 2004. Landscape responses of Bats t habitat fragmentation in Atlantic forest of Paraguay. *Journal of Mammalogy* 85(4): 688-697.

Gotelli, N. J. and R. K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4: 379-391.

Griller 1984 *Community Structure and Niche*. Chapman and May, London.

Halfpter, G. 1998. A strategy for measuring landscape biodiversity. *Biology Internacional* 36:3-17.

Handley, C. O., A. L. Gardner y D. E. Wilson. 1991. Food habits. *En:* (C.O. Handley, Jr., C. O., D. E. Wilson, y A. L. Gardner (eds.). Demography and natural history of the common fruit bat, *Artibeus jamaicensis*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. pp. 141-146.

Handley, C. O., Jr. 1967. Bats of the canopy of an Amazonian forest. *Atlas do Simposio sobre a Biota Amazonica, Zoología* 5: 211-215.

Handley, C. O. Jr. 1976. Mammals of Smithsonian Venezuela project. *Brigham Young Univ. Sci. Bull., Biol. Ser.* 20(5):1-91.

Holt, R. D. 1996. Food webs in space: an island biogeographic perspective. *En:* Polis, G. A. and K. O. Winemiller (eds.). *Food webs: integration of patterns and dynamics*. Chapman and Hall, New York. pp. 313-323.

Hobbs, R. J. 1992. The role of corridors in conservation: solution or bandwagon? *Trends in Ecology and Evolution* 7: 389-392.

Janzen, D.H. 1986. The future of tropical ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 305-324.

Jones, C. 1972. Comparative ecology of three pteropids bats in Rio Muni, West Africa. *Journal of Zoology* 167: 353-370.

Johns, A. D., D. E. Wilson, y R. H. Pine. 1985. Rain forest bats: an uncertain future. *Bat News* 5:4-5.

Jules E. S. y P. Shahany. 2003. A broader ecological context to habitat fragmentation: Why matrix habitat is more important than we thought. *Journal of Vegetation Science* 14: 459-464.

Kalko, E. K. y C. O. Handley Jr. 2001. Neotropical bats in the Canopy: diversity, community structure, and implications for conservation. *Plant Ecology* 153:319-333.

Kalko, E. K. 1997. Diversity in tropical bats. *Tropical biodiversity and systematics. Proceedings of the internacional Symposium on Biodiversity and Systematics in tropical ecosystems.* pp 13-43.

Kalko, E. K. 1998. Organization and diversity of tropical bat communities through space and time. *Zoology* 101: 281-297.

Kalko, E. K. V y H. U. Schnitzler. 1998. How echolocating bats approach and acquire food. *En:* Kunz, T. H. y P. A. Racey (eds.) *Bat biology and conservation*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. pp. 197-204.

Kunz T. H. 1982. Roosting Ecology of Bats. *En:* Kunz, T. H. (eds.). *Ecology of Bats* Boston University. Plenum Press. pp. 1-55

Kurta, A. y R. H. Baker. 1990. *Eptesicus fuscus*. *Mammalian Species* 356:1-10.

Lande, R., P. J. DeVries y T.R. Wallat. 2000. When species accumulation curves intersect: implications for ranking diversity using small samples. *Oikos* 89(3): 601-605.

Laurance, W. F. 1990. Comparative responses of arboreal marsupials to tropical forest fragmentation. *Journal of Mammalogy* 71: 641-653.

Laurance, W. F. 1991. Ecological correlates of extinction proneness in Australian tropical rain forest mammals. *Conservation Biology* 5, 79-89.

Laurance, W. F. 1994. Rainforest fragmentation and the structure of small mammal communities in tropical Queensland. *Biological Conservation* 69:23-32.

Laurence W. F., T. E. Lovejoy, H. L. Vasconcelos, E. M. Bruna, R. K. Didham, P. C. Stouffer, C. Gascon, R. O. Bierregaard, S. G. Laurance y E. Sampaio. 2002. Ecosystem Decay of Amazonian Forest Fragments: a 22-Year Investigation *Conservation Biology*, 16(3): 605-618.

Law, B. S. , J. Anderson y M. Chidel. 1999. Bat communities in a fragmented forest landscape on the south-west slopes of New South Wales, Australia. *Biological Conservation* 88: 333-345.

Lindernmayer, D. B., A. D. Manning., P. L. Smith., H. P. Possingham., J. Fischer, I. Oliver y M. A. Mac Carthy. 2002. The focal-species approach and landscape restoration: a critique. *Conservation Biology* 16:338-345.

López, E. M. 2005. Análisis de la riqueza y diversidad de mamíferos pequeños (quirópteros y roedores) y su conservación en una zona de la reserva de la Biosfera, Tehuacan-Cuicatlán, Oaxaca, México. Tesis de Licenciatura. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Escuela de Biología.

Magurran A E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton, NJ. Princeton Univ. Press. 179 pp.

Magurran, A. E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing. Australia.

Magurran, A. E. 2005. Species abundance distributions: pattern or process??. *Functional Ecology*. 19: 177-181.

Malcolm, J. R. 1997. Biomass and diversity of small mammals in forest fragments. In: Laurance, W.F., R. O. Bierregaard Jr. (eds.). *Tropical Forest Remnants: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, pp. 207-221.

McGarigal, K. y S. A. Cushman. 2002. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological Applications* 12: 335-345.

Mc Nab, B. K. 1971. The structure of tropical bat faunas. *Ecology* 52:352-358.

Mc Nab, B. K. 1982. Evolutionary Alternatives in Physiological Ecology of Bats. *En: Kunz, T. H. (eds.). Ecology of Bats Boston University. Plenum Press. pp. 151-200*

Medellín, R. A. y O. Gaona. 1999. Seed Dispersal by Bats and Birds in Forest and Disturbed Habitats of Chiapas, México. *Biotropica* 31(3):478-485.

Medellín R. A., M. Equihua, y M. A. Amin. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in Neotropical rainforests. *Conservation Biology* 14:1666-1675.

Medellín, R. A., H. T. Arita y O. Sánchez. 1997. Identificación de los Murciélagos de México. Clave de campo. Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C. Publicaciones Especiales Núm. 2.

Miranda, F. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. México.* 28:29-179.

Moreno, C. E. y G. Halffter. 2000. Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology* 37: 149-158.

Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forest: implications for conservation. *Tree*, 10(2) 58-62.

Opler, P. A., G. W. Frankie y H. G. Baker. 1980. Comparative phenological studies of tree and shrub species in tropical wet and dry forest in the lowland of Costa Rica. *Journal of Ecology* 68: 167-188.

Patterson, B. D., M. R. Willing y R. D Stevens. 2003. Trophic strategies, niche partitioning, and patterns of ecological organization. *En: Kunz, T. H. y M. B. Fenton (eds.) Bat Ecology University of Chicago Press, Chicago, Illinois. Pp. 536-579.*

Pérez-Torres, J. y J. A. Ahumada. 2004. Murciélagos en bosques alto-andinos, fragmentados y continuos, en el sector occidental de la sabana de Bogotá (Colombia). *Universitas Scientiarum* 9:33-46.

Pielou, E. C. 1975. *Ecological diversity.* Wiley InterScience. New York, USA.

Preston, F. W. 1948. The commonness and the rarity of species. *Ecology* 29:254-283.

Ramírez-Pulido, J. y W. López-Forment. 1979 Additional records of some Mexican bats. *Southwestern Nat.* 24:541-544

Ramírez-Pulido, J., J. Arroyo-Cabrales y A. Castro-Campillo. 2005. Estado actual y relación nomenclatural de los mamíferos terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana* 21(1): 21-82.

Rohlf, F. J. y R. R. Sokal. 1981. *Statistical tables.* Segunda edición. W.H. Freeman and Company. New York, USA.

Rojas-Martínez, A. E. y A. Valiente-Banuet. 1996. Análisis comparativo de la quiroptero fauna del valle de Tehuacán-Cuicatlan, Puebla-Oaxaca. *Acta Zoológica Mexicana* Vol 67:1-23.

Rojas-Martínez, A. E. 1996. Estudio poblacional de tres especies de murciélagos nectarívoros considerados como migratorios y su relación con la presencia estacional de los recursos florales, en el valle de Tehuacán y la Cuenca del Balsas. Tesis Maestría. Instituto de Ecología. UNAM.

Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Editorial Limusa, México D.F.

Sánchez H., C. 1984. Los murciélagos de la estación de Investigación, Experimentación y difusión "Chamela", Jalisco, México. *En: Castroviejo, J. (ed), II Reunión Iberoamericana. Consejo para la Zoología de los Vertebrados, Barcelona.* pp 385-398.

Sánchez H., C., M de L Romero-Almaraz., H. Colin-Martínez y C. García-Estrada. 2001. Mamíferos de cuatro áreas con diferente grado de alteración en el sureste de México. *Acta Zool. Mex.* 84: 35-48.

Sánchez H., C y M de L Romero. 1995. Murciélagos de Tabasco y Campeche. Una propuesta para su conservación. Cuadernos 24, Instituto de Biología, UNAM. México.

Saunders, D. A., R. J. Hobbs y C. R. Margules. 1991. Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation: A Review. *Conservation Biology* 5(1): 18-32.

Sax, D. F., B. P. Kinlan y K. F. Smith. 2005. A conceptual framework for comparing species assemblages in native and exotic habitat. *Oikos* 208:457-464.

Schulze, M. D., N. E. Seavy, y D. F. Whitacre. 2000. A comparison of the phyllostomid bat assemblages in undisturbed Neotropical forest and in forest fragments of a slash-and-burn farming mosaic in Peten, Guatemala. *Biotropica* 32: 174-184.

Simberloff, D. 1978. Use of rarefaction and related methods in ecology. *Biological Data in Water Pollution Assessment: Quantitative and Statistical Analyses.* pp150-165.

Simberloff, D. 1988. The contribution of population and community biology to conservation science. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19:473-511.

Sneath, P. H. A., y R. R. Sokal. 1973. *Numerical taxonomy*. San Francisco: W. H. Freeman y Co.

Snow, J. L., J. K. Jones Jr y W. D. Webster. 1980. Centurio senex. *Mammalian Species* 138:1-3.

Soberón, J. M. y J. B. Llorente. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology* 7: 189-207.

Soriano, P. J., A. Ruiz y A. Arends. 2002. Physiological responses to ambient temperature manipulations by three species of bats from Andean cloud forests. *Journal of Mammalogy*. 83(2):445-457.

Soutwood, T. 1977. Habitat, the templet for ecological strategies. *Journal of Animal Ecology* 46: 337-365.

Stata Corporation. 2003. Intercooled Stata 8.0 for Windows.

Stevens R. D., M. R. Willig y I. Gamarra de Fox. 2004. Comparative community ecology of bats from eastern Paraguay: Taxonomic, ecological and biogeographic perspectives. *Journal of Mammalogy* 85(4): 698-707.

Stoner, K. E., O. Salazar, R. C. Fernandez, y M. Quesada. 2003. Population dynamics, reproduction, and diet of the lesser long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in Jalisco, Mexico: Implications for conservation. *Biodiversity and Conservation* 12: 357-373.

Stoner, K. E. 2005. Phyllostomid Bat Community Structure and Abundance in two Contrasting Tropical Dry Forests. *Biotropica* 37(4): 591-599.

Stouffer, P. C. y R. O. Bierregaard Jr. 1995. Use of Amazonian forest fragments by understory insectivorous birds. *Ecology* 76: 2429-2445.

Terborgh, J. L., L. Lopez, P. Nuñez V., M. Rao, G. Shahabuddin, G. Orihuela, M. Riveroz, R. Ascanio, G. H. Adler, T. Lambert, y L. Balbas. 2001. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science* 294: 1923-1926.

Shump, Jr. K. A. y A. U. Shump. 1982. *Lasiurus cinereus*. *Mammalian Species*. 185:1-5.

Tamsitt, J. R. y D. Nagorsen. 1982. *Anoura cultrata*. *Mammalian Species* 179:1-5.

Valiente, B. L. 1991. Patrones de precipitación en el Valle semiárido de Tehuacán, Puebla, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 61 pp.

Valiente-Baunet, A., Ma del C. Aryzmendi y A. Rojas-Martinez. 1996a. Nectar-feeding bats in columnar cacti forest of Central Mexico. *Bats* 14:12-15.

Valiente-Baunet, A., Ma del C. Aryzmendi, A. Rojas-Martinez y L. Daminguez-Canseco. 1996b. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12: 103-119.

Valiente-Baunet, A. Rojas-Martinez., Ma del C. Aryzmendi, y P. Dávila. 1997a. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacán Valley, central Mexico. *American Journal of Botany* 84:452-455.

Valiente-Baunet, A. Rojas-Martinez., A. Casa., Ma del C. Aryzmendi., y P. Dávila. 1997b. Pollination biology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacán Valley, central Mexico. *Journal of Arid Environments* 37:331-341.

Villa, B. y F. A. Cervantes. 2002 *Los Mamíferos de México 1.0 Versión CD room*. Grupo Editorial Iberoamérica, S. A. de C. V.

Voss, R. S., y L. H. Emmons. 1996. Mammalian diversity in Neotropical lowland rainforests: a preliminary assessment. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 230: 1-115.

Whitmore, T.C., 1997. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. *En: Laurance, W.F., y R. O. Bierregaard Jr. (Eds.), Tropical Forest Remnants: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, pp. 3-12.

Willing, M. R. y M. A. McGinley. 1999. The response of animal to disturbance and their roles in causing it, including patch dynamics. *En: Walker, L. R. (ed). Ecosystems of the world: ecosystems of disturbed ground* Elsevier Science, Amsterdam, The Netherlands. pp. 667-689.

Willig, M. R., S. J Presley, R. D Owen y C. López-González. 2000. Composition and structure of bat assemblages in Paraguay: A subtropical-temperate interface. *Journal of Mammalogy* 81(2):386-401.

Wilson, D. E. y D. M Reeder. 1993. *Mammals species of the world: a taxonomic and geographical reference*. Segunda edición, Smithsonian Institution Press, Washington D.C.

Wilson, D. E., C. F. Ascorra, and S. Solari T. 1996. Bats as indicators of habitat disturbance. *En: D. E. Wilson y A. Sandoval (eds.). The biodiversity of southeastern Peru*. U.S. National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C., and Editorial Horizonte, Lima. pp. 613-625.

Young, A. G. y G. M. Clarke. 2000. *Genetics, demography and viability of fragmented populations*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. Cuarta edición. Prentice-Hall. New Jersey, USA.

Zubaid, A. 1993. A comparison of the bat fauna between a primary and fragmented secondary forest in peninsular Malaysia. *Mammalia*. 57: 201-206